



**MICROORGANISMOS PROMOTORES DE
CRESCIMENTO DE PLANTAS MITIGAM O ESTRESSE
HÍDRICO DURANTE A REBROTAÇÃO DO CAPIM-
BUFFEL**

EDSON MARCOS VIANA PORTO

2022



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA**

**MICROORGANISMOS PROMOTORES DE
CRESCIMENTO DE PLANTAS MITIGAM O ESTRESSE
HÍDRICO DURANTE A REBROTAÇÃO DO CAPIM-
BUFFEL**

Autor: Edson Marcos Viana Porto
Orientador: Dr. Fábio Andrade Teixeira

ITAPETINGA
BAHIA – BRASIL
Outubro/2022

EDSON MARCOS VIANA PORTO

**MICROORGANISMOS PROMOTORES DE CRESCIMENTO DE
PLANTAS MITIGAM O ESTRESSE HÍDRICO DURANTE A
REBROTAÇÃO DO CAPIM-BUFFEL**

Tese apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de DOUTOR EM ZOOTECNIA, no Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Andrade Teixeira

Coorientadora: Prof^a. Dr^a. Daniela Deitos Fries
Coorientadora: Dr^a. Renata Rodrigues Jardim

ITAPETINGA
BAHIA – BRASIL
Outubro/2022

633.2 Porto, Edson Marcos Viana.
P881m Microrganismos promotores de crescimento de plantas mitigam o estresse hídrico durante a rebrotação do Capim-Buffel / Edson Marcos Viana Porto. – Itapetinga-BA: Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - UESB, 2022. 134 fl..

Tese apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de DOUTOR EM ZOOTECNIA, no Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia. Sob a orientação do Prof. D. Sc. Fábio Andrade Teixeira; coorientadores: Prof^a D. Sc. Daniela Deitos Fries; Prof^a D. Sc. Renata Rodrigues Jardim.

1. Capim-Buffel – Desenvolvimento produtivo – Estresse hídrico. 2. Capim-Buffel – Crescimento – Sistema radicular. 3. Capim-Buffel – Inoculação – Condutividade estomática. I. Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - Programa de Pós-Graduação de Doutorado em Zootecnia, *Campus* de Itapetinga. II. Teixeira, Fábio Andrade. III. Fries, Daniela Deitos. IV. Jardim, Renata Rodrigues. V. Título.

CDD(21): 633.2

Catálogo na Fonte:

Cláudia Aparecida de Souza – CRB 1014-5ª Região
Bibliotecária – UESB – Campus de Itapetinga-BA

Índice Sistemático para desdobramentos por Assunto:

1. Capim-Buffel: Desenvolvimento produtivo
2. Capim-Buffel: Estresse hídrico
3. Capim-Buffel: Sistema radicular
4. Capim-Buffel: Inoculação
5. Capim-Buffel: Condutividade estomática

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA

Área de Concentração: Produção de Ruminantes

DECLARAÇÃO DE APROVAÇÃO

Título: "Microrganismos promotores de crescimento de plantas mitigam o estresse hídrico na rebrotação do capim-buffel".

Autor (a): Edson Marcos Viana Porto

Orientador (a): Prof. Dr. Fábio Andrade Teixeira

Coorientador (a): Profª. Drª. Daniela Deitos Fries

Drª. Renata Rodrigues Jardim

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de DOUTOR EM ZOOTECNIA, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: PRODUÇÃO DE RUMINANTES, pela Banca Examinadora:



Prof. Dr. Fábio Andrade Teixeira – UESB
Orientador



Drª. Renata Rodrigues Jardim – PNPDI/ UESB



Prof. Dr. Manoel Eduardo Rozalino Santos - UFU



Drª. Leidy Darmony de Almeida Rufino - EPAMIG



Dr. Carlos Alberto Alves de Oliveira Filho – SENAR

Data de realização: 26 de outubro de 2022.

“O papel dos infinitamente pequenos na natureza é infinitamente grande”.

(Louis Pasteur)

“A vida é uma caminhada longa, onde você pode ser mestre e aluno.

Tem dias que ensinamos, mas em todos os dias aprenderemos.

*Sábio é aquele que sabe que sempre tem algo para ensinar e
muito mais terá para aprender.”*

(Yla Fernandes)

*À minha Esposa Nádia, que foi o meu farol e a minha fortaleza em momentos difíceis
dessa caminhada, obrigado pelo seu apoio e amor; e ao meu filho Oliver, que me
mostrou o verdadeiro sentido de viver!*

Meu Muito Obrigado

Dedico...

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, por ter me abençoado em toda minha trajetória e me dado forças para superar todas as dificuldades.

À Universidade Estadual de Montes Claros (Unimontes), pela oportunidade da licença para qualificação e, principalmente, ao departamento de Ciências Agrárias pelo apoio durante todo esse período.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, pela oportunidade de realização deste curso.

Ao meu orientador Prof. Dr. Fábio Andrade Teixeira, pela orientação e confiança em mim depositada, pela amizade, ensinamentos e pelo exemplo de profissional e ser humano.

À minha coorientadora, prof. Dra. Daniela Deitos Fries, pelos ensinamentos, orientações e presteza em ajudar durante este estudo e suas análises.

À minha coorientadora, Dra. Renata Rodrigues Jardim, pela amizade e ajuda durante todo o período de realização deste trabalho, desde o seu planejamento e sugestões no documento escrito.

Ao prof^o Manoel Eduardo Rosalino Santos, a Dr^a Leidy Darmony de Almeida Rufino, o Dr Carlos Alberto Alves de Oliveira Filho e a Dr^a Kaliane Sírío Araújo, pelas importantes sugestões e colaborações para melhoria deste trabalho.

Aos amigos do Grupo de Estudos em Pastagens Tropicais, JeanKarlo, Artur, Ricardo, Fred, Hackson, Thatiane, Eliene, Fernando, Eliton, Solange e Virgínia, por toda ajuda na condução dos ensaios, especialmente em um momento tão difícil como o da pandemia, sem vocês não seria possível a conclusão desse trabalho.

Aos colegas do LAFIEP, pela ajuda constante, em especial aos amigos Adriane e Natan, no auxílio das análises fisiológicas.

Aos funcionários da UESB, em especial, Zé Queiros, Dai e Seu Tião, pela ajuda e amizade.

Enfim, a todos que diretamente ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho.

BIOGRAFIA

Edson Marcos Viana Porto, filho de Edson Viana Dourado e Selma Maria Porto Viana, nasceu na cidade de Januária, Minas Gerais, no dia 16 de maio de 1983. Em 2000, formou-se em Técnico em Agropecuária pela Escola Agrotécnica Federal de Januária - MG e em julho de 2007 graduou-se em Agronomia, pela Universidade Estadual de Montes Claros (UNIMONTES), em Janaúba, Minas Gerais. Em agosto de 2007, ingressou no Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal no Semiárido da UNIMONTES, na área de Forragicultura e Pastagens e em Julho de 2009, defendeu sua dissertação. Atua desde Agosto de 2009 como Professor de Ensino Superior na Unimontes, no curso de Gestão em Tecnologia do Agronegócio. Em março de 2019, foi aprovado na seleção de Doutorado do Programa de Pós-graduação em Zootecnia, da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - UESB. Em outubro de 2022, defendeu a presente tese.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS.....	VIII
LISTA DE TABELAS.....	X
LISTA DE QUADROS.....	XI
RESUMO GERAL.....	XII
GENERAL ABSTRACT.....	XIV
REFERENCIAL TEÓRICO.....	1
1.1 Introdução.....	1
1.2 Microrganismos benéficos do solo.....	2
1.3 Relações entre microrganismos benéficos do solo e a rebrotação de plantas forrageiras.....	5
1.4 Estresses abiótico em plantas forrageiras.....	10
1.5 Estresse hídrico em plantas forrageiras.....	13
1.6 Mecanismos de adaptação das plantas à seca.....	15
1.7 Microrganismos benéficos do solo como moduladores da tolerância ao estresse hídrico em plantas.....	18
1.7.1 Bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP).....	18
1.7.2 Fungos Micorrizas arbusculares (FMAs).....	21
1.7.3 Coinoculação de BPCP e FMA.....	25
1.7.4 Exemplos de situações ou etapas de uso do pasto que podem ser beneficiadas pelas inoculações de insumos microbiológicos para atenuação do estresse hídrico.....	29
1.7.4.1 Fase de implantação ou formação do pasto.....	29
1.7.4.2 Uso do pasto em regiões semiáridas.....	29
1.7.4.3 Ocorrência de períodos de “veranico”.....	30
1.7.4.4 Uso do pasto em períodos de transição águas-seca.....	31
1.8 Referências bibliográficas.....	35
II OBJETIVOS.....	47
2.1 Objetivo geral.....	47
2.2 Objetivos específicos.....	47
III CAPÍTULO I - DINÂMICA DE CRESCIMENTO DO CAPIM-BUFFEL SOB DIFERENTES PERÍODOS DE REBROTAÇÃO E INOCULAÇÕES MICROBIOLÓGICAS.....	48
Resumo.....	48
Abstract.....	49
3.1 INTRODUÇÃO.....	50
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	52
3.2.1 Descrição Experimental.....	52
3.2.2 Delineamento experimental.....	53
3.2.3 Parâmetros avaliados.....	54

3.2.4 Análise Estatística.....	55
3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	56
3.4 CONCLUSÕES.....	71
3.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	72
IV - CAPÍTULO II - MITIGAÇÃO DO ESTRESSE HÍDRICO DO CAPIM-BUFFEL PELA INOCULAÇÃO DE MICRORGANISMOS PROMOTORES DE CRESCIMENTO DE PLANTAS.....	76
Resumo:	76
Abstract:	77
4.1 INTRODUÇÃO.....	78
4.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	81
4.2.1 Instalação do experimento.....	81
4.2.2 Parâmetros avaliados.....	83
4.2.3 Características morfogênicas e estruturais.....	83
4.2.4 Densidade populacional de perfilhos (DPP).....	84
4.2.5 Índice spad (Soil Plant Analysis Development).....	84
4.2.6 Condutância estomática.....	84
4.2.7 Conteúdo relativo de água (CRA) e Déficit de saturação hídrica (DSH).....	84
4.2.8 Potencial hídrico.....	85
4.2.9 Prolina.....	85
4.2.10 Pigmentos fotossintéticos.....	85
4.2.11 Produção de massa seca.....	86
4.2.12 Índice de área foliar (IAF).....	86
4.2.13 Volume, comprimento e produção de massa seca da raiz.....	87
4.2.14 Eficiência no uso da água (EUA).....	87
4.2.15 Análise estatística.....	87
4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	88
4.3.1 Condutância estomática, conteúdo relativo de água, potencial hídrico e teor de prolina foliar.....	88
4.3.2 Índice Spad e Pigmentos fotossintéticos.....	95
4.3.3 Características morfogênicas e estruturais.....	102
4.3.4 Características produtivas.....	114
4.3.4.1 Produção de massa seca da folha, pseudocolmo, material morto e da parte aérea	114
4.3.4.2 Volume, comprimento e Produção de massa seca da raiz.....	118
4.3.5 Eficiência no uso da água (EUA).....	122
4.4 CONCLUSÕES.....	125
4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	126

LISTA DE FIGURAS

	Página
Referencial teórico	
Figura 1. Modelo conceitual de respostas gerais de plantas forrageiras perenes à desfolha por animal ou pastejo e sua relação com microrganismos benéficos do solo.....	10
Figura 2. Mecanismos utilizados para promoção do crescimento de planta, proporcionados pela associação entre rizobactérias e fungos micorrizicos arbusculares sob estresse hídrico.....	26
Figura 3. Principais respostas morfofisiológicas de plantas forrageiras em condição de estresse hídrico (1), efeitos de mitigação deste estresse modulados por microrganismos promotores de crescimento de plantas (2) e potenciais benefícios da inoculação microbiológica de pastos em condições déficit hídrico (3)	32
Capítulo I	
Figura 1. Umidade relativa do ar média (%) e temperatura (°C) máxima, mínima média durante o período experimental.....	52
Figura 2. Desdobramento da interação entre inoculações microbiológicas dentro do tempo de rebrotação (A) e tempo de rebrotação para cada inoculação (B) sobre a Altura de plantas do capim-buffel	58
Figura 3. Densidade populacional de perfilhos (A) e Produção de MS do pseudocolmo (B) do capim-buffel em função do tempo rebrotação.....	59
Figura 4. Desdobramento da interação entre inoculações microbiológicas dentro do tempo de rebrotação e tempo de rebrotação para cada inoculação sobre produção de MS das folhas (A e B) e da parte aérea (C e D) do capim-buffel.....	61
Figura 5. Desdobramento da interação entre inoculações microbiológicas dentro do tempo de rebrotação e tempo de rebrotação para cada inoculação sobre produção de MS das raízes (A e B) e volume da raiz (C e D) do capim-buffel.....	66
Figura 6. Raízes de capim-buffel inoculadas com diferentes microrganismos aos 7 dias (A) e aos 35 dias (B) de rebrotação.....	69
Capítulo II	
Figura 1. Umidade relativa do ar média (%) e temperatura (°C) máxima, mínima média durante o período experimental.....	83
Figura 2. Visão frontal (A) e superior de plantas do capim-buffel submetidas ao estresse hídrico severo (20% da CV), inoculadas ou não, no 11º dia do período de estresse hídrico.....	89

Figura 3.	Conteúdo relativo de água (A), Déficit de saturação hídrica (B), Potencial hídrico (C) e Teor de prolina das folhas das plantas do capim-buffel, inoculadas ou não.....	91
Figura 4.	Conteúdo relativo de água (A), déficit de saturação hídrica (B), potencial hídrico (C) e teor de prolina das folhas (D) das plantas do capim-buffel submetidas a diferentes disponibilidades hídricas.....	94
Figura 5.	Índice SPAD do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas, no estresse hídrico e na reidratação.....	96
Figura 6.	Teores de clorofila b (A), clorofilas totais (B), carotenoides (C) e Razão clorofila a/b (D) do capim-buffel submetido à diferentes disponibilidades hídricas.....	100
Figura 7.	Taxa de aparecimento foliar (A), filocrono (B), taxa de alongamento foliar (C), taxa de alongamento de pseudocolmo (D), duração de vida das folhas (E) e taxa de senescência foliar (F) das plantas do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas.....	104
Figura 8.	Comprimento final da folha (A) e número de folhas vivas (B) do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas.....	108
Figura 9.	Produção de MS das folhas, pseudocolmo e parte aérea do capim-buffel submetida a inoculação ou não com microrganismos promotores de crescimento vegetal.....	115
Figura 10.	Produção de massa seca da parte aérea, das folhas e pseudocolmo do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas.....	116
Figura 11.	Produção de MS das raízes (A), comprimento e (B) e volume de raízes (C) de plantas do capim-buffel, inoculadas ou não.....	118
Figura 12.	Produção de MS das raízes (A), volume de raízes (B) e comprimento de raízes (C) das plantas do capim-buffel submetida a diferentes disponibilidades hídricas.....	119
Figura 13.	Raízes do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas (A e E = 20% da CV; B e F = 40% da CV; C e G = 60% da CV e D e H = 80% da CV) e inoculadas com <i>Azospirillum brasilense</i> e <i>Rhizophagus intraradices</i> (A-D) ou não (E-H)	121
Figura 14.	Eficiência do uso da água do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas e inoculação microbiológica.....	123

LISTA DE TABELAS

	Página
Referencial teórico	
Tabela 1. Transtornos fisiológicos e bioquímicos em plantas causadas por estresse biótico.....	12
Capítulo I	
Tabela 1. Altura de plantas (AP), Densidade populacional de perfilhos (DPP), Produção de massa seca de folhas (PMSF), pseudocolmo (PMSPC), parte aérea (PMSPA) e da raiz (PMSR) e o Volume de raízes (VR) do capim-buffel cv Áridus cultivado com diferentes inoculações microbiológicas e períodos de rebrotação (dias).....	57
Capítulo II	
Tabela 1. Valores de Condutância estomática ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) do capim-buffel cultivado em diferentes disponibilidades hídricas e com e sem inoculação microbiológica.....	88
Tabela 2. Clorofila b, totais, Carotenoides e Razão clorofila a/b do capim-buffel cultivado em diferentes disponibilidades hídricas e com e sem inoculação com microrganismos promotores de crescimento vegetal.....	98
Tabela 3. Taxa de aparecimento foliar (TAPF), Filocrono (FILO), Taxa de alongamento foliar (TALF), Taxa de aparecimento do pseudocolmo (TALPC), Duração de vida das folhas (DVF), Taxa de senescência foliar (TSF), Comprimento final da lâmina foliar (DFF), Número de folhas vivas (NFV), Número de perfilhos reprodutivos (NPR), Número de perfilhos vegetativos (NPV), Altura de plantas (AP) e Índice de área foliar (IAF) do capim-buffel cultivado com diferentes disponibilidades hídricas e com ou sem inoculação microbiológica.....	103
Tabela 4. Número de perfilhos vegetativos do capim-buffel cultivado em diferentes disponibilidades hídricas e com e sem inoculação com microrganismos promotores de crescimento vegetal.....	109

LISTA DE QUADROS

	Página
Referencial teórico	
Quadro 1. Estresses ocasionado por fatores bióticos e abióticos e resposta adaptativa das gramíneas forrageiras tropicais.....	13
Quadro 2. Representação esquemática dos processos fisiológicos integrais pelos quais os FMAs podem melhorar a tolerância da planta hospedeira à seca.....	23
Quadro 3. Taxa de colonização micorrízica identificada em diferentes gramíneas forrageiras tropicais e em diferentes localidades no Brasil.....	24
Quadro 4. Artigos selecionados para compor o Corpus de Pesquisa desta revisão e que especificadamente abordam a mitigação dos efeitos do estresse hídrico pelo uso de inoculantes microbiológicos em espécies de gramíneas forrageiras tropicais.....	33

RESUMO GERAL

PORTO, Edson Marcos Viana. **Microrganismos promotores de crescimento de plantas mitigam o estresse hídrico durante a rebrotação do capim-buffel**. Itapetinga, BA: UESB, 2022. 134 p. Tese. (Doutorado em Zootecnia, Área de Concentração em Produção de Ruminantes).¹

O trabalho foi desenvolvido com o intuito de verificar os efeitos de inoculações microbiológicas sobre a capacidade de rebrotação e tolerância ao estresse hídrico do capim-buffel. Sendo assim realizaram-se dois experimentos. No primeiro, foram avaliados os efeitos de inoculações com microrganismos promotores de crescimento de plantas em diferentes períodos de rebrotação sobre o desenvolvimento das plantas, produtividade da parte aérea e raízes do capim-buffel cv. Áridus (*Cenchrus ciliaris* cv. Áridus). O ensaio foi conduzido em delineamento experimental inteiramente casualizado, disposto em esquema de parcelas subdivididas no tempo, sendo fator principal quatro inoculações microbiológicas (1 - controle, 2 - *Azospirillum brasilense*, 3 - *Rhizophagus intraradices* e 4 - coinoculação), o fator secundário cinco períodos de rebrotação (7, 14, 21, 28 e 35 dias de rebrotação) e, com dez repetições, totalizando 200 sacos plásticos, utilizando-se uma planta por unidade experimental. Foram avaliados a produção de massa seca (MS) da parte aérea, folhas, pseudocolmo, raiz, o número de perfilhos e altura de plantas. Aos 7 dias de rebrotação as plantas inoculadas com *A. brasilense* apresentaram maiores produções de folha, parte aérea e raízes que os demais tratamentos. Aos 14 dias a coinoculação proporcionou maior rendimento de MS da parte aérea, contudo a inoculação isolada do *A. brasilense* aumentou o rendimento de folhas que as demais inoculações. Também aos 21 dias de rebrotação houve maior produção de folhas para plantas inoculadas com *A. brasilense* e maior crescimento do sistema radicular das plantas coinoculadas. Aos 28 dias foi observado maior rendimento de parte aérea e raízes das plantas inoculadas com *A. brasilense*. Todas as inoculações estudadas, aos 35 dias, proporcionaram maior produção de sistema radicular que o controle (sem inoculação). Quanto às conclusões, foi constatado que o *A. brasilense* auxilia a rápida recuperação foliar do capim-buffel nos primeiros dias (7 e 14 dias) após a desfolhação, enquanto a coinoculação proporciona maior desenvolvimento do sistema radicular a partir dos 21 dias de rebrotação. O segundo ensaio foi conduzido em esquema fatorial 4x2, sendo quatro diferentes disponibilidades hídricas (20, 40, 60 e 80% da capacidade de vaso) e duas inoculações (com e sem coinoculação), dispostos em um delineamento em blocos casualizados, com cinco repetições, totalizando 40 vasos plásticos. Foi conduzido, em paralelo, uma duplicata do experimento, com os mesmos tratamentos e unidades experimentais, com o objetivo de ser avaliado sua reidratação após finalização do período

de estresse. Houve interação significativa entre a inoculação e disponibilidades hídricas para a condutância estomática, densidade populacional de perfilhos e clorofilas b, totais, carotenoides e razão clorofila a/b, com destaque da melhoria destes parâmetros em condição de estresse hídrico e inoculados com os microrganismos estudados. A disponibilidade hídrica do solo de 20% afetou negativamente diversos parâmetros fisiológicos do capim-buffel, proporcionando uma diminuição de 27% no valor do conteúdo relativo de água, 81% no potencial hídrico, 50% no índice de clorofila SPAD e um aumento nos valores de prolina e eficiência de uso de água, sendo esses últimos indicativos da adaptação da espécie a menor disponibilidade hídrica. Já as maiores disponibilidades hídricas afetaram positivamente características morfogênicas, conferindo aumentos de 28% no aparecimento foliar, 50% no alongamento foliar, diminuição de 3 dias na duração de vida, folhas 19% maiores e índice de área foliar 40% superior, do que as plantas submetidas a menores disponibilidades hídricas. A produção de MS da parte aérea, folhas e raízes tiveram aumentos de 45, 49 e 61%, respectivamente, em relação às plantas mantidas no solo com 20% de disponibilidade hídrica. A coinoculação proporcionou maiores valores de conteúdo relativo de água (12%), potencial hídrico (19%), eficiência no uso da água (13%) e menor teor de prolina nas folhas. Maiores taxas de alongamento foliar (25%) e maior produção de MS da parte aérea (14%) e raízes (20%), também foram verificadas com a coinoculação. Assim, conclui-se que o estresse hídrico afeta a fisiologia e o desenvolvimento produtivo do capim-buffel cv. Áridus. A inoculação é capaz de aliviar os efeitos do estresse hídrico no capim-buffel pelo seu efeito na condutividade estomática, pigmentos fotossintéticos e perfilhamento. O consórcio entre os microrganismos promove o crescimento e a robustez do sistema radicular e parte aérea do capim-buffel.

Palavras-chave: *Azospirillum brasilense*, *cenchrus ciliaris*, coinoculação, fungos micorrízicos, restrição hídrica

¹ Orientador: Fábio Andrade Teixeira, D.Sc. UESB e Co-orientador: Daniela Deitos Fries, D.Sc. UESB e Renata Rodrigues Jardim, D.Sc. UESB.

GENERAL ABSTRACT

PORTO, Edson Marcos Viana. **Plant growth-promoting microorganisms mitigate water stress during buffel grass regrowth.** Itapetinga, BA: UESB, 2022. 134 p. Thesis. (PhD in Zootechnics, Ruminant Production Concentration Area).²

This work was developed in order to verify the effects of microbial inoculants on the capacity of regrowth and the tolerance to water stress of buffel-grass. Thus, two experiments were carried out. In the first one, it was analyzed inoculant effects with plant growth-promoting microorganisms in different periods of regrowth on plant development, shoot and root productivity of buffel-grass cv. Aridus (*Cenchrus ciliaris* cv. Aridus). The test was conducted in a completely randomized experimental design, arranged in a split-plot scheme over time, and the main factor were four microbial inoculants (1 – control, 2 - *Azospirillum brasilense*, 3 - *Rhizophagus intraradices* and 4 – co-inoculation), the secondary factor were five regrowth periods (7, 14, 21, 28 and 35 days of regrowth) and, with 10 replications, getting the total of 200 plastic bags, using one plant per experimental unit. The production of dry matter (DM) of shoots, leaves, pseudostem, root, number of tillers and plant height were evaluated. At 7 days of regrowth, the plants inoculated with *A. brasilense* had the highest leaf, shoot and root productions than the other treatments. At 14 days, the co-inoculation provided a higher yield of shoot DM, however the isolated inoculation of *A. brasilense* increased leaf yield than the other inoculations. At 21 days of regrowth there were also highest leaf production for plants that were inoculated with *A. brasilense* and highest growth of root system of co-inoculated plants. At 28 days it was observed a higher yield of shoots and roots of plants inoculated with *A. brasilense*. All the inoculations studied provided, at 35 days, greater root system production than the control (without inoculation). With regard to the conclusions, it was found that *A. brasilense* helps the rapid foliar recovery of buffel-grass in the first days (7 and 14 days) after defoliation, while co-inoculation offers greater development of the root system from 21 days of regrowth. The second test was conducted in a 4x2 factorial scheme, with four different water availability (20, 40, 60 and 80% of the pot capacity) and two inoculations (with and without co-inoculation), arranged in a design in randomized blocks, with five replications, totaling 40 plastic pots. A duplicate of the experiment was carried out in parallel, with the same treatments and experimental units, aiming to evaluate rehydration after the end of the stress period. There was a significant interaction between inoculation and water availability for stomatal conductance, population density of tillers and chlorophyll b and total, carotenoids and chlorophyll a/b ratio, highlighting the improvement of these parameters in conditions of water stress and inoculated with the microorganisms studied. Water availability of the soil of 20% negatively affected several physiological parameters of buffel-grass, causing a decrease of 27% in the value of relative water content, 81% in the water potential, 50% in the index of SPAD chlorophyll and an increase in the values of proline and water use efficiency, and the latter indicative of the adaptation of the species are the lowest water availability. Higher water availability, in turn, positively affected morphogenetic traits, resulting in increases of 28% in leaf emergence, 50% in leaf elongation, a 3-day decrease in lifespan, 19% larger leaves and a 40% index of leaf area higher than the plants

subjected to lower water availability. The DM production of the shoots, leaves and roots had increases of 45, 49 and 61%, respectively, comparing to the plants which were kept in the soil with 20% of water availability. The co-inoculation provided higher values of relative water content (12%), water potential (19%), water use efficiency (13%) and lower proline content in leaves. Higher rates of leaf elongation (25%) and higher DM production of shoots (14%) and roots (20%) were also verified with co-inoculation. Therefore, it is concluded that water stress affects the physiology and productive development of buffel-grass cv. Aridus. Inoculation is able to ease the effects of water stress in buffel-grass due to its effect on stomatal conductivity, photosynthetic pigments and tillering. The consortium between microorganisms promotes the growth and robustness of the root system and shoot of buffel-grass.

Keywords: *azospirillum brasilense*, *cenchrus ciliaris*, co-inoculation, mycorrhizal fungi, water restriction

² Advisor: Fábio Andrade Teixeira, D.Sc. UESB and Co-advisor: Daniela Deitos Fries, D.Sc. UESB e Renata Rodrigues Jardim, D.Sc. UESB.

I. REFERENCIAL TEÓRICO

1.1 Introdução

A produção agrícola sustentável e a demanda global pela segurança alimentar, são motivos de preocupação do setor alimentício, principalmente em um cenário atual de dependência de insumos químicos e instabilidade climática do setor, proporcionada pelas consequências do aquecimento global.

Com isso, torna-se necessário a busca por soluções que possam otimizar a produção agrícola sem comprometer os recursos naturais e que proporcionem características de resiliência às atividades agrícolas, pela diminuição da dependência de insumos externos e a ampliação da sua eficiência sustentável.

Em regiões semiáridas, esse desafio é particularmente importante pela limitação de recursos hídricos e instabilidade climática, o que torna imprescindível o uso de espécies forrageiras com características de resiliência a seca, com o capim *Cenchrus ciliaris* L. cv. Áridus, que auxiliar o desenvolvimento da atividade pecuária à pasto nestas condições, pela sua adaptação a escassez hídrica. A baixa disponibilidade hídrica pode causar impacto negativo, mesmo em plantas forrageiras adaptadas e tolerantes à essas condições, diminuindo sua produtividade por desequilíbrios fisiológicos, nutricionais e hormonais e limitando o potencial produtivo dessas áreas, com efeitos negativos nos índices zootécnicos dos animais explorados neste sistema.

Diante isso, tecnologias sustentáveis, como uso de microrganismos benéficos do solo tem sido estudadas como moduladores da resposta das plantas ao estresse hídrico, por meio de melhorias no sistema de tolerância aos distúrbios bioquímicos e fisiológicos causados por esse quadro.

Dentre esses microrganismos, as bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) e fungos micorrízicos arbusculares (FMA) estão entre os mais promissores insumos biológicos para alcançar a sustentabilidade dos sistemas agrícolas, por proporcionarem melhorias que vão, desde características de promoção de crescimento da parte aérea e raízes das plantas, até melhoria da proteção enzimática à condições de estresses bióticos e abióticos inerentes à atividade agrícola e pecuária na atualidade.

O uso desta tecnologia apresenta grande potencial para se tornar realidade na formação e persistência de pastagens, devido ao grande interesse por parte dos pecuaristas, principalmente por ser uma alternativa vantajosa para a pastagem, manejo do solo e qualidade ambiental, devido ao seu baixo custo, e também, por responder às demandas da sociedade por uma pecuária mais sustentável (Mamédio et al., 2020).

De acordo com Jiang et al. (2021), os FMA são caracterizados por uma relação mutualística com as raízes das plantas e, por serem biotróficos obrigatórios recebem compostos de carbono das plantas e produzem uma extensa rede de hifas que tem acesso a manchas de nutrientes fora da rizosfera, favorecendo a absorção de elementos pouco móveis no solo, como o fósforo, e buscando água em poros do solo pouco acessíveis aos pelos radiculares.

Já as BPCP, como descrito por Fracasso et al. (2020), agem através de mecanismos que estimulam o desenvolvimento das plantas e, entre esses podemos citar a fixação biológica de nitrogênio (FBN), produção de aminoácidos e fitormônios, bem como melhoria da disponibilidade de nutrientes como o fósforo, através de processos de solubilização do fosfato.

Desta forma, em hipótese, a tolerância das gramíneas forrageiras tropicais à seca pode ser potencializada e/ou auxiliada por microrganismos naturais benéficos, incluindo bactérias e fungos, que através de relações simbióticas ou associativas, proporcionam a mitigação dos distúrbios bioquímicos e fisiológicos causados por esse quadro e proporcionando maior resiliência ao uso sustentável do solo.

1.2 Microrganismos benéficos do solo

A rizosfera é composta por vários microrganismos que coevoluíram com as plantas no ambiente terrestre, se relacionando de diversas formas e se beneficiando mutuamente para enfrentar as adversidades presentes em diferentes habitats.

Entre estes microrganismos benéficos, as bactérias promotoras de crescimento vegetal e os fungos micorrízicos arbusculares estão entre os grupos mais estudados e promissores para uso como insumos biológicos em atividades agrícolas sustentáveis.

A definição de bactérias promotoras de crescimento vegetal (BPCV), bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) ou ainda Rizobactérias promotoras de crescimento de plantas (RPCP) engloba grupos de microrganismos de vida livre ou

epifíticos com capacidade de estabelecimento de relações simbióticas, associativas ou não, com as plantas (Glick, 2012).

O estudo das interações entre planta e microrganismos vem se intensificando nos últimos anos com o intuito de entender os vários fatores envolvidos para a seleção de estirpes de bactérias eficientes na promoção de crescimento das grandes culturas (Ferreira et al., 2014).

As BPCP têm sido encontradas em associação com grande número de espécies de cereais e gramíneas forrageiras, tendo uma vasta gama de gêneros descritos, incluindo *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Gluconacetobacter*, *Herbaspirillum* e *Azospirillum* (Hungria et al., 2010; Videira et al., 2012).

Os mecanismos pelos quais as bactérias podem influenciar o crescimento das plantas diferem entre espécies e linhagens. E, então não existe um mecanismo único para promover o crescimento das plantas. Estudos têm sido conduzidos em relação às habilidades de várias bactérias para promover o crescimento das plantas, entre elas bactérias endofíticas (Souza et al., 2015).

Os endófitos são convencionalmente definidos como bactérias ou fungos que colonizam os tecidos internos das plantas, podem ser isolados da planta após a desinfecção da superfície e não causam efeitos negativos no crescimento das plantas (Gaiero et al., 2013).

Segundo Souza et al. (2015), as BPCP têm sido relatadas pela sua melhoria no desenvolvimento das plantas por proporcionaram uma série de benefícios através de diversos mecanismos tais como: fixação biológica de nitrogênio (FBN); produção de compostos indólicos; produção de sideróforos quelantes de ferro que em altas concentrações pode inibir o crescimento de fitopatógenos; atividade da ACC deaminase e pela solubilização de fosfatos orgânicos e inorgânicos.

Além disso, muitos microrganismos benéficos, incluindo bactérias e fungos que vivem no solo e aqueles associados às raízes das plantas, são capazes de solubilizar o fósforo insolúvel do solo (Bechtaoui et al., 2020).

As bactérias frequentemente solubilizam o fósforo (P) mineral (inorgânico) através da síntese de ácidos orgânicos de baixo peso molecular, tais como o ácido glucônico e ácido cítrico (Rodriguez et al., 2004). As bactérias solubilizadoras de fosfato solubilizam formas inorgânicos de fosfatos, tais como $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, FePO_4 e AlPO_4 , através da produção de ácidos orgânicos, sideróforos e hidroxilas. O fosfato se liga com os grupos

hidroxilos e carboxilos quelantes e desse modo libera cátions que induzem a acidificação do solo, resultando na liberação de fosfato solúvel (Kpombrekou & Tabatabai, 1994).

Já o ferro (Fe), apesar ser um dos elementos mais abundante na crosta terrestre, frequentemente está numa forma pouco disponível no solo para assimilação direta pelas plantas e microrganismos, devido à baixa solubilidade do íon férrico (Fe^{3+}) (forma predominante na natureza). Para melhorar a absorção deste nutriente, as plantas e algumas bactérias produzem compostos de baixo peso molecular que se ligam e sequestram a formas disponíveis ferro do solo. As bactérias sintetizam sideróforos de baixo peso molecular, moléculas com uma afinidade muito alta para Fe_3^+ e receptores de membrana que podem se ligar ao complexo de Fe-sideróforos, permitindo assim, a absorção de ferro pelas bactérias (Neilands, 1981).

Os sideróforos produzidos pelas plantas ligam-se com uma menor afinidade ao ferro, quando comparado aos sideróforos produzidos pelas bactérias, sendo que os complexos de ferro-sideróforos bacterianos podem ser absorvidos e utilizados pelas plantas (Wang et al., 1993).

Fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) formam uma das associações mais comuns na natureza, a micorriza arbuscular (MA), uma relação simbiótica formada entre esses fungos e as raízes de 82% das espécies vegetais, incluindo culturas de importância econômica, exercendo grande influência em diversos processos agroecológicos e ecossistêmicos (Silvana et al., 2020).

Essa interação é baseada, principalmente, na troca de carbono da planta hospedeira e nutrientes dos fungos à planta hospedeira em um sistema simbiótico (Atul-Nayyar et al., 2009), proporcionando a planta hospedeira maior absorção de água e de nutrientes por meio da extensão do sistema radicular para ação de suas hifas.

As micorrizas podem ser ectomicorrizas, em que o fungo recobre à raiz, mas não a penetram ou micorrizas arbusculares, no qual as hifas do fungo entram na raiz e penetram a parede celular das células radiculares formando estruturas arbusculares, dentro da parede celular, mas fora da membrana plasmática (Sadava et al., 2009).

A associação entre plantas e FMAs resulta em vários benefícios para a planta hospedeira, como tolerância à secas, metais pesados, salinidade e proteção contra patógenos (Newsham et al. 1995).

Delavaux et al. (2017), em uma meta análise sobre efeitos das FMAs em plantas, além dos já conhecidos sobre a melhoria da absorção de nutrientes (sobretudo o fósforo

e nitrogênio), demonstram alta correlação entre a simbiose e resistência às doenças, do fluxo de água em plantas e maior agregação do solo através da produção de glomalina e emaranhado físico das partículas do solo pela ação das hifas.

1.3 Relações entre microrganismos benéficos do solo e a rebrotação de plantas forrageiras

As gramíneas forrageiras perenes co-evoluíram com animais desfolhadores desenvolvendo mecanismos de tolerância ao pastejo que possibilitaram a sua recuperação foliar e perenização. Porém, esse processo de renovação da parte aérea, após corte ou pastejo, representa um estresse para as plantas, cuja magnitude depende da intensidade de desfolha (Gomide et al., 2002).

As respostas individuais das plantas à desfolha abrangem um grande número de processos fisiológicos e morfológicos que envolvem uma ampla gama de escalas temporais. As plantas se ajustam às condições de desfolha crônica e à redução associada nas taxas fotossintéticas da planta inteira, alterando os padrões de alocação de recursos e reduzindo as taxas de crescimento relativas (Briske & Richards, 1995).

A desfolha por pastejo reduz a fotossíntese e resulta na realocação de carboidratos não estruturais para apoiar o crescimento das folhas e o restabelecimento dos tecidos fotossintéticos (LIN et al. 2018). Após a remoção da parte aérea, as raízes e colmos atuam como órgãos fonte, com o papel de transferir carboidratos e proteínas para as folhas em rebrotação (órgãos drenos) até que a área foliar seja reestabelecida (Pimentel et al., 2016).

O pastejo e/ou desfolha promove a remoção da área foliar fotossintetizante da planta, resultando em balanço energético negativo, proporcionada pelas altas taxas de respiração dos tecidos remanescentes, levando à mobilização e utilização das reservas orgânicas, que ao ser submetido à constante frequência e intensidade de desfolha são reduzidas, podendo resultar em baixa capacidade de rebrotação e/ou morte da planta (Lemaire & Chapman, 1996).

Quanto as respostas da desfolhação em escalas temporais, Briske & Richards (1995), descrevem que relativamente poucos estudos monitoraram adequadamente os efeitos imediatos (<48 horas) da redução da fotossíntese da planta inteira em resposta à desfolha. A redução do processo fotossintético após a desfolha não é necessariamente proporcional à área foliar ou remoção de biomassa devido à modificação associada no

microclima do dossel, às contribuições fotossintéticas desiguais de folhas de várias idades e, em alguns casos, à fotossíntese compensatória (Briske & Richards, 1995).

As folhas sombreadas, normalmente, apresentam baixa capacidade fotossintética, ao contrário das folhas novas e em expansão. Porém, estas são o alvo preferencial de herbívoros em ambientes de pastagens.

Em relação à fonte de carbono, a rebrotação foliar após a desfolha geralmente ocorre em duas fases. Primeiro, a desfolha é seguida por um intervalo de tempo transitório, durante o qual carboidratos são mobilizados, um mecanismo importante que permite que a planta se recupere das perdas de tecidos fotossintéticos. Em segundo lugar, a atividade fotossintética de recém-produzidos tecidos torna-se a principal fonte de assimilados, apoiando o crescimento e reposição de reservas (Benot et al., 2019).

De acordo com Costa et al. (2004), os carboidratos não estruturais são substâncias orgânicas elaboradas e armazenadas pelas plantas forrageiras, em certos períodos, em raízes, rizomas e bases do colmo para serem utilizados em momentos oportunos (rebrotação após pastejo, períodos críticos, florescimento e dormência). De acordo com Benot et al. (2019), os carboidratos armazenados na base dos perfilhos, que são compostos de folhas alongadas encerradas em bainhas de folhas adultas, são mobilizados mais rapidamente devido a sua proximidade com a zona de crescimento foliar.

Gomide et al. (2002), avaliando diferentes intensidades de desfolhas e dias de rebrotação (2, 5 e 9 e 16 dias) do capim-Mombaça, observaram que teor de carboidratos totais não-estruturais na base do colmo foi influenciado pela intensidade e tempo de rebrotação, com diminuição acentuada no teor destas substâncias logo no segundo dia de rebrotação, e recuperação a partir do quinto dia, sem restabelecimento dos teores iniciais após 16 dias, principalmente sob a desfolha total.

A utilização rápida de reservas orgânicas após corte ou pastejo das gramíneas forrageiras perenes, até o restabelecimento de novas folhas, é relatada em diversos trabalhos sobre o tema, porém o seu período de utilização durante a rebrotação das plantas apresenta variações a depender da espécie e da intensidade de pastejo.

Alguns autores relataram diferentes períodos de utilização de carboidratos de reserva na rebrotação de diferentes culturas, como Fulkerson & Slack (1994) em Azevém perene (até o sexto dia), Botrel & Gomide, (1981) em Capim-jaragua (poucos dias subsequentes ao corte) e Schnyder & De Visser (1999) em Azevém perene (participação mínima após o primeiro dia de rebrotação).

Costa & Saibro (1990), avaliando os teores de carboidratos não estruturais em seis gramíneas forrageiras, verificaram variações significativas, em função das idades de rebrotação, sendo as maiores reduções observadas aos sete dias após o corte, notadamente em *P. maximum* (52%) e na *B. humidicola* (21%). Para todas as gramíneas avaliadas houve uma alta correlação positiva e significativa entre o vigor de rebrotação e os teores de CNE.

É importante notar que, após o pastejo, as raízes têm menor prioridade, em relação ao crescimento foliar, devido ao restabelecimento da capacidade fotossintética da planta e à prevenção do esgotamento das reservas (Ferro et al., 2015).

A respiração da raiz começa a diminuir dentro de horas após a desfolha e pode diminuir substancialmente dentro de 24 horas. Concomitante à redução da respiração das raízes após a desfolha, ocorre rápida redução na absorção de nutrientes, que é proporcional à intensidade de desfolha (Briske & Richards, 1995).

Imediatamente após a desfolha, os efeitos da fotossíntese reduzida do dossel são rapidamente propagados por toda a planta e geralmente, o alongamento da raiz essencialmente cessa dentro de 24 horas após a remoção de aproximadamente 50% ou mais da parte aérea, e a mortalidade e decomposição das raízes podem começar dentro de 36-48 horas (Oswalt et al., 1959).

As manifestações iniciais desses processos compensatórios, especialmente nos padrões de alocação, tornam-se aparentes imediatamente após a desfolha. No entanto, os ajustes na capacidade fotossintética ocorrem ao longo de um período de vários dias após a desfolha (Briske & Richards, 1995).

A influência da desfolha sobre a respiração e crescimento radicular afeta diretamente as relações microbiológicas na região rizosférica, podendo potencializar ou inibir relações simbióticas ou associativas.

O pastejo animal não apenas moldam a biomassa acima do solo, mas também afetam direta e indiretamente as raízes e as comunidades microbianas abaixo do solo através de fatores como desfolha e deposição de fezes e urina. As mudanças na quantidade e qualidade da rizodeposição (exsudatos liberados pelas raízes), como ocorre após a desfolha, afetam a estrutura da comunidade microbiana e, portanto, também processos microbiológicos do solo (Dawson et al., 2000).

De acordo com Jansa et al. (2006), a simbiose micorrízica pode aumentar a tolerância das plantas ao pastejo através do aumento da disponibilidade de nutrientes,

pois, a rebrotação é, muitas vezes, limitada pela baixa disponibilidade de nutrientes, como fósforo ou nitrogênio, ou porque as micorrizas alteram padrões de alocação de biomassa, de forma a promover a persistência sob pastejo.

Porém, a pressão de pastejo pode influenciar diretamente a eficiência simbiótica de FMAs, com descrito por Cavagnaro et al. (2021), que destacaram que os FMAs são inerentemente dependentes de carbono vegetal e em um contexto de desfolha frequente ou intensa, ocorrerá uma mudança abrupta do fluxo de nutrientes e carbono, priorizando-se a alocação destes recursos para rebrotação (folhas novas), em detrimento da manutenção da micorriza, e assim a colonização micorrizica pode afetar negativamente a recuperação das plantas da desfolha.

Cavagnaro et al. (2018) descreveram que o sobrepastoreio pode afetar negativamente o desempenho das plantas e, conseqüentemente, desequilibrar a associação com AMF, podendo reduzir os benefícios micorrízicos para a planta pela redução da colonização de FMA, o que pode ser um bom indicador do funcionamento do ecossistema, eventualmente revelando um grau crescente de degradação ambiental.

A formação e manutenção da simbiose requer carbono (C), com estimativas apontando que 4 a 20% do C total fixado pela fotossíntese pode ser transferido para os fungos (Kiers et al. 2011; Lynch et al., 2005).

Grimoldi et al. (2006), avaliando plantas desfolhadas de Azevém, constataram aumento de 20% na respiração abaixo do solo, o equivalente a um custo de 5 a 8% do carbono assimilado diariamente.

Van der Heyde et al. (2019), avaliando a alocação de carbono assimilado em plantas com e sem simbioses micorrizicas, observaram em média 3,9% a mais em plantas associadas ao fungo.

Quanto ao impacto do pastejo sobre a diversidade de comunidades microbianas dos solos, Xun et al. (2018), constataram que o pastejo intensivo prejudica a vida microbiológica como um todo, porém pastejos leves, resultam na maior diversidade microbiana do solo, enquanto a alta intensidade de pastejo resulta em menor diversidade, resultando em maior relação bactérias/fungos, favorecendo a dominância das bactérias no ambiente, em detrimento de fungos micorrízicos que apresentam dependência direta de carbono das plantas.

Além disso, a diversidade fúngica pode diminuir com alta intensidade pastoreio, pois apenas FMAs adaptados para limitação de carbono seriam capazes de sobreviver (Cavagnaro et al., 2018).

De maneira geral, estes estudos indicam que as comunidades bacterianas são mais influenciadas pelas características do solo, enquanto as fúngicas são influenciadas principalmente pela vegetação (Millard & Singh, 2010; Xun et al., 2018).

Segundo Ba et al. (2012), o pastejo leve resulta na estimulação de fungos micorrízicos em plantas forrageiras, e com maior intensidade de desfolha ocorre a limitação de carbono investido na simbiose fúngica.

O carbono liberado como exsudatos em pastagens melhoradas podem ser substratos facilmente decompostos, parte do 'recipiente rápido' de carbono, resultando na estimulação preferencial do crescimento bacteriano (Dawson et al., 2000).

Pelo que foi observado, as comunidades microbiológicas são afetadas pela desfolha e durante o período de rebrotação de plantas forrageiras, o que pode influenciar também na efetividade de inoculações microbiológicas. Porém, a característica multifacetada das relações entre biota do solo (nativas e inoculadas), tipos de plantas, química do solo e clima, tornam inconclusiva uma única resposta à desfolha, necessitando de maior volume de estudos que avaliem as respostas das plantas forrageiras ao longo do tempo, para aumentar o nível de compreensão destas respostas.

Não existem estudos na literatura que correlacionem o efeito de inoculações microbiológicas sobre a resposta ao longo do tempo de rebrotação de gramíneas forrageiras tropicais, assim como pouco se sabe da influência que esse período de recuperação/estresse da planta exerce sobre a efetividade dessas associações microbiológicas.

Teoricamente, a inoculação de plantas forrageiras com microrganismos benéficos do solo pode auxiliar as plantas forrageiras perenes no seu restabelecimento da área foliar pelas suas diferentes características de promoção de crescimento (fixação biológica de nitrogênio, produção de fitormônios, solubilização de fósforo, maior aquisição de nutrientes e água etc). Na Figura 1, é apresentado um modelo conceitual de respostas gerais de plantas forrageiras perenes à desfolha e sua relação com os microrganismos benéficos do solo.

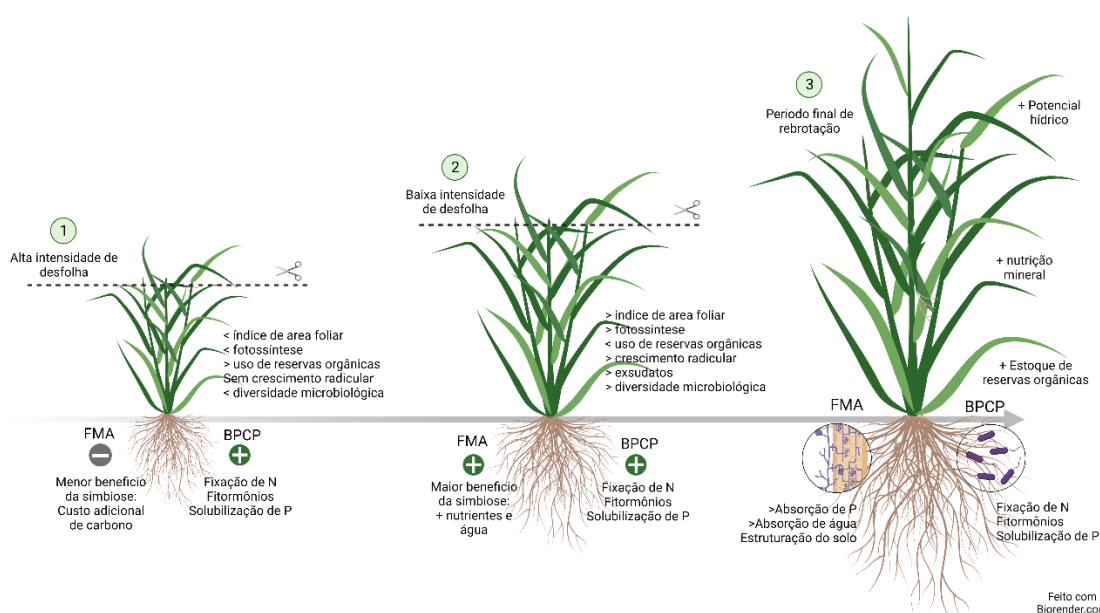


Figura 1. Modelo conceitual de respostas gerais de plantas forrageiras perenes à desfolha por corte ou pastejo e sua relação com fungos micorrizicos arbusculares (FMA) e Bactérias promotoras de crescimento do solo. Adaptado de Cavagnaro et al. (2018; 2021) e Xun et al. (2018).

De maneira geral, as reservas orgânicas têm sua função primordial logo após a desfolha e, a depender da intensidade de colheita da parte aérea das folhas, maior a sua importância. Portanto, a reposição rápida de novas folhas (mais fotossinteticamente ativas) após a desfolha é a prioridade das plantas e, quanto rápido for seu restabelecimento, maior será a realocação de carbono para as demais partes da planta, incluindo seu sistema radicular, e maior a possibilidade de reutilização do pasto (lotação rotativa) ou manutenção de um fluxo constante de novas folhas (lotação contínua).

Portanto, tecnologias que proporcionem rápida reposição foliar das plantas após desfolha, como inoculações microbiológicas, podem contribuir para maior sustentabilidade do uso intensivo do pasto.

1.4 Estresses abiótico em plantas forrageiras

A produção pecuária brasileira é caracterizada pela alimentação animal à pasto, extensas áreas com pastagens cultivadas e condições climáticas favoráveis, que proporcionam vantagens competitivas das nossas criações frente aos demais países produtores.

Apesar da rusticidade e adaptação das gramíneas forrageiras tropicais usadas em pastagens cultivadas no Brasil, as variações climáticas ao longo do ano, provenientes de

um sistema de cultivo predominantemente de sequeiro, influenciam em sua produtividade, ressaltando a importância das condições do clima nestes ecossistemas.

De acordo com estimativas do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC, 2013), o Brasil terá um aumento de 2 a 7 °C em sua temperatura até o ano de 2100, apresentando uma maior variabilidade nos cenários de precipitação, com tendências regionalizadas de aumento dos extremos máximos e mínimos de temperatura.

Esse quadro remete aos desafios que a pecuária brasileira enfrenta e continuará a vivenciar num futuro próximo, demandando o uso de sistemas produtivos menos sensíveis a essas condições, visando à mitigação de gases do efeito estufa e a adoção de componentes animais e forrageiros adaptados às mudanças climáticas.

Neste contexto, a ecofisiologia como ferramenta de estudo das respostas forrageiras às condições abióticas e bióticas do ecossistema pastagem, pode gerar informações que contribuem para melhor equilíbrio entre a demanda produtiva do sistema e sustentabilidade biológica dos seus principais fatores.

A dinâmica de plantas individuais e a comunidade de perfilhos em pasto pode ser alterada pelas condições do meio em que estão sujeitas afetando a estrutura do relvado, assim como, os mecanismos adaptativos da planta ao estresse imposto pelos fatores bióticos e abióticos do ecossistema da pastagem (Lemaire, 2001).

Desta forma, o estresse pode ser definido como qualquer condição ambiental que impeça a planta de alcançar seu potencial genético pleno (Taiz et al., 2017), podendo ser oriundos das mais diversas fontes de variações ambientais, podendo ser citadas aquela oriundas da temperatura (altas temperaturas e frio), disponibilidade hídrica (seca e alagamento), radiação (Luz e raios ultravioleta), estresse químico (sais minerais, poluentes e gases tóxicos) e estresse mecânico (vento, movimentação do solo e submersão), mas sem dúvida com destaque àquelas vinculadas ao contexto das mudanças climáticas, podendo se destacar os efeitos causados pelo aumento da temperatura e o déficit hídrico que geram transtornos fisiológicos e bioquímicos às plantas (Tabela 1).

A Tabela 1 apresenta os diversos efeitos fisiológicos apresentados pelas plantas submetidas aos dois principais fatores de estresse abiótico (hídrico e por temperatura elevada) e que são relacionados às mudanças climáticas proporcionados pelos efeitos do aquecimento global.

Tabela 1. Transtornos fisiológicos e bioquímicos em plantas causadas por estresse abiótico.

Fator ambiental	Efeitos primários	Efeitos secundários
Déficit hídrico	Redução do potencial hídrico (Ψ) Desidratação celular Resistência hidráulica	Redução da expansão celular/foliar Redução das atividades celulares e metabólicas Fechamento estomático Inibição fotossintética Abscisão foliar Alteração na partição do carbono Citotoxicidade Cavitação Desestabilização de membranas e de proteínas Produção de EROs Citotoxicidade iônica Morte celular
Temperatura elevada	Desestabilização de membranas e de proteínas	Inibição fotossintética e respiratória Produção de EROs Morte celular

Fonte: Adaptado de Taiz et al. (2017).

O impacto destes distúrbios fisiológicos em cultivos comerciais ou atividades pecuárias compromete a oferta de alimentos e, conseqüentemente a segurança alimentar, principalmente em regiões de atividades agrícolas e pecuárias desafiadoras, como as regiões de clima árido e semiárido. Essa não é uma preocupação exclusiva de sistemas agrícolas compostos por culturas anuais, que comparativamente são mais afetadas pelos extremos climáticos.

As gramíneas forrageiras tropicais, plantas de metabolismo C4, com elevada eficiência no uso de recursos naturais com luz e temperatura, também apresentam distúrbios fisiológicos a estas condições de estresse, e desenvolveram ao longo da sua evolução algumas adaptações morfofisiológicas que as ajudam a tolerar essas condições até certo grau de perturbação.

Em revisão feita por Pimentel et al. (2016), são elencados os principais fatores de estresse abiótico e biótico em pastagens e suas respectivas características adaptativas (Quadro 1).

O Quadro 1 reúne informações sobre o estresse causado em plantas forrageiras por diversos fatores em ambiente pastoril e suas respectivas respostas adaptativas, o que demonstra que as gramíneas forrageiras evoluíram para se adaptar através de ajustes fisiológicos e morfológicos na tentativa de minimizar o efeito destas situações de estresse.

Quadro 1. Estresses ocasionado por fatores bióticos e abióticos e resposta adaptativa das gramíneas forrageiras tropicais.

Fatores	Estresse à planta	Resposta da planta
Compactação	Prejudica o crescimento radicular	Emissão de raízes laterais Engrossamento de raízes
Alagamento	Baixa disponibilidade de ATP Espécies reativas de oxigênio Níveis tóxicos dos elementos Menor condutância estomática	Formação de raízes adventícias Diminuição da biomassa de raízes
Seca	Espécies reativas de oxigênio Menor assimilação de carbono	Diminuição da abertura estomática Diminuição do diâmetro do estômato Ajustamento osmótico da célula Aprofundamento das raízes
Pastejo	Diminuição do aparato fotossintético	Mudanças da relação fonte dreno Alteração na população de perfilhos
Sombra	Diminuição da radiação solar	Aumento na razão parte aérea/raiz Diminuição do perfilhamento Aumento da superfície específica das folhas Aumento no teor de clorofila
Deficiência de nutrientes	Falta de elementos essenciais	Acelera crescimento de raízes Aumenta a superfície e o comprimento de raízes

Fonte: Pimentel et al. (2016).

1.5 Estresse hídrico em plantas forrageiras

O déficit hídrico é uma situação comum à produção de muitas culturas no mundo todo, fenômeno que está associado a fatores como ocorrência e distribuição das chuvas, demanda evaporativa e capacidade de armazenar água do solo (Pimentel et al., 2016).

De acordo com Naing & Kim, (2021), o estresse por seca é considerado um dos mais graves estresses abióticos ao rendimento das culturas, prejudicando o crescimento normal das plantas pela perturbação da divisão celular, crescimento da superfície foliar e do caule e proliferação de células radiculares.

O estresse hídrico por falta de água pode ser descrito como todo o conteúdo de água de um tecido ou célula que está abaixo do conteúdo de água máximo exibido quando a planta se apresenta no estado de maior hidratação. E esse déficit de água (disponibilidade hídrica insuficiente) ocorre na maioria dos habitats naturais ou agrícolas e é causado, principalmente, por períodos intermitentes até contínuos sem precipitação. Já a seca é o termo meteorológico para um período de precipitação insuficiente que resulta em déficit hídrico para a planta (Taiz et al., 2017).

As principais consequências da seca nas plantas cultivadas são a taxa reduzida de divisão e expansão celular, diminuição do tamanho da folha e do alongamento do caule, proliferação de raízes, oscilações estomáticas, mudança nas relações de água e nutrientes

nas plantas, proporcionando uma menor produtividade das culturas, e uma ineficiência no uso da água (Li et al., 2009).

As restrições hídricas severas promovem paralisação do crescimento e morte da parte aérea da planta e limita a produção animal, tanto em razão da baixa qualidade quanto da disponibilidade da forragem. Por outro lado, deficiências hídricas suaves, reduzem a velocidade de crescimento das plantas, retardando a formação de caules e resulta em plantas com maiores proporções de folhas e conteúdo de nutrientes potencialmente digestíveis (Santos et al., 2011).

Além de todos os efeitos sobre a produtividade das culturas, em geral, a seca diminui o acesso das plantas aos recursos disponíveis e essenciais para o seu crescimento, como os nutrientes presente na rizosfera, que precisam da água para serem absorvidos. Com fornecimento limitado de água, a absorção de nutrientes pelas raízes diminui, porque um declínio no potencial de água no solo retarda a taxa de difusão de nutrientes entre a matriz do solo e a superfície radicular (Farooq et al., 2009).

Outro aspecto importante é sobre os efeitos da menor disponibilidade hídrica das plantas sobre a sua assimilação de CO₂ e, conseqüentemente, sobre sua taxa fotossintética. Reduções na área foliar (tamanho e número) e fechamento estomático, atividades prejudicadas de enzimas de carboxilação e síntese de ATP e destruição de aparelhos fotossintéticos estão entre os principais fatores que diminuem a fixação de carbono em seca (Yamance et al., 2003).

A seca severa limita a fotossíntese devido a um declínio nas atividades de ribulose-1, 5-bisfosfato carboxilase / oxigenase (Rubisco), Enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPCase), NADP-Enzima málica (NADP-ME), frutose-1, 6-bisfosfatase (FBPase) e piruvato fosfato diquinase (PPDK). A seca limita a área fotossintética devido à redução da expansão foliar e do número de folhas. Além disso, o transporte de elétrons não cíclicos corresponde aos requisitos reduzidos da produção de NADPH e reduz assim a síntese de ATP (Farroq et al., 2012).

A seca perturba o balanço entre produção de Espécies Reativas de Oxigênio (EROs) e a defesa antioxidante causando acúmulo de EROs, que induz estresse oxidativo. Com o fechamento estomático, o influxo de CO₂ e a sua redução interna nas folhas não só reduz diretamente a carboxilação, mas também direciona mais elétrons para formar EROs e promove a fotorrespiração.

Em plantas forrageiras tropicais vários são os efeitos do estresse hídrico relatados na literatura científica da área, podendo citar o trabalho realizado por Carrizo et al. (2021), que avaliaram os efeitos do estresse hídrico e a recuperação em duas linhagens do capim-buffel (*Cenchrus ciliaris*). Neste trabalho, o suprimento hídrico foi interrompido até o solo atingir 20% do conteúdo de umidade do solo. Os autores constataram uma diminuição reversível na relação de água da folha e danos ao fotossistema II, levando a um aumento na geração de espécies reativas de oxigênio, peroxidação lipídica, desenvolvimento adicional de tecidos lignificados e células bulliformes e uma maior espessura da epiderme axial.

Maranhão et al. (2019), estudando os efeitos da restrição hídrica (30, 60, 90 e 120% da evapotranspiração de referência – Eto) sobre o capim-buffel cv. Gayndah, observaram uma menor taxa fotossintética foliar, condutância estomática, taxa de transpiração foliar e uma maior temperatura foliar na lâmina de água testada, correspondente a 30% da Eto, o que demonstra o impacto do estresse hídrico até em uma forrageira considerada como tolerante à seca.

Siddique et al. (2016), estudando as respostas fisiológicas do estresse hídrico sobre duas espécies (*Halopyrum mucronatum* e *Cenchrus ciliaris*), observaram em condições de baixa disponibilidade hídrica, reduções nos teores de clorofila, de carotenoides, condutância estomática e aumento no teor de prolina livre nas duas espécies estudadas.

Tommasino et al. (2018), avaliando o estresse simultâneo da baixa disponibilidade hídrica (30% do conteúdo de água do solo) e altas temperaturas (45°C) sobre dois genótipos de capim-buffel, constataram danos oxidativos ocasionado pela redução da atividade das enzimas antioxidantes, impactando diretamente o crescimento das cultivares estudadas.

1.6 Mecanismos de adaptação das plantas à seca

As plantas, com passar do tempo, desenvolveram várias adaptações morfológicas e bioquímicas para tolerar eventos de baixa disponibilidade hídrica, como forma de amenizar ou fugir dos distúrbios causados pela falta de água disponível.

Segundo Farooq et al. (2009), as plantas ao longo de sua evolução, desenvolveram vários mecanismos que lhes permitiram conviver com o estresse hídrico, incluindo

adaptações morfológicas, ajuste osmótico, otimização de recursos hídricos, sistemas antioxidantes que diminuem os efeitos de espécies reativas de oxigênio (ERO) ligadas à seca, e a indução de uma variedade de genes e proteínas que respondem ao estresse.

A tolerância à seca é um complexo fenômeno associado à espessura da cutícula, regulação estomática, sistema radicular, balanços hormonais, sistema de defesa antioxidante, ajuste osmótico e manutenção do conteúdo de água no tecido, dentre outros fatores (Farooq et al., 2012).

De maneira geral, os mecanismos de resistência à seca pelas plantas podem ser divididos em adaptações fisiológicas, morfológicas e aspectos relacionados aos mecanismos moleculares.

Dentre as adaptações à seca, podemos citar a capacidade de algumas espécies em “fugir” do período de menor disponibilidade hídrica, seja pelo curto ciclo de vida (correspondente ao período de chuvas) ou entrando em dormência antes da escassez, como várias espécies de plantas do bioma Caatinga fazem para sobreviver.

Outra forma de adaptação é a prevenção da seca pela flexibilidade fenotípica, quando a planta apresenta a capacidade de manter o status de água alto ou hidratação celular sob déficit hídrico, realizando este mecanismo quer captando mais água do solo ou minimizando a perda de água através da transpiração (Blum, 2005).

Quanto aos aspectos morfológicos, Wang & Yamauchi (2006) descreveram a plasticidade radicular como um aspecto importante para evitar a seca, através de uma maior profundidade de enraizamento, proliferação radicular e densidade de comprimento radicular.

A respeito das adaptações fisiológicas, várias são as modificações metabólicas feitas pelas plantas para enfrentar o baixo nível de água em seus tecidos, podendo se citar, como as mais importantes, o ajuste osmótico, síntese de substâncias de crescimento vegetal (hormônios vegetais) e as defesas antioxidantes.

Acúmulo de solutos orgânicos e inorgânicos sob seca e / ou salinidade, que ajudam a diminuir o potencial hídrico, sem diminuir conteúdo de água, é referido como ajuste osmótico ou osmoregulação (Serraj & Sinclair, 2002). No entanto, estes solutos não causam efeitos prejudiciais às membranas, enzimas e outras macromoléculas, mesmo em concentrações mais altas, e, por isso, são chamados de solutos compatíveis (Kiani et al., 2007).

A biossíntese e o acúmulo de solutos compatíveis, como o aminoácido prolina, ocorre no vacúolo ou no citosol, com função osmoprotetora, o que mantém o equilíbrio hídrico e preserva a integridade celular de proteínas, enzimas e membranas, para a continuidade das atividades vitais, e constitui uma das estratégias adaptativas dos vegetais aos múltiplos efeitos causados pelos estresses (Abdul Jaleel et al., 2007).

Estes solutos compatíveis incluem açúcares solúveis, álcoois de açúcar, prolina, glicinobetaina (GB), ácidos orgânicos, trealose, etc.. Estes solutos compatíveis não só ajudam a manter pressão turgor, mas também para proteger as enzimas e macromoléculas de células dos efeitos prejudiciais de EROs (Farooq et al., 2009).

O ajuste osmótico é o principal mecanismo de defesa da planta capaz de reduzir o potencial hídrico celular (Guirra et al., 2022). Esse mecanismo é realizado acumulando biomoléculas (açúcares, aminoácidos, prolina, etc.) no citosol sem intoxicar a célula (Butt et al., 2017).

Outro aspecto fisiológico na adaptação das plantas à seca, é a ação dos hormônios vegetais, que em baixas concentrações podem inibir, modificar ou promover qualitativamente o crescimento vegetal.

Auxinas, Giberelinas, Citocininas, Etileno, e Ácido Abscísico (ABA) são os fitormônios mais estudados em plantas superiores. Destes, Giberelinas e Citocininas promovem o crescimento das plantas (promotores de crescimento), enquanto Etileno e ABA têm efeitos inibidores (retardadores do crescimento) (Taiz et al., 2017). O estresse hídrico altera a síntese endógena destas substâncias de crescimento. Geralmente, sob condições de estresse, a concentração de retardadores do crescimento aumenta à custa do crescimento promotores para regular o orçamento de água das plantas (Farooq et al., 2009).

De acordo com Taiz et al. (2017), em condições de déficit hídrico ocorre o acúmulo de ácido abscísico (ABA) nas raízes induzindo as folhas a diminuírem a abertura dos estômatos, reduzindo as trocas gasosas, inibindo a fotossíntese, e assim produzindo espécies reativas de oxigênio (ERO) que podem promover danos ao DNA e às membranas celulares.

Abastecimento de água limitado promove o estresse oxidativo com superprodução de EROs. influxo de CO₂ declinado com fechamento estomático ou atividades prejudicadas de enzimas e aparelhos fotossintéticos danificados, levando à geração de uma variedade de EROs, como o O₂⁻, ¹O₂, H₂O₂, HO₂⁻ e HO⁻ (Lawlor & Cornic, 2002).

De acordo com Naing & Kim (2021), estas EROS são altamente reativas e tóxicas, e a sua produção excessiva causa danos oxidativos às membranas (por exemplo, peroxidação lipídica), proteínas, RNA, e DNA e outras macromoléculas, na ausência de qualquer mecanismo de proteção, o que finalmente levam à morte da planta.

As plantas desenvolveram mecanismos de defesa enzimáticos e não enzimáticos capazes de neutralizar a citotoxicidade das EROs (Barbosa et al., 2014). O sistema celular de defesa antioxidante começa com uma cascata enzimática, mas envolve também componentes não enzimáticos, dentre os quais se destacam o ascorbato (AsA), a glutathione (GSH), o β -caroteno e o α -tocoferol. Tais antioxidantes podem evitar a formação de radicais livres, sequestrá-los ou promover sua degradação, prevenindo a ocorrência de danos às células das plantas (Serkedjieva, 2011).

Dos antioxidantes enzimáticos, superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POX), glutathione redutase (GR) e ascorbato peroxidase (APX), antioxidantes não enzimáticos, ácido ascórbico, α -tocoferol, glutathione reduzida, β -caroteno salicilatos, solutos compatíveis como prolina se acumulam em plantas superiores sob estresse hídrico para evitar os danos oxidativos (Ozkur et al., 2010).

1.7 Microrganismos benéficos do solo como moduladores da tolerância ao estresse hídrico em plantas

Uma das alternativas para auxiliar as plantas a enfrentar a baixa disponibilidade hídrica é o uso de comunidades microbianas associadas às plantas, como fungos micorrízicos e bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP), que auxiliam o crescimento e desenvolvimento das plantas sob diferentes tipos de estresses abióticos e bióticos.

A aplicação de microrganismos como BPCP e fungos micorrízicos são úteis para e melhorar a sustentabilidade da agricultura e estabilidade ambiental (Kumar & Verma, 2018).

1.7.1 Bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP)

Além de aspectos de promoção de crescimento nas plantas em condições adequadas de cultivo, estes microrganismos apresentam vários mecanismos que podem auxiliar as plantas em sua tolerância ao impacto causados pelo déficit hídrico.

De acordo com Kaushal e Wani (2016), a aplicação de bactérias promotoras de crescimento (BPC) atenua os efeitos negativos da seca nas plantas por meio de diversos processos fisiológicos e bioquímicos nas plantas, incluindo alterações nos níveis de fitormônios, ativação do sistema de defesa antioxidante e o acúmulo de vários solutos orgânicos compatíveis como açúcares, aminoácidos e poliaminas. Os mecanismos potenciais incluem (1) produção de fitormônios como o Ácido Indolacético (AIA), Citocininas e Ácido Abscísico (ABA) (2) exopolissacarídeos (3) ACC deaminase e (4) indução da tolerância sistêmica (Kumar & Verma, 2018).

Goswami et al. (2015) relataram a importância do AIA, uma auxina que regula a diferenciação do tecido vascular, da raiz adventícia e lateral, divisão celular e crescimento de brotos durante o estresse hídrico. O ABA é um importante regulador de crescimento durante o estresse hídrico. Quando a semente ou planta é inoculada com BPCP, a concentração de ABA aumenta e regula a fisiologia das plantas para tolerar o estresse hídrico. Esse fitormônio ameniza o estresse hídrico via regulação da transcrição do gene relacionado à seca e condutividade hidráulica da raiz (Jiang et al., 2013).

Hormônios como auxinas, giberelinas, cinetina, e etileno são produzidos especificamente por estes microrganismos e desempenham um papel importante no fortalecimento das raízes (Ahemad & Kibret, 2014).

Segundo Bal et al. (2013), os organismos que produzem a enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilato (ACC) deaminase, responsável pela degradação de ACC (precursor do etileno) em amônia e α -cetobutirato, são capazes de promover o crescimento de plantas através da redução dos níveis de etileno na planta.

Ao facilitar a formação de raízes longas e a proteção das plantas sob estresse, pelos efeitos deletérios da presença de etileno, estas bactérias podem aumentar a sobrevivência e proteger o rendimento de uma variedade de planta, especialmente durante os primeiros dias após a semeadura, onde geralmente as plantas são mais vulneráveis à danos por vários estresses ambientais (Glick, 2004).

A presença de bactérias pode também levar à produção de substâncias osmorreguladoras pela planta, e assim, atuar de forma sinérgica, intermediar mudanças

na elasticidade das paredes das células radiculares, colaborando com a tolerância à seca (Dimkpa et al., 2009).

E dentre a vasta gama de espécies e estirpes de bactérias promotoras de crescimento de plantas, as do gênero *Azospirillum* tem sido amplamente testada em gramíneas forrageiras, com resultados satisfatórios na nutrição das plantas hospedeiras, como os observados por Hungria et al. (2021) e mitigadoras de estresse abióticos, conforme contatado por Bulegon et al. (2017).

Azospirillum são as BPCP mais estudadas, principalmente por causa de sua capacidade de produzir compostos reguladores de crescimento, como ácido indol-3-acético (IAA) e giberelinas, e de exercer efeitos promotores de crescimento em um conjunto diversificado de hospedeiros (Cortés-Patiño et al., 2021).

Bulegon et al. (2016), estudando os efeitos do estresse hídrico em *Brachiaria ruziziensis* associado ao *A. brasilense*, notaram que a bactéria favorece a manutenção dos teores de clorofilas nas folhas, auxiliando as plantas a tolerar esse estresse abiótico.

A bactéria *A. brasilense* pode minimizar o dano oxidativo provocado pelo estresse hídrico, através do aumento dos conteúdos de clorofilas e carotenoides nas plantas inoculadas, sob déficit hídrico (Bulegon et al., 2016) e pela sintetização do ácido aminociclopropano 1-carboxílico (ACC) deaminase que degrada a ACC, substrato precursor da síntese de etileno (Glick, 2014).

Leite et al. (2019), avaliando o desempenho do Capim Marandu sob diferentes doses de N e inoculações com *Azospirillum brasilense* em diferentes estações do ano, observaram uma redução de 20% na necessidade de adução nitrogenada e um desempenho superior em vários parâmetros produtivos na época seca do ano com a inoculação microbiológica.

Bulegon et al. (2019), avaliando o efeito da inoculação da bactéria *Azospirillum brasilense* no capim *Urochoa ruziziensis* sob estresse hídrico, observaram a elevação do teor relativo de água, em condições de déficit hídrico, com menor redução na taxa de assimilação líquida de CO₂ e diminuição dos danos às membranas celulares. Sendo esse processo mediado por meio da estimulação da produção e da liberação de compostos, como os hormônios vegetais, principalmente auxina e ácido abscísico, mas também compostos como osmólitos betaínas, prolina e aminoácidos.

E também Fukami et al. (2018), avaliando mecanismos de resistência ao estresse, concluíram que a bactéria *Azospirillum* confere proteção às plantas de milho, por

umentar a sua defesa antioxidante, através das atividades da catalase (CAT), superóxido dismutase (SOD) e malondialdeído (MDA) nas folhas, e de ascorbato peroxidase (APX) nas raízes.

Mamédio et al. (2020), em uma revisão de literatura sobre a influência de BPCP sobre a persistência das pastagens tropicais em déficit hídrico, concluíram que a utilização destes insumos biológicos em gramíneas tropicais é uma alternativa para a manutenção do crescimento e desenvolvimento dos pastos, mesmo quando o perfil nutricional do solo não atende às necessidades das gramíneas e as condições ambientais são adversas.

Porém, não existem muitos estudos testando inoculantes em gramíneas tropicais em condições de déficit hídrico e, portanto, há a necessidade de estudos com as espécies de gramíneas mais exploradas na produção animal, bem como análises mais detalhadas da eficiência dessa tecnologia, a fim de melhor empregar esses produtos em gramíneas em um contexto de déficit hídrico.

1.7.2 Fungos Micorrizas Arbusculares (FMAs)

Nos últimos anos a interação simbiótica de plantas com FMA, além de ser reconhecida como importante relação benéfica a partir do ponto de vista agrícola e ecológico (Yang et al., 2008), vem sendo estudada como uma prática de mitigação sustentável para o déficit hídrico (Aroca, 2012).

Segundo Gamalero et al. (2009), os principais mecanismos empregados por micorrizas arbusculares para ajudarem as plantas a superarem os efeitos da seca incluem: (A) Melhor absorção de água; micorriza arbusculares estendem eficazmente as raízes das plantas proporcionando uma captação de água mais eficiente. (B) Melhor nutrição mineral, especialmente de fósforo, como uma consequência da extensão eficaz das raízes das plantas. Na verdade, as micorrizas arbusculares podem fornecer o principal mecanismo para absorção de fósforo em muitas plantas, com as BPCP possivelmente agindo como um mecanismo secundário ou adjuvante de micorrizas em termos de absorção de P. (C) Alterações na arquitetura da raiz. (D) Modificação de algumas atividades fisiológicas e enzimáticas, especialmente as envolvidas em respostas antioxidantes da planta. (E) indução do hormônio vegetal Ácido Abscísico (ABA), o qual pode desempenhar um papel importante na mediação de algumas respostas da planta para diferentes estresses incluindo a seca (Danneberg et al., 1992).

Tem sido relatado que o efeito do FMA aumenta com a intensidade de déficit hídrico (Miransari et al., 2008); no entanto, o efeito não é previsível e a magnitude e o tipo de resposta dependem do FMA e espécies de plantas e do grau do estresse prevalente no déficit hídrico (Zhongqun et al., 2007)

Um dos mecanismos possíveis para a melhoria da tolerância de plantas micorrízicas ao déficit hídrico pode estar relacionado o aumento da condutividade hidráulica das raízes (Augé et al., 2008).

Hifas vivas que estão envolvidas no transporte de água (Allen, 2009) possuem um diâmetro entre 2 μm e 5 μm e podem penetrar nos poros menores do solo que são inacessíveis à raiz laterais (10 μm a 20 μm de diâmetro) e, assim, absorver água que não está disponível para plantas não micorrízicas (Marulanda et al., 2003). Além disso, FMA demonstraram um efeito benéfico sobre as estruturas do solo, gerando especificamente agregados devido à produção de uma glicoproteína conhecida como glomalina (Wu et al., 2008).

A glomalina é uma glicoproteína que é libertada pelo fungo micorrizo arbuscular após a sua morte, contendo 2-5% Fe, 4-6% O, 0,03–0,1% P, 36–59% C, 33–49% H e 3–5% N (Wright et al., 1999). Devido a sua alta adesividade e hidrofobicidade, desempenha um papel importante como material de cimentação com as partículas do solo e atua como uma forma altamente estável de armazenamento de carbono orgânico, que representa uma fração importante do total de matéria orgânica presente no solo (Bhale et al., 2018).

De acordo com Fernández-Lizarazo & Moreno-Fonseca (2016), quanto ao auxílio na defesa antioxidante, dois mecanismos foram propostos para explicar o baixo dano oxidativo em plantas submetidas a déficits hídricos e inoculado com FMA. O primeiro consiste na absorção direta de água pelas hifas e sua transferência para a planta hospedeira, aumentando o teor de água e diminuindo a geração de espécies reativas de oxigênio (EROs). O segundo mecanismo implica em um aumento na produção de antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos induzida pela simbiose com FMA (ABBASPOUR et al., 2012), especialmente em condições de déficit hídrico (Amiri et al., 2015).

Quanto a melhoria da absorção de nutrientes pela relação simbiótica entre fungos micorrízicos e plantas, muito se deve pela ampliação da área de contato da raiz, pela maior abrangência proporcionada pelas hifas fúngicas. Como a colonização se desenvolve dentro das raízes, as hifas de fungos crescem para o exterior em distâncias que podem se

estender até cerca de 25 cm, dependendo da genótipo de fungos e condições do solo (Jakobsen et al., 1992).

Como o fósforo é menos móvel em solos com pouca água, um aumento em sua aquisição, como consequência de associação com FMA, é importante para melhoria da nutrição de plantas hospedeiras (Augé, 2004).

A principal função de fungos micorrízicos vesicular-arbusculares (MVA) é fornecer fósforo às raízes de plantas através de transportadores de fosfato presentes na membrana hifal. As redes de hifas extra-radiciais e filamentosas de FMA auxiliam na absorção de fosfatos livremente disponíveis. Essa interação simbiótica resulta na hidrólise de fosfatos orgânicos que estão presentes no solo e fornecem fosfatos solúveis para a planta hospedeira através das hifas (Bagyaraj et al., 2015).

Ruiz-Lozano et al. (2012) enfatizaram a existência de evidências claras de que a simbiose micorrizica aumenta a tolerância das plantas ao estresse hídrico, pela alteração de vários efeitos fisiológicos ou processos ecológicos, que estão resumidos no Quadro 2, incluindo a melhoria das propriedades de retenção de água no solo e a habilidade das hifas em absorver água de fontes inacessíveis às raízes e a transferência dessa água para a planta hospedeira, com contribuições de até 20% a mais na absorção total de água pelas plantas.

Quadro 2. Representação esquemática dos processos fisiológicos integrais pelos quais os fungos micorrízicos arbúsculares (FMAs) podem melhorar a tolerância da planta hospedeira à seca.

Efeitos fisiológicos	Processos envolvidos
Proteção contra danos oxidativos	Produção de antioxidantes
Mantem a troca gasosa e crescimento das plantas	Condutância estomática e balanço hormonal
Redução do potencial osmótico nos tecidos, evitando a perda de água	Ajuste osmótico
Busca de água em fontes inacessíveis as raízes	Capacidade de retenção de água e absorção de água pelas hifas
Absorção de água e manutenção das propriedades hidráulicas das raízes	Regulação da aquaporina

Fonte: Adaptado de Cheng et al. (2021).

Existem diversos trabalhos que relatam os efeitos do uso de micorrizas como mitigadores do estresse hídrico em plantas. Quanto especificamente a espécie *Rhizophagus intraradices*, podemos constatar efeitos de diminuição do estresse oxidativo (Chen et al., 2020), aumento nos níveis de prolina e teor de clorofila das folhas (Tyagi et al., 2017), potencial hídrico e condução estomática das folhas (Li et al., 2014) e taxa de fotossíntese líquida (Fracasso et al., 2020).

Odokonyero et al. (2017), por exemplo, avaliando os efeitos do fungo endofítico, *Acremonium implicatum*, no crescimento e nas respostas fisiológicas de cinco cultivares de braquiária (Basilisk, Tully, Marandu, Cayman and Mulato II) em condições bem irrigadas e estressadas por seca (irrigação suspensa por 21 dias), verificaram que as plantas em simbiose com fungo endófito aumentaram significativamente a condutância estomática da folha e reduziram o diâmetro do xilema.

Contudo, a menor área foliar foi encontrada em plantas inoculadas em três cultivares, comparado ao controle, tanto nas condições bem irrigadas quanto em estresse hídrico, o que indica um custo de infecção de endófitos para as cultivares hospedeiras.

As gramíneas, em geral, possuem alto nível de associação com FMA, o que fica claro quando a taxa de colonização micorrízica em suas raízes finas é quantificada (Guimarães et al., 2022). No Quadro 3, observa-se expressivas taxas de colonização micorrízica em raízes de diferentes gramíneas forrageiras tropicais, o que demonstra sua alta afinidade simbiótica com essas espécies, e a necessidade de novas pesquisas que explorem todo esse potencial com a seleção de espécies/estirpes para compor inoculantes biológicos.

Quadro 3. Taxa de colonização micorrízica identificada em diferentes gramíneas forrageiras tropicais e em diferentes localidades no Brasil.

Gramínea forrageira tropical	Taxa de colonização micorrízica	Referência
<i>Megathyrsus maximus</i> , <i>Urochloa brizantha</i> e <i>Paspalum notatum</i>	90%	Zangaro et al. (2018)
<i>Urochloa decumbens</i>	44%	Kanno et al. (2006)
<i>Urochloa humidicola</i>	60%	Ramos et al. (2012)
<i>Sorghum sp.</i> e <i>Pennisetum purpureum</i>	80%	Rondina et al. (2014)
<i>Urochloa ruziziensis</i>	60%	Morais et al. (2019)
<i>Cynodon sp.</i>	75%	Zangaro et al. (2012)

Adaptado de Guimarães et al. (2022).

Apesar do grande potencial dos fungos micorrízicos arbusculares colonizarem naturalmente as plantas forrageiras e aumentarem sua produtividade, diminuindo o grau de degradação do solo e melhorando a resiliência de plantas forrageiras ao estresse hídrico, nenhum estudo sobre a aplicação de inoculantes comerciais contendo FMA em

gramíneas forrageiras tropicais foi desenvolvido no Brasil até hoje (Guimarães et al., 2022).

1.7.3 Coinoculação de BPCP e FMA

A rizosfera é um ecossistema altamente dinâmico que difere em composição biológica, dependendo das condições físicas e químicas do solo, dos microrganismos nativos e das plantas que estão inseridas em diferentes biomas. Algumas das interações importantes incluem interações planta-planta, interações raiz-microrganismo e interações micróbio-micróbio (Lau & Lennon, 2011). O sinergismo e antagonismo em resposta a essas interações depende da natureza das cepas microbianas envolvidas nestas interações, bem como das espécies de plantas.

Os mecanismos de promoção do crescimento proporcionados por BPCP e micorrizas podem ser muito úteis para melhoria do crescimento de plantas usando essas populações microbianas juntas, particularmente sob ambientes estressantes (Nadeem et al., 2014).

Na Figura 2, são descritos diversos mecanismos de mitigação do estresse hídrico usados por fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP).

Esses dois grupos de microrganismos podem atuar em conjuntos para maior sucesso de suas relações com as plantas hospedeiras. Algumas bactérias, por exemplo, podem produzir compostos para aumentar a permeabilidade celular de modo a aumentar a taxa de exsudação radicular, que estimula o crescimento hifal e facilita a penetração das raízes pelo fungo (Jeffries et al., 2003). Por outro lado, as micorrizas ajudam a planta a resistir contra o estresse abiótico, aumentando a área de superfície das raízes para aquisição de nutrientes ou através de mecanismos mais específicos (Sikes, 2010). Além disso, BPCP melhora o desenvolvimento dos microsimbiontes e facilita a colonização de raízes de plantas por FMAs (Jaderlund et al., 2008). A presença de BPCP apoia o estabelecimento micorrizas e melhora a capacidade de executar várias funções adequadamente.

No caso de FMA, a interação com bactérias do gênero *Azospirillum* ocorre diretamente, fornecendo um nicho e / ou habitat, ou indiretamente modificando a morfofisiologia da planta hospedeira. Esta comunicação no solo pode ser benéfica, tanto

para os microrganismos, quanto para a planta hospedeira (Domínguez-Núñez et al., 2015).

A colonização gerada por ambos os grupos microbianos estimula a hidrólise da hemicelulose da parede celular e gera oligossacarídeos que serão utilizados no processo de nutrição. As enzimas geradas durante esse processo são responsáveis por mudanças morfológicas que começam na superfície e terminam nas regiões internas do córtex. Esses resultados sugerem que bactérias associadas a fungos utilizam metabólitos produzidos por células vegetais e microssimbiontes que interagem com eles (Domínguez-Núñez et al., 2015).

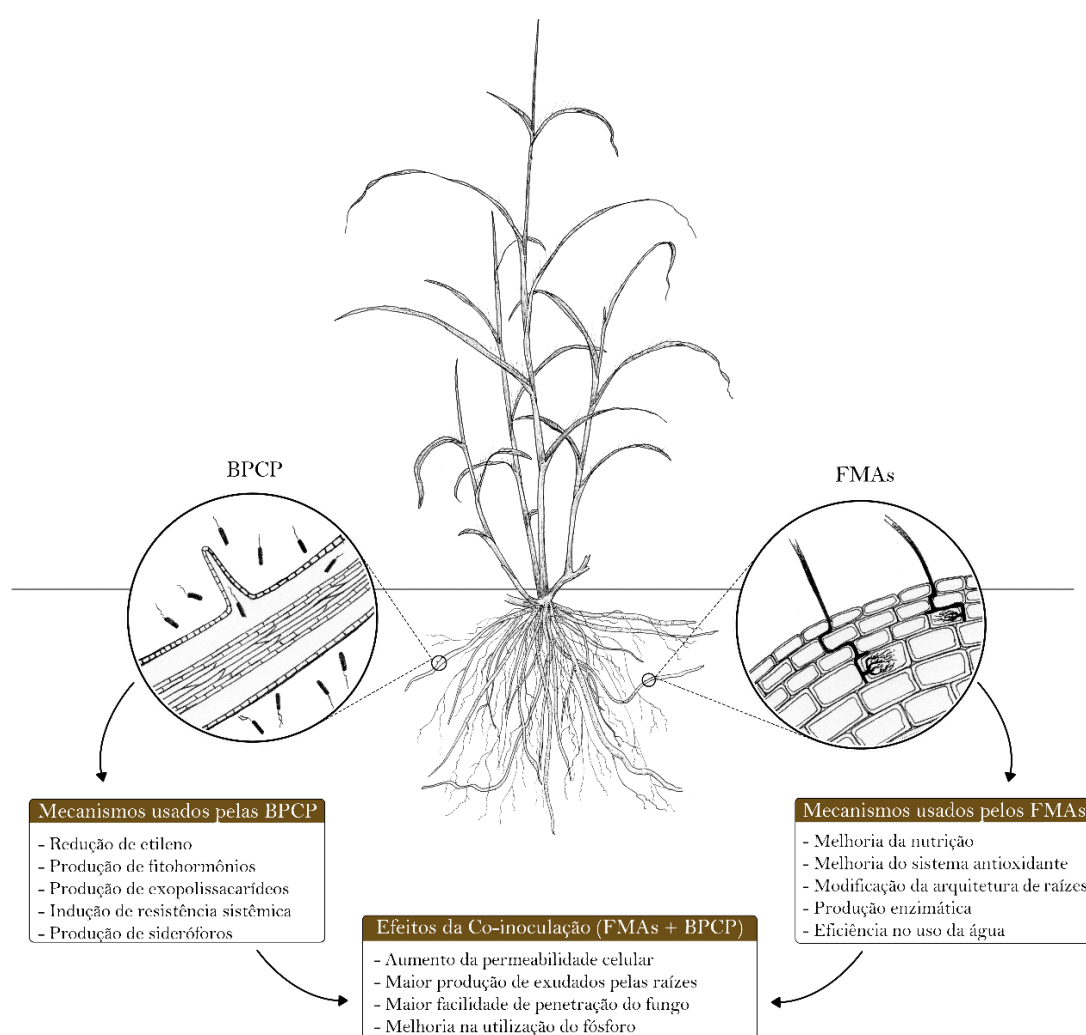


Figura 2. Mecanismos utilizados para promoção do crescimento de planta, proporcionados pela associação entre bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) e fungos micorrizicos arbusculares (FMA) sob estresse hídrico. **Fonte:** Adaptado de Nadeem et al. (2014); Revillini et al. (2016).

Miyauchi et al. (2008) mostraram que a colonização micorrízica aumentou a colonização de bactérias diazotróficas em raízes de milho. A bactéria não afetou a

morfologia e colonização micorrízica. Este resultado sugere um efeito benéfico da ação dos FMA em ajudar as bactérias diazotróficas a penetrar e colonizar as raízes das plantas (Raimam et al., 2007).

Foi demonstrado que estruturas fúngicas podem ser usadas por bactérias como intermediárias para alcançar a epiderme do tecido radicular, e que a produção de fitormônios por estas, estimula o crescimento das raízes e, de fato, a colonização micorrízica (Villarreal et al., 2016).

A entrada das bactérias diazotróficas em plantas pode ocorrer através de esporos de FMAs (Bhowmik & Singh, 2004) ou pela colonização bacteriana em hifas extraradiculares de FMAs (Toljander et al., 2006). Os FMAs além de fornecerem nutrientes para as bactérias que colonizam as superfícies ou o interior dos esporos, conferem proteção contra dessecação, radiação, predação e salinidade (Levy et al., 2009). Durante o processo de penetração das hifas infectivas, ocorre maior exsudação de nutrientes pela planta, acelerando o crescimento das bactérias (Paula et al., 1991).

Entretanto, interações antagônicas também podem ocorrer devido a competição por nutrientes e outros recursos essenciais para vida desses microrganismos.

Bauer et al. (2012) não encontraram interações entre FMAs e Fixadores de N₂ em comunidades ou monoculturas de *Panicum*, indicando que a curto prazo os efeitos desses grupos funcionais microbianos não seriam aditivos.

As interações dos microrganismos podem ser mais do que apenas competitivas. Bellone & Carrizo de Bellone (2012) descreveram o processo de colonização por *Azospirillum brasilense* e *Glomus intraradices* em raízes de cana-de-açúcar, principalmente em raízes jovens e sua subsequente introdução no xilema e no floema, favorecidos pela desorganização endodérmica da célula que ocorre durante o crescimento das futuras raízes laterais.

Ainda segundo os autores, nos locais de raiz com máxima colonização, os fungos diminuem fortemente a parede celular, o que permite melhores intercâmbios de metabólitos entre bactérias e fungos. No lúmen dos vasos do xilema, as bactérias colonizam aleatoriamente e a presença de hifas intracelulares aumenta a colonização das bactérias, que ocupam os espaços intercelulares gerados pelos fungos.

Os diazotróficos associativos, por outro lado, não são separados do micélio dos fungos endomicorrízicos. Esses fixadores de nitrogênio podem funcionar tanto dentro como fora das estruturas laterais de FMAs. Isso pode resultar em uma competição por

nutrientes entre os dois microssimbiontes. O sucesso e o fracasso da coinoculação de *Azospirillum* e FMAs, podem, portanto, depender do estágio fisiológico do hospedeiro, do tempo das infecções ou das demandas de nutrientes dos parceiros microsimbiontes (Biró et al., 2000).

De acordo com Ferrera-Cerrato & Alarcón (2004), numerosos são os fatores que podem influenciar a eficácia simbiótica de microrganismos em plantas, como a cepa usada, a planta hospedeira e as condições edáficas. É importante entender isso ao lidar com tais fatores, a fim de otimizar o crescimento da planta.

Behrooz et al. (2019), avaliando o efeito da coinoculação de FMA (*Glomus mosseae*, *G. etunicatum* e uma mistura destes) e de BPCP (*Azotobacter chroococcum* + *Azospirillum lipoferum*) como aliviadores do efeito do estresse hídrico sobre mudas de Nogueira, observaram a redução do crescimento (altura da planta, comprimento da raiz, número de folhas e peso fresco), conteúdo de nutriente da folha (N, P e Zn) e, em contraste, aumento nos valores de prolina, açúcar solúvel total, atividade da enzima amido peroxidase e conteúdo fenólico total das folhas sob este estresse.

Ronseax et al. (2020) avaliando a coinoculação de *Azospirillum brasilenses* e *R. intraradices* e adubação com N em capim Mulato II, observaram com a biofertilização (sem N) valores similares a dose de 100 kg/ha.

Ruiz-Sanches et al. (2011) avaliando inoculações microbiológicas (*Azospirillum brasilenses*, *Glomus intraradices*, *A. brasilenses* + *G. intraradices* e controle sem inoculação) em plantas de arroz sob estresse hídrico, observaram efeito positivos da co inoculação dos microrganismos sobre a colonização das raízes das plantas pelo fungo micorrízico, indicando um efeito benéfico da bactéria sobre a germinação de propágulos e o crescimento micelial da micorriza. Ainda sobre esses resultados os autores puderam observar que as plantas sob estresse hídrico (2 semanas com 50% da capacidade de campo e 2 semanas com 25%) e inoculadas com a micorriza e coinoculadas tiveram maior eficiência fotossintética e condutância estomática frente aos demais tratamentos, assim como efeitos sobre maior produção de parte aérea e raízes.

De uma maneira geral existem poucos estudos que avaliam a efetividade do uso conjunto de microrganismos e gramíneas forrageiras, havendo assim a necessidade de ensaios que gerem informações para compreensão dessa relação tripartite entre fungos, bactérias e plantas hospedeiras e o uso dos seus benefícios em ambientes pastoris, sobretudo em condições de deficiência hídrica.

1.7.4 Exemplos de situações ou etapas de uso do pasto que podem ser beneficiadas pelas inoculações de insumos microbiológicos para atenuação do estresse hídrico

Apesar de poucas informações sobre as possibilidades de uso destes insumos biológicos em ambientes pastoris, além daqueles já conceituadas, como promotores de crescimento e em substituição a adubações químicas, é possível inferir sobre as potencialidades de atuações e efeito de modulação das inoculações microbiológicas sobre as plantas forrageiras em diversas etapas de uso do pasto, podendo citar:

1.7.4.1 Fase de implantação ou formação do pasto

A janela de plantio em cultivos de sequeiro está concentrada em um curto período de tempo, a depender da operacionalização e planejamento da atividade. Nessa janela de tempo, a semente entra em contato com a umidade do solo e ocorre o processo de embebição e posterior germinação, que dependem da relação entre o potencial hídrico da semente e do solo para que haja transferência adequada da água do solo para semente.

Particularmente em gramíneas forrageiras tropicais, em que a maioria das sementeira é realizada a lanço, o pouco contato do solo com a semente pode atrasar a embebição, geminação e emergência das plântulas, e somado a isso, essa fase pode ser precedida de escassez hídrica, que pode prejudicar a formação de um estande inicial de plantas por metro quadrado, comprometendo o uso inicial do pasto.

O estresse hídrico logo após a sementeira é um dos fatores abióticos que mais influência no processo germinativo, interferindo diretamente nas atividades enzimáticas da planta, minimizando o rendimento produtivo, principalmente em virtude da baixa capacidade de recuperação após o estresse abiótico (Francisco et al., 2016). Essa baixa capacidade de recuperação pode ser amenizada através da inoculação com microrganismos promotores de crescimento de plantas, que podem auxiliar os mecanismos de tolerância ao estresse hídrico impostos às plântulas.

1.7.4.2 Uso do pasto em regiões semiáridas

Eventos climáticos extremos devido às mudanças climáticas já estão causando distúrbios nos sistemas de produção animal e as projeções para o futuro próximo são de agravamento destes distúrbios, em especial, os associados com o aumento da temperatura do ar, concentração das chuvas, maior período de seca e maior frequência de veranicos (Ambrosio et al., 2018).

As regiões semiáridas e áridas são as mais vulneráveis a sofrerem com impactos das mudanças climáticas globais e regionais (Marengo et al., 2016), principalmente, por serem caracterizadas por apresentarem irregularidade de chuvas e baixos índices pluviométricos, comprometendo a alimentação animal e persistência de espécies forrageiras a longo prazo.

A pecuária, desenvolvida predominantemente em pastagens nessas regiões, enfrenta acentuada estacionalidade de produção do pasto, concentrando maior disponibilidade de forragem na época chuvosa e escassez na época seca, o que compromete a capacidade suporte ao longo do ano e dificulta o dimensionamento anual estável do rebanho, podendo levar ao superpastejo na época de menor oferta de forragem e, por conseguinte, comprometendo a perenidade dos pastos (Porto et al., 2022).

Tecnologias de mitigação do estresse hídrico são muito importantes para regiões semiáridas, que apresentam naturalmente um desbalanço hídrico entre evapotranspiração e precipitação anual, que limitam a persistência e sustentabilidade vegetal de muitas espécies nestas regiões. Desta forma, essas intervenções desde que se comprovadas efetivas apresentam um potencial para resiliência das atividades agropecuárias nestas áreas desafiadoras para perenidade de muitas espécies forrageiras.

1.7.4.3 Ocorrência de períodos de “veranico”

A irregularidade pluviométrica em áreas de pastagens no Brasil é uma situação comum enfrentada todos os anos pela atividade pecuária em pasto, impondo um caráter sazonal na oferta alimentar dos animais, gerando desafios no planejamento ao longo do ano, e somado a isso, ocorrem com frequência os fenômenos de veranicos (Dry Spells), que são definidos como um período de cinco ou mais dias consecutivos sem chuva dentro da estação chuvosa de uma determinada região (Magalhães et al., 2020). Os veranicos podem comprometer as taxas de lotação de pastagens em uma época teoricamente de maior segurança hídrica.

As características de mitigação do estresse hídrico, discutidas na presente revisão, podem melhorar o sistema de tolerância das plantas forrageiras neste momento (imprevisíveis) de baixa oferta hídrica no solo, através de melhoria das adaptações morfofisiológicas das plantas em uma época que geralmente apresenta temperatura e luminosidade adequado para o crescimento do pasto.

1.7.4.4 Uso do pasto em períodos de transição águas-seca

A produção forrageira concentra seu crescimento entre 70 a 80% no período das águas e 20 a 30% no período da seca (Reis et al., 2011). Por essa razão, ao longo do ano, além dos períodos de águas e secas, pode-se ainda subdividir em dois períodos de transições: transição águas-secas e transição secas-águas (Roth et al., 2017). Tais transições permitem melhor entender as mudanças que o pasto sofre e, conseqüentemente, a oferta de forragem para os animais, facilitando o manejo do pastejo e correção das suas deficiências via suplementação nutricional.

Especificamente, a transição águas - seca é o período do ano situado entre o período chuvoso e de estiagem, é um período intermediário de crescimento e valor nutritivo das plantas, que apresenta diminuição progressiva de pluviosidade, temperaturas e fotoperíodo, o que altera o padrão de crescimento do pasto e compromete a produção forrageira e diminui progressivamente o seu valor nutritivo e digestibilidade para os animais.

Pasto no início do outono apresenta boa qualidade e muita massa, mas na medida em que se avança a estação, devido à redução das chuvas e das temperaturas, a planta forrageira começa a senescer e apresentar baixa qualidade nutricional, especialmente pelo envelhecimento dos tecidos vegetais. Outra mudança marcante na estrutura do dossel é o acúmulo de colmo e de material senescente, provocando queda na qualidade da forragem e, conseqüentemente, redução no consumo e no desempenho dos animais (Roth et al., 2017).

Lima et al. (2012) descrevem que, com o avanço no período de transição águas-seca e, conseqüentemente, avanço na idade fisiológica das plantas, ocorre diminuição nos teores de PB e digestibilidade da matéria seca (MS), aumento nos teores de fibra em detergente neutro (FDN) e fibra em detergente ácido (FDA).

A tecnologia de bioinsumos poderia auxiliar o manejo do pastejo no período de transição, em teoria desacelerando a estacionalidade morfofisiológica das espécies com a diminuição da disponibilidade hídrica e somaria a outras estratégias do manejo do pastejo neste período, como o uso diferido do pasto. O uso diferido do pasto consiste em vedar uma área da pastagem no terço final do período das águas, para uso no período seco do ano, proporcionando maior acúmulo de forragem durante o período do outono (no Brasil central). Em pastos diferidos, o uso de bioinsumos poderia manter as atividades fisiológicas das plantas, como o teor de pigmentos fotossinteticamente ativos por exemplo, que auxiliaria uma característica “stay green”, onde a planta permaneceria mais tempo verde e mantendo seu metabolismo fotossintético por mais tempo com o avançar do período de estiagem do ano.

Essa possibilidade poderia diminuir a estacionalidade de produção e qualidade que ocorre em grande parte das espécies de gramíneas forrageiras tropicais. Na Figura 3 são descritos efeitos do estresse hídrico em gramíneas forrageiras tropicais e a melhoria da tolerância destas espécies com a inoculação com microrganismos promotores de crescimento de plantas e que podem contribuir para maior resiliência dos pastos em condições de diminuição da ocorrência de chuvas no período conhecido como transição água - seca.

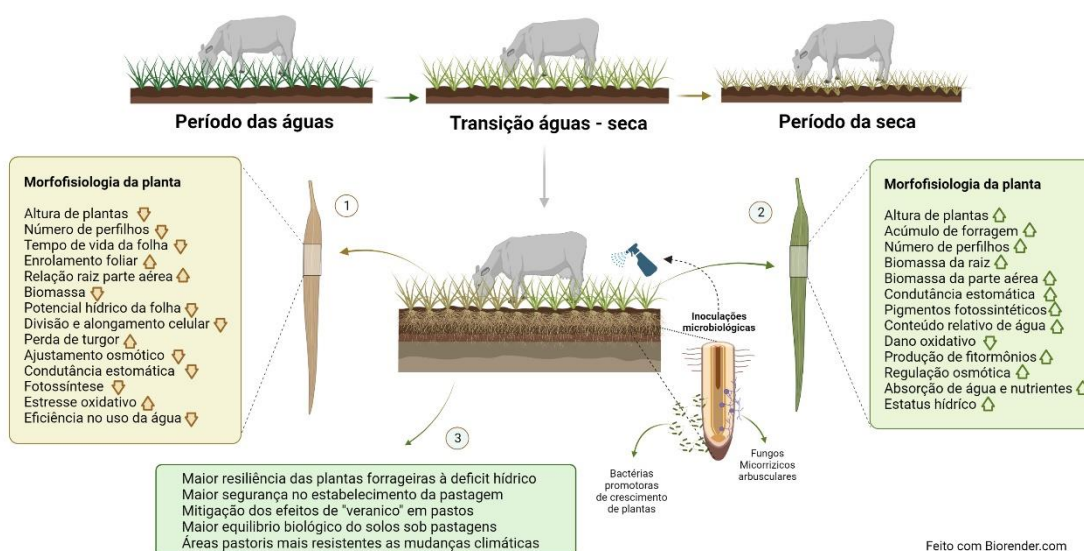


Figura 3. Principais respostas morfofisiológicas de plantas forrageiras em condição de estresse hídrico (1), efeitos de mitigação deste estresse modulados por microrganismos promotores de crescimento de plantas (2) e potenciais benefícios da inoculação microbiana de pastos em condições déficit hídrico (3). Adaptado de Mamédio et al. (2020); Bulegon et al. (2017 e 2019) e Odokonyero et al. (2017).

Todas essas situações poderiam se beneficiar das relações entre os microrganismos e as plantas forrageiras, potencializando as características de tolerância ao estresse hídrico destas espécies e proporcionando maior resiliência deste sistema produtivo e com baixo impacto ambiental.

De acordo com Walker et al. (2004), pastagens resilientes são aquelas que incorrem em menor redução na produção e se recuperam mais rapidamente após um evento de estresse como, seca/inundação, pressão de pragas/doenças.

Apesar dos diversos mecanismos microbiológicos descritos na presente revisão, que podem em teoria melhorar a tolerância de espécies forrageiras tropicais aos eventos de déficit hídrico, são incipientes os trabalhos científicos na literatura que abordem o comportamento destas plantas inoculadas em condições de estresse hídrico ou ao longo das estações do ano. No Quadro 4, são descritos os artigos científicos selecionados para compor o corpus da revisão e que abordam especificamente espécies forrageiras inoculadas em condição de estresse hídrico e as características que auxiliaram a mitigação do estresse hídrico nestas pastagens.

Quadro 4. Artigos selecionados para compor o Corpus de Pesquisa desta revisão e que especificadamente abordam a mitigação dos efeitos do estresse hídrico pelo uso de inoculantes microbiológicos em espécies de gramíneas forrageiras tropicais.

Gramínea Forrageira Tropical	Microrganismo (Espécie)	Característica de mitigação do estresse hídrico	Referência
<i>Urochloa ruziziensis</i>	<i>Azospirillum brasilense</i>	Aumento da atividade de enzimas antioxidantes e proteção dos pigmentos fotossintetizantes	Bulegon et al. (2016)
<i>Cultivares de Urochloa</i> (Basilisk, Tully, Marandu, Cayman and Mulato II)	<i>Acremonium implicatum</i> (FMA)	Manutenção da condutância estomática da folha e diâmetro reduzido do xilema	Odokoniero et al. (2017)
<i>Urochloa brizantha</i> cv. Marandu	<i>Azospirillum brasilense</i>	Maior perfilhamento e biomassa radicular	Leite et al. (2019)
<i>Urochloa ruziziensis</i>	<i>Azospirillum brasilense</i>	Manutenção do conteúdo relativo de água, taxa de assimilação líquida de CO ₂ , e integridade absoluta da membrana membranas celulares;	Bulegon et al. (2019)

É preciso avançar em pesquisas que abordem as plantas forrageiras em condição de campo sob situações de múltiplos estresse e com uma competição maior entre

microrganismos inoculados com a microbiota nativa dessas áreas, para melhorar a efetividade destes insumos biológicos em ambientes pastoris.

De acordo com Guimarães et al. (2022), apesar do aumento da comercialização de inoculantes microbianos no Brasil, seu uso em pastagens ainda é modesto, representando menos de 0,1% das doses comercializadas anualmente, o que demonstra o caminho longo a se seguir para concretizar a adoção desta tecnologia em áreas que são tradicionalmente mais carentes no uso de insumos agrícolas.

1.8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDUL JALEEL, C.; MANIVANNAN, P.; KISHOREKUMAR, A.; SANKAR, B.; GOPI, R.; SOMASUNDARAM, R.; PANEERSELVAM, R. Alterations in osmoregulation, antioxidante enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water defi cit. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, v.59, p.150-157, 2007.

ABBASPOUR, H., S.; SAEIDI-SAR, H.; AFSHARI, AND M. ABDEL-WAHHAB. Tolerance of mycorrhiza infected pistachio (*Pistacia vera* L.) seedling to drought stress under glasshouse conditions. *J. Plant Physiol.* v.169, p.704-709, 2012.

AHEMAD, M.; KIBRET, M. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: current perspective. *J. King Saud Univ. Sci.* v.26, p.1–20, 2014.

ALLEN, M.F. Bidirectional water flows through the soil-fungalplant mycorrhizal continuum. *New Phytol.* v.182, p.290-293, 2009.

AMIRI, R. A.; NIKBAKHT.; N. ETEMADI. Alleviation of drought stress on rose geranium [*Pelargonium graveolens* (L.) Herit.] in terms of antioxidant activity and secondary metabolites by mycorrhizal inoculation. *Sci. Hort.* v.197, p.373-380, 2015.

AMBRÓSIO, L. A.; TOLEDO, L. M.; DEMSKI, J. B. Operacionalização do conceito de resiliência de forrageiras sob pastoreio rotativo aos distúrbios de mudanças climáticas. *Boletim de Indústria Animal.* 75, p.1-15, 2018.

AROCA, R. (ed.). **Plant responses to drought stress: from morphological to molecular features.** Springer-Verlag Berlin; GmbH & Co. K, Heidelberg, Germany. 2012.

ATUL-NAYYAR, A.; HAMEL, C.; HANSON, K.; AND GERMIDA, J. The arbuscular mycorrhizal symbiosis links N mineralization to plant demand. *Mycorrhiza*, v.19, p.239-246. 2009.

AUGÉ, R.M.; TOLER, H.D.; SAMS, C.E.; AND NASIM. G. Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. *Mycorrhiza*, v.18, p.115-21, 2008.

AUGÉ, R.M. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Can. J. Soil Sci.* V.84, p.373-381, 2004.

BA, L.; NING, J.; WANG, D.; FACELLI, E.; FACELLI, J.M.; YANG, Y.; ZHANG, L. The relationship between the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and grazing in a meadow steppe. *Plant Soil*, 352, p.143–156, 2012.

BAGYARAJ, D. J; SHARMA, M. P; MAITI, D. Phosphorus nutrition of crops through arbuscular mycorrhizal fungi. *Curr Sci*, v.108(7): p.1288–1293, 2015.

BAL, H.B.; NAYAK, L.; DAS, S.; ADHYA, T. K. Isolation of ACC deaminase producing PGPR from rice rhizosphere and evaluating their plant growth promoting activity under salt stress. *Plant and soil.* V.366, p.93–105, 2013.

BARBOSA, M.R; SILVA, M.M.A; WILLADINO, L; ULISSES, C; CAMARA, T.R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.44, n.3, p.453-460, mar, 2014.

BAUER, J.T.; KLECZEWSKI, N.M; BEVER, J.D; CLAY, K, REYNOLDS, H.L. Nitrogen-fixing bacteria, arbuscular mycorrhizal fungi, and the productivity and structure of prairie grassland communities. **Oecologia**, v. 170, p.1089–1098, 2012.

BECHTAOUI, N., RAKLAMI, A., BENIDIRE, L., TAHIRI, A.I., GÖTTFERT, M., OUFDOU, K. Effects of PGPR Co-inoculation on growth, phosphorus nutrition and phosphatase/phytase activities of faba bean under different phosphorus availability conditions. **Polish J. Environ. Stud.** 29, 1557–1565, 2020.

BEHROOZ, A.; VAHDATI, K.; REJALI, F.; LOTFI, M.; SARIKHANI, S.; LESLIE, C. Arbuscular Mycorrhiza and Plant Growth-promoting Bacteria Alleviate Drought Stress in Walnut. **Hortscience**, v.54(6): p.1087–1092. 2019.

BELLONE, C; CARRIZO DE BELLONE, S. Interaction of *Azospirillum brasilense* and *Glomus intrarradix* in sugar cane roots. **Indian J Microbiol**, v.52(1): p.70–75, 2012.

BENOT, M. L.; MORVAN-BERTRAND, A.; MONY, C.; HUET, J.; SULMON, C.; DECAU, M. L.; PRUD'HOMME, M.; BONIS, A. Grazing intensity modulates carbohydrate storage pattern in five grass species from temperate grasslands. **Acta Oecologica**, 95, p.108-115, 2019.

BIRÓ, B; KÖVES-PÉCHY, K; VÖRÖS, I; TAKÁCS, T; EGGENBERGER, P; STRASSER, R.J. Interrelations between *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa in sterile, AMF-free or normal soil conditions. **Appl Soil Ecol**, v.15: p.159–168, 2000.

BOTREL, M.A.; GOMIDE, J.A. Importância do teor de carboidratos de reserva e da sobrevivência dos meristemas apicais para a rebrota do capim-jaraguá (*Hyparrhenia rufa*). **Revista da Sociedade Brasileira de Zootecnia**, v.10, n.3, p.411-426, 1981.

BULEGON, L.G; GUIMARÃES, V.F; LAURETH, J.C. U. *Azospirillum brasilense* affects the antioxidant activity and leaf pigment content of *Urochloa ruziziensis* under water stress. **Pesquisa Agropecuária Tropical [online]**. v.46, n.3, p. 343-349, 2016.

BULEGON, L.G.; BATTISTUS, A.G.; GUIMARAES, V.F.; INAGAKI, A.M.; OFFEMANN, L.C.; DE SOUZA, A.K.P.; DE OLIVEIRA, P.S.R. Physiological responses of “*Urochloa ruziziensis*” inoculated with “*Azospirillum brasilense*” to severe drought and rehydration conditions. **Australian Journal of Crop Science**, v.11(10), p.1283-1289, 2017.

BULEGON, L.G.; GUIMARÃES, V.F.; CECATTO JÚNIOR, R.; BATTISTUS, A.G.; INAGAKI, A.N.; AND SUSS, A.D. Photosynthetic and Production of *Urochloa ruziziensis* Inoculated with *Azospirillum brasilense* under Drought. **Journal of Experimental Agriculture International**. V.38(6): p.1-9, 2019.

BUTT, Y. N.; FATIMA, Q.; NASAR, S.; IKRAM, J.; AKRAM, S. Drought tolerance in plants: a review. **Res. Rev. J. Ecol. Environ. Sci**, 5(4), 20-28, 2017.

BHALE U.N.; BANSODE, S.A.; SINGH, S. Multifactorial Role of Arbuscular Mycorrhizae in Agroecosystem. IN: **Fungi and their Role in Sustainable Development: Current Perspectives.**, p. 205 – 220, 2018.

BHOWMIK, S.N.; SINGH, C.S. Mass multiplication of AM inoculum; effect of plant growth-promoting rhizobacteria and yeast in rapid culturing of *Glomus mosseae*. **Current Science**, v.86, p.705-709, 2004.

BLUM, A Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? **Aust J Agric Res**, v.56: p.1159–1168, 2005.

BRISKE, D. D.; RICHARDS, J. H. Plant responses to defoliation: a physiological, morphological and demographic evaluation. **Wildland plants: physiological ecology and developmental morphology**, p.635-710, 1995.

CARRIZO, I.M, LÓPEZ COLOMBA, E; TOMMASINO, E; CARLONI, E; BOLLATI, G; GRUNBERG, K. Contrasting adaptive responses to cope with drought stress and recovery in *Cenchrus ciliaris* L. and their implications for tissue lignification. **Physiol Plant**. v.172(2): p.762-779. 2020.

CORTÉS-PATIÑO, S.; VARGAS, C.; ÁLVAREZ-FLÓREZ, F.; BONILLA, R.; ESTRADA-BONILLA, G. Potential of *Herbaspirillum* and *Azospirillum* Consortium to Promote Growth of Perennial Ryegrass under Water Deficit. **Microorganisms**, v.9, p. 91. 2021.

COSTA, N. D. L.; MAGALHÃES, J. A.; TOWNSEND, C. R.; PAULINO, V. T. (2004). **Fisiologia e manejo de plantas forrageiras**. Documentos 85. p.1-27, 2004.

COSTA, N. de L.; SAIBRO, J.C. de. **Flutuação estacional de glicídios não-estruturais em gramíneas forrageiras tropicais**. In: REUNIÓN DE LA RED INTERNACIONAL DE EVALUACIÓN DE PASTOS TROPICALES - AMAZÔNIA, 1., 1990, Lima, Peru. Memórias... Cali, Colômbia: CIAT, 1990. v.2. p.901-904, 1990.

CAVAGNARO, R. A.; PERO, E.; DUDINSZKY, N.; GOLLUSCIO, R. A.; GRIMOLDI, A. A. Under pressure from above: overgrazing decreases mycorrhizal colonization of both preferred and unpreferred grasses in the Patagonian steppe. **Fungal Ecology**, 40, p.92-97, 2019.

CAVAGNARO, R. A.; OYARZABAL, M.; OESTERHELD, M.; GRIMOLDI, A. A. Species-specific trade-offs between regrowth and mycorrhizas in the face of defoliation and phosphorus addition. **Fungal Ecology**, 51, p.1-10, 2021.

CHEN, W.; MENG, P.; FENG, H.; AND WANG, C. Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Growth and Physiological Performance of *Catalpa bungei* C.A.Mey. under Drought Stress. **Forests**, v.11, p.1117, 2020.

DANNEBERG, G; LATUS, C; ZIMMER, W; HUNDESHAGEN, B; SCHNEIDER-POETSCH, H.J; BOTHE, H. Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). **J Plant Physiol**, v.141: p.33–39, 1992.

DAWSON, L. A., GRAYSTON, S.J., PATERSON, E. "Effects of grazing on the roots and rhizosphere of grasses." **Grassland ecophysiology and grazing ecology**, p.61-84, 2000.

DELAVAUX, C. S.; SMITH-RAMESH, L. M.; KUEBBING, S. E. Beyond nutrients: a meta-analysis of the diverse effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants and soils. **Ecology**, v. 98, n. 8, p. 2111-2119, 2017.

DIMKPA, C.; WEINAND, T.; ASCH, F. Plant–rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. **Plant, Cell and Environment**, Germany, v.32, n.1, p.1682–1694, 2009.

DOMÍNGUEZ-NÚÑEZ, J.A.; BERROCAL-LOBO, M; AND ALBANESI, A. S.. **Chapter: Interaction of Azospirillum and Mycorrhiza**. In: Cassán, F. D., Okon, Y. and Creus, C. M. (eds). Handbook for *Azospirillum*, Springer International Publishing, p.13, 2015.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S.M.A.. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Agron. Sustain. Dev.** V.29, p.185–212, 2009.

FAROOQ, M.; HUSSAIN, M.; WAHID, A.; & SIDDIQUE, K. **Drought stress in plants: an overview**. In R. Aroca (Ed.), Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features, Vol. 1, p. 1-33, 2012.

FERREIRA, E.P.B.; KNUPP, A.M.; MARTIN-DIDONET, C.C.G.; Crescimento de cultivares de arroz (*Oryza sativa* L.) influenciado pela inoculação com bactérias promotoras de crescimento de plantas. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 30, n. 3, p. 655-665, 2014.

FERRO, M. M.; DE MOURA ZANINE, A.; DE JESUS FERREIRA, D.; DE SOUZA, A. L.; GERON, L. J. V. Organic Reserves in tropical Grasses under Grazing. **American Journal of Plant Sciences**, 6(14), 2329, 2015.

FERNÁNDEZ-LIZARAZO J.C.; MORENO-FONSECA L.P. Mechanisms for tolerance to water-deficit stress in plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. A review. **Agron. Colomb.** v.34, p.179–189, 2016.

FERRERA-CERRATO, R; ALARCÓN, A. **Biología de los hongos micorrízicos arbusculares**. In: Memoria Simpósio de Biofertilización. A Díaz F, N Mayek P, A Mendoza H, N Maldonado M (eds). Campo Experimental Río Bravo, INIFAP y Centro de Biotecnología Genómica, IPN. Río Bravo, Tam., México. pp:1-9. 2004.

FUKAMI, J; OLLERO, F.J; DE LA.; OSA, C; VALDERRAMA-FERNÁNDEZ, R; NOGUEIRA, M.A; MEGÍAS, M; HUNGRIA, M. Antioxidant activity and induction of mechanisms of resistance to stresses related to the inoculation with *Azospirillum brasilense*. **Arch Microbiol.** v.200: p.1191-203, 2018.

FULKERSON, W.J.; SLACK, K. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne*. 2. Effect of defoliation frequency and height. **Grass and Forage Science**, v.50, n.1, p.16-20, 1995.

FRACASSO, A; TELÒ, L; LANFRANCO, L; BONFANTE, P; AMADUCCI, S. Physiological beneficial effect of *Rhizophagus intraradices* inoculation on tomato plant yield under water deficit conditions. **Agronomy**, v.10, p.71. 2020.

FRANCISCO, P. R. M.; BANDEIRA, M. M.; SANTOS, D.; PEREIRA, F. C.; GONÇALVES, J. L. G. Aptidão climática da cultura do feijão comum (*Phaseolus vulgaris*) para o estado da Paraíba. **Revista Brasileira de Climatologia**, Paraíba-PB, 19(1), p. 366-378, 2016.

GAIERO J.R; MCCALL C.A.; THOMPSON, K.A.; DAY, N.J. BEST AS AND DUNFIELD KE Inside the root microbiome: Bacterial root endophytes and plant growth promotion. **Am J Bot**, v.100: p.1738-1750, 2013.

GAMALERO, E; BERTA, G; GLICK, B.R. **The use of microorganisms to facilitate the growth of plants in saline soils**. In: Khan MS, Zaidi A, Musarrat J (eds) Microbial strategies for crop improvement. Springer, Berlin, p 1–22, 2009.

GOMIDE, C. A. D. M.; GOMIDE, J. A.; MARTINEZ Y HUAMAN, C. A.; PACIULLO, D. S. C. Fotossíntese, reservas orgânicas e rebrota do Capim-Mombaça (*Panicum maximum* Jacq.) sob diferentes intensidades de desfolha do perfilho principal. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 31, p.2165-2175, 2002.

GOSWAMI, D.; PARMAR, S.; VAGHELA, H.; DHANDHUKIA, P.; THAKKER, J. Describing *Paenibacillus mucilaginosus* strain N3 as an efficient plant growth promoting rhizobacteria (PGPR). **Cogent Food & Agriculture**, v.1(1), p.1-13, 2015.

GUIMARÃES, G. S.; RONDINA, A. B. L.; SANTOS, M. S.; NOGUEIRA, M. A.; HUNGRIA, M. Pointing Out Opportunities to Increase Grassland Pastures Productivity via Microbial Inoculants: Attending the Society's Demands for Meat Production with Sustainability. **Agronomy**, 12(8), 1-23, 2022.

GUIRRA, B. S.; SILVA, J. A.; LEAL, C. C. P.; TORRES, S. B.; DA SILVA, J. E. S. B.; GUIRRA, K. S.; PEREIRA, K. T. O. Growth and metabolism of *Pityrocarpa moniliformis* Benth. seedlings under water deficit. **Ciência Florestal**, 32(2), p.923-938, 2022.

GLICK, B.R. Bacterial ACC deaminase and the alleviation of plant stress. **Adv Appl Microbiol**, v.56: p.291–312, 2004.

GLICK, B.R. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. **Microbiological Research**, v.169, n. 1, p.30-39, 2014.

GLICK, B.R. "Plant Growth-Promoting Bacteria: Mechanisms and Applications", **Scientifica**, vol.2012, p.1-15, 2012.

GRAYSTON, S.J.; VAUGHAN, D.; JONES, D. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. **Applied Soil Ecology** 5, p.29–56, 1996.

GRIMOLDI, A.A.; KAVANOVÁ, M.; LATTANZI, F.A.; SCHAUFELE, R.; SCHNYDER, H. Effects of arbuscular mycorrhiza on carbon economy in perennial ryegrass: quantification by $^{13}\text{CO}_2/^{12}\text{CO}_2$ steady-state labelling and gas exchange. **New Phytol.** 172, p.533-544, 2006.

HUNGRIA, M.; CAMPO, R.J.; SOUZA, E.M. E; PEDROSA, F.O. Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. **Plant and Soil**, v.331, p.413-425, 2010.

HUNGRIA, M.; RONDINA, A.B.L.; NUNES, A.L.P; ARAÚJO, R.S.; NOGUEIRA, N.A. Seed and leaf-spray inoculation of PGPR in brachiarias (*Urochloa* spp.) as an economic and environmental opportunity to improve plant growth, forage yield and nutrient status. **Plant Soil**, v.463, p.171–186, 2021.

IPCC. Summary for Policymakers. In: Climate Change 2013: **The Physical Science Basis**. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stoker, T.F.; D.; Qin, G.-K.; Platter, M. TIGNOR, S. K.; ALLEN, J.; BOSCHUNG, A.; NAUELS, Y.; XIA, V.; BEX; P.M. MIDGLEY (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, united Kingdom and New York, NY, USA. 2013.

JADERLUND, L; ARTHURSON, V; GRANHALL, U; JANSSON, J.K. Specific interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting bacteria: as revealed by different combinations. **FEMS Microbiol Lett**, v.287: p.174–80, 2008.

JAKOBSEN, I.; ABBOTT, L.K.; ROBSON, A.D. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. **New Phytologist**, v.120, p.371-380, 1992.

JANSA, J.; WIEMKEN, A.; FROSSARD, E. The effects of agricultural practices on arbuscular mycorrhizal fungi. Geological Society, London, **Special Publications**, v. 266, n. 1, p. 89-115, 2006.

JEFFRIES, P; GIANINAZZI, S; PEROTTO, S; TURNAU, K; BAREA, J. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility. **Biol Fertil Soils**, v.37, p.1–16, 2003.

JIANG, S; ZHANG, D; WANG, L; PAN, J; LIU, Y; KONG, X; ZHOU, Y; LI D. A maize calcium-dependent protein kinase gene, ZmCPK4, positively regulated abscisic acid signaling and enhanced drought stress tolerance in transgenic Arabidopsis. **Plant Physiol. Biochem.** v.71, p.112–120, 2013.

JIANG, F.; ZHANG, L.; ZHOU, J.; GEORGE, T.S. AND FENG, G. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance mineralisation of organic phosphorus by carrying bacteria along their extraradical hyphae. **New Phytol**, v.230: p.304-315, 2021.

KAUSHAL, M.; WANI, S. P. Plant-growth-promoting rhizobacteria: drought stress alleviators to ameliorate crop production in drylands. **Ann. Microbiol.** 66, p.35–42, 2016.

KIANI, S. P; TALIA, P; MAURY, P; GRIEU, P; HEINZ, R; PERRAULT, A; NISHINAKAMASU, V; HOPP, E; GENTZBITTEL, L; PANIEGO, N; SARRAFI, A. Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. **Plant Sci**, v.172: p.773–787, 2007.

KIERS, E.T.; DUHAMEL, M.; BEESTTY, Y.; MENSAH, J.A.; FRANKEN, O.; VERBRUGGEN, E.; FELLBAUM, C.R.; KOWALCHUK, G.A.; HART, M.M.; BAGO, A.; et al. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. **Science**. 333, p.880–882, 2011.

KPOMBLEKOU, A.K.; TABATABAI, M. A. Effect of organic acids on release of phosphorus from phosphate rocks. **Soil Science**, v.158, p.442-453. 1994.

KUMAR, A.; VERMA, JP. Does plant—Microbe interaction confer stress tolerance in plants: A review? **Microbiological Research**, v.207, p.41–52, 2018.

LAU, J.A; LENNON, J.T. Evolutionary ecology of plant–microbe interactions: soil microbial structure alters selection on plant traits. **New Phytol**, v.192: p.215–24, 2011.

LAWLOR, D.W; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. **Plant, Cell Environ**, v.25: p.275–294, 2002.

LEITE, R.C.; DOS SANTOS, J.G.D.; SILVA, E.L.; ALVES, C.R.C.R.; HUNGRIA, M.; LEITE, R da C AND DOS SANTOS, A.C. Productivity increase, reduction of nitrogen fertiliser use and drought-stress mitigation by inoculation of Marandu grass (*Urochloa brizantha*) with *Azospirillum brasilense*. **Crop & Pasture Science**, v.70, p. 61–67, 2019.

LEMAIRE, G. **Ecophysiology of grasslands: dynamic aspects of forage plant populations in grazed swards**. In: International Grassland Congress. São Paulo: SBZ, p.29-37, 2001.

LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. F. **Tissue flows in grazed communities**. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A.W. (Eds.). The ecology and management of grazing systems. Wallingford: CAB International. p.3-37, 1996.

LEVY, A.; MAYO, M.J.; CHANG, B. J.; ABBOTT, L. K.; INGLIS, T. J. J. Association between Burkholderia species and arbuscular mycorrhizal fungus spores in soil. **Soil Biology and Biochemistry**, v.41, n.8, p.1757-1759, 2009.

LI, Y.P; YE, W; WANG, M; YAN, X.D. Climate change and drought: a risk assessment of crop yield impacts. **Climate Res**, v.39: p.31–46, 2009.

LI, T.; LIN, G.; ZHANG, X; CHEN, Y.; ZHANG, S.; CHEN, B.; Relative importance of an arbuscular mycorrhizal fungus (*Rhizophagus intraradices*) and root hairs in plant drought tolerance. **Mycorrhiza**, v.24, p.595–602, 2014.

LIMA, J. B. M. P.; RODRÍGUEZ, N. M.; MARTHA JÚNIOR, G. B.; GUIMARÃES JÚNIOR, R.; VILELA, L.; GRAÇA, D. S.; SALIBA, E. O. S. Suplementação de novilhos Nelore sob pastejo, no período de transição águas-seca. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, 64, 943-952, 2012.

LIN, T. T.; KLINKHAMER, P. G. L.; VRIELING, K. Evolutionary changes in growth, regrowth and carbohydrate storage in an invasive plant. **Science Reports** 8, p.1-11, 2018.

LYNCH, J.P.; HO, M.D. Rhizoeconomics: Carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant Soil**. 269, p.45–56, 2005.

MAGALHÃES, A. J.; ALVES, J. M. B.; SILVA, E. M. D.; NUNES, F. T., BARBOSA, A. C. B.; SANTOS, A. C. S. D.; SOMBRA, S. S. Verânicos no Brasil: Observações e Modelagens (CMIP5). **Revista Brasileira de Meteorologia**, 34, 597-626, 2020.

MAMÉDIO, D.; CECATO, U.; SANCHES, R.; DA SILVA, S. M. D. S.; DA SILVA, D. R.; RODRIGUES, V. O. Bactérias promotoras do crescimento de plantas contribuem para a maior persistência das pastagens tropicais em déficit hídrico? Uma revisão. **Research, Society and Development**, 9(8), p.1-30, 2020.

MARANHÃO, S.R.; POMPEU, R.C.F.F.; SOUZA, H.A.; ARAÚJO, R.A., FONTINELE, R.G.; & CÂNDIDO, M.J.D. Morphophysiology of buffel grass grown under different water supplies in the dry and dry-rainy seasons. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.23(8), p.566-571., 2019.

MARENGO, J. A.; TORRES, R. R.; ALVES, L. M. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, 129(3), p.1189-1200, 2017.

MARULANDA, A., R.; AZCÓN, J.M.; RUIZ-LOZANO. Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. **Physiol. Plant**. V.119, p.526-533, 2003.

MIYAUCHI, M.Y.H.; LIMA, D.S.; NOGUEIRA, M.A.; LOVATO, G.M.; MURATE, L.S.; CRUZ, M.F.; FERREIRA, J.M.; ZANGARO, W.; ANDRADE, G. Interactions between diazotrophic bacteria and mycorrhizal fungus in maize genotypes. **Sci. Agric**, v.65, n.5, p.525-531, 2008.

MILLARD, P; SINGH, B.K. Does grassland vegetation drive soil microbial diversity? **Nutr Cycl Agroecosystems**.v.88, p.147-158, 2010.

MIRANSARI, M.; H.A. BAHRAMI, F; REJALI, AND M.J; MALAKOUTI. Using arbuscular mycorrhiza to alleviate the stress of soil compaction on wheat (*Triticum aestivum* L.) growth. **Soil Biol. Biochem**. V.40, p.1197-1206. 2007.

NADEEM, S.M.; AHMAD, M.; ZAHIR, Z.A.; JAVAID, A.; AND ASHRAF, M. The role of mycorrhizae and plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in improving crop productivity under stressful environments. **Biotechnol. Adv**. v.32, p.429–448, 2013.

NAING, A. H.; KIM, C. K. Abiotic stress-induced anthocyanins in plants: Their role in tolerance to abiotic stresses. **Physiologia Plantarum**, 172(3), p.1711-1723, 2021.

NEILANDS, J.B. Iron adsorption and transport in microorganisms. **Annu Rev Nut** v.1, p.27–46, 1981.

NEWSHAN, K; FITTER A; WATKINSON, A. Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. **Tree**, 10, p.407–411, 1995.

ODOKONYERO, K.; ACUNA, T. B.; CARDOSO, J. A.; JIMENÉZ, J. D. L. C.; RAO, I. M. Effect of endophyte association with *Brachiaria* species on shoot and root morpho-physiological responses under drought stress. **Journal of Plant Biochemistry and Physiology**, 5(1), p.1-10, 2017.

OSWALT, D. L.; BERTRAND, A. R.; TEEL, M. R. Influence of nitrogen fertilization and clipping on grass roots. **Soil Science Society of America Journal**, v. 23, n. 3, p. 228-230, 1959.

OZKUR, O; OZDEMIR, F; BOR, M; TURKAN, I. Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought. **Environ Exp Bot**, v.66, p.487–492, 2009.

PAULA, M.A.; REIS, V.M.; DÖBEREINER, J. Interactions of *Glomus clarum* with *A. dizotrophicus* in infection of sweet potato, sugar cane, sweet sorghum. **Biology and Fertility of Soils**, v.11, p.111-115, 1991.

PIMENTEL, R.M.; BAYÃO, G.F.G.; LELIS, D.L.; CARDOSO, A.J. DA S.; SALDARRIAGA, F.V.; MELO, C.C.V.; SOUZA, F.B.M.V. Ecofisiologia de plantas forrageiras. **PUBVET**, v.10, n.9, p.666-679, 2016.

PORTO, E. M. V.; AMARO, H. T. R.; ALVES, D. D.; ANDRADE, W. R.; RUFINO, L. D. A.; GOMES, V. M. O capim *Andropogon*. **Informe agropecuário**, Belo horizonte, 43(317), p. 26-36, 2022.

RAIMAM, M.P.; ALBINO, U.; CRUZ, M.F.; LOVATO, G.M.; SPAGO, F.; FERRACIN, T.P.; LIMA D.S.; GOULART, T.; BERNARDI, C.M.; MIYAUCHI, M.; NOGUEIRA, M.A.; ANDRADE, G. Interaction among free-living N-fixing bacteria isolated from *Drosera villosa* var. *villosa* and AM fungi (*Glomus clarum*) in rice (*Oryza sativa*). **Applied Soil Ecology**, v.35, p.25-34, 2007.

REIS, R. A.; RUGGIERI, A. C.; OLIVEIRA, A. A.; AZENHA, M. V. Manejo da pastagem, diferimento, e estratégias de suplementação na engorda de bovinos no pasto. In.: X Congresso sobre Manejo e Nutrição de Bovinos. **Anais...** Campo Grande, 2011.

REVILLINI, D.; GEHRING, C.A.; JOHNSON, N.C. The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant—soil feedback systems. **Functional Ecology**, v.30(7), p.1086–1098, 2016.

RODRIGUEZ, H; GONZALEZ, T; GOIRE, I; BASHAN, Y. Gluconic acid production and phosphate solubilization by the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* spp. **Naturwissenschaften**, v.91: p.552–555, 2004.

ROTH, M. T. P.; RESENDE, F. D.; OLIVEIRA, I. M.; FERNANDES, R. M.; CUSTÓDIO, L.; SIQUEIRA, G. R. Does supplementation during previous phase influence performance during the growing and finishing phase in Nellore cattle?. **Livestock Science**, 204, p.122-128, 2017.

ROUSEAUX, R.R; CAÑIZARES, P.J.C.; PEDROSO, J.F.R. Biofertilization with *Azospirillum brasilense* and *Rhizoglosum irregulare* and reduction of nitrogen fertilization in *Urochloa hybrid* cv. Um latto II. **Cuban Journal of Agricultural Science**, v.54, n.4, p.611-620, 2020.

RUIZ-LOZANO, J.M; PORCEL R; BARZANA, B; AZCON, R; AROCA, R. Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis to Plant Drought Tolerance: State of the Art Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis to Plant Drought Tolerance: State of the Art, Plant responses to drought stress, **Springer**, Heidelberg, p. 335-362, 2012.

RUIZ-SÁNCHEZ, M; ARMADA, E; MUNOZ, Y; SALAMONE, I.E; AROCA, R; RUIZ-LOZANO, J.M; AZCÓN, R. *Azospirillum* and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions. **J Plant Physiol**, v.168, p.1031–1037, 2011.

SADAVA, D.; HELLER, H.C.; ORIAN, G.H.; PURVES, W.K.; HILLIS, D.M. Vida: a ciência da biologia. V.2: **Evolução, Diversidade e Ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2009.

SANTOS, N.L; AZENHA, M.V.; SOUZA, F.H.M; REIS, F.A., RUGGIERI, A.C. FATORES AMBIENTAIS E DE MANEJO NA QUALIDADE DE PASTOS TROPICAIS. **ENCICLOPÉDIA BIOSFERA, Centro Científico Conhecer - Goiânia**, vol.7, N.13; 2011.

SERKEDJIEVA, J. **Antioxidant effects of plant polyphenols: a case study of a polyphenol-rich extract from *Geranium sanguineum* L.** In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfi eld: Science Publishers, Chap.13, p.275-293, 2011

SERRAJ, R. AND SINCLAIR, T.R. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? **Plant, Cell & Environment**, v.25, p.333-341, 2002.

SIDDIQUI, Z.S.; SHAHID, H.; CHO, J.I.; PARK, S.H.; RYU, T.H.; & PARK, S.C. Physiological responses of two halophytic grass species under drought stress environment. **Acta Botanica Croatica**, v.75, p.31–38, 2016.

SIKES, B.A. When do arbuscular mycorrhizal fungi protect plant roots from pathogens? **Plant Signal Behav**, v.5: p.763–765, 2010.

SILVANA, V. M.; CARLOS, F. J.; LUCÍA, A. C.; NATALIA, A.; MARTA, C. Colonization dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in *Ilex paraguariensis* crops: Seasonality and influence of management practices. **Journal of King Saud University-Science**, 32(1), p.183-188, 2020.

SOUZA, R; AMBROSINI, A; PASSAGLIA, L.M.P. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. **Genetics and Molecular Biology**, v.38, n.4, p.401-419, 2015.

SCHNYDER, H.; DE VISSER, R. Fluxes of reserve-derived and currently assimilated carbon and nitrogen in perennial ryegrass recovering from defoliation. The regrowing tiller and its component functionally distinct zones. **Plant Physiology**, v.119, p.1423-1435, 1999.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6.ed. Porto Alegre: Artmed, 888 p., 2017.

TOLJANDER J. F.; ARTURSSON V.; PAUL L. R.; JANSSON J. K.; FINLAY R. D. Attachment of different soil bacteria to arbuscular mycorrhizal fungi is determined by hyphal vitality and fungal species. **FEMS Microbiology Letters**, v. 254, p. 34-40, 2006.

TYAGI, J.; VARMA, A.; PUDAKE, R. N. Evaluation of comparative effects of arbuscular mycorrhiza (*Rhizophagus intraradices*) and endophyte (*Piriformospora indica*) association with finger millet (*Eleusine coracana*) under drought stress. **European Journal of Soil Biology**, v.81, p.1-10, 2017.

TOMMASINO, E.; LÓPEZ COLOMBA, E.; CARRIZO, M.; GRUNBERG, K.; QUIROGA, M.; CARLONI, E.; GRIFFA, S.; RIBOTTA, A.; LUNA, C. Individual and combined effects of drought and heat on antioxidant parameters and growth performance in Buffel grass (*Cenchrus ciliaris* L.) genotypes, **South African Journal of Botany**, v.119, P. 104-111 2018.

VAN DER HEYDE, M.; ABBOTT, L. K.; GEHRING, C.; KOKKORIS, V.; HART, M. M. Reconciling disparate responses to grazing in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Rhizosphere**, 11, p.1-7, 2019.

VIDEIRA, S. S.; OLIVEIRA, D. M.; MORAIS, R. F.; BORGES, W. L.; BALDANI, V. L. D. E.; BALDANI, J. I. Genetic diversity and plant growth promoting traits of diazotrophic bacteria isolated from two *Pennisetum purpureum* Schum. genotypes grown in the field. **Plant and Soil**, v.356, p.51-66, 2012.

VILLARREAL, T.C.; MEDINA, M.E.; ULLOA, S.M.; DARWIN, R.O.; BANGEPAGARI, M.; SELVARAJ, T.; SIKANDAR, I.M. "Effect of Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and *Azospirillum* on growth and nutrition of banana plantlets during acclimatization phase". **Journal of Applied Pharmaceutical Science**, v.6(06): p.131-138, 2016.

WALKER, B., HOLLING, C. S., CARPENTER, S. R., KINZIG, A. Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. *Ecology and society*, 9(2), 2004.

WANG, Y; BROWN, H. N; CROWLEY DE; SZANISZLO, P.J. Evidence for direct utilization of a siderophore, ferrioxamine B, in axenically grown cucumber. **Plant, Cell Environ**, v.16, p.579–585, 1993.

WANG, H.; YAMAUCHI, A. **Growth and functions of roots under abiotic stress in soil**. In: Huang B (ed) Plant–environment interactions, 3rd edn. CRC Press, New York, p. 271–320. 2006.

WU, Q.-S.; R.-X. XIA; AND Y.-N. ZOU. Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress. **Eur. J. Soil Biol.** V.44, p.122-128, 2008.

WRIGHT, S.F. **Management of Arbuscular Mycorrhizal Fungi**. In: Zobel RW, Wright SF (eds) Roots and soil management: interactions between roots and the soil. American Society of Agronomy, Madison, p.183–197, 2005.

XUN, W.; YAN, R.; REN, Y.; JIN, D.; XIONG, W; ZHANG, G.; CUI, Z.; XIN, X.; & ZHANG, R. Grazing-induced microbiome alterations drive soil organic carbon turnover and productivity in meadow steppe. **Microbiome**, n.6, v.170, p.1-13, 2018.

YAMANCE, K; HAYAKAWA, K; KAWASAKI, M. Bundle sheath chloroplasts of rice are more sensitive to drought stress than mesophyll chloroplasts. **J Plant Physiol**, v. 160: p.1319–1327, 2003.

YANG, Y.; Y. CHEN; AND W. LI. Arbuscular mycorrhizal fungi infection in desert riparian forest and its environmental implications: a case study in the lower reach of Tarim River. **Prog. Nat. Sci.** V.18, p.983-991, 2008.

YANG, C.W.; XU, H.H.; WANG, L.L.; LIU, J.; SHI, D.C. & WANG, G.D. Comparative effects of salt-stress and alkalistress on the growth, photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of barley plants. **Photosynthetica**, v.47, p.79-86, 2009.

ZHONGQUN, H.; CHAOXING, H.; ZHANG, Z.; ZHIRONG, Z. AND WANG, H. Changes of antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular Mycorrhizae under NaCl stress. *Colloids Surf., B*. **Biointerfaces**. v.59, p.128-133, 2007.

II OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Avaliar a influência de inoculantes microbiológicos sobre a rebrotação e tolerância ao estresse hídrico do capim *Cenchrus ciliaris* cv. Áridus.

2.2 Objetivos específicos

- Avaliar o crescimento da parte aérea e da raiz do *Cenchrus ciliaris* cv. Áridus em diferentes períodos de rebrotação e associações microbiológicas;

- Verificar alterações fisiológicas do *Cenchrus ciliaris* cv. Áridus sob distintas condições hídricas do solo e sob a influência da coinoculação com *Azospirillum brasilense* e *Rhizophagus intraradices*;

- Avaliar o desenvolvimento morfogênico e produtivo do *Cenchrus ciliaris* cv. Áridus sob distintas condições hídricas do solo e sob a influência da coinoculação com *Azospirillum brasilense* e *Rhizophagus intraradices*;

- Avaliar a capacidade de recuperação do *Cenchrus ciliaris* cv. Áridus, coinoculado ou não, após período de estresse hídrico.

III CAPÍTULO I

DINÂMICA DE CRESCIMENTO DO CAPIM-BUFFEL SOB DIFERENTES PERÍODOS DE REBROTAÇÃO E INOCULAÇÕES MICROBIOLÓGICAS

Resumo: Objetivou-se avaliar o efeito de diferentes inoculações com microrganismos promotores de crescimento e períodos de rebrota sobre o crescimento da parte aérea e raiz do capim-buffel (*Cenchrus ciliaris* cv. Áridus). O experimento foi conduzido em casa de vegetação, durante o período de abril à maio de 2020. O estudo foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado (DIC), segundo um esquema de parcelas subdivididas no tempo. O fator principal consistia em quatro inoculações microbiológica: *Azospirillum brasilense*, *Rhizophagus intraradices*, *Azospirillum brasilense* + *Rhizophagus intraradice* e na ausência de inoculação (controle) e o fator secundário foram cinco períodos de rebrotação: 7, 14, 21, 28 e 35 dias de rebrotação, com dez repetições, totalizando 200 sacos plásticos com capacidade de 5 litros, os quais foram preenchidos com 3,650 dm³ de solo. Foi utilizada uma planta por unidade experimental de *Cenchrus ciliaris* cv. Áridus produzidas a partir de sementes comerciais. As plantas inoculadas apresentaram valores crescentes de altura com aumento do tempo de rebrotação e em respostas as inoculações, com a inoculação com *Rhizophagus intraradice* apresentando comportamento linear e o *Azospirillum brasilense* e a coinoculação as respostas quadráticas. O número de perfilhos aumentou durante o período de rebrotação, com aumento de 62% do início para o final da rebrotação. Aos 7 dias de rebrotação, as plantas inoculadas com *Azospirillum brasilense* apresentaram maiores produções de folha, parte aérea e raízes que os demais tratamentos. Aos 14 dias, a coinoculação proporcionou maior rendimento de massa seca da parte aérea e a inoculação isolada com *A. brasilense* apresentou um rendimento de folhas maior do que as demais inoculações. Também aos 21 dias de rebrotação houve maior produção de folhas para plantas inoculadas com *A. brasilense* e maior crescimento do sistema radicular das plantas coinoculadas. Aos 28 dias foi observado maior rendimento de parte aérea e raízes das plantas inoculadas com *A. brasilense*. No último período de rebrotação, todas as inoculações avaliadas proporcionaram maior produção de sistema radicular que o controle (sem inoculação). O *Azospirillum brasilense* auxilia a rápida recuperação foliar do capim-buffel pós corte ou pastejo, nos primeiros dias (7 e 14 dias), enquanto a coinoculação proporciona maior desenvolvimento do sistema radicular a partir dos 21 dias de rebrotação.

Palavras-chave: bactéria diazotrófica, *cenchrus ciliaris*, fungo micorrízico, coinoculação

GROWTH DYNAMICS OF BUFEL GRASS UNDER DIFFERENT REGROWTH PERIODS AND MICROBIOLOGICAL INOCULATIONS

Abstract: The purpose was to evaluate the effect of different inoculations with plant growth-promoting microorganisms and regrowth periods on the shoots and roots growth of buffel-grass (*Cenchrus ciliaris* cv. Aridus). The experiment was conducted in a greenhouse from April to May 2020. The study was carried out in a completely randomized design (CRD), according to a split-plot scheme over time subdivided installment scheme. The main factor consisted in four microbial inoculants: *Azospirillum brasilense*, *Rhizophagus intraradices*, *Azospirillum brasilense* + *Rhizophagus intraradice* and the absence of inoculation (control), and the secondary factor was related to five regrowth periods: 7, 14, 21, 28 and 35 days of regrowth, with ten replications, having the total of 200 plastic bags with a capacity of five liters, which were filled with 3,650 dm³ of soil. It was used one plant per experimental unit of *Cenchrus ciliaris* cv. Aridus produced from commercial seeds. Inoculated plants showed increasing height values with increased regrowth period and responding to inoculations, the inoculant *Rhizophagus intraradice* had a linear behavior, and *Azospirillum brasilense* and co-inoculation had quadratic responses. During the regrowth period, the number of tillers increased to 62%, from the beginning to the end of regrowth. At 7 days of regrowth, plants inoculated with *Azospirillum brasilense* showed higher leaves, shoots and roots production than other treatments. At 14 days, co-inoculation provided greater dry matter yield of shoots and the inoculation isolated from *A. brasilense* showed a higher leaf yield than other inoculations. At 21 days of regrowth there was also greater leaves production for plants inoculated with *A. brasilense* and greater growth of the root system of co-inoculated plants. At 28 days, it was noticed higher yield of shoots and roots of plants inoculated with *A. brasilense*. In the last period of regrowth, all evaluated inoculations provided greater root system production than the control (without inoculation). The *Azospirillum brasilense* helps the rapid leaf recovery of buffel-grass after cutting or grazing, in the first days (7 and 14 days), while co-inoculation provides greater development of root system from 21 days after regrowth.

Keywords: diazotrophic bacteria, *cenchrus ciliaris*, mycorrhizal fungus, co-inoculation

3.1 INTRODUÇÃO

A produção de ruminantes no Brasil, que, predominantemente, é realizada em condição de pastejo, oferece, em muitos casos, baixos índices produtivos em extensas áreas, deixando clara a necessidade de uma intensificação, e, ao mesmo tempo, uma diminuição na pressão pela abertura de novas áreas, situação inerente ao ciclo tradicional e extrativista dos sistemas extensivos de produção animal.

Para que esse processo de intensificação seja sustentável, é necessário entender o ambiente pastoril como um ecossistema complexo, em que os principais fatores (animal, planta, clima e solo) interagem entre si, influenciando-se mutuamente por meio da transferência de diferentes níveis de energia. O fator solo, por exemplo, abriga uma enorme biodiversidade macro e microbiológica, e na zona de contato com as raízes das plantas (rizosfera), os microrganismos agem por meio de diversos processos de interação sinérgica ou antagônica, de acordo com o tipo de relação planta e microrganismo.

Essas interações vêm sendo exploradas nos últimos anos com o uso de insumos biológicos à base de bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) e fungos micorrízicos arbusculares (FMA) (Santoyo et al., 2021), que são originalmente microrganismos do solo que, em associação com plantas, podem contribuir, de maneira direta ou indireta, para um melhor desenvolvimento das culturas.

Outro fator importante desse ecossistema é o animal, que por meio do pastejo não apenas molda a biomassa acima do solo da qual se alimenta, mas também afeta direta e indiretamente as raízes e as comunidades microbianas abaixo do solo, influenciando a sua fertilidade e a renovação de nutrientes (Cavagnaro et al., 2019; Dawson et al., 2000; Garcia et al., 2012; Vander Heyde et al., 2019).

De acordo com Cavagnaro et al. (2021), a desfolha pelos animais ruminantes domésticos, o fogo e a seca são os principais agentes de perturbação em ecossistemas de pastagens, e no nível individual da planta, apresentam muitas consequências na alocação de biomassa e sua dinâmica de crescimento.

Após o pastejo de gramíneas perenes, ocorre o comprometimento do crescimento radicular (Gomide et al., 2002) e a rápida capacidade de rebrotação se torna crucial, pois, a sobrevivência destas plantas está condicionada a restauração de sua área foliar (Tito et al., 2016) e a realocação de reservas orgânicas para apoiar sua retomada de crescimento (Lin et al., 2018).

Neste contexto, as inoculações microbiológicas podem contribuir para melhoria da rebrotação das plantas forrageiras por suas características de promoção de crescimento mediadas por BPCP, como fixação biológica de nitrogênio, aumento da produção de biomassa da parte aérea e raiz e do perfilhamento (Dias et al., 2019; Hungria et al., 2021; Pinc et al., 2020), e da mesma forma os FMAs contribuem com maior crescimento radicular, rapidez na rebrotação, melhor absorção de nutrientes (Cavagnaro et al., 2021; Kula et al., 2005; Jansa et al., 2006) e produção de fitormônios que estão envolvidos na maioria dos estágios de desenvolvimento das plantas e em respostas rápidas a estresse ambiental externo (Wolters & Jurgens, 2009).

Porém, a complexidade das relações entre os microrganismos promotores de crescimento, com plantas forrageiras, em fase de recuperação pós corte/pastejo, demanda a verificação científica, para gerar um conjunto de dados, que permita a melhor compreensão dos seus efeitos e auxilie a tomada de decisão dessa biotecnologia pelos produtores rurais.

Diante do exposto, a hipótese do presente estudo é que as inoculações microbiológicas podem auxiliar a reposição foliar e desenvolvimento radicular do capim-buffel ao longo do tempo de rebrotação, com efeitos mais rápidos em plantas inoculadas em *A. brasiliense*, principalmente pela síntese de fitormônios e, tardios na inoculação com *R. intraradices* pela sua dependência de fotoassimilados da planta hospedeira.

Com isso, o objetivo do presente estudo, foi avaliar a dinâmica de crescimento do capim-buffel sob diferentes períodos de rebrotação e inoculações microbiológicas.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Descrição Experimental

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, localizada na Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Campus Juvino Oliveira, situada nas seguintes coordenadas: 15°38'46'' de latitude sul, 40°15'24'' de longitude oeste e altitude média de 280 m, no município de Itapetinga-BA, durante o período de abril a maio de 2020.

As condições climáticas foram coletadas, com o auxílio de um termohigrômetro, durante todo o período experimental através de medidas de temperatura (máxima, mínimas e médias) e umidade relativa do ar realizadas todos os dias às 9 horas da manhã.

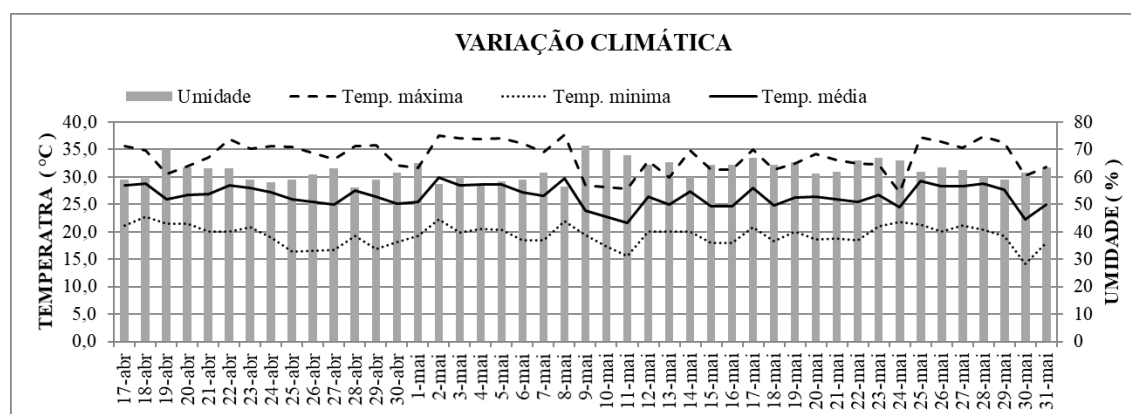


Figura 1. Umidade relativa do ar média (%) e temperatura (°C) máxima, mínima média durante o período experimental.

O solo utilizado no experimento, foi coletado na camada de 0-20 cm de profundidade, no Campus de Itapetinga, da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia - UESB, em seguida separada uma amostra e enviada para análise química e física no Departamento de Engenharia Agrícola e Solos da UESB.

A análise química do solo apresentou os seguintes resultados: pH em água = 6,3; P = 15 mg/dm³, em extrator Mehlich; K = 0,97 cmol/dm³; Ca²⁺ = 1,5 cmol/dm³; Mg²⁺ = 1,6 cmol/dm³; Al³⁺ = 0,0 cmol/dm³; H = 1,1 cmol/dm³; SB = 4,1 cmol/dm³; T = 5,2 cmol/dm³; t = 4,1 cmol/dm³; V = 79% e M.O = 7 g/dm³. Quanto os resultados da análise física, o solo apresentou a seguinte composição granulométrica: 9% de argila, 35,5% de silte e 55,5 % de areia.

O solo foi destorroado e passado em peneira com malha de quatro mm e logo após realizado o enchimento dos sacos de polietileno com capacidade de 5 litros, com 3,650 dm³ de solo, que constituíram as unidades experimentais (UE).

De acordo com recomendações da Comissão de Fertilidade de Solo do Estado de Minas Gerais, CFSEMG (1999), não houve necessidade de correção da acidez do solo e adição de Potássio, visto que os seus níveis se encontravam em condições favoráveis para cultivo da espécie. Houve necessidade de correção do fósforo (P), o qual foi aplicado na quantidade de 50 kg/ha de P₂O₅, correspondendo a 0,51g/UE de superfosfato simples.

Para determinação da capacidade máxima de retenção de água no solo, todas as unidades experimentais com solo seco foram pesadas, saturadas com água e, após escoamento total da água, pesadas novamente. Pela diferença de peso molhado (após escoamento) e seco foi determinada a máxima capacidade de retenção de água, que foi de aproximadamente 25%. Durante todo o período experimental, o nível de água no solo foi mantido próximo a capacidade de vaso, sendo os sacos pesados todos os dias e a água repostada conforme necessidade.

3.2.2 Delineamento experimental

O estudo foi conduzido em um delineamento Inteiramente Casualizado (DIC), em esquema de parcelas subdivididas no tempo, em que o fator principal foram as quatro inoculações microbiológicas: 1- controle (nenhuma inoculação) (SEM); 2- Inoculação com *Azospirillum brasilense* (BAC); 3- Inoculação com *Rhizophagos intraradices* (FUNG), 4- Coinoculação de *A. brasilense* + *R. intraradices* (BAC+FUNG) e o fator secundário composto por cinco períodos de rebrotação (7, 14, 21, 28, 35 dias após o corte de uniformização), com dez repetições, totalizando 200 unidades experimentais.

Previamente ao plantio, foi realizada a inoculação das sementes do capim-buffel com a bactéria *Azospirillum brasilense*, seguindo as recomendações do produto comercial Azototal[®] (100 ml/50 kg de sementes e uma garantia de 2x10⁸ UFC/ml das estirpes AbV5 e AbV6), as quais foram homogeneizadas e mantidas à sombra por 30 minutos.

A semeadura foi realizada diretamente nos sacos de polietileno, preenchidos com solo, que de acordo com resultado da análise química e física foi previamente adubado. Após a determinação da capacidade de vaso (CV) e estabelecida o regime hídrico uniforme de todas as parcelas, foi efetuado o plantio de 3 sementes puras e viáveis, à 2

cm de profundidade, em localização central da unidade experimental. Simultaneamente a esta etapa, foi efetuada a inoculação com o fungo micorrízico *R. intraradices* seguindo as recomendações do produto comercial Rootella BR® (120 g.ha⁻¹ com 20.800 propágulos/g) e levando-se em conta as proporções de volume de solo das unidades experimentais e para coinoculação foi efetuado os dois processos descritos, simultaneamente, inoculando as sementes com *A. brasilense* e o solo com *R. intraradices*.

Após a germinação (plântulas atingirem aproximadamente 2 cm) realizou-se o desbaste, mantendo uma planta/UE e aos 23 dias após germinação (dia 17/04/2020) efetuou-se o corte de uniformização a 10 cm de altura do solo e deu-se início o período experimental. As coletas foram feitas respeitando os respectivos períodos (7, 14, 21, 28 e 35 dias de rebrotação). Em cada período de avaliação, os vasos foram desmontados e as plantas dissecadas em raiz, folhas e caules.

3.2.3 Parâmetros avaliados

A mensuração da altura das plantas (cm) se deu no dia do desmonte de cada período de rebrotação, momentos antes do corte avaliativo, com uso de uma régua graduada, em avaliações sem compressão da forragem, onde era considerado como limite superior à altura da curvatura das folhas em torno da régua.

Após a determinação da altura das plantas, foi efetuado a verificação a densidade populacional de perfilhos/UE, pela contagem do número de perfilhos, e posteriormente foi efetuado o corte avaliativo à 10 cm de altura do solo. A forragem cortada foi subdividida em folhas e pseudocolmo (colmo + bainhas), o material pesado e acondicionadas em sacos de papel e levado à estufa circulação de ar forçado a 65°C por 72 horas para secagem e pesados novamente para determinação da massa seca de folhas, pseudocolmo e parte aérea.

As raízes foram extraídas através dos desmonte das UEs (sacos) e da lavagem em água corrente sobre peneira. Posteriormente, foi determinado o seu volume, utilizando-se uma proveta volumétrica com quantidade de água conhecida, onde a raiz fresca foi introduzida e por meio da diferença de volume, obtido o volume de raiz de cada UE. As raízes foram levadas a estufa de ar forçado a 65°C, por 72 horas, para secagem e pesadas novamente para determinação da massa seca das raízes.

3.2.4 Análise Estatística

Os dados foram analisados por meio de análise de variância (teste F), teste de comparação de médias e análise de regressão, em que a interação (inoculações microbiológicas x período de rebrotação) foi desdobrada somente quando significativa a 5% de probabilidade. Para comparar o efeito das inoculações microbiológicas, foi utilizado o teste Tukey a 5% de probabilidade. Na análise de regressão, a escolha dos modelos baseou-se na significância dos coeficientes linear, quadrático e cúbico, utilizando-se o teste “t”, de Student, a 5% de probabilidade, usando o pacote estatístico SAS (2002).

3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

De uma maneira geral, os resultados encontrados neste trabalho, indicam uma modificação na dinâmica de rebrotação do capim-buffel com as diferentes inoculações microbiológicas.

A AP do capim-buffel apresentou interação significativa (Tabela 1) entre o tempo de rebrotação e diferentes inoculações microbiológicas.

Aos 7 dias de rebrote, a AP não diferiu ($P>0,05$) entre os microrganismos avaliados e no tempo de rebrotação de 14 dias, a inoculação com *A. brasilense* e coinoculação promoveram AP superiores ($P<0,05$) quando comparados ao controle e a inoculação com o FMA, enquanto aos 21 dias, a inoculação com o fungo micorrízico e coinoculação proporcionaram plantas maiores ($P<0,05$) quando comparados ao controle e inoculação insolada com *A. brasilense* (Figura 2A).

Aos 28 dias após o corte de uniformização, todas as diferentes inoculações avaliadas, proporcionaram AP superiores em até 14,74% quando comparadas ao controle e aos 35 dias de rebrotação, a coinoculação proporcionou AP superior ($P<0,05$) quando comparada a inoculação com *A. brasilense*, FMA, e essas foram superiores ao controle (Figura 2A).

A influência das inoculações microbiológicas em características de porte e arquitetura foliar do capim-buffel, como a AP, dá-se pelas ações benéficas proporcionadas pela fixação biológica de nitrogênio e aporte de fitormônios de crescimento atribuídos à presença de *A. brasilense* (Hungria et al., 2021; Leite et al., 2019) e pela melhor abrangência do sistema radicular, e conseqüentemente, do aporte na absorção de nutrientes em plantas micorrizadas (Calabrese et al., 2019; Cavagnaro et al., 2021), que podem agir forma direta e indireta no crescimento das plantas.

Aumentos na altura das plantas e no número de perfilhos em gramíneas inoculados com *A. brasilense* têm sido atribuídos principalmente à produção de fitohormônios (Hungria et al., 2016).

Tabela 1. Altura de plantas (AP), densidade populacional de perfilhos (DPP), produções de massa seca de folhas (PMSF), de massa seca do pseudocolmo (PMSPC), de massa seca da parte aérea (PMSPA) e de massa seca da raiz (PMSR) e o volume de raízes (VR) do capim-buffel cv Áridus cultivado sem e com diferentes inoculações microbiológicas e em períodos de rebrotação (dias).

Variáveis	Tempo de Rebrotação (dias)					Sem	Inoculação (Inoc)			Valor P		cv (%)	
	7	14	21	28	35		Bac ¹	Fungo ²	Bac+Fung	Inter ³	Tempo		Inoc
AP (cm)	26,8	39,18	49,9	54,61	61,59	41,47	46,45	46,77	50,97	0,01*	-	-	15,85
DPP	4,12	4,76	5,40	6,04	6,68	4,72	4,88	4,70	4,74	0,89	0,01*	0,94	30,40
PMSPC (g sacco ⁻¹)	0,33	0,54	0,80	1,44	1,68	0,79B	1,08A	0,94AB	1,03A	0,15	0,01*	0,01*	32,96
PMSF (g sacco ⁻¹)	0,34	0,55	0,63	0,74	0,75	0,24	0,78	0,52	0,60	0,01*	-	-	15,26
PMSPA (g sacco ⁻¹)	0,69	1,12	1,42	2,17	2,41	1,31	1,85	1,46	1,63	0,01*	-	-	21,24
PMSR (g sacco ⁻¹)	0,47	0,76	1,38	1,74	2,27	1,094	1,444	1,350	1,404	0,01*	-	-	19,74
VR (mL)	1,29	3,8	5,54	5,83	7,86	3,47	5,38	5,51	5,01	0,01*	-	-	30,92

Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na linha, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.¹*Azospirillum brasilenses*; ²*Rhizophagus intraradice*; ³Interação. *valores <0,01.

De uma maneira geral, a partir dos 14 dias de rebrotação foi possível observar uma maior influência das inoculações sobre a AP, o que constata a relação positiva dos microrganismos sobre a arquitetura da planta de capim-buffel, proporcionando melhores condições de competição na busca por energia luminosa pelas folhas.

González-Cañizares et al. (2020), avaliando o capim *Brachiaria híbrida* cv. Mulato II sob diferentes inoculações microbiológicas (*Azospirillum brasilense*, *Rhizoglossus irregularis*, *Azospirillum brasilense* + *Rhizoglossus irregularis* e o controle), observaram resultados semelhantes ao presente estudo, com plantas mais altas quando coinoculadas com o FMA e a BPCP.

Souza et al. (2017), descrevem que a auxina AIA (ácido indole-3-acético) promove o crescimento radicular e estimula a diferenciação dos tecidos meristemáticos que depende da concentração hormonal, favorecendo o crescimento das plantas.

O aumento no tempo de rebrotação resultou em respostas crescentes, para o todos os tratamentos avaliados até o último período avaliado (35 dias de rebrotação) (Figura 2B).

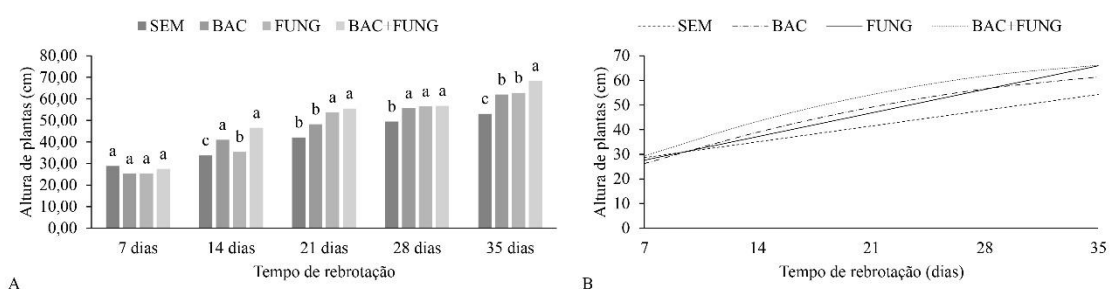


Figura 2. Desdobramento da interação entre inoculações microbiológicas dentro do tempo de rebrotação (A) e tempo de rebrotação para cada inoculação (B) sobre a Altura de plantas do capim-buffel. Médias seguidas da mesma letra dentro de cada tempo de rebrotação (A), não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. *SEM (sem inoculação), BAC (*Azospirillum brasilense*), FUNG (*Rhizopagus intraradices*) e BAC+FUNG (*A. brasilense* + *R. intraradices*).

*Equações de regressão: Tempo de rebrotação (B): \hat{Y} SEM = $0,91686x+22,22$ ($R^2 = 71$); \hat{Y} BAC = $-0,0269x^2+2,38602x+10,84$ ($R^2 = 89$); \hat{Y} FUNG = $18,03+1,36857x$ ($R^2 = 65$); \hat{Y} BAC+FUNG = $-0,0328x^2+2,69327x+12,09$ ($R^2 = 69$);

O aumento da AP durante o período de rebrotação ocorre pela projeção das folhas para melhor aproveitamento energia luminosa pelos perfilhos, principalmente, pelo crescimento do pseudocolmo (Figura 3A). Comportamento semelhante foi observado por Andrade et al. (2018), avaliando diferentes períodos de rebrotação (28, 35, 42 e 49 dias) no capim tifton 85, onde os autores observaram um incremento de 36,3% na altura de plantas de 28 para 49 dias de rebrotação.

A densidade populacional de perfilhos (DPP) do capim-buffel apresentou diferença significativa apenas para o tempo de rebrotação (Tabela 1), com comportamento linear crescente (Figura 3B), alcançando um aumento de 62% do início para o final do período de rebrotação.

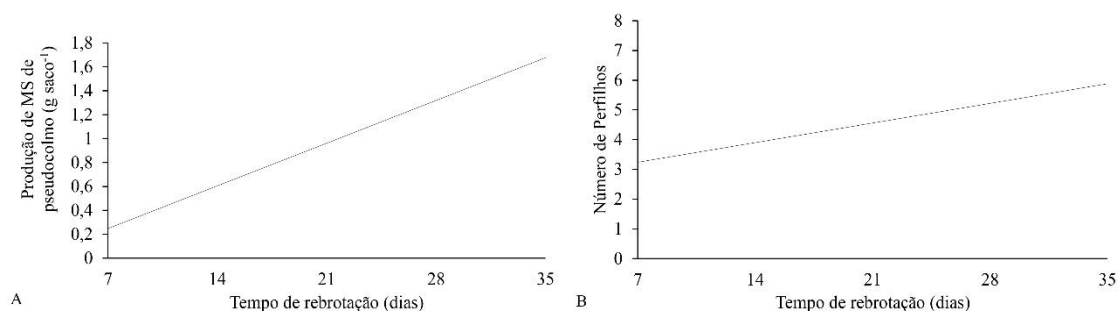


Figura 3. Produção de MS do pseudocolmo (A) Densidade populacional de perfilhos (B) e do capim-buffel em função do tempo rebrotação. *SEM (sem inoculação), BAC (*Azospirillum brasilense*), FUNG (*Rhizophagus intraradices*) e BAC+FUNG (*A. brasilense* + *R. intraradices*).

*Equações de regressão: Tempo de rebrotação (A): $\hat{Y} = 0,09429x + 2,58$ ($R^2 = 0,61$); (B): $\hat{Y} = 0,10962x + 0,05102x$ ($R^2 = 0,67$)

O aumento do perfilhamento com tempo de rebrotação das gramíneas forrageiras tropicais após o pastejo ou corte, ocorre pela quebra da dominância apical, que estimula o desenvolvimento de gemas axilares, além de proporcionar uma maior incidência luminosa sobre as gemas basais, quebrando a sua dormência, o que vai permitir a formação de touceiras densas, que rapidamente restabelece a aérea foliar fotossinteticamente ativa do dossel.

Variações na densidade populacional de perfilhos em gramíneas perenes, quando submetidas a diferentes inoculações microbiológicas, tem sido reportadas na literatura. No presente estudo, as inoculações microbiológicas não influenciaram a DPP, o que corrobora com os resultados obtidos por Pereira et al. (2019) trabalhando com o capim Marandu inoculado com *A. brasilense*, os quais não verificaram influência do inoculante bacteriano sobre a taxa de aparecimento (TAP), a taxa de mortalidade (TMP), a taxa de sobrevivência (TSP) e a densidade populacional de perfilhos (DPP).

Contudo, Leite et al. (2019) observaram aumento no número de perfilhos de *Urochloa brizantha* com inoculação de *A. brasilense* e descreveram essa associação como uma estratégia para manutenção do perfilhamento em gramíneas tropicais ao longo do ano e atribuem essa resposta à produção de fitormônios pela bactéria auxiliando a quebra de dormência das gemas e estimulando o aparecimento de novos perfilhos.

No presente ensaio, a ausência de efeito das inoculações sobre o número de perfilhos possivelmente ocorreu pela priorização das plantas em repor a área foliar dos perfilhos principais (basais) e seu sistema radicular, em detrimento de uma maior população de perfilhos, como pode ser observado nas respostas do porte das plantas, em que o contato com os microrganismos favoreceu maior altura média dos perfilhos (Figura 2A).

A produção de MS do pseudocolmo (PMSPC) do capim-buffel apresentou resposta significativa isolada para inoculações microbiológicas (Tabela 1) e tempo de rebrotação (Figura 3A). Os maiores acúmulos de pseudocolmo foram observadas com a inoculação de *A. brasilense* e com a coinoculação dos microrganismos, uma superioridade de 36,7 e 30,3%, respectivamente, sobre o controle (Tabela 1). Esse resultado reflete o potencial de crescimento e acúmulo de forragem proporcionado pelos microrganismos inoculados, já que esse componente estrutural é responsável pela sustentação de perfilhos mais pesados, produtivos e tem influência em sua arquitetura foliar, como pode ser visto no seu efeito na AP (Figura 2A).

O tempo de rebrotação proporcionou efeito linear crescente (Figura 3A) para a produção de MS do pseudocolmo do capim-buffel, com aumento de 409%, seguindo também os resultados observados para AP.

Com o avançar da idade da planta, o desenvolvimento do pseudocolmo é uma característica bem conhecida nas gramíneas forrageiras tropicais e representa um desafio para o manejo de pastagens, já que constitui um componente estrutural importante para manutenção de altas produtividades e ao mesmo tempo um material de baixo valor nutritivo para nutrição animal.

O comportamento de alongamento do pseudocolmo das gramíneas forrageiras tropicais apresenta variações a depender do hábito de crescimento da espécie em questão (decumbente, cespitoso, estolonífero ou rizomatoso), e se não cortado ou pastejado, ou seja, em crescimento livre, resulta no aparecimento e alongamento do colmo verdadeiro e, de acordo com as condições climáticas, como diminuição do fotoperíodo e baixa temperatura ambiente, pode favorecer a diferenciação do meristema apical vegetativo em floral.

Esse período de florescimento é particularmente precoce na espécie *Cenchrus ciliaris*, o que de acordo Luna et al. (2014) seria uma resposta adaptativa de algumas

plantas forrageiras cultivadas em condições semiáridas, onde os períodos de chuva são curtos e para a perpetuação da espécie o seu ciclo fenotípico é mais rápido.

No presente estudo, o início do aparecimento de inflorescência foi observado a partir dos 21 dias de rebrotação, o que demonstra essa estratégia do capim-buffel de encurtamento do seu ciclo reprodutivo para perpetuação da espécie.

As variáveis Produção de MS das folhas (PMSF) e Produção de MS da parte aérea (PMSPA) apresentaram interação significativa ($P < 0,05$) entre os fatores microrganismos e tempo de rebrotação (Tabela 1).

Aos 7, 14, 21, 28 e 35 dias de rebrotação, o tratamento inoculado com *A. brasilense* apresentou maior produção de MS de folhas que o tratamento controle, com superioridade de 317%, 37,8%, 21,28%, 10,8% e 67,13%, respectivamente (Figura 4A).

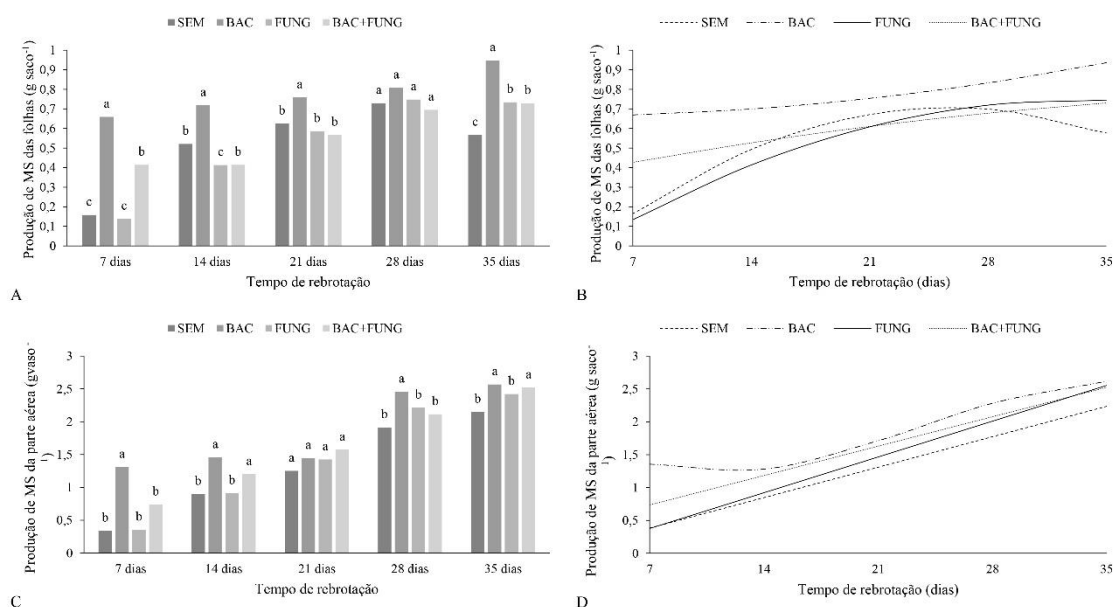


Figura 4. Desdobramento da interação entre inoculações microbiológicas dentro do tempo de rebrotação e tempo de rebrotação para cada inoculação sobre produção de MS das folhas (A e B) e da parte aérea (C e D) do capim-buffel. Médias seguidas da mesma letra dentro de cada tempo de rebrotação (A e C), não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. SEM (sem inoculação), BAC (*Azospirillum brasilense*), FUNG (*Rhizophagus intraradices*) e BAC+FUNG (*A. brasilense* + *R. intraradices*).

*Equações de regressão: Produção de MS das folhas (B): \hat{Y} SEM = $-0,00153x^2 + 0,07896x - 0,31282$ ($R^2 = 0,81$); \hat{Y} BAC = $0,00024781x^2 - 0,00089388x + 0,6632$ ($R^2 = 0,58$); \hat{Y} FUNG = $-0,00085918x^2 + 0,05791x - 0,22916$ ($R^2 = 0,85$); \hat{Y} BAC+FUNG = $-0,0001609x^2 + 0,01758x + 0,31188$ ($R^2 = 0,59$); Produção de MS da parte aérea (D): \hat{Y} SEM = $0,06612x - 0,07929$ ($R^2 = 0,73$); \hat{Y} BAC = $-0,00018003x^3 + 0,01274x^2 - 0,21659x + 2,309$ ($R^2 = 0,63$); \hat{Y} FUNG = $-0,0777x - 0,16682$ ($R^2 = 0,86$); \hat{Y} BAC+FUNG = $0,06385x + 0,28838$ ($R^2 = 0,88$).

De uma maneira geral, a superioridade na produção de folhas em plantas do capim-buffel inoculadas com *A. brasilense* nos diferentes tempos de rebrotação (Figura 4A), pode ser um resultado atribuído a capacidade desta bactéria de produzir e secretar

hormônios vegetais, como auxinas que favorecem a atividade de ápices radiculares, alongamento e ramificação do sistema radicular (Hungria et al., 2021). No presente estudo, a maior produção de MS das raízes em plantas inoculadas com a BPCP (Figura 5A), pode ser atribuída a uma maior capacidade de absorção de água e nutrientes, bem como da fixação biológica de nitrogênio (Santi et al., 2013), que favorece o processo de restauração foliar pós corte ou pastejo.

Já o menor desempenho das plantas inoculadas com *Rhizophagus intraradices* ou coinoculadas com ambos os microrganismos, principalmente nos primeiros períodos avaliados, quando comparados ao tratamento inoculado com bactéria se deu, possivelmente, pela natureza das associações/simbiose com a gramínea forrageira em período de rebrotação, já que a simbiose micorrízica é dependente do compartilhamento de nutrientes e fotoassimilados entre microrganismo e planta hospedeira, diferentemente das relações associativas do *A. brasilense*, que são também organismos de vida livre.

O corte de uniformização das plantas a 10 cm pode ter caracterizado uma intensidade de colheita que não favoreceu a manutenção da simbiose micorrízica, principalmente nos primeiros períodos de rebrotação avaliados, já que essa fase a planta prioriza a alocação de reservas orgânicas e fotoassimilados para rápida reposição foliar, em detrimento do sistema radicular e, conseqüentemente, da relação simbiótica.

De acordo com Faghihinia et al. (2020), uma maior intensidade de pastejo diminui a alocação de carbono para raízes, para a biomassa microbiana e estoques carbono no solo, que podem impactar negativamente a abundância e atividade de fungos micorrízicos arbuscular.

Biró et al. (2000) descreveram que o sucesso ou fracasso da coinoculação da bactéria *A. brasilense* com fungos micorrízicos arbusculares dependem do estágio fisiológico do hospedeiro, do tempo das infecções ou das demandas de nutrientes dos parceiros microsimbiontes.

De fato, o estímulo do crescimento da planta e produção de biomassa resultante da inoculação pode ajudar em uma rápida recuperação da forragem após o pastejo do gado, possibilitando a entrada na pastagem com o gado mais cedo e mais vezes durante a temporada (Hungria et al., 2021).

Os tratamentos inoculados assim como o controle, se ajustaram a um modelo quadrático, com maiores valores de PMSF aos 35 dias de rebrotação, para os tratamentos inoculados, e uma produção de MS das folhas máxima estimada de 0,71 g vaso⁻¹ aos 25,8

dias de rebrotação e, posteriormente, uma diminuição até os 35 dias de rebrotação (Figura 4B).

Esse comportamento das plantas do tratamento controle pode ter sido ocasionado pelo menor aporte hormonal e de nutrientes, que proporcionaria uma menor capacidade de manutenção do número de folhas vivas da espécie ao longo do tempo, quando comparado aos tratamentos inoculados, que através de características de promoção de crescimento como produção de fitormônios, maior absorção de fósforo e fixação biológica de nitrogênio pode ter mantido o potencial produtivo de folhas por mais tempo.

O aumento de folhas ao longo do período de rebrotação (Figura 4B) é uma característica de perfilhos desfolhados, e com meristemas apicais preservados em que a planta prioriza a geração de novas células e, conseqüentemente, de primórdios foliares para reposição da sua área fotossintética.

A produção de MS da parte aérea (PMSPA) do capim-buffel apresentou interação significativa entre o tempo de rebrotação e inoculações microbiológicas (Tabela 1).

Aos 7 dias de rebrotação, verificou-se superioridade no desenvolvimento inicial da parte aérea do tratamento inoculado com *A. brasilense* de 285%, 270% e 76%, respectivamente sobre o tratamento controle, inoculado com o FMA e coinoculado.

Com 2 semanas de rebrotação (14 dias) o tratamento inoculado com o *A. brasilense* apresentou maior produção de MS da parte aérea 62,3% superior que o controle e aos 21 dias não foi verificado diferença significativa entre as inoculações (Figura 4C). Aos 28 dias as plantas inoculadas com *A. brasilense* tiveram produção de MS da parte aérea 28% superior ao controle, e no último período avaliado (35 dias) também foi verificado maior produção em plantas em contato com a BPCP (19,6%) sobre o controle e valores intermediários para os tratamentos inoculados com FMA e coinoculados.

O curto espaço de tempo entre o corte e a primeira avaliação (7 dias) pode ter comprometido as reservas orgânicas do capim-buffel, e o *A. brasilense* possivelmente auxiliou as plantas nesta época de maior gasto energético pela retomada de crescimento, através da produção de fitormônio que estimularam o crescimento radicular (Figura 5A) e a produção de folhas (Figura 4A), restabelecendo uma condição estrutural adequada para captação de energia luminosa e uma arquitetura radicular capaz de fortalecer a planta dando condições para uma rápida recuperação pós corte ou pastejo.

Resultados distintos foram encontrados por González-Cañizares et al. (2020) avaliando o capim *Brachiaria hybrida* cv. Mulato II em condição de campo sob diferentes

inoculações microbiológicas (*Azospirillum brasilense*, *Rhizoglosum irregulare*, *Azospirillum brasilense* + *Rhizoglosum irregulare* e o controle) durante o período chuvoso, que observaram maior produção de MS na coinoculação frente as inoculações isoladas, apresentando uma superioridade de 10%, 25% e 41% sobre os tratamentos inoculados com a BPCP, com FMA e o controle, respectivamente.

De uma maneira geral, ficou evidente o benefício proporcionado pelas inoculações microbiológicas, principalmente pela bactéria *A. brasilense* na promoção de crescimento de folhas e parte aérea durante todo o período de rebrotação do capim-buffel, o que indica o potencial dessa biotecnologia no auxílio do uso eficiente e sustentável do pasto.

Fibach-Paldi et al. (2012) reportaram que as bactérias do gênero *Azospirillum* spp. podem contribuir para a nutrição de nitrogênio das plantas pelo processo FBN, podendo atingir de 20 - 40 kg ha⁻¹ de N. Já Leite et al. (2019), mencionaram que a utilização de inoculação com *A. brasilense* permitiram uma redução no uso de fertilizantes nitrogenados de 20% em pastos de *Urochloa brizantha* cv. Marandu.

Esse aporte de N proporcionada pela bactéria pode contribuir para auxílio da rebrotação de gramíneas forrageiras tropicais, pois esse elemento é considerado o principal nutriente para a manutenção da produtividade das gramíneas forrageiras (Cruz et al., 2010), sendo o mais importante constituinte das proteínas que participam ativamente na síntese dos compostos orgânicos, que formam a estrutura vegetal (Barcelos et al, 2011).

Quando há disponibilidade de nitrogênio logo após o corte ou pastejo, ocorre uma rápida expansão das folhas, repondo rapidamente os tecidos fotossintéticos, favorecendo a taxa de crescimento cultural, pela rápida restauração da área foliar e pelo aumento da taxa assimilatória líquida (Paciullo et al., 1998), e promovendo, assim, a recuperação da planta forrageira e, conseqüentemente, o vigor de rebrotação (Cecato et al., 2000).

Os FMAs, de acordo com Guimarães et al. (2022), também podem beneficiar as plantas forrageiras pelo aumento da exploração do solo e, conseqüentemente, a eficiência de absorção de nutrientes (N, K, Ca, Mg, Zn, cobre (Cu), manganês (Mn) e especialmente P), e além disso melhorar os atributos físicos, químicos e biológicos do solo.

Outro fator de promoção de crescimento proporcionado pela inoculação de microrganismos promotores de crescimento de plantas é a síntese de fitormônios, sendo as auxinas, os principais fitormônios liberados por *A. brasilense* às plantas hospedeiras,

que promovem o crescimento das raízes e da parte aérea (Leite et al., 2019), aumentando a produção de biomassa e concentração de clorofila (Fukami et al., 2018).

Ao longo do período de rebrotação foi constatado uma resposta linear positiva para os tratamentos controle, com *R. intraradice* e coinoculação, apresentando uma maior produção aos 35 dias (Figura 4D). No que concerne à resposta do tratamento inoculado com *A. brasilense*, a curva se ajustou a um comportamento cúbico, com diminuição inicial e retomada de crescimento até o ponto máximo aos 35 dias de rebrotação (Figura 4D).

De uma maneira geral, observaram-se respostas semelhantes na produção de parte aérea do capim-buffel (Figura 4C), na produção de MS de folhas (Figura 4A) e a altura de plantas (Figura 2A) ao longo do tempo, com destaque inicial para plantas inoculadas com a BPCP e com avanço do período de rebrotação uma melhoria na promoção de crescimento das plantas coinoculadas.

A maior produção de parte aérea do capim-buffel com aumento do período de rebrotação é um reflexo da maior produção de folhas e pseudocolmo com avançar do período de crescimento das plantas.

A influência do tempo de rebrotação sobre o crescimento de folhas foi constatado por Pereira et al. (2019) avaliando as características morfogênicas e estruturais do capim *Cenchrus ciliaris* em diferentes períodos de rebrotação (21, 35, 49 e 63 dias), que observaram maiores taxas de alongamento foliar até os 35 dias, e atribuíram esse comportamento à presença de inflorescências e concluíram que o capim deve ser manejado até os 21 dias para evitar a redução do número de folhas vivas.

A produção de MS das raízes do capim-buffel apresentou interação significativa para inoculações microbiológicas e tempo de rebrotação (Tabela 1). Nos primeiros dias após o corte (7 dias) o sistema radicular do capim-buffel inoculado com o *A. brasilense* foi superior em 108%, 56% e 124%, respectivamente quando comparado ao controle, FMA e coinoculado (Figura 5A).

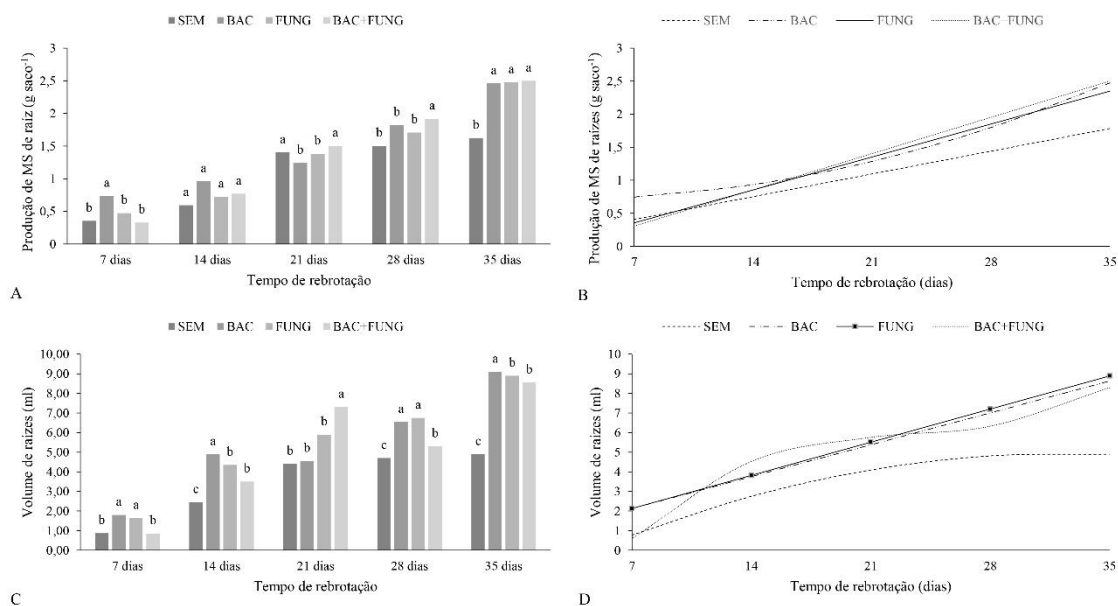


Figura 5. Desdobramento da interação entre inoculações microbiológicas dentro do tempo de rebrotação e tempo de rebrotação para cada inoculação sobre produção de MS das raízes (A e B) e volume da raiz (C e D) do capim-buffel. Médias seguidas da mesma letra dentro de cada tempo de rebrotação (A e C), não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. SEM (sem inoculação), BAC (*Azospirillum brasilense*), FUNG (*Rhizophagus intraradices*) e BAC+FUNG (*A. brasilense* + *R. intraradices*).

*Equações de regressão: Produção de MS das raízes (B): $\hat{Y}_{SEM} = -0,04921x + 0,0623$ ($R^2 = 0,75$); $\hat{Y}_{BAC} = 0,00165x^2 - 0,00759x + 0,7178$ ($R^2 = 0,86$); $\hat{Y}_{FUNG} = -0,145 + 0,07129x$ ($R^2 = 0,84$); $\hat{Y}_{BAC+FUNG} = -0,0001609x^2 + 0,01758x + 0,31188$ ($R^2 = 0,91$); Volume de raízes (D): $\hat{Y}_{SEM} = -0,00641x^2 + 0,41653x - 1,825$ ($R^2 = 0,78$); $\hat{Y}_{BAC} = 0,505 + 0,23214x$ ($R^2 = 0,75$); $\hat{Y}_{FUNG} = 0,44 + 0,24143x$ ($R^2 = 0,63$); $\hat{Y}_{BAC+FUNG} = 0,00099611x^3 - 0,06946x^2 + 1,67925x - 8,1$ ($R^2 = 0,62$).

Com 14 dias de rebrotação, as plantas em contato com o *A. brasilense* apresentaram uma produção de raízes 62% maior que o tratamento controle e valores intermediários para aquelas inoculadas com o FMA e coinoculadas. E aos 21 dias de rebrotação todos os tratamentos apresentaram resultados semelhantes.

Aos 28 dias verificou-se uma superioridade da produção de MS de raízes do capim-buffel coinoculado e inoculado com a BPCP sobre o tratamento controle e com 35 dias de rebrotação todos os tratamentos inoculados apresentaram produção de MS de raízes superior ao controle (Figura 5A).

O volume de raízes (VR) do capim-buffel apresentou interação significativa (Tabela 1) entre o tempo de rebrotação e inoculações microbiológicas. Aos 7 e 28 dias após corte podemos observar um maior VR para os tratamentos inoculados isoladamente com o FMA e a BPCP, frente ao tratamento controle (Figura 5C).

Já aos 14 dias de rebrotação nota-se maior volume de raízes do tratamento inoculado com *A. brasilense* e *R. intraradices*, e aos 21 dias de rebrotação o tratamento

coinoculado apresentou uma superioridade de 66 e 60%, sobre os tratamentos controle e com a presença da BPCP, respectivamente, e, valores intermediários para as plantas inoculadas com o FMA. No último período de rebrotação avaliado (35 dias), verifica-se superioridade do volume de raiz das plantas inoculadas sobre o controle.

A maior produção de MS das raízes dos tratamentos inoculados quando comparados ao controle, demonstra o benefício proporcionado pelas inoculações microbiológicas sobre o desenvolvimento radicular, o que pode melhorar a capacidade de resiliência das plantas forrageiras a condições de estresse abióticos, como o déficit hídrico e a baixa disponibilidade de nutrientes.

Estudos sobre o efeito de inoculações com microrganismos benéficos do solo sobre o crescimento radicular de gramíneas tem demonstrado a importância dessas associações sobre as taxas de crescimento radicular, e isso se dá principalmente pelo papel desses microrganismos na produção de fitormônios de crescimento (AIA), fixação biológica de Nitrogênio (FBN) e melhoria na absorção de fósforo (Calabrese et al., 2019; Fukami et al., 2017; Santos et al., 2021; Santi et al., 2013).

O menor desempenho produtivo da parte aérea e radicular dos tratamentos inoculados com o FMA, principalmente, nos primeiros períodos de rebrotação avaliados, pode ser um reflexo do corte de uniformização, pois as plantas priorizam o rápido desenvolvimento da parte aérea (folhas fotossinteticamente ativas) em detrimento do sistema radicular, e das reservas orgânicas Segundo Miller (2012), se o desfolhamento ou corte for de alta intensidade ou frequência, pode ocorrer um estresse nessa relação simbiótica entre pasto e fungos micorrízicos arbusculares, já que esses últimos passam a se tornar “sumidouros” concorrentes por fotoassimilados limitados, influenciando indiretamente a dinâmica de microrganismos da rizosfera.

De acordo com Xun et al. (2018), apesar do conhecimento limitado dos mecanismos pelos quais os microrganismos do solo reagem ao corte/pastejo ou período de rebrotação de plantas forrageiras, pode-se afirmar que essas condições de estresse modificam a comunidade dominante de microrganismos na rizosfera, ocorrendo a diminuição da simbiose com FMA e, em contrapartida, ocorre dominância de bactérias de crescimento rápido.

Tolkkinen et al. (2015) descreveram que, em condições de pastejo intensivo, a população bacteriana da rizosfera se torna dominante enquanto a abundância de FMAs diminui. Millard & Singh (2010) demonstraram que comunidades bactérias são mais

influenciadas pelo solo, enquanto as micorrízicas são influenciadas principalmente pela vegetação. Ainda não há consenso sobre se o comportamento de flutuações microbiológicas do solo em áreas sob pastejo teriam impacto sobre a eficiência de inoculações de insumos biológicos.

Apesar de existir a necessidade de mais estudos para compreender as relações entre microrganismos e plantas forrageiras em período de rebrotação, essas informações, nos levam a supor que, na dinâmica de crescimento e produção do sistema radicular do capim-buffel, a bactéria *A. brasilense* auxilia o rápido desenvolvimento radicular após o corte, já que aos 7 dias as plantas apresentaram maior produção de raízes que os demais tratamentos (Figura 5A), proporcionando uma vantagem competitiva. Aliado à sua rápida formação de folhas (Figura 4A). Esses resultados, podem indicar a efetividade do auxílio bacteriano no momento de maior estresse das plantas (primeiros dias após o corte).

Ao longo da rebrotação (21, 28 e 35 dias), os tratamentos com a presença do *R. intraradices* proporcionaram produções do sistema radicular superiores ou semelhantes aos inoculados com a BPCP, o que demonstra que com o passar do período após a defolha, a coinoculação apresenta-se como uma associação benéfica para o desenvolvimento da parte aérea e radicular das plantas, deixando a planta mais produtiva e bem estruturada para um novo ciclo de colheita da forragem.

Os tratamentos controle e FMA apresentaram comportamento linear crescente, com aumentos de 357,2% e 423,5% na produção radicular, dos 7 para os 35 dias de rebrotação, respectivamente. Já os tratamentos inoculados com *A. brasilense* e coinoculado apresentaram um comportamento quadrático, com maiores produções aos 35 dias de rebrotação (Figura 5B).

Na Figura 6, é possível observar o desenvolvimento visual das raízes do capim-buffel com as diferentes inoculações, aos 7 e 35 dias de rebrotação.

Os tratamentos inoculados com *A. brasilense* e *R. intraradices* tiveram comportamento linear crescente do volume de raízes com o avanço do período de rebrotação (Figura 5D), apresentando um crescimento de 405% e 439%, da menor para o maior período de rebrotação. Já para os tratamentos controle e coinoculação, comportamentos, quadrático e cúbico foram verificados, maiores valores aos 35 dias de rebrotação.

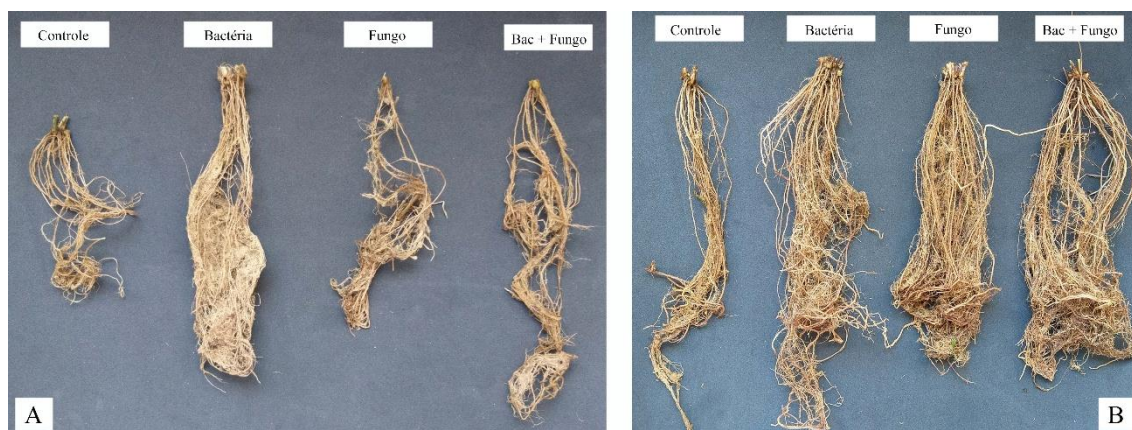


Figura 6. Raízes de capim-buffel inoculadas com diferentes microrganismos aos 7 dias (A) e aos 35 dias (B) de rebrotação.

A associação desses microrganismos pode fortalecer as plantas para diferentes estresses abióticos presentes nos sistemas de produção à pasto em sequeiro na região semiárida, principalmente quando submetidas à déficit hídrico, altas temperaturas e baixa disponibilidade de nutrientes no solo.

O efeito benéfico do *A. brasilense* no rápido desenvolvimento radicular e parte aérea pós corte do capim-buffel, pode indicar uma estratégia de rápida estruturação da planta após período de ocupação (lotação rotacionada) ou após rebaixamento do pasto (lotação contínua), sendo ainda necessário estudos para verificar a eficiência das associações microbiológicas e as plantas a campo e a longo prazo.

Já, a partir dos 21 dias de rebrotação observa-se (Figura 5A) um maior desenvolvimento do sistema radicular das plantas de capim-buffel dos tratamentos coinoculados, o que pode indicar a efetividade do sinergismo dos dois microrganismos na eficácia de promoção de crescimento da planta e supostamente uma efetividade do processo simbiótico entre planta e micorrizas.

O maior desenvolvimento do sistema radicular do capim-buffel coinoculado pode melhorar a estruturação radicular das plantas, fornecendo uma robustez frente aos múltiplos estresses presente no campo, e também possibilita maior sequestro e carbono nas áreas pastoris, já que a presença das hifas extraradiciais podem ser incorporadas aos solos sob pastagens.

Segundo Bellone & Bellone Silvia (2012), o aumento da atividade fixação de nitrogênio e biomassa radicular pela inoculação de *Azospirillum brasilense* e *Glomus intraradices* promove a absorção de nutrientes, bem como o fornecimento de nitrogênio

e outras substâncias promotoras de crescimento, sendo assim úteis na proteção da planta contra diversas condições de estresse.

As hifas extra radiculares presentes em associações simbióticas entre FMA e plantas forrageiras pode representar de 20 a 30% do carbono da biomassa microbiana e com uma produção anual de estimada de 28 m/cm³ e uma renovação anual de 26% (Miller et al., 1995; Miller & Kling, 2000), podendo receber até 10% dos fotoassimilados das plantas hospedeiras (Leak et al., 2004) aliado a isso, o fato das hifas serem predominantemente compostas de quitina (carboidrato recalcitrante a decomposição) pode proporcionar um acúmulo de resíduos de hifas na matriz do solo (Staddon et al., 2003), que pode favorecer o estoque de carbono em áreas de pastagens.

De maneira geral, foi possível observar uma expressiva ação dos microrganismos para processos de recuperação pós corte das plantas de capim-buffel, porém existe a necessidade de mais estudos para compreender as interações dessa relação tripartite e a real contribuição de cada microrganismo e sua sinergia ou competição no tempo e espaço rizosférico em ambientes pastoris.

São necessários estudos à campo e de longo prazo para validação do uso estratégico destes insumos biológicos em ambientes pastoris, bem como verificar aspectos práticos, como a necessidade de reinoculação, potencial substituição a adubação nitrogenada, além do seu papel na recuperação de pastagens degradadas.

3.4 CONCLUSÕES

O capim-buffel cv. Áridus responde às associações microbiológicas através do crescimento da parte aérea e raiz ao longo do período de rebrotação.

O *Azospirillum brasilense* auxilia a rápida recuperação foliar do capim-buffel pós desfolha, enquanto a coinoculação proporciona maior desenvolvimento do sistema radicular com o avançar do tempo de rebrotação.

A biofertilização com *A. brasilense* e a associação entre *A. brasilense* e *R. intraradices* constituem alternativas promissoras a serem usadas como estratégia de rápida recuperação pós-pastejo do capim-buffel, podendo intensificar o seu uso com a redução dos ciclos de manejo do pasto.

As inoculações com *A. brasilense* e sua coinoculação com *R. intraradice* são estratégias que favorecem a rápida recuperação do dossel forrageiro após a desfolha e uma melhor estruturação do sistema radicular do capim-buffel.

3.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRADE, W.R; SALES, E.C.J; RIGUEIRA, J.P.S; GOMES, V.M. RUFINO, L.D; PIRES, D.A.A; MOURA, M.M.A.M; DAVID, G.S.S; SILVA, M.C.A; JESUS, M.O; BARROSO, A.J.M.A; CHAMONE, J.M.A. AND MONÇÃO, F.P. Hay Tifton 85 grass under nitrogen doses in different days of regrowth. **Acta Scientiarum. Animal Sciences [online]**. v. 40, p.1-6, 2018.

BARCELOS, A. F.; LIMA, J. A; PEREIRA, J. P; GUIMARÃES, P. T. G; EVANGELISTA, A. R; GONÇALVES, C. C. M. **Adubação de capins do gênero *Brachiaria***. Belo Horizonte: EPAMIG, 2011. 84p.

BEHROOZ, A.; VAHDATI, K.; REJALI, F.; LOTFI, M.; SARIKHANI, S.; LESLIE, C. Arbusculos Mycorrhiza and Plant Growth-promoting Bacteria Alleviate Drought Stress in Walnut. **Hortscience**, v.54(6), p.1087–1092, 2019.

BELLONE, C; CARRIZO DE BELLONE, S. Interaction of *Azospirillum brasilense* and *Glomus intraradix* in sugar cane roots. **Indian J Microbiol**, v.52(1), p.70–75, 2012.

BIRÓ, B; KÖVES-PÉCHY, K; VÖRÖS, I; TAKÁCS, T; EGGENBERGER, P; STRASSER, R.J. Interrelations between *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixers and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of alfalfa in sterile, AMF-free or normal soil conditions. **Appl Soil Ecol**, v.15, p.159–168, 2000.

BULEGON, L.G.; BATTISTUS, A.G.; GUIMARAES, V.F.; INAGAKI, A.M.; OFFEMANN, L.C.; DE SOUZA, A.K.P.; DE OLIVEIRA, P.S.R. Physiological responses of “*Urochloa ruziziensis*” inoculated with “*Azospirillum brasilense*” to severe drought and rehydration conditions. **Australian Journal of Crop Science**, v.11(10). P. 1283-1289, 2017.

CALABRESE, S; CUSANT, L; SARAZIN, A; NIEHL, A; ERBAN, A; BRULÉ, D; RECORBET, G; WIPF, D; ROUX, C; KOPKA, J; BOLLER, T; COURTY, P. Imbalanced Regulation of Fungal Nutrient Transports According to Phosphate Availability in a Symbiosome Formed by Poplar, Sorghum, and *Rhizophagus irregularis*. **Frontiers in Plant Science**, v.10, Pag 1 - 20, 2019.

CAVAGNARO, R. A.; OYARZABAL, M.; OESTERHELD, M.; GRIMOLDI, A. A. Species-specific trade-offs between regrowth and mycorrhizas in the face of defoliation and phosphorus addition. **Fungal Ecology**, 51, p.1-10, 2021.

CECATO, U.; YANAKA, F. Y.; DE BRITO FILHO, M. R. T.; DOS SANTOS, G. T.; DO CANTO, M. W.; ONORATO, W. M.; PETERNELLI, M. Influência da adubação nitrogenada e fosfatada na produção, na rebrota e no perfilhamento do capim-marandu (*Brachiaria brizantha* [Hochst] Stapf. cv. Marandu). **Acta Scientiarum. Animal Sciences**, 22, 817-822, 2000.

CFSEMG - COMISSÃO DE FERTILIDADE DO SOLO DO ESTADO DE MINAS GERAIS – CFSEMG. **Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 5a Aproximação** / RIBEIRO, A.C.; GUIMARÃES, P. T. G.; ALVAREZ, V. H. V. (Eds.) Viçosa, MG: 359p, 1999.

CRUZ, R. S.; SANTOS, A. C.; SILVA, J. E. C.; ALEXANDRINO, E.; SILVA, W. S.; RIBEIRO, R. E. P. Crescimento do capim Xaraés estabelecido em duas classes de solos e submetido a doses crescentes de nitrogênio no norte tocaninense. **Revista Acadêmica, Ciência Agrária e Ambiental**, Curitiba, v. 8, n. 1, p. 61- 69, 2010.

DIAS, M, DE S, FLORENTINO, L.A; RABÊLO, F.H.S; REZENDE, A.V.; SOUZA, F.R. DA C; BORGIO, L. Morphological, productive, and chemical traits of xaraés grass: nitrogen topdressing versus inoculation with diazotrophic bacteria. **Ciência Animal Brasileira [online]**. v. 20, p.1 – 12. 2019.

DOMÍNGUEZ-NÚÑEZ, J.A.; BERROCAL-LOBO, M; AND ALBANESI, A. S; **Chapter: Interaction of *Azospirillum* and *Mycorrhiza***. In Cassán, F.D., Okon, Y.; and Creus, C.M. (eds) **Handbook for *Azospirillum***, Springer international Publishing, p.13. 2015.

FAGHIHINIA, M.; ZOU, Y.; CHEN, Z.; BAI, Y.; LI, W.; MARRS, R.; STADDON, P.L. Environmental drivers of grazing effects on arbuscular mycorrhizal fungi in grasslands, **Applied Soil Ecology**, v. 153, p.1-11, 2020.

FIBACH-PALDI, S.; BURDMAN, S.; OKON, Y. Key physiological properties contributing to rhizosphere adaptation and plant growth promotion abilities of *Azospirillum brasilense*. **FEMS Microbiol. Lett.** 326, 99–108, 2012.

FUKAMI, J.; CEREZIN, P.; HUNGRIA, M. *Azospirillum*: benefits that go far beyond biological nitrogen fixation. **AMB Express** 8, 73, 2018.

FUKAMI, J; OLLERO, F.J; MEGÍAS, M; HUNGRIA, M. Phytohormones and induction of plantstress tolerance and defense genes by seed and foliar inoculation with *Azospirillum brasilense* cells and metabolites promote maize growth. **AMB Express**. v.7, p.1-13, 2017.

GONZÁLEZ-CAÑIZARES, P. J.; REYES-ROUSEAUX, R.; FERNÁNDEZ-MILANÉS, D; SAN JUAN-RODRÍGUEZ, A.N; DOPICO-RAMÍREZ, D; RAMÍREZ-PEDROSO, J.F.; & FUNDORA-SÁNCHEZ, L.R. Biofertilization with *Rhizoglosum irregularulare* and *Azospirillum brasilense* in *Brachiaria hybrid* cv. Mulato II. **Cultivos Tropicales**, v. 41, n. 3, p. 1-16, 2020.

HUNGRIA, M.; RONDINA, A.B.L.; NUNES, A.L.P.; ARAUJO, R.S. & NOGUEIRA, M.A. Seed and leaf-spray inoculation of PGPR in *brachiarias* (*Urochloa* spp.) as an economic and environmental opportunity to improve plant growth, forage yield and nutrient status. **Plant Soil**, v.463, p.171–186, 2021.

HUNGRIA, M.; NOGUEIRA, M.A.; ARAUJO RS. Inoculation of *Brachiaria* spp. with the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum brasilense*: An environment-friendly component in the reclamation of degraded pastures in the tropics. **Agriculture, Ecosystems & Environment** 221, 125–131, 2016.

LEITE, R.C.; DOS SANTOS, J.G.D.; SILVA, E.L.; ALVES, C.R. C.R.; HUNGRIA, M.; LEITE, R da C AND DOS SANTOS, A.C. Productivity increase, reduction of nitrogen fertiliser use and drought-stress mitigation by inoculation of Marandu grass (*Urochloa brizantha*) with *Azospirillum brasilense*. **Crop & Pasture Science**, v.70, p.61–67, 2019.

LEAKE, J; JOHNSON, D; DONNELLY, D.; MUCKLE, G.; BODDY, L; AND READ, D. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. **Canadian Journal of Botany**, v.82, p.1016–1045.

LUNA, A. A.; DIFANTE, G. S.; MONTAGNER, D. B.; EMERENCIANO NETO, J. V.; ARAÚJO, I. M. M.; OLIVEIRA, L. E. C. Características morfogênicas e acúmulo de forragem de gramíneas forrageiras sob corte. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 30, n. 6, p. 1803-1810, 2014.

MILLARD, P; SINGH, B.K. Does grassland vegetation drive soil microbial diversity? **Nutr Cycl Agroecosystems**.v.88, p.147–158, 2010.

MILLER, R.M.; WILSON, G.W.T.; AND JOHNSON, N.C. **Arbuscular mycorrhizae and grassland ecosystems**. Chapter 3. In Biocomplexity of plant-fungal interactions. Edited by D. Southworth. Wiley-Blackwell. p. 59–84. 2012.

MILLER, R.M; REINHARDT, D.R; JASTROW, J.D. External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. **Oecologia**, v.103, p.17–23, 1995.

MILLER, R.M; KLING, M. The importance of integration and scale in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Plant and Soil**, v.226, p.295–309, 2000.

PACIULLO, D.S.C.; GOMIDE, J.A.; RIBEIRO, K.G. Adubação nitrogenada do capim elefante cv. Mott 1. Rendimento forrageiro e características morfogênicas ao atingir 80 e 120 cm de altura. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.27, n.6, p.1069-1075, 1998.

PEREIRA, G.F; EMERENCIANO NETO, J.V.; DIFANTE, G.S.; ASSIS, L.C.S.C. AND LIMA, P.O. “Morphogenic and structural characteristics of tropical forage grasses managed under different regrowth periods in the Brazilian semi-arid region.” **Semina: Ciências Agrárias**, v. 40, n. 1. p. 283-292, 2019.

PINC, M.M.; CIONE JUNIOR, D.A.; BAZZANELLA NETE, M.; POLI, E; DALMAGRO, M.; DONADEL, G.; OTÊNIO, J. K.; ALBERTON, O. Crescimento e nutrição da *Urochloa brizantha* cv. Marandu inoculada com bactéria promotora de crescimento vegetal e sob diferentes doses de nitrogênio. **Research, Society and Development**, v. 9, n.10, p.1-16, 2020.

ROUSEAUX, R.R; CAÑIZARES, P.J.C.; PEDROSO, J.F.R. Biofertilization with *Azospirillum brasilense* and *Rhizogloium irregulare* and reduction of nitrogen fertilization in *Urochloa* hybrid cv. Mulatto II. **Cuban Journal of Agricultural Science**, v. 54, n.4, p.611-620, 2020.

SANTOS, M.S; NOGUEIRA MA; HUNGRIA M. Outstanding impact of *Azospirillum brasilense* strains Ab-V5 and Ab-V6 on the Brazilian agriculture: Lessons that farmers are receptive to adopt new microbial inoculants. **Rev Bras Cienc Solo**. V.45, p.1-31, 2021.

SANTI, C; BOGUSZ, D; FRANCHE, C. Biological nitrogen fixation in non-legume plants. **Ann Bot**. v.111, p. 743–767, 2013.

SANTOYO, G; GAMALERO, E; GLICK B. R. Mycorrhizal-Bacterial Amelioration of Plant Abiotic and Biotic Stress. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, v.5, p. 139. 2021.

SILVA, D. A. M. da; PEREIRA, G. F.; EMERENCIANO NETO, J. V.; SANTOS, R. da S.; GRACINDO, ÂNGELA P. A. C.; GURGEL, A. L. C.; GUT, G. A. P.; BEZERRA, M. G. da S. Responses of buffel grass to different regrowth periods and residue heights. **Research, Society and Development**, v.9, n.11, p. p.1-12, 2020.

SOUZA, M.S.T.; BAURA, V.A.; SANTOS, S.A.; FERNANDES-JÚNIOR, P.I.; REIS F.B.; JUNIOR MARQUES, M.R.; PAGGI, G.M.; SILVA, B.M. *Azospirillum spp.* From native forage grasses in Brazilian Pantanal floodplain: biodiversity and plant growth promotion potential. **World Journal of Microbiology & Biotechnology** 33, 81, 2017.

STADDON, P.L.; RAMSEY, C.B; OSTIE, N.; INESON, P.; FITTER, A.H. Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ¹⁴C. **Science**, v.300, p.1138–1140, 2003.

STATISTICAL ANALYSIS SYTEM INSTITUTE. SAS/STAT. **Guide of personal computers**. Version 9.0. Inc., Cary, NC, 2002.

TOLKKINEN, M; MYKRÄ, H; ANNALA, M; MARKKOLA, AM; VUORI, K.M; MUOTKA, T. Multistressor impacts on fungal diversity and ecosystem functions in streams: natural vs. anthropogenic stress. **Ecology**. v.96, p.672–683, 2015.

XUN, W.; YAN, R.; REN, Y.; JIN, D.; XIONG, W.; ZHANG, G.; CUI, Z.; XIN, X.; & ZHANG, R. Grazing-induced microbiome alterations drive soil organic carbon turnover and productivity in meadow steppe. **Microbiome**, n.6, v.170, p.1-13, 2018.

IV - CAPÍTULO II

MITIGAÇÃO DO ESTRESSE HÍDRICO DO CAPIM-BUFFEL PELA INOCULAÇÃO DE MICRORGANISMOS PROMOTORES DE CRESCIMENTO DE PLANTAS

Resumo: Objetivou-se avaliar o efeito da inoculação de *Rhizophagus intraradices* e *Azospirillum brasilense* e diferentes disponibilidades hídricas sobre parâmetros fisiológicos, morfogênicos e produtivos do capim-buffel. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, durante o período de outubro à dezembro de 2020, em esquema fatorial 4x2, em um delineamento de bloco ao acaso (DBC). Os fatores foram a inoculação microbiológica: com *Azospirillum brasilense* + *Rhizophagus intraradices* e não inoculado (controle) e quatro diferentes disponibilidades hídricas: 20, 40, 60 e 80% da capacidade de vaso, com cinco repetições, totalizando 40 vasos plásticos com capacidade de 12 litros. A quantidade de unidades experimentais foi duplicada, mantendo a mesma configuração do experimento principal para avaliação da reidratação dos tratamentos após o período de estresse hídrico, utilizando-se mais 40 vasos para esse objetivo. Foram utilizadas quatro plantas por unidade experimental de *Cenchrus ciliaris* cv. Áridus produzidas a partir de sementes comerciais. Houve interação significativa entre a inoculação e disponibilidades hídricas para os parâmetros condutância estomática, densidade populacional de perfilhos e clorofilas b, totais, carotenoides e razão clorofila a/b, com destaque da melhoria destes parâmetros em condição de estresse hídrico e inoculados com os microrganismos estudados. A menor disponibilidade hídrica afetou negativamente diversos parâmetros fisiológicos do capim-buffel, proporcionando uma diminuição de 27% no valor do conteúdo relativo de água, 81% no potencial hídrico, 50% no índice de clorofila SPAD e aumento nos valores de prolina e eficiência de uso da água, sendo esses últimos indicativos da adaptação da espécie a menor disponibilidade hídrica. Já as maiores disponibilidades hídricas influenciaram positivamente as características morfogênicas, conferindo aumentos de 28% no aparecimento foliar, 50% no alongamento foliar, diminuição de 3 dias na duração de vida, folhas 19% maiores e índice de área foliar 40% superior do que as plantas submetidas maior restrição hídrica. A produção da parte aérea, folhas e raízes tiveram um aumento de 45%, 49% e 61%, respectivamente, com aumento da disponibilidade hídrica. A inoculação teve efeitos isolados de promoção de crescimento sobre o status hídrico do capim-buffel, através de maiores valores de conteúdo relativo de água (12%), potencial hídrico (19%), eficiência de uso da água (13%) e menor teor de prolina nas folhas. Promovendo também maiores taxas de alongamento foliar (25%) e maior produção de MS da parte aérea (14%) e raízes (20%). O estresse hídrico afeta a fisiologia e desenvolvimento produtivo do capim-buffel cv. Áridus. A inoculação é capaz de mitigar os efeitos do estresse hídrico severo do capim-buffel.

Palavras-chave: bactéria diazotrófica, *cenchrus ciliaris*, fungo micorrízico, co-inoculação, restrição hídrica

MITIGATION OF WATER STRESS IN BUFFEL GRASS BY INOCULATION OF PLANT GROWTH PROMOTING MICRO-ORGANISMS

Abstract: The purpose was to evaluate the inoculation effect of *Rhizophagus intraradices* and *Azospirillum brasilense*, and different water availabilities on physiological, morphogenetic and productive parameters of buffel-grass. The experiment was conducted in a greenhouse from October to December 2020, in factorial scheme 4x2, in a randomized block design (RBD). The factors were microbial inoculants with *Azospirillum brasilense* + *Rhizophagus intraradices* and uninoculated (control) and four different water availabilities: 20, 40, 60 and 80% of pot capacity, with five replications, totaling 40 plastic pots with a capacity of 12 liters. The number of experimental units was doubled, maintaining the same configuration of the main experiment to evaluate the rehydration of treatments after the period of water stress, using 40 more pots for this purpose. It was used four plants per experimental unit of *Cenchrus ciliaris* cv. Aridus produced from commercial seeds. There was a significant interaction between inoculation and water availability for the parameters of stomatal conductance, tiller population density and chlorophyll b and total, carotenoids and chlorophyll a/b ratio, highlighting the improvement of these parameters under water stress conditions and inoculated with the studied microorganisms. The lowest water availability negatively affected several physiological parameters of buffel-grass, providing a decrease of 27% in the value of relative water content, 81% in water potential, 50% in the index of SPAD chlorophyll and an increase in proline values and efficiency of water use, and the latter indicative of the adaptation of the species are the lowest water availability. The greater water availability positively influenced the morphogenetic characteristics, conferring increases of 28% in leaf appearance, 50% in leaf elongation, decrease of 3 days in lifespan, 19% larger leaves and a 40% index of leaf area higher than the plants subjected to greater water restriction. Due to the increase of water availability, the production of shoots, leaves and roots increased 45%, 49% and 61%, respectively. Inoculation had isolated growth-promoting effects on water status of buffel-grass, through higher relative water content (12%), water potential (19%), water use efficiency (13%) and lower of proline in the leaves, also promoting higher rates of leaf elongation (25%) and higher DM production in shoots (14%) and roots (20%). Water stress affects the physiology and productive development of buffel-grass cv. Aridus. Inoculation is capable of mitigating the effects of severe water stress on buffel-grass.

Keywords: diazotrophic bacteria, *cenchrus ciliaris*, mycorrhizal fungus, co-inoculation, water restriction

4.1 INTRODUÇÃO

A pecuária à pasto no Brasil é composta, predominantemente, por gramíneas forrageiras, que apesar de sua rusticidade e adaptação aos ambientes tropicais, estão sujeitas às variações climáticas comuns em sistemas de cultivo de sequeiro e que influenciam sua capacidade produtiva e persistência ao longo do tempo.

O impacto de um clima cada vez mais instável, proporcionado pelos efeitos do aquecimento global, será mais frequente nos sistemas de cultivo de sequeiro, os quais compreendem mais de 40% das terras aráveis do mundo (Bhattacharyya et al., 2021).

Kumar & Verma (2018) enfatizaram que as condições de estresse abiótico impostas à planta em condições de cultivo natural têm uma ampla gama de efeitos na morfologia, fisiologia, bioquímica e até na regulação de genes das plantas, sendo os principais estresses aqueles ligados à variação da temperatura, ao déficit hídrico, salinidade e aos poluentes de metais pesados, por serem os principais fatores relacionados às mudanças climáticas.

Dentre as condições climáticas que afetam o desenvolvimento das plantas, os eventos de seca estão entre os fatores abióticos que impõem periodicamente, desafios para espécies tropicais, impactando a fisiologia das plantas e, portanto, a sua produtividade (Beloni et al., 2018).

Plantas forrageiras sob estresse hídrico são afetadas pela diminuição do alongamento das folhas (Coutinho et al., 2015), divisão e crescimento celular (Anjum et al., 2011), estresse oxidativo (Taiz et al., 2017), degradação de pigmentos fotossintéticos (Souza et al., 2021), senescência foliar (Costa et al., 2017), diminuição da eficiência fotossintética e redução da massa seca na parte aérea (Tommasino et al., 2018), o que resulta em perdas em termos de valor nutricional da forragem, oferta de forragem e consequentemente, desempenho animal.

Frente a todos esses desafios torna-se importante a busca por medidas sustentáveis para convivência e adaptação dos sistemas de produção à pasto nestas condições, principalmente, aquelas como baixo impacto ambiental e que diminuam os prejuízos ocasionados pelo estresse abiótico às plantas forrageiras.

De acordo com Mellidou & Karamanoli (2022), o uso de microrganismos benéficos do solo, como as bactérias promotoras de crescimento vegetal (BPCV) e fungos

micorrízicos arbusculares (FMA), são estratégias sustentáveis para melhorar a eficiência de uso de recursos naturais e uma alternativa importante para melhoraria da resiliência e segurança alimentar das atividades agrícolas em cenários de mudanças climáticas.

Segundo Vocciante et al. (2022), o uso de BPCP têm sido relatadas como uma estratégia promissora para mitigação do estresse hídrico em plantas, por apresentaram mecanismos de promoção de crescimento, como a fixação biológica de nitrogênio (FBN), solubilização de fosfato e produção de fitormônios, além de funções que auxiliam a manutenção da condição hídrica celular, como efeito osmorregulador do acúmulo de solutos, redução do estresse oxidativo e regulação da abertura estomática pela produção de ácido abscísico (ABA).

Quanto aos FMAs, de acordo com Bahadur et al. (2019), a inoculação desses microrganismos para atenuar os efeitos de estresse hídrico vem recebendo grande atenção nos últimos anos, pela sua capacidade de auxílio às plantas hospedeira com vários mecanismos morfofisiológicos, incluindo a melhoria das propriedades de retenção e absorção de água no solo através das hifas, redução de danos oxidativos, ajuste osmótico e regulação da condutividade estomática, dentre outras.

O uso de tecnologias inovadoras como a coinoculação de BPCP e FMA em plantas forrageiras pode proporcionar melhorias nas respostas fisiológicas de pastagens de gramíneas tropicais, mesmo sob estresse por deficiência hídrica.

Apesar de todo potencial de uso destes microrganismos no auxílio das plantas em condições estressantes de cultivo, poucos estudos avaliaram o seu uso em gramíneas forrageiras tropicais perenes, que apesar de sua rusticidade aos ambientes produtivos no Brasil, que apresentam estacionalidade produtiva e restrição do seu uso no período seco do ano. Ademais, ainda são incipientes as informações sobre a resposta das plantas forrageiras perenes inoculadas com microrganismos promotores de crescimento à condições de frequência e intensidade do estresse hídrico, e qual a disponibilidade hídrica poderia diminuir/cessar as relações benéficas entre plantas e microrganismos.

Diante do exposto, a hipótese do presente estudo foi que a coinoculação com *Azospirillum brasilense* e *Rhizophagus intraradice* pode mitigar os efeitos do estresse hídrico de plantas do capim-buffel cv Áridus, e auxiliá-la na recuperação após estresse, pela modificação da sua resposta fisiológicas, morfogênica e produtiva à baixa disponibilidade hídrica.

Com isso, objetivou-se avaliar o efeito do uso de microrganismos promotores de crescimento vegetal sobre a capacidade de tolerância e recuperação pós estresse hídrico do capim-buffel cv. Áridus.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1 Instalação do experimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação pertencente ao setor de Forragicultura e Pastagem da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, UESB, Campus “Juvino Oliveira”, Itapetinga-BA, durante o período de outubro à dezembro de 2020. O ensaio foi conduzido em esquema fatorial 4 x 2, sendo quatro disponibilidades hídricas (20, 40, 60 e 80% da capacidade de vaso) e duas condições de inoculação (com inoculação de *Azospirillum brasilense* e *Rhizophagus intraradices* e sem inoculação), disposto em delineamento de blocos casualizado, com cinco repetições, totalizando 40 vasos plásticos com capacidade de 12 litros, os quais foram preenchidos com 10 dm³ de solo. Para a avaliação do processo de reidratação após o estresse hídrico, foram mantidos 40 vasos adicionais que receberam as mesmas condições que o ensaio principal.

Foi utilizado um solo de textura Franco arenosa, coletado no Campus da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, UESB. O solo foi coletado na camada arável (0 a 20 cm), destorroado e passado em peneira com malha de 4 mm e posto para secar ao ar. A análise química do solo, realizada no Departamento de Engenharia Agrícola e Solos da UESB apresentou os seguintes resultados: pH em água = 6,3; P = 15 mg/dm³, em extrator Mehlich; K = 0,97 cmol_c/dm³; Ca²⁺ = 1,5 cmol_c/dm³; Mg²⁺ = 1,6 cmol_c/dm³; Al³⁺ = 0,0 cmol_c/dm³; H = 1,1 cmol_c/dm³; SB = 4,1 cmol_c/dm³; T = 4,1 cmol_c/dm³; V = 79% e M.O = 7 g/dm³.

De acordo com as recomendações da Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais (Alvarez & Ribeiro, 1999), não houve necessidade de calagem, e de adubação de potássio, sendo apenas aplicados 50 kg ha⁻¹ de P₂O₅ na forma de superfosfato simples (18% de P₂O₅), correspondendo a 1,39g vaso⁻¹, e 50 kg ha⁻¹ de N na forma de Ureia (44% de N), correspondendo a 0,57 g vaso⁻¹, aplicado em cobertura após o corte de uniformização.

Para determinação da capacidade de vaso (CV), as unidades experimentais com solo seco foram pesadas, encharcados e, após escoamento total da água, pesadas novamente. Pela diferença de peso molhado (após escoamento) e seco, foi determinada a máxima capacidade de retenção de água do solo (Souza et al., 2000), a qual foi de 25%. A determinação da reposição de água para cada capacidade de vaso (CV) foi calculada

em relação a essa diferença. Para manutenção do solo próximo à capacidade de vaso e nas diferentes disponibilidades hídricas, todos os vasos foram pesados duas vezes ao dia, às 8 horas da manhã e às 16 horas da tarde, e a quantidade de água por tratamento anotada para determinação da eficiência do uso da água.

Previamente à semeadura, foi realizada a inoculação das sementes do capim-buffel seguindo as recomendações do produto comercial Azototal® (100 ml/50 kg de sementes e uma garantia de 2×10^8 UFC/ml das estirpes AbV5 e AbV6), a homogeneização das sementes e manutenção à sombra por 30 minutos.

A semeadura das sementes foi realizada em outubro de 2020 e, simultaneamente a esta etapa e em localização central da unidade experimental, foi efetuada a inoculação com o fungo micorrízico *R. intraradices* seguindo as recomendações do produto comercial Rootella BR® (120 g ha⁻¹ com 20.800 propágulos/g) e levando em conta as proporções de volume de solo das unidades experimentais.

Quando as plantas apresentavam em torno de duas folhas completamente expandidas, foi realizado desbaste, mantendo-se 4 plantas por vaso. Durante a fase inicial de estabelecimento (23 dias após a germinação), o solo dos vasos foi mantido próximo à capacidade de vaso, sendo, após esse período inicial realizado um corte de uniformização das plantas a 10 cm de altura, aplicadas a dose de nitrogênio e reinoculada com a mesma dose do inoculante bacteriano.

Essas condições hídricas foram mantidas por 10 dias e, posteriormente, no dia 19/11/2020 as plantas foram submetidas aos regimes hídricos de 20, 40, 60 e 80% da capacidade de vaso (vaso) do solo, onde permaneceram por 24 dias. Esse período foi determinado pela observação de senescência, enrolamento de folhas, e redução da condutância estomática das plantas submetidas ao regime de 20% da CV.

As temperaturas mínima, máxima e média foram registradas no interior da casa de vegetação durante todo o período experimental (Figura 1). No final do período de estresse foi realizado o corte das plantas e desmanche dos vasos da metade das unidades experimentais (40 vasos) e realizadas as avaliações. E imediatamente, após o corte os vasos restantes (40 vasos) foram reidratados, uniformemente, a 80% da CV por cinco dias até o restabelecimento dos valores de índice de clorofila SPAD, conteúdo relativo de água (CRA), Potencial hídrico e aspectos visuais das plantas mantidas à 20% da CV e realizado o corte avaliativo e desmonte dos vasos.

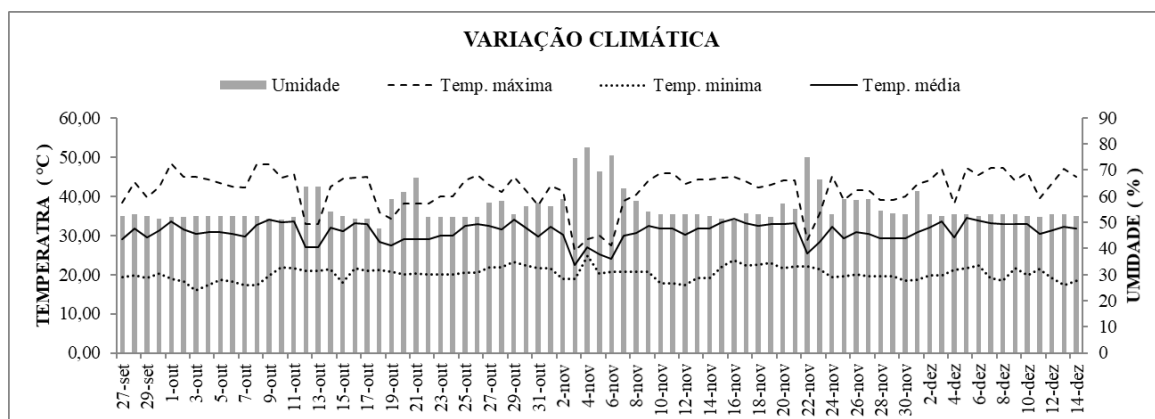


Figura 1. Umidade relativa do ar média (%) e temperatura (°C) máxima, mínima média durante o período experimental.

4.2.2 Parâmetros avaliados

4.2.3 Características morfogênicas e estruturais

A partir da implantação das disponibilidades hídricas, dois perfis por vaso foram marcados com fitas coloridas (totalizando 80 perfis) e avaliados a cada 3 dias, durante todo o período experimental. Em cada perfil marcado foram avaliados: o aparecimento do ápice foliar, o comprimento das folhas, o qual foi medido de acordo com o seu estágio de desenvolvimento. Para as folhas completamente expandidas, foi medido o comprimento da ponta da folha até a lígula. No caso das folhas em expansão, o mesmo procedimento foi adotado, porém considerando-se a lígula da última folha completamente expandida como referência de medida. Para as folhas em senescência, foi observado a diferença entre o comprimento senescente final (amarelamento e enegrecimento) e o comprimento senescente inicial. O tamanho do pseudocolmo foi considerado como sendo a distância do solo até a lígula da folha mais jovem.

A partir desses dados, foram calculadas as taxas de aparecimento foliar (folhas/dia), filocrono (dia/folha), taxa de alongamento foliar (cm/dia), taxa de alongamento do caule (cm), número de folhas vivas, taxa de senescência foliar, comprimento final da folha (cm) e a duração de vida das folhas, estimada pela equação $DVF = \text{número de folhas vivas} \times \text{filocrono}$ (Lemaire & Chapman, 1996).

A mensuração da altura das plantas (cm) se deu no dia do desmonte, no final do período de estresse hídrico, momentos antes do corte avaliativo, com uso de uma régua

graduada, em avaliações sem compressão da forragem, onde era considerado como limite superior à altura da curvatura das folhas em torno da régua.

4.2.4 Densidade populacional de perfilhos (DPP)

A densidade populacional de perfilhos foi determinada após a verificação da altura média das plantas, no final do período de estresse hídrico, pela contagem de perfilhos por unidade experimental, onde foi considerado o número de perfilhos vegetativos (NPV) aqueles que não exteriorizaram seus primórdios florais e o número de perfilhos reprodutivos (NPR) aqueles que apresentaram esta característica.

4.2.5 Índice spad (Soil Plant Analysis Development)

Para determinação do Índice SPAD foi utilizado o aparelho SPAD 502 Plus sempre às 10 horas da manhã, a cada três dias, durante o período de estresse hídrico e reidratação. Foram realizadas leituras no terço médio de três folhas, completamente expandidas, dentro de cada unidade experimental.

4.2.6 Condutância estomática

A determinação do movimento estomático foi realizada em perfilhos presentes em cada unidade experimental, no terço médio de três folhas completamente expandidas, no período compreendido entre 10 e 11 horas da manhã, por meio da utilização de um porômetro. A avaliação foi realizada ao final do período de déficit hídrico.

4.2.7 Conteúdo relativo de água (CRA) e Déficit de saturação hídrica (DSH)

O conteúdo relativo de água (CRA) foi medido em três folhas completamente expandidas em cada repetição, coletadas de plantas diferentes, antes do amanhecer. As coletas foram realizadas no final do período de estresse hídrico e de reidratação.

Imediatamente, após a coleta, no laboratório, foram retiradas as bordas e a nervura

central das folhas, com auxílio de tesouras e feito fragmentos foliares de tamanho semelhante para assim, determinar a massa fresca (MF: amostra pesada imediatamente após feito os fragmentos), massa saturada (MT: massa túrgida dos fragmentos sob saturação de água após imersão durante 6 horas) e massa seca (MS: massa obtida após a secagem das amostras, em estufa a 65°C até obtenção de massa constante). De posse desses dados, foi possível calcular o CRA e o DSH.

A seguinte fórmula foi utilizada para o cálculo do CRA (BARRS, 1968): $CRA (\%) = [(MF - MS) / (MT - MS)] \times 100$, e o déficit de saturação hídrica (DSH) (%) = $[(MT - MS) - (MF - MS)] / (MT - MS) \times 100$.

4.2.8 Potencial hídrico

O potencial hídrico foliar foi mensurado entre 5 e 6 horas da manhã, em perfilhos sadios contendo folhas completamente expandidas, os quais foram introduzidos em uma câmara de pressão tipo Scholander (Scholander et al., 1965). As avaliações foram realizadas ao final do período de déficit hídrico e reidratação.

4.2.9 Prolina

A prolina foi determinada por meio da homogeneização de 100 mg de massa seca de folhas e macerado em almofariz de porcelana com 5 ml de ácido sulfosalicílico 3% e, posteriormente, mantido sob agitação constante, à temperatura ambiente, durante 60 minutos. Em seguida, as amostras foram filtradas em papel filtro e feita a quantificação, segundo Bates et al. (1973).

4.2.10 Pigmentos fotossintéticos

Para a extração das clorofilas e carotenoides, foram coletadas folhas completamente expandidas às 10 horas da manhã ao final do período de estresse hídrico e reidratação e antes do desmonte dos vasos. As folhas foram imediatamente cortadas em fragmentos pequenos, excluindo a nervura central, pesadas em 0,2 g e colocadas em frascos de vidro contendo 5 mL de Dimetilsulfóxido (DMSO), envolvidos com papel alumínio e mantidos por 72 horas no escuro. Após, foram realizadas as leituras no

espectrofotômetro em comprimentos de onda de 665, 649 e 480 nm e quantificados de acordo com Wellburn (1994), utilizando-se as seguintes equações:

$$\text{Clorofila a (mg /g MF)} = (12,19 \times A665) - (3,45 \times A649)$$

$$\text{Clorofila b (mg /g MF)} = (21,99 \times A649) - (5,32 \times A665)$$

$$\text{Carotenoides (mg /g MF)} = [(1000 \times A480) - (2,14 \times \text{Clorofila a}) - (70,16 \times \text{Clorofila b})] / 220$$

$$\text{Clorofilas Totais (mg /g MF)} = \text{Clorofila a} + \text{Clorofila b}$$

$$\text{Razão Clorofila a/Clorofila b} = \text{Clorofila a} \div \text{Clorofila b}$$

Onde A é o valor de absorbância.

4.2.11 *Produção de massa seca*

Ao final do período de estresse hídrico e reidratação foi realizado o corte a 10 cm de duas touceiras na altura do solo e o material colhido foi identificado separados em folhas, pseudocolmo (colmo + bainhas) e material morto.

Para determinação da pré-secagem, o material dissecado foi pesado fresco e após pré-secagem em estufa de circulação de ar forçada a 65°C por 72 horas, sendo, posteriormente, moído em moinho de facas, a 1 mm, para utilização nas análises bioquímicas.

4.2.12 *Índice de área foliar (IAF)*

Outras duas touceiras do vaso foram utilizadas para análise de área foliar, sendo as folhas separadas e escaneadas em seguida. As imagens digitalizadas foram avaliadas no programa ImageJ, o qual determina a área da imagem ocupada pelas folhas pelo contraste com a área não ocupada. A área foliar foi calculada pela soma da área das imagens referente às duas plantas em cada repetição.

Os valores foram somados determinando assim a área foliar total por vaso (cm² vaso⁻¹). O índice de área foliar (IAF) foi determinado pela divisão da área foliar total pela área total do vaso preenchido com solo.

4.2.13 Volume, comprimento e produção de massa seca da raiz

As raízes coletadas após o corte, foram usadas, inicialmente, para determinação do comprimento (cm), utilizando uma régua graduada fixa à uma superfície plana, sobre a qual era disposta a raiz e verificado a sua extensão. Posteriormente, foi determinado o volume radicular (mL) pelo uso de uma proveta volumétrica com determinada quantidade de água, onde a raiz fresca foi introduzida e por meio da diferença foi obtido o volume de raiz de cada unidade experimental. Posteriormente, as raízes foram pesadas e levadas a estufa de circulação de ar forçado a 65°C por 72 horas para determinação a sua produção de massa seca.

4.2.14 Eficiência no uso da água (EUA)

E eficiência no uso da água (EUA) foi determinada pela divisão da produção de MS por unidade experimental pelo seu respectivo consumo de água durante todo período experimental.

4.2.15 Análise estatística

Os dados foram analisados por meio de análise de variância (teste F), teste de comparação de médias e análise de regressão, em que a interação (coinoculação microbiológica x disponibilidades hídricas) foi desdobrada somente quando significativa a 5% de probabilidade. Para comparar o efeito da coinoculação microbiológica, foi utilizado o teste Tukey a 5% de probabilidade. Na análise de regressão, a escolha dos modelos baseou-se na significância dos coeficientes linear, quadrático e cúbico, utilizando-se o teste “t”, de Student, a 5% de probabilidade, usando o pacote estatístico SAS (2002).

4.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.3.1 Condutância estomática, conteúdo relativo de água, potencial hídrico e teor de prolina foliar

A condutância estomática das folhas do capim-buffel apresentou interação significativa ($P < 0,01$) entre inoculação microbiológica e disponibilidade hídrica.

Os insumos biológicos favoreceram a manutenção da atividade de trocas gasosas das plantas de capim-buffel em maior escassez hídrica, como pode ser verificado, pela superioridade nos valores de condutância estomática de 43,19%, 43,90% e 31,98% nas disponibilidades hídricas do solo de 20, 40 e 60%, respectivamente, sobre as plantas não inoculadas (Tabela 1).

Porém, na disponibilidade hídrica de 80%, nota-se um aumento dos valores de condutância das plantas sem inoculação, chegando a ultrapassar o valor das plantas inoculadas.

Tabela 1. Valores de Condutância estomática ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) do capim-buffel cultivado em diferentes disponibilidades hídricas e com e sem inoculação microbiológica.

Inoculação	Disponibilidade Hídrica (%)				Equações	R ²
	20	40	60	80		
Inoculado	67,23A	97,45A	110,76A	99,52B	$\hat{Y}=0,49402x+66,189$	0,56
Não inoculado	46,95B	67,72B	83,92B	135,50A	$\hat{Y}=0,00925x^2+0,24389x+39,5675$	0,86

Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na coluna, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Observou-se um comportamento linear crescente para os valores de condutância estomática nas plantas do capim-buffel inoculadas, proporcionando um aumento de 48% da condição de menor para maior disponibilidade hídrica estudada. Para o tratamento sem inoculação, foi observado aumento da condutividade estomática à medida que a disponibilidade hídrica do solo aumentou, e superioridade do tratamento inoculado na disponibilidade hídrica de 80% da CV (Tabela 1).

Resultados semelhantes foram observados por Siddiqui et al. (2016), avaliando o capim *Cenchrus ciliaries* em condições de estresse hídrico (suspensão da irrigação até o

nível de 15% de umidade do solo), no período de 7 dias foi observado diminuição da condutância estomática, com valores superiores a 200 Mmol H₂O para o tratamento irrigado e abaixo de 90 mmol H₂O para condição de estresse, apresentando uma diminuição de 122%. Esses valores são próximos ao do presente trabalho que foi observado uma diminuição de 188% na condição de 80% para 20% de disponibilidade hídrica nos tratamentos sem inoculação (Tabela 1).

É importante destacar a menor amplitude desta diferença observada nas plantas inoculadas, que apresentaram uma diferença de apenas 48% entre extremos de disponibilidade de umidade no solo no presente ensaio.

De acordo com Jadoski et al. (2005), diversos fatores ambientais podem afetar a condutância estomática de folhas expostas à luz, entre os quais, a temperatura do ar, a concentração de CO₂, o déficit de pressão do vapor, e o potencial hídrico no solo.

Os efeitos visuais da mitigação do estresse hídrico pela coinoculação do capim-buffel com *A. brasilense* e *R. intraradices*, podem ser observados em comparativo aos 11 dias de imposição dos regimes hídricos, com destaque ao maior enrolamento e senescência nas folhas das plantas sem a inoculação a 20% da CV (Figura 2).



Figura 2. Visão frontal (A) e superior de plantas do capim-buffel submetidas ao estresse hídrico severo (20% da CV), inoculadas ou não, no 11º dia do período de estresse hídrico.

Fonte: autoria própria.

Em alguns trabalhos com plantas inoculadas com microrganismos promotores de crescimento é possível observar a mitigação dos efeitos do estresse hídrico sobre as características de trocas gasosas. Marques et al. (2021), que avaliando as trocas gasosas em plantas de milho submetidas a quatro inoculações com diferentes estirpes de *Azospirillum brasilense*: controle (sem inoculação), Az1, Az2 e Az3 e duas condições de água contrastantes (100% e 50% da capacidade de campo) durante 15 dias, observaram

que a estirpe Az1 proporcionou aumento da abertura estomática, auxiliando nos processos biofísicos foliares, que estão diretamente relacionados às trocas gasosas das plantas com o meio ambiente.

Já, Al-Karaki & Williams (2021), estudando plantas de soja inoculadas com três inoculantes comerciais à base de FMAs (M1 (*Rhizophagus intraradices*), M2 (*Rhizophagus clarus*, *R. intraradices*, *Septoglomus deserticola*, *Funneliformis mosseae*), e M3 (*Rhizophagus intraradices*, *R. aggregatum*, *Funneliformis mosseae*, *Olaroideoglomus etunicatum*) sob condições de estresse hídrico (90, 60 e 30% da CC), observaram que inoculação de FMAs aliviou significativamente os efeitos nocivos do déficit hídrico na soja, por meio de melhoria no status hídrico, aumentando a condutância estomática e melhorando o conteúdo de clorofila em relação à soja não micorrízica. No entanto, diferentes inóculos de FMA promoveram respostas diferentes nas plantas, mostrando que M2 foi mais eficaz em relação aos inóculos M1 e M3, o que pode indicar maior compatibilidade entre estes inóculos de FMA e plantas hospedeiras.

O menor valor de condutância estomática observada correspondeu a disponibilidade hídrica de 20% no tratamento sem inoculação (Tabela 1), diferentemente do tratamento inoculado que apresentou maior valor nestas condições, ou seja, aumento das trocas gasosas em menor disponibilidade hídrica do solo.

Ruiz Sanchez et al. (2011), avaliando a inoculação de *Azospirillum brasilense*, do fungo micorrízico *Rhizophagos intraradices*, e a coinoculação de ambos e o controle (sem inoculação) em plantas de arroz com e sem estresse hídrico, observaram aumento da condutância estomática de plantas coinoculadas e inoculadas com o FMA em condição de estresse hídrico, com destaque para associação dos microrganismos que apresentaram um valor 80% superior sob condições de estresse hídrico e 35% em condições bem regadas em comparação com as plantas isoladamente inoculado com o FMA, mostrando o efeito conjunto do *Azospirillum brasilense* e *Rhizophagos intraradices* na mitigação do estresse nas plantas de arroz, isto é, um sinergismo destes dois microrganismos para manutenção das atividades fisiológicas das plantas em condições de estresse hídrico.

De acordo com Taiz et al. (2017), a baixa disponibilidade hídrica no solo induz a diminuição do potencial hídrico foliar. Com isso, a pressão de turgor das células-guarda também diminui e o estômato se fecha, conservando a água, porém proporciona a redução da condutividade estomática, com menor entrada de CO₂ e, conseqüentemente a diminuição na assimilação fotossintética de carbono.

O conteúdo relativo de água (CRA), déficit de saturação hídrica (DSH), potencial hídrico e o teor de prolina foliar do capim-buffel não apresentaram interação significativa ($P>0,05$) para inoculação microbiológica e disponibilidade hídrica, verificando-se apenas seus efeitos isolados.

A inoculação com os microrganismos promotores de crescimento vegetal proporcionou um aumento de 12,5% no CRA e uma diminuição de 25% no DSH em relação ao tratamento controle, além de uma superioridade de 19,5% no seu potencial hídrico (Figura 3), demonstrando a melhoria do status hídrico das plantas em contato com esses insumos biológicos e, beneficiando sua capacidade de tolerância ao estresse hídrico.

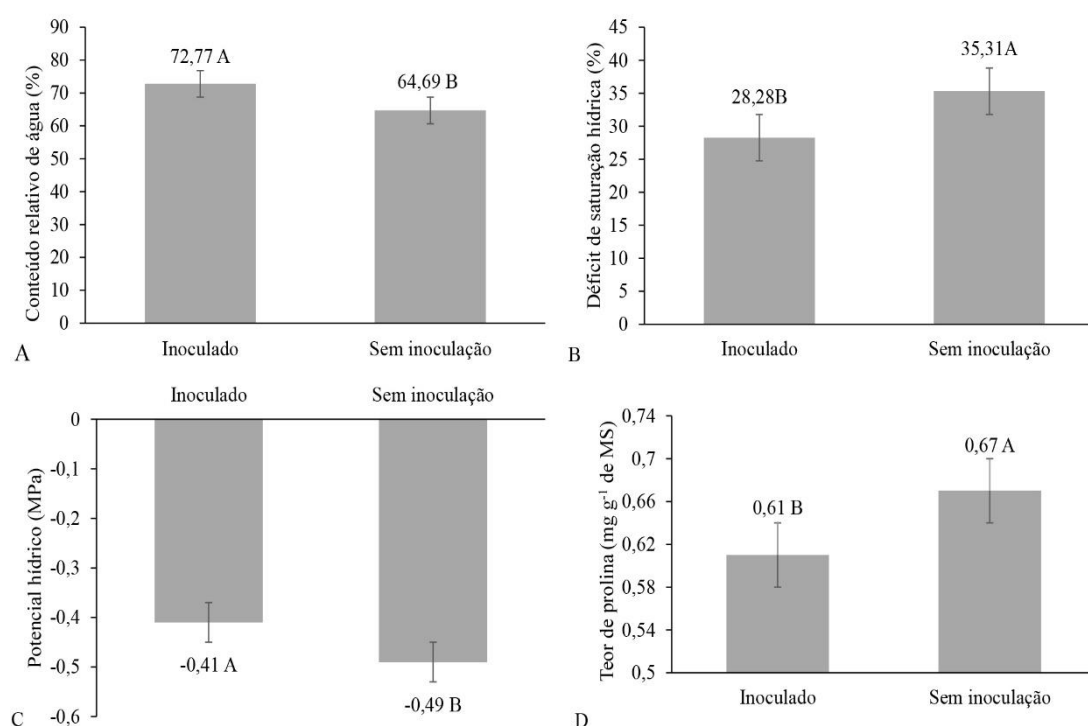


Figura 3. Conteúdo relativo de água (A), Déficit de saturação hídrica (B), Potencial hídrico (C) e Teor de prolina das folhas (D) das plantas do capim-buffel, inoculadas ou não. Médias seguidas da mesma letra, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Alguns resultados de pesquisas demonstram, que a associação de plantas com microrganismos benéficos do solo pode amenizar os efeitos do déficit hídrico e manutenção do turgor celular dos tecidos vegetais.

Bulegon et al. (2017) avaliando respostas fisiológicas do capim *Urochloa ruziziensis* inoculado com *Azospirillum brasilense* sob estresse hídrico e reidratação puderam observar a amenização dos efeitos de estresse hídrico (6 dias com irrigação

suspensa) pela inoculação sobre respostas fisiológicas, como o CRA, apresentando aproximadamente valores 30% superiores sobre tratamentos não inoculados em déficit hídrico severo.

Efeitos semelhantes foram relatados por Kasim et al. (2021), avaliando a indução de tolerância à seca na cultura do trigo, pela inoculação de *Azospirillum brasilense* NO40 e *Stenotrophomonas maltophilia*, onde foi verificado aumento de 53 e 64% dos valores de CRA nas raízes e parte aérea, respectivamente, quando comparados os tratamentos sob estresse inoculados com os tratamentos sob estresse hídrico sem inoculação.

A manutenção de um maior status hídrico em plantas submetidas ao déficit hídrico e inoculadas com *Azospirillum brasilense*, deve-se, possivelmente, à capacidade desses microrganismos produzirem fitormônios, como AIA e giberelinas, que estimulam o crescimento radicular, aumentando a área de absorção de água no solo.

Além dessas ações, atividades enzimáticas foram relatadas por Bulegon et al. (2016), avaliando o capim *Urochloa ruziziensis* em condições de estresse hídrico e a aplicação foliar de *Azospirillum brasilense*, estirpes Ab-V5 e Ab-V6, os quais observaram o aumento da atividade das enzimas relacionadas com a remoção de espécies reativas de oxigênio, diminuindo o seu potencial dano oxidativo as membranas celulares.

A ação dos FMAs também pode ter contribuído para os maiores valores de CRA das plantas inoculadas, através da ação dos micélios extraradiculares, que de acordo com Bahadur et al. (2019), melhoram a eficiência de plantas sob condições de baixa disponibilidade hídrica, já que as hifas podem se estender além das zonas de depleção para absorver água e nutrientes, que são transportados para os arbúsculos intracelulares em células corticais colonizadas.

A simbiose com FMA pode melhorar o CRA e fisiologia da folha e melhorar a relação de água da planta sob o estresse hídrico (Augé, 2008).

Li et al. (2014) avaliaram o efeito da inoculação de *Rhizophagus intradices* em *Hordeum vulgare* L. sob condições irrigadas e de estresse hídrico e constataram aumento na concentração de fósforo (P), no potencial hídrico da folha, na taxa fotossintética, na taxa de transpiração, na condutância estomática e na eficiência do uso da água das plantas inoculadas em condição de déficit hídrico.

Com base nos resultados encontrados no presente estudo, é possível observar a capacidade de manutenção de água em plantas do capim-buffel inoculados (Figura 3C), pelo maior potencial hídrico, o que pode nos indicar uma melhor regulação osmótica e

ampliação da capacidade de absorção de água pelas raízes das plantas em associação com os microrganismos estudados.

Esses resultados estão de acordo com os encontrados por Saeed et al. (2016) na cultura da canola inoculada com *Azospirillum lipoferum* e submetida ao estresse hídrico, onde o estresse hídrico causou uma diminuição de 29,7% no potencial hídrico da folha e a inoculação amenizou o efeito da seca, resultando em um aumento de 11,01% e 8,26% no potencial hídrico das duas cultivares testadas com inoculação de sementes e rizosfera sob estresse hídrico.

A diminuição de 8,9% no acúmulo de prolina nas folhas das plantas inoculadas (Figura 3D) pode indicar a amenização dos efeitos deletérios do estresse hídrico sobre a planta, já que o acúmulo desse aminoácido indica o ajuste osmótico das plantas sob condições adversas.

A biossíntese e o acúmulo de solutos compatíveis, como o aminoácido prolina, no vacúolo ou no citosol, tem função osmoprotetora, o que mantém o equilíbrio hídrico e preserva a integridade celular de proteínas, enzimas e membranas, para a continuidade das atividades vitais (Abdul Jaleel et al., 2007) em condições de estresse hídrico.

O ajuste osmótico está diretamente relacionado à redução do potencial hídrico para permitir que a planta consiga continuar a absorver água e tolerar mais tempo a condição de estresse.

Além disso, a prolina apresenta ação antioxidante, com eliminação das Espécies Reativas de Oxigênio (proveniente da condição de estresse da planta), e constitui uma fonte de carbono e nitrogênio para a célula quando as condições retornam ao normal (Taiz & Zeiger., 2017).

Tallapragada et al. (2016) avaliando a inoculação de um FMA (*Rhizophagus intraradices*) e uma BPCP (*Burkholderia semínalis*) e a dupla inoculação sobre o crescimento de plantas de tomate e pimentão sob estresse hídrico, observaram que o acúmulo de prolina foi baixa em plantas micorrizadas e duplamente inoculadas sob estresse hídrico, o que sugere a função dessas associações em mitigar o estresse hídrico em plantas, e que a prolina pode ser considerada um marcador de dano potencial causado pelo déficit hídrico.

Um resultado semelhante de redução do acúmulo de prolina em plantas estressadas foi observado por Kasin et al. (2021) em plantas trigo (*Triticum aestivum*) inoculadas com duas bactérias promotoras de crescimento vegetal (*Azospirillum*

brasiliense N040 e *Stenotrophomonas maltophilia* B11), que descreveram também uma redução do dano induzido pela seca, indicado por menor vazamento de eletrólitos e menor acúmulo de malondialdeído e peróxido de hidrogênio, com menor atividade da catalase do que suas contrapartes não inoculadas.

A diminuição da disponibilidade hídrica do solo afetou diretamente os parâmetros fisiológicos do capim-buffel, promovendo redução de 27% no CRA (Figura 4A) e 81% do potencial hídrico (Figura 4C) entre as condições de 80 % a 20 % da CV.

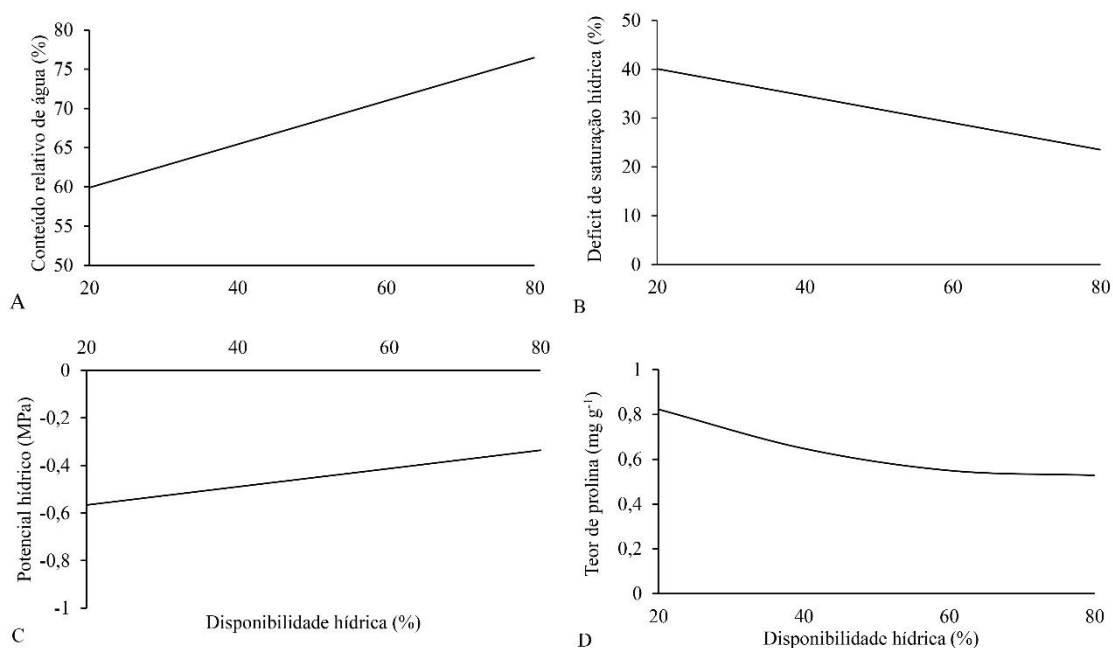


Figura 4. Conteúdo relativo de água (A), déficit de saturação hídrica (B), potencial hídrico (C) e teor de prolina das folhas (D) das plantas do capim-buffel submetidas a diferentes disponibilidades hídricas. Equações: $\hat{Y} (A) = 54,392095 + 0,27622x$ ($R^2 = 0,65$); $\hat{Y} (B) = 45,60791 - 0,27622x$ ($R^2 = 0,65$); $\hat{Y} (C) = -0,64325 + 0,00384x$ ($R^2 = 0,94$); $\hat{Y} (D) = 0,000096x^2 - 0,014515x + 1,075$ ($R^2 = 0,99$).

Por outro lado, a diminuição da disponibilidade hídrica do solo aumenta o teor de prolina das folhas do capim-buffel em 56% (Figura 4D), além de aumentar o déficit de saturação hídrica em 77% (Figura 4B), demonstrando a ação osmoprotetora da planta em condições de estresse, com o acúmulo deste soluto para melhoria do equilíbrio osmótico das células.

Chaves & Oliveira (2004) descreveram que valores de CRA abaixo de 70% podem ocasionar a murcha das folhas, o encolhimento da célula e o estresse mecânico nas membranas, o que, a depender da intensidade e tempo do estresse pode comprometer a

estabilidade das membranas, principalmente nos eventos de hidratação e reidratação da célula.

Além disso, em condições de estresse hídrico, o fechamento total ou parcial dos estômatos limita as trocas gasosas e diminui o gradiente de vapor d'água que rege o fluxo hídrico da planta. Com o tempo, essa medida preventiva de perda de turgescência dos tecidos diminui o potencial hídrico dos tecidos e órgão, como pode ser comprovado nos resultados observados no presente estudo, com diminuição da condutância estomática e CRA (Tabela 1 e Figura 4A) com maior intensidade do déficit hídrico.

Jain et al. (2021) descreveram o potencial hídrico como um fator chave para determinação do status hídrico da planta, já que a sua variação ao longo do sistema radicular até as câmaras estomáticas gera um gradiente de vapor d'água que proporciona a absorção de água e nutrientes do solo pelas raízes e é regida pela transpiração das folhas, que por sua vez é influenciada por variáveis como radiação solar, umidade relativa do ar e umidade do solo.

Quanto ao acúmulo de prolina em plantas cultivadas em baixa disponibilidade hídrica, diversos autores relataram esse efeito em folhas do capim-buffel em condições de estresse hídrico (Amari & Abdelly, 2021; Akran et al., 2007), sendo esse comportamento uma resposta protetora da espécie a quadros de desidratação dos seus tecidos e uma adaptação aos ambientes áridos e semiáridos de sua origem.

O aumento nos níveis de prolina foliar em plantas submetidas a estresses abióticos já é bastante relatado em ensaios com diversas culturas (Azmat et al., 2020; Dien et al., 2019; Oliveira et al., 2018).

Siddiqui et al. (2016), avaliando duas espécies forrageiras, sendo uma delas o capim-buffel, em condições de estresse hídrico de 7 dias (até atingir 15% de umidade do solo), observaram aumento máximo do nível de prolina nas folhas do capim-buffel de 50% no momento de maior estresse hídrico, quando comparado ao tratamento controle (capacidade de campo do solo), valores próximos aos observados no presente ensaio.

4.3.2 Índice Spad e Pigmentos fotossintéticos

Os valores de unidades de Índice SPAD do capim-buffel não apresentam interação entre disponibilidade hídrica e inoculação ($P > 0,05$), apresentando apenas efeito isolado para disponibilidade hídrica, tanto no final do período de estresse, quanto na reidratação

($P < 0,01$). No final do período de estresse hídrico, os valores de índice SPAD tiveram um efeito linear crescente com o aumento da disponibilidade hídrica (Figura 5).

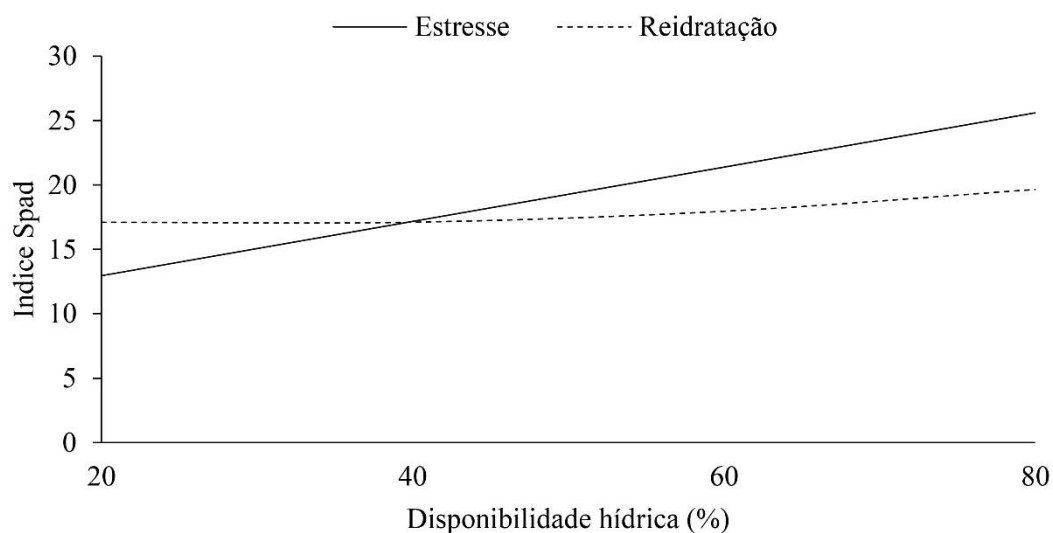


Figura 5. Índice SPAD do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas, no estresse hídrico e na reidratação. Equações de regressão: \hat{Y} estresse = $8,74 + 0,21 \cdot 72x$ ($R^2 = 0,87$); \hat{Y} Reidratação = $0,001051x^2 - 0,0626695x + 17,9375$ ($R^2 = 0,60$).

Observou-se uma redução de 50% dos valores da maior disponibilidade hídrica para menor (20% da CV) nas unidades SPAD (Figura 5), o que demonstra o efeito do estresse hídrico sobre a integridade das células fotossinteticamente ativas.

Esse resultado também foi observado por Souza et al. (2021), que na avaliação do déficit hídrico em genótipos de *Urochloa spp.* constataram redução do índice SPAD ao longo tempo de déficit hídrico, e relataram que essa redução se dá principalmente devido ao processo de senescência foliar na tentativa de garantir a sobrevivência das plantas com a redução de perda de água pelas folhas.

Resultados semelhantes foram relatados por Cheruiyot et al. (2018) em genótipos de *Brachiaria spp.* em condições de déficit hídrico, onde ocorreu uma redução do índice SPAD com aumento da intensidade da escassez de água, chegando a 13,7 % em relação ao controle irrigado.

De acordo com O'Neill et al. (2006), o teor de clorofila é uma característica sensível ao déficit hídrico e facilmente mensurável que poderia ser usada para triagem de genótipos em ambiente de baixa disponibilidade hídrica.

Os baixos valores de índice SPAD em condições de déficit hídrico podem ser causados pela degradação da clorofila devido a fotoinibição e o fotobranqueamento das células fotossinteticamente ativas nestas condições (Demmig-Adams & Adams, 2017; Platkov et al., 2014).

No período de reidratação, foi possível observar o aumento do índice Spad nos tratamentos com menores disponibilidades hídricas (Figura 5), mostrando a capacidade desta espécie em restabelecer suas estruturas fotossintéticas após período de estresse, o que em condição de campo pode representar sua tolerância a irregularidade pluviométrica e eventos de veranicos, comuns em regiões semiáridas.

Quanto a avaliação dos pigmentos fotossintetizantes foi observada interação significativa entre disponibilidade hídrica e inoculação para os teores de clorofila *b* ($P < 0,01$), carotenoides ($P < 0,05$), clorofila total ($P < 0,01$) e Razão clorofila *a*/clorofila *b* ($P < 0,01$), efeito não significativo para nenhum fator para o teor de clorofila *a* ($P > 0,05$).

A ausência de efeito do estresse hídrico sobre o conteúdo de clorofila *a* pode indicar uma maior tolerância do capim-buffel cv. Áridus aos efeitos deletérios da baixa disponibilidade hídrica no solo, podendo caracterizar, uma adaptação a duração e o grau de estresses testados no presente trabalho.

O'Neill et al. (2006) descrevem que genótipos com maiores conteúdos de pigmentos fotossintéticos sob deficiência hídrica, têm melhor capacidade de tolerar essa condição, pela estreita relação entre clorofilas, potencial fotossintético e produtividade.

Na avaliação do desdobramento dos teores de Clorofila *b*, em plantas inoculadas ou não, verifica-se uma superioridade de 48 e 67% nas disponibilidades hídricas de 60 e 80%, respectivamente, para as plantas não inoculadas (Tabela 2).

Uma possível explicação para esse comportamento dos valores de clorofila *b* nas folhas de planta inoculadas de capim-buffel, seria o efeito de diluição dos teores de nitrogênio na planta, nutriente que é constituinte da clorofila e produto da fixação biológica promovida pela bactéria *A. brasilense*, o que significa que as plantas cresceram e se desenvolveram, mas podem não ter acumulado o nutriente.

Tabela 2. Clorofila b, totais, Carotenoides e Razão clorofila a/b do capim-buffel cultivado em diferentes disponibilidades hídricas e com e sem inoculação com microrganismos promotores de crescimento vegetal.

Inoculações	Disponibilidade Hídrica (%)				cv (%)	Equações de regressão	R ²
	20	40	60	80			
Clorofila b (mg g ⁻¹ de MS)							
Com inoculação	0,11a	0,30a	0,23b	0,12b	25,49	1	0,90
Sem inoculação	0,12a	0,21b	0,34a	0,32a		2	0,95
Carotenoides (mg g ⁻¹ de MS)							
Com inoculação	0,09a	0,08a	0,08a	0,11a	27,79	3	0,87
Sem inoculação	0,10a	0,10a	0,06a	0,07b		4	0,70
Clorofila totais (mg g ⁻¹ de MS)							
Com inoculação	0,43a	0,69a	0,58a	0,51b	12,01	5	0,78
Sem inoculação	0,45a	0,56b	0,45a	0,65a		6	0,90
Razão a/b							
Com inoculação	2,98a	1,33a	1,62a	3,22a	40,25	7	0,99
Sem inoculação	3,17a	2,04a	0,99a	1,07b		8	0,87

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Equações de regressão:

$$^1\hat{Y} = -0,073109x^2 + 0,361274x - 0,165208;$$

$$^2\hat{Y} = -0,024335x^2 + 0,194852x - 0,056664;$$

$$^3\hat{Y} = 0,006558x^2 - 0,027962x + 0,112166;$$

$$^4\hat{Y} = -0,015397x + 0,119518;$$

$$^5\hat{Y} = -0,084091x^2 + 0,43325x + 0,099904;$$

$$^6\hat{Y} = 0,069921x + 0,404613;$$

$$^7\hat{Y} = 0,813698x^2 - 3,96782x + 6,103112;$$

$$^8\hat{Y} = -0,735141x + 3,654211$$

Com a disponibilidade hídrica de 40% da CV, em que a planta apresentava seu crescimento limitado, ocorreu a superioridade de 43% no teor de clorofila b para o tratamento inoculado (Tabela 2), o que demonstra a capacidade protetiva proporcionada pelos microrganismos, pela manutenção de pigmentos fotossintéticos em estresse hídrico.

Em todos os parâmetros de pigmentação avaliados, a inoculação e o controle não se diferenciaram quando o estresse hídrico foi severo (20 % da CV), o que demonstra o efeito deletério desse estresse abiótico sobre a capacidade fotossintética do dossel.

A diminuição dos pigmentos fotossintéticos com estresse hídrico ocorre devido ao aumento da atividade catalítica das clorofilas e degradação dos pigmentos fotossintéticos e este processo é também o resultado de não fornecer os fatores necessários para a síntese de clorofila e a destruição de sua estrutura sob condições de estresse (Thakur et al., 2020).

Resultados semelhante foram observados por Bulegon et al. (2016), avaliando o teor de pigmentos foliares de *Urochloa ruziziensis* sob estresse hídrico, em que a clorofila “a” foi pouco degradada, mantendo os níveis do controle irrigado, enquanto os conteúdos de clorofila b e carotenoides nas plantas inoculadas com *A. brasilense* foram superiores, sob déficit hídrico, agindo como efeito protetor em condições de estresse hídrico.

Dash et al. (2020), avaliando genótipos sensíveis e tolerantes de lentilha (*Lens culinaris* Medik.) sob estresse hídrico, também observaram um efeito mais pronunciado do estresse hídrico sobre a clorofila b, quando comparado a clorofila a, e verificaram essa resposta nos genótipos mais tolerantes avaliados.

O teor de Clorofilas totais apresentou comportamento semelhante ao observado para as clorofilas b (Tabela 2), com destaque para o aumento de 23% nos teores dos pigmentos em plantas inoculadas na condição de 40% da CV.

Amari & Abdelly (2021) descreveram que menores concentrações de pigmentos fotossintéticos podem ser devidas à desorganização celular relacionada ao efeito do estresse e que a perda de clorofila também foi descrita em algumas plantas como um mecanismo regulador para reduzir a quantidade de fótons absorvidos pelas folhas, conferindo melhor fotoproteção sob estresse.

Amari et al. (2017), avaliando as mudanças morfofisiológicas do capim *Cenchrus ciliaris* em condições de estresse hídrico (solo com 70% da capacidade de campo por 90 dias), também observaram que o estresse hídrico reduziu o teor de clorofila (Chl a, b e ChT).

A razão de clorofilas a/b apresentou apenas diferenças entre tratamento inoculado ou não na disponibilidade hídrica de 80% da CV (Tabela 3), mantendo uma proporção aproximada de 3:1, que segundo Streit et al. (2005), são os teores que as clorofilas a e b encontram-se na natureza.

A resposta dos teores de clorofilas b e total, dos tratamentos inoculados ou não, nas diferentes disponibilidades hídricas (Figuras 6 - A e B) apresentaram comportamentos diferentes à medida que a água disponível aumentou.

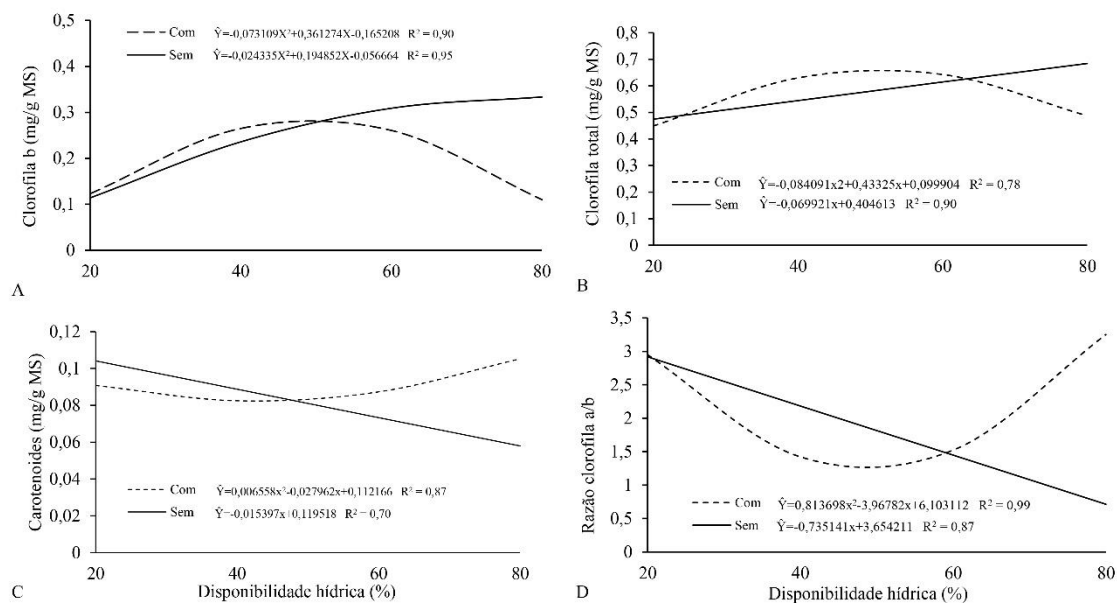


Figura 6. Teores de clorofila b (A), clorofilas totais (B), carotenoides (C) e Razão clorofila a/b (D) do capim-buffel submetido à diferentes disponibilidades hídricas.

Os tratamentos inoculados apresentaram curvas com comportamento quadrático para os teores de clorofila b e totais, chegando a valores máximos estimados de 0,11 mg g⁻¹ de MS com 49,4% CV e 0,66 mg g⁻¹ de MS com 51,6% da CV, respectivamente. Posteriormente, uma inflexão da curva, diferentemente dos tratamentos sem inoculação que apresentaram comportamento linear crescente, no caso das clorofilas totais e uma resposta quadrática para clorofila b, ambos com valores máximos na disponibilidade hídrica de 80% da CV.

A inflexão dos valores em maiores disponibilidades hídricas nos tratamentos inoculados, pode ter ocorrido pelo efeito de promoção de crescimento proporcionado pelos microrganismos, que pode ter contribuído para o efeito de diluição do teor de clorofila na planta devido ao maior acúmulo de folhas nestas condições.

Já os teores de carotenoides e razão a/b (Figura 6 - C e D) apresentaram diminuição como aumento da disponibilidade hídrica, com um aumento após o nível mínimo para os tratamentos inoculados.

Os teores de carotenoides apresentam diferenças apenas com 80% da CV, com maiores valores observados para plantas inoculadas (Tabela 2). Resultados diferentes foram encontrados por Amari et al. (2017), que observaram, em condição de estresse hídrico, uma concentração de carotenoides do capim-buffel maior em plantas inoculadas, em comparação com o controle, atribuindo o aumento ao efeito protetivo desses pigmentos em plantas sob estresse hídrico.

De maneira geral, a melhoria na tolerância a baixa disponibilidade hídrica, com a manutenção dos pigmentos fotossintéticos e condutância estomática, no presente estudo, pode indicar o favorecimento do uso da espécie em períodos de escassez hídrica temporário ou transicional (veranicos e transição entre período chuvoso e seco do ano), favorecendo uma desaceleração no processo inevitável de paralização fisiológica e favorecendo a manutenção do acúmulo de forragem neste período.

Os parâmetros fisiológicos, CRA, DSH, potencial hídrico e teor de prolina foliar não apresentaram interação e efeitos isolados de inoculação microbiológica e disponibilidade hídricas ($P > 0,05$) após o período de reidratação, o que indica a capacidade do capim-buffel restabelecer o seu status hídrico e funções fisiológicas após a situação de estresse hídrico avaliada.

Esses resultados demonstram a capacidade da espécie se restabelecer após um período de 24 dias de estresse, mostrando a sua resiliência a uma situação que comumente acontece em situações de campo, principalmente em regiões semiáridas, pela ocorrência de veranicos.

A recuperação rápida após período seco, é uma vantagem competitiva do capim-buffel, que proporciona o uso rápido da pastagem enquanto outras espécies têm essa retomada de crescimento mais lenta, podendo assim ser usada estrategicamente até a recomposição das demais espécies (Rufino et al., 2022).

Ademais, a mitigação dos efeitos do estresse hídrico fisiológico do capim-buffel pelas inoculações microbiológicas é uma biotecnologia que tem o potencial de proporcionar maior acúmulo de forragem no período de transição águas-seca, pela maior manutenção do status hídrico da planta e adiamento da paralização de crescimento nesta época de diminuição progressiva da disponibilidade hídrica.

4.3.3 Características morfológicas e estruturais

A taxa de aparecimento foliar (TAPF), filocrono, taxa de alongamento foliar (TALF), taxa de alongamento do pseudocolmo (TALPC) e taxa de senescência foliar (TSF) não apresentaram interação significativa para disponibilidade hídricas e inoculação microbiológica do capim-buffel (Tabela 3).

A inoculação promoveu maior velocidade de aparecimento de folhas sucessivas do capim-buffel (TAPF), com um aumento de 11%, além de uma diminuição de 14% no tempo de aparecimento de duas folhas consecutivas (filocrono) e um alongamento foliar 25% superior ao tratamento controle (Tabela 3).

A inoculação diminuiu em aproximadamente 1,59 dias a duração de vida das folhas (DVF) e aumentou em 21% a taxa de senescência foliar (TSF), consequência da influência dos microrganismos em outras características morfológicas do capim-buffel, como as maiores TALF e menor filocrono.

A diminuição da DVF se deve ao efeito promoção de crescimento mediados pelos microrganismos sobre as plantas do capim-buffel, agindo sobre o crescimento e a geração de novas folhas, proporcionados pelo maior aporte de nutrientes mediados pelo fungo micorrízico, além da fixação biológica e produção de fitormônios proporcionados pela bactéria *Azospirillum brasilense*.

De acordo com Cassán et al. (2020), as bactérias do gênero *Azospirillum* sp. apresentam a capacidade de produção de ácido indol-3-acético, citocininas, giberelinas, etileno, dentre outros, envolvidos diretamente em processos de divisão e alongamento celular.

O aumento da disponibilidade hídrica proporcionou uma resposta linear crescente para a TAPF, TALF e TALPC do capim-buffel, com aumentos de 28, 50 e 169%, respectivamente. Mas o aumento da disponibilidade hídrica gerou diminuição de linear de 1,3 dias no filocrono e 3 dias na DVF do capim-buffel (Figura 7).

Tabela 3. Taxa de aparecimento foliar (TAPF), Filocrono (FILO), Taxa de alongamento foliar (TALF), Taxa de aparecimento do pseudocolmo (TALPC), Duração de vida das folhas (DVF), Taxa de senescência foliar (TSF), Comprimento final da lâmina foliar (DFF), Número de folhas vivas (NFV), Número de perfilhos reprodutivos (NPR), Número de perfilhos vegetativos (NPV), Altura de plantas (AP) e Índice de área foliar (IAF) do capim-buffel cultivado com diferentes disponibilidades hídricas e com ou sem inoculação microbiológica.

Variáveis ¹	Disponibilidade hídrica				Inoculação			Valor de P		cv (%)
	20	40	60	80	Com	Sem	Inter	Água	Inoc	
TAPF (folha/perfilho.dia)	0,18	0,19	0,22	0,23	0,21A	0,19B	0,49	0,01*	0,01*	10,67
FILO (dia/folha.perfilho)	5,73	5,24	4,47	4,43	4,67B	5,32A	0,41	0,01*	0,03	17,65
TALF (cm/perfilho.dia)	1,68	2,06	2,42	2,52	2,41A	1,93B	0,36	0,01*	0,01*	11,53
TALPC (cm/perfilho.dia)	0,13	0,23	0,28	0,35	0,25	0,24	0,12	0,01*	0,85	26,80
DVF (dia)	29,20	30,58	26,52	25,99	26,77B	29,36A	0,56	0,013	0,02	11,91
TSF (cm/dia)	1,55	1,13	1,10	1,24	1,37A	1,13B	0,11	0,01*	0,01*	16,80
CFF (cm)	15,92	17,96	17,91	18,94	17,75	17,63	0,27	0,01*	0,10	4,54
NFV	5,21	5,87	5,83	5,88	5,54	5,76	0,49	0,016	0,50	8,91
NPR	1,9	2,7	5,4	2,5	3,0	3,25	0,54	0,01*	0,69	11,55
NPV	50,8	48,5	50,2	47,0	45,70	52,55	0,01*	-	-	5,03
Altura da planta (AP)	19,5	20,4	25,9	24,9	23,65A	21,70B	0,06	0,01	0,01*	10,59
IAF	1,24	1,48	1,80	1,73	1,60	1,52	0,053	0,01*	0,50	24,24

Médias seguidas da mesma letra maiúscula, na linha, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. ¹TALPC: Taxa de alongamento do pseudocolmo; TALF: Taxa de alongamento de folhas; TAPF: Taxa de aparecimento foliar; FILO: Filocrono; NFV: Número de folhas vivas; DVF: Duração de vida das folhas; TSF: Taxa de senescência foliar; IAF: Índice de área foliar; NPR: Número total de perfilhos reprodutivos; NPV: Número de perfilhos vegetativos. * Valores < 0,01.

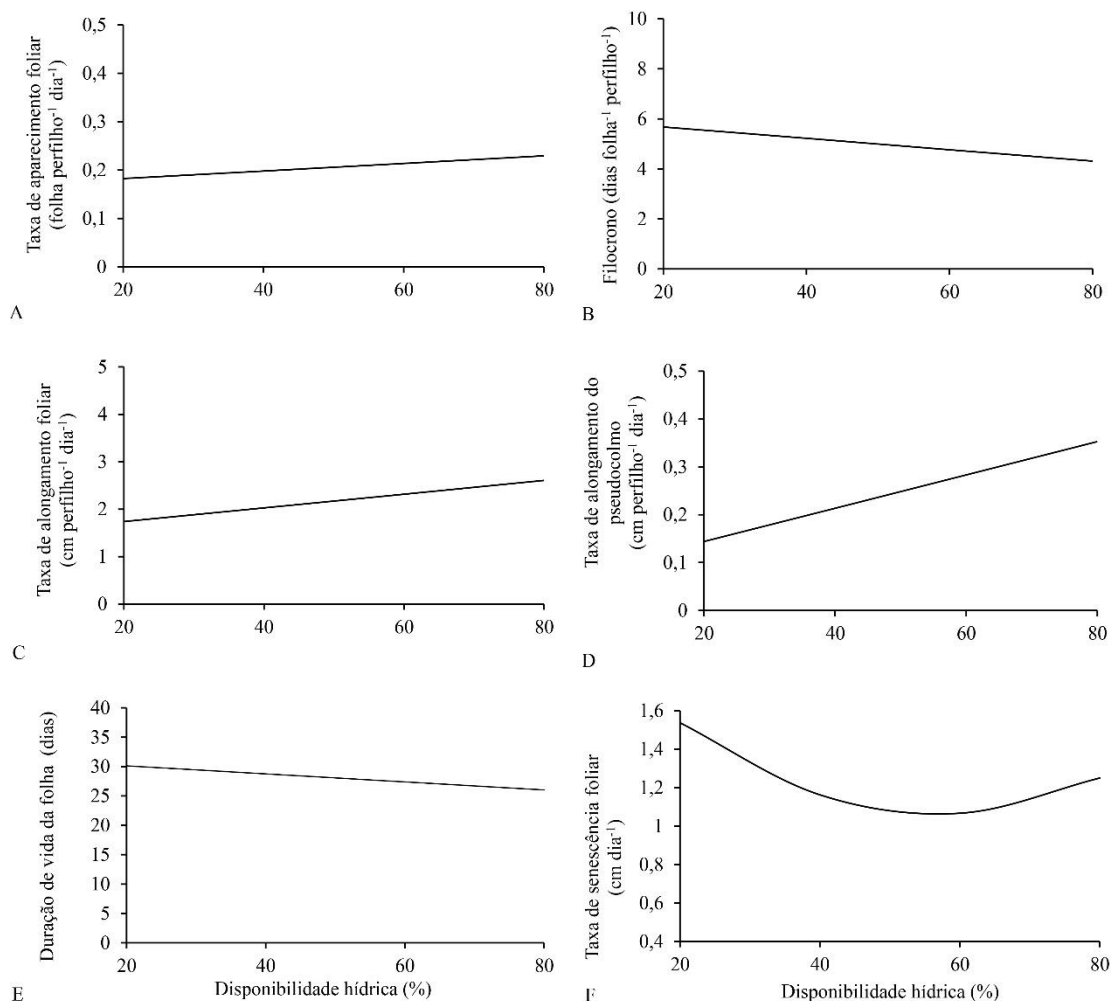


Figura 7. Taxa de aparecimento foliar (A), filocrono (B), taxa de alongamento foliar (C), taxa de alongamento de pseudocolmo (D), duração de vida das folhas (E) e taxa de senescência foliar (F) das plantas do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas. Equações de regressão: \hat{Y} (A) = $0,16683+0,00078345x$ ($R^2 = 0,61$); \hat{Y} (B) = $6,1305-0,02273x$ ($R^2 = 0,95$); \hat{Y} (C) = $1,44961+0,01446x$ ($R^2 = 0,80$); \hat{Y} (D) = $0,0745+0,00348x$ ($R^2 = 0,98$). \hat{Y} (E) = $-0,06842x + 31,493$ ($R^2=0,66$); \hat{Y} (F) = $0,000349x^2 - 0,039695x + 2,192$ ($R^2=0,98$).

A diminuição da TAPF, em menor disponibilidade hídrica, também foi observado por Duarte et al. (2019) avaliando a morfogênese de diferentes cultivares de *Urochloa* sob estresse hídrico (50% e 80% da capacidade de campo), que observaram redução neste índice no capim *U. ruziziensis* cv. Kennedy, aumentando assim o número de dias para o aparecimento de uma nova folha (Filocrono), resultando no aumento da DVF.

Quanto ao alongamento foliar e do pseudocolmo, Coutinho et al. (2015), avaliando a morfogênese do capim-buffel em diferentes períodos de restrição hídrica (2,

4, 6, 8 e 10 dias de turno de rega), observaram resultados semelhantes, com uma redução de 56% e 63%, respectivamente, do menor para o maior período de restrição hídrica.

De acordo com Coussement et al. (2020), reduções induzidas pelo estresse hídrico na pressão do turgor da folha e colmo de gramíneas resultam em uma inibição simultânea de expansão e diferenciação celular, diminuindo a taxa de alongamento.

E, de acordo com Lundlow & Ng (1977), esse é um dos processos fisiológicos mais sensíveis ao déficit de umidade do solo, já que o alongamento celular desses órgãos cessa antes mesmo que os processos fotossintéticos e de divisão celular sejam afetados.

A diminuição da TALPC também foi observada por Alves et al. (2008) avaliando diferentes volumes de água no solo (40 e 80% da CC) sobre as características morfogênicas da *Brachiaria decumbens* Stapf., verificando uma redução de 50% entre as duas ofertas hídricas.

De acordo com Sbrissia e Da Silva (2001), a TALPC tem grande importância para gramíneas forrageiras tropicais devido à sua interferência na estrutura do pasto, proporcionando maior suporte ao seu potencial produtivo. A sua proporção na relação lâmina pseudocolmo pode determinar a qualidade da forragem ofertada para os animais, e além de ser decisivo no processo de competição por luz.

De maneira geral, observou-se uma maior taxa média de alongamento de folhas (2,17 cm/dia) em comparação com pseudocolmo (0,25 cm), o que demonstra a priorização do capim-buffel na expansão foliar, principal órgão fotossinteticamente ativo, e que também representa o componente estrutural de maior valor nutricional na dieta animal.

A maior disponibilidade hídrica influenciou o aumento na dinâmica de renovação de tecidos, representado pelas maiores TAPF, TALF e menor filocrono, além de proporcionar o encurtamento de vida das folhas.

A DVF representa uma característica morfogênica importante na determinação do fluxo de tecidos, pois, indica o máximo potencial de rendimento de forragem (máxima quantidade de material vivo por área); além disso, é um parâmetro para a determinação da intensidade de pastejo com lotação contínua, ou da frequência entre pastejos na lotação rotacionada, que assegura a manutenção do IAF em valores próximos aos necessários para uma maior eficiência de interceptação da radiação incidente e para taxas de crescimento máximas (Costa et al., 2013).

Resultados semelhantes foram observados por Duarte et al. (2019) avaliando diferentes condições hídricas (50 e 80% da capacidade de retenção de umidade do solo, e lâminas de 0cm, 1cm e 5cm de água acima do solo) sobre o desenvolvimento de gramíneas forrageiras tropicais. Estes autores observaram uma diminuição na DVF à medida que se aumentou a lâmina d'água nas espécies.

A inoculação proporcionou um maior fluxo de tecidos, ou seja, uma menor DVF e maior TAPF, o que indicaria uma possibilidade de uso mais frequente deste pasto, assim como, uma maior disponibilidade hídrica indica a necessidade de uma colheita mais frequente da forragem produzida.

Quanto à TSF, as menores disponibilidades hídricas proporcionaram maior senescência das folhas (Figura 7F), e com aumento da oferta de água no solo ocorreu a diminuição da senescência foliar até o valor mínimo estimado de 1,06 cm dia⁻¹ na disponibilidade hídrica de 56,87% CV, e a partir deste ponto a planta restabelece suas funções fisiológicas e seu desenvolvimento proporcionando a retomada do fluxo de tecidos e o processo de sucessão de folhas por perfilho, elevando assim a senescência foliar de folhas mais velhas em maiores disponibilidades hídricas.

Carlesso (1993) relatam que a senescência foliar é um efeito comum para a planta próximo à fase de maturação; no entanto, pode ocorrer também em situação de déficits hídrico severo. Seixas et al. (2015) também descrevem o déficit hídrico em espécies gramíneas forrageiras como responsável pela desidratação e aumento da velocidade de senescência dos tecidos da planta, reduzindo sua área foliar como mecanismo de diminuição de perda de água por transpiração e conservação de água em seus tecidos.

À medida que o déficit hídrico se prolonga, ocorre a aceleração na taxa de senescência foliar, inibição do perfilhamento e ramificações e, bem como, aceleração da morte dos perfilhos e atraso no crescimento e no desenvolvimento da planta (Oliveira et al., 2017).

A senescência, apesar de afetar negativamente a qualidade da forragem representa importante processo fisiológico no fluxo de tecidos da gramínea, através da reciclagem de nutrientes das folhas senescentes para a produção de novos tecidos foliares (Costa et al., 2017).

Luna et al. (2014), avaliando as características morfogênicas de cultivares de *Cenchrus ciliaris*, na época das águas e seca, observaram elevadas TSF no período das

águas e associaram ao maior fluxo de biomassa da época, corroborado pela menor DVF e maior TAPF.

No presente estudo, o crescimento da TSF em maiores disponibilidades pode ser explicado pela maior TAPF (Figura 7A) e diminuição da DVF (Figura 7E) em maiores disponibilidades de água no solo, o que indica que o pasto nessa condição deve ser utilizado com maior frequência para melhor eficiência de colheita.

O CFF e o NFV do capim-buffel não apresentaram interação significativa disponibilidade hídrica e inoculação, apresentando apenas o efeito isolado para disponibilidade hídrica do solo (Tabela 3).

O CFF do capim-buffel apresentou comportamento linear crescente em função do aumento da disponibilidade hídrica (Figura 8A), um acréscimo de 19%.

Esse padrão de resposta deu-se, em função da baixa disponibilidade hídrica ter afetado diretamente a taxa de alongamento foliar, limitando o tamanho das folhas individuais do capim-buffel, sendo esta, possivelmente, uma manifestação de plasticidade fenotípica da espécie na tentativa de diminuir a área foliar e a perda de água através da transpiração.

Resultados semelhantes foram constatados por Magalhães et al. (2016) estudando o capim marandu submetido à duas lâminas de irrigação (50 e 80% da evaporação de água de tanque classe “A”) e adubação nitrogenada, onde os autores constataram uma diminuição do comprimento da lâmina foliar na menor disponibilidade hídrica.

Luna et al. (2014) avaliando a morfogênese do capim-buffel cv. Áridus observaram um tamanho médio de 17,82 cm de lâmina foliar, valor próximos ao observado no presente estudo.

O NFV do capim-buffel apresentou padrão de resposta quadrático em função das disponibilidades hídricas (Figura 8B), com máximo valor estimado de 5,95 folhas com a disponibilidade hídrica de 62,65%.

A redução no número das folhas de gramíneas forrageiras tropicais em condições de estresse é um resultado encontrado por outros autores na literatura (Bomfim-Silva et al., 2014; Coutinho et al., 2020).

Luna et al. (2014), avaliando número de folhas vivas do capim-buffel cv. Áridus em diferentes estações do ano, verificando um valor de 6,11 folhas/perfilho e 5,67 folhas/perfilho, no período chuvoso e seco, respectivamente.

Da mesma forma, Coutinho et al. (2015), avaliando o capim-buffel cv. Biloela em diferentes turnos de rega, observaram uma diminuição do número de folhas do perfilho, 6,2 para 3,9 folhas por perfilho, do turno de rega de 2 para 10 dias sem irrigação.

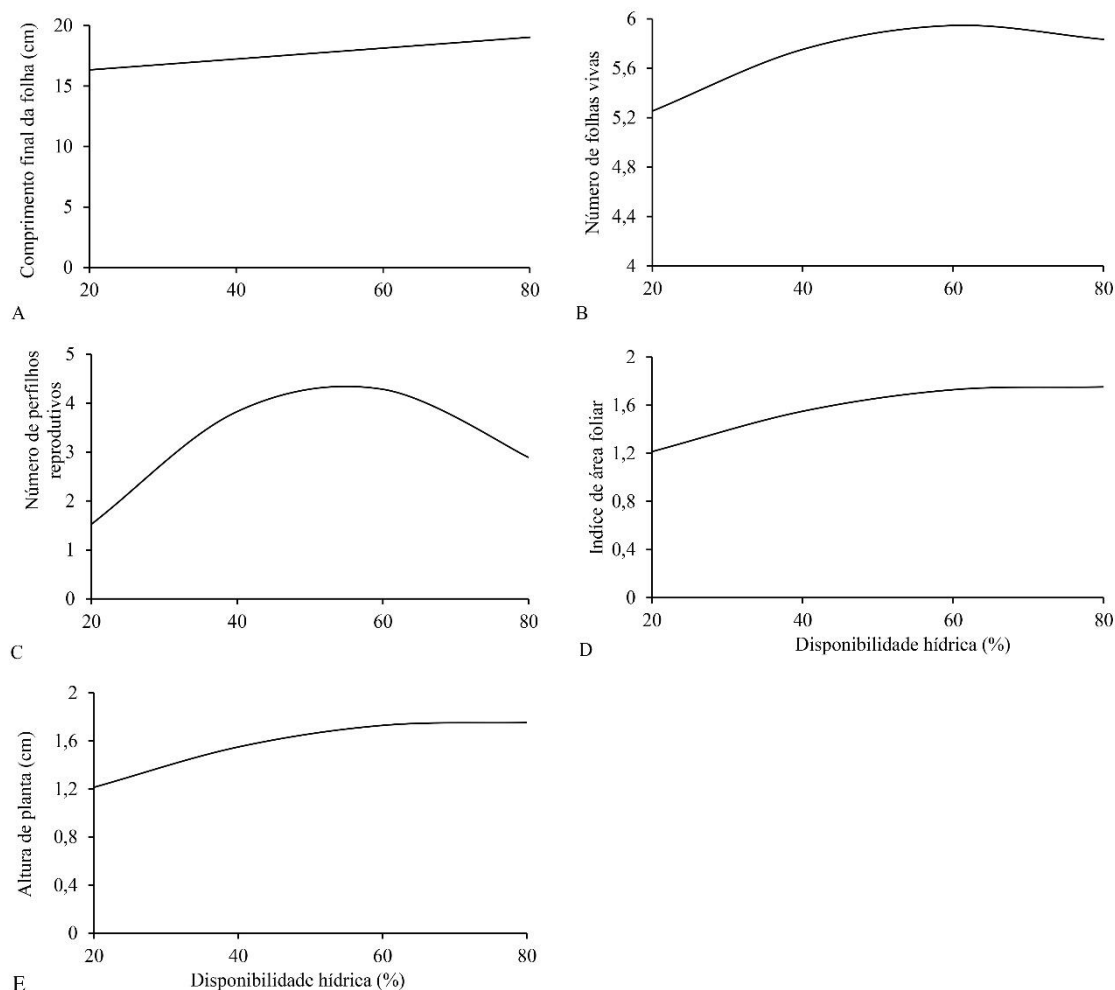


Figura 8. Comprimento final da folha (A), número de folhas vivas (B), número de perfilhos reprodutivos (C), índice de área foliar (D) e altura de plantas (E) do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas. Equações de regressão: \hat{Y} (A) = $0,04502x + 15,439$ ($R^2 = 0,84$); \hat{Y} (B) = $-0,000382x^2 + 0,047872x + 4,44925$ ($R^2 = 0,90$); \hat{Y} (C) = $-0,00231x^2 + 0,25375x - 2,625$ ($R^2 = 0,61$); \hat{Y} (D) = $-0,000195x^2 + 0,02847x + 0,7225$ ($R^2 = 0,94$); \hat{Y} (E) = $17,25 + 0,1085x$ ($R^2 = 0,52$).

A resposta do menor número de folhas do capim-buffel com a menor disponibilidade hídrica é uma consequência do efeito do estresse hídrico sobre a taxa de aparecimento foliar, já que em tese, uma menor taxa desse índice proporcionaria um menor surgimento de folhas novas em um espaço de tempo.

O número de perfilhos vegetativos (NPV) do capim-buffel apresentou interação significativa entre inoculação e disponibilidade hídrica (Tabela 3), com o tratamento

inoculado apresentando uma resposta quadrática, com valor máximo estimado de 47 perfilhos na disponibilidade hídrica de 63,45%, com um aumento de 11 % em relação a menor disponibilidade hídrica estudada. Já o tratamento controle, apresentou uma resposta quadrática decrescente ao aumento da água disponível do solo, com valor mínimo de 48 perfilhos com 80% de disponibilidade hídrica, uma diminuição de 24% no número de perfilhos (Tabela 4).

A diminuição do número de perfilhos em condições de estresse hídrico é reportado na literatura por diversos autores (Cheruiyot et al., 2018; Santos et al., 2012; Veras et al., 2020), pois, de acordo com Luna et al. (2014) em condições de estresse hídrico as plantas retardam o metabolismo e, conseqüentemente, os processos envolvidos na emergência de novos perfilhos, diminuindo sua emissão, podendo cessar a divisão celular e impedindo a diferenciação e o crescimento dos tecidos que darão origem às novas estruturas dos perfilhos (Bezuidenhout et al., 2003).

Na Tabela 4, observa-se que os tratamentos inoculados apresentaram menor número de perfilhos, do que o tratamento controle nas disponibilidades hídricas de 20%, 40% e 60%, o que possivelmente foi ocasionado pela priorização no acúmulo de forragem em poucos perfilhos, ou seja perfilhos mais pesados, já que a associação com os microrganismos promoveu crescimento da parte aérea em outras características estruturais do capim-buffel, como a altura de plantas, produção de MS da parte aérea e raízes.

Tabela 4. Número de perfilhos vegetativos do capim-buffel cultivado em diferentes disponibilidades hídricas e com e sem inoculação com microrganismos promotores de crescimento vegetal.

Inoculações	Disponibilidade Hídrica (%)				CV	Equações	R ²
	20	40	60	80			
Com inoculação	42,2B	46,6B	47,0B	47,0A	5,12	1	0,96
Sem inoculação	59,4A	50,4A	53,4A	48,0A	6,78	2	0,72

Médias seguidas da mesma letra minúscula, na coluna, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Equação 1: $y = -0,00275X^2 + 0,349X + 36,5$; Equação 2: $y = 0,00163X^2 - 0,3335X + 64,35$.

Por outro lado, os tratamentos não inoculados apresentaram um maior número de perfilhos, mais leves e pequenos, como pode ser observado na menor altura de plantas não inoculadas (Tabela 3), representando uma característica de plasticidade fenotípica da

espécie para manutenção de uma área foliar que favoreça a perenização do dossel em condições de maior estresse hídrico.

Densidade de perfilhos é inversamente correlacionada com altura e interceptação luminosa, que é atribuída a um mecanismo de compensação entre o tamanho e a número de perfilhos (Santos et al., 2010) onde os pastos mais baixos têm um maior número de perfilhos menores, ao contrário dos pastos mais altos (Vêras et al., 2020).

Porém, Leite et al. (2018), pesquisando o crescimento do capim *U. brizantha* cv. Marandu em associação com *A. brasilense*, constataram que as plantas inoculadas tiveram uma maior densidade de perfilho e altura de plantas do que o tratamento não inoculado sob condições de seca, e atribuíram esse efeito, principalmente a produção de fitormônios (Auxinas), crescimento radicular e estímulo à diferenciação nos tecidos meristemáticos.

Kyriazopoulos et al. (2014), avaliando o desenvolvimento da espécie forrageira perene *Dactylis glomerata* L. inoculada com dois FMA (*Glomus intraradices*, *Glomus mosseae*) em condições de estresse hídrico (33 % da capacidade de campo), verificaram que as plantas inoculadas com *G. intraradices*, apresentaram maior número de perfilhos em comparação com as plantas não inoculadas, atribuindo esse resultado à maior absorção e acúmulo de nitrogênio, fósforo e potássio nestas condições.

Portanto, a dinâmica de perfilhamento das gramíneas forrageiras tropicais apresenta uma capacidade de rearranjo, a depender das condições que são impostas a planta forrageira (estresse hídrico, inoculações, intensidade e frequência de corte ou pastejo etc.), podendo a espécie, a depender da condição de crescimento modificar a proporção entre a densidade populacional e o peso/altura, além da categoria (basais, aéreos e reprodutivos), de maneira que a sua área foliar maximize a absorção luminosa e ajude a planta a passar pela condição de estresse que esta imposta no momento, e no nosso caso/estudo, em déficit hídrico do solo.

A influência de inoculações microbiológica no perfilhamento de gramíneas forrageiras, ainda apresentam resultados conflitantes na literatura. Por exemplo, Pedreira et al. (2017), que avaliaram estratégias de adubação nitrogenada e inoculação com *Azospirillum brasilense* e não observaram influência da inoculação sobre a densidade populacional ou dinâmica de perfilhamento em pastos de capim Marandu durante a estação de crescimento avaliada.

Desta forma, são necessários mais estudos, sobre a dinâmica de geração de perfilhos em longo prazo nos pastos sob inoculações com microrganismos promotores de crescimento vegetal e múltiplos estresses, que são comuns em atividades pastoris.

O número de perfilhos reprodutivos (NPR) de capim-buffel não apresentou interação entre disponibilidade hídrica e inoculação microbiológica ($P>0,05$), sendo verificado apenas o efeito isolado da disponibilidade hídrica.

Neste ensaio, foi observado o aparecimento de perfilhos reprodutivos do capim-buffel aos 21 dias de rebrotação.

O NPR do capim-buffel respondeu significativamente a disponibilidade hídrica (Figura 8C), apresentando uma curva com comportamento quadrático, e um valor máximo estimado de 4,34 perfilhos na disponibilidade hídrica de 54,92% da CV.

O menor número de perfilhos reprodutivos em condições de maior estresse hídrico acontece pela maior demanda em fotoassimilados que este estágio fenológico das gramíneas demanda e pela paralização ou diminuição no seu metabolismo em condições de escassez hídrica.

Por outro lado, maiores disponibilidades hídricas proporcionam maior fluxo de tecidos, e com avançar da idade fenológica dos perfilhos, e em condição de crescimento “livre”, ocorre uma conversão de perfilhos vegetativos em reprodutivos. Porém posteriormente ocorreu (Figura 8C) diminuição do número de perfilhos reprodutivos com aumento da disponibilidade hídrica, até 80% da CV.

A diminuição do florescimento em maiores disponibilidades hídricas pode indicar que o capim-buffel, em uma condição adequada de crescimento, deixou de priorizar a perpetuação da espécie, como nas condições de estresse, e investiu seus fotoassimilados para manutenção foliar.

Padrão de resposta semelhante foi observado por Pompeu et al. (2018) avaliando o desempenho agrônômico de capim-buffel cultivar Gayndah sob diferentes regimes hídricos, no qual foi constatado 100%, 66%, 44% e 22% de perfilhos reprodutivos nos tratamentos de 60%, 30%, 90% e 120% da ETo (evapotranspiração de referência), respectivamente, ou seja, uma menor presença de perfilhos reprodutivos em maiores lâminas de irrigação, o que segundo os autores indica uma baixa tolerância desta forrageira ao excesso de água no solo.

O índice de área foliar (IAF) do capim-buffel não apresentou interação entre os fatores disponibilidade hídrica e inoculação ($P > 0,05$), respondendo apenas à disponibilidade de água no solo.

O IAF do capim-buffel se ajustou um efeito quadrático em resposta às disponibilidades hídricas (Figura 8D), com máximo valor estimado de 1,76 com a disponibilidade hídrica de 73% da CV, apresentando um crescimento de 40% em relação a disponibilidade hídrica de 20% da CV.

Souza et al. (2021), avaliando genótipos do gênero *Urochloa* submetidos a diferentes condições hídricas (T1 - 30 dias com 100% de capacidade de campo (CC); T2 - 10 dias com 30% do CC; T3 - 20 dias com 30% da CC e T4 - 30 dias com 30% da CC), observaram uma redução 28% na área foliar entre T1 e T4. Os autores atribuem essa diminuição a um aumento a proporção de tecido morto, uma redução no número e tamanho das células, e um aumento na alocação de recursos para o desenvolvimento radicular.

Coutinho et al. (2015), avaliando o capim-buffel cv. Biloela em diferentes turnos de rega, observaram um efeito linear decrescente do IAF com o aumento do intervalo de irrigação das plantas, proporcionando uma redução de 94%, onde os menores valores para número de folhas vivas contribuíram para o baixo IAF.

A altura das plantas (AP) do capim-buffel não apresentou interação significativa entre os fatores disponibilidade hídrica e inoculação, sendo verificado apenas suas respostas isoladas (Tabela 3).

A AP do capim-buffel respondeu de forma linear positiva (Figura 8E) às diferentes disponibilidades hídricas do solo, apresentando um aumento 5,4 cm, em relação as plantas sob menor disponibilidade hídrica (20% da CV).

Resultados semelhantes foram observados por Coutinho et al. (2020), avaliando o capim massai em condições de déficit hídrico (2, 4, 6 e 8 dias de turno de rega), os quais observaram diminuição de 15 cm na altura da maior para menor disponibilidade hídrica.

Silva et al. (2020) também observaram uma redução de 60% na altura de cultivares de *U. brizantha* (Piatã, BRS Paiaguás, e MG13 Braúna), quando submetido ao estresse hídrico.

A redução na AP do capim-buffel sob menor disponibilidade hídrica, está relacionado à redução na TALF e TALPC (Figura 7C e D), aliado a redução no uso dos nutrientes do solo, pela diminuição da absorção em condições severas de restrição hídrica.

Quando inoculado, o capim-buffel apresentou em média, plantas 2 cm mais altas que os tratamentos não inoculados (Tabela 3), o que pode ser explicado pelo efeito da inoculação sobre a capacidade absorção de água e nutrientes em camadas mais profundas do solo e a produção de fitormônios que estimulam o crescimento da parte aérea e sistema radicular.

A redução da altura das plantas em condições de déficit hídrico se deve pela perda de pressão da turgidez celular, e pode ser comprovado no presente trabalho pela diminuição do CRA (Figura 4A) e potencial hídrico (Figura 4C) em condições de baixa disponibilidade hídricas.

Pontes et al. (2003) descreveram o desenvolvimento da arquitetura foliar eficiente na interceptação luminosa em gramíneas como uma habilidade competitiva importante e que ocorre em decorrência do alongamento da bainha e dos entrenós do colmo e, conseqüentemente de uma maior altura das plantas.

Os efeitos da disponibilidade hídrica e inoculação sobre o alongamento do pseudocolmo, folhas (Figuras 7D e Tabela 3) e perfilhamento (Tabela 4) refletem na estrutura das plantas e na forma que elas se projetam em busca de luz, afetando a competição entre perfilhos e quantidade e qualidade de luz absorvida pelo dossel forrageiro.

A inoculação afetou diversos parâmetros fisiológicos e morfogênicos do capim-buffel de maneira isolada, o que pode significar que a grande adaptação da espécie a condições de baixa hídrica disponível do solo, demandaria mais estudos que abordassem uma maior duração e/ou intensidade do estresse hídrico, para verificação da relação de auxílio dos microrganismos em condições de extrema vulnerabilidade hídrica.

Recomenda-se como continuação da pesquisa, a abordagem da flutuação populacional de microrganismos no solo e sua colonização endofítica em função tanto do estresse hídrico como do período de rebrotação, para caracterizar o nível de interações sinérgicas ou antagônicas/competitivas entre o *Rhizophagus intraradices*, *Azospirillum brasilense* e o capim-buffel.

4.3.4 Características produtivas

4.3.4.1 Produção de massa seca da folha, de pseudocolmo, de material morto e da parte aérea

A interação entre inoculação e as disponibilidades hídricas não foi significativa para a produção de MS de folhas, pseudocolmo, material morto e parte aérea do capim-buffel ($P>0,05$), entretanto, houve efeito isolado dos fatores estudados sobre esses parâmetros ($P<0,01$).

A PMSMM não apresentou efeito isolados de disponibilidade hídrica e inoculação ($P>0,05$), possivelmente, pela influência de efeitos dos estresse hídrico, somado ao estágio fenológico avançado quando foi realizado o corte avaliativo, fazendo com que não fosse verificado diferenças entre os fatores estudados.

A produção de MS das folhas, pseudocolmo e parte aérea do capim-buffel inoculado com os microrganismos promotores de crescimento de plantas ($P<0,05$), apresentaram uma superioridade de 16%, 18% e 14%, respectivamente, quando comparado ao controle (Figura 9).

Esse resultado reflete a capacidade de promoção de crescimento de planta mediada pelos microrganismos aplicados em associação sobre potencial produtivo do capim-buffel e que pode ser visto no presente trabalho nos resultados TALF, CFF, AP e IAF.

Padrão de resposta próximo ao observado por Hungria et al. (2021) avaliando a inoculação com *Azospirillum brasilense* em *Urochloa ruziziensis*, que verificaram um aumento de 16,8% na produção de biomassa de parte aérea em plantas inoculadas, resultando em efeitos de melhorias na arquitetura da raiz pela síntese de fitormônios e a fixação biológica de nitrogênio.

O fungo micorrízico *Rhizophagus intraradices* tem sido reportado em diversos trabalhos como responsável pelo aumento de biomassa de diversas culturas, como *Eleusine coracana* (Tyagi et al., 2018), soja (Jie et al., 2021) milho (Stoffel et al., 2020), e correlacionado seus efeitos de maior absorção de nutrientes (principalmente de fósforo), maior desenvolvimento do sistema radicular e melhoria da eficiência fotossintética em condição de estresse abiótico.

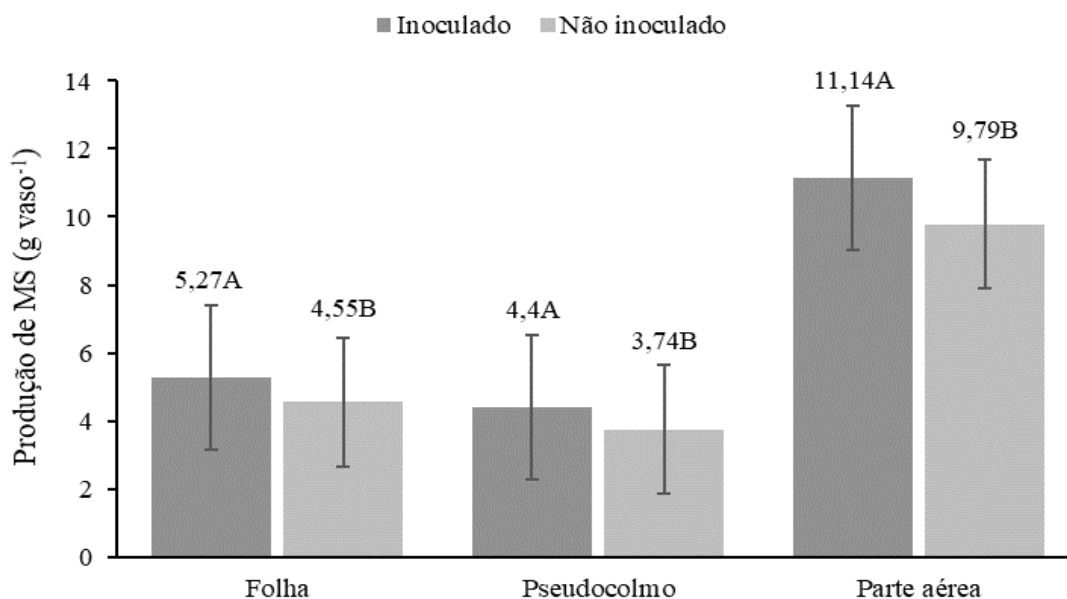


Figura 9. Produção de MS das folhas, pseudocolmo e parte aérea do capim-buffel submetida a inoculação ou não com microrganismos promotores de crescimento vegetal. Médias seguidas da mesma letra, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Ronseax et al. (2020), avaliando a coinoculação de *Azospirillum brasilense* e *Rhizoglobus irregularis* e adubação com N no capim Mulato II, observaram com a biofertilização (sem N) valores similares à dose de 100 kg/ha de N e um aumento de 43% na produção de MS frente ao tratamento controle (sem inoculação e sem N). Esses autores evidenciaram que os níveis de colonização micorrízica foram resultados da eficácia do fungo *R. irregularis* e da possível contribuição de *A. brasilense* para a melhoria dos níveis ocupação da raiz pelo fungo.

Efeito sinérgico entre *Azospirillum brasilense* e FMA (*Rhizophagus irregularis*) foi observado por Villarreal et al. (2016) em mudas de banana, avaliando diferentes dosagens do FMA e concentrações da bactéria é sobre a colonização do sistema radicular das plantas. Os autores constataram um aumento na colonização do sistema radicular pelo FMA na presença de maiores concentrações da bactéria, chegando a porcentagem de 96,67% e aumentos na concentração de *Azospirillum* no solo e raízes das plantas quando inoculadas com os fungos. De acordo com os autores, o *Azospirillum* estimula o aumento do número e o comprimento das raízes laterais, bem como o acúmulo de biomassa da raiz, permitindo o desenvolvimento precoce de pelos radiculares, aumentando a área superficial da raiz e estimulando os exsudatos radiculares, além disso, a penetração das células corticais pelo FMA fornece uma rota de entrada para a bactéria resultando em aumento da população bacteriana e facilitando o seu estabelecimento e multiplicação.

A produção de MS das folhas do capim-buffel apresentou efeito quadrático em resposta às disponibilidades hídricas (Figura 10), com máximo valor estimado de 5,56 g vaso⁻¹ com a disponibilidade hídrica de 68,34% da CV, proporcionando um aumento de 49% em relação a menor disponibilidade hídrica estudada. Já a produção de MS pseudocolmo do capim-buffel apresentou comportamento linear crescente (Figura 10), com aumento de 65,5%.

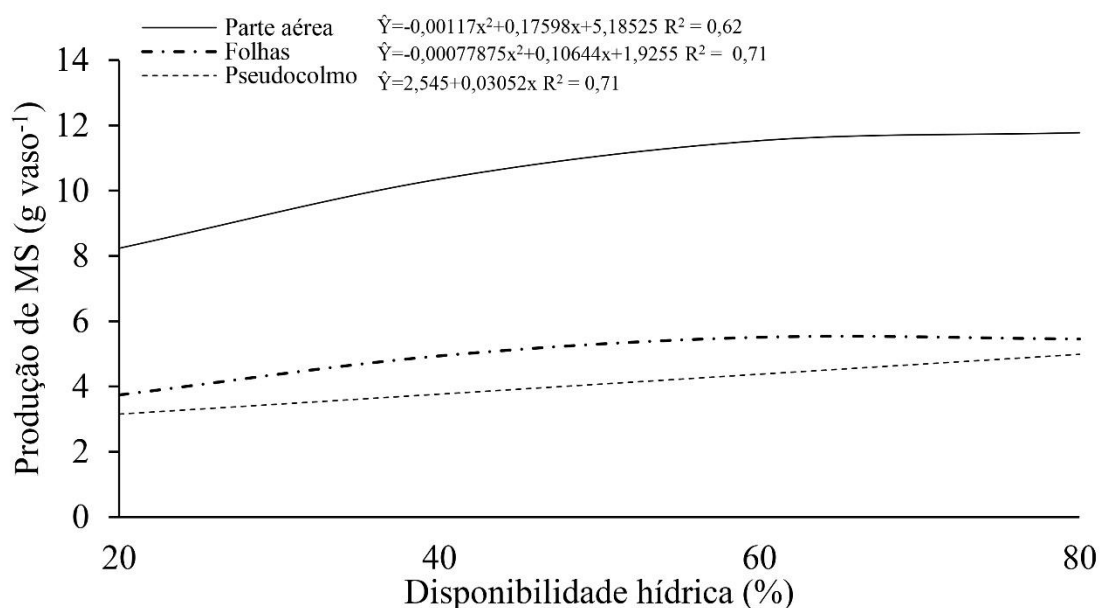


Figura 10. Produção de massa seca da parte aérea, das folhas e pseudocolmo do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas.

A resposta quadrática da produção de MS das folhas ocorre porque as gramíneas forrageiras tropicais apresentam um número limitado de folhas, determinado geneticamente, que reflete também em sua produção, como pode ser observado no comportamento no NFV (Figura 8B). Após esse teto, há um equilíbrio da produção com a senescência foliar.

A diminuição na produção de folhas e pseudocolmo do capim-buffel, e demais gramíneas forrageiras tropicais, sob déficit hídrico é bem difundido na literatura (Maranhão et al., 2019; Souza et al., 2020), principalmente pela importância chave da água nos processos de manutenção de turgor e expansão celular.

Souza et al. (2021) observaram um comportamento similar avaliando 12 genótipos do gênero *Urochloa* submetido a diferentes disponibilidades hídricas (T1 - 30 dias sob 100% da (CC); T2 - 10 dias sob 30% da CC; T3 - 20 dias sob 30% da CC e T4 - 30 dias

sob 30% da CC), com redução no acúmulo de folhas e caules devido ao aumento no período de estresse.

Da mesma forma, Maranhão et al. (2019) avaliando as características morfofisiológicas do capim *Cenchrus ciliaris* cv Gaynda em diferentes suprimentos hídricos (30, 60, 90 e 120% da evapotranspiração de referência) em ambiente controlado, observaram diminuição da produção de folhas e pseudocolmo em menores disponibilidades hídricas.

O comportamento linear da produção de pseudocolmo do capim-buffel com aumento da disponibilidade hídrica do solo, no presente estudo, pode ser explicado pela característica de acúmulo de colmo das gramíneas forrageiras tropicais em crescimento livre, já que nessas condições as folhas atingem um limite genético predisposto e após o acúmulo líquido, ocorre um equilíbrio entre folhas novas e senescentes, porém o pseudocolmo continua seu crescimento, em condições favoráveis, até o aparecimento do colmo verdadeiro e, posteriormente, a diferenciação de perfilho vegetativo para reprodutivo.

A produção de MS da parte aérea do capim-buffel apresentou um comportamento quadrático em resposta à disponibilidade hídrica (Figura 10), com um rendimento máximo estimado de 11,80 g vaso⁻¹, correspondente a uma disponibilidade hídrica de 75,21% da CV.

Essa resposta ocorreu pela influência da maior disponibilidade hídricas nas características fisiológicas, morfogênicas e estruturais e produtivas do capim-buffel cv. Áridus observadas neste trabalho.

A capacidade da menor disponibilidade hídrica em afetar significativamente a produção de MS da parte aérea segue tendência semelhante de diminuição da produção de massa seca das folhas e pseudocolmo, por ser o somatório dessas variáveis.

Tommasino et al. (2018) observaram reduções de 18% e 44% na massa seca da parte aérea de dois genótipos de *Cenchrus ciliaris*, em condições de estresse hídrico, quando compararam as condições de disponibilidade hídrica de 80% e 30% da CC.

Em estudo de déficit hídrico, Tuffa et al. (2017) avaliando a espécie *Cenchrus ciliaris* sob diferentes lâminas de irrigação (média regional, 5% a mais que a média e 70% a menos), observaram reduções de 31 e 40% na parte aérea e raiz, respectivamente, em condições de estresse hídrico.

4.3.4.2 Volume, comprimento e produção de massa seca da raiz

A produção de MS, volume e comprimento das raízes não foram influenciadas pela interação entre disponibilidades hídricas e inoculação microbiológica ($P>0,05$), apresentando resposta significativa aos fatores isolados.

A inoculação de plantas do capim-buffel com *A. brasilense* e *R. intraradices* proporcionou uma superioridade de 20% na produção de MS, 15% mais compridas e 6% mais volumosas, quando comparado ao controle (Figura 11).

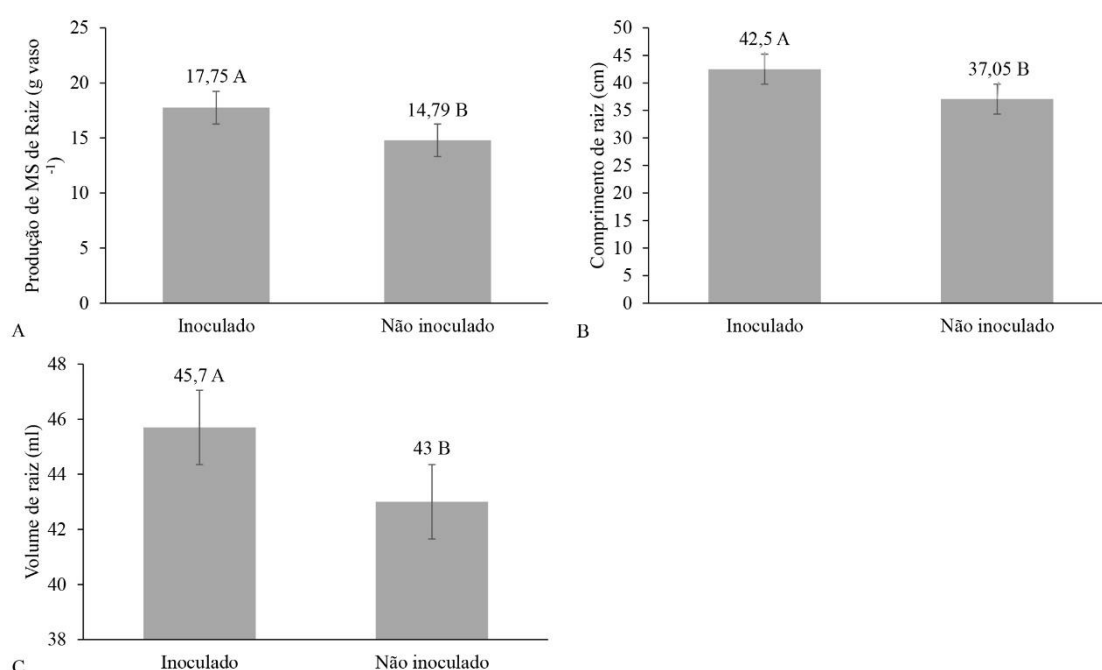


Figura 11. Produção de MS das raízes (A), comprimento e (B) e volume de raízes (C) de plantas do capim-buffel, inoculadas ou não. Médias seguidas da mesma letra, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Resultados semelhantes foram observados por Heinrichs et al. (2020) avaliando o capim *Urochloa brizantha* cv. Marandu inoculado com *Azospirillum brasilense*, que apresentaram produção 36% maior de biomassa de raízes em plantas inoculadas frente ao tratamento controle, mudando as características morfológicas da raiz, melhorando a eficiência de captação de nutrientes e água do solo e podendo ser uma estratégia eficaz para aumentar a sobrevivência de gramíneas forrageiras tropicais, pela minimização do estresse pelo déficit hídrico e desfolhação.

Smith & Read (2008) descreveram que a rede de micélios dos FMAs conectada as raízes é capaz de aumentar o volume de raiz das plantas e, conseqüentemente melhorar a eficiência na absorção de água e nutrientes pelos vegetais. Por outro lado, a colonização da rizosfera e tecidos radiculares pelo *A. brasilense* produz fitormônios que estimulam o crescimento radicular, assim como o aporte de nitrogênio pela FBN, fazem dessa associação de microrganismos particularmente benéfica para estruturação do sistema radicular das gramíneas forrageiras.

No que concerne a resposta à disponibilidade hídrica, a produção de raízes do capim-buffel se ajustou de forma linear positiva (Figura 12A), com aumento de 61%, em resposta as disponibilidades hídricas do solo.

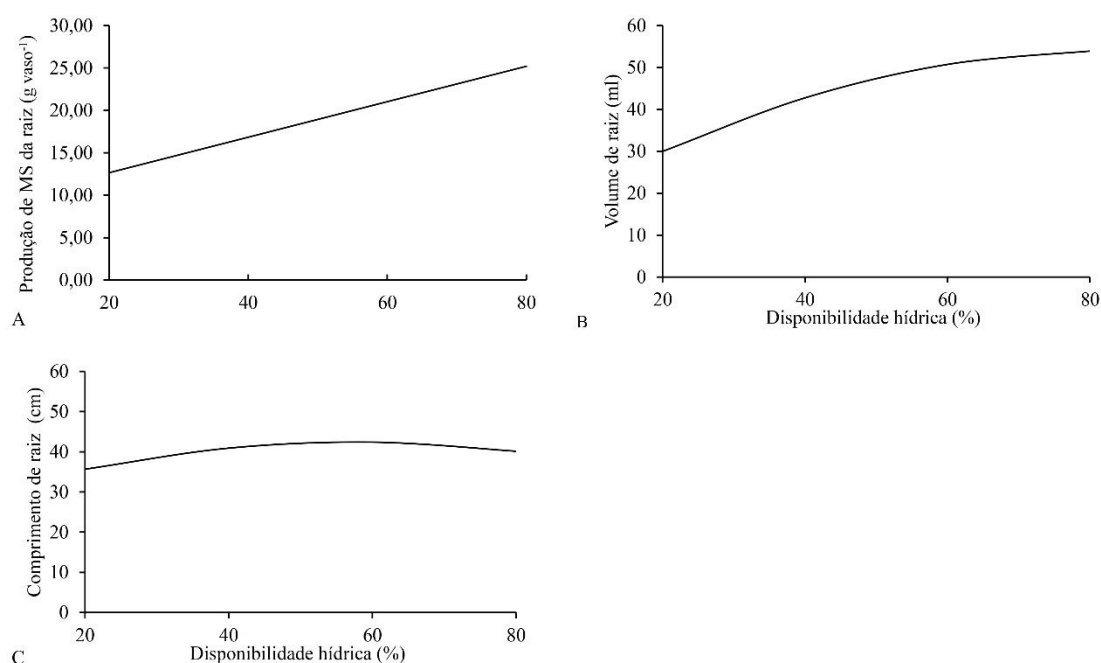


Figura 12. Produção de MS das raízes (A), volume de raízes (B) e comprimento de raízes (C) das plantas do capim-buffel submetida a diferentes disponibilidades hídricas. Equações: \hat{Y} (A) = $8,47475 + 0,2091x$ ($R^2=0,67$); \hat{Y} (B) = $-0,006x^2+0,999x+12,4$ ($R^2 = 0,80$); \hat{Y} (C) = $-0,00406x^2+0,49575x+27,425$ ($R^2 = 0,97$).

O volume e comprimento de raízes do capim-buffel apresentaram um comportamento quadrático em resposta às disponibilidades hídricas (Figura 12B e C), apresentando um valor máximo estimado de 54,00 mL com 80% da CV e 42,55 cm com 61,01% da CV.

Saleen et al. (2018) descreveram que o estresse hídrico está diretamente relacionado com morfologia radicular porque uma longa e mais extensa arquitetura radicular permite que as plantas absorvam mais quantidade de água do solo.

As plantas modificam dinamicamente sua morfologia radicular para gerir o stress da seca, e plantas tolerantes ao estresse hídrico tendem a ter maior profundidade de enraizamento, densidade, volume da raiz e peso (Ahmad et al., 2022; Jochum et al., 2019).

Na Figura 13 observa-se as diferenças visuais do sistema radicular dos tratamentos inoculados ou não e nas diferentes disponibilidades hídricas.

Mnif & Chaieb (2009) avaliando o crescimento radicular de cultivares de *Cenchrus ciliaris*, em rizotrons, verificaram comprimentos variando de 30-80 cm, e uma alta concentração de raízes nos primeiros 30 cm de profundidade, demonstrando a capacidade da espécie em aproveitar baixas precipitações, que são frequentes em clima árido e semiáridos.

O decréscimo no comprimento das raízes após o valor máximo, possivelmente se deu pela limitação de espaço para o aprofundamento radicular e enovelamento das raízes no fundo dos vasos experimentais em maior disponibilidade hídrica.

A limitação imposta pelo recipiente, no presente estudo, não expressa o potencial de profundidade radicular que a planta pode alcançar a campo, e que é relatada na literatura como adaptação morfológica da planta a ambientes com baixa disponibilidades hídricas, sendo necessário a verificação a campo do seu comportamento em múltiplos estresses.

Porém, os resultados observados no presente estudo nos dão indícios do impacto que a deficiência hídrica pode impor sobre o desenvolvimento do sistema do sistema radicular em condições de estresse, como pôde ser observado nas características de volume, comprimento e produção de MS de raiz.

Hungria et al. (2021) também verificaram aumento no comprimento total das raízes das espécies *Urochloa brizantha* cv Marandu e *Urochloa decumbens* inoculados com *Azospirillum brasilense*, observando uma superioridade de 83% e 74%, respectivamente, sobre os tratamentos não inoculados.

De acordo com Vogel et al. (2014), o *Azospirillum brasilense* apresenta uma elevada produção de auxinas, hormônio responsável por modificações na morfologia ou arquitetura de raízes como comprimento, ramificações e aumento de pelos radiculares.

O termo morfologia/arquitetura da raiz abrange a profundidade, ângulo, densidade, volume de raiz e sua biomassa (Saleem et al., 2018).



Figura 13. Raízes do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas (A e E = 20% da CV; B e F = 40% da CV; C e G = 60% da CV e D e H = 80% da CV) e inoculadas com *Azospirillum brasilense* e *Rhizophagus intraradices* (A-D) ou não (E-H)

Hungria et al. (2021), avaliando a morfologia radicular de *Urochloa brizantha* cv. Marandu e *Urochloa decumbens* inoculadas com *A. brasilense* e *Pseudomonas fluorescens*, verificaram que a *U. brizantha* inoculada com *A. brasilense* apresentou um

aumento de 93% no peso de MS da raiz, 12% a mais na densidade do sistema radicular, superioridade de 27% na incidência de pelos radiculares e 33% à mais no número de ramificações radiculares, quando comparado ao tratamento controle, o que demonstra o efeito da inoculação no fortalecimento do sistema radicular da espécie.

4.3.5 Eficiência no uso da água (EUA)

A eficiência no uso da água (EUA) do capim-buffel não apresentou interação significativa entre disponibilidade hídrica e inoculação ($P>0,05$), respondendo apenas de maneira isoladas a estes fatores ($P<0,05$).

A EUA apresentou um comportamento linear decrescente com o aumento da disponibilidade hídrica (Figura 14), com diminuição de 43%.

Mganga et al. (2021) descreve que em um contexto de mudanças climáticas, plantas forrageiras que apresentem alta eficiência no uso da água (EUA) são primordiais para ambientes pastoris, pela sua tolerância ao estresse hídrico e vantagem competitiva sobre outros componentes vegetais como ervas daninhas. Esses autores correlacionam a manutenção do metabolismo e a produção de biomassa em condições de estresse como tolerância a seca, podendo também ser caracterizada pela maior EUA.

Os resultados do presente ensaio corroboram com encontrados por Maranhão et al. (2019), que avaliaram em casa de vegetação e na estação chuvosa, a eficiência do uso da água do capim-buffel cv. Gayndah submetido aos diferentes suprimentos hídricos (30, 60, 90 e 120% da evapotranspiração de referência – Eto), e observaram maiores EUA nas plantas submetidas a menor disponibilidade hídrica, diminuindo sua eficiência do uso da água em maiores disponibilidades hídricas. Ainda segundo os autores, a maior eficiência de uso da água do capim-buffel em baixas disponibilidades hídricas corrobora a afirmação de que o capim-buffel é mais indicado para regiões de baixa pluviosidade.

O rendimento da cultura aumenta linearmente com o aumento do consumo de água, enquanto a EUA diminui à medida que o abastecimento de água ou o consumo atinge um certo grau (Trout & Dejonge, 2017).

De acordo com Lu & Zhuang (2010), em condições de seca leve e moderada, o aumento da EUA reflete a aclimação fisiológica das plantas ao estresse hídrico, no entanto, sob condições de seca severa, ocorre a diminuição da EUA.

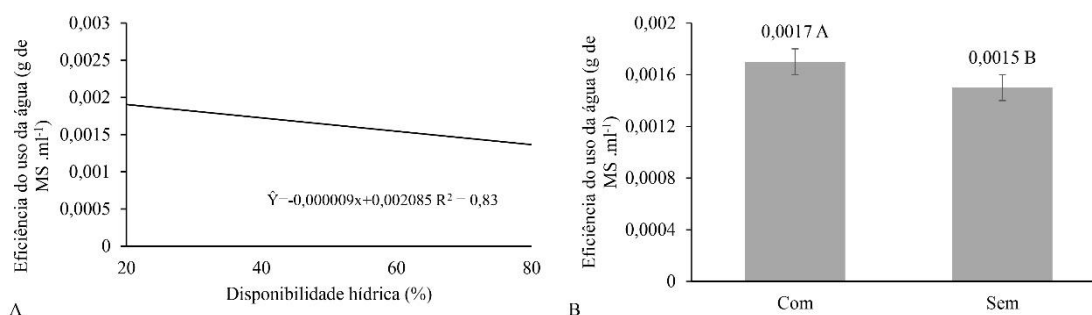


Figura 14. Eficiência no uso da água do capim-buffel sob diferentes disponibilidades hídricas e inoculação microbiológica. Médias seguidas da mesma letra, não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Equação: $\hat{Y} = -0,000009x + 0,002085$ ($R^2 = 0,83$).

A maior condutância estomática, nos tratamentos inoculados, e em condições de estresse (Tabela 1), pode ter influenciado a maior EUA em menor disponibilidade hídrica, já que a manutenção da assimilação de CO₂ nestas condições permitem a planta retardar a diminuição na sua taxa de crescimento, caracterizando um efeito de mitigação do estresse hídrico na espécie.

A EUA do capim-buffel apresentou diferenças entre os tratamentos inoculados ou não, com uma superioridade de 13% dos tratamentos em contato com os microrganismos adicionados ao solo (Figura 14B).

Marques et al. (2021), avaliando as características fisiológicas da cultura do milho inoculados com *Azospirillum brasilense* e submetida a duas condições hídricas, observaram um aumento no EUA de plantas inoculadas e atribuíram esse resultado aos ajustes osmóticos no espaço apoplástico e/ou simplástico, mediados pela bactéria, mitigando a desidratação dos tecidos da planta.

Resultados semelhantes foram observados Bulegon et al. (2017) em *Urochloa ruziziensis* inoculada com *Azospirillum brasilense* sob seca severa (suspensão da irrigação por 6 dias), sendo verificado um aumento na eficiência do uso da água nos tratamentos inoculados sob déficit hídrico.

Já Pioufle et al. (2019) observaram aumento na eficiência no uso instantâneo da água em plantas de milho inoculadas com o fungo micorrízico *Rhizophagus irregularis* na recuperação, após estresse hídrico, observando também maior absorção de fósforo nestas condições.

Esses resultados demonstram a importância da mediação de microrganismos promotores de crescimento para resiliência de plantas em condições de estresse hídrico,

isso se torna especialmente importante num cenário de mudanças climáticas e perspectivas de aumento de eventos de secas, principalmente em regiões semiáridas onde se desenvolve a atividade pecuária a pasto.

Apesar da tolerância ao estresse hídrico pelo capim-buffel ser bastante documentado na literatura (Monção et al., 2011; Oliveira et al., 1993; Rufino et al., 2022), foi possível constatar, no presente estudo, que as disponibilidades hídricas testadas impactaram negativamente seu funcionamento fisiológico, morfogênico e produtivo da espécie. Demonstrando que o estudo da amenização ou mitigação de efeitos deletérios do estresse hídrico em ambientes de sequeiro pode contribuir para melhoria da resposta de genótipos tidos tolerantes nestas situações.

Lacerda Jr. & Melo (2022) descrevem que o melhoramento de plantas tolerantes ao estresse hídrico é uma das alternativas mais promissoras para a agricultura em ambientes áridos e semiáridos, porém, são soluções de longo prazo e onerosas, e aconselham o manejo integrado, associando plantas mais resistentes com inoculantes à base de microrganismos osmotolerantes para o auxílio, a curto prazo, das plantas na mitigação dos efeitos da seca.

A inoculação de BPCP e FMA pode somar ou potencializar o efeito benéfico individual de tolerância de genótipos usados em ambientes estressantes. Porém, existem especificidades e compatibilidade entre microrganismos e plantas hospedeiras, dentro de uma mesma espécie vegetal e estirpes microbiológicas, o que caracteriza uma relação simbiótica tripartite complexa que demanda estudos multidisciplinares para a consolidação de uso desta biotecnologia.

4.4 CONCLUSÕES

A coinoculação com o fungo *Rhizophagus intraradices* e *Azospirillum brasilense* é capaz de mitigar o estresse hídrico no capim-buffel cv. Áridus pela sua influência na condutância estomática e pigmentos fotossintéticos em condição de estresse hídrico.

O capim-buffel apresenta elevada capacidade de recuperação após eventos de estresse hídrico, independente da coinoculação.

A faixa de umidade ideal do solo para cultivo do capim-buffel cv. Áridus é de 55 a 70% da máxima capacidade de retenção de água do solo, pois, maximiza o número de folhas vivas, produção de folhas e o índice de área foliar e minimiza a senescência de folhas e os perfilhos reprodutivos.

A inoculação proporciona maior potencial produtivo da parte aérea e sistema radicular do capim-buffel, o que fortalece suas já conhecidas características de adaptação a ambientes semiáridos e o torna mais resiliente aos cenários atuais de mudanças climáticas e aquecimento global.

4.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDUL JALEEL, C.; MANIVANNAN, P.; KISHOREKUMAR, A.; SANKAR, B.; GOPI, R.; SOMASUNDARAM, R.; PANEERSELVAM, R. Alterations in osmoregulation, antioxidante enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces**, v.59, v p.150-157, 2007.

AHMAD, H. M.; HAFEEZ, S.; ZAHRA, S.; SHAH, A. N.; AZIZ, O.; RAHMAN, M. U.; FIAZ, S. Plant Growth Promoting Rhizobacteria Eliminate the Effect of Drought Stress in Plants: A Review. **Frontiers in Plant Science**, 2022.

AKRAM, N. A; SHAHBAZ, M; ATHAR, H. U R; ASHRAF, M. Morpho-physiological responses of two differently adapted populations of *Cynodon dactylon* (L.) pers. and *Cenchrus ciliaris* L. to salt stress. In: **Pakistan Journal of Botany**.v..38, N.5. p. 1581-1588, 2006.

ALVES, J. DE S.; PIRES, A.J.V.; MATSUMOTO, S.N.; FIGUEIREDO, N.P.; RIBEIRO, G.S. Características morfológicas e estruturais da *Brachiaria decumbens* stapf submetida a diferentes doses de nitrogênio e volumes de água. **Acta Veterinaria Brasilica**, v. 02, p. 1-10, 2008.

AL-KARAKI, G.N.; WILLIAMS, M; Mycorrhizal mixtures affect the growth, nutrition, and physiological responses of soybean to water deficit. *Acta Physiol Plant*, v.43, n.75 p.1-9, 2021.

ALVAREZ V., V.H.; RIBEIRO, A.C. **Calagem**. In: Comissão de fertilidade do solo do estado de minas gerais (CFSMG). Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais. 5ª aproximação, Viçosa, p.41-60, 1999.

AMARI, T.; ABDELLY, C. Biochemical responses of *Digitaria commutata* and *Cenchrus ciliaris* to water stress: antioxidative reactions, proline and soluble sugars accumulation. **Bioagro**, v.33, n.3, p.171-180, 2021.

AMARI, T; SAIDI, I; TAAMALI, M; ABDELLY, C. Morphophysiological changes in *Cenchrus ciliaris* and *Digitaria commutata* subjected to water stress. **Int J Plant Res**, v.7, p.12-20, 2017.

ANJUM, S.A.; XIE, X.Y.; WANG, L.C.; SALEEM, M.F.; MAN, C.; LEI, W. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. **African Journal of Agricultural Research**, 6, p.2026-2032, 2011.

AUGÉ, R.M.; TOLER, H.H; SAMS, C.E; AND NASIM, G. Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. **Mycorrhiza**, v.18, p.115-121, 2008.

AZMAT, A; YASMIN, H; HASSAN, M.N; NOSHEEN, A; NAZ, R; SAJJAD, M; ILYAS, N; AKHTAR, M.N. Co-application of bio-fertilizer and salicylic acid improves

growth, photosynthetic pigments and stress tolerance in wheat under drought stress. **PeerJ**, v.8, p.1-23, 2020.

BAHADUR, A.; BATOOL, A.; NASIR, F.; JIANG, S.; MINGSEN, Q.; ZHANG, Q.; PAN, J.; LIU, Y.; FENG, H. Mechanistic Insights into Arbuscular Mycorrhizal Fungi-Mediated Drought Stress Tolerance in Plants. **Int J Mol Sci**. v.20, n.17, p.1-18, 2019.

BHATTACHARYYA, A.; PABLO, C. H.; MAVRODI, O. V.; WELLER, D. M., THOMASHOW, L. S.; MAVRODI, D. V. Rhizosphere plant-microbe interactions under water stress. In *Advances in applied microbiology*, Vol. 115, p.65-113. **Academic Press**, 2021.

BARRS, H.D. **Determination of water deficits in plant tissues**. Water deficits and plant growth, vol 1. Academic Press, New Delhi, 1968.

BATES, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Short Communication. **Plant and Soil**, v.39, n.1, p.205-207, 1973.

BELONI, T.; SANTOS, P. M.; ROVADOSCKI, G. A.; BALACHOWSKI, J.; VOLAIRE, F. Large variability in drought survival among *Urochloa spp.* cultivars. **Grass and Forage Science**, v.73, n.4, p.947-957, 2018.

BEZUIDENHOUT, C. N.; O'LEARY, G. J.; SINGELS, A., BAJIC, V. B. A process-based model to simulate changes in tiller density and light interception of sugarcane crops. **Agricultural Systems**, v.76, n.2, p.589-599, 2003.

BONFIM-SILVA, E. M.; SILVA, M. C.; SCHLICHTING, A. F.; PORTO, R. A.; SILVA, T. J. A.; KOETZ, M. Desenvolvimento e produção de capim-convert HD364 submetido ao estresse hídrico. **Agro@mbiente On-line**, v.8, p. 134-141, 2014.

BULEGON, L.G.; BATTISTUS, A.G.; GUIMARAES, V.F.; INAGAKI, A.M.; OFFEMANN, L.C.; DE SOUZA, A.K.P.; & DE OLIVEIRA, P.S.R. Physiological responses of “*Urochloa ruziziensis*” inoculated with “*Azospirillum brasilense*” to severe drought and rehydration conditions. **Australian Journal of Crop Science**, v.11, n10, p. 1283-1289, 2017.

BULEGON, L.G.; GUIMARÃES, V.F.; LAURETH, J.C.U. *Azospirillum brasilense* affects the antioxidant activity and leaf pigment content of *Urochloa ruziziensis* under water stress. **Pesqui Agropecu Trop**, v.46, p.343–349, 2016.

CANTARUTTI, R.B.; ALVAREZ V.; V.H. & RIBEIRO, A.C. **Amostragem do solo**. In: RIBEIRO, A.C.; GUIMARÃES, P.T.G.; ALVAREZ V., V.H., eds. *Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais (5ª Aproximação)*. Viçosa, MG, p.13-20. 1999.

CARLESSO, R. **Influence of soil water deficits on maize growth and leaf area adjustments**. 1993, Ph.D. Thesis East Lansing: Michigan State University.

CASSÁN, F.; CONIGLIO, A.; LÓPEZ, G.; MOLINA, R.; NIEVAS, S.; CARLAN, C, L.; DONADIO, F.; TORRES, D.; ROSAS, S.; PEDROSA, F. O.; SOUZA, E.; ZORITA, M. D.; DE-BASHAN, L.; MORA, V. Everything you must know about *Azospirillum* and

its impact on agriculture and beyond. **Biology and Fertility of Soils**, v.56, p.461-479, 2020.

COSTA, N. L.; TOWNSEND, C. R.; MAGALHÃES, J. A.; FOGAÇA, F. H. S.; & SANTOS, F. J. S. Dinâmica do acúmulo de forragem e morfogênese de *Urochloa brizantha* cv. Xaraés sob períodos de descanso. **PUBVET**, v.11, n.5, p.424-537, 2017.

COSTA, N. L.; MORAES, A.; CARVALHO, P.C.F.; MONTEIRO, A.L.G.; OLIVEIRA, R.A. Características morfológicas e estruturais de *Trachypogon plumosus* de acordo com a fertilidade do solo e o nível de desfolha. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v.48, n.3, p.320-328, 2013.

COSTA, N.L.; MORAES, A.; CARVALHO, P.C.F.; MONTEIRO, A.L.G., MOTTA, A.C.V.; SILVA, A.L. P.; OLIVEIRA, R. A. Morfogênese de *Trachypogon plumosus* sob calagem, adubação e idades de rebrota. **Archivos de Zootecnia**, v.63, p.109-120, 2014.

COUSSEMENT, J. R.; VILLERS, S. L. Y.; NELISSEN, H.; INZÉ, D.; & STEPPE, K. Turgor-time controls grass leaf elongation rate and duration under drought stress. **Plant, Cell & Environment**, v.44, n.5, p.1361–1378, 2021.

COUTINHO, M.J.F; CARNEIRO, M.S.S.; EDVAN, R.L.; BEZERRA, L.R.; FERREIRA, R.R.; ARAÚJO, M.J.; BIAGIOTTI, D.; NETO, A.F.L. Crescimento e produção do capim massai sob déficit hídrico. **Braz. J. of Develop.**, Curitiba, v. 6, n. 6, p.35690-35700, 2020.

COUTINHO, M. J. F.; CARNEIRO, M. S. S.; EDVAN, R. L.; SANTIAGO, F. E. M. AND ALBUQUERQUE, D. R. Características morfológicas, estruturais e produtivas de capim-buffel sob diferentes turnos de rega. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v.45, n.2, p.216-224, 2015.

CHAVES, M.M.; OLIVEIRA, M.M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v.55, n.407, p.2365-2384, 2004.

CHERUIYOT, D.; MIDEGA, C.A.O.; VAN DEN BERG, J.; PICKETT, J.A.; KHAN, Z.R. Genotypic Responses of Brachiaria Grass (*Brachiaria* spp.) Accessions to Drought Stress. **Journal of Agronomy**, v.17, p.136-146, 2018.

DASH, A.P.; RAJIB NATH, D.K.DE; SARKER, A., MOHANTY, S., BHATTACHARYA, P K. Effects of drought stress on relative water, chlorophyll and proline content in tolerant and susceptible genotypes of lentil (*Lens culinaris* Medik.). **Journal of crop and weed**, v.16, n.1, p.192-198,2020.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W.W. **Photoinhibition**, Editor(s): Brian Thomas, Brian G Murray, Denis J Murphy, Encyclopedia of Applied Plant Sciences (Second Edition), Academic Press, 2017, P.78-85.

DIEN, D.C.; MOCHIZUKI, T.; YAMAKAWA T. Effect of various drought stresses and subsequent recovery on proline, total soluble sugar and starch metabolisms in Rice (*Oryza sativa* L.) varieties, **Plant Production Science**, v.22, n.4, p.530-545, 2019.

DUARTE, C. F. D.; PROCHERA, D. L.; PAIVA, L. M.; FERNANDES, H. J.; BISERRA, T. T.; CASSARO, L. H., FLORES, L. S.; & FERNANDES, R. L. (2019). Morfogênese de braquiárias sob estresse hídrico. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.71, n.5, p.1669-1676, 2019.

GOMIDE, C. A. M.; GOMIDE, J. A. Morfogênese de cultivares de *Panicum maximum* Jacq. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, MG, v. 29, n. 2, p. 341-348, 2002.

HEINRICHS R; MEIRELLES G.C; SANTOS, L.P.M; LIRA, M.C.S.; LAPAZ, A.M.; NOGUEIRA M.A.; BONINI, C.S.B.; SOARES FILHO, C.V.; MOREIRA, A. *Azospirillum* inoculation of ‘Marandu’ palisade grass seeds: effects on forage production and nutritional status. **Semina Cienc Agrar**. v.41, p.465-78, 2020.

HUNGRIA, M.; RONDINA, A.B.L.; NUNES, A.L.P; ARAUJO, R.S.; & NOGUEIRA, M.A. Seed and leaf-spray inoculation of PGPR in brachiarias (*Urochloa* spp.) as an economic and environmental opportunity to improve plant growth, forage yield and nutrient status. **Plant Soil**, v.463, p.171–186, 2021.

JADOSKI, S. O.; KLAR, A. E.; SALVADOR, E. D.; Relações hídricas e fisiológicas em plantas de Pimentão ao longo de um dia. **Ambiência - Revista do Centro de Ciências Agrárias e Ambientais**, v.1, n.1, p.11-19, 2005.

JAIN, P.; LIU, W.; ZHU, S.; CHANG, C.Y.Y.; MELKONIAN, J.; ROCKWELL, F.E.; PAULI, D., SUN, D.; ZIPFEL, W.R.; HOLBROOK, N.M.; RIHA, S.J.; GORE, MA.; STROOCK, A, D.; A minimally disruptive method for measuring water potential in planta using hydrogel nanoreporters. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.118, n.23, p.1-9, 2021.

JIE, W.-G.; YAO, Y.-X.; GUO, N.; ZHANG, Y.-Z.; QIAO, W. Effects of *Rhizophagus intraradices* on Plant Growth and the Composition of Microbial Communities in the Roots of Continuous Cropping Soybean at Maturity. **Sustainability**, 13, 6623. 2021.

JOCHUM, M. D.; MCWILLIAMS, K. L.; BORREGO, E. J.; KOLOMIETS, M. V., NIU, G.; PIERSON, E. A. Bioprospecting plant growth-promoting Rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses. **Front. Microbiol.** 10:2106, 2019.

KASIM, W.A.; OSMAN, M.E.H.; OMAR, M.N.; SALAMA, S. Enhancement of drought tolerance in *Triticum aestivum* L. seedlings using *Azospirillum brasilense* NO40 and *Stenotrophomonas maltophilia* B11. **Bull Natl Res Cent**, v.45, n.95, p.1-14, 2021.

KUMAR, A. VERMA, JP. Does plant—Microbe interaction confer stress tolerance in plants: A review?. **Microbiological Research**, v.207, p.41–52, 2018.

KYRIAZOPOULOS, A.P.; ORFANOUDAKIS, M.; ABRAHAM, E.M.; PARISSI, Z.M.M.; & SERAFIDOU, N. Effects of Arbuscular Mycorrhiza Fungi on Growth Characteristics of *Dactylis glomerata* L. under Drought Stress Conditions. **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v.42, n.1, p.132-137. 2014.

LACERDA JÚNIOR, G. V. & MELO, I. S. Bactérias envolvidas na mitigação do estresse hídrico. In: MEYER, M. C.; DE FREITAS BUENO, A.; MAZARO, S. M.; DA SILVA, J. C. (2022). Bioinsumos na cultura da soja, p. 199 - 214, 2022.

LEITE, R. C.; SANTOS, J. G. D.; SILVA, E. L.; ALVES, C. R. C. R.; HUNGRIA, M.; LEITE, R. C.; SANTOS, A. C. Productivity increase, reduction of nitrogen fertiliser use

and drought-stress mitigation by inoculation of Marandu grass (*Urochloa brizantha*) with *Azospirillum brasilense*. **Crop Pasture Sci.**, v. 70, p. 61-67, 2018.

LEMAIRE, G.; CHAPMAN, D. Tissue flows in grazed plant communities. In: HODGSON, J.; ILLIUS, A. W. (Eds.). **The ecology and management of grazing systems**. London: CAB International, p.3-36, 1996.

LI, T.; LIN, G.; ZHANG, X.; CHEN, Y.; ZHANG, S.; CHEN, B. Relative importance of an arbuscular mycorrhizal fungus (*Rhizophagus intraradices*) and root hairs in plant drought tolerance. **Mycorrhiza**, v.24, p.595–602, 2014.

LU, X.L.; ZHUANG, Q.L. Evaluating evapotranspiration and water-use efficiency of terrestrial ecosystems in the conterminous United States using MODIS and AmeriFlux data. **Remote Sens. Environ.** v.114, n.9, p.1924–1939, 2010.

LUDLOW, M. M.; NG, T. T. Leaf elongation rate in *Panicum maximum* var. trichoglume following removal of water stress. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v.4, n.2, p.263-272, 1977.

LUNA, A. A.; DIFANTE, G. S.; MONTAGNER, D. B.; EMERENCIANO NETO, J. V.; ARAÚJO, I. M. M.; OLIVEIRA, L. E. C. Características morfogênicas e acúmulo de forragem de gramíneas forrageiras sob corte. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 30, n. 6, p. 1803-1810, 2014.

MAGALHÃES, J. A.; CARNEIRO, M. S. de S.; ANDRADE, A. C.; RODRIGUES, B. H. N.; COSTA, N. de L.; SANTOS, F. J. de S.; EDVAN, R. L.; ARAÚJO NETO, R. B. de. Características morfogênicas e estruturais do capim-marandu sob irrigação e adubação. **HOLOS**, Ano 32, Vol. 08, p.113-124. 2016.

MARANHÃO, S.R.; POMPEU, R.C.F.F.; SOUZA, H.A.; ARAÚJO, R.A.; FONTINELE, R.G. & CÂNDIDO, M.J.D. Morfofisiologia do capim-buffel cultivado sob diferentes suprimentos hídricos na estação seca e estação seca chuvosa. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental [online]**. v.23, n.8, p.566-571, 2019.

MARQUES, D.M.; MAGALHÃES, P.C.; MARRIEL, I.E.; GOMES JÚNIOR, C.C.; DA SILVA, A.B.; SOUZA, T.C. Gas Exchange, Root Morphology and Nutrients in Maize Plants Inoculated with *Azospirillum brasilense* Cultivated Under Two Water Conditions. **Brazilian Archives of Biology and Technology [online]**. v. 64, p.1-11, 2021.

MELLIDOU, I; AND KARAMANOLI, K. Unlocking PGPR-Mediated Abiotic Stress Tolerance: What Lies Beneath. **Front. Sustain. Food Syst.** v.6, p.1-8, 2022.

MONÇÃO, F. P.; DE OLIVEIRA, E. R.; DE TONISSI, R. H.; DE GOES, B. O capim-buffel. **Agrarian**, 4(13), 258-264, 2011.

MGANGA, K.Z.; KAINDI, E; NDATHI, A.J.N.; BOSMA, L; KIOKO, T.; KADENYI, N; MUSYOKI, G.K.; WAMBUA, S; VAN STEENBERGEN, F.; MUSIMBA, N.K.R. Plant Morphoecological Traits, Grass-Weed Interactions and Water Use Efficiencies of

Grasses Used for Restoration of African Rangelands. **Frontiers in Ecology and Evolution**. v.8, p. 1-12, 2021.

MNIF, L.; CHAIEB, M. Root growth and morphology of four provenances of a perennial grass (*Cenchrus ciliaris* L.) in rhizotron chamber. **Acta Botanica Gallica**, v.156, p.273-282, 2009.

OLIVEIRA, H. P.; OLIVEIRA, H.P.; RIBEIRO, T.B.; MACHADO, A.S.; SILVA, L.O.; OLIVEIRA JÚNIOR, A.R. RESPOSTAS FISIOLÓGICAS DE FORRAGEIRAS AO DÉFICIT HÍDRICO E BAIXAS TEMPERATURAS. **Nutritime Revista Eletrônica**, on-line, Viçosa, v.14, n.5, p.7008-7014, 2017.

OLIVEIRA, L. A. R. de; CARDOSO, M. N.; OLIVEIRA, A. C. A. de; MACHADO, C. de A.; CARDOSO, B. T.; MUNIZ, A. V. C. da S.; LEDO, A. da S. Effects of in vitro drought stress on growth, proline accumulation and antioxidant defense in sugarcane. **Journal of Agricultural Science**; Vol. 10, No. 5; p.135-149, 2018.

OLIVEIRA, M. C. Capim Buffel: Suplemento Proteico para a Pecuária do Semi-Árido no Período Seco, PE: (EMBRAPA - CPATSA, **Circular Técnica**, nº 51) 1993 18p.

O'NEILL, P.M.; SHANAHAN, J.F.; SCHEPERS, J.S. Use of chlorophyll fluorescence assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 2, p. 681-687, 2006.

PEDREIRA, B. C. E.; BARBOSA, P. L.; PEREIRA, L. E. T.; MOMBACH, M. A.; DOMICIANO, L. F.; PEREIRA, D. H.; FERREIRA, A. Tiller density and tillering on *Brachiaria brizantha* cv. Marandu pastures inoculated with *Azospirillum brasilense*. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.69, n.4, p.1039-1046, 2017.

PIOUFLE, O.; GANOUDI, M.; CALONNE-SALMON, M.; DHAOU, F. B.; DECLERCK, S. *Rhizophagus irregularis* MUCL 41833 Improves phosphorus uptake and water use efficiency in maize plants during recovery from drought stress. **Frontiers in Plant Science**, v.10, n.897, p.1-12, 2019.

POMPEU, R.C.F.F.; MARANHÃO, S.R.; SOUZA, H.A.; CÂNDIDO, M.J.D.; CAVALCANTE, A. C. R.; GUEDES, F.L.; ARAÚJO, R.A.; FONTINELE, R.G.; LOPES, M.N. **Desempenho agrônômico de capim-búffel cultivar gayndah sob diferentes regimes hídricos em duas estações (seca e chuvosa)**. BOLETIM DE PESQUISA E DESENVOLVIMENTO 01. p. 1-23, 2018.

PONTES, L. da S.; NABINGER, C.; CARVALHO, P.C. de F.; TRINDADE, J.K. da; MONTARDO, D.P.; SANTOS, R.J. dos. Variáveis morfológicas e estruturais de azevém anual (*Lolium multiflorum* Lam.) manejado em diferentes alturas. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.32, p.814-820, 2003.

PÜSCHEL, D; JANOUŠKOVÁ, M; VOŘÍŠKOVÁ, A; GRYNDLEROVÁ, H; VOSÁTKA, M; JANSÁ, J. Arbuscular Mycorrhiza Stimulates Biological Nitrogen Fixation in Two *Medicago* spp. through Improved Phosphorus Acquisition. **Front Plant Sci.** v.27; n.8, p.1-12, 2017.

PLATKOV, M.; TIROSH, R.; KAUFMAN, M.; ZURGIL, N.; Deutsch, m. Photobleaching of fluorescein as a probe for oxidative stress in single cells, **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v.140, p.306-314, 2014.

ROUSEAUX, R.R, CAÑIZARES, P.J.C., PEDROSO, J.F.R. Biofertilization with *Azospirillum brasilense* and *Rhizogloium irregulare* and reduction of nitrogen fertilization in *Urochloa hybrid* cv. Mulatto II. **Cuban Journal of Agricultural Science**, v.54, n.4, 2020.

RUFINO, L. D. A.; MONÇÃO, F. P.; BRAZ, T. G. S.; OLIVEIRA, P.M. **O capim-buffel**. Informe agropecuário, Belo horizonte, 43(317), p. 18-25, 2022.

RUIZ-SÁNCHEZ, M; ARMADA, E; MUNOZ, Y; SALAMONE, I.E; AROCA, R; RUIZ-LOZANO, J.M; AZCÓN, R. *Azospirillum* and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions. **J Plant Physiol**, v.168, p.1031–1037, 2011.

SAEED, M.; NOSHIN. I; ROOMINA, M.; BIBI, F. AND BATOOL, N. “Drought mitigation potential of *Azospirillum* inoculation in Canola (*Brassica napus*).” **Journal of applied botany and food quality**, v.89, n. 89. p. 270 -278, 2016.

SALEEM, M.; LAW, A. D.; SAHIB, M. R.; PERVAIZ, Z. H.; ZHANG, Q. Impact of root system architecture on rhizosphere and root microbiome. **Rhizosphere** 6, 47–51, 2018.

SANTOS, D.; GUIMARÃES, V.F.; KLEIN, J.; FIOREZE, S.L.; MACEDO JR., E.K. - Cultivares de trigo submetidas a déficit hídrico no início do florescimento, em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, vol. 16, n. 8, p. 836-842. 2012.

SANTOS, M. E; FONSECA, D.; GOMES, V.; SILVA, S.; & PIMENTEL, R. Morfologia de perfilhos basais e aéreos em pasto de *Brachiaria decumbens* manejado em lotação contínua. **Enciclopédia biosfera**, v.6, n.09, p.1-13, 2010.

SEIXAS, A. A.; GOMES, V. M.; SERAFIM, V. F.; VIANA, W. A. Déficit hídrico em plantas forrageiras. **Revista FAEF**, p. 1-14, 2015.

SIDDIQUI, Z.S; HUDA, S; JUNG-IL, C; SUNG-HAN, P; TAE-HUN, R; AND SOO-CHUL, P. "Physiological responses of two halophytic grass species under drought stress environment" **Acta botanica Croatica**, v.75, n. 1, p.31-38, 2016.

SILVA, C.T.R.; BONFIM-SILVA, E.M.; DA SILVA, T.J.A.; PINHEIRO, E.A.R.; JOSÉ, J.V. & FERRAZ, A.P.F. Yield component responses of the *Brachiaria brizantha* forage grass to soil water availability in the Brazilian Cerrado. **Agriculture**, vol. 10, n. 1, p.1-16, 2020.

SOUZA, E.; ROCHA, W.; SOARES, N.; MARTINS, C.; SOUZA SOBRINHO, F.; ALMEIDA, M.; RODRIGUES, P.; MOREIRA, G. Water deficit tolerance in genotypes of *Urochloa* spp. **Revista de Ciências Agrárias**, v.44, n.2, p.127-136, 2021.

SOUZA, J.P.; TOWNSEND, C.R.; ARAÚJO, S.R.C.; & OLIVEIRA, G.A. Características morfológicas, estruturais e agrônômicas de gramíneas tropicais: uma revisão. **Research, Society and Development**, v.9, n.8, 2020.

SOUZA, C. C.; OLIVEIRA, F.A.; SILVA, I.F.; AMORIM NETO, M.S. Avaliação de métodos de determinação de água disponível e manejo da irrigação em terra roxa sob cultivo de algodoeiro herbáceo. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.4, n.3, p.338-342, 2000.

SCHOLANDER, P. F.; HAMMEL, H. T.; BRADSTREET, E. D.; AND HEMMINGSEN, E. A. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v.148, n.339, 1965.

SBRISSIA, A. F.; DA SILVA, S. C. O ecossistema de pastagens e a produção animal. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, v.38., Piracicaba. **Anais...** Piracicaba: Sociedade Brasileira de Zootecnia, p. 733-754, 2001.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. London: Academic Press, 2008.

STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE. SAS/STAT. **Guide of personal computers**. Version 9.0. Inc., Cary, NC, 2002.

STREIT, N.M.; CANTERLE, L.P.; CANTO, M.W. do; HECKTHEUER, L.H.H. As clorofilas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, n. 3, p. 748-755, 2005.

STOFFEL, S.C.G.; SOARES, C.R.F.S.; MEYER, E.; LOVATO, P.E.; GIACHINI, A.J. Yield increase of corn inoculated with a commercial arbuscular mycorrhizal inoculant in Brazil. **Ciência Rural**, v.50, n.7, p. 1 - 10, 2020.

TYAGI, J.; SHRIVASTAVA, N.; SHARMA, A.K.; VARMA, A.; PUDAKE, R.N. Mycorrhiza Fungus *Rhizophagus intraradices* Mediates Drought Tolerance in *Eleusine coracana* Seedlings. **Preprints**, v.1, p.1-26, 2018.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 954 p. 2017.

TALLAPRAGADA, P.; DIKSHIT, R.; & SESHAGIRI, S. Influence of *Rhizophagus* spp. and *Burkholderia seminalis* on the Growth of Tomato (*Lycopersicon esculatum*) and Bell Pepper (*Capsicum annuum*) under Drought Stress, **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.47, n.17, p.1975-1984, 2016.

TOMMASINO, E.; LOPEZ COLOMBA, E.; CARRIZO, M.; GRUNBERG, K.; QUIROGA, M.; CARLONI, E.; GRIFFA, S.; RIBOTTA, A.; LUNA, C. Individual and combined effects of drought and heat on antioxidant parameters and growth performance in Buffel grass (*Cenchrus ciliaris* L.) genotypes. **South African Journal of Botany**, Amsterdam, v. 119, p. 104-111, 2018.

TUFFA, S.; HOAG, D.; TREYDTE, A. C. Clipping and irrigation enhance grass biomass and nutrients: Implications for rangeland management. **Acta Oecologica**, Amsterdam, v. 81, p. 32-39, 2017.

THAKUR, J; SHINDE, B.P. Effect of water stress and AM fungi on the growth performance of pea plant. **International Journal of Applied Biology**. v.4, n.1, p.36-46, 2020.

TROUT, T.J.; DEJONGE, K.C., Water productivity of maize in the US high plains. **Irrig. Sci.** v.35, n.3, p.251–266, 2017.

VÉRAS, E.L.L.; DIFANTE, G.S.; GURGEL, A.L.C.; COSTA, C.M.; EMERENCIANO NETO, J.V.; RODRIGUES, J.G.; COSTA, A.B.G.; PEREIRA, M.G., & ÍTAVO, L.C.V. Tillering Capacity of Brachiaria Cultivars in the Brazilian Semi-Arid Region During the Dry Season. **Tropical Animal Science Journal**, v.43, n.2, p.133-140, 2020.

VILLARREAL, T.C.; MEDINA, M.E.; ULLOA, S.M.; DARWIN, R.O.; BANGEPAGARI, M.; SELVARAJ, T.; & SIKANDAR, I.M. "Effect of Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and *Azospirillum* on growth and nutrition of banana plantlets during acclimatization phase". **Journal of Applied Pharmaceutical Science**, v.6, n.06, p.131-138, 2016.

VOCCIANTE, M.; GRIFONI, M.; FUSINI, D.; PETRUZZELLI, G.; FRANCHI, E. The Role of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR) in Mitigating Plant's Environmental Stresses. **Appl. Sci.**, v.12, n.1231, p.1-16, 2022.

VOGEL, G.F.; MARTINKOSKI, L.; RUZICKI, M. Efeitos da utilização de *Azospirillum* brasileiro em poáceas forrageiras: importâncias e resultados. **Revista Agropecuária Científica no Semiárido**, v.10, n.1, p.01-06, 2014.

WELLBURN, A. R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, v.144, n.3, p.307-313, 1994.