

UFRRJ
INSTITUTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
AGRONOMIA - CIÊNCIA DO SOLO

TESE

Ocorrência e Uso de Fungos Micorrízicos
Arbusculares no Cultivo do Lúpulo

Anastácia Perci Campos de Almeida

2025



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA –
CIÊNCIA DO SOLO**

**OCORRÊNCIA E USO DE FUNGOS MICORRÍZICOS
ARBUSCULARES NO CULTIVO DO LÚPULO**

ANASTÁCIA PERCI CAMPOS DE ALMEIDA

Sob a orientação do Professor
Ricardo Luiz Louro Berbara

e Coorientação do Pesquisador
Orivaldo José Saggin-Júnior

Tese submetida como requisito parcial
para obtenção do grau de **Doutora**, no
Programa de Pós-Graduação em
Agronomia, Área de Concentração em
Organismos do Solo e Interação com
Plantas.

Seropédica, RJ
Dezembro, 2025

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central/Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada
Com os dados fornecidos pelo(a) Autor(a)

A447c

Almeida Anastácia Perci Campos de, 1986-
Ocorrência e uso de fungos micorrízicos arbusculares no cultivo de lúpulo/
Anastácia Perci Campos de Almeida. – Seropédica, 2025.
80 f. : il.

Orientador: Ricardo Luis Louro Berbara.
Tese(Doutorado). -- Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Pós-
Graduação em Agronomia – Ciência do Solo, 2025.

1. Bioinsumos. 2. *Humulus lupulus*. 3. Manejo ecológico do solo. I. Berbara,
Ricardo Luis Louro, 1957-, orient. II Universidade Federal Rural do Rio de
Janeiro. Programa de Pós-Graduação em Agronomia-Ciência do Solo III.
Título.

**O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de
Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.**

É permitida a cópia parcial ou total desta Tese, desde que seja citada a fonte.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE
JANEIRO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
AGRONOMIA (CIÊNCIAS DO SOLO)



HOMOLOGAÇÃO DE TESE DE DOUTORADO Nº 15 / 2025 - CPGACS (12.28.01.00.00.00.27)

Nº do Protocolo: 23083.048662/2025-50

Seropédica-RJ, 26 de agosto de 2025.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO

INSTITUTO DE AGRONOMIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA - CIÊNCIA DO SOLO

ANASTÁCIA PERCI CAMPOS DE ALMEIDA

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutora**, no Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Ciência do Solo, Área de Concentração em Biologia do Solo.

TESE APROVADA EM 21/8/2025.

Ricardo Luiz Louro Berbara. Ph.D. UFRRJ
(Orientador)

Andrés Calderín García. Dr. UFRRJ
Mariella Camardelli Uzêda. Dra. Embrapa Agrobiologia
Jessé Valentim dos Santos. Dr. UFMT
Marco Aurélio Carbone Carneiro. Dr. UFPA

(Assinado digitalmente em 27/08/2025 09:35)
ANDRÉS CALDERÍN GARCÍA
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptS (12.28.01.00.00.00.33)
Matrícula: 1399485

(Assinado digitalmente em 27/08/2025 12:00)
RICARDO LUIZ LOURO BERBARA
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptS (12.28.01.00.00.00.33)
Matrícula: 387406

(Assinado digitalmente em 12/09/2025 11:13)
MARIELLA CAMARDELLI UZÊDA
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 465.566.305-78

(Assinado digitalmente em 09/12/2025 15:30)
MARCO AURÉLIO CARBONE CARNEIRO
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 093.852.608-12

(Assinado digitalmente em 26/08/2025 13:47)
JESSÉ VALENTIM DOS SANTOS
ASSINANTE EXTERNO
CPF: 053.710.804-14

Visualize o documento original em <https://sipac.ufrrj.br/public/documentos/index.jsp> informando seu número: **15**, ano: **2025**, tipo: **HOMOLOGAÇÃO DE TESE DE DOUTORADO**, datade emissão: **26/08/2025** e o código de verificação: **8d2d2bab8e**

DEDICATÓRIA

À vida
À Terra
À ciência
À ecologia
À evolução
À sabedoria
À diversidade
À humanidade
À espiritualidade

AGRADECIMENTOS

Gratidão à minha mãe e ao meu pai. Gratidão à Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Gratidão ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Ciência do solo. Gratidão ao Instituto de Agronomia. Gratidão ao Departamento de Solos. Gratidão à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior. Gratidão à Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico. Gratidão à César Lattes. Gratidão à Johanna Döbereiner. Gratidão aos cientistas. Gratidão aos professores. Gratidão aos técnicos. Gratidão aos analistas. Gratidão aos terceirizados. Gratidão à Embrapa Agrobiologia. Gratidão ao Laboratório de Micorrizas. Gratidão ao Ministério da Educação. Gratidão ao Brasil. Gratidão ao Rio de Janeiro. Gratidão à Seropédica. Gratidão à Baixada Fluminense. Gratidão aos humanos. Gratidão aos microrganismos. Gratidão ao Fungos Micorrízicos Arbusculares. Gratidão ao Lúpulo. Gratidão ao Grupo Petrópolis. Gratidão ao Viveiro Ninkasi. Gratidão aos amigos. Gratidão à espiritualidade. Gratidão aos educadores. Gratidão à Mãe Terra. Gratidão ao Universo. Gratidão à Anastácia Perci Campos de Almeida. Gratidão aos seres humanos!

BIOGRAFIA

Anastácia Perci Campos de Almeida nasceu em 31 de março de 1986. Sempre foi uma criança alegre e espontânea. Na Escola Municipal José Enrique Rodó aprendeu a escrever e a compreender o que era a preservação da natureza. Adorava as feiras científicas, se dedicava com entusiasmo. Promovia reuniões em sua casa para os trabalhos ficarem excelentes. O primeiro trabalho científico foi sobre a combustão. Anastácia não identificou facilmente que um dia poderia vir a ser cientista, mas a consciência de ajudar a humanidade e conservar a natureza, sempre esteve presente em seus pensamentos, objetivos e coração. Anastácia terminou o ensino fundamental na Escola Municipal Campos dos Afonsos. Concluiu seu Ensino Médio na instituição pública FAETEC-Adolpho Bloch. Tornou-se Engenheira Agrônoma, Mestra em Agricultura Orgânica e Doutora em Ciência do Solo (em breve) pela Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Além de ser especialista em Assistência Técnica e Extensão Rural pela Universidade Federal Fluminense. E a missão da cientista Anastácia Perci em ajudar a humanidade e conservar a natureza está apenas começando... mais vitórias virão em sua vida e até a sua morte haverá muito êxito para a ciência, para a educação, para a humanidade e para o planeta Terra. Axé!!!!

RESUMO GERAL

ALMEIDA, Anastácia Perci Campos de. **Ocorrência e uso de fungos micorrízicos arbusculares no cultivo de lúpulo**. 2025. 80f. Tese (Doutorado em Agronomia, Ciência do Solo). Instituto de Agronomia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2025.

O cultivo do lúpulo (*Humulus lupulus* L.) no Brasil expande-se em um cenário climático desafiador, exigindo soluções biotecnológicas que garantam produtividade e qualidade fitoquímica sob estresses hídricos e térmicos. Esta tese investigou a dinâmica da comunidade de Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMAs) em campo (Capítulo I) e a eficiência funcional de isolados selecionados (Capítulo II), visando o desenvolvimento de estratégias de manejo adaptativo. O Capítulo I analisou a comunidade de FMAs na rizosfera do lúpulo cv. 'Cascade' sob manejo orgânico em Latossolo tropical. A comunidade de propágulos (22 espécies identificadas) não foi modulada pelas doses de Composto Orgânico Fermentado (COF), mas sim pelo estágio fenológico do hospedeiro, com densidade e diversidade significativamente maiores na fase de dormência (ID) em relação à fase vegetativa. A ausência de resposta-dose ao COF foi atribuída ao efeito supressor do fósforo mineral residual (*P-background*) do ciclo anterior. Atributos edáficos (acidez potencial e Ca^{2+}) emergiram como os principais filtros ambientais determinantes na partição de nicho das espécies. O Capítulo II teve como objetivo a seleção de estirpes de FMAs para o lúpulo cv. 'Comet' em casa de vegetação, comparando dez isolados do CRB-JD com dois inoculantes comerciais. A Análise de Componentes Principais (PCA) revelou uma clara dicotomia funcional na alocação de recursos: o controle químico (Z2) atingiu a máxima biomassa, mas sofreu o Efeito de Diluição Nutricional (inversão da hierarquia de Mg, K, Ca); em contraste, os FMAs promoveram otimização metabólica e maior densidade nutricional. A seleção culminou na validação de isolados de elite: RHCL e DEHE foram os mais eficientes na maximização de biomassa e vigor vegetativo, enquanto ACCO (*Acaulospora colombiana*) destacou-se como um estrategista funcional ruderal, apresentando o topo da concentração de todos os macronutrientes foliares, mas menores investimentos na biomassa, devida à alta esporulação. Os resultados demonstram que a eficácia da simbiose em lúpulo é fortemente dependente do genótipo fúngico e do contexto edafoclimático. O manejo de FMAs deve ser ajustado à fenologia da planta em campo e priorizar a seleção de estirpes nativas (CRB-JD) que ofereçam resiliência fisiológica e qualidade nutricional (ACCO) em detrimento da busca por crescimento massivo imediato (Z2), fornecendo um pilar biotecnológico crucial para a sustentabilidade da lupulicultura tropical.

Palavras-chave: Bioinsumos. *Humulus lupulus*. Manejo ecológico do solo.

GENERAL ABSTRACT

ALMEIDA, Anastácia Perci Campos de. **Occurrence and use of arbuscular mycorrhizal fungi in hop cultivation**. 2025. 80p. Thesis (Doctor in Agronomy, Soil Science). Instituto de Agronomia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2025.

Hop (*Humulus lupulus* L.) cultivation in Brazil is expanding in a challenging climatic scenario, demanding biotechnological solutions that guarantee productivity and phytochemical quality under water and thermal stresses. This thesis investigated the dynamics of the Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) community in the field (Chapter I) and the functional efficiency of selected isolates (Chapter II), aiming at the development of adaptive management strategies. Chapter I analyzed the AMF community in the rhizosphere of hop cv. 'Cascade' under organic management in a tropical Oxisol. The propagule community (22 identified species) was not modulated by doses of Fermented Organic Compound (COF), but rather by the phenological stage of the host, with significantly higher density and diversity in the dormant phase (DP) compared to the vegetative phase. The absence of a dose-response to COF was attributed to the suppressive effect of residual mineral phosphorus (P-background) from the previous cycle. Edaphic attributes (potential acidity and Ca^{2+}) emerged as the main environmental filters determining the niche partitioning of the species. Chapter II aimed to select AMF strains for the hop cv. 'Comet' in a greenhouse, comparing ten isolates from CRB-JD with two commercial inoculants. Principal Component Analysis (PCA) revealed a clear functional dichotomy in resource allocation: the chemical control (Z2) achieved maximum biomass but suffered the Nutritional Dilution Effect (inversion of the Mg, K, Ca hierarchy); in contrast, the AMF promoted metabolic optimization and higher nutritional density. The selection culminated in the validation of elite isolates: RHCL and DEHE were the most efficient in maximizing biomass and vegetative vigor, while ACCO (*Acaulospora colombiana*) stood out as a ruderal functional strategist, presenting the highest concentration of all foliar macronutrients, but lower investments in biomass due to high sporulation. The results demonstrate that the effectiveness of symbiosis in hops is strongly dependent on the fungal genotype and the edaphoclimatic context. The management of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) should be adjusted to the plant's phenology in the field and prioritize the selection of native strains (CRB-JD) that offer physiological resilience and nutritional quality (ACCO) over the pursuit of immediate massive growth (Z2), providing a crucial biotechnological pillar for the sustainability of tropical hop cultivation.

Keywords: Bioinputs. *Humulus lupulus*. Ecological soil management.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Fungos micorrízicos arbusculares identificados do cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’, com adição de composto orgânico fermentado, na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, em diferentes estádios fenológicos da cultura, vegetativo e dormência. As imagens estão organizadas de acordo com a frequência de ocorrência, apresentando o nome da espécie: A) *Glomus macrocarpum*; B) *Rhizoglomus microaggregatum*; C) *Glomus* sp.; D) *Glomus glomerulatum*; E) *Glomus clavisporum*; F) *Gigaspora* sp.; G) *Ambispora leptoticha*; H) *Glomus tortuosum*; I) *Glomus multicaule*; J) *Glomus sinuosum*; K) *Acaulospora foveata*; L) *Acaulospora scrobiculata*; M) *Glomus* sp2.; N) *Racocetra* sp.; O) *Racocetra fulgida*; P) *Acaulospora denticulata*; Q) *Glomus* sp1.; R) *Glomus* sp3.; S) *Acaulospora laevis* e T) *Rhizophagus fasciculatus*. Fonte: Elaborado pela Autora..... 17
- Figura 2.** Índice de diversidade de Shannon (H') da comunidade de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) na rizosfera de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. ‘Cascade’) nos estádios fenológicos Vegetativo e Dormência, na Fazenda São Francisco, Teresópolis-RJ. As barras cinzas representam a média e as linhas verticais indicam o erro padrão da média. Os pontos dispersos representam as observações individuais de cada parcela. Letras distintas sobre as barras indicam diferença estatística significativa pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Fonte: Elaborado pela Autora. 18
- Figura 3.** Escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) das espécies de FMAs identificadas nos diferentes estádios fenológicos, vegetativo (VV) e dormência (ID), no cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF), na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil. A distância de Jaccard está representada pelas setas, onde seu comprimento representa a similaridade (menor) e dissimilaridade (maior) entre as fases fenológicas e as espécies de FMAs. ACFO, *Acaulospora foveata*. ACLA, *Acaulospora laevis*. AMLE, *Ambispora leptoticha*. GISP, *Gigaspora* sp. GLGL, *Glomus glomerulatum*. GLMA, *Glomus macrocarpum*. GLMU, *Glomus multicaule*. GLSP, *Glomus* sp. GLSP1, *Glomus* sp1. GLSP2, *Glomus* sp2. GLSP3, *Glomus* sp3. RAFU, *Racocetra fulgida*. RASP, *Racocetra* sp. RHFA, *Rhizophagus fasciculatus*. RHMI, *Rhizoglomus microaggregatum*. SCCL, *Glomus clavisporum*. SCSI, *Glomus sinuosum*. SITO, *Glomus tortuosum*. Fonte: Elaborado pela Autora..... 19
- Figura 4.** Número de espécies de FMAs, nos diferentes estádios fenológicos, vegetativo (VV) e dormência (ID), no cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF), na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, sendo aplicadas: 0, 1, 2, 4, 8 e 16 toneladas de COF por hectare. Letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas às doses diferentes de COF aplicadas e letras minúsculas distintas representam diferenças significativas entre os estádios fenológicos, VV e ID, pelo teste de médias Tukey a 5%. Fonte: Elaborado pela Autora. 20
- Figura 5.** Número de esporos de FMAs, nos diferentes estádios fenológicos, vegetativo (VV) e dormência (ID), no cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF), na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, sendo aplicadas: 0, 1, 2, 4, 8 e 16 toneladas de COF por hectare. Letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas às doses diferentes de COF aplicadas e letras minúsculas distintas representam diferenças significativas entre os estádios fenológicos, VV e ID, pelo teste de médias Tukey a 5%. Fonte: Elaborado pela Autora. 21
- Figura 6.** Biplot da análise canônica de coordenadas principais (CAP) correlacionando os atributos químicos do solo e a ocorrência de espécies de FMAs, em diferentes estádios fenológicos, vegetativo (VV) e dormência (ID), no cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ com

diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF), na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil. A distância de Jaccard está representada pelas setas, onde seu comprimento representa a similaridade/dissimilaridade entre os atributos do solo e as espécies de FMAs. Acidez ativa (pH); acidez potencial (H.AI); teores de potássio (K), fósforo (P), cálcio (Ca) e magnésio (Mg). ACDE, *Acaulospora denticulata*; ACFO, *Acaulospora foveata*; ACLA, *Acaulospora laevis*. ACSC, *Acaulospora scrobiculata*. AMLE, *Ambispora leptoticha*. GISP, *Gigaspora* sp; GLGL, *Glomus glomerolatum*. GLMA, *Glomus macrocarpum*. GLMU, *Glomus multicaule*. GLSP, *Glomus* sp. GLSP2, *Glomus* sp.2. GLSP3, *Glomus* sp.3. RHMI, *Rhizoglossum microaggregatum*. RHFA, *Rhizophagus fasciculatus*. SCCL, *Glomus clavisporum*. SCSI, *Glomus sinuosum*. SITO, *Glomus tortuosum*. Fonte: Elaborado pela Autora. 22

Figura 7. Esporos de fungos micorrízicos arbusculares isolados e identificados do cultivo de lúpulo cv. 'Cascade', com adição de composto orgânico fermentado, na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, em diferentes estádios fenológicos da cultura, vegetativo e dormência. A) *Acaulospora colombiana* e B) *Entrophospora etunicata*

Fonte: Elaborada pela Autora.

23

Figura 8. Parâmetros de estabelecimento da simbiose micorrízica em plantas de lúpulo (*Humulus lupulus* L.) cv. 'Comet' submetidas a diferentes tratamentos de inoculação. (A) Porcentagem de colonização radicular. (B) Densidade de esporos recuperados em 50 cm³ de solo rizosférico. Nota: As barras representam a Média + Desvio Padrão (n=7). Letras minúsculas distintas sobre as barras indicam diferenças estatísticas significativas entre os tratamentos pelo teste de agrupamento de Scott-Knott (p < 0,05). Tratamentos: ACCO: *Acaulospora colombiana*; ACFO: *A. foveata*; ACSC: *A. scrobiculata*; CEGI: *Cetraspora gilmorei*; CEPE: *C. pellucida*; DEHE: *Dentiscutata heterogama*; GICA: *Gigaspora candida*; GIMA: *G. margarita*; GLFO: *Glomus formosanum*; RHBR: *Rhizophagus intraradices* (inoculante comercial A); RHCL: *R. clarus*; RHEN: *R. intraradices* (inoculante comercial B); Z1: Testemunha Absoluta (sem inoculação); Z2: Testemunha Absoluta (sem inoculação mais dose de P). Fonte: Elaborada pela Autora. 46

Figura 9. Plasticidade da arquitetura radicular e colonização micorrízica em *Humulus lupulus* cv. 'Comet'. (A-C) Imagens digitalizadas (scanner WinRhizo) evidenciando o contraste morfológico entre o tratamento controle adubado Z2 (A) e o tratamento inoculado com RHCL (C). As raízes estão distribuídas em cuba de dimensão 30x40 cm. (B-D) Caracterização qualitativa da superfície radicular (microscopia estereoscópica): (B) Segmento radicular do tratamento Z2 evidenciando ausência de estruturas fúngicas externas; (D) Segmento radicular do tratamento inoculado corado com azul de metila, evidenciando a rede de hifas extrarradiculares e esporos associados ao rizoplane. Nota: As imagens de microscopia (B e D) são ilustrativas da integridade da simbiose e não possuem escala morfométrica direta. Fonte: Elaborada pela Autora. 52

Figura 10. Análise de Componentes Principais (PCA) para a discriminação das estratégias funcionais dos isolados de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) em *Humulus lupulus* cv. 'Comet'. (A) PCA Geral (14 Tratamentos): Explica 76,3% da variância total (PC1: 61,1%; PC2: 15,2%). O biplot evidencia o trade-off entre: (i) O tratamento Z2 (Controle Adubado), isolado na extrema esquerda do PC1, correlacionado aos vetores de Quantidade/Biomassa (Alt, MsPa, SuRz). (ii) Os isolados de FMAs, agrupados à direita, correlacionados aos vetores de Qualidade/Eficiência Nutricional (K, P, Ca, Mg, Col, Esp). (B) PCA de Seleção (13 Tratamentos): Exclui o Z2, focando na separação funcional dos FMAs, e explica 74% da variância (PC1: 52,8%; PC2: 21,1%). O Eixo PC1 neste painel segrega claramente: (i) O Grupo de Máximo Crescimento (GIMA, RHCL) – associado à

Biomassa (Alt, MsPa) – do (ii) Grupo de Eficiência Nutricional/Simbiose (ACFO, ACSC) – associado à Qualidade (P, Col, Esp). O Eixo PC2 segrega a Testemunha Absoluta (Z1) no quadrante de baixo desempenho geral. As variáveis (vetores) são: Alt (Altura), MsPa (Massa Seca Parte Aérea), VoRz (Volume Radicular), SuRz (Superfície Radicular), CRz (Comprimento Radicular), P, K, Ca, Mg (Teores Minerais), Col (Colonização) e Esp (Esporos). Fonte: Elaborada pela Autora..... 55

Figura 11. Mapa de Calor (*Heatmap*) com agrupamento hierárquico das variáveis morfológicas, nutricionais e simbióticas de *Humulus lupulus* cv. 'Comet' sob 14 tratamentos experimentais. Metodologia: A clusterização foi realizada utilizando a distância euclidiana e o método de Ward. A escala cromática representa os valores padronizados (*Z-scores*) de cada variável: Vermelho intenso (valores > 0) indica desempenho superior à média geral, e azul escuro (valores < 0) indica desempenho inferior à média geral. Interpretação: O dendrograma superior (colunas) segrega as variáveis em dois macro-clusters funcionais: "Crescimento/Biomassa" (esquerda) e "Qualidade/Simbiose" (direita). O dendrograma lateral (linhas) isola o Tratamento Z2 (Controle Adubado) no topo, exibindo um padrão de cores quentes para biomassa e cores frias para nutrição, evidenciando visualmente o *trade-off* fisiológico e o Efeito de Diluição. Em contraste, os isolados de FMAs agrupam-se nos clusters inferiores, demonstrando um perfil de Qualidade e Eficiência Nutricional (cores quentes em P, K, Mg, Ca, Col, Esp), a despeito da menor biomassa vegetativa. Fonte: Elaborada pela Autora. 57

Figura 12. Condução do experimento com *Humulus lupulus* cv. 'Comet' em casa de vegetação. (A) Aspecto geral das plantas aos 93 dias após a inoculação (16/08/2023), evidenciando o pleno desenvolvimento vegetativo e o sistema de tutoramento vertical. (B) Fase de instalação do experimento (16/05/2023), detalhando a disposição dos vasos e o sistema de suplementação luminosa artificial utilizado para o manejo do fotoperíodo. Fonte: Elaborada pela Autora..... 73

Figura 13. Raízes de cada tratamento do experimento casa de vegetação com plantas de lúpulo cv. 'Comet' inoculadas com fungos micorrízicos arbusculares. As imagens foram escaneadas usando software de escaneamento, o WinRhizo, com as raízes distribuídas em cuba de dimensão 30x40cm, onde em: A) *Acaulospora colombiana*; B) *Acaulospora foveata*; C) *Acaulospora scrobiculata*; D) *Cetranspora gilmorei*; E) *Cetranspora pellucida*; F) *Dentiscutata heterogama*; G) *Gigaspora candida*; H) *Gigaspora margarita*; I) *Glomus formosanum*; J) *Rhizophagus intraradices* de inoculante comercial Rootella BR Ultra; K) *Rhizophagus clarus*; L) *Rhizophagus intraradices* de inoculante comercial Endofuse; M) Controle não inoculado e N) Controle não inoculada mais dose de P. As demais espécies são oriundas da Coleção de FMAs da Embrapa Agrobiologia pertencente ao Centro de Recursos Biológicos Dra. Johanna Döbereiner. Fonte: Elaborada pela Autora..... 74

Figura 14. Correlograma de Pearson (*r*) demonstrando o grau, o sentido e a significância estatística das associações lineares entre as variáveis morfológicas, nutricionais e simbióticas. Interpretação da Escala: A intensidade da cor indica a força da associação, sendo azul para correlação positiva e vermelho para correlação negativa. Níveis de Significância: As células coloridas com asteriscos representam correlações estatisticamente significativas: (*) $p < 0,05$; (**) $p < 0,01$; (***) $p < 0,001$. As células sem cor e sem asterisco são consideradas não significativas ($p > 0,05$). A matriz reforça as fortes correlações positivas entre variáveis de biomassa (ex: Alt x MsPa) e a associação significativa entre parâmetros de simbiose e a absorção de macronutrientes. Fonte: Elaborada pela Autora. 75

Figura 15. Análise de correlação de Spearman (ρ) entre a porcentagem de colonização radicular e a densidade de esporos de fungos micorrízicos arbusculares em rizosfera de lúpulo cv. 'Comet'. A linha vermelha e a área sombreada representam, respectivamente, o ajuste linear e o intervalo de confiança de 95%. Nota: O coeficiente positivo ($r = 0,33$; $p < 0,01$) indica uma associação significativa e sinérgica entre o investimento fúngico intraradicular (colonização) e extrarradicular (esporulação) nas condições avaliadas. Fonte: Elaborada pela Autora. 79

Figura 16. Croqui campo experimental do cultivo de lúpulo cv. 'Cascade' sob diferentes doses de composto orgânico fermentado, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, sendo aplicadas: 0 (T1), 1 (T2), 2 (T3), 4 (T4), 8 (T5) e 16 (T6) toneladas de composto orgânico por hectare (Silva, 2023). Fonte: Elaborado por Leonardo Lopes da Silva, 2021. 80

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. A frequência (%) das espécies de FMAs no solo rizosférico de cultivo de lúpulo cv. 'Cascade', com adição de composto orgânico fermentado, na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, em diferentes estádios fenológicos da cultura (vegetativo/dormência).....	15
Tabela 2. Parâmetros morfológicos e biomassa da parte aérea de plantas de lúpulo (<i>Humulus lupulus</i> cv. 'Comet') submetidas à inoculação com diferentes isolados de fungos micorrízicos arbusculares.	48
Tabela 3. Parâmetros morfométricos do sistema radicular de plantas de lúpulo (<i>Humulus lupulus</i> cv. 'Comet') submetidas à inoculação com diferentes isolados de fungos micorrízicos arbusculares.	50
Tabela 4. Concentração de macronutrientes na parte aérea de plantas de lúpulo (<i>Humulus lupulus</i> cv. 'Comet') em função da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e suplementação fosfatada (Z2).....	53
Tabela 5. Parâmetros da fertilidade do solo do cultivo de lúpulo cv. 'Cascade' com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF).	73
Tabela 6. Variáveis de Simbiose Micorrízica (Colonização e Esporulação) em raízes de lúpulo (<i>Humulus lupulus</i> cv. 'Comet') sob diferentes tratamentos de inoculação e controle.....	76
Tabela 7. Parâmetros morfológicos e biomassa da parte aérea de plantas de lúpulo (<i>Humulus lupulus</i> cv. 'Comet') sob diferentes inoculações com fungos micorrízicos arbusculares, incluindo os tratamentos controle (Z1 e Z2).....	76
Tabela 8. Parâmetros morfométricos do sistema radicular de plantas de lúpulo (<i>Humulus lupulus</i> cv. 'Comet') sob diferentes inoculações com fungos micorrízicos arbusculares, incluindo os tratamentos controle (Z1 e Z2).....	77
Tabela 9. Biomassa e parâmetros de arquitetura radicular (massa úmida, número de pontas e número de bifurcações) de plantas de lúpulo (<i>Humulus lupulus</i> cv. 'Comet') sob diferentes inoculações com fungos micorrízicos arbusculares, incluindo os tratamentos controle (Z1 e Z2).....	78

LISTA DE ABREVIACÕES

FMA	Fungos Micorrízicos Arbusculares
COF	Composto Orgânico Fermentado
VV	Estádio Fenológico Vegetativo
ID	Estádio Fenológico Dormência
ACDE	<i>Acaulospora denticulata</i>
ACFO	<i>Acaulospora foveata</i>
ACLA	<i>Acaulospora laevis</i>
ACSC	<i>Acaulospora scrobiculata</i>
AMLE	<i>Ambispora leptoticha</i>
GISP	<i>Gigaspora</i> sp.
GLGL	<i>Glomus glomerulatum</i>
GLMA	<i>Glomus macrocarpum</i>
GLMU	<i>Glomus multicaule</i>
GLSP	<i>Glomus</i> sp.
GLSP1	<i>Glomus</i> sp.1
GLSP2	<i>Glomus</i> sp.2
GLSP3	<i>Glomus</i> sp.3
RAFU	<i>Racocetra fulgida</i>
RASP	<i>Racocetra</i> sp.
RHFA	<i>Rhizophagus fasciculatus</i>
RHMI	<i>Rhizoglomus microaggregatum</i>
SCCL	<i>Sclerocystis clavispora</i>
SCSI	<i>Sclerocystis sinuosa</i>
SITO	<i>Sieverdingia tortuosa</i>

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. CAPÍTULO I COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM CULTIVO DE LÚPULO: EFEITO DO COMPOSTO ORGÂNICO FERMENTADO E DA FENOLOGIA EM CONDIÇÕES TROPICAIS.....	3
2.1 RESUMO.....	4
2.2 ABSTRACT.....	5
2.3 INTRODUÇÃO	6
2.4 REVISÃO DE LITERATURA.....	7
2.4.1 FMAs: simbiose, comunidade e engenharia ecossistêmica	7
2.4.2 Limitações edáficas do lúpulo em condições tropicais	8
2.4.3 Desafios ecofisiológicos e tecnológicos em baixas latitudes: luz e arquitetura.....	9
2.4.4 Contribuição bioclimática dos FMAs para o estabelecimento do lúpulo em condições tropicais	10
2.4.5 Resposta dos FMAs à fertilização com COF	11
2.5. MATERIAL E MÉTODOS	12
2.5.1 Área do experimento	12
2.5.2 Campo experimental	12
2.5.3 Amostragem de FMAs	12
2.5.4 Caracterização química do solo	13
2.5.5 Extração e caracterização morfológica de esporos de FMAs	13
2.5.6 Multiplicação da comunidade de FMAs em vasos armadilhas	13
2.5.7 Isolamento de culturas monospóricas	13
2.5.8 Análises estatísticas.....	14
2.6 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	15
2.6.1 Estrutura da comunidade de FMAs: o efeito dominante da fenologia sobre as doses de COF	15
2.6.2 Dinâmica fenológica: o trade-off entre simbiose funcional e sobrevivência.....	18
2.6.3 Ausência de resposta às doses de COF: efeito legado e resiliência homeostática	19
2.6.4 Filtros edáficos determinantes: a partição de nicho via pH e cálcio	21
2.6.5 Potencial de isolados nativos para a lupulicultura	23
2.7 CONCLUSÃO	24
2.8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
3. CAPÍTULO II SELEÇÃO DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES PARA <i>HUMULUS LUPULUS</i> L.: EFICIÊNCIA DE ISOLADOS NATIVOS E COMERCIAIS NO DESENVOLVIMENTO MORFOLÓGICO E NUTRICIONAL	32
3.1 RESUMO.....	33
3.2 ABSTRACT.....	34

3.3 INTRODUÇÃO	35
3.4 REVISÃO DE LITERATURA.....	36
3.4.1 Plantas inoculadas com FMAs: seleção estratégica de fmas, critérios biológicos e regulatórios.....	36
3.5 MATERIAL E MÉTODOS	41
3.5.1 Inoculação de lúpulo cv. Comet com FMAs sob cultivo em casa de vegetação ...	41
3.5.2 Mudas de lúpulo cv. ‘Comet’	41
3.5.3 Caracterização do substrato do experimento.....	41
3.5.4 Inoculação dos tratamentos de FMAs	42
3.5.5 Manejo da irrigação.....	42
3.5.6 Manejo de Adubação de cobertura.....	42
3.5.7 Manejo cultural	42
3.5.8 Manejo de fotoperíodo	43
3.5.9 Manejo de pragas e doenças.....	43
3.5.10 Avaliações de parâmetros da contribuição dos FMAs para o crescimento das mudas de lúpulo	43
3.5.11 Análises estatísticas.....	44
3.6 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	45
3.6.1 Estabelecimento da simbiose micorrízica	45
3.6.2 Variáveis promoção de crescimento e biomassa da parte aérea	46
3.6.3 Morfometria e plasticidade da arquitetura radicular	48
3.6.4 Estado nutricional e eficiência de absorção	52
3.6.5 Discriminação funcional e seleção de isolados via análise multivariada.....	54
3.6.6 Análise integrada (<i>Heatmap</i>): síntese e clusterização funcional.....	56
3.7 CONCLUSÕES	58
3.8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59
4. CONCLUSÕES GERAIS	69
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	70
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS.....	71
7. APÊNDICES	73
8. ANEXO	80

1. INTRODUÇÃO GERAL

O cultivo do lúpulo (*Humulus lupulus* L.), historicamente associado a latitudes temperadas, tem expandido suas fronteiras agroclimáticas para regiões subtropicais e tropicais. Essa expansão é impulsionada pelo dinamismo das cadeias cervejeiras e pela crescente demanda por matérias-primas com identidade territorial (AQUINO et al., 2022). Entretanto, a introdução dessa cultura em ambientes com regimes térmicos elevados e hídricos irregulares (JASTROMBEK et al., 2022) impõe a necessidade de soluções que conciliem produtividade, qualidade fitoquímica e sustentabilidade ecológica (WANG et al., 2024). Neste cenário, os FMAs emergem como aliados estratégicos para o estabelecimento e a resiliência do lúpulo em condições tropicais (CHAUDHARY; POUDYAL; KAUNDAL, 2025).

As mudanças climáticas globais já reconfiguram os limites produtivos da cultura (MOZNY et al., 2023). Modelagens climáticas indicam a intensificação de ondas de calor, alterações nos extremos de precipitação e maior recorrência de eventos de seca (estresses que pressionam severamente cultivos perenes de alto valor agregado (GLENN et al., 2013). Em regiões tradicionais da Europa Central, séries históricas (1970-2018) demonstram antecipação da maturação em cerca de 20 dias, queda de produtividade (aproximadamente: $-0,2 \text{ t.ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) e redução no teor de ácidos alfa (MOZNY et al., 2023). Projeções para 2050, baseadas em cenários de aquecimento, estimam decréscimos adicionais de 4 - 18% no rendimento e de 20 - 31% na qualidade química (MOZNY et al., 2023), corroborando os alertas do IPCC sobre o aumento de extremos, térmicos e hídricos, globais (IPCC, 2021).

No Brasil, a expansão da lupulicultura reflete a força do mercado cervejeiro e a valorização de insumos locais, com esforços voltados à adaptação em microclimas de altitude e vales tropicais (JASTROMBEK et al., 2022). Embora estudos regionais venham explorando o desempenho agrônomo, a qualidade fitoquímica (SABINO et al., 2024) e a segurança química da cultura, a produção nacional enfrenta o desafio intrínseco de um cenário climático mais quente e hidricamente volátil. Portanto, torna-se imperativa a adoção de práticas de manejo adaptativo que garantam a viabilidade econômica e ambiental da cadeia produtiva. É nessa intersecção de desafios que os FMAs assumem centralidade.

Em diversas espécies vegetais (SMITH; READ, 2010), incluindo perenes lenhosas, a simbiose micorrízica arbuscular está associada à maior eficiência na aquisição de fósforo e micronutrientes (BAGYARAJ; SHARMA; MAITI, 2015), modulação de sistemas antioxidantes (BOYNO et al., 2025), ajustes osmóticos (SANTANDER et al., 2017) e regulação hormonal (CHANDRASEKARAN; PONMANI; AHMAD, 2025), além de melhorias na arquitetura radicular (LI; ZENG; LIAO, 2016). Tais mecanismos convergem para a indução de tolerância à seca (BEGUM et al., 2019), ao calor (JIAN et al., 2024) e à salinidade (DASTOGEER et al., 2020), promovendo maior estabilidade produtiva (WAHAB et al., 2023). A integração desses processos fisiológicos valida o potencial dos FMAs como ferramentas biotecnológicas essenciais para a mitigação de estresses abióticos no cultivo do lúpulo no Brasil.

Para a lupulicultura em faixas tropicais, uma estratégia integrada que conjugue seleção genética (ACOSTA-RANGEL et al., 2021), zoneamento edafoclimático, manejo de luz e irrigação (CREUZ; KRETZER; ASSMANN, 2022) com o uso de bioinsumos micorrízicos arbusculares tende a ser multifuncionais no manejo da cultura. Ao favorecer a exploração do solo, o balanço hídrico e a homeostase nutricional, os FMAs podem mitigar as perdas de rendimento e qualidade projetadas pelas mudanças climáticas, contribuindo simultaneamente para a saúde do solo (BEGUM et al., 2019; SMITH; READ, 2010). Esse enfoque alinha

biotecnologia de base ecológica às estratégias regionais de adaptação, visando sistemas resilientes.

Considerando o potencial dos FMAs em favorecer o crescimento e a nutrição vegetal, a presente tese teve como objetivo geral avaliar a contribuição de distintas espécies de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) para o desenvolvimento da cultura do lúpulo (*Humulus lupulus* L.), visando identificar estirpes promissoras para a formulação de bioinsumos.

Para o alcance deste propósito, o trabalho foi estruturado em dois capítulos subsequentes, delineados a partir de seus respectivos objetivos:

O Capítulo I, intitulado “Comunidade de fungos micorrízicos arbusculares em cultivo de lúpulo: efeito do composto orgânico fermentado e da fenologia em condições tropicais”, teve por objetivo avaliar a ocorrência natural e identificar as espécies de FMAs presentes na rizosfera de plantas da cultivar ‘Cascade’. O estudo abrangeu diferentes estádios fenológicos sob a influência de doses de composto orgânico fermentado (COF) na Região Serrana do Rio de Janeiro (Teresópolis), englobando, também, o isolamento e a multiplicação de indivíduos nativos a partir de culturas-armadilha.

O Capítulo II, sob o título “Seleção de fungos micorrízicos arbusculares para *Humulus lupulus* L.: eficiência de isolados nativos e comerciais no desenvolvimento morfológico e nutricional”, objetivou selecionar espécies de FMAs eficientes para a produção de mudas da cultivar ‘Comet’. Para tal, procedeu-se à comparação da eficiência agrônômica de isolados pertencentes à coleção do Centro de Recursos Biológicos Dra. Johanna Döbereiner (CRB-JD) em relação aos FMAs presentes em inoculantes comerciais autorizados no Brasil.

2. CAPÍTULO I

COMUNIDADE DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES EM CULTIVO DE LÚPULO: EFEITO DO COMPOSTO ORGÂNICO FERMENTADO E DA FENOLOGIA EM CONDIÇÕES TROPICAIS

2.1 RESUMO

O Composto Orgânico Fermentado (COF) é reconhecido como biofertilizante de liberação gradual, mas sua interação com a comunidade de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) na rizosfera do lúpulo (*Humulus lupulus*) cultivado em Latossolos tropicais permanece desconhecida. Esta pesquisa objetivou avaliar o efeito de diferentes doses de COF e de dois estádios fenológicos (vegetativo - VV; dormência - ID) na comunidade de esporos de FMAs na rizosfera do lúpulo cv. 'Cascade' sob condições de campo. A diversidade, a riqueza e a densidade de esporos de FMAs não foram significativamente afetadas pelas doses crescentes de COF. Em contrapartida, o estágio fenológico emergiu como o principal vetor modulador da comunidade: a densidade de esporos e o índice de diversidade de gêneros (Shannon) foram significativamente superiores na fase de dormência (ID) em comparação ao período vegetativo (VV). A ausência de resposta-dose ao COF é atribuída ao provável efeito supressor do fósforo mineral residual (P lábil), proveniente do manejo do ciclo anterior, que se sobrepôs e mascarou os efeitos nutricionais incrementais do composto. No total, foram identificadas 22 espécies de FMAs (taxonomia baseada em morfotipos), com predominância estrutural dos gêneros *Glomus* e *Acaulospora* e uma clara sucessão de espécies entre as fases VV e ID. A Análise Canônica de Coordenadas Principais (CAP) confirmou que os atributos edáficos intrínsecos, notavelmente a acidez potencial (H+Al) e o cálcio (Ca²⁺) atuaram como os filtros ambientais determinantes na composição de espécies, sobrepujando o efeito do manejo orgânico. Este trabalho constitui o primeiro levantamento taxonômico de FMAs em lúpulo sob manejo com COF em condições tropicais. O estudo demonstra que, em agroecossistemas com histórico de fertilização mineral, a fenologia do hospedeiro e os filtros químicos edáficos são moduladores mais fortes da comunidade de propágulos micorrízicos do que as doses de biofertilizantes aplicadas no ciclo recente.

Palavras-chave: Bioinsumo. *Glomeromycota*. *Humulus lupulus*. Manejo do solo.

2.2 ABSTRACT

Fermented Organic Compost (COF) is a slow-release biofertilizer, but its interaction with the arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) community in hop (*Humulus lupulus*) cultivation in tropical soils is unknown. This research aimed to evaluate the effect of different COF doses and host phenological stages (Vegetative - VV; Dormancy - ID) on the AMF spore community in the rhizosphere of hop cv. 'Cascade' under field conditions. AMF spore density, richness, and diversity were not significantly affected by increasing COF doses. In contrast, the phenological stage emerged as the primary modulating vector of the community: spore density and generic diversity (Shannon index) were significantly higher during the Dormancy phase (ID) compared to the Vegetative period (VV). The absence of a dose-response to COF is attributed to the likely suppressive effect of residual mineral phosphorus (labile P) from previous management, which masked the incremental nutritional effects of the compost. A total of 22 AMF species were identified (taxonomy based on morphotypes), showing a structural predominance of the genera *Glomus* and *Acaulospora* and a clear species succession between the VV and ID phases. Canonical Analysis of Principal Coordinates (CAP) confirmed that intrinsic edaphic attributes, notably potential acidity (H+Al) and calcium (Ca²⁺), acted as the determining environmental filters for species composition, outweighing the effect of the organic management. This work constitutes the first taxonomic survey of AMF in hop under COF management in tropical conditions. The study demonstrates that, in agroecosystems with a history of mineral fertilization, host phenology and chemical edaphic filters are stronger modulators of the mycorrhizal propagule community than the applied biofertilizer doses in the recent cycle.

Keywords: Biofertilizer. *Glomeromycota*. *Humulus lupulus*. Soil management.

2.3 INTRODUÇÃO

A viabilidade agronômica do lúpulo em latitudes tropicais transcende o fotoperíodo, enfrentando restrições pedológicas de solos intemperizados (ACOSTA-RANGEL; AGEHARA; RECHCIGL, 2024; ROSSINI et al., 2021). No Brasil, a cultura depara-se com acidez, toxicidade por alumínio (Al^{+3}) e baixa disponibilidade de bases (BRADY; WEIL, 2008; SHARMA et al., 2025). Nesse cenário, a imobilização do fósforo (P) impõe severa barreira nutricional a uma espécie exigente e de raízes sensíveis (FAGERIA, 2016; MUNYANEZA et al., 2024). Ademais, altas temperaturas e umidade favorecem fitopatógenos, exigindo defesas além do controle químico convencional (GENT et al., 2009; CREUZ; KRETZER; ASSMANN, 2022).

Para mitigar tais estresses sustentavelmente, a exploração dos fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) nativos apresenta-se como robusta solução ecológica (CHAUDHARY; POUDYAL; KAUNDAL, 2025; SMITH; READ, 2010). Estes simbiontes otimizam a aquisição de nutrientes imóveis (P, Zn) e a homeostase hídrica (BHANTANA et al., 2021; KUILA; GHOSH, 2024; ABDALLA et al., 2023; AUGÉ; TOLER; SAXTON, 2015). Além disso, induzem resistência sistêmica a estresses bióticos e abióticos, facilitando a adaptação do lúpulo às pressões tropicais (MITRA et al., 2021; BOYNO et al., 2025).

Contudo, a eficácia da simbiose depende do manejo. A fertilização mineral intensiva desestabiliza a comunicação planta-fungo, pois o excesso de P inibe a exsudação de estrigolactonas e reduz a diversidade de FMAs (NOURI et al., 2014; LANFRANCO; BONFANTE; GENRE, 2016; OEHL et al., 2003; QIN et al., 2015). Em contrapartida, sistemas ecológicos com fontes de liberação lenta favorecem a teia alimentar do solo (BÜNEMANN et al., 2018; FELIZIANI; BORDONI; GABBIANELLI, 2025).

Nesse contexto, o composto orgânico fermentado (COF) atua como ferramenta de ativação biológica (LIMA et al., 2015; SHIN et al., 2017). Diferente dos sintéticos, o COF aporta matéria orgânica e carbono lábil, estimulando a atividade microbiana e a agregação do solo (RILLIG, 2004; KOSKEY et al., 2023). Essa bioestimulação cria um habitat favorável aos FMAs nativos, restaurando a funcionalidade do ecossistema radicular (BENAFFARI et al., 2022; WAHAB et al., 2023).

Considerando a lacuna de conhecimento sobre a interação específica entre o lúpulo e os FMAs em solos tropicais manejados com bioinsumos (SILVA, 2023; AQUINO et al., 2022), este estudo objetivou identificar as espécies de FMAs presentes na rizosfera de plantas de *Humulus lupulus* cultivar ‘Cascade’, em diferentes estádios fenológicos, submetidas à fertilização com doses de COF na Região Serrana do Rio de Janeiro (Teresópolis).

Para tanto, estabeleceram-se os seguintes objetivos específicos: avaliar o impacto de doses crescentes de COF sobre os atributos químicos do solo rizosférico (focando no pH e na acidez potencial); caracterizar a estrutura e a dinâmica da comunidade de FMAs na rizosfera do lúpulo ‘Cascade’ em função dos diferentes tratamentos de COF e dos estádios fenológicos (vegetativo e dormência), mensurando o número de esporos e a diversidade morfológica de espécies; e determinar a relação ecológica entre as variações na composição e na abundância das espécies de FMAs e os atributos químicos do solo (P, N, Al, Ca, Mg), elucidando o papel do manejo orgânico na funcionalidade do ecossistema radicular.

2.4 REVISÃO DE LITERATURA

Este estudo estrutura-se como uma revisão de literatura direcionada, dada a natureza exploratória da pesquisa e a incipiência mundial de trabalhos acerca da interação específica entre fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) e o lúpulo (*Humulus lupulus*). Embora escassos, registros históricos em zonas temperadas confirmam a capacidade intrínseca da cultura em estabelecer associações micorrízicas funcionais, mesmo sob condições de estresse biótico e abiótico.

Um dos registros pioneiros dessa simbiose foi realizado nos Estados Unidos por Davis, Young e Rose (1984), que observaram a persistência de três gêneros (*Acaulospora* sp., *Glomus* sp. e *Gigaspora* sp.) em campos comerciais submetidos a altas concentrações de fósforo (P), indicando uma notável tolerância fúngica ao manejo convencional intensivo. Posteriormente, no Japão, a robustez da associação foi corroborada por Takahashi, Katano e Yoshikawa (1994), que verificaram uma consistente colonização por *Glomus* spp., *Gigaspora* spp. e *Scutellospora* spp., inclusive em células do córtex radicular infectadas com viroide latente (HLVd).

Contudo, a extrapolação desses dados históricos para a realidade edafoclimática brasileira é limitada. A elucidação da ocorrência, do manejo e da funcionalidade dos FMAs neste agroecossistema em condições tropicais constitui, portanto, uma nova e necessária abordagem científica.

2.4.1 FMAs: simbiose, comunidade e engenharia ecossistêmica

Os FMAs, pertencentes ao filo Glomeromycota, são simbioses biotróficos obrigatórios (LANFRANCO; BONFANTE; GENRE, 2016). O estabelecimento da simbiose com plantas vasculares é mediado por uma complexa sinalização biomolecular, culminando na diferenciação de arbúsculos intracelulares, estruturas onde ocorre a troca bidirecional de nutrientes e carbono (BOYNO; DEMIR, 2022). A contribuição desta simbiose para o hospedeiro é multifacetada, abrangendo melhorias na nutrição mineral, bioproteção contra fitopatógenos, otimização da arquitetura radicular, incremento na qualidade nutricional e a formação de redes miceliais comuns via anastomose, que integram indivíduos vegetais (CHAUDHARY; POUDYAL; KAUNDAL, 2025).

Expandindo essa visão, o papel dos FMAs como engenheiros ecossistêmicos transcende a simbiose, revelando funções cruciais para a manutenção da homeostase de ecossistemas terrestres e, indiretamente, na qualidade dos sistemas aquáticos (Chatterjee; Khan; Vaseem, 2019). Sua plasticidade simbiótica estende-se a organismos ancestrais, como as cianobactérias (ex. *Nostoc*). Nestas associações, vitais para a colonização de ambientes pioneiros e formação de crostas biológicas, o fungo desenvolve bexigas intracelulares para a troca nutricional: os FMAs recebem fotoassimilados e fornecem, por exemplo, fósforo, nitrogênio e água (MALAR et al., 2021).

Tal capacidade posiciona os FMAs como agentes primários na sucessão ecológica. Esta função pioneira está intrinsecamente ligada à pedogênese. Os FMAs catalisam o intemperismo através de três vias: física (penetração de hifas em microfissuras rochosas); química (exsudação de ácidos orgânicos e sideróforos); e biológica (mobilização de nutrientes para a biomassa fúngica/vegetal) (GREGORY, 2022). Em consórcio com a microbiota decompositora, as hifas atuam como vias de translocação que transportam nutrientes diretamente da matéria orgânica em mineralização para as plantas, acoplando os ciclos biogeoquímicos do carbono e dos nutrientes com notável eficiência.

No âmbito da física do solo, a produção de glomalina (glicoproteína) e o entrelaçamento mecânico das partículas pelas hifas consolidam os FMAs como os principais agentes na formação de macroagregados estáveis (RILLIG, 2004). Este processo mitiga processos erosivos

e previne o assoreamento e a eutrofização de corpos d'água (DE PLOEY; POESEN, 2020). Além disso, a oclusão de matéria orgânica dentro desses agregados protege o carbono da oxidação rápida. Consequentemente, o micélio fúngico constitui um dos maiores reservatórios de carbono orgânico do solo (LI et al., 2025), com estimativas apontando para o sequestro global de gigatoneladas de CO₂ anualmente, reafirmando a relevância climática desses organismos (HAWKINS et al., 2023).

Adicionalmente, a hifosfera atua como nicho preferencial para microrganismos auxiliares, incluindo diazotróficos de vida livre, potencializando a fertilidade do solo de forma sinérgica (KUILA; GHOSH, 2024). Em síntese, ao conectar os compartimentos abiótico e biótico, estruturar o solo, otimizar a nutrição vegetal e regular ciclos biogeoquímicos, os FMAs constituem um fundamento para a manutenção da biota e sua diversidade. Apoiar a saúde e a diversidade dos FMAs no solo é um pilar essencial para a resiliência dos ecossistemas.

2.4.2 Limitações edáficas do lúpulo em condições tropicais

a) Contexto e desafio agrônômico

A demanda global por cervejas especiais impulsionou a expansão da lupulicultura para latitudes não tradicionais (VAN KERCKHOVEN et al., 2020), consolidando o Brasil como uma nova fronteira agrícola (JASTROMBEK et al., 2022). O cultivo de lúpulo teve início no Brasil em 1950, mas a produção enfrentou desafios edafoclimáticos e declinou. Em 2015, foi registrada a primeira variedade brasileira, a Mantiqueira (CREUZ; KRETZER; ASSMANN, 2022). Este avanço é diretamente impulsionado pela rápida expansão do mercado de cervejas artesanais, que busca ingredientes com procedência e características únicas (AQUINO et al., 2022).

Contudo, a viabilidade desta cultura de clima temperado nos trópicos depende da superação de barreiras fisiológicas (fotoperíodo) e, criticamente, de severas limitações edáficas (ROSSINI et al., 2021). Enquanto o lúpulo coevoluiu em solos profundos, férteis e neutros, os solos tropicais, em sua maioria (Latossolos e Argissolos), impõem um complexo desafio agrônômico que abrange as dimensões química, física e biológica (JASTROMBEK et al., 2022).

b) O desafio químico: acidez, toxicidade e restrição nutricional

A acidez natural dos solos intemperizados constitui o entrave primário (SHARMA et al., 2025). Toxicidade por alumínio (Al³⁺): Em solos com pH abaixo de 5,5, a solubilização do Al³⁺ inibe a divisão celular e o alongamento radicular (MUNYANEZA et al., 2024). Conforme documentado na literatura seminal da ciência do solo, Al³⁺ é extremamente fitotóxico (BRADY; WEIL, 2008). Para o lúpulo, que possui um sistema radicular rizomatoso e profundo, a toxicidade por alumínio é uma barreira primária, limitando drasticamente a exploração do volume de solo (SHARMA et al., 2025).

Baixa Disponibilidade de Nutrientes Essenciais: A acidez promove a fixação específica de fósforo (P) em óxidos de ferro e alumínio, tornando-o indisponível (FAGERIA; BALIGAR; JONES, 2010). Simultaneamente, a lixiviação intensa depaupera o complexo de troca de bases (Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺). Considerando a alta exigência nutricional do lúpulo, especialmente por potássio para a translocação de açúcares e qualidade dos cones (HAVLIN et al., 1999; FAGERIA; BALIGAR; JONES, 2010), a baixa saturação por bases (V%) dos solos tropicais representa uma deficiência crônica a ser manejada (BRADY; WEIL, 2008).

c) O desafio físico: estrutura, drenagem e temperatura do solo

As condições físicas dos solos tropicais, influenciadas pelo clima, também impõem restrições significativas. Estrutura, Drenagem e Hipoxia: O lúpulo requer solos bem arejados e com excelente drenagem, pois suas raízes são altamente sensíveis à hipoxia (NEVE, 2012). A compactação superficial e o encharcamento em solos argilosos durante chuvas intensas exigem um manejo de irrigação e drenagem de alta precisão (KAUR et al., 2020; PHOGAT et al., 2015; CHAI et al., 2016). Temperatura do Solo: Adaptado a solos temperados frescos (ROSSINI et al., 2021), o sistema radicular do lúpulo sofre estresse térmico em condições tropicais. Temperaturas elevadas na rizosfera aceleram a respiração radicular, consumindo reservas energéticas que seriam destinadas à produção (KASPAR; BLAND, 1992).

d) Desafio do manejo cultural

A lupulicultura brasileira opera sob alta pressão fitossanitária e escassez de defensivos registrados (CREUZ; KRETZER; ASSMANN, 2022). Este cenário exige uma transição para sistemas de manejo integrado de base agroecológica (RAVISANKAR et al., 2017), onde o foco se desloca do controle químico reativo para a promoção da saúde do solo e da resiliência intrínseca da planta (FELIZIANI; BORDONI; GABBIANELLI, 2025). O entendimento profundo das interações entre planta, solo e biodiversidade local torna-se a principal estratégia para a viabilidade da cultura, requerendo manejo cultural criterioso e o fomento ao controle biológico (DÖNMEZ et al., 2024).

2.4.3 Desafios ecofisiológicos e tecnológicos em baixas latitudes: luz e arquitetura

A adaptação do lúpulo, espécie originária de latitudes médias (35° a 55° N/S), às condições tropicais (baixas latitudes) requer intervenções tecnológicas específicas para superar as limitações impostas pelo fotoperíodo e pela vigorosa taxa de crescimento vegetativo observada neste ambiente (JASTROMBEK et al., 2022).

a) Fotoperiodismo e a necessidade de suplementação luminosa

O *Humulus lupulus* apresenta uma fisiologia complexa de floração: é uma planta de dias curtos para a indução floral, mas exige dias longos para o crescimento vegetativo vigoroso (NEVE, 2012). Em suas regiões de origem, o longo fotoperíodo do verão (15 a 16 horas) inibe a floração prematura, permitindo que a planta acumule biomassa e atinja o "tamanho crítico" necessário para suportar uma alta carga de cones (BAUERLE, 2019). No entanto, em latitudes tropicais como a do Brasil, o comprimento do dia raramente excede 13,5 horas. Sem manejo, essa condição sinaliza precocemente a transição para a fase reprodutiva, resultando no fenômeno de florescimento precoce, plantas nanicas e produtividade comercialmente inviável (ACOSTA-RANGEL; AGEHARA; RECHCIGL, 2024).

Para viabilizar a produção, a suplementação luminosa artificial é imprescindível. A técnica consiste em estender o fotoperíodo ou aplicar a interrupção da noite (*night break*), mantendo a planta em estado vegetativo até que o desenvolvimento do dossel atinja a magnitude adequada para a produção de cones (ACOSTA-RANGEL; AGEHARA; RECHCIGL, 2024). Estudos recentes em condições subtropicais demonstram que a manipulação precisa da luz não apenas impede a floração precoce, mas otimiza a relação fonte-dreno, aumentando significativamente o rendimento de cones e a concentração de ácidos alfa (ACOSTA-RANGEL; AGEHARA; RECHCIGL, 2024). Portanto, nos trópicos, a luz artificial atua como um regulador fenológico essencial.

b) Tutoramento e manejo da arquitetura do dossel

O hábito de crescimento trepador volúvel (*bines*) do lúpulo exige sistemas de suporte vertical robustos. Embora sistemas baixos existam, a maximização da produtividade está correlacionada a sistemas de tutoramento altos (5 a 7 metros), que permitem a expansão plena da área foliar (NEVE, 2012). Nos trópicos, a combinação de altas temperaturas e radiação intensa resulta em taxas de crescimento vertical aceleradas, o que torna o manejo da arquitetura da planta (via tutoramento e desbrota) um fator crítico de produção (BAUERLE, 2019).

O tutoramento adequado cumpre duas funções fisiológicas primordiais. Primeiro, otimiza a interceptação da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) ao longo do perfil vertical da planta, evitando o autossombreamento excessivo (KENNY, 2004). Segundo, e crucial para o contexto tropical úmido, o tutoramento promove a aeração do dossel. A alta densidade foliar sem manejo adequado cria microclimas de alta umidade favoráveis a patógenos fúngicos severos, como o míldio (*Pseudoperonospora humuli*) (GENT et al., 2009). Assim, o tutoramento não é apenas um suporte físico, mas uma ferramenta de manejo fitossanitário e de eficiência fotossintética, essencial para induzir a produção de cones de qualidade superior (ISKRA et al., 2019).

2.4.4 Contribuição bioclimática dos FMAs para o estabelecimento do lúpulo em condições tropicais

O cultivo de lúpulo nos trópicos enfrenta barreiras abióticas e bióticas (SABINO et al., 2025). O ambiente tropical, caracterizado por alta demanda evaporativa e radiação intensa (OSBORNE, 2000), desafia a fisiologia do lúpulo. Nesse cenário, os FMAs emergem como agentes de mitigação bioclimática, conferindo plasticidade fisiológica frente a estresses abióticos (WAHAB et al., 2023).

a) Mitigação do estresse hídrico

Uma das contribuições centrais dos FMAs é a melhoria do estado hídrico da planta, especialmente sob déficit hídrico (ABDALLA et al., 2023). Expansão da Fronteira de Absorção: A rede de hifas extrarradiculares funciona como uma vasta extensão do sistema radicular (OUAHMANE et al., 2024), explorando microporos inacessíveis às raízes (ALLEN, 2007). Este mecanismo de absorção hídrica mediada por hifas aumenta a captação total de água, permitindo à planta manter a turgescência e os processos fisiológicos por mais tempo durante a seca. Melhoria da Estrutura do Solo: Conforme discutido, a produção de glomalina pelos FMAs melhora a agregação do solo (RILLIG, 2004). Em termos de resiliência climática, um solo bem estruturado possui maior capacidade de infiltração (LE BISSONNAIS, 2023) e retenção de água da chuva (GUBER et al., 2004), tornando o agroecossistema menos suscetível aos estresses climáticos (HE et al., 2018).

b) Regulação fisiológica e bioquímica contra o estresse térmico e oxidativo

As altas temperaturas e a intensa radiação solar nos trópicos induzem um duplo estresse: térmico e oxidativo (DE SOUZA, 2020; ALMEIDA et al., 2023). A simbiose FMA-lúpulo pode modular as respostas da planta em nível celular para combater esses desafios (MITRA et al., 2021; JIAN et al., 2024). Regulação Hormonal e Controle Estomático: A simbiose influencia o balanço de fitormônios (CHANDRASEKARAN; PONMANI; AHMAD, 2025). Plantas micorrizadas frequentemente exibem um controle estomático mais refinado sob estresses

(AUGÉ; TOLER; SAXTON, 2015), otimizando a eficiência do uso da água (CHANDRASEKARAN et al., 2019). Defesa Antioxidante: O estresse térmico e de luz leva à produção de Espécies Reativas de Oxigênio (EROs) (POSPÍŠIL, 2016). Plantas micorrizadas respondem aumentando a atividade de enzimas antioxidantes chave, como a superóxido dismutase (SOD) e a catalase (CAT) (WU; ZOU; ABD-ALLAH, 2014), protegendo o aparato fotossintético.

c) A Sinergia nutrição-clima

A contribuição climática dos FMAs é inseparável de sua função nutricional. Uma planta bem nutrida é, por definição, mais tolerante ao estresse (PRIMAVESI, 2002). A tolerância ao estresse é energeticamente custosa (SHARMA et al., 2020). Ao garantir o suprimento de fósforo (ATP), os FMAs fornecem o suporte energético necessário para que a planta ative seus mecanismos de defesa e reparo (BHANTANA et al., 2021).

2.4.5 Resposta dos FMAs à fertilização com COF

A transição para práticas sustentáveis impulsiona a adoção de insumos orgânicos que atuam não apenas na nutrição, mas como moduladores da biologia do solo (SINGH et al., 2022). Seus efeitos sobre a comunidade de FMAs não são definitivos, dependendo de mecanismos de interação distintos (QIN et al., 2015).

Vermicomposto (Bioestimulação Química): Atua predominantemente como um bioestimulante químico e hormonal (BENAFFARI et al., 2022). É rico em substâncias húmicas e fitormônios que promovem a colonização radicular (KOSKEY et al., 2023). Contudo, sua riqueza em fósforo (P) prontamente disponível pode levar ao "paradoxo do fósforo", suprimindo a simbiose micorrízica quando aplicado em doses excessivas (WAHAB et al., 2023; BOYNO et al., 2023).

Biochar (Engenharia de Habitat): Influencia o sistema primariamente por mecanismos físicos (KURYNTSEVA et al., 2023). Sua estrutura porosa oferece refúgio para esporos e hifas contra predadores e dessecação, além de criar microsítios nutritivos. Sua eficácia é variável, dependendo da matéria-prima e da temperatura de pirólise (KURYNTSEVA et al., 2023).

COF (Ativação Biológica): Diferenciando-se dos anteriores, o Composto Orgânico Fermentado (COF), popularmente conhecido como *Bokashi*, é um inoculante enriquecido com Microrganismos Eficazes (EM) (NCUBE et al., 2024). Seu efeito nos FMAs é majoritariamente indireto e sinérgico: a introdução de carbono lábil (LIMA et al., 2015) e o aumento acentuado da atividade microbiana geral (SHIN et al., 2017) dinamizam a rede trófica, favorecendo a solubilização de nutrientes e criando um ambiente rizosférico propício à simbiose (NCUBE et al., 2024).

Em síntese, a literatura revela que estes insumos modulam a simbiose por vias distintas: o vermicomposto age via sinalização química; o biochar, via estruturação física; e o COF distingue-se como um ativador biológico sistêmico. No entanto, é fundamental considerar que a resposta da biodiversidade ao COF nem sempre é linear ou dose-dependente. Em solos resilientes, o incremento de doses pode estimular a atividade metabólica sem, contudo, alterar significativamente a diversidade de espécies, demonstrando a estabilidade da comunidade nativa frente ao manejo orgânico.

2.5. MATERIAL E MÉTODOS

2.5.1 Área do experimento

O campo experimental foi estabelecido na Fazenda São Francisco, localizada no município de Teresópolis, Região Serrana do Rio de Janeiro, Brasil. A área, situada nas coordenadas 22°11'00" S e 42°50'38" O (convertido de -22,183417° e -42,844111°) e a uma altitude de 819 m, encontra-se no bioma Mata Atlântica e sob influência de clima oceânico temperado (Cfb, segundo KÖPPEN). Antecedentemente ao cultivo de lúpulo (*Humulus lupulus*) cv. 'Cascade', a área era ocupada por pastagem, com predomínio de espécies das famílias Poaceae e Cyperaceae. O solo foi classificado como Latossolo Vermelho-Amarelo álico (CARVALHO FILHO et al., 2003).

As amostragens foram realizadas em 25 de janeiro e 15 de julho de 2022. Nestas datas, os dados meteorológicos extremos (mínimo e máximo, respectivamente) registrados foram: temperatura do ar de 19,3 a 23,5 °C e 15,6 a 17,8 °C; umidade relativa do ar de 67 a 82% e 75 a 83%; temperatura do ponto de orvalho de 15,8 a 18,0 °C e 12,7 a 13,4 °C; pressão atmosférica de 906,1 a 906,6 hPa e 909,7 a 910,8 hPa; velocidade do vento, 1,1 e 1,8 (m/s); 1,6 e 2,1 (m/s); radiação solar, 0,08 e 0,66 (kWh/m²); 0,09 e 0,33 (kWh/m²) e, a precipitação, 0 e 0,5 (mm), em ambos dias (INMET, 2024).

2.5.2 Campo experimental

O experimento avaliou o efeito de diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF) no cultivo de lúpulo cv. 'Cascade' (Figura 1.1, Anexo, SILVA, 2023). O delineamento experimental adotado foi em blocos casualizados (DBC), com quatro repetições. Cada parcela experimental foi composta por três plantas de lúpulo.

Os tratamentos consistiram na aplicação de seis doses de COF (t.ha⁻¹): 0 (T1, controle), 1 (T2), 2 (T3), 4 (T4), 8 (T5) e 16 (T6). O adubo foi incorporado em covas a 0,1 m de profundidade e a uma distância de 0,3 m do colo das plantas. A adição do COF referente a este estudo foi realizada em setembro de 2021, marco inicial do segundo ciclo de produção da cultura (set/2021 a mar/2022). O COF utilizado foi produzido a partir de resíduos agroindustriais cervejeiros, com a seguinte composição: 50% de bagaço de malte, 40% de farelo de mamona e 10% de farelo de trigo. A análise química do composto indicou: 50% de umidade; e teores totais de 50,06 de N; 6,60 de P; 8,70 de K; 9,20 de Ca e 2,71 de Mg, em g/kg.

Historicamente, no primeiro ciclo da cultura (set/2020 a mar/2021), a fertilização com COF ocorreu nos meses de setembro, outubro e novembro de 2020, utilizando uma formulação distinta (40% farelo de mamona + 60% bagaço de malte), com: 40% de umidade; 41,14 de N; 3,82 de P; 5,40 de K; 5,32 de Ca; 2,23 de Mg, em g/kg. Adicionalmente, apenas no primeiro ciclo, houve aporte de fertilizantes inorgânicos parcelados em cinco aplicações, totalizando por planta: 0,5 kg de farinha de osso (1,5% N; 12% P; 16% Ca; 10% S); 0,5 kg de superfosfato simples (18% P; 16% Ca); 0,4 kg de Yoorin (17% P; 18% Ca; 7% Mg; 10% Si; micronutrientes) e 0,1 kg de Algen (0,1 de B; 0,3 de Mn; 0,05 de Cu; 0,55 de Zn).

2.5.3 Amostragem de FMAs

As amostras para análise da comunidade de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) foram coletadas no solo rizosférico em dois estádios fenológicos distintos do lúpulo: Vegetativo (VV) e Dormência (ID). Utilizou-se um trado para a coleta de solo na profundidade de 0-0,1 m. Para compor uma amostra composta representativa de cada parcela experimental, foram

coletadas e homogeneizadas três subamostras simples, retiradas da projeção da copa de cada uma das três plantas que compunham a unidade experimental.

2.5.4 Caracterização química do solo

As amostras de solo rizosférico foram secas à sombra e em temperatura ambiente por sete dias na Embrapa Agrobiologia (Seropédica, RJ). Posteriormente, foram peneiradas em malha de 2 mm e submetidas à análise química conforme Embrapa (2005) (Tabela 5, APÊNDICES). Foram determinados: acidez ativa (pH em água) e potencial (H+Al); fósforo (P) disponível (extrator Mehlich-1); potássio (K^+), cálcio (Ca^{2+}), magnésio (Mg^{2+}) e alumínio (Al^{3+}) trocáveis (extrator KCl 1 mol.L⁻¹); e nitrogênio total (N) pelo método de combustão via seca.

2.5.5 Extração e caracterização morfológica de esporos de FMAs

A extração de esporos foi realizada pela técnica de peneiramento úmido (GERDEMANN; NICOLSON, 1963), utilizando peneiras sobrepostas de 0,42 mm e 0,053 mm. O material retido na peneira de menor malha foi submetido a centrifugação em gradiente de densidade (JENKINS, 1964): primeiramente em água (3000 rpm, 3 min) para remoção de debris, seguido de ressuspensão em sacarose 45% e nova centrifugação (2000 rpm, 2 min) para flotação dos esporos.

Para a quantificação, os esporos foram vertidos em placas canaletadas e contados sob microscópio estereoscópico. Para a identificação taxonômica, os esporos foram montados em lâminas de microscopia com Polivinil-Lacto-Glicerol (PVLG) e PVLG misturado com reagente de Melzer (1:1) (Moreau, 1930). A identificação baseou-se em caracteres morfológicos (forma, tamanho, cor, estruturas da parede, hifas suspensoras e reações colorimétricas), comparados às descrições originais de espécies, ao manual de Pérez e Schenck (1990) e às coleções de referência do INVAM (2023) e de Błaszowski (2012).

2.5.6 Multiplicação da comunidade de FMAs em vasos armadilhas

Para recuperar espécies crípticas ou de baixa esporulação no campo, estabeleceram-se culturas de multiplicação em vasos-armadilha utilizando *Brachiaria decumbens* como hospedeira. Vasos de 500 g foram preenchidos (50% do volume) com substrato estéril (argiloso:arenoso:orgânico, 1:1:1; autoclavado), apresentando pH 6,7; teores de P e K em 11 e 0,6 mg.dm⁻³, respectivamente; teores de Ca, Mg, Al em 1,58, 0,62 e 0,001 cmolc.dm⁻³, respectivamente, e acidez potencial (H+Al) em 1,48 cmolc.dm⁻³. Sobre esta camada, adicionaram-se 50 g do inóculo natural (solo rizosférico de campo), cobrindo-se o restante com substrato estéril. As sementes de *B. decumbens*, previamente desinfestadas (hipoclorito de sódio 2,5% por 10 min, lavagem em água destilada e álcool 70%), foram semeadas. Após nove meses de cultivo em casa de vegetação, os esporos foram extraídos e identificados conforme metodologia descrita anteriormente (Tabela 1.2).

2.5.7 Isolamento de culturas monospóricas

A partir das amostras de campo, esporos íntegros foram separados por morfotipos sob microscópio estereoscópico utilizando estiletes de ponta fina e pipetas Pasteur. Estes esporos isolados (1 a 100 indivíduos, conforme disponibilidade) foram inoculados em vasos contendo substrato estéril e *B. decumbens* para o estabelecimento de culturas puras e produção de inóculo, seguindo o protocolo dos vasos-armadilha.

2.5.8 Análises estatísticas

Os dados biológicos (número de esporos, riqueza de espécies, Índice de Shannon) foram submetidos aos testes de normalidade de Jarque-Bera (p-valor=0,05) e homocedasticidade de Fligner-Killeen (p-valor=0,05). Quando necessário, os dados foram transformados (log10). Atendidos os pressupostos, realizou-se a Análise de Variância (ANOVA) seguida pelo teste de Tukey HSD (p-valor=0,05). Para variáveis que não atenderam à normalidade mesmo após transformação (Al, Ca, Mg), utilizou-se o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, seguido pelo teste *post-hoc* de Dunn com correção de Bonferroni (p-valor=0,05).

A estrutura da comunidade fúngica foi avaliada por métodos multivariados baseados na distância de Jaccard (presença/ausência). Utilizou-se o Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS) para visualizar a distribuição das espécies entre tratamentos e épocas, e a Análise Canônica de Coordenadas Principais (CAP) para correlacionar a comunidade com os atributos edáficos. Todas as análises foram processadas no software RStudio v. 4.2.1 (RStudio Team, 2021), utilizando o pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2022).

2.6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

2.6.1 Estrutura da comunidade de FMAs: o efeito dominante da fenologia sobre as doses de COF

Neste estudo, foram identificadas 22 espécies de FMAs na rizosfera de *Humulus lupulus* cv. ‘Cascade’ (Tabela 1), representando o primeiro levantamento taxonômico da comunidade micorrízica associada a esta cultura sob manejo orgânico em condições tropicais de altitude. Estruturalmente, a comunidade fúngica apresentou dominância dos gêneros *Glomus* e *Acaulospora* (Figura 1).

A predominância do gênero *Glomus* não é aleatória; reflete uma estratégia ecológica de rápida colonização e alta resiliência a perturbações agrícolas, características típicas de simbiontes generalistas (OEHL et al., 2017). Simultaneamente, a codominância de *Acaulospora* corrobora padrões biogeográficos observados em agroecossistemas brasileiros, onde este gênero demonstra alta adaptabilidade a solos ácidos e com baixa saturação por bases (PEREIRA et al., 2014). Portanto, a assembleia fúngica reflete um duplo filtro de seleção: a capacidade de recuperação rápida (*Glomus*) e a tolerância ao estresse químico (*Acaulospora*).

Notavelmente, a composição taxonômica da família Glomeraceae apresenta forte similaridade com estudos recentes em *Cannabis sativa* (ZIELONKA et al., 2019). Considerando que o lúpulo pertence à mesma família botânica (Cannabaceae), tal fato sugere a existência de um padrão conservado de preferência hospedeiro-fungo, possivelmente mediado pela química da rizosfera comum a estas espécies.

Tabela 1. A frequência (%) das espécies de FMAs no solo rizosférico de cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’, com adição de composto orgânico fermentado, na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, em diferentes estádios fenológicos da cultura (vegetativo/dormência).

Fungos Micorrízicos Arbusculares	Vegetativo		Dormência		Média in situ
	In situ	Cultura Armadilha	In situ	Cultura Armadilha	
<i>Acaulospora colombiana</i> Schenck, N.C.; Spain, J.L.; E. Sieverding & R.H. Howeler (1984)		3		1	1
<i>Acaulospora denticulata</i> Sieverd. & S. Toro (1987)	4				1
<i>Acaulospora foveata</i> Trappe & Janos (1982)	8		17		6
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe (1974)	4				1
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe (1977)	17				4
<i>Ambispora leptoticha</i> (N.C. Schenck & G.S. Sm.) C. Walker, Vestberg & Schuessler (2007)	29	1	13		10
<i>Entrophospora etunicata</i> (W.N. Becker & Gerd.) Błaszk., B.T. Goto, Magurno, Niezgodá & Cabello (2022)		2		2	1
<i>Gigaspora</i> sp.	17		29		11

Continua...

Continuação da Tabela 1.

Fungos Micorrízicos Arbusculares	Vegetativo		Dormência		Média <i>in situ</i>
	<i>In situ</i>	Cultura Armadilha	<i>In situ</i>	Cultura Armadilha	
<i>Glomus clavisporum</i> Trappe (1977)	54				13
<i>Glomus glomerulatum</i> Sieverd. (1987)	50		13		16
<i>Glomus macrocarpum</i> Tul. & C. Tul. (1845)	96		100		49
<i>Glomus multicaule</i> Gerd. & B.K. Bakshi (1976)	25				6
<i>Glomus sinuosum</i> Gerd. & B.K. Bakshi (1976)	25				6
<i>Glomus tortuosum</i> (N.C. Schenck & G. S. Sm.) Błaszk., Niezgodna & B.T. Goto (2019)			33		8
<i>Glomus</i> sp.	42		42		21
<i>Glomus</i> sp.1			4		1
<i>Glomus</i> sp.2	13				3
<i>Glomus</i> sp.3	4				1
<i>Racocetra fulgida</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. Souza & Sieverd. (2009)	4				1
<i>Racocetra</i> sp.			8		2
<i>Rhizoglossum microaggregatum</i> (Koske, Gemma & P.D. Olexia) Sieverd., G.A. Silva & Oehl (2014)	50		100		37
<i>Rhizophagus fasciculatus</i> (Thaxt.) C. Walker & Schuessler (2010)			4		1

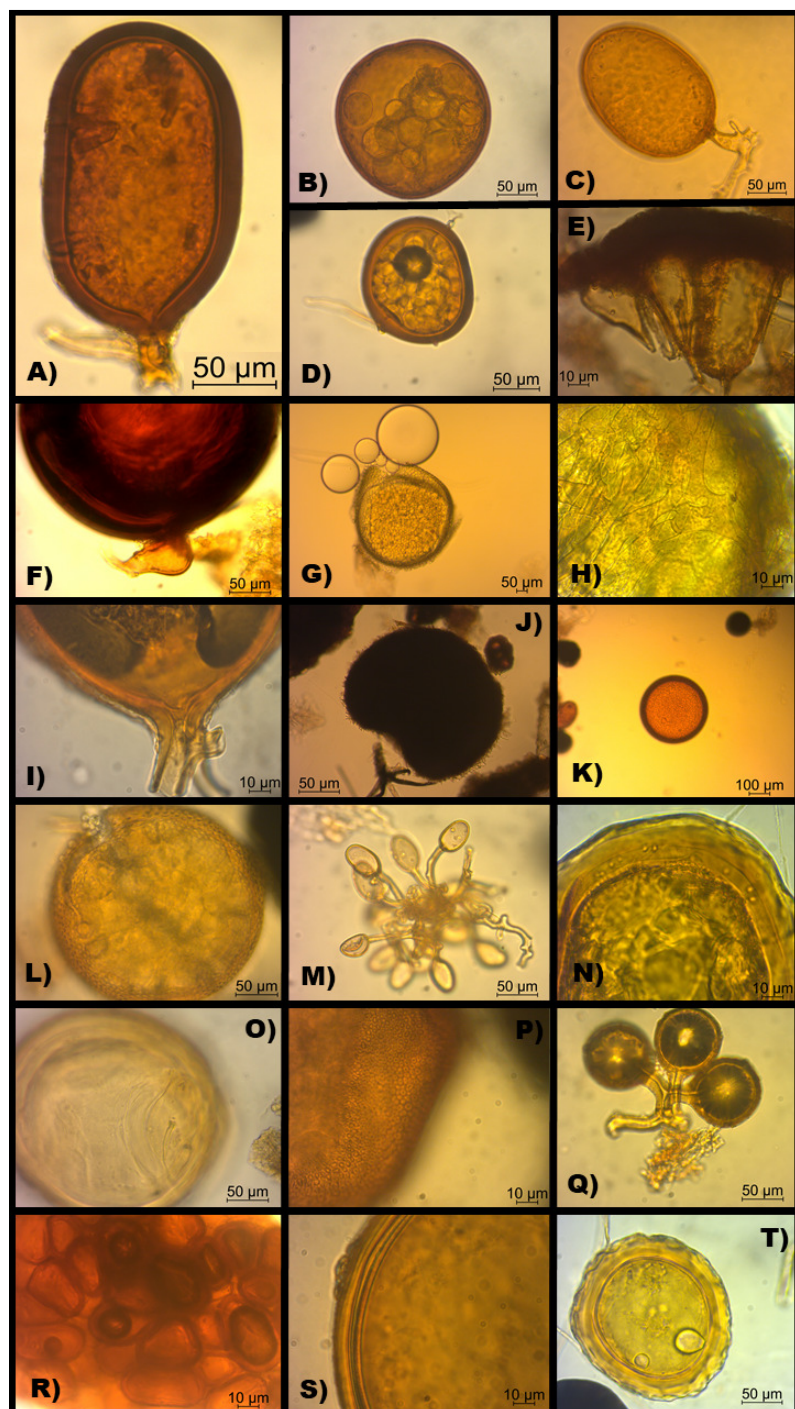


Figura 1. Fungos micorrízicos arbusculares identificados do cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’, com adição de composto orgânico fermentado, na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, em diferentes estádios fenológicos da cultura, vegetativo e dormência. As imagens estão organizadas de acordo com a frequência de ocorrência, apresentando o nome da espécie: A) *Glomus macrocarpum*; B) *Rhizoglomus microaggregatum*; C) *Glomus* sp.; D) *Glomus glomerulatum*; E) *Glomus clavisporum*; F) *Gigaspora* sp.; G) *Ambispora leptoticha*; H) *Glomus tortuosum*; I) *Glomus multicaule*; J) *Glomus sinuosum*; K) *Acaulospora foveata*; L) *Acaulospora scrobiculata*; M) *Glomus* sp2.; N) *Racocetra* sp.; O) Q) *Racocetra fulgida*; P) *Acaulospora denticulata*; Q) *Glomus* sp1.; R) *Glomus* sp3.; S) *Acaulospora laevis* e T) *Rhizophagus fasciculatus*. Fonte: Elaborado pela Autora.

2.6.2 Dinâmica fenológica: o trade-off entre simbiose funcional e sobrevivência

A análise multivariada (nMDS) revelou que o estágio fenológico atuou como fator determinante na estruturação da comunidade fúngica (Figura 2, sobrepondo-se aos efeitos da adubação. A nítida segregação entre as comunidades do período vegetativo (VV) e da dormência (ID) reflete uma sucessão temporal cíclica e distinta.

O incremento significativo na densidade de esporos e na diversidade (Shannon) durante a dormência (Figura 3) ilustra um clássico *trade-off* na alocação de recursos biológicos (CHAGNON et al., 2013). Durante o intenso crescimento vegetativo, a alta demanda da planta por nutrientes estimula o fungo a investir prioritariamente na formação de micélio intrarradicular e estruturas de troca metabólica (arbúsculos) (SMITH; READ, 2010).

Em contrapartida, a senescência da parte aérea no início da dormência interrompe o fluxo de fotoassimilados (carbono) para as raízes. Este evento atua como um sinal de estresse fisiológico, induzindo o fungo a redirecionar energia para a esporulação massiva, visando à garantia de sobrevivência e perpetuação da espécie (LONDOÑO et al., 2020; ARIAS et al., 2012).

Ecologicamente, os esporos detectados na fase ID constituem o banco de propágulos para o ciclo subsequente. Por outro lado, a presença de espécies exclusivas no estágio vegetativo, como *Glomus clavisporum* e *Acaulospora scrobiculata*, sugere a existência de estratégias de vida distintas, nas quais a esporulação ocorre em sincronia com o pico de atividade radicular e metabólica da planta hospedeira (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006).

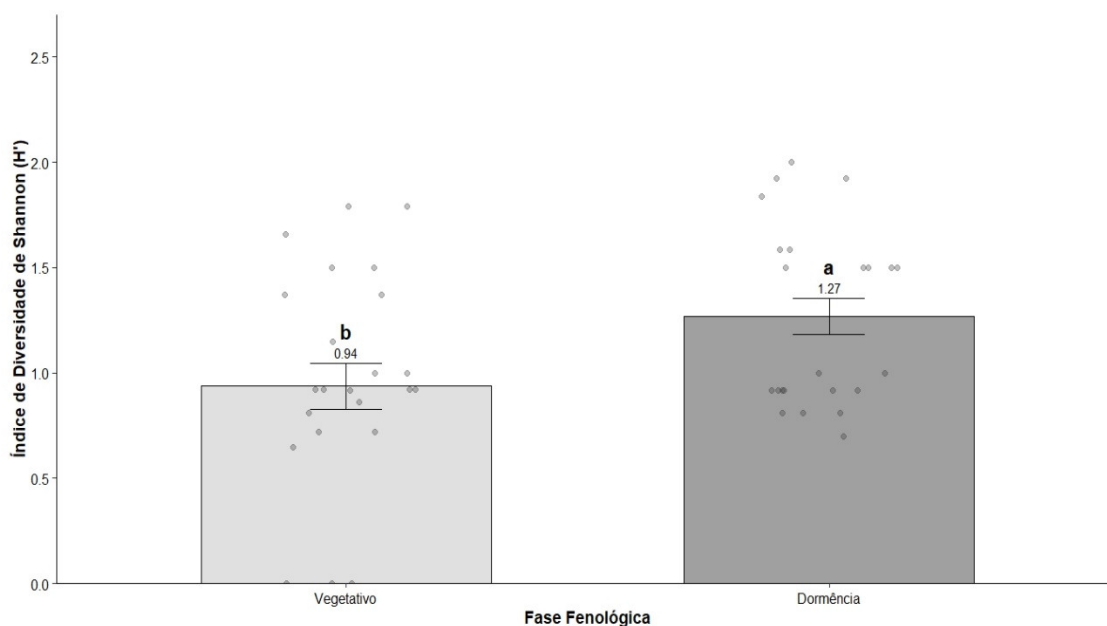


Figura 2. Índice de diversidade de Shannon (H') da comunidade de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) na rizosfera de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. 'Cascade') nos estádios fenológicos Vegetativo e Dormência, na Fazenda São Francisco, Teresópolis-RJ. As barras cinzas representam a média e as linhas verticais indicam o erro padrão da média. Os pontos dispersos representam as observações individuais de cada parcela. Letras distintas sobre as barras indicam diferença estatística significativa pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). Fonte: Elaborado pela Autora.

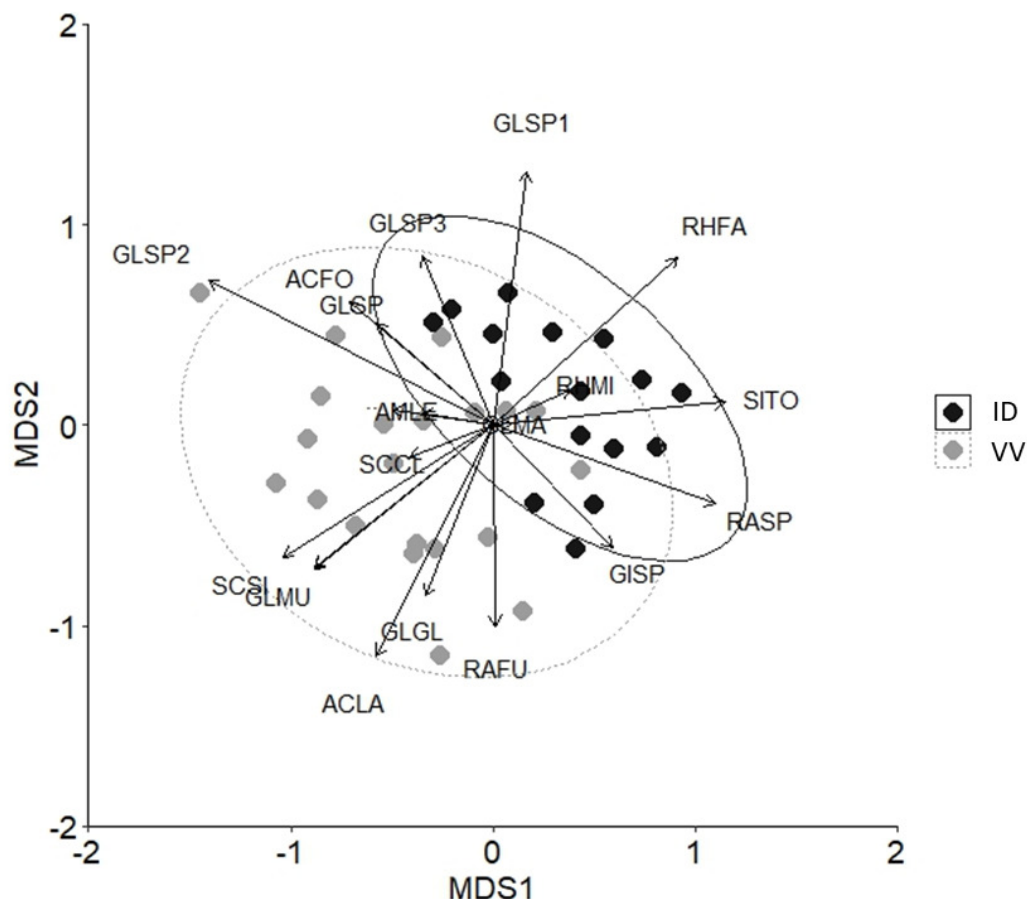


Figura 3. Escalonamento multidimensional não métrico (nMDS) das espécies de FMAs identificadas nos diferentes estádios fenológicos, vegetativo (VV) e dormência (ID), no cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF), na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil. A distância de Jaccard está representada pelas setas, onde seu comprimento representa a similaridade (menor) e dissimilaridade (maior) entre as fases fenológicas e as espécies de FMAs. ACFO, *Acaulospora foveata*. ACLA, *Acaulospora laevis*. AMLE, *Ambispora leptoticha*. GISP, *Gigaspora* sp. GLGL, *Glomus glomerulatum*. GLMA, *Glomus macrocarpum*. GLMU, *Glomus multicaulis*. GLSP, *Glomus* sp. GLSP1, *Glomus* sp1. GLSP2, *Glomus* sp2. GLSP3, *Glomus* sp3. RAFU, *Racocetra fulgida*. RASP, *Racocetra* sp. RHFA, *Rhizophagus fasciculatus*. RHMI, *Rhizoglyphus microaggregatus*. SCCL, *Glomus clavosporum*. SCSL, *Glomus sinuosum*. SITO, *Glomus tortuosum*. Fonte: Elaborado pela Autora.

2.6.3 Ausência de resposta às doses de COF: efeito legado e resiliência homeostática

Contrariando a hipótese inicial de que o incremento de matéria orgânica estimularia linearmente a comunidade fúngica, as doses crescentes de COF (T1 a T6) não alteraram significativamente a riqueza (Figura 4) ou a densidade de esporos (Figura 5). Este resultado, longe de indicar ineficácia do bioinsumo, aponta para a resiliência da comunidade fúngica estabelecida e para a ocorrência do fenômeno denominado "efeito legado de fósforo". Este efeito caracteriza-se pelo acúmulo residual de P no solo proveniente de adubações pretéritas (FAGERIA, 2016), o qual mantém a disponibilidade do nutriente acima do nível crítico, reduzindo a dependência da planta em investir na simbiose micorrízica (SMITH; READ, 2010).

Conforme detalhado na metodologia, a área experimental recebeu fertilização fosfatada mineral (farinha de osso, superfosfato simples, termofosfato) no ciclo agrícola anterior (2020/2021). O fósforo residual, mesmo que parcialmente adsorvido, cria um *background* nutricional capaz de atingir o limiar de suficiência para a planta. Tal condição inibe a via de biossíntese e exsudação das estrigolactonas, hormônios radiculares chave que sinalizam a necessidade de simbiose e atraem os FMAs sob condições de deficiência de P (NOURI et al., 2014).

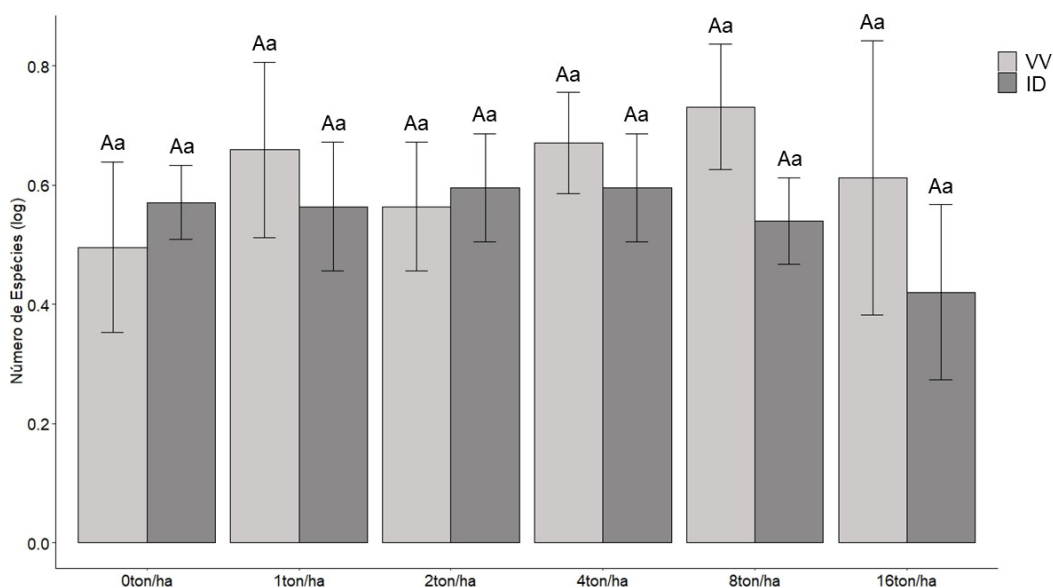


Figura 4. Número de espécies de FMAs, nos diferentes estádios fenológicos, vegetativo (VV) e dormência (ID), no cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF), na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, sendo aplicadas: 0, 1, 2, 4, 8 e 16 toneladas de COF por hectare. Letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas às doses diferentes de COF aplicadas e letras minúsculas distintas representam diferenças significativas entre os estádios fenológicos, VV e ID, pelo teste de médias Tukey a 5%. Fonte: Elaborado pela Autora.

Assim, observa-se que as condições edáficas preexistentes já eram suficientes para sustentar a comunidade fúngica estabelecida, tornando o incremento nutricional via COF menos impactante a curto prazo. O tratamento controle (T1), portanto, não representou um ambiente limitante capaz de induzir alterações drásticas na esporulação, sugerindo que a comunidade nativa se encontra em um estado de estabilidade dinâmica ou homeostase em relação ao nível atual de fertilidade do solo, independentemente das doses adicionais aplicadas.

Adicionalmente, deve-se considerar a cinética de liberação de nutrientes do COF. Diferentemente de fontes salinas solúveis que provocam alterações osmóticas imediatas, a mineralização da matéria orgânica do COF é um processo gradual. O curto período de avaliação (um ciclo produtivo) pode ter sido insuficiente para detectar mudanças estruturais na comunidade de FMAs, as quais frequentemente apresentam um *time-lag* (atraso temporal) em resposta a alterações na qualidade da matéria orgânica do solo (BÜNEMANN et al., 2018).

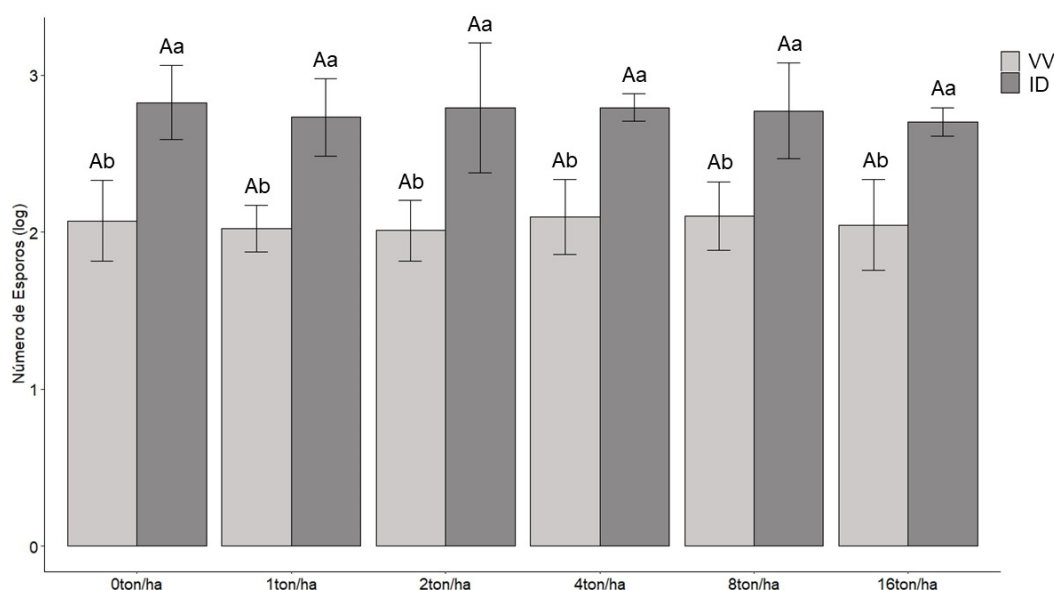


Figura 5. Número de esporos de FMAs, nos diferentes estádios fenológicos, vegetativo (VV) e dormência (ID), no cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF), na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, sendo aplicadas: 0, 1, 2, 4, 8 e 16 toneladas de COF por hectare. Letras maiúsculas distintas representam diferenças significativas às doses diferentes de COF aplicadas e letras minúsculas distintas representam diferenças significativas entre os estádios fenológicos, VV e ID, pelo teste de médias Tukey a 5%. Fonte: Elaborado pela Autora.

2.6.4 Filtros edáficos determinantes: a partição de nicho via pH e cálcio

Uma vez constatado que as doses de COF não atuaram como o agente estruturante primário da comunidade, a Análise Canônica de Coordenadas Principais (CAP) (Figura 6) elucidou que a química intrínseca do solo, especificamente o pH e os teores de cálcio (Ca^{2+}), constituiu o filtro ecológico determinante.

A análise explicou 56,54% da variação total dos dados, demonstrando estatisticamente que a acidez potencial (H^+Al) ($p=0,013$) e o teor de cálcio (Ca^{2+}) ($p=0,019$) foram os fatores condutores da distribuição das espécies. Observou-se uma nítida partição de nicho ecológico na rizosfera. A forte correlação positiva de *Acaulospora scrobiculata* e *Acaulospora laevis* com os vetores de maior acidez corrobora a especialização evolutiva da família *Acaulosporaceae* em ambientes edáficos estressantes. Estas espécies possuem paredes de esporos complexas e melanizadas, características morfológicas que conferem proteção física e química contra a hidrólise ácida e a toxicidade por metais, tornando-as bioindicadores fiéis de solos tropicais intemperizados (KOSKE, 1987).

Em contrapartida, a associação de *Glomus tortuosum* e *Rhizophagus fasciculatus* com maiores teores de cálcio e pH mais elevados sugere uma preferência por microssítios de maior fertilidade ou saturação por bases. Fisiologicamente, o cálcio atua como um mensageiro secundário vital na sinalização para o estabelecimento da simbiose e na manutenção da integridade da parede celular fúngica (LANFRANCO; BONFANTE; GENRE, 2016). Esta segregação espacial dentro da mesma área experimental demonstra que a heterogeneidade do solo cria micro-habitats distintos, permitindo a coexistência funcional de espécies acidófilas e basófilas.

A associação temporal evidenciada na CAP valida a hipótese de que o manejo influencia a dinâmica nutricional, mesmo sem alterar a abundância de esporos. Vetores de nutrientes de rápida ciclagem e alta demanda metabólica (P, K) alinharam-se ao estágio Vegetativo, enquanto vetores estruturais (Ca, Mg) associaram-se à Dormência. Isso indica que o manejo orgânico sustentou a funcionalidade do ecossistema radicular, provendo nutrientes em sincronia com a fenologia, sem promover os picos de salinidade deletérios típicos da adubação mineral intensiva.

Por fim, a análise integrada sugere que a resiliência da comunidade de FMAs se sobrepôs ao efeito nutricional incremental das doses de COF aplicadas neste ciclo. Diferentemente da adubação mineral, que gera picos de disponibilidade, a mineralização da matéria orgânica é gradual, o que pode não desencadear uma reestruturação imediata da comunidade fúngica (BÜNEMANN et al., 2018). Desta forma, conclui-se que o manejo aplicado manteve a simbiose em equilíbrio, sem que houvesse, neste recorte temporal, uma pressão de seleção forte o suficiente para alterar a densidade de propágulos baseada apenas nas doses do bioinsumo.

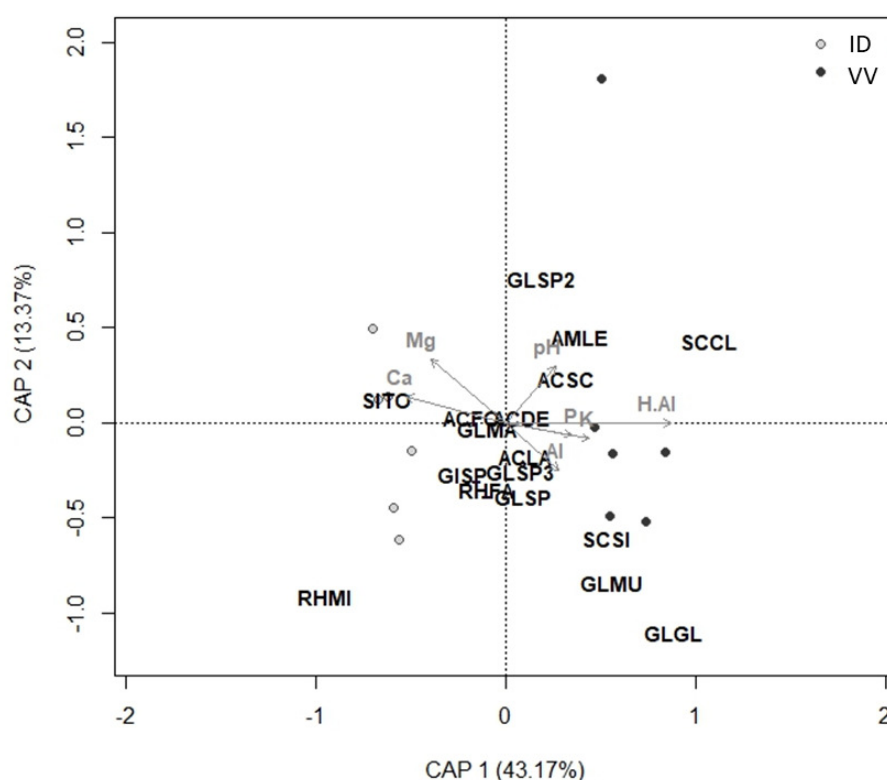


Figura 6. Biplot da análise canônica de coordenadas principais (CAP) correlacionando os atributos químicos do solo e a ocorrência de espécies de FMAs, em diferentes estádios fenológicos, vegetativo (VV) e dormência (ID), no cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF), na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil. A distância de Jaccard está representada pelas setas, onde seu comprimento representa a similaridade/dissimilaridade entre os atributos do solo e as espécies de FMAs. Acidez ativa (pH); acidez potencial (H.AI); teores de potássio (K), fósforo (P), cálcio (Ca) e magnésio (Mg). ACDE, *Acaulospora denticulata*; ACFO, *Acaulospora foveata*; ACLA, *Acaulospora laevis*. ACSC, *Acaulospora scrobiculata*. AMLE, *Ambispora leptoticha*. GISP, *Gigaspora* sp; GLGL, *Glomus glomerolatum*. GLMA, *Glomus macrocarpum*. GLMU, *Glomus multicaule*. GLSP, *Glomus* sp. GLSP2, *Glomus* sp.2. GLSP3, *Glomus* sp.3. RHMI, *Rhizoglomus*

microaggregatum. RHFA, *Rhizophagus fasciculatus*. SCCL, *Glomus clavisporum*. SCSI, *Glomus sinuosum*. SITO, *Glomus tortuosum*. Fonte: Elaborado pela Autora.

2.6.5 Potencial de isolados nativos para a lupulicultura

Como resultado exploratório deste levantamento, foi possível isolar e multiplicar em vasos-armadilha (cultivo com *Brachiaria decumbens*) as espécies *Acaulospora colombiana* e *Entrophospora etunicata*, ambas recuperadas exclusivamente do tratamento T4 (4 t.ha⁻¹) (Figura 7). A detecção destes táxons apenas após a propagação em casa de vegetação, em contraste com a sua ausência nas amostras de campo (*in situ*), ratifica a indispensabilidade dos cultivos-armadilha para o acesso ao componente latente da diversidade fúngica. Sob condições de estresse edafoclimático no campo, é frequente que determinadas espécies permaneçam no solo predominantemente na forma de micélio vegetativo ou em densidades populacionais abaixo do limiar de detecção dos métodos convencionais de extração direta (OEHL et al., 2003).

A espécie *Acaulospora colombiana*, em particular, demonstrou alto potencial reprodutivo em condições controladas, atingindo 73 esporos por 50 cm³ de solo. Este táxon é reconhecido por sua notável plasticidade edáfica e alta adaptação a solos tropicais ácidos e com baixa disponibilidade de fósforo (SIEVERDING; FRIEDRICHSEN; SUDEN, 1991), características funcionais que explicam sua resiliência e persistência no Latossolo estudado.

Este estudo representa o primeiro relato da coexistência destas espécies fúngicas com *Humulus lupulus* cv. 'Cascade' em solo tropical. O sucesso no isolamento e na multiplicação de *A. colombiana* constitui um passo fundamental para o desenvolvimento futuro de tecnologias de inoculação "on-farm". O uso de isolados autóctones é, frequentemente, superior à introdução de linhagens comerciais exóticas. Isso ocorre porque os fungos nativos já possuem um histórico evolutivo de adaptação aos estresses abióticos e bióticos locais (BERRUTI et al., 2016), posicionando-os como bioengenheiros promissores para garantir a sustentabilidade e a produtividade da lupulicultura no Sudeste brasileiro.

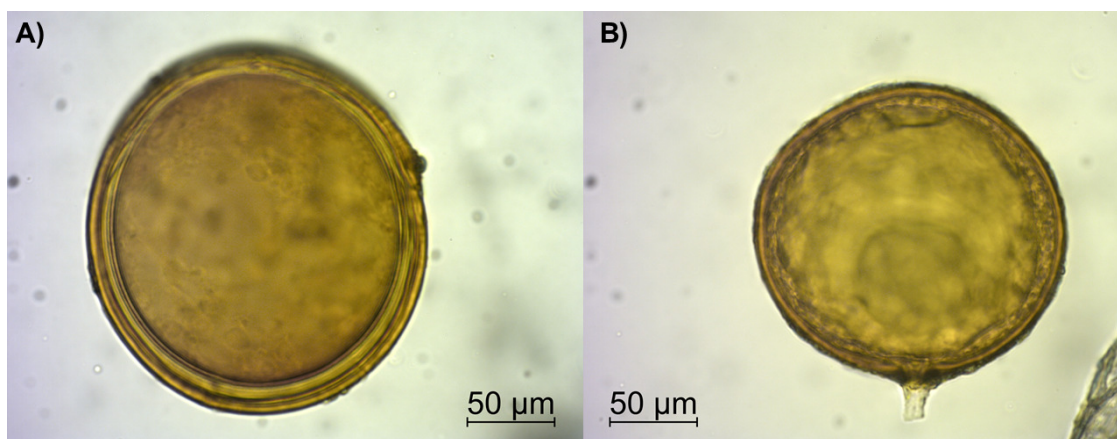


Figura 7. Esporos de fungos micorrízicos arbusculares isolados e identificados do cultivo de lúpulo cv. 'Cascade', com adição de composto orgânico fermentado, na Fazenda São Francisco, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, em diferentes estádios fenológicos da cultura, vegetativo e dormência. A) *Acaulospora colombiana* e B) *Entrophospora etunicata*. Fonte: Elaborada pela Autora.

2.7 CONCLUSÃO

Com base nos resultados deste estudo pioneiro, que visou caracterizar a comunidade de FMAs na rizosfera de *Humulus lupulus* cv. 'Cascade' sob manejo orgânico em solo tropical, conclui-se que: Impacto da Fertilização (COF): A estrutura da comunidade de propágulos de FMAs (densidade e riqueza de esporos) não foi significativamente modulada pelas doses crescentes de Composto Orgânico Fermentado (COF) aplicadas. Estabilidade da Comunidade: a ausência de uma resposta dose-dependente ao COF é atribuída à resiliência da comunidade fúngica nativa e à dinâmica de liberação gradual de nutrientes da adubação orgânica. O bioinsumo, no período de um ciclo produtivo, manteve a homeostase do sistema sem promover alterações estruturais significativas na densidade ou riqueza de esporos. Modulação Fenológica: O estágio fenológico do lúpulo atuou como o principal vetor de modulação da dinâmica da comunidade. A fase de dormência (ID) apresentou densidade e diversidade (Shannon) de esporos significativamente superior ao período vegetativo (VV), refletindo uma clara alocação de recursos do fungo para a reprodução. Filtro Ambiental: Os atributos químicos intrínsecos do solo, especificamente a acidez potencial (H+Al) e o teor de cálcio (Ca²⁺), constituíram os filtros ambientais determinantes para a distribuição dos táxons. Foi observada a partição de nicho, com espécies como *Acaulospora foveata* e *Glomus tortuosum* correlacionando-se com gradientes opostos de acidez/fertilidade.

2.8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALLA, M. BITTERLICH, M.; JANSA, J.; PÜSCHEL, D.; AHMED, M. A. The role of arbuscular mycorrhizal symbiosis in improving plant water status under drought. **Journal of Experimental Botany**, v. 74, n. 16, p. 4808-4824, 2023.
- ACOSTA-RANGEL, A.; AGEHARA, S.; RECHCIGL, J. Double-season production of hops (*Humulus lupulus* L.) with photoperiod manipulation in a subtropical climate. **Scientia Horticulturae**, v. 332, p. 113177, 2024.
- ALLEN, M. F. Mycorrhizal fungi: highways for water and nutrients in arid soils. **Vadose Zone Journal**, v. 6, n. 2, p. 291-297, 2007.
- ALMEIDA, G. M. **Mecanismos de tolerância ao déficit hídrico e a alta temperatura em plantas de girassol tratadas com compostos mitigadores**. Tese 2023, 81p. (Doutorado em Ciências Agrárias – Área de Concentração em Produção Vegetal Sustentável no Cerrado - Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias -IFGoiano), Rio Verde Goiás, 2023.
- AQUINO, A. M.; TEIXEIRA, A. J.; FONSECA, M. J. O.; ASSIS, R. L.; OZASSA, T. Y. (Eds.). **Produção de lúpulo na Região Serrana Fluminense**: manual de boas práticas. Nova Friburgo: ACIANF, 2022. 140 p.
- 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, 2015.
- BAUERLE, W. L. Disentangling photoperiod from hop vernalization and dormancy for global production and speed breeding. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 16003, 2019.
- BENAFFARI, W. BOUTASKNIT, A.; ANLI, M.; AIT-EL-MOKHTAR, M.; AIT-RAHOU, W.; BEN-LAOUANE, R.; AHMED, H. B.; MITSUI, T.; BASLAM, M.; MEDDICH, A. The native arbuscular mycorrhizal fungi and vermicompost-based organic amendments enhance soil fertility, growth performance, and the drought stress tolerance of quinoa. **Plants**, v. 11, n. 3, p. 393, 2022.
- BERRUTI, A. LUMINI, E.; BALESTRINI, R.; BIANCIOTTO, V. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p. 1559, 2016.
- BHANTANA, P. RANA, M. S.; MOUSSA, M. G.; SALEEM, M. H.; SYAIFUDIN, M.; SHAH, A.; POUDEL, A. P.; PUN, A. B.; ALAM, M.; MANDAL, D. L.; SHAH, S.; DONG, Z.; CHENG-XIAO, H.; XUE-CHENG, S. Arbuscular mycorrhizal fungi and its major role in plant growth, zinc nutrition, phosphorous regulation and phytoremediation. **Symbiosis**, v. 84, n. 1, p. 19-37, 2021.
- BIASZKOWSKI, J. **Fungal taxa described, combined, and emended**. 2012. Disponível em: <<http://www.zor.zut.edu.pl/Skrypt-web/Blaszowski%20Janusz.html>>. Acesso em: 23 mar. 2023.

BOYNO, G. DANESH, W. R.; ÇEVİK, R.; TENİZ, N.; DEMİR, S.; DURAK., E. D.; FARDA, B.; MIGNINI, A.; DJEBAILI, R.; PELLEGRINI, M.; PORCEL, R.; MUET, J. M. Synergistic benefits of AMF: development of sustainable plant defense system. **Frontiers in Microbiology**, v. 16, p. 1551956, 2025.

BOYNO, G.; DEMİR, S. Plant-mycorrhiza communication and mycorrhizae in inter-plant communication. **Symbiosis**, v. 86, n. 2, p. 155-168, 2022.

BRADY, N. C.; WEIL, R. R. **The nature and properties of soils**. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2008.

BÜNEMANN, E. K.; BONGIORNO, G.; ZANGHUO, B.; CREAMER, R. E.; DE DEYN, G.; DE GOEDE, R.; FLESKENS, L.; GEISSEN, V.; KUIPER, T. W.; MÄDER, P.; PULLEMAN, M.; SUKKEL, W.; VAN GROENIGEN, J. W.; BRUSSAARD, L. Soil quality – A critical review. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 120, p. 105-125, 2018.

CARVALHO FILHO, A. LUMBRERAS, J. F.; WITTERN, K. P.; LEMOS, A. L.; SANTOS, R. D.; CALDERANO FILHO, B.; OLIVEIRA, R. P.; AGLIO, M. L. D.; SOUZA, J. S.; CHAFFIN, C. E.; MOTCHI, E. P.; LARACHI, J. O. I.; CONCEIÇÃO, M.; TAVARES, N. P.; SANTOS, H. G.; GOMES, J. B. V.; CALDERANO, S. B.; GONÇALVES, A. O.; MARTORANO, L. G.; BARRETO, W. O.; CLAESSEN, M. E. C.; DE PAULA, J. L.; SOUZA, J. L. R.; LIMA, T. C.; ANTONELLO, L. L.; LIMA, P. C. **Levantamento de reconhecimento de baixa intensidade dos solos do Estado do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2003. 223 p.

CHAI, Q. GAN, Y.; ZHAO, C.; HUI-LIAN, X.; WASKOM, R. M.; NIU, Y.; SIDDIQUE, K. H. M. Regulated deficit irrigation for crop production under drought stress. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 36, n. 1, p. 3, 2016.

CHANDRASEKARAN, M. PONMANI, T.; AHMAD, S. Arbuscular mycorrhizal fungi mediated hormonal interplay under drought stress conditions: current insights and future directions. **Plant and Soil**, p. 1-18, 2025.

CHANDRASEKARAN, M.; CHANRATANA, M.; KIM, K.; SESHADRI, S.; SA, T. Impact of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis, water status, and gas exchange of plants under salt stress—a meta-analysis. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 457, 2019.

CHATTERJEE, A.; KHAN, S. R.; VASEEM, H. Exploring the role of mycorrhizae as soil ecosystem engineer. In: **Mycorrhizosphere and pedogenesis**. Singapore: Springer Singapore, 2019. p. 73-93.

CHAUDHARY, A.; POUDYAL, S.; KAUNDAL, A. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in maintaining sustainable agroecosystems. **Applied Microbiology**, v. 5, n. 1, p. 6, 2025.

CREUZ, A.; KRETZER, S. G.; ASSMANN, G. A. **Lúpulo no Brasil: perspectivas e realidades**. [S.l.: s.n.], 2022.

DAVIS, E. A.; YOUNG, J. L.; ROSE, S. L. Detection of high-phosphorus tolerant VAM-fungi colonizing hops and peppermint. **Plant and Soil**, v. 81, n. 1, p. 29-36, 1984.

DE PLOEY, J.; POESEN, J. Aggregate stability, runoff generation and interrill erosion. In: **Geomorphology and soils**. London: Routledge, 2020. p. 99-120.

DE SOUZA, D. D. **Adaptações de plantas da Caatinga**. São Paulo: Oficina de Textos, 2020.

DÖNMEZ, D.; ISAK, M.; ÍZGÜ, T.; SIMSEK, Ö. Green horizons: navigating the future of agriculture through sustainable practices. **Sustainability**, v. 16, n. 8, p. 3505, 2024.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA (EMBRAPA). **Manual de métodos de análise de solo**. 2. ed. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2005.

FAGERIA, N. K. **The use of nutrients in crop plants**. Boca Raton: CRC Press, 2016.

FAGERIA, N. K.; BALIGAR, V. C.; JONES, C. A. **Growth and mineral nutrition of field crops**. Boca Raton: CRC Press, 2010.

FELIZIANI, G.; BORDONI, L.; GABBIANELLI, R. Regenerative Organic Agriculture and Human Health: The Interconnection Between Soil, Food Quality, and Nutrition. **Antioxidants**, v. 14, n. 5, p. 530, 2025.

GENT, D. H.; BARBOUR, J. D.; DREVES, A. J.; JAMES, D. G.; PARKER, R.; WALSH, D. B. **Field guide for integrated pest management in hops**. Corvallis: Oregon State University; USDA Agricultural Research Service, 2009.

GERDEMANN, J. W.; NICOLSON, T. H. Spores of mycorrhizal *endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 46, n. 2, p. 235-244, 1963.

GREGORY, P. J. Are plant roots only “in” soil or are they “of” it? Roots, soil formation and function. **European Journal of Soil Science**, v. 73, n. 1, p. e13219, 2022.

GUBER, A. PACHEPSKY, Y.; SHEIN, E.; RAWLS, W. J. Soil aggregates and water retention. **Developments in Soil Science**, v. 30, p. 143-151, 2004.

HAVLIN, J. L. TISDALE, S. L.; NELSON, W. L.; BEATON, J. D. **Soil fertility and fertilizers: an introduction to nutrient management**. 6. ed. Upper Saddle River: Prentice Hall, 1999.

HAWKINS, H. J.; CARGILL, R. I. M.; NULAND, M. E. V.; HAGEN, S. C.; FIELD, K. J.; SHELDRAKE, M.; SOUDZILOVSKAIA, N. A.; KIERS, E. T. Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. **Current Biology**, v. 33, n. 11, p. R560-R573, 2023.

HE, Y.; CHENG, X.; FENG, G.; YAO, W.; JIAZHOU, C. Soil aggregate stability improves greatly in response to soil water dynamics under natural rains in long-term organic fertilization. **Soil and Tillage Research**, v. 184, p. 281-290, 2018.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA (INMET). **Mapa Interativo**. Brasília, DF: INMET, 2024. Disponível em: <<https://mapas.inmet.gov.br/>>. Acesso em: 18 nov. 2025.

ISKRA, A. E. LAFONTAINE, S. R.; TRIPPE, K. M.; MASSIE, S. T.; PHILLIPS, C. L.; TWOMEY, M. C.; SHELLHAMMER, T. H.; GENT, D. H. Influence of nitrogen fertility practices on hop cone quality. **Journal of the American Society of Brewing Chemists**, v. 77, n. 3, p. 199-209, 2019.

JASTROMBEK, J. M. FAGUERAZZI, M. M.; PIEREZAN, H. C.; RUFATO, L.; SATO, A. J.; RICCE, W. S.; MARQUES, V. V.; LELES, N. R.; ROBERTO, S. R. Hop: An emerging crop in subtropical areas in Brazil. **Horticulturae**, v. 8, n. 5, p. 393, 2022.

JENKINS, W. R. A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. **Plant Disease Reporter**, v. 48, n. 9, p. 692, 1964.

JIAN, P. QIAN, Z.; XINRAN, H.; TONG, C.; ZHANG, D. Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi improving plant resistance to temperature stress. **Horticulturae**, v. 10, n. 8, p. 855, 2024.

KASPAR, T. C.; BLAND, W. L. Soil temperature and root growth. **Soil Science**, v. 154, n. 4, p. 290-299, 1992.

KAUR, G.; SINGH, G.; MOTAVALLI, P. P.; NELSON, K. A.; ORLOWSKI, J. M.; GOLDEN, B. R. Impacts and management strategies for crop production in waterlogged or flooded soils: A review. **Agronomy Journal**, v. 112, n. 3, p. 1475-1501, 2020.

KENNY, S. T. Photosynthetic measurements in hop (*Humulus*). In: INTERNATIONAL HUMULUS SYMPOSIUM, 1., 2004. **Proceedings...** [S.l.: s.n.], p. 241-248. 2004.

KOSKE, R. E. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. **Mycologia**, v. 79, n. 1, p. 55-68, 1987.

KOSKEY, G.; AVIO, L.; TURRINI, A.; SBRANA, C.; BARBERI, P. Biostimulatory effect of vermicompost extract enhances soil mycorrhizal activity and selectively improves crop productivity. **Plant and Soil**, v. 484, n. 1, p. 183-199, 2023.

KUILA, D.; GHOSH, S. Arbuscular Mycorrhizae and Mycorrhizae Helper Organism—A Synergistic Movement Towards Soil and Crop Sustainability. In: **Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Sustainable Agriculture: Nutrient and Crop Management**. Singapore: Springer Nature Singapore, 2024. p. 429-451.

LANFRANCO, L.; BONFANTE, P.; GENRE, A. The mutualistic interaction between plants and arbuscular mycorrhizal fungi. **Microbiology Spectrum**, v. 4, n. 6, 2016.

LE BISSONNAIS, Y. Soil characteristics and aggregate stability. In: **Soil erosion, conservation, and rehabilitation**. Boca Raton: CRC Press, 2023. p. 41-60.

LI, M. O papel funcional dos fungos micorrízicos arbusculares no aumento dos estoques de carbono orgânico do solo e na estabilidade em terras áridas. **Soil and Tillage Research**, v. 248, p. 106443, 2025.

LIMA, C. E. P.; FONTENELLE, M. R.; SILVA, L. R. B.; SOARES, D. C.; MOITA, A. W.; ZANDONADI, D. B.; SOUZA, R. B.; LOPES, C. L. Short-Term Changes in Fertility Attributes

and Soil Organic Matter Caused by the Addition of EM Bokashis in Two Tropical Soils. **International Journal of Agronomy**, v. 2015, p. 754298, 2015.

MALAR, C. M.; KRÜGER, M.; KRÜGER, C.; WANG, Y.; STAJICH, J. E.; KELLER, J.; CHEN, E. C. H.; YLDIRIR, G.; VILLENEUVE-LAROCHE, M.; ROUX, C.; DELAUX, P. M.; CORRADI, N. The genome of *Geosiphon pyriformis* reveals ancestral traits linked to the emergence of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Current Biology**, v. 31, n. 7, p. 1570-1577, 2021.

MITRA, D.; DJEBAILI, R.; PELLEGRINI, M.; MAHAKUR, B.; SARKER, A.; CHAUDHARY, P.; KHOSHURU, B.; DEL GALLO, M.; MAHMOUD, K.; BARIK, D. P.; PANEERSELVAM, P.; DAS MOHAPATRA, P. K. Arbuscular mycorrhizal symbiosis: plant growth improvement and induction of resistance under stressful conditions. **Journal of Plant Nutrition**, v. 44, n. 13, p. 1993-2028, 2021.

MOREAU, M. M. F. L'ornementation des spores des Russules. **Bulletin de la Société Botanique de France**, v. 77, n. 3, p. 310-324, 1930.

MUNYANEZA, V.; ZHANG, W.; HAIDER, S.; XU, F.; WANG, C.; DING, G. Strategies for alleviating aluminum toxicity in soils and plants. **Plant and Soil**, v. 504, n. 1, p. 167-190, 2024.

NCUBE, L. Effective Microorganisms (EM): A Potential Pathway for Enhancing Soil Quality and Agricultural Sustainability in Africa. In: **Strategic Tillage and Soil Management - New Perspectives**. [S.l.]: IntechOpen, 2024.

NEVE, R. A. **Hops**. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 2012.

NOURI, E.; BREULLIM-SESSOMS, F.; FELLER, U.; REINHARDT, D. Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Petunia hybrida*. **PLoS One**, v. 9, n. 3, p. e90841, 2014.

OEHL, F.; SIEVERDING, E.; INEICHEN, K.; MÄDER, P.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 69, n. 5, p. 2816-2824, 2003.

OEHL, F.; LACZKO, E.; BOGENRIEDER, A.; STAHR, K.; BÖSCH, R.; VAN DER HEIJEN, M.; SIEVERDING, E. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 115, p. 154-164, 2017.

OKSANEN, J.; SIMPSON, G. L.; BLANCHET, F. G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; SZOECS, E.; WAGNER, H.; BARBOUR, M.; BEDWARD, M.; BOLKER, B.; BOCARD, D.; BORMAN, T.; CARVALHO, G.; CHIRICO, M.; DE CACERES, M. **Vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.6-4. [S.l.: s.n.], 2022. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>. Acesso em: 25 de junho 2023.

OSBORNE, P. L. **Tropical ecosystems and ecological concepts**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.

OUAHMANE, L.; DOUNAS, H.; EL YAMANI, M.; KAHIME, K. Symbiotic Arbuscular Mycorrhizal Fungi as a Soil Essential Component Contributing to Soil Fertility for Sustainable Agriculture in Arid Environment. In: KAHIME, K.; EL YAMANI, M.; POUFFARY, S. **Climate Change Effects and Sustainability Needs: The Case of Morocco**. [S.l.: s.n.], Springer, 2024. p. 123.

PÉREZ, Y.; SCHENCK, N. C. A unique code for each species of VA mycorrhizal fungi. **Mycologia**, v. 82, n. 2, p. 256-260, 1990.

PHOGAT, V. K.; TOMAR, V.; DAHIYA, R. Soil physical properties. In: **Soil science: An introduction**. New Delhi: Springer, 2015. p. 135-171.

POSPÍŠIL, P. Production of reactive oxygen species by photosystem II as a response to light and temperature stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1950, 2016.

PRIMAVESI, A. **Manejo ecológico do solo: a agricultura em regiões tropicais**. São Paulo: Nobel, 2002.

QIN, H.; LU, K.; STRONG, P. J.; XU, Q.; WU, Q.; XU, Z.; XU, J.; WANG, H. Long-term fertilizer application effects on the soil, root arbuscular mycorrhizal fungi and community composition in rotation agriculture. **Applied Soil Ecology**, v. 89, p. 35-43, 2015.

RAVISANKAR, N. A. S.; PANWAR, K. P.; VIPIN, K.; BHASKAR, S. **Organic farming crop production guide**. Modipuram: ICAR-Indian Institute of Farming Systems Research, 2017. 586 p.

RILLIG, M. C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. **Canadian Journal of Soil Science**, v. 84, n. 4, p. 355-363, 2004.

ROSSINI, F.; VIRGA, G.; LORETI, P.; LACUZZI, N.; RUGGERI, R.; PROVENZANO, M. A. Hops (*Humulus lupulus* L.) as a novel multipurpose crop for the Mediterranean region of Europe: Challenges and opportunities of their cultivation. **Agriculture**, v. 11, n. 6, p. 484, 2021.

RSTUDIO TEAM. **RStudio: integrated development environment for R** [programa de computador]. Versão 2021. Boston: Posit Software, PBC, 2021. Disponível em: <<https://posit.co/download/rstudio-desktop/>>. Acesso em: 13 maio 2023.

SABINO, B. C. C.; BONFIM, F. P. G.; CABRAL, M. N. F.; VIRIATO, V.; CAMPOS, O. P.; NEVES, C. S.; FERNANDES, G. C.; GOMES, J. A. O.; FACANALI, R.; MARQUES, M. O. M. Phytochemical Characterization of *Humulus lupulus* L. Varieties Cultivated in Brazil: Agricultural Zoning for the Crop in Tropical Areas. **Horticulturae**, v. 11, n. 5, p. 470, 2025.

SHARMA, U. C.; DATTA, M.; SHARMA, V. Global Status and extent of acid soils. In: **Soil Acidity: Management Options for Higher Crop Productivity**. Cham: Springer Nature Switzerland, 2025. p. 49-119.

SHIN, K.; VAN DIEPEN, G.; BLOK, W.; VAN BRUGEN, A. H. C. Variability of Effective Micro-organisms (EM) in bokashi and soil and effects on soil-borne plant pathogens. **Crop Protection**, v. 99, p. 168-176, 2017.

SIEVERDING, E.; FRIEDRICHSEN, J.; SUDEN, W. **Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems**. Eschborn: GTZ, 1991.

SILVA, L. L. **Desempenho Agronômico e Qualidade de lúpulo sob manejo agroecológico na Região Serrana Fluminense: Cultivares e Fertilização Orgânica**. 2023. Tese (Doutorado em Ciência, Tecnologia e Inovação em Agropecuária) - Programa de Pós-Graduação em Ciência, Tecnologia e Inovação em Agropecuária, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2023.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. 3. ed. Amsterdam: Academic Press, 2010.

TAKAHASHI, T.; KATANO, H.; YOSHIKAWA, N. Evidence for vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in viroid-infected hop root tissues. **Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz**, p. 267-271, 1994.

VAN KERCKHOVEN, S.; VAN MEERTEN, M.; WELLMAN, C. The dynamics of the hops industry. In: **New Developments in the Brewing Industry: The Role of Institutions and Ownership**. Oxford: Oxford University Press, 2020. v. 72.

WAHAB, A.; MUHAMMAD, M.; MUNIR, A.; ABDI, G.; ZAMAN, W.; AYAZ, A.; KHIZAR, C.; REDDY, S. P. P. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in regulating growth, enhancing productivity, and potentially influencing ecosystems under abiotic and biotic stresses. **Plants**, v. 12, n. 17, p. 3102, 2023.

WU, Q. S.; ZOU, Y. N.; ABD-ALLAH, E. F. Mycorrhizal association and ROS in plants. In: AHMAD, P. (Ed.). **Oxidative damage to plants**. San Diego: Academic Press, 2014. p. 453-475.

ZIELONKA, D.; SAS-PASZT, L.; DERKOWSKA, E.; LISEK, A.; RUSSEL, S. Occurrence of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Hemp (*Cannabis sativa*) Plants and Soil Fertilized with Sewage Sludge and Phosphogypsum. **Journal of Natural Fibers**, v. 18, n. 2, p. 250–260, 2019.

3. CAPÍTULO II

SELEÇÃO DE FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES PARA *HUMULUS LUPULUS* L.: EFICIÊNCIA DE ISOLADOS NATIVOS E COMERCIAIS NO DESENVOLVIMENTO MORFOLÓGICO E NUTRICIONAL

3.1 RESUMO

A inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) tem se consolidado globalmente como uma estratégia biotecnológica crucial para otimizar o desenvolvimento e a resiliência de plantas. No entanto, existe uma lacuna crítica no conhecimento sobre a compatibilidade funcional de FMAs em *Humulus lupulus* (lúpulo) sob as condições edafoclimáticas brasileiras. O presente estudo teve como objetivo selecionar estirpes de FMAs compatíveis e eficientes, comparando o desempenho de dez isolados do Centro de Recursos Biológicos Dra. Johanna Döbereiner (CRB-JD) com duas formulações comerciais (*Rhizophagus intraradices*) amplamente utilizadas no país. Após 93 dias de cultivo, a análise integrada de parâmetros morfológicos, simbióticos e de nutrição foliar revelou uma dicotomia funcional no sistema de alocação de recursos da cultivar 'Comet'. Embora o controle químico (Z2) tenha estabelecido o teto produtivo de biomassa, esta expansão resultou no Efeito de Diluição Nutricional, com os menores teores de K, Mg e Ca. Em contrapartida, a Análise de Componentes Principais (PCA) segregou os isolados de FMA em dois grupos de elite: Grupo de Maximização de Biomassa: Isolados RHCL e DEHE demonstraram a maior promoção de crescimento (altura e massa seca) e volume radicular, sendo ideais para o estabelecimento precoce. Grupo de Otimização Nutricional e Reprodutiva: O isolado ACCO (*Acaulospora colombiana*) destacou-se por sua excelência na otimização da homeostase estequiométrica, figurando no topo da concentração de todos os macronutrientes foliares e apresentando alta esporulação (GICA também se destacou na esporulação). Os resultados demonstram que os isolados de referência do CRB-JD apresentam superioridade funcional e adaptativa consistente em relação aos inoculantes comerciais testados, revelando seu potencial como bioinoculantes de alta eficiência para a produção de plantas de lúpulo cv. 'Comet' e validando a abordagem de seleção para a agricultura tropical.

Palavras-chave: Lúpulo. Bioinsumo. *Glomeromycota*. Interação planta-microrganismo.

3.2 ABSTRACT

Inoculation with Arbuscular Mycorrhizal Fungi (AMF) has become a globally consolidated biotechnological strategy for optimizing plant growth, development, and resilience. However, a critical knowledge gap persists regarding the functional compatibility of AMF in *Humulus lupulus* (hops) under the specific Brazilian edaphoclimatic conditions. The present study aimed to select compatible and efficient AMF strains by comparing the performance of ten isolates from the Dra. Johanna Döbereiner Biological Resource Center (CRB-JD) against two widely used commercial formulations (*Rhizophagus intraradices*) in the country. After 93 days of cultivation, integrated analysis of morphological, symbiotic, and foliar nutritional parameters revealed a functional dichotomy in the resource allocation system of the 'Comet' cultivar. Although the chemical control (Z2) established the productive ceiling for biomass, this rapid expansion resulted in the Nutritional Dilution Effect, evidenced by the lowest concentrations of K, Mg, and Ca. Conversely, the Principal Component Analysis (PCA) segregated the AMF isolates into two elite functional groups: Biomass Maximization Group: Isolates RHCL and DEHE demonstrated the greatest growth promotion (height and dry mass) and root volume, identifying them as ideal candidates for early establishment. Nutritional and Reproductive Optimization Group: The isolate ACCO (*Acaulospora colombiana*) stood out for its excellence in optimizing stoichiometric homeostasis, ranking highest in the concentration of all foliar macronutrients and exhibiting high sporulation (GICA also excelled in sporulation). The results demonstrate that the CRB-JD reference isolates exhibit consistent functional and adaptive superiority over the tested commercial inoculants, confirming their potential as highly efficient bioinoculants for the production of *Humulus lupulus* cv. 'Comet' and validating the multi-trait selection approach for tropical agriculture.

Keywords: Hop. Bioinput. *Glomeromycota*. Plant–microorganism interaction.

3.3 INTRODUÇÃO

Estratégias de sustentabilidade (FAO et al., 2022) aceleraram a adoção global de bioinsumos. O Brasil lidera este panorama com crescimento expressivo, sendo mercado prioritário na agenda nacional (BRASIL, 2023). O setor é impulsionado pelos inoculantes, tecnologia-chave para a sustentabilidade da soja, que possui a maior adoção, consolidando a biotecnologia no país (MEYER et al., 2022).

Os FMAs (SMITH; READ, 2010) são cruciais por otimizar a absorção de nutrientes como fósforo (BAGYARAJ; SHARMA; MAITI, 2015) e zinco (WATTS-WILLIAMS; CAVAGNARO, 2018). Essa biotecnologia aumenta o vigor, a resiliência a estresses abióticos (WAHAB et al., 2023), e ativa a defesa vegetal (HARRIER; WATSON, 2004; WENG et al., 2022), sendo estratégia fundamental para a sustentabilidade e redução da dependência química.

O cultivo do lúpulo é desafiador em regiões tropicais e subtropicais devido às exigências por fotoperíodo e vernalização (ROSSINI et al., 2021; JASTROMBEK et al., 2022). A fase inicial de produção de mudas é crítica para o sucesso no estabelecimento em campo (GROSSNICKLE; MACDONALD, 2018).

A eficácia dos FMAs em culturas exóticas é determinada pela compatibilidade funcional entre fungos e plantas (SMITH; READ, 2010). A introdução do lúpulo em agroecossistemas tropicais requer seleção prévia de FMAs capazes de estabelecer simbiose funcional eficiente. Ausência de afinidade genética pode suprimir a funcionalidade micorrízica nativa.

Essa necessidade de seleção é reforçada pela documentada inconsistência na eficácia agronômica dos inoculantes micorrízicos comerciais no Brasil. Algumas culturas respondem bem (algodão e cana-de-açúcar), mas outras demonstram baixa responsividade (soja e feijão) (STOFFEL, 2019). Essa variabilidade é exacerbada pela pressão regulatória (Lei 14.785/2023), que exige novo marco legal para garantir a qualidade dos bioinsumos, especialmente aqueles produzidos em condições menos controladas (“on-farm”) (AGÊNCIA FPA, 2024; NEVES; BONISOLO, 2024).

A simbiose eficaz com FMAs não apenas melhora o rendimento, mas também modula o acúmulo de metabólitos secundários, como terpenos e flavonoides (RAN et al., 2022). Em lúpulo, esses compostos (alpha-humuleno, beta-cariofileno) são vitais para a qualidade final dos cones (ADAMS, 2021; NEZI et al., 2022). Portanto, a seleção de FMAs de alta eficácia biológica é essencial para otimizar a qualidade molecular e o valor agregado do produto.

A complexidade da simbiose em culturas exóticas como o lúpulo, aliada à inconsistência e à carência regulatória dos produtos comerciais, demonstra uma lacuna crítica no conhecimento científico. O presente trabalho teve como hipótese que a inoculação com FMAs selecionados é capaz de otimizar o desenvolvimento e a qualidade das plantas de lúpulo.

O objetivo deste capítulo foi selecionar espécies de FMAs eficientes para a produção de mudas de lúpulo cv. ‘Comet’, comparando isolados do CRB-JD com inoculantes comerciais. Especificamente, buscou-se: (i) avaliar a compatibilidade funcional dos inoculantes através da colonização radicular e esporulação; (ii) comparar a eficiência dos isolados na promoção do crescimento e na modulação da arquitetura radicular; e (iii) determinar o impacto da inoculação na absorção e acúmulo de nutrientes na parte aérea.

3.4 REVISÃO DE LITERATURA

3.4.1 Plantas inoculadas com FMAs: seleção estratégica de fmas, critérios biológicos e regulatórios

A adoção de inoculantes à base de FMAs representa um avanço decisivo para a sustentabilidade agrícola. Contudo, a eficácia destes bioinsumos depende de uma seleção criteriosa que integre conformidade legal, compatibilidade genética e eficiência fisiológica (SMITH; READ, 2010).

A viabilidade comercial inicia-se no cumprimento das normas sanitárias. No Brasil, a Instrução Normativa nº 13/2011 do MAPA regula os inoculantes, exigindo garantias mínimas de concentração e pureza (BRASIL, 2011). Diferentemente das bactérias, os FMAs requerem métodos de quantificação de esporos viáveis e testes de Número Mais Provável (NMP) para atestar o potencial infectivo (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006; PORTER, 1979).

Internacionalmente, padrões como os da Índia estabelecem mínimos rigorosos de esporos e limites estritos para contaminantes, como *Salmonella* spp. e *Escherichia coli*, garantindo a segurança biológica (BASIRU; MWANZA; HIJRI, 2020). Estudos de auditoria alertam que muitos produtos comerciais falham em entregar as espécies declaradas no rótulo, reforçando a necessidade de validação genômica (FAYE et al., 2013).

A seleção de estirpes deve priorizar a funcionalidade. O critério clássico é a absorção de fósforo (P) (SANDERS; TINKER, 1971; SMITH; READ, 2010), mas a eficiência moderna foca também no transporte de nitrogênio e na modulação da arquitetura radicular (WANG et al., 2017). É crucial considerar a compatibilidade funcional: inóculos "homólogos" (isolados da mesma cultura-alvo) tendem a superar estirpes genéricas (RAVNSKOV; JAKOBSEN, 1995; KLIRONOMOS, 2003; HOEKSEMA et al., 2010). Em soja, inoculantes contendo *Rhizophagus intraradices* demonstraram aumentos de biomassa e produtividade mesmo com adubação fosfatada reduzida, validando a tecnologia para grandes culturas (STOFFEL, 2019).

Diante das mudanças climáticas, a capacidade de mitigação de estresse é um diferencial. Estirpes de FMAs eficientes induzem a regulação de aquaporinas para tolerância à seca (ROMERO-MUNAR et al., 2024) e produzem glomalina, proteína chave na estruturação do solo e imobilização de metais pesados (WRIGHT; UPADHYAYA, 1998; GONZÁLEZ-CHÁVEZ et al., 2004). Para culturas de alto valor como o lúpulo, a seleção deve focar na resistência a patógenos de solo e na adaptação a climas não nativos (ROSSINI et al., 2021).

Em suma, o inoculante ideal não é apenas aquele que coloniza a raiz, mas sim aquele que, em conformidade com a lei, entrega resiliência e nutrição específica para o sistema de cultivo alvo (BRASIL, 2011; GIANINAZZI; VOSÁTKA, 2004).

a) Variabilidade funcional e dinâmica ecológica: a dicotomia entre isolados nativos e inoculantes comerciais de FMAs

A aplicação de inoculantes à base de FMAs na agricultura moderna transcende a simples introdução de propágulos fúngicos no solo; constitui uma intervenção ecológica de alta complexidade. A literatura recente tem evidenciado uma disparidade significativa, e muitas vezes negligenciada, entre a performance de isolados nativos (autóctones) e as estirpes presentes em formulados comerciais (alóctones), desafiando o paradigma da "universalidade" dos bioinsumos (SMITH; READ, 2010).

A indústria de bioinsumos tende a selecionar estirpes 'generalistas', como *Rhizophagus irregularis*, em virtude de sua alta taxa de esporulação em sistemas de cultura de raízes transformadas (GHORUI et al., 2023) e sua notável plasticidade fenotípica (ANGELARD et al., 2010). No entanto, meta-análises globais indicam que a introdução destas estirpes exóticas

frequentemente resulta em falhas de estabelecimento (MALTZ; TRESEDER, 2015; SALOMON et al., 2022). Isso ocorre devido à intensa filtragem ambiental que seleciona contra genótipos não adaptados às condições edafoclimáticas locais (VÁLYI et al., 2016). O solo atua como um filtro seletivo, onde fatores edafoclimáticos e a competição com a microbiota residente podem suprimir o inóculo exótico antes que a simbiose funcional seja estabelecida (BASIRU; MWANZA; HIJRI, 2020).

Em contraste, comunidades de FMAs nativos expressam uma vantagem adaptativa (*home-field advantage*) decorrente da coevolução de longo prazo com as condições edafoclimáticas locais, como pH e disponibilidade hídrica (JOHNSON, 2010). Essa adaptação reflete-se na estabilidade da simbiose e, conseqüentemente, na maior eficiência na estruturação de macroagregados do solo mediada por hifas (RILLIG, 2004).

A variabilidade funcional manifesta-se agudamente na resposta fisiológica da planta hospedeira. Estudos comparativos demonstram que existe frequentemente um desacoplamento entre a colonização radicular e o benefício nutricional; embora inoculantes comerciais possam promover uma colonização rápida, isso nem sempre se traduz em ganhos proporcionais de biomassa (SMITH; SMITH, 2011). Frequentemente, isolados nativos induzem respostas metabólicas mais robustas no hospedeiro sob estresse (FAYE et al., 2013). Além disso, a pureza e a viabilidade são críticas; bioensaios indicam que muitos inoculantes falham em promover colonização adequada devido à baixa viabilidade dos propágulos (MARULANDA; AZCON; RUIZ-LOZANO, 2003), enquanto análises genômicas recentes confirmam inconsistências na composição de espécies declarada nos rótulos (SALOMON et al., 2022).

Do ponto de vista ecológico, a introdução massiva de estirpes comerciais exóticas levanta preocupações pertinentes sobre a bioinvasão e a homogeneização da biota do solo (SCHWARTZ et al., 2006). Há evidências de que inóculos comerciais podem competir com comunidades nativas funcionalmente diversas, alterando a estrutura da comunidade fúngica local (PELLEGRINO et al., 2016). Portanto, a estratégia agrônômica de alto nível deve evoluir da simples substituição de insumos para o manejo da biodiversidade edáfica, valorizando o potencial funcional dos isolados autóctones ou desenvolvendo inoculantes regionais coadaptados.

b) Modulação da arquitetura e desempenho radicular mediada por fungos micorrízicos arbusculares: mecanismos fisiológicos e plasticidade fenotípica

A interação simbiótica entre plantas vasculares e Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMAs) induz reprogramações profundas na ontogenia do sistema radicular, transcendendo a mera facilitação nutricional (GUTJAHR; PASZKOWSK, 2013; FUSCONI, 2014). Sob uma ótica funcional, a colonização micorrízica não atua apenas como uma extensão física para a aquisição de fósforo, mas como um regulador alostérico da Arquitetura do Sistema Radicular (RSA), alterando parâmetros morfométricos e hidráulicos que definem a eficiência da exploração edáfica (SMITH; READ, 2010).

A plasticidade fenotípica observada em raízes colonizadas é governada por um complexo *crosstalk* hormonal. Evidências moleculares indicam que os FMAs modulam a homeostase endógena de auxinas e estrigolactonas, hormônios determinantes na arquitetura radicular (FUSCONI, 2014; POZO et al., 2015). A inoculação tende a suprimir a dominância apical e estimular a proliferação de raízes laterais, aumentando a Densidade de Comprimento Radicular (RLD). Este fenômeno, descrito detalhadamente em modelos monocotiledôneos como o arroz (*Oryza sativa*), sugere uma estratégia de investimento em raízes finas em resposta a sinais fúngicos difusíveis, ocorrendo independentemente da via de sinalização simbiótica comum (*Common Symbiosis Signaling Pathway* - SYM) (GUTJAHR; CASIERI; PASZKOWSKI, 2009).

Além das alterações morfológicas, a simbiose reconfigura a condutividade hidráulica radicular. A presença de hifas extrarradiculares conecta o apoplasto radicular aos microporos do solo, contornando zonas de depleção hídrica (AUGÉ, 2001). Mais significativamente, os FMAs regulam a expressão de genes de aquaporinas (PIPs e TIPs) nas membranas das células corticais do hospedeiro, modulando as vias de transporte de água. Esta regulação molecular permite um controle dinâmico do fluxo transcelular e simplástico, conferindo maior resiliência ao turgor celular sob condições de déficit de pressão de vapor ou salinidade (AROCA; RUIZ-LOZANO, 2012; BÁRZANA et al., 2012; SUN et al., 2024).

Existe, contudo, um *trade-off* energético e evolutivo fundamental. Em solos naturalmente férteis, plantas tendem a adotar uma estratégia de 'faça-você-mesmo' (*do-it-yourself*), desenvolvendo raízes finas com alta área superficial específica para absorção direta. Em contraste, espécies dependentes da simbiose frequentemente exibem raízes mais espessas e menos ramificadas, 'terceirizando' a absorção de nutrientes de baixa mobilidade para a rede hifal (BERGMANN et al., 2020; EISSENSTAT et al., 2015). Essa estratégia justifica-se energeticamente, pois a hifa fúngica possui um custo de carbono de construção por unidade de comprimento significativamente menor que o do tecido radicular (LYNCH; HO, 2005; BRESSAN; VASCONCELLOS, 2002).

Portanto, a avaliação do desempenho de inoculantes micorrízicos deve integrar métricas de arquitetura radicular e eficiência hidráulica, reconhecendo que a bioengenharia da rizosfera pelos FMAs é um componente central da adaptação vegetal a ambientes edáficos heterogêneos e estressantes.

c) Da absorção de fósforo à reprogramação iônica

A interface simbiótica estabelecida entre Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMAs) e as raízes de plantas vasculares constitui um dos mecanismos mais refinados de aquisição nutricional na biosfera. Embora historicamente associada à absorção de fósforo (P), a 'via micorrízica' de nutrição transcende a mobilização de um único elemento, atuando como um regulador sistêmico do ioma vegetal e facilitando o acúmulo estequiométrico de múltiplos macronutrientes essenciais, incluindo nitrogênio (N), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S) (SMITH; READ, 2010; CLARK; ZETO, 2000; RAMÍREZ-FLORES et al., 2017).

No que tange ao fósforo, a contribuição dos FMAs é biofisicamente distinta da 'via direta' radicular. As hifas extrarradiculares transpõem a zona de depleção de P que se forma ao redor da rizosfera, explorando microporos do solo inacessíveis aos pelos radiculares (JAKOBSEN et al., 1992). Contudo, avanços recentes na genômica funcional têm elucidado mecanismos igualmente sofisticados para o nitrogênio. O FMA *Rhizophagus irregularis*, por exemplo, não apenas absorve N inorgânico e orgânico, mas regula ativamente o metabolismo do hospedeiro (GOVINDARAJULU et al., 2005). A caracterização recente do gene fúngico RiCAR1 (*Carbamoyl-phosphate synthase large subunit*) revelou que sua expressão é crucial não apenas para a biossíntese de arginina e translocação de N, mas também para a regulação da aquisição de fosfato e tolerância à seca, demonstrando um acoplamento metabólico entre os ciclos de N e P mediado pelo fungo (WANG et al., 2024).

A dinâmica do potássio (K), o cátion mais abundante nas células vegetais, também é profundamente modulada pela simbiose. A identificação e caracterização do canal RiSKC3, um canal de K⁺ do tipo *Shaker* com retificação externa (*outward-rectifying*) localizado na membrana plasmática do fungo, forneceu a evidência molecular que faltava para explicar o mecanismo de efluxo de K⁺ do citosol fúngico para o espaço periarbuscular, disponibilizando-o para absorção pelos transportadores da planta (GARCIA; ZIMMERMANN, 2014; CORRATGÉ-FAILLIE et al., 2022). Este mecanismo é vital para a osmorregulação e homeostase iônica, conferindo maior tolerância especialmente sob condições de estresse salino.

Além disso, estudos de ionômica em milho (*Zea mays*) revelaram que a inoculação com FMAs dissocia a absorção de nutrientes da morfologia radicular estrita. Enquanto a absorção de alguns elementos segue o crescimento da raiz, o acúmulo de Mg, S e Ca em plantas micorrizadas frequentemente excede o que seria previsto apenas pelo aumento da superfície radicular ou biomassa (RAMÍREZ-FLORES et al., 2019). Isso indica que os FMAs possuem sistemas de transporte de alta afinidade para estes macronutrientes secundários, suplementando ativamente a nutrição da planta além do efeito de 'exploração de volume' (CLARK; ZETO, 2000).

Portanto, a contribuição dos FMAs deve ser compreendida como uma reprogramação nutricional integrada, onde a simbiose não apenas fornece nutrientes limitantes, mas otimiza a estequiometria nutricional necessária para maximizar a eficiência metabólica e a produtividade das culturas.

d) Variabilidade funcional e qualidade biológica de inoculantes de FMAs

A aplicação de FMAs em culturas perenes de metabolismo especializado tem demonstrado efeitos consistentes na ampliação da absorção de fósforo (P), na modulação da arquitetura radicular e no incremento da biomassa aérea. Tais efeitos são particularmente relevantes em ambientes tropicais, caracterizados por acidez elevada e baixa disponibilidade de P (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006).

Evidências provenientes de espécies de fisiologia comparável ao lúpulo, como *Cannabis sativa* e *Morus* spp., demonstram que a simbiose micorrízica aumenta a superfície radicular absorvente, melhora a eficiência fotossintética e eleva os teores de macro e micronutrientes (SEEMAKRAM et al., 2022; KAKABOUKI et al., 2021; LU et al., 2015), caracterizando um modelo consistente para a extrapolação ao *Humulus lupulus*.

A eficácia da simbiose é fortemente dependente da identidade do fungo e da compatibilidade funcional FMA-planta, com isolados autóctones frequentemente superando produtos comerciais devido à adaptação a solos tropicais intemperizados (KLIRONOMOS, 2003; HOEKSEMA et al., 2010). Além disso, o biotrofismo obrigatório e as limitações tecnológicas dos sistemas de produção influenciam diretamente a qualidade biológica dos inoculantes, resultando em variação na densidade de propágulos, no potencial de colonização e na estabilidade das formulações (HERRMANN; LESUEUR, 2013; BERRUTI et al., 2016). Assim, a quantificação de esporos e a determinação da colonização radicular constituem métricas indispensáveis para avaliar a capacidade funcional dos inoculantes, justificando plenamente o primeiro objetivo da presente pesquisa.

Os parâmetros radiculares obtidos por análise digital (área e volume radicular, diâmetro médio, número de pontas e bifurcações) representam descritores sensíveis das respostas micorrízicas arbusculares, refletindo a plasticidade morfológica induzida pela simbiose (BASIRU; MWANZA; HIJRI, 2020). Tais variáveis são decisivas para o lúpulo, cultura cuja produtividade depende da formação rápida de um sistema radicular extensivo capaz de sustentar elevado crescimento vegetativo. Esta dinâmica fisiológica é também observada em espécies comparáveis, como *Cannabis sativa* e *Morus* spp., nas quais a inoculação micorrízica promove aumentos consistentes no comprimento total de raízes, no volume radicular, na massa de raízes e na eficiência de absorção de nutrientes, atributos diretamente associados ao desempenho agrônomo de plantas com elevado vigor vegetativo (SEEMAKRAM et al., 2022; KAKABOUKI et al., 2021).

e) Bioinsumos e a fronteira tecnológica dos FMAs: liderança brasileira, desafios industriais e assimetrias regulatórias

A agricultura contemporânea atravessa um ponto de inflexão, onde a necessidade de intensificação produtiva (SUCHITHKUMAR et al., 2024) colide com a urgência de mitigar a pegada ecológica dos insumos sintéticos (TSION; STEVEN, 2019). Neste cenário, os bioinsumos consolidaram-se como pilares da bioeconomia, com o mercado global projetado para superar US\$ 45 bilhões até 2032 (CARVALHO, 2025). O Brasil, impulsionado por políticas públicas robustas, como o Programa Nacional de Bioinsumos (PNB), e por um setor privado dinâmico, assume liderança global na adoção destas tecnologias, especialmente em *commodities* como soja e milho (BRASIL, 2023; POLICARPO et al., 2025). Contudo, a plena expansão deste mercado, particularmente para inoculantes de FMAs, enfrenta gargalos biológicos e regulatórios críticos.

Diferentemente dos inoculantes bacterianos já consolidados (ex.: *Azospirillum*), a produção comercial de FMAs é restringida pelo seu biotrofismo obrigatório (SMITH; READ, 2010). A impossibilidade de cultivo em meios axênicos simples eleva a complexidade e os custos industriais em comparação à fermentação bacteriana (HERRMANN; LESUEUR, 2013). Embora sistemas *in vivo* (*on-farm*) sejam comuns, eles sofrem com limitações de escalabilidade e riscos de contaminação (DOUDS JR. et al., 2005; BERRUTI et al., 2016). A fronteira tecnológica reside no desenvolvimento de formulações estáveis (peletização, encapsulamento) que garantam viabilidade logística (*shelf-life*) e homogeneidade de propágulos, superando a variabilidade intrínseca dos substratos orgânicos (MALUSÀ; SAS-PASZT; CIESIELSKA, 2012; COELHO et al., 2014).

A eficácia agrônômica dos FMAs não é universal, sendo governada pela tríade FMA-Planta-Solo e sujeita à "filtragem ambiental". Isolados nativos frequentemente demonstram superioridade adaptativa em solos tropicais ácidos e intemperizados, superando estirpes comerciais exóticas devido à coevolução com o edafoclima local (KLIRONOMOS, 2003). Adicionalmente, o manejo da fertilidade é decisivo: altos níveis de fósforo solúvel inibem a sinalização por estrigolactonas, suprimindo a colonização micorrízica (WANG et al., 2017; SMITH; SMITH, 2011). Portanto, a viabilidade da tecnologia depende de estratégias de manejo integrado que considerem a compatibilidade funcional e evitem antagonismos químicos (HAGE-AHMED; ROSNER; STEINKELLNER, 2019).

No âmbito legal, persiste uma assimetria regulatória. O arcabouço brasileiro, historicamente moldado para agroquímicos e inoculantes bacterianos, impõe métricas inadequadas aos FMAs, como contagens de unidades formadoras de colônia (UFC) que não se aplicam à sua biologia fúngica (ZILLI; REIS; REIS JUNIOR, 2019). Apesar de avanços como a Lei nº 14.785/2023, a ausência de normativas específicas para organismos biotróficos gera insegurança jurídica e desestimula a inovação (POLICARPO et al., 2025). A consolidação da liderança brasileira exige, portanto, a harmonização entre o avanço biotecnológico (produção *in vitro*, novas formulações) e a modernização regulatória, reconhecendo as especificidades dos FMAs para destravar seu potencial na agricultura tropical.

3.5 MATERIAL E MÉTODOS

3.5.1 Inoculação de lúpulo cv. Comet com FMAs sob cultivo em casa de vegetação

Um experimento em casa de vegetação (plástico transparente, semi-climatizada, com temperatura máxima de 32°C foi conduzido para avaliar a inoculação de FMAs no crescimento de plantas de lúpulo cv. ‘Comet’ (*Humulus lupulus* L.). O experimento foi realizado de 16 de maio a 16 de agosto de 2023 na sede da Embrapa Agrobiologia, Seropédica, Rio de Janeiro, Brasil (-22,75889° S, -43,68000° W, altitude de 28m) (Figura 16 – Anexo).

3.5.2 Mudas de lúpulo cv. ‘Comet’

As plantas foram oriundas do viveiro Ninkasi Lúpulos de Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, em fevereiro de 2023. Ao todo, foram 98 mudas enraizadas em espuma fenólica, transplantadas para aclimação em bandejas de isopor de 72 células (capacidade de 100 cm³ de substrato por célula, composto por Carolina Soil e fibra de coco (1:1)). A análise química do substrato indicou, em g/kg: 7,46 de Ca (absorção atômica); 3,23 de K (fotometria de chama); 26,70 de Mg (absorção atômica); e 1 de P (colorimetria). Para aclimação, as plantas permaneceram três meses sob sombrite (cobertura de 75%) na casa de vegetação. Foi necessário realizar duas podas mensais (retirada da haste central e manutenção das laterais). Somente nesta fase o manejo de poda foi realizado. A irrigação foi manual, com 5 mL de água filtrada por dia. A adubação quinzenal foi feita via irrigação, aplicando-se 5 mL de solução nutritiva por planta, preparada pela diluição em 1 litro de água das seguintes soluções estoque: 2,5 mL de fosfato de potássio (1,361 g/L); 7,5 mL de cloreto de potássio (74,555 g/L), 7,5 mL de sulfato de amônio (66,069 g/L); 7,5 mL de nitrato de cálcio (233,151 g/L); 5 mL de sulfato de magnésio (197,185 g/L); 2,5 mL de edta férrico (18,353 g/L); 2,5 mL da mistura de ácido bórico (1,855 g/L), cloreto de cobalto (0,495 g/L), sulfato de zinco (0,119 g/L), sulfato de cobre (0,144 g/L) e molibdato de sódio (0,05 g/L).

3.5.3 Caracterização do substrato do experimento

O experimento foi conduzido em vasos redondos de plástico preto (base superior x altura x base inferior: 20 x 18 x 12 cm) contendo substrato. O substrato foi composto de material de um Planossolo Háplico (CARVALHO FILHO et al., 2003) coletado entre 5 e 20 cm de profundidade, em relevo plano, na borda de floresta subcaducifolia, com presença de bambuzal e pastagem, no campo experimental da Embrapa Agrobiologia em Seropédica, Rio de Janeiro (coordenadas -22,750350° S, -43,666348° W, altitude de 27 m).

O material de solo apresentou as seguintes características físicas e químicas: 48% de argila natural; 52% de argila total; grau de floculação de 7,69%; 47% de areia total (com 8% de areia fina e 39% de areia grossa); 1% de silte; pH em água (2:1) 5,86; Ca 5,55; Mg 7,75; Al 0,00 e H+Al 5,12 (todos em cmol_c.dm³); P 152,98 e K 693,56 (ambos em mg/L).

Após a coleta, o substrato foi peneirado (3 mm) para remoção de raízes e materiais grosseiros, não recebendo corretivos ou fertilizantes adicionais. O substrato foi submetido à autoclavagem (exposição por 60 minutos a 120°C e pressão úmida de 1 kgf.cm²) por duas vezes, com intervalo mínimo de 24 horas de repouso entre as exposições. O processo de esterilização foi realizado em dezembro de 2022, e o substrato permaneceu embalado em sacos plásticos de autoclavagem (20 L) na casa de vegetação até o início do experimento, em maio de 2023.

3.5.4 Inoculação dos tratamentos de FMAs

Foram estudados um total de 12 tratamentos com inoculação. Dez espécies de FMAs foram obtidas de solo-inóculo (dose de 150 esporos/vaso) cedido pela Coleção de FMAs da Embrapa Agrobiologia (COFMEA), pertencente ao CRB-JD, Seropédica, Rio de Janeiro, Brasil: *Acaulospora colombiana* A15 (ACCO): 532 esporos/g de inoculante, 0,28 g do solo-inóculo/planta. *Acaulospora foveata* A92 (ACFO): 15 esporos/g de inoculante, 10 g do solo-inóculo/planta. *Acaulospora scrobiculata* A38 (ACSC): 35 esporos/g de inoculante, 4,29 g do solo-inóculo/planta. *Cetraspora gilmorei* A13 (CEGI): 32 esporos/g de inoculante, 4,69 g do solo-inóculo/planta. *Cetraspora pellucida* A70 (CEPE): 38 esporos/g de inoculante, 3,95 g do solo-inóculo/planta. *Dentiscutata heterogama* A2 (DEHE): 9 esporos/g de inoculante, 16,67 g do solo-inóculo/planta. *Gigaspora candida* A36 (GICA): 25 esporos/g de inoculante, 6,00 g do solo-inóculo/planta. *Gigaspora margarita* A1 (GIMA): 36 esporos/g de inoculante, 4,17 g do solo-inóculo/planta. *Glomus formosanum* A20 (GLFO): 136 esporos/g de inoculante, 1,10 g do solo-inóculo/planta. *Rhizophagus clarus* A5 (RHCL): 70 esporos/g de inoculante, 2,14 g do solo-inóculo/planta.

A outra espécie de FMA (*Rhizophagus intraradices*) foi avaliada em dois inoculantes comerciais: *Rhizophagus intraradices* – Endofuse (RHEN): 22.500 propágulos/mL de inoculante, aplicado na base de 20 mL/ha e densidade de plantio (3333 plantas/ha). Foi diluído 0,12 mL do inoculante em 20 mL de água destilada, aplicando-se 1 mL/planta (aproximadamente 134 propágulos/planta); *Rhizophagus intraradices* – Rootella BR Ultra (RHBR): 167.000 propágulos/g de inoculante, aplicado na base de 15\ g/ha e 3333 plantas/ha. Foi diluído 0,104 g do inoculante em 23 mL de água destilada, aplicando-se 1 mL/planta (aproximadamente 751 propágulos/planta). Ao total, foram quatorze tratamentos, doze inoculados com FMAs sendo dois sem inoculação com FMAs (controles): sem inoculante de FMAs (Z1) e sem inoculante de FMAs mais dose de fósforo (fosfato de potássio - K_2HPO_4 : 7,2 g/l, aplicação de 100ml por vaso, somente no momento da implantação do experimento) (Z2). Os vasos foram ordenados em delineamento de blocos casualizados com sete repetições e espaçamento de 40 x 40 cm entre plantas e linhas.

3.5.5 Manejo da irrigação

A irrigação foi realizada por gotejamento. Durante os primeiros 60 dias de experimento, cada planta recebeu 40 mL de água filtrada por dia (aplicados às 8h). Nos 33 dias finais do experimento, o volume foi ajustado para 80 mL diários, divididos em duas aplicações: 40 mL às 8h e 40 mL às 16h.

3.5.6 Manejo de Adubação de cobertura

A adubação de cobertura foi realizada por meio da aplicação quinzenal de 50 mL de solução nutritiva por vaso. Para atender aos 91 vasos (amostras), a solução base (previamente descrita no item 2.6.2) foi diluída em água até completar 5.000 mL.

3.5.7 Manejo cultural

Em cada vaso foi instalado um fio (sisal, 2 mm) como condutor das hastes das plantas de lúpulo, desde a base superior do vaso até 3 metros de altura, para auxiliar no hábito de crescimento trepador da cultura. As folhas em senescência se desprenderam naturalmente. A *posteriori*, foi realizada a catação das folhas secas, a fim de eliminar possíveis áreas de refúgio para pragas e doenças.

3.5.8 Manejo de fotoperíodo

Para fornecer luz suplementar ao crescimento das plantas de lúpulo cv. ‘Comet’ durante os períodos de menor luminosidade natural, foram utilizadas lâmpadas LED tipo E27, com estrutura dobrável contendo três painéis articuláveis. Cada painel era composto por 24 LEDs vermelhos e 12 azuis (totalizando 108 emissores/lâmpada). O espectro luminoso abrangia as faixas do vermelho e azul, com Índice de Reprodução de Cores (CRI) de 80, apropriado para estímulo fotossintético. As lâmpadas funcionaram com tensão de entrada entre 85 e 265 volts. Foram utilizadas seis lâmpadas instaladas a 3 metros de altura, dispostas em duas fileiras perpendiculares à área do experimento (três lâmpadas por fileira). Os painéis foram inclinados em torno de 15°, para favorecer a distribuição uniforme da luz sobre a superfície de cultivo. A complementação luminosa foi aplicada diariamente das 3h às 18h, totalizando 15 horas de luz (natural e artificial). Cada unidade emitiu cerca de 1200 lúmens (estimativa média), resultando em uma iluminância média de aproximadamente 42 lux na superfície de cultivo, o que visou garantir um nível mínimo de estímulo fotobiológico.

3.5.9 Manejo de pragas e doenças

Para o controle do ácaro rajado (*Tetranychus urticae*) e da lagarta do cartucho (*Spodoptera frugiperda*), foi realizada a pulverização quinzenal de óleo de *Azadirachta indica* (Neem), na proporção de 5 mL de óleo para 2 mL de detergente por litro de água filtrada. Foram feitas seis aplicações, com pulverizador costal agrícola (20 litros), direcionando a aplicação de baixo para cima, permitindo que a solução fitossanitária entrasse em contato com a base inferior da folha (local de refúgio de insetos). Também foram instaladas placas adesivas amarelas com cola entomológica como armadilhas para capturar possíveis pragas, como o pulgão.

3.5.10 Avaliações de parâmetros da contribuição dos FMAs para o crescimento das mudas de lúpulo

Os dados foram avaliados 93 dias após a inoculação (DAI), sob três parâmetros: FMAs, raízes e partes aéreas do lúpulo. Parâmetros de FMAs: Número de Esporos: 50 cm³ do substrato foram utilizados para a extração dos esporos pela técnica de peneiramento úmido (GERDEMANN; NICOLSON, 1963) (peneiras de 0,42 e 0,053 mm). O material retido na última peneira foi submetido a duas etapas de centrifugação (JENKINS, 1964): a primeira em água (3 minutos a 3000 rpm), e a segunda em solução de sacarose 45% (2 minutos a 2000 rpm) para a flotação dos esporos; Taxa de Colonização Micorrízica: 0,5 g de raízes frescas foram clarificadas com KOH 2,5% (KOSKE; GEMMA, 1989) e coradas com azul de metila 0,05% (GRACE; STRIBLEY, 1991). A colonização foi estimada pelo método da intersecção em placa quadriculada (*Gridline Intersect Method*) (GIOVANNETTI; MOSSE, 1980), observando a presença/ausência de colonização nas intersecções sob microscópio estereoscópico. Parâmetros Radiculares: as raízes foram lavadas (peneira de malha de 853 µm), pesadas (massa úmida, g) e o comprimento (cm) mensurado. Posteriormente, foram escaneadas usando o *software* WinRhizo (Figura 2.2), que mensurou a superfície radicular (cm²), o volume radicular (cm³), o diâmetro médio das raízes (mm) e o número de pontas e bifurcações. Parâmetros da Parte Aérea: foram avaliados o peso da biomassa aérea úmida e seca (g), o número de ramos, o comprimento dos ramos principal e laterais (cm). Posteriormente, foi analisado o teor de nutrientes (g/kg): Ca e Mg (absorção atômica); K (fotometria da chama) e P (colorimetria).

3.5.11 Análises estatísticas

O delineamento experimental adotado foi em blocos casualizados (DBC). Inicialmente, os dados foram submetidos à verificação dos pressupostos de normalidade dos resíduos (Teste de Shapiro-Wilk) (SHAPIRO; WILK, 1965) e homogeneidade das variâncias (Teste de Levene) (LEVENE, 1960), ambos a 5% de probabilidade.

Para as variáveis que atenderam aos pressupostos, seja em dados originais ou após transformações matemáticas (log10, raiz quadrada ou Box-Cox (BOX; COX, 1964)), procedeu-se à Análise de Variância (ANOVA). O agrupamento de médias foi realizado pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$), escolhido por sua capacidade de evitar ambiguidades na separação de grupos estatísticos (SCOTT; KNOTT, 1974).

As variáveis que não atenderam aos pressupostos paramétricos, mesmo após tentativas de transformação, foram analisadas por métodos não paramétricos baseados em postos (*ranks*). Utilizou-se o Teste de Friedman (FRIEDMAN, 1937) ($p \leq 0,05$) para o conjunto de dados balanceado (13 tratamentos). Para o conjunto de dados com parcelas perdidas (14 tratamentos, especificamente para a variável Cálcio), empregou-se o Teste de Skillings-Mack (Skillings; Mack, 1981), uma generalização robusta do teste de Friedman para blocos desbalanceados. Em ambos os casos não paramétricos, a discriminação entre os tratamentos também empregou o critério de Scott-Knott sobre os postos.

a) Análise multivariada: componentes principais (PCA)

A Análise de Componentes Principais (PCA) foi aplicada para reduzir a dimensionalidade dos dados e identificar padrões de associação entre os tratamentos e as variáveis de resposta. A análise foi conduzida sobre a matriz de correlação, considerando apenas as variáveis que apresentaram diferenças significativas nas análises univariadas prévias (ANOVA ou Friedman/Skillings-Mack).

A PCA foi processada em dois cenários distintos: Cenário de 13 Tratamentos: Considerando os 12 isolados de FMAs e o controle absoluto (Z1), utilizando variáveis morfológicas, radiculares e nutricionais significativas para este grupo. Cenário de 14 Tratamentos: Incluindo o controle com adubação fosfatada (Z2), para avaliar o impacto da fertilização mineral no padrão de agrupamento global. Para a seleção dos componentes principais, adotou-se o critério de Kaiser (KAISER, 1960), retendo-se aqueles com autovalores superiores a 1. A visualização dos resultados foi realizada por meio de gráficos *biplot* bidimensionais (GABRIEL, 1971).

b) Análise de correlação e mapa de calor (Heatmap)

Para avaliar o grau de associação linear entre as 18 variáveis biológicas analisadas (independentemente da significância do tratamento), aplicou-se a Correlação de Pearson (r) sobre os dados brutos de todos os 14 tratamentos ($p \leq 0,05$).

A visualização e interpretação da matriz de correlação foram otimizadas através da construção de um Mapa de Calor (*Heatmap*), utilizando agrupamento hierárquico (*hierarchical clustering*) para evidenciar blocos de variáveis com padrões de co-variação similares.

Todas as análises estatísticas foram processadas utilizando o ambiente computacional R (RSTUDIO, 2025), com auxílio de pacotes específicos para análises agrícolas e visualização de dados.

3.6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.6.1 Estabelecimento da simbiose micorrízica

A análise da interface biológica solo-raiz confirmou o sucesso da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) e a sanidade experimental. A ausência de colonização e esporulação nos tratamentos Testemunha Absoluta (Z1) e Testemunha Adubada (Z2) (Tabela 6 – Apêndices) atesta que o substrato estava isento de propágulos infectivos nativos, validando a atribuição dos efeitos observados exclusivamente aos isolados introduzidos (MALTZ; TRESEDER, 2015; SALOMON et al., 2022). Este rigor metodológico é fundamental para assegurar que a resposta funcional da planta seja, de fato, decorrente da interação com o genótipo fúngico específico inoculado e não de contaminantes edáficos (PELLEGRINO et al., 2016).

Para a colonização radicular, a análise de variância evidenciou efeito significativo dos tratamentos ($F = 4,04$; $p < 0,001$), com dados ajustados pela transformação Box-Cox ($\lambda = 0,1$). O agrupamento de Scott-Knott estratificou os isolados em três classes de eficiência simbiótica (Figura 8A). O grupo de elite (a) demonstrou superioridade na ocupação do córtex radicular da cultivar ‘Comet’, com destaque para os isolados RHCL (32,85%) e ACFO (31,68%). Estes valores superam a média frequentemente observada em culturas perenes recém-estabelecidas, sugerindo alta compatibilidade funcional e rápida infecção inicial, fatores cruciais para o estabelecimento da cultura em campo (PRIMIERI et al., 2022; AMBROSINI et al., 2015). O grupo intermediário (b) apresentou taxas entre 9,01% e 26,33%, enquanto os controles compuseram o grupo inferior (c), confirmando a dependência da inoculação para o estabelecimento da simbiose neste substrato estéril.

A densidade de esporos na rizosfera (Figura 8B) também respondeu significativamente à inoculação ($F = 11,36$; $p < 0,001$), permitindo a distinção de quatro grupos pelo teste de médias. O grupo (a) foi caracterizado por uma estratégia reprodutiva agressiva, liderado pelos isolados GICA (117,71 esporos 50 cm^{-3}) e ACCO (63,43 esporos 50 cm^{-3}). A disparidade na produção de propágulos entre os isolados, especificamente a alta densidade observada em *Gigaspora* sp. (GICA). O alto potencial de esporulação em *Acaulospora* (EZAWA; YAMAMOTO; YOSHIDA, 2000), corrobora aos seus respectivos potenciais de permanência no solo (MARANDOLA et al., 2026), podendo aumentar o dreno de carbono na relação planta-FMA (LIU; CHEN, 2024).

A confrontação dos agrupamentos estatísticos revela uma clara dicotomia nas estratégias de alocação de carbono (Tabela 6 – Apêndices). A disparidade na produção de propágulos entre os isolados reflete estratégias de vida distintas, mas também sugere diferentes graus de compatibilidade funcional com o lúpulo. A alta esporulação de GICA e ACCO pode indicar que, para estes genótipos fúngicos, o lúpulo atuou como um hospedeiro de alta qualidade, fornecendo carbono suficiente para sustentar o dreno reprodutivo (SMITH; READ, 2010). Por outro lado, a predominância de colonização intrarradicular em RHCL e ACFO sugere um investimento na fase vegetativa, possivelmente mais vantajosa para a troca de nutrientes a curto prazo.

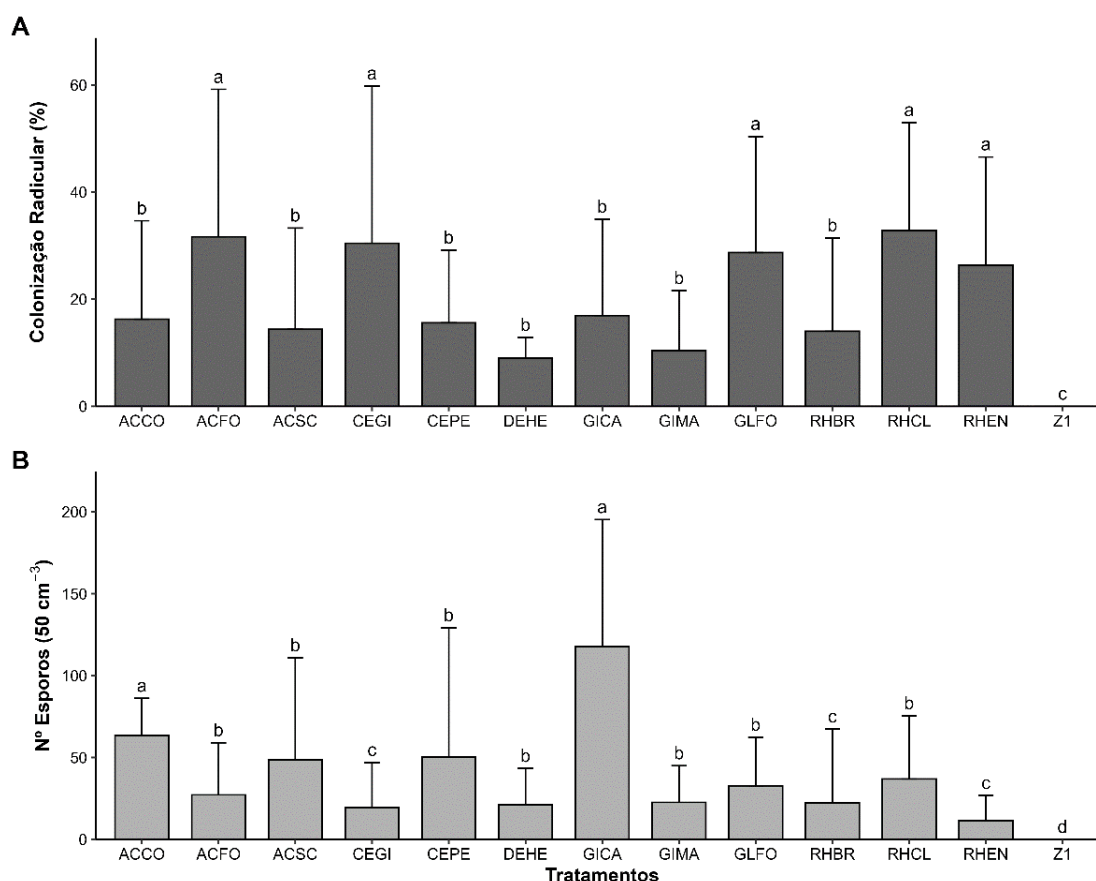


Figura 8. Parâmetros de estabelecimento da simbiose micorrízica em plantas de lúpulo (*Humulus lupulus* L.) cv. 'Comet' submetidas a diferentes tratamentos de inoculação. (A) Porcentagem de colonização radicular. (B) Densidade de esporos recuperados em 50 cm³ de solo rizosférico. Nota: As barras representam a Média + Desvio Padrão (n=7). Letras minúsculas distintas sobre as barras indicam diferenças estatísticas significativas entre os tratamentos pelo teste de agrupamento de Scott-Knott ($p < 0,05$). Tratamentos: ACCO: *Acaulospora colombiana*; ACFO: *A. foveata*; ACSC: *A. scrobiculata*; CEGI: *Cetranspora gilmorei*; CEPE: *C. pellucida*; DEHE: *Dentiscutata heterogama*; GICA: *Gigaspora candida*; GIMA: *G. margarita*; GLFO: *Glomus formosanum*; RHBR: *Rhizophagus intraradices* (inoculante comercial A); RHCL: *R. clarus*; RHEN: *R. intraradices* (inoculante comercial B); Z1: Testemunha Absoluta (sem inoculação); Z2: Testemunha Absoluta (sem inoculação mais dose de P). Fonte: Elaborada pela Autora.

3.6.2 Variáveis promoção de crescimento e biomassa da parte aérea

A inoculação micorrízica exerceu influência determinante sobre o vigor vegetativo das plantas de lúpulo. A análise não paramétrica de Friedman revelou diferenças altamente significativas entre os tratamentos para as variáveis altura ($p < 0,001$), massa úmida ($p < 0,001$) e massa seca ($p < 0,001$) da parte aérea (Tabela 2.2). Em contrapartida, os parâmetros de arquitetura do dossel, número e comprimento de ramos laterais, não responderam à introdução dos simbiontes. Este comportamento sugere que, neste estágio fenológico, a plasticidade morfológica do lúpulo priorizou a elongação do caule principal e o acúmulo de carbono estrutural em detrimento da ramificação lateral, uma estratégia adaptativa comum em plantas trepadeiras para maximizar a interceptação de luz e o suporte mecânico (ROSSINI et al., 2021).

O teste de Scott-Knott estratificou os isolados em quatro grupos de eficiência para as variáveis de biomassa. O grupo de elite (a), constituído pelos isolados RHCL, GIMA e DEHE, demonstrou o maior potencial para testes de biofertilizante. O isolado RHCL, em particular, promoveu um incremento substancial no desenvolvimento, atingindo 77,14 cm de altura e 4,80 g de massa seca (MS), valores superiores à Testemunha Absoluta (Z1: 1,49 g MS), significativamente. Este padrão de resposta corrobora estudos recentes com *Cannabis sativa*, espécie da mesma família botânica (*Cannabaceae*), onde a inoculação com *Rhizophagus* spp. e *Gigaspora* spp. resultou em incrementos expressivos de biomassa e produtividade, mediados pela otimização da absorção de nutrientes e regulação hormonal (KAKABOUKI et al., 2021; SEEMAKRAM et al., 2022; AHMED et al., 2023).

Os isolados ACSC, CEGI e CEPE formaram um grupo de desempenho intermediário (b). Embora tenham superado o controle, sua eficiência na conversão de recursos em biomassa vegetal não atingiu o teto produtivo observado no grupo (a). Esta variação na resposta reforça a premissa de que a eficiência simbiótica é governada por um conjunto de diversidade funcional, tais como, características fisiológicas e da expressão gênica, e não apenas pela presença da colonização (FEDDERMANN et al., 2010).

Por fim, os isolados RHBR (1,38 g MS) e RHEN (0,96 g MS) foram alocados nos grupos de menor desempenho (c e d), apresentando médias estatisticamente indistinguíveis da Testemunha Absoluta (Z1). A ausência de ganho de biomassa nestes tratamentos pode indicar uma relação de custo-benefício desfavorável neste estágio de desenvolvimento, onde o dreno de carbono exigido pelo fungo não foi compensado por um aporte nutricional proporcional, resultando em um mutualismo funcionalmente neutro ou parasitismo transiente (SMITH; READ, 2010; JOHNSON; GRAHAM, 2013). Além disso, o baixo desempenho destes inoculantes comerciais pode estar associado à perda de viabilidade dos propágulos ou à baixa adaptabilidade das estirpes exóticas às condições edafoclimáticas específicas do ensaio, um desafio frequentemente relatado na utilização de bioinsumos globais (SALOMON et al., 2022; FAYE et al., 2013). Tal comportamento evidencia a necessidade de seleção criteriosa de isolados para a formulação de bioinoculantes eficientes para *Humulus lupulus* em condições tropicais.

A baixa performance dos inoculantes comerciais (RHBR e RHEN) também suscita uma discussão crítica sobre as recomendações de uso. Embora a inoculação tenha seguido rigorosamente as doses de bula, é possível que a densidade de propágulos recomendada pelos fabricantes seja insuficiente para superar a competição e o estresse inicial em sistemas de produção de mudas. Enquanto os isolados nativos foram aplicados com uma carga conhecida e robusta de esporos viáveis (150 esporos/vaso), os produtos comerciais, baseados em propágulos totais (hifas + raízes colonizadas), podem ter sofrido perda de viabilidade durante o armazenamento ou transporte. Isso reforça que a 'dose de bula' pode não garantir a 'dose infectiva' necessária para uma colonização rápida em condições tropicais.

a) Contrastes fisiológicos com a fertilização química e o desenho experimental

A despeito da eficiência simbiótica demonstrada pelos isolados RHCL, GIMA e DEHE, a comparação com a Testemunha Adubada (Z2) revela a magnitude da resposta do lúpulo à disponibilidade imediata de nutrientes solúveis (Tabela 7, Apêndices). O tratamento Z2 estabeleceu o teto produtivo do experimento, alcançando médias de 433,57 cm de altura e 17,29 g de massa seca (MS), diferindo estatisticamente de todos os tratamentos biológicos.

Entretanto, a disparidade de biomassa de aproximadamente 360% entre o controle químico e o isolado mais eficiente (RHCL) deve ser interpretada à luz do desenho experimental adotado. O teor de fertilizantes na solução nutritiva aplicada aos tratamentos inoculados foi propositalmente mantido em níveis subótimos para lúpulo. Esta estratégia visou impor uma

pressão de seleção que maximizasse as diferenças funcionais entre as linhagens fúngicas, forçando a planta a depender da simbiose para a aquisição nutricional. Em contraste, o tratamento Z2 recebeu suprimento pleno de fósforo, eliminando a zona de depleção na rizosfera e permitindo taxas de alongação celular via fluxo de massa e difusão facilitada, processos cineticamente mais rápidos que a via micorrízica (MARSCHNER, 2012; LYNCH; HO, 2005).

Portanto, o menor acúmulo de biomassa nos tratamentos inoculados não denota ineficácia dos isolados *per se*, mas reflete a limitação nutricional imposta metodologicamente. A adubação química contorna o custo metabólico de carbono exigido pelo fungo, resultando em crescimento acelerado. Contudo, este crescimento explosivo no Z2 precipitou o "Efeito de Diluição" (JARRELL; BEVERLY, 1981), onde a taxa de acúmulo de carbono estrutural superou a velocidade de assimilação de nutrientes, resultando em concentrações teciduais menores, um aspecto crítico da qualidade fisiológica que será dissecado na seção subsequente.

Perspectivas futuras devem considerar, portanto, uma etapa de validação agrônômica onde as linhagens selecionadas (como RHCL e DEHE) sejam submetidas a gradientes crescentes de adubação. É provável que, com o ajuste fino da fertilização, seja possível atingir a produtividade da testemunha fertilizada utilizando doses reduzidas de insumos minerais, capitalizando sobre a eficiência biológica dos FMAs sem limitar o potencial genético da cultura.

Tabela 2. Parâmetros morfológicos e biomassa da parte aérea de plantas de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. 'Comet') submetidas à inoculação com diferentes isolados de fungos micorrízicos arbusculares.

Tratamentos	Variáveis Morfológicas Parte Aérea cv. Comet				
	Altura (cm)	Nº Ramos	CRamos (cm)	Mu (g)	Ms (g)
ACCO	34,71 ± 28,82 c	2,14 ± 0,90 a	44,57 ± 43,18 a	22,86 ± 4,60 c	1,60 ± 0,70 c
ACFO	44,79 ± 24,92 c	2,00 ± 1,15 a	53,24 ± 25,75 a	25,14 ± 3,02 c	1,97 ± 0,61 c
ACSC	48,64 ± 35,37 b	1,43 ± 0,79 a	80,14 ± 63,83 a	26,29 ± 2,93 b	2,50 ± 0,59 b
CEGI	55,14 ± 58,63 b	1,57 ± 1,27 a	24,54 ± 35,35 a	27,71 ± 4,68 b	2,53 ± 0,99 b
CEPE	52,86 ± 94,44 b	1,71 ± 0,76 a	91,39 ± 61,73 a	30,29 ± 9,12 b	2,78 ± 1,56 b
DEHE	71,57 ± 47,14 a	1,71 ± 0,95 a	58,01 ± 59,67 a	33,14 ± 1,95 a	4,16 ± 1,12 a
GICA	36,21 ± 41,60 c	1,86 ± 0,90 a	48,39 ± 41,66 a	23,43 ± 3,21 c	1,80 ± 0,76 c
GIMA	70,00 ± 95,30 a	1,43 ± 0,53 a	79,93 ± 59,99 a	32,71 ± 10,63 a	4,36 ± 2,11 a
GLFO	43,86 ± 50,41 c	1,57 ± 0,79 a	20,67 ± 16,44 a	24,29 ± 3,90 c	1,70 ± 0,68 c
RHBR	22,79 ± 65,26 d	1,29 ± 1,38 a	43,14 ± 42,37 a	18,29 ± 11,34 c	1,38 ± 1,14 c
RHCL	77,14 ± 33,98 a	2,29 ± 0,76 a	60,66 ± 37,52 a	34,00 ± 4,00 a	4,80 ± 1,72 a
RHEN	8,36 ± 32,76 d	1,86 ± 1,35 a	47,96 ± 32,00 a	19,43 ± 3,21 c	0,96 ± 0,50 c
Z1	31,93 ± 51,57 c	1,43 ± 0,53 a	58,14 ± 42,52 a	21,71 ± 3,35 c	1,49 ± 0,63 c
p-valor	< 0,001*	0,624 ns	0,178 ns	< 0,001*	< 0,001*
CV (%)	35,15	51,51	82,97	28,48	64,40

Nota: Os valores representam a Média ± Desvio Padrão (n=7). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Análise Estatística: Para as variáveis altura, massa úmida (Um) e massa seca (Ms), a significância (p-valor) foi determinada pelo teste não-paramétrico de Friedman, devido ao não atendimento aos pressupostos da ANOVA. A variável comprimento de ramos (CRamos) foi transformada em $\sqrt{x + 0,5}$ e a variável Nº de Ramos foi analisada com dados originais via ANOVA. CV (%): Coeficiente de Variação calculado com base nos dados originais. ns: não significativo; *: significativo a 5%.

3.6.3 Morfometria e plasticidade da arquitetura radicular

O sistema radicular atua como a interface primária da simbiose, sofrendo alterações morfológicas diretas em resposta à colonização fúngica. A análise estatística revelou que a inoculação induziu modificações qualitativas na arquitetura radicular, em detrimento da

expansão linear. O teste de Friedman evidenciou efeitos significativos sobre o Volume ($p=0,016$) e o Diâmetro Radicular ($p<0,001$) (Tabela 3). Em contrapartida, as variáveis de extensão (Comprimento e Superfície) não diferiram estatisticamente entre os tratamentos, sugerindo que a presença dos FMAs modulou a densidade e a espessura do sistema radicular, sem necessariamente estimular sua elongação axial.

a) Volume radicular: densidade e ramificação

O Volume Radicular, indicador da ocupação espacial e robustez do sistema, permitiu a distinção de dois grupos de desempenho. O grupo superior ('a') foi constituído pelos isolados DEHE (2,75 cm³), GIMA (2,32 cm³), CEPE (2,13 cm³), RHCL (2,14 cm³) e CEGI (2,09 cm³). A superioridade volumétrica destes tratamentos, associada à ausência de ganho em comprimento, indica uma alteração na topologia radicular: houve um estímulo à proliferação de raízes laterais de ordens superiores (ramificação profusa), o que aumenta a densidade de raízes por volume de solo. Este fenômeno é amplamente documentado como uma resposta hormonal mediada pelos FMAs (auxinas e estrigolactonas), visando ampliar a superfície de contato para troca metabólica sem o custo energético de explorar novas zonas de solo distantes, função está delegada ao micélio extrarradicular (Dewir et al., 2023).

b) Diâmetro radicular: acomodação simbiótica

O Diâmetro Radicular médio apresentou resposta altamente significativa, refletindo a necessidade fisiológica de acomodação das estruturas fúngicas intrarradiculares. O grupo 'a', formado por DEHE (0,41 mm), CEPE (0,40 mm), GIMA (0,39 mm), RHCL (0,39 mm) e GICA (0,37 mm), exibiu raízes significativamente mais espessas que a Testemunha Absoluta (Z1: 0,33 mm), alocada no grupo inferior 'c'. O incremento no diâmetro não representa apenas lignificação, mas sugere uma hipertrofia cortical ou aumento das camadas de células do parênquima para abrigar arbúsculos e vesículas, estruturas críticas para a transferência de nutrientes (SMITH; READ, 2010). Além disso, raízes mais grossas tendem a apresentar maior longevidade e resistência a estresses edáficos. A ausência de indução ao espessamento em isolados como ACCO e ACFO (grupo 'c') pode estar correlacionada à baixa colonização ou a uma estratégia de interação menos invasiva, resultando em uma morfologia radicular indistinguível do controle não inoculado (KARIMAN et al., 2014).

c) Plasticidade morfológica sob alto suprimento nutricional

A inserção da Testemunha Adubada (Z2) na análise morfométrica (Tabela 8, Apêndices) evidenciou um contraste acentuado entre os mecanismos de aquisição de nutrientes mediados via simbiose *versus* via fluxo de massa mineral. O tratamento Z2 promoveu uma expansão vigorosa do sistema radicular, diferindo estatisticamente de todos os tratamentos biológicos. Com uma Superfície Radicular de 797,50 cm² e Volume de 8,33 cm³, o Z2 isolou-se no estrato superior ('a'). Em comparação, o isolado de maior eficiência (DEHE) obteve 266,34 cm² e 2,75 cm³, respectivamente. O incremento de aproximadamente 300% nas variáveis dimensionais do Z2 corrobora o modelo de forrageamento radicular (*root foraging*), onde a alta concentração de P solúvel reduz o custo metabólico da construção radicular, estimulando a planta a maximizar a interceptação física do nutriente (MARSCHNER, 2012; LYNCH; HO, 2005). No tratamento inoculado, a menor expansão radicular não implica necessariamente em déficit de absorção, mas sugere uma alocação de carbono para a manutenção da rede de hifas extrarradiculares, que funcionalmente substitui a necessidade de uma superfície radicular extensa (SMITH; READ, 2010).

d) Consistência da espessura radicular

Apesar da disparidade em volume total, a análise do Diâmetro Radicular revelou uma convergência funcional importante. O diâmetro médio no tratamento Z2 (0,42 mm) foi estatisticamente análogo ao do melhor isolado fúngico, DEHE (0,41 mm), ambos pertencentes ao grupo 'a'. Este dado indica que a integridade biomecânica e vascular da raiz pode ser alcançada via inoculação biológica mesmo na ausência de fertilização pesada. Enquanto o Z2 investiu em quantidade (comprimento/superfície), o isolado DEHE induziu uma morfologia robusta, essencial para a resistência a estresses, economizando recursos que seriam gastos na construção de tecido excedente (DEWIR et al., 2023).

e) Arquitetura fina e complexidade de ramificação

A avaliação da arquitetura fina (Tabela 9, Apêndices) confirmou a supremacia biométrica do controle químico. O Z2 apresentou médias superiores de Massa Úmida (17,82 g) e, notavelmente, de Bifurcações (33.121), isolando-se no grupo 'a'. A abundância de nutrientes desencadeou uma morfogênese intensa de raízes de ordens superiores (raízes finas), maximizando a capacidade de exploração do substrato. Entretanto, a análise intragrupo dos tratamentos biológicos (grupo 'b') demonstra que a inoculação foi efetiva em superar o patamar basal de desenvolvimento. Isolados como DEHE (5,55 g) e GIMA sustentaram uma biomassa e complexidade arquitetural superiores à tendência da Testemunha Absoluta (Z1), embora estatisticamente agrupados na mesma letra devido à magnitude da variância introduzida pelo Z2. Estes resultados sugerem que, sob condições de baixa fertilidade, os FMAs atuam como reguladores do crescimento radicular, garantindo um sistema radicular mínimo viável e funcionalmente complexo, superior ao fenótipo de estresse nutricional (CHANDRASEKARAN, 2022) latente observado no controle não inoculado.

Tabela 3. Parâmetros morfométricos do sistema radicular de plantas de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. 'Comet') submetidas à inoculação com diferentes isolados de fungos micorrízicos arbusculares.

Tratamentos	Morfometria do Sistema Radicular			
	Comp (cm)	Superfície (cm ²)	Volume (cm ³)	Diâmetro (mm)
ACCO	43,00 ± 7,00 a	186,73 ± 28,26 a	1,61 ± 0,29 b	0,34 ± 0,02 c
ACFO	41,40 ± 9,55 a	203,61 ± 52,53 a	1,75 ± 0,48 b	0,34 ± 0,02 c
ACSC	43,09 ± 19,16 a	204,35 ± 55,36 a	1,78 ± 0,59 b	0,34 ± 0,03 c
CEGI	48,26 ± 13,68 a	227,97 ± 56,51 a	2,09 ± 0,64 a	0,36 ± 0,03 b
CEPE	45,61 ± 17,19 a	216,24 ± 93,30 a	2,13 ± 0,95 a	0,40 ± 0,03 a
DEHE	50,87 ± 5,18 a	266,34 ± 24,21 a	2,75 ± 0,29 a	0,41 ± 0,02 a
GICA	44,57 ± 12,71 a	194,28 ± 64,81 a	1,82 ± 0,62 b	0,37 ± 0,03 a
GIMA	53,64 ± 7,59 a	237,52 ± 83,61 a	2,32 ± 0,86 a	0,39 ± 0,04 a
GLFO	45,14 ± 15,87 a	184,92 ± 41,02 a	1,69 ± 0,47 b	0,36 ± 0,03 b
RHBR	37,44 ± 14,88 a	197,60 ± 94,84 a	1,76 ± 0,81 b	0,38 ± 0,09 b
RHCL	52,29 ± 9,39 a	217,81 ± 50,38 a	2,14 ± 0,54 a	0,39 ± 0,02 a

Continua...

Continuação da Tabela 3.

Tratamentos	Morfometria do Sistema Radicular			
	Comp (cm)	Comp (cm)	Comp (cm)	Comp (cm)
RHEN	41,00 ± 4,04 a	189,61 ± 79,68 a	1,59 ± 0,65 b	0,34 ± 0,04 c
Z1	48,14 ± 15,64 a	228,71 ± 50,41 a	1,89 ± 0,43 b	0,33 ± 0,01 c
p-valor	0,483 ns	0,157 ns	0,016 *	< 0,001*
CV (%)	27,85	27,94	29,61	11,27

Nota: Os valores representam a Média ± Desvio Padrão (n=7). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Análise Estatística: A variável Diâmetro Radicular foi analisada pelo teste não-paramétrico de Friedman. A variável Superfície Radicular foi transformada via Box-Cox ($\lambda = 1,8$) para validação da ANOVA. As variáveis Comprimento (Comp) e Volume Radicular foram submetidas à ANOVA com dados originais. CV (%): Coeficiente de Variação calculado com base nos dados originais. ns: não significativo pelo teste F.

a) Caracterização visual e plasticidade fenotípica

A magnitude das alterações induzidas pela inoculação é corroborada pela síntese visual dos sistemas radiculares (Figura 9). O painel de raízes digitalizadas via *WinRhizo* ilustra a plasticidade fenotípica da cultivar 'Comet' frente às diferentes estratégias de manejo (Figura 2.2, apêndice). Observa-se um gradiente morfológico que varia de sistemas radiculares mais finos e ramificados nos tratamentos biológicos (ex: GICA, DEHE) a estruturas massivas e espessas no tratamento com alta fertilidade (Z2). Esta documentação visual valida os dados biométricos discutidos anteriormente, demonstrando que a resposta do lúpulo não foi apenas quantitativa, mas envolveu uma remodelação arquitetural para otimizar a captura de recursos em função da disponibilidade de P e da presença do simbionte (DEWIR et al., 2023; PRIMIERI et al., 2022).

A Figura 9 detalha o contraste entre a estratégia de alocação de biomassa e a otimização metabólica via simbiose. O sistema radicular do Controle Adubado (Z2) apresenta-se visualmente denso, com raízes primárias e secundárias de calibre elevado (Figura 9A), características típicas de plantas supridas com nutrientes solúveis que não necessitam maximizar a superfície específica fina para intercepção. Em contrapartida, os tratamentos inoculados (Figura 9C) exibem uma arquitetura mais complexa de radículas, fundamentais para aumentar os sítios de infecção e a interface de troca metabólica. A validação funcional dessa arquitetura é fornecida pela microscopia estereoscópica, que confirma o sucesso do estabelecimento da simbiose. Enquanto a superfície radicular de Z2 apresenta-se lisa e desprovida de estruturas fúngicas externas (Figura 9B), atestando a sanidade do controle e a ausência de contaminação, as raízes inoculadas revelam uma densa rede de micélio extrarradicular e a presença de esporos associados ao rizosfera (Figura 9D). Esta rede de hifas atua como uma extensão funcional do sistema radicular, permitindo que a planta mantenha uma biomassa subterrânea menor (economia de carbono) sem comprometer a exploração do solo, confirmando o mecanismo de compensação biológica proposto por Smith e Read (2010).

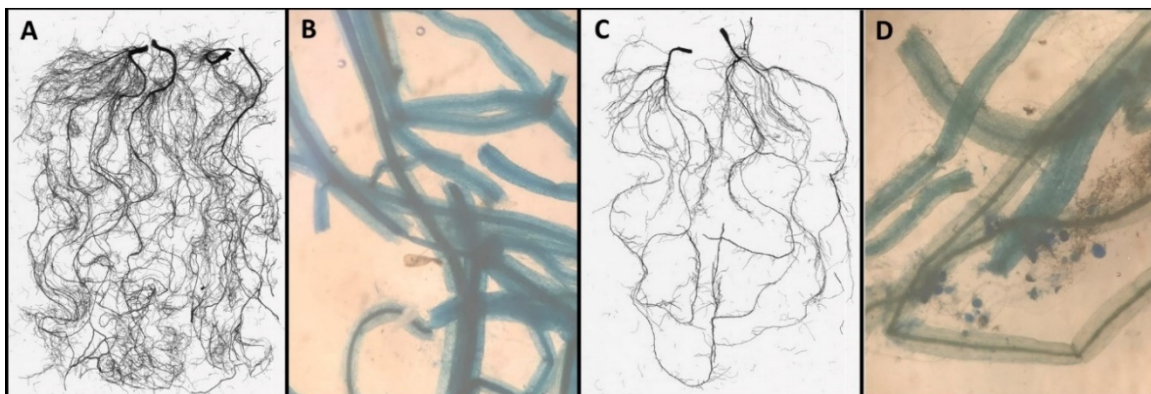


Figura 9. Plasticidade da arquitetura radicular e colonização micorrízica em *Humulus lupulus* cv. 'Comet'. (A-C) Imagens digitalizadas (*scanner* WinRhizo) evidenciando o contraste morfológico entre o tratamento controle adubado Z2 (A) e o tratamento inoculado com RHCL (C). As raízes estão distribuídas em cuba de dimensão 30x40 cm. (B-D) Caracterização qualitativa da superfície radicular (microscopia estereoscópica): (B) Segmento radicular do tratamento Z2 evidenciando ausência de estruturas fúngicas externas; (D) Segmento radicular do tratamento inoculado corado com azul de metila, evidenciando a rede de hifas extrarradiculares e esporos associados ao rizoplane. Nota: As imagens de microscopia (B e D) são ilustrativas da integridade da simbiose e não possuem escala morfométrica direta. Fonte: Elaborada pela Autora.

3.6.4 Estado nutricional e eficiência de absorção

A análise química foliar revelou que a inoculação micorrízica alterou profundamente a homeostase estequiométrica das plantas de lúpulo. Apesar do menor acúmulo de biomassa seca em comparação à adubação química, os tratamentos biológicos promoveram incrementos significativos na concentração tecidual de macronutrientes. A ANOVA confirmou efeito altamente significativo dos tratamentos para Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca) e Magnésio (Mg) ($p < 0,001$), evidenciando a capacidade dos FMAs em modular a qualidade nutricional da cultura independentemente do ganho volumétrico (Tabela 4).

a) Concentração de macronutrientes e o efeito de diluição

A comparação crítica entre os tratamentos biológicos e o controle químico (Z2) corrobora a ocorrência do Efeito de Diluição (JARRELL; BEVERLY, 1981). O tratamento Z2, embora superior em biomassa, foi sistematicamente alocado nos grupos de menor concentração nutricional.

Para o Magnésio (Mg), o teor de $3,75 \text{ g kg}^{-1}$ observado no Z2 resultou em sua classificação no grupo inferior ('d'), sendo estatisticamente superado por todos os isolados de FMA e até mesmo pelo controle não inoculado (Z1). Padrão análogo foi verificado para o Potássio ($14,38 \text{ g kg}^{-1}$) e Cálcio ($10,09 \text{ g kg}^{-1}$), onde a adubação química situou-se no estrato 'b'. Fisiologicamente, estes dados indicam um desacoplamento ontogenético: a taxa de assimilação de carbono e expansão celular no Z2 superou a velocidade de absorção e translocação de nutrientes, resultando na redução da densidade nutricional por unidade de massa, característica típica de crescimento acelerado sob alta fertilidade (MARSCHNER, 2012).

b) Eficiência simbiótica e qualidade do tecido

Em contraste, os isolados de FMA demonstraram alta eficiência na aquisição e concentração de nutrientes, mitigando a limitação nutricional do substrato através de mecanismos ativos de transporte. Fósforo (P): Sendo o elemento chave da simbiose, o P apresentou concentrações superiores nos isolados ACFO ($1,62 \text{ g kg}^{-1}$), ACSC, GLFO e ACCO (grupo 'a'). É imperativo notar que tanto a Testemunha Absoluta (Z1: $0,99 \text{ g kg}^{-1}$) quanto a Testemunha Adubada (Z2: $1,15 \text{ g kg}^{-1}$) permaneceram no grupo inferior ('b'). Isso comprova que a via de absorção micorrízica (ativa) foi mais eficiente em concentrar P no tecido do que a via de fluxo de massa proporcionada pela adubação química, superando a barreira de difusão do fosfato no solo mediante a exploração do micélio extrarradicular (SMITH; READ, 2010; CHANDRASEKARAN, 2022). Cátions Básicos (Mg e Ca): A influência dos FMAs estendeu-se à absorção de cátions. Isolados como ACCO ($7,38 \text{ g kg}^{-1} \text{ Mg}$ e $16,05 \text{ g kg}^{-1} \text{ Ca}$), GICA e ACSC compuseram o grupo de elite ('a'). A superioridade na absorção de Mg e Ca sugere que a rede de hifas contribuiu não apenas para a interceptação direta, mas possivelmente para a modificação química da hifosfera. A exsudação de prótons e ácidos orgânicos pelos fungos promove a acidificação local e a solubilização de minerais, facilitando o influxo destes cátions de alta demanda estrutural (XIAO et al., 2014; GARCIA et al., 2025).

c) Trade-off: crescimento versus concentração (o caso ACCO)

A análise integrada de biomassa e nutrição elucidou a estratégia reprodutiva (ruderal – “r”) do isolado ACCO (*Acaulospora colombiana*) (CHAGNON et al., 2013). Classificado nos grupos de menor biomassa aérea e diâmetro radicular, e maior número de esporos, este isolado surpreendeu ao figurar no topo da concentração para todos os macronutrientes avaliados (grupo 'a'). O isolado ACCO parece direcionar os recursos para o enriquecimento do *pool* de nutrientes intracelulares e para a produção de propágulos (alta esporulação).

Tabela 4. Concentração de macronutrientes na parte aérea de plantas de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. 'Comet') em função da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e suplementação fosfatada (Z2).

Tratamentos	Variáveis Nutricionais da Parte Aérea			
	K (g/kg)	P (g/kg)	Mg (g/kg)	Ca (g/kg)
ACCO	25,12 ± 2,63 a	1,46 ± 0,15 a	7,38 ± 1,05 a	16,05 ± 1,88 a
ACFO	23,78 ± 3,15 a	1,62 ± 0,19 a	6,57 ± 0,38 b	13,12 ± 1,76 b
ACSC	24,59 ± 3,10 a	1,61 ± 0,12 a	6,89 ± 0,47 a	15,17 ± 1,43 a
CEGI	22,83 ± 3,62 a	1,39 ± 0,31 a	6,20 ± 0,64 b	12,24 ± 2,49 b
CEPE	22,02 ± 4,18 a	1,23 ± 0,29 b	5,63 ± 0,91 c	11,44 ± 2,02 b
DEHE	20,17 ± 2,52 a	1,07 ± 0,21 b	5,71 ± 1,13 c	13,40 ± 2,22 b
GICA	22,63 ± 2,16 a	1,45 ± 0,12 a	6,98 ± 0,78 a	14,53 ± 1,88 a
GIMA	20,58 ± 4,51 a	1,24 ± 0,26 b	4,75 ± 0,48 c	10,84 ± 3,51 b
GLFO	23,33 ± 3,72 a	1,59 ± 0,17 a	6,82 ± 0,79 a	13,92 ± 3,05 a
RHBR	19,92 ± 1,90 a	1,06 ± 0,26 b	6,04 ± 1,13 b	14,30 ± 2,41 b
RHCL	21,18 ± 3,23 a	1,19 ± 0,21 b	5,34 ± 0,95 c	11,70 ± 3,10 b
RHEN	22,10 ± 4,49 a	1,10 ± 0,24 b	6,27 ± 0,38 b	16,17 ± 1,90 a

Continua...

Continuação da Tabela 4.

Tratamentos	Variáveis Nutricionais da Parte Aérea			
	K (g/kg)	P (g/kg)	Mg (g/kg)	Ca (g/kg)
Z1	22,20 ± 1,74 a	0,99 ± 0,09 b	6,20 ± 1,02 b	15,29 ± 2,26 a
Z2	14,38 ± 1,43 b	1,15 ± 0,10 b	3,75 ± 0,38 d	10,09 ± 5,23 b
CV (%)	13,40	15,26	13,29	23,17
p-valor	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*	< 0,001*

Nota: Os valores representam a Média ± Desvio Padrão (n=7). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Unidade: Todos os teores de nutrientes estão expressos em grama por quilograma da biomassa da parte aérea da planta (g/kg). Análise Estatística: As variáveis Potássio (K), Fósforo (P) e Magnésio (Mg) foram submetidas à Análise de Variância (ANOVA), pois atenderam aos pressupostos de normalidade e homogeneidade sem necessidade de transformação de dados. A significância para o Cálcio (Ca) foi determinada pelo teste não-paramétrico de Skillings-Mack (generalização do teste de Friedman para dados com falhas/NAs). CV (%): Coeficiente de Variação calculado sobre os dados originais. Significativo a 5% de probabilidade ($p < 0,05$).

3.6.5 Discriminação funcional e seleção de isolados via análise multivariada

A complexidade das interações biológicas observadas requer uma abordagem estatística capaz de sintetizar a variância global e mitigar a redundância de variáveis. Neste contexto, a Análise de Componentes Principais (PCA) (Figura 11) foi empregada como ferramenta robusta para identificar padrões de covariância, elucidar o *trade-off* entre crescimento e nutrição, e, fundamentalmente, segregar os isolados de FMA em grupos funcionais de desempenho, uma estratégia essencial para a seleção de bioinoculantes de múltipla aptidão (KUMAWAT et al., 2021).

a) PCA geral: o antagonismo entre biomassa e qualidade nutricional

A primeira etapa da análise multivariada (Cenário 14 tratamentos) teve como objetivo testar a hipótese do Efeito de Diluição sob uma ótica vetorial. A PCA demonstrou alta assertividade na redução da dimensionalidade, com os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) explicando, conjuntamente, 76,3% da variância total dos dados (PC1: 61,1%; PC2: 15,2%). A projeção gráfica (Figura 10A) revela que o Eixo Principal (PC1) atua como um discriminador biológico, estabelecendo uma oposição nítida entre estratégias de alocação de recursos:

Estratégia de Alocação de Biomassa (Controle Químico): O tratamento Z2 isolou-se na extremidade negativa do PC1 (extrema esquerda), fortemente correlacionado aos vetores de vigor vegetativo: Altura (Alt), Massa Seca (MsPa) e Volume Radicular (VoRz). A consistência desta associação é estatisticamente validada pela Matriz de Pearson (Figura 14, Apêndices), onde as correlações entre biomassa aérea e morfologia radicular atingiram níveis de significância extremos (MsPa vs. VoRz: $p < 1,63 \times 10^{-10}$). Isso confirma que, no Z2, a alocação preferencial de carbono para a construção de raízes volumosas foi o fator determinante do ganho de massa, alinhado à teoria do forrageamento por interceptação direta ao P (MARSCHNER, 2012).

Estratégia de Eficiência Nutricional (FMAs): O *cluster* de isolados micorrízicos posicionou-se no espectro positivo do PC1 (centro-direita), associado aos vetores de concentração mineral (K, P, Ca, Mg) e parâmetros simbióticos (Col, Esp). A projeção vetorial confirma que o desempenho dos FMAs é orientado pela densidade nutricional, e não pela expansão física imediata. A proximidade angular entre os vetores de P, K e Mg reflete a sinergia de absorção mediada pela simbiose, corroborada por correlações significativas (K vs. Mg: $p <$

$1,38 \times 10^{-5}$), indicando mecanismos de transporte ativo via hifas (SMITH; READ, 2010; CHANDRASEKARAN, 2022).

Este *biplot* é a representação gráfica definitiva do Efeito de Diluição: a ortogonalidade (ou oposição de 180°) entre os vetores de biomassa e os vetores de concentração de nutrientes valida que o ganho excessivo de massa no Z2 ocorreu mediante a redução da concentração de minerais nos tecidos (JARRELL; BEVERLY, 1981).

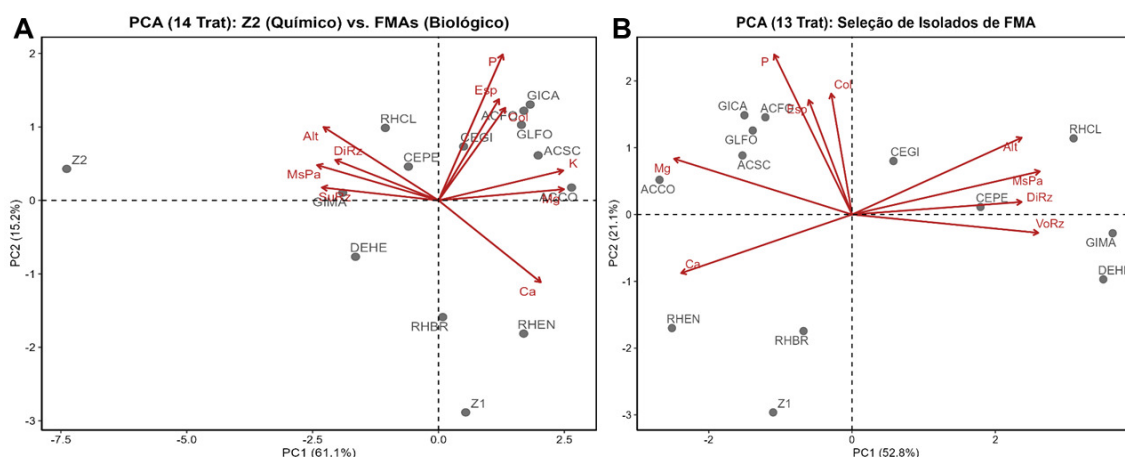


Figura 10. Análise de Componentes Principais (PCA) para a discriminação das estratégias funcionais dos isolados de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) em *Humulus lupulus* cv. 'Comet'. (A) PCA Geral (14 Tratamentos): Explica 76,3% da variância total (PC1: 61,1%; PC2: 15,2%). O biplot evidencia o trade-off entre: (i) O tratamento Z2 (Controle Adubado), isolado na extrema esquerda do PC1, correlacionado aos vetores de Quantidade/Biomassa (Alt, MsPa, SuRz). (ii) Os isolados de FMAs, agrupados à direita, correlacionados aos vetores de Qualidade/Eficiência Nutricional (K, P, Ca, Mg, Col, Esp). (B) PCA de Seleção (13 Tratamentos): Exclui o Z2, focando na separação funcional dos FMAs, e explica 74% da variância (PC1: 52,8%; PC2: 21,1%). O Eixo PC1 neste painel segrega claramente: (i) O Grupo de Máximo Crescimento (GIMA, RHCL) – associado à Biomassa (Alt, MsPa) – do (ii) Grupo de Eficiência Nutricional/Simbiose (ACFO, ACSC) – associado à Qualidade (P, Col, Esp). O Eixo PC2 segrega a Testemunha Absoluta (Z1) no quadrante de baixo desempenho geral. As variáveis (vetores) são: Alt (Altura), MsPa (Massa Seca Parte Aérea), VoRz (Volume Radicular), SuRz (Superfície Radicular), CRz (Comprimento Radicular), P, K, Ca, Mg (Teores Minerais), Col (Colonização) e Esp (Esporos). Fonte: Elaborada pela Autora.

b) PCA de seleção: segregação funcional dos inoculantes

Para refinar a seleção dos isolados, a variância introduzida pela magnitude do tratamento químico foi removida na segunda etapa (Cenário 13 tratamentos: FMAs vs. Z1). Esta análise manteve alto poder explicativo (74% da variância total; PC1: 52,8%; PC2: 21,1%) e permitiu a distinção de dois perfis agrônômicos de inoculantes (Figura 10B):

Grupo de Maximização do Vigor Vegetativo (PC1 Positivo): Os isolados GIMA, RHCL e CEPE agruparam-se no quadrante superior direito, alinhados aos vetores de Altura e Massa Seca. A correlação altamente significativa entre estas variáveis ($p < 2,52 \times 10^{-6}$) qualifica estes isolados como potenciais bioestimulantes para fases de estabelecimento precoce da cultura, corroborando o potencial de *Rhizophagus* e *Gigaspora* relatado para espécies da família Cannabaceae (KAKABOUKI et al., 2021; SEEMAKRAM et al., 2022).

Grupo de Otimização Nutricional e Simbiótica (PC1 Negativo): Os isolados ACFO, ACSC e CEGI ocuparam o quadrante inferior esquerdo, regidos pelos vetores de Fósforo (P), Colonização (Col) e Esporulação (Esp). Notavelmente, a correlação entre Diâmetro Radicular e Potássio (K) ($p = 0,004$) sugere que estes fungos induzem modificações qualitativas na raiz (espessamento cortical) que favorecem a absorção específica de K, uma adaptação estrutural importante para a resiliência fisiológica da planta (DEWIR et al., 2023).

O eixo PC2 atuou verticalmente para segregar a Testemunha Absoluta (Z1) no quadrante inferior direito, caracterizado pela ausência de vetores de desempenho, ratificando a ineficiência do cultivo em substrato inerte sem suporte biológico ou químico. Em síntese, a PCA fundamenta a tomada de decisão agrônômica baseada em metas específicas: isolados para vigor vegetativo (Grupo Crescimento) ou isolados para enriquecimento nutricional (Grupo Eficiência).

3.6.6 Análise integrada (Heatmap): síntese e clusterização funcional

Para consolidar a interpretação dos dados e validar os padrões observados na PCA, utilizou-se a clusterização hierárquica (*Heatmap*), apresentada na Figura 11. Esta abordagem sintetiza a variância multidimensional das 14 amostras experimentais frente às 16 variáveis biológicas, oferecendo uma representação visual da assinatura funcional de cada tratamento.

a) Clusterização de variáveis (colunas): a dicotomia funcional

A topologia do dendrograma horizontal (eixo das colunas) revela a formação de dois macro-clusters de variáveis, reiterando o *trade-off* biológico central do estudo.

Cluster de Vigor Vegetativo: À esquerda, agruparam-se as variáveis biométricas de acumulação de carbono (Massa Seca, Massa Úmida) e expansão física (Volume e Superfície Radicular).

Cluster de Qualidade e Simbiose: À direita, segregaram-se as variáveis de concentração nutricional (Ca, K, Mg, P) e os parâmetros da simbiose (Colonização e Esporulação).

Esta separação estatística confirma o desacoplamento funcional: nas condições deste ensaio, os mecanismos fisiológicos que governam a máxima expansão de biomassa não são coincidentes com aqueles que regem a máxima densidade nutricional.

b) Clusterização de tratamentos (linhas): a visualização do efeito de diluição

O dendrograma vertical (eixo das linhas) promoveu uma segregação funcional robusta dos tratamentos, corroborando as conclusões das seções anteriores:

O Cluster de Quantidade (Z2 - Controle Adubado): O tratamento Z2 isolou-se no topo do gráfico, exibindo uma assinatura colorimétrica inversa à dos demais tratamentos. O bloco de variáveis de crescimento apresenta-se em vermelho intenso (Z-scores positivos extremos), enquanto o bloco de nutrição e simbiose é dominado por cores frias/azul profundo (Z-scores negativos). Esta inversão é a evidência visual robusta do Efeito de Diluição: o crescimento vegetativo massivo, impulsionado pelo fluxo de massa de nutrientes solúveis, ocorreu em detrimento da concentração mineral tecidual.

O Cluster de Eficiência (Isolados de FMA): Os tratamentos micorrízicos formaram clusters inferiores, caracterizados por um padrão oposto. Embora apresentem tons mais frios nas colunas de biomassa bruta (menor porte), exibem predominância de tons quentes (rosados/vermelhos) nos blocos de Nutrientes (P, Mg, Ca) e Simbiose. Isso demonstra que a biomassa produzida via inoculação, embora menor, possui maior densidade nutricional.

c) Destaque para a estratégia "r" (ACCO e GICA)

A leitura detalhada do *Heatmap* valida a estratégia ecológica de isolados específicos. O isolado GICA (*Gigaspora candida*) exibe a cor mais intensa (vermelho escuro) na coluna de Esporulação (Esp), confirmando sua estratégia ruderal - "r", reprodutiva. O isolado ACCO (*Acaulospora colombiana*), por sua vez, destaca-se pela intensidade nas colunas de macronutrientes (Mg, Ca), a despeito de sua coloração azul nas colunas de altura (Alt).

Em síntese, o *Heatmap* atua como a figura de fechamento da análise, oferecendo uma visão holística de que o experimento resultou na formação de dois grupos biológicos fundamentalmente distintos: (i) o sistema químico (Z2) focado na Quantidade (Biomassa "diluída"); e (ii) o sistema micorrízico (FMAs) focado na Qualidade (Eficiência no Uso de Nutrientes e Sustentabilidade do inóculo).

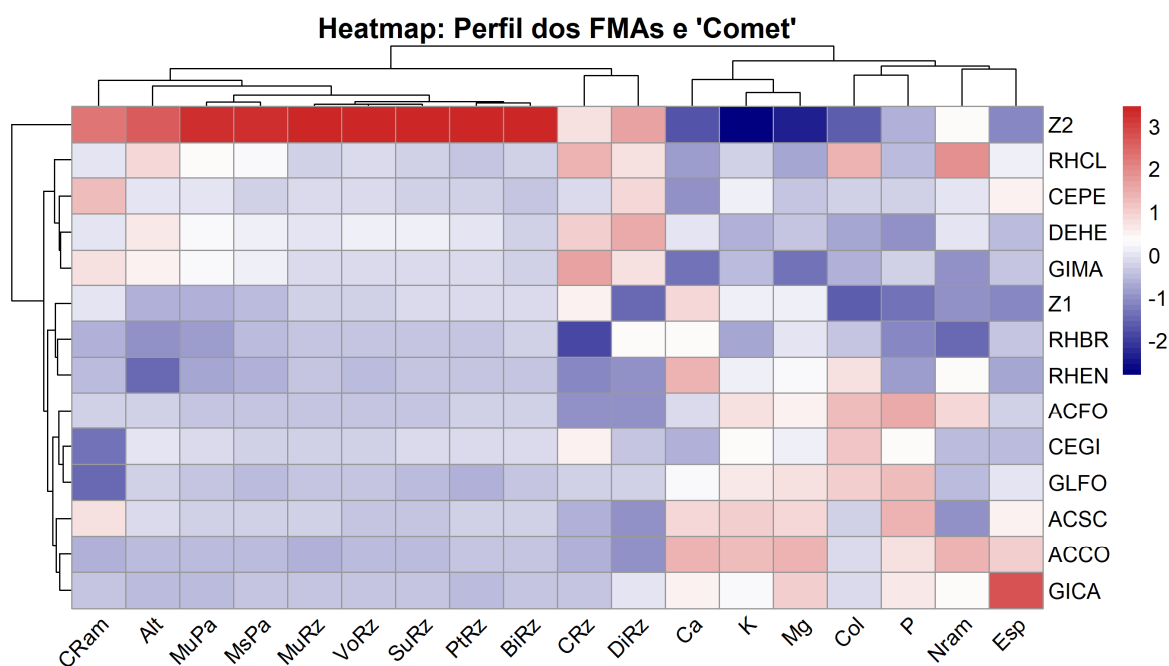


Figura 11. Mapa de Calor (*Heatmap*) com agrupamento hierárquico das variáveis morfológicas, nutricionais e simbióticas de *Humulus lupulus* cv. 'Comet' sob 14 tratamentos experimentais. Metodologia: A clusterização foi realizada utilizando a distância euclidiana e o método de Ward. A escala cromática representa os valores padronizados (*Z-scores*) de cada variável: Vermelho intenso (valores > 0) indica desempenho superior à média geral, e azul escuro (valores < 0) indica desempenho inferior à média geral. Interpretação: O dendrograma superior (colunas) segrega as variáveis em dois macro-clusters funcionais: "Crescimento/Biomassa" (esquerda) e "Qualidade/Simbiose" (direita). O dendrograma lateral (linhas) isola o Tratamento Z2 (Controle Adubado) no topo, exibindo um padrão de cores quentes para biomassa e cores frias para nutrição, evidenciando visualmente o *trade-off* fisiológico e o Efeito de Diluição. Em contraste, os isolados de FMAs agrupam-se nos clusters inferiores, demonstrando um perfil de Qualidade e Eficiência Nutricional (cores quentes em P, K, Mg, Ca, Col, Esp), a despeito da menor biomassa vegetativa. Fonte: Elaborada pela Autora.

3.7 CONCLUSÕES

Os resultados obtidos neste estudo validam a hipótese central e fornecem um mapa funcional inédito para a seleção de bioinoculantes em *Humulus lupulus* cv. ‘Comet’. A análise integrada demonstrou que a efetividade simbiótica na fase inicial de cultivo é regida por um *trade-off* ecofisiológico entre a acumulação de biomassa e a eficiência na aquisição e alocação de nutrientes.

A distinção entre os padrões de resposta foi sintetizada pelas análises multivariadas (PCA e Heatmap), que segregaram o experimento em dois sistemas biológicos diametralmente opostos:

(i) O Paradigma da Quantidade (Z2): caracterizado pelo crescimento volumétrico massivo (incremento de 360% em biomassa MS), este sistema foi, no entanto, marcado pela inversão da hierarquia nutricional. A redução da densidade mineral foliar (Efeito de Diluição), com o teor de Mg inferior a todos os isolados de FMA, atesta que o benefício da alta fertilização foi limitado por uma deficiência qualitativa intrínseca.

(ii) O Paradigma da Qualidade (FMAs): caracterizado pela otimização metabólica, este sistema mitigou o Efeito de Diluição, promovendo concentrações superiores de P, K, Ca e Mg no tecido vegetal. Esta eficiência pode ter sido alcançada pela exploração da rede de hifas extrarradiculares, que funcionalmente substituiu a necessidade de uma extensa arquitetura radicular (economia de carbono), e pela modulação da rizosfera para a solubilização de cátions.

O objetivo de comparar estirpes nativas (CRB-JD) com inoculantes comerciais (RHEN e RHBR) foi plenamente atendido, culminando na identificação e validação de isolados de elite para o lúpulo:

Estratégia de Vigor Precoce: os isolados RHCL (o mais eficiente em biomassa) e DEHE destacaram-se como bioestimulantes de crescimento, ideais para fases de estabelecimento rápido, alinhados à maximização da biomassa aérea e volume radicular.

Estratégia de Qualidade/Resiliência: o isolado ACCO (*Acaulospora colombiana*) emergiu como um estrategista funcional ruderal. Apesar de seu crescimento físico discreto, ele figurou no topo da concentração para todos os macronutrientes e exibiu alta esporulação. Este perfil o posiciona como um simbionte-chave para a produção de mudas de alta densidade nutricional e resiliência fisiológica, conferindo longevidade e vigor metabólico essenciais ao transplântio de culturas perenes.

Modulação da Arquitetura Radicular: a seleção de isolados não se restringiu à biomassa aérea. A inoculação induziu alterações qualitativas no sistema radicular, com isolados como DEHE promovendo maior volume e diâmetro de raízes em comparação ao controle não inoculado. Essa modificação arquitetural é estratégica, aumentando a robustez do sistema radicular para a exploração do solo, mesmo sem o crescimento explosivo observado na adubação química.

Desempenho dos Inoculantes Comerciais e Dosagem: Os inoculantes comerciais testados mostraram-se ineficazes nas condições deste estudo. A falha na promoção de crescimento e a baixa colonização sugerem que as doses recomendadas nos rótulos podem estar subestimadas para garantir uma pressão de inóculo eficaz, ou que a viabilidade dos propágulos foi comprometida. Isso evidencia a necessidade de readequação das recomendações de bula para assegurar a eficiência agrônômica desses produtos para o cultivo do lúpulo.

3.8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, S. A. **Cultivating Hops for Cone Production in Nebraska**. 2021. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Agronomia e Horticultura), University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, 2021. Disponível em: <<https://digitalcommons.unl.edu/agronomyfacpub/1438>> Acesso em: 21 de setembro de 2023.

AGÊNCIA FPA. **FPA Prioriza Aprovação de Bioinsumos e o Endurecimento das Puniceas para Crimes de Incêndio no Brasil**: Agência FPA, 2024. Disponível em: <<https://agencia.fpagropecuaria.org.br/2024/08/27/fpa-prioriza-aprovacao-de-bioinsumos-e-o-endurecimento-das-puniceas-para-crimes-de-incendio-no-brasil/>>. Acesso em: 25 de agosto de 2025.

AHMED, B.; BENEŠ, F.; HAJŠLOVÁ, J.; FIŠAROVÁ, L.; VOSÁTKA, M.; HIJRI, M. Enhanced production of select phytocannabinoids in medical *Cannabis* cultivars using microbial consortia. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1219836, 2023.

AMBROSINI, V. G.; VOGES, J. G.; CANTON, L.; COUTO, R. R.; FERREIRA, P. A. A.; COMIN, J. J.; MELO, G. W. B.; BRUNETTO, G.; SOARES, C. R. F. S. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on young vines in copper-contaminated soil. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 46, p. 1045-1052, 2015.

ANGELARD, C.; COLARD, A.; NICULITA-HIRZEL, H.; CROLL, D.; SANDERS, I. R. Segregation in a mycorrhizal fungus alters rice growth and symbiosis-specific gene transcription. **Current Biology**, v. 20, n. 13, p. 1216-1221, 2010.

AROCA, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Regulation of root water uptake under drought stress conditions. In: **Plant responses to drought stress: from morphological to molecular features**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2012. p. 113-127.

AUGÉ, R. M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Mycorrhiza**, v. 11, n. 1, p. 3-42, 2001.

BAGYARAJ, D. J.; SHARMA, M. P.; MAITI, D. Phosphorus nutrition of crops through arbuscular mycorrhizal fungi. **Current Science**, v. 108, n. 7, p. 1288-1293, 2015.

BÁRZANA, G.; AROCA, R.; PAZ, J. A.; CHAUMONT, F.; MARTINEZ-BALLESTA, M. C.; CARVAJAL, M.; RUIZ-LOZANO, J. M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases relative apoplastic water flow in roots of the host plant under both well-watered and drought stress conditions. **Annals of Botany**, v. 109, n. 5, p. 1009-1017, 2012.

BASIRU, S.; MWANZA, H. P.; HIJRI, M. Analysis of arbuscular mycorrhizal fungal inoculant benchmarks. **Microorganisms**, v. 9, n. 1, p. 81, 2020.

BERGMANN, J.; WEIGELT, A.; PLAS, F. van der; LAUGHLIN, D. C.; KUYPER, T. W.; GUERRERO-RAMIREZ, N.; VALVERDE-BARRANTES, O. J.; BRUELHEIDE, H.; FRESCHET, G. T.; IVERSEN, C. M.; KATTGE, J.; MCCORMACK, M. L.; MEIER, I. C.; RILLIG, M. C.; ROUMET, C.; SEMCHENKO, M.; SWEENEY, C. J.; RUIJVEN, J. van; YORK, L. M.; MOMMER, L. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. **Science Advances**, v. 6, n. 27, p. eaba3756, 2020.

BERRUTI, A.; LUMINI, E.; BALESTRINI, R.; BIANCIOTTO, V. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. *Frontiers in Microbiology*, v. 6, p. 1559, 2016.

BOX, G. E. P.; COX, D. R. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society Series B: Statistical Methodology*, v. 26, n. 2, p. 211-243, 1964.

BRASIL. **Lei nº 14.785, de 27 de dezembro de 2023**. Dispõe sobre pesquisa, experimentação, produção, embalagem, rotulagem, transporte, armazenamento, comercialização, utilização, importação, exportação, destinação final de embalagens e resíduos de defensivos agrícolas... Brasília, DF: Diário Oficial da União, 28 dez. 2023. Disponível em: <<https://legislacao.presidencia.gov.br/atos/?tipo=LEI&numero=14785&ano=2023&ato=f7ecXVU90MZpWT826>>. Acesso em: 22 de agosto de 2025.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. **Instrução Normativa nº 13, de 24 de março de 2011**. Aprova as normas sobre as especificações, garantias, registro, embalagem e rotulagem dos inoculantes destinados à agricultura. Diário Oficial da União: seção 1, Brasília, DF, n. 58, p. 3, 25 mar. 2011.

BRESSAN, W.; VASCONCELLOS, C. A. Alterações morfológicas no sistema radicular do milho induzidas por fungos micorrízicos e fósforo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 40, n. 5, p. 509-514, 2002.

CARVALHO FILHO, A.; LUMBRERAS, J. F.; WITTERN, K. P.; LEMOS, A. L.; SANTOS, R. D.; CALDERANO FILHO, B.; MOTHCI, E. P.; LARACH, J. O. I.; CONCEIÇÃO, M.; TAVARES, N. P.; SANTOS, H. G.; GOMES, J. B. V.; CALDERANO, S. B.; GONÇALVES, A. O.; MARTORANO, L. G.; BARRETO, W. O.; CLAESSEN, M. E. C.; PAULA, J. L.; SOUZA, J. L. R.; LIMA, T. C.; ANTONELLO, L. L.; LIMA, P. C.; OLIVEIRA, R. P.; AGLIO, M. L. D.; SOUZA, J. S.; CHAFFIN, C. E. **Levantamento de reconhecimento de baixa intensidade dos solos do Estado do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, 2003. 223 p.

CARVALHO, I. de. **Multifuncionalidade na interação da bactéria endofítica *Bacillus velezensis* BIB0110 com cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.)**. 2025. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 2025.

CHAGNON, PIERRE-LUC; BRADLEY, ROBERT L.; MAHERALI, HAFIZ; KLIRONOMOS, JOHN N. A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, v. 18, n. 9, p. 484-491, 2013.

CHANDRASEKARAN, MURUGESAN. Arbuscular mycorrhizal fungi mediated enhanced biomass, root morphological traits and nutrient uptake under drought stress: a meta-analysis. *Journal of Fungi*, v. 8, n. 7, p. 660, 2022.

CLARK, R. B.; ZETO, S. K. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. *Journal of Plant Nutrition*, v. 23, n. 7, p. 867-902, 2000.

COELHO, I. R.; PEDONE-BONFIM, M. V. L.; SILVA, F. S. B.; MAIA, L. C. Optimization of the production of mycorrhizal inoculum on substrate with organic fertilizer. **Brazilian Journal of Microbiology**, v. 45, p. 1173-1178, 2014.

CORRATGÉ-FAILLIE, C.; MATIC, L.; CHMAISS, L.; ZHOUR, H.; LOLIVIER, J. P.; AUDEBERT, P. A.; BUI, X. T.; SECK, M.; CHINACHANTA, K.; FIZAMES, C.; WIPF, D.; SENTENAC, H.; VERY, A. A.; COURTY, P. E.; LUU, D. T. Arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* expresses an outwardly Shaker-like channel involved in potassium nutrition of rice (*Oryza sativa* L.). **bioRxiv**, p. 2022.11.04.515200, 2022.

DEWIR, Y. H.; AL-QARAWI, A. A.; ALSHAHRANI, T.; BANSAL, Y.; MUJIB, A.; MURTHY, H. N.; ALEBIDI, A. I.; ALMUTAIRI, K. F.; AL-SAIF, A. M. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and development of micropropagated *Rubus fruticosus* 'P45' plants during acclimatization. **HortScience**, v. 58, n. 8, p. 871-876, 2023.

DOUDS JR., D. D.; NAGAHASHI, G.; PFEFFER, P. E.; KAYSER, W. M.; REIDER, C. On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 85, n. 1, p. 15-21, 2005.

EISSENSTAT, D. M.; KUCHARSKI, J. M.; ZADWORNÝ, M.; ADAMS, T. S.; KOIDE, R. T. Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. **New Phytologist**, v. 208, n. 1, p. 114-124, 2015.

EZAWA, TATSUHIRO; YAMAMOTO, KAZUTERU; YOSHIDA, SHIGEKATA. Species composition and spore density of indigenous vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi under different conditions of P-fertility as revealed by soybean trap culture. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 46, n. 2, p. 291-297, 2000.

FAYE, A.; DALPÉ, Y.; NDUNG'U-MAGIROI, K.; JEFWA, J.; NDOYE, I.; DIOUF, M.; LESUEUR, D. Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inoculants. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 93, n. 6, p. 1201-1208, 2013.

FEDDERMANN, NADJA; FINLAY, ROGER; BOLLER, THOMAS; ELFSTRAND, MALIN. Functional diversity in arbuscular mycorrhiza—the role of gene expression, phosphorous nutrition and symbiotic efficiency. **Fungal Ecology**, v. 3, n. 1, p. 1-8, 2010.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS; INTERNATIONAL FUND FOR AGRICULTURAL DEVELOPMENT; UNITED NATIONS CHILDREN'S FUND; WORLD FOOD PROGRAMME; WORLD HEALTH ORGANIZATION. **The state of food security and nutrition in the world 2022: Repurposing food and agricultural policies to make healthy diets more affordable**. FAO, 2022.

FRIEDMAN, M. The use of ranks to avoid the assumption of normality implicit in the analysis of variance. **Journal of the American Statistical Association**, v. 32, n. 200, p. 675-701, 1937.

FUSCONI, A. Regulation of root morphogenesis in arbuscular mycorrhizae: what role do fungal exudates, phosphate, sugars and hormones play in lateral root formation? **Annals of Botany**, v. 113, n. 1, p. 19-33, 2014.

GONZÁLEZ-CHÁVEZ, M. C.; CARRILLO-GONZÁLEZ, R.; WRIGHT, S. F.; NICHOLS, K. A. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. **Environmental Pollution**, v. 130, n. 3, p. 317-323, 2004.

GABRIEL, K. R. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. **Biometrika**, v. 58, n. 3, p. 453-467, 1971.

GARCIA, K. G. V.; ALMEIDA, M. S.; BARBOSA, F. L. A.; PEREIRA, A. P. A. The Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Soil Enzyme Activity and the Performance of *Mimosa caesalpiniaefolia* in Soil Degraded by Scheelite Mining: Implications for Restoration. **Resources**, v. 14, n. 3, p. 50, 2025.

GARCIA, K.; ZIMMERMANN, S. D. The role of mycorrhizal associations in plant potassium nutrition. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 337, 2014.

GERDEMANN, J. W.; NICOLSON, T. H. Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 46, n. 2, p. 235-244, 1963.

GHORUI, M.; CHOWDHARY, S.; PRAKASH, B.; KRISHNAN, K.; DJEARAMANE, S.; MANJUNATHAN, J.; PREETHI, N.; ASHOKKUMAR, K.; JAYANTHI, M. A review: in vitro cultivation of arbuscular mycorrhizal fungus for commercialisation. **Oxidation Communications**, v. 46, n. 3, 2023.

GIANINAZZI, S.; VOSÁTKA, M. Inoculum of arbuscular mycorrhizal fungi for production systems: science meets business. **Canadian Journal of Botany**, v. 82, n. 8, p. 1264-1271, 2004.

GIOVANNETTI, M.; MOSSE, B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. **New Phytologist**, v. 84, n. 3, p. 489-500, 1980.

GOVINDARAJULU, M.; PFEFFER, P. E.; JIN, H.; ABUBAKER, J.; DOUDS, D. D.; ALLEN, J. W.; BÜCKING, H.; LAMMERS, P. J.; SHACHAR-HILL, Y. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Nature**, v. 435, n. 7043, p. 819-823, 2005.

GRACE, C.; STRIBLEY, D. P. A safer procedure for routine staining of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycological Research**, v. 95, n. 1, p. 1160-1160, 1991.

GROSSNICKLE, S. C.; MACDONALD, J. E. Seedling quality: history, application, and plant attributes. **Forests**, v. 9, n. 5, p. 283, 2018.

GUTJAHR, C.; CASIERI, L.; PASZKOWSKI, U. *Glomus intraradices* induces changes in root system architecture of rice independently of common symbiosis signaling. **New Phytologist**, v. 182, n. 4, p. 829-837, 2009.

GUTJAHR, C.; PASZKOWSKI, U. Multiple control levels of root system remodeling in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 204, 2013.

HAGE-AHMED, K.; ROSNER, K.; STEINKELLNER, S. Arbuscular mycorrhizal fungi and their response to pesticides. **Pest Management Science**, v. 75, n. 3, p. 583-590, 2019.

HARRIER, L. A.; WATSON, C. A. The potential role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in the bioprotection of plants against soil-borne pathogens in organic and/or other sustainable farming systems. **Pest Management Science: formerly Pesticide Science**, v. 60, n. 2, p. 149-157, 2004.

HERRMANN, L.; LESUEUR, D. Challenges of formulation and quality of biofertilizers for successful inoculation. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 97, n. 19, p. 8859-8873, 2013.

HOEKSEMA, J. D.; CHAUDHARY, V. B.; GEHRING, C. A.; JOHNSON, N. C.; KARST, J.; KOIDE, R. T.; PRINGLE, A.; ZABINSKI, C.; BEVER, J. D.; MOORE, J. C.; WILSON, G. W. T.; KLIRONOMOS, J. N.; UMBANHOWAR, J. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. **Ecology Letters**, v. 13, n. 3, p. 394-407, 2010.

JAKOBSEN, I.; ABBOTT, L. K.; ROBSON, A. D. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots. **New Phytologist**, v. 120, n. 3, p. 371-380, 1992.

JARRELL, W. M.; BEVERLY, R. B. The dilution effect in plant nutrition studies. **Advances in Agronomy**, v. 34, p. 197-224, 1981.

JASTROMBEK, J. M.; FAGUERAZZI, M. M.; PIEREZAN, H. C.; RUFATO, L.; SATO, A. J.; RICCE, W. S.; MARQUES, V. V.; LELES, N. R.; ROBERTO, S. R. Hop: An emerging crop in subtropical areas in Brazil. **Horticulturae**, v. 8, n. 5, p. 393, 2022.

JENKINS, W. R. A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. **Plant Disease Reporter**, v. 48, n. 9, p. 692, 1964.

JOHNSON, N. C. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. **New Phytologist**, v. 185, n. 3, p. 631-647, 2010.

KAISER, H. F. The application of electronic computers to factor analysis. **Educational and Psychological Measurement**, v. 20, n. 1, p. 141-151, 1960.

KAKABOUKI, IOANNA; MAVROEIDIS, ANTONIOS; TATARIDAS, ALEXANDROS; KOUSTA, ANGELIKI; EFTHIMIADOU, ASPASIA; KARYDOGIANNI, STELLA; KATSENIOS, NIKOLAOS; ROUSSIS, IOANNIS; PAPASTYLIANOU, PANAYIOTA. Effect of *Rhizophagus irregularis* on growth and quality of *Cannabis sativa* seedlings. **Plants**, v. 10, n. 7, p. 1333, 2021.

KARIMAN, K.; BARKER, S. J.; JOST, R.; FINNEGAN, P. M.; TIBBETT, M. A novel plant-fungus symbiosis benefits the host without forming mycorrhizal structures. **New Phytologist**, v. 201, n. 4, p. 1413-1422, 2014.

KLIRONOMOS, J. N. Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. **Ecology**, v. 84, n. 9, p. 2292-2301, 2003.

KOSKE, R. E.; GEMMA, J. N. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. **Mycological Research**, v. 92, n. 4, p. 486-487, 1989.

KUMAWAT, KAILASH CHAND; SHARMA, POONAM; NAGPAL, SHARON; GUPTA, R. K.; SIRARI, ASMITA; NAIR, RAMAKRISHNAN MADHAVAN; BINDUMADHAVA, H.; SINGH, SUDEEP. Dual microbial inoculation, a game changer?—bacterial biostimulants with multifunctional growth promoting traits to mitigate salinity stress in spring mungbean. **Frontiers in microbiology**, v. 11, p. 600576, 2021.

LEVENE, H. Robust tests for equality of variances. In: HOTELLING, Harold. **Contributions to probability and statistics: essays in honor of Harold Hotelling**. Stanford University Press, 1960.

LIU, RUNJIN; CHEN, YINGLONG. Mycorrhizal symbiosis: evolution, opportunities, challenges, and prospects. **Arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable agriculture: inoculum production and application**, p. 1-35, 2024.

LU, N.; ZHOU, X.; CUI, M.; YU, M.; ZHOU, J.; QIN, Y.; LI, Y. Colonization with arbuscular mycorrhizal fungi promotes the growth of *Morus alba* L. seedlings under greenhouse conditions. **Forests**, v. 6, n. 3, p. 734-747, 2015.

LYNCH, J. P.; HO, M. D. PHOSPHORUS, Low. Rhizoeconomics: carbon costs of phosphorus acquisition. **Plant and soil**, v. 269, n. 1, p. 45-56, 2005.

MALTZ, M. R.; TRESEDER, K. K. Sources of inocula influence mycorrhizal colonization of plants in restoration projects: a meta-analysis. **Restoration Ecology**, v. 23, n. 5, p. 625-634, 2015.

MALUSÀ, E.; SAS-PASZT, L.; CIESIELSKA, J. Technologies for beneficial microorganisms inocula used as biofertilizers. **The Scientific World Journal**, v. 2012, art. 491206, 2012.

MARANDOLA, TAMIRIS; MARTINS, EMANUELLE; ANTUNES, PEDRO M.; STÜRMER, SIDNEY L. A variabilidade entre os táxons de Acaulosporaceae desafia as suposições de conservação de características em fungos micorrízicos arbusculares. **Applied Soil Ecology**, v. 218, p. 106695, 2026.

MARSCHNER, H. **Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants**. 3. ed. London: Academic Press, 2012.

MARULANDA, A.; AZCON, R.; RUIZ-LOZANO, J. M. Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. **Physiologia Plantarum**, v. 119, n. 4, p. 526-533, 2003.

MEYER, M. C.; BUENO, A. de F.; MAZARO, S. M.; SILVA, J. C. da. Bioinsumos na cultura da soja. 2022. Disponível em: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/1143066>. Acesso em: 19 ago. 2025.

MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. **Microbiologia e Bioquímica do solo**. 2. ed. Lavras: UFLA, 2006. 729 p.

NEVES, J.; BONISOLO, I. O Marco Legal dos Bioinsumos e seus Impactos no Setor Agrícola. JOTA, 2024. Disponível em: < <https://www.jota.info/opiniao-e-analise/artigos/o-marco-legal-dos-bioinsumos-e-seus-impactos-no-setor-agricola>>. Acesso em: 19 nov. 2025.

NEZI, P.; CICALONI, V.; TINTI, L.; SALVINI, L.; IANNONE, M.; VITALINI, S.; GARZOLI, S. Metabolomic and proteomic profile of dried hop inflorescences (*Humulus lupulus* L. cv. Chinook and cv. Cascade) by SPME-GC-MS and UPLC-MS-MS. **Separations**, v. 9, n. 8, p. 204, 2022.

PELLEGRINO, ELISA; TURRINI, ALESSANDRA; GAMPER, HANNES A.; CAFÀ, GIOVANNI; BONARI, ENRICO; YOUNG, J. PETER W.; GIOVANNETTI, MANUELA. Establishment, persistence and effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungal inoculants in the field revealed using molecular genetic tracing and environmental monitoring. **Global Change Biology Bioenergy**, v. 8, n. 3, p. 668-681, 2016.

POLICARPO, MARIANA AQUILANTE; SAMBUICHI, REGINA HELENA ROSA; ALVES, FÁBIO; PACÍFICO, DANIELA APARECIDA; GUALDANI, CARLA; BRATZ, FELIPE. **Desafios e oportunidades para o avanço da produção de bioinsumos no Brasil**. Brasília, DF: Ipea, 2025. (Texto para Discussão, n. 3133).

PORTER, W. M. The "most probable number" method for enumerating infective propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. **Australian Journal of Soil Research**, v. 17, n. 3, p. 515-519, 1979.

POZO, MARÍA J.; LÓPEZ-RÁEZ, JUAN A.; AZCÓN-AGUILAR, CONCEPCIÓN; GARCÍA-GARRIDO, JOSÉ M. Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. **New Phytologist**, v. 205, n. 4, p. 1431-1436, 2015.

PRIMIERI, S.; MAGNOLI, S. M.; KOFFEL, T.; STÜRMER, S. L.; BEVER, J. D. Perennial, but not annual legumes synergistically benefit from infection with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia: a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 233, n. 1, p. 505-514, 2022.

RAMÍREZ-FLORES, M. ROSARIO; BELLO-BELLO, ELOHIM; RELLÁN-ÁLVAREZ, RUBÉN; SAWERS, RUAIRIDH J. H.; OLALDE-PORTUGAL, VÍCTOR. Inoculation with the mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* modulates the relationship between root growth and nutrient content in maize (*Zea mays* ssp. *mays* L.). **Plant Direct**, v. 3, n. 12, p. e00192, 2019.

RAMÍREZ-FLORES, M. ROSARIO; RELLÁN-ÁLVAREZ, RUBÉN; WOZNIAK, BARBARA; GEBRESELASSIE, MESFIN-NIGUSSIE; JAKOBSEN, IVER; OLALDE-PORTUGAL, VÍCTOR; BAXTER, IVAN; PASZKOWSKI, UTA; SAWERS, RUAIRIDH J. H. Co-ordinated changes in the accumulation of metal ions in maize (*Zea mays* ssp. *mays* L.) in response to inoculation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Funneliformis mosseae*. **Plant and Cell Physiology**, v. 58, n. 10, p. 1689-1699, 2017.

RAN, Z.; DING, W.; CAO, S.; FANG, L.; JOU, J.; ZHANG, Y. Arbuscular mycorrhizal fungi: Effects on secondary metabolite accumulation of traditional Chinese medicines. **Plant Biology**, v. 24, n. 6, p. 932-938, 2022.

RAVNSKOV, S.; JAKOBSEN, I. Functional compatibility in arbuscular mycorrhizas measured as hyphal P transport to the plant. **New Phytologist**, v. 129, n. 4, p. 611-618, 1995.

RILLIG, M. C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. **Canadian Journal of Soil Science**, v. 84, n. 4, p. 355-363, 2004.

ROMERO-MUNAR, ANTONIA; MUÑOZ-CARRASCO, MARÍA; BALESTRINI, RAFFAELLA; DE ROSE, SILVIA; GIOVANNINI, LUCA; AROCA, RICARDO; RUIZ-LOZANO, JUAN MANUEL. Differential root and cell regulation of maize aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis highlights its role in plant water relations. **Plant, Cell & Environment**, v. 47, n. 11, p. 4337-4353, 2024.

ROSSINI, FRANCESCO; VIRGA, GIUSEPPE; LORETI, PAOLO; IACUZZI, NICOLÒ; RUGGERI, ROBERTO; PROVENZANO, MARIA ELENA. Hops (*Humulus lupulus* L.) as a novel multipurpose crop for the Mediterranean region of Europe: Challenges and opportunities of their cultivation. **Agriculture**, v. 11, n. 6, p. 484, 2021.

RSTUDIO TEAM. **RStudio: integrated development environment for R** (Versão 05.01+513), Boston: Posit Software, PBC, 2025. Disponível em: <<https://posit.co/download/rstudio-desktop/>>. Acesso em: 13 maio 2025.

SALOMON, M. J.; DEMARMELS, R.; WATTS-WILLIAMS, S. J.; MCLAUGHLIN, M. J.; KAFLE, A.; KETELSEN, C.; SOUPIR, A.; BÜCKING, H.; CAVAGNARO, T. R.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A. Global evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inoculants under greenhouse and field conditions. **Applied Soil Ecology**, v. 169, p. 104225, 2022.

SANDERS, F. E.; TINKER, P. B. Mechanism of absorption of phosphate from soil by *Endogone* mycorrhizas. **Nature**, v. 233, n. 5317, p. 278-279, 1971.

SCHWARTZ, MARK W.; HOEKSEMA, JASON D.; GEHRING, CATHERINE A.; JOHNSON, NANCY C.; KLIRONOMOS, JOHN N.; ABBOTT, LYNETTE K.; PRINGLE, ANNE. The promise and the potential consequences of the global transport of mycorrhizal fungal inoculum. **Ecology Letters**, v. 9, n. 5, p. 501-515, 2006.

SCOTT, A. J.; KNOTT, M. A. Cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. **Biometrics**, v. 30, n. 3, p. 507-512, 1974.

SEEMAKRAM, WASAN; PALUKA, JAKKAPAT; SUEBRASRI, THANAPAT; LAPJIT, CHANON; KANOKMEDHAKUL, SOMDEJ; KUYPER, THOMAS W.; EKPRASERT, JINDARAT; BOONLUE, SOPHON. Enhancement of growth and Cannabinoids content of hemp (*Cannabis sativa*) using arbuscular mycorrhizal fungi. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 845794, 2022.

SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, v. 52, n. 3-4, p. 591-611, 1965.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. 3. ed. Amsterdam: Academic Press, 2010.

SMITH, S. E.; SMITH, F. A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. **Annual Review of Plant Biology**, v. 62, n. 1, p. 227-250, 2011.

STOFFEL, S. C. G. **Inoculante micorrízico a base de *Rhizophagus intraradices* no crescimento e nutrição de culturas de importância agrícola**. 2020. Dissertação (Mestrado em Ciência do Solo) – Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2019.

SUCHITHKUMAR, C.; REDDY, S.; DIVYAVANI, P.; DIVYA, S.; SRAVYA, M.; MANI, M.; MANOHARAN, G. Modern challenges in agriculture. In: **AIP Conference Proceedings**. AIP Publishing LLC, 2024. p. 040051.

SUN, DANDI; SHANG, XIAOQIAN; CAO, HANWEN; LEE, SOON-JAE; WANG, LI; GAN, YANTAI; FENG, SHOUJIANG. Physio-biochemical mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi enhancing plant resistance to abiotic stress. **Agriculture**, Basel, v. 14, n. 12, p. 2361, 2024.

TSION, K.; STEVEN, W. An overview use and impact of organic and synthetic farm inputs in developed and developing countries. **African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development**, v. 19, n. 3, p. 14517-14540, 2019.

VÁLYI, KRISZTA; MARDHIAH, ULFAH; RILLIG, MATTHIAS C.; HEMPEL, STEFAN. Community assembly and coexistence in communities of arbuscular mycorrhizal fungi. **The ISME Journal**, v. 10, n. 10, p. 2341-2351, 2016.

WAHAB, ABDUL; MUHAMMAD, MURAD; MUNIR, ASMA; ABDI, GHOLAMREZA; ZAMAN, WAJID; AYAZ, ASMA; KHIZAR, CHANDNI; REDDY, SNEHA PRIYA PAPPULA. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in regulating growth, enhancing productivity, and potentially influencing ecosystems under abiotic and biotic stresses. **Plants**, v. 12, n. 17, p. 3102, 2023.

WANG, WANXIAO; SHI, JINCAI; XIE, QIUJIN; JIANG, YINA; YU, NAN; WANG, ERTAO. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Molecular Plant**, v. 10, n. 9, p. 1147-1158, 2017.

WANG, ZHIHAO; LIANG, JINGWEI; WEI, HONGJIAN; CHEN, HUI; HU, WENTAO; TANG, MING. *Rhizophagus irregularis* RiCAR1 enhances drought tolerance by regulating nitrogen metabolism and phosphate acquisition in mycorrhizal plants. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 72, n. 31, p. 17368–17379, 2024.

WATTS-WILLIAMS, STEPHANIE J.; CAVAGNARO, TIMOTHY R. Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain zinc concentration and modify the expression of root ZIP transporter genes in a modern barley (*Hordeum vulgare*) cultivar. **Plant Science**, v. 274, p. 163-170, 2018.

WENG, WENFENG; YAN, JUN; ZHOU, MEILIANG; YAO, XIN; GAO, ANING; MA, CHAO; CHENG, JIANPING; RUAN, JINGJUN. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi as a biocontrol agent in the control of plant diseases. **Microorganisms**, v. 10, n. 7, p. 1266, 2022.

WRIGHT, SARAH F.; UPADHYAYA, AM. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant and soil**, v. 198, n. 1, p. 97-107, 1998.

XIAO, J. X.; HU, C. Y.; CHEN, Y. Y.; YANG, B.; HUA, J. Effects of low magnesium and an arbuscular mycorrhizal fungus on the growth, magnesium distribution and photosynthesis of two citrus cultivars. **Scientia Horticulturae**, v. 177, p. 14-20, 2014.

ZILLI, J. E.; REIS, V. M.; REIS JUNIOR, F. B. Inoculantes à base de fungos micorrízicos arbusculares: desafios e perspectivas. In: REUNIÃO DA REDE DE LABORATÓRIOS PARA A RECOMENDAÇÃO, PADRONIZAÇÃO E DIFUSÃO DE TECNOLOGIA DE INOCULANTES MICROBIANOS DE INTERESSE AGRÍCOLA (RELARE), 19., 2018, Foz do Iguaçu. **Anais da XVII RELARE**. Seropédica: Embrapa Agrobiologia, 2019. p. 30-41. (Documentos, 369). Disponível em: www.infoteca.cnptia.embrapa.br. Acesso em: 14 mar. 2025.

4. CONCLUSÕES GERAIS

Com base nos achados ecológicos em campo e na validação funcional em condições controladas, esta tese estabelece o potencial biotecnológico dos Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMAs) como agentes essenciais para a adaptação e a sustentabilidade da cultura do lúpulo (*Humulus lupulus*) no contexto tropical brasileiro.

- A Dicotomia Funcional e a Mitigação do Efeito de Diluição: O estudo evidenciou uma dicotomia funcional entre a maximização de biomassa e a densidade nutricional. O crescimento acelerado induzido pela fertilização química plena (Z2) resultou no "Efeito de Diluição", comprometendo a concentração de nutrientes nos tecidos. Em contrapartida, os FMAs mitigaram essa deficiência. Embora o acúmulo de biomassa tenha sido limitado pela baixa disponibilidade de nutrientes no manejo biológico, a via simbiótica mostrou-se qualitativamente superior, garantindo a homeostase estequiométrica e maiores teores de P, K, Ca e Mg, fundamentais para a qualidade nutricional da planta.

- A Resiliência Ecológica e Modulação Fenológica: No ambiente de campo, a dinâmica da comunidade de FMAs mostrou-se resiliente ao manejo de adubação orgânica (COF) de curto prazo, sendo regida predominantemente por filtros químicos edáficos (acidez e cálcio) e pela fenologia do hospedeiro. A identificação da fase de dormência como o pico de atividade reprodutiva (esporulação) revela uma estratégia adaptativa de sobrevivência, indicando que futuros manejos de inoculação ou bioprospecção devem ser sincronizados com este ciclo fenológico.

- A Seleção de Isolados de FMAs e Estratégias de Vida: A caracterização agrônômica permitiu o estabelecimento de critérios de seleção baseados em estratégias ecológicas distintas:

Para Vigor Vegetativo e Arquitetura Radicular: Isolados como RHCL (*Rhizophagus clarus*) e DEHE (*Dentiscutata heterogama*) são indicados para fases de estabelecimento, promovendo maior altura e robustez do sistema radicular (volume e diâmetro).

Para Reserva e Qualidade Nutricional: O isolado ACCO (*Acaulospora colombiana*) consolidou-se como um estrategista de conservação, priorizando o acúmulo de reservas minerais e a esporulação. Este perfil é recomendado para a produção de mudas de alta densidade nutricional, visando maior sobrevivência ao transplântio.

- Desafios dos Inoculantes Comerciais e Políticas Públicas: A superioridade funcional dos isolados nativos (coleção CRB-JD) em relação aos inoculantes comerciais testados (RHEN e RHBR) reforça a importância da coadaptação genótipo-ambiente. A ineficácia dos produtos comerciais nas condições avaliadas sugere que as recomendações de dosagem de bula podem ser insuficientes para garantir a colonização em condições de estresse tropical, ou que a viabilidade dos propágulos é um gargalo logístico. Estes resultados sustentam a necessidade de políticas públicas que incentivem o desenvolvimento de bioinsumos regionais e a revisão dos protocolos de qualidade, valorizando a biodiversidade nativa como pilar da agricultura regenerativa.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

No **Capítulo I** os resultados apresentados consolidam o primeiro levantamento taxonômico da comunidade de FMAs associada ao lúpulo em Latossolos brasileiros, confirmando a coexistência da cultura com uma comunidade nativa diversa e resiliente. Implicações Metodológicas e Bioprospecção: Janela de Bioprospecção: A descoberta de que o pico de diversidade e densidade de esporos ocorre na dormência (ID) tem implicações metodológicas diretas, estabelecendo este período como a janela fenológica ideal para futuros levantamentos e para a bioprospecção de propágulos de FMAs neste sistema de cultivo. Desenvolvimento de Inoculantes: O isolamento bem-sucedido de *Acaulospora colombiana*, uma espécie que demonstrou alto potencial de esporulação em condições controladas, abre uma linha de pesquisa aplicada imediata. Testes de eficiência em casa de vegetação são necessários para validar o potencial deste isolado nativo na promoção de crescimento e na adaptação de mudas de lúpulo às severas condições edafoclimáticas tropicais.

Os resultados obtidos no **Capítulo II** revelam, com clareza, que os FMAs não apenas coexistem com o lúpulo, mas dialogam ativamente com suas exigências fisiológicas, fornecendo o aporte nutricional necessário mesmo quando os sinais morfológicos clássicos da simbiose (arbúsculos/vesículas) não se manifestam plenamente.

Implicação Agronômica: A superioridade dos FMAs na Eficiência do Uso de Nutrientes (EUN), demonstrada pela mitigação do Efeito de Diluição, posiciona a inoculação como uma alternativa viável, ecológica e regenerativa para a produção de *cash crops* de alta demanda, como o lúpulo.

Implicação Ecológica: As espécies RHCL, DEHE, GIMA e, especialmente, ACCO emergem como simbiontes-chave. A combinação destas em um consórcio simbiótico representa um caminho promissor para integrar benefícios morfofisiológicos e nutricionais, construindo sistemas produtivos alinhados aos Objetivos do Desenvolvimento Sustentável (ODS), notadamente na segurança alimentar (ODS 2) e na saúde do solo (ODS 15).

Implicação Política e Científica: Este trabalho reforça a urgência de se investir em pesquisas que resgatem e valorizem a singularidade funcional de isolados nativos (CRB-JD). Em um planeta que clama por soluções regenerativas, a valorização do estoque de biodiversidade local em detrimento da dependência de bioinoculantes genéricos é um pilar para a inovação verde e a adaptação climática na agricultura tropical.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS GERAIS

ACOSTA-RANGEL, ALEYDA; REHCIGL, JACK; BOLLIN, SIMON; DENG, ZHANAO; AGEHARA, SHINSUKE. Hop (*Humulus lupulus* L.) phenology, growth, and yield under subtropical climatic conditions: Effects of cultivars and crop management. **Australian Journal of Crop Science**, v. 15, n. 5, p. 764-772, 2021.

AQUINO, ADRIANA MARIA DE; TEIXEIRA, ALEXANDRE JACINTHO; FONSECA, MARCOS JOSE DE OLIVEIRA; ASSIS, RENATO LINHARES DE; OZASSA, TERESA YOSHIKO. **Produção de lúpulo na Região Serrana Fluminense: manual de boas práticas**. Nova Friburgo: Associação Comercial, Industrial e Agrícola de Nova Friburgo - ACIANF, 2022.

BAGYARAJ, D. J.; SHARMA, M. P.; MAITI, D. Phosphorus nutrition of crops through arbuscular mycorrhizal fungi. **Current Science**, v. 108, n. 7, p. 1288-1293, 2015.

BEGUM, NAHEEDA; QIN, CHENG; AHANGER, MUHAMMAD ABASS; RAZA, SAJJAD; KHAN, MUHAMMAD ISHFAQ; ASHRAF, MUHAMMAD; AHMED, NADEEM; ZHANG, LIXIN. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: implications in abiotic stress tolerance. **Frontiers in plant science**, v. 10, p. 1068, 2019.

BOYNO, GÖKHAN; DANESH, YOUNES REZAEI; ÇEVİK, ROJBIN; TENİZ, NECMETTİN; DEMİR, SEMRA; DURAK, EMRE DEMIRER; FARDA, BEATRICE; MIGNINI, AMEDEO; DJEBAILI, RIHAB; PELLEGRINI, MARIKA; PORCEL, ROSA; MULET, JOSÉ M. Synergistic benefits of AMF: development of sustainable plant defense system. **Frontiers in Microbiology**, v. 16, p. 1551956, 2025.

CHANDRASEKARAN, MURUGESAN; PONMANI, THANGARAJ; AHMAD, SAJJAD. Arbuscular Mycorrhizal Fungi mediated hormonal interplay under drought stress conditions: current insights and future directions. **Plant and Soil**, v. 517, n. 2, p. 2041-2058, 2025.

CHAUDHARY, A.; POUDYAL, S.; KAUNDAL, A. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in maintaining sustainable agroecosystems. **Applied Microbiology**, v. 5, n. 1, p. 6, 2025.

CREUZ, A.; KRETZER, S. G. **Lúpulo no Brasil: perspectivas e realidades**. Brasília, DF: Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA), Secretaria de Agricultura Familiar e Cooperativismo (SAF), 2022. 175 p. ISBN 978-65-86803-89-1.

DASTOGEER, KHONDOKER M. G.; ZAHAN, MST ISHRAT; TAHJIB-UL-ARIF, MD.; AKTER, MST ARJINA; OKAZAKI, SHIN. Plant salinity tolerance conferred by arbuscular mycorrhizal fungi and associated mechanisms: a meta-analysis. **Frontiers in plant science**, v. 11, p. 588550, 2020.

GLENN, D. MICHAEL; KIM, SOO-HYUNG; RAMIREZ-VILLEGAS, JULIAN; LÄDERACH, PETER. Response of perennial horticultural crops to climate change. **Horticultural Reviews**, v. 41, p. 47-130, 2013.

IPCC. **Climate Change 2021: The Physical Science Basis**. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. [Masson-

Delmotte, V. et al. (eds.)). Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 2021.

JASTROMBEK, JESSIANE MARY; FAGUERAZZI, MARIANA MENDES; PIEREZAN, HYAN DE CÁSSIO; RUFATO, LEO; SATO, ALESSANDRO JEFFERSON; RICCE, WILIAN DA SILVA; MARQUES, VIVIANI VIEIRA; LELES, NATHALIA RODRIGUES; ROBERTO, SERGIO RUFFO. Hop: An emerging crop in subtropical areas in Brazil. **Horticulturae**, v. 8, n. 5, p. 393, 2022.

JIAN, PANYU; ZHA, QIAN; HUI, XINRAN; TONG, CUILING; ZHANG, DEJIAN. Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi improving plant resistance to temperature stress. **Horticulturae**, v. 10, n. 8, p. 855, 2024.

LI, X.; ZENG, R.; LIAO, H. Improving crop nutrient efficiency through root architecture modifications. **Journal of integrative plant biology**, v. 58, n. 3, p. 193-202, 2016.

MOZNY, MARTIN; TRNKA, MIROSLAV; VLACH, VOJTECH; ZALUD, ZDENEK; CEJKA, TOMAS; HAJKOVA, LENKA; POTOPOVA, VERA; SEMENOV, MIKHAIL A.; SEMERADOVA, DANIELA; BÜNTGEN, ULF. Climate-induced decline in the quality and quantity of European hops calls for immediate adaptation measures. **Nature communications**, v. 14, n. 1, p. 6028, 2023.

SABINO, BÁRBARA CRISTINA CLARO; BONFIM, FILIPE PEREIRA GIARDINI; CABRAL, MARIANA NUNES FERREIRA; VIRIATO, VIVIANY; CAMPOS, OLIVIA PAK; NEVES, CAIO SCARDINI; FERNANDES, GUSTAVO DO CARMO; GOMES, JORDANY APARECIDA OLIVEIRA; FACANALI, ROSELAINE; MARQUES, MARCIA ORTIZ MAYO. Phytochemical Characterization of *Humulus lupulus* L. Varieties Cultivated in Brazil: Agricultural Zoning for the Crop in Tropical Areas. **Horticulturae**, v. 11, n. 5, p. 470, 2025.

SANTANDER, CHRISTIAN; AROCA, RICARDO; RUIZ-LOZANO, JUAN MANUEL; OLAVE, JORGE; CARTES, PAULA; BORIE, FERNANDO; CORNEJO, PABLO. Arbuscular mycorrhiza effects on plant performance under osmotic stress. **Mycorrhiza**, v. 27, n. 7, p. 639-657, 2017.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. Academic press, 2010.

WAHAB, ABDUL; MUHAMMAD, MURAD; MUNIR, ASMA; ABDI, GHOLAMREZA; ZAMAN, WAJID; AYAZ, ASMA; KHIZAR, CHANDNI; REDDY, SNEHA PRIYA PAPPULA. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in regulating growth, enhancing productivity, and potentially influencing ecosystems under abiotic and biotic stresses. **Plants**, v. 12, n. 17, p. 3102, 2023.

WANG, ZHIHAO; LIANG, JINGWEI; WEI, HONGJIAN; CHEN, HUI; HU, WENTAO; TANG, MING. *Rhizophagus irregularis* RiCAR1 enhances drought tolerance by regulating nitrogen metabolism and phosphate acquisition in mycorrhizal plants. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 72, n. 31, p. 17368–17379, 2024.

7. APÊNDICES

7.1 Parâmetros da Fertilidade do Solo (Capítulo I)

Tabela 5. Parâmetros da fertilidade do solo do cultivo de lúpulo cv. 'Cascade' com diferentes doses de composto orgânico fermentado (COF).

Parâmetros da Fertilidade do solo	Tratamentos com Diferentes Doses do Composto Orgânico Fermentado (COF)					
	T1 (0t/ha)	T2 (1t/ha)	T3 (2t/ha)	T4 (4t/ha)	T5 (8t/ha)	T6 (16t/ha)
pH	6,320ab	6,630a	6,450ab	6,375ab	6,355ab	6,025b
H+Al (Cmol _c /dm ³)	3,795a	2,190a	2,655a	2,545a	3,760a	4,410a
Cálcio (Cmol _c /dm ³)*	7,730a	8,810a	11,650a	8,425a	7,945a	7,390a
Magnésio (Cmol _c /dm ³)*	2,825a	3,295a	4,350a	2,830a	2,595a	2,455a
Fósforo (mg/L)	511,530ab	683,140a	514,790ab	622,290ab	470,005b	510,200ab
Potássio (mg/L)	114,940a	103,670a	114,370a	108,845a	127,675a	139,695a
Alumínio (Cmol _c /dm ³)*	0a	0a	0a	0a	0a	0,03a

*Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa no teste de Dunn. ($p>0,05$) ($n = 2$).

Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa no teste de Tukey.

7.2 Figuras 12 a 14 Referentes ao Capítulo II



Figura 12. Condução do experimento com *Humulus lupulus* cv. 'Comet' em casa de vegetação. (A) Aspecto geral das plantas aos 93 dias após a inoculação (16/08/2023), evidenciando o pleno desenvolvimento vegetativo e o sistema de tutoramento vertical. (B) Fase de instalação do experimento (16/05/2023), detalhando a disposição dos vasos e o sistema de suplementação luminosa artificial utilizado para o manejo do fotoperíodo. Fonte: Elaborada pela Autora.

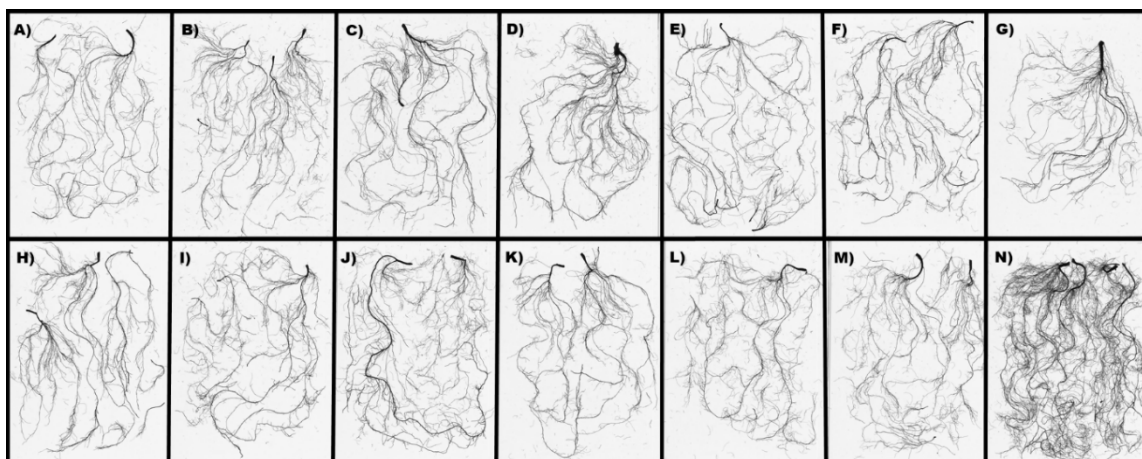


Figura 13. Raízes de cada tratamento do experimento casa de vegetação com plantas de lúpulo cv. ‘Comet’ inoculadas com fungos micorrízicos arbusculares. As imagens foram escaneadas usando software de escaneamento, o WinRhizo, com as raízes distribuídas em cuba de dimensão 30x40cm, onde em: A) *Acaulospora colombiana*; B) *Acaulospora foveata*; C) *Acaulospora scrobiculata*; D) *Cetraspora gilmorei*; E) *Cetraspora pellucida*; F) *Dentiscutata heterogama*; G) *Gigaspora candida*; H) *Gigaspora margarita*; I) *Glomus formosanum*; J) *Rhizophagus intraradices* de inoculante comercial Rootella BR Ultra; K) *Rhizophagus clarus*; L) *Rhizophagus intraradices* de inoculante comercial Endofuse; M) Controle não inoculado e N) Controle não inoculada mais dose de P. As demais espécies são oriundas da Coleção de FMAs da Embrapa Agrobiologia pertencente ao Centro de Recursos Biológicos Dra. Johanna Döbereiner. Fonte: Elaborada pela Autora.

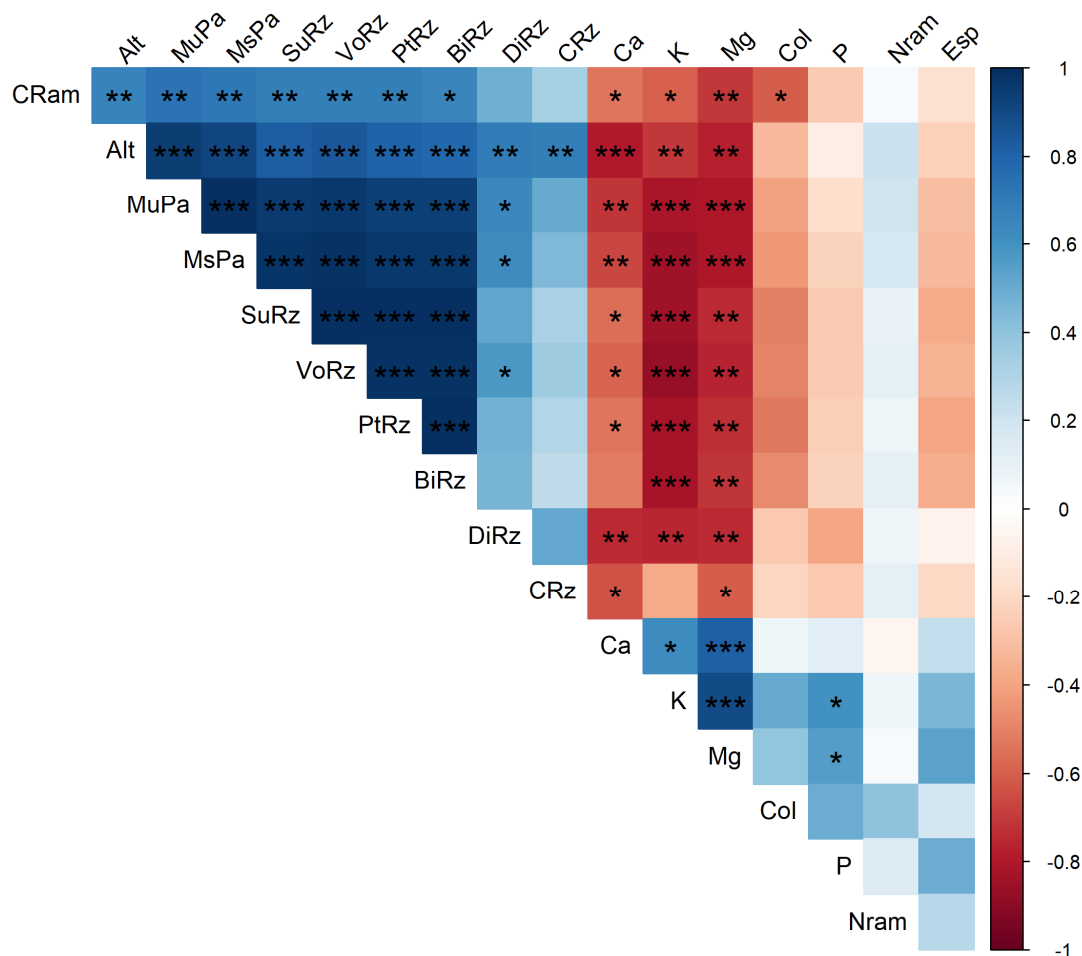


Figura 14. Correlograma de Pearson (r) demonstrando o grau, o sentido e a significância estatística das associações lineares entre as variáveis morfológicas, nutricionais e simbióticas. Interpretação da Escala: A intensidade da cor indica a força da associação, sendo azul para correlação positiva e vermelho para correlação negativa. Níveis de Significância: As células coloridas com asteriscos representam correlações estatisticamente significativas: (*): $p < 0,05$; (**): $p < 0,01$; (***) : $p < 0,001$. As células sem cor e sem asterisco são consideradas não significativas ($p > 0,05$). A matriz reforça as fortes correlações positivas entre variáveis de biomassa (ex: Alt x MsPa) e a associação significativa entre parâmetros de simbiose e a absorção de macronutrientes. Fonte: Elaborada pela Autora.

7.3 Tabelas 6 a 9 Referentes ao Capítulo II

Tabela 6. Variáveis de Simbiose Micorrízica (Colonização e Esporulação) em raízes de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. 'Comet') sob diferentes tratamentos de inoculação e controle.

Tratamentos	Variáveis de Simbiose	
	Colonização (%)	Esporos (n°/50cm³)
ACCO	16,28 ± 18,39 b	63,43 ± 22,69 a
ACFO	31,68 ± 27,52 a	27,14 ± 31,86 b
ACSC	14,38 ± 18,91 b	48,71 ± 62,17 b
CEGI	30,47 ± 29,36 a	19,29 ± 27,69 c
CEPE	15,59 ± 13,59 b	50,29 ± 78,85 b
DEHE	9,01 ± 3,85 b	21,00 ± 22,28 b
GICA	16,96 ± 17,96 b	117,71 ± 77,49 a
GIMA	10,43 ± 11,16 b	22,57 ± 22,37 b
GLFO	28,72 ± 21,67 a	32,71 ± 29,60 b
RHBR	14,02 ± 17,42 b	22,43 ± 44,96 c
RHCL	32,85 ± 20,13 a	36,86 ± 38,62 b
RHEN	26,33 ± 20,25 a	11,43 ± 15,31 c
Z1	0,00 ± 0,00 c	0,00 ± 0,00 d
Z2	0,00 ± 0,00 c	0,00 ± 0,00 d
CV (%)	112,75	33,01
p-valor	< 0,001*	< 0,001*

Nota: Os valores representam a Média ± Desvio Padrão (n=7). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Esporos: Número de esporos quantificados em 50 cm³ de substrato. Análise Estatística: a significância (p-valor) para a variável Colonização foi determinada pelo teste não-paramétrico de Friedman, devido à não normalidade dos dados. Para a variável Esporos, os dados foram previamente transformados na função log10 para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade, e então submetidos à Análise de Variância (ANOVA). CV (%): Coeficiente de Variação calculado com base nos dados originais. Significativo a 5% de probabilidade ($p < 0,05$).

Tabela 7. Parâmetros morfológicos e biomassa da parte aérea de plantas de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. 'Comet') sob diferentes inoculações com fungos micorrízicos arbusculares, incluindo os tratamentos controle (Z1 e Z2).

Tratamentos	Variáveis Morfológicas Parte Aérea cv. Comet				
	Altura (cm)	Nº Ramos	Ramos (cm)	Mu (g)	Ms (g)
ACCO	181,43 ± 28,82 c	2,14 ± 0,90 a	44,57 ± 43,18 a	22,86 ± 4,60 d	1,60 ± 0,70 d
ACFO	202,71 ± 24,92 c	2,00 ± 1,15 a	53,24 ± 25,75 a	25,14 ± 3,02 c	1,97 ± 0,61 d
ACSC	212,29 ± 35,37 c	1,43 ± 0,79 a	80,14 ± 63,83 a	26,29 ± 2,93 c	2,50 ± 0,59 c
CEGI	226,71 ± 58,63 c	1,57 ± 1,27 a	24,54 ± 35,35 a	27,71 ± 4,68 c	2,53 ± 0,99 c
CEPE	220,14 ± 94,44 c	1,71 ± 0,76 a	91,39 ± 61,73 a	30,29 ± 9,12 b	2,78 ± 1,56 c
DEHE	271,29 ± 47,14 b	1,71 ± 0,95 a	58,01 ± 59,67 a	33,14 ± 1,95 b	4,16 ± 1,12 b
GICA	182,57 ± 41,60 c	1,86 ± 0,90 a	48,39 ± 41,66 a	23,43 ± 3,21 d	1,80 ± 0,76 d
GIMA	267,14 ± 95,30 b	1,43 ± 0,53 a	79,93 ± 59,99 a	32,71 ± 10,63 b	4,36 ± 2,11 b
GLFO	199,00 ± 50,41 c	1,57 ± 0,79 a	20,67 ± 16,44 a	24,29 ± 3,90 c	1,70 ± 0,68 d
RHBR	138,57 ± 65,26 d	1,29 ± 1,38 a	43,14 ± 42,37 a	18,29 ± 11,34 d	1,38 ± 1,14 d

Continua...

Continuação da **Tabela 7**

Tratamentos	Variáveis Morfológicas Parte Aérea cv. Comet				
	Altura (cm)	Nº Ramos	Ramos (cm)	Mu (g)	Ms (g)
RHCL	288,00 ± 33,98 b	2,29 ± 0,76 a	60,66 ± 37,52 a	34,00 ± 4,00 b	4,80 ± 1,72 b
RHEN	103,29 ± 32,76 d	1,86 ± 1,35 a	47,96 ± 32,00 a	19,43 ± 3,21 d	0,96 ± 0,50 d
Z1	173,43 ± 51,57 c	1,43 ± 0,53 a	58,14 ± 42,52 a	21,71 ± 3,35 d	1,49 ± 0,63 d
Z2	433,57 ± 15,12 a	1,86 ± 0,90 a	117,91 ± 95,61 a	72,00 ± 4,47 a	17,29 ± 1,95 a
CV (%)	41,23	50,65	47,86	47,37	118,04
p-valor	< 0,001*	0,667ns	0,042*	< 0,001*	< 0,001*

Nota: Os valores representam a Média ± Desvio Padrão (n=7). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Mu: Massa úmida da parte aérea; Ms: Massa seca da parte aérea. Análise Estatística: A significância estatística (p-valor) para as variáveis Altura, Mu e Ms foi determinada pelo teste não-paramétrico de Friedman. As variáveis de nº de ramos comprimento de ramos (Ramos) foram submetidas à Análise de Variância (ANOVA), mas a variável Comprimento de Ramos foi previamente transformada em raiz quadrada para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade, e submetida à (ANOVA). CV (%): Coeficiente de Variação calculado com base nos dados originais. Significativo a 5% de probabilidade ($p < 0,05$); ns: não significativo.

Tabela 8. Parâmetros morfométricos do sistema radicular de plantas de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. 'Comet') sob diferentes inoculações com fungos micorrízicos arbusculares, incluindo os tratamentos controle (Z1 e Z2).

Tratamentos	Variáveis Morfometria do Sistema Radicular			
	Comp (cm)	Superfície (cm ²)	Volume (cm ³)	Diâmetro (mm)
ACCO	43,00 ± 7,00 a	186,73 ± 28,26 c	1,61 ± 0,29 b	0,34 ± 0,02 b
ACFO	41,40 ± 9,55 a	203,61 ± 52,53 c	1,75 ± 0,48 b	0,34 ± 0,02 b
ACSC	43,09 ± 19,16 a	204,35 ± 55,36 c	1,78 ± 0,59 b	0,34 ± 0,03 b
CEGI	48,26 ± 13,68 a	227,97 ± 56,51 c	2,09 ± 0,64 b	0,36 ± 0,03 b
CEPE	45,61 ± 17,19 a	216,24 ± 93,30 c	2,13 ± 0,95 b	0,40 ± 0,03 a
DEHE	50,87 ± 5,18 a	266,34 ± 24,21 b	2,75 ± 0,29 b	0,41 ± 0,02 a
GICA	44,57 ± 12,71 a	194,28 ± 64,81 c	1,82 ± 0,62 b	0,37 ± 0,03 a
GIMA	53,64 ± 7,59 a	237,52 ± 83,61 b	2,32 ± 0,86 b	0,39 ± 0,04 a
GLFO	45,14 ± 15,87 a	184,92 ± 41,02 c	1,69 ± 0,47 b	0,36 ± 0,03 b
RHBR	37,44 ± 14,88 a	197,60 ± 94,84 c	1,76 ± 0,81 b	0,38 ± 0,09 b
RHCL	52,29 ± 9,39 a	217,81 ± 50,38 c	2,14 ± 0,54 b	0,39 ± 0,02 a
RHEN	41,00 ± 4,04 a	189,61 ± 79,68 c	1,59 ± 0,65 b	0,34 ± 0,04 b
Z1	48,14 ± 15,64 a	228,71 ± 50,41 c	1,89 ± 0,43 b	0,33 ± 0,01 b
Z2	49,57 ± 10,33 a	797,50 ± 103,25 a	8,33 ± 1,58 a	0,42 ± 0,04 a
CV (%)	27,30	65,17	12,64	11,57
p-valor	0,489ns	0,001*	< 0,001*	< 0,001*

Nota: Os valores representam a Média ± Desvio Padrão (n=7). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Comp: Comprimento das raízes; superfície das raízes; volume das raízes; diâmetro das raízes. Análise Estatística: Todas as variáveis foram submetidas à Análise de Variância (ANOVA). Os dados de Volume Radicular foram previamente transformados em raiz quadrada para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade. Os dados de superfície e diâmetro foram determinados pelo teste não-paramétrico de Friedman, devido ao não atendimento aos pressupostos da ANOVA. CV (%): Coeficiente de Variação calculado sobre os dados originais. Significativo a 5% de probabilidade ($p < 0,05$); ns: não significativo.

Tabela 9. Biomassa e parâmetros de arquitetura radicular (massa úmida, número de pontas e número de bifurcações) de plantas de lúpulo (*Humulus lupulus* cv. 'Comet') sob diferentes inoculações com fungos micorrízicos arbusculares, incluindo os tratamentos controle (Z1 e Z2).

Tratamentos	Variáveis de biomassa radicular e arquitetura		
	Mu (g)	Pontas (n°)	N° Bifurcações
ACCO	3,25 ± 0,91 b	2601,57 ± 291,45 b	4633 ± 643 b
ACFO	3,75 ± 1,21 b	2831,29 ± 942,43 b	5641 ± 1453 b
ACSC	4,25 ± 1,68 b	2773,43 ± 658,67 b	5090 ± 1596 b
CEGI	4,36 ± 1,36 b	3009,14 ± 741,78 b	6273 ± 1932 b
CEPE	4,87 ± 1,73 b	2758,71 ± 1156,80 b	4821 ± 2255 b
DEHE	5,55 ± 1,35 b	3098,14 ± 951,98 b	5803 ± 1081 b
GICA	4,21 ± 1,31 b	2489,57 ± 824,93 b	4581 ± 1917 b
GIMA	5,05 ± 2,07 b	2962,86 ± 1344,54 b	5834 ± 2470 b
GLFO	3,87 ± 0,84 b	2325,43 ± 432,45 b	4186 ± 1013 b
RHBR	4,18 ± 2,27 b	2673,71 ± 1387,29 b	5262 ± 2837 b
RHCL	4,62 ± 1,48 b	2593,71 ± 532,16 b	5587 ± 1683 b
RHEN	3,89 ± 2,05 b	2565,00 ± 1113,51 b	5021 ± 2216 b
Z1	4,49 ± 1,12 b	2993,00 ± 788,81 b	6220 ± 1819 b
Z2	17,82 ± 2,49 a	7445,14 ± 909,09 a	33121 ± 6665 a
CV (%)	26,12	28,53	104,22
p-valor	< 0,001*	< 0,001*	0,010*

Nota: Os valores representam a Média ± Desvio Padrão (n=7). Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott-Knott ($p < 0,05$). Análise Estatística: O p-valor para massa úmida (Mu) e Pontas foi determinado pela ANOVA e número de bifurcações foi determinado pelo teste não-paramétrico de Friedman, sendo a comparação baseada nos postos (ranks) dos dados originais. CV (%): Coeficiente de Variação calculado com base nos dados originais. Significativo a 5% de probabilidade ($p < 0,05$).

7.4 Correlação de Spearman (Capítulo II)

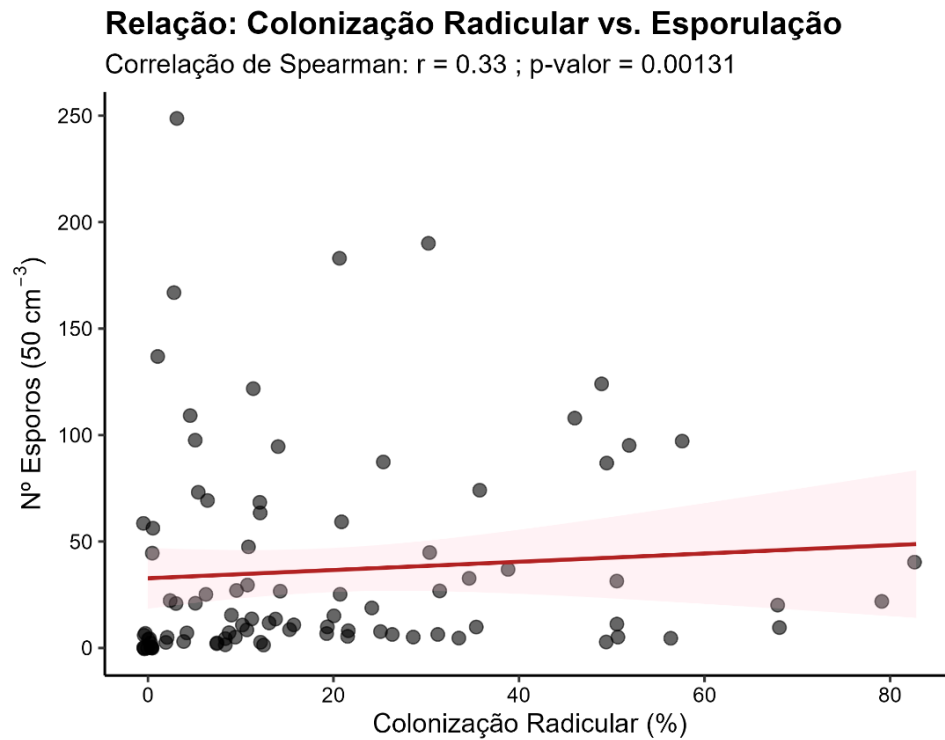


Figura 15. Análise de correlação de Spearman (ρ) entre a porcentagem de colonização radicular e a densidade de esporos de fungos micorrízicos arbusculares em rizosfera de lúpulo cv. 'Comet'. A linha vermelha e a área sombreada representam, respectivamente, o ajuste linear e o intervalo de confiança de 95%. Nota: O coeficiente positivo ($r = 0,33$; $p < 0,01$) indica uma associação significativa e sinérgica entre o investimento fúngico intraradicular (colonização) e extrarradicular (esporulação) nas condições avaliadas. Fonte: Elaborada pela Autora.

8. ANEXO

8.1 Croqui do Campo Experimental (Capítulo I)

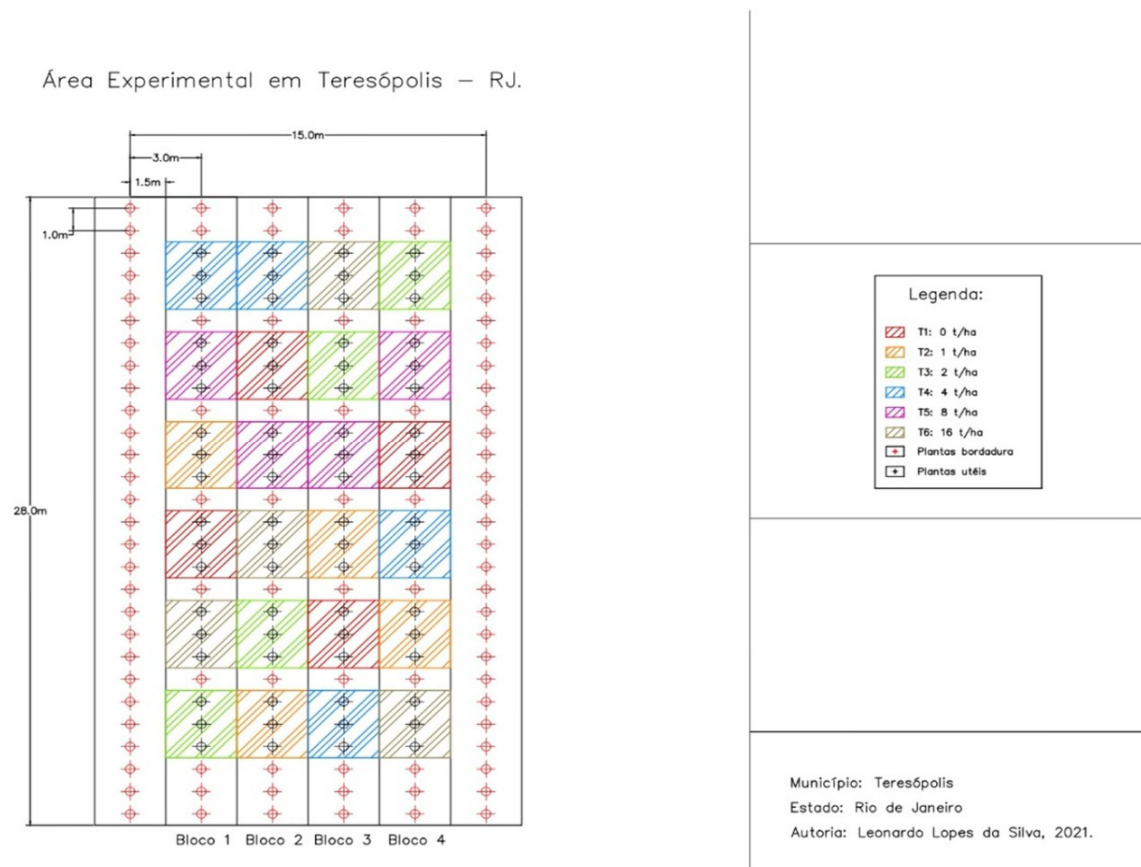


Figura 16. Croqui campo experimental do cultivo de lúpulo cv. ‘Cascade’ sob diferentes doses de composto orgânico fermentado, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil, sendo aplicadas: 0 (T1), 1 (T2), 2 (T3), 4 (T4), 8 (T5) e 16 (T6) toneladas de composto orgânico por hectare (Silva, 2023). Fonte: Elaborado por Leonardo Lopes da Silva, 2021.