

Rizóbios em sistemas de rotação de arroz irrigado com leguminosas forrageiras hibernais¹

Benjamin Dias Osorio Filho², Enilson Luiz Saccol de Sá³

Resumo – Em áreas de várzeas cultivadas, onde o solo é inundado, os rizóbios adaptados ao estresse hídrico podem formar nódulos em leguminosas hibernais, fixar nitrogênio, e até mesmo colonizar plantas de espécies não-leguminosas, como gramíneas. Estudos recentes têm mostrado que os rizóbios podem colonizar raízes, caules e folhas de arroz, promovendo o crescimento da planta. A produção de fito-hormônios, principalmente ácido indol acético (AIA), é, possivelmente, o principal mecanismo de promoção de crescimento de arroz por rizóbios. Em várzeas, esses microrganismos podem ser grandes aliados na integração da lavoura de arroz, com o cultivo de leguminosas forrageiras. No cenário orizícola gaúcho, boa parte dos produtores utiliza as áreas de arroz no período de inverno com gado, ou aproveitando a resteva do arroz, ou cultivando azevém, às vezes em consórcio com alguma leguminosa. Neste contexto, durante o inverno, os rizóbios fixariam nitrogênio em simbiose com a leguminosa, promovendo o crescimento do pasto, e no verão colonizariam o arroz, estimulando seu crescimento e aumentando o rendimento de grãos. O objetivo desta revisão é relatar estudos que evidenciam a relação dos rizóbios com outras famílias botânicas, como as gramíneas, por diferentes mecanismos de promoção de crescimento, e que em sistemas agrícolas de rotação entre leguminosas e não-leguminosas como o que ocorre em várzeas no Rio Grande do Sul, é possível formar reservatórios de rizóbios no solo, que, por seus diferentes mecanismos de promoção de crescimento de plantas, beneficiem todos os sistemas produtivos desta integração.

Palavras chave: promoção de crescimento de plantas; gramíneas; várzea.

Rhizobia in rotation system of irrigated rice and hibernall leguminous forages

Abstract – In areas of cultivated flooded soil, adapted rhizobia to water stress can form nodules in hibernall legumes, fix nitrogen, and even colonize the non-leguminous plant species, such as gramineous plants. Recent studies have shown that rhizobia can colonize roots, stems and leaves of grasses, promoting plant growth. The production of plant hormones, mainly indole acetic acid (IAA), is probably the major mechanism of growth promotion of rice by rhizobia. In wetlands, these microorganisms can be great allies in the integration of rice crop with forage legumes. In the scenario of rice production of Rio Grande do Sul Brazilian State, most producers use the rice area in the winter with cattle, taking advantage of the rice stubble, or growing ryegrass and some legumes. In this context, during the winter, rhizobia were fixing nitrogen in symbiosis with legumes, promoting the growth of pasture in the summer and come into contact with the rice, colonizing the plant and stimulate its growth and yield. The aim of this review is to record rhizobia as plant growth-promoting bacteria (PGPB) in botanic families such as grasses. It is possible to form soil reservoir of rhizobia in rotation systems with legumes and non-legumes in order to improve the performance of productive systems by means of mechanisms of plantgrowth promotion.

Key words: promoting growth of plants, grasses, lowland.

¹ Extraído da tese de doutorado do primeiro autor no Programa de Pós-Graduação em Ciência do Solo, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Manuscrito submetido em 10/12/2010 e aceito para publicação em 07/05/2012.

² Engenheiro Agrônomo, Doutor, Professor Adjunto, Universidade Estadual do Rio Grande do Sul, Unidade Cachoeira do Sul. *E-mail:* benjamin-filho@uergs.edu.br.

³ Engenheiro Agrônomo, Doutor, Professor Adjunto, Departamento de Solos, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. *E-mail:* enilson.sa@ufrgs.br.

Os rizóbios e a simbiose com leguminosas

Os rizóbios são bactérias já bastante conhecidas, que habitam o solo, ou em vida livre, ou realizando simbiose com plantas da família das leguminosas. Quando em simbiose, promovem a fixação biológica de nitrogênio em estruturas radiculares conhecidas como nódulos. Essas bactérias são gram-negativas, aeróbias obrigatórias, em forma de bastonetes, não formadoras de endosporos, com tamanho variando entre 0,5-0,9 por 1,2-3,0 µm. O número e a posição de flagelos dependem do gênero. São bactérias predominantemente quimior- ganotróficas, com exceção de algumas estirpes de *Bradyrhizobium japonicum*, que são quimiolitotrófi- cas (SOMASEGARAM e HOBEN, 1994; MOREIRA e SIQUEIRA, 2006).

Com os recentes avanços em biologia molecu- lar e a descoberta de novas espécies, a taxono- mia dos rizóbios tem se modificado. Os rizóbios fo- ram inicialmente agrupados no gênero *Rhizobium* (KUYKENDALL et al, 2005). Atualmente, o termo rizóbio é empregado para designar as bactérias capazes de formar nódulos e realizar a fixação de nitrogênio em simbiose com as leguminosas. Alguns autores tratam os rizóbios como bactérias fixadoras de nitrogênio nodulíferas em legumi- nosas (BFNNL) (MOREIRA e SIQUEIRA, 2006). Esses procariotos pertencem ao filo alfa-proteo- bacteria, à ordem Rhizobiales, e, atualmente, se distribuem em sete famílias, dez gêneros e 49 espécies. A família Rhizobiaceae compreende os gêneros *Rhizobium*, *Ensifer* e *Allorhizobium*. Na família Bradyrhizobiaceae estão inseridos os gêneros *Bradyrhizobium* e *Blastobacter*. As famílias Phyllocateriaceae, Xanthobacteraceae, Hyphomi- crobiaceae, Methylobacteraceae e Brucelaceae possuem apenas um gênero de BFNNL cada, *Me- sorrhizobium*, *Azorhizobium*, *Devosia*, *Methylobac- terium* e *Ochrobactrum*, respectivamente. Embora pertencentes ao filo Betaproteobacteria e à ordem Burkholderiaceae, algumas espécies do gênero *Burkholderia* e *Ralstonia* também são capazes de formar nódulos em leguminosas e fixar nitrogênio, podendo também ser designadas como rizóbios (WOLDE-MESKEL et al., 2004; HAN et al., 2005).

A família das leguminosas é a terceira maior entre as famílias de Angiospermas. No Rio Grande do Sul, é a família com maior diversidade de espé- cies (PEREIRA et al., 1998). Das associações entre plantas e bactérias diazotróficas, a simbiose entre leguminosas e rizóbios é a mais eficiente na fixa- ção biológica de nitrogênio. Dentre as subfamílias de Leguminosae, a Papilionoideae (considerada

família Fabaceae por alguns autores) representa o grupo mais numeroso e com maior número de es- pécies capazes de formar nódulos. Nessa família estão importantes plantas produtoras de grãos para alimentação humana e animal, como o feijão (*Pha- seolus vulgaris*), a ervilha (*Pisum sativum*) e a soja (*Glycine max*), para a produção de forragem, como a alfafa (*Medicago sativa*), os cornichões (*Lotus*) e os trevos (*Trifolium*), para a produção de adubos verdes, como a mucuna (*Stizolobium*), o guandu (*Cajanus cajan*) e a ervilhaca (*Vicia sativa*). Inúme- ros outros exemplos podem ser citados e outros tipos de utilização podem ser dados às legumino- sas, como produção de madeira, lenha e utilização como plantas ornamentais (WEIR et al., 2004).

Os teores de nitrogênio no tecido das legumino- sas são maiores do que em plantas de outras famí- lias (MOREIRA e SIQUEIRA, 2006). Uma planta leguminosa sem associação com rizóbios necessi- ta que o nitrogênio esteja disponível no solo para ser absorvido pelas raízes. No entanto, quando o rizóbio realiza simbiose efetiva com essa planta, o nitrogênio é fornecido pela bactéria suprimindo parcial ou totalmente as demandas da planta. A soja, cuja área de cultivo no Brasil ultrapassa os 20 milhões de hectares, dispensa totalmente o uso de fertili- zantes nitrogenados quando devidamente inocula- da com estirpes eficientes de *Bradyrhizobium* (AL- VES et al., 2006), representando grande economia de recursos e diminuindo o potencial de poluição por nitrato.

Rizóbios como organismos promotores de crescimento de plantas

Os modos de ação dos organismos promotores de crescimento podem ser classificados em quatro grandes grupos: (I) aumento da disponibilidade de nitrogênio através da fixação biológica, (II) aumento da disponibilidade de fósforo, ferro e enxofre para a planta hospedeira, (III) produção de fito-hormô- nios, (IV) estímulo às interações da planta com ou- tros microrganismos promotores de crescimento (BANERJEE et al., 2006). Outros autores também classificam os modos de ação dos organismos pro- motores de crescimento, como (a) fixação de nitro- gênio, (b) produção de substâncias promotoras de crescimento, (c) síntese de enzimas moduladoras do crescimento, (d) aumento na absorção de nu- trientes, (e) aumento na resistência ao estresse, (f) solubilização de fosfatos, (g) produção de vita- minas, (h) aumento na agregação do solo, (i) bio- controle, (j) interações com outros microrganismos (DOBBELAERE et al., 2003).

Além de realizarem a fixação biológica de nitrogênio, os rizóbios também podem, por outros mecanismos, estimular o crescimento e o desenvolvimento de plantas de outras famílias, além das leguminosas. Os rizóbios podem atuar como microrganismos endofíticos, ou seja, vivendo no interior da planta, nas suas raízes, caules e folhas, estimulando o crescimento do vegetal. Essa estimulação pode ser pela produção de substâncias hormonais, como o ácido indol acético (AIA), no interior das células e nos espaços intercelulares (BISWAS et al., 2000; MANTE-LIN e TOURAINE, 2004; CHEN et al., 2005), pela solubilização de fosfatos (RODRIGUEZ e FRAGA, 1999), e pela proteção das plantas contra patógenos (MISHRA et al., 2006; DUTTA et al., 2007).

Depois da fixação de nitrogênio, a produção de fito-hormônios talvez seja o mais importante modo de ação na promoção de crescimento de plantas por microrganismos. A síntese de auxina, particularmente o AIA, por microrganismos endofíticos, promove o crescimento das raízes e a proliferação de pelos radiculares, melhorando a absorção de água e nutrientes do solo e, conseqüentemente, melhorando o desenvolvimento da planta (CABALLERO-MELLADO, 2006).

O triptofano é o principal precursor de AIA. Diferentes rotas metabólicas de biossíntese de AIA já foram identificadas em bactérias (SPAEPEN et al., 2007). A rota do indol-3-acetamida (IAM) é a mais bem caracterizada em bactérias. Nessa rota, o triptofano é convertido em IAM pela enzima triptofanomonoxigenase (IaaH), e de IAM em AIA, pela enzima IAM-hidrolase. A enzima triptofanomonoxigenase já foi identificada em *Agrobacterium tumefaciens* (GOODNER et al., 2001; WOOD et al., 2001). A rota indol-3-piruvato (IPyA) é a rota de síntese de AIA predominante nos vegetais. No entanto, essa rota já foi identificada em bactérias como *Bradyrhizobium* (GIRAUD et al., 2007), onde, pela ação de uma aminotransferase, o triptofano é convertido em indol-3-piruvato. Esse composto é descarboxilado, convertendo-se em indol-3-acetaldeído. A descarboxilação ocorre pela ação de indol-3-piruvato descarboxilase (IPDC). Finalmente, o indol-3-acetaldeído é oxidado a AIA. Outra rota de produção de AIA é a rota da triptamida (TAM), que consiste na transformação de triptofano pela ação da triptofano descarboxilase em TAM, que é diretamente convertida em indol-3-acetaldeído por uma amino-oxidase. A rota TAM ocorre principalmente em plantas, porém a atividade de triptofano descarboxilase foi identificada em *M. loti* (KANEKO et al., 2000). A rota do indol-acetonitrilo (IAN) não está ainda bem definida. É possível que o triptofano seja

convertido em indol-3-indoldoxima ou indol-3-glicobrassicin e esses compostos sejam convertidos em IAN, o qual pode ser convertido diretamente em AIA, por ação de uma nitrilase ou transformado em indol-3-acetamida, por ação de uma enzima nitrilohidratase. Em *B. japonicum* foi identificada a enzima nitrilase (KANEKO, 2002). Enzimas nitrilohidratases já foram identificadas em *R. etli* (GONZALEZ et al., 2006), *R. leguminosarum* (YOUNG et al., 2006), *Bradyrhizobium* sp. (GIRAUD et al., 2007) e *S. meliloti* (CAPELA et al., 2001; GALIBERT et al., 2001).

As citocininas têm recebido pouca atenção por serem compostos lábeis, de difícil identificação e quantificação. Esse hormônio promove a divisão celular, o desenvolvimento de raízes e formação de pelos radiculares (FRANKENBERGER e ARSHAD, 1995). Mais de 80% dos microrganismos isolados da rizosfera são capazes de produzir compostos do grupo das citocininas, quando cultivados *in vitro* (BAREA et al., 1976). Uma estirpe modificada de *R. leguminosarum*, mutante não produtor de adenosina, precursor de citocinina, não promoveu o crescimento de alface e canola quando comparada com a estirpe selvagem, sugerindo que a citocinina está envolvida na promoção do crescimento (NOEL et al., 1996).

Algumas estirpes de rizóbios também promovem o crescimento de plantas por aumentar a disponibilidade de fósforo solúvel nas raízes. O fósforo é um dos elementos essenciais para os vegetais e, no solo, a disponibilidade de fósforo é altamente influenciada pela quantidade e tipos de grupos funcionais da fração argila. Em solos com avançado grau de intemperismo, com elevados teores de óxidos de ferro, como os latossolos, o fósforo solúvel aplicado é rapidamente adsorvido por estes colóides (SPARKS et al., 1995). O alto custo dos fosfatos solúveis, aliado à grande demanda desse elemento para as plantas, tem despertado muito interesse em pesquisas com fertilizantes fosfatados alternativos. O uso de fosfatos de baixa solubilidade, associado com inoculação com rizóbios solubilizadores de fosfato é uma alternativa para a liberação gradual do fósforo para as plantas. O microrganismo é capaz de produzir ácidos orgânicos, sendo que o próton H⁺ ataca o mineral fosfatado. Conseqüentemente, o fósforo inorgânico é liberado do mineral pela substituição do cátion Ca⁺² pelo próton H⁺. Algumas estirpes de *R. leguminosarum*, *R. meliloti* e *R. lotiforum* capazes de liberar o fósforo da hidroxapatita insolúvel (HALDER e CHAKRABARTTY, 1993; RODRIGUEZ e FRAGA, 1999).

Outra forma de promoção de crescimento de plantas, com as quais algumas estirpes de rizóbios

também estão envolvidas, é a proteção de plantas contra o ataque de patógenos. Um exemplo de biocontrole é a produção do antibiótico trifolitoxin (TFX) por *R. leguminosarum* bv. *trifolii*, no controle de um elevado número de bactérias, incluindo patógenos de plantas e animais (DOBBELAERE et al., 2003). Uma pesquisa com inoculação de rizóbios em arroz mostrou que essa prática proporcionou um rápido acúmulo de ácidos fenólicos, como mecanismo de defesa contra o ataque de *Rizoctonia solani* (MISHRA et al., 2006). Um trabalho realizado por Dutta et al. (2007) mostrou o potencial de inoculações duplas de uma estirpe de rizóbio, com *Bacillus cereus*, e com *Pseudomonas aeruginosa*, no controle de *Fusarium udum* em guandu.

Em trabalho realizado por Vargas et al. (2009), várias estirpes de *R. leguminosarum* bv. *trifolii*, isoladas da rizosfera de leguminosas do gênero *Trifolium*, além de produzirem AIA e sideróforos e solubilizarem fosfatos, foram capazes também de reduzir o crescimento inicial de micélios do fungo *Verticillium* sp, causador de doenças radiculares.

Rizóbios em sistemas integrados com arroz irrigado e pastagens de inverno

Em um estudo de microscopia, com uma cultivar nativa de arroz africano (*Oryza breviligulata*), inoculada com uma estirpe de *Bradyrhizobium*, foram distinguidos dois estágios de colonização nas raízes dessa planta. Inicialmente ocorreu a formação de um biofilme em torno dos ápices radiculares. Essa etapa caracterizou-se por uma rápida multiplicação bacteriana, cobrindo grandes áreas de superfície radicular. Posteriormente ocorreu a invasão intercelular das células epidérmicas, via fissuras radiculares, que se formam em virtude da emergência de raízes secundárias (CHARENTREUIL et al., 2000)

A abundância de células de *Ensifer meliloti*, marcadas com o gene da proteína fluorescente GFP, em torno dos pontos de conexão entre raízes primárias e secundárias de arroz, foi observada em análises microscópicas (CHI et al., 2005). As bactérias que penetram nas raízes de arroz seguem pelos espaços intercelulares, colonizando a epiderme (inclusive pelos radiculares), córtex e tecidos vasculares. Além disso, as células que se disseminam pelo aerênquima e vasos condutores ascendem para o caule e folhas e algumas espécies e estirpes de rizóbios podem persistir no interior dos tecidos de arroz até as fases reprodutivas da planta.

A hipótese mais aceita é de que a entrada dos rizóbios em plantas de arroz se dá por aberturas radiculares que ocorrem em função da emissão de

raízes secundárias (REDDY et al., 1997; PERRINE-WALKER et al., 2007). No trabalho de Perrine-Walker et al. (2007), foi observado que células de *R. leguminosarum* bv. *trifolii*, marcadas com GFP, concentraram-se nos pontos de junção entre a raiz primária e as raízes secundárias, dois dias após a inoculação. Esses autores também observaram curvaturas em pelos radiculares de plântulas de arroz, em função da inoculação com células de *Rhizobium*, indicando que algumas das rotas de sinalização, envolvendo a formação de nódulos em leguminosas, podem estar presentes também no arroz.

Em arroz, os rizóbios não são capazes de formar nódulos radiculares e pouco se sabe sobre a capacidade de fixação de nitrogênio nessas plantas. No entanto, as interações da bactéria com o cereal elevam os níveis de fito-hormônios nos tecidos, produzindo uma variedade de benefícios, refletidos significativamente na fisiologia do crescimento das plantas de arroz (CHI et al., 2005). Estudos vêm demonstrando incrementos no crescimento e no desenvolvimento de plantas de arroz pela inoculação com estirpes de rizóbios. A inoculação com três isolados de *R. leguminosarum* incrementaram a produção de matéria seca de plantas de seis cultivares de arroz, *in vitro* (YANNI et al., 2001). Nesse mesmo estudo, porém, em experimentos de campo, outras estirpes foram capazes de aumentar o volume radicular, a matéria seca da parte aérea, o rendimento de grãos de arroz e a eficiência no uso do nitrogênio. Essa eficiência no uso de nitrogênio pode estar relacionada com o aumento do volume radicular e, conseqüentemente, um maior volume de solo explorado pelas raízes. Em um estudo feito na Índia, a altura de plantas de arroz, o número de panículas de arroz, a matéria seca de raízes e da parte aérea, bem como o rendimento de grãos, aumentaram quando as plantas foram inoculadas com estirpes de rizóbios (MISHRA et al., 2006).

A manifestação dos benefícios da inoculação com rizóbios em arroz pode começar já na germinação e na emergência, estendendo-se até o incremento no rendimento de grãos na lavoura. Em estudo realizado por Biswas et al. (2000), a estirpe de *R. leguminosarum* bv. *trifolii* E11, foi capaz de estimular o comprimento da radícula e do prófio, além de incrementar a área foliar, a matéria seca da parte aérea, a absorção de nitrogênio, o número de panículas e o rendimento de grãos de arroz. Em outro trabalho, Chi et al. (2005) observaram incrementos no crescimento de arroz, bem como no rendimento de grãos, pela inoculação com as estirpes ORS571 de *A. caulinodans*, 1021 e 1002 de *E. meliloti*, 2370 de *R. leguminosarum* bv. *viciae* e 93 de *M. huakui*.

Além disso, esses autores evidenciaram que essas estirpes também incrementaram as taxas de fotossíntese, a condutância estomática, a velocidade de transpiração e a eficiência no uso da água absorvida pela planta de arroz.

No estado do Rio Grande do Sul, a cultura do arroz irrigado ocupa uma área superior a um milhão de hectares, o que corresponde a aproximadamente 40 % da área cultivada com arroz no Brasil (ANUÁRIO BRASILEIRO DO ARROZ, 2011). As áreas de várzeas, onde o arroz é cultivado, concentram-se na metade sul do estado, onde é muito comum a integração do cultivo do cereal com a criação de gado, na entressafra (MARCHEZAN et al., 2002). Nesse período, que coincide com o inverno, as precipitações são frequentes, e o solo, que é de baixa permeabilidade, pode permanecer vários dias com excesso de umidade (MENEZES et al., 2001).

O excesso de água no solo diminui a disponibilidade de oxigênio para a respiração radicular. Nessas condições, a produção de ATP nos tecidos radiculares decai, sendo insuficiente para sustentar a absorção de nutrientes do solo, fundamental para o crescimento e desenvolvimento vegetal (TAIZ e ZEIGER, 2004). Algumas espécies de plantas conseguem desenvolver mecanismos de tolerância a períodos de alagamento. Tais mecanismos permitem que as raízes dessas plantas obtenham o oxigênio da parte aérea, para que todas as células possam respirar, além de impedirem que o oxigênio seja difundido para fora das raízes (DREW et al., 2000). Por exemplo, uma dessas plantas é a leguminosa forrageira *Lotus uliginosus*, que além de tolerar solos alagados, é capaz de realizar simbioses eficientes com rizóbios nessas condições (JAMES e CRAWFORD, 1998; JAMES e SPRENT, 1999).

Trabalhos realizados no Egito mostram que estirpes de *R. leguminosarum* bv. *trifolii* simbiotes com *Trifolium alexandrinum*, cultivado às margens do Rio Nilo, permanecem no solo e colonizam o arroz cultivado em rotação. O arroz é beneficiado pelo nitrogênio, fixado durante o ciclo do trevo, e diretamente pelos rizóbios, que colonizam suas raízes, caules e folhas (YANNI et al., 1997; YANNI et al., 2001; YANNI e DAZZO, 2010). Esse sistema de produção, existente há centenas de anos, permitiu o estabelecimento de um equilibrado banco de rizóbios no solo e exemplifica um sistema sustentável de produção agrícola.

A utilização de plantas leguminosas forrageiras, apresentando eficiente simbiose com rizóbios e adaptadas a solos de várzea, pode aumentar a produção de forragem no inverno e disponibilizar nitrogênio para a cultura do arroz em sucessão. Dependendo da produção de matéria verde da forrageira,

a adubação de base pode até ser suprimida, necessitando aplicação de nitrogênio apenas em cobertura. Diversos autores têm mostrado que os rizóbios da simbiose com as plantas leguminosas forrageiras podem permanecer no solo e, posteriormente, colonizar as plantas de arroz, beneficiando diretamente a cultura, pela promoção de crescimento (YANNI e DAZZO, 2010). Com o aumento da eficiência do uso do nitrogênio e demais nutrientes, que ocorre pelo crescimento mais abundante do sistema radicular, proporcionado pelo estímulo hormonal microbiano, pode haver uma economia no uso de fertilizantes e diminuição das contaminações ambientais nas áreas de várzeas e nos recursos hídricos adjacentes.

Conclusões

O uso de rizóbios como promotores de crescimento de plantas não-leguminosas tem despertado muito interesse nos pesquisadores da área de microbiologia agrícola, no entanto, na prática, a utilização ainda é escassa. Os resultados das pesquisas indicam que várias estirpes de rizóbios apresentam habilidade de colonizar plantas não-leguminosas, como o arroz, estimulando a germinação, o crescimento e a produtividade desse cereal, principalmente em função da produção de auxinas. Essas descobertas apontam o potencial da utilização de rizóbios em áreas de rotação ou sucessão de cultivos de leguminosas e gramíneas, como no caso das áreas de várzea cultivadas com arroz em rotação com pastagens. Mais estudos precisam ser realizados, selecionando rizóbios mais eficientes em arroz, e cujas simbioses com leguminosas sejam adaptadas a ambientes de alagamento frequente. Nesta perspectiva, tais estudos servirão de base para a produção integrada de arroz e forragem, com maior aproveitamento dos nutrientes do solo e redução de custos e de problemas ambientais.

Referências

- ALVES, B. J. R.; ZOTARELLI, L.; FERNANDES, F. M.; HECKLER, J. C.; MACEDO, R. A. T.; BODDEY, R. M.; JANTALIA, C. P.; URQUIAGA, S. Fixação biológica de nitrogênio e fertilizantes nitrogenados no balanço de nitrogênio em soja, milho e algodão. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 3, p. 449-456, 2006.
- ANUÁRIO BRASILEIRO DO ARROZ 2011. Santa Cruz do Sul: Editora Gazeta Santa Cruz, 2011. 128p.
- BANERJEE, M. R.; YESMIN, L.; VESSEY, J. K. Plant-growth-promoting rhizobacteria as biofertilizers and biopesticides. In: RAI, M. K. (Ed). **Handbook of Microbial Biofertilizers**. Nova York: Food Products Press, 2006. p. 137-181.

- BAREA, J. M.; NAVARRO, E.; MONTOYA, E. Production of plant growth regulators by rhizosphere phosphate solubilizing bacteria. **Journal of Applied Bacteriology**, London, v. 40, p. 129-134, 1976.
- BISWAS, J. C.; LADHA, J. K.; DAZZO, F. B.; YANNI, Y. G.; ROLFE, B. G. Rhizobial inoculation influences seedling vigor and yield of rice. **Agronomy Journal**, Madison, v. 92, p. 880-886, 2000.
- CABALLERO-MELLADO, J. Microbiología agrícola y interacciones microbianas con plantas. **Revista Latinoamericana de Microbiología**, México, v. 48, n. 2, p. 154-161, 2006.
- CAPELA, D.; BARLOY-HUBLER, F.; GOUZY, J.; BOTHE, G.; AMPE, F.; BATUT, J.; BOISTARD, P.; BECKER, A.; BOUTRY, M.; CADIEU, E.; DREANO, S.; GLOUX, S.; GODRIE, T.; GOFFEAU, A.; KAHN, D.; KISS, E.; LELAURE, V.; MASUY, D.; POHL, T.; PORTETELLE, D.; PUEHLER, A.; PURNELLE, B.; RAMSPERGER, U.; RENARD, C.; THEBAULT, P.; VANDENBOL, M.; WEIDNER, S.; GALIBERT, F. Analysis of the chromosome sequence of the legume symbiont *Sinorhizobium meliloti* strain 1021. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 98, n. 17, p. 9877-9882, 2001.
- CHARENTREUIL, C.; GIRAUD, E.; PRIN, Y.; LORQUIN, J.; BA, A.; GILLIS, M.; LAJUDIE, P.; DREYFUS, B. Photosynthetic *Bradyrhizobia* are natural endophytes of the African Wild rice *Oryza breviligulata*. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 66, n. 12, p. 5437-5447, 2000.
- CHEN, X.; FENG, J.; HOU, B.; LI, F.; LI, Q.; HONG, G. Modulating DNA bending affects NodD-mediated transcriptional control in *Rhizobium leguminosarum*. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 33, p. 2540-2548, 2005.
- CHI, F.; SHEN, S.H.; CHENG, H.P.; JING, Y.X.; YANNY, Y.G.; DAZZO, F.B. Ascending Migration of Endophytic Rhizobia, from Roots to Leaves, inside Rice Plants and Assessment of Benefits to Rice Growth Physiology. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 71, n. 11, p. 7271-7278, 2005.
- DOBBELAERE, S.; VANDERLEYDEN, J.; OKON, Y. Plant growth-promoting effects of diazotrophs in the rhizosphere. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Philadelphia, v. 22, p. 107-149, 2003.
- DREW, M. C.; HE, C. J.; MORGAN, P. W. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. **Trends in Plant Science**, London, v. 5, p. 123-127, 2000.
- DUTTA, S.; MISHRA, A. K.; DILEEP KUMAR, B. K. Induction of systemic resistance against fusarial wilt in pigeon pea through interaction of plant growth promoting rhizobacteria and rhizobia. **Soil Biology & Biochemistry**, Elmsford, v. 40, n. 2, p. 452-461, 2007.
- FRANKENBERGER, W.T. Jr.; ARSHAD, M. **Phytohormones in Soils: microbial production and function**. New York, Marcel Dekker, 1995. 503 p.
- GALIBERT, F.; FINAN, T. M.; LONG, S. R.; PUHLER, A.; ABOLA, P.; AMPE, F.; BARLOY-HUBLER, F.; BARNETT, M. J.; BECKER, A.; BOISTARD, P.; BOTHE, G.; BOUTRY, M.; BOWSER, L.; BUHRMESTER, J.; CADIEU, E.; CAPELA, D.; CHAIN, P.; COWIE, A.; DAVIS, R. W.; DREANO, S.; FEDERSPIEL, N. A.; FISHER, R. F.; GLOUX, S.; GODRIE, T.; GOFFEAU, A.; GOLDING, B.; GOUZY, J.; GURJAL, M.; HERNANDEZ-LUCAS, I.; HONG, A.; HUIZAR, L.; HYMAN, R. W.; JONES, T.; KAHN, D.; KAHN, M. L.; KALMAN, S.; KEATING, D. H.; KISS, E.; KOMP, C.; LELAURE, V.; MASUY, D.; PALM, C.; PECK, M. C.; POHL, T. M.; PORTETELLE, D.; PURNELLE, B.; RAMSPERGER, U.; SURZYCKI, R.; THEBAULT, P.; VANDENBOL, M.; VORHOLTER, F. J.; WEIDNER, S.; WELLS, D. H.; WONG, K.; YE, K. C.; BATUT, J. The composite genome of the legume symbiont *Sinorhizobium meliloti*. **Science**, Washington, v. 293, n. 5530, p. 668-672, 2001.
- GIRAUD, E.; MOULIN, L.; VALLENET, D.; BARBE, V.; CYTRYN, E.; AVARRE, J. C.; JAUBERT, M.; SIMON, D.; CARTIEAUX, F.; PRIN, Y.; BENA, G.; HANNIBAL, L.; FARDOUX, J.; KOJADINOVIC, M.; VUILLET, L.; LAJUS, A.; CRUVEILLER, S.; ROUY, Z.; MANGENOT, S.; SEGURENS, B.; DOSAT, C.; FRANCK, W. L.; CHANG, W. S.; SAUNDERS, E.; BRUCE, D.; RICHARDSON, P.; NORMAND, P.; DREYFUS, B.; PIGNOL, D.; STACEY, G.; EMERICH, D.; VERMEGLIO, A.; MEDIGUE, C.; SADOWSKY, M. Legumes symbioses: absence of Nod genes in photosynthetic *Bradyrhizobia*. **Science**, Washington, v. 316, n. 5829, p. 1307-1312, 2007.
- GONZALEZ, V.; SANTAMARIA, R. I.; BUSTOS, P.; HERNANDEZ-GONZALEZ, I.; MEDRANO-SOTO, A.; MORENO-HAGELSIEB, G.; JANGA, S. C.; RAMIREZ, M. A.; JIMENEZ-JACINTO, V.; COLLADO-VIDES, J.; DAVILA, G. The partitioned *Rhizobium etli* genome: genetic and metabolic redundancy in seven interacting replicons. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 103, n. 10, p. 3834-3839, 2006.
- GOODNER, B.; HINKLE, G.; GATTUNG, S.; MILLER, N.; BLANCHARD, M.; QUROLLO, B.; GOLDMAN, B. S.; CAO, Y.; ASKENAZI, M.; HALLING, C.; MULLIN, L.; HOUMIEL, K.; GORDON, J.; VAUDIN, M.; IARTCHOUK, O.; EPP, A.; LIU, F.; WOLLAM, C.; ALLINGER, M.; DOUGHTY, D.; SCOTT, C.; LAPPAS, C.; MARKELZ, B.; FLANAGAN, C.; CROWELL, C.; GURSON, J.; LOMO, C.; SEAR, C.; STRUB, G.; CIELO, C.; SLATER, S. Genome sequence of the plant pathogen and biotechnology agent *Agrobacterium tumefaciens* C58. **Science**, Washington, v. 294, n. 5550, p. 2323-2328, 2001.
- HALDER, A. K.; CHAKRABARTY, P. K. Solubilization of inorganic phosphate by *Rhizobium*. **Folia Microbiologica**, Prague, v. 38, p. 325-30, 1993.
- HAN, J.; SUN, L.; DONG, X.; CAI, Z.; SUN, X.; YANG, H.; WANG, Y.; SONG, W. Characterization of a novel plant growth-promoting bacteria strain *Delftia suruhatensis* HR4 both as a diazotroph and a potential biocontrol agent against various plant pathogens. **Systematic and Applied Microbiology**, Stuttgart, v. 28, n. 1, p. 66-76, 2005.
- JAMES, E. K.; SPRENT, J. I. Development of N₂-fixing nodules on the wetland legume *Lotus uliginosus* exposed to conditions of flooding. **New Phytologist**, Lancaster, v. 142, p. 219-231, 1999.
- JAMES, E. K.; CRAWFORD, R. M. M. Effect of oxygen availability on nitrogen fixation by two *Lotus* species under flooded conditions. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 49, p. 599-609, 1998.
- KANEKO, T.; NAKAMURA, Y.; SATO, S.; ASAMIZU, E.; KATO, T.; SASAMOTO, S.; WATANABE, A.; IDESAWA, K.; ISHIKAWA, A.; KAWASHIMA, K.; KIMURA, T.; KISHIDA, Y.; KIYOKAWA, C.; KOHARA, M.; MATSUMOTO, M.; MATSUNO, A.

- MOCHIZUKI, Y.; NAKAYAMA, S.; NAKAZAKI, N.; SHIMPO, S.; SUGIMOTO, M.; TAKEUCHI, C.; YAMADA, M.; TABATA, S. Complete genome structure of the nitrogen-fixing symbiotic bacterium *Mesorhizobium loti*. **DNA Research**, Oxford, v. 7, n. 6, p. 331-338, 2000.
- KANEKO, T.; NAKAMURA, Y.; SATO, S.; MINAMISAWA, K.; UCHIUMI, T.; SASAMOTO, S.; WATANABE, A.; IDESAWA, K.; IRIGUCHI, M.; KAWASHIMA, K.; KOHARA, M.; MATSUMOTO, M.; SHIMPO, S.; TSURUOKA, H.; WADA, T.; YAMADA, M.; TABATA, S. Complete genomic sequence of nitrogen-fixing symbiotic bacterium *Bradyrhizobium japonicum* USDA110 (supplement). **DNA Research**, Oxford, v. 9, n. 6, p. 225-256, 2002.
- KUYKENDALL, L. D.; YOUNG, J. M.; MARTÍNEZ-ROMERO, E.; KERR, A.; SAWADA, H. Genus I Rhizobium Frank 1889, 338. In: BRENNER, D. J.; KRIEG, N. R.; STALEY, J. T.; GARRITY, G. M. (Eds). **Bergey's Manual of Systematic Bacteriology**, 2 nd. New York: Springer, 2005. Vol. 2, The Proteobacteria, Part C, The Alpha-, Beta-, Delta- and Epsilonproteobacteria, p. 325-340.
- MANTELIN, S.; TOURAINE, B. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 55, n. 394, p. 27-34, 2004.
- MARCHEZAN, E.; VIZZOTTO, V. R.; ROCHA, M. G.; MOOJEN, E. L.; SILVA, J. H. S. Produção animal em várzea sistematizada cultivada com forrageiras de estação fria submetidas a diferentes níveis de adubação. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 32, n. 2, p. 303-308, 2002.
- MENEZES, V. G.; PAIM MARIOT, C. H. P.; LOPES, M. C. B.; SILVA, P. R. F.; TEICHMANN, L. L. Semeadura direta de genótipos de arroz irrigado em sucessão a espécies de cobertura de inverno. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 9, p. 1107-1115, 2001.
- MISHRA, R. P. N.; SINGH, R. K.; JAISWAL, H. K.; KUMAR, V.; MAURYA, S. Rhizobium-mediated induction of phenolics and plant growth promotion in rice (*Oryza sativa* L.). **Current Microbiology**, New York, v. 52, p. 383-389, 2006.
- MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. **Microbiologia e Bioquímica do Solo**. 2.ed. Lavras: Editora UFLA, 2006. 729 p.
- NOEL, T. C.; SHENG, C.; YOST, C. K.; PHARIS, R. P.; HYNES, M. F. *Rhizobium leguminosarum* as a plant growth-promoting rhizobacterium: direct growth promotion of canola and lettuce. **Canadian Journal of Microbiology**, Ottawa, v. 42, p. 279-283, 1996.
- PEREIRA, E. G.; TRANNIN, I. C. B.; MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. Ocorrência de leguminosas e de nodulação em relação à biodiversidade vegetal em ecossistemas florestais brasileiros. In: FERTBIO 98, 1998, Caxambu. **Resumos...** Caxambu, 1998.
- PERRINE-WALKER, F. M.; PRAYITNO, J.; ROLFE, B. G.; WEINMAN, J. J.; HOCART, C. H. Infection process and the interaction of rice roots with rhizobia. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 58, p. 3343-3350, 2007.
- REDDY, P. M.; LADHA, J. K.; SO, R. B.; HERNANDEZ, R. J.; RAMOS, M. C.; ANGELES, O. R.; DAZZO, F. B.; DE BRUIJN, F. J. Rhizobial communication with rice roots: Induction of phenotypic changes, mode of invasion and extent of colonization. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 194, p. 81-98, 1997.
- RODRIGUEZ, H.; FRAGA, R. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. **Biotechnology Advances**, New York, v. 17, p. 319-339, 1999.
- SOMASEGARAN, P.; HOBEN, J.H. **Handbook for rhizobia: methods in legume-Rhizobium technology**. New York: Springer-Verlag, 1994. 450p.
- SPAEPEN, S.; VANDERLEYDEN, J.; REMANS, R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. **Federation of European Microbiological Societies Microbiology Reviews**, v. 31, p. 425-448, 2007.
- SPARKS, D. L. **Environmental Soil Chemistry**. San Diego: Academic Press, 1995. 267 p.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3 Ed. Porto Alegre: ArtMed Editora, 2004. 719 p.
- VARGAS, L. K.; LISBOA, B. B.; SCHLINDWEIN, G.; GRANADA, C. E.; GIONGO, A.; BENEDUZI, A.; PASSAGLIA, L. M. P. Occurrence of plant growth-promoting traits in clover-nodulating rhizobia strains isolated from different soils in Rio Grande do Sul state. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Campinas, v. 33, p. 1227-1235, 2009.
- WEIR, B. S.; TURNER, S. J.; SILVESTER, W. B.; PARK, D. C.; YOUNG, J. M. Unexpectedly diverse *Mesorhizobium* strains and *Rhizobium leguminosarum* nodulate native legume genera of New Zealand, while introduced legume weeds are nodulated by *Bradyrhizobium* species. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 70, n. 10, p. 5980-5987, 2010
- WOLDE-MESKEL, E.; TEREFWORK, Z.; LINDSTROM, K. E.; FROSTEGARD, A. Rhizobia nodulating African *Acacia* spp. and *Sesbania sesban* trees in southern Ethiopian soils are metabolically and genomically diverse. **Soil Biology & Biochemistry**, Elmsford, v. 36, n. 8, p. 2013-2025, 2004.
- WOOD, D. W.; SETUBAL, J. C.; KAUL, R.; MONKS, D. E.; KITAJIMA, J. P.; OKURA, V. K.; ZHOU, Y.; CHEN, L.; WOOD, G. E.; ALMEIDA, N. F. JR.; WOO, L.; CHEN, Y.; PAULSEN, I. T.; EISEN, J. A.; KARP, P. D.; BOVEE, D. S. R.; CHAPMAN, P.; CLENDENNING, J.; DEATHERAGE, G.; GILLET, W.; GRANT, C.; KUTYAVIN, T.; LEVY, R.; LI, M. J.; MCCLELLAND, E.; PALMIERI, A.; RAYMOND, C.; ROUSE, G.; SAENPHIMMACHAK, C.; WU, Z.; ROMERO, P.; GORDON, D.; ZHANG, S.; YOO, H.; TAO, Y.; BIDDLE, P.; JUNG, M.; KRESPAN, W.; PERRY, M.; GORDON-KAMM, B.; LIAO, L.; KIM, S.; HENDRICK, C.; ZHAO, Z. Y.; DOLAN, M.; CHUMLEY, F.; TINGEY, S. V.; TOMB, J. F.; GORDON, M. P.; OLSON, M. V.; NESTER, E. W. The genome of the natural genetic engineer *Agrobacterium tumefaciens* C58. **Science**, Washington, v. 294, n. 5550, p. 2317-2323, 2001.
- YANNI, Y. G.; DAZZO, F. B. Enhancement of rice production using endophytic strains of *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* in extensive field inoculation trials within the Egypt Nile Delta. **Plant and Soil**, **Crawley**, v. 336, p. 129-142, 2010.
- YANNI, Y. G.; RIZK, E. Y.; CORICH, V.; SQUARTINI, A.; NINKE, K.; PHILIP-HOLLINGSWORTH, S.; ORGAMBIDE, G. G.; DE BRUIJN, F. J.; STOLTZFUS, J.; BUCKLEY, D.; SCHMIDT, T. M.; MATEOS, P. F.; LADHA, J. K.; DAZZO, F. B. Natural endophytic association between *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* and rice roots and assessment of its potential to promote rice growth. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 194, p. 99-114, 1997.

YANNI, Y. G.; RIZK, R. Y.; ABD EL-FATTAH, F. K.; SQUARTINI, A.; CORICH, V.; GIACOMINI, A.; DE BRUIJIN, F.; REDEMAKER, J.; MAYA-FLORES, J.; OSTROM, P.; VEGA-HERNANDEZ, M.; HOLLINGSWORTH, R. I.; MARTINEZ-MOLINA, E.; NINKE, K.; PHILIP-HOLLINGSWORTH, S.; MATEOS, P. F.; VELASQUEZ, E.; TRIPLETT, E.; UMALI-GARCIA, M.; ANARNA, J. A.; ROLFE, B. G.; LADHA, J. K.; HILL, J.; MUJOO, R.; NG, P. K.; DAZZO, F. B. The beneficial plant growth-promoting association of *Rhizobium leguminosarum* bv. trifolii with rice roots. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 28, p. 845-870, 2001.

YOUNG, J. P.; CROSSMAN, L. C.; JOHNSTON, A. W.; THOMSON, N. R.; GHAZOU, Z. F.; HULL, K. H.; WEXLER, M.; CURSON, A. R.; TODD, J. D.; POOLE, P. S.; MAUCLINE, T. H.; EAST, A. K.; QUAIL, M. A.; CHURCHER, C.; ARROWSMITH, C.; CHEREVACH, I.; CHILLINGWORTH, T.; CLARKE, K.; CRONIN, A.; DAVIS, P.; FRASER, A.; HANCE, Z.; HAUSER, H.; JAGELS, K.; MOULE, S.; MUNGALL, K.; NORBERTCZAK, H.; RABBINOWITSCH, E.; SANDERS, M.; SIMMONDS, M.; WHITEHEAD, S.; PARKHILL, J. The genome of *Rhizobium leguminosarum* has recognizable core and accessory components. **Genome Biology**, London, v. 7, n. 4, R 34, 2006.