



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

ANTONIO JOSÉ RADI

**INOCULAÇÃO E COINOCULAÇÃO DE ISOLADOS
BACTERIANOS E FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR EM
TOMATEIROS**

Londrina
2021

ANTONIO JOSÉ RADI

**INOCULAÇÃO E COINOCULAÇÃO DE ISOLADOS
BACTERIANOS E FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR EM
TOMATEIROS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Londrina para a obtenção do título de doutor.

Orientador: Prof. Dr. Maurício Ursi Ventura

Londrina
2021

**Catalogação elaborada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da Universidade Estadual de Londrina**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

R129i	<p>Radi, Antonio José Inoculação e coinoculação de isolados bacterianos e fungo micorrízico arbuscular em tomateiros / Antonio José Radi. – Londrina, 2021.</p>
	109 f. : il.
	Orientador: Prof. Dr. Maurício Ursi Ventura.
	Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual de Londrina, Programa de Pós Graduação em Agronomia, 2021.
	Inclui bibliografia.
	<p>1. Fungo micorrízico arbuscular – Tomateiros - Teses. 2. Isolados bacterianos – Inoculação - Tomateiros – Teses. 3. Isolados bacterianos – Coinoculação - Tomateiros – Teses. 4. Bactérias – Tomateiro – Teses. 5. Plantas - Crescimento – Brasil – Teses. 6. Agricultura orgânica – Teses. I. Ventura, Maurício Ursi. II. Universidade Estadual de Londrina. Programa de Pós- Graduação em Agronomia. III. Título.</p>
	CDU 635.64

Bibliotecária: Eliane Maria da Silva Jovanovich – CRB-9/1250

ANTONIO JOSÉ RADI

**INOCULAÇÃO E COINOCULAÇÃO DE ISOLADOS BACTERIANOS E
FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR EM TOMATEIROS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Londrina para a obtenção do título de doutor.

Orientador: Prof. Dr. Maurício Ursi Ventura

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Maurício Ursi Ventura
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Prof. Dr. André Luiz Martinez de Oliveira
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Prof. Dr. Galdino Andrade Filho
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Prof. Dr. Guilherme Augusto Canella Gomes
Instituto Federal de São Paulo - IFSP

Prof. Dr. Sérgio Miguel Mazaro
Universidade Tecnológica Federal do Paraná -
UTFPR

Londrina, ____ de ____ de ____.

AGRADECIMENTOS

À minha esposa Vera Lúcia e às minhas filhas Maria Clara e Laura Beatriz, pelo amor, paciência e encorajamento constantes, tão preciosos e tão fundamentais para a minha vida, dentro e fora dos meandros acadêmicos.

Ao meu orientador e meu guia Maurício Ursi Ventura, cujo apoio e ensinamentos foram imprescindíveis para a construção desse trabalho.

Ao Professor André Luiz Martinez de Oliveira, pela cessão dos isolados bacterianos e pela grande colaboração nos processos metodológicos envolvendo as inoculações.

Ao Professor Galdino Andrade Filho, pelas informações e pelo fornecimento dos inóculos fúngicos.

Ao Professor Leandro Simões Azeredo Gonçalves e à empresa Agrocinco pela cessão dos materiais genéticos utilizados.

Ao Professor Juliano Tadeu Vilela de Resende pelas contribuições e pela cessão da estrutura do Laboratório de Olericultura.

Ao Professor Fernando Teruhiko Hata pelas muitas e importantes contribuições ao longo do desenvolvimento dos trabalhos.

Aos vários e várias colegas que me auxiliaram em diferentes momentos ao longo das atividades desenvolvidas, entre os quais destaco Mônica Zuluaga, Marco Brugnerotto, André Barazetti, Matheus Andreatta, Douglas Zeffa, Leonel Constantino, Natália Hata, Grábel Shimizu, Lilia Morillo, David Tramontina e Cícero.

Ao Programa de Pós-graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Londrina, por todo suporte fornecido durante a realização dos trabalhos.

O jovem Alexandre conquistou as Índias.

Sozinho?

César venceu os gauleses.

*Nem sequer havia um cozinheiro a seu
serviço?*

*Quando a sua armada se afundou Filipe de
Espanha chorou. E ninguém mais?*

*Frederico II venceu a guerra dos sete anos.
Quem mais a venceu?*

Berthold Brecht

RADI, Antonio José. **Inoculação e coinoculação de isolados bacterianos e fungo micorrízico arbuscular em tomateiros.** 2021. 108 pg. Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2021.

RESUMO

A evolução crescente na produção de *commodities* agropecuárias, vem impulsionando a também ascendente demanda brasileira por fertilizantes químicos sintéticos. Este fato mostra-se relevante e, ao mesmo tempo, preocupante por ao menos dois aspectos fundamentais: os impactos ambientais ocasionados principalmente pela contaminação de cursos d'água superficiais e subterrâneos e os impactos econômicos pela elevação dos custos de produção e crônica dependência nacional de matérias primas importadas. Os trabalhos tiveram como objetivo avaliar o desempenho agronômico e os aspectos físicos e químicos de plantas e frutos de tomateiros submetidos à inoculação e à co-inoculação de isolados bacterianos potencialmente promotores do crescimento de plantas e um fungo micorrízico arbuscular. O primeiro estudo foi dividido em duas etapas: na primeira quatro genótipos de tomateiros foram inoculados com cinco isolados bacterianos provenientes do Departamento de Bioquímica e Biotecnologia da Universidade Estadual de Londrina. Foram avaliadas a massa seca da parte aérea (MSPA) e a massa seca da raiz (MSR) das mudas de tomateiro em casa de vegetação. Os resultados demonstraram que não ocorreu interação entre os genótipos e os isolados. Os isolados *Stenotrophomonas* sp. (1S) e *Enterobacter* sp.(19S) incrementaram a MSPA das mudas em 24,32% e 18,91% e a MSR em 27,27% e 18,18% respectivamente. Na segunda etapa, conduzida em estufa, as sementes de tomateiro – cv. BRS-Nagai – foram inoculadas e coinoculadas com os isolados *Stenotrophomonas* sp. e *Enterobacter* sp. e o fungo micorrízico arbuscular (FMA) *Rhizophagus clarus*, proveniente do Departamento de Ecologia Microbiana da Universidade Estadual de Londrina. Ao longo do período de formação das mudas, foram avaliados a taxa de emergência (TE), o tempo médio de emergência (TME), o índice de velocidade de emergência (IVE), a MSPA, MSR e variáveis relacionadas ao diâmetro, comprimento, número e área superficial de raízes. Não ocorreu interação entre os isolados bacterianos e o FMA e não houve influência dos tratamentos na TE, TME e IVE. As mudas semeadas em substratos micorrizados apresentaram incremento de 29,13% em MSPA, 18,56% em MSR, maior diâmetro médio e maior número total de raízes. Parte das mudas obtidas foram transplantadas em vasos, em estufa, para uma segunda etapa de avaliação contemplando variáveis de produtividade, ocasião em que foram avaliadas a altura de plantas (AP), distância entre cachos, teores de proteína e das enzimas catalase, peroxidase e fenilalanina amônia-liase (FAL), SPAD, massa seca de raiz (MSR), percentual de colonização micorrízica (%CM), massa fresca de frutos por planta (MFFPP), massa fresca média de frutos (MFMF), comprimento e largura de frutos, teores de sólidos solúveis (SS) e acidez titulável (AT) de frutos. Não houve interação ou efeito dos tratamentos para as variáveis AP, MSR, %CM, MFFPP, MFMF, AT e FAL e SPAD. Nos tratamentos que não receberam isolados bacterianos, a micorrização provocou redução de 17,46% e 15,15% na distância entre o 1º e 2º cachos e entre o 2º e 3º cachos respectivamente.

Nos tratamentos que não receberam micorrização, o isolado *Enterobacter* sp. reduziu em 22,53% a distância entre o 1º e o 2º cacho. Não ocorreu interação entre os tratamentos para os teores de proteína e enzimas. Tratamentos micorrizados apresentaram teor de proteína 19,95% menor e teores de catalase e peroxidase 49,28% e 57,48% maiores, respectivamente. Teores de sólidos solúveis foram ligeiramente maiores em tratamentos que não receberam a micorrização. No terceiro trabalho as mudas originárias do primeiro experimento foram transplantadas e conduzidas à campo. Foram avaliadas altura de plantas (AP), distância entre cachos, massa fresca de frutos por planta (MFFPP), massa fresca média de frutos (MFMF), comprimento e largura de frutos, teores de sólidos solúveis (SS), acidez titulável (AT), colorimetria e perda de massa de frutos pós-colheita, atividade antioxidante (DPPH e FRAP) e compostos fenólicos totais. Não ocorreu interação ou efeito dos tratamentos para AP, distância entre cachos, largura de frutos e teores de SS. Tratamento micorrizado e coinoculado com *Stenotrophomonas* sp. e *Enterobacter* sp. resultou em incremento de 14,51% na produção de frutos. Ocorreu interação entre os tratamentos para as variáveis comprimento de frutos e AT. Os tratamentos inoculados com *Stenotrophomonas* sp. apresentaram comprimento de frutos 8,3% maior na ausência de micorrização. Em relação à variável AT, para os tratamentos que receberam micorrização, as coinoculações de *Enterobacter* sp. e *Enterobacter* sp. e *Stenotrophomonas* sp. originaram frutos de menor acidez. Na ausência de micorrização, menor acidez em frutos foi constatada para a testemunha e para o tratamento que recebeu *Stenotrophomonas* sp. Na ausência dos isolados bacterianos, tratamentos micorrizados resultaram em frutos com maior acidez que tratamentos sem micorriza. Frutos oriundos de plantas micorrizadas apresentaram menor atividade antioxidante (DPPH, FRAP e FENOL). No que se refere às variáveis pós-colheita, a coinoculação de *Stenotrophomonas* sp. e *Enterobacter* sp. apresentou menor perda de massa de frutos no período estudado tanto em plantas micorrizadas como em plantas não micorrizadas. Frutos oriundos de plantas inoculadas com *R. clarus* apresentaram maior uniformidade na variação de coloração ao longo do processo de amadurecimento.

Palavras-chave: Bactérias promotoras de crescimento de plantas. Fungo micorrízico arbuscular. Coinoculação. Agricultura orgânica. *Solanum lycopersicum*.

RADI, Antonio José. **Inoculation and co-inoculation of bacterial isolates and arbuscular mycorrhizal fungi in tomato plants.** 2021. 108 pg. Thesis presented to Post-graduate Program in Agronomy – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2021.

ABSTRACT

The positive evolution in the production of agricultural commodities has also driven the rising Brazilian demand for synthetic chemical fertilizers. This fact is relevant and, at the same time, worrying for at least two fundamental aspects: the environmental impacts caused mainly by the contamination of surface and underground watercourses and the economic impacts caused by the increase in production costs and chronic national dependence on imported raw materials. The studies aimed to evaluate the agronomic performance and the physical and chemical aspects of tomato plants and fruits submitted to the inoculation and co-inoculation of potential plant growth-promoting bacteria and an arbuscular mycorrhizal fungus. The initial study was divided into two stages: in the first, four tomato genotypes were inoculated with five bacterial isolates from the Department of Biochemistry and Biotechnology at the Universidade Estadual de Londrina. Shoot dry mass (MSPA) and root dry mass (MSR) of tomato seedlings were evaluated. The results showed that there was no interaction between genotypes and isolates. Isolates *Stenotrophomonas* sp. (1S) and *Enterobacter* sp. (19S) increased the seedling MSPA by 24.32% and 18.91% and the MSR by 27.27% and 18.18% respectively. In the second stage, conducted in a greenhouse, the tomato seeds - cv. BRS-Nagai - were inoculated and co-inoculated with the isolates *Stenotrophomonas* sp. and *Enterobacter* sp. and the arbuscular mycorrhizal fungus (FMA) *Rhizophagus clarus*, from the Department of Microbial Ecology at the Universidade Estadual de Londrina. During the time of formation of the seedlings, Emergence rate (TE), emergence time (TME), emergence speed index (IVE), MSPA, MSR and variables related to the diameter, length, number and surface area of roots were evaluated. There was no interaction between bacterial isolates and AMF and there was no influence of treatments on TE, TME and IVE. Seedlings sown on mycorrhized substrates showed an increase of 29.13% in MSPA, 18.56% in MSR, a larger mean diameter and a greater total number of roots. Part of the seedlings were transplanted into pots, in a greenhouse, for a second stage of evaluation, considering also productivity variables. Plant height (AP), distance between trusses, protein, catalase, peroxidase and phenylalanine ammonia lyase (FAL) content, SPAD, root dry mass (MSR), percentage of mycorrhizal colonization (% CM) fresh fruit mass per plant (MFFPP), average fresh fruit mass (MFMF), fruit length and width, soluble solids (SS) and titratable acidity (AT) of fruits were evaluated. There was no interaction or effect of treatments for the variables AP, MSR, % CM, MFFPP, MFMF, AT, FAL and SPAD. Treatments that did not receive bacterial isolates, mycorrhization caused a reduction of 17.46% and 15.15% in the distance between the 1st and 2nd trusses and between the 2nd and 3rd trusses respectively. Treatments that did not receive mycorrhization, *Enterobacter* sp. reduced the distance between the 1st and 2nd truss by 22.53%. There was no interaction between treatments for protein and enzyme contents. Mycorrhizal treatments had a 19.95% lower protein and a 49.28% and 57.48% higher catalase and peroxidase content, respectively. Soluble solids contents were slightly

higher in treatments that did not receive mycorrhization. In the third work, seedlings from the first experiment were transplanted to the field. Plant height (AP), distance between trusses, fresh fruit mass per plant (MFFPP), average fresh fruit mass (MFMF), fruit length and width, soluble solids content (SS), titratable acidity (AT), colorimetry and mass loss of postharvest fruits, antioxidant activity (DPPH and FRAP) and total phenolic compounds. There was no interaction or effect of treatments for AP, distance between trusses, fruit width and SS contents. Mycorrhizal and coinoculated treatment with *Stenotrophomonas* sp. and *Enterobacter* sp. resulted in an increase of 14.51% in fruit production. There was interaction between treatments for the variables of fruit length and TA. Treatments inoculated with *Stenotrophomonas* sp. showed fruit length 8.3% greater in the absence of mycorrhization. Considering the AT variable, for the treatments that received mycorrhization, the *Enterobacter* sp. and *Enterobacter* sp. and *Stenotrophomonas* sp. originated fruits with less acidity. In the absence of mycorrhization, lower fruit acidity was observed for the control and for the treatment that received *Stenotrophomonas* sp. In the absence of bacterial isolates, mycorrhizal treatments resulted in fruits with higher acidity than treatments without mycorrhiza. Fruits from mycorrhizal plants showed less antioxidant activity (DPPH, FRAP and PHENOL). Regarding to the post-harvest variables, co-inoculation of *Stenotrophomonas* sp and *Enterobacter* sp. showed less loss of fruit mass in the studied period in both mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. Fruits from plants inoculated with *R. clarus* showed greater uniformity in color variation throughout the ripening process.

Keywords: Plant growth promoting bacteria. Arbuscular mycorrhizal fungus. Coinoculation. Organic farming. *Solanum lycopersicum*.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 2.1 - Vesículas, hifas e arbúsculos em raízes.....	20
Figura 2.2 - Representação esquemática dos efeitos benéficos de bactérias rizosféricas no desenvolvimento e composição de frutos em tomateiros.....	32
Figura 2.3 - Faixa de temperatura ideal para o armazenamento de frutos de tomateiros.....	33
Figura 4.1 - Temperatura máximas e mínimas em Londrina/PR. Adaptado de IAPAR (2021)......	61
Figura 4.2 - Radiação solar global média para o município de Londrina/PR. Adaptado de IAPAR (2019).	61
Figura 5.1 - Regressão linear para perda de massa de frutos de tomateiro colhidos no estádio breaker e armazenados a 16°C em função de diferentes tratamentos. Barras indicam desvio-padrão. Londrina, 2020.	73
Figura 5.2 - Gráfico da regressão logística para variável ângulo hue (h°) em frutos de tomateiro colhidos no estádio breaker e armazenados a 16°C em função de diferentes tratamentos. Barras indicam erro-padrão da média. Londrina, 2020.	74
Figura 5.3 - Modelo de predição do comportamento da simbiose entre plantas e FMA em função do balanço carbono:nitrogênio:fósforo. Adaptado de Johnson (2010)....	80

LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1 - Interferência de FMAs na atividade da enzima catalase em diferentes espécies vegetais submetidas a stress abiótico.....	26
Tabela 2.2 - Benefícios da coinoculação de fungos micorrízicos arbusculares e bactérias promotoras do crescimento de plantas em hortícolas.....	28
Tabela 3.1 - Massa seca de parte aérea (MSPA); massa seca de raiz (MSR) e massa seca total (MST) de mudas de tomateiro inoculadas com diferentes isolados de BPCP. Londrina, 2020.	41
Tabela 3.2 - Taxa de emergência (TE); tempo médio de emergência (TME) e índice de velocidade de emergência (IVE) de mudas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.	42
Tabela 3.3 - Diâmetro médio de raízes (DMR); número total de raízes (NTR); área superficial total de raízes (AST); comprimento total de raízes (CTR) e volume total de raízes (VTR) em mudas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.....	43
Tabela 3.4 - Massa seca de parte aérea (MSPA); massa seca de raiz (MSR); massa seca total (MST) e razão MSPA/MSR em mudas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.	44
Tabela 4.1 - Altura de plantas (AP); altura do primeiro cacho (Alt 1º CH); distância entre o primeiro e segundo cachos (1º-2º CH); distância entre o segundo e o terceiro cachos (2º-3º CH); massa seca da raiz (MSR); colonização micorrízica (%CM) em plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.	54
Tabela 4.2 - Índice SPAD (SPAD); teor de proteína; atividade das enzimas catalase, peroxidase e fenilalanina amônia-liase (FAL) em folhas de plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.	55
Tabela 4.3 - Massa fresca de frutos por planta (MFFP); massa fresca média por fruto (MFMF); comprimento (COMP) e largura (LARG) de frutos, teor de sólidos solúveis (SS) e acidez titulável (AT) em frutos de plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.	56
Tabela 5.1 - Altura de planta (AP); altura do primeiro cacho (Alt 1º CH); distância entre o primeiro e o segundo cachos (1º-2º CH) e distância entre o segundo e terceiros cachos (2º-3º CH) em plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.	71
Tabela 5.2 - Massa fresca de frutos por planta (MFFP); massa fresca média por fruto (MFMF); comprimento (COMP) e largura (LARG) de frutos; sólidos solúveis (SS) e acidez titulável (AT) em plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.	72

Tabela 5.3 - Coeficientes do modelo logístico para variável ângulo hue (hº) em frutos de tomateiro colhidos no estádio breaker e armazenados a 16°C em função de diferentes tratamentos. Londrina, 2020.....	74
Tabela 5.4 - Compostos fenólicos totais (FENOL); 2,2 difenil-1-picril-hidrazil (DPPH); ferric reducing antioxidant power (FRAP) em frutos de plantas de tomateiros inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.....	76

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ACC	1-aminociclopropano 1-carboxílico
AIA	Ácido indol-3-acético
Alt 1º CH	Altura do primeiro cacho
AP	Altura de Planta
AST	Área Superficial Total de Raízes
AT	Acidez Titulável
BPCP	Bactérias Promotoras do Crescimento de Plantas
CM	Colonização Micorrízica
COMP	Comprimento de frutos
CTR	Comprimento Total de Raízes
CV	Coeficiente de Variação
CVM	Vírus do Mosaico do Pepino
DAT	Dias após transplantio
DPPH	2,2-difeni-1-picril-hidrazil
DMR	Diâmetro Médio de Raízes
EROs	Espécies Reativas de Oxigênio
FAL	Fenilalanina amônia-liase
FENOL	Compostos fenólicos totais
FMA	Fungo Micorrízico Arbuscular
FRAP	<i>Ferric Reducing Antioxidant Power</i>
hº	Ângulo hue
ISOL	Isolados
IVE	Índice de Velocidade de Emergência
LARG	Largura de frutos
MFFP	Massa Fresca de Frutos por Planta
MFMF	Massa Fresca Média por Fruto
MSPA	Massa Seca da Parte Aérea
MSR	Massa Seca de Raiz

MST	Massa Seca Total
NTR	Número Total de Raízes
SS	Sólidos Solúveis
TAC	Tempo decorrido para alteração na coloração
TE	Taxa de Emergência
TME	Tempo Médio de Emergência
TYLCV	Vírus do Frisado Amarelo do Tomateiro
VTR	Volume Total de Raízes

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	15
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	17
2.1 CULTURA DO TOMATEIRO	17
2.2 INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E BACTÉRIAS PROMOTORAS DO CRESCIMENTO DE PLANTAS (BPCP) DOS GÊNEROS <i>STENOTROPHOMONAS</i> SP. E <i>ENTEROBACTER</i> SP.	18
2.3 INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES	19
2.3.1 Processos Simbióticos entre Plantas e FMA	21
2.3.2 Teores de Nutrientes no Solo e Relações Simbióticas	22
2.3.3 FMA e sua Influência em Variáveis Fitométricas e Produtivas em Tomateiros.....	23
2.3.4 FMA e Enzimas Antioxidantes	24
2.4 COINOCULAÇÃO DE BPCP E FMA	26
2.5 FMA, BPCP E VARIÁVEIS PÓS-COLHEITA	29
3. ARTIGO A BACTÉRIAS ASSOCIATIVAS E FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR PROMOVEM MAIOR DESENVOLVIMENTO DE MUDAS DE TOMATEIRO.....	36
4. ARTIGO B FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR <i>R. CLARUS</i> INCREMENTA A ATIVIDADE DAS ENZIMAS CATALASE E PEROXIDASE EM PLANTAS DE TOMATEIRO SOB CULTIVO ORGÂNICO	48
5. ARTIGO C CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS, NUTRICIONAIS E ORGANOLÉPTICAS INFLUENCIADAS PELA INOCULAÇÃO E COINOCULAÇÃO COM FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR E BACTÉRIAS ASSOCIATIVAS EM TOMATEIRO.....	65
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	86
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	89

1 INTRODUÇÃO

O mundo demanda cerca 186,5 milhões de toneladas de fertilizantes nitrogenados, fosfatados e potássicos anualmente. A América Latina é responsável por cerca de 13% da demanda global e o Brasil, por sua vez, responde por aproximadamente 63% do consumo latino-americano de fertilizantes químicos sintéticos (IFA, 2018). Enquanto grande produtor e exportador de commodities agropecuárias, nosso país enfrenta um problema crônico relacionado à elevada dependência externa de matérias-primas para a formulação de fertilizantes.

No Brasil, o mercado de fertilizantes químicos movimentou em 2020 pouco mais de 38,4 milhões de toneladas, montante este que proporcionou ao setor um faturamento da ordem de US\$9,3 bilhões de dólares (ABIQUIM, 2020). Neste segmento, entre os macronutrientes primários, 88% do nitrogênio, 73% do fósforo e 95% do potássio são oriundos de outros países (GLOBAFERT, 2020). Não obstante o aspecto econômico, persistem, ainda, recorrentes problemas relacionados à poluição, contaminação e desequilíbrios protagonizados pelos fertilizantes químicos sintéticos.

Para além dos processos produtivos, emergem problemas de outra natureza, porém não menos preocupantes. Perdas na pós-colheita de hortaliças na América Latina são estimadas em 30 a 45% (HENZ, 2017). Mais especificamente, em tomate, tais perdas são de cerca de 30% (LANA, 2018). Evidentemente que as perdas pós-colheita estão atreladas a diversos fatores, relacionados desde o manuseio até a higiene do local de acondicionamento dos frutos (PEREIRA et al., 2020). Porém, a aplicação de tecnologias ao longo do processo produtivo que possam acarretar benefícios relacionados à durabilidade e à qualidade de frutos perecíveis como o tomate, mostra-se bastante interessante em um cenário de perdas tão acentuadas.

Este contexto tem incentivado pesquisas em torno de substâncias denominadas bioestimulantes agrícolas, cujo mercado encontra-se em franca expansão em nível global (KUMAR e ALOKE, 2020). Bioestimulantes agrícolas são produtos compostos por substâncias ou microrganismos com potencial de acarretar benefícios diversos às plantas tais como: aumento na eficiência na captação de nutrientes do solo, maior tolerância ao stress hídrico ou ao ataque de doenças e melhoria nas qualidades nutricionais do produto (BHARDWAJ et al., 2014; DU JARDIN, 2015). Dentro desse universo de microrganismos benéficos aos vegetais,

destacam-se, as bactérias promotoras de crescimento de plantas (BPCP) e os fungos micorrízicos arbusculares (FMA). Habitantes naturais dos solos, esses seres diminutos coevoluíram com as plantas ao longo de dezenas de milhões de anos, desenvolvendo estratégias adaptativas através de relações associativas e simbióticas (TURNER; JAMES; POOLE, 2013). O exemplo de maior sucesso, em nível de Brasil, é a inoculação de bactérias diazotróficas do gênero *Bradyrhizobium* spp. na cultura da soja, tecnologia adotada há décadas e que possibilita aos sojicultores uma economia de US\$ 13 bilhões anualmente em fertilizantes nitrogenados, segundo dados da Embrapa.

Em estudos prévios foram observados os efeitos benéficos da inoculação de alguns isolados bacterianos e de uma espécie de FMA, *Rhizophagus clarus*, na produção de frutos em tomateiros, em casa de vegetação, incrementando a massa fresca de frutos e a produção por planta em 9,92 e 31,85% respectivamente (RADI et al., 2021). Tais resultados preliminares encorajaram a continuidade dos trabalhos e culminaram em estudos mais abrangentes, que consideraram aspectos outros para além daqueles relacionados ao desenvolvimento vegetativo e à produção de frutos.

Os experimentos, portanto, prosseguiram, também à campo, e as análises estenderam-se para a influência das inoculações em variáveis mais intimamente relacionadas à dimensão bioquímica (enzimas antioxidantes em folhas) e à qualidade e ao comportamento dos frutos em pós-colheita (acidez titulável, compostos fenólicos, atividade antioxidante, perda de massa e coloração em frutos). Os microrganismos selecionados foram aplicados também em coinoculação, de modo a se avaliar eventuais efeitos sinérgicos entre os isolados bacterianos e *R. clarus*, ao longo das diferentes etapas de desenvolvimento da cultura do tomateiro, mais especificamente, germinação, emergência e desenvolvimento de mudas, fase vegetativa (pós-transplantio), fase reprodutiva e pós-colheita.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 CULTURA DO TOMATEIRO

O tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) pertence à família Solanaceae e se caracteriza como uma planta herbácea, autógama, diploide, possuindo 24 cromossomos. As flores são pedunculadas, dispostas em racimos ou cachos e os frutos são bagas, apresentando forma e tamanho variados, sendo divididos em lóculos dentro dos quais encontra-se as sementes envolvidas em mucilagem (BECKER et al., 2016). Seu centro de origem está na América do Sul, mais especificamente na região andina (Peru, Bolívia e Chile) e sua domesticação ocorreu no México (BRANDÃO FILHO et al., 2018).

Os genótipos de tomateiros apresentam hábito de crescimento determinado e indeterminado. Os materiais de hábito determinado são fundamentalmente destinados à produção de frutos para a indústria. Por outro lado, genótipos de hábito de crescimento indeterminado são cultivados à campo ou em ambiente protegido e seus frutos destinam-se ao consumo *in natura* (PIOTTO e PERES, 2012).

O tomateiro ocupa lugar de destaque no agronegócio nacional e internacional. No ano de 2019, foram colhidos no mundo pouco mais de 5,0 milhões de hectares que totalizaram a produção de 180,7 milhões de toneladas. O Brasil é o décimo maior produtor mundial da olerícola, com uma área colhida de 54.537 ha e uma produção de 3,92 milhões de toneladas (FAO, 2021).

O Estado do Paraná é o quinto maior produtor brasileiro, onde, no ano de 2020, a cultura do tomateiro ocupou uma área de 3.600 ha que produziram 247.200 toneladas. A região norte do Estado é a principal produtora, concentrando cerca de 47% da produção estadual (PARANÁ, 2019).

Solanácea de elevado potencial produtivo, o tomateiro pode atingir produtividades superiores a 100 toneladas por hectare; todavia, os custos de produção podem ultrapassar o valor de R\$100.000,00 por hectare, levando-se em conta apenas as despesas referentes ao custeio da cultura. Desse montante, os fertilizantes químicos representam cerca de 19% dos desembolsos (CONAB, 2021).

2.2 INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E BACTÉRIAS PROMOTORAS DO CRESCIMENTO DE PLANTAS (BPCP) DOS GÊNEROS *STENOTROPHOMONAS* SP. E *ENTEROBACTER* SP.

Bactérias do gênero *Stenotrophomonas* sp., em especial as espécies *S. maltophilia* e *S. rhizophila*, foram isoladas de raízes e parte aérea de várias espécies de plantas, tais como colza, batata, morango, alfafa, arroz, milho, trigo, alface, tomate, melão e cenoura, o que demonstra a ampla capacidade de interação desse gênero bacteriano com uma grande diversidade de espécies vegetais em ambientes, frequentemente, caracterizados por limitações nutricionais (RYAN et al., 2009a). Estudos demonstram que *Stenotrophomonas* spp. podem favorecer o desenvolvimento de espécies vegetais através de mecanismos diversos. *S. maltophilia* e *Stenotrophomonas* spp. apresentaram efeitos antagônicos ao desenvolvimento dos fungos fitopatogênicos *R. solanacearum*, *B. cinereae* e *S. sclerotiorum* (ELHALAG et al., 2016a; ROJAS-SOLÍS et al., 2018; MARINA et al., 2019a). *S. maltophilia* demonstrou potencial para favorecer o desenvolvimento de plantas de trigo sob condições de stress salino (SINGH; JHA, 2017a) e capacidade de efetuar a fixação biológica do nitrogênio, caracterizando-se, desse modo, como uma bactéria diazotrófica (PARK et al., 2005; LIBA et al., 2006). Na cultura do tomateiro, *S. rhizophila* mitigou os efeitos negativos do vírus do mosaico do pepino (CVM), aumentando a produtividade de plantas portadoras da virose (DASHTI et al., 2014). Esta espécie bacteriana promoveu alterações no ambiente rizosférico, inibindo fungos fitopatogênicos e elevando a massa seca da parte aérea de tomateiros (SCHMIDT et al., 2012b). *S. maltophilia* revelou grande versatilidade enquanto bactéria promotora do desenvolvimento de tomateiros demonstrando capacidade para a produção de protease, quitinase, pectinase, sideróforos, AIA e giberelina, além de suprimir o crescimento do fungo fitopatogênico *C. nymphaeae*. Trabalho prévio com a cepa 1 S, utilizada nesse estudo, revelou o incremento de massa seca de parte aérea de plantas de tomateiros (cv. Santa Cruz Kada Gigante) em avaliação efetuada aos 40 dias de idade (ZULUAGA et al., 2020).

O gênero *Enterobacter* spp. é composto por uma grande diversidade de espécies, muitas delas com potencial para a promoção do desenvolvimento de plantas, sendo que, neste âmbito, vários mecanismos mediados por esse gênero bacteriano foram já identificados. *Enterobacter* spp. demonstrou capacidade para a) realizar a fixação biológica do nitrogênio; b) promover a produção de sideróforos,

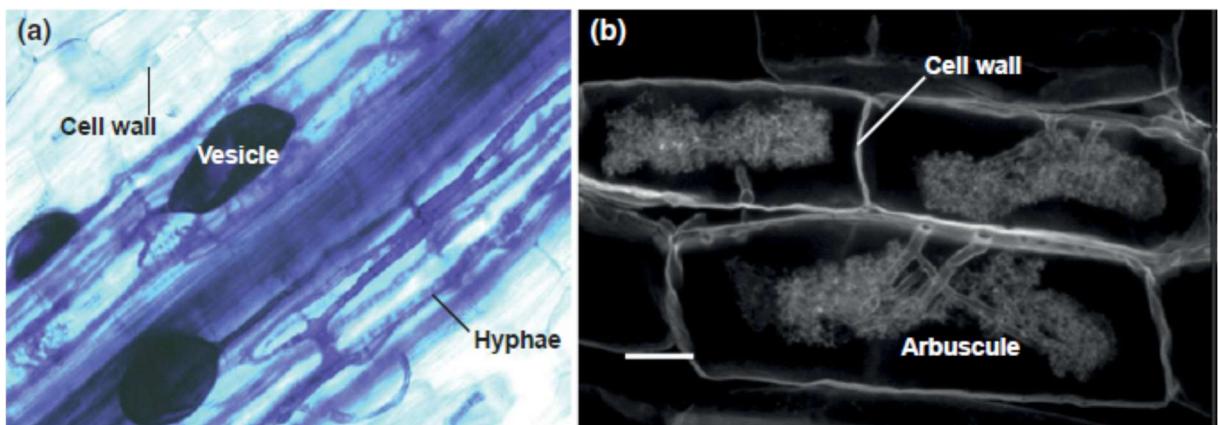
moléculas de baixo peso molecular responsáveis pela mineralização e solubilização do micronutriente ferro, facilitando sua absorção pelos vegetais; c) produção do ácido 1-aminociclopropano 1-carboxílico (ACC), enzima que atua na mitigação de fatores estressantes em plantas através da inibição do acúmulo de etileno nas raízes; d) produção de compostos antimicrobianos (ação direta) e indução de resistência (ação indireta) de plantas a organismos fitopatogênicos; e) produção de auxinas, como o ácido indol-3-acético (AIA); f) solubilização de fosfatos (JHA et al., 2011; GOUDA et al., 2018). Algumas espécies e cepas do gênero *Enterobacter* demonstraram a capacidade de promover efeitos benéficos em tomateiros. A cepa 64S1, enquanto solubilizadora de fosfatos, incrementou a massa seca, altura de plantas e área foliar em mudas (PÉREZ-RODRIGUEZ et al., 2020). A cepa C7 demonstrou performance similar à cepa 64S1, aumentando a massa fresca e a absorção de fósforo pelas plantas (IBORT et al., 2018). A cepa 19S, utilizada nesse trabalho, apresentou elevada capacidade de produção de AIA e de solubilização fosfato (FePO₄ e AlPO₄) em estudos *in vitro*. Em estudos *in vivo*, *Enterobacter* 19S incrementou a massa seca de plantas aos 40 dias de idade (ZULUAGA et al., 2020). *E. ludwigii* demonstrou efeito supressor contra fitopatógenos, incrementando o comprimento de raízes e a massa seca em mudas de tomateiros infectadas por *F. oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* (BENDAHA; BELAOUNI, 2020). Em manejos distintos de fertilização, com elevadas e com reduzidas doses de nitrogênio, *E. radicincitans* demonstrou capacidade de aumentar massa seca de raiz e parte aérea, bem como a altura de plantas em tomateiros (BERGER; BROCK; RUPPEL, 2013). *E. asburiae* BQ9 apresentou capacidade de indução de resistência de plantas de tomateiro ao vírus do frisado amarelo (TYLCV) (LI et al., 2016).

2.3 INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES

Fungos micorrízicos arbusculares (FMA) estabelecem associações simbióticas com raízes de mais de 80% das espécies de vegetais terrestres, incluindo angiospermas, pteridófitas e briófitas, constituindo-se em microrganismos fundamentais para que plantas se propagassem e colonizassem os mais variados *habitats* ao longo do processo evolutivo (HELGASON; FITTER, 2005; WANG; QIU, 2006; ZHU; SONG; XU, 2010). Pertencentes ao filo Glomeromycota, FMA são descritos em 321 espécies agrupadas em quatro ordens, 13 famílias e 36 gêneros,

dos quais três são majoritariamente utilizados na agricultura: *Rhizophagus*, *Glomus* e *Funneliformis* spp. (WILLIS; RODRIGUES; HARRIS, 2013; SZCZAŁBA et al., 2019; NANJUNDAPPA et al., 2019). Em sua relação simbiótica com os vegetais, FMA formam estruturas denominadas vesículas, arbúsculos e hifas nas raízes (Figura 2.1) e hifas e esporos na região rizosférica (VAN DER HEIJDEN et al., 2015; BEGUM et al., 2019). Estendendo sua rede de hifas para além do sistema radicular, FMA aumentam a capacidade das raízes em explorar o solo, incrementando, desse modo, a captação de água e nutrientes pelas plantas (BOWLES et al., 2016) e a agregação e estruturação do solo (THIRKELL et al., 2017). FMA proporcionam ainda outros benefícios a uma ampla gama de espécies vegetais, como maior resistência ao stress hídrico e salino (PORCEL; AROCA; RUIZ-LOZANO, 2012; AUGÉ; TOLER; SAXTON, 2015) e a indução de resistência a fitopatógenos (BAUM; EL-TOHAMY; GRUDA, 2015; SONG et al., 2015).

Figura 2.1 - Vesículas, hifas e arbúsculos em raízes.



Fonte: van der Heijden et al. (2015)

O intercâmbio de carboidratos e nutrientes minerais entre a planta e o fungo ocorre no córtex, mais especificamente nas estruturas intracelulares denominadas arbúsculos (BERRUTI et al., 2016). A translocação de fotoassimilados da parte aérea para as raízes é incrementada no mutualismo obrigatório, favorecendo a funcionalidade dos solos enquanto drenos de dióxido de carbono atmosférico, atuando como potenciais reservatórios de carbono (BEGUM et al., 2019). Desse modo, FMA consolidam-se como microrganismos de grande importância para a sustentabilidade dos sistemas de produção agropecuários.

2.3.1 Processos Simbióticos entre Plantas e FMA

O sistema radicular das plantas exsuda aproximadamente 20 % dos fotoassimilados na forma de compostos diversos como aminoácidos, ácidos orgânicos, açúcares, vitaminas, enzimas, polissacarídeos, flavonoides, nucleosídeos, moléculas gasosas em adição a outros compostos inorgânicos na forma iônica (DAKORA; PHILLIPS, 2002). Os exsudatos radiculares, por sua vez, moldam a composição da microbiota, tanto em seu aspecto quantitativo como qualitativo, fazendo da rizosfera um ambiente bastante complexo do ponto de vista químico, físico e biológico (SINGH; MUKERJI, 2006). A colonização micorrízica contempla fundamentalmente cinco etapas: a) germinação dos esporos; b) desenvolvimento do apressório (hifopódio); c) transposição radicular; d) formação de arbúsculos no interior das células; e) desenvolvimento do micélio extra radicular (BIANCIOTTO; BONFANTE, 1999). As fases envolvendo o processo colonizatório pressupõem uma intensa troca de sinais químicos entre a planta e o FMA. Os esporos são capazes de germinar na ausência de sinais moleculares emitidos pelo hospedeiro; porém, nessa situação, o crescimento do micélio é bastante limitado, de modo a minimizar o consumo de carbono orgânico pelo fungo. Detectando a presença da planta hospedeira, a velocidade do crescimento micelial aumenta de modo intenso (TAMASLOUKHT et al., 2003; BÜCKING et al., 2008). Entre os compostos sinalizadores liberados pelas raízes destacam-se as estrigolactonas, moléculas derivadas de carotenoides relacionadas ao processo de nodulação em leguminosas e à simbiose de FMA. As estrigolactonas induzem a germinação de esporos e o crescimento e ramificação das hifas na fase pré-simbiótica. Esses hormônios vegetais foram já identificados em exsudatos de várias espécies vegetais hospedeiras de FMA, como tomateiro, sorgo e ervilha e em espécies não hospedeiras como o tremoço-branco e algumas brássicas. Não obstante, existem, ainda, espécies como a cenoura e a alfafa que não produzem estrigolactonas, embora estabeleçam relação simbiótica com micorrizas, denotando que outras moléculas sinalizadoras encontram-se envolvidas nessas relações interespecíficas, entre elas os flavonoides (HALDAR; SENGUPTA, 2015; SWAMY; AKHTAR; SINNIAH, 2016; SHTARK et al., 2018; CARVALHAIS et al., 2019). Flavonoides constituem-se em um diversificado grupo de metabólitos vegetais secundários, com mais de 9.000 diferentes estruturas identificadas. Estes polifenóis são largamente encontrados em plantas vascularizadas

e em briófitas (MARTENS; MITHÖFER, 2005). Liberados pelo sistema radicular, a persistência dos flavonoides na rizosfera pode variar de poucas horas até alguns dias, dependendo das condições do ambiente, da estrutura do polifenol e da composição da microbiota do solo e sua ação pode ter papel tanto indutor como inibitório dos processos simbóticos (SINGLA; GARG, 2017).

2.3.2 Teores de Nutrientes no Solo e colonização por FMA

A simbiose micorrízica é bastante influenciada pelos níveis de nutrientes presentes no solo, em especial o fósforo. A colonização de raízes de pepino por *G. intraradices* foi significativamente inibida pelo aporte de fósforo ao solo, não ultrapassando 20%, enquanto tratamentos sem a adição desse macronutriente apresentaram taxas de colonização micorrízica ao redor de 70% (BRUCE; SMITH; TESTER, 1994). A simbiose entre plantas de milho e *G. versiforme* foi inibida em parcelas com maiores taxas de aplicação de P (LU; BRAUNBERGER; MILLER, 1994). *G. etunicatum*, *G. fasciculatum* e *S. heterogama* tiveram a germinação de seus esporos reduzida em solo fertilizado com $250 \mu\text{g P g}^{-1}$ de solo em coletas efetuadas aos 7, 14 e 21 dias de incubação (MIRANDA; HARRIS, 1994). Exsudatos radiculares obtidos a partir de plantas de cebola cultivadas na presença e na ausência de P foram aplicados na cultura após a inoculação de *G. margarita*. Exsudatos provenientes de raízes de plantas desenvolvidas na ausência de P propiciaram maior colonização micorrízica e maior número de apressórios do FMA (TAWARAYA; HASHIMOTO; WAGATSUMA, 1998). *R. irregularis* inoculado em plantas de *Medicago truncatula* apresentou baixo índice de colonização em solução contendo 3,75 mM de P (2%) contrariamente aos índices obtidos em solução com concentração de 0,0075 de P (62%) (BALZERGUE et al., 2013). Estudo realizado com fertilizantes orgânicos em tomateiros demonstram que o comportamento da relação simbótica está também relacionado à natureza da fonte dos nutrientes disponibilizados para a cultura. A aplicação de uma mistura de estercos bovino, ovino e de aves, em quantidades de até 25,0 t ha^{-1} não inibiu a colonização de FMA, diferentemente da aplicação de fertilizantes químicos sintéticos (MAAITAH; MAHADDEEN; AL-KARAKI, 2014). Não obstante, a colonização de tomateiros por *C. tunicatum* não foram afetadas por doses de fósforo oscilando entre 0 e 100 kg ha^{-1} de P_2O_5 (ORTAS, 2019).

2.3.3 FMA e sua Influência em Variáveis Fitométricas e Produtivas em Tomateiros

Estudos com diferentes espécies de FMA demonstram efeitos benéficos da simbiose entre o fungo e plantas de tomateiros. *G. intraradices* e *G. mosseae* aumentaram a massa seca de raiz e parte aérea e o teor de fósforo em folhas de plantas com 49 dias de idade (ABDULKAREEM; ATEKA; TUROOP, 2018). A aplicação conjunta, por intermédio de formulação comercial, de quatro espécies do gênero *Glomus* (*G. etunicatum*, *G. viscosum*, *G. intraradices* e *G. mosseae*) incrementou a massa seca de parte aérea e raiz e a razão massa fresca de raiz : massa fresca de parte aérea em mudas (OSENI; SHONGWE; MASARIRAMBI, 2010). Em um trabalho de longa duração, cinco diferentes espécies de FMA (*G. etunicatum*, *G. caledonium*, *G. intraradices*, *G. mosseae* e *G. clarum*) foram inoculadas separadamente e conjuntamente (coinoculação). A simbiose incrementou a massa seca de parte aérea e de raiz e os teores de fósforo e zinco na parte aérea. Ao longo dos três anos de duração do experimento, *G. clarum* (atualmente *R. clarus*) apresentou, em média, a melhor *performance* entre as espécies testadas (ORTAS et al., 2013). FMA dos gêneros *Rhizophagus* (*R. irregularis* e *R. intraradices*) e *Funneliformis* (*F. mosseae*) demonstraram efetividade na promoção do desenvolvimento de mudas sob condições de stress hídrico, elevando a massa seca de raiz e parte aérea e a área foliar (MOHAMED; BARRY; MEASHAM, 2016).

Os benefícios da inoculação de FMA em tomateiros não se limitam às variáveis relacionadas ao desenvolvimento vegetativo e estendem-se também a aspectos produtivos da cultura (ROUPHAEL et al., 2015). *G. mosseae* aumentou o peso médio e a produtividade de frutos frescos por planta, mesmo em condições de stress salino com condutividade elétrica de 12,0 dS/m (ABDEL LATEF; CHAOXING, 2011a). *G. etunicatum* BEN 102, *A. scrobiculata* BEN 202, *K. kentinensis* 302 proporcionaram incrementos médios de 26% na produtividade de tomateiros na presença de *Meloidogyne* spp. (AFFOKPON et al., 2011). *R. irregularis* coinoculado com *F. mosseae* incrementaram a produtividade de dois genótipos de tomateiros em 49% e 29%, favorecendo também a absorção de cálcio e zinco em plantas inoculadas (CARILLO et al., 2020). A inoculação de *G. mosseae* BEG95 proporcionou maior produtividade de frutos frescos em plantas submetidas à deficiência de fósforo e cálcio (NEDOROST; POKLUDA, 2012). Seis espécies de FMA (*C. etunicatum*, *C. claroideum*, *G. microaggregatum*, *R. intraradices*, *F. mosseae*, *F. geosporum*)

presentes em inoculante comercial aumentaram em 23%, em média, a produtividade em três diferentes regimes de fertilização química. O desempenho produtivo de plantas inoculadas e subfertilizadas (50% da dosagem) equiparou-se ao de plantas com fertilização completa, porém não inoculadas (ZIANE et al., 2017). *G. intraradices* aumentou a produtividade de plantas submetidas a diferentes níveis de stress hídrico, variando de 24,7% de incremento em condições de stress severo a 16,2% em stress leve. Quando não submetidas à seca, as plantas inoculadas incrementaram a produção em 12,3% (SUBRAMANIAN; SANTHANAKRISHNAN; BALASUBRAMANIAN, 2006). *F. mosseae* propiciou maior produtividade de frutos em quatro das cinco colheitas efetuadas em um intervalo de cinco semanas, em casa de vegetação (HART et al., 2015).

2.3.4 FMA e Enzimas Antioxidantes

A molécula de oxigênio (O_2) capta comumente elétrons de outras moléculas, originando formas reativas. Em seres vivos, estas formas reduzidas de O_2 , denominadas espécies reativas de oxigênio (EROs), são principalmente representadas pelo ânion superóxido (O_2^-), pelo radical hidroxila (OH) e pelo peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Em baixas concentrações, EROs funcionam como moléculas sinalizadoras de eventos estressantes, bióticos e abióticos, desencadeando, como resposta, a produção de enzimas antioxidantas pelos vegetais. Em concentrações elevadas, EROs são bastante prejudiciais às células, causando danos oxidativos no DNA, em lipídeos e em proteínas (SINGH; GILL; TUTEJA, 2011). Os principais sítios de formação de EROs em plantas são a membrana celular, os peroxissomos, os cloroplastos e as mitocôndrias, sendo essas duas últimas organelas, pelos processos de transferência de elétrons e beta-oxidação, as maiores responsáveis pela formação de espécies de oxigênio reativas (WU; ZOU; FATHI ABD-ALLAH, 2014). Em condições normais, a produção de EROs é contrabalanceada pela produção de compostos antioxidantas, cuja função é manter as espécies reativas de oxigênio em níveis não nocivos (POSPÍŠIL, 2012). Para essa tarefa, as espécies vegetais desenvolveram um complexo sistema de defesa fundamentando em um diversificado rol de compostos antioxidantas. Estes compostos podem ser divididos em dois grandes grupos; antioxidantas enzimáticos (superóxido dismutase, catalase, peroxidase, glutationa redutase, glutationa S-transferase, entre outros) e não

enzimáticos (ácido ascórbico, alcaloides, flavonoides, carotenoides, entre outros) (HASANUZZAMAN et al., 2020). A enzima fenilalanina amônia-liase, por sua vez, é precursora de fenilpropanóides, metabólitos secundários que levam à síntese de compostos diversos como flavonoides, antocianinas, taninos e lignina. Fenilpropanóides acumulam-se em tecidos vegetais na ocorrência de situações adversas como ataque de fitopatógenos, seca ou deficiência nutricional (CASTRO et al., 2017). Porém, em situações de stress, uma grande quantidade de EROs é gerada, criando um desequilíbrio onde os mecanismos reparadores podem ser insuficientes para impedir o acúmulo de oxigênio reativo nos tecidos vegetais (RASOOL et al., 2013). Estudos têm demonstrado que o processo de simbiose entre FMA e plantas induz a formação de compostos antioxidantes, fenilpropanóides e carotenoides, de modo a incrementar as defesas do vegetal hospedeiro contra os efeitos danosos do stress biótico e abiótico, reduzindo a formação de EROs (WU, 2017). A enzima antioxidante catalase teve sua ação incrementada ou reduzida em vários estudos envolvendo a simbiose com FMA (Tabela 2.1). *Glomus* spp. incrementou a atividade das enzimas antioxidantes catalase e peroxidase em plantas de trigo submetidas a stress salino (TALAAT; SHAWKY, 2011). *G. etunicatum*, inoculado em soja, não exerceu influência sobre os níveis da enzima catalase em plantas submetidas a stress salino. Não obstante, foi verificado o aumento da atividade das enzimas superóxido dismutase e peroxidase na presença do FMAs (GHORBANLI; EBRAHIMZADEH; SHARIFI, 2004).

Tomateiros inoculados com *F. mosseae* receberam a aplicação de resíduo industrial da produção de azeite de oliva. O extrato aquoso causou elevação dos teores de peróxido de hidrogênio em folhas e raízes de plantas inoculadas e não inoculadas, evidenciando a ocorrência de stress abiótico. Nestas condições, tomateiros micorrizados apresentaram maior atividade da catalase, enzima considerada de grande importância na eliminação do H_2O_2 presente nas células (GARCÍA-SÁNCHEZ et al., 2014).

Tabela 2.1 - Interferência de FMAs na atividade da enzima catalase em diferentes espécies vegetais submetidas a stress abiótico.

FMA	Hospedeiro	Stress	Referência
<i>G. mosseae</i>	<i>P. trifoliata</i>	Temperatura	Wu et al. (2006)
	<i>S. salsa</i>	Salinidade	Li et al. (2012)
	<i>C. tangerine</i>	Seca	Wu et al. (2007)
	<i>G. max</i>	Seca	Porcel et al. (2003)
	<i>P. trifoliata</i>	Salinidade	Wu et al. (2010)
	<i>C. annuum</i>	Salinidade	Abel Latef & He (2011)
	<i>A. nuda</i>	SO ₂	Huang et al. (2008)
<i>G. vesiforme</i>	<i>P. trifoliata</i>	Salinidade	Wu et al. (2006)
	<i>C. tangerine</i>	Seca	Wu et al. (2007)
<i>G. intraradices</i>	<i>C. annuum</i>	Salinidade	Çekic et al. (2012)
<i>G. clarum</i>	<i>P. vulgaris</i>	Fósforo	Lambais et al. (2003)

Fonte: Adaptado de Wu et al. (2014)

G. mosseae elevou a área foliar e a biomassa total de tomateiros submetidos a stress salino, em condições nas quais se constatou o aumento da concentração de radicais ânion superóxido em folhas. Plantas inoculadas revelaram maior atividade das enzimas peroxidase e catalase em folhas e raízes, demonstrando a capacidade da simbiose em promover a mitigação dos efeitos nocivos da salinidade (HUANG et al., 2010). Outro estudo com *G. mosseae* em tomateiros sob condições de salinidade corroborou a capacidade do FMA em elevar os teores de enzimas antioxidantes (superóxido dismutase, catalase, peroxidase e ascorbato peroxidase) em folhas, reduzindo a concentração de sódio nos tecidos vegetais e incrementando a área foliar, o teor de clorofila, o teor de fósforo nos tecidos vegetais e a produtividade (ABDEL LATEF; CHAOXING, 2011a). Ainda em trabalhos envolvendo o comportamento de tomateiros em ambientes salinos, *G. monosporum* e *G. intraradices* aumentaram os teores das enzimas catalase em peroxidase em parte aérea e raízes, em diferentes níveis de salinidade (HAJIBOLAND et al., 2010; RAYAVARAPU; PADMAVATHI, 2016).

2.4 COINOCULAÇÃO DE BPCP E FMA

Fungos micorrízicos arbusculares encontram-se em constante interação simbiótica com a grande maioria das espécies vegetais, resultado de um processo de coevolução iniciado há centenas de milhões de anos. No entanto, para além dos

vegetais, FMA interagem com uma ampla diversidade de microrganismos que compõem a biota do solo, entre eles as bactérias promotoras do crescimento de plantas. Estas relações interespecíficas ocorrem tanto em nível rizosférico (rizobactérias) como em nível intracelular, intermediadas por bactérias que habitam o citoplasma das células fúngicas (endobactérias) (BONFANTE, 2003). Desse modo, rizobactérias produzem compostos que incrementam a produção de exsudatos radiculares os quais, por sua vez, podem favorecer a germinação de esporos, o desenvolvimento de hifas e a colonização fúngica. Por outro lado, a rizodeposição é também influenciada pela simbiose com FMA, de modo que os produtos exsudados pelas raízes podem favorecer determinados grupos de microrganismos em detrimento de outros (MIRANSARI, 2011). As complexas e ainda pouco estudadas relações entre FMA e BPCP ocorrem majoritariamente na micorrizosfera (hifosfera), representada pela região do solo próxima às raízes e ao micélio. A associação entre fungos e bactérias benéficas é favorecida por alguns mecanismos como a produção de exopolissacarídeos pelos procariotos e a liberação de compostos orgânicos pelas hifas fúngicas (NANJUNDAPPA et al., 2019). Estudos revelam que, na hifosfera, FMA estabelecem associação com bactérias solubilizadoras de fosfatos às quais, a partir da liberação de fosfatases, promovem a mineralização do fósforo orgânico potencializando, desse modo, a disponibilização de fósforo inorgânico ao fungo e às plantas hospedeiras. Estas relações microbianas não apenas incrementam a absorção de nutrientes, mas também favorecem a colonização fúngica e proporcionam aos vegetais maior tolerância ao stress biótico e abiótico (ARTURSSON; FINLAY; JANSSON, 2006; ZHANG et al., 2014, 2018). A coinoculação de FMA e BPCP tem demonstrado efeitos sinérgicos em várias espécies hortícolas (Tabela 2.2). Tomateiros foram inoculados com produto comercial contendo *R. intraradices*, *G. aggregatum*, *G. viscosum*, *C. etunicatum* e *C. cloroideum* associado a duas cepas de *Pseudomonas* sp. (*P. fluorescens* C7 e *Pseudomonas* sp. 19Fv1T) sob fertilização reduzida (70% da dose convencional). A coinoculação dos fungos micorrízicos com os isolados bacterianos incrementaram o peso médio de frutos em 35% comparativamente ao tratamento sem inoculação e com fertilização plena. O mix de FMA elevou os teores de ácido cítrico e os isolados proporcionaram melhor sabor aos frutos (BONA et al., 2017).

1 **Tabela 2.2** - Benefícios da coinoculação de fungos micorrízicos arbusculares e bactérias promotoras do crescimento de plantas em hortícolas.

Cultura	FMA	BPCP	Efeitos	Referência
	<i>G. intraradices</i>	<i>B. amyloliquefaciens</i> <i>Pseudomonas</i> sp.	Maior aquisição de nutrientes e desenvolvimento de plantas	Yusran et al. (2009)
	<i>G. aggregatum</i> , <i>G. mosseae</i> , <i>G. intraradices</i>	<i>Pseudomonas</i> sp., <i>P. fluorescens</i>	Maior concentração de antocianinas em frutos e redução no uso de fertilizantes	Lingua et al. (2013)
Morango	<i>F. mosseae</i> , <i>S. viscosum</i> , e <i>R. irregularis</i> .	<i>Pseudomonas</i> sp.	Maior concentração de açúcar e antocianinas	Todeschini et al. (2018)
	<i>R. intraradices</i> , <i>C. aggregatum</i> , <i>G. viscosum</i> , <i>C. etunicatum</i> e <i>C. cloroideum</i>	<i>Pseudomonas</i> sp.	Maior concentração de açúcar, ácido ascórbico e fólico. Maior quantidade e tamanho de frutos	Bona et al. (2015)
Manjericão	<i>G. intraradices</i>	<i>D. natronolimnacea</i>	Maior biomassa e produtividade, aumento na captação de nutrientes, maior quantidade e qualidade do óleo essencial	Bharti et al. (2016)
Alface	<i>G. mosseae</i>	<i>P. mendocina</i>	Aumento da biomassa sob stress salino	Kohler et al. (2010)
Espinafre	<i>G. fasciculatum</i> , <i>G. mosseae</i>	<i>A. chroococcum</i> , <i>B. mucilaginosus</i> , <i>B. megaterium</i>	Maiores teores de clorofila, flavonoides e compostos fenólicos	Khalid et al. (2017)
Pimenta vermelha	<i>A. longula</i> , <i>G. clarum</i> , <i>G. intraradices</i>	<i>M. orizae</i>	Aumento na captação de nutrientes e maior teor de clorofila	Kim et al. (2010)

Fonte: Adaptado de Emmanuel & Babalola (2020)

2.5 FMA, BPCP E VARIÁVEIS PÓS-COLHEITA

Frutos de tomateiros são bastante perecíveis, fato esse que exige uma série de cuidados nas etapas relacionadas à pós-colheita. Por se tratar de um fruto climatérico, seu processo de amadurecimento é desencadeado pela elevação da atividade respiratória cujos desdobramentos implicam em alterações físico-químicas dos frutos, como perda de clorofila, síntese de caroteno e perda da firmeza dos tecidos (MODOLON et al., 2012). Embora a respiração tenha influência na perda de massa dos frutos, é a transpiração a principal responsável por esse processo na pós-colheita, tendo em vista a diferença da pressão de vapor d' água entre a superfície do fruto e o ambiente externo (SELEGUINI et al., 2011). Colheitas em estádios de maturação menos avançados se constitui em uma estratégia para amenizar problemas de conservação na pós-colheita, tendo em vista a fragilidade dos frutos. Nestes casos, a difusão do etileno pela cicatriz peduncular é facilitada, diminuindo a concentração interna desse hormônio. Este fato tem importância do ponto de vista bioquímico, uma vez que o etileno está relacionado à regulação na produção de enzimas que agem sobre substâncias pecticas da parede celular, diminuindo sua coesão e, consequentemente a firmeza do fruto (PAULA et al., 2015). A temperatura exerce importante influência na maturação e na perda de massa na pós-colheita. Temperaturas mais elevadas, portanto, aceleram o metabolismo respiratório, a perda de água e, consequentemente, a perecibilidade. Frutos armazenados a 20°C apresentaram maior velocidade na alteração da coloração e maior perda de massa, apresentando sinais de deterioração no 13º dia, enquanto que frutos mantidos a 12,5º C apresentaram sinais visíveis de podridão somente no 24º dia (ANDREUCCETTI et al., 2007). Em outro estudo, constatou-se que a perda diária de massa em frutos armazenados a 5º C foi significativamente menor (0,15%) do que a de frutos mantidos a 12º C (0,49%) (JAVANMARDI; KUBOTA, 2006). A umidade relativa constitui-se em outra variável ambiental com importante influência sobre a qualidade dos frutos colhidos. Valores de umidade relativa ao redor de 85 a 95% são mais adequados para a manutenção da qualidade e da aparência, uma vez que frutos de tomateiros apresentam grande quantidade de água. Ambientes com valores de umidade relativa mais baixos aceleram a evapotranspiração e, consequentemente a perda de massa e o enrugamento dos frutos. Ao contrário, valores acima do ótimo podem favorecer o crescimento de fungos (ARAH et al., 2015). Ao longo do processo de maturação, na

pré e pós-colheita, os frutos sofrem alterações na composição de ácidos orgânicos, açúcares e aminoácidos. Em tomates, ocorre a predominância do ácido cítrico, seguido pelo ácido málico. Esses ácidos orgânicos possuem comportamento opostos, uma vez que os níveis de ácido cítrico aumentam durante a maturação e os teores de ácido málico diminuem. Quanto aos açúcares, prevalecem glucose, frutose, sacarose, galactose e inositol. A maturação eleva os níveis de galactose, frutose e glucose e faz declinar os níveis de sacarose. A galactose é um componente primário da parede celular, e seu incremento causa ruptura nas células reduzindo a firmeza dos frutos (OMS-OLIU et al., 2011).

Estudos revelam que os benefícios da associação entre a microbiota do solo e as plantas não se limitam a aspectos relacionados à produtividade ou indução de resistência. Para muito além desses benefícios, simbiose e associações entre microrganismos rizosféricos e plantas acionam uma série de efeitos em cascata que impactam positivamente no valor nutricional dos alimentos (ANTUNES et al., 2012), figurando como uma importante área de investigação em prol da segurança alimentar planetária (ROYAL SOCIETY, 2009).

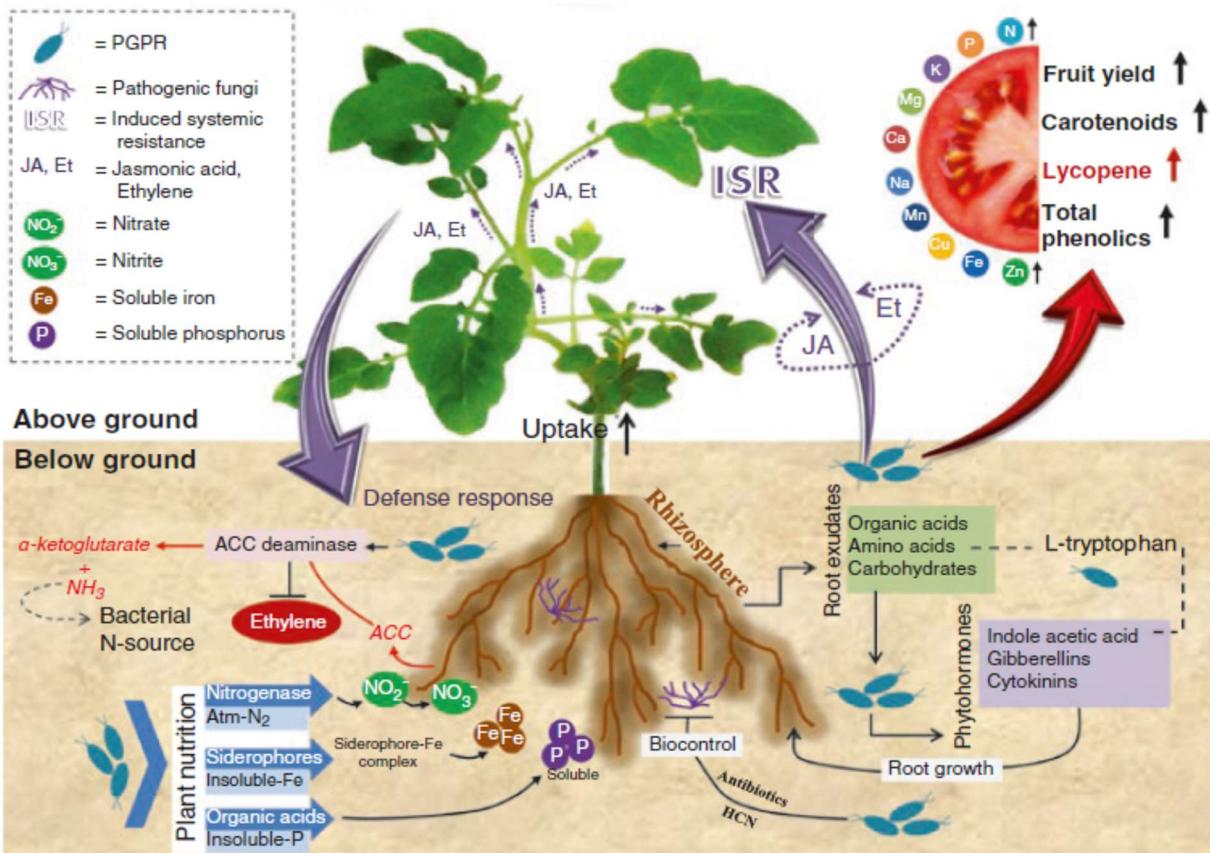
Tomateiros estabelecem intensas relações simbióticas com fungos micorrízicos arbusculares e bactérias promotoras do crescimento de plantas. Não obstante, tais associações, eventualmente, podem ser inócuas para os vegetais. Estudo com duas espécies de FMAs em diferentes ambientes apresentaram resultados distintos (Alemanha e Canadá). *F. mosseae*, isoladamente e coinoculado com *R. irregularis*, incrementaram a produtividade, porém o tratamento que recebeu apenas *R. irregularis* apresentou menor produtividade que o tratamento controle (sem inoculação). As diferenças prosseguem com relação à presença de nutrientes nos frutos. O teor de nitrogênio mostrou-se mais elevado apenas em frutos de plantas que receberam a inoculação de *R. irregularis*. No entanto, essa espécie de FMA, isoladamente, não influenciou o teor de fósforo nos frutos. No que diz respeito a aspectos qualitativos, as espécies mencionadas de FMAs elevaram o teor de carotenoides nos frutos, quando inoculadas individualmente; em coinoculação, *F. mosseae* e *R. irregularis* não apresentaram efeito para essa variável no ambiente alemão. No ambiente canadense, onde inoculou-se apenas com *R. irregularis*, também foi constatada influência positiva no teor total de carotenoides. A concentração de compostos antioxidantes, mensurada apenas no ambiente canadense, não diferiu do tratamento controle (HART et al., 2015). FMAs nativos

foram inoculados em tomateiros-cereja na presença e ausência de biocarvão. Incrementos em produtividade foram observados nos tratamentos micorrizados apenas quando estes se encontravam na presença do condicionador de solo. O teor de clorofila nas folhas (SPAD) e de sólidos solúveis e polifenóis nos frutos no tratamento controle (sem inoculação e sem biocarvão) não diferiram do tratamento com micorriza e com biocarvão (CASTAÑEDA et al., 2020). *R. irregularis* e *F. mosseae*, coinoculados em dois genótipos de tomateiros-cereja, resultaram em aumento de teores de macro e micronutrientes, ácido ascórbico, sólidos solúveis, licopeno e açúcares em ambos materiais genéticos (CARILLO et al., 2020). *G. mosseae*, *G. caledonium*, *G. viscosum*, *G. intraradices* e *G. coronatum* foram avaliados em coinoculação com rizobactérias na presença de diferentes dosagens de composto orgânico oriundo de restos vegetais (0 a 100%). Aumento da massa seca da parte aérea foi constatada apenas em tratamentos inoculados com concentração de 75% de composto orgânico. No âmbito das variáveis qualitativas, os teores de frutose e glucose nos frutos apresentaram incremento somente nos tratamentos inoculados sem a adição de composto orgânico. As concentrações de caroteno e licopeno não foram influenciadas pela presença dos microrganismos (COPETTA et al., 2011). Tais resultados evidenciam a interferência de fatores genéticos e ambientais envolvidos na relação simbiótica, denotando a sua complexidade.

Bactérias promotoras de crescimento vegetal demonstraram influenciar beneficamente a composição de frutos de tomateiros (Figura 2.2). Os gêneros *Pseudomonas*, *Acetobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter* e *Bacillus* evidenciaram, em diferentes trabalhos, capacidade para elevar os teores de licopeno, açúcares, ácidos orgânicos, compostos orgânicos voláteis e aminoácidos em frutos (AHMED et al., 2017). Produtos comerciais contendo mistura de bactérias dos gêneros *Streptomices*, *Bacillus* e *Pseudomonas* coinoculadas com fungo do gênero *Trichoderma* e FMAs dos gêneros *Claroideoglomus*, *Funneliformes*, *Glomus* e *Rhizophagus* elevaram os teores de sólidos solúveis, ácidos orgânicos (málico, oxálico, cítrico e isocítrico), minerais (K, Ca, Mg, P, S, e NO₃), licopeno, ácido ascórbico e compostos fenólicos em frutos de tomateiros oriundos de plantas submetidas a stress salino (SELLITTO et al., 2019). *Kosakonia radicincitans* (DSM 16656), bactéria endofítica isolada originalmente a partir do trigo, proporcionou efeitos benéficos a culturas outras como milho, rabanete e repolho. Em tomateiros, *K. radicincitans* incrementou o desenvolvimento e a produtividade, porém não influenciou

aspectos qualitativos como teores de carotenoides, frutose, glucose e licopeno nos frutos (BERGER; BALDERMANN; RUPPEL, 2017).

Figura 2.2 - Representação esquemática dos efeitos benéficos de bactérias rizosféricas no desenvolvimento e composição de frutos em tomateiros.

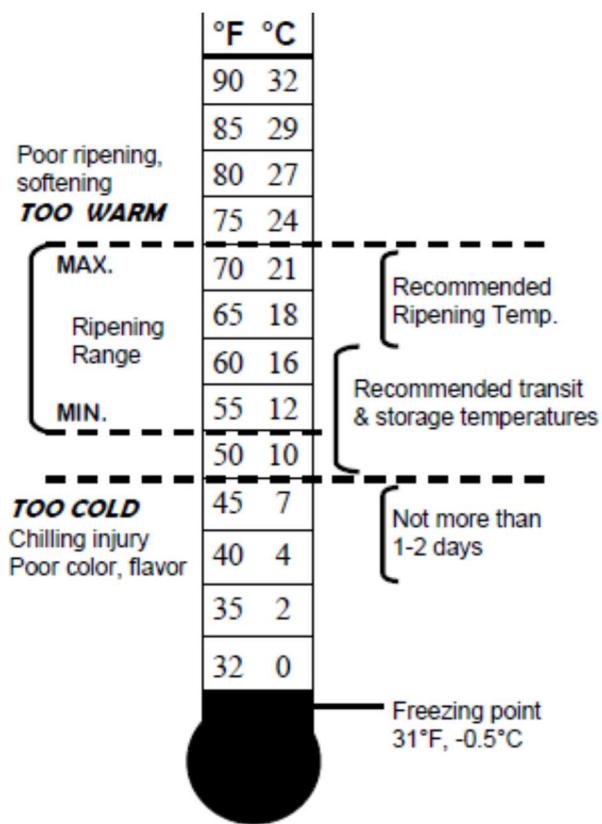


Fonte: Ahmed et al. (2017)

Em tomateiros de mesa, a cor do fruto é um importante critério para a comercialização (PÉK; HELYES; LUGASI, 2010). Ao longo processo de amadurecimento o fruto perpassa por uma série de alterações fisiológicas, onde a cor transita do verde maduro ao vermelho maduro. Esta gradativa alteração na coloração é resultado da perda da clorofila em detrimento à síntese e o acúmulo de licopeno. Outras transformações observadas são o aumento da transpiração, da respiração e da produção de etileno, fatores estes que contribuem para a deterioração do fruto ao longo do tempo (MWENDWA, et al., 2016). Desse modo, enquanto o licopeno, um carotenoide, se acumula no fruto, os cloroplastos se convertem em cromoplastos intensificando a cor vermelha durante a maturação (LÓPEZ CAMELO; GÓMEZ, 2004). À medida que se intensifica a cor vermelha no fruto, ocorre um decréscimo nos valores de ângulo hue, indicando o sentido das alterações de cor que se iniciam no

verde-maduro (115.0°), passando pelo verde-rosado (83.9°), rosado (61.8°), vermelho-claro (48.0°) até o vermelho-maduro (41.3°) (SHEWFELT; THAI; DAVIS, 1988; SUCHETA et al., 2019; KASAMPALIS; TSOUVALTZIS; SIOMOS, 2020). Sendo um fruto climatérico, tomates podem ser colhidos com coloração predominantemente verde, mais precisamente no estádio denominado *breaker*, caracterizado pelo início da coloração avermelhada na região estilar do fruto (SANTOS JR. et al., 2005). Outro fator importante para o processo de maturação é a temperatura de armazenamento. Temperaturas excessivamente elevadas prejudicam a coloração final, uma vez que a produção de etileno é inibida e, consequentemente, a produção de licopeno. Temperaturas muito baixas, por sua vez, afetam negativamente o sabor e a uniformização da maturação (Figura 2.3) (CANTWELL, 2010).

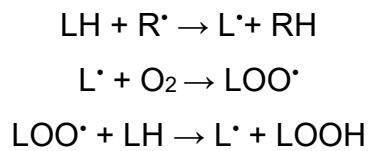
Figura 2.3 - Faixa de temperatura ideal para o armazenamento de frutos de tomateiros.



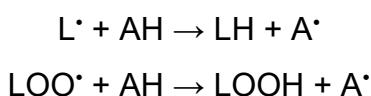
Fonte: Cantwell (2010)

A aceitabilidade de alimentos por parte do consumidor envolve, naturalmente aspectos que transcendem apenas a aparência e a apresentação, estendendo-se a outras características perceptivas como o sabor, aroma e características nutricionais. Os lipídios componentes dos alimentos estão sujeitos à

oxidação lipídica, processo que causa alterações indesejáveis ao produto, depreciando-o e provocando a sua rejeição. Os danos da oxidação resultam em deterioração do aroma e do sabor, alterações na cor e na aparência e perda na qualidade nutricional do alimento (EMBUSCADO, 2015). Os lipídeos podem ser oxidados por diferentes reações. Na reação hidrolítica, enzimas, aliadas a ação do calor e da umidade, produzem ácidos graxos livres. Na oxidação enzimática, enzimas lipoxigenases, atuando sobre ácidos graxos insaturados, produzem espécies reativas de oxigênio. Na fotooxidação de gorduras insaturadas, a radiação UV atua em conjunto com fotossensibilizadores, como a clorofila (RAMALHO; JORGE, 2006). A representação abaixo ilustra a etapa primeira e a propagação da oxidação lipídica de ácidos graxos insaturados (LH).



Antioxidantes são compostos ou sistemas que inibem ou interrompem a formação de radicais livres através de mecanismos como a) eliminação de espécies reativas de oxigênio, b) quelatização de íons metálicos, c) interrompimento de cadeias de reação de oxidação e d) redução da concentração de O_2 (BREWER, 2011). Os principais antioxidantes encontrados em alimentos são os compostos fenólicos (tocoferóis, polifenóis, ácidos fenólicos e lignanas) e o ácido ascórbico. Porém, compostos outros como carotenoides (β -caroteno, licopeno), aminoácidos (glicina, metionina, triptofano, prolina, lisina), produtos da reação de Maillard, fosfolipídios e esteróis também atuam como antioxidantes naturais (CHOE; MIN, 2009). Existem fundamentalmente dois mecanismos através dos quais os compostos fenólicos exercem sua atividade neutralizadora de espécies reativas de oxigênio: a transferência de um átomo de hidrogênio a partir de um grupo OH e a transferência de elétrons seguida da transferência de prótons (LORENZO et al., 2018).



Existem várias metodologias para a determinação da atividade antioxidante em alimentos. Os métodos DPPH (2,2-difenil-1- picril-hidrazil) e FRAP (Ferric Reducing Antioxidant Power) são amplamente utilizados tendo em vista a simplicidade e o relativamente baixo custo. DPPH configura-se como um radical livre estável (DPPH[•]) que é reduzido ao reagir com o composto doador de hidrogênio (antioxidante). O método FRAP, por sua vez, baseia-se na redução do Fe⁺² (PISOSCHI; NEGULESCU, 2012; CSEPREGI et al., 2016). A interação entre plantas e a microbiota do solo pode influenciar a atividade oxidante de espécies vegetais. A inoculação e coinoculação do FMA *C. claroideum* EZZ 54 com algas *S. incrassatulus* R83 e *Synechocystis* sp. R10, elevou a atividade oxidante em plantas de manjericão, sendo que tal incremento pode ser observado em ambas metodologias utilizadas no trabalho (DPPH e FRAP) (HRISTOZKOVA et al., 2017). *G. etunicatum*, *G. microaggregatum*, *G. intraradices*, *G. claroideum*, *G. mosseae* e *G. geosporum* em coinoculação em pimenta elevou a capacidade antioxidante (metodologia FRAP) embora não tenham sido constatados maiores teores de carotenoides em plantas micorrizadas (NEDOROST; VOJTÍSKOVÁ; POKLUDA, 2014). *R. irregularis* elevou a capacidade antioxidante em plantas de orégano para ambas as metodologias de avaliação (FRAP e DPPH) (SALEH et al., 2020). Espécies bacterianas de três diferentes gêneros (*B. subtilis*, *B. licheniformis*, *B. megaterium*, *B. polymyxa*, *B. macerans*, *P. fluorescens*, *P. putida* e *N. corallina*) em coinoculação com os fungos *S. cerevisiae* e *T. viride* na presença ou ausência de substâncias húmicas (ácidos húmicos e fúlvicos) apresentaram resultados distintos para as metodologias DPPH e FRAP. Para esta última, houve diferença significativa na atividade antioxidante apenas para o tratamento que recebeu substâncias húmicas. Para a metodologia DPPH, a atividade antioxidante em plantas submetidas às substâncias húmicas foi significativamente maior que em plantas onde ácidos fúlvicos e húmicos foram utilizados conjuntamente com a micorrização (SCHOEBITZ et al., 2019). Tais resultados demonstram a influência de fatores ambientais e genéticos na atividade antioxidante enquanto resposta à inoculação e coinoculação de microrganismos simbóticos ou associativos em plantas.

3 ARTIGO A

BACTÉRIAS ASSOCIATIVAS E FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR PROMOVEM MAIOR DESENVOLVIMENTO DE MUDAS DE TOMATEIRO

RESUMO

A produção de mudas em tomateiros, assim como ocorre em outras espécies vegetais, configura-se como uma etapa de fundamental importância para o sucesso do empreendimento agrícola. Neste contexto, compostos bioestimulantes podem favorecer sobremaneira o desenvolvimento e a formação de mudas de qualidade, impactando positivamente no ciclo produtivo da cultura. O objetivo dos estudos foi avaliar o comportamento de mudas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com bactérias associativas e fungo micorrízico arbuscular. O trabalho foi dividido em duas etapas: na primeira, quatro genótipos de tomateiros foram inoculados com cinco isolados bacterianos provenientes do Departamento de Bioquímica e Biotecnologia da Universidade Estadual de Londrina. O experimento foi conduzido em casa de vegetação e as sementes foram semeadas em bandejas de poliestireno com 128 células. O delineamento experimental foi blocos casualizados com seis tratamentos e quatro repetições, contemplando cinco diferentes isolados bacterianos. Foram avaliadas a massa seca da parte aérea (MSPA) e a massa seca da raiz (MSR) das mudas de tomateiro em casa de vegetação. Os resultados demonstraram que não ocorreu interação entre os genótipos e os isolados. Os isolados *Stenotrophomonas* sp. (1S) e *Enterobacter* sp. (19S) incrementaram a MSPA das mudas em 24,32% e 18,91% e a MSR em 27,27% e 18,18% respectivamente. Na segunda etapa, conduzida em estufa, as sementes de tomateiro – cv. BRS-Nagai – foram inoculadas e coinoculadas com os isolados *Stenotrophomonas* sp. e *Enterobacter* sp. e o fungo micorrízico arbuscular (FMA) *Rhizophagus clarus*, proveniente do Departamento de Ecologia Microbiana da Universidade Estadual de Londrina. O delineamento experimental foi em blocos casualizados em esquema fatorial 2 x 4. Foram avaliadas a taxa de emergência (TE), o tempo médio de emergência (TME), o índice de velocidade de emergência (IVE), a MSPA, MSR e variáveis relacionadas ao diâmetro, comprimento, número e área superficial de raízes. Não ocorreu interação entre os isolados bacterianos e o FMA e não houve influência dos tratamentos na TE, TME e IVE. As mudas semeadas em substratos micorrizados apresentaram incremento de 29,13% em MSPA, 18,56% em MSR, maior diâmetro médio e maior número total de raízes.

ABSTRACT

Production of seedlings in tomato plants, as well as in other plant species, is a very important stage for the success of the agricultural enterprise. In this context, biopesticide compounds can greatly promote the development and formation of quality seedlings, positively impacting the crop's production cycle. The study aimed to evaluate the performance of tomato seedling inoculated and co-inoculated of potential

plant growth-promoting bacteria and an arbuscular mycorrhizal fungus. The study was divided into two stages: in the first, four tomato genotypes were inoculated with five bacterial isolates from the Department of Biochemistry and Biotechnology at the Universidade Estadual de Londrina. The experiment was conducted in a greenhouse and the seeds were sown in polystyrene trays with 128 cells. The experimental design was randomized blocks with four replicates and six treatments, comprising five different bacterial isolates. Shoot dry mass (MSPA) and root dry mass (MSR) of tomato seedlings were evaluated. The results showed that there was no interaction between genotypes and isolates. Isolates *Stenotrophomonas* sp. (1S) and *Enterobacter* sp. (19S) increased the seedling MSPA by 24.32% and 18.91% and the MSR by 27.27% and 18.18% respectively. In the second stage, conducted in a greenhouse, the tomato seeds - cv. BRS-Nagai - were inoculated and co-inoculated with the isolates *Stenotrophomonas* sp. and *Enterobacter* sp. and the arbuscular mycorrhizal fungus (FMA) *Rhizophagus clarus*, from the Department of Microbial Ecology at the Universidade Estadual de Londrina. Emergence rate (TE), emergence time (TME), emergence speed index (IVE), MSPA, MSR and variables related to the diameter, length, number and surface area of roots were evaluated. There was no interaction between bacterial isolates and AMF and there was no influence of treatments on TE, TME and IVE. Seedlings sown on mycorrhized substrates showed an increase of 29.13% in MSPA, 18.56% in MSR, a larger mean diameter and a greater total number of roots.

INTRODUÇÃO

A produção de mudas sadias e vigorosas em espécies olerícolas constitui-se em uma importante etapa para o sucesso do ciclo de produção. Neste aspecto, a utilização de substâncias denominadas bioestimulantes agrícolas apresentam-se como um insumo de origem biológica de potencial importância para o desenvolvimento inicial dessas espécies vegetais. Outro fator a se considerar é o modo de propagação por intermédio de mudas, fato que pode facilitar inoculações via semente ou substrato. Salienta-se, ainda, que estudos demonstram que tomateiros estabelecem relações simbióticas e associativas com várias espécies de microrganismos que habitam a rizosfera e o solo não rizosférico, entre eles bactérias dos gêneros *Pseudomonas*, *Azospirillum*, *Enterobacter* e *Stenotrophomonas* e fungos micorrízicos arbusculares.

Em tomateiros, bactérias do gênero *Pseudomonas* sp. estimularam a germinação e o desenvolvimento de mudas (ROJAS-SOLIS et al., 2016; WIDNYANA;

JAVANDIRA, 2016), aumentaram o comprimento e a massa seca de raiz e parte aérea (ISLAM et al., 2013; AMROTIM et al., 2018), incrementaram o número de flores e frutos (PHUKAN et al., 2016) e induziram a resistência de plantas a fitopatógenos (MANIKANDAN et al., 2010). Efeitos protetivos contra bactérias e fungos patogênicos foram também proporcionados pela inoculação de *Azospirillum* sp. em tomateiros (FUJITA et al., 2017). *A. brasiliense* Sp7-S e Sp245 favoreceram a germinação e o vigor e o desenvolvimento de parte aérea e raiz (MANGMANG et al., 2015). *A. brasiliense* Az em coinoculação com o fungo *T. harzianum* intensificou a fixação biológica do nitrogênio e favoreceu o desenvolvimento de mudas de tomateiro (KATANY, 2010). *Enterobacter* sp. apresenta diversos mecanismos promotores do crescimento de plantas como aumento na captação de nutrientes, indução de resistência a patógenos e síntese de compostos benéficos (JHA et al., 2011). *E. hormaechei* incrementou o comprimento de raízes e a massa seca de plantas de tomateiro (VAIKUNTAPU et al., 2014). *Enterobacter* C7 incrementou a absorção de fósforo e o desenvolvimento de plantas (IBORT et al., 2018). Do mesmo modo, *Stenotrophomonas* sp. se caracteriza por ser um gênero comumente encontrado em solos e plantas (RYAN et. Al., 2009). Em tomateiros, *S. rhizophila* incrementou o comprimento e a massa seca de parte aérea (SCHIMIDT et al., 2012). *S. maltophilia* apresentou atividade antibacteriana contra *R. solanacearum* (ELHALAG et al., 2016).

Fungos micorrízicos arbusculares podem estabelecer simbiose com mais de 90% das espécies vegetais conhecidas (DU JARDIN, 2015). *R. clarus* apresenta-se com grande potencial para o desenvolvimento de inoculantes microbianos tendo em vista a sua elevada capacidade de infectividade a sua baixa especificidade (CELY et al., 2016; SALGADO et al., 2016; KOYAMA et al., 2017).

O objetivo do presente estudo foi avaliar o comportamento de mudas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com bactérias associativas e fungo micorrízico arbuscular.

MATERIAIS E MÉTODOS

Os trabalhos foram conduzidos em casa de vegetação e estufa no município de Londrina, Paraná, Brasil (23° 23'S e 51° 11'O), clima subtropical Cfa

(Köppen). Foram utilizados cinco isolados bacterianos pertencentes à coleção biológica do Departamento de Bioquímica e Biotecnologia da Universidade Estadual de Londrina, selecionados a partir de triagem prévia realizada em tomateiros cultivados em vasos, em estufa. No primeiro estudo, o delineamento experimental foi blocos casualizados com seis tratamentos, quatro repetições e 28 sementes por parcela. Os cinco isolados utilizados e respectivos códigos foram *Azospirillum brasiliense* – AbV5, *Pseudomonas* sp. (126), *Azospirillum* sp. (4.3.3.2 NFB), *Enterobacter* sp. (19S) e *Stenotrophomonas* sp. (1S).

Os isolados foram multiplicados em meio Dggs líquido por 48 horas sob agitação em incubadora orbital a 120 rpm e temperatura de 28°C. Posteriormente, os isolados foram transferidos para meio MCA4 e novamente colocados sob agitação por 48 horas a 28°C. A concentração de células foi determinada por leitura em câmara de Neubauer e ajustada para 1×10^8 células por semente no momento da inoculação (BALDANI et al., 2014). A inoculação foi efetuada sobre as sementes, baseada em volume por peso, procedendo-se a semeadura logo após a inoculação.

As sementes inoculadas de quatro diferentes genótipos de tomateiro foram semeadas em bandejas plásticas de 128 células, com volume de 22 mL por célula, utilizando-se o substrato comercial Tropstrato HT Hortaliças®. Os genótipos utilizados e respectivos cultivares foram: Saladete (BRS-Nagai), Industrial (N-901), Grape (Sweet Heaven) e Porta-enxerto (Woodstock) e o estudo foi conduzido em casa de vegetação sob temperatura controlada (26°C). O experimento totalizou 24 bandejas (seis tratamentos e quatro repetições), de modo que cada bandeja, contendo um isolado, foi semeada com os quatro genótipos na quantidade de 28 sementes por genótipo. Aos 28 dias após a semeadura, foram coletadas 10 plantas por genótipo para avaliação de massa seca de raiz e massa seca de parte aérea, totalizando 960 plantas avaliadas. Para mensuração da massa seca, as plantas foram acondicionadas em estufa com ventilação forçada a 65° C até atingirem massa constante.

O segundo estudo foi conduzido em estufa na Universidade Estadual de Londrina. A cultivar BRS-Nagai foi semeada em bandejas plásticas de 128 células contendo o substrato comercial MecPlant®. Parte desse mesmo substrato foi inoculada com o fungo micorrízico arbuscular *Rhizophagus clarus* (esporos, micélio e raízes colonizadas) proveniente do Laboratório de Ecologia Microbiana da Universidade Estadual de Londrina, em uma concentração de 50 esporos por célula da bandeja. Os procedimentos de multiplicação dos isolados, o ajuste na

concentração de células e a inoculação seguiram os procedimentos adotados no estudo anterior.

O delineamento experimental foi em blocos casualizados em esquema fatorial 2 x 4 com quatro repetições. O primeiro fator foi representado por dois níveis, com e sem *R. clarus*, enquanto o segundo fator foi representado pelos isolados bacterianos *Stenotrophomonas* sp. (1S); *Enterobacter* sp. (19S); 1S + 19S e plantas não inoculadas (T).

No 5º dia após a semeadura, iniciou-se o registro de plântulas emergidas para determinação da taxa de emergência, tempo médio de emergência (LABOURIAU & VALADARES, 1976) e o índice de velocidade de emergência (MAGUIRE, 1962). Foram consideradas emergidas as plântulas que apresentavam os cotilédones acima do substrato (SOUZA et al., 2013), sendo que as avaliações se prolongaram até o 12º dia após a semeadura. Decorridos 25 dias após a semeadura, foram amostradas 10 plantas por tratamento para a determinação de massa seca da parte aérea e massa seca de raiz. Preliminarmente aos procedimentos para avaliação da massa seca, quatro plantas de cada tratamento tiveram suas raízes digitalizadas em resolução 300 dpi para determinação do diâmetro médio, área, comprimento, volume e número de raízes por intermédio do software GiA Roots (GALKOVSKYI et al., 2012).

Os dados foram avaliados em relação aos pressupostos de normalidade dos erros e homogeneidade das variâncias pelos testes de Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente ($p>0,05$). Atendidos os pressupostos, os dados foram submetidos a análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p<0,05$). Todas as análises foram realizadas utilizando-se o software R (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Experimento 1 – Efeitos dos Isolados

Mudas de tomateiro inoculadas com *Stenotrophomonas* sp. e com *Enterobacter* sp. apresentaram incremento de massa seca. *Stenotrophomonas* sp. aumentou a massa seca de parte aérea e de raiz em 21,94% e 22,27%

respectivamente. Mudas inoculadas com *Enterobacter* sp. tiveram acréscimo de 16,47% e de 13,10% na massa seca de parte aérea e sistema radicular, respectivamente. *Azospirillum brasiliense* sp. e *Pseudomonas* sp. ocasionaram a redução da massa seca da parte aérea e massa seca total (Tabela 3.1).

Tabela 3.1 - Massa seca de parte aérea (MSPA); massa seca de raiz (MSR) e massa seca total (MST) de mudas de tomateiro inoculadas com diferentes isolados de BPCP. Londrina, 2020.

Isolados	MSPA (g)	MSR (g)	MST (g)
<i>Stenotrophomonas</i> sp.	0.4568 a	0.1400 a	0.5968 a
<i>Enterobacter</i> sp.	0.4363 ab	0.1295 ab	0.5658 ab
<i>Azospirillum</i> sp.	0.3858 bc	0.1202 b	0.5060 bc
TEST	0.3746 c	0.1145 bc	0.4892 c
<i>Azospirillum brasiliense</i> AbV5	0.3000 d	0.0997 cd	0.3997 d
<i>Pseudomonas</i> sp.	0.2585 d	0.0892 d	0.3478 d
CV (%)	21.7	22.2	20.3

Médias seguidas pela mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$).

Experimento 2 - Micorriza x Isolados

Foram observados valores similares entre os tratamentos para as variáveis taxa de emergência, tempo médio de emergência e índice de velocidade de emergência (Tabela 3.2).

Avaliações relacionadas às dimensões do sistema radicular das mudas não revelaram interação significativa entre os tratamentos. Mudas que se desenvolveram em substrato micorrizado, no entanto, apresentaram maior diâmetro médio e maior número de raízes (Tabela 3.3).

Para as variáveis de massa seca, não ocorreu interação significativa entre os diferentes tratamentos. Não obstante, mudas micorrizadas apresentaram incrementos de 29,13%, 18,42% e 27,56% em massa seca de parte aérea, massa seca de raiz e massa seca total, respectivamente (Tabela 3.4).

Tabela 3.2 - Taxa de emergência (TE); tempo médio de emergência (TME) e índice de velocidade de emergência (IVE) de mudas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

FMA	ISOL	TE (%)	TME (dias)	IVE
Com	<i>Stenotrophomonas</i> sp.	95.53	7.43	3.7
	<i>Enterobacter</i> sp.	94.64	7.22	3.75
	<i>Stenotrophomonas</i> sp. + <i>Enterobacter</i> sp.	88.39	7.07	3.58
	T	91.96	6.98	3.76
Sem	<i>Stenotrophomonas</i> sp.	94.64	7.13	3.78
	<i>Enterobacter</i> sp.	91.07	7.22	3.65
	<i>Stenotrophomonas</i> sp. + <i>Enterobacter</i> sp.	90.17	7.35	3.5
	T	94.64	7.19	3.75
FMA (A)		1.0000 ⁽¹⁾	0.9224	0.7625
ISOL (B)		0.2970	0.7757	0.4368
A X B		0.7253	0.3986	0.9297
CV (%)		6.4	5.4	7.8

FMA (*R. Clarus*); ISOL (Isolados); T (mudas não inoculadas).

⁽¹⁾p-valor do Teste F de Fisher.

Tabela 3.3 - Diâmetro médio de raízes (DMR); número total de raízes (NTR); área superficial total de raízes (AST); comprimento total de raízes (CTR) e volume total de raízes (VTR) em mudas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

Fator	Tratamento	DMR (mm)	NTR	AST (cm²)	CTR^(t) (cm)	VTR (cm³)
Isolado	<i>Stenotrophomonas</i> sp.	0.0459	56.75	102.48	712.23	1.42
	<i>Enterobacter</i> sp	0.0458	50.75	119.87	826.14	1.68
	<i>Stenotrophomonas</i> sp. + <i>Enterobacter</i> sp.	0.0455	56.5	116.56	820.94	1.59
	T	0.0459	58.5	114.53	793.94	1.58
FMA	Com	0.0465*	58.69*	116.53	801.93	1.64
	Sem	0.0450	52.57	109.99	774.69	1.50
FMA (A)		0.01730 ⁽¹⁾	0.04764	0.43390	0.75709	0.25324
ISOL (B)		0.92712	0.28845	0.48632	0.45266	0.46280
A X B		0.09389	0.56267	0.37105	0.29431	0.38776
CV (%)		3.4	14.8	20.5	10.3	20.6

FMA (*R. Clarus*); ISOL (Isolados); T (mudas não inoculadas).

⁽¹⁾ Dados transformados. * Significativo a 5% pelo Teste F de Fisher. ⁽¹⁾ p-valor do Teste F de Fisher.

Tabela 3.4 - Massa seca de parte aérea (MSPA); massa seca de raiz (MSR); massa seca total (MST) e razão MSPA/MSR em mudas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

Fator	Tratamento	MSPA (g)	MSR (g)	MST (g)	MSPA:MSR
Isolado	<i>Stenotrophomonas</i> sp.	0.505	0.078	0.583	6.500
	<i>Enterobacter</i> sp	0.565	0.093	0.659	6.039
	<i>Stenotrophomonas</i> sp. + <i>Enterobacter</i> sp.	0.499	0.078	0.577	6.395
	T	0.539	0.084	0.623	6.348
FMA	Com	0.594*	0.090*	0.685*	6.6140*
	Sem	0.460	0.076	0.537	6.0279
FMA (A)		0.00005 ⁽¹⁾	0.00286	0.00006	0.00851
ISOL (B)		0.28012	0.06117	0.21578	0.42970
A X B		0.66670	0.81703	0.69221	0.55974
CV (%)		14.1	14.2	13.7	9.0

FMA (*R. Clarus*); ISOL (Isolados); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas).

* Significativo a 5% pelo Teste F de Fisher. ⁽¹⁾ p-valor do Teste F de Fisher.

DISCUSSÃO

No primeiro experimento, não foi estudado o efeito do genótipo, sendo o mesmo adicionado ao modelo como efeito aditivo e sem termos de interação com o fator principal (isolados). Os isolados *Stenotrophomonas* sp. e *Enterobacter* sp. incrementaram a massa seca de parte aérea e de sistema radicular de mudas de tomateiro (Tabela 1). *Stenotrophomonas* sp. possui ampla distribuição, podendo ser encontrada em várias regiões do planeta habitando a rizosfera de várias espécies vegetais ou, ainda, como um microrganismo endófitico facultativo (RYAN et al., 2009b). Estudos têm demonstrado que bactérias do gênero *Stenotrophomonas* podem favorecer o desenvolvimento de plantas através de mecanismos diretos e indiretos, tais como antagonismo a fungos fitopatogênicos (ELHALAG et al., 2016b; ROJAS-SOLÍS et al., 2018; MARINA et al., 2019), tolerância ao stress salino (ALAVI et al., 2013; SINGH; JHA, 2017), fixação biológica do nitrogênio e produção de

fitohormônios (PARK et al., 2005; LIBA et al., 2006), solubilização de nutrientes minerais (PÉREZ-PÉREZ et al., 2020) e degradação de xenobióticos (PINSKI et al., 2020).

Em tomateiros, *S. rhizophilia* elevou a produtividade de plantas inoculadas com o vírus do mosaico do pepino (CVM) (DASHTI et al., 2014). *S. rhizophilia*, inoculadas em sementes de tomateiro, apresentou capacidade de colonizar sistema radicular e parte aérea, incrementando a massa seca das plantas devido, provavelmente, ao efeito antagônico a fungos fitopatogênicos (SCHMIDT et al., 2012a). *S. maltophilia* revelou potencial para controle de *Colletotrichum nymphaeae*, e para a produção de quitinase, protease, pectinase, sideróforos e ácido indol-3-acético (AIA), elevando, por uma combinação sinérgica de efeitos, o comprimento de raiz e parte aérea em plantas de tomateiro (ALIJANI et al., 2020). Em trabalho prévio, *Stenotrophomonas* sp. cepa 1S, utilizada nesse estudo, promoveu incremento na massa seca de parte aérea de plantas de tomateiros aos 40 dias após a semeadura (ZULUAGA et al., 2020).

A família Enterobacteriaceae engloba dezenas de gêneros de microrganismos. O gênero *Enterobacter* possui várias espécies que atuam como promotora do crescimento de plantas através de mecanismos como produção de compostos como ácido 1-aminociclopropano 1-carboxílico (ACC) e ácido indol-3-acético (AIA), fixação biológica do nitrogênio, solubilização de nutrientes e indução de resistência ao stress biótico e abiótico (JHA et al., 2011; GOUDA et al., 2018). *Enterobacter* 64S1 apresentou elevada capacidade de solubilização de fósforo, promovendo incremento na massa seca de raiz e parte aérea, altura de plantas e área foliar de mudas de tomateiro (PÉREZ-RODRIGUEZ et al., 2020). *Enterobacter ludwigii* aumentou o comprimento de raízes e a massa seca de mudas de tomateiro previamente inoculadas com *F. oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*, demonstrando, também antagonismo a este fitopatógeno (BENDAHA; BELAOUNI, 2020). *E. radicincitans* incrementou significativamente a massa seca de raiz e parte aérea e a altura de plantas de tomateiros, tanto em regimes de alta como de baixa fertilização nitrogenada (BERGER; BROCK; RUPPEL, 2013). *Enterobacter* C7 aumentou a massa fresca total e a absorção de fósforo por plantas de tomateiros (IBORT et al., 2018). *E. absuriae* BQ9 induziu a resistência de plantas ao vírus do frisado amarelo do tomateiro (TYLCV) (LI et al., 2016). *Enterobacter* sp. cepa 19S, utilizada nesse

estudo, incrementou a massa seca da parte aérea de plantas de tomateiro (cv. Santa Cruz Kada Gigante) avaliadas aos 40 dias de idade (ZULUAGA et al., 2020),

A inoculação e coinoculação de isolados e o fungo micorrízico arbuscular *R. clarus* não influenciaram a taxa de emergência, o tempo médio de emergência e o índice de velocidade de emergência das plântulas de tomateiro (Tabela 3.2). Tal constatação revela-se desejável, uma vez que os microrganismos utilizados não apresentaram nenhum efeito nocivo às sementes ou mesmo prejuízo ao processo de germinação e emergência das plântulas.

No que diz respeito às avaliações referentes às dimensões do sistema radicular e à massa seca das mudas e suas respectivas razões, não foi constatada interação entre os tratamentos; não obstante, mudas semeadas em substrato micorrizado apresentaram maior diâmetro médio de raízes, número de raízes, massa seca de parte aérea e massa seca de raiz (Tabelas 3 e 4). Tais resultados corroboram trabalhos outros que demonstraram efeitos positivos da inoculação de fungos micorrízicos arbusculares em mudas de tomateiros.

A inoculação de *G. intraradices* e *G. mosseae* incrementou a massa seca de raiz e parte aérea de mudas de tomateiro semeadas em substrato turfoso pobre em nutrientes (ABDULKAREEM; ATEKA; TUROOP, 2018). A aplicação de formulações comerciais contendo *G. etunicatum*, *G. viscosum*, *G. intraradices* e *G. mosseae* incrementaram a altura e o diâmetro de colmo, o número de folhas e a área foliar e a massa seca de parte aérea e de raiz de mudas de tomateiro (OSENI; SHONGWE; MASARIRAMBI, 2010; CANDIDO et al., 2013). Incrementos de massa seca de parte aérea e de raiz foram também obtidos pela coinoculação de diferentes espécies de fungos micorrízicos arbusculares (*G. mosseae*, *G. etunicatum*, *G. intraradices*, *G. clarum* e *G. caledonium*) ao longo de três anos consecutivos. Mudas de tomateiro inoculadas com as cinco espécies mencionadas apresentaram, ainda, maiores teores de fósforo e zinco na parte aérea (ORTAS et al., 2013). Quando utilizados isoladamente, *G. clarum* (atualmente *R. clarus*) foi a espécie que proporcionou os maiores incrementos de massa seca nos três anos de estudo. Fungos micorrízicos arbusculares (*R. irregularis*, *R. intraradices* e *F. mosseae*) também foram efetivos em mitigar os efeitos do stress hídrico em mudas de tomateiro (MOHAMED; BARRY; MEASHAM, 2016; RONGA et al., 2019). A razão entre a massa seca da parte aérea (MSPA) e massa seca da raiz (MSR) foi maior em mudas semeadas em substrato inoculado com *R. clarus* (Tabela 4). A razão ótima entre MSPA: MSR,

objetivando elevadas produtividades, vem sendo pesquisada há décadas. Plantas com sistemas radiculares (drenos) mais eficientes na captação de nutrientes, poderão alocar maior biomassa em estruturas fotossintetizantes (fontes) (CHANG; ZHU, 2017). As plantas colonizadas por fungos micorrízicos arbusculares apresentam alterações na arquitetura de seus sistemas radiculares, emitindo uma maior quantidade de raízes laterais (PASZKOWSKI; GUTJAHR, 2013) as quais, por sua vez, são as maiores responsáveis pela captação de água e nutrientes (MCCULLY; CANNY, 1988). A este fato adiciona-se a extensa rede de hifas fúngicas que se desenvolve a partir do sistema radicular, aumentando a capacidade exploratória das raízes na busca por água e nutrientes (POZO et al., 2015). Estudo pioneiro em tomateiros revelou razão MSPA: MSR de 5:1 para a fase vegetativa, razão, portanto, inferior aos valores obtidos no presente estudo (RICHARDS, 1981). Trabalho com aeração de raízes de tomateiros revelou que a elevação da produtividade foi acompanhada por um incremento da razão MSPA: MSR (BHATTARAI; PENDERGAST; MIDMORE, 2006). Por outro lado, fatores abióticos adversos, como o stress salino, reduzem a razão MSPA: MSR (MAGGIO et al., 2007). Plantas de tomateiro inoculadas com *R. intraradices* apresentaram maior tolerância a stress abiótico, elevação nos teores de compostos fenólicos e maior razão MSPA:MSR (GONZÁLEZ-GONZÁLEZ et al., 2020a). Tais resultados demonstram que uma maior razão MSPA:MSR, proporcionada pela inoculação de FMA, pode favorecer o desenvolvimento e a produtividade da cultura, mesmo em condições adversas.

CONCLUSÃO

No experimento 1, conduzido em casa de vegetação em condições de temperatura controlada, a inoculação dos isolados *Stenotrophomonas* sp. cepa 1S e *Enterobacter* sp. cepa 19S incrementaram a massa seca de raiz e parte aérea em mudas de tomateiro, diferentemente dos isolados *Azospirillum brasiliense* AbV5 e *Pseudomonas* sp. que provocaram a redução nos valores dessas variáveis.

No experimento 2, conduzido em estufa, os isolados *Stenotrophomonas* sp. cepa 1S e *Enterobacter* sp. cepa 19S não proporcionaram incremento às variáveis estudadas. *R. clarus*, por sua vez, aumentou o número total

e o diâmetro médio de raízes, a massa seca de parte aérea e de raízes e a razão MSPA:MSR em mudas de tomateiros.

4 ARTIGO B

FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR *R. CLARUS* E BACTÉRIAS PROMOTORAS DO CRESCIMENTO MODIFICAM PARÂMETROS FISIOLÓGICOS E BIOMÉTRICOS DE TOMATEIROS SOB CULTIVO ORGÂNICO

RESUMO

As inter-relações entre as espécies vegetais e a microbiota são marcadas pela universalidade e pela complexidade. Fatores bióticos e abióticos são determinantes para os resultados dessas associações, às quais podem sofrer significativas alterações ao longo do ciclo de vida da planta. O objetivo do experimento foi avaliar o comportamento de tomateiros inoculados e coinoculadas com *Stenotrophomonas* sp. 1S, *Enterobacter* sp. 19S e *R. clarus*, transplantados em vasos e conduzidos em estufa. O delineamento experimental foi em blocos casualizados em esquema fatorial 2 x 4 com quatro repetições. Foram avaliadas a altura de plantas (AP), distância entre cachos, teores de proteína e das enzimas catalase, peroxidase e fenilalanina amônia- liase (FAL), SPAD, massa seca de raiz (MSR), percentual de colonização micorrízica (%CM), massa fresca de frutos por planta (MFFPP), massa fresca média de frutos (MFMF), comprimento e largura de frutos, teores de sólidos solúveis (SS) e acidez titulável (AT) de frutos. Não houve interação ou efeito dos tratamentos para as variáveis AP, MSR, %CM, MFFPP, MFMF, AT e FAL e SPAD. Nos tratamentos que não receberam isolados bacterianos, a micorrização provocou redução de 17,46% e 15,15% na distância entre o 1º e 2º cachos e entre o 2º e 3º cachos respectivamente. Nos tratamentos que não receberam micorrização, o isolado *Enterobacter* sp. reduziu em 22,53% a distância entre o 1º e o 2º cacho. Não ocorreu interação entre os tratamentos para os teores de proteína e enzimas. Tratamentos micorrizados apresentaram teor de proteína 19,95% menor e teores de catalase e peroxidase 49,28% e 57,48% maiores, respectivamente. Teores de sólidos solúveis foram ligeiramente maiores em tratamentos que não receberam a micorrização.

ABSTRACT

The interrelationships between plant species and microbiota are marked by universality and complexity. biotic and abiotic factors determine the results of these associations, which can change significantly throughout the plant life cycle. The aimed of the experiment was evaluate the performance of tomato inoculated and coinoculated with *Stenotrophomonas* 1S, *Enterobacter* 19S e *R. clarus* transplanted into pots and grown in greenhouse. The experimental design was randomized blocks in 2 x 4 factorial design with four replicates. Plant height (AP), distance between trusses, protein, catalase, peroxidase and phenylalanine ammonia lyase (FAL) content, SPAD, root dry mass (MSR), percentage of mycorrhizal colonization (% CM) fresh fruit mass per plant (MFFPP), average fresh fruit mass (MFMF), fruit length and width, soluble solids (SS) and titratable acidity (AT) of fruits were evaluated. There was no interaction or effect of treatments for the variables AP, MSR, %CM, MFFPP, MFMF, AT, FAL and SPAD. Treatments that did not receive bacterial isolates, mycorrhization caused a reduction of 17.46% and 15.15% in the distance between the 1st and 2nd trusses and between the 2nd and 3rd trusses respectively. Treatments that did not receive mycorrhization, *Enterobacter* sp. reduced the distance between the 1st and 2nd truss by 22.53%. There was no interaction between treatments for protein and enzyme contents. Mycorrhizal treatments had a 19.95% lower protein and a 49.28% and 57.48% higher catalase and peroxidase content, respectively. Soluble solids contents were slightly higher in treatments that did not receive mycorrhization.

INTRODUÇÃO

Enquanto organismos fotossintetizantes, as plantas, em sua enorme diversidade biológica, possibilitam a existência de vida heterotrófica nos mais variados ambientes terrestres através do aporte de carbono orgânico nos ecossistemas. Tal sucesso evolutivo, e toda a explosão de vida dele decorrente, deve-se, fundamentalmente, a centenas de milhões de anos de evolução e coevolução, onde os vegetais e a microbiota do solo desenvolveram intrincados e fascinantes mecanismos correlacionais. Fungos micorrízicos arbusculares (FMA) constituem-se em um exemplo bastante ilustrativo dessas inter-relações, estabelecendo simbiose com a grande maioria das espécies vegetais, cultivadas e não cultivadas (WILLIS; RODRIGUES; HARRIS, 2013; NANJUNDAPPA et al., 2019). O mutualismo obrigatório entre plantas e FMA acarretam benefícios vários às plantas como maior

tolerância a stress biótico (ataque de pragas e doenças) e abiótico (deficiências nutricionais, salinidade, seca) (AUGÉ; TOLER; SAXTON, 2015; SONG et al. 2015). A planta, por sua vez, fornece a seu hóspede carbono orgânico a partir de interessantes estruturas intracelulares em forma de arbusto, denominadas, bastante adequadamente, de arbúsculos (BERRUTI et al., 2016).

Fungos micorrízicos arbusculares, por sua vez, interagem também com outros microrganismos presentes no solo, entre eles as bactérias promotoras do crescimento de plantas (BPCP). Estas associações entre organismos pertencentes a diferentes domínios podem ocorrer tanto em nível de rizosfera (região do solo que sofre influência do sistema radicular) e hifosfera (região do solo próxima ao micélio fúngico) como em nível intracelular, por intermédio de bactérias que habitam o interior das células fúngicas (endobactérias) (BONFANTE, 2003; NANJUNDAPPA, et al., 2019). Os resultados dessas relações interespecíficas manifestam-se na forma de benefícios diversos às plantas como aumento na capacidade de absorção de água e nutrientes, maior tolerância à stress biótico e abiótico e melhorias na qualidade do produto (ZHANG et al., 2014; 2018).

Em espécies hortícolas, a coinoculação de FMA e BPCB demonstra sinergismo à medida que potencializa os efeitos promotores de crescimento e de qualidade na pós-colheita em várias espécies (EMMANUEL; BABALOLA, 2020). Em tomateiros, mais especificamente, a coinoculação de FMAs e bactérias do gênero *Pseudomonas* incrementaram a produtividade. Isoladamente, *Pseudomonas* melhorou o sabor e FMAs elevaram os teores ácido cítrico em frutos (BONA et al., 2017). *Streptomices* e *Bacillus*, em coinoculação com FMAs e *Trichoderma* elevaram os teores de sólidos solúveis, minerais, licopeno, ácido ascórbico e compostos fenólicos em plantas submetidas a stress salino (SELLITO et al., 2019).

As associações entre plantas e FMA implicam também em benefícios aos aparatos de defesa enzimáticos e não enzimáticos das plantas contra espécies reativas de oxigênio (EROs). Geradas em condições de stress biótico e abiótico, EROs podem causar danos oxidativos às células, caso atinjam níveis elevados nos tecidos vegetais (SINGH; GILL; TUTEJA, 2011). A simbiose micorrízica favorece a formação de compostos com ação antioxidante como as enzimas catalase, peroxidase e fenilalanina amônia-liase as quais, por mecanismos diretos e indiretos, impedem o acúmulo de espécies reativas, neutralizando-as (JOSHI; CHINNUSAMY, 2014).

O objetivo do presente trabalho foi avaliar o comportamento de plantas de tomateiros cultivadas em estufa e submetidas à inoculação e coinoculação de *R. clarus* e bactérias dos gêneros *Stenotrophomonas* 1S e *Enterobacter* 19S em aspectos fitométricos, bioquímicos, produtivos e de pós-colheita.

MATERIAIS E MÉTODOS

Os trabalhos foram conduzidos em estufa no município de Londrina, Paraná, Brasil (23° 23'S e 51° 11'O), clima subtropical Cfa (Köppen).

Mudas de tomateiro da cultivar BRS-Nagai, inoculadas com *R. clarus*, *Stenotrophomonas* sp. e *Enterobacter* sp. por ocasião da semeadura, foram transplantadas com 25 dias de idade para vasos com capacidade de 5 dm³ contendo uma mistura de solo (latossolo vermelho eutroférico) e areia na proporção de 2:1. A análise química da mistura solo + areia apresentou os resultados pH (CaCl₂) = 5,2; Ca = 0,77 cmol_c dm⁻³; Mg = 0,36 cmol_c dm⁻³; Al = 0,16 cmol_c dm⁻³; H + Al = 4,28 cmol_c dm⁻³; K = 0,055 cmol_c dm⁻³; C = 0,73 g kg⁻¹ e P = 2,77 mg dm⁻³. Foi efetuada calagem do solo no interior dos vasos, antecedendo em 45 dias o transplantio, para elevação da saturação de bases para 80%.

Antes do transplante das mudas, os vasos foram adubados com composto orgânico e vermicomposto, na quantidade de 1.000 gramas e 200 gramas por vaso, respectivamente. Os valores obtidos a partir da análise química do composto orgânico foram pH (CaCl₂) = 5,3; Ca = 16,01 cmol_c dm⁻³; Mg = 11,51 cmol_c dm⁻³; Al = 0 cmol_c dm⁻³; H + Al = 4,28 cmol_c dm⁻³; K = 16,0 cmol_c dm⁻³; C = 41,0 g kg⁻¹ e P = 2,468 mg dm⁻³. Nas análises químicas o Ca e o Mg foram determinados por titulação com EDTA e o Al por titulação com NaOH. A acidez potencial foi estimada pelo método pH SMP e o P e K foram extraídos utilizando-se solução extratora Melich-1. O P foi determinado por espectrofotometria e o K por fotometria de chama. O carbono orgânico foi quantificado pelo método Walkley-Black.

Os tratamentos foram *R. clarus*; *Stenotrophomonas* sp. (1S); *Enterobacter* sp. (19S); *Stenotrophomonas* sp. (1S) + *Enterobacter* sp. (19S); *R. clarus* + *Stenotrophomonas* sp. (1S); *R. clarus* + *Enterobacter* sp. (19S); *R. clarus* + *Stenotrophomonas* sp. (1S) + *Enterobacter* sp. (19S) e plantas não inoculadas (T).

A partir do florescimento as plantas receberam semanalmente aplicações de ácido bórico, via solo, na quantidade de 0,1 g por planta. Os tratamentos fitossanitários consistiram em aplicações semanais de enxofre, hidróxido de cobre, óleo mineral, óleo de neem e *Bacillus thuringiensis*.

As plantas foram conduzidas em haste única e tutoradas com estacas de bambu. As desbrotas foram efetuadas periodicamente e após a emissão das flores do quarto cacho, as plantas tiveram os seus meristemas apicais removidos (GUIMARÃES et al., 2007).

Aos 15 dias após o transplantio (DAT) foram coletados folíolos do terço médio de todas as plantas para determinação dos teores de proteínas totais e atividade das enzimas catalase, peroxidase e fenilalanina amônia-liase (FAL). A atividade enzimática foi determinada a partir do extrato proteico dos folíolos, obtido por maceração em almomfariz com 2,0 ml de solução tampão fosfato de potássio 0,2 M e pH 7,5. A solução foi armazenada em microtubos, em congelador.

A quantificação das proteínas totais foi realizada com base no método descrito por Bradford (1976). A atividade da enzima FAL foi obtida a partir da colorimetria do ácido trans-cinâmico, conforme metodologia descrita por Umeha (2006). A peroxidase teve sua atividade determinada pela conversão de guaiacol a tetraguaiacol (LUSSO, PASCHOALATI, 1999). A catalase foi determinada pelo acréscimo na absorbância a 240 nm através do coeficiente de extinção molar de 36 M⁻¹ cm⁻¹ (ANDERSON et al., 1995).

No início do florescimento foram determinados o teores de clorofila (índice SPAD) na folha oposta ao primeiro cacho, através do medidor portátil Clorofilog Falker – CFL 1030 em cinco folíolos de cada folha (FERREIRA et al., 2006; GUIMARÃES et al., 1999). A altura de plantas (50 DAT), a altura do primeiro cacho e a distância entre cachos (71 DAT) foram mensuradas com o auxílio de trena.

Os frutos maduros dos três primeiros cachos (60 a 90% da superfície com coloração vermelha) foram colhidos para avaliação do comprimento e largura, massa fresca, teor de sólidos solúveis (expresso em °Brix), por intermédio de leitura direta em refratômetro de bancada HANNA – mod. HI 96801. A avaliação da acidez titulável (expressa em % de ácido cítrico) foi efetuada a partir de amostras (pericarpo e polpa) homogeneizadas de três frutos maduros (segundo e terceiro cacho) de cada planta. A determinação foi realizada por titulometria, de acordo com o método 942.15

(AOAC, 2000). Frutos com defeitos foram descartados e não foram considerados na determinação da produção.

A colonização micorrízica foi avaliada em amostras de raízes secundárias coradas com azul de trypan (KOSKE; GEMMA, 1989) e determinada pelo método *grid-line* (GIOVANNETTI; MOSSE, 1980). Para determinação da massa seca, as raízes foram lavadas e secas em estufa com ventilação forçada a 65º C até massa constante.

O delineamento experimental foi em blocos casualizados em esquema fatorial 2 x 4 com quatro repetições. Os dados foram submetidos a análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p<0,05$). Os pressupostos de normalidade dos erros e homogeneidade das variâncias foram testados por Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente ($p>0,05$). Todas as análises foram realizadas com o auxílio do software R (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Variáveis Fitométricas

Altura de plantas, altura do primeiro cacho, massa seca de raiz e percentual de colonização micorrízica apresentaram valores similares entre os diferentes tratamentos. A distância entre o primeiro e o segundo cachos, porém, foi influenciada pela interação entre os diferentes tratamentos. Essa variável apresentou valor significativamente inferior (22,53%) em plantas inoculadas com *Enterobacter* sp. na ausência de micorrização. Em plantas inoculadas com *R. clarus*, na ausência de inoculação com BPCP, a distância entre os dois primeiros cachos e entre o segundo e terceiro cacho sofreram redução de 17,46% e de 14,8%, respectivamente (Tabela 4.1).

Tabela 4.1 - Altura de plantas (AP); altura do primeiro cacho (Alt 1º CH); distância entre o primeiro e segundo cachos (1º-2º CH); distância entre o segundo e o terceiro cachos (2º-3º CH); massa seca da raiz (MSR); colonização micorrízica (%CM) em plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

Isolado	AP (cm)		Alt 1º CH (cm)		1º-2º CH (cm)	
	Com ^(r)	Sem	Com	Sem	Com	Sem
1S	121.8		59.7		30.7 Aa	30.7 Aab
19S	123.0		61.6		32.5 Aa	27.5 Ab
1S+19S	119.3		62.0		28.7 Aa	33.0 Aab
T	126.4		60.7		29.3 Ba	35.5 Aa
	122.8	122.5	58.2	63.8	30.3	31.7
FMA (A)	0.9285 ⁽¹⁾		0.0809		0.2905	
ISOL (B)	0.4152		0.9525		0.5862	
A X B	0.4578		0.8619		0.0224	
CV (%)	6.8		14.1		11.3	
Isolado	2º-3º CH (cm)		MSR (g)		CM (%)	
	Com ^(r)	Sem	Com	Sem	Com	Sem
1S	30.6		5.78		86.2	
19S	30.6		6.05		84.7	
1S+19S	29.5		5.92		85.4	
T	31.8		6.00		92.2	
	28.2*	33.1	5.89	5.98	88.2	86.04
FMA (A)	0.00063		0.82168		0.36036	
ISOL (B)	0.64110		0.96349		0.12412	
A X B	0.98516		0.64941		0.13846	
CV (%)	11.1		18.3		7.6	

Médias seguidas de mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha não diferem pelo teste de Tukey ($p<0,05$). FMA (*R. Clarus*); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas). ^(r)Com e sem *R. Clarus*, ⁽¹⁾ p-valor do Teste F de Fisher.

SPAD e Enzimas

Os valores do índice SPAD e da enzima fenilalanina amônia-liase não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos. Embora não tenha sido constatada interação entre os tratamentos, plantas que receberam a micorrização na fase de mudas apresentaram menor teor de proteína (-19,96%) e maiores teores das enzimas catalase (97,48%) e peroxidase (135,18%) (Tabela 4.2).

Tabela 4.2 - Índice SPAD (SPAD); teor de proteína; atividade das enzimas catalase, peroxidase e fenilalanina amônia-liase (FAL) em folhas de plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

Fator	Tratamento	SPAD	Proteína	Catalase ^(t)	Peroxidase ^(t)	FAL
Isolado	1S	45.5	76.65	5.17	0.0089	0.5036
	19S	44.5	73.93	5.73	0.0108	0.6171
	1S + 19S	44.9	89.79	3.26	0.0050	0.2124
	T	44.1	83.50	4.72	0.0114	0.3367
FMA	Com	44.7	71.99*	6.26*	0.0127*	0.4620
	Sem	44.8	89.94	3.17	0.0054	0.3729
FMA (A)		0.95391 ⁽¹⁾	0.02152	0.00496	0.00056	0.44765
ISOL (B)		0.82253	0.42405	0.55396	0.21015	0.09582
A X B		0.90477	0.36399	0.68852	0.49388	0.98599
CV (%)		7.1	25.2	26.4	11.1	78.0

FMA (*R. Clarus*); ISOL (Isolados) 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas).

Proteína: mg g⁻¹ de tecido foliar. Catalase: mmol H₂O₂ mg⁻¹ de proteína. Peroxidase e FAL: UAbs min⁻¹ mg⁻¹ de proteína.

^(t) Dados transformados. * Significativo a 5% pelo Teste F de Fisher. ⁽¹⁾ p-valor do Teste F de Fisher.

Variáveis Produtivas, Sólidos Solúveis e Acidez Titulável

Os valores foram similares para massa fresca de frutos por planta, massa fresca média por fruto, comprimento e largura de frutos e acidez titulável. Não ocorreu interação significativa entre os tratamentos. Tratamentos que receberam *R. clarus* na fase de mudas apresentaram teor de sólidos solúveis ligeiramente inferior (-3,48%) (Tabela 4.3).

Tabela 4.3 - Massa fresca de frutos por planta (MFFP); massa fresca média por fruto (MFMF); comprimento (COMP) e largura (LARG) de frutos, teor de sólidos solúveis (SS) e acidez titulável (AT) em frutos de plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

Fator	Tratamento	MFFP (g)	MFMF (g)	COMP (mm)	LARG (mm)	SS (°Brix)	AT (g ac. cítrico 100g ⁻¹)
Isolado	1S	793.2	109.92	63.6	54.9	4.5	0.35
	19S	746.1	106.22	63.2	54.1	4.5	0.32
	1S + 19S	763.9	115.00	64.8	55.5	4.6	0.32
	T	813.8	108.32	62.9	54.5	4.5	0.33
FMA	Com	796.0	109.17	64.1	54.5	4.43*	0.34
	Sem	762.4	110.56	63.2	55.0	4.59	0.32
FMA (A)		0.55991	0.84189	0.53390	0.62356	0.00347	0.17448
ISOL (B)		0.83836	0.82762	0.81897	0.85937	0.13589	0.22651
A X B		0.59246	0.96719	0.83199	0.90260	0.77001	0.74704
CV (%)		20.6	17.7	6.6	6.4	3.1	10.4

FMA (*R. clarus*); ISOL (Isolados); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas).

* Significativo a 5% pelo Teste F de Fisher. ⁽¹⁾ p-valor do Teste F de Fisher.

DISCUSSÃO

A distância entre cachos foi influenciada pela inoculação do isolado *Enterobacter* sp. e pela inoculação do fungo micorrízico arbuscular *R. clarus*. Este resultado demonstra que esses microrganismos, em associação ou simbiose com tomateiros, interferiram na arquitetura das plantas pela alteração do comprimento internodal. Aspectos inerentes a componentes relacionados ao arranjo do dossel das plantas vem sendo recorrente objeto de estudos que buscam o incremento em produtividade de espécies cultivadas. Entre os componentes estudados, destaca-se a capacidade de interceptação da luz pela disposição das folhas, fator determinante para a eficiência fotossintética da espécie vegetal de interesse (PEARCY; MURAOKA; VALLADARES, 2005; ZHU; SONG; ORT, 2012).

A fotossíntese é o processo através do qual plantas, algas e bactérias fotossintetizantes realizam o aporte de carbono orgânico nos ecossistemas do planeta. Através das complexas reações que compõem o processo fotossintético, estima-se que sejam produzidas anualmente 100 bilhões de toneladas de massa seca na biosfera (HOU et al., 2014). Desse modo, uma elevação na eficiência fotossintética resultaria em uma maior produção de biomassa vegetal, aumentando, consequentemente o potencial produtivo das espécies cultivadas (ORT et al., 2015).

A taxa fotossintética é comumente mensurada por intermédio de avaliações relacionadas à posição das folhas e sua capacidade de interceptação da radiação foliar incidente e/ou a relação da área foliar com a área total explorada pela cultura (índice de área foliar) (MURCHIE; PINTO; HORTON, 2009). Existem, porém, outros componentes do dossel vegetal que devem receber atenção, de modo a proporcionar uma compreensão mais abrangente da arquitetura da planta. Assim, o incremento da biomassa, embora almejado, deveria direcionar-se para grãos ou frutos em detrimento de caules e pecíolos (EVANS, 2013). Neste contexto, aspectos relacionados ao equilíbrio entre as estruturas fonte e as estruturas dreno, presentes nas plantas, devem ser considerados no planejamento dos processos produtivos.

A maior eficiência fotossintética implica em um maior acúmulo de fotoassimilados; porém, um maior número de frutos aumenta a força do dreno, limitando o crescimento de estruturas vegetativas (ANDRIOLI, 2000). Maior adensamento de plantas, objetivando maiores produtividades, invariavelmente resultam em maior dispêndio de energia na elongação do caule, a qual pode, eventualmente, não se traduzir em maior interceptação luminosa, causando, desse modo, um efeito contrário ao preconizado (WEIJSCHEDÉ et al., 2008). Grande aporte de nutrientes, em especial o nitrogênio, objetivando altos rendimentos, além de efeitos ambientais adversos (ELIA; CONVERSA, 2012), podem prolongar a fase vegetativa e atrasar a maturação, ampliando o ciclo produtivo da cultura (GOYAL; HUFFAKER, 1984). Estudos em melhoramento genético tem buscado obter plantas tolerantes ao acamamento, responsivas à aplicação de nutrientes (SALAS FERNANDEZ et al., 2009) e que apresentem maiores índices de colheita, compreendido como a razão entre a biomassa de grãos/frutos e a biomassa total (SAKAMOTO; MATSUOKA, 2004).

Na cultura do tomateiro, a arquitetura das plantas e, consequentemente, a eficiência fotossintética são bastante influenciadas pela área e

ângulo foliar e pelo comprimento de entrenós (SUN et al., 2019). Alguns estudos demonstraram que, em condições de temperaturas controladas, plantas de tomateiros com distâncias de entrenós mais curtas apresentaram redução na massa seca da parte aérea e menor eficiência fotossintética (SARLIKIOTI et al., 2011; CHEN et al., 2014). Trabalhos outros, no entanto, com suplementação luminosa em cultivos protegidos de tomateiros, revelaram resultados diferentes. Iluminação complementar com lâmpadas LED em tomateiros cultivados na primavera e no verão em casa de vegetação, resultaram, em ambas estações, na redução no comprimento dos entrenós, na elevação da massa seca da parte aérea, no aumento do comprimento e largura dos frutos, na elevação da produtividade e na antecipação da maturação (TEWOLDE et al., 2016; PAUCEK et al., 2020).

Em certa medida, entrenós mais distanciados podem possibilitar uma maior penetração da luz no dossel das plantas, proporcionando uma maior eficiência fotossintética. Por outro lado, maiores comprimentos de entrenós podem significar elongamento excessivo do caule, com desequilíbrio na relação das estruturas fonte e dreno e consequente redução de produtividade (PAPADOPoulos; ORMROD, 1991). A manipulação da relação fonte: dreno através de podas é prática bastante recorrente em cultivos de tomateiros, em especial em materiais de hábito de crescimento indeterminado, denotando que a partição de fotoassimilados apresenta grande flexibilidade nessa espécie olerícola. Em tomateiros, a diminuição da razão fonte : dreno, provocada pela poda de frutos, fez aumentar o índice de área foliar e o crescimento vegetativo, de modo a não afetar o acúmulo de massa seca total da parte aérea da planta (HEUVELINK; BUISKOOl, 1995).

Estudo conduzido em condições de altas temperaturas (32.0/27.6 °C) e alta umidade relativa do ar (79%), com cultivar de hábito indeterminado, avaliou aspectos vegetativos e reprodutivos de tomateiros em diferentes densidades e sistemas de condução (KLEINHENZ et al., 2006). Um primeiro resultado a ser salientado foi a partição de fotoassimilados entre as estruturas vegetativas e os frutos, cuja massa seca não ultrapassou 20% da massa seca total da parte aérea. Como consequência, os frutos apresentaram massa fresca média de 32 gramas, não atingindo os parâmetros mínimos para a comercialização. As causas apontadas pelos autores para esse fato foi a ocorrência de elevadas temperaturas, principalmente no período noturno, reduzindo a viabilidade do pólen (partenocarpia) e promovendo o aumento na taxa de respiração das plantas (reduzida taxa de crescimento de frutos).

Nas condições mencionadas, as plantas apresentaram vigoroso crescimento vegetativo, ultrapassando 4,0 metros de altura. Não ocorreram diferenças significativas no acúmulo de massa seca entre plantas conduzidas com uma ou duas hastes, sendo que, em média, de 39 a 46% da biomassa foi direcionada para o caule, 42 a 43% para as folhas e 16 a 19% para os frutos. Em condições tropicais, fica evidenciada a importância de um equilíbrio entre estruturas fonte e dreno para que altas produtividades sejam alcançadas. Nesse aspecto, a redução do comprimento dos entrenós apresenta-se como uma característica favorável à partição de fotoassimilados entre folhas, hastes e frutos, principalmente em genótipos com hábito de crescimento indeterminado.

Tomateiros inoculados com *R. clarus* apresentaram maiores teores das enzimas antioxidantes catalase e peroxidase e menor teor de proteína nas folhas (Tabela 4.2). Não ocorreu interação entre os tratamentos. Plantas submetidas a condições de stress biótico ou abiótico acumulam espécies reativas de oxigênio (EROs), grupo de moléculas com alta afinidade por radicais livres, entre as quais destacam-se o ânion superóxido (O_2^-), o radical hidroxila (OH) e o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (KAPOOR; SINGH, 2017). A produção excessiva de EROS pode causar oxidação da membrana celular e a degradação de macromoléculas, podendo levar à morte de células (WU; ZOU; FATHI ABD-ALLAH, 2014). As espécies vegetais possuem mecanismos de proteção contra EROS, tais como a produção de antioxidantes enzimáticos (superóxido dismutase, catalase, peroxidase, entre outras) e não enzimáticos (ácido ascórbico, flavonoides, carotenoides, entre outros) (HASANUZZAMAN et al., 2020).

Estudos demonstram que a simbiose entre plantas e FMA promove alterações fisiológicas e bioquímicas importantes em várias espécies vegetais (WU, 2017). Em condições de stress abiótico (salinidade, seca, altas temperaturas) associações simbióticas micorrízicas elevaram a atividade de enzimas antioxidantes em citrus (WU; SRIVASTAVA; ZOU, 2013), soja (PORCEL; BAREA; RUIZ-LOZANO, 2003; GHORBANLI; EBRAHIMZADEH; SHARIFI, 2004), alface (RUIZ-LOZANO; AZCON; PALMA, 1996), pimenta (ÇEKİÇ; ÜNYAYAR; ORTAŞ, 2012), feijão (LAMBAIS; RÍOS-RUIZ; ANDRADE, 2003), trigo (TALAAT; SHAWKY, 2011), arroz ((RUIZ-SÁNCHEZ et al., 2010).

Em tomateiros mudanças na atividade de enzimas antioxidantes em plantas associadas a fungos micorrízicos arbusculares foram também observadas em

algumas condições experimentais. Plantas inoculadas com *F. mosseae*, submetidas ou não (controle) à aplicação de resíduo industrial oriundo da produção de óleo de oliva, aumentaram a atividade da enzima catalase em folhas e raízes (GARCÍA-SÁNCHEZ et al., 2014). *G. mossae* elevou os teores das enzimas catalase e peroxidase em folhas e raízes de plantas cultivadas em condições de salinidade (HUANG et al., 2010), e na ausência de stress salino (ABDEL LATEF; CHAOXING, 2011). Plantas inoculadas com *G. monosporum* e submetidas a três diferentes níveis de salinidade (1,5, 7,0 e 12,5 dS m⁻¹) apresentaram maior atividade da enzima catalase em folhas (RAYAVARAPU; PADMAVATHI, 2016). *G. intraradices* elevou a atividade das enzimas catalase e peroxidase em parte aérea e raízes na presença e na ausência de stress salino. Elevação nos teores de proteína somente foi verificada quando plantas de tomateiro foram submetidas a níveis de salinidade de 5 e 10 dS m⁻¹ (HAJIBOLAND et al., 2010).

Em plantas inoculadas com *R. clarus* a elevação na atividade de enzimas antioxidantes foi acompanhada pela redução no teor de proteína nas folhas. A explicação para esse comportamento pode estar relacionada às condições de temperatura e luminosidade locais no período compreendido entre o transplante das mudas e a coleta de material para análise (24/04 a 08/05/2020). Com relação às temperaturas, constatou-se uma importante amplitude térmica no período mencionado, acompanhada de um decréscimo de 7,1 °C na temperatura mínima no dia anterior à coleta das folhas (Figura 4.1). Com relação à irradiação solar global, dados médios mensais do município de Londrina/PR ilustram os valores decrescentes típicos na transição do outono para o inverno (Figura 4.2). Influências da oscilação da temperatura ao longo do dia foram demonstradas em estudo envolvendo tomateiros. A taxa fotossintética, a altura de plantas, o diâmetro e colmo e a área foliar atingiram maiores valores para diferenças de temperatura diurna e noturna (DIF) de 6 °C. DIF de 12 °C foram prejudiciais ao desenvolvimento das plantas (XIAO et al., 2018).

A simbiose de FMA com os vegetais envolve troca de nutrientes minerais e carbono orgânico. Desse modo, majoritariamente nitrogênio e fósforo são extraídos do solo por uma extensa rede de hifas fúngicas e transferidos para o interior das células do córtex radicular onde, por intermédio de estruturas denominadas arbúsculos, ocorre a troca propriamente dita (KEYMER et al., 2017). O crescimento

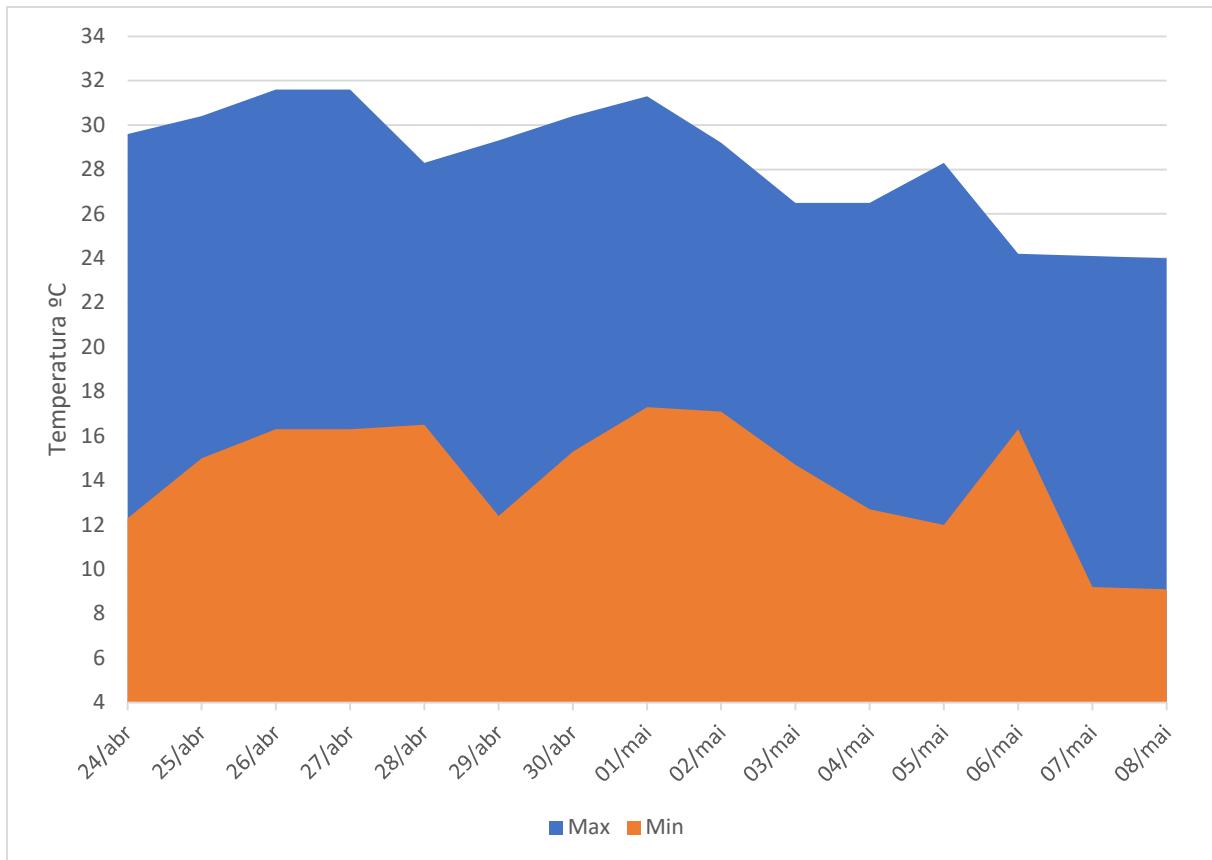


Figura 4.1 - Temperatura máximas e mínimas em Londrina/PR. Adaptado de IAPAR (2021).

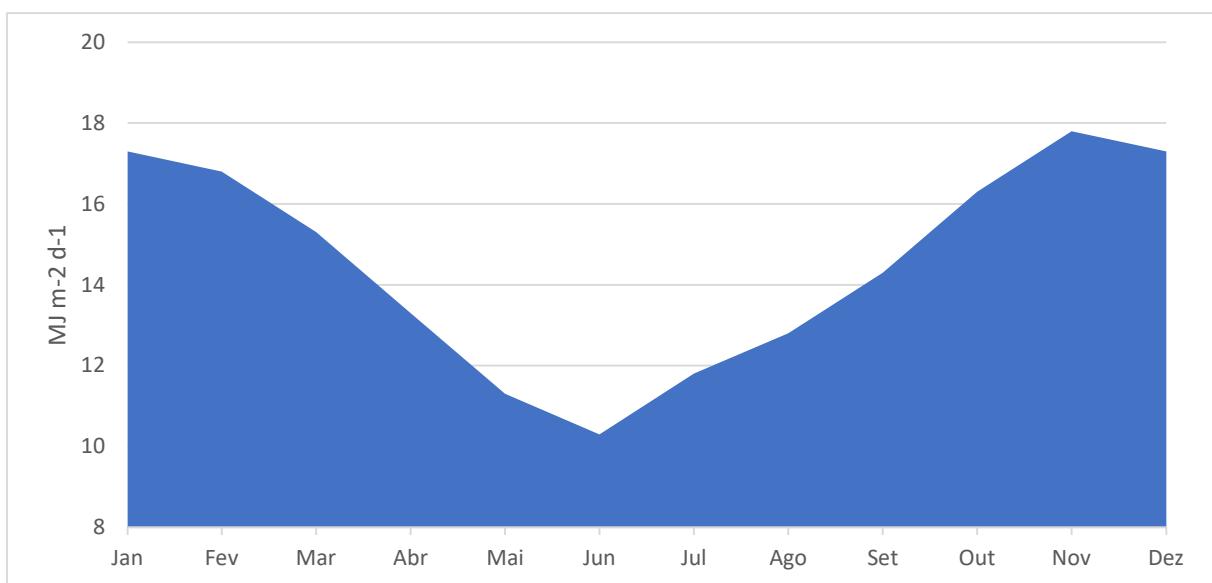


Figura 4.2 - Radiação solar global média para o município de Londrina/PR. Adaptado de IAPAR (2019).

do complexo de hifas fúngicas demanda significativa quantidade de energia na forma de carboidratos e lipídeos, podendo chegar a 20% do total de fotoassimilados

produzidos pela planta, embora estudos recentes apontem para um valor médio em torno de 10% (ŘEZÁČOVÁ; KONVALINKOVÁ; JANSA, 2017). Nesse contexto, fatores abióticos que interfiram negativamente na taxa fotossintética podem resultar em alterações nos teores de fotoassimilados em folhas de plantas submetidas à micorrização. Em condições limitantes para o processo fotossintético (baixa luminosidade e baixa umidade relativa do ar), tomateiros inoculados com *F. mosseae* não demonstraram acréscimo no teor de proteína nas folhas (BITTERLICH; FRANKEN; GRAEFE, 2019). Em outro estudo, tomateiros inoculados com *R. intraradices* e fertilizados com solução nutritiva contendo baixos teores de fósforo, apresentaram elevada taxa fotossintética (taxa de transferência de elétrons) a qual não resultou em maior produção de massa seca (GONZÁLEZ-GONZÁLEZ et al., 2020). Os autores atribuíram esse fato ao dispêndio energético provocado pela simbiose entre as plantas e o fungo. Na simbiose, a relação de troca envolvendo carbono orgânico e nutrientes minerais (N, P) é influenciada por aspectos abióticos (luminosidade, umidade relativa do ar, temperatura, pH do solo, entre outros) e bióticos (espécie, cultivar, estirpe, patógenos, entre outros), ou seja, é dependente de uma ampla gama de fatores (SMITH; SMITH, 2013).

Estudos têm demonstrado que as inter-relações entre plantas e organismos endofíticos dificilmente são pautadas pela neutralidade, mesmo em circunstâncias onde nenhum efeito visível ou mensurável seja identificado. Neste contexto, fatores ambientais são determinantes nos resultados dessas interações, que podem oscilar do mutualismo ao antagonismo, mesmo quando a planta hospeda espécies characteristicamente simbiontes como FMA (SCHULZ; BOYLE, 2005). Outro aspecto a ser destacado refere-se aos mecanismos de colonização micorrízica, os quais assemelham-se aos processos de infecção protagonizados por fungos patogênicos, de modo que simbiontes podem ser reconhecidos inicialmente como invasores, o que provoca o acionamento de mecanismos de defesa pelas plantas hospedeiras (PASZKOWSKI, 2006). Os FMA, por sua vez, desenvolveram estratégias supressoras das defesas vegetais, através da liberação de moléculas que neutralizam a resposta imune do hospedeiro (ZAMIOUDIS; PIETERSE, 2012). As relações entre os vegetais e organismos endofíticos revelam-se, portanto, complexas e dinâmicas, um *continuum*, grandemente influenciado pelas condições ambiente (HOEKSEMA et al., 2010).

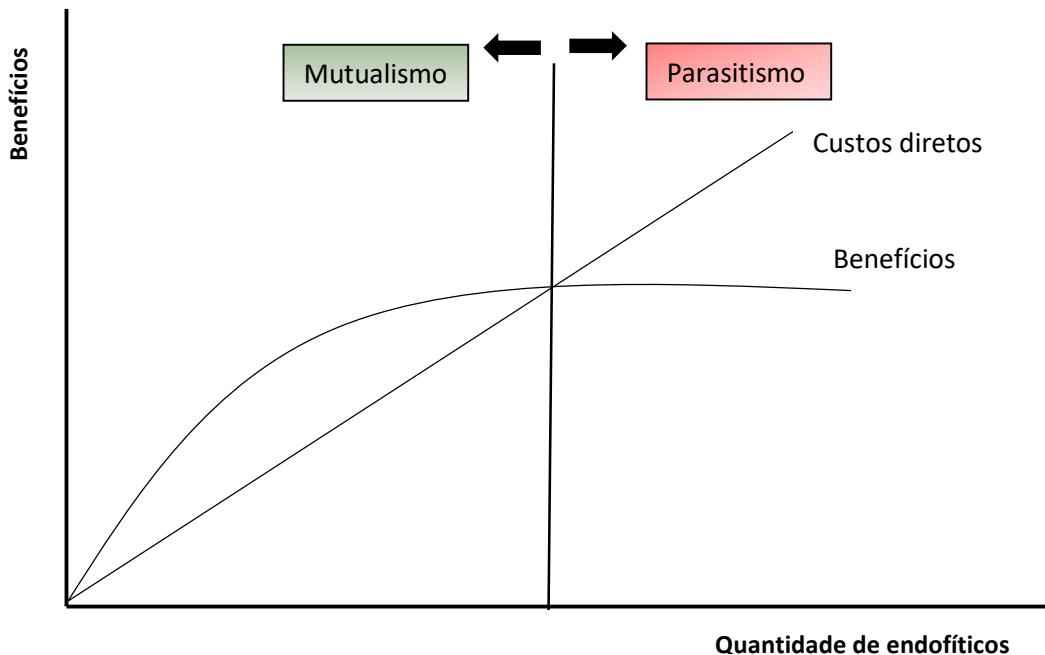


Figura 4.3 - Relação custo/benefício das interações entre plantas e organismos endofíticos. Adaptado de Partida-Martínez e Heil (2011).

No âmbito de sua complexidade, as relações interespecíficas podem se transformar radicalmente, convertendo-se do mutualismo para o antagonismo, tendo em vista as demandas metabólicas e os fatores bióticos e abióticos vigentes (VANNETTE; HUNTER, 2011). Modela-se, desse modo, uma relação custo/benefício dessas interações (Figura 4.3), onde a partir de um determinado momento, os custos diretos podem ultrapassar os benefícios (PARTIDA-MARTÍNEZ; HEIL, 2011).

Evidencia-se, assim, que os efeitos do mutualismo podem não seguir uma linearidade ao longo de todo o ciclo de uma espécie vegetal. Variações na luminosidade e decréscimo na temperatura podem, temporariamente e em conjunto, ter provocado alterações na inter-relação entre os tomateiros e o FMA, culminando, por um lado, em um aumento na produção de enzimas antioxidantes protetoras e, por outro, reduzindo o teor de proteína nos tecidos foliares.

Plantas inoculadas com *R. clarus* não apresentaram incremento de fatores produtivos, como massa fresca de frutos por planta e massa fresca média por fruto (Tabela 3). Não ocorreu interação entre os diferentes tratamentos. Esses resultados diferem de outros trabalhos onde a inoculação de FMA provocou aumento na produção em tomateiros (ABDEL LATEF; CHAOXING, 2011; AFFOKPON et al., 2011; HART et al., 2015; BONA et al., 2017; CARILLO et al., 2020). Existem, no

entanto, estudos nos quais a micorrização foi inócuas para a produção. A inoculação de *C. etunicatum* e *R. intraradices* não resultaram em incremento na produção de frutos em tomateiros (JAMIOŁKOWSKA et al., 2020).

Uma possível explicação para a ausência de resposta em incrementos de produção nas condições vigentes nesse trabalho estaria relacionada à composição do substrato (solo + fertilizantes orgânicos) no qual foram transplantadas as mudas. A análise química do composto orgânico utilizado revelou elevados teores de macronutrientes os quais podem ter gerado, em um ambiente fisicamente restrito (vasos), elevados teores de elementos minerais como nitrogênio e fósforo. Nesse contexto, maiores quantidades de fertilizantes orgânicos podem inibir a colonização micorrízica nas raízes das plantas (CAVAGNARO, 2014); este fato, no entanto, não foi constatado nesse estudo, onde os percentuais de colonização micorrízica foram bastante altos, inclusive em plantas não inoculadas com *R. clarus*, o que denota a abundante presença de fungos micorrízicos arbusculares nativos no solo e/ou no composto orgânico utilizado. Esta observada abundância pode vir acompanhada de uma importante diversidade, uma vez que estudos demonstram maior riqueza de espécies de FMA em cultivos orgânicos quando comparados a sistemas convencionais (VERBRUGGEN et al., 2010; NJERU et al., 2015), salientando a importância do manejo para a microbiota do solo. Nesta direção, um pertinente trabalho avaliou os efeitos de quatro espécies de FMA (*G. mosseae*, *G. intraradices*, *G. claroideum* e *D. celata*) em um consórcio de duas espécies vegetais (*L. multiflorum* e *T. pratense*) sobre dois diferentes tipos de solo (89,2% e 64,4% de areia) (WAGG et al., 2011). Os autores observaram que a coinoculação das quatro espécies de FMA incrementou a produção de biomassa combinada das duas espécies vegetais no solo com menor teor de areia e maior teor de matéria orgânica. No solo mais pobre em nutrientes, a coinoculação não diferiu da inoculação de uma única espécie de AMF. As condições de solo do presente trabalho (elevado teor de matéria orgânica e nutrientes) podem ter nivelado os efeitos benéficos de *R. clarus* com a simbiose construída entre as plantas e as espécies nativas de FMA.

CONCLUSÃO

O isolado *Enterobacter* sp. reduziu a distância entre o 1º e o 2º cachos na ausência de micorrização. A distância entre o primeiro e o segundo e entre o segundo e terceiro cache sofreu redução em plantas inoculadas com *R. clarus*.

R. clarus aumentou a atividade das enzimas antioxidantes catalase e peroxidase em folhas.

5 ARTIGO C

CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS, NUTRICIONAIS E ORGANOLÉPTICAS EM TOMATEIRO SÃO INFLUENCIADAS PELA INOCULAÇÃO E COINOCULAÇÃO COM FUNGO MICORRÍZICO ARBUSCULAR E BACTÉRIAS ASSOCIATIVAS

RESUMO

As plantas encontram-se comumente relacionadas com uma ampla gama de microrganismos, os quais desempenham papel importante em sua sanidade e em seu desenvolvimento. Neste contexto, diferentes sistemas de produção agrícola podem, por si só, impactar grandemente na abundância e na diversidade da microbiota diretamente relacionada com os genótipos vegetais. O objetivo do presente trabalho foi avaliar o comportamento de tomateiros inoculados e coinoculados com *R. clarus*, *Stenotrophomonas* 1S e *Enterobacter* 19S transplantados e conduzidos à campo, em sistema orgânico de produção. O delineamento experimental foi em blocos casualizados em esquema fatorial 2 x 4 com quatro repetições. Foram avaliadas altura de plantas (AP), distância entre cachos, massa fresca de frutos por planta (MFFPP), massa fresca média de frutos (MFMF), comprimento e largura de frutos, teores de sólidos solúveis (SS), acidez titulável (AT), colorimetria e perda de massa de frutos pós-colheita, atividade antioxidante (DPPH e FRAP) e compostos fenólicos totais (FENOL). Não ocorreu interação ou efeito dos tratamentos para AP, distância entre cachos, largura de frutos e teores de SS. Ocorreu interação entre os tratamentos para as variáveis comprimento de frutos e AT. Os tratamentos inoculados com *Stenotrophomonas* sp. apresentaram comprimento de frutos 8,3% maior na ausência de micorrização. Em relação à variável AT, a interação entre micorriza e o tratamento inoculado com *Enterobacter* sp. e coinoculado com *Stenotrophomonas* sp. produziu frutos de menor acidez. A interação de *Stenotrophomonas* sp. com micorriza originou frutos de maior acidez. Na ausência dos isolados bacterianos, tratamentos micorrizados resultaram em frutos com maior acidez que tratamentos sem micorriza.

Frutos oriundos de plantas micorrizadas apresentaram menor atividade antioxidante (DPPH, FRAP e FENOL). No que se refere às variáveis pós-colheita, a coinoculação de *Stenotrophomonas* sp e *Enterobacter* sp. apresentou menor perda de massa de frutos no período estudado tanto em plantas micorrizadas como em plantas não micorrizadas. Frutos oriundos de plantas inoculadas com *R. clarus* apresentaram maior uniformidade na variação de coloração ao longo do processo de amadurecimento.

ABSTRACT

Plants are commonly related to a wide range of microorganisms, which play an important role in their health and development. In this context, different agricultural production systems can, by themselves, greatly impact the abundance and diversity of microbiota directly related to plant genotypes. The aim of the study was to evaluate the performance of tomato plants inoculated and co-inoculated with *R. clarus*, *Stenotrophomonas* 1S and *Enterobacter* 19S transplanted and cultivated to the field. The experimental design was randomized blocks in 2 x 4 factorial design with four replicates. Plant height (AP), distance between trusses, fresh fruit mass per plant (MFFPP), average fresh fruit mass (MFMF), fruit length and width, soluble solids content (SS), titratable acidity (AT), colorimetry and mass loss of postharvest fruits, antioxidant activity (DPPH and FRAP) and total phenolic compounds. There was no interaction or effect of treatments for AP, distance between trusses, fruit width and SS contents. There was interaction between treatments for the variables of fruit length and TA. Treatments inoculated with *Stenotrophomonas* sp. showed fruit length 8.3% greater in the absence of mycorrhization. Regarding the AT variable, the interaction between mycorrhiza and the treatment inoculated with *Enterobacter* sp. and coinoculated with *Stenotrophomonas* sp. produced fruits of less acidity. The interaction of *Stenotrophomonas* sp. with mycorrhiza originated fruits of higher acidity. In the absence of bacterial isolates, mycorrhizal treatments resulted in fruits with higher acidity than treatments without mycorrhiza. Fruits from mycorrhizal plants showed less antioxidant activity (DPPH, FRAP and PHENOL). Regarding to the post-harvest variables, co-inoculation of *Stenotrophomonas* sp and *Enterobacter* sp. showed less loss of fruit mass in the studied period in both mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. Fruits from plants inoculated with *R. clarus* showed greater uniformity in color variation throughout the ripening process.

INTRODUÇÃO

Tomateiros cultivados em campo aberto estão, certamente, mais expostos a fatores estressantes de natureza diversa. Assim, espera-se que as relações entre plantas e a microbiota do solo sejam intensificadas, de modo a conferir aos vegetais maior resiliência diante de situações de stress biótico e abiótico. Neste contexto, os vegetais, através de uma multiplicidade de substâncias, genericamente denominadas como exsudatos radiculares, recrutam microrganismos objetivando o estabelecimento de associações tão complexas quanto vitais. Vários estudos têm demonstrado que, sob condições adversas (temperatura, salinidade, seca, deficiência nutricional, ataque de fitopatógenos) estas relações interespecíficas favorecem as plantas, incrementando seu desenvolvimento vegetativo e sua produção, mas não apenas isso. Efeitos outros, relacionados ao incremento de compostos que exercem atividade antioxidante em estruturas vegetativas e frutos também vêm sendo documentados (AHMED et al., 2017 et al., SELLITTO, et al., 2019).

Compostos antioxidantes possuem a função de neutralizar espécies reativas de oxigênio (EROs), formas reduzidas de O₂, que podem causar danos oxidativos em DNA, lipídeos e proteínas (SINGH; GILL; TUTEJA, 2011; POSPISIL, 2012). Em frutos, a oxidação provoca depreciação do aroma, do sabor e da aparência reduzindo a aceitabilidade e a durabilidade do produto (EMBUSCADO, 2015). Antioxidantes vegetais podem ser classificados em enzimáticos, como as enzimas superóxido dismutase, catalase e peroxidase e não enzimáticos como ácido ascórbico, os flavonoides e os carotenoides. Trabalhos demonstram que a atividade antioxidante é bastante influenciada pela associação das plantas com a microbiota do solo (WU et al., 2014). Em tomateiros a inoculação e coinoculação de FMAs e BPCP elevaram os teores de ácido cítrico (BONA et al., 2017), de carotenoides (HART et al., 2015; CARILLO et al., 2020) e de antioxidantes enzimáticos (HAJIBOLAND et al., 2010; HUANG et al., 2010; ABDEL; LATEF; CHAOXING, 2011; GARCÍA-SÁNCHEZ et al., 2014).

O objetivo do presente trabalho foi avaliar o comportamento de plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com *R. clarus*, *Stenotrophomonas* 1S e *Enterobacter* 19S, conduzidas à campo, com relação à aspectos vegetativos, produtivos e de qualidade e durabilidade de frutos na pós-colheita.

MATERIAIS E MÉTODOS

Os trabalhos foram conduzidos em campo no município de Londrina, Paraná, Brasil ($23^{\circ} 23' S$ e $51^{\circ} 11' O$), clima subtropical Cfa (Köppen).

Mudas de tomateiro da cultivar BRS-Nagai, com 26 dias de idade, foram transplantadas para o campo em espaçamento de 1,1 m entre linhas e 0,4m entre plantas, com uma muda por cova. Entre as plantas de cada tratamento, foram intercaladas, na linha, plantas não inoculadas, de modo que as plantas avaliadas ao final do estudo estivessem distantes 0,8m uma das outras. A inoculação com *R. clarus*, *Stenotrophomonas* spp. e *Enterobacter* spp. foi efetuada previamente, no momento da semeadura.

No transplantio foram aplicadas 2 g/cova de calcário calcítico (45% de CaO) objetivando a restituição do equilíbrio na saturação de bases do solo e 100 g/cova de vermicomposto. A análise química do solo da área apresentou os resultados pH ($CaCl_2$) = 6,06; Ca = 8,29 cmol_c dm⁻³; Mg = 4,26 cmol_c dm⁻³; Al = 0,0 cmol_c dm⁻³; H + Al = 2,70 cmol_c dm⁻³; K = 0,92 cmol_c dm⁻³; C = 20,68 g kg⁻¹ e P = 54,86 mg dm⁻³. Nas análises químicas, o Ca e o Mg foram determinados por titulação com EDTA e o Al por titulação com NaOH. A acidez potencial foi estimada pelo método pH SMP e o P e K foram extraídos utilizando-se solução extratora Melich-1. O P foi determinado por espectrofotometria e o K por fotometria de chama. O carbono orgânico foi quantificado pelo método Walkley-Black.

Os tratamentos foram *R. clarus*; *Stenotrophomonas* spp. (1S); *Enterobacter* spp. (19S); 1S + 19S; *R. clarus* + 1S; *R. clarus* + 19S; *R. clarus* + 1S + 19S e plantas não inoculadas (T).

Aos 15 e aos 45 dias após o transplantio (DAT), as plantas receberam aplicação de 100g/cova de vermicomposto. A partir do florescimento as plantas receberam semanalmente aplicações de ácido bórico, via foliar, na concentração de 0,2%. Os tratamentos fitossanitários consistiram em aplicações semanais de enxofre, hidróxido de cobre, óleo mineral, óleo de neem e *Bacillus thuringiensis*.

As plantas foram conduzidas em haste única e tutoradas com estacas de bambu. As desbrotas foram efetuadas periodicamente e após a emissão das flores do quarto cacho, as plantas tiveram os seus meristemas apicais removidos

(GUIMARÃES et al., 2007). Aos 70 DAT foram mensuradas, com o auxílio de trena, a altura de plantas, a altura do primeiro cacho e a distância entre cachos.

As avaliações de perda de massa e de mudança na coloração ao longo do tempo, foram realizadas em frutos colhidos no estádio “breaker” de maturação, caracterizado pelo início do surgimento de coloração avermelhada ou amarelada na região estilar (PÁDUA et al., 2010). Seis frutos de cada tratamento foram armazenados em ambiente com temperatura (16°C) controlada por um período de 16 dias, sendo as avaliações realizadas a cada dois dias. A massa fresca dos frutos foi determinada em balança analítica com precisão de 0,01 g. Para avaliação da coloração, utilizou-se colorímetro CR-400 – Konica Minolta Sensing. As medições foram realizadas sempre em um mesmo ponto, na região equatorial dos frutos e os resultados expressos por intermédio das coordenadas L* (luminosidade), C* (croma) e h° (tonalidade).

As mensurações de comprimento e largura, massa fresca, teor de sólidos solúveis (expresso em °Brix), por intermédio de leitura direta em refratômetro de bancada HANNA – mod. HI 96801, foram efetuadas nos frutos maduros dos três primeiros cachos (60 a 90% da superfície com coloração vermelha). As determinações da acidez titulável, de compostos fenólicos totais e da atividade antioxidante (DPPH e FRAP) foram efetuadas a partir de amostras homogeneizadas (pericarpo e polpa) de três frutos maduros (segundo e terceiro cachos) por planta. A acidez titulável, expressa em % de ácido cítrico) foi determinada por titulometria, de acordo com o método 942.15 (AOAC, 2000).

As amostras de frutos para a determinação de compostos fenólicos totais e atividade antioxidante foram liofilizadas e posteriormente trituradas até a formação de um pó homogêneo. A obtenção do extrato para determinação dos compostos fenólicos totais e atividade antioxidante seguiu metodologia descrita por (TAN et al., 2021), com modificações. Um grama de amostra em 10 mL de metanol 80 % (m/v = 1:10) foi mantido em ultrassom a temperatura ambiente durante 30 minutos. Os extratos foram centrifugados por 5 minutos a 1500 ×g e em seguida, o sobrenadante foi coletado e filtrado em papel filtro.

Os compostos fenólicos totais foram determinados por metodologia de Folin-Ciocalteu, com adaptações (BOBO-GARCÍA et al., 2015). Os resultados foram expressos em mg de equivalente ácido gálico (EAG) por grama de massa seca de amostra (mg EAG g⁻¹). A determinação da atividade antioxidante pela captura do

radical DPPH (2,2-difenil-1- picril-hidrazil) foi realizada segundo metodologia descrita por (BRAND-WILLIAMS; CUVELIER; BERSET, 1995), com adaptações (BOBO-GARCÍA et al., 2015). A FRAP (Ferric Reducing Antioxidant Power) foi avaliada por metodologia proposta por Benzie e Strain (1996), com adaptação de (SALVADOR et al., 2019). Os resultados da atividade oxidante foram expressos em micromol de Trolox equivalente (TE) por grama de massa seca de amostra ($\mu\text{mol TE g}^{-1}$).

O delineamento experimental foi em blocos casualizados em esquema fatorial 2 x 4 com quatro repetições. Os dados foram submetidos a análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p<0,05$). Os pressupostos de normalidade dos erros e homogeneidade das variâncias foram testados por Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente ($p<0,05$). Especificamente para a variável perda de massa, o ensaio foi conduzido em esquema fatorial 2 x 4 com parcelas subdivididas no tempo. Os dados foram submetidos a análise de deviance para modelos mistos considerando a parcela como efeito aleatório e os demais efeitos como fixos. Se significativo pelo teste F de Wald para interação com o tempo ou efeito isolado do tempo, os dados foram analisados por meio de regressões lineares ($p<0,05$). Os dados de ângulo hue foram analisados por meio de regressão logística considerando o modelo com três parâmetros (b,d,e) e estabelecendo como início das alterações nesta variável a mudança nos valores iniciais simulando 500 observações no intervalo estudado com base nos modelos propostos. Os modelos logísticos foram gerados utilizando o pacote drc. Todas as análises foram realizadas com o auxílio do software R (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Variáveis fitométricas

Os valores de altura de planta, altura do primeiro cacho e distância entre cachos apresentaram valores similares entre os diferentes tratamentos. Não ocorreu interação entre os tratamentos (Tabela 5.1).

Tabela 5.1- Altura de planta (AP); altura do primeiro cacho (Alt 1º CH); distância entre o primeiro e o segundo cachos (1º-2º CH) e distância entre o segundo e terceiros cachos (2º-3º CH) em plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

Fator	Tratamento	AP	Alt 1º CH	1º-2º CH	2º-3º CH
Isolado	1S	87.3	38.2	25.5	26.2
	19S	79.2	39.5	25.5	23.4
	1S + 19S	78.5	39.0	25.0	24.2
Micorriza	T	79.7	44.4	24.4	27.5
	Com	82.9	39.4	25.3	24.1
	Sem	79.4	41.1	24.9	26.5
	MCRZ (A)	0.44591 ⁽¹⁾	0.4535	0.74201	0.10514
	ISOL (B)	0.48999	0.2368	0.92719	0.19119
	A X B	0.68984	0.5564	0.50895	0.86649
	CV (%)	15.6	15.9	15.3	15.8

MCRZ (*R. Clarus*); ISOL (Isolados); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas).

⁽¹⁾p-valor do Teste F de Fisher.

Variáveis produtivas, sólidos solúveis e acidez titulável

O isolado *Stenotrophomonas* sp. proporcionou maior comprimento de frutos em plantas não micorrizadas. Em tratamentos micorrizados, a coinoculação de isolados apresentou frutos de maior comprimento quando comparados a frutos oriundos de plantas inoculadas apenas com *Stenotrophomonas* sp (Tabela 5.2). A interação entre tratamentos foi também constatada na variável acidez titulável. Para essa variável, frutos de plantas inoculadas com *R. clarus* apresentaram menor acidez titulável para os tratamentos 1S e 1S + 19 S. Ainda com relação a acidez titulável, plantas não micorrizadas produziram frutos com menor acidez titulável quando coinoculadas com *Stenotrophomonas* sp. (1S) e não coinoculadas (T).

Tabela 5.2 - Massa fresca de frutos por planta (MFFP); massa fresca média por fruto (MFMF); comprimento (COMP) e largura (LARG) de frutos; sólidos solúveis (SS) e acidez titulável (AT) em plantas de tomateiro inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

Isolado	MFFP (g)		MFMF (g)		COMP (mm)	
	Com [®]	Sem	Com	Sem	Com	Sem
1S	1307.8	1374.1	117.6	133.0	62.7 Bb	67.9 Aa
19S	1285.5	1289.2	122.1	128.5	64.2 Aab	64.7 Aa
1S+19S	1774.6	1344.2	150.5	131.2	67.1 Aa	64.6 Aa
T	1182.0	1549.9	140.7	129.3	65.6 Aab	65.2 Aa
	1387.5	1389.3	132.7	130.5	30.3	31.7
MCRZ (A)	0.98954 ⁽¹⁾		0.64060		0.30818	
ISOL (B)	0.55675		0.07503		0.51161	
A X B	0.28017		0.06198		0.00345	
CV (%)	28.6		10.1		2.8	
Isolado	LARG ^(t) (mm)		SS (°Brix)		AT (%)	
	Com [®]	Sem	Com	Sem	Com	Sem
1S	56.5	59.8	3.9	3.8	0.33Aa	0.28Bc
19S	57.9	58.3	4.0	4.0	0.27Bb	0.32Aa
1S+19S	61.7	59.1	4.0	3.7	0.27Bb	0.31Aab
T	59.8	58.9	4.3	4.1	0.31Aa	0.29Bbc
	59.0	59.0	4.0	3.9	0.30	0.30
MCRZ (A)	0.96922		0.23695		0.59746	
ISOL (B)	0.22285		0.12877		0.37579	
A X B	0.13303		0.73887		1.78 X 10 ⁻⁶	
CV (%)	2.1		7.5		5.1	

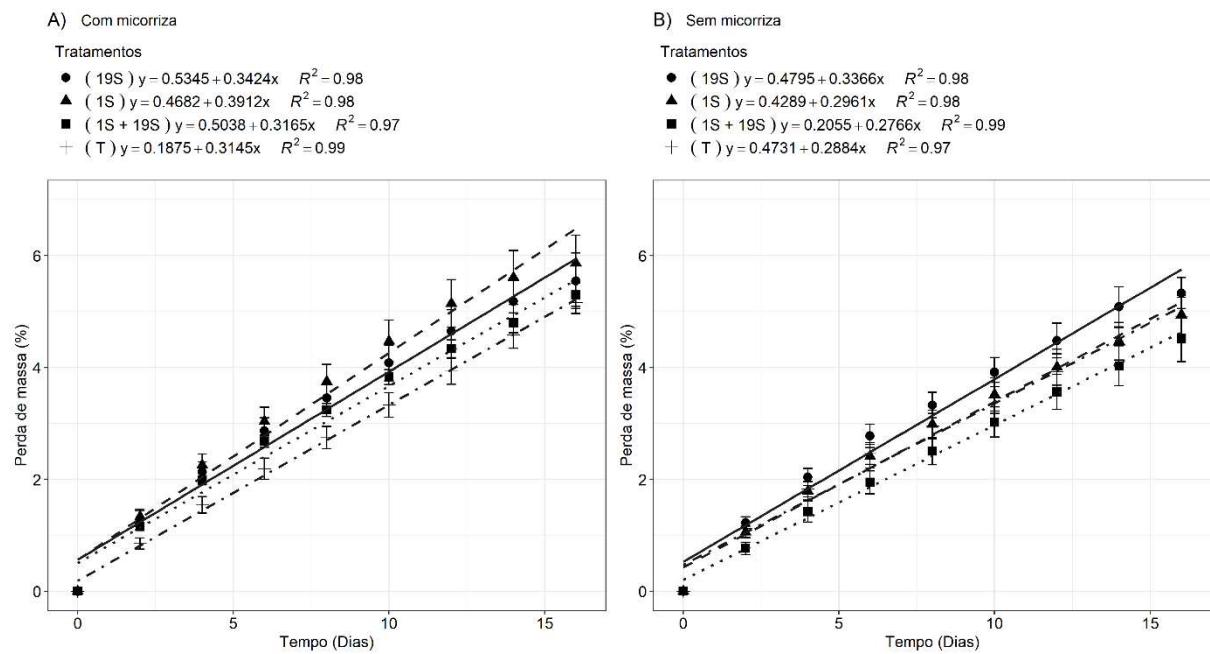
Médias seguidas de mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha não diferem pelo teste de Tukey ($p<0,05$). MCRZ (*R. clarus*); ISOL (Isolados); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas). [®]Com e sem *R. clarus*, ⁽¹⁾ p-valor do Teste F de Fisher.

Pós-colheita: Perda de massa e ângulo hue

A perda de massa comportou-se distintamente entre frutos oriundos de tratamentos micorrizados e não micorrizados (Figura 5.1). Frutos originários de plantas inoculadas com FMA apresentaram maior perda de massa acumulada até o 16º dia (5,70%) do que frutos advindos de plantas não inoculadas com *R. clarus* (5,01%). Em ambas as condições, destacaram-se os tratamentos 1S + 19 S e testemunha (T), com menor perda de massa ao longo do período de avaliação. Na presença da micorriza, a diferença de perda de massa acumulada percentualmente entre a testemunha e o tratamento 1S + 19S atingiu um valor máximo (0,5%) no 6º dia após a colheita. A partir do 12º dia essa diferença decresceu continuamente, atingindo 0,14% no último dia de avaliação (16º). Na ausência de micorrização, o tratamento 1S + 19 S apresentou menor perda de massa ao longo de todo o período. No 6º dia essa diferença atingiu percentualmente o seu maior valor (0,51%) com relação à

testemunha, decrescendo, a partir desse momento, para 0,36% no 12º dia e voltando a subir no 16º dia (0,39%).

Figura 5.1 - Regressão linear para perda de massa de frutos de tomateiro colhidos no estádio breaker e armazenados a 16°C em função de diferentes tratamentos. Barras indicam desvio-padrão. Londrina, 2020.



Micorriza (*R. Clarus*); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas).

A variação na coloração dos frutos ao longo do processo de amadurecimento, dimensionada pelos valores de ângulo hue (h°), apresentaram diferentes comportamentos entre os tratamentos (Tabela 5.3 e Figura 5.2).

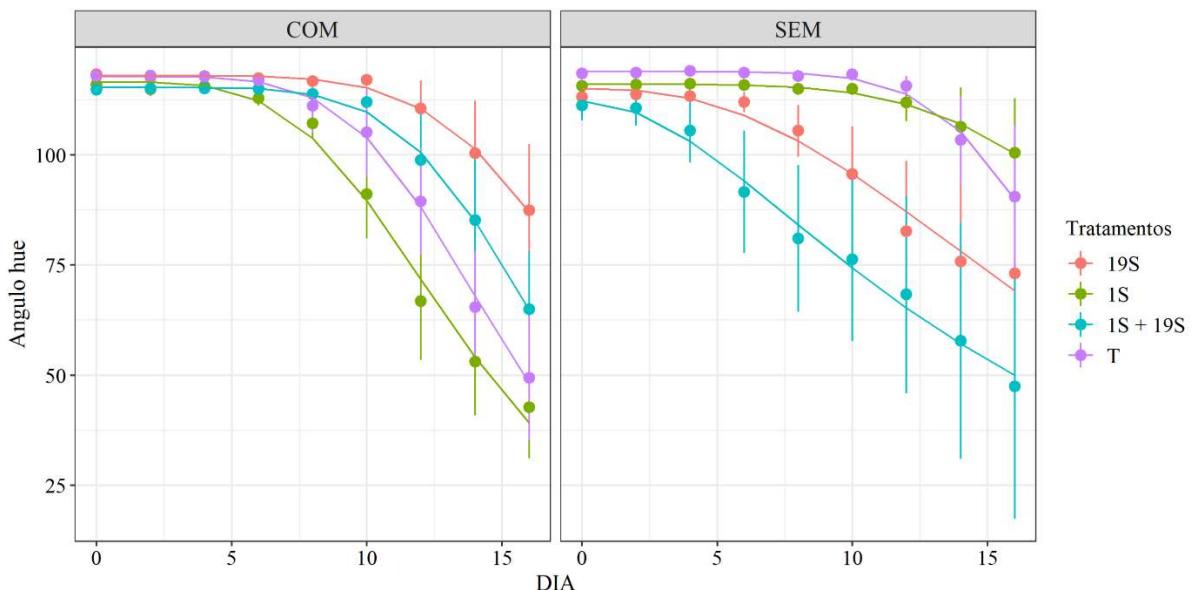
Tabela 5.3 - Coeficientes do modelo logístico para variável ângulo hue (h°) em frutos de tomateiro colhidos no estádio breaker e armazenados a 16°C em função de diferentes tratamentos. Londrina, 2020.

Micorriza	Tratamento	b	d	e	TAC (dias)
Sem	T	6,8304*	118,9279**	18,8866**	8,3
	19S	2,5240*	115,0910**	18,8167**	2,3
	1S	4,7120 ^{ns}	116,0399**	23,6852**	7,6
	19S + 1S	1,9006 ^{ns}	112,2644**	14,2483**	1,0
Com	T	5,07380**	117,84337**	14,87240**	4,7
	19S	5,7727*	118,0321**	19,1282**	7,5
	1S	4,00459**	116,61237**	13,49005**	2,3
	19S + 1S	5,80339**	115,35007**	16,7023**	7,1

Micorriza (*R. Clarus*); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas); tempo decorrido para alteração na coloração (TAC).

^{ns} p>0,05; *p<0,05; **p<0,01

Figura 5.2 - Gráfico da regressão logística para variável ângulo hue (h°) em frutos de tomateiro colhidos no estádio breaker e armazenados a 16°C em função de diferentes tratamentos. Barras indicam erro-padrão da média. Londrina, 2020.



Micorriza (*R. Clarus* – Com e Sem); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas).

Frutos oriundos de tratamentos micorrizados apresentaram, de um modo geral, um comportamento mais uniforme ao longo do processo de maturação,

com valores de tempo para alteração na coloração (TAC) oscilando entre 2,3 e 7,5 dias, enquanto que em frutos originários de plantas não micorrizadas os TACs apresentaram variação de 1,0 até 8,3 dias (Tabela 5.3). Os tratamentos com isolados bacterianos comportaram-se diferentemente na presença e na ausência de *R. clarus*. Os tratamentos 19S e 1S + 19S, na presença de micorriza, apresentaram valores de TAC muito próximos (em torno de 7 dias). Nos tratamentos não micorrizados, o isolado 1S e testemunha apresentaram maiores números para TAC, 7,6 e 8,3 dias respectivamente. Os resultados também diferiram no que diz respeito aos índices de ângulo hue ao final da avaliação. Na coinoculação com micorriza, os valores foram mais baixos (vermelho mais intenso) para os tratamentos testemunha e 1S (49,37° e 42,67°). Na ausência de *R. clarus*, esses mesmos isolados apresentaram comportamento inverso, figurando com os maiores valores de ângulo hue no último dia de avaliação (90,52° para testemunha e 100,45° para 1S), sendo que o vermelho mais intenso (47,4°), foi obtido em frutos oriundos do tratamento 1S + 19 S.

Pós-colheita: Compostos fenólicos, DPPH e FRAP

Não houve interação entre os tratamentos para compostos fenólicos totais (FENOL), 2,2 difenil-1-picril-hidrazil (DPPH) e *ferric reducing antioxidant power* (FRAP) (Tabela 5.4). Os valores para FENOL e atividade antioxidante (FRAP e DPPH) foram menores em frutos oriundos de plantas micorrizadas.

Tabela 5.4 - Compostos fenólicos totais (FENOL); 2,2 difenil-1-picril-hidrazil (DPPH); ferric reducing antioxidant power (FRAP) em frutos de plantas de tomateiros inoculadas e coinoculadas com fungo micorrízico arbuscular e diferentes isolados bacterianos. Londrina, 2020.

Fator	Tratamento	FENOL (mg EAG g ⁻¹)	DPPH (μmol TE g ⁽⁻¹⁾)	FRAP (μmol TE g ⁽⁻¹⁾)
Isolado	1S	4.74	21.84	26.83
	19S	4.85	24.32	29.37
	1S + 19S	4.48	23.52	28.51
Micorriza	T	4.91	24.65	29.04
	Com	4.51*	21.65*	26.18*
MCRZ (A)	Sem	4.98	25.52	30.69
	ISOL (B)	0.00959 ⁽¹⁾	0.00945	0.01524
	A X B	0.26536	0.44188	0.70329
CV (%)		8.0	13.4	14.1

MCRZ (*R. Clarus*); ISOL (Isolados); 1S (*Stenotrophomonas* sp.); 19S (*Enterobacter* sp.); T (mudas não inoculadas).

(¹)p-valor do Teste F de Fisher.

DISCUSSÃO

Não ocorreram diferenças significativas entre os tratamentos para massa fresca de frutos (Tabela 5.2), diferentemente de vários outros estudos onde FMA, isoladamente ou em coinoculação com bactérias promotoras de crescimento vegetal, incrementou o desenvolvimento e/ou a produtividade de espécies vegetais cultivadas (SUBRAMANIAN; SANTHANAKRISHNAN; BALASUBRAMANIAN, 2006; BHARDWAJ et al., 2014; BAUM; EL-TOHAMY; GRUDA, 2015; ROUPHAEL et al., 2015; HIJRI, 2016; BERRUTI et al., 2016; BONA et al., 2017, 2018; ANSARI et al., 2018; ZHANG et al., 2018; CARILLO et al., 2020)

A análise química do solo da área ocupada pelos tomateiros revelou, entre outras características, elevados teores de matéria orgânica (35,66 g dm⁻³) e de fósforo (54,86 mg dm⁻³). A simbiose entre plantas e FMA é characteristicamente uma relação de troca onde nutrientes minerais, principalmente fósforo e nitrogênio, são transferidos do fungo para a planta e carbono orgânico, sob diferentes formas, é direcionado da planta para o fungo (GOVINDARAJULU et al., 2005). Esse processo interrelacional é mediado por uma grande diversidade de compostos orgânicos liberados pelo sistema radicular, os quais, por sua vez, são afetados, tanto quantitativamente como qualitativamente, por uma série de fatores como tipo de solo, pH, aeração, intensidade luminosa, temperatura, disponibilidade de nutrientes, composição da microbiota do solo e espécie vegetal cultivada (SINGH; MUKERJI, 2006; SZCZAŁBA et al., 2019). A composição dos exsudatos radiculares, por sua vez, apresenta normalmente grande variabilidade, englobando aminoácidos, ácidos orgânicos, açúcares, vitaminas, enzimas, polissacarídeos, flavonoides, nucleosídeos, moléculas gasosas e íons inorgânicos, conferindo ao ambiente rizosférico grande complexidade química, física e biológica. Essa multiplicidade de componentes, além de fonte de carbono orgânico, promove também a quimiotaxia entre os microrganismos e a rizosfera (DAKORA; PHILLIPS, 2002; HALDAR; SENGUPTA, 2015). Salienta-se, ainda, que as plantas desenvolvem mecanismos de recuperação de parte do carbono orgânico liberado pela rizodeposição em ambientes com carência de nutrientes. Submetidos à deficiência de fósforo, tomateiros foram capazes de recuperar parte do carbono exsudado pelas raízes na forma de citrato (TIZIANI et al., 2020).

O estabelecimento da simbiose entre FMA e plantas compreende as etapas de germinação dos esporos, desenvolvimento do apressório (hifopódio), colonização radicular, formação intracelular de arbúsculos e emissão de micélio extra radicular (BIANCIOTTO; BONFANTE, 1999). Estudos demonstram que estas etapas desenvolvem-se por intermédio da comunicação molecular entre o fungo e a planta hospedeira, ocasião em que a troca de sinais químicos promove as alterações morfológicas e fisiológicas necessárias para que a simbiose se complete (TAMASLOUKHT et al., 2003). Esporos de *G. intraradices* tiveram a germinação e ramificação dos tubos germinativos acelerada na presença de exsudatos radiculares (BÜCKING et al., 2008). Tomateiro mutante M161 foi incapaz de estabelecer relação simbiótica com *G. intraradices* devido à ausência, nesse material genético, de um fator

ativador não identificado denominado AF (SUN et al., 2012). Hormônios vegetais denominados estrigolactonas constituem-se em importantes sinalizadores moleculares para o estabelecimento da simbiose entre a planta e o FMA. Várias espécies vegetais, entre elas o tomateiro, produzem estrigolactonas em condições de baixa disponibilidade de nutrientes, induzindo, desse modo, a micorrização (SWAMY; AKHTAR; SINNIAH, 2016; SHTARK et al., 2018; CARVALHAIS et al., 2019). Outro grupo de moléculas de baixo peso molecular importante no processo de simbiose são os flavonoides. Estes polifenóis podem ter uma dupla função, dependendo das condições do ambiente, atuando tanto no estímulo como na inibição do crescimento e da colonização dos FMA. Em condições de elevados teores de nutrientes, as plantas limitam o fluxo de flavonoides de modo a minimizar a simbiose fúngica (SINGLA; GARG, 2017). A produção de flavonoides pode ainda conferir vantagens competitivas às plantas. Estudos com a Euphorbiaceae *Triadica sebifera* demonstrou que populações invasoras apresentavam maiores concentrações de quercitrina em seus exsudatos radiculares quando comparadas a populações nativas. Assim, as plantas introduzidas possuíam maior índice de colonização micorrízica e maior biomassa (TIAN et al., 2021).

Fungos micorrízicos arbusculares e bactérias promotoras de crescimento de plantas podem cooperar mutuamente, potencializando o desenvolvimento vegetal através do aumento da absorção de nutrientes, do incremento da colonização micorrízica, da sobrevivência das bactérias associativas e do efeito protetivo contra stress biótico e abiótico (ARTURSSON; FINLAY; JANSSON, 2006; MIRANSARI, 2011; NANJUNDAPPA et al., 2019). As denominadas bactérias-ajudantes (“helper” bacteria) exercem seu papel colaborativo quando relacionadas a FMA através de ações como aumento da receptividade das raízes ao fungo, promoção da germinação de esporos e incremento da longevidade do micélio (HASSANI; DURÁN; HACQUARD, 2018; XIE et al., 2018). Associações entre FMA e BPCP foram identificadas na hifosfera (região do micélio próxima ao solo), normalmente rica em carbono orgânico e, eventualmente, com reduzidos teores de fósforo (WANG et al., 2016). Neste ambiente, criam-se condições propícias para que FMA recrutem bactérias solubilizadoras de fósforo de modo a acelerar a mineralização da forma orgânica desse nutriente (fitatos), através da ação da enzima fosfatase (ZHANG et al., 2014, 2018; EMMANUEL; BABALOLA, 2020). Não obstante, solos de baixo pH (4,4) e a presença de grupos bacterianos acidófilos podem inibir a formação do micélio

extra radicular e suprimir a captação de fósforo pelo fungo simbionte (SVENNINGSEN et al., 2018).

Os teores de nutrientes no solo, conforme mencionado, exercem grande influência no processo de mutualismo obrigatório ou facultativo. Estudos demonstram que em ambientes com elevados teores de fósforo a colonização micorrízica é inibida, ocorrendo redução na germinação de esporos, no crescimento de hifas, no número de arbúsculos e de vesículas no interior dos tecidos radiculares (BRUCE; SMITH; TESTER, 1994; LU; BRAUNBERGER; MILLER, 1994; MIRANDA; HARRIS, 1994; NEDOROST; POKLUDA, 2012; NAHER; OTHMAN; PANHWAR, 2013; MAAITAH; MAHADEEN; AL-KARAKI, 2014; ORTAS, 2019) e a diminuição na exsudação de estrigolactonas pelas raízes (BALZERGUE et al., 2013). Altos teores de fósforo no solo e nos tecidos vegetais reduzem a secreção, pelo sistema radicular, de compostos sinalizadores responsáveis pela simbiose com FMA (NAHER; OTHMAN; PANHWAR, 2013). Tomateiros inoculados com *G. intraradices* em ambiente com elevados teores de fósforo reduziram drasticamente a captação desse nutriente via FMA, predominando, nessas condições, a absorção de fósforo inorgânico diretamente pela epiderme radicular (NAGY et al., 2009).

O comportamento da microbiota, no entanto, é também influenciado pela relação do fósforo com outros nutrientes, principalmente nitrogênio. *G. hoi* e *G. intraradices* demonstraram a capacidade de realizar a transferência direta de nitrogênio inorgânico para as plantas hospedeiras (*P. lanceolata*) a partir de material orgânico, demonstrando a importância desse nutriente na relação simbiótica de vegetais com FMA (LEIGH; HODGE; FITTER, 2009). Dois genótipos de trigo foram utilizados para estudo da rizodeposição e da fonte de carbono orgânico utilizada pelos microrganismos do solo. Condições de elevados teores de nitrogênio e baixos teores de fósforo, proporcionaram maior rizodeposição, enquanto esse incremento não foi observado em ambiente onde os níveis de ambos os nutrientes era altos. No que se refere à fonte de carbono, os autores constataram que este era proveniente principalmente da rizodeposição quando o teor de nitrogênio era elevado e o teor de fósforo baixo. Quando ambos nutrientes eram abundantes, o carbono orgânico utilizado pela microbiota originava-se principalmente da decomposição da matéria orgânica do solo (BICHARANLOO et al., 2020). A inoculação de *G. mossae* em plantas de pepino resultou em menores valores para massa seca de raiz, folhas e frutos quando fertilizadas com solução nutritiva completa. Ocorreu o contrário quando

as plantas foram submetidas à solução nutritiva com baixos teores de fósforo; sob baixos teores de fósforo e também de nitrogênio, não ocorreram diferenças significativas entre plantas inoculadas e não inoculadas para as variáveis mencionadas (VALENTINE; OSBORNE; MITCHELL, 2001). O balanço C:N:P, portanto, exerce destacada influência na simbiose entre plantas e FMA. O modelo proposto na Figura 5.3 constrói possíveis resultados dessas interrelações.

III. Alto P:Baixo N	IV. Alto P:Alto N
<ul style="list-style-type: none"> • Baixa produção de fotoassimilados • Menor demanda C orgânico (FMA) • Simbiose inibida 	<ul style="list-style-type: none"> • Alta produção de fotoassimilados • Alta demanda C orgânico (FMA) • Simbiose inibida
II. Baixo P:Baixo N	II. Baixo P:Alto N
<ul style="list-style-type: none"> • Baixa produção de fotoassimilados • Menor demanda C orgânico (FMA) • Simbiose favorecida 	<ul style="list-style-type: none"> • Maior produção de fotoassimilados • Maior demanda C orgânico (FMA) • Simbiose favorecida

Figura 5.3 - Modelo de predição do comportamento da simbiose entre plantas e FMA em função do balanço carbono:nitrogênio:fósforo. Adaptado de Johnson (2010).

Embora não tenham sido constatadas diferenças significativas para os fatores de produção ($p < 0,05$), convém salientar que a coinoculação (micorriza, 1S, 19S) apresentou valores superiores de massa fresca de frutos por planta (MFFPP) e massa fresca média por fruto (MFMF) em comparação aos demais tratamentos (Tabela 2). Neste aspecto, e sob condições menos favoráveis de fertilidade do solo, (menores teores de fósforo e de matéria orgânica) tais diferenças poderiam se revelar mais pronunciadas em favor da coinoculação. Diferenças significativas foram constatadas em comprimento de frutos com relação à inoculação do isolado 1S, o qual apresentou menores valores na presença de FMA, o que pode demonstrar incompatibilidade de *Stenotrophomonas* sp. com *R. clarus* para essa variável nas condições experimentais vigentes.

A acidez titulável (AT) de frutos apresentou interações significativas entre os diferentes tratamentos. Para os tratamentos 19S e 19S + 1S a AT foi reduzida na presença e aumentada na ausência da micorrização. No tratamento 1S e na testemunha a acidez titulável foi menor na ausência de *R. clarus*. Não obstante, a razão SS/AT manteve-se acima de 11 para todos os tratamentos, demonstrando

equilíbrio entre os teores de açúcares e ácidos orgânicos o que confere aos frutos sabor suave e boa aceitação comercial (MATTEDI et al., 2011; SCHWARZ et al., 2013; BARANKEVICZ et al., 2015).

A perda de massa em frutos após a colheita é causada principalmente pelos processos de respiração e transpiração, sendo este último o mais impactante. A transpiração ocorre devido à diferença de pressão de vapor d' água entre as lacunas intercelulares do fruto e a atmosfera de entorno (SELEGUINI et al., 2011; PAULA et al., 2015). A respiração, por sua vez, está relacionada a transformações físico-químicas e processos fisiológicos degradativos, como perda de clorofila e síntese de carotenoides (MODOLON et al., 2012; SANTOS NETO et al., 2016). Processos relacionados à perda de massa na pós-colheita sofrem influência de fatores ambientais. Temperaturas acima de 20° C podem elevar a taxa respiratória de frutos climatéricos, como o tomate, aumentando a produção de CO₂ e acelerando a produção de etileno, a maturação e, consequentemente a perda de massa (JAVANMARDI; KUBOTA, 2006; ANDREUCCETTI et al., 2007b). A umidade relativa do ar constitui-se em outro fator abiótico relevante para a conservação *in natura* de frutos colhidos. Baixa umidade relativa aumenta a evapotranspiração provocando, além da perda de massa, o enrugamento de frutos (ARAH et al., 2015). Durante o processo de maturação, os frutos têm sua composição alterada. No que diz respeito aos ácidos orgânicos, à medida que os frutos avançam em seu processo de amadurecimento, incrementa-se a concentração de ácido cítrico e reduz-se os níveis de ácido málico. Quanto aos açúcares, a evolução da maturação faz declinar os níveis de sacarose (OMS-OLIU et al., 2011b). O tratamento correspondente à coinoculação dos isolados 1S e 19S, na ausência ou na presença de *R. clarus*, apresentou resultados favoráveis com relação à perda de massa de frutos na pós-colheita (Figura 5.1).

Estudos revelam que microrganismos associativos ou simbóticos podem afetar a composição de frutos de tomateiros. Fungos micorrízicos arbusculares *R. irregularis* e *F. mosseae*, isoladamente ou em coinoculação, incrementaram os teores de licopeno, ácido ascórbico, aminoácidos e minerais, compostos estes que podem contribuir para uma maior durabilidade dos frutos após a colheita (HART et al., 2015; CARILLO et al., 2020). A inoculação de fungos micorrízicos arbusculares nativos elevou os teores de polifenóis em frutos, porém o incremento em produtividade ocorreu apenas em tratamentos que receberam a adição de biocarvão (CASTAÑEDA

et al., 2020). *G. mosseae*, *G. caledonium*, *G. viscosum*, *G. intraradices* e *G. coronatum* aumentaram os teores de frutose, malato e citrato em frutos de tomateiros (COPETTA et al., 2011). Bactérias promotoras de crescimento vegetal dos gêneros *Pseudomonas*, *Acetobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter* e *Bacillus* demonstraram capacidade de elevar os teores de licopeno, açúcares, ácidos orgânicos, compostos orgânicos voláteis e aminoácidos em frutos de tomateiros (AHMED et al., 2017; BERGER). Quando em coinoculação, FMA e BPCP podem também provocar alterações na composição de frutos. Fungos micorrízicos dos gêneros *Rhizophagus*, *Glomus* e *Claroideoglomus* coinoculados com bactérias do gênero *Pseudomonas* incrementaram os teores de ácidos orgânicos, açúcares e compostos orgânicos voláteis em frutos (BONA et al., 2017a). Bactérias dos gêneros *Streptomices*, *Bacillus* e *Pseudomonas* coinoculadas com fungo do gênero *Trichoderma* e FMA dos gêneros *Claroideoglomus*, *Funneliformes*, *Glomus* e *Rhizophagus* elevaram os teores de sólidos solúveis, ácidos orgânicos, minerais, licopeno e compostos fenólicos em frutos de tomateiros (SELLITTO et al., 2019).

As alterações provocadas pelos FMA em seus hospedeiros não se restringem à dimensão bioquímica. O desenvolvimento da simbiose implica em profundas interações entre as células da planta e do fungo, seja na troca de moléculas, ou na modificação estrutural, onde a membrana plasmática do hospedeiro, sofrendo invaginações, passa a envolver as estruturas fúngicas intracelulares, formando uma complexa rede de compartilhamentos (BALESTRINI; BONFANTE, 2014). Tomateiros inoculados com *F. mosseae* apresentaram incremento não apenas em variáveis relacionadas à produção, mas também em aspectos relacionados à durabilidade de frutos na pós-colheita como a espessura do pericarpo (CHIALVA et al., 2019). Os efeitos da simbiose estendem-se também à dimensão genética, influenciando a expressão gênica em frutos e evidenciando que as modificações, em nível de DNA, não se encontram restritas apenas às raízes e às estruturas vegetativas (SALVIOLI et al., 2012). Análise do transcriptoma identificou 712 genes expressando-se diferentemente em frutos de tomateiros inoculados com *F. mosseae*. Os genes achavam-se relacionados a processos diversos como reações de oxirredução, fotossíntese, atividade catalítica, transporte, transcrição, metabolismo de carboidratos, resposta ao stress, regulação de hormônios e síntese de proteínas (ZOUARI et al., 2014). Os autores encontraram evidências de que a micorrização afeta a fotossíntese e a fotorrespiração em frutos, independentemente dos teores de

nutrientes aos quais as plantas inoculadas foram submetidas. O estudo mapeou ainda genes relacionados com a arquitetura da parede celular, com a regulação de enzimas hidrolíticas e com a inibição da produção de etileno, descobertas que podem indicar uma maior durabilidade pós-colheita de frutos oriundos de plantas micorrizadas. Não obstante o tratamento 1S + 19S tenha proporcionado uma menor perda de massa de frutos na ausência da micorrização, evidenciou-se efeitos favoráveis desse tratamento para essa variável ao longo do tempo também na presença de *R. clarus*.

A evolução dos valores de ângulo hue ao longo do processo de maturação apresentaram-se diferentemente em tratamentos micorrizados e não micorrizados (Tabela 3 e Figura 2). A cor externa, expressa em ângulo hue, constitui-se em um dos parâmetros mais importantes para a percepção, pelo olho humano, de critérios relacionados à qualidade e à atratividade dos frutos, especialmente em tomateiros (PÉK; HELYES; LUGASI, 2010; MWENDWA et al., 2016). Durante o processo de amadurecimento, ocorre a degradação da clorofila e o acúmulo de carotenoides, majoritariamente o licopeno, enquanto os cloroplastos são diferenciados em cromoplastos, processos estes que conferem a cor característica ao fruto maduro (KHUDAIRI, 1972; LÓPEZ CAMELO; GÓMEZ, 2004; ALI et al., 2010). Desse modo, à medida que se intensifica a cor vermelha no fruto, ocorre um decréscimo nos valores de ângulo hue, indicando o sentido das alterações de cor que se iniciam no verde-maduro (115.0°), passando pelo verde-rosado (83.9°), rosado (61.8°), vermelho-claro (48.0°) até o vermelho-maduro (41.3°) (SHEWFELT; THAI; DAVIS, 1988; CANTWELL, 2010; SUCHETA et al., 2019; KASAMPALIS; TSOUVALTZIS; SIOMOS, 2020). Nos tratamentos micorrizados obteve-se uma menor variação no TAC (2,3 a 7,5 dias), sendo perceptível uma maior uniformidade ao longo do processo de maturação, onde os valores finais de ângulo hue oscilaram entre 87.3° (coinoculação com o isolado 19S) e 42.6° (coinoculação com o isolado 1S). Entre estes dois extremos, posicionaram-se as coinoculações com 1S + 19S (64.9°) e testemunha (49.3°). *R. clarus*, em associação com os isolados 19S e 1S + 19S, possibilitaram, portanto, um tempo de prateleira superior ao período de avaliação (16 dias). A ausência do fungo micorrízico arbuscular resultou em maiores oscilações nos valores de TAC (1,0 a 8,3 dias) e nos índices finais de ângulo hue, que variaram de 100.4° (1S) a 47.4° (1S + 19S). A testemunha e o tratamento 19S, por sua vez, atingiram 90.5° e 73.1° respectivamente. A princípio, pode parecer que os resultados proporcionados pelo tratamento 1S e pela testemunha foram os mais interessantes

do ponto de vista de durabilidade dos frutos. Há de se considerar, porém, que uma demora demasiada no processo de maturação retardaria a comercialização dos frutos, uma vez que o híbrido em questão pertence ao grupo Saladete, onde a cor vermelha (vermelho-claro ou vermelho-maduro) são preferidas pelo consumidor (LOLI; TOMIO, 2018). Neste contexto, o isolado 19S proporcionou frutos com menor variação em sua coloração, tanto na ausência como na presença da micorriza, oscilando entre o verde-rosado e o rosado no 16º dia após a colheita.

Substâncias antioxidantes possuem a capacidade de prevenir a oxidação de outros compostos, processo esse indesejado, uma vez que provoca alterações depreciativas no sabor e no aroma de modo a deixar os alimentos impróprios para o consumo (EMBUSCADO, 2015). Substâncias antioxidantes encontram-se naturalmente presentes nos alimentos e são representadas por uma ampla gama de compostos que podem ser classificados em seis grupos: compostos fenólicos (amplamente distribuídos nas plantas), ácido ascórbico, carotenoides, compostos relacionados a proteínas (enzimas, bases nitrogenadas), produtos da reação de Maillard (compostos voláteis), fosfolipídeos e esteróis. No grupo dos compostos fenólicos destacam-se os flavonoides, um polifenol, com grande capacidade oxidante (CHOE; MIN, 2009). Atividades antioxidantes são expressas principalmente através de dois mecanismos que ocorrem simultaneamente: a transferência de hidrogênio e a doação de elétrons (LORENZO et al., 2018). O método DPPH consiste na determinação da atividade antioxidante através da reação com um radical orgânico que é reduzido ao receber o hidrogênio de um doador. O método FRAP fundamenta-se na reação com um complexo férreo, onde ocorre a redução de Fe^{+3} para Fe^{+2} . Ambos os métodos realizam a determinação do produto final através da colorimetria (PISOSCHI; NEGULESCU, 2012; CSEPREGI et al., 2016; LORENZO et al., 2018; SULERIA; BARROW; DUNSHEA, 2020).

Os níveis de compostos antioxidantes em plantas são influenciados por vários fatores, tais como cultivar (BONEZA; NIEMEYER, 2018) e manejo da adubação (GOICOECHEA et al., 2015; CHATURVEDI; PANDEY, 2020). Estudos demonstram que microrganismos simbóticos e associativos podem interferir na atividade antioxidante de espécies vegetais. Fungos micorrízicos arbusculares incrementaram a atividade de compostos antioxidantes em manjericão (HRISTOZKOVA et al., 2017), pimenta (NEDOROST; VOJTÍSKOVÁ; POKLUDA, 2014) e orégano (SALEH et al., 2020). Todavia, bactérias dos gêneros *Bacillus*,

Pseudomonas e *Nocardia*, coinoculadas com *S. cerevisiae* e *T. viride* não elevaram significativamente a atividade antioxidante em plantas de mirtilo americano (SCHOEBITZ et al., 2019), demonstrando que a interação de microrganismos entre si e com a espécie vegetal hospedeira podem acarretar respostas distintas. Estudo envolvendo os efeitos da frequência de aplicação de óleos essenciais em tomateiros, constatou que incrementos de produtividade não foram acompanhados pela elevação da atividade antioxidante em folhas, ocorrendo, inclusive decréscimo da mesma em alguns tratamentos (CHRYSARGYRIS et al., 2020). A adubação de tomateiros com diferentes dosagens de nitrogênio a partir de composto orgânico demonstrou que os teores de compostos fenólicos totais e a atividade antioxidante (método DPPH) em frutos cresceram em consonância com o aumento dos níveis de N. Porém, comportamento oposto foi observado quando adotou-se a metodologia FRAP, onde a atividade oxidante mais expressiva foi constatada em frutos oriundos de plantas que não receberam fertilização nitrogenada (JORGE et al., 2017). A inoculação de tomateiros com FMA (*R. irregularis*) não obteve resposta com relação à atividade antioxidante em frutos (HART et al., 2015). Os autores sugeriram que estudos futuros considerassem a avaliação dos frutos em diferentes estágios de desenvolvimento. *G. mossae* e *G. intraradices*, inoculados separadamente, não elevaram a atividade antioxidante (metodologia FRAP) em frutos de tomateiros submetidos a diferentes níveis de stress nutricional (NEDOROST; POKLUDA, 2012). Os estudos relatados revelam resultados contrastantes em avaliações relacionadas à atividade antioxidante em folhas e frutos de tomateiros. No presente estudo, a atividade antioxidante revelou-se menos intensa em frutos oriundos de plantas inoculadas com *R. clarus*. Uma possível explicação para esse fato pode estar relacionada ao sistema de produção orgânico adotado na condução do experimento. Trabalho com feno-grego, sob diferentes manejos de adubação com fertilizantes químicos e/ou orgânicos, demonstrou que sementes oriundas de plantas cultivadas com adubo orgânico (cama de frango) apresentaram maior atividade antioxidante que sementes originárias de plantas submetidas exclusivamente à fertilização química sintética (SALEHI et al., 2019). Os autores atribuíram esse resultado à mineralização mais lenta dos nutrientes presentes no fertilizante orgânico, quando comparada aos nutrientes oriundos do fertilizante químico, característica que pode gerar algum nível de stress abiótico em fases de maior demanda nutricional das plantas. Esse suposto stress, por sua vez, favoreceria a formação de espécies reativas de oxigênio (EROs) as quais

desencadeariam a síntese de compostos antioxidantes. Neste contexto, a simbiose com *R. clarus* pode ter mitigado deficiências nutricionais pontuais ao longo do ciclo de desenvolvimento das plantas, evitando a formação de EROs e, consequentemente, desfavorecendo a formação de substância antioxidantes.

CONCLUSÃO

A coinoculação dos isolados *Stenotrophomonas* sp. (1S) e *Enterobacter* sp. (19S), tanto na presença como na ausência de *R. clarus*, atenuou a perda de massa de frutos na pós-colheita. O isolado *Enterobacter* sp. (19S) proporcionou maturação mais uniforme dos frutos no que se refere à coloração (ângulo hue). *R. clarus*, ao contribuir para o adequado fluxo de nutrientes às plantas, desfavoreceu a formação de compostos antioxidantes em frutos.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

As diferentes etapas presentes na condução dos trabalhos, considerando também as fases preliminares abrangendo o isolamento e a categorização dos microrganismos integrantes do banco de isolados, denotam a importância dos estudos em casa de vegetação e, concomitantemente ou posteriormente, em condições de campo, para a seleção de isolados potenciais para utilização em inoculantes microbianos.

Os isolados bacterianos *Stenotrophomonas* sp. cepa 1S e *Enterobacter* sp. cepa 19S e o fungo micorrízico arbuscular *R. clarus* demonstraram capacidade de suscitar efeitos benéficos em diferentes etapas do ciclo de desenvolvimento de plantas de tomateiros. Estes resultados favoráveis foram constatados desde fases bastante iniciais (mudas), estendendo-se até a fase reprodutiva e de pós-colheita. Foram verificadas interações significativas entre os microrganismos estudados, principalmente nos trabalhos conduzidos à campo, demonstrando o potencial sinérgico desses integrantes da microbiota do solo na promoção do desenvolvimento de plantas em diferentes aspectos. Não obstante, a associação/simbiose entre plantas e microrganismos apresenta-se bastante complexa

e muitos processos envolvendo essas relações interespecíficas não estão completamente elucidados; há, portanto, muito trabalho a ser realizado nessa fascinante área da ciência. Dentro das condições e dos limites inerentes a esta pesquisa, os resultados obtidos, ao mesmo tempo em que se apresentam promissores, sinalizam novas possibilidades de pesquisa. Dentro deste contexto, serão propostos alguns direcionamentos para trabalhos futuros, com foco na cultura do tomateiro.

Neste estudo, a inoculação dos isolados bacterianos foi efetuada em um só momento, nas sementes, por ocasião de sua semeadura em bandejas. Estudos futuros poderiam considerar o manejo da inoculação, onde os isolados, individualmente e em coinoculação, seriam reaplicados imediatamente após ao transplantio (cerca de 25 dias após a semeadura) e por volta de 30 dias após o transplantio, precedendo a fase de maior demanda de nutrientes pela cultura do tomateiro (FAYAD et al., 2002). Aplicações após a semeadura poderiam favorecer a manutenção de maiores populações dos isolados de interesse no solo, potencializando os efeitos benéficos da associação das plantas com as bactérias.

Estudos com diferentes genótipos (*grape*, industrial e porta-enxerto) se estenderiam até a fase de colheita ou mesmo de pós-colheita, objetivando verificar as respostas à inoculação e coinoculação, tendo em vista as especificidades de cada material genético. No caso de genótipos porta-enxerto, os estudos envolveriam também avaliações na pré e pós-enxertia.

Aspectos relacionados às condições de fertilidade do solo e tipo de fertilizante utilizado no manejo da cultura (orgânico, mineral natural ou mineral sintético) também se constituiriam em variáveis de interesse para pesquisas posteriores. Os níveis de nutrientes no solo podem tanto inibir como favorecer a interação plantas e microbiota. O mesmo ocorre com a natureza e as dosagens dos fertilizantes utilizados em uma cultura de elevada demanda de nutricional como o tomateiro.

A indução de resistência a fatores bióticos e abióticos revela-se como outra área de investigação promissora. *R. clarus* demonstrou capacidade de induzir a produção de enzimas antioxidantes em tecidos vegetais. Estudos futuros avaliariam respostas de plantas inoculadas à presença de pragas, doenças e fatores climáticos adversos. Trabalhos relacionados ao manejo nutricional e fitossanitário poderiam,

ainda, considerar aspectos econômicos para além de maiores produtividades, como menor aporte de fertilizantes e menor necessidade de pulverizações.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDEL LATEF, A. A. H.; CHAOXING, H. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. **Scientia Horticulturae**, v. 127, n. 3, p. 228–233, jan. 2011.
- ABDULKAREEM, T.; ATEKA, E.; TUROOP, L. Arbuscular mycorrhiza fungi promotes growth of tomato seedlings in the absence of phosphate in nutrient solution. **Asian Journal of Natural & Applied Services**, vol. 7(1), mar. 2018.
- ABIQUIM. **O Desempenho da Indústria Química Brasileira em 2020**. Disponível em: https://abiquim-files.s3-us-west-2.amazonaws.com/uploads/guias_estudos/Livreto_Enaiq_2020.pdf. Acesso em 12 Abr. 2021.
- AFFOKPON, A. *et al.* Effectiveness of native West African arbuscular mycorrhizal fungi in protecting vegetable crops against root-knot nematodes. **Biology and Fertility of Soils**, v. 47, n. 2, p. 207–217, fev. 2011.
- AHMED, B. *et al.* Perspectives of Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Growth Enhancement and Sustainable Production of Tomato. In: ZAIDI, A.; KHAN, M. S. (Eds.). **Microbial Strategies for Vegetable Production**. Springer International Publishing, p. 125–149, 2017.
- ALAVI, P. *et al.* Root-microbe systems: the effect and mode of interaction of Stress Protecting Agent (SPA) *Stenotrophomonas rhizophila* DSM14405T. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, 2013.
- ALI, A. *et al.* Gum arabic as a novel edible coating for enhancing shelf-life and improving postharvest quality of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit. **Postharvest Biology and Technology**, v. 58, n. 1, p. 42–47, out. 2010.
- ALIJANI, Z. *et al.* Volatile compounds mediated effects of *Stenotrophomonas maltophilia* strain UN1512 in plant growth promotion and its potential for the biocontrol of *Colletotrichum nymphaeae*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 112, dez. 2020.
- AMROTIM, K. V. *et al.* Characterization of fluorescent *Pseudomonas* with crop specific plant growth-promoting responses on tomato (*Lycopersicum esculentus*) crop. **J. Pharmacogn Phytochem**. 7: p. 14-18, 2018.
- ANDERSON, G.P. *et al.* An update and recent validations against airborne high resolution interferometer measurements. In: **Annual JPL Airborne Earth Science Workshop**, 5, Pasadena, CA. Summaries, JPL Publication: p. 5-8, 1995.
- ANDREUCCETTI, C. *et al.* Qualidade pós-colheita de frutos de tomate cv. Andréa tratados com etileno. **Horticultura Brasileira**, v. 25, n. 1, p. 122–126, mar. 2007.

ANDRIOLI, J. L. Efeito da Poda de folhas sobre a acumulação de matéria seca e sua repartição para os frutos do tomateiro cultivado em ambiente protegido. **Rev. Bras. Agrometeorologia** v. 8, n. 1, p. 75-83, 2000.

ANSARI, M. H. *et al.* The role of Pseudomonas strains and arbuscular mycorrhiza fungi as organic phosphate-solubilizing in the yield and quality improvement of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch., cv. Selva) fruit. **Acta Scientiarum Polonorum - Hortorum Cultus**, v. 17, n. 4, p. 93–107, 2018.

ANTUNES, P. M. *et al.* Linking Soil Biodiversity and Human Health: Do Arbuscular Mycorrhizal Fungi Contribute to Food Nutrition? In: WALL, D. H. *et al.* (Eds.). **Soil Ecology and Ecosystem Services**. [s.l.] Oxford University Press, 2012. p. 153–172.

AOAC. **Official methods of the Association of the Agricultural Chemists** (15th ed.). Washington, 2000.

ARAH, I. K. *et al.* Preharvest and Postharvest Factors Affecting the Quality and Shelf Life of Harvested Tomatoes: A Mini Review. **International Journal of Agronomy**, v. 2015, p. 1–6, 2015.

ARTURSSON, V.; FINLAY, R. D.; JANSSON, J. K. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. **Environmental Microbiology**, v. 8, n. 1, p. 1–10, 2006.

AUGÉ, R. M.; TOLER, H. D.; SAXTON, A. M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. **Mycorrhiza**, v. 25, n. 1, p. 13–24, 1 jan. 2015.

BALDANI, J. I. *et al.* The art of isolating nitrogen-fixing bacteria from non-leguminous plants using N-free semi-solid media: a practical guide for microbiologists. **Plant and Soil**, v. 384, n. 1–2, p. 413–431, nov. 2014.

BALESTRINI, R.; BONFANTE, P. Cell wall remodeling in mycorrhizal symbiosis: a way towards biotrophism. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, 2014.

BALZERGUE, C. *et al.* High phosphate reduces host ability to develop arbuscular mycorrhizal symbiosis without affecting root calcium spiking responses to the fungus. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, 2013.

BARANKEVICZ, G. B. *et al.* Características físicas e químicas da polpa de híbridos de tomateiro, durante o armazenamento congelado. **Horticultura Brasileira**, v. 33, n. 1, p. 7–11, mar. 2015.

BAUM, C.; EL-TOHAMY, W.; GRUDA, N. Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: A review. **Scientia Horticulturae**, v. 187, p. 131–141, maio 2015.

BECKER et al. **Sistema de produção integrada para o tomate tutorado em Santa Catarina**. Florianópolis, SC: Epagri, 149 p., 2016.

BEGUM, N. *et al.* Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Plant Growth Regulation: Implications in Abiotic Stress Tolerance. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, 2019.

- BENDAHA, M. E. A.; BELAOUNI, H. A. Effect of the endophytic plant growth promoting *Enterobacter ludwigii* EB4B on tomato growth. **Hellenic Plant Protection Journal**, v. 13, n. 2, p. 54–65, 1 jul. 2020.
- BENZIE, I. F. F.; STRAIN, J. J. The ferric reducing ability of plasma (FRAP) as a measure of "antioxidant power": The FRAP Assay. **Analitical Biochemistry**, 239, p. 70-76, 1996.
- BERGER, B.; BALDERMANN, S.; RUPPEL, S. The plant growth-promoting bacterium *Kosakonia radicincitans* improves fruit yield and quality of *Solanum lycopersicum*. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 97, n. 14, p. 4865–4871, 2017.
- BERGER, B.; BROCK, A. K.; RUPPEL, S. Nitrogen supply influences plant growth and transcriptional responses induced by *Enterobacter radicincitans* in *Solanum lycopersicum*. **Plant and Soil**, v. 370, n. 1–2, p. 641–652, set. 2013.
- BERRUTI, A. et al. Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Natural Biofertilizers: Let's Benefit from Past Successes. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, 2016.
- BHARDWAJ, D. et al. Biofertilizers function as key player in sustainable agriculture by improving soil fertility, plant tolerance and crop productivity. **Microbial Cell Factories**, v. 13, n. 1, p. 66, 2014.
- BHATTARAI, S. P.; PENDERGAST, L.; MIDMORE, D. J. Root aeration improves yield and water use efficiency of tomato in heavy clay and saline soils. **Scientia Horticulturae**, v. 108, n. 3, p. 278–288, maio 2006.
- BIANCIOTTO, V.; BONFANTE, P. Presymbiotic Versus Symbiotic Phase in Arbuscular Endomycorrhizal Fungi. In: VARMA, A.; HOCH, B. (Eds.). **Mycorrhiza: Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology**. Berlin, Heidelberg: Springer, p. 229–251, 1999.
- BICHARANLOO, B. et al. Rhizodeposition mediates the effect of nitrogen and phosphorous availability on microbial carbon use efficiency and turnover rate. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 142, mar. 2020.
- BITTERLICH, M.; FRANKEN, P.; GRAEFE, J. Atmospheric drought and low light impede mycorrhizal effects on leaf photosynthesis—a glasshouse study on tomato under naturally fluctuating environmental conditions. **Mycorrhiza**, v. 29, n. 1, p. 13–28, jan. 2019.
- BOBO-GARCÍA, G. et al. Intra-laboratory validation of microplate methods for total phenolic content and antioxidant activity on polyphenolic extracts, and comparison with conventional spectrophotometric methods. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 95, n. 1, p. 204–209, 2015.
- BONA, E. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting pseudomonads improve yield, quality and nutritional value of tomato: a field study. **Mycorrhiza**, v. 27, n. 1, p. 1–11, jan. 2017.

- BONA, E. *et al.* Combined bacterial and mycorrhizal inocula improve tomato quality at reduced fertilization. **Scientia Horticulturae**, v. 234, p. 160–165, abr. 2018.
- BONEZA, M. M.; NIEMEYER, E. D. Cultivar affects the phenolic composition and antioxidant properties of commercially available lemon balm (*Melissa officinalis* L.) varieties. **Industrial Crops and Products**, v. 112, p. 783–789, fev. 2018.
- BONFANTE, P. Plants, Mycorrhizal Fungi and Endobacteria: a Dialog Among Cells and Genomes. **The Biological Bulletin**, v. 204, n. 2, p. 215–220, abr. 2003.
- BOWLES, T. M. *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizae on tomato yield, nutrient uptake, water relations, and soil carbon dynamics under deficit irrigation in field conditions. **Science of The Total Environment**, v. 566–567, p. 1223–1234, out. 2016.
- BRADFORD, M. M. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. **Analytical Biochemistry**, 72, p. 248-254, 1976.
- BRAND-WILLIAMS, W.; CUVELIER, M. E.; BERSET, C. Use of a free radical method to evaluate antioxidant activity. **LWT - Food Science and Technology**, v. 28, n. 1, p. 25–30, jan. 1995.
- BRANDÃO-FILHO *et al.* **Hortaliças-fruto**. Maringá: Eduem, 2018. 535 p.
- BRASIL. **Companhia Nacional de Abastecimento**. Custos de Produção: Agricultura Familiar, Março 2021. Disponível em <https://www.conab.gov.br/info-agro/custos-de-producao/planilhas-de-custo-de-producao/itemlist/category/412-planilhas-de-custos-de-producao-ppgaf-agricultura-familiar>. Acesso em 30 mai. 2021
- BREWER, M. S. Natural Antioxidants: Sources, Compounds, Mechanisms of Action, and Potential Applications. **Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety**, v. 10, n. 4, p. 221–247, 2011.
- BRUCE, A.; SMITH, S. E.; TESTER, M. The development of mycorrhizal infection in cucumber: effects of P supply on root growth, formation of entry points and growth of infection units. **New Phytologist**, v. 127, n. 3, p. 507–514, 1994.
- BÜCKING, H. *et al.* Root exudates stimulate the uptake and metabolism of organic carbon in germinating spores of *Glomus intraradices*. **New Phytologist**, v. 180, n. 3, p. 684–695, nov. 2008.
- CANDIDO, V. *et al.* Growth and yield promoting effect of artificial mycorrhization combined with different fertiliser rates on field-grown tomato. **Italian Journal of Agronomy**, v. 8: e22, p. 168-174, set. 2013.
- CANTWELL, M. Optimum procedures for ripening tomatoes. **Fruit ripening and ethylene management, postharvest horticulture series**, 9, p. 106–116, 1 jan. 2010.

- CARILLO, P. *et al.* Biostimulatory Action of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Enhances Productivity, Functional and Sensory Quality in 'Piennolo del Vesuvio' Cherry Tomato Landraces. **Agronomy**, v. 10, n. 6, jun. 2020.
- CARVALHAIS, L. C. *et al.* The ability of plants to produce strigolactones affects rhizosphere community composition of fungi but not bacteria. **Rhizosphere**, v. 9, p. 18–26, mar. 2019.
- CASTAÑEDA, W. *et al.* Production and Nutritional Quality of Tomatoes (*Solanum lycopersicum* var. Cerasiforme) Are Improved in the Presence of Biochar and Inoculation with Arbuscular Mycorrhizae. **American Journal of Plant Sciences**, v. 11, n. 03, p. 426–436, 2020.
- CASTRO, A. H. F. *et al.* Seasonal patterns of phenylalanine ammonia-lyase activity and total phenol and tannin contents in *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 3, p. 1037–1048, set. 2017.
- CAVAGNARO, T. R. Impacts of compost application on the formation and functioning of arbuscular mycorrhizas. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 78, p. 38–44, nov. 2014.
- ÇEKİÇ, F. Ö.; ÜNYAYAR, S.; ORTAŞ, İ. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on biochemical parameters in *Capsicum annuum* grown under long term salt stress. **Turkish Journal of Botany**, v. 36, n. 1, p. 63–72, 30 jan. 2012.
- CELI, M. V. T. *et al.* Inoculant of arbuscular mycorrhizal fungi (*Rhizophagus clarus*) increase yield of soybean and cotton under field conditions. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, may 2016.
- CHANG, T.-G.; ZHU, X.-G. Source–sink interaction: a century old concept under the light of modern molecular systems biology. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 16, p. 4417–4431, 20 jul. 2017.
- CHATURVEDI, S.; PANDEY, R. Bioinoculant with Vermicompost Augments Essential Oil Constituents and Antioxidants in *Mentha arvensis* L. **Journal of Plant Growth Regulation**, 22 jul. 2020.
- CHEN, T.-W. *et al.* Quantification of the effects of architectural traits on dry mass production and light interception of tomato canopy under different temperature regimes using a dynamic functional–structural plant model. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 22, p. 6399–6410, dez. 2014.
- CHIALVA, M. *et al.* Understanding Changes in Tomato Cell Walls in Roots and Fruits: The Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Colonization. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 2, p. 415, 18 jan. 2019.
- CHOE, E.; MIN, D. B. Mechanisms of Antioxidants in the Oxidation of Foods. **Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety**, v. 8, n. 4, p. 345–358, 2009.

- CHRYSARGYRIS, A. *et al.* Assessing the Biostimulant Effects of a Novel Plant-Based Formulation on Tomato Crop. **Sustainability**, v. 12, n. 20, p. 8432, jan. 2020.
- COPETTA, A. *et al.* Fruit production and quality of tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.) are affected by green compost and arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant Biosystems**, v. 145, n. 1, p. 106–115, mar. 2011.
- CSEPREGI, K. *et al.* Comparative Evaluation of Total Antioxidant Capacities of Plant Polyphenols. **Molecules**, v. 21, n. 2, p. 208, 9 fev. 2016.
- DAKORA, F. D.; PHILLIPS, D. A. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. In: ADU-GYAMFI, J. J. (Ed.). **Food Security in Nutrient-Stressed Environments: Exploiting Plants' Genetic Capabilities. Developments in Plant and Soil Sciences**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2002. p. 201–213.
- DASHTI, N. H. *et al.* Influence of plant growth promoting rhizobacteria on fruit yield, pomological characteristics and chemical contents in cucumber mosaic virus-infected tomato plants. **Kuwait Journal of Science**, v. 41, n. 2, 29 abr. 2014.
- du JARDIN, P. Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. **Scientia Horticulturae**. (196) p. 3-14, 2015.
- ELHALAG, K. M. *et al.* Evaluation of antibacterial activity of *Stenotrophomonas maltophilia* against *Ralstonia solanacearum* under different application conditions. **Journal of Applied Microbiology**, v. 120, n. 6, p. 1629–1645, jun. 2016.
- ELIA, A.; CONVERSA, G. Agronomic and physiological responses of a tomato crop to nitrogen input. **European Journal of Agronomy**, v. 40, p. 64–74, jul. 2012.
- EMBUSCADO, M. E. Spices and herbs: Natural sources of antioxidants – a mini review. **Journal of Functional Foods**, Natural Antioxidants. v. 18, p. 811–819, 1 out. 2015.
- EMMANUEL, O. C.; BABALOLA, O. O. Productivity and quality of horticultural crops through co-inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth promoting bacteria. **Microbiological Research**, v. 239, out. 2020.
- EVANS, J. R. Improving Photosynthesis. **Plant Physiology**, v. 162, n. 4, p. 1780-1793, ago. 2013.
- FAO. **Food and agriculture data**. Disponível em:
<http://www.fao.org/faostat/en/#home>. Acesso em: 30 Mar. 2021.
- FAYAD, J. A. *et al.* Absorção de nutrientes pelo tomateiro cultivado sob condições de campo e de ambiente protegido. **Horticultura Brasileira**, v. 20, n. 1, p. 90–94, mar. 2002.
- FERREIRA, M. M. M. *et al.* Índice spad e teor de clorofila no limbo foliar do tomateiro em função de doses de nitrogênio e da adubação orgânica, em duas épocas de cultivo. **Revista Ceres**, p. 83-92, 2006.

- FUJITA, M. *et al.* Effects of colonization of a bacterial endophyte, *Azospirillum* sp. B510, on disease resistance in tomato. **Biosci. Biotechnol. Biochem.** (81) p. 1657-1662, 2017.
- GALKOVSKYI, T. *et al.* GiA Roots: software for the high throughput analysis of plant root system architecture. **BMC Plant Biology**, v. 12: 116, 26 jul. 2012.
- GARCÍA-SÁNCHEZ, M. *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate oxidative stress induced by ADOR and enhance antioxidant responses of tomato plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 171, n. 6, p. 421-428, mar. 2014.
- GHORBANLI, M.; EBRAHIMZADEH, H.; SHARIFI, M. Effects of NaCl and Mycorrhizal Fungi on Antioxidative Enzymes in Soybean. **Biologia plantarum**, v. 48, n. 4, p. 575-581, 1 dez. 2004.
- GIOVANNETTI, M.; MOSSE, B. An Evaluation of Techniques for Measuring Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Infection in Roots. **The New Phytologist**, v. 84, n. 3, p. 489-500, 1980.
- GLOBALFERT. **Outlook 2020**. Disponível em <https://www.globalfert.com.br/outlook-globalfert-2020/>. Acesso em 08 Abr. 2021.
- GOICOECHEA, N. *et al.* Selenium fertilization and mycorrhizal technology may interfere in enhancing bioactive compounds in edible tissues of lettuces. **Scientia Horticulturae**, v. 195, p. 163-172, nov. 2015.
- GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, M. F. *et al.* Physiological, Ecological, and Biochemical Implications in Tomato Plants of Two Plant Biostimulants: Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Seaweed Extract. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, 2020.
- GOUDA, S. *et al.* Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in agriculture. **Microbiological Research**, v. 206, p. 131-140, jan. 2018.
- GOVINDARAJULU, M. *et al.* Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Nature**, v. 435, n. 7043, p. 819-823, jun. 2005.
- GOYAL, S. S.; HUFFAKER, R. C. Nitrogen Toxicity in Plants. In: HAUCK, R. D. (Ed.). **Nitrogen in Crop Production**. Madison, WI, USA: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, p. 97-118, 1984.
- GUIMARÃES, M. DE A. *et al.* Produção e sabor dos frutos de tomateiro submetidos a poda apical e de cachos florais. **Horticultura Brasileira**, v. 25, n. 2, p. 265-269, jun. 2007.
- GUIMARÃES, T. G. *et al.* Teores de clorofila determinados por medidor portátil e sua relação com formas de nitrogênio em folhas de tomateiro cultivados em dois tipos de solo. **Bragantia**, v. 58, n. 1, p. 209-216, 1999.

- HAJIBOLAND, R. *et al.* Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi improves salinity tolerance of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. **Plant & Soil**, v. 331, n. 1/2, p. 313–327, jun. 2010.
- HALDAR, S.; SENGUPTA, S. Plant-microbe Cross-talk in the Rhizosphere: Insight and Biotechnological Potential. **The Open Microbiology Journal**, v. 9, n. 1, p. 1–7, 31 mar. 2015.
- HART, M. *et al.* Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi improves the nutritional value of tomatoes. **Mycorrhiza**, v. 25, n. 5, p. 359–376, jul. 2015.
- HASANUZZAMAN, M. *et al.* Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator. **Antioxidants**, v. 9, n. 8, 29 jul. 2020.
- HASSANI, M. A.; DURÁN, P.; HACQUARD, S. Microbial interactions within the plant holobiont. **Microbiome**, v. 6, n. 1, 27 mar. 2018.
- HELGASON, T.; FITTER, A. The ecology and evolution of the arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycologist**, v. 19, p. 96-101, 2005.
- HENZ, G. P. Postharvest losses of perishables in Brazil: what do we know so far? **Horticultura Brasileira**, v. 35, n. 1, p. 6–13, mar. 2017.
- HEUVELINK, E.; BUISKOOL, R. P. M. Influence of Sink-Source Interaction on Dry Matter Production in Tomato. **Annals of Botany**, v. 75, n. 4, p. 381–389, 1 abr. 1995.
- HIJRI, M. Analysis of a large dataset of mycorrhiza inoculation field trials on potato shows highly significant increases in yield. **Mycorrhiza**, v. 26, n. 3, p. 209–214, abr. 2016.
- HOEKSEMA, J. D. *et al.* A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. **Ecology Letters**, v. 13, p. 394-407, 2010.
- HOU, H. J. M. *et al.* Current challenges in photosynthesis: from natural to artificial. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, 2014.
- HRISTOZKOVA, M. *et al.* Mycorrhizal fungi and microalgae modulate antioxidant capacity of basil plants. **Journal of Plant Protection Research**, v. 57, n. 4, 2017.
- HUANG, Z. *et al.* The Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Reactive Oxyradical Scavenging System of Tomato Under Salt Tolerance. **Agricultural Sciences in China**, v. 9, n. 8, p. 1150–1159, ago. 2010.
- IBORT, P. *et al.* Proteomic analysis reveals that tomato interaction with plant growth promoting bacteria is highly determined by ethylene perception. **Journal of Plant Physiology**, v. 220, p. 43–59, jan. 2018.
- ISLAM, M. R. *et al.* Nitrogen-fixing bacteria with multiple plant growth-promoting activities enhance growth of tomato na red pepper. **J. Basic Microbiol.**, 53: p. 1004-1015, 2013.

INTERNATIONAL FERTILIZER ASSOCIATION (IFA). **Databases**. 2018. Disponível em: <https://www.ifastat.org/databases/plant-nutrition>. Acesso em: 08 jan. 2021.

JAMIOŁKOWSKA, A. et al. Mycorrhizal inoculation as an alternative for the ecological production of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). **International Agrophysics**, v. 34, n. 2, p. 253–264, 3 abr. 2020.

JAVANMARDI, J.; KUBOTA, C. Variation of lycopene, antioxidant activity, total soluble solids and weight loss of tomato during postharvest storage. **Postharvest Biology and Technology**, v. 41, n. 2, p. 151–155, ago. 2006.

JHA et al. *Enterobacter*: Role in Plant Growth Promotion. In: MAHESHWARI, D. K. (Ed.). **Bacteria in Agrobiology: Plant Growth Responses**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011. p.159-182.

JOHNSON, N. C. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. **New Phytologist**, 185: p. 631-647, 2010.

JORGE, M. F. et al. Physicochemical characteristics, antioxidant capacity and phenolic compounds of tomatoes fertigated with different nitrogen rates. **Revista Caatinga**, v. 30, n. 1, p. 237–243, mar. 2017.

JOSHI, R.; CHINNUSAMY, V. Antioxidant enzymes: defense against high temperature stress. In: AHMAD, P. (Ed.). **Oxidative Damage to Plants**. Elsevier, 2014, p. 369-396.

KAPOOR, R.; SINGH, N. Arbuscular Mycorrhiza and Reactive Oxygen Species. In: WU, Q.-S. (Ed.). **Arbuscular Mycorrhizas and Stress Tolerance of Plants**. Singapore: Springer Singapore, 2017. p. 225-243.

KASAMPALIS, D. S.; TSOUVALTZIS, P.; SIOMOS, A. S. Chlorophyll fluorescence, non-photochemical quenching and light harvesting complex as alternatives to color measurement, in classifying tomato fruit according to their maturity stage at harvest and in monitoring postharvest ripening during storage. **Postharvest Biology and Technology**, v. 161, mar. 2020.

KEYMER, A. et al. Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. **eLife**, v. 6, 20 jul. 2017.

KHUDAIRI, A. K. The Ripening of Tomatoes: A molecular ecological approach to the physiology of fruit ripening. **American Scientist**, v. 60, n. 6, p. 696–707, 1972.

KLEINHENZ, V. et al. Biomass Accumulation and Partitioning of Tomato under Protected Cultivation in the Humid Tropics. **Europ. J. Hort. Sci.**, 71(4), p. 173-182, 2006.

KOSKE, R. E.; GEMMA, J. N. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. **Mycol. Res.**, 92(4) p. 486-505, 1989.

KOYAMA, A. et al. An empirical investigation of the possibility of adaptability of arbuscular mycorrhizal fungi to new hosts. **Mycorrhiza**, may, 2017.

KUMAR, H. D.; ALOKE, P. Role of biostimulant formulations in crop production: an overview. **International Journal of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine**, v. 8(2), p. 38-46, may, 2020.

LAMBAIS, M. R.; RÍOS-RUIZ, W. F.; ANDRADE, R. M. Antioxidant responses in bean (*Phaseolus vulgaris*) roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 160, n. 2, p. 421–428, 1 nov. 2003.

LANA, M. M. Perdas e desperdício de hortaliças no Brasil. In: **Perdas e desperdício de alimentos**: estratégias para a redução. Brasília, DF: Câmara dos Deputados, Edições Câmara, 2018. p. 87-114.

LEIGH, J.; HODGE, A.; FITTER, A. H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. **New Phytologist**, v. 181, n. 1, p. 199–207, 2009.

LI, H. et al. Control of Tomato yellow leaf curl virus disease by *Enterobacter asburiae* BQ9 as a result of priming plant resistance in tomatoes. **Turk J Biol**, 40: p. 150-159, 2016.

LIBA, C. M. et al. Nitrogen-fixing chemo-organotrophic bacteria isolated from cyanobacteria-deprived lichens and their ability to solubilize phosphate and to release amino acids and phytohormones. **Journal of Applied Microbiology**, v. 101, n. 5, p. 1076–1086, 2006.

LOLI, A. C.; TOMIO, G. V. O vermelho do tomate em diferentes níveis de maturação calculado por índices de refletância. **Tech & Campo** v. 1, n. 1, p. 17-31, jan./jun. 2018.

LÓPEZ CAMELO, A. F.; GÓMEZ, P. A. Comparison of color indexes for tomato ripening. **Horticultura Brasileira**, v. 22, n. 3, p. 534–537, set. 2004.

LORENZO, J. M. et al. Bioactive peptides as natural antioxidants in food products – A review. **Trends in Food Science & Technology**, v. 79, p. 136–147, set. 2018.

LU, S.; BRAUNBERGER, P. G.; MILLER, M. H. Response of vesicular-arbuscular mycorrhizas of maize to various rates of P addition to different rooting zones. **Plant and Soil**, v. 158, n. 1, p. 119–128, 1 jan. 1994.

LUSSO, M.F.G.; PASCHOLATI, S.F. Activity and isoenzymatic pattern of soluble peroxidases in maize tissues after mechanical injury or fungal inoculation. **Summa Phytopathologica**. v.25, p.244-249. 1999

MAAITAH, S. A.; MAHADEEEN, A. Y.; AL-KARAKI, G. N. Response of Potted-Grown Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill var. Lorely F1) to AMF Inoculation with Organic and Inorganic Fertilizer. **Environ. Sci.**, 2014.

MAGGIO, A. et al. Salt stress response in tomato beyond the salinity tolerance threshold. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 3, p. 276–282, abr. 2007.

- MAGUIRE, J. D. Speed of Germination—Aid In Selection And Evaluation for Seedling Emergence And Vigor. **Crop Science**, v. 2, n. 2, p. 176-177, 1962.
- MANGMANG *et al.* Early seedling growth response of lettuce, tomato and cucumber to *Azospirillum brasilense* inoculated by soaking and drenching. **Hortic. Sci.** (42) p. 37-46, 2015
- MANIKANDAN, R. *et al.* Standardization of liquid formulation of *Pseudomonas fluorescens* Pf1 for its efficacy against *Fusarium wilt* of tomato. **Biol. Control**, (54) p. 83-89, 2010.
- MARINA, M. *et al.* Mechanisms of plant protection against two oxalate-producing fungal pathogens by oxalotrophic strains of *Stenotrophomonas* spp. **Plant Molecular Biology**, v. 100, n. 6, p. 659–674, ago. 2019.
- MARTENS, S.; MITHÖFER, A. Flavones and flavone synthases. **Phytochemistry**, v. 66, n. 20, p. 2399–2407, out. 2005.
- MATTEDI, A. P. *et al.* Qualidade dos frutos de genótipos de tomateiro do banco de germoplasma de hortaliças da Universidade Federal de Viçosa. **Revista Ceres**, v. 58, n. 4, p. 525–530, ago. 2011.
- MCCULLY, M. E.; CANNY, M. J. Pathways and processes of water and nutrient movement in roots. **Plant and Soil**, v. 111, n. 2, p. 159–170, 1 out. 1988.
- MIRANDA, J. C. C. D.; HARRIS, P. J. Effects of soil phosphorus on spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, v. 128, n. 1, p. 103–108, 1994.
- MIRANSARI, M. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 89, n. 4, p. 917–930, 1 fev. 2011.
- MODOLON, T. A. *et al.* Qualidade pós-colheita de frutos de tomateiro submetidos a preparados em altas diluições. **Horticultura Brasileira**, v. 30, n. 1, p. 58–63, mar. 2012.
- MOHAMED, H. A.; BARRY, K. M.; MEASHAM, P. F. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in establishment and water balance of tomato seedlings and sweet cherry cuttings in low phosphorous soil. **Acta Horticulturae**, n. 1112, p. 109–116, mar. 2016.
- MURCHIE, E. H.; PINTO, M.; HORTON, P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research. **New Phytologist**, v. 181, n. 3, p. 532–552, 2009.
- MWENDWA *et al.* Characterization of postharvest physiology attributes of six commercially grown tomato varieties in Kenya. **African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development**, v. 16, n. 1, p. 10613–10635, 8 mar. 2016
- NAGY, R. *et al.* Mycorrhizal phosphate uptake pathway in tomato is phosphorus-repressible and transcriptionally regulated. **New Phytologist**, v. 181, n. 4, p. 950–959, 2009.

- NAHER, U. A.; OTHMAN, R.; PANHWAR, Q. A. Beneficial Effects of Mycorrhizal Association for Crop Production in the Tropics - A Review. **Int. J. Agric. Biol.**, v. 15, n. 5, p. 9, 2013.
- NANJUNDAPPA, A. *et al.* Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and *Bacillus* spp. in soil enhancing growth of crop plants. **Fungal Biology and Biotechnology**, v. 6, n. 1, p. 23, 28 nov. 2019.
- NEDOROST, L.; POKLUDA, R. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on tomato yield and nutrient uptake under different fertilization levels. **Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis**, v. 60, n. 8, p. 181–186, 2012.
- NEDOROST, L.; VOJtíšková, J.; POKLUDA, R. Influence of watering regime and mycorrhizal inoculation on growth and nutrient uptake of pepper (*Capsicum annuum* L.). **Acta Horticulturae**, n. 1038, p. 559–564, jun. 2014.
- NJERU, E. M. *et al.* Contrasting effects of cover crops on 'hot spot' arbuscular mycorrhizal fungal communities in organic tomato. **Biology and Fertility of Soils**, v. 51, n. 2, p. 151–166, fev. 2015.
- OMS-OLIU, G. *et al.* Metabolic characterization of tomato fruit during preharvest development, ripening, and postharvest shelf-life. **Postharvest Biology and Technology**, v. 62, n. 1, p. 7–16, out. 2011.
- ORT, D. R. *et al.* Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 28, p. 8529–8536, 14 jul. 2015.
- ORTAS, I. *et al.* Selection of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Species for Tomato Seedling Growth, Mycorrhizal Dependency and Nutrient Uptake. **Europ. J. Hort. Sci.**, 78(5) p. 209-218, 2013.
- ORTAS, I. Under filed conditions, mycorrhizal inoculum effectiveness depends on plant species and phosphorus nutrition. **Journal of Plant Nutrition**, v. 42, n. 18, p. 2349–2362, 8 nov. 2019.
- OSENI, T. O.; SHONGWE, N. S.; MASARIRAMBI, M. T. Effect of Arbuscular Mycorrhiza (AM) Inoculation on the Performance of Tomato Nursery Seedlings in Vermiculite. **Int. J. Agric. Biol.**, v. 12, n. 5, p. 5, 2010.
- PÁDUA, T. R. P. Capacidade combinatória de híbridos de tomateiro de crescimento determinado, resistentes a *Begomovirus* e *Tospovirus*. **Pesq. Agropec. Bras.**, v. 45, n.8, p. 818-825, ago. 2010.
- PAPADOPOULOS, A. P.; ORMROD, D. P. Plant spacing effects on growth and development of the greenhouse tomato. **Canadian journal of plant science**, 71: 297-304, jan. 1991.
- PARANÁ. **Levantamento da produção agropecuária**. Disponível em: <http://www.agricultura.pr.gov.br/deral/ProducaoAnual>. Acesso em: 05 Abr. 2021.

- PARK, M. *et al.* Isolation and characterization of diazotrophic growth promoting bacteria from rhizosphere of agricultural crops of Korea. **Microbiological Research**, v. 160, n. 2, p. 127–133, 25 abr. 2005.
- PARTIDA-MARTÍNEZ, L. P.; HEIL, M. The microbe-free plant: fact or artifact? **Frontiers in Plant Science**, v. 2, art. 100, dec. 2011.
- PASZKOWSKI, U. Mutualism and Parasitism: the yin and yang of plant symbioses. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 9, p. 364-370, may 2006.
- PASZKOWSKI, U.; GUTJAHR, C. Multiple control levels of root system remodeling in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, 2013.
- PAUCEK, I. *et al.* Supplementary LED Interlighting Improves Yield and Precocity of Greenhouse Tomatoes in the Mediterranean. **Agronomy**, v. 10, 12 jul. 2020.
- PAULA, J. T. *et al.* Características físico-químicas e compostos bioativos em frutos de tomateiro colhidos em diferentes estádios de maturação. **Horticultura Brasileira**, v. 33, n. 4, p. 434–440, dez. 2015.
- PEARCY, R. W.; MURAOKA, H.; VALLADARES, F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. **New Phytologist**, v. 166, n. 3, p. 791–800, 2005.
- PÉK, Z.; HELYES, L.; LUGASI, A. Color Changes and Antioxidant Content of Vine and Postharvest-ripened Tomato Fruits. **HortScience**, v. 45, n. 3, p. 466–468, 1 mar. 2010.
- PEREIRA, R. Y. F. *et al.* Perdas pós-colheita de hortifrúti e seus impactos financeiros no varejo do Município de Chapadinha, Maranhão. **Research, Society and Development**, v. 9, n. 8, 6 jul. 2020.
- PÉREZ-PÉREZ, R. *et al.* Aislamiento y caracterización de *Stenotrophomonas* asociada a rizosfera de maíz (*Zea mays* L.). **Cultivos Tropicales**, v. 41, n. 2, jun. 2020.
- PÉREZ-RODRIGUEZ, M. M. *et al.* Native bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Solanum lycopersicum* L. increase tomato seedling growth under a reduced fertilization regime. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, 24 set. 2020.
- PHUKAN, A. *et al.* Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in enhancing the growth of tomato (*Lycopersicum esculentum*). *Adv. Life Sci.*, (5) p. 6230-6233, 2016.
- PINSKI, A. *et al.* Comparative Genomics of *Stenotrophomonas maltophilia* and *Stenotrophomonas rhizophila* Revealed Characteristic Features of Both Species. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 14, jan. 2020.
- PIOTTO, F. A.; PERES, L. E. P. Base genética do hábito de crescimento e florescimento em tomateiro e sua importância na agircultura. **Ciência Rural**, v. 42, n. 11, p. 1941-1946, nov. 2012.

PISOSCHI, A. M.; NEGULESCU, G. P. Methods for Total Antioxidant Activity Determination: A Review. **Biochemistry & Analytical Biochemistry**, v. 01, n. 01, 2012.

PORCEL, R.; AROCA, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 32, n. 1, p. 181–200, 1 jan. 2012.

PORCEL, R.; BAREA, J. M.; RUIZ-LOZANO, J. M. Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. **New Phytologist**, v. 157, n. 1, p. 135–143, jan. 2003.

POSPÍŠIL, P. Molecular mechanisms of production and scavenging of reactive oxygen species by photosystem II. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1817, n. 1, p. 218–231, 1 jan. 2012.

POZO, M. J. *et al.* Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. **New Phytologist**, v. 205, n. 4, p. 1431–1436, 2015.

R Core Team R (2020) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna <https://www.R-project.org>.

RADI, A. J. *et al.* Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus* on tomato promotes increasing yield under organic farming inputs. SUBMITTED

RAMALHO, V. C.; JORGE, N. Antioxidantes utilizados em óleos, gorduras e alimentos gordurosos. **Química Nova**, v. 29, n. 4, jul. 2006.

RASOOL, S. *et al.* Changes in growth, lipid peroxidation and some key antioxidant enzymes in chickpea genotypes under salt stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 35, n. 4, p. 1039–1050, 1 abr. 2013.

RAYAVARAPU, V. G. B.; PADMAVATHI, T. Effect of *Bacillus* sp. and *Glomus monosporum* on growth and antioxidant activity of *Lycopersicum esculentum* (Tomato) plants under salinity stress. **Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology**, 17: p. 342-355, 2016.

ŘEZÁČOVÁ, V.; KONVALINKOVÁ, T.; JANSA, J. Carbon Fluxes in Mycorrhizal Plants. In: VARMA, A.; PRASAD, R.; TUTEJA, N. (Eds.). **Mycorrhiza - Eco-Physiology, Secondary Metabolites, Nanomaterials**. Springer International Publishing, 2017. p. 1–21.

RICHARDS, D. Root-shoot interactions in fruiting tomato plants. In: BROUWER, R. *et al.* (Eds.). **Structure and Function of Plant Roots**, Dordrecht: Springer Netherlands, 1981. p. 373–380.

ROJAS-SÓLIS D.; HERNÁNDEZ-PACHECO C. E.; SANTOYO, G. Evaluation of *Bacillus* and *Pseudomonas* to colonize the rhizosphere na their effect on growth promotion in tomato. **Chapingo Ser. Hortic.**, XXII, p. 45-57, 2016.

ROJAS-SOLÍS, D. et al. *Pseudomonas stutzeri* E25 and *Stenotrophomonas maltophilia* CR71 endophytes produce antifungal volatile organic compounds and exhibit additive plant growth-promoting effects. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 13, p. 46–52, jan. 2018.

RONGA, D. et al. Interaction of Tomato Genotypes and Arbuscular Mycorrhizal Fungi under Reduced Irrigation. **Horticulturae**, v. 5, n. 4, p. 79, dez. 2019.

ROUPHAEL, Y. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. **Scientia Horticulturae**, v. 196, p. 91–108, nov. 2015.

ROYAL SOCIETY (LONDON). **Reaping the benefits science and the sustainable intensification of global agriculture**. London: The Royal Society, 2009.

RUIZ-LOZANO, J. M.; AZCON, R.; PALMA, J. M. Superoxide dismutase activity in arbuscular mycorrhizal *Lactuca sativa* plants subjected to drought stress. **New Phytologist**, v. 134, n. 2, p. 327–333, out. 1996.

RUIZ-SÁNCHEZ, M. et al. The arbuscular mycorrhizal symbiosis enhances the photosynthetic efficiency and the antioxidative response of rice plants subjected to drought stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 11, p. 862–869, jul. 2010.

RYAN, R. P. et al. The versatility and adaptation of bacteria from the genus *Stenotrophomonas*. **Nature Reviews Microbiology**, v. 7, n. 7, p. 514–525, jul. 2009.

SAKAMOTO, T.; MATSUOKA, M. Generating high-yielding varieties by genetic manipulation of plant architecture. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 15, n. 2, p. 144–147, abr. 2004.

SALAS FERNANDEZ, M. G. et al. From dwarves to giants? Plant height manipulation for biomass yield. **Trends in Plant Science**, v. 14, n. 8, p. 454–461, ago. 2009.

SALEH, A. M. et al. Global metabolic changes induced by arbuscular mycorrhizal fungi in oregano plants grown under ambient and elevated levels of atmospheric CO₂. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 151, p. 255–263, jun. 2020.

SALEHI, A. et al. Effect of Organic Fertilizers on Antioxidant Activity and Bioactive Compounds of Fenugreek Seeds in Intercropped Systems with Buckwheat. **Agronomy**, v. 9, n. 7, p. 367, jul. 2019.

SALGADO et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhizal stimulant affect dry matter and nutrient accumulation in bean and soybeans plants. **Pesq. Agropec. Trop. Goiânia**, v. 46, n.4, p. 367-373, oct/dec 2016

SALVADOR, I. et al. Can we conserve trans-resveratrol content and antioxidant activity during industrial production of chocolate? **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 99, n. 1, p. 83–89, 2019.

SALVIOLI, A. et al. The arbuscular mycorrhizal status has an impact on the transcriptome profile and amino acid composition of tomato fruit. **BMC Plant Biology**, v. 12, n. 1, p. 44, 27 mar. 2012.

SANTOS Jr. *et al.* Produção, qualidade e conservação de tomates heterozigotos nos locos *alcobaça, nonripening, ripening inhibitor*. **Pesq. Agropec. Bras.**, v. 40, n. 12, p. 1203-1210, dez. 2005.

SANTOS NETO, J. DOS *et al.* Quality of tomato fruit grown under organic production and treated with by-products of lemon-grass. **Revista ciência agronômica**, v. 47, 2016.

SARLIKOTI, V. *et al.* How plant architecture affects light absorption and photosynthesis in tomato: towards an ideotype for plant architecture using a functional-structural plant model. **Annals of Botany**, v. 108, n. 6, p. 1065–1073, 1 out. 2011.

SCHMIDT, C. S. *et al.* *Stenotrophomonas rhizophila* DSM14405T promotes plant growth probably by altering fungal communities in the rhizosphere. **Biology and Fertility of Soils**, v. 48, n. 8, p. 947–960, nov. 2012.

SCHOEBITZ, M. *et al.* Characterization of Bioactive Compounds in Blueberry and Their Impact on Soil Properties in Response to Plant Biostimulants. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 50, n. 19, p. 2482–2494, 28 out. 2019.

SCHULZ, B.; BOYLE, C. The endophytic continuum. **Mycological Research**, v. 109 (6), p. 661-686, jun. 2005

SCHWARZ, K. *et al.* Desempenho agronômico e qualidade físico-química de híbridos de tomateiro em cultivo rasteiro. **Horticultura Brasileira**, v. 31, n. 3, p. 410–418, set. 2013.

SELEGUINI, A. *et al.* Shelf life and quality of tomato fruits from plants treated with paclobutrazol. **Revista Ceres**, v. 58, n. 4, p. 470–475, ago. 2011.

SELLITTO, V. M. *et al.* Tomato Yield, Quality, Mineral Composition and Antioxidants as Affected by Beneficial Microorganisms Under Soil Salinity Induced by Balanced Nutrient Solutions. **Agriculture**, v. 9, n. 5, p. 110, maio 2019.

SHEWFELT, R. L.; THAI, C. N.; DAVIS, J. W. Prediction of Changes in Color of Tomatoes during Ripening at Different Constant Temperatures. **Journal of Food Science**, v. 53, n. 5, p. 1433–1437, set. 1988.

SHTARK, O. YU. *et al.* Strigolactones as Regulators of Symbiotrophy of Plants and Microorganisms. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 65, n. 2, p. 151–167, 1 mar. 2018.

SINGH, G.; MUKERJI, K. G. Root Exudates as Determinant of Rhizospheric Microbial Biodiversity. In: MUKERJI, K. G.; MANOHARACHARY, C.; SINGH, J. (Eds.). **Microbial Activity in the Rhizosphere**. Soil Biology. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag, 2006. v. 7. p. 39–53.

SINGH, L. P.; GILL, S. S.; TUTEJA, N. Unraveling the role of fungal symbionts in plant abiotic stress tolerance. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 2, p. 175–191, 1 fev. 2011.

SINGH, R. P.; JHA, P. N. The PGPR *Stenotrophomonas maltophilia* SBP-9 Augments Resistance against Biotic and Abiotic Stress in Wheat Plants. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, 2017.

SINGLA, P.; GARG, N. Plant Flavonoids: Key Players in Signaling, Establishment, and Regulation of Rhizobial and Mycorrhizal Endosymbioses. In: VARMA, A.; PRASAD, R.; TUTEJA, N. (Eds.). **Mycorrhiza - Function, Diversity, State of the Art**. Springer International Publishing, 2017. p. 133–176.

SMITH, F. A.; SMITH, S. E. How useful is the mutualism-parasitism continuum of arbuscular mycorrhizal functioning? **Plant and Soil**, v. 363, n. 1, p. 7–18, 1 fev. 2013.

SONG, Y. et al. Enhanced tomato disease resistance primed by arbuscular mycorrhizal fungus. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, 2015.

SOUZA, E. G. F. et al. Emergência e desenvolvimento de mudas de tomate IPA 6 em substratos, contendo esterco ovino. **Revista Ceres**, v. 60, n. 6, p. 902–907, dez. 2013.

SUBRAMANIAN, K. S.; SANTHANAKRISHNAN, P.; BALASUBRAMANIAN, P. Responses of field grown tomato plants to arbuscular mycorrhizal fungal colonization under varying intensities of drought stress. **Scientia Horticulturae**, v. 107, n. 3, p. 245–253, fev. 2006.

SUCHETA et al. Composite edible coatings from commercial pectin, corn flour and beetroot powder minimize post-harvest decay, reduces ripening and improves sensory liking of tomatoes. **International Journal of Biological Macromolecules**, v. 133, p. 284–293, jul. 2019.

SULERIA, H. A. R.; BARROW, C. J.; DUNSHEA, F. R. Screening and Characterization of Phenolic Compounds and Their Antioxidant Capacity in Different Fruit Peels. **Foods**, v. 9, n. 9, p. 1206, 1 set. 2020.

SUN, S. et al. An Active Factor from Tomato Root Exudates Plays an Important Role in Efficient Establishment of Mycorrhizal Symbiosis. **PLOS ONE**, v. 7, n. 8, 21 ago. 2012.

SUN, X. et al. Identification and Characterization of EI (Elongated Internode) Gene in Tomato (*Solanum lycopersicum*). **International Journal of Molecular Sciences**, v. 20, n. 9, p. 2204, 5 maio 2019.

SVENNINGSEN, N. B. et al. Suppression of the activity of arbuscular mycorrhizal fungi by the soil microbiota. **The ISME Journal**, v. 12, n. 5, p. 1296–1307, maio 2018.

SWAMY, M. K.; AKHTAR, MOHD. S.; SINNIAH, U. R. Root Exudates and Their Molecular Interactions with Rhizospheric Microbes. In: HAKEEM, K. R.; AKHTAR, M. S. (Eds.). **Plant, Soil and Microbes**, Springer International Publishing, 2016. p. 59–77.

SZCZAŁBA, M. *et al.* Comprehensive insight into arbuscular mycorrhizal fungi, *Trichoderma* spp. and plant multilevel interactions with emphasis on biostimulation of horticultural crops. **Journal of Applied Microbiology**, v. 127, n. 3, p. 630–647, 2019.

TALAAT, N. B.; SHAWKY, B. T. Influence of arbuscular mycorrhizae on yield, nutrients, organic solutes, and antioxidant enzymes of two wheat cultivars under salt stress. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 174, n. 2, p. 283–291, 2011.

TAMASLOUKHT, M. *et al.* Root Factors Induce Mitochondrial-Related Gene Expression and Fungal Respiration during the Developmental Switch from Asymbiosis to Presymbiosis in the Arbuscular Mycorrhizal Fungus *Gigaspora rosea*. **Plant Physiology**, v. 131, n. 3, p. 1468–1478, 1 mar. 2003.

TAN, S. *et al.* Lycopene, polyphenols and antioxidant activities of three characteristic tomato cultivars subjected to two drying methods. **Food Chemistry**, v. 338, fev. 2021.

TAWARAYA, K.; HASHIMOTO, K.; WAGATSUMA, T. Effect of root exudate fractions from P-deficient and P-sufficient onion plants on root colonisation by the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita*. **Mycorrhiza**, v. 8, n. 2, p. 67–70, 1 set. 1998.

TEWOLDE, F. T. *et al.* Nighttime Supplemental LED Inter-lighting Improves Growth and Yield of Single-Truss Tomatoes by Enhancing Photosynthesis in Both Winter and Summer. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, 2016.

THIRKELL, T. J. *et al.* Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours? Considerations for achieving food security. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 4, p. 921–929, 2017.

TIAN, B. *et al.* Increasing flavonoid concentrations in root exudates enhance associations between arbuscular mycorrhizal fungi and an invasive plant. **The ISME Journal**, p. 1–12, 10 fev. 2021.

TIZIANI, R. *et al.* Phosphorus deficiency changes carbon isotope fractionation and triggers exudate reacquisition in tomato plants. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, 29 set. 2020.

TURNER, T. R.; JAMES, E. K.; POOLE, P. S. The plant microbiome. **Genome Biology**, 14:209, 2013.

UMESHA, S. Phenylalanine ammonia lyase activity in tomato seedlings and its relationship to bacterial canker disease resistance. **Phytoparasitica**, 34(1), p. 68-71, 2006.

VALENTINE, A. J.; OSBORNE, B. A.; MITCHELL, D. T. Interactions between phosphorus supply and total nutrient availability on mycorrhizal colonization, growth and photosynthesis of cucumber. **Scientia Horticulturae**, v. 88, n. 3, p. 177–189, maio 2001.

- VAN DER HEIJDEN, M. G. A. *et al.* Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. **New Phytologist**, v. 205, n. 4, p. 1406–1423, mar. 2015.
- VANNETE, R. L.; HUNTER, M. D. Plant defence theory re-examined: nonlinear expectations based on the costs and benefits of resource mutualism. **Journal of Ecology**, v. 99, p. 66-76, 2011.
- VERBRUGGEN, E. *et al.* Positive effects of organic farming on below-ground mutualists: large-scale comparison of mycorrhizal fungal communities in agricultural soils. **New Phytologist**, v. 186, n. 4, p. 968–979, 2010.
- WAGG, C. *et al.* Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant–plant competition. **Ecology**, v. 92, n. 6, p. 1303–1313, 2011.
- WANG, B.; QIU, Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. **Mycorrhiza**, v. 16, n. 5, p. 299–363, 1 jul. 2006.
- WANG, F. *et al.* *In situ* stable isotope probing of phosphate-solubilizing bacteria in the hyphosphere. **Journal of Experimental Botany**, v. 67, n. 6, p. 1689–1701, mar. 2016.
- WEIJSCHEDÉ, J. *et al.* Variation in petiole and internode length affects plant performance in *Trifolium repens* under opposing selection regimes. **Evolutionary Ecology**, v. 22, n. 3, p. 383–397, maio 2008.
- WIDNYANA, I. K.; JAVANDIRA, C. Activities *Pseudomonas* spp. and *Bacillus* sp. to stimulate germination and seedling growth of tomato plants. **Agric. Sci. Procedia**, 9: p. 419-423, 2016.
- WILLIS, A.; RODRIGUES, B. F.; HARRIS, P. J. C. The Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 32, n. 1, p. 1–20, jan. 2013.
- WU, Q.-S.; SRIVASTAVA, A. K.; ZOU, Y.-N. AMF-induced tolerance to drought stress in citrus: A review. **Scientia Horticulturae**, v. 164, p. 77–87, dez. 2013.
- WU, Q.-S.; ZOU, Y.-N.; FATHI ABD-ALLAH, E. Mycorrhizal Association and ROS in Plants. In: AHMAD, P. (Ed.) **Oxidative Damage to Plants**. Elsevier, 2014. p. 453–475.
- XIAO, F. *et al.* Effects of day and night temperature on photosynthesis, antioxidant enzyme activities, and endogenous hormones in tomato leaves during the flowering stage. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v. 93, n. 3, p. 306–315, 4 maio 2018.
- XIE, L. *et al.* Species-specific synergistic effects of two plant growth—promoting microbes on green roof plant biomass and photosynthetic efficiency. **PLOS ONE**, v. 13, n. 12, 31 dez. 2018.
- ZAMIOUDIS, C.; PIETERSE, C. M. J. Modulation of host immunity by beneficial microbes. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 25, n. 2, p. 139-150, 2012.

- ZHANG, L. *et al.* Hyphosphere interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate solubilizing bacterium promote phytate mineralization in soil. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 74, p. 177–183, jul. 2014.
- ZHANG, L. *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi stimulate organic phosphate mobilization associated with changing bacterial community structure under field conditions. **Environmental Microbiology**, v. 20, n. 7, p. 2639–2651, jul. 2018.
- ZHU, X.-C.; SONG, F.-B.; XU, H.-W. Arbuscular mycorrhizae improves low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis. **Plant and Soil**, v. 331, n. 1, p. 129–137, 1 jun. 2010.
- ZHU, X.-G.; SONG, Q.; ORT, D. R. Elements of a dynamic systems model of canopy photosynthesis. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 15, n. 3, p. 237–244, jun. 2012.
- ZIANE, H. *et al.* Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Fertilization Levels on Industrial Tomato Growth and Production. **International Journal of Agriculture and Biology**, v. 19, n. 02, p. 341–347, 1 mar. 2017.
- ZOUARI, I. *et al.* From root to fruit: RNA-Seq analysis shows that arbuscular mycorrhizal symbiosis may affect tomato fruit metabolism. **BMC Genomics**, v. 15, n. 1, p. 221, 21 mar. 2014.
- ZULUAGA, M. Y. A. *et al.* Diversity and plant growth-promoting functions of diazotrophic/N-scavenging bacteria isolated from the soils and rhizospheres of two species of *Solanum*. **PLOS ONE**, v. 15, n. 1, 10 jan. 2020.