

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 25/03/2024.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP**

**CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**USO DE ÁCIDO ASCÓRBICO EM PLANTAS DE SOJA  
SUBMETIDAS À SALINIDADE**

**Gabriela Eugenia Ajila Celi**

Engenheira Agrônoma

**2022**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP**

**CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**USO DE ÁCIDO ASCÓRBICO EM PLANTAS DE SOJA  
SUBMETIDAS À SALINIDADE**

**Gabriela Eugenia Ajila Celi**

**Orientadora: Profa. Dra. Priscila Lupino Gratão**

**Coorientadora: Profa. Dra. Rita de Cassia Alves**

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Agronomia (Produção Vegetal).

**2022**

A312u

Ajila-Celi, Gabriela Eugenia

Uso de ácido ascórbico em plantas de soja submetidas à salinidade / Gabriela Eugenia Ajila-Celi. -- Jaboticabal, 2022  
61 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal

Orientadora: Priscila Lupino Gratão

Coorientadora: Rita de Cassia Alves

1. Glycine max. 2. Vitamina C. 3. Salinidade. 4. Estresse oxidativo. 5. Aplicação foliar. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: USO DE ÁCIDO ASCÓRBICO EM PLANTAS DE SOJA SUBMETIDAS À SALINIDADE

**AUTORA: GABRIELA EUGENIA AJILA CELI**  
**ORIENTADORA: PRISCILA LUPINO GRATÃO**  
**COORIENTADORA: RITA DE CÁSSIA ALVES**

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em AGRONOMIA (PRODUÇÃO VEGETAL), pela Comissão Examinadora:

Profa. Dra. PRISCILA LUPINO GRATÃO (Participação Virtual)  
Departamento de Biologia Aplicada a Agropecuária / FCAV UNESP Jaboticabal



Prof. Dr. RAFAEL FERREIRA BARRETO (Participação Virtual)  
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul/UFMS / Chapadão do Sul/MS



Pós-Doutorando DILIER OLIVERA VICIEDO (Participação Virtual)  
Departamento de Ciências da Produção Agrícola-FCAV/UNESP / Jaboticabal/SP



Jaboticabal, 25 de março de 2022

## **DADOS CURRICULARES DA AUTORA**

**Gabriela Eugenia Ajila Celi**, nasceu na cidade de Chilla, Província El Oro, Equador em 31 de março de 1989. Possui título de Técnico em Agropecuária (2007) pelo Colégio Técnico Agropecuário “Chilla”, e graduação em Engenharia Agrônômica (2014) pela Universidad Técnica de Machala (UTMACH) no Equador. Em março de 2016, começou um emprego no Ministerio de Agricultura e Ganadería do Equador, participando em projetos de extensão para o desenvolvimento produtivo de produtores de banana. Em março de 2020, ingressou no curso de mestrado no Programa de Pós-graduação em Agronomia (Produção Vegetal), na Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (Unesp), Câmpus de Jaboticabal, sob orientação da Prof. Dr. Priscila Lupino Gratão.

*Se quiser triunfar na vida, faça da  
perseverança a sua melhor amiga; da  
experiência o seu conselheiro; da  
prudência, o seu irmão mais velho; e da  
esperança, o seu anjo da guarda.*

**Joseph Addison**

Com muito amor aos meus pais Dalia e Jorge por sempre me apoiarem em tudo que faço, eles são minha maior inspiração, os anjos que Deus me deu.

**Dedico**



## **AGRADECIMENTOS**

Acredito em Deus e em seu amor infinito, ele é meu amigo incondicional nessa caminhada diária, obrigada por cuidar de mim.

Agradeço à minha família que está sempre presente em todos os meus projetos e sempre me envia vibrações positivas, para que todos os meus objetivos sejam cumpridos. Em especial aos meus pais Dalia e Jorge que sempre acreditaram no meu potencial, são meu exemplo a seguir, incutiram em mim os maiores valores, sempre me dizem para ser humilde, respeitoso por onde eu for e nunca esquecer de orar e agradecer a Deus por tudo que tenho. Obrigado papais amo vocês.

Aos meus irmãos Emily, Mario, Paul, Balky, Julio, Verónica e Pilar desde crianças compartilhamos muitas alegrias e tristezas, vocês são os que mais se alegram pelas minhas conquistas. Obrigado, eu amo a vocês.

O meu companheiro de vida Luis Felipe com seu amor e gentileza, desde o primeiro dia que tentei me candidatar para ganhar a bolsa de estudo, ele acreditou em mim e me apoiou em todos os momentos. Obrigada, meu amor.

Também quero agradecer a minha orientadora Profa. Dra. Priscila Lupino Gratão pelo aprendizado e sua amizade, para a conclusão de este trabalho. De mesma forma, a minha coorientadora Profa. Dra. Rita de Cassia Alves pela ajuda e sua disposição quando eu precisei.

Agradeço a meus amigos que eu fiz durante mim estadia na Unesp e o Brasil, eles são Mariana, Kolima, Lucas, Reginaldo, Livia, Clebson, Luis, Clevi, María, Solange, Cassia, Dilier, Alexander, Valeria, Ellén, José, Eduarda e muitos mais que me ajudaram, sempre os guardo em mi coração.

Agradeço aos colegas do grupo de pesquisa do laboratório de Fisiologia Vegetal, que contribuíram para meu aprendizado especialmente a Mirela, Mayara e Reginaldo. Agradeço ao Departamento de Ciências da Produção Agrícola e a todos os funcionários que me ajudaram no desenvolvimento de meus trabalhos.

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

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	ii
ABSTRACT. ....	iii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	3
2.1 Importância da cultura de soja.....	3
2.2 Estresse salino .....	4
2.3 Estresse oxidativo .....	5
2.4 Sistema de defesa antioxidante.....	6
2.5 O ácido ascórbico como mitigador de estresse salino .....	7
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	8
3.1 Materiais vegetais e condições de crescimento.....	8
3.2 Análises fisiológicas e bioquímicas.....	10
3.2.1 Quantificação da clorofila e carotenoides.....	10
3.2.2 Medições de fluorescência da clorofila e trocas gasosas .....	11
3.2.3 Determinação do conteúdo relativo da água e eficiência do uso da água .....	11
3.2.4 Determinação do acúmulo de Na <sup>+</sup> e K <sup>+</sup> .....	12
3.2.5 Determinação da peroxidação lipídica .....	12
3.2.6 Extração de proteínas e determinação de enzimas antioxidantes .....	12
3.2.7 Antioxidantes não-enzimáticos.....	13
3.2.8 Quantificação de biomassa e área foliar .....	14
3.3 Análise estatística .....	15
4 RESULTADOS .....	15
4.1 Conteúdo relativo de água e eficiência do uso da água.....	15
4.2 Teor de pigmentos e fluorescência da clorofila.....	16
4.3 Parâmetros de trocas gasosas da folha.....	18
4.4 Acúmulo de Na <sup>+</sup> e K <sup>+</sup> .....	20
4.5 Peroxidação lipídica .....	23
4.6 Atividade de enzimas antioxidantes.....	24
4.7 Teor de prolina e ácido ascórbico.....	26
4.8 Área foliar e produção de biomassa .....	28
5 DISCUSSÃO.....	30
6 CONCLUSÃO .....	38
7 REFERÊNCIAS .....	39

## USO DE ÁCIDO ASCÓRBICO EM PLANTAS DE SOJA SUBMETIDAS À SALINIDADE

**RESUMO** - O ácido ascórbico (AsA) é um dos antioxidantes mais abundantes com potencial de modular uma série de funções em plantas sob condições de estresse abiótico. No entanto, pouco se sabe sobre a atenuação dos efeitos prejudiciais do estresse salino através de diferentes métodos de aplicação exógena de AsA. Assim, o efeito da aplicação de AsA: via radicular na solução nutritiva, via aplicações foliares, combinação radicular mais foliar e sem AsA foi avaliado quanto a capacidade de atenuar os efeitos adversos do estresse salino em plantas de soja. Foram conduzidos dois experimentos, com esquema fatorial 4x2, com 5 repetições, sob delineamento em blocos casualizados, cultivo hidropônico, desenvolvidos em casa de vegetação usando uma cultivar de soja tolerante (M 8372) e sensível (M-SOY 8222) à salinidade. As plantas de ambas as cultivares foram submetidas a 0 e 100 mmol L<sup>-1</sup> de NaCl e 0,85 mmol L<sup>-1</sup> e 100 mmol L<sup>-1</sup> de AsA via radicular e foliar, respectivamente. O estresse salino reduziu o teor de clorofila, carotenoides e a taxa fotossintética, e aumentou o acúmulo de Na<sup>+</sup> e a peroxidação lipídica de ambas cultivares. No entanto, as aplicações de AsA via radicular e foliar combinada em M 8372 e via foliar em M-SOY 8222, atenuaram os efeitos adversos do estresse salino por aumentar a atividade antioxidante da SOD, APX e GPOX, assim como a prolina e nível endógeno de AsA, reduzindo o acúmulo de Na<sup>+</sup> nos tecidos. Além disso, o AsA atenuou os danos causados no aparato fotossintético evidenciado pelo aumento do teor de pigmentos fotossintéticos e taxa fotossintética que, conseqüentemente, promoveram o crescimento das plantas. Juntos, esses resultados indicam uma nova perspectiva nos métodos de fornecimento do AsA no desenvolvimento da soja sob estresse salino.

**Palavras-chave:** atenuante, modos de aplicação, *Glycine max* L. Merrill, estresse salino, estresse oxidativo.

## USE OF ASCORBIC ACID IN SOYBEAN PLANTS SUBMITTED TO SALINITY

**ABSTRACT-** Ascorbic acid (AsA) is one of the most abundant antioxidants with the potential to modulate a number of functions in plants under abiotic stress conditions. However, little is known about the attenuation of the detrimental effects of salt stress by different methods of exogenous AsA application. Thus, the effect of AsA application: via root in the nutrient solution, via foliar applications, root plus foliar combination, and without AsA was evaluated for the ability to attenuate the adverse effects of salt stress in soybean plants. Two experiments were conducted, with a 4x2 factorial scheme, with 5 repetitions, under a randomized block design, hydroponic cultivation, developed in a greenhouse using a soybean cultivar tolerant (M 8372) and sensitive (M-SOY 8222) to salinity. The plants of both cultivars were subjected to 0 and 100 mmol L<sup>-1</sup> of NaCl and 0.85 mmol L<sup>-1</sup> and 100 mmol L<sup>-1</sup> of AsA via root and foliar, respectively. Salt stress reduced chlorophyll content, carotenoids, and photosynthetic rate, and increased Na<sup>+</sup> accumulation and lipid peroxidation of both cultivars. However, AsA applications via root and foliar combined in M 8372 and via foliar in M-SOY 8222, attenuated the adverse effects of salt stress by increasing the antioxidant activity of SOD, APX and GPOX, as well as proline and endogenous AsA level, reducing Na<sup>+</sup> accumulation in tissues. In addition, AsA attenuated the damage caused to the photosynthetic apparatus evidenced by increased photosynthetic pigment content and photosynthetic rate, which consequently promoted plant growth. Together, these results indicate a new perspective on AsA delivery methods in soybean development under salt stress.

**Keywords:** attenuate, modes of application, *Glycine max* L. Merrill, salt stress, oxidative stress.

## 1 INTRODUÇÃO

A salinidade é um dos principais estresses abióticos que afeta seriamente a taxa de crescimento e a produtividade das culturas em nível global (Etesami e Beattie, 2018). O estresse salino afeta diferentes processos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos das plantas, incluindo trocas gasosas e absorção de água e nutrientes (Talaat et al., 2015; Ahmad et al., 2019). O funcionamento metabólico das plantas é interrompido devido ao aumento do estresse iônico pelo acúmulo de íons sódio ( $\text{Na}^+$ ) e cloreto ( $\text{Cl}^-$ ), e aumento do estresse osmótico que reduz a capacidade da planta de absorver água (Carillo et al., 2019; Hurtado et al., 2020). As alterações provocadas pela salinidade promovem o estresse oxidativo, que ocorre quando há um desequilíbrio nos compartimentos celulares pela superprodução de espécies reativas de oxigênio (ERO), como o superóxido ( $\text{O}_2^-$ ), hidroxila ( $\text{OH}$ ), peróxido de hidrogênio ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) e oxigênio singleto ( $^1\text{O}_2$ ) (Nahar et al., 2015, 2017). O estresse oxidativo pode ativar a morte celular programada devido à peroxidação lipídica de membranas, oxidação de proteínas, inibição enzimática e danos ao DNA e RNA (Gratão et al., 2005).

As plantas apresentam uma variedade de mecanismos de defesa para sobreviver e se adaptar a condições desfavoráveis, como ambientes salinos. Estes incluem sistemas enzimáticos e não enzimáticos, que podem remover ou neutralizar os radicais de oxidação (Loutfy et al., 2020). O sistema de defesa enzimático inclui enzimas como: superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1), ascorbato peroxidase (APX, EC 1.11.1.11), glutathione redutase (GR, EC 1.6.4.2) e catalase (CAT, EC 1.11.1.6); por outro lado, o não enzimático inclui compostos como: ascorbato (AAs), glutathione (GSH), flavonoides, fenólicos, tocoferol e carotenoides (Hurtado et al., 2020; Silva et al., 2020).

Diferentes estratégias para atenuar os danos causados pela salinidade tem sido relatados, mas com efeitos a longo prazo e com custos elevados (Willadino et al., 2016). Além disso, a seleção de cultivares tolerantes à salinidade tem sido uma opção muito adotada para superar o problema do estresse salino (Wu et al., 2015). Alternativamente, o uso de compostos relacionados às respostas antioxidantes das plantas apresentam um benefício potencial na agricultura e que vem sendo muito utilizado (Abdel et al., 2020).

O ácido ascórbico (AsA) fortalece o sistema antioxidante das plantas, pois, reduz com eficiência o estresse oxidativo e limita a produção de ERO geradas em resposta à salinidade (Zhang et al., 2019; Farooq et al., 2020). O AsA é representado por sua forma fisiologicamente ativa nas plantas, que é o ascorbato (Akram et al., 2017). A natureza regenerativa e a alta solubilidade em água, faz com que o AsA seja uma das moléculas antioxidantes mais poderosas nos sistemas biológicos (Farouk, 2011; Farooq et al., 2020). Além disso, o AsA através do ascorbato poderia atuar como um sinalizador de respostas na percepção de estresse abiótico (Akram et al., 2017).

Diferentes pesquisas indicam que um dos papéis mais eficientes do AsA, quando aplicado exogenamente, é proteger proteínas e lipídios contra o metabolismo oxidativo induzido pela salinidade (Wang et al., 2019; Naz et al., 2016). O AsA é um antioxidante capaz de promover a atividade de antioxidantes enzimáticos nas plantas. O aumento da atividade de enzimas antioxidantes, como SOD, POD, CAT, APX, com aplicação foliar de AsA foi relatado em plantas de milho (Billah et al., 2017), arroz (Alhasnawi et al., 2016), cevada (Agami, 2014), trigo (Elnaz Ebrahimian, 2012) e tomate (Alves et al., 2021), crescendo sob estresse salino. Estudos recentes indicam que o AsA pode regular a síntese de solutos compatíveis como a prolina e  $\alpha$ -tocoferol, minimizando a peroxidação lipídica e aliviando a toxicidade por NaCl (Noreen et al., 2020; Wang et al., 2019; El-Afry et al., 2018). Além disso, destacam-se os efeitos do AsA no crescimento das plantas, pela melhoria da taxa fotossintética, atividade do fotossistema, transpiração e defesa oxidativa dos pigmentos fotossintéticos (Khan et al., 2012; Lisko et al., 2014).

A soja (*Glycine max* L. Merrill) é considerada uma das leguminosas mais importantes a nível mundial, devido a sua composição nutricional, por apresentar elevado teor de proteínas, minerais, além de ser uma das principais fontes de óleo (Akond et al., 2018). No entanto, o crescimento e desenvolvimento da soja é grandemente afetado em ambientes salinos, ocasionando reduções drásticas na produção de grãos (Feng et al., 2020). Nesse sentido, com vista a melhorar o crescimento e proteção da soja contra o estresse salino, pesquisas recentes tem indicado que o uso de AsA é capaz de estimular atividade de enzimas antioxidantes,

regular a homeostase iônica e aumentar os pigmentos fotossintéticos (Shahbazi Zadeh et al., 2015; Gomma et al., 2020).

O potencial do AsA como estratégia para atenuar os efeitos do estresse por salinidade é promissor, embora seja necessária uma maior compreensão do seu mecanismo de ação sob diferentes métodos de fornecimento em plantas de soja. Portanto, para ampliar o entendimento sobre as respostas da soja ao AsA, nossas principais hipóteses foram as seguintes: (i) diferentes métodos de aplicação de AsA poderiam regular as mudanças induzidas pelo estresse salino através de adaptações a nível fisiológico e bioquímico contra o estresse oxidativo; (ii) a aplicação foliar e radicular combinada de AsA é mais promissora na atenuação dos efeitos prejudiciais do estresse salino tanto na cultivar tolerante e sensível à salinidade; e (iii) apenas aplicações foliares de AsA poderiam atenuar os efeitos causados pela salinidade na cultivar de soja sensível.

Para isto, objetivou-se avaliar o efeito de métodos de aplicação de AsA na atenuação dos efeitos prejudiciais do estresse salino, através da modulação de respostas fisiológicas e bioquímicas em cultivares de soja tolerante e suscetível à salinidade.

## **6 CONCLUSÃO**

O AsA regula as respostas fisiológicas e bioquímicas de cultivares de soja ao estresse salino. Os efeitos deletérios do estresse salino foram atenuados quando o AsA foi aplicado via foliar na cultivar sensível (M-SOY 8222), e via foliar e radicular combinada na cultivar tolerante (M 8372), através da modulação dos mecanismos antioxidantes, maior EUA e pigmentos fotossintéticos que, conseqüentemente, promoveram o crescimento das plantas. Isso sugere que o método de aplicação de AsA desempenha um papel importante na redução da peroxidação lipídica e acúmulo de  $\text{Na}^+$ , modificando o sistema de defesa antioxidante de cultivares de soja tolerante e sensível.



## 7 REFERÊNCIAS

- Abdel, L.; hamend, L. et al., 2020. Inoculation with *Azospirillum lipoferum* or *Azotobacter chroococcum* Reinforces maize growth by improving physiological activities under saline conditions. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 39, n. 3, p. 1293–1306.
- Abdelrahman, M. et al., 2020. Heat stress effects on source-sink relationships and metabolome dynamics in wheat. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 2, p. 543–554.
- Adhikari, B.; Dhungana, S. K.; Kim, L. D.; Shin, D. H. 2020. Effect of foliar application of potassium fertilizers on soybean plants under salinity stress. **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, v. 19, n. 4, p. 261–269.
- Agami, R. A. 2014. Applications of ascorbic acid or proline increase resistance to salt stress in barley seedlings. **Biologia Plantarum**, v. 58, n. 2, p. 341–347.
- Ahmad, P.; Ahanger, M. A.; Alam, P.; Alyemeni, M. N.; Wijaya, L.; Ali, S.; Ashraf, M. 2019. Silicon (Si) supplementation alleviates nacl toxicity in mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek ] through the modifications of physio- biochemical attributes and key antioxidant enzymes. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 38, n. 1, p. 70–82.
- Akond, M. et al., 2018. Detection of QTL underlying seed quality components in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 98, n. 4, p. 881–888.
- Akram, N. A.; Shafiq, F.; Ashraf, M. 2017. Ascorbic acid-a potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 613.
- Alamri, S. A., et al., 2018. Ascorbic acid improves the tolerance of wheat plants to lead toxicity. **Journal of Plant Interactions**, v. 13, n. 1, p. 409–419.
- Alhasnawi, A. N. et al., 2016. Enhancement of antioxidant enzyme activities in rice callus by ascorbic acid under salinity stress. **Biologia Plantarum**, v. 60, n. 4, p. 783–787.
- Ali, Q.; Ashraf, M. 2011. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: Growth, photosynthesis, water relations and oxidative defence mechanism. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 197, n. 4, p. 258–271.

Alves, R. DE C. et al., 2018. Influence of partial root-zone saline irrigation management on tomato yield and fruit quality from a potted-plant study. **HortScience**, v. 53, n. 9, p. 1326–1331.

Alves, R. DE C. et al., 2021. Seed priming with ascorbic acid enhances salt tolerance in micro-tom tomato plants by modifying the antioxidant defense system components. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 31, n. 2021, p. 101927.

Arrigoni, O.; De Tullio, M. C. 2000. The role of ascorbic acid in cell metabolism: Between gene-directed functions and unpredictable chemical reactions. **Journal of Plant Physiology**, v. 157, n. 5, p. 481–488.

Ashraf, M. A.; Ashraf, M.; Shahbaz, M. 2012. Growth stage-based modulation in antioxidant defense system and proline accumulation in two hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salinity tolerance. **Flora: Morphology, Distribution Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 5, p. 388–397.

Ashraf, M.; Foolad, M. R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 2, p. 206–216.

Athar, H. Ur R.; Khan, A.; Ashraf, M. 2008. Exogenously applied ascorbic acid alleviates salt-induced oxidative stress in wheat. **Environmental and Experimental Botany**, v. 63, n. 1–3, p. 224–231.

Barbosa, J.; Maldonado, W. 2015. AgroEstat: sistema para análises estatísticas de ensaios agrônômicos. **Gráfica Multipress Ltda**. Jaboticabal.

Barrs, H.; Weatherley, P. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. **Australian Journal of Biological Sciences**, n. 15, p. 413–428.

Bastam, N.; Baninasab, B.; Ghobadi, C. 2013. Interactive effects of ascorbic acid and salinity stress on the growth and photosynthetic capacity of pistachio (*Pistacia vera* L.) seedlings. **Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v. 88, n. 5, p. 610–616.

Beltagi, M. 2008. Exogenous ascorbic acid (vitamin C) induced anabolic changes for salt tolerance in chick pea (*Cicer arietinum* L.) plants. **African Journal of Plant Science**, v. 2, n. 10, p. 118–123.

Billah, M. et al., 2017. Exogenous ascorbic acid improved tolerance in maize (*Zea mays* L.) by increasing antioxidant activity under salinity stress. **African Journal of Agricultural Research**, v. 12, n. 17, p. 1437–1446.

Bilska, K. et al., 2019. Ascorbic acid — The little-known antioxidant in woody plants. **Antioxidants**, v. 8, n. 645, p. 1–23.

Biosci, I. J. et al., 2014. Influences of ascorbic acid and gibberellin on alleviation of salt stress in summer savory (*Satureja hortensis* L.). **International Journal of Biosciences (IJB)**, v. 5, n. 4, p. 245–255.

Boaretto, L. F. et al., 2014. Water stress reveals differential antioxidant responses of tolerant and non-tolerant sugarcane genotypes. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 74, p. 165–175.

Bonomelli, C. et al., 2018. Salt stress effects on avocado (*Persea americana* mill.) plants with and without seaweed extract (*Ascophyllum nodosum*) application. **Agronomy**, v. 8, n. 5, p. 64.

Bose, J.; Rodrigo-Moreno, A.; Shabala, S. 2014. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v. 65, n. 5, p. 1241–1257.

Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical biochemistry**, v. 72, n. 1–2, p. 248–254.

Bustingorri, C.; Lavado, R. S. 2011. Soybean growth under stable versus peak salinity. *Scientia Agricola*, v. 68, n. 1, p. 102–108.

Carillo, P. et al., 2019. Morpho-anatomical, physiological and biochemical adaptive responses to saline water of *Bougainvillea spectabilis* Willd. trained to different canopy shapes. **Agricultural Water Management**, v. 212, p. 12–22.

Carmo, C. A. F. De S. Do et al., Métodos de Análises de Tecidos Vegetais Utilizados na Embrapa Solos. **Embrapa solos-Circular Técnica** (INFOTECA-E).

Castro, J. L. S. et al., 2018. Ascorbic acid toxicity is related to oxidative stress and enhanced by high light and knockdown of chloroplast ascorbate peroxidases in rice plants. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 30, n. 1, p. 41–55.

Cattelan, A. J.; Dall'agnol, A. 2018. The rapid soybean growth in Brazil. **OCL - Oilseeds and fats, Crops and Lipids**, v. 25, n. 1, p. 1–12.

Checchio, M. V. et al., 2021. Enhancement of salt tolerance in corn using *Azospirillum brasilense*: an approach on antioxidant systems. **Journal of Plant Research**, p. 1–11.

Choudhury, F. K. et al., 2017. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, v. 90, n. 5, p. 856–867.

CONAB. Décimo levantamento da safra de grãos 2019/2020. **Reporte**.

Dabravolski, S. A.; Isayenkov, S. V. 2021. Evolution of plant Na<sup>+</sup>-p-type atpases: From saline environments to land colonization. **Plants**, v. 10, n. 2, p. 1–18.

Dehnadl, N. et al., 2020. Roles of ascorbic acid on physiological, biochemical, and molecular system of *Lycopersicon esculentum* Mill. against salt stress. **Iranian Journal of Plant Physiology**, v. 11, n. 1, p. 3457–3464.

Desoky, E. S. M. et al., 2020a Plant growth-promoting rhizobacteria: Potential improvement in antioxidant defense system and suppression of oxidative stress for alleviating salinity stress in *Triticum aestivum* (L.) plants. **Biocatalysis and Agricultural Biotechnology**, v. 30, n. September, p. 101878.

Desoky, E. S. M. et al., 2020b. Improvement of drought tolerance in five different cultivars of *Vicia faba* foliar application of ascorbic acid or silicon. **Spanish Journal of Agricultural Research**, v. 18, n. 2, p. 1–20.

Dolatabadian, A.; Sanavy, S. A. M. M.; Chashmi, N. A. 2008. The effects of foliar application of ascorbic acid (vitamin C) on antioxidant enzymes activities, lipid peroxidation and proline accumulation of canola (*Brassica napus* L.) under conditions of salt stress. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 194, n. 3, p. 206–213.

Dumanović, J. et al., 2021. The significance of reactive oxygen species and antioxidant defense system in plants: a concise overview. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, n. January.

Ekmekçi, B. 2012. Exogenous ascorbic acid increases resistance to salt of *Silybum marianum* (L.). **African Journal of Biotechnology**, v. 11, n. 42, p. 9932–9940.

El-bially, M. et al., 2018. Efficacy of ascorbic acid as a cofactor for alleviating water deficit impacts and enhancing sunflower yield and irrigation water–use efficiency. **Agricultural Water Management**, v. 208, p. 132–139.

El-shafey, A. 2017. Response of soybean to water stress conditions and foliar application with salicylic and ascorbic acids. **Zagazig Journal of Agricultural Research**, v. 44, n. 1, p. 1–22.

Ebrahimian, E. 2012. Effect of salinity, salicylic acid, silicium and ascorbic acid on lipid peroxidation, antioxidant enzyme activity and fatty acid content of sunflower. **African Journal of Agricultural Research**, v. 7, n. 25, p. 3685–3694.

EMBRAPA. 2019. História da soja. **Resporte**.

Etesami, H.; Beattie, G. A. 2018. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 1–20.

Farooq, A. et al., 2020. Exogenously applied ascorbic acid-mediated changes in osmoprotection and oxidative defense system enhanced water stress tolerance in different cultivars of safflower (*Carthamus tinctorious* L.). **Plants**, v. 9, n. 1, p. 1–15.

Farouk, S. 2011. Ascorbic acid and  $\alpha$ -tocopherol minimize salt-induced wheat leaf senescence. **Journal of Stress Physiology & Biochemistry**, v. 7, n. 3, p. 58–79.

Feng, Z. et al., 2020. Applications of metabolomics in the research of soybean plant under abiotic stress. **Food Chemistry**, v. 310, p. 125914.

Fernadéz, V.; Sotiropoulus, T.; Brown, P. 2013. Foliar Fertilization: Scientific Principles and Field Practices. **Statewide Agricultural Land Use Baseline**, p.212.

Flexas, J. et al., 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. **Plant Biology**, v. 6, n. 3, p. 269–279.

Foyer, C. H. 2015. Redox homeostasis: Opening up ascorbate transport. **Nature Plants**, v. 1, p. 1–2.

Gadallah, M. A. A. 1999. Effects of acid mist and ascorbic acid treatment on. **Water, air, and soil pollution**., v. 118, n. 3, p. 311–327.

Gallie, D. 2013. The role of L-ascorbic acid recycling in responding to environmental stress and in promoting plant growth. **Journal of experimental botany**, v. 64, n. 2, p. 433–443.

García-Caparrós, P. et al., 2021. Oxidative stress and antioxidant metabolism under adverse environmental conditions: A Review. **Botanical Review**, v. 87, n. 4, p. 421–466.

Giannopolitis, C.; Ries, S. 1977. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v. 59, n. 2, p. 309–314.

Gomes, M. A. DA C. et al., 2017. Salinity effects on photosynthetic pigments, proline, biomass and nitric oxide in *Salvinia auriculata* Aubl. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 29, p. 1–13.

Gomma, M. et al., 2020. Response of soybean plants to mitigation of irrigation water salinity by salicylic and ascorbic acids. **Egypt. Acad. J. Biolog. Sci**, v. 11, n. 1, p. 51–59.

Gratão, P. et al., Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. **Functional Plant Biology**, v. 32, n. 6, p. 481–494, 2005.

Gratão, P. L. et al. 2012. Biochemical dissection of diageotropica and never ripe tomato mutants to Cd-stressful conditions. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 56, p. 79–96.

Hamada, A. M.; Al-Hakimi, A. B. M. 2009. Hydroponic treatment with ascorbic acid decreases the effects of salinity injury in two soybean cultivars. **Phyton - Annales Rei Botanicae**, v. 49, n. 1, p. 43–62.

Hameed, A. et al., 2015. Effects of salinity and ascorbic acid on growth, water status and antioxidant system in a perennial halophyte. **AoB PLANTS**, v. 7, n. 1.

Hasanuzzaman, M. et al., 2020. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. **Antioxidants**, v. 9, n. 8, p. 1–5.

Hassan, A. et al., 2021. Foliar application of ascorbic acid enhances salinity stress tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) through modulation of morpho-physio-biochemical attributes, ions uptake, osmo-protectants and stress response genes expression. *Saudi Journal of Biological Sciences*, v. 28, n. 8, p. 4276–4290.

Hinojosa, L. et al., 2018. Quinoa Abiotic Stress Responses: A Review. **Plants**. vol. 7, n. 4, p. 106.

Hoagland, D.; Arnon, D. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. Berkeley: California: **Agricultural Experiment Station**. p. 232.

Huang, L. et al., 1950. Research on the adaptive mechanism of photosynthetic apparatus under salt stress: New directions to increase crop yield in saline soils. **Annals of Applied Biology**, v. 175, n. 1, p. 1–17.

Hurtado, A. et al., 2020 Different methods of silicon application attenuate salt stress in sorghum and sunflower by modifying the antioxidative defense mechanism. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 203, p. 110-964.

Hussain, I. et al., 2017. Does exogenous application of ascorbic acid modulate growth, photosynthetic pigments and oxidative defense in okra (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench) under lead stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 6, p. 1–13.

Janku, M.; Luhová, L.; Petrivalský, M. 2019. On the Origin and Fate of Reactive Oxygen Species in Plant Cell Compartments. **Antioxidants**, v. 8, n. 105, p. 1–15.

Khan, T. A.; Mazid, M.; Mohammad, F. 2012. A review of ascorbic acid potentialities against oxidative stress induced in plants. **Journal of Agrobiology J**, v. 28, n. 2, p. 97–111.

Khazaei, Z.; Estaji, A. 2020. Effect of foliar application of ascorbic acid on sweet pepper (*Capsicum annuum*) plants under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, v. 42, n. 7, p. 1–12.

Kostopoulou, Z. et al., 2015. Melatonin combined with ascorbic acid provides salt adaptation in *Citrus aurantium* L. seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 86, p. 155–165.

Koyro, H. W. 2006. Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of the potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). **Environmental and Experimental Botany**, v. 56, n. 2, p. 136–146, 2006.

Latif, M.; Akram, N. A.; Ashraf, M. 2016. Regulation of some biochemical attributes in drought-stressed cauliflower (*Brassica oleracea* L.) by seed pre-treatment with ascorbic acid. **The Journal of Horticultural Science and Biotechnology**, v. 91, n. 2, p. 129–137.

Läuchli, A.; Lüttgel, U. 2014. Salinity: Environment-Plants-Molecules. **Kluwer Academic Publishers**, p. 1- 524.

Laxa, M. et al., 2019. The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. **Antioxidants**, v. 8, n. 4, p. 1- 31.

Lazzarotto, J. J.; Hiraakurl, M. H. 2010. Evolução e perspectivas de desempenho econômico associadas com a produção de soja nos contextos mundial e brasileiro. **Embrapa soja-documentos** (INFOTECA-E) p. 46.

Li, B. et al., 2021. The emerging role of GSNOR in oxidative stress regulation. **Trends in Plant Science**, v. 26, n. 2, p. 156–168.

Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology**, v. 148, p. 350–382.

Loutfy, N.; Azooz, M. M.; Abou Alhamd, M. F. 2020. Exogenously-applied salicylic acid and ascorbic acid modulate some physiological traits and antioxidative defense system in *Zea mays* L. seedlings under drought stress. **Egyptian Journal of Botany**, v. 60, n. 1, p. 313–324.

Lu, C. et al., 2003. Salinity treatment shows no effects on photosystem II photochemistry, but increases the resistance of photosystem II to heat stress in *Halophyte suaeda salsa*. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, n. 383, p. 851–860.

Lu, C.; Vonshak, A. 2002. Effects of salinity stress on photosystem II function in cyanobacterial *Spirulina platensis* cells. **Physiologia Plantarum**, v. 114, n. 3, p. 405–413.

Malik, S. et al., 2015. Effect of ascorbic acid application on physiology of wheat under drought stress. **Pakistan Journal of Agricultural Sciences**, v. 52, n. 1, p. 209–217.

Mano, J.; Ushimaru, T.; Asada, K. 1997. Ascorbate in thylakoid lumen as an endogenous electron donor to Photosystem II: Protection of thylakoids from photoinhibition and regeneration of ascorbate in stroma by dehydroascorbate reductase. **Photosynthesis Research**, v. 53, n. 1, p. 197–204.

Marschner, P.; Rengel, Z. 2012. Nutrient availability in soils. In Marschner's mineral nutrition of higher plants. **In: Academic press**, p. 315–330.

Mukherjee, S.; Choudhuri, M. A. 1983. Implications of water stress-induced changes in the levels of endogenous ascorbic acid and hydrogen peroxide in *Vigna* seedlings. **Physiol. Plant**, v. 58, p. 166–170.

Mukhopadhyay, R. et al., 2021. Soil salinity under climate change: Challenges for sustainable agriculture and food security. **Journal of Environmental Management**, v. 280, p. 111736.

Murata, N. et al., 2007. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. **Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics**, v. 1767, n. 6, p. 414–421.

Nahar, K. et al., 2015. Glutathione-induced drought stress tolerance in mung bean: Coordinated roles of the antioxidant defence and methylglyoxal detoxification systems. **AoB PLANTS**, v. 7, n. 1, p. 1–18.

Nahar, K. et al. 2017. Polyamines-induced aluminum tolerance in mung bean: A study on antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems. **Ecotoxicology**, v. 26, n. 1, p. 58–73.

Naz, H.; Akram, N. A.; Ashraf, M. 2016. Impact of ascorbic acid on growth and some physiological attributes of cucumber (*Cucumis sativus*) plants under water-deficit conditions. **Pak. J. Bot.**, v. 3, n. 48, p. 877–883.



Naz, N. et al., 2010. Relationships between gas-exchange characteristics and stomatal structural modifications in some desert grasses under high salinity. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 446–456.

Noctor, G.; Foyer, C. H. 1998. Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control. **Annual Review of Plant Biology**, v. 49, p. 249–279.

Noreen, S. et al., 2020. Plant Physiology and Biochemistry Foliar fertigation of ascorbic acid and zinc improves growth, antioxidant enzyme activity and harvest index in barley (*Hordeum vulgare* L.) grown under salt stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, p. 1–11.

Parihar, P. et al., 2015. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. **Environmental Science and Pollution Research**, v. 22, n. 6, p. 4056–4075.

Penella, C.; Calatayud, Á.; Melgar, J. C. 2017. Ascorbic acid alleviates water stress in young peach trees and improves their performance after rewatering. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1–9.

Pignocchi, C. et al., 2006. Ascorbate oxidase-dependent changes in the redox state of the apoplast modulate gene transcript accumulation leading to modified hormone signaling and orchestration of defense processes in tobacco. **Plant Physiology**, v. 141, n. 2, p. 423–435.

Racchi, M. L. 2013. Antioxidant defenses in plants with attention to prunus and citrus spp. **Antioxidants**, v. 2, n. 4, p. 340–369.

Rahmawati, N.; Basyuni, M. 2014. Chlorophyll content of soybean as affected by foliar application of ascorbic acid and inoculation of arbuscular Mycorrhizal fungi in saline soil. **International Journal of Scientific & Technology Research**, v. 3, n. 7, p. 127–131.

Roy, P. R. et al., 2016. Exogenous ascorbic acid and hydrogen peroxide alleviates salt-induced oxidative stress in rice (*Oryza sativa* L.) by enhancing antioxidant enzyme activities and proline content. **Advances in Environmental Biology**, v. 10, n. 10, p. 148–154.

Sairam, R. K.; Saxena, D. C. 2000. Oxidative stress and antioxidants in wheat genotypes: Possible mechanism of water stress tolerance. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 184, n. 1, p. 55–61.

Sayyad-Amin, P. et al., 2016. Changes in photosynthetic pigments and chlorophyll-a fluorescence attributes of sweet-forage and grain sorghum cultivars under salt stress. **Journal of Biological Physics**, v. 42, n. 4, p. 601–620.

Shahbazi Zadeh, E.; Movahhedi Dehnavi, M.; Balouchi, H. 2015. Effects of foliar application of salicylic and ascorbic acids on some physiological characteristics of soybean (cv. Williams) under salt stress. **Journal of Plant Process and Function.**, v. 4, n. 11, p. 13–22.

Shao, H. B. et al., 2008. Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells. **International Journal of Biological Sciences**, v. 4, n. 1, p. 8–14.

Shigeoka, S. et al., 2002 Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. **Journal of experimental botany.**, v. 53, n. 372, p. 1305–1319.

Shimizu, N. et al., 2006. Reactive oxygen species (ROS) generation and ROS-induced lipid peroxidation are associated with plasma membrane modifications in host cells in response to AK-toxin I from *Alternaria alternata* Japanese pear pathotype. **Journal of General Plant Pathology**, v. 72, n. 1, p. 6–15.

Silva, V. M. et al., 2020. Selenate and selenite affect photosynthetic pigments and ROS scavenging through distinct mechanisms in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) walp) plants. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 201, p. 110-777.

Sperling, O. et al., 2014. Effects of high salinity irrigation on growth, gas-exchange, and photoprotection in date palms (*Phoenix dactylifera* L., cv. Medjool). **Environmental and Experimental Botany**, v. 99, p. 100–109.

Suekawa, M. et al., 2018. Regulation of ascorbic acid biosynthesis in plants. in: Ascorbic acid in plant growth, development and stress tolerance. **Springer Cham**, p. 157–176.

Talaat, N. B. et al., 2015. Effective microorganisms improve growth performance, alter nutrients acquisition and induce compatible solutes accumulation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants subjected to salinity stress. **Plant Growth Regulation**, v. 75, n. 1, p. 281–295.

Tóth, S.; Schankker, G.; Garab, G. 2013. The physiological roles and metabolism of ascorbate in chloroplasts. **Physiologia Plantarum**, v. 148, n. 2, p. 161–175.

Tóth, S. Z. et al., 2009. Experimental evidence for ascorbate-dependent electron transport in leaves with inactive oxygen-evolving complexes. **Plant Physiology**, v. 149, n. 3, p. 1568–1578.

Tóth, S. Z. et al., 2011. The physiological role of ascorbate as photosystem II electron donor: Protection against photoinactivation in heat-stressed leaves. **Plant Physiology**, v. 156, n. 1, p. 382–392.

Umar, M.; Uddin, Z.; Siddiqui, Z. S. 2019. Responses of photosynthetic apparatus in sunflower cultivars to combined drought and salt stress. **Photosynthetica**, v. 57, n. 2, p. 627–639.

Vasconcellos, L. 2016. Caracterização fisiológica de genótipos de soja submetidos ao estresse salino. **Tese**, p. 9-67

Wang, Q. et al., 2013. Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on physiological characteristics of Perennial ryegrass under cadmium stress. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 32, n. 4, p. 721–731.

Wang, Y. H. et al., 2019. Exogenous application of gibberellic acid and ascorbic acid improved tolerance of okra seedlings to NaCl stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 41, n. 6, p. 1–10.

Weisany, W. et al., 2012. Changes in antioxidant enzymes activity and plant performance by salinity stress and zinc application in soybean (*Glycine max* L.). **Plant OMICS**, v. 5, n. 2, p. 60–67.

White, A. J.; Critchley, C. 1999. Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. **Photosynthesis Research**, v. 59, n. 1, p. 63–72.

Willadino, L. et al., 2016. Capítulo 14. Cultura de tecidos e priming in vitro como estratégias de redução dos efeitos da salinidade e aplicados. In: Manejo da Salinidade na Agricultura: Estudos Básicos e Aplicados. **2da Edição**, p. 199–200.

Wu, H. et al., 2015. K<sup>+</sup> retention in leaf mesophyll, an overlooked component of salinity tolerance mechanism: A case study for barley. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 57, n. 2, p. 171–185.

Yadav, N. S. et al., 2012. The SbSOS1 gene from the extreme halophyte *Salicornia brachiata* enhances Na<sup>+</sup> loading in xylem and confers salt tolerance in transgenic tobacco. **BMC Plant Biology**, v. 1, n. 12, p. 1–18.

Yarami, N.; Sepaskhah, A. R. 2015. Physiological growth and gas exchange response of saffron (*Crocus sativus* L.) to irrigation water salinity, manure application and planting method. **Agricultural Water Management**, v. 154, p. 43–51.

Yasmin, H. et al., 2020. Halotolerant rhizobacteria *Pseudomonas pseudoalcaligenes* and *Bacillus subtilis* mediate systemic tolerance in hydroponically grown soybean (*Glycine max* L.) against salinity stress. **PLoS ONE**, v. 15, n. 4, p. 1–26.

Yoshimura, K.; Ishikawa, T. 2017. Chemistry and metabolism of ascorbic acid in plants. In: *Ascorbic Acid in Plant Growth, Development and Stress Tolerance*. **Springer Cham**, p. 1–23.

Zaman, M.; Shahid, S. A.; Heng, L. 2018. *Guideline for Salinity Assessment, Mitigation and Adaptation Using Nuclear and Related Techniques*. **Springer Nature**, p. 164.

Zhang, K. et al., 2019. Exogenous application of ascorbic acid mitigates cadmium toxicity and uptake in Maize (*Zea mays* L.). **Environmental Science and Pollution Research**, v. 26, n. 19, p. 19261–19271.