



República Federativa do Brasil
Ministério de Ciência, Tecnologia e Inovação - MCTI
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais – PPG-CFT

DISSERTAÇÃO

Crescimento e características funcionais de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.)Müll.Arg.) e *Bertholletia excelsa* (Bonpl.) submetidas à fertilização fosfatada e a bactérias solubilizadoras de fosfato

SIDILENE PEREIRA ALVES DOS SANTOS

Manaus, AM
2023



República Federativa do Brasil
Ministério de Ciência, Tecnologia e Inovação - MCTI
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais – PPG-CFT

SIDILENE PEREIRA ALVES DOS SANTOS

Crescimento e características funcionais de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.)Müll.Arg.) e *Bertholletia excelsa* (Bonpl.) submetidas à fertilização fosfatada e a bactérias solubilizadoras de fosfato

Orientador: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves
Coorientadores: Dr. Adamir da Rocha Nina Junior (IFAM)
Dra. Karen Cristina Pires da Costa (UNIFESSPA)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus, AM
2023

Catálogo na Publicação (CIP-Brasil)

P436c Pereira Alves dos Santos, Sidilene

Crescimento e características funcionais de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.)(Müll.Arg.) e *Bertholletia excelsa* (Bonpl.) submetidas à fertilização fosfatada e a bactérias solubilizadoras de fosfato / Sidilene Pereira Alves dos Santos; orientador José Francisco de Carvalho Gonçalves; coorientadores. Adamir da Rocha Nina Junior, Karen Cristina Pires da Costa. - Manaus: [s.l.], 2023.

2,01 MB

94p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) - Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2024.

1. Biotecnologia. 2. Microorganismos. 3. Espécies florestais. I. Gonçalves, José Francisco de Carvalho. II. Junior, Adamir da Rocha Nina. III. Costa, Karen Cristina Pires da. IV. Título




CDD 660.6

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

ATA DE DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO - MESTRADO

Ata da Defesa remota de **SIDILENE PEREIRA ALVES DOS SANTOS**, ocorrida no dia 15/12/2023, via plataforma de videoconferência Google Meet.

Aos 15 dias de dezembro de 2023, às 14h00 (horário de Manaus/AM), realizou-se a Defesa Pública de Dissertação de **SIDILENE PEREIRA ALVES DOS SANTOS**, aluna do Programa de Pós-Graduação *Stricto sensu* em Ciências de Florestas Tropicais, intitulada "**Crescimento e características funcionais de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg.) e *Bertholletia excelsa* (Bonpl.) submetidas à fertilização fosfatada e a bactérias solubilizadoras de fosfato**", sob a orientação do Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves (INPA), e coorientação do Dr. Adamir da Rocha Nina Junior (IFAM), e Dra. Karen Cristina Pires da Costa (UNIFESSPA), em conformidade com o Art. 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI/INPA) e Art. 67 do Regimento Interno do Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, como parte das atividades para conclusão e obtenção do Título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais. A **Banca Examinadora** foi constituída pelos seguintes membros: Flavia Camila Schimpl (IFAM), Josiane Celerino de Carvalho (INPA), Augusto Bucker (BIOAMAZON), e tendo como suplentes os seguintes membros: Natasha Veruska dos Santos Nina (IFAM), Eva Maria Alves Cavalcanti Atroch (UFAM), Aurélio Dias Herraiz (IFAM). O Presidente da Banca Examinadora deu início à sessão e informou os procedimentos do exame. A aluna fez uma exposição do seu estudo e ao término foi arguida oralmente pelos membros da Comissão. Após as arguições os membros da banca se reuniram para avaliação e chegaram ao seguinte parecer:

Nome	Parecer	
Josiane Celerino de Carvalho	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovou	<input type="checkbox"/> Reprovou 
Augusto Bucker	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovou	<input type="checkbox"/> Reprovou 
Natasha Veruska dos Santos Nina	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovou	<input type="checkbox"/> Reprovou 

Menção: "Com Distinção" "Com Louvor" "Com Distinção e Louvor"

Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente Ata que, após lida e aprovada, foi assinada pela Coordenação



José Francisco de Carvalho Gonçalves
Presidente da Banca/Orientador



Adriano José Nogueira Lima
Coord. do Programa de Pós-Graduação
em Ciências de Florestas Tropicais/INPA
PO. N° 392/2023

Adriano José Nogueira Lima
Coordenador do PPG-CFT
PO. N° 392/2023

A DEUS

Ao meu saudoso avô Manoel Roberto dos Santos,
Por ter plantado em mim a semente da perseverança.

Ao meu esposo Frank e meus filhos Joabe e Moisés,
Pelo amor, compreensão e apoio incondicional.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e ao Programa de PósGraduação em Ciências de Florestas Tropicais (PPG-CFT), pela oportunidade de realização dessa pesquisa.

A CAPES, pela concessão da bolsa.

A FAPEAM pelo financiamento desta pesquisa por meio do Projeto: Biotecnologia aplicada a produção florestal: Uso de bactérias solubilizadoras de fosfato para favorecimento ao crescimento e aprimoramento de características funcionais de plantas jovens da espécie *Hevea brasiliensis*. Edital N. 010/2021-CT&I

Ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas - IFAM/Campus Humaitá, pelo espaço cedido para implementação da pesquisa.

Ao meu orientador Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves, pelo apoio, incentivo e orientação durante todo o processo da pesquisa.

Ao meu coorientador Dr. Adamir da Rocha Nina Junior, pelo apoio incentivo, amizade, paciência durante a condução da pesquisa e pelas contribuições ao meu aprendizado. Minha eterna gratidão.

A Dra. Josiane Celerino de Carvalho Gonçalves, pelo apoio do início ao fim da minha pesquisa. Gratidão pelos conselhos e pela humildade em nos ajudar mesmo que não houvesse tempo, mas sempre se mostrou disposta, muito obrigada!

Aos meus amigos e companheiros de trabalho, Matheus Moraes e Camila Andreia pela ajuda na implementação do projeto, por me ajudarem em cada etapa, desde a produção de mudas a coleta e análises dos dados. O apoio e companheirismo de vocês foi fundamental em todo o processo. Contem comigo sempre, também.

A todos (as) da secretaria do PPG-CFT e a todos que direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

RESUMO

O avanço da biotecnologia aplicada às ciências florestais torna possível abordagens sustentáveis e ecoeficientes que aumentem a produtividade em campo e diminuam custos e impactos ambientais por meio de práticas silviculturais modernas que apoiem uma produção sustentável e ecologicamente correta. A inoculação de microrganismos no solo é um exemplo, especialmente quando se trata da necessidade de aproveitamento mais eficiente dos nutrientes como o fósforo, cuja disponibilidade no solo para as plantas pode ser potencializada pela ação de bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF). O uso de bactérias benéficas no solo desponta como uma alternativa viável para contribuir diretamente (ou seja, fixação biológica de N₂, solubilização de P e produção de fitohormônios, etc.) ou indiretamente (biossíntese de compostos antimicrobianos e elicitação da resistência sistêmica induzida) com a eficiência dos fertilizantes e, conseqüentemente, com o desempenho das plantas em campo. Considerando o potencial de aplicação desta biotecnologia, esta pesquisa objetivou avaliar o efeito da fertilização fosfatada associada a bactérias solubilizadoras de fosfato sobre o crescimento e características funcionais de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*. Para melhor entendimento, o trabalho foi dividido em dois capítulos. O primeiro capítulo contempla uma visão geral sobre o uso de microrganismos solubilizadores de fosfato que estimulam o crescimento das plantas, ressaltando a importância dessa biotecnologia como ferramenta viável para reduzir o uso de insumos químicos e destaca a falta deste método na silvicultura, principalmente em espécies florestais nativas da Amazônia. No segundo capítulo, investigamos as respostas funcionais de duas espécies florestais *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*, sob diferentes tratamentos, sendo: Controle, Calagem, Fosfato natural (FN), Fosfato Solúvel (FS), Bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF), Bactérias combinada com fosfato natural (BSF+FN) e Bactérias mais Fosfato solúvel (BSF+FS). Foi utilizada uma combinação de cepas bacterianas do gênero *Bacillus*: *Bacillus velezensis* e *Lysinibacillus xylaniticus*, inoculadas diretamente no solo dos vasos. Foram aplicados 10 ml divididos em 2 aplicações de 5ml cada, com intervalo de 15 dias entre elas. As mudas permaneceram em casa de vegetação durante todo o período experimental. Mensalmente as variáveis de crescimento (altura, caule e folhas) foram mensuradas, assim como o desempenho fotossintético das mudas. Os dados coletados durante e ao final do período experimental (120 dias) foram submetidos à análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (P<0,05). Os resultados apontaram para melhores respostas em relação às taxas de crescimento para ambas as espécies sob o tratamento BSF. Sob os tratamentos BSF+FN e BSF+FS as mudas de castanheira apresentaram maior acúmulo de biomassa no compartimento foliar. O sistema

radicular em *B. excelsa* apresentou maior biomassa sobre calagem, BSF e FN e a espécie *H. brasiliensis* sob os tratamentos BSF, calagem e BSF+FN. O maior acúmulo de massa seca total para as duas espécies foi sobre o tratamento BSF. As duas espécies demonstraram um melhor desempenho fotossintético sob o tratamento BSF, evidenciado pelo aumento da condutância estomática. Os resultados obtidos indicam desempenho superior das espécies submetidas ao tratamento BSF em relação às variáveis TCR-A, D; TCA-A, D; acúmulo total de biomassa e desempenho fotossintético. Nossos dados sugerem que a inoculação bacteriana por si só favoreceu o crescimento e desenvolvimento das mudas.

Palavras-chave: Biotecnologia florestal, fosfatases, ecofisiologia, metabolismo vegetal.

ABSTRACT

Advances in biotechnology applied to forestry sciences are making possible sustainable and eco-efficient approaches that increase productivity in the field and reduce costs and environmental impacts through modern silvicultural practices that support sustainable and environmentally friendly production. The inoculation of microorganisms in the soil is one example, especially when it comes to the need for more efficient use of nutrients such as phosphorus, whose availability in the soil for plants can be enhanced by the action of phosphate-solubilizing bacteria (PSB). The use of beneficial bacteria in the soil is emerging as a viable alternative to contribute directly (i.e. biological fixation of N₂, solubilization of P and production of phytohormones, etc.) or indirectly (biosynthesis of antimicrobial compounds and elicitation of induced systemic resistance) to the efficiency of fertilizers and, consequently, to plant performance in the field. Considering the potential application of this biotechnology, this research aimed to evaluate the effect of phosphate fertilization associated with phosphate-solubilizing bacteria on the growth and functional characteristics of young plants of *Hevea brasiliensis* and *Bertholletia excelsa*. The first chapter provides an overview of the use of phosphate-solubilizing microorganisms that stimulate plant growth, highlighting the importance of this biotechnology as a viable tool for reducing the use of chemical inputs and highlighting the lack of this method in forestry, especially in native Amazonian forest species. In the second chapter, we investigate the functional responses of two forest species, *Hevea brasiliensis* and *Bertholletia excelsa*, under different treatments: Control, Liming, Natural Phosphate (FN), Soluble Phosphate (FS), Phosphate-solubilizing Bacteria (BSF), Bacteria combined with Natural Phosphate (BSF+FN) and Bacteria plus Soluble Phosphate (BSF+FS). A combination of bacterial strains from the *Bacillus* genus was used: *Bacillus velezensis* and *Lysinibacillus xylaniticus*, inoculated directly into the soil of the pots. 10 ml were applied, divided into 2 applications of 5 ml each, with an interval of 15 days between them. The seedlings remained in the greenhouse throughout the experimental period. Growth variables (height, stem and leaves) were measured every month, as well as photosynthetic performance. The data collected during and at the end of the experimental period (120 days) was subjected to analysis of variance and the means were compared using the Tukey test ($P < 0.05$). The results showed better responses in terms of growth rates for both species under the BSF treatment. Under the BSF+FN and BSF+FS treatments, the chestnut seedlings showed greater biomass accumulation in the leaf compartment. The root system of *B. excelsa* showed greater biomass under liming, BSF and FN and the *H. brasiliensis* species under the BSF, control, liming and BSF+FN treatments. The greatest accumulation of total dry mass for both species was in the BSF treatment. Both species showed better photosynthetic performance under the BSF treatment, as evidenced by the increase

in stomatal conductance. The results obtained indicate superior performance of the species submitted to the BSF treatment in relation to the variables TCR-A, D; TCA-A, D; total biomass accumulation and photosynthetic performance. Our data suggests that bacterial inoculation alone favored the growth and development of the seedlings.

Key words: Forest biotechnology, phosphatases, ecophysiology, plant metabolis

SUMÁRIO

RESUMO	20
LISTA DE FIGURAS	26
LISTA DE TABELAS	28
1.INTRODUÇÃO GERAL.....	14
2.OBJETIVOS.....	16
2.1 Objetivo Geral:.....	16
2.2 Objetivos específicos	16
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	17
CAPÍTULO I.....	19
O PAPEL DOS MICROORGANISMOS SOLUBILIZADORES DE FOSFATO NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DE ESPÉCIES FLORESTAIS: UMA ALTERNATIVA DE FERTILIZANTES NATURAIS	19
RESUMO	19
1.INTRODUÇÃO	22
2. Importância do fósforo	24
2.1Fósforo na solução do solo.....	24
2.2Disponibilidade do fósforo para as plantas	25
2.3Respostas da planta à deficiência de fósforo	27
2.4Fertilização fosfatada	28
3. Microorganismos que promovem o crescimento dos vegetais	29
4. Microorganismos solubilizadores de fosfato que auxiliam no crescimento e desenvolvimento do vegetal.....	31
4.1 Fungos solubilizadores de fosfato	34
4.2Mecanismos de solubilização de fósforo por fungos	34
4.3Interação dos fungos solubilizadores de fosfato no vegetal.....	35
4.4Fatores que afetam a solubilização do fosfato por fungos	36
4.5Contribuição dos fungos solubilizadores de fosfato na mitigação do estresse abiótico	36
5. Bactérias solubilizadoras de fosfato	37
5.1Mecanismos de solubilização do fósforo por bactérias	39
5.2Fatores que afetam a solubilização do fosfato por bactérias.....	40
5.3Interação das bactérias solubilizadoras de fosfato no vegetal.....	41
5.4Contribuição das bactérias solubilizadoras de fosfato na mitigação do estresse abiótico .	42
6.Utilização de microorganismos solubilizadores de fosfato em espécies florestais.....	44
7. Bioformulação de microrganismos solubilizadores de fosfato para melhorar a eficiência no uso de P	45
8. CONCLUSÃO E PERSPECTIVAS FUTURAS	47
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48
CAPÍTULO II	63

CRESCIMENTO E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES FLORESTAIS SUBMETIDAS A FERTILIZAÇÃO FOSFATADA E A BIOINSUMOS	63
1. INTRODUÇÃO	66
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	68
2.1 Material vegetal.....	68
2.2 Experimento	68
2.3 Crescimento das espécies Hevea brasiliensis e Bertholletia excelsa	69
<i>2.3.1 Crescimento em altura e diâmetro e número de folhas</i>	<i>69</i>
2.4 Área foliar específica	70
2.5 Desempenho fotossintético	71
<i>2.5.1 Fluorescência da clorofila a</i>	<i>71</i>
2.6 Delineamento experimental e análises estatísticas	71
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	72
3.1 Crescimento e acúmulo de biomassa	72
3.2 Desempenho fotossintético	81
<i>3.2.1 Trocas gasosas</i>	<i>81</i>
<i>3.2.2 Fluorescência da clorofila a</i>	<i>87</i>
4. CONCLUSÃO	88
5. REFERÊNCIAS	89
6. CONCLUSÕES GERAIS.....	93

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Representação esquemática da dinâmica do fósforo no solo. 24
- Figura 2.** Mecanismos direto e indireto de promoção de crescimento do vegetal por microorganismos. 31
- Figura 3.** Representação esquemática do mecanismo de solubilização/mineralização e imobilização de P do solo por microorganismos (fungos e bactérias) solubilizadores.. 40
- Figura 4.** Síntese dos mecanismos das plantas a tolerância à seca, conferidos por BSF. 43
- Figura 5.** Etapas necessárias no processo de desenvolvimento de formulações para produção de biofertilizantes. 47
- Figura 1:** Localização da cidade de Humaitá- AM, onde foi conduzido o experimento. 68
- Figura 2.** A-(Taxa de crescimento relativo em altura); B-(Taxa de crescimento relativo em diâmetro);C-(Taxa de crescimento absoluto em altura); D-(Taxa de crescimento absoluto em diâmetro) em plantas jovens de *H. brasiliensis* e *B. excelsa*, submetidas a diferentes sendo: (Controle, Calagem, Fosfato Natural, Fosfato solúvel, Fosfato Natural + Bactérias, Fosfato solúvel + Bactérias e Bactérias solubilizadoras de fosfato). 74
- Figura 3 -** A-(*Bertholletia excelsa*); B-(*Hevea brasiliensis*), MSF-(massa seca foliar), MSC (massa seca caulinar), MSR(massa seca radicular), submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, Calagem, Fosfato Natural, Fosfato solúvel, Fosfato Natural + Bactérias, Fosfato solúvel + Bactérias e Bactérias solubilizadoras de fosfato). 75
- Figura 4.** Influência em crescimento e ganho em biomassa dos tratamentos: Controle, Calagem, FN-(Fosfato Natural),FS-(Fosfato solúvel), BSF-(Bacterias solubilizadoras de fosfato), BSF+FN-(Fosfato Natural + Bactérias) e BSF+FS-(Fosfato solúvel + Bactérias) em planta jovens de *B. excelsa* e *H. brasiliensis*. 76
- Figura 5.** Influência em crescimento e ganho em biomassa dos tratamentos: Controle, Calagem, FN-(Fosfato Natural),FS-(Fosfato solúvel), BSF-(Bacterias solubilizadoras de fosfato), BSF+FN-(Fosfato Natural + Bactérias) e BSF+FS-(Fosfato solúvel + Bactérias) em planta jovens de *B. excelsa* e *H. brasiliensis*.
- Figura 6.** Fotossíntese líquida (A), respiração foliar no escuro (R_d), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) em plantas jovens de *Hevea brasiliensis* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, Calagem, Bactérias solubilizadoras de fosfato, Fosfato solúvel, Fosfato solúvel + Bactérias, Fosfato Natural e Fosfato Natural + Bactérias) (n = 5). As barras são as médias e as linhas acima das barras são o erro padrão. Letras diferentes nas barras indicam diferenças significativas entre as médias pelo teste de Tukey no nível de probabilidade de 0,05.
- Figura 7.** Fotossíntese líquida (A), respiração foliar no escuro (R_d), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, Calagem, Bactérias solubilizadoras de fosfato, Fosfato solúvel, Fosfato solúvel + Bactérias, Fosfato Natural e Fosfato Natural + Bactérias) (n = 5). As barras são as médias e as

linhas acima das barras são o erro padrão. Letras diferentes nas barras indicam diferenças significativas entre as médias pelo teste de Tukey no nível de probabilidade de 0,05.....

Figura 8- Respostas das curvas de luz para as espécies *H. brasiliensis* e *B. excelsa*, submetidas a diferentes tratamentos, sendo: Controle (A), Calagem (B), Fosfato Natural (C), Fosfato solúvel (D), Fosfato Natural + Bactérias (E), Fosfato solúvel + Bactérias (F) e Bactérias (G).....

Figura 13- Eficiência fotoquímica efetiva (F_v/F_m) em mudas de *Bertholletia excelsa* e *Hevea brasiliensis* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, calagem, bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF), Fosfato solúvel (FS), Bactérias e Fosfato solúvel (BSF+FS), Fosfato natural (FN) e Bactérias e Fosfato natural (BSF+FN). (n = 5). $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey

.....
Figura 9- Eficiência fotoquímica efetiva (F_v/F_m) em mudas de *Bertholletia excelsa* e *Hevea brasiliensis* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, calagem, bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF), Fosfato solúvel (FS), Bactérias e Fosfato solúvel (BSF+FS), Fosfato natural (FN) e Bactérias e Fosfato natural (BSF+FN). (n = 5). $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I15

Tabela 1-Diversidade de Microorganismos Solubilizadores de fosfato. 33

Tabela 2-Microorganismos solubilizadores de fosfato no crescimento de mudas de espécies florestais. 45

CAPÍTULO II..... 59

Tabela 1-Descrição dos tratamentos de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*. 68

Tabela 2- Massa seca caulinar (MSC); massa seca foliar (MSF), massa seca radicular (MSR), matéria seca total (MST), razão raiz parte aérea (MSR/MSF), índice de ganho foliar (IGF) e área foliar específica (AFE) em plantas jovens de *H. brasiliensis* e *B.excelsa* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, Calagem, Fosfato Natural, Fosfato solúvel, Fosfato Natural + Bactérias, Fosfato solúvel + Bactérias e Bactérias solubilizadoras de fosfato).

Tabela 3- Fotossíntese máxima (A_{max}), ponto de compensação de luz (LCP), ponto de saturação luminosa (LSP), taxas máximas de carboxilação ($V_{c_{max}}$) e transporte de elétrons (J_{max}) em plantas jovens de *H. brasiliensis* e *B.excelsa*, submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, Calagem, Bactérias solubilizadoras de fosfato, Fosfato solúvel, Fosfato solúvel + Bactérias, Fosfato Natural e Fosfato Natural + Bactérias). Resultados discutidos em coluna. Valores médios e respectivos desvios-padrão (n= 5).

Tabela 4.- Eficiência fotoquímica efetiva (F_v/F_m) em mudas de *Bertholletia excelsa* e *Hevea brasiliensis* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, calagem, bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF), Fosfato solúvel (FS), Bactérias e Fosfato solúvel (BSF+FS), Fosfato natural (FN) e Bactérias e Fosfato natural (BSF+FN). Letras minúsculas são comparações de médias entre os tratamentos. Letras maiúsculas são comparações de medias entre espécies. (n = 5). $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey

1. INTRODUÇÃO GERAL

Com a crescente necessidade de alimentação decorrente do aumento populacional, os avanços tecnológicos têm se intensificado. Essa preocupação é baseada na busca pelo melhor desempenho e sustentabilidade na agricultura em relação à produção alimentícia, que pode levar ao uso excessivo de fertilizantes químicos e agrotóxicos para atender às altas demandas (FAO, 2018).

A constante aplicação de fertilizantes químicos causa efeitos negativos direto na microbiota do solo, ocasionam impactos ambientais, degradação e alto custo econômico para suprir a demanda da produção. Dentre os nutrientes, o fósforo (P) destaca-se como componente de várias biomoléculas, proteínas, ácidos nucleicos, fosfolipídios, divisão celular e sinalização celular e outros (Banerjee et al., 2023). Contudo, este elemento é pouco móvel no solo, pois encontra-se complexado a óxidos de Fe, Ca e Al, estando pouco disponível às plantas (Kumari et al., 2023).

Diante desse cenário, tornam-se necessárias alternativas ecoeficientes que aumentem a biodisponibilidade do fosfato insolúvel no solo para as plantas, sendo um dos principais objetivos do desenvolvimento agrícola e florestal (Chaney, 2012; Timofeeva, 2022). Para superar os problemas associados à insolubilidade do fósforo (P) no solo, a inoculação com microorganismos solubilizadores de fosfato tem sido inserida como alternativa aos fertilizantes fosfatados tradicionais (Kalayu, 2019).

Neste contexto, os microorganismos solubilizadores de fosfato (MSF) possuem uma função importante na disponibilidade deste elemento. Em termos simples, esses microorganismos são capazes de converter o fosfato insolúvel em forma solúvel, permitindo que as plantas absorvam esse nutriente que é essencial para seu crescimento e produtividade. Essa técnica é uma alternativa promissora e ecologicamente viável para melhorar a produção agrícola e sivicultural de forma sustentável (Dandessa e Bacha, 2018; Wang et al., 2023).

Após a absorção pelas células microbianas, o fósforo é incorporado nas estruturas celulares dos microorganismos (por exemplo, ácidos nucleicos, ésteres de fósforo orgânico, fosfato inorgânico livre e coenzimas), com o excesso de fósforo possivelmente sendo armazenado como polifosfatos (Richardson, 2011). A biomassa microbiana é um importante reservatório de fósforo temporariamente imobilizado. Este fósforo pode ser mineralizado e liberado na solução do solo como fósforo disponível a longo prazo (Timofeeva, 2022).

Apesar dos indícios positivos, pouco se conhece sobre as respostas de espécies nativas da Amazônia à fertilização com fosfato natural bem como sobre seus efeitos combinados com inoculação de bactérias solubilizadoras de fosfato. O aumento nos problemas ambientais e a

necessidade de recuperar áreas degradadas tem despertado interesse no conhecimento em espécies florestais nativas brasileiras (Rolim et al, 2023).

Com base nisto, esta dissertação está dividida em dois capítulos. O Capítulo I apresenta uma revisão do uso de microrganismos solubilizadores de fosfato que promovem o crescimento de vegetais e destaca a importância desta biotecnologia como uma ferramenta promissora para a redução de insumos químicos. No Capítulo II, investigamos as respostas funcionais de duas espécies florestais sob diferentes tratamentos com e sem fertilização fosfatada associadas a bactérias solubilizadoras de fosfato sendo estas: *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*.

A expectativa é que os resultados deste estudo possam ser uma contribuição significativa para a pesquisa com espécies nativas do Amazônia, bem como reduzir o uso excessivo de fertilizantes químicos. Adicionalmente, como aplicação prática, o uso das técnicas de inoculação bacteriana no solo pode auxiliar o sucesso de plantios florestais com fins econômicos, ecológicos e/ou para recuperação das áreas degradadas da Amazônia.

2.OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral:

Investigar o efeito da fertilização fosfatada associada a bactérias solubilizadoras de fosfato sobre o crescimento e características funcionais de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*.

2.2 Objetivos específicos

- Analisar o efeito da inoculação de bactérias solubilizadoras de fosfato e o uso combinado com fontes de fosfato convencional e natural no crescimento de plantas de *Hevea brasiliensis* e de *Bertholletia excelsa*;
- Determinar o desempenho fotossintético de *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa* em resposta a inoculação bacteriana e o uso combinado com fontes de fosfato convencional e natural.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Chaney, Rufus L. "Food safety issues for mineral and organic fertilizers." *Advances in Agronomy* 117 (2012): 51-116.

Dandessa, C. and K. Bacha. (2018). "Review on the paper of phosphate solubilizing microorganisms in sustainable agriculture." *Int J Curr Res Acad Rev.*, 6: 48-55.

FAO. The future of food and agriculture – Alternative pathways to 2050 | Global Perspectives Studies Food and Agriculture Organization of the United Nations. *Food and Agriculture Organization*, 2018.

FORTES, S. L. K., GONÇALVES, J. F. de C., COSTA, K. C. P. da. LOPES, J. de S., FERREIRA, M. J., LIMA, R. M. B. de., & NINA JUNIOR, A. da R.. (2023). Growth and functional leaf traits of coppice regrowth of *Bertholletia excelsa* during an *El Niño* event in the central Amazon. *Acta Amazonica*, 53(1), 9–19. <https://doi.org/10.1590/1809-4392202103653>

Furtado, E.F. Menten, J.O.M. Passos, J. R. 2008. Intensidade do mal das folhas em plantas jovens e adultas de seis clones de seringueira na região do Vale do Ribeira. *Tropical Plant Pathology*, vol. 33, 2, 130-137.

Kalayu, Girmay. "Phosphate Solubilizing Microorganisms: Promising Approach as Biofertilizers", *International Journal of Agronomy*, vol. 2019, Article ID 4917256, 7 pages, 2019. <https://doi.org/10.1155/2019/4917256>

Kumari, S., Kumar, P., Kiran, S. *et al.* Characterization of culture condition dependent growth responses of phosphate solubilizing bacteria (*Bacillus subtilis* DR2) on plant growth promotion of *Hordeum vulgare*. *Vegetos* (2023). <https://doi.org/10.1007/s42535-023-00589-2>

Richardson, Alan E., and Richard J. Simpson. "Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus." *Plant physiology* 156.3 (2011): 989-996.

Rolim, J. M., Nadal, A. P., Martins, A. B. N., de Tunes, L. V. M., Figueiredo, J. C., Scheeren, R. H., & da Rosa, G. F. Potencialidades e Limitações de Sementes de Espécies Florestais. *Produção de sementes: pesquisas tecnológicas*, 6.

Timofeeva, A.; Galyamova, M.; Sedykh, S. Prospects for Using Phosphate-Solubilizing Microorganisms as Natural Fertilizers in Agriculture. *Plants* 2022, 11, 2119. <https://doi.org/10.3390/plants1116211>

Wang, Kainan, et al. "Preparation of a new biochar-based microbial fertilizer: Nutrient release patterns and synergistic mechanisms to improve soil fertility." *Science of The Total Environment* 860 (2023): 160478.

Wadt. Lúcia Helena de Oliveira, Julianna Fernandes Marocolo, Marcelino Carneiro Guedes, Kátia Emídio da Silva. *Castanha-da-amazônia: estudos sobre a espécie e sua cadeia de valor: melhoramento genético e cultivo*. Editores técnicos. – Brasília, DF: Embrapa, 2023. v. 4

O PAPEL DOS MICROORGANISMOS SOLUBILIZADORES DE FOSFATO NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DE ESPÉCIES FLORESTAIS: UMA ALTERNATIVA DE FERTILIZANTES NATURAIS

O PAPEL DOS MICROORGANISMOS SOLUBILIZADORES DE FOSFATO NO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DE ESPÉCIES FLORESTAIS: UMA ALTERNATIVA DE FERTILIZANTES NATURAIS

RESUMO

A utilização de microorganismos solubilizadores de fosfato é uma biotecnologia promissora que está sendo amplamente utilizada para melhorar o rendimento em plantios. Em sua grande maioria a produtividade vegetal torna-se limitada pelos baixos níveis de nutrientes presentes no solo em

formas assimiláveis pelas plantas. E entre os nutrientes essenciais ao crescimento e desenvolvimento dos vegetais, o fósforo, é considerado o segundo nutriente mais importante e a sua ausência limita o crescimento do vegetal. É um elemento pouco móvel no solo por encontrar-se complexado a outros elementos como: Ca, Al e Fe. No solo existe uma parcela microbiana que possui capacidade de solubilizar o fosfato inorgânico e mineralizar fosfato orgânico, permitindo a liberação desse nutriente para assimilação pelas plantas. Essa solubilização de fosfatos ocorre pela ação de ácidos orgânicos, inorgânicos e CO₂, produzidos nos processos normais do metabolismo de bactérias e fungos. A inserção de microrganismos com capacidade em solubilizar fosfato no solo é bem documentada na literatura em espécies agronômicas, no entanto, poucos são os achados da inserção dessa biotecnologia em espécies florestais nativas brasileiras. Priorizar estudos sobre o uso de bactérias solubilizadoras de fosfato em espécies florestais amazônicas é fundamental tanto para a comunidade científica quanto para os tomadores de decisão, pois tem potencial para promover a sustentabilidade agrícola e preservar os ecossistemas florestais. Diante disso, o objetivo deste capítulo é abordar o uso de microrganismos como uma alternativa ecológica ao emprego constante de fertilizantes químicos em plantas, bem como as descobertas que se baseiam na utilização de bactérias solubilizadoras em espécies florestais.

Palavras-chave: Espécies florestais; microrganismos; solubilização.

THE ROLE OF PHOSPHATE-SOLUBILIZING MICROORGANISMS IN THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF FOREST SPECIES: A NATURAL FERTILIZER ALTERNATIVE

ABSTRACT

The use of phosphate-solubilizing microorganisms is a promising biotechnology that has been widely used to improve crop yields. Most plant productivity is limited by the low levels of

nutrients present in the soil in forms that can be assimilated by plants. Among the nutrients essential for plant growth and development, phosphorus is considered the second most important nutrient and its absence limits plant growth. It is a poorly mobile element in the soil because it is complexed with other elements such as Ca, Al and Fe. However, there is a microbial component that has the capacity to solubilize inorganic phosphate and mineralize organic phosphate, allowing this nutrient to be released for assimilation by plants. This phosphate solubilization occurs through the action of organic and inorganic acids and CO₂, produced in the normal metabolic processes of bacteria and fungi. The insertion of microorganisms with the ability to solubilize phosphate in the soil is well documented in the literature in agronomic species, however, there are few findings on the insertion of this biotechnology in native Brazilian forest species. Therefore, prioritizing studies on the use of phosphate-solubilizing bacteria in Amazonian forest species is fundamental for both the scientific community and decision-makers, as it has the potential to promote agricultural sustainability and preserve forest ecosystems. However, the aim of this chapter is to address the use of microorganisms as an ecological alternative to the constant use of chemical fertilizers on plants, as well as the discoveries based on the use of solubilizing bacteria in forest species.

Key words: Forest species; microorganisms; solubilization.

1.INTRODUÇÃO

Dentre os nutrientes do solo, o fósforo (P) ocupa lugar significativo e é considerado um dos elementos essenciais para o crescimento e desenvolvimento das plantas, por estar diretamente envolvido em reações fisiológicas e bioquímicas (Timofeeva, 2022), que inclui a biossíntese dos principais constituintes celulares como: ácidos nucleicos, fosfolipídios de membrana, ATP etc. (Wang, 2023).

Em solos tropicais e subtropicais que são geralmente ácidos e apresentam baixa disponibilidade de fósforo, possuem alta capacidade de absorção e adsorção desse nutriente (Babulu, 2022). As superfícies contêm em média cerca de 400 a 1.000 mg kg⁻¹ de P total, que existe nas formas mineral e orgânica, mas apenas cerca de 1 a 2,5% do P total está disponível para absorção pelas plantas (Antisar, 2021). Em média cerca de 20 a 80% do P orgânico presente no solo é inacessível devido à sua fixação às partículas de solo argiloso. Ademais, as reações de precipitação da fase mineral com Ca e Mg (solos alcalinos) e Fe e Al (solos ácidos), fazem com que o P fique retido (Khoshu, 2023).

Este elemento é absorvido pelas plantas através da solução do solo e transportado através do xilema. Após a depleção de P, a remobilização interna de P ocorre com transferência simultânea de P de folhas maduras para tecidos mais jovens, via floema. A adaptação das raízes das plantas à deficiência de P (por exemplo, diminuição do crescimento da raiz primária e aumento da formação de raízes laterais) permite que as plantas absorvam mais da solução do solo (Zutter, 2022).

Devido a sua baixa mobilidade no solo, aplicações de fosfatos químicos é frequentemente utilizada em solos agrícolas convencionais intensivos, por conta da acessibilidade limitada do P pelas plantas, contudo, a aplicação se torna restrita devido à falta de renovação das matérias-primas e aos efeitos negativos na saúde ecológica (Wei et al., 2018; Li et al., 2023). Considerando que o uso de fertilizantes químicos além dos prejuízos ao meio ambiente, estes também, demandam um alto custo econômico, com isso, a procura por produtos livres de resíduos ou que auxiliam na redução de fertilizantes e produzam mudas de qualidade tem ampliado nos últimos anos (Nayak et al., 2020).

A utilização de microorganismos do solo com múltiplos modos de ação tem sido a chave para desbloquear frações de P do solo que se encontram indisponíveis para a absorção pelas plantas (Brasilio et al., 2022). Além de se destacarem como ferramentas notáveis e promissoras para o desenvolvimento de tecnologias mais seguras e sustentáveis (Kour et al., 2019).

De forma complementar, há uma atenção especial em melhorar a absorção de P pelas raízes das culturas e aumentar a proporção de fertilizante P que é absorvido pelas plantas (Bargaz, 2021). Esses efeitos resultam de suas atividades na rizosfera e do estabelecimento de relações simbióticas, em especial com as raízes, como a fixação biológica de nitrogênio, formação de micorrizas e associativas com bactérias solubilizadoras de fosfato (Chagas, 2000).

O uso de microorganismos solubilizadores de fosfato é uma estratégia esperançosa que não resulta em impacto ambiental ou sócio econômico prejudicial. São capazes de dissolver fósforo inacessível no solo e restabelecer a condição nutricional do mesmo por meio de diferentes mecanismos (Alayla, 2020). Quando usados como inoculantes, os microorganismos solubilizadores de fosfato demonstraram uma maior absorção de fósforo pelas plantas (Banerjee, 2023).

As cepas bacterianas, por exemplo, podem solubilizar o fósforo secretando prótons e produzindo ânions orgânicos, como citrato, oxalato e gluconato (Raymond et al., 2021). As bactérias assim como fungos, são capazes de liberar ácidos orgânicos que solubilizam P ou produzem fosfatases ácidas e alcalinas que mineralizam P orgânico, solubilizam P inorgânicos para que sejam absorvidos pelas plantas (Vera- Morales, 2023).

Recentemente um estudo realizado com a espécie *Hymenaea courbaril*, demonstrou que a inoculação com as cepas *Bacillus* sp. e *Herbaspirillum* sp. promoveram o crescimento de comprimento do sistema radicular, biomassa e matéria seca da parte aérea e do sistema radicular (Abreu et al., 2021). Inoculadas em espécies arbóreas, como: *Anadenanthera macrocarpa*, *Mimosa caesalpiniiifolia* e *Acacia holosericea* e observou que as mudas foram beneficiadas em termos de crescimento (Souchie et al., 2005).

Na literatura destaca-se informações do uso de microorganismos solubilizadores em espécies de ciclo curto, no entanto as interações e ações principalmente de bactérias em espécies florestais, ainda são pouco exploradas. Para estimular o melhor desempenho das mudas de espécies florestais por meio da ação de microorganismos com potencial para dissolver o fósforo retido nos colóides do solo, é importante entender os principais mecanismos envolvidos nesse processo.

Nesta revisão, apresentamos os aspectos gerais da disponibilidade e mecanismos do fósforo no solo e plantas e como elas enfrentam a deficiência desse nutriente, destacando brevemente a fertilização fosfatada e, em seguida, descrevemos os microorganismos usados para promover o crescimento das plantas e ilustramos como melhoram a biodisponibilidade do fósforo. Por fim, discutimos como o conhecimento existente sobre a utilização microbiana pode ser integrado à produção de mudas de alta qualidade no setor florestal e descobrir novas metodologias para aplicar microorganismos na produção florestal. Portanto, esta revisão destaca

o papel dos microorganismos solubilizadores de fósforo no crescimento e desenvolvimento das plantas, com destaque em espécies florestais, assim como as ações dos mesmos nas limitações e alternativas para mitigar o estresse abiótico e a fertilização química.

2. Importância do fósforo

2.1 Fósforo na solução do solo

Em termos de necessidade de nutrientes pelas plantas, o fósforo (P) é classificado como o segundo nutriente mais importante para os vegetais, atrás apenas do nitrogênio (Rajeev, 2022). Ele está na natureza na forma de íons fosfato, apresentando-se na forma orgânica (P_o) e inorgânica (P_i), no entanto, uma grande proporção de fosfatos permanece presente na forma indisponível (Mendes, 2003; Fátima, 2022). Este elemento possui um sistema dinâmico e lento liberado a partir das rochas apatitas (Gomes et al., 2008).

O nível de fósforo no solo é de cerca de 0,05%. O P reage tanto em condições de solo ácidos quanto alcalinos. Está presente em três formas diferentes, como P orgânico (ortofosfato, fosfolipídios e ácidos nucleicos), P inorgânico ligado a Al/Fe (em solos ácidos), P inorgânico ligado a Ca (em solo alcalino), como mostra a ilustração da figura 1 (Motsim et al., 2019).

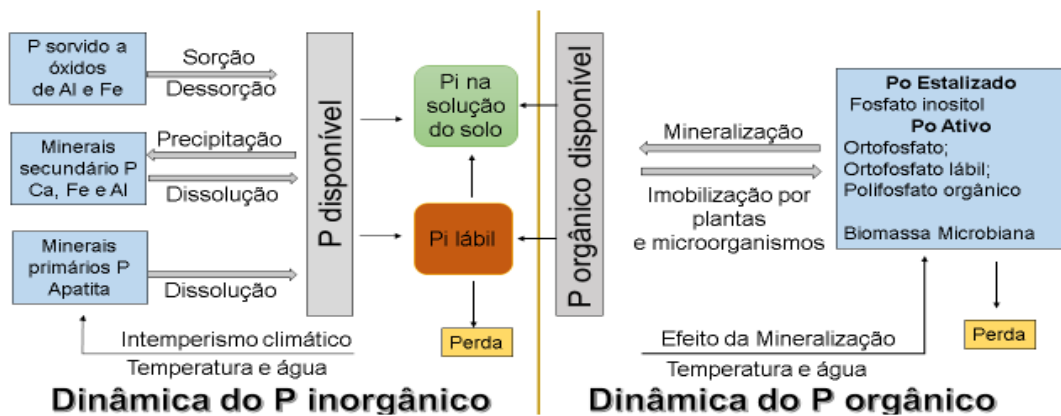


Figura 1 Representação esquemática da dinâmica do fósforo no solo.

O fósforo orgânico presente é hidrolisado antes que possa ser absorvido pelas raízes das plantas. Tal hidrólise envolve fosfatases que são liberadas das raízes ou derivadas de microorganismos na rizosfera (Lambers, 2015). Nos solos brasileiros, o fósforo encontrado está em maior quantidade como fosfato de alumínio e ferro (Nahas, 2022) e é utilizado ou absorvido pelas plantas na forma inorgânica, ou seja, em ortofosfato ($H_2PO_4^-$ e HPO_4^{2-}) (Hinsinger, 2001).

Os minerais primários, por exemplo, apatitas são muito estáveis e a liberação de P disponível desses minerais pelo intemperismo é geralmente muito lenta para atender à demanda

da cultura, mesmo que a aplicação direta de rochas fosfatadas seja relativamente eficiente para a cultura em solos ácidos (Oelkers; Valsami-Jones, 2008).

O fósforo é também liberado para a solução do solo através dos mecanismos de intemperismo (figura 1), que são responsáveis pelo lançamento de íons de fosfato e outros minerais, a partir de rochas fosfáticas para o solo e água, subsequente a isso o P inorgânico é recebido pelos solos e passa a ser absorvido pelas raízes das plantas, sendo assimilado posteriormente pelos animais durante a alimentação dando continuidade ao seu ciclo (Sasabuchi, 2023).

A intensidade da adsorção de P no solo é relacionada com a quantidade em que ele está presente ou é adicionado, promovendo um equilíbrio. Em solos argilosos é característico uma maior adsorção de P, principalmente os mais intemperizados, onde a relação da quantidade e intensidade é maior, quando comparado a um solo arenoso (Corrêa, 2011).

Apesar da elevada habilidade do P de se ligar fortemente às partículas do solo, a disponibilidade de P para absorção pelas plantas é geralmente um processo equilibrado de fenômenos de adsorção e dessorção (Jianbo et al., 2011). O processo de adsorção e dessorção de P no solo leva em consideração dois compartimentos interligados, a solução do solo e a fase sólida, sendo que esta última é responsável por armazenar o nutriente que abastece a primeira (Oliveira et al., 2014).

As plantas, via raízes e microrganismos da rizosfera contribuem expressivamente para as atividades biológicas do solo, acarretando assim a dinâmica do P na interface solo-raiz, onde a biodisponibilidade do P é altamente dependente de compostos orgânicos e inorgânicos, como mucilagem, ácidos orgânicos, fosfatases e algumas substâncias sinalizadoras específicas (Elhaisoufi et al., 2022).

2.2 Disponibilidade do fósforo para as plantas

Os solos são conhecidos pela distribuição espacialmente híbrida de seus recursos (nutrientes e água). A camada superficial do solo, chamada serapilheira, é rica em fósforo devido à deposição contínua de resíduos vegetais (Lynch et al., 2019).

Os nutrientes considerados essenciais às plantas são classificados como macro (N, K, Ca, Mg, P, S e Si) e micronutrientes (Cl, Fe, B, Mn, Na, Zn, Cu, Ni, Mo), que na ausência de um deles a planta não consegue completar seu ciclo de vida (Kerbaui, 2019).

Os vegetais necessitam de uma combinação e quantidades adequadas de nutrientes no solo para seu crescimento e desenvolvimento. Se o solo tiver um fornecimento inadequado, restrito ou excessivo desses nutrientes, impedirá o crescimento, desenvolvimento e

consequentemente, a produtividade das plantas e estas absorvem 15–25% dos nutrientes disponíveis (Johnston, 2014; Pan, 2022).

Para mobilizar o fósforo (P) de solos limitados, as plantas desenvolveram uma variedade de herança, incluindo o desenvolvimento de morfologia radicular e características que favorecem a aquisição de P, exsudatos radiculares que aumentam prótons, ânions orgânicos e fosfatases e soluções de P e a interação de micróbios e ativação de transportadores de P_i de alta vazão (Cong, 2020).

Com o desenvolvimento das raízes, a aquisição do fósforo se torna eficiente pois elas se direcionam a camadas de solo ricas em P (raízes mais rasas) e a exploração do microbioma associado a raiz/rizosfera que mobiliza o P pouco disponível existente na interface do solo da rizosfera (Bargaz, 2021).

O P é retirado da solução do solo pelas raízes das plantas principalmente como íons ortofosfato H_2PO_4 e em menor grau HPO_4^{2-} (Johnston, 2014). Pois os sistemas radiculares das plantas têm duas funções principais: fornecer uma âncora para a planta no solo e absorver água e nutrientes da solução do solo (Batista, 2018). O P é essencial para o crescimento biológico e desenvolvimento dos organismos, sendo de extrema importância para o metabolismo vegetal, principalmente nos primeiros estágios de desenvolvimento da planta (Grant, 2001).

Este elemento desempenha um papel fundamental na transmissão e manutenção de energia (ATP) e na estabilidade de DNA e RNA (Khoshru, 2023). É um elemento chave na fotossíntese e é imprescindível para a vida na terra e para as plantas, pois está diretamente envolvido em ácidos nucleicos, divisão celular e crescimento de novos tecidos, além de regular a síntese de proteínas e a transferência de energia (Hawkesford et al., 2022) e participa diretamente nas estruturas de macromoléculas, como membranas celulares e carboidratos (Taiz & Zeiger, 2013).

É absorvido pelas raízes das plantas principalmente em formas de íons fosfatos (Rajeev, 2022). Ao ser absorvido pela planta o fósforo ingressa no compartimento metabólico (citoplasma celular e organelas), para formar principalmente ATP, uma pequena fração ingressa nas vias biossintéticas de fosfolipídeos, DNA e RNA, boa parte é perdida por efluxo. É armazenado no vacúolo para regulação homeostática da célula e conduzido até o parênquima do xilema e depois liberado no apoplasto para ser transportado a longa distância (Fernandes, 2006). Também é vital em muitas funções do metabolismo celular quando grandes quantidades de P são armazenadas nas sementes, o que contribui para o desenvolvimento do embrião, germinação e crescimento das plantas (Maathuis, 2009).

2.3 Respostas da planta à deficiência de fósforo

O fosfato (P_i) é a principal forma de absorção de fósforo pelas plantas através de suas raízes, no entanto encontra-se em quantidades limitadas na maioria dos solos. Em resposta à deficiência de P_i , as plantas desencadeiam uma sequência de respostas adaptativas para priorizar o uso interno de P_i e aprimorar a aquisição externa do mesmo (Song, 2015).

As plantas desenvolveram diferentes estratégias metabólicas e morfológicas para lidar com a deficiência de fosfato, que inclui o deslocamento de fosfolipídios para lipídios não fosforados (por exemplo, sulfolipídios e galactolipídios) e a redução da demanda de ATP para reciclar e otimizar o uso interno de fósforo inorgânico (Zhang, 2014; Mariel, 2021).

É um elemento essencial na reação luminosa da fotossíntese onde a luz assimilada conduz a cadeia de transporte de elétrons na membrana dos tilacóides para gerar ATP e NADPH (Bang, 2021). Quando as plantas são expostas à deficiência de P, níveis reduzidos de P_i nos cloroplastos levam a uma redução na produção de ATP, porque o fósforo inorgânico junto com CO_2 e H_2O são os substratos primários para a fotossíntese (Carstensen et al., 2018).

A redução da síntese de ATP, causa uma concentração de prótons nos tilacóides, o que resulta na pausa do fluxo linear de elétrons, no ciclo de Calvin e essas limitações de ATP diminui a assimilação líquida de CO_2 e fazem com que o NADP + permaneça em sua forma reduzida (Davi, 2009).

Como o P_i participa de muitos processos metabólicos e celulares, as plantas monitoram constantemente seus níveis internos de P_i para ajustar sua atividade metabólica e crescimento, monitorando também as concentrações de polifosfatos de inositol, que por sua vez, mudam as concentrações de acordo com a disponibilidade de P_i (Jung et al., 2018; Mariel, 2021).

As raízes também fazem seus ajustes, mais precisamente a raiz primária que é derivada do tecido meristemático formado embrionariamente, quando em um meio com baixo teor de P, ocorre uma redução no crescimento das raízes, que também correlaciona-se com a redução da diferenciação celular dentro do meristema da raiz primária e a inibição da proliferação celular na zona de alongamento da raiz (Svistoonoff, 2007).

O crescimento limitado da raiz primária resulta em um sistema radicular raso, que explora os recursos do solo com eficiência e pode ser vantajoso em solos com baixo teor de fósforo. Isso pode resultar na redução da aquisição de água, uma vez que o solo superficial costuma secar e a disponibilidade de água geralmente aumenta com a profundidade do solo em um ambiente de seca extrema (Yao, 2013).

Sob condições limitadas de P, os genótipos de culturas geralmente têm melhor desempenho com biomassa de raiz proporcionalmente aumentada e/ou maior comprimento total

de raiz ou área de superfície de raiz, uma vez que raízes maiores e mais expansivas podem permitir maior absorção total de P do solo, ou seja, a arquitetura da raiz facilita uma exploração mais completa dos recursos de P do solo (Bargaz, 2021).

Bichara, (2022), observou que sob disponibilidade de fósforo mudas de *Eucalyptus* obtiveram maior porcentagem de comprimento e de área superficial de raízes nas camadas mais superficiais do solo, obtendo maior crescimento da raiz principal e a formação de pelos radiculares mais compridos ou em maior densidade, se comparadas com controle.

É importante ressaltar que as raízes rasas possuem vantagens na aquisição do fósforo quando estes encontram-se na superfície (rizosfera) onde a maior parte do nutriente tende a se acumular com relação à arquitetura e morfologia radicular (Bang et al., 2020).

2.4 Fertilização fosfatada

O fósforo é adicionado ao solo na forma de fertilizantes fosfatados para atender às necessidades das plantas. No entanto a eficiência geral do uso do P pelas plantas é baixa pois elas utilizam uma pequena fração do P solúvel e o restante rapidamente forma complexos insolúveis com os componentes do solo. Com isso as aplicações frequentes de fósforo inorgânico solúvel são geralmente mais altas do que as necessárias em condições ideais (Roy, 2016). Mesmo sob fertilização adequada com P, apenas uma fração do P aplicado é adquirida pelo crescimento da planta (Vassileva, 2022).

Os fosfatos do solo existem tanto na forma inorgânica como na orgânica, como vimos anteriormente. A forma inorgânica (mineral) do fosfato é compreendida pelos minerais primários (apatitas, strengita e variscita) e pelos secundário (ferro, alumínio e fosfatos de cálcio). Os fertilizantes fosfatados, obtidos principalmente a partir de rochas fosfáticas, é amplamente utilizado na agricultura e tem contribuído de maneira significativa para a geração de alimentos, pilar da segurança alimentar (Brownlie, 2021).

Reservas naturais de rochas fosfatadas são frequentemente utilizadas como matéria-prima para a produção de fertilizantes fosfatados. Aproximadamente 80% da quantidade utilizada é destinada ao uso agrícola como fertilizantes minerais, tendo em vista que o aumento populacional tem impulsionado o consumo de fósforo na produção de alimentos (Horta, 2021).

No Brasil a exigência por aumento na produção de alimentos tem demandado um grande consumo de fertilizantes nas produções agrícolas e ocupa o terceiro lugar em países que mais fornecem alimentos e produtos agrícolas (Bononi, 2020; EMBRAPA, 2022). Em termos gerais, os solos brasileiros têm baixos teores de fósforo (0,03 mg P kg⁻¹), exigindo altas aplicações de fertilizantes fosfatados para atender as demandas (Bononi, 2020).

A extração de minerais mundial é concentrada em uma área relativamente pequena, principalmente no Marrocos e no Saara Ocidental, o que faz com que muitos países dependam de importações para atender às suas necessidades de fósforo (Massucato, 2022). Por exemplo, no Brasil, aproximadamente foram desembarcadas em abril de 2023, nos portos brasileiros 2,95 milhões de toneladas de fertilizantes importados (Conab, 2023).

Devido a redução contínua de fósforo no solo, a produção produtiva das culturas é de apenas 40% das terras cultiváveis global (Dey, 2017). Dentro de algumas décadas, prevê-se que o solo não tenha reservas remanescentes de fósforo (El-Ghany, 2021). Os depósitos minerais de rocha fosfática são limitados. Ao contrário do nitrogênio, o fósforo não pode ser retirado do ar e, ao contrário do carbono em nosso sistema de energia, não há substituição conhecida (Tian, 2021).

A utilização de fertilizantes fosfatados tem sido apontada como uma medida fundamental para se obter maior produção em plantações, tanto no setor agrícola quanto no setor silvicultural (Souza, 2019). Em contrapartida, o meio ambiente é impactado negativamente no longo prazo, quando os solos são excessivamente suplementados com fertilizantes fosfatados. Nas últimas décadas, métodos alternativos que reduzem o uso dos produtos químicos têm se tornado o foco (Kalayu, 2019; Dias, 2022).

E como alternativa viável, o emprego de produtos orgânicos (biofertilizantes, bioestimulantes e/ou bactérias benéficas) tem demonstrado ser uma opção segura e ecologicamente adequada sendo incorporada ao sistema produtivo e promovendo a sustentabilidade dos agrossistemas (Rajjev, 2022).

A inserção dos inoculantes na agricultura requer multifuncionalidade e tem demonstrado em diversos estudos que promovem o crescimento e desenvolvimento dos vegetais, além das vantagens com a segurança do meio ambiente, baixo custo e eficiência gerando uma agricultura sustentável (Timofeeva, 2022).

3. Microorganismos que promovem o crescimento dos vegetais

Espécies bacterianas ou fúngicas no solo, que conferem benefícios às plantas são comumente referidas como microorganismos promotores de crescimento de plantas, muitos dos quais foram desenvolvidos para uso comercial como corretivos do solo para serem implementados em sistemas agrícolas (Lapsansky et al., 2016).

A saúde dos ecossistemas é suportada pelo microbioma dos solos através de vários meios, tais como: ciclos biogeoquímicos, biorremediação, crescimento de plantas e produtividade primária (Cavicchioli, 2019). Os microrganismos, como fungos, protozoários,

actinomicetos e algas, encontram no solo um ambiente propício para se desenvolverem, assim como, uma grande variedade de bactérias (Glick et al., 2012).

Os microrganismos que promovem o crescimento das plantas são naturalmente encontrados dentro e ao redor das raízes das plantas. Esses microrganismos participam de interações ecológicas complexas na rizosfera, influenciando a saúde, o crescimento e as respostas ao estresse de suas plantas hospedeiras (Hayat et al., 2010). Interagir com diversas plantas cultivadas é uma habilidade que permite a eles aprimorar a assistência ao crescimento e desenvolvimento vegetal, tornando as plantas mais resistentes ao ataque de patógenos e promovendo seu desenvolvimento saudável (Olenska, 2020).

Vários metabólitos produzidos por microrganismos têm sido reconhecidos para aplicação comercial, por causa de suas habilidades úteis para promover o crescimento de plantas, produção em massa, eficiência de biocontrole e formulação adequada (Andrade, 2023).

A intensa atividade microbiana é devido a liberação de vários substratos pelas raízes, incluindo íons, enzimas, mucilagem e outros compostos que podem ser utilizados no metabolismo microbiano (Bais, 2006). Dessa forma, as plantas fornecem vitaminas, hormônios e compostos que promovem o desenvolvimento da comunidade bacteriana (Alves et al., 2021).

De acordo com as propriedades funcionais dos microorganismos, esses melhoram o crescimento das plantas possuindo propriedades funcionais que se enquadram em várias categorias, incluindo biofertilizantes que aumentam a disponibilidade de nutrientes, fitoestimuladores que geram hormônios estimulando o crescimento e desenvolvimento, rizomediadores que quebram os poluentes orgânicos e biopesticidas que sintetizam antibióticos e metabólitos antifúngicos no controle de doenças (Dias, 2022). Entre os microorganismos, temos as bactérias que promovem o crescimento das plantas e utilização da mesma em culturas aumentaram nos últimos anos devido ao seu uso versátil, incluindo a mitigação dos efeitos estressantes da escassez de água e salinidade e outros benefícios (Dias, 2022).

A ocorrência e presença de bactérias presentes no solo é influenciada pelas condições do mesmo, que incluem a temperatura, umidade e presença de sal, assim como, outros produtos químicos além dos tipos de plantas encontradas nesses solos (Glick et al., 2012). As bactérias possuem efeitos benéficos para o solo e para os vegetais incluindo: produção de 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) -desaminase que reduz os níveis de etileno nas raízes das plantas em desenvolvimento, produção de reguladores de crescimento vegetal como auxinas, giberelinas, citocinas e certos voláteis, assim como, a fixação simbiótica de nitrogênio, solubilização de minerais como fósforo e outros nutrientes (Satyaprakash et al., 2017).

São representadas por um grupo de microrganismos de vida livre, que estimulam o desenvolvimento das plantas de forma direta (facilitando a aquisição e síntese de nutrientes

fitormônios que afetam diretamente o desenvolvimento da planta) e indireta (atuando no biocontrole de fitopatógenos por meio do cultivo de compostos antagonistas ou da indução de resistência sistêmica) como mostra a Figura 2. Elas constituem de 1 a 50 % e os fungos 0,1 a 0,5 % da respectiva população total no solo (Novo et al., 2018; Dias, 2022).



Figura 2. Mecanismos direto e indireto de promoção de crescimento do vegetal por microorganismos.

Os microorganismos colonizam a rizosfera e as superfícies radiculares, assim como os tecidos vegetais. A rizosfera, dentro desse contexto particular, refere-se a área delgada do solo situada próximo às raízes das plantas que sofrem alterações físicas e químicas devido ao crescimento e atividade radicular (Gomes et al., 2022). Também oferecem nutrientes que são facilmente absorvidos pelas plantas diminuindo o impacto de fatores abióticos e bióticos que causam estresse e protegendo a planta de patógenos nocivos (Rashid, 2016).

4. Microorganismos solubilizadores de fosfato que auxiliam no crescimento e desenvolvimento do vegetal

Microrganismos solubilizadores de fosfato (MSPs) são conhecidos como bactérias ou fungos que tornam o fósforo insolúvel no solo disponível para as plantas (Timofeeva, 2022). A representação de que microorganismos com potencialidades em solubilizar o fósforo não é novo, Gerretsen, (1948) mostrou que culturas puras de bactérias do solo poderiam aumentar a nutrição de P das plantas sob condições controladas através da solubilização de formas precipitadas de fosfatos de cálcio (Ca), desde então vários estudos vêm sendo introduzidos com o uso de MSPs.

O solo se beneficia dos microorganismos solubilizadores de fosfato, pois eles têm a capacidade de converter fosfato inorgânico, que é insolúvel, em ortofosfato que é uma forma de P assimilável pelas plantas, isso os torna componentes cruciais no ciclo edáfico e até mesmo úteis na produção de fertilizantes (Li et al., 2023).

Uma parceria simbiótica é formada entre o microrganismo e a planta, enquanto o microrganismo ajuda a tornar o fosfato insolúvel em forma solúvel, a planta fornece compostos carbonatados que são metabolizados para o crescimento microbiano (Rawat, 2021). Espécies como *Bacillus*, *Pseudomonas*, e fungos pertencentes a *Penicillium* e *Aspergillus*, convertem o P insolúvel em uma forma solúvel (Kalayu, 2019).

Ocorre que quando fertilizantes fosfatados são adicionados ao solo, como mencionado anteriormente, o fosfato torna-se solúvel e pode ser rapidamente imobilizado, tornando-o inacessível às plantas. As bactérias desempenham seu papel nesse processo, convertendo o fosfato orgânico em inorgânico, que é então integrado às células vivas, por meio da produção de ácidos orgânicos e o disponibilizam para absorção e nutrição das plantas (Satyprakash et al., 2017; Kalayu, 2019).

Existem vários grupos microbianos capazes de solubilizar o fósforo do solo e são de natureza diversificada, mais de 2.704 cepas de pelo menos nove espécies de archaea, 88 de fungos e 336 de bactérias foram relatadas como microrganismos com potencial em solubilizar o fósforo retido no solo (Li et al., 2021). A tabela 1 mostra os mais recentes e principais microrganismos usados em pesquisas e culturas nos últimos 10 anos.

Tabela 1-Diversidade de Microrganismos Solubilizadores de fosfato.

Bactérias	Ref.	Fungos	Ref.
<i>Thiobacillus</i>	Mendes et al., (2013)	<i>Glomus aggregatum</i>	Thomas, (2014)
<i>Lysinibacillus</i>	Rajput, (2013)	<i>Arthrobotrys</i>	Pandit et al., (2014)
<i>Micrococcus</i>	Dhanya (2013)	<i>Oidiodendron</i>	Adhikari et al., (2014)
<i>Rhizobium</i>	Zhang, (2013)	<i>Fusarium</i>	Radhakrishnan et al., (2015)
<i>Rhodococcus sp.</i> , <i>Pseudomonas sp.</i> e <i>Arthrobacter nicotinovorans</i>	Pereira, (2014)	<i>Penicillium oxalicum</i> e <i>Aspergillus niger</i>	Li et al., (2016)
<i>Sinomonas</i>	Raj, (2014)	<i>Coccus DIM7</i> <i>Streptococcus PIM6</i>	Wahid, (2016)
<i>Klebsiella</i>	Walpola, (2014)	<i>Curvularia</i>	Spagnoletti et al., (2017)
<i>Gluconacetobacter</i>	Stephen et al., (2015)	<i>Micromonospora sp.</i> , <i>Aminobacter sp.</i> e <i>Arthrobacter sp.</i>	Liu et al., (2017)
<i>Flavobacterium</i>	Paul, (2015)	<i>Cephalosporium</i>	Kaur, (2018)
<i>Paenibacillus</i>	Grady et al., (2016)	<i>Micromonospora</i>	Faried et al., (2019)
<i>Pseudomonas frederiksbergensis</i>	Zeng, (2016)	<i>Trichoderma</i>	Bononi, (2020)
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Srivastava, (2016)	<i>Glomus versiforme</i>	Naheeda, (2020)
<i>Pseudomonas fulva</i> , <i>Enterobacter sp.</i>	Sandhya et al., (2017)	<i>Mortierella</i>	Ozimek, (2020)
<i>Enterobacter xiangfangensis</i>	Fatemeh, (2017)	<i>Cunninghamella</i>	Stamford et al., (2020)
		<i>Cladosporium e Mucor</i>	Elfiati, (2021)

<i>Bacillus licheniformis</i>	Singh, (2019)	<i>Mucor ramosissimus,</i> <i>Candida krissii</i>	Imran et al., (2021)
<i>Kushneria</i>	Navarro-Torre et al., (2018)	<i>Cladosporium</i>	Răut et al., (2021)
<i>Bacillus subtilis cepa Q3</i> <i>e Paenibacillus sp</i>	Ahmad, (2018)	<i>Aspergillus tubingensis e</i> <i>Penicillium chrysogenum</i>	Ahmad, (2022)
<i>Pantoea agglomerans</i>	Chen, (2019)	<i>Oidiodendron e Lachnum</i> <i>pygmaeum ZL6 (Lp ZL6)</i>	Lou et al., (2022)
<i>Leclercia adecarboxylata</i>	Teng, (2019)	<i>Ganoderma philippii e</i> <i>Fusarium oxysporum</i>	Asril, (2022)
<i>Salmonella</i>	Paiter, (2019)	<i>Mortierella sp.,</i>	Sang, (2022)
<i>Klebsiella variicola,</i> <i>Ochrobactrum pseudo</i> <i>grignonense</i>	Nacoon et al., (2020)	<i>Sclerotium</i>	Silva et al., (2022)
<i>Serratia</i>	Blanco-Vargas et al., (2020)	<i>Chaetomium</i>	Silva et al., (2022)
<i>Enterobacter ludwigii</i>	Adhikari, (2020)	<i>Chaetomium</i>	Silva et al., (2022)
<i>Azospirillum sp.</i>	Rasit et al., (2020)	<i>Paecilomyces lilacinus</i>	Wang, (2023)
<i>Enterobacter hormaechei</i> <i>sp.</i>	Roslan, (2020)	<i>Rhizophagus irregularis</i>	Naheeda, (2023)
<i>Pantoea agglomerans ZB</i>	Li et al., (2020)	<i>Purpureocillium lilacinum</i>	Santos, (2023)
<i>Beijerinckia</i>	Santos et al., (2021)	<i>Bacillus, Acidobacteriales,</i> <i>Nitospira e Ellin 6067</i>	Ge, (2023)
<i>Acinetobacter lwoffii</i> <i>Bac109</i>	Silva et al., (2021)	<i>Cochliobolus, Bipolaris e</i> <i>Curvularia</i>	Khan et al., (2023)
<i>Burkholderia cenocepacia</i>	Chen et al., (2022)	<i>Alternaria</i>	Ferreira et al., (2023)
<i>Agrobacterium</i>	Tounsi et al., (2022)	<i>Helminthosporium</i>	Xu, (2023)
<i>Bacillus cereus,</i> <i>Solibacillus isronensis,</i> <i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	Maharana, (2022)	<i>Paecilomyces</i>	Wang et al., (2023)
<i>Bacillus megaterium e</i> <i>Lysinibacillus sp.</i>	Massucato et al., (2022)		
<i>Erwinia</i>	Devi, (2022)		
<i>Sanguibacter inulinus</i>	Amy. (2022)		
<i>Pseudomonas putida</i>	Wang et al., (2023)		
<i>Pantoea sp., Klebriella</i> <i>sp., Brevibacterium sp.,</i> <i>Acinetobacter sp.,</i> <i>Cellulomonas sp.,</i> <i>Alcaligenes sp.,</i> <i>Pseudomonas sp.</i>	Ullah, (2023)		
<i>Enterobacter cloacae,</i> <i>Pseudomonas pseudoalcaligenes e</i> <i>Bacillus thuringiensis</i>	Patingoso et al., (2023)		
Actinomicetes		Cianobactérias	
<i>Streptomyces fulvissimus,</i> <i>Streptomyces,</i> <i>Streptoverticillium</i>	Nandimath et al., (2017)	<i>Anabaena variabilis,</i> <i>Westiellopsis prolifica</i>	Aman et al., (2019)
<i>Microbacterium lacusdiani sp.</i>	Zhang et al., (2017)	<i>An., Scytonema sp.abaena</i> <i>sp.</i>	Antisar, (2021)
<i>Streptomyces spp</i>	Buzón-Durán et al., (2020)	<i>Calothrix braunii, Nostoc</i> <i>sp</i>	Sharma et al., (2021)
<i>Streptomyces</i>	Abbaci, (2021)		

Microrganismos solubilizadores de fosfato são ubíquos, com sua composição de espécies que mudam de solo para solo. Sendo isolados da rizosfera de várias plantas, estes são metabolicamente ativos (Kalayu, 2019).

4.1 Fungos solubilizadores de fosfato

A presença de fungos no sistema do solo é importante porque esses microrganismos são participativos no seu processo de formação através de sua alta capacidade de utilização do carbono disponível, atuam na ciclagem de nutrientes e na fertilidade do solo (Jiao et al., 2022; Beheshti et al., 2022). Diversos são os gêneros fúngicos capazes de solubilizar o fósforo indisponível no solo e os disponibilizar as plantas. Dentre os gêneros mais eficientes e comumente utilizados se destacam o *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Acremonium*, *Hymenella* e *Neosartorya* inclusive no âmbito comercial (Vassileva et al., 2022; Ichriani et al. 2018).

Fungos e bactérias fixadoras de nitrogênio são responsáveis por 5 a 80% de todo o nitrogênio e até 75% da aquisição de P pelas plantas. Muitos fungos podem dissolver fosfato insolúvel ou facilitar a aquisição de fósforo pelas plantas e, assim, formar um importante componente de produtos microbianos comerciais, por exemplo *Aspergillus*, *Penicillium* e *Trichoderma* que possuem alta eficiência na solubilização (Vassileva et al., 2022).

Os fungos são considerados ferramentas essenciais na composição da microbiota do solo, por atuarem de forma efetiva na aquisição de nutrientes, no rendimento agrícola, nas relações ecológicas e suas atividades metabólicas (Rajwar et al., 2018).

4.2 Mecanismos de solubilização de fósforo por fungos

Mecanismo de solubilização de fosfato por fungos: O uso de fungos solubilizadores de fosfato é uma estratégia biotecnológica promissora no manejo da adubação fosfatada (P), pois permite a utilização de fosfatos naturais ou a recuperação do P fixado no solo partículas. *Aspergillus niger*, *Penicillium canescens*, *Eupenicillium ludwigii* e *Penicillium islandicum* foram capazes de solubilizar todas as fontes de fósforo (Manoharachary, 2017).

Os fungos utilizam mecanismos de ação no solo, sendo os principais a mineralização, que consiste na conversão do fósforo orgânico em fósforo inorgânico, forma prontamente assimilável, compreendida pela acidificação, quelação e secreção de prótons e as fosfatases (Figura 2) (Nahas et al., 1982).

A acidificação é o processo de produção de ácidos orgânicos, como ácido cítrico, ácido glucônico, ácido oxálico e o ácido tartárico que consiste na conversão do fósforo orgânico em fósforo inorgânico, ou seja, a forma prontamente assimilável. O mecanismo de quelação possui

a capacidade de complexar íons metálicos ligados a fosfatos, como ferro e alumínio, cobre, níquel, entre outros cátions, tornando o fósforo disponível na solução do solo (Carmo, 2017; Raymond et al., 2020).

A secreção de prótons é um processo de permuta iônica que promove a acidificação do ambiente ao redor dos microrganismos. Neste processo há absorção de ânions e o excesso de prótons H^+ é liberado no citoplasma da célula microbiana o que acidifica o meio (Gaind, 2016). As enzimas fosfatases são moléculas capazes de hidrolisar o fósforo composto nos fitatos, fosfolipídeos e ácidos nucleicos, sendo classificadas em alcalinas, ácidas e proteicas, que são capazes de transformar o fosfato orgânico em uma forma inorgânica (Carmo, 2017; Leitão et al., 2010).

4.3 Interação dos fungos solubilizadores de fosfato no vegetal

O solo é um ambiente de composição dinâmica, logo coexistem complexos bacterianas e fúngicas altamente diversas. As associações de microrganismos endófitos às plantas se apresentam como uma relação mutualística desejada e promissora (Halsey et al., 2016).

Essa interação dos fungos com os vegetais ocorre através das raízes os fungos por exemplo, *Trichoderma* spp. possuem mecanismos como a eficiência de solubilizar nutrientes como o fosfato, conversão de materiais para uma forma útil para a planta e produção de fitohormônios que atuam na promoção de crescimento vegetal (Araujo, 2019). O ácido indolacético é um hormônio vegetal que favorece o desenvolvimento das plantas e melhora a absorção de nutrientes e água (Oliveira et al., 2012).

Certos fungos possuem a capacidade de estabelecer uma relação mutuamente benéfica com o tecido vegetal, sem causar sintomas de doenças. Esta é uma adaptação extrema, onde a planta fornece ambientes protegidos e nutrientes orgânicos (vitaminas, carboidratos, minerais, ácidos orgânicos) e em troca obtém metabólitos específicos. Esses metabólitos promovem atividades fisiológicas e protegem a planta contra estresses abióticos (calor, seca e sal) e abióticos (mamíferos, insetos e pássaros) (Parvez et al., 2023)

A associação de hifas fúngicas e colonizações bacterianas fornecem microhabitats com substratos de carbono abundantes e disponíveis, que juntos são capazes de aumentar sua eficiência e o benefício às plantas (Halsey et al., 2016; Parvez et al., 2022). Logo que de forma singular ou conjunta, é capaz de aumentar a produtividade das culturas e se estender para demais cultivos sucessivos na mesma área (Li et al., 2019; Parvez et al., 2022).

4.4 Fatores que afetam a solubilização do fosfato por fungos

Para a completa atividade dos microrganismos fúngicos no solo é necessário que alguns fatores sejam atendidos. Em pesquisas realizadas em campo são encontrados resultados inconsistentes em comparação a trabalhos prévios realizados *in vitro* ou em solo esterilizado. A divergência de resultados se deve a incompatibilidades de alguns fatores, isso porque a adição das comunidades fúngicas podem conflitar com a nativa, que altera o microhabitat da atmosfera, pode haver falta de especificidade entre os microrganismos e as plantas, competição por nutrientes e até mesmo caráter predatório (Zúñiga-Silgado et al., 2020).

A ação dos microrganismos fúngicos também poderá ser interrompida ou dificultada devido a presença de fatores bióticos na solução do solo, como temperatura, pH, tipo de argila, tipo de solo, presença de defensivos agrícolas e disponibilidade de substratos orgânicos (Van ven et al., 1997). Estes mecanismos quando alterados em relação a condição ótima determinada pela comunidade microbiana pode impedir sua ocorrência, como o tipo de solo afetando o processo de acidificação, método essencial para a conversão do fósforo no solo (Zúñiga-Silgado et al., 2020).

Em relação a solubilização do fosfato diversos são os fatores que podem contribuir para a interrupção do modo de ação desses fungos, associado ou não a fatores bióticos e abióticos na rizosfera. Desse modo, a fonte de fósforo utilizada e a dosagem podem vir a prejudicar a interação do microrganismo com o fertilizante, ou seja, diferentes fontes de fosfato podem se agregar e serem melhor trabalhadas por tipos específicos de microrganismo (Silva Filho et al., 2002).

4.5 Contribuição dos fungos solubilizadores de fosfato na mitigação do estresse abiótico

A comunidade fúngica no solo representa um diverso conjunto de microorganismos com adaptabilidades variadas a condições abióticas de solo e ambiente, como salinidade, seca, metais pesados e variações de pH preservando sua atividade metabólica (Vassileva et al., 2022). O uso destes microrganismos pode favorecer as plantas em diferentes aspectos, como no aumento do crescimento e a tolerância ao estresse hídrico, salinidade, deficiência nutricional e ser usado como biorremediação para remoção de metais pesados do solo (Wang et al., 2023).

A água como um fator limitante pode levar maior estresse aos vegetais, sua privação impede que rotas metabólicas sejam prosseguidas, uma vez que, os microrganismos fúngicos são capazes de aliviar a ocorrência deste estresse por meio da associação das raízes e estendendo, por mutualismo, sua profundidade no solo promovendo o alcance de água em maior espectro, quando comparado a raiz nua (Sharma et al., 2023).

Essa associação radicular também é observada aumentando a resistência das plantas quanto a salinidade. Quando o solo atinge condições de alta salinidade o ambiente radicular se torna seco como em situações de privação hídrica e alterando a disponibilidade de nutrientes para as plantas, afeta sua capacidade fotossintética e leva a aumento de absorção de íons, promovendo a toxicidade. Desse modo, a presença dos microrganismos se torna fundamental por exercer função de osmoproteção e biocontrole no ambiente de rizosfera (Sharma et al., 2023).

O uso dos microrganismos possui resultados positivos por serem capazes de tolerar e realizar a fitorremediação em solos onde há acúmulo de metais pesados, que por sua vez é prejudicial às plantas, uma vez que, causam efeitos negativos no metabolismo vegetal e contaminam a área tornando-a não agricultável. (Sharma et al., 2023).

Episódios de estresses somados afetam os vegetais em seu metabolismo primário, básico para sobrevivência, como distúrbios na fotossíntese que afeta a absorção de nutrientes, senescência foliar, desordem celular e redução do crescimento (Oliveira et al., 2013). Desse modo, a adoção de técnicas como a biofertilização através de fungos solubilizadores promove uma forma ecologicamente correta de absorção de nutrientes, como o fósforo indisponível e através de suas diversas atribuições no solo mitigar os efeitos degenerativos das plantas (Sharma et al., 2023).

5. Bactérias solubilizadoras de fosfato

No início do século XX, iniciaram-se estudos específicos sobre os fundamentos do controle biológico de patógenos microbianos. O primeiro fertilizante comercializado contendo bactérias, chamado Alinit, foi desenvolvido a partir de uma cepa de *Bacillus*. Onde dados apontaram que o rendimento das colheitas inoculadas com a cepa aumentou cerca de 40% (Kilian et al., 2000).

Embora a deficiência de P nas plantas seja um problema generalizado, a pesquisa sobre o uso de bactérias solubilizadoras de fosfato como uma alternativa ecológica ou complemento para fertilizantes químicos está localizada principalmente na América do Sul e na Ásia (Alori, 2017). As bactérias solubilizadoras de fosfato respondem por 1-50% do número total de vários microrganismos (Khoshru, 2019). A diversidade de bactérias com capacidade em solubilizar fosfato se estende pelos gêneros: *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Serratia*, *Rhodococcus* e *Enterobacter* e também alguns fungos como *Penicillium* e *Aspergillus* (Shrivastava, 2018).

As bactérias (*Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium* e *Enterobacter*) foram até agora conhecidas como solubilizantes de fosfato mais eficazes em pesquisas (Walpola, 2012). A

literatura aponta também as rizobacterias *Serratia*, *Chryseobacterium*, *Gordonia*, *Phyllobacterium* e *Delftia* sp. com potencialidades em solubilizar o fósforo (Elhaissofi, 2022).

As bactérias do gênero *Bacillus* são indivíduos gram-positivos espalhados pela rizosfera. Estimulam a nodulação de leguminosas e fixação de nitrogênio e absorção de nutrientes. Entre as espécies que se destacam como insumos agrícolas podemos citar as seguintes: *Bacillus fimus*, *Bacillus licheniformis*, *Bacillus megaterium*, *Bacillus mucilaginosus*, *Bacillus pumilus*, *Bacillus subtilis*, *Bacillus subtilis* var. *amyloliquefaciens* (Melo, 2021). A inoculação do gênero *Bacillus subtilis* Bs08e *B. subtilis* Bs10 proporcionou desenvolvimentos na altura em todas as plantas inoculadas de *Eucalyptus urograndis*, evidenciando este microrganismo como promotores de crescimento para espécies florestais (Luciano, 2023).

O gênero *Pseudomonas* que é também aplicado em pesquisas é comumente relatado devido sua distribuição e ocorrência natural nos biomas (Dias, 2022). As espécies de *Pseudomonas* mais relevantes para a agricultura são *P. fluorescens* e *P. putida*, que ratificaram a eficiência desse gênero no desenvolvimento e produtividade de plantas (Sottero, 2003).

As bactérias do gênero *Azospirillum*, são amplamente conhecidas na literatura por produzirem compostos reguladores de crescimento como ácido indol-3-acético (AIA) e giberelinas (Dobbelaere et al., 2002). Existem descritas na literatura, diversas espécies sendo: *A. lipoferum*, *A. brasilense*, *A. amazonense*, *A. halopraeferens*, *A. irakense*, *A. largimobile*, *A. doebereinereae*, *A. oryzae*, *A. melinis*, *A. canadense*, *A. zaeae*, *A. rugosum*, *A. palatum*, *A. picis* e *A. thiophilum*. Contudo, as espécies mais utilizadas em pesquisas são: *A. lipoferum* e *A. brasilense* (Zambrano et al., 2007).

Com uma capacidade em fixar nitrogênio, produzir fitormônios como auxina e etileno, o gênero *Enterobacter* também atua no desenvolvimento das raízes e pelos radiculares (Santi Ferrara et al., 2012). Os indivíduos do gênero *Streptomyces* são bactérias gram-positivas, que embora menos estudadas, podem apresentar uma série de características que podem melhorar o crescimento das plantas por meio da biofertilização, bioestimulação ou bioproteção (Nhera, 2011).

Embora as bactérias solubilizadoras de fosfato sejam prevalentes no solo, sua quantidade é insuficiente para competir com outros microorganismos encontrados na rizosfera (Richardson, 2001). Portanto sua sobrevivência dependerá da composição do solo, estado fisiológico, temperatura, pH e teor de umidade (Khan, 2007). O uso dessa biotecnologia tem se destacado em culturas muito importantes para a agroindústria brasileira e tem demonstrado aumentar significativamente a produtividade de culturas como milho e soja (Santos, 2021). Um experimento utilizando a cepa *Bacillus velezensis* promoveu positivamente o crescimento, a fisiologia e a produção de trigo em experimentos em casas de vegetação (Aftab, 2022).

Já se somam inúmeras pesquisas com o uso de bactérias solubilizadoras de fosfato na agricultura. Lucero et al., (2021), recentemente relatou em sua pesquisa que a bactéria *Enterobacter* sp. J49 promoveu o crescimento de plantas de milho e soja por aumentar a capacidade de solubilização de fosfato. A inoculação da estirpe PSB *Bacillus pumilus* (A3) aumentou o comprimento das raízes e caules de *Solanum tuberosum* após 28 dias (Yanez-Ocampo, 2020).

Estudos de Ahmad et al., (2021) relataram a integração de cepas solubilizadoras de fosfato e zinco (*Bacillus subtilis* IA6, *Paenibacillus polymyxa* IA7, *Bacillus* sp. IA16 e *Bacillus aryabhatai* IA20) como potenciais inoculantes para melhorar o crescimento do algodão em condições semiáridas. A inoculação de arroz com cepas de *Burkholderia* sp, *Enterobacter* sp, *Paenibacillus kribbensis* e *Pseudomonas* sp contribuíram para o crescimento e nutrição das culturas (Costa et al., 2015).

Suleman, (2018) investigou o efeito de bactérias solubilizadoras de fosfato isoladas de solos inexplorados e seu efeito sobre o crescimento do trigo e absorção de P e observou que a cepa *Pseudomonas* sp., produtora de ácido glucônico O MS16, pode ser considerado um candidato promissor para a produção de biofertilizante solubilizador de fósforo para trigo em solos deficientes em P. A combinação de *Pseudomonas* sp. e *Serratia* sp. apresentaram capacidade de crescimento em fosfato de rocha promovendo a germinação de sementes de *A. cepa* (Vargas et al., 2020).

5.1 Mecanismos de solubilização do fósforo por bactérias

As bactérias aplicam várias abordagens para tornar o fósforo retido aos colóides do solo, disponível para absorção pelas plantas (Rajeev, 2022). O principal mecanismo de solubilização do P do solo é a diminuição da acidez do solo pela produção microbiana de ácidos orgânicos ou liberação de prótons (Kumar, 2018).

A dissolução do fósforo pelas bactérias pode ocorrer através da secreção de prótons e produção de ânions orgânicos (citrato, oxalato, gluconato). Os prótons secretados acidificam o ambiente ao redor das bactérias e levam à dissolução de minerais de fosfatos inorgânicos (principalmente minerais cálcio) (Raymond, 2020). A figura 2, mostra uma representação esquemática de como ocorre a solubilização e mineralização do fósforo por bactérias solubilizadoras.

Os ácidos orgânicos produzidos durante a solubilização, atuam na diminuição do pH, no aumento da quelação dos cátions ligados ao P, na competição com P para os locais de adsorção

no solo, formando complexos solúveis com íons metálicos associados ao P insolúvel (Ca, Al, Fe).

Esses ácidos orgânicos são produtos do metabolismo microbiano, principalmente por respiração oxidativa ou por fermentação quando a glicose é utilizada como fonte de carbono (Satyaprakash et al., 2017). A excreção desses ácidos orgânicos no meio ambiente é acompanhada por uma diminuição do pH. Surpreendentemente, não há correlação entre o pH e a quantidade de fósforo solubilizado, e tem sido amplamente aceita como o principal mecanismo de solubilização de P inorgânico e vários estudos documentam bem a produção de ácidos orgânicos no processo de solubilização (Khoshru, 2023).

A capacidade de solubilização depende da força e da natureza dos ácidos. Os ácidos tri e dicarboxílicos são mais eficazes do que os ácidos monobásicos e aromáticos, e os ácidos alifáticos rendem mais na solubilização do fosfato do que os ácidos fenólicos, cítrico e fumárico (Timofeeva, 2022).

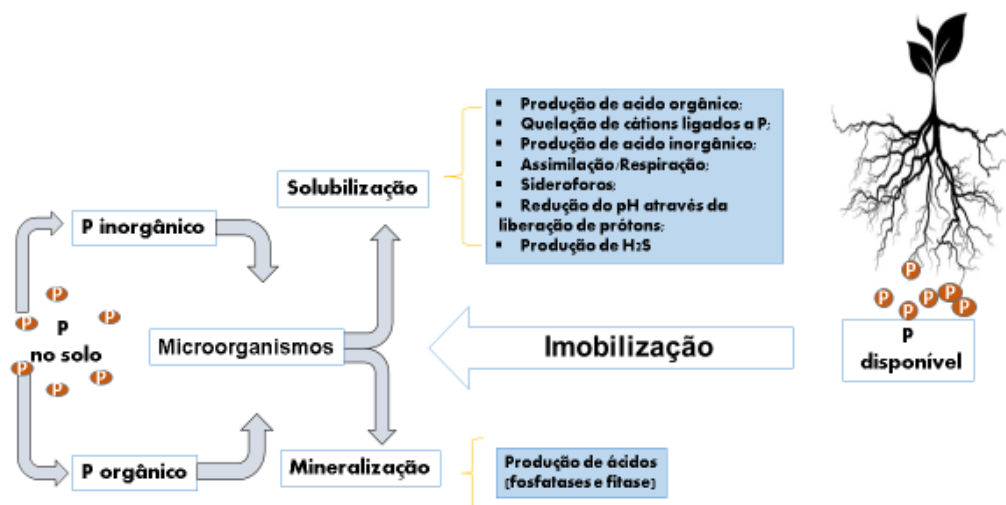


Figura 3-Representação esquemática do mecanismo de solubilização/mineralização e imobilização de P do solo por microrganismos (fungos e bactérias) solubilizadores.

5.2 Fatores que afetam a solubilização do fosfato por bactérias

É importante compreendermos que o solo representa um ambiente heterogêneo que permite o desenvolvimento de muitos microrganismos que estão em contínua interação com outras espécies em condições de simbiose, antagonismo, mutualismo, parasitismo e como saprófitas (BHAT, 2019).

Dentre os diversos fatores que podem afetar a solubilização do fosfato por bactérias incluem, a resistência com outros microrganismos do solo, estágio da vegetação da planta, condições ambientais, tipo de solo da zona climática, tipo de planta, práticas agrônomicas,

sistemas de uso da terra e propriedades físico-químicas do solo, incluindo conteúdo de matéria orgânica e pH (Seshachala, 2012).

Outras condições que podem afetar a solubilização ou diversidades de bactérias existentes no solo, como: metais pesados, seca, inundação, intensidade de luz, e temperatura, alteram a rizosfera e o potencial das bactérias e outros microorganismos afetando o crescimento dos vegetais existentes nesse ambiente (Teixeira, 2017).

Microrganismos solubilizadores de fósforo de solos submetidos a condições ambientais extremas, como solos salinos e alcalinos, solos pobres em nutrientes ou solos de ambientes de temperatura acentuada, tendem a solubilizar mais fosfato do que aqueles em solos em condições temperadas (Timofeeva, 2022). Relatos sobre condições de temperatura a 28°C, bactérias obtiveram maior capacidade solubilizante de $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ (Zhu et al., 2011).

Para uma interação benéfica é necessário que as BSF sejam capazes de usar os exsudatos radiculares para colonizar as raízes, proliferando-as rapidamente, também é preciso que haja competição com a microbiota nativa se adaptando às mudanças ambientais para assim mitigar estresses abióticos nas plantas (Msimbira, 2020).

5.3 Interação das bactérias solubilizadoras de fosfato no vegetal

A interação das BSF com as plantas a maioria delas ocorre no microssistema da rizosfera. À medida que a planta se desenvolve, ocorre o fenômeno de rizodeposição (liberação de exsudatos radiculares) e isso influencia na atração de microrganismos benéficos e rejeição aos prejudiciais (Novo, 2018).

Exsudatos radiculares de diferentes espécies de plantas são liberados na rizosfera e consistem em aminoácidos, açúcares, flavonoides e enzimas, fornecendo vitaminas, compostos e hormônios que favorecem o desenvolvimento de populações bacterianas (Alves, 2021). As bactérias, por outro lado, além de proteger as plantas de patógenos, também fornecem nutrientes para as plantas e atenuam estresses bióticos e abióticos (Novo, 2018).

Auxina, etileno, ácido abscísico, citocininas e giberelinas são fitohormônios bem conhecidos (Timofeeva, 2022). Na liberação de fitohormônios ocorre a influência da proliferação celular, levando a mudanças na arquitetura do sistema radicular por meio da superprodução de raízes laterais e pêlos radiculares, seguida de aumento da absorção de nutrientes e água (Randy et al., 2009).

Como vimos anteriormente os microrganismos beneficiam seu hospedeiro de forma direta, produzindo uma série de compostos que auxiliam na nutrição dos vegetais e indireta de

forma a conferir proteção às plantas contra os fatores bióticos (pragas e patógenos) e abióticos (déficit hídrico, salinidade, e estresse iônico) (Dias, 2022).

As bactérias associam-se a plantas hospedeiras colonizando a rizosfera e os tecidos internos da planta. A colonização começa à medida que as bactérias se movem em direção ao sistema radicular da solução do solo, ou quando através das raízes encontram bactérias à medida que se desenvolvem no sistema do solo. O movimento que as bactérias realizam ocorre devido à quimiotaxia de exsudatos radiculares que possuem certa especificidade com receptores de membrana celular bacteriana (Hashem, 2019).

Wu et al., (2019) aponta em sua pesquisa que as bactérias *B. aryabhatai* e *P. auricularis* tem o potencial de servir como substitutos orgânicos para fertilizantes químicos na agricultura resultando em diminuição da contaminação ambiental.

5.4 Contribuição das bactérias solubilizadoras de fosfato na mitigação do estresse abiótico

A solubilização de fosfato e a fixação de nitrogênio por bactérias são cruciais para melhorar a fertilidade do solo e recuperar suas propriedades, principalmente frente a fatores abióticos, aumentando a produtividade das culturas (Tarigan, 2023).

Os estresses abióticos mais frequentes que as plantas enfrentam incluem secas (figura 4), temperaturas extremas, metais pesados e solos salinos (Bhatnagar, 2008). Estresse é definido por Taiz et al., (2004) como um fator externo, que afeta negativamente a planta, que passam por uma série de mudanças na morfologia, fisiologia, bioquímica e processos moleculares.

O estresse hídrico, é um fator abiótico que pode causar alterações no metabolismo e desenvolvimento dos vegetais, com as mudanças climáticas globais que por sua vez impactam a produtividade levando em conta os métodos de resistência, tempo de exposição aos estressores e potencial de plasticidade fenotípica de cada espécie (Dias, 2022).

Os mecanismos que as bactérias desenvolvem que beneficiam as plantas sob déficit hídrico envolvem: fitohormônios (ácido, ácido abscísico, giberelinas, citocininas e auxinas), produção de aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) deaminase reduz os níveis de etileno, como antioxidantes, acúmulo de osmólitos compatíveis, produção de exopolissacarídeos e biofilmes, imobilização e solubilização de nutrientes além de produção de sideróforos (figura 4) (Timmusk, 2014).

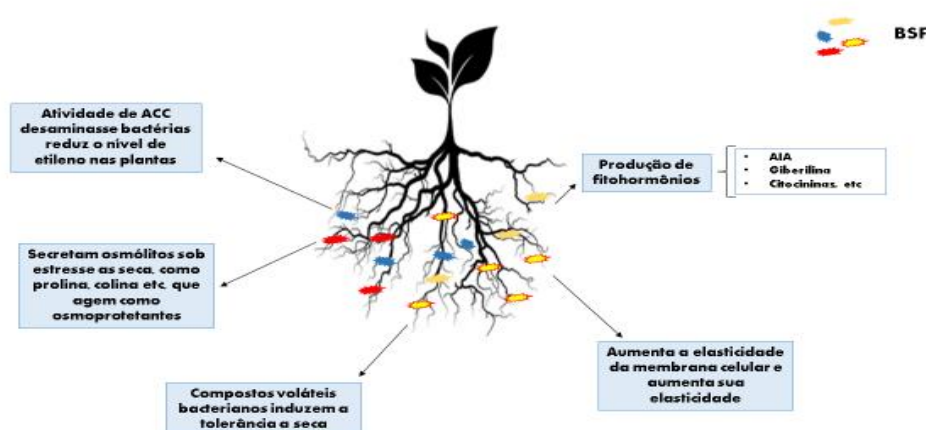


Figura 4—Síntese dos mecanismos das plantas a tolerância à seca, conferidos por BSF.

Além das limitações mencionadas anteriormente, as culturas que crescem no campo experimentam redução da produtividade agrícola como resultado de pressões ambientais de fatores abióticos (Dweipayan, 2016). Para lidar, as plantas desenvolveram mecanismos para evitar ou resistir a condições de estresse. A eficácia de sua resposta é determinada principalmente por sua capacidade de detectar o sinal de estresse, que desencadeia uma série de vias de sinalização e ativação de genes que aumentam sua resistência (Imran, 2021).

As bactérias que promovem o crescimento dos vegetais vêm sendo empregadas por sua capacidade de produzir diversos fitohormônios para combater o estresse nas plantas (Khanna et al., 2022). Estirpe de *P. agglomerans* tolerante à temperatura, demonstrou ser eficaz como parte de um fertilizante microbiano no suporte ao crescimento e absorção de P no milho (Sarikhani, 2019).

Utilizar a capacidade das bactérias que promovem o crescimento das plantas pode servir como uma abordagem alternativa para melhorar a capacidade das plantas de suportar o estresse. A co-inoculação de *A. brasilense* e *B. japonicum* amenizou os efeitos adversos limitados pelo estresse hídrico ao crescimento da soja (Silva, et al., 2019).

A combinação de *Pseudomonas putida* e ácido salicílico podem mitigar o estresse hídrico e melhorar o crescimento das plantas (Tanveer et al., 2023). Cepas de *Bacillus subtilis* podem fornecer tolerância contra estresse hídrico em trigo e aumento na eficiência fotossintética (Barmawal, 2017). O uso combinado de bactérias *Bacillus sp.* e fungos micorrízicos arbusculares *Rhizophagus clarus* promoveram a absorção do fósforo em plantas sob seca severa (Antonio, 2023).

Estudos de Ji et al. (2022) inocularam cepas bacterianas de *Bacillus subtilis* HG-15, pré-selecionadas como tolerantes às condições salinas, os autores observaram que os parâmetros de biomassa, fotossíntese, teor de clorofila e níveis de fluorescência de clorofila de plântulas de

trigo não inoculadas foram inibidos em diversos graus. A inoculação com a cepa HG-15 ocasionou aumento significativo no peso seco e fresco das plantas.

A combinação de fungo micorrízico *Glomus fasciculatum* e da bactéria solubilizadora de fosfato *Bacillus megaterium var phosphaticum*, podem aumentar sinergicamente a tolerância salina de *Lycopersicon esculentum L.* (Sivakumar, 2019). A cepa tolerante à seca e solubilizadora de fósforo, *P. libanensis* EU-LWNA-33, contribuiu para o crescimento, bem como os parâmetros fisiológicos do trigo exposto ao estresse hídrico em condições de casa de vegetação (Kour, 2020).

Sob altas doses de mercúrio mudas de *Lupinus albus* var, inoculadas com bactérias *Bacillus toyonensis* e *Bacillus toyonensis*, demonstraram desenvolvimento biométrico (comprimento da raiz, peso e número de raízes secundárias) evitando os efeitos tóxicos do metal pesado (Robas, 2022).

6.Utilização de microorganismos solubilizadores de fosfato em espécies florestais

Apesar de todos os benefícios relatados com o uso de microrganismos em espécies agrícolas, pouco se conhece sobre os efeitos em espécies florestais. Em sistemas agroflorestais na Amazônia, onde os fertilizantes solúveis possuem preços elevados, custos de transporte e baixo poder aquisitivo dos produtores, a utilização de bactérias solubilizadoras de fosfato pode servir como uma alternativa econômica (Barroso, 2001).

Ao contrário das plantas anuais, as árvores precisam de décadas para crescer e dependem fortemente do acesso e reciclagem dos nutrientes do solo e da água (O. Nicolitch, 2016). É importante ressaltar que a diversidade de árvores plantadas também pode melhorar as propriedades funcionais da microbiota do solo (Beugnon et al., 2021).

A falta de conhecimento sobre o desempenho ecofisiológico das espécies nativas crescendo em ambientes alterados tem se tornado um fator limitante nos últimos anos. Tendo em vista que o desmatamento tem crescido de forma gradual na Amazônia, estudos ecológicos, silviculturais e fisiológicos de espécies arbóreas crescidas sob condições de plantio ou regeneração natural ainda são poucos e fragmentados (Santos, 2006; Costa et al., 2022).

Poucos são os achados na literatura sobre com o uso de microrganismos solubilizadores de fosfato inoculados em plantios florestais (Tabela 2). Temos alguns poucos avanços, sobretudo, o sistema de produção florestal ainda pode ser aprimorado com a utilização de bactérias promotoras de crescimento de plantas (Kondo, 2021).

Puri et al., (2020) analisando o potencial de promoção do crescimento vegetal de seis cepas bacterianas selecionadas, detectou-se que a bactéria *Caballeronia sordidicola* LS-S2r,

poderia potencialmente ser usadas como biofertilizantes abrangentes para árvores da floresta boreal sob condições edáficas altamente perturbadas e pobres em nutrientes.

Tabela 2-Microorganismos solubilizadores de fosfato no crescimento de mudas de espécies florestais.

Gênero	Espécies	Resultados	Referências
<i>Micorrizas arbusculares</i>	<i>Dicorynia guianensis</i> e <i>Eperua falcata</i>	Auxiliaram no crescimento das espécies.	Grandcourt, (2004)
<i>Azospirillum brasilense</i> , <i>Azospirillum brasilense</i> , <i>Azomonas</i> e <i>Azorhiphillus</i>	<i>T. micrantha</i> e <i>C. estrellensis</i> ,	Ocasionaram alterações morfofisiológicas promovendo maior absorção do N, regulação osmótica, defesa contra estresse oxidativo e melhora no metabolismo fotossintético	(Tiepo et al., 2018).
<i>Pseudomonas orientalis</i> e <i>Chaetomium cupreum</i>	<i>Eucalyptus globulus</i>	Promoveram crescimento e tolerância ao estresse por cobre.	Ortiz et al., (2019)
<i>Azospirillum brasilense</i> e <i>Azospirillum brasilense</i> sp	<i>Cepropia pachystachya</i> e <i>Cariniana estrellensis</i>	Ocasionaram menor dano oxidativo e maior tolerância à seca, mostrando a eficiência das bactérias frente a fatores abióticos.	Tiepo et al., (2020).
<i>Enterobacter hormaechei</i> subsp. <i>xiangfangensis</i>	<i>Pinus oocarpa</i>	Observou-se que o teor de minerais aumentou, principalmente nitrogênio nas raízes e fósforo nos caules.	Sánchez-Cruz, (2020)
<i>Penicillium oxalicum</i> G17 e <i>Burkholderia</i> Sp. WJ27	<i>Pinus massoniana</i>	Promoveram o crescimento das mudas e melhoraram a fertilidade do solo.	Xu, (2023)
<i>Bacillus widmannii</i> , <i>paramycoides</i> e <i>Lysinibacillus fusiformis</i> ,	<i>Bertholletia excelsa</i>	Auxiliou na propagação da espécie através da técnica de miniestaquia, levando a concluir que bactérias podem diminuir a pressão na floresta com a recuperação de áreas degradadas.	(Ribeiro, 2023).
<i>Saccharomyces</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Azospirillum</i> e <i>Rhizobium</i>	<i>Pinus taeda</i>	A inoculação do consórcio resultou em aumentos de cerca de 3% no diâmetro do caule, confirmando que a inoculação no campo pode melhorar o desenvolvimento inicial das mudas de <i>P. taeda</i> .	Goede, (2020).

7. Bioformulação de microrganismos solubilizadores de fosfato para melhorar a eficiência no uso de P

As tendências recentes para diligências de fertilizantes ecologicamente e economicamente viáveis têm impulsionado a busca por um novo movimento em direção à agricultura sustentável. A agricultura consistente compreende a abordagem mais significativa

para trabalhar contra o declínio da qualidade ambiental, mantendo o equilíbrio ecológico estendido dos ambientes (Abawari, 2020).

Bioinoculantes é definido como organismos vivos que auxiliam na disponibilidade e absorção de nutrientes pelas raízes das plantas na rizosfera. Também pode ser definido como inoculantes microbianos que são uma tecnologia promissora para reduzir o uso de inorgânicos convencionais (Maitra, 2021). São produtos orgânicos ecologicamente corretos que contêm microrganismos específicos, em formas concentradas, incluindo fungos e bactérias derivados do solo rizosférico, e têm se mostrado alternativas eficazes e econômicas (Nasr et al., 2021).

Sabemos que todos os elementos trazidos como fertilizantes químicos podem ser fornecidos por microrganismos, principalmente nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K) (Nath et al., 2018). Na maioria das vezes esses elementos estão presentes no solo, porém inacessível para absorção pelas plantas, com isso pesquisadores têm buscado constantemente soluções ecológicas para fornecer elementos às plantas sem a necessidade de aplicação constante de produtos químicos (Soumare, 2020).

Os biofertilizantes são usualmente definidos como: preparações integrando microrganismos vivos que contribuem para a fertilidade do solo promovendo o crescimento das plantas pela fixação de nitrogênio, dissolução de fósforo ou decomposição de resíduos orgânicos ou produção de hormônios de crescimento por meio de sua atividade biológica (Okur, 2018).

Como mencionado ao longo desta revisão, os biofertilizantes são componentes essenciais da agricultura sustentável e desempenham um papel fundamental no apoio à produtividade do solo, aumentando a disponibilidade dos nutrientes e induzindo características (auxina, solubilização de P, fixação de N, etc.) (Elhaissofi, 2022).

No Brasil há uma vasta recomendação de bioformulações de inoculantes para fins de produção agrícola, com espécies de ciclo curto (Figura 4). Contudo se vê a necessidade de recomendar uma tecnologia viável para promover o crescimento e o vigor de mudas, uma vez que, em comparação com as culturas orgânicas, poucos inoculantes são recomendados para o setor florestal (Kondo, 2021).



Figura 5-Etapas necessárias no processo de desenvolvimento de formulações para produção de biofertilizantes.

Em 2003, um biofertilizante foi desenvolvido por Nav Shakti Biotech, “Phosphobacteria” contendo bactérias solubilizadoras de fosfato altamente promissoras (*Bacillus megaterium*) auxiliando na excreção de ácidos orgânicos e converter fosfato indisponível em forma solúvel (Fátima et al., 2022).

Os inoculantes promovem o crescimento das plantas como abordado ao longo desta revisão, através de pelo menos alguns desses mecanismos: a melhor aquisição dos nutrientes (Biofertilizantes), supressão de doenças de plantas (Bioprotetores) ou produção de fitohormônios (Bioestimulantes) (Bilah et al., 2019).

8. CONCLUSÃO E PERSPECTIVAS FUTURAS

É importante salientar que, a função ambiental e biológica das florestas na sustentabilidade da terra é vital para o bem-estar da sociedade humana. A vulnerabilidade dos ecossistemas florestais em crescimento influencia negativamente tanto o clima quanto as terras antrópicas. E estudos voltados a espécies florestais, para integrá-las à recuperação de áreas degradadas são imprescindíveis.

A disponibilidade de P no solo é um dos empecilhos que devem ser constantemente estudados e que deve ser melhorado de forma contínua, sobretudo, de forma sustentável. Isso pode incluir, entre outros, o uso de recursos especializados na ciclagem do P, como por exemplo é mencionado nesta revisão, o uso de microorganismos com potencialidades em solubilizar o fósforo retido no solo. A aplicação de microorganismos solubilizadores de fosfato como biofertilizante é uma forma eficiente de mitigar a deficiência de fósforo no solo, resultando em melhor saúde do mesmo, além de auxiliar no crescimento das plantas, rendimento da colheita e qualidade das culturas.

A estratégia de solubilização de fosfato por bactérias é uma abordagem holística que abre novos horizontes para a suplementação de fósforo, levando ao aumento da produtividade das plantas, melhorando a fertilidade do solo e reduzindo a necessidade de fertilizantes químicos. As buscas revelaram que a microbiologia florestal ainda tem um longo caminho a percorrer, pois existem poucas opções de inoculantes disponíveis para aplicação silvicultural no mercado e poucos estudos voltados principalmente às espécies florestais nativas da Amazônia.

Contudo é fundamental que a comunidade científica e os tomadores de decisão priorizem a realização de estudos sobre o uso de bactérias solubilizadoras de fosfato em espécies florestais da Amazônia, reconhecendo seu potencial para impulsionar a sustentabilidade agrícola e conservar os ecossistemas florestais.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abreu, L. & Menezes, Lucas & Silva, João & Araújo, Romário & Silva, Clayton & Silva, Paula & Santos, Tania Marta & Leite, Maria. (2021). Initial Development of *Hymenaea courbaril* (Linnaeus.) (FABACEAE) under inoculation of endophytic bacteria from *Bacillus* and *Herbaspirillum* genus Brazilian Journal of Development. 7.

Abawari, R. Abafita, F. Asefa Tuji e D. Muleta Yadete. "Biofertilizantes solubilizadores de fosfato e seu papel no nutriente P biodisponível: uma visão geral." *Jornal Internacional de Ciências Agrícolas Aplicadas* 6.6 (2020): 162.

Adhikari, Mahesh, et al. "A New Report on *Oidiodendron flavum* Isolated from Field Soil in Korea." *The Korean Journal of Mycology* 42.3 (2014): 235-238.

Aftab Afzal, Shafaat Bahader, Tamoor Ul Hassan, Irum Naz & Aziz-ud-Din (2023) Rock Phosphate Solubilization by Plant Growth-Promoting *Bacillus velezensis* and Its Impact on Wheat Growth and Yield, *Geomicrobiology Journal*, 40:2, 131-142.

Ahmad, Maqshoof et al. Estudo preliminar sobre solubilização de fosfato *Bacillus subtilis* cepa Q3 e *Paenibacillus* sp. estirpe Q6 para melhorar o crescimento do algodão em condições alcalinas. *PeerJ*, v. 6, p. e5122, 2018.

Ahmad, Areesha & Moin, Syed & Liaqat, Iram & Saleem, Sadia & Muhammad, Faiz & Mujahid, Talat & Zafar, Urooj. (2022). Isolation, Solubilization of Inorganic Phosphate, and Production of Organic Acids by individual and Co-inoculated Microorganisms. *Geomicrobiology Journal*. 40. 1-11. 10.1080/01490451.2022.2124329

Andrade, Luana & Santos, Carlos & Frezarin, Edvan & Sales, Luziane & Rigobelo, Everlon. (2023). Plant Growth-Promoting Rhizobacteria for Sustainable Agricultural Production. *Microorganisms*.

Antisar Afkairin, James A. Ippolito, Mary Stromberger, Jessica G. Davis, Solubilization of organic phosphorus sources by cyanobacteria and a commercially available bacterial consortium, *Applied Soil Ecology*, Volume 162, 2021, 103900, ISSN 0929-1393, <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.103900>

Antonio M.M. Silva, Davey L. Jones, Dave R. Chadwick, Xue Qi, Simone R. Cotta, Victor L.V.P. Araújo, Filipe P. Matteoli, Gileno V. Lacerda-Júnior, Arthur P.A. Pereira, Paulo I. Fernandes-Júnior, Elke J.B.N. Cardoso, Can arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobacteria facilitate 33P uptake in maize plants under water stress?, *Microbiological Research*, Volume 271, 2023, 127350, ISSN 0944-5013, <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127350>

Aman, Jaiswal, et al. "Evaluation of growth, nitrogen fixation and P-solubilizing ability of diazotrophic cyanobacteria under mineral phosphorus sources." *Indian Journal of Agricultural Sciences* 89.3 (2019): 420-425.

Amy, Charlotte. Jean-Christophe Avice, Karine Laval, Mélanie Bressan, Are native phosphate solubilizing bacteria a relevant alternative to mineral fertilizations for crops? Part I. when rhizobacteria meet plant P requirements. *Rhizosphere*, Volume 21, 2022, 100476, ISSN 2452-2198, <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100476>

Araújo, Vithória Cacique. "Desenvolvimento de biofertilizante contendo o fungo solubilizador de fosfato *Aspergillus niger*." (2019).

Asril, M., Y. Lisafitri, and B. A. Siregar, "Antagonism Activity of Phosphate Solubilizing Bacteria Against *Ganoderma philippii* and *Fusarium oxysporum* of Acacia Plants", *J. Multidiscip. Appl. Nat. Sci.*, vol. 2, no. 2, pp. 82-89, Apr. 2022.

Babulu, Ningthoujam & Devi, Nongthombam & Athokpam, Herojit & Devi, K. Singh, Gopimohan & Lalmalsawma, Ralte. (2022). Effect of Rock Phosphate, Single Super Phosphate and Phosphorus Solubilizing Bacteria on Phosphorus Concentration and Dry Matter Yield of Paddy. *International Journal of Plant & Soil Science*. 1771-1776.

Bais, Harsh P., et al. "O papel dos exsudatos radiculares nas interações da rizosfera com plantas e outros organismos." *Annu. Rev. Plant Biol.* 57 (2006): 233-266.

Banerjee, Kushal & Biswas, Shreya & Ganware, Pooja. (2023). Phosphate solubilizing bacteria and their protective role against environmental stressors. *European Chemical Bulletin*. 12. 3625. 10.48047/ecb/2023.12.8.297

Bang, de, T.C., Husted, S., Laursen, K.H., Persson, D.P. and Schjoerring, J.K. (2021), The molecular–physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants. *New Phytol*, 229: 2446-2469. <https://doi.org/10.1111/nph.17074>

Bargaz, Adnane. Wissal Elhaisoufi, Said Khourchi, Bouchra Benmrid, Kira A. Borden, Zineb Rchiad, Benefits of phosphate solubilizing bacteria on belowground crop performance for improved crop acquisition of phosphorus, *Microbiological Research*, Volume 252, 2021, 126842, ISSN 0944-5013, <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126842>

Barroso, C. B., & Oliveira, L. A.. (2001). Ocorrências de bactérias solubilizadoras de fosfato de cálcio nas raízes de plantas na Amazônia brasileira. *Revista Brasileira De Ciência Do Solo*, 25(3), 575–581. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832001000300006>

Batista, M.A., Inoue, T.T., Esper Neto, M., and Muniz, A. S. Princípios de fertilidade do solo, adubação e nutrição mineral. In: Brandão Filho, J.U.T., Freitas, P.S.L., Berian, L.O.S., and Goto, R., comps. *Hortaliças-fruto* [online]. Maringá: EDUEM, 2018, pp. 113-162. ISBN: 978-65-86383-01-0. <https://doi.org/10.7476/9786586383010.0006>

Beheshti, M.; Alikhani, H. A.; Pourbabae, A. A.; Etesami, H.; Rahmani, H. A.; Noroozi, M. Enriching periphyton with phosphate-solubilizing microorganisms improves the growth and

concentration of phosphorus and micronutrients of rice plant in calcareous paddy soil. *Rhizosphere*, v. 24, 12 p., 2023. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2022.100590>.

Beugnon, R., Du, J., Cesarz, S. *et al.* Tree diversity and soil chemical properties drive the linkages between soil microbial community and ecosystem functioning. *ISME COMMUN.* 1, 41 (2021). <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00040-0>

Bernard R. Glick, "Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications", *Scientifica*, vol. 2012, Artigo ID 963401, 15 páginas, 2012. <https://doi.org/10.6064/2012/963401>

Bhat, M. A., R. Rasool, and S. Ramzan. "Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) for sustainable and eco-friendly agriculture." *Acta Sci. Agric* 3.1 (2019): 23-25.

Bichara, Samir. *Arquitetura e características morfológicas da raiz em espécies de eucalipto em resposta à disponibilidade de fósforo*. Diss. [sn], 2022.

Billah, Motsim, et al. "Phosphorus and phosphate solubilizing bacteria: Keys for sustainable agriculture." 2019.

Blanco-Vargas, Andrea, et al. "Phosphate-solubilizing *Pseudomonas* sp., and *Serratia* sp., co-culture for *Allium cepa* L. growth promotion." *Heliyon* 6.10 (2020).

Bononi, L., Chiaramonte, J.B., Pansa, C.C. *et al.* Phosphorus-solubilizing *Trichoderma* spp. from Amazon soils improve soybean plant growth. *Sci Rep* 10, 2858 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59793-8>

Brownlie, W.J., Sutton, M.A., Reay, D.S. *et al.* Global actions for a sustainable phosphorus future. *Nat Food* 2, 71–74 (2021). <https://doi.org/10.1038/s43016-021-00232-w>

Buzón-Durán, Laura, et al. "Applications of *Streptomyces* spp. enhanced compost in sustainable agriculture." *Biology of composts* (2020): 257-291.

Carmo, T. S. Biossolubilização de fósforo proveniente de rocha fosfática utilizando fungos e bactérias. 2017. 125 f. Tese (Doutorado em Engenharia Química) – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2017.

Chagas, Jr., A.F. Efeito da inoculação de bactérias solubilizadoras de fosfato na fisiologia de quatro espécies de plantas de importância econômica da Amazônia. Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2000. 96p. (Tese de Mestrado).

Chen, Jianhua. Xiaolan Wei, Xuan Lu, Ruhong Ming, Ding Huang, Yuqun Yao, Liangbo Li, Rongshao Huang, *Burkholderia cenocepacia* ETR-B22 volatile organic compounds suppress postharvest grey mould infection and maintain aroma quality of tomato fruit, *LWT*, Volume 165, 2022, 113715, ISSN 0023-6438. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2022.113715>

CONAB. *Superintendência de Logística Operacional – Boletim Logístico*; CONAB: Brasília, Brasil, 2023.

Cong, Wen-Feng, Lalith DB Suriyagoda, and Hans Lambers. "Tightening the phosphorus cycle through phosphorus-efficient crop genotypes." *Trends in Plant Science* 25.10 (2020): 967-975.

Corrêa, R. M. Nascimento, C. W. A. do, Rocha, A. T. da. (2011). Adsorção de fósforo em dez solos do Estado de Pernambuco e suas relações com parâmetros físicos e químico -. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 33(1), 153-159. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v33i1.3129>

Costa, Elaine Martins da, Wellington de Lima, Silvia M. Oliveira-Longatti, Fátima M. de Souza, Phosphate-solubilising bacteria enhance *Oryza sativa* growth and nutrient accumulation in an oxisol fertilized with rock phosphate, *Ecological Engineering*, Volume 83, 2015, Pages 380-385, ISSN 0925-8574. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.06.045>

Costa. da, K., de Carvalho Gonçalves, J., Gonçalves, A. *et al.* Advances in Brazil Nut Tree Ecophysiology: Linking Abiotic Factors to Tree Growth and Fruit Production. *Curr Forestry Rep* 8, 90–110 (2022). <https://doi.org/10.1007/s40725-022-00158>

David W. Lawlor, Wilmer Tezara, Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes, *Annals of Botany*, Volume 103, Issue 4, February 2009, Pages 561–579, <https://doi.org/10.1093/aob/mcn244>

Dhanya, T. H. and H Deepthi. “Isolation of Phosphate Solubilizing Bacteria and Fungi from Rhizosphere soil from Banana Plants and its Effect on the Growth of *Amaranthus cruentus* L.” *IOSR Journal of Pharmacy and Biological Sciences* 5 (2013): 6-11.

Dey, P., Santhi, R., Maragatham, S. & Sellamuthu, K. Status de fósforo e potássio nos solos indianos em relação aos solos mundiais. *Indian Journal of Fertilizers* 13, 44-59 (2017).

Devi, Rubee & Kaur, Tanvir & Kour, Divjot & Yadav, Ajar Nath. (2022). Microbial consortium of mineral solubilizing and nitrogen fixing bacteria for plant growth promotion of amaranth (*Amaranthus hypochondrius* L.). *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 43.

Dias, Anderson dos Santos; Cleberton Correia Santos. *Bactérias promotoras de crescimento de plantas: conceitos e potencial de uso – Nova Xavantina, MT: Pantanal*, 2022.

Dobbelaere, S., Croonenborghs, A., Thys, A., Ptacek, D., Okon, Y., & Vanderleyden, J. (2002). Effect of inoculation with wild type *Azospirillum brasilense* and *A. irakense* strains and development and nitrogen uptake of spring wheat and grain maize. *Biology and Fertility of Soils*, 36, 284–297

Dweipayan Goswami, Janki N. Thakker & Pinakin C. Dhandhukia | Manuel Tejada Moral (Reviewing Editor) (2016) Portraying mechanics of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A review, *Cogent Food & Agriculture*, 2:1, DOI: [10.1080/23311932.2015.1127500](https://doi.org/10.1080/23311932.2015.1127500)

Elhaissofi, Wissal. Cherki Ghoulam, Abdellatif Barakat, Youssef Zeroual, Adnane Bargaz, Phosphate bacterial solubilization: A key rhizosphere driving force enabling higher P use efficiency and crop productivity, *Journal of Advanced Research*, Volume 38, (2022) Pages 13-28, ISSN 2090-1232, <https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.08.014>.

El-Ghany, MFA; El-Kherbawy, MI; Abdel-Aal, YA; El-Dek, SI; Abd El-Baky, T. Estudo comparativo entre fertilizantes tradicionais e nano fosfato de cálcio no crescimento e produção de plantas de feijão-vagem (*Phaseolus vulgaris* L.). *Nanomateriais* 2021, 11, 2913. <https://doi.org/10.3390/nano11112913>

Elfiati, D., A. Susilowati, and T. M. Siagian. "Characterization of phosphate solubilizing and cellulolytic fungi isolated from soil under *Eurycoma longifolia* stands." *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. Vol. 886. No. 1. IOP Publishing, 2021.

Etesami, Hassan. "Plant–microbe interactions in plants and stress tolerance." *Plant life under changing environment*. Academic Press, 2020. 355-396.

Fatemeh Sadat Ghoreishi; Zahra Etemadifar. "Heavy metal removal by phosphate-solubilizing *Enterobacter xiangfangensis* isolated from rhizosphere". *Journal of Microbial World*, 10, 2, 2017, 145-156

Fatima, F., Ahmad, M.M., Verma, S.R. *et al.* Relevance of phosphate solubilizing microbes in sustainable crop production: a review. *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 19, 9283–9296 (2022). <https://doi.org/10.1007/s13762-021-03425-9>

Fariied, Al-Shaimaa M., et al. "Isolamento e caracterização de actinomicetos solubilizadores de fosfato de solo rizosférico." *AJAS* 49 (2019): 125-137.

Fernandes, M. S. Nutrição mineral de plantas. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006.

Gaind, S. Phosphate dissolving fungi: mechanism and application in alleviation of salt stress in wheat. *Microbiological Research*, v. 193, p. 94-102, 2016. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.micres.2016.09.005>

Ferreira, Ana Paula, et al. "Recombinants of *Alternaria alternata* endophytes enhance inorganic phosphate solubilization and plant growth hormone production." *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology* (2023): 102784.

Ge, M.; Wei, X. Spherosphere Bacteria Promote *Ormosia henryi* Seed Germination by Activating Metabolic Pathways. *Forests* 2023, 14, 1136. <https://doi.org/10.3390/f14061136>

Goede, Karina Kirschner. "Resposta de *Pinus taeda* a inoculação com microrganismos promotores de crescimento vegetal em condições de viveiro e campo." (2020).

Gomes, Eliane Aparecida. Mecanismos das bactérias promotoras do crescimento de plantas na mitigação dos efeitos do déficit hídrico [et al.]. – Sete Lagoas: *Embrapa Milho e Sorgo*, 2021.

Grandcourt, De, A., Epron, D., Montpied, P., Louisanna, E., Béreau, M., Garbaye, J. e Guehl, J.-M. (2004), Respostas contrastantes à inoculação micorrízica e disponibilidade de fósforo em mudas de duas espécies de árvores da floresta tropical. *New Phytologist*, 161: 865-875. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2004.00978>

Grady, E.N., MacDonald, J., Liu, L. *et al.* Current knowledge and perspectives of *Paenibacillus*: a review. *Microb Cell Fact* 15, 203 (2016). <https://doi.org/10.1186/s12934-016-0603-7>

Gross, Avner, et al. "Direct foliar uptake of phosphorus from desert dust." *New Phytologist* 230.6 (2021): 2213-2225.

Halsey, J. A.; Silva, M. C. P.; Andreote, F. D. Bacterial selection by mycospheres of Atlantic Rainforest mushrooms. *Antonie Van Leeuwenhoek*, v. 109, p. 1353-1365, 2016. Doi: 10.1007/s10482-016-0734-1.

Hashem, Abeer. Baby Tabassum, Elsayed Fathi Abd_Allah, *Bacillus subtilis*: A plant-growth promoting rhizobacterium that also impacts biotic stress, *Saudi Journal of Biological Sciences*, Volume 26, Issue 6, 2019, Pages 1291-1297, ISSN 1319-562X, <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.05.004>

Horta, Carmo & Canatário Duarte, António. (2021). Sustentabilidade da fertilização fosfatada: Fontes alternativas de fósforo como fertilizantes agrícolas. 10.37572/EdArt_1812215141.

Imran, QM; Falak, N.; Hussain, A. Mun, B.-G. Yun, B.-W. Estresse Abiótico em Plantas; Percepção do Estresse para Resposta Molecular e Papel das Ferramentas Biotecnológicas na Resistência ao Estresse. *Agronomy* 2021, 11, 1579.

Imran, M., Abulreesh, H.H., Monjed, M.K. *et al.* Multifarious functional traits of free-living rhizospheric fungi, with special reference to *Aspergillus* spp. isolated from North Indian soil, and their inoculation effect on plant growth. *Ann Microbiol* 71, 31 (2021). <https://doi.org/10.1186/s13213-021-01643-7>

Ji C, Tian H, Wang X, Song X, Ju R, Li H, Gao Q, Li C, Zhang P, Li J, Hao L, Wang C, Zhou Y, Xu R, Liu Y, Du J, Liu X. *Bacillus subtilis* HG-15, a Halotolerant Rhizoplane Bacterium, Promotes Growth and Salinity Tolerance in Wheat (*Triticum aestivum*). *Biomed Res Int.* 2022 May 7; 2022:9506227. doi: 10.1155/2022/9506227

Jiao, S.; Chu, H.; Zhang, B.; Wei, X.; Chen, W.; Wei, G. Ligação de fungos do solo à montagem de comunidades bacterianas em ecossistemas áridos. *iMeta*. V. 1, e. 2. 2022.

Jianbo Shen e outros, Phosphorus Dynamics: From Soil to Plant, *Plant Physiology*, Volume 156, Issue 3, July 2011, Pages 997–1005, <https://doi.org/10.1104/pp.111.175232>

Johnston, A. Edward, Paul R. Poulton, Paul E. Fixen, Denis Curtin, Chapter Five - Phosphorus: Its Efficient Use in Agriculture, Editor (s): Donald L. Sparks, *Advances in Agronomy*, Academic Press, Volume 123, 2014, Pages 177-228, ISSN 0065-2113, ISBN 9780124202252, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420225-2.00005-4>

Jung, Ji-Yul, et al. "Control of plant phosphate homeostasis by inositol pyrophosphates and the SPX domain." *Current opinion in biotechnology* 49 (2018): 156-162.

Kalayu, Girmay. "Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers." *International Journal of Agronomy* 2019 (2019): 1-7.

Kaur, P., Thakur, R., Duhan, J.S. and Chaudhury, A. (2018), Management of wilt disease of chickpea *in vivo* by silver nanoparticles biosynthesized by rhizospheric microflora of chickpea (*Cicer arietinum*). *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 93: 3233-3243. <https://doi.org/10.1002/jctb.5680>

Kerbaui, Gilberto Barbante. *Fisiologia vegetal / Gilberto Barbante Kerbaui*. - 3. Ed Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2019.

Khan, Mohammad Saghir, Almas Zaidi, Parvaze A. Wani. Papel dos microrganismos solubilizadores de fosfato na agricultura sustentável - Uma revisão. *Agronomia para o Desenvolvimento Sustentável*, 2007, 27 (1), pp.29-43.

Khan, Nasir Ali, et al. "Diversity, Lifestyle, Genomics, and Their Functional Role of *Cochliobolus*, *Bipolaris*, and *Curvularia* Species in Environmental Remediation and Plant Growth Promotion under Biotic and Abiotic Stressors." *Journal of Fungi* 9.2 (2023): 254.

Khoshru, B.; Nosratabad, A.F.; Mitra, D.; Chaithra, M.; Danesh, Y.R.; Boyno, G.; Chattaraj, S.; Priyadarshini, A.; Anđelković, S.; Pellegrini, M.; et al. Rock Phosphate Solubilizing Potential of Soil Microorganisms: Advances in Sustainable Crop Production. *Bactéria* 2023, 2, 98-115. <https://doi.org/10.3390/bacteria2020008>

Khoshru, Bahman, and Mohammad Reza Sarikhani. "Inoculation Effect of Phosphatic Microbial Fertilizers Containing Temperature Resistant Phosphate Solubilizing Bacteria on Nutritional Indices of *Zea mays* L." *Journal of Crop Production* 12.2 (2019): 107-122.

Kondo, Rocha, Y., Kaschuk, G., & Purin da Cruz, S. (2021). Inoculação de bactérias promotoras de crescimento de plantas para mudas de *Pinus taeda* L. *Agropecuária Catarinense*, 34(3), 93–98. Recuperado de <https://publicacoes.epagri.sc.gov.br/rac/article/view/1251>

Kour, D. *et al.* (2019). Drought-Tolerant Phosphorus-Solubilizing Microbes: Biodiversity and Biotechnological Applications for Alleviation of Drought Stress in Plants. In: Sayyed, R., Arora, N., Reddy, M. (eds) *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management. Microorganisms for Sustainability*, vol 12. Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6536-2_13

Kour, D., Rana, KL, Sheikh, I. *et al.* Alívio do estresse por seca e promoção do crescimento de plantas por *Pseudomonas libanensis* EU-LWNA-33, uma bactéria solubilizadora de fósforo adaptativa à seca. *Proc. Nacional Acad. Sci., Índia, sec. B Biol. ciência* 90, 785–795 (2020). <https://doi.org/10.1007/s40011-019-01151-4>

Kumar, Amarjeet, Ajeet Kumar, and Himanshu Patel. "Role of microbes in phosphorus availability and acquisition by plants." *International journal of current microbiology and applied Sciences* 7.5 (2018): 1344-1347.

Leitão, V. O.; Lima, R. C. M.; Vainstein, M. H.; Ulhoa, C. J. Purification and characterization of an acid phosphatase from *Trichoderma harzianum*. *Biotechnology letters*, v. 32, p. 1083-1088, 2010. Doi: 10.1007/s10529-010-0264-2.

Leite, J. N. F. Cruz, M. C. P. da, Ferreira, M. E., Andrioli, I., & Braos, L. B. (2016). Frações orgânicas e inorgânicas do fósforo no solo influenciadas por plantas de cobertura e adubação nitrogenada. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 51(11), 1880–1889 <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2016001100010>

Li, J. t., Lu, J. l., Wang, H. y., Fang, Z., Wang, X.j., Feng, S.w., Wang, Z., Yuan, TZhang, S. c., Ou, S.-n., Yang, X. d., Wu, Z. h., Du, X.-d., Tang, L. y., Liao, B., Shu, W.-s., Jia, P. and Liang, J. L. (2021), A comprehensive synthesis unveils the mysteries of phosphate-solubilizing microbes. *Biol Rev*, 96: 2771-2793. <https://doi.org/10.1111/brv.12779>

Li, L., Chen, R., Zuo, Z. *et al.* Evaluation and improvement of phosphate solubilization by an isolated bacterium *Pantoea agglomerans* ZB. *World J Microbiol Biotechnol* 36, 27 (2020). <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2744-4>

Li. Hui-Ping, Qing-Qing Han, Qiong-Mei Liu, Ya-Nan Gan, Christopher Rensing, Windell L. Rivera, Qi Zhao, Jin-Lin Zhang, Roles of phosphate-solubilizing bacteria in mediating soil legacy phosphorus availability, *Microbiological Research*, Volume 272, 2023, 127375, ISSN 0944-5013, <https://doi.org/10.1016/j.micres.2023.127375>

Li, C.; Li, Q.; Wang, Z.; Ji, G.; Zhao, H.; Gao, F.; Su, M.; Jiao, J.; Li, Z.; Li, H. Environmental fungi and bacteria facilitate lecithin decomposition and the transformation of phosphorus to apatite. LI, Chunkai *et al.* Environmental fungi and bacteria facilitate lecithin decomposition and the transformation of phosphorus to apatite. *Scientific Reports*, v. 9, n. 1, p. 15291, 2019. Doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51804-7>

Li, Z., Bai, T., Dai, L. *et al.* A study of organic acid production in contrasts between two phosphate solubilizing fungi: *Penicillium oxalicum* and *Aspergillus niger*. *Sci Rep* 6, 25313 (2016). <https://doi.org/10.1038/srep25313>

Liu, Yuqian, *et al.* "Distribution of phosphorus-solubilizing bacteria in relation to fractionation and sorption behaviors of phosphorus in sediment of the Three Gorges Reservoir." *Environmental Science and Pollution Research* 24 (2017): 17679-17687.

Lou, Hu, et al. "Lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) interact with *Lachnum pygmaeum* to mitigate drought and promote growth." *Frontiers in Plant Science* 13 (2022): 920338.

Lucero, C., G. Lorda, M. Anzuay, L. Ludueña e T. Taurian. 2021 . Bactérias endofíticas solubilizadoras de fosfato de amendoim aumentam o crescimento e o teor de P em plantas de soja e milho. *Current Microbiology* 78 (5): 1961 – 72.

Luciano, Daniela & Lima, Celso & Lopes, Milena & Moura, Dalilla & Ferreira, Ana & Martins, Albert & Chagas, Lillian & Chagas, Aloísio. (2023). *Bacillus* e *Trichoderma* como promotores de crescimento de *Eucalyptus urograndis*. *Research, Society and Development*. 12. e11012239509. 10.33448/rsd-v12i2.39509.

Maharana, R., Dhal, N.K. Solubilization of rock phosphate by phosphate solubilizing bacteria isolated from effluent treatment plant sludge of a fertilizer plant. *Folia Microbiol* 67, 605–615 (2022). <https://doi.org/10.1007/s12223-022-00953>

Manoharachary, C., e D. Nagaraju. "Papel dos fungos e micróbios solubilizadores de fosfato para agricultura sustentável e agrofloresta." *Kavaka* 48.2 (2017): 33-40

Massucato, L. R.; Almeida, S. R. d. A.; Silva, M. B.; Mosela, M. Zeffa, D. M.; Nogueira, A. F.; de Lima Filho, R. B.; Mian, S. Higashi, A.Y.; Teixeira, G.M.; et al. Efficiency of Combining Strains Ag87 (*Bacillus megaterium*) and Ag94 (*Lysinibacillus* sp.) as Phosphate Solubilizers and Growth Promoters in Maize. *Microorganisms* 2022, 10, 1401. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10071401>

Mendes, Iêda de Carvalho, Fábio Bueno dos Reis Júnior. *Microrganismos e disponibilidade de fósforo (P) nos solos: uma análise crítica* – Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2003.

Melo, T. A. de Nascimento, I. T. V. da S. do; SERRA, I. M. R. de S. The *Bacillus* genus applied to the biological control of plant diseases. *Research, Society and Development*, [S. l.], v. 10, n. 9, p. e18110917817, 2021. DOI: 10.33448/rsd-v10i9.17817. Disponível em: <https://rsdjournal.org/index.php/rsd/article/view/17817> Acesso em: 15 may. 2023.

Motsim Billah, Matiullah Khan, Asghari Bano, Tamoor Ul Hassan, Ásia Munir & Ali Raza Gurmani (2019) Bactérias solubilizadoras de fósforo e fosfato: chaves para agricultura sustentável, *Geomicrobiology Journal*, 36:10, 904-916, DOI: [10.1080/01490451.2019.1654043](https://doi.org/10.1080/01490451.2019.1654043)

Msimbira, L. A., and D. L. Smith. "The roles of plant growth promoting microbes in enhancing plant tolerance to acidity and alkalinity stresses. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4 (106), 1–14." (2020).

Nahas, E.; Terenzi, H. F.; Rossi, A. Effect of carbon source and pH on the production and secretion of acid phosphatase (EC 3.1. 3.2) and alkaline phosphatase (EC 3.1. 3.1) in *Neurospora crassa*. *Microbiology*, v. 128, n. 9, p. 2017-2021, 1982.

Nasr, Siada H., et al. "Antagonistic potential of some phosphate solubilizing fungi against some phyto-pathogenic fungi." *Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences* 10 (2021): 1-11.

Nath, Manoj, et al. "Microbe-mediated enhancement of nitrogen and phosphorus content for crop improvement." *Crop improvement through microbial biotechnology*. Elsevier, 2018. 293-304.

Navarro-Torre S, Carro L, Rodríguez-Llorente ID, Pajuelo E, Caviedes MÁ, Igual JM, Redondo-Gómez S, Camacho M, Klenk HP, Montero-Calasanz MDC. *Kushneria phyllosphaerae* sp. nov. and *Kushneria endophytica* sp. nov., plant growth promoting endophytes isolated from the

halophyte plant *Arthrocnemum macrostachyum*. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2018 Sep;68(9):2800-2806. doi: 10.1099/ijsem.0.002897 Epub 2018 Jul 16. PMID: 30010522.

Novo, L. A. B., Castro, P. M. L., Alvarenga, P., & Da Silva, E. F. (2018). Plant growth promoting rhizobacteria assisted phytoremediation of mine soils. *Bio-geotechnologies for Mine Site Rehabilitation. Elsevier.* 16, 281–295. DOI: 10.1016/B978-0-12-812986-9.00016

O. Nicolitch, Y. Colin, M.-P. Turpault, S. Uroz, Soil type determines the distribution of nutrient mobilizing bacterial communities in the rhizosphere of beech trees, *Soil Biology and Biochemistry*, Volume 103, 2016, Pages 429-445, ISSN 0038-0717. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.09.018>

Oliveira, C. A., Cota, L. V., Marriel, I. E., Gomes, E. A., Sousa, S. M., Lana, U. G. P Santos, F. C. Pinto Júnior, A. S. Alves, V. M. C. (2020). Viabilidade Técnica e econômica do Bioma Phos (*Bacillus subtilis* CNPM SB2084 e *Bacillus megaterium* CNPM SB119) nas culturas de milho e soja. *Embrapa Milho e Sorgo, Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento*, 2010.

OLIVEIRA, A. G. et al. Potencial de solubilização de fosfato e produção de AIA por *Trichoderma* spp. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*, v. 7, n. 3, p. 149-155, 2012.

Oliveira, C. M. B. de. Gatiboni, L. C., Miquelluti, D. J. Smyth, T. J., & Almeida, J. A. (2014). Capacidade máxima de adsorção de fósforo e constante de energia em Latossolo Bruno em razão de diferentes ajustes do modelo Langmuir. *Revista Brasileira De Ciência Do Solo*, 38(6), 1805–1815. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832014000600015>

Oleńska, Ewa. Wanda Małek, Małgorzata Wójcik, Izabela Swiecicka, Sofie Thijs, Jaco Vangronsveld, beneficial features of plant growth-promoting rhizobacteria for improving plant growth and health in challenging conditions: A methodical review, *Science of The Total Environment*, Volume 743, 2020, 140682, ISSN 0048-9697, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140682>

Okur, Nur. "A review-bio-fertilizers-power of beneficial microorganisms in soils." *Biomedical Journal of Scientific & Technical Research* 4.4 (2018): 4028-4029.

Ortiz, J., Soto, J., Almonacid, L. et al. Alleviation of metal stress by *Pseudomonas orientalis* and *Chaetomium cupreum* strains and their effects on *Eucalyptus globulus* growth promotion. *Plant Soil* 436, 449–461 (2019). <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03946>

Ozimek, Ewa, and Agnieszka Hanaka. "Mortierella species as the plant growth-promoting fungi present in the agricultural soils." *Agriculture* 11.1 (2020): 7.

Paiteir, A., Freitas, G., Pinto, L., Hass, L., Barreiros, M., Oliveira, A., & Grange, L. (2019). AIA production and phosphate solubilization performed by native rhizobacteria in western Paraná. *Agronomy Science and Biotechnology*, 5(2), 70. <https://doi.org/10.33158/ASB.2019v5i2p70>

Pandit, Ramesh, et al., "Potencial de solubilização de fosfato inorgânico de *Arthrotrys conoides* e *Duddingtonia flagrans*, um fungo de captura de nematóides, um potencial agente de biocontrole." *Journal Agriculture Technology* 10.103 (2014): 559-570.

Parvez, M.; Hussain, F.; Khan, M.; Sajid, H. Characterization of phosphate solubilizing fungal endophyte associated with roots of *Coriandrum sativum* L growing in water stressed soil. *Symbiosis*, v. 89, n. 1, p. 83-94, 2023. Doi: <https://doi.org/10.1007/s13199-022-00887-4>

Puri, Akshit, Kiran Preet Padda, Chris P. Chanway, In vitro and in vivo analyses of plant-growth-promoting potential of bacteria naturally associated with spruce trees growing on nutrient-poor soils, *Applied Soil Ecology*, Volume 149, 2020, 103538, ISSN 0929-1393, <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103538>

Radhakrishnan, Ramalingam, et al. "A comparative study of phosphate solubilization and the host plant growth promotion ability of *Fusarium verticillioides* RK01 and *Humicola* sp. KNU01 under salt stress." *Annals of microbiology* 65.1 (2015): 585-593.

Rajeev, Sarmah & Anjan Kumar Sarma (2022) Phosphate Solubilizing Microorganisms: A Review, *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 54:10, 1306-1315, DOI: [10.1080/00103624.2022.2142238](https://doi.org/10.1080/00103624.2022.2142238)

Raj, D. P. R. S., R. Linda, and Rhema Susan Babyson. "Molecular characterization of phosphate solubilizing bacteria (PSB) and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) from pristine soils." *Int J Innov Sci Eng Technol* 1 (2014): 317-324.

Rajput, Lubna & Imran, Asma & Mubeen, Fathia & Hafeez, Fauzia. (2013). Salt-tolerant PGPR strain *Planococcus rifietoensis* promotes the growth and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivated in saline soil. *Pakistan Journal of Botany*. 45. 1955-1962.

Rawat, P., Das, S., Shankhdhar, D. *et al.* Phosphate-Solubilizing Microorganisms: Mechanism and Their Role in Phosphate Solubilization and Uptake. *J Soil Sci Plant Nutr* 21, 49–68 (2021). <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00342-7>

Raymond, N.S., Gómez-Muñoz, B., van der Bom, F.J.T., Nybroe, O., Jensen, L.S., Müller-Stöver, D.S., Oberson, A. and Richardson, A.E. (2021), Phosphate-solubilising microorganisms for improved crop productivity: a critical assessment. *New Phytol*, 229: 1268-1277. <https://doi.org/10.1111/nph.16924>

Raymond, Nelly S., et al. "Phosphate- solubilising microorganisms for improved crop productivity: a critical assessment." *New Phytologist* 229.3 (2021): 1268-1277.

Randy Ortíz-Castro, Hexon Angel Contreras-Cornejo, Lourdes Macías-Rodríguez e José López-Bucio (2009) O papel dos sinais microbianos no crescimento e desenvolvimento das plantas, *Plant Signaling & Behavior*, 4:8, 701-712, DOI: [10.4161 /psb.4.8.9047](https://doi.org/10.4161/psb.4.8.9047)

Rashid, Muhammad Imtiaz, e outros. "Bactérias e fungos podem contribuir para a biodisponibilidade de nutrientes e formação de agregados em solos degradados." *Pesquisa microbiológica* 183 (2016): 26-41.

Richardson, A.E. Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, v. 28, p. 897-906, 2001.

Ribeiro, JCD. Hanada, RE. Costa, S. de S. Propagação vegetativa por miniestacas de castanha-do-pará "*Bertholletia excelsa* Bonpl" com auxílio de misturas de rizobactérias. *Investigação, Sociedade e Desenvolvimento*, [S. l.] , v. 12, n. 6, pág. e6612641947, 2023. DOI: 10.33448/rsd-v12i6.41947. Disponível em: <https://rsdjournal.org/index.php/rsd/article/view/41947>

Robas Mora Marina, Jiménez Gómez Pedro Antonio, González Reguero Daniel, Probanza Lobo Agustín Effect of Plant Growth-Promoting Bacteria on Biometrical Parameters and Antioxidant Enzymatic Activities of *Lupinus albus* var. Orden Dorado Under Mercury Stress. *Frontiers in Microbiology*. vol,13. 2022. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2022.891882>

Roy, Eric D., et al. "The phosphorus cost of agricultural intensification in the tropics." *Nature plants* 2.5 (2016): 1-6.

Sang, Y.Jin, L.Zhu, R.; Yu, X.-Y.; Hu, S.Wang, B.-T.Ruan, H.-H.Jin, F.-J.; Lee, H.-G. Phosphorus-Solubilizing Capacity of *Mortierella* Species Isolated from Rhizosphere Soil of a Poplar Plantation. *Microorganisms* 2022, 10, 2361. <https://doi.org/10.3390/microorganisms1012236>

Sánchez-Cruz, Nicasio David; Juan Carlos Meza-Contreras, Froylán M. E. Escalante, María Esther Macías-Rodríguez, Eduardo Salcedo-Perez & Yolanda González-García (2020) Phosphate Solubilization and Indole-Like Compounds Production by Bacteria Isolated From Forest Soil with Plant Growth Promoting Activity on Pine Seedlings, *Geomicrobiology Journal*, 37:10, 909-918, DOI: [10.1080/01490451.2020.1797945](https://doi.org/10.1080/01490451.2020.1797945)

Santi Ferrara, F. I., Oliveira, Z. M., Gonzales, H. H. S., Floh, E. I. S., & Barbosa, H. R. (2012). Endophytic and rhizospheric enterobacteria isolated from sugar cane have different potentials for producing plant growth-promoting substances. *Plant and Soil*, 353, 409–417

Santos, Marcos & Cezário, Maykon & Almeida, Kamilla & Siqueira, Poliana & Moreira, Maria. (2021). Inoculação de culturas anuais com bactérias solubilizadoras de fósforo. *10.51189/rema/2409*.

Santos, Carlos & Andrade, Luana & Frezarin, Edvan & Sales, Luziane & Rigobelo, Everlon. (2023). *Purpureocillium lilacinum* for Biocontrol, Bioremediation and Biofertilization.

Santos, U. Moreira dos Gonçalves, José Francisco de Carvalho. Ted R. Feldpausch, Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia, *Forest Ecology and Management*, Volume 226, Issues 1–3, 2006, Pages 299-309, ISSN 0378-1127, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.042>

Sandhya, V., Shrivastava, M., Ali, S.Z. *et al.* Endophytes from maize with plant growth promotion and biocontrol activity under drought stress. *Russ. Agricult. Sci.* 43, 22–34 (2017). <https://doi.org/10.3103/S1068367417010165>

Sasabuchi, I. T. M., Krieger, K. S., Nunes, R. S., Ferreira, A. C., Xavier, G. T. M., Urzedo, A. L., Carvalho, W. A., & Fadini, P. S. (2023). Sustentabilidade no uso de fósforo: uma revisão bibliográfica com foco na situação atual do estado de São Paulo, Brasil. *Química Nova*, 46(2), 185–198. <https://doi.org/10.21577/0100-4042.20170967>

Seshachala, Usha, and Padmavathi Tallapragada. "Phosphate solubilizers from the rhizosphere of piper nigrum l. in karnataka, India." *Chilean Journal of agricultural research* 72.3 (2012): 397.

Sharma, Seema B., et al. "Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils." *SpringerPlus* 2 (2013): 1-14.

Sharma, S.; Rathod Z. R.; Jain R.; Goswami, D.; Saraf, M. Strategies to Evaluate Microbial Consortia for Mitigating Abiotic Stress in Plants. In: Maheshwari, D. K.; Dheeman, S. *Sustainable Agrobiolgy*, 43 ed. p. 177-203. 2023. Doi: <https://doi.org/10.1007/978-981-19-9570-5>

Sharma, Ajay, et a., "Cyanobacteria-A Potencial Bactéria Gram-Negativa como Alternativa para Fertilizantes e Biorremediação." (2021).

Shrivastava, M., PC, D'Souza, SF (2018). *Micróbios Solubilizadores de Fosfatos: Diversidade e Mecanismo de Solubilização de Fosfatos*. In: Meena, V. (eds) Papel dos micróbios rizosféricos no solo. Springer, Singapura. https://doi.org/10.1007/978-981-13-0044-8_5

Srivastava, Suchi, Bist Vidisha, Srivastava Sonal, Singh Poonam C., Trivedi Prabodh K., Asif Mehar H., Chauhan Puneet S., Nautiyal Chandra S. Unraveling Aspects of *Bacillus amyloliquefaciens* Mediated Enhanced Production of Rice under Biotic Stress of *Rhizoctonia solani*. *Frontiers in Plant Science*. VOL:7. 2016. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2016.00587>

Silva, E.R., Zoz, J., Oliveira, C.E.S. *et al.* Can co-inoculation of *Bradyrhizobium* and *Azospirillum* alleviate adverse effects of drought stress on soybean (*Glycine max* L. Merrill.) *Arch Microbiol* 201, 325–335 (2019). <https://doi.org/10.1007/s00203-018-01617-5>

Silva Filho, G. N.; Narloch, C.; Scharf, R. Solubilização de fosfatos naturais por microrganismos isolados de cultivos de Pinus e Eucalyptus de Santa Catarina. *Pesquisa agropecuária brasileira*, v. 37, n. 6, p. 847-854, 2002.

Silva, Antonio Marcos Miranda, et al. "Does organomineral fertilizer combined with phosphate-solubilizing bacteria in sugarcane modulate soil microbial community and functions." *Microbial ecology* 84.2 (2022): 539-555.

Silva, Lucas Guedes, et al. "Dual functionality of *Trichoderma*: Biocontrol of *Sclerotinia sclerotiorum* and biostimulant of cotton plants." *Frontiers in Plant Science* 13 (2022): 983127.

Silva, J. C. da Santos, L. D. S., Faria, P. S. A. Silva, F. G. Rubio Neto, A., Martins, P. F., & Selari, P. J. R. G. (2021). Multifunctional characteristics of *Acinetobacter lwoffii* Bac109 for growth promotion and colonization in micropropagated sugarcane. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 51, e 69373. <https://doi.org/10.1590/1983-40632021v5169373>

Singh, P. Banik, R. M. Effect of purified alkaline phosphatase from *Bacillus licheniformis* on growth of *Zea mays* L. *Plant Science Today*, [S. l.], v. 6, n. sp1, p. 583–589, 2019. Disponível em: <https://horizonpublishing.com/journals/index.php/PST/article/view/676> Acesso em: 6 jun. 2023.

Song Li, Liu Dong Ethylene and plant responses to phosphate deficiency. *Frontiers in Plant Science*, V: 6.2015. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2015.00796>

Sottero, A. N. (2003). *Colonização radicular e promoção de crescimento vegetal por rizobactérias*. Campinas, 47 p. Dissertação (mestrado em agricultura tropical e subtropical) - Instituto Agrônômico.

Soumare, Abdoulaye. Boubekri Kenza, Lyamlouli Karim, Hafidi Mohamed, Ouhdouch Yedir, Kouisni Lamfeddal From Isolation of Phosphate Solubilizing Microbes to Their Formulation and Use as Biofertilizers: Status and Needs. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. vol: 7. 2020. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fbioe.2019.00425>

Souchie, Edson & Campello, Eduardo & Saggin Júnior, Orivaldo & Silva, Eliane. (2005). Mudanças de espécies arbóreas inoculadas com bactérias solubilizadoras de fosfato e fungos micorrízicos arbusculares. *Floresta*.

Stamford, Newton P., et al. "Benefits of microbial fertilizer in interspecific interaction with textile sludges on cowpea in a Brazilian Ultisol and on wastes toxicity." *Environmental Technology & Innovation* 18 (2020): 100756.

Svistoonoff, Sérgio, et al. "O contato da ponta da raiz com meios de baixo teor de fosfato reprograma a arquitetura da raiz da planta." *Nature genetics* 39.6 (2007): 792-796.

Tarigan, Dm & Barus, Wa & Munar, A. & Lestami, A. (2023). Exploration and Morphological Characterization of Phosphate Solubilizing and Nitrogen-Fixing Bacteria in Saline soil. Sabrao. Journal of Breeding and Genetics.

Teixeira, Nilva Teresinha, and Silva Filho PRR WITT L. "Microrganismos de regeneração nas propriedades químicas do solo, desenvolvimento e produção de milho." *Eng Amb: Pesq Tecnol* 14.2 (2017): 72-80.

Teng, Zedong. Wen Shao, Keyao Zhang, Yaoqiang Huo, Jing Zhu, Min Li, Pb biosorption by *Leclercia adecarboxylata*: Protective and immobilized mechanisms of extracellular polymeric substances, *Chemical Engineering Journal*, Volume 375, 2019, 122113, ISSN 1385-8947, <https://doi.org/10.1016/j.cej.2019.122113>

Thomas, Asha e S. Rajeshkumar. "Efeito do fungo micorrízico Arbuscular e crescimento de plantas que promovem rizomicroorganismos na produtividade de *Strobilanthes ciliatus* Nees., uma endêmica de Ghats Ocidental, sul da Índia." *Int J Pharm Sci Invent* 3 (2014): 26-29.

Tian, J.; Ge, F.; Zhang, D.; Deng, S.; Liu, X. Roles of Phosphate Solubilizing Microorganisms from Managing Soil Phosphorus Deficiency to Mediating Biogeochemical P Cycle. *Biology* 2021, 10, 158. <https://doi.org/10.3390/biology10020158>

Tiepo, AN, Constantino, LV, Madeira, TB *et al.* Bactérias promotoras do crescimento vegetal melhoram o metabolismo antioxidante das folhas de árvores neotropicais estressadas pela seca. *Planta* 251, 83 (2020). <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03373-7>

Tiepo, AN, Mariana Fernandes Hertel, Sâmela Santos Rocha, Anderson Kikuchi Calzavara, André Luiz Martinez De Oliveira, José Antonio Pimenta, Halley Caixeta Oliveira, Edmilson Bianchini, Renata Stolf-Moreira, *Enhanced drought tolerance in seedlings of neotropical tree species inoculated with plant growth-promoting bacteria*. *Plant Physiology and Biochemistry*, Volume 130, (2018), Pages 277-288, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.07.021>.

Timofeeva, Anna & Galyamova, Maria & Sedyh, Sergey. (2022). Prospects for Using Phosphate-Solubilizing Microorganisms as Natural Fertilizers in Agriculture. *Plants*. 11. 2119. [10.3390/plants11162119](https://doi.org/10.3390/plants11162119)

Ullah, Maaz & Daur, Ihsanullah & Khan, Bismillah & Anjum, Muhammad & Ali, Nawab. (2023). Rock Phosphate and Phosphorus Solubilizing Bacteria Effect on Yield and Yield Components of Chickpea. *Gesunde Pflanzen*. 1-10. [10.1007/s10343-023-00866](https://doi.org/10.1007/s10343-023-00866)

Vargas, Andrea Blanco. Lina M. Rodríguez-Gacha, Natalia Sánchez-Castro, Rafael Garzón-Jaramillo, Lucas D. Pedroza-Camacho, Raúl A. Poutou-Piñales, Claudia M. Rivera-Hoyos, Lucía A. Díaz-Ariza, Aura M. Pedroza-Rodríguez, Phosphate-solubilizing *Pseudomonas* sp., and *Serratia* sp., co-culture for *Allium cepa* L. growth promotion, *Heliyon*, Volume 6, Issue 10, 2020, e 05218, ISSN 2405-8440. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e05218>

Vassileva, M.; Mendes, G.d.O.; Deriu, M.A.; Benedetto, G.d.; Flor-Peregrin, E.; Mocali, S.; Martos, V.; Vassilev, N. Fungi, P-Solubilization, and Plant Nutrition. *Microorganisms* 2022, 10, 1716. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10091716>

Wahid, Fazli & Sharif, Muhammad & Steinkellner, Siegrid & Khan, Muhammad & Marwat, Khan & Khan, Saifullah. (2016). Inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate

solubilizing bacteria in the presence of rock phosphate improves phosphorus uptake and growth of maize. 48. 739-747.

Walpolu, Buddhi Charana, and Min-Ho Yoon. "Prospectus of phosphate solubilizing microorganisms and phosphorus availability in agricultural soils: A review." *African Journal of Microbiology Research* 6.37 (2012): 6600-6605.

Wang,, C.; PAN, G.; LU, X.; QI, W. Phosphorus solubilizing microorganisms: potential promoters of agricultural and environmental engineering. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, v. 11, p. 1181078, 2023. Doi: <https://doi.org/10.3389/fbioe.2023.1181078>

Wei, Yuquan, Zimin Wei, Zhenyu Cao, Yue Zhao, Xinyu Zhao, Qian Lu, Xueqin Wang, Xu Zhang, A regulating method for the distribution of phosphorus fractions based on environmental parameters related to the key phosphate-solubilizing bacteria during composting, *Bioresource Technology*, Volume 211, 2016, Pages 610-617, ISSN 0960-8524, <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.03.14121>

Wang, X.-L.; Qiu, S.-Y.; Zhou, S.-Q.; Xu, Z.-H.; Liu, X.-T. Phosphate-Solubilizing Capacity of *Paecilomyces lilacinus* PSF7 and Optimization Using Response Surface Methodology. *Microorganisms* 2023, 11, 454. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11020454>

Wang, X.; Ai, S.; Liao, H. Deciphering Interactions between Phosphorus Status and Toxic Metal Exposure in Plants and Rhizospheres to Improve Crops Reared on Acid Soil. *Cells* 2023, 12, 441. <https://doi.org/10.3390/cells12030441>

Wei, Yuquan Yue Zhao, Mingzi Shi, Zhenyu Cao, Qian Lu, Tianxue Yang, Yuying Fan, Zimin Wei, Effect of organic acids production and bacterial community on the possible mechanism of phosphorus solubilization during composting with enriched phosphate-solubilizing bacteria inoculation, *Bioresource Technology*, Volume 247, 2018, Pages 190-199, ISSN 0960-8524 <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.09.092>

Wu, F.; Li, J.; Chen, Y.; Zhang, L.; Zhang, Y.; Wang, S.; Shi, X.; Li, L.; Liang, J. Effects of Phosphate Solubilizing Bacteria on the Growth, Photosynthesis, and Nutrient Uptake of *Camellia oleifera* Abel. *Forests* 2019, 10

Xu, Hongyun. Jun Lv, Cun Yu, Combined phosphate-solubilizing microorganisms jointly promote *Pinus massoniana* growth by modulating rhizosphere environment and key biological pathways in seedlings, *Industrial Crops and Products*, Volume 191, Part A, 2023, 116005, ISSN 0926-6690, <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.116005>

Yanez-Ocampo, G., ME Mora-Herrera, A. Wong-Villarreal, DM De La Paz-Osorio, N. De La Portilla-López, J. Lugo, R. Vaca-Paulín e P. Del Aguila. 2020 . Bactérias isoladas do solo solubilizadoras de fosfato promovem o crescimento *in vitro* de *Solanum tuberosum* L. *Jornal Polônês de Microbiologia* 69 (3): 357 – 65. doi: 10.33073/pjm-2020-039

Yao Fang Niu and others, Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review, *Annals of Botany*, Volume 112, Issue 2, July 2013, Pages 391–408, <https://doi.org/10.1093/aob/mcs285>

Zambrano, E. R., Jiménez Salgado, T., & Tapia, H. A. (2007). Estudio de bacterias asociadas a orquídeas (*Orchidaceae*). *Lankesteriana*, 71, 322–325

Zhang, Bing-Huo, et al. "Microbacterium lacusdiani sp. nov., a phosphate-solubilizing novel actinobacterium isolated from mucilaginous sheath of Microcystis." *The Journal of antibiotics* 70.2 (2017): 147-151.

Zhang, S.Q., Li, J.F., Shi, S.L., Huo, P.H., Wen, W.W., Yin, J., Zhou, S., Liu, Q., Gao, Y., 2013. Phosphate Solubilizing Microorganisms and Phosphate Solubilizing Rhizobium – Mini Review. AMM 295–298, 2328–2332. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/amm.295-298.2328>

Zhang Z., Liao H., Lucas W.J. (2014) Molecular mechanism underlying phosphate sensing, signaling, and adaptation in plants. *J. Integr. Plant Biol.* 56: 192–220.

Zeng, Q., Wu, X. & Wen, X. Identification and characterization of the rhizosphere phosphate-solubilizing bacterium *Pseudomonas frederiksbergensis* JW-SD2, and its plant growth-promoting effects on poplar seedlings. *Ann Microbiol* 66, 1343–1354 (2016). <https://doi.org/10.1007/s13213-016-1220-8>

Zutter, De Noémie, Ameye Maarten, Bekaert Boris, Verwaeren Jan, De Gelder Leen, Audenaert Kris. Uncovering New Insights and Misconceptions on the Effectiveness of Phosphate Solubilizing Rhizobacteria in Plants: A Meta-Analysis. *Frontiers in Plant Science*, vol.13,2022, <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2022.858804>

**CRESCIMENTO E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES FLORESTAIS
SUBMETIDAS A FERTILIZAÇÃO FOSFATADA E A BIOINSUMOS**

CRESCIMENTO E CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS DE ESPÉCIES FLORESTAIS SUBMETIDAS A FERTILIZAÇÃO FOSFATADA E A BIOINSUMOS

RESUMO

A aplicação de técnicas biotecnológicas tem sido amplamente utilizada na melhoria do crescimento e desenvolvimento das espécies vegetais, sem depender da aplicação constante de fertilizantes químicos. Além disso, utiliza-se a habilidade dos microrganismos para solubilizar e mineralizar o fósforo, um elemento com pouca mobilidade no solo, juntamente com mecanismos para apoiar a síntese de hormônios que promovem o crescimento do vegetal. O objetivo deste trabalho foi investigar o uso combinado de fertilização fosfatada e bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF), sob o crescimento e os atributos funcionais de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*. O experimento foi executado na área experimental do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas - IFAM/Campus Humaitá, no Laboratório de Ecofisiologia e Produção Florestal. O delineamento experimental utilizado para esta pesquisa foi o inteiramente casualizado onde foram utilizadas 35 mudas de cada espécie, totalizando 70 mudas. Foram aplicados 7(sete) tratamentos sendo: T1(controle), T2 (calagem.), T3(FN), T4(FS), T5(inoculação com BSF), T6(BSF+FN) e T7(BSF+FS). Para atender aos objetivos, foram avaliados o crescimento relativo e absoluto, acúmulo de biomassa e desempenho fotossintético das espécies estudadas. Os resultados indicaram que para estas variáveis o tratamento que melhor surtiu efeito sob as espécies foi o T5(BSF). As bactérias possuem diversos mecanismos que podem promover o desenvolvimento dos vegetais, como a regulação de hormônios e substâncias como auxinas, por exemplo, que promovem o alongamento e crescimento dos vegetais. As mudas sob os tratamentos fosfatados associados a bactérias, obtiveram melhores resultados em compartimentos específicos das mudas. O compartimento foliar de *B. excelsa* apresentou maior acúmulo de biomassa sobre os tratamentos BSF+FS e BSF+FN. E *Hevea brasiliensis*, sob o compartimento caulinar. A condutância estomática dos tratamentos fosfatados apresentou menores taxas ao longo do experimento, afetando, assim, a absorção de energia e conseqüentemente o crescimento das espécies sobre estes tratamentos na fase inicial do experimento, sendo possível observar tendência de crescimento a partir de 90 dias e com melhores resultados aos 120 dias. Desse modo, é possível inferir que mais tempo das espécies sob os tratamentos fosfatados associados a bactérias solubilizadoras de fosfato, teríamos possivelmente resultados estatisticamente significativos. Nossos resultados sugerem que a inoculação de bactérias melhora o desempenho de espécies florestais como *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*.

Palavras-chaves: Ecofisiologia; crescimento; microrganismos.

GROWTH AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF FOREST SPECIES SUBJECTED TO PHOSPHATE FERTILIZATION AND BIO-INPUTS

ABSTRACT

The application of biotechnological techniques has been widely used to improve the growth and development of plant species, without relying on the constant application of chemical fertilizers. In addition, the ability of microorganisms to solubilize and mineralize phosphorus, an element with little mobility in the soil, is used, along with mechanisms to support the synthesis of hormones that promote plant growth. The aim of this work was to investigate the combined use of phosphate fertilization and phosphate-solubilizing bacteria (PSB) on the growth and functional attributes of young *Hevea brasiliensis* and *Bertholletia excelsa* plants. The experiment was carried out in the experimental area of the Federal Institute of Education, Science and Technology of Amazonas - IFAM/Campus Humaitá, in the Ecophysiology and Forest Production Laboratory. The experimental design used for this research was entirely randomized and 35 seedlings of each species were used, giving a total of 70 seedlings. Seven treatments were applied: T1 (control), T2 (liming), T3 (FN), T4 (FS), T5 (inoculation with BSF), T6 (BSF+FN) and T7 (BSF+FS). To meet the objectives, the relative and absolute growth, biomass accumulation and photosynthetic performance of the species studied were assessed. The results indicated that for these variables the treatment that had the best effect on the species was T5(BSF). Bacteria have various mechanisms that can promote plant development, such as regulating hormones and substances like auxins, for example, which promote plant elongation and growth. The seedlings under the phosphate treatments associated with bacteria obtained better results in specific compartments of the seedlings. The leaf compartment of *B. excelsa* showed greater biomass accumulation in the BSF+FS and BSF+FN treatments. And *Hevea brasiliensis*, under the stem compartment. The stomatal conductance of the phosphate treatments showed lower rates throughout the experiment, thus affecting the absorption of energy and consequently the growth of the species on these treatments in the initial phase of the experiment, with a growth trend being observed from 90 days onwards and with better results at 120 days. In this way, it is possible to infer that if the species spent more time under the phosphate treatments associated with phosphate-solubilizing bacteria, we would possibly have statistically significant results. Our results suggest that inoculating bacteria improves the performance of forest species such as *Hevea brasiliensis* and *Bertholletia excelsa*.

Key-words: Ecophysiology; growth; microorganisms.

1. INTRODUÇÃO

Dentre os fatores abióticos, a disponibilidade de nutrientes é determinante para o crescimento e desenvolvimento vegetal. Depois do nitrogênio, o fósforo é o segundo nutriente mais importante para o crescimento e produtividade das plantas (Elhaissofi, 2021).

Apesar de estar presente nos solos nas formas orgânicas como inorgânica, em muitos solos do mundo, incluindo as principais classes de solos da Amazônia, há deficiência de fósforo na forma disponível para as plantas (Quesada et al., 2010). Essa reduzida disponibilidade de fósforo nos solos tropicais decorre da reatividade das formas solúveis de P com cálcio (Ca), ferro (Fe), magnésio (Mg) e alumínio (Al), formando compostos de baixa solubilidade (Barroso; Nahas, 2005).

Conseqüentemente, a produção vegetal demanda grandes quantidades de fertilizantes fosfatados para manter e elevar a produtividade nos diversos campos de produção agrícola ou da silvicultura. Cumpre salientar, no entanto, que a produção de fertilizantes químicos requer energia fóssil para seu processamento, além de esforços logísticos para transporte e distribuição, o que aumenta os custos de produção e os riscos ambientais (Schoroder et al., 2010). Dessa forma, aproxima-se um impasse entre a necessidade de manutenção/aumento da produtividade vegetal e os custos ambientais disto.

Diante desse cenário, a seleção de microrganismos eficientes e com alta capacidade de solubilização de fosfatos pode contribuir para reduzir a dependência de fertilizantes importados, reduzindo os custos da produção agrícola e também os impactos ambientais (Bucker, 2020; Paiva et al., 2020). O inoculante pode maximizar o aproveitamento e a absorção do fósforo, do fertilizante e do solo, aumentando a “biodisponibilidade” de P para a planta e com maior acúmulo nos tecidos (Ribeiro et al., 2018; Souza et al., 2021).

De maneira geral, há indícios de que para espécies de ciclo longo fertilizantes de origem natural parecem ser mais eficientes devido ao seu efeito residual prolongado (Novais et al., 2007). Experiências de fertilização fosfatada foram exitosas em termos de ganho em biomassa em estudos com espécies nativas da Amazônia como *Swietenia macrophylla*, *Ochroma pyramidale* e *Cedrella fissilis* (Tucci & Nelson 2007; Cunha et al., 2016; Pereira et al., 2014).

O aumento da disponibilidade de fósforo nos solos em plantios de *Hevea* podem resultar em maiores taxas de sobrevivência e crescimento das mudas. Pesquisas recentes demonstraram que na fase inicial de crescimento de (até aproximadamente 5 anos pós plantio) plantas jovens de *Hevea brasiliensis* apresenta o pico de demanda por fósforo e é nessa fase em que a maior acúmulo desses nutrientes em seus tecidos (Perron et al., 2021). Assim como o uso de fertilização

fosfatada surtiu efeito em taxas de crescimento e acúmulo de biomassa em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* (Correa, 2022).

Para este estudo foram selecionadas duas espécies de importância econômica e cultural da região Amazônica: *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*. Considerando as lacunas no conhecimento científico sobre essa interação e as possibilidades de melhoria do ambiente edáfico que podem favorecer o crescimento de mudas florestais, partimos das seguintes hipóteses: 1) a adubação fosfatada associada a inoculação bacteriana acarretará efeitos positivos nas características fenotípicas das raízes, diâmetro do caule e altura de plantas de *H. brasiliensis* e *B. excelsa*; 2) O uso de bactérias solubilizadoras de fosfato induzirá maior crescimento em diâmetro e altura em relação à adubação fosfatada; 3) A inoculação bacteriana associadas a fosfato natural e fosfato solúvel favorecerão o desempenho fotossintético e maior acúmulo de biomassa a longo prazo.

Diante destas questões, o objetivo deste trabalho foi investigar o efeito da fertilização fosfatada combinadas com bactérias solubilizadoras de fosfato sobre o crescimento e desempenho fotossintético de *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material vegetal

Para a realização do experimento foram produzidas e selecionadas mudas das espécies *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*, com idade de aproximadamente um ano. As sementes de *Hevea brasiliensis* foram coletadas na Fazenda Santa Maria no Município de Xapuri/ Acre. Já as mudas de *Bertholletia excelsa*, vieram da Fazenda Aruanã, localizada no Município de Itacoatiara-AM. No laboratório de Fisiologia e Produção Florestal-IFAM, as sementes de *Hevea brasiliensis* foram semeadas em bandejas plásticas tendo como substrato vermiculita e foram mantidas em casa de vegetação sob irrigação diária. As mudas de *Bertholletia excelsa* também foram mantidas em casa de vegetação, sob irrigação diária.

Após três meses foram selecionadas quanto ao estado fitossanitário, vigor, uniformidade para as variáveis altura e diâmetro, 35 (trinta e cinco) plântulas de *Hevea brasiliensis* e também 35 (trinta e cinco) plântulas de *Bertholletia excelsa*, totalizando 70 (setenta). As mudas foram, então, transferidas para vasos plásticos com capacidade de 8 litros, contendo solo de floresta como substrato, cuja composição química pode ser verificada na tabela 3. As plantas foram mantidas em casa vegetação com tela de sombreamento (sombrite 50%) e irrigação diária para manutenção do substrato em capacidade de campo.

2.2 Experimento

O experimento foi conduzido na área experimental do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas - IFAM/Campus Humaitá, no município de Humaitá – AM (63° 01' 15" W e 07° 30' 22" S).



Figura1: Localização da cidade de Humaitá- AM, onde foi conduzido o experimento.

As espécies estudadas foram submetidas a 7 (sete) tratamentos, conforme descrito na Tabela 1. Cada tratamento foi composto por 5 repetições, sendo 35 mudas por espécie, totalizando 70 indivíduos estudados.

Tabela 1-Descrição dos tratamentos de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*.

Espécies estudadas	<i>Hevea brasiliensis</i> e <i>Bertholletia excelsa</i>
Tratamento 1	Solo (controle);
Tratamento 2	Solo + Calagem
Tratamento 3	Aplicação do fosfato natural e calagem (FN);
Tratamento 4	Aplicação da adubação convencional e calagem (FS);
Tratamento 5	Inoculação das cepas bacterianas e calagem (BSF);
Tratamento 6	Inoculação das cepas bacterianas mais aplicação do fosfato natural e calagem (BSF+FN);
Tratamento 7	Adubação com fosfato solúvel mais aplicação das bactérias e calagem (BSF+FS).

Antes da aplicação dos tratamentos foi realizada a correção da acidez do solo. Com exceção do controle, em cada vaso foi aplicado 14g de calcário PTRN 90%. Os vasos permaneceram em casa de vegetação sob irrigação diária até o transplante das mudas e aplicação dos tratamentos.

De acordo com o resultado da análise do solo, foram definidos como correção para as fontes de macro e micronutrientes, sendo aplicado 726 mg de ureia, 969 mg de KCL e 15 g de Fte Br 12 em todos os vasos, exceto controle. Para os tratamentos T3 e T6 a dose aplicada foi de 76 g de fosfato natural para cada vaso. Para os tratamentos T4 e T7 a aplicação foi de 20g de fosfato solúvel (superfosfato triplo).

Foram utilizadas uma combinação de cepas bacterianas do gênero *Bacillus*: *Bacillus velezensis* (BMZ 03) e *Lysinibacillus xylaniticus* (BMZ 01). Os isolados bacterianos foram disponibilizados pelo Laboratório de microbiologia do CBA. A inoculação ocorreu diretamente no solo. Foram aplicados 10 ml divididos em 2 aplicações de 5ml cada, com intervalo de 15 dias entre elas. A aplicação ocorreu com o auxílio de uma seringa descartável, sendo aplicadas nos tratamentos 5, 6 e 7.

2.3 Crescimento das espécies *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*

2.3.1 Crescimento em altura e diâmetro e número de folhas

As variáveis de crescimento foram determinadas a cada 30 (trinta) dias após o início dos tratamentos até o final do experimento, sendo realizadas em 5(cinco) plantas por tratamento. As

seguintes medidas foram realizadas: altura (da base do caule até a gema apical), diâmetro do coleto (acima da região de inserção das primeiras raízes) e número de folhas novas. Para a medição da altura foi utilizado régua milimetrada, para o diâmetro, um paquímetro digital. A partir destes dados, foram calculadas as taxas de crescimento relativo e absoluto (altura, diâmetro do coleto) e o índice de ganho foliar, conforme Bugbee (1996) e Davanso et al. (2002), a saber:

$$\text{TCR - a} = (\ln A_2 - \ln A_1) / t_2 - t_1$$

$$\text{TCR - d} = (\ln D_2 - \ln D_1) / t_2 - t_1$$

$$\text{IGF} = \text{NFN} / \text{NFO} \times 100 / t_2 - t_1$$

$$\text{TCA - a} = (A_2 - A_1) / t_2 - t_1$$

$$\text{TCA - d} = (D_2 - D_1) / t_2 - t_1$$

Em que TCR é a taxa de crescimento relativo e TCA é a taxa de crescimento absoluto em altura (a) e diâmetro (d); IGF é o índice de ganho foliar; A2 é a altura final; A1 altura inicial, D2 diâmetro final e D1 diâmetro inicial; NFN é o número de folhas novas lançadas e NFO número de folhas originais; T2 é o tempo final do experimento e T1 tempo inicial experimental.

2.3.2 Alocação de biomassa

A análise de biomassa foi feita no início (tempo 0) e no fim do experimento (120 dias). Para tal as plantas foram seccionadas em folhas, caules, raízes, acondicionados em sacos de papel para secagem em estufa a temperatura de 65°C. A pesagem da matéria seca (MS) foi realizada em balança analítica, até a obtenção do peso seco constante. Posteriormente, foram obtidas as variáveis $MS = MSF + MSC + MSR$ (Grime e Hunt 1975). A partir do material seco, foram obtidas: massa seca foliar (MSF), massa seca caulinar (MSC), massa seca de raízes (MSR) e massa seca total (MST), e calculadas as razões raiz/parte aérea (raiz/PA), razão de massa foliar (MSF/MST), razão de massa caulinar (MSC/MST) e razão de massa radicular (MSR/MST).

2.4 Área foliar específica

A área foliar específica (AFE) foi determinada a partir de dez discos foliares de área conhecida (0,13cm²) retirados de cada planta, acondicionados em sacos de papel e submetidos à secagem em estufa a 65°C até a obtenção do peso seco constante. A AFE foi obtida pela razão entre a área foliar (cm²) e massa foliar seca (g) (Evans e Poorter, 2001). Todas as medidas foram realizadas em folhas maduras completamente expandidas.

2.5 Desempenho fotossintético

As trocas gasosas foram obtidas em folhas localizadas no terço médio das plantas, em bom estado fitossanitário e completamente expandidas, utilizando o analisador de gás infravermelho – IRGA – (CIRAS-3, PPSytem). As medições foram realizadas no período entre 08:00 e 12:00 horas, em cinco plantas por tratamento onde foram medidas as taxas de fotossíntese (A), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e respiração no escuro (Rd). O IRGA foi ajustado para o fluxo de $400 \mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO_2 e H_2O dentro da câmara de medição em torno de $410 \pm 4 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente. A temperatura da câmara foi mantida em torno de $31^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$.

As curvas de respostas fotossintéticas as intensidades luminosas foram realizadas em folhas maduras de cinco plantas de cada espécie. As curvas de luz foram mensuradas em 11 níveis de irradiância (PPDF: 0, 25, 55, 100, 250, 500, 750, 1000, 1200, 1500, 2000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em ordem decrescente (SANTOS JÚNIOR *et al.* 2013).

Os dados da curva de resposta fotossintética à intensidade luminosa foram obtidos para uma densidade de fluxo de fótons (PPDF) entre 0 e 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nas mesmas condições de ajuste do aparelho supracitadas. O modelo da exponencial foi usado para ajustar a curva de resposta fotossintética e intensidade luminosa para cada planta $A = (A_{\text{max}} + R_d) [1 - \exp(-\alpha I / (A_{\text{max}} + R_d))] - R_d$ Onde: A - fotossíntese líquida [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] A_{max} - taxa fotossintética máxima sob condições de luz saturante [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] R_d - respiração no escuro [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] α - rendimento quântico aparente [$\text{mol CO}_2 \text{ mol fóton}^{-1}$] e I - irradiância fotossinteticamente ativa [$\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] (Santos Júnior *et al.* 2013)

2.5.1 Fluorescência da clorofila a

Para determinação das características da fluorescência da clorofila a as folhas foram previamente aclimatadas ao escuro por 30 min e em seguida aplicado um pulso de luz saturante (aproximadamente $3.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para determinação da fluorescência inicial (F0) e fluorescência máxima (Fm) e do rendimento quântico efetivo (Fv/Fm) utilizando um fluorômetro de pulso modulado, modelo Fluorepen (FP-100, PSI).

2.6 Delineamento experimental e análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado esquema fatorial 7 x 2, sendo duas espécies (*H. brasiliensis* e *B. excelsa*) e com sete tratamentos (T1-controle, T2-calagem, T3- aplicação de fosfato natural, T4- aplicação de fosfato solúvel, T5- Inoculação de

BSF, T6- BSF mais fosfato natural e T7- Inoculação com cepas bacterianas mais fosfato solúvel). Foram utilizadas 05 repetições por tratamento totalizando 70 indivíduos estudados (35 de cada espécie).

Após atendidas as premissas de normalidade e homocedasticidade, os resultados obtidos foram submetidos à análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($P < 0,05$). Todas as análises foram processadas a partir do programa R Studio e *Sigmaplot* 13.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Crescimento e acúmulo de biomassa

Para as taxas de crescimento relativo em altura (TCR-A) e diâmetro (TCR-D), as plantas submetidas a T5 (inoculação com BSF) apresentaram os maiores valores observados para ambas as espécies, seguidas por T1 (controle) e T2 (calagem) (Figura 3, A-B).

Entre as espécies, *H. brasiliensis* foi a que apresentou as maiores taxas de crescimento relativo em diâmetro e altura em todos os tratamentos quando comparada a *B. excelsa* (Figura 3, A-B). Para a taxa de crescimento absoluto, *B. excelsa* apresentou maiores taxas sob os tratamentos fosfatados associados a bactérias que *H. brasiliensis* (Figura 3, C-D).

Bactérias pertencentes ao gênero *Bacillus* são conhecidas por produzir e liberar ácidos orgânicos e fosfatases, que não somente podem solubilizar o P, mas também podem secretar ácido indol acético (AIA), um composto que promove alongamento e crescimento celular (Fatima et al., 2021). De acordo com Ashrafuzzaman et al. (2009), afirmam que 80% das bactérias são capazes de produzir AIA na rizosfera.

Ao obter um melhor rendimento nas taxas de crescimento relativo e absoluto em altura e diâmetro no tratamento com bactérias solubilizadoras de fosfato (T5), podemos reiterar que os microrganismos têm capacidade de estimular o crescimento das plantas por meio de outras formas além da absorção do fósforo. Freitas et al., (1997) observaram que *Bacillus* e *Xanthomonas*, ambas bactérias solubilizadoras de fosfato, aumentaram significativamente a altura e a biomassa das plantas de canola, mas não o teor de P em comparação com plantas não inoculadas. Com isso, as evidências sugerem que a resposta das espécies ao tratamento BSF, pode estar ligado aos seus hormônios de crescimento, em vez de ser um resultado da solubilização direta do fosfato.

Na literatura é bem documentado os estudos que exploram o uso de bactérias solubilizadoras de fosfato sem a adição extra de fósforo, oferecendo vantagens relevantes para as culturas agrônomicas. Embora exista carência de pesquisas sobre as espécies florestais diante

Figura 3. A-Taxa de crescimento relativo em altura (TCR-A); B-Taxa de crescimento relativo em diâmetro (TCR-D); C-Taxa de crescimento absoluto em altura (TCA-A); D-Taxa de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-D), em plantas jovens de *H. brasiliensis* e *B. excelsa*, submetidas a 7 tratamentos: Controle, Calagem, FN-(Fosfato Natural),FS-(Fosfato solúvel), BSF-(Bactérias solubilizadoras de fosfato), BSF+FN-(Fosfato Natural + Bactérias) e BSF+FS-(Fosfato solúvel + Bactérias). Letras minúsculas são comparações de médias entre os tratamentos e letras maiúsculas são comparações de médias entre espécies

Em comparação com outros compartimentos, *B. excelsa* exibiu maior percentual de acúmulo de biomassa radicular sob os tratamentos calagem (43%), BSF (38%) e FN (3). Sob o tratamento BSF, *H. brasiliensis* acumulou 53% de sua massa seca total nas raízes, enquanto que sob o tratamento controle foi de 51%, para calagem foi de 49%, e sob BSF+FN foi de aproximadamente 48%. (Figura 4). Ao comparar as espécies estudadas, *H. brasiliensis* apresentou maior acúmulo de biomassa radicular.

Quanto à variável massa seca caulinar, nenhum dos tratamentos superou o controle que acumulou 38% em *B. excelsa*. Isso poderia explicar porque houve maiores taxas de crescimento relativo em altura, conforme indicado na Figura 3. Para mudas de *H. brasiliensis*, o tratamento BSF+FS resultou em um acúmulo de biomassa do caule de 52%, enquanto FS registrou em torno de 49% e FN cerca de 48%. Quando comparadas com *B. excelsa*, as mudas de *H. brasiliensis* apresentaram resposta positiva após inoculação com bactérias associadas ao fosfato convencional para esta variável específica.

B. excelsa demonstrou resultados mais significativos em termos de porcentagem de biomassa foliar sob BSF+FN com 39%. Enquanto isso, o tratamento FS contribuiu para um aumento de 37%, e BSF + FS apresentou um percentual de biomassa foliar em torno de 36%.

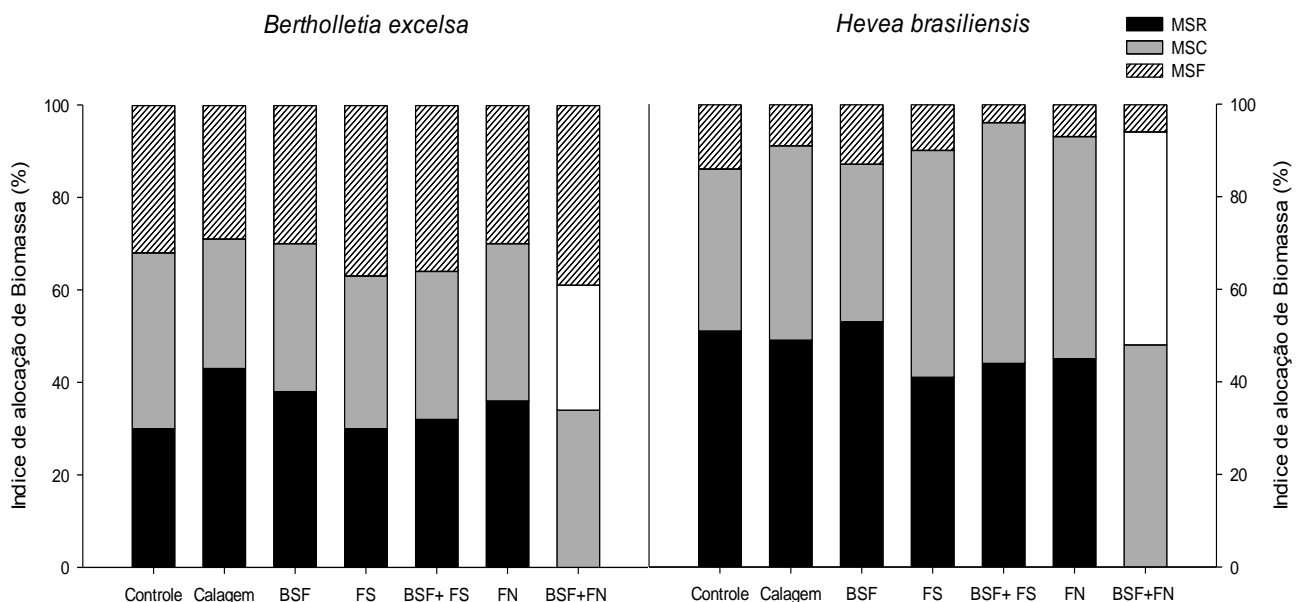


Figura 4 –Alocação de biomassa: MSF-(massa seca foliar), MSC (massa seca caulinar), MSR(massa seca radicular), de plantas jovens de *B. excelsa* e *H.brasiliensis* submetidas a 7 tratamentos: Controle, Calagem, FN-(Fosfato Natural),FS-(Fosfato solúvel), BSF-(Bactérias solubilizadoras de fosfato), BSF+FN-(Fosfato Natural + Bactérias) e BSF+FS-(Fosfato solúvel + Bactérias)

Sob o tratamento BSF as espécies *H. brasiliensis* e *B. excelsa* apresentaram maior acúmulo em massa seca total (Tabela 2). Este resultado confirma um achado que envolveu a inoculação de bactérias em mudas de *Hymenae courbaril*, onde houve um aumento no crescimento e acumulação de biomassa da espécie (Abreu, 2021). O autor atribuiu esse ganho à produção de AIA e giberelinas pelas bactérias, que são benefícios proporcionados por elas para auxiliar na promoção do desenvolvimento vegetal.

Won (2021), inoculou *B. velezensis* em mudas de *Q. acutíssima* e obteve respostas crescentes de biomassa total em comparação ao controle. Algumas bactérias solubilizadoras de fosfato são promotoras de crescimento vegetal a partir da secreção de fitohormônios, como AIA, que induzem a divisão celular além de estimular o desenvolvimento de raízes Moon et al (2021).

Para a Raiz/PA, os tratamentos calagem e BSF exibiram maiores valores para *B. excelsa*, enquanto para *H. brasiliensis* os tratamentos não apresentaram diferença significativa. Em relação ao índice de ganho foliar (IGF) para *B. excelsa*, os maiores valores foram observados no tratamento BSF+FS que corresponde ao maior acúmulo de massa seca neste compartimento. Esse resultado foi o mesmo encontrado sob as mesmas condições de dosagem fosfatada (superfosfato triplo) associadas a bactérias para *B. excelsa* (Oliveira et al., 2003). Maior proporção de biomassa em órgãos da parte aérea tem sido associada a estratégias de aperfeiçoamento da captação de luz, podendo ser uma estratégia das plantas sob este tratamento (Souza et al., 2017). Em *H. brasiliensis* as médias dos tratamentos não diferiram entre si. Para a variável AFE ambas as espécies não tiveram diferença estatística significativa entre os tratamentos, porém comparando uma a outra a espécie *B. excelsa* apresentou maior área foliar específica na maioria dos tratamentos.

A morfologia das raízes das espécies foi influenciada pela adubação fosfatada (Figura 5). As raízes da castanheira em solos pobres em fósforo, em geral, são longas (Costa, 2019). A aquisição de nutrientes é uma função crucial das raízes finas, cuja morfologia pode ser observada no sistema radicular das mudas que estão associadas ou não a bactérias solubilizadoras. A exsudação radicular é um passo essencial para a adaptação das plantas a diferentes ambientes e inclui a regulação da interação entre plantas e bactérias na rizosfera e o aumento nos exsudados radicular sobre o tratamento BSF, evidencia a liberação de compostos como as auxinas, por exemplo.

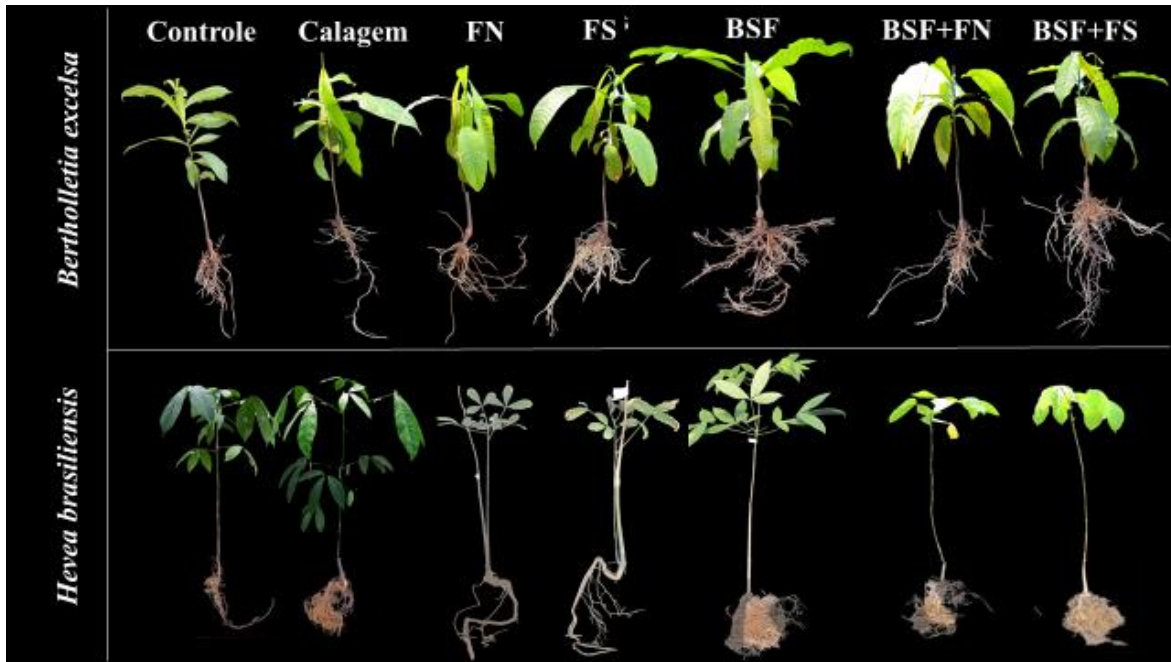


Figura 5-Aspecto visual de plantas jovens de *B. excelsa* e *H. brasiliensis*, submetidas a 7 tratamentos: Controle, Calagem, FN-(Fosfato Natural),FS-(Fosfato solúvel), BSF-(Bacterias solubilizadoras de fosfato), BSF+FN-(Fosfato Natural + Bactérias) e BSF+FS-(Fosfato solúvel + Bactérias) em planta jovens de *B. excelsa* e *H. brasiliensis*

TRATAMENTOS								
	Espécies	Controle	Calagem	FN	FS	BSF + FN	BSF + FS	BFS
MST	<i>B. excelsa</i>	62.6±8.0Aa	25.9±3.4Bb	21.8±4.9Ab	27.1±4.1Ab	22.2±3.9Ab	40.8±3.6 Aab	57.2±5.2 Ba
	<i>H. brasiliensis</i>	65.9± 6.8Ab	59.7± 3.7Ab	16.5±1.2Ac	20.3±3.1Ac	15.4±2.3Ac	18.3±4.2Bc	84,91±5.1Aa
IGF	<i>B. excelsa</i>	2.7±0.38Aab	1.9±0.26Aab	1.4±0.21Ab	2.7±0.39Aab	1.8±0.11Aab	2.9±0.42Aa	2.1±0.35Ab
	<i>H. brasiliensis</i>	1.7±0.29Ba	1.6±0.21Ab	1.1±0.17Aab	0.9± 0.40Bab	1.1±0.24Ab	1.7±0.35Bab	1.2±0.11Bab
(Raiz/PA)	<i>B. excelsa</i>	0.46±0.05Bb	0.77±0.06Aa	0.55±0.02Bab	0.46±0.06Ab	0.53±0.03Ab	0.45±0.05Bb	0.61±0.05Bab
	<i>H. brasiliensis</i>	1.12±0.11Aa	0.97±0.08Aa	0.81±0.07Aa	0.86 ±0.18Aa	0.89±0.17Aa	0.84±0.10Aa	1.15±0.12Aa
AFE	<i>B. excelsa</i>	5.52±1.7Ba	7.19±0.8Aa	8.4±1.0Aa	9.0±1.9Aa	7.11±0.6Aa	8.15±0.8Aa	9.16±0.5Aa
	<i>H. brasiliensis</i>	10.8± 0.7Aa	2.9±1.29Ba	3.6±1.11Ba	6.5±1.95Aa	5.4±3.1Ba	4.7±2.6Ba	7.1±2.3Aa

Tabeka2.- Massa seca total (MST), índice de ganho foliar (IGF), razão raiz parte aérea (Raiz/PA), e área foliar específica (AFE) em plantas jovens de *H. brasiliensis* e *B. excelsa* submetidas a difentes tratamentos: Controle, Calagem, Fosfato Natural (FN), Fosfato solúvel (FS), Fosfato Natural + Bactérias (BSF+FN), Fosfato solúvel + Bactérias (BSF+FS) e Bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF). Valores médios e respectivos desvios-padrão (n= 5). Letras minúsculas são comparações de médias entre os tratamentos e letras maiúsculas são comparações de medias entre espécies.

3.2 Desempenho fotossintético

3.2.1 Trocas gasosas

Durante o período experimental, as taxas de fotossíntese líquida (A) para *B. excelsa* e *H. brasiliensis* (Figuras 6 e 7), indicaram que os tratamentos com BSF, calagem e controle foram semelhantes estatisticamente nas três primeiras coletas, com valores entre $5.3\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a $14,75\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, o mesmo comportamento pode ser observado na condutância estomática (g_s) nas mudas destes tratamentos.

Embora os tratamentos fosfatados com e sem inoculação bacteriana tenham apresentados menores taxas de fotossíntese estatisticamente quando comparados aos demais tratamentos, aos 120 (cento e vinte) dias, foi possível verificar tendência de recuperação deste parâmetro para BSF+FN em torno de $9,25\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e $10,25\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para BSF+FS, e $11,4\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para FN, respectivamente. Comparando as duas espécies *B. excelsa* apresentou maiores respostas aos tratamentos fosfatados associados a bacterias. Costa et al., (2022), apontam que os valores em geral são entre $7\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e $10\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ o que representa o comportamento fotossintético mais comum para a espécie *B. excelsa*. Esta espécie possui plasticidade foliar e pode se ajustar a possíveis danos no aparato fotossintético (Lopes, 2019). O que pode explicar sua eventual recuperação ao final do experimento nos tratamentos fosfatados com e sem inoculação.

Aos 90(noventa) dias de coleta observou-se que houve uma diminuição na taxa de fotossíntese líquida em todos os tratamentos, o que pode ser atribuído à alta taxa de respiração (R_d) observada nas medições, para *B. excelsa*.

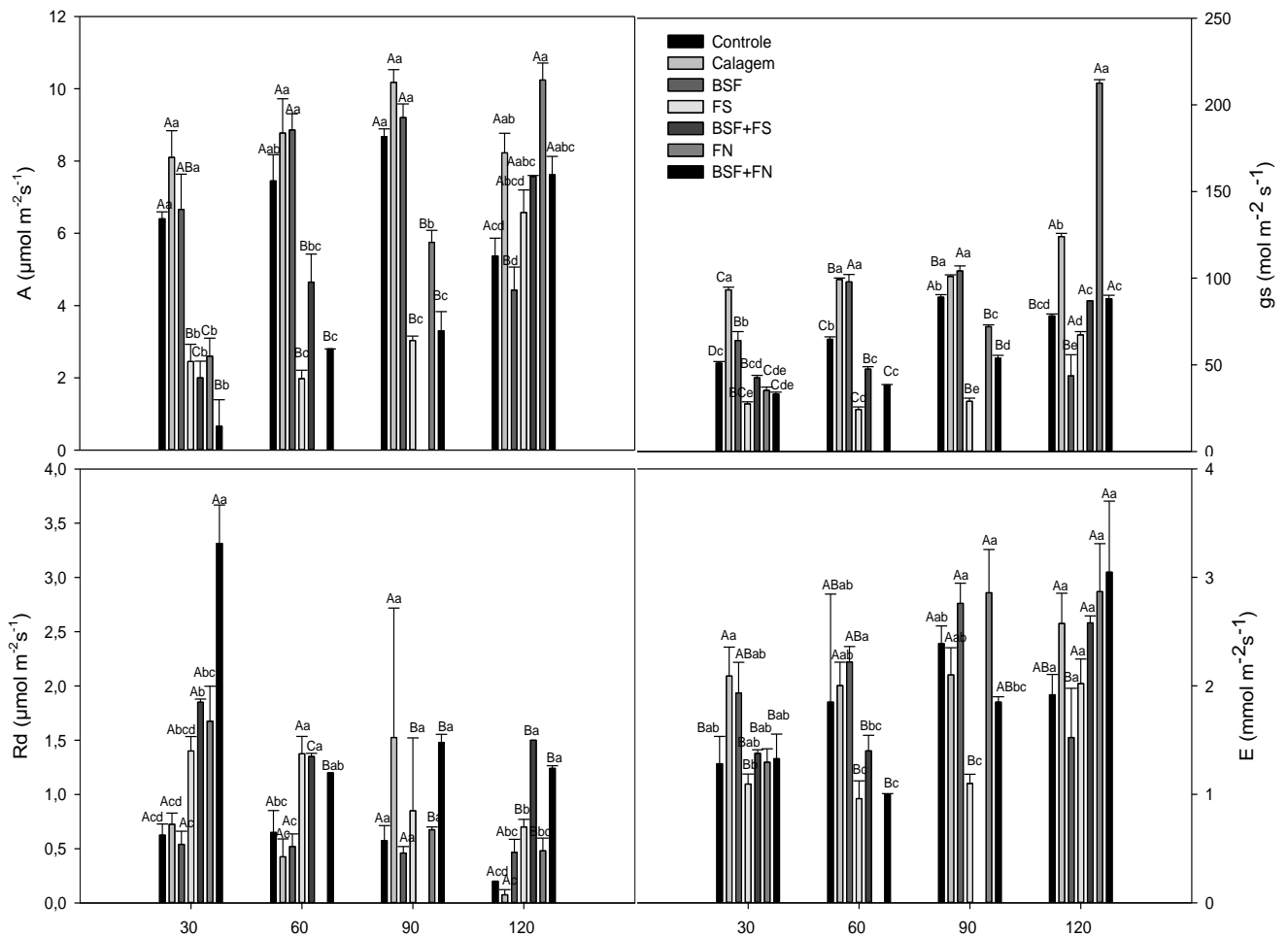


Figura 6 -Fotossíntese líquida (A), respiração foliar no escuro (R_d), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) em plantas jovens de *Hevea brasiliensis* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, Calagem, Bactérias solubilizadoras de fósforo, Fósforo solúvel, Fósforo solúvel + Bactérias, Fósforo Natural e Fósforo Natural + Bactérias) ($n = 5$). As barras são as médias e as linhas acima das barras são o erro padrão. Letras diferentes nas barras indicam diferenças significativas entre as médias pelo teste de Tukey no nível de probabilidade de 0,05, Letras minúsculas são comparações de médias entre os tratamentos e letras maiúsculas são comparações de médias entre espécies

B. excelsa mostrando-se capaz de otimizar o uso da energia luminosa com maior investimento em ganho de biomassa sob o uso eficiente da energia (Costa et al., 2009; Ferreira et al., 2012). O que explica os tratamentos BSF, calagem e controle pois apresentaram maior crescimento e ganho em biomassa, possivelmente devido ao seu desempenho fotossintético superior evidenciado pelas primeiras medidas, o mesmo para a espécie *H. brasiliensis*.

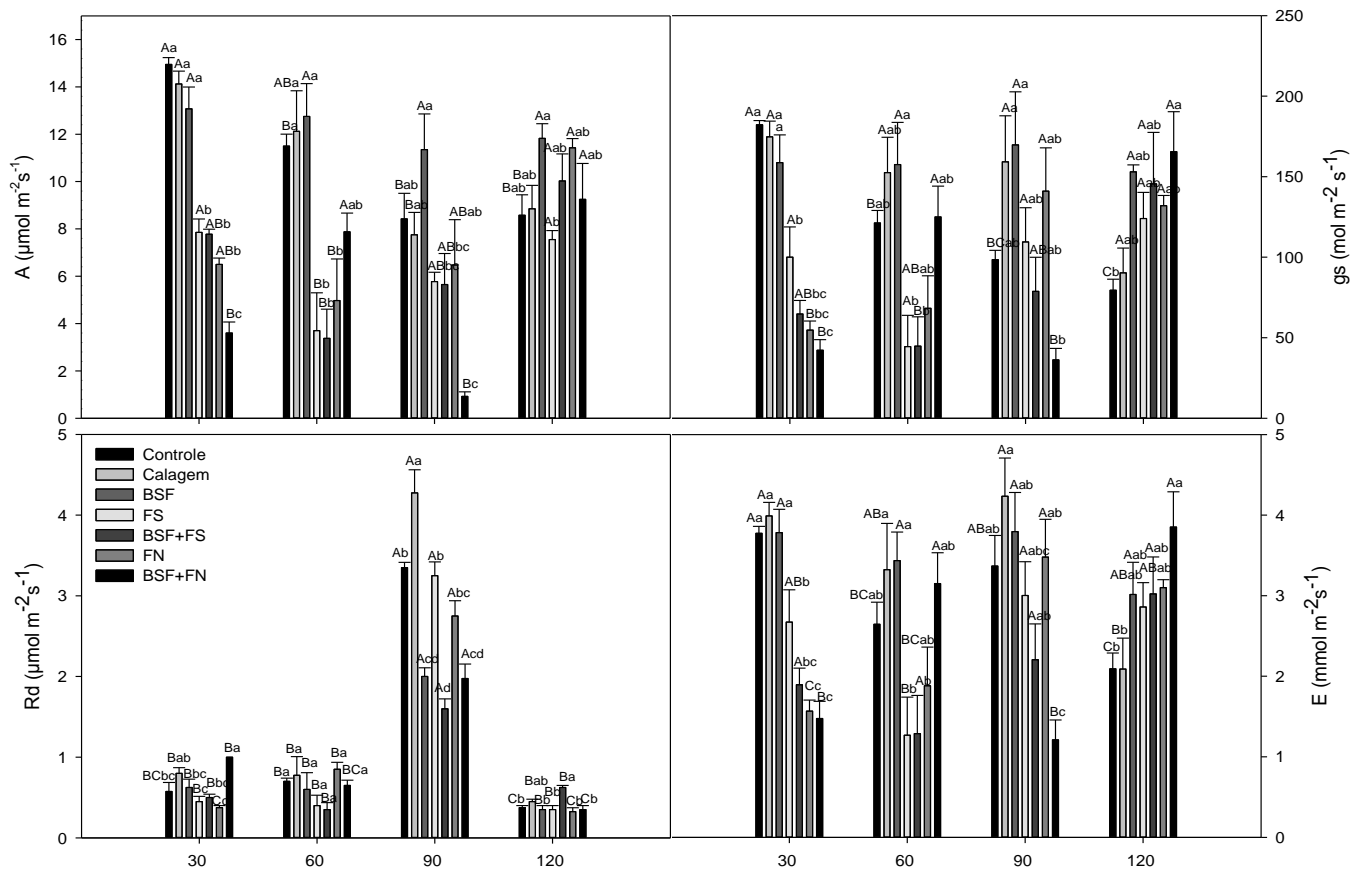


Figura 7 - Fotossíntese líquida (A), respiração foliar no escuro (R_d), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, Calagem, Bactérias solubilizadoras de fosfato, Fosfato solúvel, Fosfato solúvel + Bactérias, Fosfato Natural e Fosfato Natural + Bactérias) ($n = 5$). As barras são as médias e as linhas acima das barras são o erro padrão. Letras diferentes nas barras indicam diferenças significativas entre as médias pelo teste de Tukey no nível de probabilidade de 0,05. Letras minúsculas são comparações de médias entre os tratamentos e letras maiúsculas são comparações de médias entre espécies

Nas taxas máximas de fotossíntese (A_{max}) entre os tratamentos para ambas as espécies não houve diferença estatística, no entanto em *B. excelsa* os valores máximos atingidos foram $13.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, assim como para a espécie *H. brasiliensis* com resultados de $9.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Esses resultados mostram consistência e superam um estudo anterior usando *B. excelsa* sob fertilização química que atingiu uma taxa de pico de $8,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e tratamento com adubação verde $13.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para níveis de fotossíntese na capacidade máxima (Ferreira, 2012).

Em relação ao ponto de compensação de luz (PCL) que se estabelece no momento em que a taxa de fixação de CO_2 pela fotossíntese se iguala à taxa de liberação de CO_2 pela respiração, apenas os tratamentos de calagem e controle apresentaram médias inferiores aos demais, conforme mostram as curvas de resposta fotossintética a intensidade luminosa (Figura 8) referente a espécie *H. brasiliensis*. Os valores para esta espécie sobre os tratamentos BSF,

FN, FS, BSF+FN e BSF+ FS variaram entre $9,7 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a $20,7 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e os valores $11,3 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a $20,7 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para *B.excelsa*, o que está dentro do esperado para estas espécies por serem plantas de sol que variam com valores de aproximadamente $9 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a $40 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Lopes et al., 2019;). Uma curva típica de fotossíntese pode indicar um ponto de compensação de luz variando de 2,11 a $71 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ o que é bastante encontrada na literatura (Costa et al., 2022). Assim sendo, a curva de resposta a intensidade luminosa sobre as espécies foi maior sobre os tratamentos BSF+FN para *H. brasiliensis* e BSF para *B.excelsa*. Comparando as duas espécies, *B. excelsa* apresentou maiores valores (Tabela 3).

A maioria das plantas apresenta um aumento na fotossíntese conforme há aumento na intensidade luminosa, chegando a cerca de 25% da luz solar total incidente. Quando se atinge a saturação luminosa (Oliveira, 2017). Tendo em vista isto, ao considerar o ponto de saturação luminosa (PSL), a espécie *B. excelsa* registrou médias superiores nos tratamentos BSF+FN e BSF, com médias entre $388 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e $404 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Os tratamentos para *H. brasiliensis* não apresentaram diferença estatisticamente significativa. Na literatura encontra-se valores que variam de $190 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a $1.032 \mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para espécies *B.excelsa* (Costa et al., 2022). Ainda se observou que não houve diferença nos tratamentos com relação ao transporte de elétrons (J_{max}) na espécie *B. excelsa*. A espécie *H. brasiliensis* sob o tratamento FS apresentou médias superiores para esta variável, seguida dos tratamentos calagem, FN, BSF e BSF + FS.

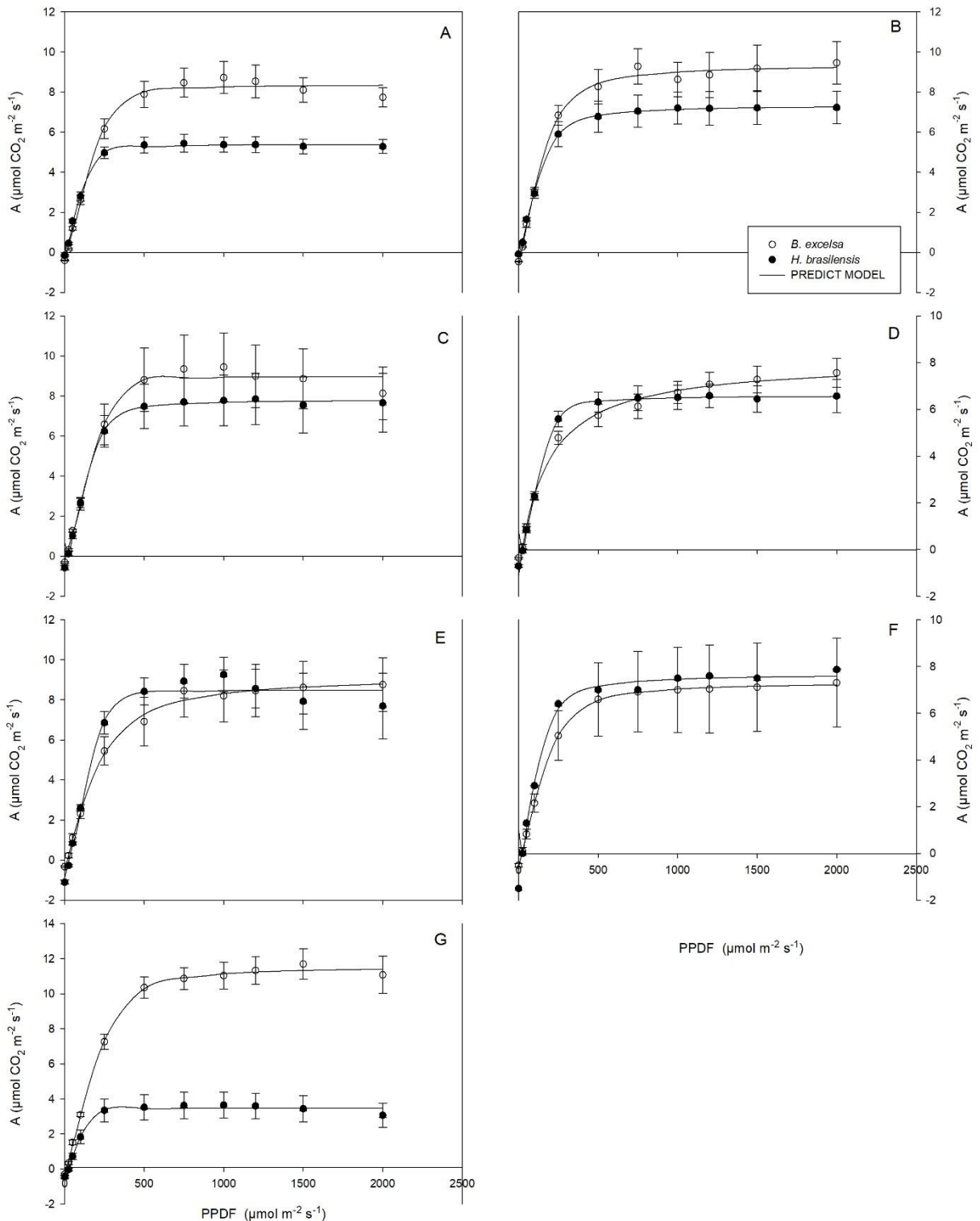


Figura 8 - Respostas das curvas de luz para as espécies *H. brasiliensis* e *B. excelsa*, submetidas a diferentes tratamentos, sendo: Controle (A), Calagem (B), Fosfato Natural (C), Fosfato solúvel (D), Fosfato Natural + Bactérias (E), Fosfato solúvel + Bactérias (F) e Bactérias (G). As linhas representam o ajuste dos dados utilizando o modelo exponencial. As barras verticais representam os desvios padrões.

TRATAMENTOS	Espécies	A_{\max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	PCL ($\mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	PSL ($\mu\text{mol PPFD m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	$V_{c_{\max}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	J_{\max} ($\mu\text{mol electrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
CONTROLE	<i>B. excelsa</i>	9.0±0.7a	12.5±2.1a	215.1±74b	56.9±9.8 ^a	70.3±3.4a
	<i>H. brasiliensis</i>	6.7±0.9a	9.7±1.3b	182.4±29.8a	32.4±10.9 ^a	52.3±1.7b
CALAGEM	<i>B. excelsa</i>	10.5±1.1ab	15.9±1.7a	330±55,4ab	42.4±9.8 ^a	70.3±3.4a
	<i>H. brasiliensis</i>	7.07±0.9a	9.7±1.3b	182.4±298a	43.2± 1.8 ^a	69.8 ± 3.7b
FN	<i>B. excelsa</i>	9.3±1.9aa	11.3±2.5a	274.9±17.8ab	51.1±5.3 ^a	84.9±6.1a
	<i>H. brasiliensis</i>	8.5±1.7a	24.0±2.0a	247.5±27.2a	59.3±7.0a	95.7±9.4ab
FS	<i>B. excelsa</i>	8.2±0.9a	23.0±3.3a	356.5±39.8ab	40.3±6.1 ^a	74.3±8.4a
	<i>H. brasiliensis</i>	7.08±0.9a	28.6±0.6a	227.1±24.0a	55.9±6.8 ^a	99.7±8.3a
BSF + FN	<i>B. excelsa</i>	10.4±1.5a	15.2±3.7a	404.5±69.7a	49.5±9.2 ^a	82.0±13.8a
	<i>H. brasiliensis</i>	9.9±1.5a	26.5±5.04a	283.7±30.6a	33.0±11.5 ^a	43.2±14.3b
BSF + FS	<i>B. excelsa</i>	9.6±1.8a	20,7±3.3a	304.2±51.3ab	34.4±8.4 ^a	67.3±11.8a
	<i>H. brasiliensis</i>	7.3±0.12a	32.2±1.2a	272±40a	53.4±0a	76.6±0ab
BFS	<i>B. excelsa</i>	13.3±0.9a	16.8±0.33a	388±43a	45.9±8.3 ^a	78.0±10a
	<i>H. brasiliensis</i>	5.2±0.9a	27.1±3.3a	226±42a	52.0±4.5 ^a	71.6±5.8ab

Tabela 3- Fotossíntese máxima (A_{\max}), ponto de compensação liminosa (PCL), ponto de saturação luminosa (PSL), taxas máximas de carboxilação ($V_{c_{\max}}$) e taxa de transporte de elétrons (J_{\max}) em plantas jovens de *H. brasiliensis* e *B. excelsa*, submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, Calagem, Bactérias solubilizadoras de fosfato, Fosfato solúvel, Fosfato solúvel + Bactérias, Fosfato Natural e Fosfato Natural + Bactérias). Resultados discutidos em coluna. Valores médios e respectivos desvios-padrão (n

3.2.2 Fluorescência da clorofila a

As mudas de *B. excelsa* tiveram maior eficiência fotoquímica nos tratamentos BSF+FS, BSF+FN, calagem, FS e controle. Não houve diferença estatística nos tratamentos aplicados à *Hevea brasiliensis* (figura 9). Este parâmetro é de grande importância, pois permite inferir sobre a eficiência do aproveitamento da energia luminosa pelo fotossistema II. (Souza et al., 2017).

TRATAMENTOS							
Espécies	Controle	Calagem	FN	FS	BSF+FN	BSF+FS	BSF
<i>B. excelsa</i>	0,77 ± 0,019 Aa	0,77± 0,008 Aa	0,55 ± 0,066 Bb	0,73 ± 0,026Aa	0,72 ± 0,030 Aa	0,76 ± 0,013Aa	0,69 ± 0,030Bab
Fv/Fm							
<i>H. brasiliensis</i>	0,74 ± 0,021Aa	0,72 ± 0,014Aa	0,70 ± 0,034Aa	0,76 ± 0,020Aa	0,73±1.7Aa	0,65 ± 0,036Bab	0,73± 0.030Aa

Tabela 4.- Eficiência fotoquímica efetiva (Fv/Fm) em mudas de *Bertholletia excelsa* e *Hevea brasiliensis* submetidas a diferentes tratamentos, sendo: (Controle, calagem, bactérias solubilizadoras de fosfato (BSF), Fosfato solúvel (FS), Bactérias e Fosfato solúvel (BSF+FS), Fosfato natural (FN) e Bactérias e Fosfato natural (BSF+FN). Letras minúsculas são comparações de médias entre os tratamentos. Letras maiúsculas são comparações de médias entre espécies. (n = 5). $p \leq 0,05$ pelo teste de Tukey

Os resultados apontam que os tratamentos fosfatados associados a bactérias solubilizadoras de fosfato apresentaram valores aproximadamente, de 0.70, semelhante ao controle para *B. excelsa*. Parâmetros da eficiência quântica máxima do fotossistema (Fv/Fm) em torno de 0.75 e 0.83, para folhas sadias, quer dizer que a energia absorvida pelas moléculas de clorofila, dos complexos coletores de luz está sendo direcionado para as etapas fotoquímicas e/ou o excesso está sendo dissipado na forma de calor ou remetido na forma de fluorescência (Björkman e Demmig 1987; Govindjee, 2004).

Valores semelhante foram encontrados em plantas fertilizadas (0.76) e sem fertilização (0.74) e sob adubação verde (0,75) (Ferreira et al., 2009; Ferreira, 2013; Corrêa, 2013) em *B. excelsa*. Para *H. brasiliensis*, valores semelhantes foram encontrados (0.75) no experimento que avaliou a idade foliar do RRIM 600. Valores como os citados acima indicam que as plantas estão em condições não estressantes (Maxwell & Johnson, 2000). Para a espécie *B. excelsa* valores que variam de 0,58 a 0,85 são comumente encontrados na literatura (Costa et al., 2022). Os valores aqui observados estão dentro da faixa considerada boa para as espécies e apresentaram o mesmo comportamento ao longo do experimento.

4. CONCLUSÃO

Entre os tratamentos aplicados, a inoculação de bactérias solubilizadoras de fosfato (T5), induziu maiores taxas de crescimento em altura e diâmetro, bem como maior acúmulo de biomassa, e desempenho fotossintético nas espécies *Hevea brasiliensis* e *Bertholletia excelsa*.

A partir dos 90 dias de aplicação dos tratamentos, houve tendência de melhora no desempenho dos tratamentos com adubação fosfatada associados a inoculação de bactérias, com redução das taxas de transpiração e respiração no escuro e, conseqüentemente, aumento na taxa de fotossíntese líquida. Isso nos levanta a hipótese que, por serem espécies clímax e apresentarem crescimento lento, estas espécies podem ser beneficiadas pela lenta liberação de fósforo no solo. Para as características da fluorescência da clorofila *a* não foram observadas diferenças entre os tratamentos e ao longo do tempo.

5. REFERÊNCIAS

- Abreu, L. A. de, Menezes, L. M., Silva, J. M. da, Araújo, R. G. V. de, Silva, C. dos S., Silva, P. C. V. da, Santos, T. M. C. dos, & Leite, M. J. de H. (2021). Initial Development of *Hymenaea courbaril* (Linnaeus.) (FABACEAE) under inoculation of edaphytic bacteria from *Bacillus* and *Herbaspirillum* genus / Desenvolvimento inicial de *Hymenaea courbaril* (Linnaeus.) (FABACEAE) sob inoculação de bactérias endofíticas dos gêneros *Bacillus* e *Herbaspirillum*. *Brazilian Journal of Development*, 7(12), 112954–112965. <https://doi.org/10.34117/bjdv7n12-193>
- Alves, L., Mendoza, E. A., Silva Filho, G. N.. (2002). Microrganismos solubilizadores de fosfatos e o crescimento de pinus e eucalipto. *Revista Brasileira De Ciência Do Solo*, 26(4), 939–947. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832002000400011>
- Ashrafuzzaman, M. et al. (2009). Efficiency of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) for the enhancement of rice growth. *African Biotechnology*.8(7), 1247 a 1252.
- Ouahmane, L., Revel, J.C., Hafidi, M. *et al.* Responses of *Pinus halepensis* growth, soil microbial catabolic functions and phosphate-solubilizing bacteria after rock phosphate amendment and ectomycorrhizal inoculation. *Plant Soil* 320, 169–179 (2009). <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9882-z>
- Corrêa, M. V. Crescimento, aspectos nutricionais e fotossintéticos de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* H. B. submetidas à diferentes tratamentos de fertilização. 2013. 65 f. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestas Tropicais) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- Costa, J. R.; Castro, A. B. C.; Wandelli, E. V.; Coral, S. C. T.; Souza, S. A. G. 2009. Aspectos silviculturais da castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa*) em sistemas agroflorestais na Amazônia central. *Acta Amazonica*, 39(4): 843-850.
- Costa, K. C. P. Ecophysiology and growth of *Bertholletia excelsa* Bonpl. in response to thinning, liming and phosphorus addition. 2019. 120 f. Tese (Doutorado em Ciências de Florestas Tropicais) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- Costa, K., de Carvalho Gonçalves, J., Gonçalves, A. *et al.* Advances in Brazil Nut Tree Ecophysiology: Linking Abiotic Factors to Tree Growth and Fruit Production. *Curr Forestry Rep* 8, 90–110 (2022). <https://doi.org/10.1007/s40725-022-00158-x>

Demmig, B., & Björkman, O. (1987). Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta*, 171(2), 171-184.

Diniz, P. F. de A., Oliveira, L. E. M. de ., Gomes, M. P., Castro, E. M. de ., Mesquita, A. C., Bonome, L. T. da S., & Silva, L. da .. (2010). Crescimento, parâmetros biofísicos e aspectos anatômicos de plantas jovens de seringueira inoculadas com fungo micorrízico arbuscular *Glomus clarum*. *Acta Botanica Brasilica*, 24(1), 65–72. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000100007>

Duarah I, Deka M, Saikia N, Deka HP (2011). Os solubilizantes de fosfato aumentam a eficiência do uso de fertilizantes NPK no cultivo de arroz e leguminosas. *3 Biotecnologia* 1:227–238

Fagotti, Leonardo Alves. *Bactérias solubilizadoras de fósforo na cultura do milho (Zea mays) em solos com baixo e alto teor de fósforo*. 2023. Trabalho de Conclusão de Curso. Agronomia.

Fatima, F.; Ahmad, M.M.; Verma, S.R.; Pathak, N. Relevance of phosphate solubilizing microbes in sustainable crop production: a review. *International Journal of Environmental Science and Technology*, Basingtoke, p.1-14, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13762-021-03425-9>

Ferreira MJ, Gonçalves JFDC, Ferraz JBS, Correá VM. Características nutricionais de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* Bonpl. sob tratamentos de fertilização em área degradada na Amazônia. *Ciência para ciência*. 2015; <https://doi.org/10.18671/scifor.v43n108.11>

Ferreira, M. J.; Gonçalves, J. F. de C.; Ferraz, J. B. S. 2012. Crescimento e eficiência no uso da água de plantas jovens de castanheira-da-amazônia em área degradada e submetidas à adubação. *Ciência florestal*, 22(2): 393-401.

Ferreira, M. J.; Gonçalves, J. F. C.; Ferraz, J. B. S. Photosynthetic parameters of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. *Photosynthetica*, v. 47, p. 616-620, Feb. 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-009-0088-2>.

Gyaneshwar, L.J. Parekh, G. Archana, P.S. Poole, M.D. Collins, R.A. Hutson, G. Naresh Kumar, Involvement of a phosphate starvation inducible glucose dehydrogenase in soil phosphate solubilization by *Enterobacter asburiae*, *FEMS Microbiology Letters*, Volume 171, Issue 2, February 1999, Pages 223–229, <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1999.tb13436.x>

Kerbaury, Gilberto Barbante. *Fisiologia vegetal* - 3. ed. - Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2019

Liu, Y., Nessa, A., Zheng, Q., Hu, D., Zhang, W., & Zhang, M. (2023). Inoculations of phosphate-solubilizing bacteria alter soil microbial community and improve phosphorus bioavailability for moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) growth. *Applied Soil Ecology*, *189*, 104911.

Lopes, Jussara de Souza. Karen Cristina Pires da Costa, Vinícius Souza Fernandes, José Francisco de Carvalho Gonçalves, Functional traits associated to photosynthetic plasticity of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants, *Flora*, Volume 258, 2019, 151446, ISSN 0367-2530, <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151446>

Maxwell, K. Johnson, G. N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, v.51, p.659-668, 2000.

Moon, J.-H.; Won, S.-J.; Maung, C.E.H.; Choi, J.-H.; Choi, S.-I.; Ajuna, H.B.; Ahn, Y.S. *Bacillus velezensis* CE 100 inhibits root rot diseases (*Phytophthora* spp.) and promotes growth of japanese cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) seedlings. *Microorganisms* 2021

Nascimento, Nayara. José Francisco Gonçalves. (2019). Respostas funcionais foliares de plantas jovens de *Hevea brasiliensis* submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. *Ciência Florestal*. 29. [1019. 10.5902/1980509832658](https://doi.org/10.5902/1980509832658)

Oliveira, L. A. Rodrigues, E. C. P. G. Magalhães, H. P. Barbosa, Antenor Pereira. Efeito da adubação e inoculação com bactérias solubilizadoras de fosfato no crescimento de mudas de espécies florestais da Amazônia. In: Niro Higuchi; Joaquim dos Santos; Paulo de Tarso B. Sampaio; Ricardo A. Marengo; João Ferraz; Patrícia Carla de Sales; Masahiro Saito; Seigo Matsumoto. (Org.). Projeto Jacaranda Fase II: Pesquisas Florestais na Amazônia Central. ed. Manaus: Jacaré Gráfica e Editora, 2003, v. 01, p. 207-221.

Oliveira, A. K. M. de ., & Gualtieri, S. C. J.. (2017). Trocas Gasosas e grau de tolerância ao estresse hídrico induzido em plantas jovens de *Tabebuia aurea* (paratudo) submetidas a alagamento. *Ciência Florestal*, 27(1), 181–191. <https://doi.org/10.5902/1980509826457>

Perron, Thibaut, Louis Mareschal, Jean-Paul Laclau, Lucie Deffontaines, Philippe Deleporte, Aurélien Masson, Thierry Cauchy, Frédéric Gay, Dynamics of biomass and nutrient accumulation in rubber (*Hevea brasiliensis*) plantations established on two soil types: Implications for nutrient management over the immature phase, *Industrial Crops and Products*, Volume 159, 2021, 113084, ISSN 0926-6690, <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.113084>

Porto, Lucas Silveira et al. Micro-organismos eficazes e *Azospirillum brasilense*: efeitos sobre a produtividade do milho. *Revista de Biotecnologia & Ciência*, v. 9, n. 2, p. 11-21, 2020.

Srivastava, A., Strasser, R.J., Govindjee, 1999. Greening of peas: parallel measurements of 77 K emission spectra, OJIP chlorophyll a fluorescence transient, period four oscillation of the initial fluorescence level, delayed light emission, and P700. *Photosynthetica* 37,365- 92.

Shardendu K. Singh, Girish Badgajar, Vangimalla R. Reddy, David H. Fleisher, James A. Bunce, Carbon dioxide diffusion across stomata and mesophyll and photo-biochemical processes as affected by growth CO₂ and phosphorus nutrition in cotton, *Journal of Plant Physiology*, Volume 170, Issue 9, 2013, Pages 801-813, ISSN 0176-1617, <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.01.001>

Shahzeidi, Z., Hesami Tackallou, S., Amjad, L., Zali, H., & Iranbakhsh, A. The Effect of Ultraviolet (UV) Radiation on Photosynthetic Pigments and Biochemical Parameters of *Portulaca oleracea*. *Journal of Horticultural Science*, v. 36, n. 1, p. 319-328, 2022.

Souza, C. S. do C. R. de ., Santos, V. A. H. F. dos ., Ferreira, M. J., & Gonçalves, J. F. de C.. (2017). Biomassa, crescimento e respostas ecofisiológicas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* BONPL. Submetidas a diferentes níveis de irradiância. *Ciência Florestal*, 27(2), 557–569. <https://doi.org/10.5902/1980509827736>

Taiz, L.; Zeiger, E. *Plant Physiology*. 5th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2010. 690 p.

Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I., & Murphy, A. (2017). *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. 6.ed. Porto Alegre: Artmed. 888 p.

6. CONCLUSÕES GERAIS

As conclusões obtidas por meio das pesquisas mencionadas acima irão oferecer direcionamentos para o gerenciamento dos microrganismos do solo e incrementar a compreensão sobre como essa biotecnologia pode ser aplicada (Capítulo I). Esta pesquisa também revelou que esse avanço biotecnológico beneficia significativamente o crescimento e desenvolvimento das espécies florestais nativas da região amazônica, como: *Bertholletia excelsa* e *Hevea brasiliensis*, permitindo auxiliar nas suas necessidades ecofisiológicas.

Os dados aqui apresentados demonstraram que sob o tratamento T5 (BSF), as espécies apresentaram maior crescimento relativo e absoluto, maior acúmulo de biomassa total e melhor desempenho fotossintético. Esses resultados servem de referência para futuras pesquisas relacionadas à produção de mudas de árvores florestais, especialmente aquelas com potencial para restauração de áreas degradadas, a fim de mitigar impactos causados pelo excesso de fertilizantes fosfatados.