INTERAÇÕES BIÓTICAS ENTRE ACTINOBACTÉRIAS E RIZÓBIOS EM SOLOS DA REGIÃO SEMIÁRIDA BRASILEIRA

Fernando Gouveia Cavalcante¹, Claudia Miranda Martins², Suzana Cláudia Silveira Martins³.

1. Estudante de doutorado na Universidade Federal do Ceará – Campus do Pici, Fortaleza-CE, Brasil. fernandogouveia.c@gmail.com
2. Docente na Universidade Federal do Ceará – Campus do Pici, Fortaleza-CE, Brasil.
3. Docente na Universidade Federal do Ceará – Campus do Pici, Fortaleza-CE, Brasil.

Recebido em: 02/10/2017 – Aprovado em: 21/11/2017 – Publicado em: 05/12/2017
DOI: 10.18677/EnciBio_2017B86

RESUMO

Existem várias interações ocorrendo no solo que determinam as propriedades do mesmo como um meio para atividade e crescimento de plantas e microrganismos. Há diversos tipos diferentes de microrganismos na rizosfera interagindo com os outros organismos do solo e com as raízes das plantas. As actinobactérias são de ocorrência universal na natureza e são amplamente distribuídas em ambientes naturais. As bactérias diazotróficas, também chamadas de rizóbios, realizam o processo de fixação biológica do nitrogênio (FBN) sendo uma importante fonte de nitrogênio para o solo. Dados da literatura relatam antagonismo das actinobactérias sobre vários microrganismos do solo incluindo os rizóbios. As interações bióticas conduzem a processos ecológicos e evolutivos fundamentais, porém a sua intensidade, direção e frequência são sensíveis às mudanças climáticas. O semiárido brasileiro é uma região caracterizada por baixa precipitação anual, temperaturas elevadas e vegetação caducifólia. Os recursos nos solos dessa região são geralmente limitantes para os microrganismos, o que favorece a competição.

PALAVRAS-CHAVE: Antagonismo, Coexistência, Microrganismos do solo

BIOTIC INTERACTIONS BETWEEN ACTINOBACTERIAS AND RHIZOBIA IN SOILS OF THE BRAZILIAN SEMI-ARID REGION

ABSTRACT

There are several interactions occurring in the soil that determine its properties as a medium for the activity and growth of plants and microorganisms. There are different types of microorganisms in the rhizosphere interacting with other soil organisms and with plant roots. Actinobacteria universally occur in nature and are widely distributed in natural environments. Diazotrophic bacteria, also known as rhizobia, perform the biological nitrogen fixation process (BNF) being an important source of nitrogen for the soil. The scientific literature reports antagonism of actinobacteria on various soil

microorganisms including rhizobia. The biotic interactions lead to important ecological and evolutionary processes, but their intensity, direction and frequency are sensitive to climate changes. The Brazilian semi-arid region is characterized by low annual rainfall, high temperatures and deciduous vegetation. The resources in soils of this region are generally limiting for the microorganisms, which favors the competition.

KEYWORDS: Antagonism, Coexistence, Soil microorganisms

INTRODUÇÃO

Os microrganismos formam complexas teias de interação ecológica. Essas interações podem ter um impacto positivo (ganho), um impacto negativo (perda) ou nenhum impacto (neutro) sobre as espécies interagentes. As possíveis combinações de ganho, perda e neutralidade para os membros dessa interação permite a classificação de vários tipos de interação (FAUST ; RAES 2012; FREDRICKSON, 1977; PHILLIPOT et al., 2013; SMID ; LACROIX, 2013; HE et al., 2013).

A diversidade está relacionada com a competição entre os microrganismos em uma comunidade. Na competição as interações podem ser indiretas (competição por recursos) e diretas (interferência). A competição por recursos pode reduzir a funcionalidade da comunidade caso a espécie não produtiva se torne dominante. Por outro lado, a interferência pode reduzir funcionalidade da comunidade inibindo competidores produtivos (BECKER et al., 2012).

As interações entre as bactérias que habitam o mesmo nicho representam uma estratégia evolutiva interessante, conferindo uma vantagem seletiva na competição por nutrientes e espaço no ambiente influenciando as populações microbianas (FREDRICKSON, 1977; PHILLIPOT et al., 2013; SMID ; LACROIX, 2013; VALIENTE-BANUET et al., 2015).

Actinobactérias são microrganismos Gram-positivos frequentemente filamentosos e com esporos, além de apresentarem DNA rico em G + C (57-75%). Esses microrganismos foram primariamente considerados como um grupo intermediário entre bactérias e fungos, em seguida, foram reconhecidos como organismos procarióticos (AUGUSTINE et al., 2013; AMSAVENI et al., 2015). Alguns dos seus metabólitos secundários são frequentemente utilizados como compostos antimicrobianos e promotores de crescimento de plantas (AMSAVENI et al., 2015).

Devido ao seu papel importante no ecossistema, numerosos estudos ecológicos foram conduzidos com esses microrganismos que constituem um componente significativo da população microbiana em cada ambiente, especialmente no solo, sendo o principal membro da comunidade decompositora do solo (MOKNI-TLILI et al., 2013; BRITO et al., 2015; SILVA et al., 2015).

Bactérias do solo conhecidas como rizóbios, associam-se simbioticamente com leguminosas em um processo denominado Fixação Biológica de Nitrogênio (FBN) tendo enorme potencial em reduzir o uso de fertilizantes nitrogenados em sistemas agrícolas (CAVALCANTE et al., 2015). Essa simbiose apresenta várias vantagens, incluindo maior produtividade agrícola, melhoria da fertilidade do solo, economia com insumos e redução da poluição das águas por nitratos tendo, portanto, uma função ecológica (PINHEIRO et al., 2014).

Os rizóbios são utilizados na agricultura através dos biofertilizantes que são inoculantes bacterianos resultantes da seleção de cepas eficientes em laboratório e

campo (CAVALCANTE et al., 2015). No entanto, a presença da microbiota nativa do solo, que é geralmente competitiva e bem adaptada, pode reduzir os benefícios dessa simbiose com rizóbios, mesmo utilizando-se cepas altamente eficientes (PEREIRA et al., 1999; PEREIRA et al., 2013).

Diversos fatores abióticos e bióticos podem alterar os padrões de competitividade dos rizóbios no solo (NAAMALA et al., 2016). Entre os fatores bióticos destacam as populações de actinobactérias devido ao potencial de produzir antibióticos. Vários estudos na literatura sugerem o efeito antagônico de actinobactérias sobre outros microrganismos (MOKNI-TLILI et al., 2013) e, particularmente, sobre as bactérias diazotróficas (LIMA et al., 2017; PEREIRA et al., 1999; PEREIRA et al., 2013).

As interações entre as espécies de microrganismos são particularmente sensíveis a mudanças ambientais sendo que muitas vezes tem sua frequência alterada ou interrompidas (BLOIS et al., 2013; VALIENTE-BANUET et al., 2015). Daí a importância do estudo dessas interações na região do semiárido nordestino, caracterizada por um clima quente e seco.

DESENVOLVIMENTO

Interações entre microrganismos

Os ecologistas enfrentam o desafio de compreender a estrutura e a função dos sistemas, cujas partes e componentes interagem entre si de formas complexas e difusas em diferentes escalas de espaço e tempo. As abordagens utilizadas pelos ecologistas para dar sentido a essa complexidade variam em seu grau de abstração da natureza e incluem observações de campo, experimentação no campo ou laboratório e modelagem matemática (JESSUP et al., 2004; MCGUIRE ; TRESEDER, 2010; GROBKOPF ; SOYER, 2014).

Apesar da importância dos sistemas modelo em ecologia, o uso de microrganismos nesses modelos tem sido relativamente raro. Gause em 1934 foi o primeiro biólogo a tentar isolar os processos elementares do que ele chamava “luta pela sobrevivência” utilizando microrganismos. Com equipamentos de laboratório e utilizando populações diferentes identificadas de *Paramecium* ele concluiu que duas ou mais populações não podem coexistir no mesmo hábitat ocupando o mesmo nicho, que ficou conhecido como “Princípio da Exclusão Competitiva” (FREDRICKSON, 1977; JESSUP et al., 2004; BENTON et al., 2007; FAUST ; RAES, 2012; NEMERGUT et al., 2013).

Ao longo do tempo, os ecólogos têm se tornado cada vez mais interessados em preencher a lacuna entre a ecologia geral e a ecologia microbiana. Programas de pesquisa que integram teoria e sistemas microbianos com estudos observacionais e experiências no campo estão se tornando mais comuns (JESSUP et al., 2004; BENTON et al., 2007; BERRY ; WIDDER, 2014).

A crescente popularidade dos sistemas microbianos deve-se, em parte, ao grau de controle experimental que eles oferecem. Além disso, a abundância de informação genética e fisiológica disponível para microrganismos, combinada com seu pequeno tamanho e tempos de geração curtos, permite o desenho de experiências repetidas em uma ampla gama de escalas espaciais e temporais (BENTON et al., 2007; BERRY ; WIDDER, 2014).

Entretanto, ainda existem muitos ecólogos que continuam céticos de que

sistemas microbianos possam ser utilizados como modelo para processos ecológicos em comunidades em escalas maiores. Isso se deve, em grande parte, à forte tradição da pesquisa de campo em ecologia. As críticas incluem afirmações de que os sistemas microbianos, em particular, são demasiadamente artificiais, simples, pequenos e fundamentalmente diferentes de escala macro (JESSUP et al., 2004; BENTON et al., 2007).

A maioria das comunidades naturais é altamente diversificada, e as comunidades microbianas não são a exceção. A aplicação de técnicas moleculares ao estudo microbiano revelou a existência de uma enorme variedade de genótipos e espécies em todos os habitats conhecidos e muitos desses parecem ser ecologicamente equivalentes quanto ao tipo de uso de recursos (KASSEN ; RAINEY, 2004; FAUST ; RAES, 2012; BECKER et al., 2012).

A existência de tal diversidade exige explicação porque confronta a expectativa teórica de que a seleção natural elimina todos, exceto o tipo mais adaptado em qualquer conjunto de condições ambientais e as abordagens convencionais ainda não forneceram uma resposta satisfatória (KASSEN ; RAINEY, 2004).

De fato, os ecólogos concentram a atenção quase que exclusivamente na documentação da diversidade (FREDRICKSON, 1977; HIBBING et al., 2010). Embora a biodiversidade tenha um importante papel no funcionamento do ecossistema, existem vários outros fatores que governam a coexistência entre os microrganismos nos mais diversos ambientes (BECKER et al., 2012; VALIENTE-BANUET, 2015).

O estudo das interações entre microrganismos tem auxiliado no entendimento dos fatores que governam a coexistência entre espécies. Esses estudos com populações microbianas classificam as interações com base em seus efeitos, benéficos ou prejudiciais sobre as populações. Benéfico geralmente significa estimulante para o crescimento, enquanto que prejudicial geralmente significa inibitório ao crescimento ou estimulante à morte e lise celular (FREDRICKSON, 1977; SIEUWERTS et al., 2008; FAUST & RAES, 2012; SMID ; LACROIX, 2013; GROßKOPF ; SOYER, 2014).

Dentro de comunidades bacterianas, as interações são competitivas (onde duas espécies consomem recursos compartilhados) e cooperativas (onde os metabólitos produzidos por uma espécie são consumidos por outra e vice-versa) e são em grande parte derivadas do metabolismo (BECKER et al., 2012; GROßKOPF ; SOYER, 2014).

Os recursos nutricionais são um ponto focal da competição microbiana. Jacques Monod em 1949 estudou a cinética de crescimento bacteriano, demonstrando pela primeira vez a relação entre limitar as concentrações de nutrientes e o crescimento de culturas bacterianas (HIBBING et al., 2010; SMID & LACROIX, 2013).

A competição entre microrganismos, por causa de seus tempos de geração curtos e altas densidades populacionais, pode resultar no domínio de uma espécie em um tempo relativamente curto. Vários estudos examinaram essa interação, empregando dois organismos competindo por um substrato comum para limitar o crescimento. É difícil manter ambas as espécies competidoras no estado estacionário uma vez que os recursos são limitados (YOON et al., 1977; BECKER et al., 2012; FOSTER ; BELL, 2012).

Uma interação será chamada direta se envolver o contato físico de indivíduos das duas populações e será chamada indireta se o contato físico não for uma parte necessária da interação e se, em vez disso, o ambiente não-vivo é um intermediário

necessário entre as duas populações. As interações indiretas têm um efeito negativo em ambas as populações e são chamadas de competição por recurso, ou simplesmente competição, quando cada população remove do ambiente comum, substâncias necessárias para o crescimento (FREDRICKSON, 1977; FOSTER ; BELL, 2012; SMID ; LACROIX, 2013).

A competição por interferência ocorre quando cada população excreta no ambiente comum, substâncias que são inibitórias ou tóxicas para a outra. O antagonismo seria um termo melhor do que a competição por interferência, mas já é usado para qualquer interação em que pelo menos uma população experimente um efeito negativo (FREDRICKSON, 1977; SIEUWERTS et al., 2008; RYPIEN et al., 2010;; FOSTER ; BELL, 2012).

Certas populações microbianas obtêm nutrientes essenciais secretando enzimas que lisam e digerem células de outra população. Os produtos de degradação são então utilizados pela população secretora de enzimas. Uma vez que os efeitos dessa interação são positivos em uma população e negativos para a outra, logo esse tipo de interação é chamado parasitismo e predação. Assim, alguns autores usam um ou outro desses termos ao descrever a interação (SIEUWERTS et al., 2008; RYPIEN et al., 2010; FOSTER ; BELL, 2012).

O amensalismo, a competição por interferência e o parasitismo indireto têm uma característica em comum, isto é, pelo menos uma das populações que interagem libera no meio, material que tem um efeito negativo sobre o outro. No amensalismo e competição por interferência, o efeito negativo pode ser simplesmente uma inibição do crescimento da população afetada, mas no parasitismo indireto o efeito negativo deve envolver a lise (FAUST & RAES, 2012; GROßKOPF ; SOYER, 2014).

Vários mecanismos podem dar origem a uma interação comensal. A produção pela população hospedeira de substâncias essenciais para o crescimento da população comensal e remoção pela população hospedeira de inibidores da população comensal são os dois mecanismos mais citados (BECKER et al., 2012; FAUST ; RAES, 2012; FOSTER ; BELL, 2012; GROßKOPF ; SOYER, 2014).

Os termos mutualismo e protocooperação são usados para interações que têm efeitos positivos em ambas as populações. No mutualismo, a interação é obrigatória, na protocooperação não é obrigatório. Obrigatório nesse contexto significa simplesmente necessário para a sobrevivência no hábitat. O termo "simbiose" é usado às vezes no lugar do mutualismo ou protocooperação, mas deve ser reservado para interações diretas altamente específicas (FREDRICKSON, 1977; DAMORE ; GORE, 2012; CELIKER ; GORE, 2013; GROßKOPF ; SOYER, 2014).

O mutualismo entre duas populações pode surgir de diferentes maneiras, mas uma das mais óbvias é a produção e liberação no meio, de uma substância ou conjunto de substâncias, por um parceiro que o outro precisa, mas não pode produzir por si só. A interação não precisa ser específica, entretanto é necessário que os metabolismos das espécies interagentes sejam complementares. Este tipo de interação é também chamado de sintrofismo (DAMORE & GORE, 2012; BECKER et al., 2012; CELIKER & GORE, 2013; MORRIS et al., 2013).

Em ecossistemas naturais não se espera que ocorra a dominação completa de um organismo por exclusão competitiva, uma vez que os organismos não podem ser limitados por um único substrato. Relativamente poucos estudos experimentais têm se

preocupado com a competição por substratos mistos por população microbiana mista. Neste caso, a cinética de utilização do substrato é influenciada não apenas pelo número e tipo de substratos, mas também pelas interações entre as várias espécies microbianas. Devido à competição por nutrientes entre os microrganismos, podem ocorrer mudanças na estrutura da população mista de micróbios (YOON et al., 1977; BECKER et al., 2012; GROßKOPF ; SOYER, 2014).

O comportamento das populações microbianas mistas em substratos mistos depende da similaridade nas afinidades do organismo para os substratos. Se dois organismos têm preferências de sobreposição estreita para um substrato limitador do crescimento, devem competir severamente por esta fonte de nutrientes comuns, o que pode resultar na exclusão do organismo inferior do sistema. No entanto, se tiverem preferências diferentes, isto é, o grau de sobreposição é baixo, podem coexistir, uma vez que estes organismos vão então ocupar nichos ecológicos diferentes (YOON et al., 1977; HIBBING et al., 2010; BECKER et al., 2012).

Interações bióticas na rizosfera

O solo é um habitat que apresenta elevada diversidade de microrganismos com comunidades altamente complexas, nas quais existem diferentes formas (eucariotos e procariotos), que interagem em um ambiente dinâmico e em estado de equilíbrio. As transformações microbianas, assim como suas diferentes reações químicas, podem ser alteradas mediante a interferência de fatores bióticos e abióticos (WARDLE, 2006; PREVIATI et al., 2012; LIMA et al., 2014).

Algumas das mais complexas interações químicas, físicas e biológicas experimentadas pelas plantas terrestres são aquelas que ocorrem entre as raízes e seu ambiente circundante do solo (rizosfera) (BAIS et al., 2010; DE-LA-PEÑA ; LOYOLA-VARGAS, 2014; MOMMER et al., 2016). A rizosfera, ou seja, a estreita zona circundante e influenciada pelas raízes das plantas, é considerada como um dos ecossistemas mais complexos da Terra (MARTINS et al., 2014). Os organismos encontrados na rizosfera incluem bactérias, fungos, nematóides, protozoários, algas, vírus e artrópodes (TRESEDER et al., 2012).

As raízes das plantas estão localizadas abaixo do solo, e muitos dos fenômenos interessantes nas quais estão envolvidas, permanecem despercebidos. Interações envolvendo raízes de plantas na rizosfera incluem os tipos raiz-raiz, inseto-raiz, e microrganismo-raiz. A rizosfera representa um local altamente dinâmico para interações entre as raízes, micróbios patogênicos e benéficos no solo e invertebrados (NEWTON et al., 2010; BAIS et al., 2010; MARTINS et al., 2014).

A maioria dos membros do microbioma da rizosfera são parte de uma rede alimentar complexa que utiliza a grande quantidade de nutrientes liberados pela planta (LARSEN et al., 2015). O genoma coletivo desta comunidade microbiana é muito maior que o da planta e também é referido como o segundo genoma da planta (DENNIS et al., 2010).

As plantas vivem em estreita associação com os micróbios que habitam o solo em que crescem. As comunidades microbianas do solo representam o maior reservatório de diversidade biológica conhecido no mundo. A rizosfera pode conter até 10^{11} células microbianas por grama de raiz e mais de 30.000 espécies procarióticas (BERENDSEN et al., 2012; PEREIRA et al., 2013).

As comunidades microbianas da rizosfera também podem afetar direta e indiretamente a composição e a biomassa de comunidades de plantas em ecossistemas naturais. Numerosos organismos contribuem para estes processos, levando a interações incontáveis entre plantas, antagonistas e simbiontes, tanto abaixo do solo como acima do solo (PREVIATI et al., 2012; PHILLIPOT et al., 2013).

Muitas das ideias atuais sobre interações e processos na rizosfera emergiram de estudos em plantas agrícolas ou hortícolas. No entanto, também estão a ser feitos progressos consideráveis na compreensão da ecologia microbiana da rizosfera de espécies de plantas não cultivadas em ecossistemas naturais e como os microrganismos influenciam a alocação de recursos, a biodiversidade e as interações acima do solo (PHILLIPOT et al., 2013; PEREIRA et al., 2013).

A estrutura da comunidade microbiana na rizosfera é governada por fatores abióticos e bióticos. Muitos estudos demonstraram que o solo tem uma profunda influência na estruturação de comunidades fúngicas, bacterianas e micorrízicas na rizosfera. As complexas características físico-químicas dos solos afetam a fisiologia das plantas e os padrões de exsudação radicular, que por sua vez influenciam a composição da microbiota da rizosfera (DENNIS et al., 2010; PREVIATI et al., 2012; PHILLIPOT et al., 2013).

Os componentes químicos dos exsudados radiculares podem deter um organismo e atrair outro, ou dois organismos muito diferentes podem ser atraídos com consequências diferentes para a planta (MENDES et al., 2013; LARSEN et al., 2015). Este processo pode ser considerado como um processo contínuo de microevolução em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes, que são bastante comuns em ecossistemas naturais (NIHORIMBERE et al., 2011).

As espécies de plantas podem influenciar fortemente a composição e a atividade da microbiota da rizosfera (DENNIS et al., 2010; KHAMNA et al., 2010), e as diferenças na morfologia da raiz, assim como na quantidade e tipo de exsudatos radiculares, contribuem grandemente para este efeito específico da espécie. Metabólitos específicos liberados para a rizosfera podem desencadear respostas múltiplas em diferentes microrganismos do solo (NIHORIMBERE et al., 2011).

Dado que a disponibilidade de carbono frequentemente limita o crescimento microbiano no solo, pensa-se que este efeito da rizosfera resulta principalmente da liberação de compostos contendo carbono a partir de raízes (exsudatos radiculares) (DENNIS et al., 2010). Uma melhor compreensão da sua ecologia deve facilitar o desenvolvimento de estratégias de gestão da rizosfera para fins ambientais. Na rizosfera os microrganismos competem por água, nutrientes e espaço e às vezes melhoram sua competitividade através de uma associação íntima com as plantas (NIHORIMBERE et al., 2011).

A biota do solo (bactérias, fungos, macrofauna e raízes das plantas) é incorporada em redes tróficas e, portanto, as interações com consumidores ou predadores no mundo microbiano, macro e mesofaunal são importantes para entender os processos da rizosfera. Um elevado número de micróbios do solo atingiu propriedades que lhes permitem interagir mais eficientemente com as raízes e suportar as condições bastante severas da vida da rizosfera (HUANG et al., 2014; PII et al., 2015).

A densidade microbiana e a atividade enzimática são altas próximas às raízes ou

resíduos e diminuem com o aumento da distância, formando gradientes distintos em escalas milimétricas. Nesse sentido, a estrutura da comunidade microbiana altera-se com a distância das raízes ou resíduos (MARSCHNER et al., 2012).

Todos os organismos vivos requerem quase os mesmos nutrientes para sua manutenção, crescimento e reprodução. Isso constitui a base para a competição interespecífica entre plantas e microrganismos em solos com nutrientes limitados. As plantas e microrganismos em todos os solos são limitados por alguns nutrientes, principalmente nitrogênio (N) e fósforo (P) e alguns outros macro e microelementos. A absorção contínua de nutrientes pelas plantas leva ao desenvolvimento de zonas de depleção forte em torno das raízes. (KUZYAKOV ; XU, 2013).

A liberação de grandes quantidades de carbono (C) facilmente disponível para a rizosfera leva a um aumento na abundância, atividade e crescimento de microrganismos na rizosfera e, conseqüentemente, esgota os restantes nutrientes disponíveis por absorção microbiana e imobilização (DE-LA-PEÑA ; LOYOLA-VARGAS, 2014; MOMMER et al., 2016; KUZYAKOV ; XU, 2013).

Estas características tornam a rizosfera uma zona de elevada demanda por nutrientes levando a uma forte competição entre raízes e microrganismos. A limitação de nutrientes para raízes e microrganismos na rizosfera é muito maior do que no solo não rizosférico (KUZYAKOV ; XU, 2013).

Actinobactérias

As actinobactérias são bactérias Gram-positivas. A maioria deste grupo é saprófita e encontra-se amplamente distribuída no solo. Essas bactérias são reconhecidas pela sua capacidade de produzir uma grande variedade de enzimas extracelulares e antibióticos, e também por colonizar plantas (LEWIN et al., 2016; LIMA et al., 2017). Elas são distribuídas em ambientes terrestres, de água doce e marinhos e são agentes versáteis de biodegradação (AUGUSTINE et al., 2013; BRITO et al., 2015).

O gênero *Streptomyces* é o dominante entre as actinobactérias, onde são responsáveis pela produção de cerca de 50% dos metabólitos secundários bioativos descobertos tais como antibióticos, agentes antitumorais, agentes imunossupressores e enzimas (BRITO et al., 2015; MANSOUR et al., 2015; LAMILLA et al., 2017).

Elas têm um papel indispensável na mineralização de toda a matéria orgânica complexa, bem como a inorgânica, sendo importantes decompositores de restos de plantas e animais e compostos recalcitrantes no solo. São conhecidas também, por produzir um grande repertório de enzimas para realizar atividades de degradação (VETROVSKY et al., 2014).

As actinobactérias são bactérias frequentemente filamentosas e esporuladas com DNA rico em G + C de 57-75%. São também chamadas de actinomicetos. Elas são o grupo mais amplamente distribuído de microrganismos na natureza que habitam principalmente o solo e são encontrados mais frequentemente em solos secos do que molhados (DAS et al., 2014; RAMOS et al., 2015; BRITO et al., 2015).

Servem como mediadores biológicos através do seu envolvimento em processos biogeoquímicos (VETROVSKY et al., 2014). As actinobactérias sintetizam numerosos metabólitos naturais com diversas atividades biológicas que podem afetar outros microrganismos da vizinhança. Desse modo, são capazes de afetar o equilíbrio microbiano, não só pela atividade metabólica competitiva, mas também pela excreção

de substâncias antimicrobianas (DAS et al., 2014).

Embora esses microrganismos sejam amplamente distribuídos no solo, o número e os tipos de actinobactérias presentes num determinado solo é fortemente influenciado por fatores físicos, químicos e biológicos tais como localização geográfica, temperatura do solo, tipo de solo, pH do solo, teor de matéria orgânica, tipo de cultivo, aeração e umidade (PREVIATI et al., 2012; AMSAVENI, et al., 2015).

As actinobactérias fazem parte de um importante segmento da microbiota da maioria dos ambientes naturais. Solo, água doce, lago, fundos fluviais, estrume e composto contêm uma abundância destes organismos. Elas são de ocorrência universal na natureza, vivendo e multiplicando-se tanto em zonas frias como tropicais, e existem relatos de sua ocorrência mesmo sob as condições mais extremas do deserto (KHAMNA et al., 2010).

As actinobactérias apresentam uma morfologia macroscópica e microscópica distinta e diversa. Embora procarióticos por natureza, esses microrganismos são considerados como microrganismos de transição entre bactérias e fungos devido à sua capacidade de formar hifas ramificadas em algum momento do seu desenvolvimento (AMSAVENI et al., 2015; LIMA et al., 2017).

Devido ao seu importante papel no ecossistema, numerosos estudos ecológicos foram conduzidos com essas bactérias. Foi demonstrado que as actinobactérias constituem um componente significativo da comunidade decompositora do solo e desempenham um papel importante na reciclagem de materiais orgânicos complexos e recalcitrantes, tais como lignoceluloses e quitina (MOKNI-TLILI et al., 2013; AUGUSTINE et al., 2013; VETROVSKY et al., 2014).

As actinobactérias do solo, particularmente do gênero *Streptomyces*, melhoram a fertilidade do solo e possuem atividade antagonista contra uma vasta gama de agentes patogênicos das plantas no solo (PEREIRA et al., 1999; MOKNI-TLILI et al., 2013). Em trabalhos que testaram a interação das actinobactérias com outros microrganismos verificou-se que o antagonismo é um dos fenômenos mais comuns apresentado por essas bactérias (PEREIRA et al., 1999; MOKNI-TLILI et al., 2013; SILVA et al., 2013; PEREIRA et al., 2013; LIMA et al., 2017).

Rizóbios

Rizóbios são bactérias diazotróficas do solo capazes de formar nódulos e estabelecer uma simbiose com as raízes ou os caules de plantas, principalmente de leguminosas. Durante o processo simbiótico, os rizóbios reduzem o nitrogênio atmosférico em uma forma diretamente assimilável pela planta (GRANADA et al., 2014; PINHEIRO et al., 2014; MUS et al., 2016).

Os rizóbios são aeróbicos, Gram-negativos, em forma de hastes e cocos. As bactérias simbióticas pertencentes ao gênero *Rhizobium* desempenham um papel importante na nutrição das leguminosas fixando o nitrogênio atmosférico nos nódulos das raízes (HUNGRIA & KASCHUK, 2014; VUONG et al., 2017; IYER & RAJKUMAR, 2017).

Em geral, esta simbiose tem várias vantagens, incluindo a melhoria da produtividade agrícola, a manutenção e a restauração da fertilidade do solo, a economia com os fertilizantes caros e a redução da poluição das águas subterrâneas pelos nitratos, desempenhando assim uma função ecológica e econômica. Essas bactérias

também têm sido utilizadas em programas de recuperação de áreas degradadas (MARTINS ; MARTINS, 2013; MOREIRA et al., 2014; SATURNO ; ANDRADE, 2015; TAVARES et al., 2016).

O solo é um ambiente complexo, heterogêneo e dinâmico onde ocorrem uma série de processos que são importantes para a vida. Estes processos são mediados pela vasta diversidade microbiana do solo, que pode contribuir para o crescimento das plantas. Entre esses processos, está a fixação biológica do nitrogênio atmosférico que é mediada por bactérias diazotróficas que podem viver livremente no solo ou viver simbioticamente ou em associação com plantas e outros organismos (LONGATTI et al., 2013).

Essas bactérias infectam as raízes das leguminosas, levando à formação de nódulos que é o local onde ocorre a fixação do nitrogênio. O sistema enzimático da bactéria fornece uma fonte constante de nitrogênio para a planta hospedeira e a planta fornece nutrientes e energia para as atividades da bactéria. As bactérias diazotróficas pertencem a um grupo particular de microrganismos que possuem um complexo enzimático chamado *nitrogenase*, responsável pela redução do nitrogênio atmosférico (N_2) para amônia (NH_3) (BATTACHARYA et al., 2013).

Devido à sua importância ecológica e econômica, a diversidade, o metabolismo e a taxonomia destes microrganismos têm sido muito estudados (FENTAHUM et al 2013; PINHEIRO et al, 2014; SILVA et al., 2014; CAVALCANTE et al., 2015; ALIAS-VILLEGAS et al., 2015; FEITOZA et al., 2015). De um gênero que compreendia quatro espécies em 1981, a classificação mais recente inclui pelo menos 18 gêneros e 238 espécies (SHAMSELDIM et al., 2017).

Atualmente, as bactérias noduladoras das leguminosas pertencem a três classes bacterianas diferentes: as α , β e γ -proteobactérias. A maior delas, a α -proteobactéria, é composta por seis famílias, incluindo *Rhizobiaceae*, *Phyllobacteriaceae*, *Bradyrhizobiaceae*, *Hyphomicrobiaceae*, *Methylobacteriumaceae* e *Brucellaceae*. A segunda classe composta pelas β -proteobactérias, atualmente contém uma família do *Burkholderiales* e contém dois gêneros (SHAMSELDIM et al., 2017).

Os rizóbios apresentam uma grande diversidade taxonômica e fenotípica e alguns grupos são distribuídos em todo o mundo. Estudos que avaliaram a diversidade de rizóbios demonstraram que algumas dessas bactérias pertencem a grupos que anteriormente não eram descritos como bactérias formadoras de nódulos, como as β -proteobactérias e mais recentemente as γ -proteobactérias. Na mesma extensão que a diversidade taxonômica, as estirpes de rizóbios mostram uma ampla gama de perfis metabólicos (PATEL ; DUBEY, 2014; SHAMSELDIM et al., 2017).

A exploração da fixação biológica de nitrogênio (FBN) pela simbiose rizóbio-leguminosa é a mais proeminente encontrada na natureza e uma abordagem muito promissora para aumentar a fertilidade do solo. Essa simbiose fornece cerca de 65% do nitrogênio total da biosfera para as plantas. A eficácia da FBN pode depender da sobrevivência das bactérias fixadoras de nitrogênio que pode ser influenciada por diferentes condições do solo como salinidade, seca, acidez, temperatura do solo (FENTAHUN et al., 2013).

Os rizóbios têm uma grande importância agrícola devido, principalmente, à necessidade na redução do uso de adubos nitrogenados, sendo útil para a melhoria da fertilidade do solo nos sistemas agrícolas (BAKHOUM et al., 2014; CAVALCANTE et

al., 2015). No Brasil, o melhor exemplo de aplicação da FBN é a inoculação de soja (*Glycine max*. (L.) Merrill) com estirpes do gênero *Bradyrhizobium*, tornando a adubação nitrogenada desnecessária e garantindo maior competitividade desta *commodity* no mercado internacional (NETO et al., 2014).

A fixação biológica do nitrogênio atmosférico (FBN) é importante na substituição da adubação nitrogenada em diversas partes do mundo. No entanto, uma série de fatores afetam a relação simbiótica rizóbio-leguminosa. Estes incluem a compatibilidade com a planta hospedeira e as condições físico-químicas do solo, especialmente salinidade e pH do solo, deficiência de nutrientes, toxicidade de minerais e metais pesados, temperaturas extremas, umidade do solo insuficiente ou excessiva e fatores bióticos tais como as interações com outros microrganismos do solo (PEREIRA et al., 1999; SHARMA et al., 2013; IYER ; RAJKUMAR, 2017).

Uma simbiose totalmente funcional requer habilidade de sobrevivência bem sucedida das bactérias mesmo em condições ambientais adversas. Dentro do solo, as bactérias diazotróficas encontram vários obstáculos que afetam seu crescimento, seus passos iniciais de simbiose e a capacidade de fixação de nitrogênio (HUNGRIA & KASCHUK, 2014; ALIAS-VILLEGA et al., 2015; NAAMALA et al., 2016).

Apesar da inoculação com rizóbios representar alternativa viável ao adubo nitrogenado, o potencial econômico ainda não foi totalmente estabelecido devido a problemas com o inoculante, que envolve, entre outros fatores, a sensibilidade das cepas inoculadas aos estresses bióticos e abióticos (PEREIRA et al., 1999; PEREIRA et al., 2013).

Estudos revelaram que estirpes de rizóbios utilizadas em inoculantes foram suscetíveis à ação antagonista da microbiota nativa do solo (actinobactérias) e não obtiveram sucesso em seu estabelecimento no solo (PEREIRA et al., 1999; PEREIRA et al., 2013).

A FBN por espécies de rizóbios simbióticas não é a única característica que ajuda o crescimento e a adaptação das plantas. O rizóbio simbiótico em plantas não-nativas pode induzir a adaptação das plantas através de efeitos indiretos, incluindo diminuição da severidade de doenças e melhoria nas interações bacterianas mútuas e efeitos diretos, incluindo alterações nos processos ecológicos e ecossistêmicos, produção de hormônios e solubilização de nutrientes do solo (GRANADA et al., 2014; DEAN et al., 2014).

Semiárido brasileiro

Sabe-se que na zona semiárida brasileira o principal fator limitante é a disponibilidade de água, já que a precipitação anual é concentrada em apenas três ou quatro meses consecutivos. A caatinga, uma vegetação decídua tropical seca, composta por pequenas árvores, arbustos e gramíneas, xerófilos e plantas decíduas, é o mais abundante tipo de vegetação, que compreende aproximadamente 845 mil km², na região semiárida do Nordeste do Brasil. (PAGANO et al., 2013; SOUTO et al., 2013; FREITAS et al., 2014; SILVA et al., 2015).

As principais características de uma região semiárida são alto nível de insolação, alta temperatura, recursos hídricos escassos e chuvas escassas, que muitas vezes causam longos períodos de seca e estiagem. Os microrganismos no solo são fortemente influenciados por vários fatores químicos e físicos, incluindo a

disponibilidade de nutrientes, matéria orgânica, umidade do solo e temperatura (GORLACH-LIRA ; COUTINHO, 2007; FREITAS et al., 2014; ZHAO et al., 2016).

Em ambientes áridos, todos esses fatores são geralmente desfavoráveis ao crescimento microbiano no solo. Entre as tensões físicas, uma seca de curto prazo pode ser o principal estresse que afeta a diversidade e atividade das populações microbianas, devido à redução da difusão do substrato em solos secos e ao aumento das demandas nutricionais microbianas (GORLACH-LIRA ; COUTINHO, 2007; MAESTRE et al., 2010).

Esses solos sob vegetação de caatinga são habitats bastante peculiares, com características próprias cuja atividade biológica é extremamente rica e ainda muito pouco explorada. A atividade microbiana nos solos dessa região é de grande relevância para os processos biológicos e bioquímicos, pois interfere diretamente na transformação e disponibilização de nutriente (VINHAL-FREITAS et al., 2010).

As bactérias constituem o principal grupo de decompositores responsáveis pela reciclagem de carbono, principalmente devido à sua capacidade de produzir diversas enzimas extracelulares que degradam compostos complexos e macromoléculas. A produção de enzimas hidrolíticas extracelulares, como proteases, amilases, celulasas e quitinases no solo semiárido, caracterizadas pela disponibilidade limitada de nutrientes, bem como o efeito rizosférico, podem contribuir grandemente para o crescimento e sobrevivência da população bacteriana (MAESTRE et al., 2010; SOUTO et al., 2013; ZHAO et al., 2016).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O semiárido brasileiro apresenta elevada diversidade de organismos que ainda permanece pouco compreendida. Actinobactérias e rizóbios são bactérias naturalmente presentes no solo da região semiárida, conforme descrito pelos estudos acima citados, e as pesquisas relacionadas à interação entre esses grupos de bactérias no semiárido são muito escassas. Foi encontrado apenas um relato da interação entre esses grupos de bactérias no semiárido.

Nesse sentido, é necessária a realização de estudos para proporcionar uma melhor compreensão dos mecanismos relacionados à interação e coexistência entre essas bactérias do solo, o que pode contribuir para um melhor entendimento do processo de estruturação dessas populações de bactérias nessa região, o que permite a adoção de práticas de conservação da biodiversidade além de promover a seleção de bactérias com potencial para produção de bionoculantes e produção de enzimas.

REFERÊNCIAS

ALÍAS-VILLEGAS, C.; CUBO, M. T.; LARA-DAMPIER, V.; BELLOGÍN, R. A.; CAMACHO, M. et al. Rhizobial strains isolated from nodules of *Medicago marina* in southwest Spain are abiotic-stress tolerant and symbiotically diverse. **Systematic and Applied Microbiology**, v. 38, n. 7, p. 506-514, 2015. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.syapm.2015.07.003>>. DOI: 10.1016/j.syapm.2015.07.003.

AMSAVENI, R.; SURESHKUMAR, M.; VIVEKANANDHAN, G.; BHUVANESHWARI, V.; KALAISELVI, M. Screening and isolation of pigment producing Actinomycetes from soil samples. **International Journal of Biosciences and Nanosciences**, v. 2 n. 2 p. 24-28,

2015.

AUGUSTINE, D.; JACOB, J. C.; KAMYA, K. D.; PHILIP, R. Actinobacteria from sediment samples of Arabian Sea and Bay of Bengal: Biochemical and physiological characterization. **International Journal of Research in Marine Sciences**, v. 2, n. 2, p. 56-63, 2013.

BAIS, H. P.; WEIR, T. L.; PERRY, L. G.; GILROY, S.; VIVANCO, J. M. The Role of Root Exudates in Rhizosphere Interactions with Plants and Other Organisms. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, p. 233-266, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>>.

BAKHOUM, N.; LE ROUX, C.; DIOUF, D.; KANE, A.; NDOYE, F., et al. Distribution and Diversity of Rhizobial Populations Associated with *Acacia senegal* (L.) Willd. Provenances in Senegalese Arid and Semiarid Regions. **Open Journal of Forestry**, v. 4, n. 2, p. 136-143, 2014. DOI: 10.4236/ojf.2014.42019.

BHATTACHARYA, C.; DESHPANDE, B.; PANDEY, B. Isolation and characterization of *Rhizobium* sp. from root of legume plant (*Pisum sativum*) and its antibacterial activity against different bacterial strains. **International Journal of Agricultural and Food Science**, v. 3, p. 138-141, 2013.

BECKER, J.; EISENHAUER, F.; SCHEU, S.; JOUSSET, A. Increasing antagonistic interactions cause bacterial communities to collapse at high diversity. **Ecology Letters**, v. 15, n. 5, p. 468-474, 2012. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01759.x.

BENTON, T. G.; SOLAN, M.; TRAVIS, J. M. J.; SAIT, S. M. Microcosm experiments can inform global ecological problems. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 10, p. 516-521, 2007. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.08.003>>.

BERENDSEN, R. L.; PIETERSE, C. M. J.; BAKKER, P. A. H. M. The rhizosphere microbiome and plant health. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 8, p. 478-486, 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>>.

BERRY, D.; WIDDER, S. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks. **Frontiers in Microbiology**, v. 5, n. 219, 2014. Disponível em: <<https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00219>>.

BLOIS, J. L.; ZARNETSKE, P. L.; FITZPATRICK, M. C.; FINNEGAN, S. Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. **Science**, v. 341, n. 6145, p. 499-504, 2013. DOI: 10.1126/science.1237184.

BRITO, F. A. E.; RAMOS, K. A.; SILVA, R. M.; MARTINS, C. M.; MARTINS, S. C. S. Actinobactérias do solo rizosférico no bioma Caatinga. **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 21, p. 1992-2004, 2015.

CAVALCANTE, F. G.; SOUSA, J. B.; BERTINI, C. H. C. M.; MARTINS, S. C. S.; MARTINS, C. M. Tolerância à salinidade e uso de fontes de carbono de estirpes de rizóbios oriundas de Pentecoste-CE. **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 21, p. 2384-2397, 2015.

CELIKER, H.; GORE, J. Cellular cooperation: insights from microbes. **Trends in Cell Biology**, v. 23, n. 1, p. 10-15, 2013. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tcb.2012.08.010>>. DOI: 10.1016/j.tcb.2012.08.010.

DAMORE, J. A.; GORE, J. Understanding microbial cooperation. **Journal of Theoretical Biology**, v. 299, p. 31-41, 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.03.008>>. DOI: 10.1016/j.jtbi.2011.03.008.

DAS, P.; SOLANKI, R.; KHANNA, M. Isolation and Screening of Cellulolytic Actinomycetes from Diverse Habitats. **International Journal of Advanced Biotechnology and Research**, v. 5, n. 3, p. 438-451, 2014.

DEAN, S. L.; FARRER, E. C.; PORRAS-ALFARO, A.; SUDING, K. N.; SINSABAUGH, R. L. Assembly of root-associated bacteria communities: interactions between abiotic and biotic factors. **Environmental Microbiology Reports**, v. 7, n. 1, p. 102-110, 2014. DOI: 10.1111/1758-2229.12194.

DE-LA-PEÑA, C.; LOYOLA-VARGAS, V. M. Biotic interactions in the rhizosphere: a diverse cooperative enterprise for plant productivity. **Plant Physiology**, v. 166, n. 2, p. 701-719, 2014. Disponível em: <<https://doi.org/10.1104/pp.114.241810>>.

DENNIS, P. G.; MILLER, A. J.; HIRSCH, P. R. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? **FEMS Microbiology. Ecology**, v. 72, n. 3, p. 313-327, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00860.x>>.

FAUST, K.; RAES, J. Microbial interactions: from networks to models. **Nature Reviews: Microbiology**, v. 10, n. 8, p. 538-550, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nrmicro2832>>. DOI: 10.1038/nrmicro2832.

FEITOZA, R. M.; SILVA, L. L.; PINHEIRO, M. S.; MARTINS, S. C. S.; MARTINS, C. M. Diversidade fisiológica e bioquímica de estirpes de rizóbio do semiárido. **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 21, p. 794-806, 2015.

FENTAHUN, M.; AKHTAR, M. S.; MULETA, D.; LEMESSA, F. Isolation and characterization of nitrogen deficit *Rhizobium* isolates and their effect on growth of haricot bean. **African Journal of Agricultural Research**, v. 8, n. 46, p. 5942-5952, 2013. DOI: 10.5897/AJAR2012.6690.

FOSTER, K. R.; BELL, T. Competition, Not Cooperation, Dominates Interactions among Culturable Microbial Species. **Current Biology**, v. 22, n. 19, p. 1845-1850, 2012.

Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.005>>.

FREDRICKSON, A. G. Behavior of mixed cultures of microorganisms. **Annual Reviews in Microbiology**, v. 31, p. 63-87, 1977. DOI: 10.1146/annurev.mi.31.100177.000431.

FREITAS, A. D. S.; BORGES, W. L.; MORAIS ANDRADE, M. M.; SAMPAIO, E. V. S. B.; SANTOS, C. E. R. S. et al. Characteristics of nodule bacteria from *Mimosa spp* grown in soils of the Brazilian semiarid region. **African Journal of Microbiology Research**, v. 8, n. 8, p. 788-796, 2014. DOI: 10.5897/AJMR2013.6518

GAUSE, G. F. **The struggle for existence**, Baltimore: Williams and Wilkins, 1934.

GORLACH-LIRA, K.; COUTINHO, H. D.M., 2007. Population Dynamics and Extracellular Enzymes Activity of Mesophilic and Thermophilic Bacteria Isolated from Semi-arid Soil of Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 38, n.1, p. 135–141, 2007. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/S1517-83822007000100028>>. DOI: 10.1590/S1517-83822007000100028.

GRANADA, C. E.; STROCHEIN, M.; VARGAS, L. K.; BRUXEL, M.; DE SÁ, E. L. S.; PASSAGLIA, L. M. P. Genetic diversity and symbiotic compatibility among rhizobial strains and *Desmodium incanum* and *Lotus spp.* plants. **Genetics and Molecular Biology**, v. 37, n. 2, p. 396-405, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/S1415-47572014000300012>>. DOI: 10.1590/S1415-47572014000300012.

GROßKOPF, T.; SOYER O. S. Synthetic microbial communities. **Current Opinion in Microbiology**, v. 18, p. 72-77, 2014. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.mib.2014.02.002>>. DOI: 10.1016/j.mib.2014.02.002.

HE, Q.; BERTNESS, M. D.; ALTIERI, A. H. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. **Ecology Letters**, v. 16, n. 5, p. 695-706, 2013. DOI: DOI: 10.1111/ele.12080.

HIBBING, M. E.; FUQUA, C.; PARSEK, M. R.; PETERSON, S. B. Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle. **Nature Reviews Microbiology**, v. 8, n. 1, p. 15-25, 2010. DOI: 10.1038/nrmicro2259.

HUANG, X. F.; CHAPARRO, J. M.; REARDON, K. F.; ZHANG, R.; SHEN, Q. et al. Rhizosphere interactions: root exudates, microbes, and microbial communities. **Botany**, v. 92, n. 4, p. 267-275, 2014. Disponível em: <<https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0225>>.

HUNGRIA, M.; KASCHUK, G. Regulation of N₂ fixation and NO₃⁻/NH₄⁺ assimilation in nodulated and N-fertilized *Phaseolus vulgaris* L. exposed to high temperature stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 98, p. 32-39, 2014. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.10.010>>.

IYER, B.; RAJKUMAR, S. Host specificity and plant growth promotion by bacterial

endophytes. **Current Research in Microbiology and Biotechnology**, v. 5 n. 2, p. 1018-1030, 2017.

JESSUP, C. M.; KASSEN, R.; FORDE, S. E.; KERR, B.; BUCKLING, A. et al. Big questions, small worlds: microbial model systems in ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 19, n. 4, p. 189–197, 2004. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.008>>. DOI: 10.1016/j.tree.2004.01.008.

KASSEN, R.; RAINEY, P. B. The ecology and genetics of microbial diversity. **Annual Review of Microbiology**, v. 58, p. 207-231, 2004. Disponível em: <<https://doi.org/10.1146/annurev.micro.58.030603.123654>>.

KHAMNA, S.; YOKOTA, A.; PEBERDY, J. F.; LUMYONG, S. Indole-3-acetic acid production by *Streptomyces* sp. isolated from some Thai medicinal plant rhizosphere soils. **EurAsian Journal of BioSciences**, v. 4, p. 23-32, 2010. DOI: 10.5053/ejobios.2010.4.0.4.

KUZYAKOV, T.; XU, X. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. **New Phytologist**, v. 198, n. 3, p. 656-669, 2013. DOI: 10.1111/nph.12235.

LAMILLA, C.; PAVEZ, M.; SANTOS, A.; HERMOSILLA, A.; LLANQUINAO, V. et al. Bioprospecting for extracellular enzymes from culturable Actinobacteria from the South Shetland Islands, Antarctica. **Polar Biology**, v. 40, n. 3, p. 719-726, 2017. DOI: 10.1007/s00300-016-1977-z

LARSEN, J.; JARAMILLO-LÓPEZ, P.; NÁJERA-RINCON, M.; GONZÁLEZ-ESQUIVEL, C. E. Biotic interactions in the rhizosphere in relation to plant and soil nutrient dynamics. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 15, n. 2, p. 449-463, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162015005000039>>.

LEWIN, G. R.; CARLOS, C.; CHEVRETTE, M. G.; HORN, H. A.; MCDONALD, B. R. Evolution and ecology of actinobacteria and their bioenergy applications. **Annual Review of Microbiology**, v. 70, p. 235-254, 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.1146/annurev-micro-102215-095748>>.

LIMA, J. V. L.; PINHEIRO, M. S.; FIÚZA, L. M. C. G.; MARTINS, S. C. S.; MARTINS, C. M. Populações microbianas cultiváveis do solo e serrapilheira de uma unidade de conservação no semiárido brasileiro. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, n. 18, p. 2300-2316, 2014.

LIMA, J. V. L.; MARTINS, S. C. S.; DE SIQUEIRA, K. A.; SOARES, M. A.; MARTINS, C. M. Characterization of actinobacteria from the semiarid region, and their antagonistic effect on strains of rhizobia. **African Journal of Biotechnology**, v. 16, n. 11, p. 499-507, 2017. DOI: 10.5897/AJB2016.15724.

LONGATTI, S. M. O.; MARRA, L. M.; MOREIRA, F. M. S. Evaluation of plant growth-promoting traits of *Burkholderia* and *Rhizobium* strains isolated from Amazon soils for their co-inoculation in common bean. **African Journal of Microbiology Research**, v. 7, n. 11, p. 948-959, 2013. DOI: 10.5897/AJMR12.1055.

MAESTRE, F. T.; BOWKER, M. A.; ESCOLAR, C.; PUCHE, M. D.; SOLIVERES, S. Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along stress gradients? Insights from semi-arid plant and biological soil crust communities. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1549, p. 2057-2070, 2010. DOI: 10.1098/rstb.2010.0016.

MANSOUR, S. R.; ABDEL-AZEEM, A. M.; ABO-DERAZ, S. S. S. A new record of Actinobacteria isolated from soil in Jerusalem and their enzymatic potential. **F1000Research**, v. 4, n. 11, p. 1-10, 2015. DOI: 10.12688/f1000research.3257.1.

MARSCHNER, P.; MARHAN, S.; KANDELER, E. Microscale distribution and function of soil microorganisms in the interface between rhizosphere and detritosphere. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 49, p. 174-183, 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.033>>. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.01.033.

MARTINS, S. C. S.; MARTINS, C. M. Bactérias diazotróficas: potencial para biorremediação de ambientes impactados. **Enciclopédia Biosfera**, v. 9, p. 2708-2724, 2013.

MARTINS, C. M.; PINHEIRO, M. S.; FIÚZA, L. M. C. G.; OLIVEIRA, A. V.; MARTINS, S. C. S. Comunidade microbiana cultivável do solo rizosférico de leguminosas no semiárido brasileiro. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, n. 19, p. 2858-2868, 2014.

MCGUIRE, K. L.; TRESEDER, K. K. Microbial communities and their relevance for ecosystem models: Decomposition as a case study. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 42, n. 4, p. 529-535, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.016>>. DOI: 10.1016/j.soilbio.2009.11.016.

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

MOKNI-TLILI, S.; JEDIDI, N.; HASSEN, A. Antagonistic interactions among cultivable actinomycetes isolated from agricultural soil amended with organic residues. **African Journal of Microbiology Research**, v. 7, n. 26, p. 3304-3320, 2013. DOI: 10.5897/AJMR11.357.

MOMMER, L.; KIRKEGAARD, J.; VAN RUIJVEN, J. Root-root interactions: towards a rhizosphere framework. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 3, p. 209-217, 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.01.009>>.

MONOD, J. The growth of bacterial cultures. **Annual Reviews in Microbiology**, v. 3, n. 1, p. 371-394, 1949.

MOREIRA, V., JUSTINO, G. C., CAMARGOS, L. S., & AGUIAR, L. F. Características adaptativas da associação simbiótica e da fixação biológica do nitrogênio molecular em plantas jovens de *Lonchocarpus muehlbergianus* Hassl., uma leguminosa arbórea nativa do Cerrado. **Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, v. 65, n. 2, p. 517-525, 2014.

MORRIS, B. E. L.; HENNEBERGER, R.; HUBER, H.; MOISSEL-EICHINGER, C. Microbial syntrophy: interaction for the common good. **FEMS Microbiology Reviews**, v. 37, n. 3, p. 384-406, 2013. Disponível em: <<https://doi.org/10.1111/1574-6976.12019>>.

MUS, F.; CROOK, M. B.; GARCIA, K.; COSTAS, A. G.; GEDDES, B. A. Symbiotic nitrogen fixation and the challenges to its extension to nonlegumes. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 82, n. 13, p. 3698-3710, 2016. DOI: 10.1128/AEM.01055-16.

NAAMALA J.; JAISWAL S. K.; DAKORA F. D. Antibiotics Resistance in Rhizobium: Type, Process, Mechanism and Benefit for Agriculture. **Current Microbiology**, v. 72, p. 804-816, 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s00284-016-1005-0>>.

NEMERGUT, D. R.; SCHMIDT, S. K.; FUKAMI, T.; O'NEILL, S. P.; BILINSKI, T. M. et al. Patterns and Processes of Microbial Community Assembly. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 77, n. 3, p. 342-356, 2013. DOI: 10.1128/MMBR.00051-12.

NETO, F. A.; PACHECO, L. P.; ARAÚJO, A. S. F.; PETTER, F. A.; ALMEIDA, F. A. Tempo de contato e de combinações de fungicidas, aditivo e inoculante sobre a sobrevivência de rizóbios e nodulação da soja. **Revista Agro@mbiente On-line**, v. 8 n. 1, p. 149-154, 2014. DOI: <http://dx.doi.org/10.18227/1982-8470ragro.v8i1.1770>

NEWTON, A. C.; FITT, B. D.; ATKINS, S. D.; WALTERS, D. R.; DANIELL, T. J. Pathogenesis, parasitism and mutualism in the trophic space of microbe-plant interactions. **Trends in Microbiology**, v. 18, n. 8, p. 365-373, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tim.2010.06.002>>. DOI: 10.1016/j.tim.2010.06.002.

NIHORIMBERE, V.; ONGENA, M.; SMARGIASSI, M.; THONART, P. Beneficial effect of the rhizosphere microbial community for plant growth and health. **Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement**, v. 15, n. 2, p. 327-337, 2011.

PAGANO, M. C.; ZANDAVALLI, R. B.; ARAÚJO, F. S. Biodiversity of arbuscular mycorrhizas in three vegetational types from the semiarid of Ceará State, Brazil. **Applied Soil Ecology**, v. 67, p. 37-46, 2013. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.02.007>>. DOI: 10.1016/j.apsoil.2013.02.007.

PATEL, J.; DUBEY, S. K. Effect of different carbon source on growth of *Rhizobium* belonging to different region of Chhattisgarh, India. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 3 n. 10, p. 830-836, 2014.

PEREIRA, J. C.; NEVES, M. C. P.; DROZDOWICZ, A. Influência da antibiose exercida por actinomicetos às estipes de *Bradyrhizobium spp.*, na nodulação da soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 1, p. 99-108, 1999.

PEREIRA, M. G.; SANTOS, C. E.; FREITAS, A. D.; STAMFORD, N. P.; ROCHA, G. S. et al. Interações entre fungos micorrízicos arbusculares, rizóbios e actinomicetos na rizosfera de soja. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 17, n. 12, p. 1249–1256, 2013.

PHILIPPOT, L.; RAAIJMAKERS, J. M.; LEMANCEAU, P.; VAN DER PUTTEN, W. H. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. **Nature Reviews Microbiology**, v. 11, n. 11, p. 789-799, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nrmicro3109>>. DOI: 10.1038/nrmicro3109.

PII, Y.; MIMMO, T.; TOMASI, N.; TERZANO, R.; CESCO, S. et al. Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process. A review. **Biology and Fertility of Soils**, v. 51, n. 4, p. 403-415, 2015. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s00374-015-0996-1>>.

PINHEIRO, M. S.; SOUSA, J. B.; BERTINI, C. H. C. M.; MARTINS, S. C. S.; MARTINS, C. M. Isolamento e seleção de estirpes de rizóbios nativas do semiárido tolerantes a estresses ambientais. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, n. 18, p. 2071-2082, 2014.

PREVIATI, R.; SILVA, J. R. R.; DE SOUZA, C. R.; JANKE, L. Isolamento e quantificação das populações da bactérias em geral e de actinomicetos presentes no solo. **Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR**, v. 15, n. 2, p. 155–160, 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.25110/arqvet.v15i2.2012.4220>>.

RAMOS, K. A.; BRITO, F. A. E.; NUNES, K. J. F.; MARTINS, C. M.; MARTINS, S. C. S. Caracterização e diversidade cromogênica de actinobactérias de um nicho microbiano preservado no bioma Caatinga. **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 21, p. 2115-2125, 2015.

RYPIEN, K. L.; WARD, J. R.; AZAM, F. Antagonistic interactions among coral-associated bacteria. **Environmental Microbiology**, v. 12, n. 1, p. 28-39, 2010. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2009.02027.x.

SATURNO, D. F.; ANDRADE, D. S. Diversidade de Rizóbios que nodulam bracinga isolado de solos cultivados e de floresta. **Uniciências**, v. 19, n. 1, p. 26-30, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.17921/1415-5141.2015v19n1p%25p>>.

SHAMSELDIN, A.; ABDELKHALEK, A.; SADOWSKY, M. J. Recent changes to the classification of symbiotic, nitrogen-fixing, legume-associating bacteria: a review. **Symbiosis**, v. 71, n. 2, p. 91-109, 2017. DOI 10.1007/s13199-016-0462-3.

SHARMA, S.R.; RAO, N. K.; GOKHALE, T. S.; ISMAIL, S. Isolation and characterization of salt-tolerant rhizobia native to the desert soils of United Arab Emirates. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v. 25, n. 2, p. 102-108, 2013. DOI: 10.9755/ejfa.v25i2.7590

SIEUWERTS, S.; DE BOK, F. A. M.; HUGENHOLTZ, J.; VAN HYLCKAMA VLIEG, J. E. T. Unraveling Microbial Interactions in Food Fermentations: from Classical to Genomics Approaches. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 74 n. 16, p. 4997-5007, 2008. DOI: 10.1128/AEM.00113-08

SILVA L. L.; PINHEIRO, M. S.; SOUSA, J. B.; MARTINS, S. C. S.; MARTINS, C. M. Diversidade de rizóbio da unidade de conservação parque nacional de Ubajara no estado do Ceará. **Enciclopédia Biosfera**, v. 10, n. 19, p. 2141-2156, 2014.

SILVA, M. S.; SALES, A. N.; MAGALHÃES-GUEDES, K. T.; DIAS, D. R.; SCHWAN, R. F. Brazilian Cerrado Soil Actinobacteria Ecology. **BioMed Research International**, v. 2013, p. 1-10, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1155/2013/503805>>.

SILVA, V. M. A.; MARTINS, C. M.; MARTINS, S. C. S.. Atividade celulolítica de actinobactérias de região semiárida do Ceará. **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 21 p. 2026-2036, 2015.

SMID, E. J.; LACROIX, C. Microbe–microbe interactions in mixed culture food fermentations. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 24, n. 2, p. 148-154, 2013. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.copbio.2012.11.007>>.

SOUTO, P. C.; SOUTO, J. S.; SANTOS, R. V.; BAKKE, I. A.; SALES, F. C. V. et al. Taxa de decomposição da serapilheira e atividade microbiana em área de Caatinga. **Cerne**, v. 19, n. 4, p. 559-565, 2013. Disponível em: <<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=74429306005>>.

TAVARES, S. R. L.; FRANCO, A. A.; SILVA, E. M. R. Resposta de sabiá *Mimosa Caesalpiniaefolia* Benth. a inoculações com rizóbio e micorriza em diferentes níveis de fósforo em solo de restinga degradado. **Holos**, v. 4, p. 36-55, 2016. DOI: 10.15628/holos.2016.3934

TRESEDER, K. K.; BALSER, T. C.; BRADFORD, M. A.; BRODIE, E. L.; DUBINSKY, E. A. et al. Integrating microbial ecology into ecosystem models: challenges and priorities. **Biogeochemistry**. v. 109 n. 1-3, p. 7-18, 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10533-011-9636-5>>. DOI: 10.1007/s10533-011-9636-5.

VALIENTE-BANUET, A.; AIZEN, M. A.; ALCÁNTARA, J. M.; ARROYO, J.; COCUCCHI, A.

et al. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. **Functional Ecology**, v. 29, n. 3, p. 299-307, 2015. DOI: 10.1111/1365-2435.12356.

VĚTROVSKÝ, T.; STEFFEN, K. T.; BALDRIAN, P. Potential of cometabolic transformation of polysaccharides and lignin in lignocellulose by soil Actinobacteria. **PLoS One**, v. 9, n. 2, 2014. DOI:10.1371/journal.pone.0089108

VINHAL-FREITAS, I. C.; WANGEN, D. R. B.; FERREIRA, A. D. S.; CORRÊA, G. F.; WENDLING, B. Microbial and enzymatic activity in soil after organic composting. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 34, n. 3, p. 757-764, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832010000300017>>.

VUONG, H. B.; THRALL, P. H.; BARRETT, L. G. Host species and environmental variation can influence rhizobial community composition. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 2, p. 540-548, 2017. DOI: 10.1111/1365-2745.12687.

WARDLE, D. A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. **Ecology Letters**, v. 9, n. 7, p. 870-886, 2006. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00931.x.

YOON, H., KLINZING, G., BLANCH, H. W. Competition for Mixed Substrates by Microbial Populations. **Biotechnology and Bioengineering**, v. 19, n. 8, p. 1193-1210, 1977. DOI: 10.1002/bit.260190809.

ZHAO, C.; MIAO, Y.; YU, C.; ZHU, L.; WANG, F. et al. Soil microbial community composition and respiration along an experimental precipitation gradient in a semiarid steppe. **Scientific reports**, v. 6, p. 24317, 2016. DOI: 10.1038/srep24317.