

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
Faculdade de Engenharia - Campus de Ilha Solteira

ANA CAROLINA ROQUE CARDOSO

**RESPOSTA HORMONAL DE MUTANTES DE MICRO-TOM A SECA E
INTERAÇÃO DE SELÊNIO E SILÍCIO**

Ilha Solteira
2023

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

ANA CAROLINA ROQUE CARDOSO

RESPOSTA HORMONAL DE MUTANTES DE MICRO-TOM A SECA E INTERAÇÃO DE SELÊNIO E SILÍCIO

Tese apresentada à Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira – UNESP como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Agronomia. Ecofisiologia, técnicas especiais e manejo cultural em sistema de produção.

Prof. PhD. André Rodrigues dos Reis
Orientador

Ilha Solteira

2023

FICHA CATALOGRÁFICA
Desenvolvido pelo Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

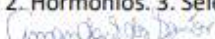
C268r Cardoso, Ana Carolina Roque Cardoso.
Resposta hormonal de mutantes de micro-tom a seca e interação de selênio e silício / Ana Carolina Roque Cardoso Cardoso. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2023
83 f. : il.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira. Área de conhecimento: Sistemas de Produção, 2023

Orientador: André Rodrigues dos Reis

Inclui bibliografia

1. Tolerância à seca. 2. Hormônios. 3. Selênio. 4. Silício. 5. Produtividade.


Amanda Sertori dos Santos
Bibliotecária - CBRN 8967
Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação
Unidade de Documentação
Centro Técnico de Biblioteca e Documentação

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Resposta hormonal de mutantes Micro-Tom a seca e interação com silício e selênio

AUTORA: ANA CAROLINA ROQUE CARDOSO

ORIENTADOR: ANDRÉ RODRIGUES DOS REIS

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Agronomia, especialidade: Sistemas de Produção pela Comissão Examinadora:

Documento assinado digitalmente
 ANDRÉ RODRIGUES DOS REIS
Data: 13/12/2023 15:20:15 (GMT-3)
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Prof. Dr. ANDRÉ RODRIGUES DOS REIS (Participação Virtual)
Departamento de Engenharia de Biossistemas / Faculdade de Ciências e Engenharia - UNESP

Prof. Dr. FERNANDO FERRARI PUTTI (Participação Virtual)
Departamento de Engenharia de Biossistemas / Faculdade de Ciências e Engenharia - UNESP

Dr. PEDRO HENRIQUE GORNI (Participação Virtual)
Departamento de Ciências da Produção Agrícola / Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - UNESP

Dra. KAMILLE DALECK SPERA (Participação Virtual)
Departamento de Ciências da Produção Agrícola / Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - UNESP

Dr. HILÁRIO JÚNIOR DE ALMEIDA (Participação Virtual)
EMBRAPA Meio Norte

Ilha Solteira, 08 de dezembro de 2023

Documento assinado digitalmente
 PEDRO HENRIQUE GORNI
Data: 13/12/2023 15:17:39 (GMT-3)
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Documento assinado digitalmente
 KAMILLE DALECK SPERA
Data: 14/12/2023 15:11:36 (GMT-3)
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Documento assinado digitalmente
 HILÁRIO JÚNIOR DE ALMEIDA
Data: 14/12/2023 16:04:52 (GMT-3)
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

Documento assinado digitalmente
 FERNANDO FERRARI PUTTI
Data: 08/12/2023 11:09:10 (GMT-3)
Verifique em <https://validar.it.gov.br>

DEDICATÓRIA

A minha família, por todo incentivo.
Aos meus amigos, pelo apoio. Ofereço e dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por guiar meu caminho e pela força concedida para lutar por meus objetivos.

À Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Faculdade de Engenharia - Câmpus de Ilha Solteira e Faculdade de Ciências e Engenharia - Câmpus de Tupã, de cursar o doutorado e pela estrutura disponibilizada para o desenvolvimento da pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro concedido por meio da bolsa de doutorado. “O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001”.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia (PPGA) da UNESP/FEIS, pelos ensinamentos e contribuição para minha formação.

Ao meu orientador Prof. André Rodrigues dos Reis pelos ensinamentos e pela orientação.

A toda equipe GEFA, pela amizade, atenção e ajuda na condução do experimento.

Ao Cleverson e Nandhara pela amizade que construímos ao longo dos anos e pelo auxílio na realização das análises.

Às técnicas de laboratório Priscila e Yasmin, que sempre foram muito atenciosas, Francisco (*in memoriam*), Josimar, Leandro e Cleiton do apoio agrícola pela atenção na condução do experimento.

Ao grupo de estudo Cleverson, Janaína e José pelas ótimas conversas e boas risadas.

Aos meus amigos do Centro Espírita Universal e ao grupo São Manoel.

A todas as meninas da república Miyuki, Gabriela por todo carinho, conversas sérias e ótimas risadas. Vou levar vocês sempre no meu coração.

Ao Trigueiro, suas palavras com tanto amor e carinho no papo das 9 que diariamente me nutria em todos os momentos em especial na pandemia, Gratidão meu amigo. Força, Coragem e Fé.

A todos, que direta ou indiretamente contribuíram para minha formação, meus sinceros agradecimentos, vocês foram fundamentais para a conclusão desta etapa.

“O correr da vida embrulha tudo. A vida é assim: esquenta e esfria, aperta e daí afrouxa, sossega e depois desinquieta. O que ela quer da gente é coragem.” (Guimarães Rosa).

RESUMO

Mudanças climáticas como a seca, consistem em um dos fatores abióticos mais limitantes a produtividade das culturas, diante desse cenário a produção de alimento torna-se mais desafiadora. O tomate miniatura Micro-Tom (MT) é um modelo ideal para explorar os possíveis mecanismos bioquímicos para tolerância ao estresse. Este trabalho teve como objetivo compreender como as mutações hormonais dos tomateiros sob déficit hídrico manifestam tolerância a seca, bem como, validar os efeitos do Selênio (Se) e Silício (Si) sob deficiência hídrica: no crescimento, compostos osmoprotetores, sistema antioxidante e produtividade. A pesquisa foi realizada em dois experimentos conduzidos em delineamento inteiramente casualizados com 16 repetições. O experimento I foi disposto em esquema fatorial 4×4 , sendo quatro mutantes hormonais de tomateiro [Micro-Tom (MT) sem alterações hormonais, *Notabilis* (*Not*) deficiente em ácido abscísico (ABA), *Never-ripe* (*Nr*) baixa sensibilidade ao etileno, *Epinastic* (*Epi*) alta produção de etileno] e quatro condições hídricas (20%, 40%, 60% e 80% da capacidade de campo no solo - CAD). E o experimento II disposto em esquema fatorial 4×4 , sendo os quatro mutantes de tomateiro (MT, *Not*, *Nr* e *Epi*) e três formas de aplicação de elementos benéficos (Se, Si, Se+Si e controle). Todos os genótipos apresentaram maiores concentrações açúcares totais e sacarose para o tratamento 20% da CAD. A maior produtividade foi para 80% CAD para os genótipos MT, *Not* e *Nr* e para 60% da CAD para *Epi*. A suplementação de Se+Si, foi o melhor tratamento tendo maior influência positiva, principalmente aumentando os pigmentos fotossintéticos, reduzindo o nível de H_2O_2 para *Not*, alta atividade para CAT, APX e uma alta produtividade. A deficiência de ABA é mais marcante nas respostas de crescimento e desenvolvimento que a baixa/alta síntese de etileno. O Se e Si tem um alto potencial relacionados à defesa, produção de enzimas antioxidantes e compostos osmoprotetores.

Palavras-Chave: tolerância à seca; hormônios; selênio; silício; produtividade.

ABSTRACT

Climate change, such as drought, is one of the most limiting abiotic factors to crop productivity; in this scenario, food production becomes more challenging. The Micro-Tom (MT) miniature tomato is an ideal model for exploring possible biochemical mechanisms for stress tolerance. This work aimed to understand how hormonal mutations in tomato plants under water deficit manifest drought tolerance, as well as to validate the effects of Selenium (Se) and Silicon (Si) under water deficit on growth, osmoprotective compound, antioxidant system and productivity. The research was carried out in two experiments conducted in a completely randomized design with 16 replications. Experiment I was arranged in a 4 × 4 factorial scheme, with four tomato hormonal mutants [Micro-Tom (MT) without hormonal changes, *Notabilis* (*Not*) deficient in abscisic acid (ABA), *Never-ripe* (*Nr*) low sensitivity to ethylene and *Epinastic* (*Epi*) high ethylene production] and four water conditions (20%, 40%, 60% and 80% of soil field capacity - SFC). And experiment II was arranged in a 4 × 4 factorial scheme, with four tomato mutants (MT, *Not*, *Nr* and *Epi*) and three forms of application of beneficial elements (Se, Si, Se+Si and control). All genotypes showed higher total sugar and sucrose concentrations for the 20% SFC treatment. The highest productivity was 80% SFC for the MT, *Not* and *Nr* genotypes and 60% SFC for *Epi*. Se+Si supplementation was the best treatment, having the greatest positive influence, mainly increasing photosynthetic pigments, reducing the level of H₂O₂ to *Not*, high activity for CAT, APX and high productivity. ABA deficiency is more marked in growth and development responses than low/high ethylene synthesis. Se and Si have a high potential related to defense, production of antioxidant enzymes and osmoprotective compounds.

Keywords: drought tolerance; hormones; selenium; silicon; productivity.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Vias de transdução de sinal responsivas ao estresse a seca, integradas para adaptar a alocação de recursos entre defesa, crescimento e reprodução. 19
- Figura 2** - Esquema sobre a sinalização hormonal para o Ácido abscísico na seca e os efeitos do ABA na planta. 22
- Figura 3** - Efeitos do déficit hídrico sobre os pigmentos fotossintéticos, clorofila a, clorofila b, clorofila total, feofitina a, feofitina total e carotenóides em folhas de genótipos de tomateiro. 56
- Figura 4** - Efeitos do déficit hídrico sobre açúcar total, aminoácidos, sacarose e aminoácidos em folhas de genótipos de tomateiro..... 57
- Figura 5** - Efeitos do déficit hídrico sobre prolina em folhas de genótipos de tomateiro. 58
- Figura 6** - Efeitos do déficit hídrico no metabolismo antioxidante, concentração de peróxido de hidrogênio, concentração de malondialdeído, atividade de superóxido dismutase, atividade de catalase, atividade de ascorbato peroxidase e concentração de proteína solúvel nas folhas de genótipos de tomateiro..... 59
- Figura 7** - Efeitos do déficit hídrico no crescimento nos genótipos de tomateiro biomassa seca, florescimento nos genótipos de tomateiro. 60
- Figura 8** - Efeitos do déficit hídrico na produtividade dos genótipos de tomateiro número de frutos, peso de frutos e produtividade. 61
- Figura 9** - Mapa indicando as correlações de Person ($p < 0,005$) entre os parâmetros fisiológicos e bioquímicos em resposta ao déficit hídrico em tomateiro.. 62
- Figura 10** - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si sobre os pigmentos fotossintéticos, clorofila a, clorofila b, clorofila total, feofitina a, feofitina total e carotenóides em folhas de genótipos de tomateiro. 89
- Figura 11** - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si sobre açúcar total, sacarose, aminoácidos em folhas de genótipos de tomateiro. 90
- Figura 12** - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si sobre prolina em folhas de genótipos de tomateiro..... 91

Figura 13 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si no metabolismo antioxidante.....	92
Figura 14 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si no crescimento nos genótipos de tomateiro.	93
Figura 15 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si no crescimento nos genótipos de tomateiro para números de frutos, peso (g) de frutos, produtividade, frutificação dos genótipos de tomateiro. Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si na produtividade dos genótipos de tomateiro produtividade.....	94

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Relação de mutantes hormonais introgrididos na cultivar de Micro-Tom utilizado nesse estudo.	48
Tabela 2 - Análise físico-química do solo.....	49
Tabela 3 - Análise de textura do solo.....	49
Tabela 4 - Boletim técnico 100. Recomendações de Adubação mineral para o Estado de São Paulo. Tomate estaqueado, com espaçamento de 1,0 x 0,8m... 50	
Tabela 5 - Relação de mutantes hormonais introgrididos na cultivar de Micro-Tom utilizado nesse estudo.	81
Tabela 6 - Análise físico-química do solo.....	82
Tabela 7 - Análise de textura do solo.....	82
Tabela 8 - Boletim técnico 100. Recomendações de Adubação mineral para o Estado de São Paulo. Tomate estaqueado, com espaçamento de 1,0 x 0,8m... 83	

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	REVISÃO DE LITERATURA	16
2.1	Papel da seca na regulação hormonal	16
2.2	Respostas da seca nas células guardas	19
2.3	Papel da seca na cutícula de folhas	22
2.4	Resposta da seca na fotossíntese	24
2.5	Respostas da seca na formação de EROs e metabolismo antioxidante	26
2.6	Respostas da seca na perda de produtividade agrícola	28
2.7	Conclusão: Perspectivas futuras na pesquisa	31
	REFERÊNCIAS	32
3	CAPÍTULO I. RESPOSTA ANTIOXIDANTE DE MUTANTES DE TOMATEIRO AO DÉFICIT HÍDRICO	44
3.1	INTRODUÇÃO	46
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	48
3.2.1	Materiais vegetais	48
3.2.2	Condições de crescimento e desenho experimental	48
3.2.3	Variáveis analisadas	50
3.2.3.1	Pigmentos fotossintéticos	50
3.2.3.2	Análise de enzimas antioxidantes e estresse oxidativo	50
3.2.3.3	Atividade de superóxido dismutase (SOD, EC: 1.15.1.1)	51
3.2.3.4	Atividade da catalase (CAT, EC: 1.11.1.6)	51
3.2.3.5	Atividade de peroxidase de ascorbato (APX, EC: 1.11.1.11)	52
3.2.3.6	Proteínas solúveis totais	52
3.2.3.7	Peróxido de hidrogênio	52
3.2.3.8	Peroxidação lipídica	53
3.2.3.9	Açúcar total e sacarose	53
3.2.3.10	Aminoácidos	54
3.2.3.11	Prolina	54
3.2.3.12	Produtividade	54
3.2.3.13	Determinação de biomassa	55
3.2.4	Análise estatística	55

3.3	RESULTADOS	55
3.4	DISCUSSÃO	62
4.5	CONCLUSÕES	67
	REFERÊNCIAS	67
4	CAPÍTULO II. RESPOSTA DE MUTANTES DE TOMATEIRO COM APLICAÇÃO FOLIAR DE SELÊNIO E SILÍCIO AO DÉFICIT HÍDRICO	77
4.1	INTRODUÇÃO	79
4.2	MATERIAL E MÉTODOS	80
4.2.1	Materiais vegetais	80
4.2.2	Condições de crescimento e desenho experimental	81
4.2.3	Variáveis analisadas	83
4.2.3.1	Pigmentos fotossintéticos	83
4.3.3.2	Análise de enzimas antioxidantes e estresse oxidativo.....	84
4.3.3.3	Atividade de superóxido dismutase (SOD, EC: 1.15.1.1)	84
4.3.3.4	Atividade da catalase (CAT, EC: 1.11.1.6).....	84
4.3.3.5	Atividade de peroxidase de ascorbato (APX, EC: 1.11.1.11)	85
4.3.3.6	Proteínas solúveis totais.....	85
4.3.3.7	Peróxido de hidrogênio	85
4.3.3.8	Peroxidação lipídica.....	86
4.3.3.9	Açúcar total e sacarose	86
4.3.3.10	Aminoácidos.....	87
4.3.3.11	Prolina	87
4.3.3.12	Produtividade	88
4.3.3.13	Determinação de biomassa.....	88
4.2.4	Análise estatística	88
4.3	RESULTADOS	88
4.4	DISCUSSÃO	95
4.5	CONCLUSÕES	99
	REFERÊNCIAS	100

1 INTRODUÇÃO

A segurança alimentar é uma questão global de crescente preocupação (Gu *et al.*, 2019). Isso é motivado pelo aumento projetado de 2,3 bilhões da população mundial em 2050, uma tarefa que se torna mais desafiadora pelas mudanças climáticas que influenciam o regime de distribuição das chuvas, expansão das áreas áridas e consequentemente a produção mundial de alimentos (FAO, 2018; Trinka *et al.*, 2015).

Os episódios de seca estão se tornando mais frequentes e graves, e desafiará cada vez mais o crescimento e a produtividade das plantas. Na década passada, a seca foi responsável por $\pm$ 30 bilhões de dólares em perdas globais (Gupta; Rico-Medina; Caño-Delgado, 2020). O déficit hídrico é o fator ambiental que mais limita a produtividade das culturas (Basu; Rabara, 2017).

Desse modo, existe um grande interesse na produção de culturas tolerantes a seca e com alto rendimento para atender a demanda crescente da população por alimentos. A cultivar de tomate miniatura Micro-Tom (MT) tem se tornado uma planta modelo, adequada em estudos experimentais para entender os efeitos isolados e/ou combinados de estresses abióticos/bióticos na tolerância e produtividade das plantas (Carvalho *et al.*, 2011).

Estudos realizados em resposta ao déficit hídrico, mostram que o aumento da severidade da seca, ocasiona a reduções na assimilação de CO₂ e na condutância estomática (Drake *et al.*, 2017; Santos *et al.*, 2018), reduções em processos fotoquímicos (Bhusal *et al.*, 2020) e diminuição dos teores de pigmentos fotossintéticos (Bayramov; Guliyev 2014), resultando em impactos negativos na fotossíntese. Além disso, a seca desequilibra a síntese e a degradação de espécies reativas, levando a um aumento repentino nos níveis intracelulares e peroxidação lipídica (Halliwell; Gutteridge, 2015).

Por meio de características adaptativas a biossíntese de metabólitos responsivos à seca, como: prolina, glicina, betaína, trealose e manitol, regulam o equilíbrio osmótico e minimizando o estresse oxidativo (Choudhury *et al.*, 2017)

Os hormônios ácidos abscísico e etileno são muito estudados por regularem o crescimento, o desenvolvimento e principalmente as respostas ao estresse das plantas (Chen *et al.*, 2020; Binder 2020). Assim, suas concentrações mudam

constantemente o que leva a alterações nas vias metabólicas, pois são considerados fatores iniciais para a expressão de genes de resistência (CHANDLER, 2018).

Estudos recentes mostraram que a aplicação de selênio (Se) em baixas concentrações pode aumentar a tolerância de plantas expostas a vários estresses abióticos (Reis *et al.*, 2017; Reis *et al.*, 2018; Andrade *et al.*, 2018; Ravello *et al.*, 2022). Além deste elemento, nas últimas décadas, o silício (Si) também ganhou atenção considerável, pois demonstrou melhoria do crescimento, de parâmetros morfológicos, processos fotossintéticos, qualidade e produtividade da cultura sob condições de estresses bióticos e abióticos (Coskun *et al.*, 2019; Mir *et al.*, 2020).

Mediante o exposto, o aumento da população e as mudanças climáticas é um desafio para promover e manter uma agricultura eficiente, com alto rendimento e qualidade. Evidenciando-se assim, a importância na compreensão dos mecanismos subjacentes às respostas das plantas frente as condições adversas.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Papel da seca na regulação hormonal

Os hormônios vegetais são compostos biomoleculares necessários em pequenas quantidades (Fahad *et al.*, 2015), para regular o crescimento e desenvolvimento, a relação fonte e dreno e a alocação de nutrientes para diferentes órgãos com base na necessidade de adaptar a planta ao ambiente (Wani *et al.*, 2014). Eles incluem giberelina (GA), auxina (AUX), citocinina (CK), ácido abscísico (ABA), etileno (ET), ácido salicílico (SA) e ácido jasmônico (JAs).

Essas moléculas orgânicas estão envolvidas em diferentes atividades de regulação do estresse direta ou indiretamente, formando complexas cascatas de sinalização desde a percepção de estímulos até a expressão de genes responsivos ao estresse que culminam na tolerância (Azevedo; Kumar, 2012; Rachappanavar *et al.*, 2022).

As vias de sinalização dos fitohormônios são conhecidas por interagir entre si em diversas situações. Os hormônios vegetais não agem solitariamente, a maioria das respostas de hormônios vegetais a sinais de estresse são acompanhadas por interações antagônicas e/ou sinérgicas (Altaf *et al.*, 2023).

O nível ou concentração endógena de qualquer hormônio vegetal em uma célula direciona a ação fenotípica que auxilia na sobrevivência sob estresse (Altaf *et al.*, 2023), permitindo que as plantas mantenham a plasticidade mesmo sob condições de estresse (Xu *et al.*, 2016; Khan *et al.*, 2020). As plantas, avaliam constantemente se os sinais ambientais são favoráveis ao crescimento/desenvolvimento ou não, e redirecionam seus recursos para o crescimento ou para a defesa contra o estresse (Dubois; Broeck; Inzé, 2018).

O hormônio Etileno (ET), é amplamente reconhecido nas respostas de defesa a patógenos, entretanto estudos recentes em destacam seu papel na regulação sob estresse abiótico (Dubois; Broeck; Inzé, 2018). A biomolécula de etileno é sintetizada por todos os organismos da árvore da vida, várias vias bioquímicas de biossíntese de etileno foram descritas para bactérias, por exemplo, *Pseudomonas syringae* (NAGAHAMA *et al.*, 1991; Weingart; Völksch, 1997) e para fungos, por exemplo, *Penicillium digitatum*, *Fusarium oxysporum* (Young; Pratt; Biale, 1951; Hottiger; Boller, 1991).

As plantas podem sintetizar ET em quase todos os órgãos. A biossíntese de ET envolve a conversão do aminoácido metionina em S-adenosilmetionina (SAM) pela enzima S-adenosilmetionina sintetase com gasto de energia (Houben; Van de Poel, 2019; Pattyn; Vaughan-Hirsch; Van De Poel, 2021).

O SAM é usado como substrato pela enzima 1-aminociclopropano-1-carboxilase sintase (ACS) para a síntese do aminoácido não proteico ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) e 5-desoxi -5'metiltioadenosina (MTA). ACC na presença de ACC oxidase (ACO) ocorre clivagem oxidativa para sintetizar ET, CO₂, e cianeto, enquanto o MTA é readenilado e hidrolisado para gerar metionina por meio do ciclo Yang, permitindo altas taxas de síntese de ET sem diminuir o pool endógeno de metionina nas plantas (Adams; Yang, 1979; Houben; Van Poel, 2019).

Em condições normais, as plantas sintetizam níveis muito baixos de ET, no entanto, estágios de desenvolvimento (senescência, amadurecimento) pode haver aumento substancial na produção de ET. Durante vários eventos de estresse (calor, sombra, exposição a metais pesados e alto teor de sal, baixa disponibilidade de nutrientes e deficiência de água) (Ghosh *et al.*, 2013, Xu *et al.*, 2014; Hao *et al.*, 2018; Gill *et al.*, 2023). O ET também é um regulador chave das respostas abióticas ao estresse e é acumulado em diferentes níveis em resposta a estímulos ambientais (Sharma *et al.*, 2022).

A regulação a resposta a seca é realizada a partir da ativação de vários genes dependentes e independentes relacionados à reação de adversidade por meio da resposta ao ABA e ET (Chandler, 2018; Liu *et al.*, 2021). O ponto onde as cascatas de transdução de sinal mediadas por diferentes fitohormônios se cruzam é referido como crosstalk (Basu; Rabara, 2017).

ABA e ET regulam dinamicamente o evento fisiológico de fechamento estomático. É relatado que o fechamento dos estômatos nas folhas, estimulado pelo ABA, é dificultado pelo aumento do nível de ET (Tanaka *et al.*, 2006). No entanto, os possíveis efeitos dos movimentos estomáticos mediados por ET na tolerância à seca requerem mais investigação (Kazan, 2015).

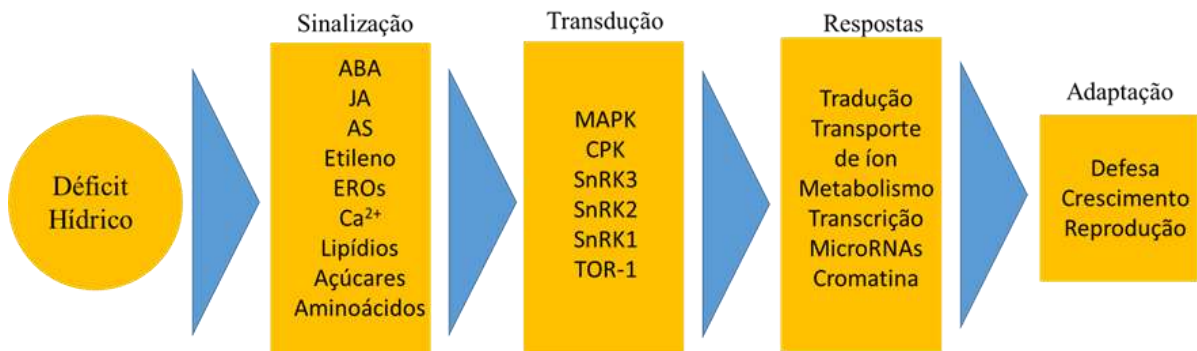
O ácido abscísico (ABA) é um fitohormônio proeminente na sinalização de estresse e a maioria das vias de sinalização de estresse são divididas em dependentes e independentes de ABA (Shinozaki; Yamaguchi-Shinozaki, 2007). O ABA é um dos principais mensageiros que tem ganhado mais atenção no que diz respeito à adaptação e tolerância ao estresse abiótico (O'brien; Benková, 2013).

Durante o déficit hídrico, o ABA regula as respostas das plantas reduz a transpiração, fotossíntese, reprograma o metabolismo para acumular osmólitos (Munemasa *et al.*, 2015), bem como, inibe o crescimento promovendo a dormência, senescência e abscisão foliar, através de uma rede de sinalização específica composta por receptores, fosfatases e cinases que medeiam as respostas desse hormônio (Rehman *et al.*, 2021; Ali *et al.*, 2022).

A síntese desse hormônio ocorre em diferentes órgãos vegetais, no entanto, a produção é mais eficiente no mesófilo das folhas. Sob condições de seca, o ABA é sintetizado principalmente nas raízes e transportado para as folhas através do xilema para mediar o fechamento estomático (Kazan, 2015).

Aplicações exógenas de hormônios vegetais são uma estratégia usada como método para melhorar a produtividade das culturas e a eficiência do uso da água em condições de seca (Hussain *et al.*, 2018).

Figura 1 - Vias de transdução de sinal responsivas ao estresse a seca, integradas para adaptar a alocação de recursos entre defesa, crescimento e reprodução.



Fonte: Elaborado pelo autor (2023).

Legenda: ABA (ácido abscísico); EROs (espécies reativas de oxigênio); JA (ácido jasmônico); SA (ácido salicílico); Ca²⁺ (Cálcio); MAPK (proteína quinase ativada por mitogênio); CPK (proteína quinases dependentes de Ca²⁺); SnRK (proteína quinase não fermentativa relacionada com sacarose); TOR-1 (alvo da rapamicina).

2.2 Respostas da seca nas células guardas

Na epiderme abaxial das folhas, estão presentes os estômatos. São pequenos poros circundados por um par de células-guarda (CGs), tendo como principal função controlar as trocas gasosas entre as folhas e a atmosfera, como a absorção de dióxido de carbono (CO₂) para a fotossíntese e a liberação de vapor d'água durante a transpiração (saito; Uozumi, 2019). Cada par de CGs controla a abertura ou fechamento do poro estomático, delimitada por mudanças de volume impulsionadas pelo turgor (Murata; Mori; Munemasa, 2015; Lawson; Matthews, 2020).

A atividade desempenhada pelos estômatos nas respostas das plantas ao estresse hídrico atraiu muita atenção na última década (Li-Li *et al.*, 2022). Pois quando as plantas sentem a seca ou a salinidade, o fechamento estomático é a primeira resposta para evitar a perda de água, no entanto o fechamento dos estômatos é um dos principais limitantes para fotossíntese, já que reduz o CO₂ influxo e disponibiliza mais elétrons para a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) (farooq *et al.*, 2009).

O ABA é o hormônio mais crítico na regulação da abertura estomática sob estresse hídrico (Merilo *et al.*, 2015; Qi; Torii, 2018). As concentrações de ABA podem aumentar até 30 vezes em condições de déficit hídrico em comparação com os níveis

normais, incluindo o transporte das raízes para os brotos através da seiva do xilema (Outlaw; William, 2003). Como consequência ocorre a alcalinização do favorece para a liberação de ABA do mesofilo células no fluxo apoplástico, o que pode sustentar/ou amplificar a sinalização ABA transmitida pelo xilema durante a seca (Wilkinson *et al.*, 1995).

Como um sinal de longa distância regula toda a planta sob estresse hídrico, o ABA também tem um efeito de longo prazo nos padrões de expressão gênica para regular o desenvolvimento da planta (Hsu *et al.*, 2021; Liu *et al.*, 2021), melhorando assim a adaptação das plantas à seca. No entanto, esses benefícios das funções de ABA sob estresse hídrico são de curto prazo, pois se transformarão em efeitos negativos no crescimento da planta sob estresse hídrico de longo prazo, por exemplo prejudicando a fotossíntese e, finalmente, reduzindo o crescimento ou a produtividade, acelerando para a fase de senescência (Agurla *et al.*, 2018).

Em relação a detecção dos sinais do estresse hídrico, moléculas de sinalização, como mensageiros secundários, são transmitidas intracelularmente. Tais sinais ativam a via de sinalização ABA, que aumenta a tolerância à seca (Yang *et al.*, 2020; Zhou *et al.*, 2019).

As enzimas de biossíntese de ABA (por exemplo, NCED3, ABA2 e AAO3) são preferencialmente localizadas em feixes vasculares nas folhas, o que sugere que o ABA é transportado ativamente do tecido vascular para os locais de ação (Seo *et al.*, 2011). As células guardas apresentam proteínas receptoras para ABA: Resistência à Pirabactina (PYR), Pyr-Like (PYL) e Componentes Regulatórios do Receptor de ABA (RCAR), que controlam a atividade de uma subfamília de três proteínas quinases relacionadas ao SNF1 (SnRK2 quinases) em resposta ao estresse ambiental (Munemasa, 2015).

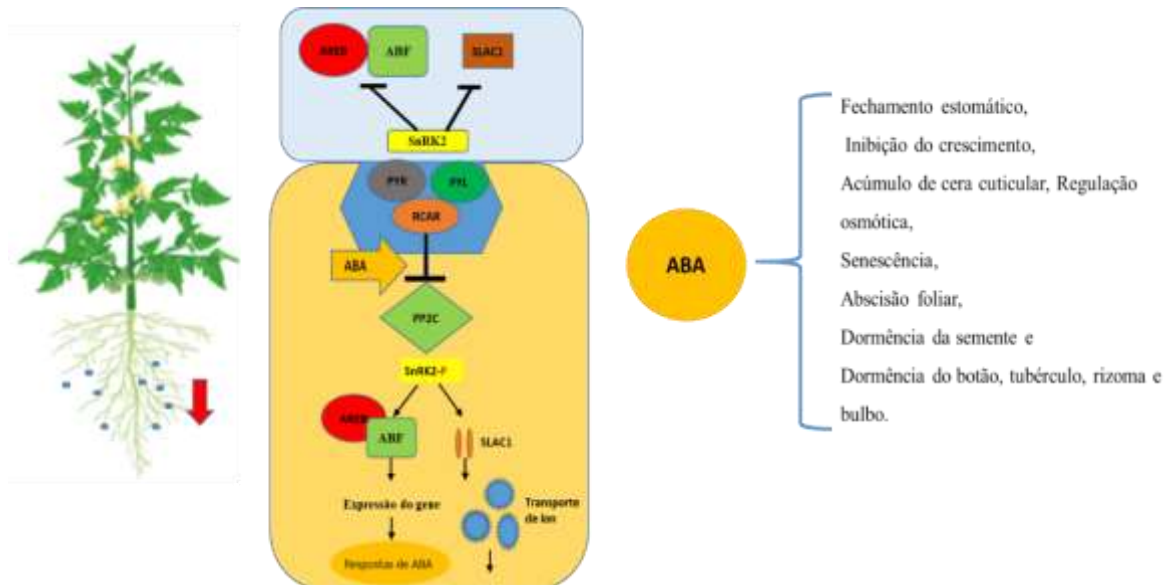
Em resposta ao déficit hídrico, os níveis de ABA podem aumentar atingindo níveis micromoleculares. Estes direcionam a formação de um complexo ligante receptor que inibe subsequentemente atividade das proteínas fosfatases do clado A da família PP2Cs, que incluiu *ABI1*, *ABI2*, *HAB1*, *HAB2*, *PP2CA* e *AHG1*, que são reguladores negativos da sinalização ABA (PARK *et al.*, 2009). A inibição do PP2Cs ativa as proteínas quinases não fermentativa-1 (*SNF1*) relacionadas à sacarose, que provocam fechamento estomático por fosforilação e ativação de canais aniônicos do tipo S para desencadear fluxo aniônico e fechamento estomático (Brandt *et al.*, 2012).

Estresses abióticos regulam positivamente a atividade da enzima RBOH/ NADPH oxidase, pois a condição de estresse catalisa o transporte de elétrons do NADPH citoplasmático para O_2 para produzir O_2 que pode ser posteriormente dismutado em H_2O_2 pela atividade de SOD (Steinhorst; Kudla, 2013). As EROs demonstram funcionar como segundos mensageiros desencadeando uma cascata de sinalização complexa para induzir o fechamento estomático (Sierla *et al.*, 2016).

No entanto vários fitohormônios entre eles: (AUX), (CKS), (ET), (BR), (JAs) e (SA) (Murata; Mori; Munemasa, 2015), foram identificados como envolvidos na regulação estomática em condições de estresse. Estudos mostraram que o IAA tem um efeito positivo na abertura dos estômatos, embora altas concentrações de IAA exógeno inibam a abertura dos estômatos (Lohse; Hedrich, 1992). E altas concentrações de CKs na seiva do xilema podem diminuir a sensibilidade dos estômatos ao ABA do xilema e aumentar a abertura estomática (Wilkinson *Et Al.*, 1995).

Em um estresse hídrico de curto prazo, as plantas podem aumentar sua eficiência de uso de água (EUA), reduzindo a abertura estomática e, portanto, sua taxa de transpiração, minimizando assim a perda potencial de rendimento sob déficit hídrico (Martin-Stpaul *et al.*, 2017). No entanto, em algumas espécies de culturas, um rendimento relativamente baixo é geralmente correlacionado com uma diminuição na fotossíntese como consequência do fechamento estomático causado por estresse hídrico severo ou de longo prazo (Mafakheri *et al.*, 2010).

Figura 2 - Esquema sobre a sinalização hormonal para o Ácido abscísico na seca e os efeitos do ABA na planta.



Fonte: Elaborado pelo autor (2023).

Legenda: Em resposta a estresses ambientais, como a seca, o ABA se acumula rapidamente e se liga aos receptores da família de proteínas PYR1 / PYL / RCAR. O complexo do receptor ABA-PYL subsequentemente inibe a família PP2C. A inibição de PP2C libera sacarose não fermentadora-1 (SNF1) relacionada à proteína quinase-2 s (SnRK2s), fosforila efetores para iniciar respostas protetoras, como fechamento estomático.

2.3 Papel da seca na cutícula de folhas

A transição das plantas do habitat aquático para o habitat terrestre ocorreu a 450 milhões anos atrás e vem com uma série de fatores estressores que são específicos e/ou particularmente severos em terra. Os desafios abióticos em terra têm uma dinâmica dupla: rapidez e severidade (Poel; Vries, 2023).

Os desafios abióticos incluem mudanças rápidas e drásticas de temperatura, alta irradiância, disponibilidade de água (Poel; Vries, 2023). Para responder a desafios abióticos, as plantas terrestres tiveram que desenvolver um amplo repertório na sua fisiologia e morfologia para garantir a sua sobrevivência e uma colonização bem-sucedida em um ambiente adverso (Kondo *et al.*, 2016).

Dessa maneira, evidências fósseis sugerem que o desenvolvimento do revestimento da cutícula foi uma das adaptações primárias que permitiram às plantas colonizar a terra (Niklas; Kutschera, 2010). Presente em todos os embriófitos (Budke; Goffinet; Jones, 2012), este revestimento serve como uma barreira defensiva para

limitar a perda de água (Beisson; Li-Beisson; Pollard, 2012; Yeats; Rose, 2013), prevenir a fusão de órgãos durante o desenvolvimento (Voisin *et al.*, 2009).

A cutícula fornece proteção às plantas contra radiações ultravioleta (UV) de alta intensidade, temperatura, danos mecânicos, químicos por vários fitopatógenos, evita a evaporação da água e a penetração de poluentes (Chen *et al.*, 2020). Ela é sintetizada nos estágios iniciais do desenvolvimento do embrião e é continuamente mantida durante o crescimento e desenvolvimento da planta (Li; Chang, 2021).

A cutícula é um de monômerosd e cutina (Pollard; Beisson; Ohlrogge, 2008), cutan, polissacarídeos, compostos fenólicos (derivados do ácido cinâmico, ferúlico e cafeico) (Fich; Segerson; Rose, 2016), terpenoides (Samuels; Kunst; Jetter, 2008) e ceras cuticulares (epicuticulares e intracuticulares) (Buschhaus; Jetter, 2011). Sendo a cutina e cera epicuticular (EW) os dois principais componentes da cutícula da folha.

A composição dos componentes da cutícula varia entre as espécies de plantas, partes morfológicas, estágios de desenvolvimento e condições ambientais. No entanto, a presença de dois componentes principais, ou seja, cutina e ceras, permanece constante (Fernández *et al.*, 2017; Sharma *et al.*, 2020).

Em resposta as condições adversas, as plantas exibem várias mudanças morfológicas e fisiológicas (Zingaretti *et al.*, 2013). Entre essas tem o aumento dos lipídios cuticulares das folhas ou alterações nas proporções de monômeros de cutina e ceras cuticulares, o que é frequentemente associado a uma resposta tolerância à deficiência hídrica (Kosma *et al.*, 2009; Seo *et al.*, 2011).

Em estudos com *Arabidopsis*, tabaco de árvore (*Nicotiana glauca*), algodão (*Gossypium hirsutum*) e gergelim (*Sesamum indicum*) sob condições de estresse hídrico produziram aproximadamente 100%, 100%, 70% e 30% maiores quantidades de cera cuticular, respectivamente, em comparação com as plantas cultivadas em condições normais (Kim; Park; Jenks, 2007; Kosma *et al.*, 2009). Tanto o genótipo quanto o ambiente são conhecidos por afetar a cerosidade da folha, mas sua associação com a perda de água da superfície da folha é muito complexa e precisa de mais investigação (Grünhofer *et al.*, 2022).

Foi relatado que a composição e acúmulo de cera, bem como os níveis de expressão de genes associados à cutícula, são significativamente induzidos por déficit hídrico e pelo teor de umidade do solo em diversas culturas, como café (*Coffea arabica*) e brócolis (*Brassica oleracea*) (Lee *et al.*, 2015; Mofatto *et al.*, 2016; xu *et al.*, 2016).

Estudos sobre manipulação genética indicam um número crescente de genes envolvidos na biossíntese da cutícula, dessa maneira, torna-se claro que tanto as ceras quanto a cutina são importantes para a manutenção do estado hídrico da planta (Li-Li *Et Al.*, 2022), funcionando como uma interface entre as partes aéreas das plantas e seu ambiente externo.

2.4 Resposta da seca na fotossíntese

O ambiente é altamente dinâmico. Com mudanças nas condições de crescimento, como temperatura, umidade, luz ou presença de patógenos/herbívoros em um período muito curto (Suzuki; Mittler, 2012).

As plantas, são organismos sésseis, apresentam alta plasticidade para sobreviver a episódios de estresse severo. Essa habilidade é retransmitida por vários mecanismos intercelulares e intracelulares, incluindo sinalização hormonal e vias retrógradadas organelas nucleares que permitem que as plantas percebam e respondam a estresses bióticos e abióticos (Taiz *et al.*, 2017).

As plantas cultivadas exigem solos bem drenados para o crescimento e desenvolvimento para obter o nível máximo de produtividade, caso a drenagem for deficiente mesmo por um período curto, isso pode afetar significativamente a produtividade (Fahad *et al.*, 2015).

O crescimento da planta é altamente sensível ao déficit hídrico, devido à inibição do alongamento celular. Plantas com estresse hídrico são mais baixas e com menor área foliar, o que reduz a quantidade de radiações fotossintéticas ativas absorvidas pelas folhas, a taxa de fotossíntese e, finalmente, a produtividade (Fahad *et al.*, 2015).

Os efeitos gerais do estresse hídrico dependem predominantemente da espécie, genótipo, idade e bem como sua duração e severidade do estresse (Taiz *et al.*, 2017). A seca prejudica significativamente o processo fotossintético, pois causa um desequilíbrio no metabolismo do carbono, sendo a principal fonte de carboidratos, levando ao fechamento parcial dos estômatos gerando uma menor disponibilidade de dióxido de carbono (Rizwan *et al.*, 2015).

O fechamento estomático não reduz apenas a perda de água, mas também limita a difusão de CO₂ nos espaços intercelulares das folhas, diminuindo a assimilação do carbono e resultando na interrupção da homeostase celular. Assim as

plantas devem ajustar constantemente a condutância estomática para permitir a entrada suficiente de CO₂ e evitar perda desnecessária de água durante o estresse (Taiz *et al.*, 2017).

Em condições de déficit hídrico, os estômatos podem reduzir as taxas fotossintéticas em 50% (Lawson; Matthews, 2020). Portanto, um delicado equilíbrio entre abertura e fechamento dos estômatos de acordo com a condição ambiental circundante é fundamental para o crescimento da planta e aclimação ao estresse (Lawson; Matthews, 2020).

Em relação aos pigmentos fotossintéticos, o conteúdo de clorofila reflete diretamente sua capacidade fotossintética (Filimon; Rotaru; FILIMON, 2016), os carotenóides desempenham um papel na mitigação dos danos causados por espécies reativas de oxigênio pelo estresse hídrico (Wang *et al.*, 2020). Estudos mostram que a regulação negativa do teor de clorofila causada pelo déficit hídrico é principalmente devido ao acúmulo de uma grande quantidade de H₂O₂ nas folhas, o que leva a sérios danos à membrana celular e aumenta a permeabilidade da membrana celular, que por sua vez leva à inibição da síntese de clorofila vegetal (Filimon; Rotaru; Filimon, 2016).

No processo fotossintético, o oxigênio gerado nos cloroplastos se associa aos elétrons e, ao passar pelos fotossistemas, resulta na formação de radicais superóxidos. Portanto, a clorofila triplet e a cadeia de transportadora de elétrons no cloroplasto são as principais fontes de produção de EROS na forma de oxigênio singlete (¹O₂), peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e superóxido (O₂⁻) como subproduto da fotossíntese (Suzuki *et al.*, 2012). Normalmente, o fluxo de elétrons é direcionado dos fotossistemas excitados para o NADP⁺ que é reduzido a NADPH que entra no ciclo de Calvin-Benson para reduzir o aceptor final de elétrons, CO₂.

O déficit hídrico limita fechamento estomático e a disponibilidade de CO₂ para ribulose-1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCo) (Haworth *et al.*, 2018) diminuindo a taxa fotossintética líquida (Zandalinas *et al.*, 2018; Killi; Raschi; Bussotti, 2020) e devido ao fechamento estomático e, assim, aumenta a produção de EROs como O₂⁻ e ¹O₂ em cloroplastos (Kleine; Leister, 2016; Mignolet-Spruyt *et al.*, 2016).

A produção de EROs durante o estresse também pode equilibrar a distribuição de energia entre PSII e PSI e afetar a estequiometria do fotossistema (Pesaresi; Hertle; Pribil, 2009). A produção de ¹O₂ em cloroplastos também pode causar

reprogramação da expressão gênica nuclear levando à clorose e morte celular programada (Kleine; Leister, 2016).

2.5 Respostas da seca na formação de EROs e metabolismo antioxidante

A evolução das plantas, ocorreu na presença de espécies reativas de oxigênio (EROs), que apareceram na Terra junto com as primeiras moléculas de oxigênio atmosférico cerca de 2,2–2,7 bilhões de anos atrás (Mittler *et al.*, 2011).

O termo EROs descreve um grupo de moléculas derivadas do oxigênio molecular (O_2). Enquanto o O_2 geralmente não é reativo em relação à maioria dos componentes celulares, as EROs são formas parcialmente reduzidas ou excitadas de oxigênio atmosférico e são continuamente produzidas em diferentes organelas como um subproduto do metabolismo aeróbico (Foyer; Noctor, 2013) e podem causar a oxidação de lipídios, proteínas, DNA, RNA e muitas outras moléculas (Halliwell; Gutteridge, 2015).

As principais formas de EROs nas células, variam muito em suas propriedades e reatividade química, nos cloroplastos é produzido principalmente oxigênio singlete (1O_2), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e superóxido (O_2^-) como subproduto da fotossíntese (Sharma *et al.*, 2012), nas mitocôndrias produz principalmente O_2^- e H_2O_2 como um subproduto da respiração, em peroxissomos produz principalmente H_2O_2 como subproduto da fotorrespiração (Suzuki *et al.*, 2012; Sandalio *et al.*, 2013) e no apoplasto produz principalmente O_2^- e subsequentemente H_2O_2 (Vaahterä *et al.*, 2014).

Em resposta ao dano oxidativo dessas moléculas, as plantas desenvolveram um sistema de defesa antioxidante bem integrado para regular os níveis das EROs no organismo, apresentando dois mecanismos: enzimático e o não enzimático, os quais são conhecidos como sistemas antioxidantes canônicos, uma vez que atuam especificamente em um tipo de EROs e moléculas individuais (Barbosa *et al.*, 2014).

O mecanismo enzimático inclui enzimas antioxidantes como superóxido dismutase (SOD); ascorbato peroxidase (APX); catalase (CAT); peroxidase (POD); glutathione redutase (GR); glutathione peroxidase (GPX); glutathione-S-transferase (GST). O não enzimático inclui ácido ascórbico (ASA); glutathione (GSH); tocoferóis, β -caroteno, compostos fenólicos e aminoácidos não proteicos, que estão presentes na grande maioria dos compartimentos subcelulares (Barbosa *et al.*, 2014).

A seca desequilibra a síntese e a degradação de EROs, levando a um aumento repentino nos níveis intracelulares de EROs, e a estrutura da membrana é destruída e o vazamento relativo de eletrólito aumenta (peroxidação lipídica) ocorrendo um acúmulo de malondialdeído (Choudhury *et al.*, 2017). O estresse a seca limita a fixação de CO₂ reduzindo a regeneração de NADP⁺ através do ciclo de Calvin, provocando assim uma redução excessiva da cadeia fotossintética de transporte de elétrons (Carvalho, 2008).

Durante a fotossíntese o PSI transfere elétrons para O₂, produzindo assim O₂⁻ (reação de Mehler), que pode ser convertido em H₂O₂ pela enzima superóxido dismutase (SOD) (Asada, 1999). A conversão de ácido glicólico em ácido glioxílico durante a fotorrespiração também produz H₂O₂ (Fahnenstich *et al.*, 2008). A estrutura da membrana é destruída e o vazamento relativo de eletrólito aumenta (peroxidação lipídica) ocorrendo um acúmulo de malondialdeído, causando danos celulares (Choudhury *et al.*, 2017).

Uma das estratégias para superar os efeitos adversos da seca, é o ajuste osmótico, as plantas diminuem o potencial osmótico nas células, absorvendo grandes quantidades de solutos osmoticamente ativos (prolina, açúcar solúvel e proteína solúvel), promovendo a manutenção do turgor celular (Choudhury *et al.*, 2017) de modo a manter as funções celulares normais (Xu *et al.*, 2022).

Outras respostas do metabolismo das plantas para enfrentarem o estresse hídrico é o aumento do teor de açúcar solúvel é resultado principalmente pela aceleração da hidrólise do amido e pela diminuição da utilização do açúcar, o aumento do teor de proteína solúvel e o aumento da quantidade de prolina, que é um importante soluto compatível eliminador de EROs (Liu *et al.*, 2021).

A geração de EROs de nível basal em condições favoráveis é incapaz de causar danos nos níveis celulares, pois o excesso é eliminado por várias moléculas antioxidantes (Das; Roychoudhury, 2014), porém, em situações de intensificação do estresse, a capacidade de eliminação de EROs altamente reativos e tóxicos é excedida pela sua biossíntese que, por sua vez, podem reagir nas estruturas celulares e causar danos oxidativos, às membranas (peroxidação lipídica), pigmentos fotossintéticos, desnaturação de proteínas e ácidos nucleicos, levando a morte celular (Choudhury *et al.*, 2017).

As EROs apresentam diferentes graus de reatividade em relação aos compartimentos celulares (Mignolet-Spruyt *et al.*, 2016). Portanto, um aumento nas

atividades das enzimas antioxidantes é geralmente considerado como um mecanismo importante para induzir a tolerância das plantas ao estresse oxidativo (He; Zhang; Liu, 2018).

As EROs, são consideradas subprodutos tóxicos do metabolismo aeróbio e que devem ser desintoxicadas para a manutenção da homeostase redox. Entretanto, abordagens genéticas e bioquímicas demonstraram que as enzimas específicas que produzem EROs, estão sob controle preciso de hormônios ou pelo desenvolvimento vegetal para iniciar ou propagar vias de sinalização (Martinez *et al.*, 2018). Nesse aspecto é razoável acreditar que vários processos de desenvolvimento e fisiológicos estão intimamente ligados a EROs, pois a vida na Terra se desenvolveu com a influência de EROs há pelo menos 3,8 a 3,6 bilhões de anos (Inupakutika *et al.*, 2016).

Os mecanismos de sinalização das EROs indicam que as plantas desenvolveram a capacidade de atingir um alto grau de controle sobre a toxicidade de EROs. A quantidade de EROs nas células, portanto, precisa ser mantida acima de um nível citostático baixo, porém abaixo de um nível citotóxico alto (Mittler; Blumwald, 2015).

A regulação dos níveis das EROs permite que elas funcionem com segurança como moléculas de transdução de sinal que medeiam muitos processos nas células. Entre esses destaca-se as respostas estomáticas, ativação de respostas de aclimação ao estresse abiótico, ativação de respostas de defesa contra patógenos, ativação de diferentes programas de desenvolvimento e coordenação de respostas sistêmicas da planta a diferentes estímulos ambientais (Mittler; Blumwald, 2015; Schmidt; Schippers, 2015).

2.6 Respostas da seca na perda de produtividade agrícola

Existe uma grande preocupação, para atender à crescente demanda por alimentos e alcançar uma agricultura sustentável (Gu *et al.*, 2019). Isso é motivado pelo aumento projetado de 2,3 bilhões para a população mundial em 2050, uma tarefa que se torna mais desafiadora pelas mudanças climáticas que influenciam o regime de distribuição das chuvas, expansão das áreas áridas, o risco de incêndios, surtos de pragas e patógenos que destroem a vegetação indiretamente (Nolan; Chen; Yin, 2019; Wang *et al.*, 2022). Essa problemática poderá afetar profundamente os

principais processos ecológicos nos agroecossistemas, e consequentemente a produção mundial de alimentos (FAO, 2018; Trinka; Hlavinka; Semenov, 2015).

Embora dinâmicas no espaço-tempo atribuídas às mudanças climáticas sejam difíceis de prever e variam dependendo da região (Olesen *et al.*, 2011) concorda-se que os efeitos gerais serão geralmente negativos para a agricultura (Ortiz-Bobea, *et al.*, 2021). A seca é um dos fatores ambientais que mais prejudicam a produtividade agrícola em todo o mundo, causando uma queda entre 50% e 70% na produtividade das lavouras.

As regiões do mundo mais afetadas pela seca incluem Ásia do Sul e Central, América do Sul, Europa Central e sudeste dos Estados Unidos (Carrão; Naumann; Barbosa, 2016). Eventos de seca também podem estar associados a fenômenos de variabilidade climática como o El Niño-Oscilação Sul (ENOS), gerando períodos de seca mais frequentes e intensos (Zambrano-Mera; Vera; Pérez-Martín, 2018; OÑATE–Valdivieso; Uchuari; Oñate-Paladines, 2020), como por exemplo as secas repentinas com déficit de umidade do solo na Índia afetaram seriamente 10% a 15% da área de plantio de arroz e milho nas estações das monções (Mahto; Mishra, 2020).

Desta forma, nos últimos anos, muitos eventos de seca severa ocorreram pelo mundo, em 2011, uma seca de longa duração provocou fome, migração em massa e perda de vidas na Etiópia (Viste; Korecha; Sorteberg, 2013), a seca repentina no centro dos Estados Unidos em 2012 reduziu o rendimento das culturas em 26% (Hoerling *et al.*, 2014), em 2010 várias regiões da China foram impactadas com a seca, mais de 4 milhões de hectares de terras agrícolas foram afetadas e um quarto delas não produziram colheita, dificultando a produção de alimentos em grande escala (Lü *et al.*, 2012).

As restrições climáticas podem ocorrer de forma independente ou em conjunto (como com o calor e a aridez) e, em ambos os casos, reduzem o nível de produtividade (Bailey-Serres *et al.*, 2019). Assim em muitos países da Europa Central e do Norte em 2018, passou por uma extensa onda de calor e seca (Climate, 2018). O que faz 2018 se destacar em comparação com as ondas de calor e secas anteriores do século XXI (especificamente em 2003 e 2015) é a sua longa duração, o que levou a perdas agrícolas (Thompson *et al.*, 2020).

O fenômeno mais amplo da seca é considerado um dos perigos naturais mais prejudiciais em termos de custo econômico (Wilhite, 2007) e, regionalmente, em termos de problemas sociais, como fome, migração em massa e perda de vidas (Lonn,

2015), portanto compreender como as plantas percebem e respondem às sugestões ambientais é, portanto, importante para uma agricultura sustentável (Burrell; Evans; Kauwe, 2020).

A resposta dos ecossistemas às secas é altamente complexa. Por exemplo, as diferenças de clima, tipos de vegetação e intervenções humanas podem levar a diferentes mecanismos de resposta ao déficit hídrico (Xu *et al.*, 2022).

Durante o período da seca, quando a radiação ou o aumento da temperatura acima de um limite, pode prejudicar o crescimento da vegetação (Taiz *et al.*, 2017) e com o aumento de um grau Celsius na temperatura média da superfície da Terra irá gerar uma queda de 6% na produtividade em uma das principais culturas como trigo e milho (Lobell; Gourdj, 2012).

O déficit hídrico altera o metabolismo causando danos às funções celulares que acabam afetando o crescimento e desenvolvimento, pois causa uma redução na abertura estomática da folha para evitar a dissipação da água (Nguyen *et al.*, 2022), consequentemente ocorre uma absorção insuficiente de água para o crescimento das plantas, resultando numa taxa de crescimento lento, afetando assim a produtividade e a qualidade das plantas (Xu *et al.*, 2022).

A seca no estágio vegetativo induz a germinação precoce, altura da planta, comprimento relativo da raiz, diâmetro da raiz, biomassa total de folhas e raízes, número de folhas/plantas, número de ramos/planta, senescência foliar, redução da fotossíntese, restrição da expansão foliar e perfilhamento, crescimento atrofiado das plantas e, eventualmente, redução da produção de grãos (Bunnag; Pongthai, 2013). Por exemplo, sob estresse hídrico, as perdas de rendimento de milho, trigo, arroz, soja e girassol podem atingir 63%–87%, 57%, 53%–92%, 46%–71% e 60%, respectivamente (Fahad *et al.*, 2015).

A água é essencial para a germinação das sementes; no entanto, o estresse hídrico inibe a embebição das sementes e, consequentemente, dificulta a germinação e nos estágios iniciais do desenvolvimento da cultura, ela se manifesta através da germinação reduzida das sementes, resultando em um estabelecimento deficiente do estande ou acaba por inibir a embebição das sementes.

A seca é um dos eventos naturais mais impactantes para a agricultura, ela se desenvolve lentamente, deixando efeitos duradouros mesmo após sua interrupção (You *et al.*, 2022). Além disso, os danos causados pelo estresse hídrico às plantas

podem diferir em cada espécie e cultivar, mesmo em cada estágio de crescimento e desenvolvimento e processos fisiológicos de uma espécie.

As plantas podem frequentemente suportar condições limitadas de água, mas ao custo de perda substancial de biomassa total e produtividade, dificultando a manutenção de um sistema agrícola sustentável em todo o mundo. Para garantir a produção vegetal, acredita-se que o manejo razoável do cultivo e o melhoramento genético são vitais para a resposta a estresses abióticos, que exigem a decodificação dos mecanismos subjacentes à resposta à seca (Li-Li *et al.*, 2022).

2.7 Conclusão: Perspectivas futuras na pesquisa

Sendo uma característica multigênica, elucidar a base molecular de resposta a tolerância a seca exige um esforço contínuo. A capacidade das plantas para tolerar à seca é necessária para se obter safras com maior eficiência no uso da água e manter a sustentabilidade ambiental, principalmente considerando a elevada severidade da seca causada pelas mudanças climáticas e a incerteza sobre o abastecimento futuro de água para agricultura.

Observações críticas de vários trabalhos de pesquisa as respostas das plantas a seca surgiram que os hormônios vegetais podem ser o fator inicial para a expressão de genes de resistência, pois condições adversas alteram o equilíbrio dos hormônios, e levam a alterações nas vias metabólicas, resultando na ativação e expressão de genes de resistência.

A pesquisa atual propõe avanços na elucidação dos receptores das proteínas que são excelentes alvos para manipular a sensibilidade ao ABA e otimizar o uso da água e a edição de genes envolvidos na biossíntese ou sinalização de hormônios vegetais, também é utilizada a edição de genes mediada por CRISPR/Cas9, o RNAi para direcionar os genes desejados, afim de decifrar suas funções nas respostas das plantas às condições de estresse abiótico, e a manipulação de osmólitos reguladores para mitigar o efeito da seca e assim aumentar a produtividade em regiões áridas.

O aumento da população e seu impacto no meio ambiente é um desafio para o funcionamento ecossistema e para promover e manter uma agricultura eficiente (rendimento e qualidade) sendo, portanto, necessário compreender os mecanismos subjacentes às respostas das plantas a seca, por ser o sendo principal fator limitante para a alta produtividade.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, D. O.; YANG, S. F. Ethylene biosynthesis: identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 76, n. 1, p. 170-174, 1979.
- ANDRADE, F. R.; SILVA, G. N.; GUIMARÃES, K. C.; BARRETO, H. B. F.; SOUZA, K. R. D.; GUILHERME, L. R. G.; FAQUIN, V.; REIS, A. R. Selenium protects rice plants from water deficit stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, [S. l.], v. 164, p. 562-570, 2018.
- AGURLA, S.; GAHIR, S.; MUNEMASA, S.; MURATA, Y.; RAGHAVENDRA, A. S. Mechanism of stomatal closure in plants exposed to drought and cold stress. *In*: IWAYA-INOUE, M.; SAKURAI, M.; UEMURA, M. **Survival strategies in extreme cold and desiccation**. Springer, Singapore, 2018. p. 215-232.
- ALI, F.; QANMBER, G.; LI, F.; WANG, Z. Updated role of ABA in seed maturation, dormancy, and germination. **Journal of Advanced Research**, [S. l.], v. 35, p. 199-214, 2022.
- ALTAF, M. A.; SHARMA, N.; SINGH, J.; SAMOTA, M. K.; SANKHYAN, P.; SINGH, B.; KUMAR, A.; NAZ, S.; LAL, M. K.; TIWARI, R. K.; KUMAR, R. Mechanistic insights on melatonin-mediated plant growth regulation and hormonal cross-talk process in solanaceous vegetables. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 308, p. 111570, 2023.
- ASADA, K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual review of plant biology**, Palo Alto, v. 50, n. 1, p. 601-639, 1999.
- AZEVEDO, E. P.; KUMAR, V. Rheological, water uptake and controlled release properties of a novel self-gelling aldehyde functionalized chitosan. **Carbohydrate polymers**, [S. l.], v. 90, n. 2, p. 894-900, 2012.
- AON, Annual Global Climate and Catastrophe Report: Impact forecasting. Aon Global Privacy Office, Chicago, EUA. 2015.
- BAILEY-SERRES, J.; PARKER, J. E.; AINSWORTH, E. A.; OLDROYD, G. E. D.; SCHROEDER, J. I. Genetic strategies for improving crop yields. **Nature**, [S. l.], v. 575, p. 109-118, 2019.
- BARBOSA, M. R.; SILVA, M. M. D. A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CAMARA, T. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 44, n. 3, p. 453-460, 2014.
- BASU, S.; RABARA, R. Absciscic acid-An enigma in the abiotic stress tolerance of crop plants. **Plant Gene**, [S. l.], v. 11, p. 90-98, 2017.

BAYRAMOV, S.; GULIYEV, N. Changes in Rubisco activase gene expression and polypeptide content in *Brachypodium distachyon*. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 81, p. 61-66, 2014.

BRANDT, B.; BRODSKY, D. E.; XUE, S.; NEGI, J.; IBA, K.; KANGASJARVI, J.; GHASSEMIAN, M.; STEPHAN, A. B.; HU, H.; SCHROEDER, J. I. Reconstitution of abscisic acid activation of SLAC1 anion channel by CPK6 and OST1 kinases and branched ABI1 PP2C phosphatase action. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.109 n. 26, p. 10593-10598, 2012.

BEISSON, F.; LI-BEISSON, Y.; POLLARD, M. Solving the puzzles of cutin and suberin polymer biosynthesis. **Current opinion in plant biology**, Potsdam, v. 15, n. 3, p. 329-337, 2012.

BHUSAL, N.; LEE, M.; HAN, A. R.; HAN, A.; KIM, H. S. Responses to drought stress in *Prunus sargentii* and *Larix kaempferi* seedlings using morphological and physiological parameters. **Forest Ecology and Management**, [S. l.], v. 465, p. 118099, 2020.

BINDER, B.M. Ethylene signaling in plants. **Journal of Biological Chemistry**. v. 295, p. 7710 - 7725, 2020.

BURRELL, A. L.; EVANS, J. P.; KAUWE, M. G. D. Anthropogenic climate change has driven over 5 million km² of drylands towards desertification. **Nature Communications**, v. 11, 3853, 2020.

BUSCHHAUS, C.; JETTER, R. Composition differences between epicuticular and intracuticular wax substructures: how do plants seal their epidermal surfaces? **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 62, n. 3, p. 841-853, 2011.

BUDKE, J. M. GOFFINET, B.; JONES, C. S. The cuticle on the gametophyte calyptra matures before the sporophyte cuticle in the moss *Funaria hygrometrica* (Funariaceae). **American Journal of Botany**, [S. l.], v. 99, n. 1, p. 14-22, 2012.

BUNNAG, S.; PONGTH, P. Selection of Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivars Tolerant to Drought Stress at the Vegetative Stage under Field Condition. **American Journal of Plant Sciences**, [S.l.], v. 4, 1701, 2013.

CARRÃO, H.; NAUMANN, G.; BARBOSA, P. Mapping global patterns of drought risk: an empirical framework based on sub-national estimates of hazard, exposure and vulnerability. **Global Environ. Change**, [S.l.], v.39, p. 108–124, 2016.

CARVALHO, C. M. H. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. **Plant Signal Behav**, [S. l.], v. 3, n. 3, p. 156-165, 2008.

CARVALHO, R. F.; CAMPOS, M. L.; PINO, L. E.; CRESTANA, S. L.; ZSOGON, A.; LIMA, J. E.; BENEDITO, V. A.; PERES, L. E. P. Convergence of developmental

mutants into a single tomato model system: 'Micro-Tom' as an effective toolkit for plant development research. **Plant Methods**, Chichester, v. 7, p. 1-14, 2011.

CHEN, M.; ZHU, X.; ZHANG, Y.; DU, Z.; CHEN, X.; KONG, X.; SUN, W.; CHEN, C. Drought stress modify cuticle of tender tea leaf and mature leaf for transpiration barrier enhancement through common and distinct modes. **Scientific reports**, London, v. 10, n. 1, p. 6696, 2020.

CHANDLER, J. W. Class VIIIb APETALA2 ethylene response factors in plant development. **Trends in plant science**, Oxford, v. 23, n. 2, p. 151-162, 2018.

CHOUDHURY, F. K.; RIVERO, R. M.; BLUMWALD, E.; MITTLER R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, [S. l.], v. 90, n. 5, p. 856-867, 2017.

COSKUN, D.; DESHMUKH, R.; SONAH, H.; MENZIES, J. G.; REYNOLDS, O.; MA, J. F.; KRONZUCKER, H. J.; BÉLANGER, R. R. The controversies of silicon's role in plant biology. **New Phytologist**, Cambridge, v. 221, n. 1, p. 67-85, 2019.

DRAKE, J. E.; POWER, S. A.; DUURSMA, R. A.; MEDLYN, B. E.; ASPINWALL, M. J.; CHOAT, B.; CREEK, D.; EAMUS, D.; MAIER, C.; PFAUTSCH, S.; SMITH, R. A.; TJOELKER, M. G.; TISSUE, D. T. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis for four tree species under drought: A comparison of model formulations. **Agricultural and Forest Meteorology**, [S. l.], v. 247, p. 454-466, 2017.

DAS, K.; ROYCHOUDHURY, A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. **Frontiers in environmental science**, Lausanne, v. 2, p. 53, 2014.

DUBOIS, M.; BROECK, L. V. D.; INZÉ, D. The pivotal role of ethylene in plant growth. **Trends in plant science**, Oxford, v. 23, n. 4, p. 311-323, 2018.

FAHNENSTICH, H.; SCARPECI, T. E.; VALLE, E. M.; FLUGGE, U. I.; MAURINO, V. G. Generation of hydrogen peroxide in chloroplasts of Arabidopsis overexpressing glycolate oxidase as an inducible system to study oxidative stress. **Plant Physiology**, Rockville, v. 148, n. 2, p. 719-729, 2008.

FAHAD, S.; NIE, L.; CHEN, Y.; WU, C.; XIONG, D.; SAUD, S.; HONGYAN, L.; CUI, K.; HUANG, J. Crop plant hormones and environmental stress. In: LICHTFOUSE, E. **Sustainable Agriculture Reviews: Volume 15**, Springer, 2015. p. 371-400.

FAO - Food and Agriculture Organization of the United Nations. **The impact of disasters and crises on agriculture and food security**. FAO: Rome, Italy, 2018.

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Sustainable agriculture**, [S. l.], p. 153-188, 2009.

FILIMON, R. V.; ROTARU, L.; FILIMON, R. M. Quantitative investigation of leaf photosynthetic pigments during annual biological cycle of Vitis vinifera L. table grape

cultivars. **South African Journal of Enology and Viticulture**, [S. l.], v. 37, n. 1, p. 1-14, 2016.

FERNÁNDEZ, V.; BAHAMONDE, H. A.; PEGUERO-PINA, J. J.; GIL-PELEGRÍN, E.; SANCHO-KNAPIK, D.; GIL, L.; GOLDBACH, H. E.; EICHERT, T. Physico-chemical properties of plant cuticles and their functional and ecological significance. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 68, n. 19, p. 5293-5306, 2017.

FICH, E. A.; SEGERSON, N. A.; ROSE, J. K. C. The plant polyester cutin: biosynthesis, structure, and biological roles. **Annual review of plant biology**, Palo Alto, v. 67, p. 207-233, 2016.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox signaling in plants. **Antioxidants & Redox Signaling**, [S. l.], v. 18, n. 16, p. 2087-2090, 2013.

GHOSH, S.; SINGH, U. K.; MELI, V. S.; KUMAR, V.; KUMAR, A.; IRFAN, M.; CHAKRABORTY, N.; CHAKRABORTY, S.; DATTA, A. Induction of senescence and identification of differentially expressed genes in tomato in response to monoterpene. **PLoS One**, [S. l.], v. 8, n. 9, p. e76029, 2013.

GILL, K. K. P.; NEGI, S.; SHARMA, R.; JOSHI, A. K.; SUPRUN, II.; AL-NAKIB, E. A. Physiological perspective of plant growth regulators in flowering, fruit setting and ripening process in citrus. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 309, p. 111628, 2023.

GRÜNHOFER, P.; HERZIG, L.; SENT, S.; ZEISLER-DIEHL, V. V.; SCHREIBER, L. Increased cuticular wax deposition does not change residual foliar transpiration. **Plant, Cell & Environment**, Malden, v. 45, n. 4, p. 1157-1171, 2022.

GU, B.; ZHANG, X.; BAI, X.; FU, B.; CHEN, D. Four steps to food security for swelling cities. **Nature**, London, v. 566, n. 7742, p. 31-33, 2019.

GUPTA, A.; RICO-MEDINA, A.; CAÑO-DELGADO, A. I. The physiology of plant responses to drought. **Science**, [S. l.], v. 368, n. 6488, p. 266-269, 2020.

HAO, P.; WANG, G.; CHENG, H.; KE, Y.; QI, K.; GU, C.; ZHANG, C. Transcriptome analysis unravels an ethylene response factor involved in regulating fruit ripening in pear. **Physiologia plantarum**, Oxford, v. 163, n. 1, p. 124-135, 2018.

HALLIWELL B.; GUTTERIDGE, J. M. C. **Free Radicals in Biology and Medicine**. Oxford: Oxford University Press, 2015. 905p.

HAWORTH, M.; MARINO, G.; BRUNETTI, C.; KILLI, D.; DE CARLO, A.; CENTRITTO, M. The impact of heat stress and water deficit on the photosynthetic and stomatal physiology of olive (*Olea europaea* L.) - A case study of the 2017 heat wave. **Plants**, Basel, v. 7, n. 4, p. 76, 2018.

HE, Z.; ZHANG, T.; LIU, X. Changes in antioxidant enzyme activities and berry composition of vine grapes (Merlot) subjected to water stress with drip irrigation. **Fresenius Environmental Bulletin**, [S. l.], v. 27, p. 9816-9827, 2018.

HOERLING, M.; EISCHEID, J.; KUMAR, A.; LEUNG, R.; MARIOTTI, A.; MO, K.; SCHUBERT, S.; SEAGER, R. Causes and Predictability of the 2012 Great Plains Drought. **Bulletin of the American Meteorological Society**, [S.I.], v. 95, n. 2, 2014.

HOTTIGER, T.; BOLLER, T. Ethylene biosynthesis in *Fusarium oxysporum* f. sp. *tulipae* proceeds from glutamate/2-oxoglutarate and requires oxygen and ferrous ions in vivo. **Archives of microbiology**, Berlin, v. 157, p. 18-22, 1991.

HOUBEN, M.; VAN POEL, V. B. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase (ACO): the enzyme that makes the plant hormone ethylene. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 10, p. 695, 2019.

HSU, P. K.; DUBEUX, G.; TAKAHASHI, Y.; SCHROEDER, J. I. Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. **The Plant Journal**, [S. I.], v. 105, n. 2, p. 307-321, 2021.

HUSSAIN, H. A.; HUSSAIN, S.; KHALIQ, A.; ASHRAF, U.; ANJUM, S. A.; MEN, S. N.; WANG, L. C. Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 9, p. 393, 2018.

INUPAKUTIKA, M. A.; SENGUPTA, S.; DEVIREDDY, A. R.; AZAD, R. K.; MITTLER, R. The evolution of reactive oxygen species metabolism. **Journal of experimental botany**, Oxford, p. erw382, 2016.

KAZAN, K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance. **Trends in plant science**, Oxford, v. 20, n. 4, p. 219-229, 2015.

KHAN, A.; BILAL, S.; KHAN, A. L.; IMRAN, M.; AL-HARRASI, A.; AL-RAWAHI, A.; LEE, I. J. Silicon-mediated alleviation of combined salinity and cadmium stress in date palm (*Phoenix dactylifera* L.) by regulating physio-hormonal alteration. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, [S. I.], v. 188, p. 109885, 2020.

KLEINE, T.; LEISTER, D. Retrograde signaling: Organelles go networking. **Biochimica Et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics**, Kreuzau, v. 1857, n. 8, p. 1313-1325, 2016.

KIM, K. S.; PARK, S. H.; JENKS, M. A. Changes in leaf cuticular waxes of sesame (*Sesamum indicum* L.) plants exposed to water deficit. **Plant Physiology**, Rockville, v. 164, n. 9, p. 1134-1143, 2007.

KILLI, D.; RASCHI, A.; BUSSOTTI, F. Lipid peroxidation and chlorophyll fluorescence of photosystem II performance during drought and heat stress is associated with the antioxidant capacities of C3 sunflower and C4 maize varieties. **International Journal of Molecular Sciences**, Basel, v. 21, n. 14, p. 4846, 2020.

KOSMA, D. K.; BOURDENX, B.; BERNARD, A.; PARSONS, E. P.; LU, S.; JOUBE'S, J.; JENKS, M. A. The impact of water deficiency on leaf cuticle lipids of *Arabidopsis*. **Plant physiology**, Rockville, v. 151, n. 4, p. 1918-1929, 2009.

KONDO, S.; HORI, K.; SASA-SEKIMOTO, Y.; KOBAYASHI, A.; KATO, T.; YUNOOHTA, N.; NOBUSAWA, T.; OHTAKA, K.; SHIMOJIMA, M.; OHTA, H. Primitive extracellular lipid components on the surface of the charophytic alga *Klebsormidium flaccidum* and their possible biosynthetic pathways as deduced from the genome sequence. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 7, p. 952, 2016.

LAWSON, T.; MATTHEWS, J. Guard cell metabolism and stomatal function. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 71, p. 273-302, 2020.

LEE, J.; YANG, K.; LEE, M.; KIM, S.; KIM, J.; LIM, S.; KANG, G. H.; MIN, S. R.; KIM, S. J.; PARK, S. U.; JANG, Y. S.; LIM, S. S.; KIM, H. Differentiated cuticular wax content and expression patterns of cuticular wax biosynthetic genes in bloomed and bloomless broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*). **Process Biochemistry**, v. 50, n. 3, p. 456-462, 2015.

LI-LI, L.; YUN-QUAN, D.; XIN-XIU, D.; CHENG-FENG, W.; FANG, Y.; GUO-LIANG, H.; BAO-SHAN, WANG. ALDH2C4 regulates cuticle thickness and reduces water loss to promote drought tolerance. **Plant Science**, Lausanne, v. 323, p. 111405, 2022.

LI, H.; CHANG, C. Evolutionary insight of plant cuticle biosynthesis in bryophytes. **Plant Signaling & Behavior**, Bonn, v. 16, n. 10, p. 1943921, 2021.

LIU, J. X.; WU, B.; FENG, K.; LI, M. Y.; DUAN, A. Q.; SHEN, D.; YIN, L.; XU, Z. S.; XIONG, A. S. A celery transcriptional repressor AgERF8 negatively modulates abscisic acid and salt tolerance. **Molecular Genetics and Genomics**, [S. l.], v. 296, p. 179-192, 2021.

LOBELL, D. B.; GOURDJI, S. M. The Influence of Climate Change on Global Crop Productivity, **Plant Physiology**, [S. l.], v. 160, n. 4, p. 1686–1697, 2012.

LOHSE, G.; HEDRICH, R. Characterization of the plasma-membrane H⁺-ATPase from *Vicia faba* guard cells: Modulation by extracellular factors and seasonal changes. **Planta**, Berlin, v. 188, n. 2, p. 206-214, 1992.

LONN, A. F. V. Hydrological drought explained. **Wiley Periodicals Reviews: WIREs Water**. [S. l.], v. 2, n. 4, 2015.

LÜ, S.; ZHAO, H.; DESMARAIS, D. L.; PARSONS, E. P.; WEN, X.; XU, X.; BANGARUSAMY, D. K.; WANG, G.; ROWLAND, O.; JUENGER, T.; BRESSAN, R. A.; JENKS, M. A. Arabidopsis ECERIFERUM9 involvement in cuticle formation and maintenance of plant water status. **Plant physiology**, Rockville, v. 159, n. 3, p. 930-944, 2012.

MAHTO, S. S.; MISHRA, V. Dominance of summer monsoon flash droughts in India. **Environ. Res. Lett.** [S. l.], v. 15, 104061, 2020

MARTIN-STPAUL, N.; DELZON, S.; COCHARD, H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. **Ecology Letters**, v. 20, p. 1437-1447, 2017.

MAFAKHERI, A.; SIOSEMARDEH, A.; BAHRAMNEJAD, B.; STRUIK, P.; SOHRABI, Y. EFFECT of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. **Australian Journal of Crop Science**, v. 4, p. 580-585, 2010.

MARTINEZ, V.; NIEVES-CORDONES, M.; LOPEZ-DELACALLE, M.; RODENAS, R.; MESTRE, T. C.; GARCIA-SANCHEZ, F.; RUBIO, F.; NORTES, F. P. A.; MITTLER, R.; RIVERO, R. M. Tolerance to stress combination in tomato plants: New insights in the protective role of melatonin. **Molecules**, Basel, v. 23, n. 3, p. 535, 2018.

MERILO, E.; JALAKAS, P.; LAANEMETS, K.; MOHAMMADI, O.; HÖRAK, H.; KOLLIST, H.; BROSCHE, M. Absciscic acid transport and homeostasis in the context of stomatal regulation. **Molecular plant**, [S. l.], v. 8, n. 9, p. 1321-1333, 2015.

MIGNOLET-SPRUYT, L.; XU, E.; IDÄNHEIMO, N.; HOEBERICHTS, F. A.; MÜHLENBOCK, P.; BROSCHE, M.; KANGASJÄRVI, J. Spreading the news: subcellular and organellar reactive oxygen species production and signalling. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 67, n. 13, p. 3831-3844, 2016.

MIR, R. A.; BHAT, K. A.; SHAH, A. A.; ZARGAR, S. M. Role of silicon in abiotic stress tolerance of plants. In: KHAN, M. I. R.; SINGH, M.; POÓR, P. **Improving abiotic stress tolerance in plants**. Florida: CRC Press, 2020. p. 271-290.

MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; SUZUKI, N.; MILLER, G. A. D. TOGNETTI, V. B.; VANDEPOELE, K.; VAN BREUSEGEM, F. ROS signaling: the new wave? **Trends in plant science**, Oxford, v. 16, n. 6, p. 300-309, 2011.

MITTLER, R.; BLUMWALD, E. The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation. **The Plant Cell**, Rockville, v. 27, n. 1, p. 64-70, 2015.

MOFATTO, L. S.; CARNEIRO, F.; VIEIRA, N. G.; DUARTE, K. E.; VIDAL, R. O.; ALEKCEVETCH, J. C.; COTTA, M. G.; VERDEIL, J. L.; LAPEYRE-MONTES, F.; LARTAUD, M.; LEROY, T.; DE BELLIS, F.; POT, D.; RODRIGUES, G. C.; CARAZZOLLE, M. F.; PEREIRA, G. A. G.; ANDRADE, A. C.; MARRACCINI, P. Identification of candidate genes for drought tolerance in coffee by high-throughput sequencing in the shoot apex of different Coffea arabica cultivars. **BMC Plant Biology**, [S. l.], v. 16, n. 1, p. 1-18, 2016.

MURATA, Y.; MORI, I. C.; MUNEMASA, S. Diverse stomatal signaling and the signal integration mechanism. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 66, p. 369-392, 2015.

MUNEMASA, S.; HAUSER, F.; PARK, J.; WAADT, R.; BRANDT, B.; SCHROEDER, J. I. Mechanisms of abscisic acid-mediated control of stomatal aperture. **Current opinion in plant biology**, Potsdam, v. 28, p. 154-162, 2015.

NAGAHAMA, K.; OGAWA, T.; FUJII, T.; TAZAKI, M.; TANASE, S.; MORINO, Y.; FUKUDA, H. Purification and properties of an ethylene-forming enzyme from Pseudomonas syringae pv. phaseolicola PK2. **Microbiology**, [S. l.], v. 137, n. 10, p. 2281-2286, 1991.

NIKLAS, K. J.; KUTSCHERA, U. The evolution of the land plant life cycle. **New Phytologist**, Malden, v. 185, n. 1, p. 27-41, 2010.

NOLAN, T.; CHEN, J.; YIN, Y. Cross-talk of Brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses. **Biochemical Journal**, [S. l.], v. 474, n. 16, p. 2641-2661, 2017.

NGUYEN, D. V.; NGUYEN, H. M.; LE, N. T.; NGUYEN, K. H.; NGUYEN, H. T.; LE, H. M.; NGUYEN, A. H.; DINH, N. T. T.; HOANG, S. A.; HA, C. V. Copper Nanoparticle Application Enhances Plant Growth and Grain Yield in Maize Under Drought Stress Conditions. **Journal of Plant Growth Regulation**, [S.l.], v. 41, p. 364–375, 2022.

O'BRIEN, J. A.; BENKOVÁ, E.; Cytokinin cross-talking during biotic and abiotic stress responses. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 4, p. 451, 2013.

OLESEN, J. E.; TRNKA, M.; KERSEBAUM, K. C.; SKJELVÅG, A. O.; SEGUIN, B.; P. PELTONEN-SAINIO, F. F. ROSSI, G. J.; KOZYRA, H.; MICALE, F. Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. **European Journal of Agronomy**, [S. l.], v. 34, p. 96–112. 2011.

OÑATE-VALDIVIESO, F.; UCHUARI, V.; OÑATE-PALADINES, A. Large-scale climate variability patterns and drought: a case of study in South–America. **Water Resources Management**, Netherlands, v. 34, p. 2061-2079, 2020

ORTIZ-BOBEA, A.; AULT, T. R.; CARRILLO, C. M.; CHAMBERS, R. G.; LOBELL, D. B. Anthropogenic climate change has slowed global agricultural productivity growth. **Nat. Clim. Chang**, [S.l.], v.11, p. 306–312. 2021.

OUTLAW, J. R.; WILLIAM, H. Integration of cellular and physiological functions of guard cells. **Critical Reviews in Plant Sciences**, [S. l.], v. 22, n. 6, p. 503-529, 2003.

PATTYN, J.; VAUGHAN-HIRSCH, J.; VAN DE POEL, B. The regulation of ethylene biosynthesis: a complex multilevel control circuitry. **New Phytologist**, Malden, v. 229, n. 2, p. 770-782, 2021.

PESARESI, P.; HERTLE, A.; PRIBIL, M. Arabidopsis STN7 kinase provides a link between short-and long-term photosynthetic acclimation. **The Plant Cell**, Rockville, v. 21, n. 8, p. 2402-2423, 2009.

POEL, B. V.; VRIES, J. Evolution of ethylene as an abiotic stress hormone in streptophytes. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], p. 105456, 2023.

POLLARD, M.; BEISSON, F.; LI, Y. H.; OHLROGGE, J. B. Building lipid barriers: biosynthesis of cutin and suberin. **Trends in plant science**, Oxford, v. 13, n. 5, p. 236-246, 2008.

QI, X.; TORII, K. U. Hormonal and environmental signals guiding stomatal development. **BMC biology**, [S. l.], v. 16, p. 1-11, 2018.

RACHAPPANAVAR, V.; PADIYAL, A.; SHARMA, J. K.; GUPTA, S. K. Plant hormone-mediated stress regulation responses in fruit crops-a review. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 304, p. 111302, 2022.

RAVELLO, R. V.; OLIVEIRA, C.; LESSA, J. H. L.; VILAS BOAS, L. V.; CASTRO, E. M.; GUILHERME, L. R. G.; LOPES, G. Selenium biofortification and its effect on physiological traits of common bean under water deficit condition in response to soil selenium application. **Crop & Pasture Science**, Victoria, v. 73, p. 44-55, 2022.

REHMAN, A.; AZHAR, M. T.; HINZE, L.; QAYYUM, A.; LI, H.; PENG, Z.; QIN, G.; JIA, Y.; PAN, Z.; HE, S. Insight into abscisic acid perception and signaling to increase plant tolerance to abiotic stress. **Journal of Plant Interactions**, [S. l.], v. 16, n. 1, p. 222-237, 2021.

REIS, A. R.; EL-RAMADY, H.; SANTOS, E. F.; GRATÃO, P. L.; SCHOMBURG, L. Overview of selenium deficiency and toxicity worldwide: affected areas, selenium-related health issues, and case studies. In: PILON-SMITS E. A.; WINKEL, L. H. [LIN](#), Z. Q. **Selenium in plants: molecular, physiological, ecological and evolutionary aspects**, Springer, 2017. p. 209-230.

REIS, H. P. G.; BARCELOS, J. P. Q.; JUNIOR, E. F.; SANTOS, E. F.; SILVA, V. M.; MORAES, M. F.; PUTTI, F. F.; REIS, A. R. Agronomic biofortification of upland rice with selenium and nitrogen and its relation to grain quality. **Journal of Cereal Science**, [S. l.], v. 79, p. 508-515, 2018.

RIZWAN, M.; ALI, S.; IBRAHIM, M.; FARID, M.; ADREES, M.; BHARWANA, S. A.; ZIA-UR-REHMAN, M.; QAYYUM, M. F.; Abbas. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of drought and salt stress in plants: a review. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 22, p. 15416-15431, 2015.

SAITO, S.; UOZUMI, N. Guard cell membrane anion transport systems and their regulatory components: an elaborate mechanism controlling stress-induced stomatal closure. **Plants**, Basel, v. 8, n. 1, p. 9, 2019.

SAMUELS, L.; KUNST, L.; JETTER, R. Sealing plant surfaces: cuticular wax formation by epidermal cells. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 59, p. 683-707, 2008.

SANTOS, V. A. H. F. D.; FERREIRA, M. J.; RODRIGUES, J. V. F. C.; GARCIA, M. N.; CERON, J. V. B.; NELSON, B. W.; SALESKA, S. R. Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 24, n. 9, p. 4266-4279, 2018.

SANDALIO, L. M.; RODRÍGUEZ-SERRANO, M.; ROMERO-PUERTAS, M. C.; LUIS, A. Role of peroxisomes as a source of reactive oxygen species (ROS) signaling molecules. In: DEL RÍO, L. A. **Peroxisomes and their key role in cellular signaling and metabolism**. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2013. p. 231-255, 2013.

SCHMIDT, R.; SCHIPPERS, J. H. ROS-mediated redox signaling during cell differentiation in plants. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects**, [S. l.], v. 1850, n. 8, p. 1497-1508, 2015.

SEO, P. J.; LEE, S. B.; SUH, M. C.; PARK, M. J.; GO, Y. S.; PARK, C. M. The MYB96 transcription factor regulates cuticular wax biosynthesis under drought conditions in Arabidopsis. **The Plant Cell**, Rockville, v. 23, n. 3, p. 1138-1152, 2011.

SHARMA, P.; JHA, A. B.; DUBEY, R. S.; PESSARAKLI, M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. **Journal of botany**, [S. l.], v. 2012, 2012.

SHARMA, P.; PRASAD, J.; KOTHARI, S. L.; GOUR, V. S. Evaluation of Variation in Cuticular Wax Yield with Season, Solvent, and Species in Calotropis. **National Academy Science Letters**, [S. l.], v. 43, p. 99-101, 2020.

SHARMA, M.; KUMAR, P.; VERMA, V.; SHARMA, R.; BHARGAVA, B.; IRFAN, M. Understanding plant stress memory response for abiotic stress resilience: Molecular insights and prospects. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 179, p. 10-24, 2022.

SIERLA, M.; WASZCZAK, C.; VAHISALU, T.; KANGASJÄRVI, J. Reactive oxygen species in the regulation of stomatal movements. **Plant Physiology**, Rockville, v. 171, n. 3, p. 1569-1580, 2016.

SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 58, n. 2, p. 221-227, 2007.

STEINHORST, L.; KUDLA, J. Calcium and reactive oxygen species rule the waves of signaling. **Plant physiology**, Rockville, v. 163, n. 2, p. 471-485, 2013.

SUZUKI, N.; KOUSSEVITZKY, S.; MITTLER, R.; MILLER, G. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. **Plant, cell & environment**, Malden, v. 35, n. 2, p. 259-270, 2012.

SUZUKI, N.; MITTLER, R. Reactive oxygen species-dependent wound responses in animals and plants. **Free Radical Biology and Medicine**, v. 53, n. 12, p. 2269-2276, 2012.

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

TANAKA, Y.; SANO, T.; TAMAOKI, M.; NAKAJIMA, N.; KONDO, N.; HASEZAWA, S. Cytokinin and auxin inhibit abscisic acid-induced stomatal closure by enhancing ethylene production in Arabidopsis. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 57, n. 10, p. 2259-2266, 2006.

THOMPSON, R. L.; BROQUET, G.; GERBIG, C.; KOCH, T.; LANG, M.; MONTEIL, G.; MUNASSA, S.; NICKLESS, A.; SCHOLZE, M. RAMONE, M.; KARTENS, U.; VAN-SCHAIK, E.; WU, Z.; RODENBECK, C. Changes in net ecosystem exchange over Europe during the 2018 drought based on atmospheric observations. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, [S.I.], v. 375, n. 1810, 20190512, 2020.

TRINKA, M.; HLAVINKA, P.; SEMENOV, M. A. Adaptation options for wheat in Europe will be limited by increased adverse weather events under climate change. **Journal of the Royal Society Interface**, [S. I.], v. 12, n. 112, p. 20150721, 2015.

VAAHTERA, L.; BROSCHE, M.; WRZACZEK, M.; KANGASJÄRVI, J. Specificity in ROS signaling and transcript signatures. **Antioxidants & redox signaling**, [S. I.], v. 21, n. 9, p. 1422-1441, 2014.

VISTE, E.; KORECHA, D.; SORTEBERG, A. Recent drought and precipitation tendencies in Ethiopia. **Theoretical and Applied Climatology**, [S.I.], v. 112, p. 535–551, 2013.

VOISIN, D.; NAWRATH, C.; KURDYUKOV, S.; FRANKE, R. B.; PINTO, R. J. J.; EFREMOVA, N.; WILL, I.; SCHREIBER, L.; YEPHREMOV, A. Dissection of the complex phenotype in cuticular mutants of Arabidopsis reveals a role of SERRATE as a mediator. **PLoS Genetics**, [S. I.], v. 5, n. 10, p. e1000703, 2009.

WANG, Z. Y.; YANG, Y. C.; YADAV, V.; ZHAO, W.; HE, Y. P.; ZHANG, X.; WEI, C. H. Drought-induced proline is mainly synthesized in leaves and transported to roots in watermelon under water deficit. **Horticultural Plant Journal**, v. 8, n. 5, p. 615-626, 2022.

WANG Y, DIAO P, KONG L, YU R, ZHANG M, ZUO T. FAN, Y.; [NIU](#), Y.; YAN, F.; WURIYANGHAN, H. Ethylene enhances seed germination and seedling growth under salinity by reducing oxidative stress and promoting chlorophyll content via ETR2 pathway. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 11, p. 1066, 2020.

WANI, R. A.; MALIK, T. H.; MALIK, A. R.; BABA, J. A.; DAR, N. A. Studies on apple seed germination and survival of seedlings as affected by gibberellic acid under cold arid conditions. **International Journal of Scientific and Technology Research**, [S. I.], v. 3, n. 3, p. 2010-2016, 2014.

WEINGART. H.; VÖLKSCH, B. Ethylene production by Pseudomonas syringae pathovars in vitro and in planta. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 63, n. 1, p. 156-161, 1997.

WHILITE, D. A. **Drought**. Chap. 7. p. 147-162. In: International Perspectives on Natural Disasters: Occurrence, Mitigation, and Consequence. Stolman, J. P. *et al.*, (eds). P. 147-162. 2007. 487 p.

STOLTMAN, J. P.; LIDSTONE, J.; DECHANO, L. M.; **International Perspectives on Natural Disasters: Occurrence, Mitigation, and Consequence**. v. 21, p. 147-162. 2007.

WILKINSON, J. Q.; LANAHAN, M. B.; YEN, H. C.; GIOVANNONI, J. J.; KLEE, H. J. An ethylene-inducible component of signal transduction encoded by Never-ripe. **Science**, [S. l.], v. 270, n. 5243, p. 1807-1809, 1995.

XU, H.; SONG, J.; LUO, H.; ZHANG, Y.; LI, Q.; ZHU, Y.; XU, J.; LI, Y.; SONG, C.; WANG, B.; SUN, W. Analysis of the genome sequence of the medicinal plant *Salvia miltiorrhiza*. **Molecular plant**, [S. l.], v. 9, n. 6, p. 949-952, 2016.

XU, J.; GUO, L.; LIU, L. Exogenous silicon alleviates drought stress in maize by improving growth, photosynthetic and antioxidant metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 201, p. 104974, 2022.

XU, J.; ZHANG, S. Regulation of ethylene biosynthesis and signaling by protein kinases and phosphatases. **Molecular plant**, [S. l.], v. 7, n. 6, p. 939-942, 2014.

YANG, Y.; LI, H. G.; WANG, J.; WANG, H. L.; HE, F.; SU, Y.; ZHANG, Y.; FENG, C. H.; NIU, M.; LI, Z.; LIU, C.; YIN, W.; XIA, X. ABF3 enhances drought tolerance via promoting ABA-induced stomatal closure by directly regulating ADF5 in *Populus euphratica*. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 71, n. 22, p. 7270-7285, 2020.

YOU, M.; HE, Z. H.; ZHANG, L.; YANG, M. K.; PI, G. N. Spatiotemporal variation characteristics of meteorological drought in Guizhou province based on relative humidity index Res. **Soil Water Conserv**, [S. l.], v. 29, 2022.

YOUNG, R. E.; PRATT, H. K.; BIALE, J. B. Identification of ethylene as a volatile product of the fungus *Penicillium digitatum*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 26, n. 2, p. 304, 1951.

ZAMBRANO-MERA, Y. E.; VERA, J. F. R.; PÉREZ-MARTÍN, M. Á. Linking El Niño Southern Oscillation for early drought detection in tropical climates: The Ecuadorian coast. **Science of the Total Environment**, [S.l.], v. 643, p. 193-207, 2018.

ZANDALINAS, S. I.; MITTLER, R.; BALFAGÓN, D.; ARBONA, V.; GÓMEZ-CADENAS, A. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. **Physiologia plantarum**, Oxford, v. 162, n. 1, p. 2-12, 2018.

ZINGARETTI, S. M.; INÁCIO, M. C.; DE MATOS PEREIRA, L.; PAZ, T. A.; DE CASTRO FRANCA, S. Water Stress and Agriculture. In: AKINCI, Sener (Ed.). **Responses of organisms to water stress**. BoD–Books on Demand, Croatia, 2013. p. 151–179.

ZHOU, Y.; HE, R.; GUO, Y.; LIU, K.; HUANG, G.; PENG, C.; LIU, Y.; ZHANG, M.; LI, Z.; DUAN, L. A novel ABA functional analogue B2 enhances drought tolerance in wheat. **Scientific reports**, [S. l.], v. 9, n. 1, p. 2887, 2019.

3 CAPÍTULO I. RESPOSTA ANTIOXIDANTE DE MUTANTES DE TOMATEIRO AO DÉFICIT HÍDRICO

RESUMO

A segurança alimentar é uma questão global devido ao aumento populacional. O déficit hídrico é o fator abiótico que mais limita a produtividade. O objetivo desta pesquisa foi compreender como as mutações hormonais dos tomateiros interagem com todo o sistema da planta sob o déficit hídrico para manifestar alterações fisiológicas e morfológicas para tolerância a seca. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado (DIC) com 16 repetições. Disposto em esquema fatorial 4 × 4, sendo quatro mutantes hormonais de tomateiro [Micro-Tom (MT) sem alterações hormonais, *Notabilis* (*Not*) deficiente em ácido abscísico (ABA), *Never-ripe* (*Nr*) baixa sensibilidade ao etileno e *Epinastic* (*Epi*) alta produção de etileno] e quatro déficits hídrico (20%, 40%, 60% e 80% da capacidade de campo no solo - CAD). Quanto aos pigmentos, *Not* apresentou maiores concentrações em todos os tratamentos. Os genótipos MT, *Not*, *Nr* e *Epi* apresentaram maiores concentrações de açúcares totais e sacarose para o tratamento de 20% CAD, no entanto o genótipo *Not* apresentou as menores concentrações açúcares e para prolina. Para o estresse oxidativo, o genótipo *Not* independente do tratamento de restrição hídrica apresentou maior concentração de H₂O₂, quanto as enzimas apresentaram baixa atividade, curiosamente para proteínas solúveis totais apresentou alta concentração em ambos os tratamentos. O genótipo *Not* apresentou menor acúmulo de biomassa. A maior produtividade foi na CAD de 80% para os genótipos *Not*, MT e *Nr* e na CAD de 60% para *Epi*. A deficiência de ABA, se mostrou mais marcante nas respostas de crescimento e desenvolvimento que a baixa/alta síntese de etileno. Este estudo pode gerar informações importantes sobre o melhoramento genético de tomates, entre outras plantas para a tolerância à seca.

Palavras-chave: déficit hídrico; tomateiro; resposta hormonal; produtividade.

ANTIOXIDANT RESPONSE OF TOMATO MUTANTS TO WATER DEFICIT

ABSTRACT

Food is a global issue due to increasing population security. Water deficit is the abiotic factor that most limits productivity. The objective of this research was to understand how hormonal mutations in tomato plants interact with the entire plant system under water deficit to manifest physiological and morphological changes for drought tolerance. The experimental design was randomized (DIC) with 16 replications. Arranged in a 4 × 4 factorial scheme, with four tomato hormonal mutants [Micro-Tom (MT) without hormonal changes, *Notabilis* (*Not*) deficient in abscisic acid (ABA), *Never-ripe* (*Nr*) low sensitivity to ethylene and *Epinastic* (*Epi*) high ethylene production] and four water deficits (20%, 40%, 60% and 80% of soil field capacity - SFC). As for pigments, *Not* showed higher concentrations in all treatments. The MT, *Not*, *Nr* and *Epi* genotypes presented higher concentrations of total sugars and sucrose for the 20% SFC treatment, however the *Not* genotype presented the lowest sugar and proline concentrations. For oxidative stress, the *Not* genotype regardless of the water restriction treatment showed a higher concentration of H₂O₂, while the enzymes showed low activity, interestingly for total soluble proteins it showed a high concentration in both treatments. The *Not* genotype showed lower biomass accumulation. The highest productivity was at 80% SFC for the *Not*, MT and *Nr* genotypes and 60% SFC for *Epi*. ABA deficiency was more marked in growth and development responses than low/high ethylene synthesis. This study can generate important information about the genetic improvement of tomatoes, among other plants, for drought tolerance.

Keywords: water deficit; tomato; hormonal response; productivity.

3.1 INTRODUÇÃO

Evidências apontam para um aumento global na ocorrência, intensidade e duração das secas (Schwalm *et al.*, 2017; Chiang; Mazdiyasni; Aghakouchak, 2021; Pokhrel *et al.*, 2021), o que pode causar mortalidade generalizada de culturas e aumento na frequência de pragas e doenças (Qiu *et al.*, 2022). O déficit hídrico é o fator ambiental mais limitante na produtividade das culturas (Basu; Rabara, 2017).

A segurança alimentar é um assunto de interesse global de extrema preocupação (Gu *et al.*, 2019), isso é motivado pelo aumento projetado de 2,3 bilhões para a população mundial em 2050. Uma tarefa que se torna mais desafiadora pelas mudanças climáticas que influenciam a distribuição das chuvas, expansão das áreas áridas e conseqüentemente para promover e manter uma agricultura mundial eficiente (rendimento e qualidade) (Trinka; Hlavinka; Semenov, 2015; FAO, 2018).

De acordo com a Organização Mundial da Saúde (OMS), o déficit hídrico afeta a subsistência de cerca de 55 milhões de pessoas em todo o mundo anualmente, sendo aproximadamente 40% da população mundial afetada pela seca, e estima-se que cerca de 700 milhões de pessoas estarão em risco de deslocamento até 2030 (OMS, 2023).

A água é um elemento fundamental para o crescimento das plantas, pois mantém o turgor celular e impulsiona a expansão celular. E a sua falta afeta quase todos os aspectos do desenvolvimento da planta, incluindo alterações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas e a regulação de vários genes (Joshi *et al.*, 2016; Hussain *et al.*, 2018).

Sabe-se que a fotossíntese é afetada diretamente (Cano; Lopez; Warren, 2014; Santos *et al.*, 2018), estudos realizados em resposta ao déficit hídrico de curto prazo, foram associadas a reduções na assimilação de CO₂ e na condutância estomática (Drake *et al.*, 2017). Com o aumento da severidade da seca, o déficit hídrico prolongado reduzirá a fotossíntese diminuindo os processos fotoquímicos, como a eficiência máxima do rendimento quântico, eficiência real do rendimento quântico (Φ_{PSII}) e taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) (Resco *et al.*, 2008; Misson *et al.*, 2010; Bhusal *et al.*, 2020). Além que os teores de clorofila, Rubisco e outros pigmentos fotossintéticos diminuem sob seca, apresentando impactos negativos na fotossíntese (Farzad *et al.*, 2007; Bayramov; Guliyev, 2014).

A fim de suportar o estresse oxidativo induzido pelo estresse abiótico, as plantas mantêm o seu equilíbrio por meio, de modificações coordenadas por uma intrincada rede de sinais moleculares e bioquímicos (Zafar; Ashraf; Saleem, 2020): (I) aumentando o volume do solo que pode ser acessado, as plantas aumentam a alocação de biomassa nas raízes e, assim, a eficácia da captação de água; (II) regulação dos fluxos iônicos das células através de vias de sinalização de fitohormônio, promovendo assim o fechamento estomático para reduzir a perda de água (III) estabilização da subestrutura celular e homeostase através da síntese e mobilização de osmólitos reguladores como prolina e trealose e (IV) o aumento da capacidade de eliminação de espécies reativas de oxigênio (EROs), redução do dano oxidativo celular e manutenção da homeostase redox celular, aumentando a atividade do sistema antioxidante enzimático e não enzimático (York *et al.*, 2016; Dinnyen, 2019; Chen *et al.*, 2020; Zulfiqar; Akram; Ashraf, 2020; Wang *et al.*, 2022).

Portanto, há um grande interesse na compreensão das respostas de sinalização celular à escassez de água, pois é a chave para esclarecer os problemas agrícolas desse século (Eshed; Lippman, 2019).

A cultivar de tomate miniatura Micro-Tom (MT) apresenta um ciclo de vida curto e crescimento limitado, tornando-se uma planta modelo adequada para estudos agrônômicos (Meissner *et al.*, 1997). Principalmente no que diz respeito a abordagens experimentais para entender os efeitos isolados e/ou combinados de estresses abióticos/bióticos na tolerância e produtividade das plantas (Carvalho *et al.*, 2011). Além da abundância de mutantes (hormonais e fotomorfogenéticos) disponíveis no tomate, outra característica vantajosa desta planta modelo.

Sabe-se que os hormônios vegetais desempenham papéis importantes na regulação das respostas a vários estímulos. A hipótese desse trabalho é que os mutantes hormonais de tomateiro frente ao déficit hídrico, irão ter respostas fisiológicas e bioquímicas diferentes no enfrentamento do estresse, devido as suas mutações alta/baixa produção de hormônios de ácido abscísico e etileno.

Assim, objetivo desse estudo é compreender como as mutações hormonais dos tomateiros interagem com todo o sistema da planta sob o déficit hídrico para manifestar alterações fisiológicas e morfológicas para tolerância a seca.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Materiais vegetais

Para o estudo foram utilizados quatro mutantes hormonais introgridos da cultivar de Micro-Tom (MT) (Meissner *et al.*, 1997; Carvalho *et al.*, 2011) como descritos na Tabela 1.

Tabela 1 - Relação de mutantes hormonais introgridos na cultivar de Micro-Tom utilizado nesse estudo

Mutantes	Classe hormonal	Efeito	Função gênica	Fenótipo	Referência
<i>Never-ripe</i> (Nr)	Etileno	Baixa sensibilidade	Defectivo para receptor de etileno	Frutos não amadurecem totalmente. Retenção de pétalas e anteras não senescentes	Wilkinson <i>et al.</i> , 1995
<i>Epinastic</i> (Epi)	Etileno	Alta produção	Função gênica desconhecida	Epinastia severa, caules e pecíolos dilatados e raízes muito ramificadas	Fujino <i>et al.</i> , 1988
<i>Notabilis</i> (Not)	Ácido abscísico	Deficiente	Defectivo para enzima NCED a qual cliva carotenoides	Folhas pequenas que tendem a murchar sob o sol seco e ensolarado levando a necrose, principalmente nas margens	Burbidge <i>et al.</i> , 1999
Micro-Tom (MT)	-----	-----	-----	Tamanho anão	Carvalho <i>et al.</i> , 2011

Legenda: *Never-ripe* (Nr), *Epinastic* (Epi), *Notabilis* (Not) e Micro-Tom (MT).

Fonte: Elaborado pelo autor

3.2.2 Condições de crescimento e desenho experimental

Sementes de todos os genótipos descritos na Tabela 1 foram germinadas em uma mistura 1:1 de substrato e vermiculita expandida (Carvalho *et al.*, 2011) em bandejas de isopor após 10 dias da emergência das mudas, essas foram transplantadas para vasos com capacidade de 415 ml e passaram por um período de adaptação na capacidade de campo (CAD) de 80% por 10 dias.

Após o período de adaptação, foram realizados os tratamentos de déficit hídrico (20%, 40%, 60% e 80% (CAD)) até o final do ciclo de vida do tomateiro de 90 a 120

dias. As plantas foram cultivadas em câmara de crescimento a 25°C, fotoperíodo de 12 horas e 80% de umidade.

A adubação de macro-nutrientes foi realizada de acordo com o boletim 100 (1988) para tomate estaqueado, em dois momentos o primeiro no transplântio e o último no florescimento. Com as seguintes medidas: ureia 0.026 g N/vaso, super fosfato simples 0.94 g de P/vaso e cloreto de potássio 0,1 g K/vaso foi realizada.

As análises bioquímicas para o genótipo *Not* foram realizadas em 10 dias e para os demais em 21 dias de tratamento, enquanto para produtividade foram realizadas no final do ciclo de vida.

O solo foi coletado na área experimental da Universidade Estadual Paulista, campus Tupã de acordo com a análises físico-químicas (Tabela 2) e de textura (Tabela 3), o solo utilizado é do tipo arenoso a correção do pH foi realizada utilizando o calcário calcítico de acordo com o boletim 100 (Tabela 4). Todo solo utilizado no experimento foi seco em estufa a 60 °C, a fim de retirar toda a umidade para a condução do experimento.

Tabela 2 - Análise físico-química do solo

g/dm ³		aCl ₂		mmolc/dm ³			%		
MO	pH	H+Al	Al	SB	CTC	V	Ca/CTC	Mg/CTC	M
13	4,6	18	3	9,4	27,4	34	15	15	24
mmolc/dm ³				mg/dm ³					
K	Ca	Mg	P-resina	S-SO ₄	B	Cu	Fe	Mn	Zn
1,4	4	4	4	2	0,05	0,6	40	14,2	0,6

Fonte: Elaborado pelo autor

Tabela 3 - Análise de textura do solo

Areia			Argila	Silte	Umidade	Textura do Solo
Grossa	Fina	Total (g Kg ⁻¹)				
-	-	915	38	48	-	Arenosa

Fonte: Elaborado pelo autor

Tabela 4 - Boletim técnico 100. Recomendações de Adubação mineral para o Estado de São Paulo. Tomate estaqueado, com espaçamento de 1,0 x 0,8m

Nitrogênio (N, kg/ha)	P resina, mg/dm ³			K ⁺ trocável, mmol _c /dm ³		
	0-25	26-60	>60	0-1,5	1,6-3,0	>3,0
	P ₂ O ₅ , kg/há			K ₂ O, kg/há		
60	800	500	300	300	200	100
	B, mg/dm ³			Zn, mg/dm ³		
	0-0,20	0,26-0,60	>0,60	0-0,5	0,5-1,2	>1,2
	B, kg/há			Zn, kg/há		
	3	1	0	5	3	0

Fonte: Elaborado pelo autor.

Observações: Aplicar calcário para elevar a saturação por base a 80% e o teor de magnésio ao mínimo de 9 mmol_c/dm³; empregar de 20 a 30t/ha de esterco de curral de bem curtido ou composto, ou 5 a 8 t/ha de esterco de galinha curtido. Acrescentar à adubação de plantio 20 a 40 kg/ha de S. Adubação mineral de cobertura: Aplicar de 200 a 300 kg/ha de N e 120 a 240 kg/ha de K₂O, parcelado de 4 a 6 vezes, com intervalo de 15 a 20 dias entre as aplicações.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado (DIC) com 16 repetições. Disposto em esquema fatorial 4 × 4, sendo quatro mutantes hormonais de tomateiro (MT, *Not*, *Nr* e *Epi*) e quatro déficit hídrico (20%, 40%, 60% e 80% da capacidade de campo no solo).

3.2.3 Variáveis analisadas

3.2.3.1 Pigmentos fotossintéticos

Para quantificar os pigmentos fotossintéticos, 0,5 g de folhas frescas foram misturadas com 5 mL de acetona 80% (v/v). Os tubos foram mantidos a 4°C por 24 horas. A concentração de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total, carotenoides e feofitinas foram quantificadas pelo método espectrofotométrico proposto por (Lichtenthaler, 1987), utilizando material vegetal fresco armazenado em extrato acetona 80%.

3.2.3.2 Análise de enzimas antioxidantes e estresse oxidativo

Para a determinação da concentração de proteínas solúveis e atividade da superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX),

aproximadamente 0,25 g de material vegetal congelado foi pesado, moído e macerados em almofariz de porcelana com nitrogênio líquido. No material macerado, 1 mL de tampão fosfato de potássio 100 mM pH 7,5 contendo 1 mM de ácido etilenodiaminotetracético (EDTA), 3 mM ditioneitol (DTT) e 4% (p/v) de polivinilpirrolidona (PVPP) foi adicionado e misturado com a amostra vegetal, utilizando a metodologia descrita por Silva *et al.* (2018). O material foi homogeneizado em vortex e depois centrifugado a 9000 rpm por 20 min a 4°C. O sobrenadante foi utilizado para quantificação de proteína solúvel e determinação das atividades de SOD, CAT e APX.

3.2.3.3 Atividade de superóxido dismutase (SOD, EC: 1.15.1.1)

A atividade da superóxido dismutase foi medida conforme descrito por Giannopolitis e Ries (1977). Uma câmara de reação foi usada sob uma lâmpada fluorescente de 15 W a 25°C. Para a reação enzimática, 50 µL do sobrenadante foi misturado com 2 mL de 50 mM de tampão de fosfato de potássio pH 7,8 (50 mM), 250 µL de 13 mM de metionina (13 mM), 200 µL de 75 mM de nitroazul de tetrazólio (NBT) (75 mM), 200 µL de 0,1 mM EDTA (0,1 mM) e 250 µL de 2 µM de riboflavina (2 µM). As amostras foram homogeneizadas por vortex e mantidas dentro da caixa iluminada por 25 min. Em seguida, as amostras foram novamente homogeneizadas e registradas para leitura de absorbância em $\lambda = 560$ nm em espectrofotômetro. Os resultados foram expressos em proteína U SOD mg^{-1} .

3.2.3.4 Atividade da catalase (CAT, EC: 1.11.1.6)

A atividade da catalase foi determinada monitorando a degradação do H_2O_2 de acordo com o método descrito por Beers e Sizer (1952). Para medir a reação enzimática, 20 µL de sobrenadante foi misturado com 3 mL de tampão fosfato de potássio 100 mM pH 7,5 (100 mM) e 25 µL de 30% (v/v) H_2O_2 (30%). A solução foi imediatamente homogeneizada e a decomposição do H_2O_2 foi determinada a 25°C usando um espectrofotômetro a $\lambda = 240$ nm. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{mg}^{-1}$ de proteína.

3.2.3.5 Atividade de peroxidase de ascorbato (APX, EC: 1.11.1.11)

A atividade da ascorbato peroxidase foi determinada de acordo com Nakano e Asada (1981). Para medir a reação enzimática, 100 μL de sobrenadante foi misturado com 600 μL de tampão fosfato de potássio 80 mM, pH 7,0, 100 μL de ascorbato 5 mM, 100 μL de EDTA 1 mM com posterior incubação em banho-maria a 30 °C por 5 min no escuro, então 100 μL de 1 mM H_2O_2 foi adicionado com uma leitura de absorbância imediata em $\lambda = 290 \text{ nm}$. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de proteína.

3.2.3.6 Proteínas solúveis totais

A concentração de proteínas solúveis foi determinada de acordo com (Bradford; Hsiao, 1982) para calcular a atividade específica de SOD, CAT e APX. A determinação foi feita misturando 20 μL de sobrenadante com 1 mL de reagente de Bradford. Após 10 minutos de espera, uma leitura de absorbância foi feita em $\lambda = 595$. A concentração de proteína foi calculada com base em uma curva padrão de BSA (“albumina de soro bovino”), os resultados foram expressos em mg g^{-1} MF (massa fresca).

3.2.3.7 Peróxido de hidrogênio

A concentração de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) foi determinada de acordo com (Alexieva *et al.*, 2001). Aproximadamente 200 mg de material vegetal congelado tiveram sua massa aferida e moídos em almofariz de porcelana com nitrogênio líquido. No material vegetal macerado triturado foi adicionado misturado com 2 mL de ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (m/v) e mantido em tubo Eppendorf. O material foi homogeneizado por vortex e centrifugado a 10.000 rpm por 15 min a 4°C. Em seguida, 200 μL de sobrenadante foi coletado e misturado com 200 μL de tampão fosfato de potássio 100 mM pH 7,5 (100 mM) e 800 μL de iodeto de potássio (1 M). As amostras foram colocadas no gelo por 1 h. Após aquecimento à temperatura ambiente, as leituras de absorbância foram feitas em $\lambda = 390 \text{ nm}$ em um espectrofotômetro. A concentração de H_2O_2 foi calculada com base em uma curva padrão e os resultados expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF.

3.2.3.8 Peroxidação lipídica

A peroxidação lipídica foi medida de acordo com Heath e Packer (1968). Amostras de folhas (0,2 g) foram moídas em almofariz de porcelana com nitrogênio líquido. O material moído foi misturado com 2 mL de ácido tricloroacético (TCA) a 0,1% (m/v) + polivinilpolipirrolidona (PVPP) a 20% (m/v). O material foi homogeneizado por vortex e centrifugado a 10.000 rpm por 15 min a 4°C. A reação foi realizada misturando 250 µL de sobrenadante com 1 mL de solução de ácido tricloroacético a 20% (m/v) + ácido tiobarbitúrico a 0,5% (m/v). As amostras foram mantidas em banho seco a 95°C por 30 minutos, depois transferidas para uma caixa contendo gelo por 10 minutos. Em seguida, o material foi novamente centrifugado a 10.000 rpm por 10 min. As leituras das amostras foram feitas em $\lambda = 535$ e 600 nm. As leituras das amostras foram feitas em $\lambda = 535$ e 600 nm, respectivamente. Os resultados foram expressos em nmol MDA g⁻¹ MF.

3.2.3.9 Açúcar total e sacarose

Para análise de sacarose e açúcares totais, amostras de folhas foram extraídas de acordo com Bieleski e Turner (1966). Para a extração, 0,125 g de material vegetal foi moído em almofariz e pilão de porcelana e misturado com 1,25 mL de solução de MCW (60% metanol, 25% clorofórmio e 15% água) e mantido em geladeira por 24 horas a 4 °C. O material foi agitado em vórtex e centrifugado a 10.000 rpm por 10 minutos a 4°C. Em outro tubo, 4 mL de sobrenadante de extrato de MCW foi transferido e misturado com 1,5 mL de água deionizada e 1 mL de clorofórmio. Após a separação de fases, a concentração de açúcares totais, sacarose, nitrato e aminoácidos foram determinadas usando a fase solúvel em água.

Para quantificar os açúcares totais, 10 µL de sobrenadante foi misturado com 250 µL de fenol a 5% (m/v) e 1 mL de ácido sulfúrico concentrado (DuBois et al. 1956). A mistura foi agitada em vórtex e após resfriamento até a temperatura ambiente, a absorbância das amostras foi lida em $\lambda = 490$ nm. Os resultados foram expressos em mg g⁻¹ MF.

Para quantificar a sacarose, 10 µL de sobrenadante foi misturado com 250 µL de 30% (m/v) KOH e 1 mL de ácido sulfúrico concentrado (Van Handel 1967). A

mistura foi agitada em vórtex e aquecida em estufa a 100 °C por 10 min. Após resfriamento até a temperatura ambiente, a absorbância foi lida em $\lambda = 490$ nm usando um espectrofotômetro. Ambas as quantificações foram realizadas usando uma curva padrão de sacarose. Os resultados para açúcares totais e sacarose foram expressos em mg g^{-1} MF.

3.2.3.10 Aminoácidos

A concentração total de aminoácidos livres foi medida de acordo com Yemm, Cocking e Ricketts (1955). Do extrato solúvel em água de MCW, uma alíquota de 60 μL foi removida e misturada com 100 μL de citrato de sódio 0,2 M, 40 μL de 5% (m/v) de ninidrina em éter monometílico de etileno glicol e 200 μL 0,2 mM KCN. A solução foi misturada e incubada aquecida a 100°C por 15 min e depois resfriada por 10 min em água. Em seguida, 200 μL de álcool etílico a 60% (v/v) foi adicionado para interromper a reação e lido em $\lambda = 570$ nm registrado usando um espectrofotômetro em $\lambda = 570$ nm. Os aminoácidos solúveis totais foram calculados com base em uma curva de calibração padrão de metionina de metionina. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF.

3.2.3.11 Prolina

Tecidos foliares 0,5 g (penúltimo trofólio) foram moídos com nitrogênio e homogeneizados em 10 mL de ácido sulfosalicílico a 3% (p/v). Após as reações químicas, a quantificação de prolina foi realizada pela leitura da absorbância a 520 nm, em espectrofotômetro, as leituras foram plotadas em uma planilha com curva padrão de prolina, e os resultados são expressos em $\mu\text{mol prolina g}^{-1}$ de massa fresca de acordo com o método descrito por (Bates; Waldren; Teare, 1973).

3.2.3.12 Produtividade

No final do ciclo de vida dos tomateiros, os frutos foram colhidos e pesados a fim de avaliar a produtividade dos genótipos nos diferentes tratamentos

3.2.3.13 Determinação de biomassa

Ao final do experimento, foram determinadas as massas secas da parte aérea e radicular, para tanto, as plantas foram retiradas dos vasos e lavadas para separação completa do solo, utilizando a balança de precisão.

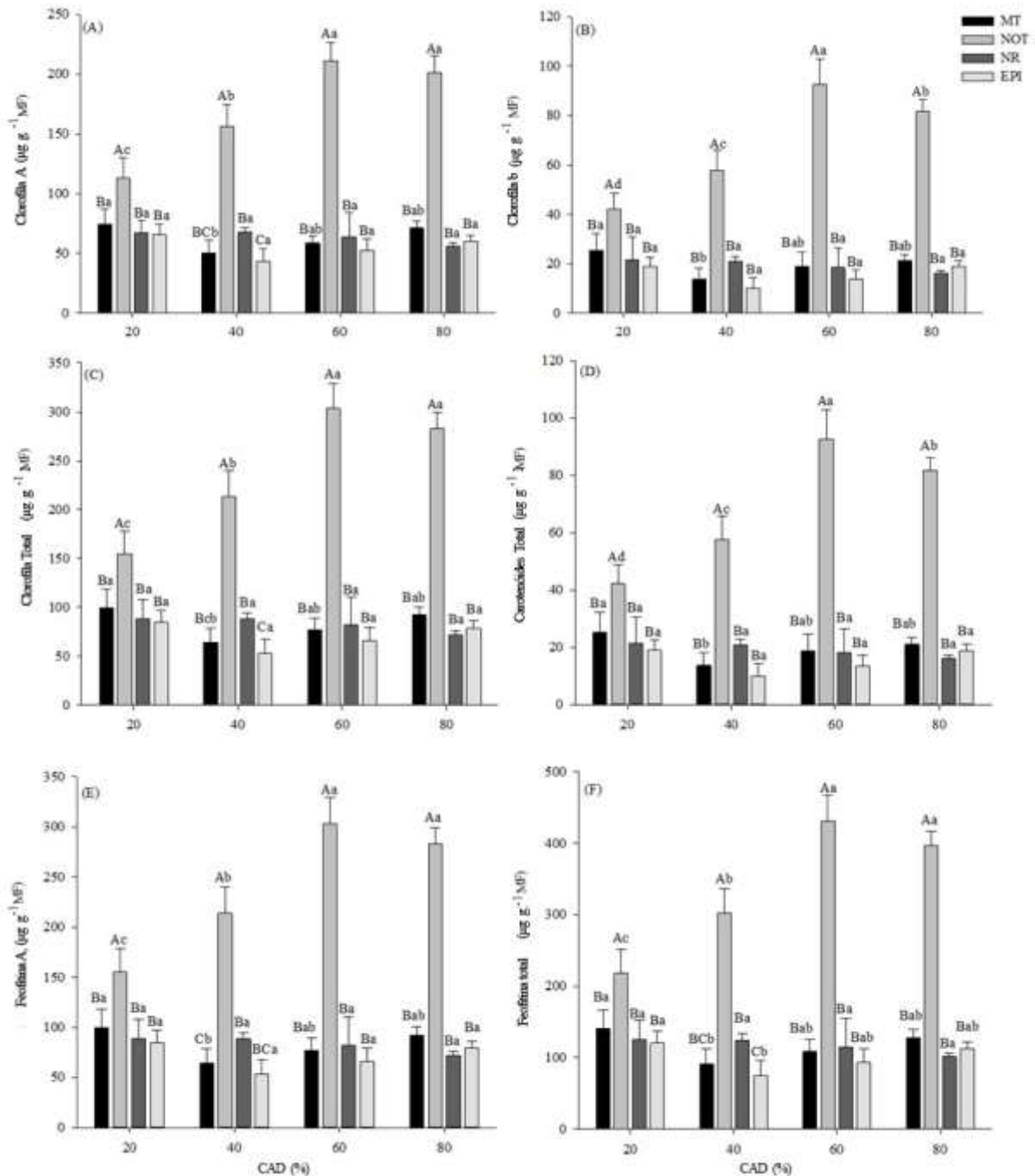
3.2.4 Análise estatística

Os resultados foram inicialmente submetidos ao teste de Outlier de Gurbbs e de normalidade de Shapiro-Wilk. As análises estatísticas foram calculadas no software MinitabLLC (2021) e a análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Tukey (em $P \leq 0,05$) no software AgroEstat® (Barbosa; Maldonado, 2009) e os gráficos foram elaborados no software SigmaPlot 12.5 (Systat Software Ins, San Jose, CA, USA).

3.3 RESULTADOS

Para os pigmentos fotossintetizantes o genótipo *Not* apresentou maiores concentrações, para clorofila *a* de 125 a 225 $\mu\text{g g}^{-1}$ MF, Clorofila *b* de 50 a 100 $\mu\text{g g}^{-1}$ MF e carotenoídes de 50 a 100 $\mu\text{g g}^{-1}$ MF, ocorrendo as menores concentrações no tratamento de maior déficit hídrico (20%), enquanto para os outros genótipos não apresentaram diferenças marcantes nos diferentes tratamentos (Figura 3).

Figura 3 - Efeitos do déficit hídrico sobre os pigmentos fotossintéticos, clorofila a, clorofila b, clorofila total, feofitina a, feofitina total e carotenóides em folhas de genótipos de tomateiro

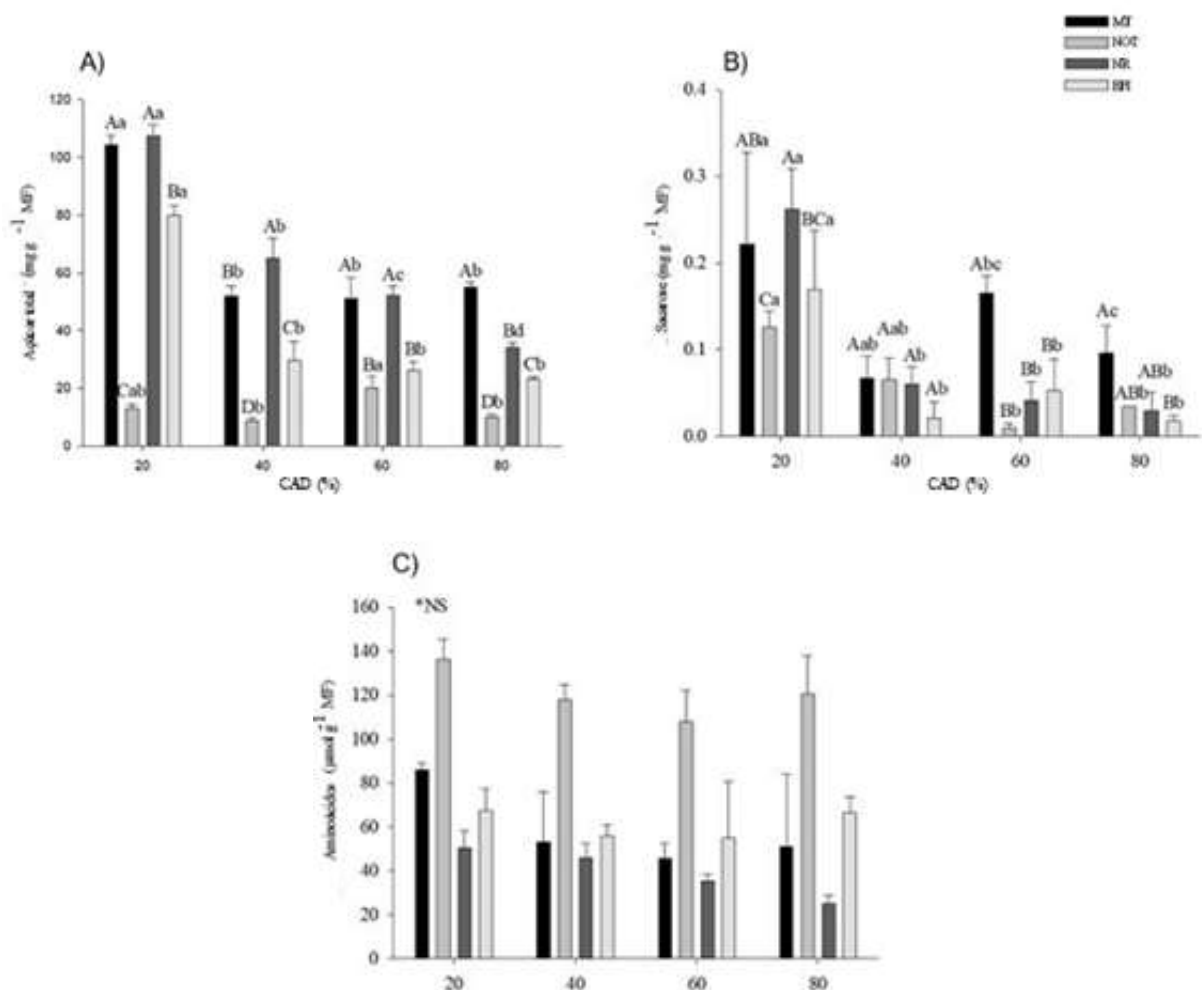


Fonte: Elaborado pelo autor

Legenda: (A) clorofila a, (B) clorofila b, (C) clorofila total, (D) feofitina a, (E) feofitina total e (F) carotenóides. O erro padrão da média (n = 4) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento da CAD.

Em resposta ao déficit hídrico as plantas comumente reduzem a pressão osmótica intracelular acumulando substâncias de ajuste osmótico (osmólito), o genótipo MT apresentou uma queda nos valores totais de açúcares totais, sacarose, conforme aumentou a disponibilidade hídrica de 100 a 40 mg g⁻¹ MF (Figura 4), já para o genótipo *Not* apresentou concentração menor que 20 mg g⁻¹ MF em todos os tratamentos. Já para aminoácidos não apresentaram diferenças significativas entre os genótipos e tratamentos.

Figura 4 - Efeitos do déficit hídrico sobre açúcar total, aminoácidos, sacarose e aminoácidos em folhas de genótipos de tomateiro

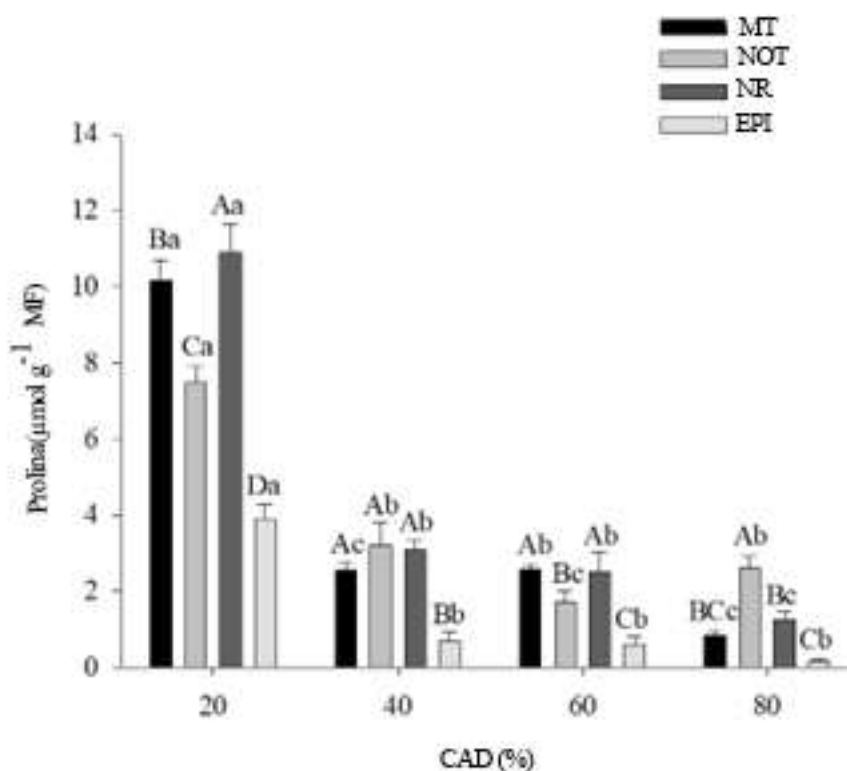


Fonte: Elaborado pelo autor

Legenda: A) açúcar total aminoácidos, B) sacarose e C) aminoácidos em folhas de genótipos de tomateiro. O erro padrão da média (n = 4) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey (P ≤ 0,05). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento da CAD.

Para prolina no tratamento (20%), por exemplo os genótipos MT e *Nr* aumentaram significativamente de 10 a 12 $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF, quando comparado ao tratamento (80%) (Figura 5).

Figura 5 - Efeitos do déficit hídrico sobre prolina em folhas de genótipos de tomateiro



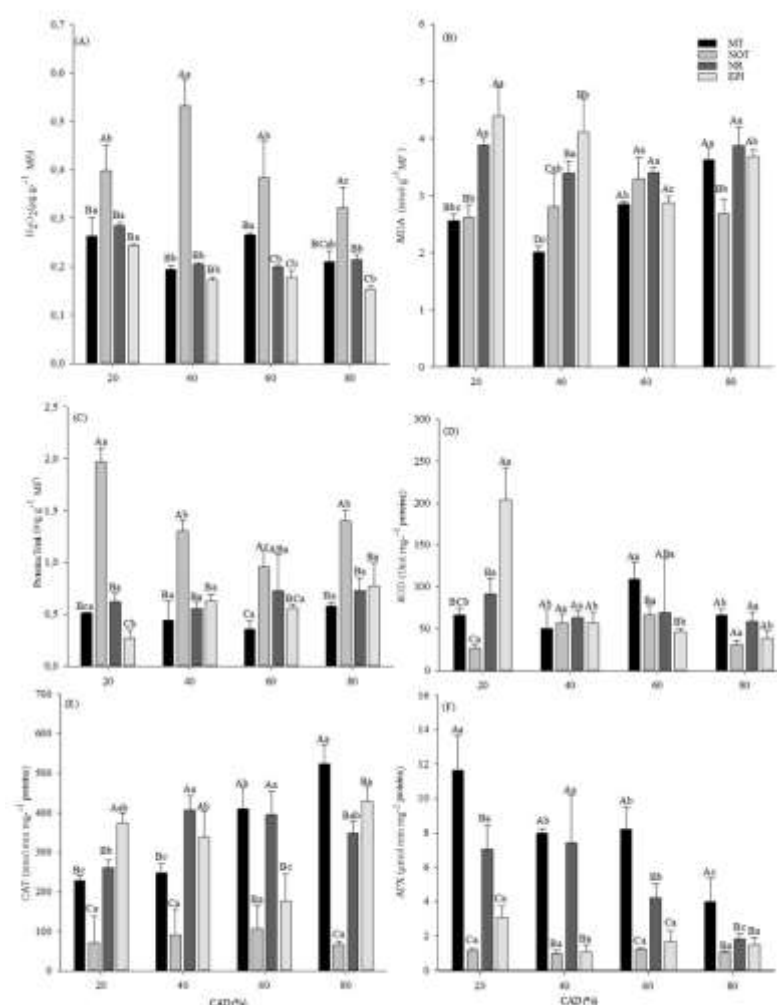
Fonte: Elaborado pelo autor

Legenda: O erro padrão da média (n = 4) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento da CAD.

Quanto ao estresse oxidativo para peróxido de hidrogênio (H_2O_2), o genótipo *Not* apresentou maior concentração independente do tratamento em relação aos outros genótipos (Figura 6A), no entanto a maior concentração foi para o tratamento (40%) com valores próximo a 0,6 $\mu\text{g g}^{-1}$ MF, quanto a peroxidação lipídica (MDA) para os genótipos *Nr* e *Epi* no tratamento (20%) aumentou significativamente de 4 a 6 $\mu\text{g g}^{-1}$ MF (Figura 6B), quando comparado ao tratamento (80%) que apresentou valores entre 4 a 3 $\mu\text{g g}^{-1}$ MF.

No que se refere ao sistema antioxidante enzimático a superóxido dismutase apresentou no tratamento (20%) alta atividade para o genótipo *Epi* 200 $\mu\text{mol min mg}^{-1}$ proteína (Figura 6C), já para o genótipo *Not* para catalase apresentou baixa atividade menor que 100 $\mu\text{mol min mg}^{-1}$ proteína em todos os tratamentos, enquanto para MT a maior atividade foi para o tratamento (80%) com valores acima de 500 $\mu\text{mol min mg}^{-1}$ proteína (Figura 6D) enquanto a enzima ascorbato peroxidase o genótipo MT apresentou uma alta atividade no tratamento (20%) com 12 $\mu\text{mol min mg}^{-1}$ proteína e para o tratamento (40%) o genótipo *Nr* apresentou valores próximo a 8 $\mu\text{mol min mg}^{-1}$ proteína (Figura 6E). Para proteínas solúveis totais o genótipo *Not* apresentou altas concentrações em ambos os tratamentos, a maior concentração foi para o tratamento (20%) com 2,0 mg g^{-1} MF.

Figura 6 - Efeitos do déficit hídrico no metabolismo antioxidante, concentração de peróxido de hidrogênio, concentração de malondialdeído, atividade de superóxido dismutase, atividade de catalase, atividade de ascorbato peroxidase e concentração de proteína solúvel nas folhas de genótipos de tomateiro

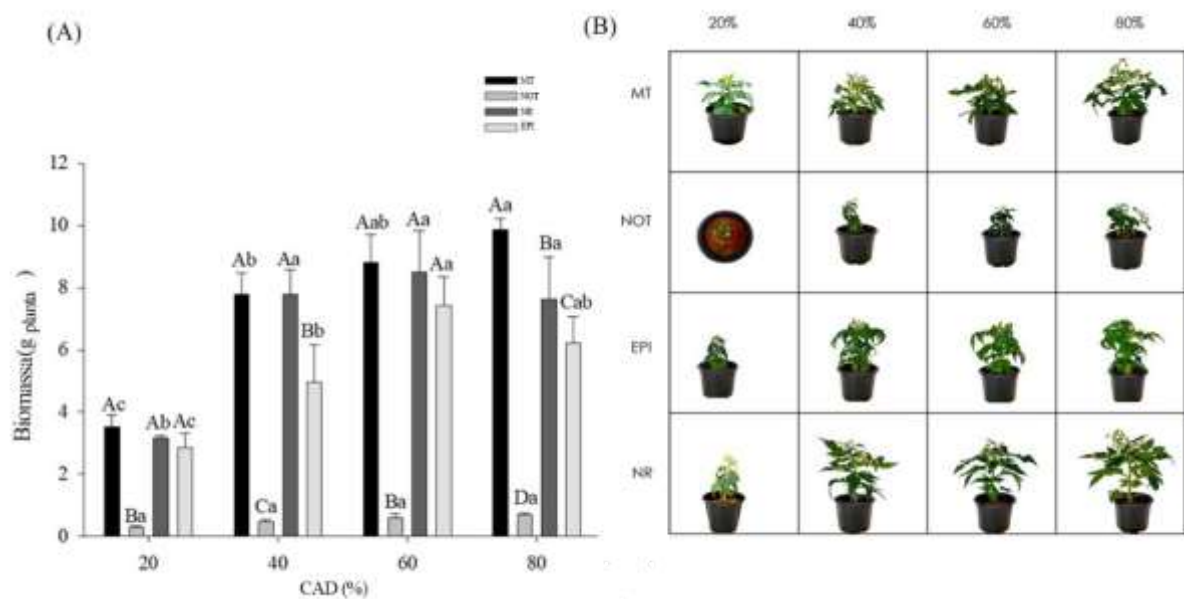


Fonte: Elaborado pelo autor

Legenda: (A) concentração de peróxido de hidrogênio, (B) concentração de malondialdeído, (C) atividade de superóxido dismutase, (D) atividade de catalase, (E) atividade de ascorbato peroxidase e (F) concentração de proteína solúvel. O erro padrão da média ($n = 4$) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento da CAD.

Para as análises de crescimento, o genótipo *Not* apresentou menor acúmulo de biomassa seca 1g planta em comparação com outros genótipos e sem diferença estatística entre os tratamentos (Figura 7A), e para o tratamento (20%) as plantas morreram em 60 dias após o início do tratamento (Figura 7B), enquanto para MT apresentou maior biomassa cerca de 10g planta.

Figura 7 - Efeitos do déficit hídrico no crescimento nos genótipos de tomateiro biomassa seca, florescimento nos genótipos de tomateiro



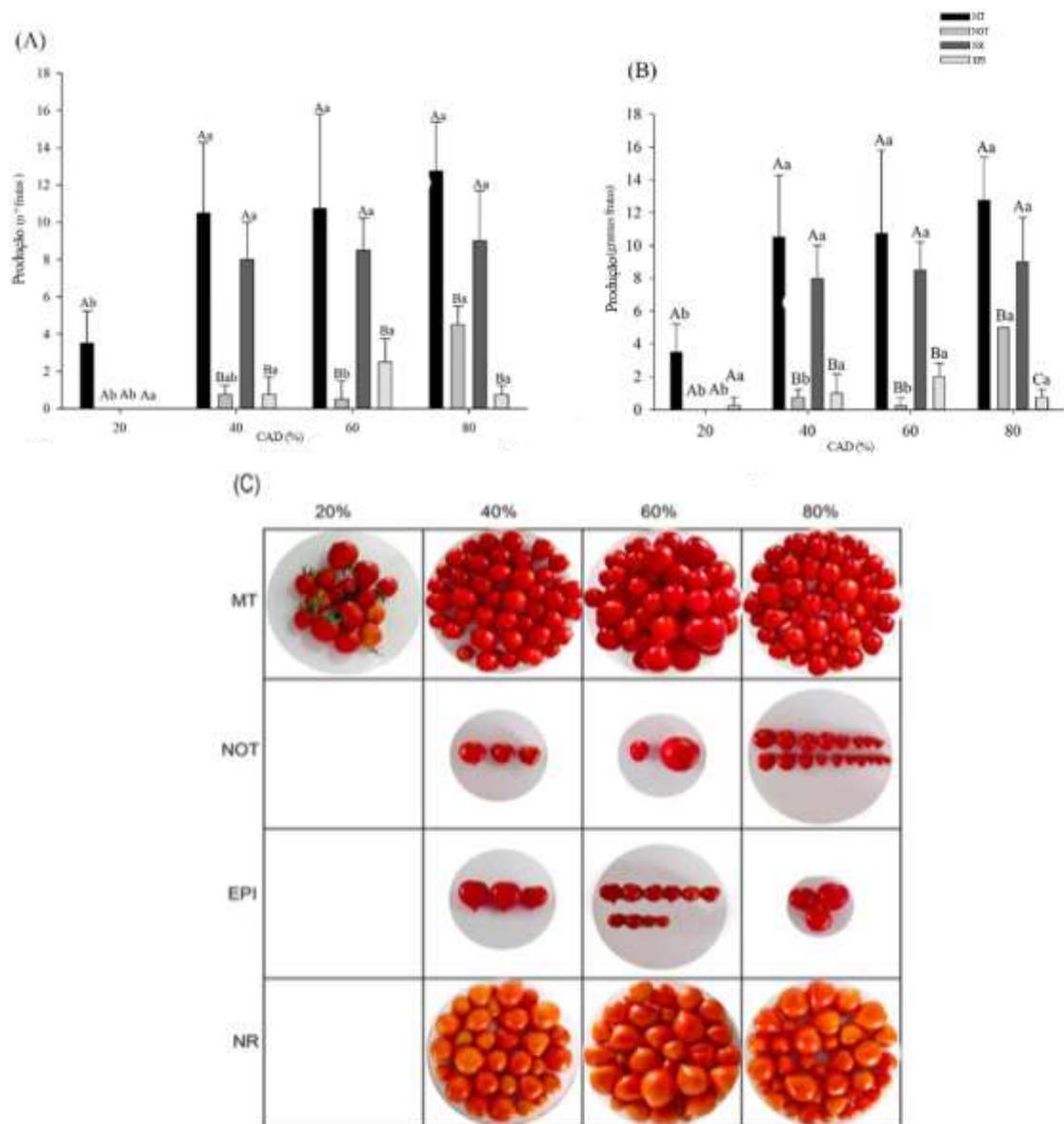
Fonte: Elaborado pelo autor

Legenda: (A) biomassa seca, (B) florescimento nos genótipos de tomateiro. O erro padrão da média ($n = 4$) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento da CAD.

Para plantas submetidas ao tratamento (20%) apenas MT conseguiu produzir frutos (Figura 8C), porém a maior produtividade foi para o tratamento (80%) para os

genótipos MT e *Nr* com respectivamente 13g e 10g (Figura 8A e Figura 8B) e nenhum dos frutos coletados do experimento apresentaram sinais de podridão apical (Figura 8C).

Figura 8 - Efeitos do déficit hídrico na produtividade dos genótipos de tomateiro número de frutos, peso de frutos e produtividade

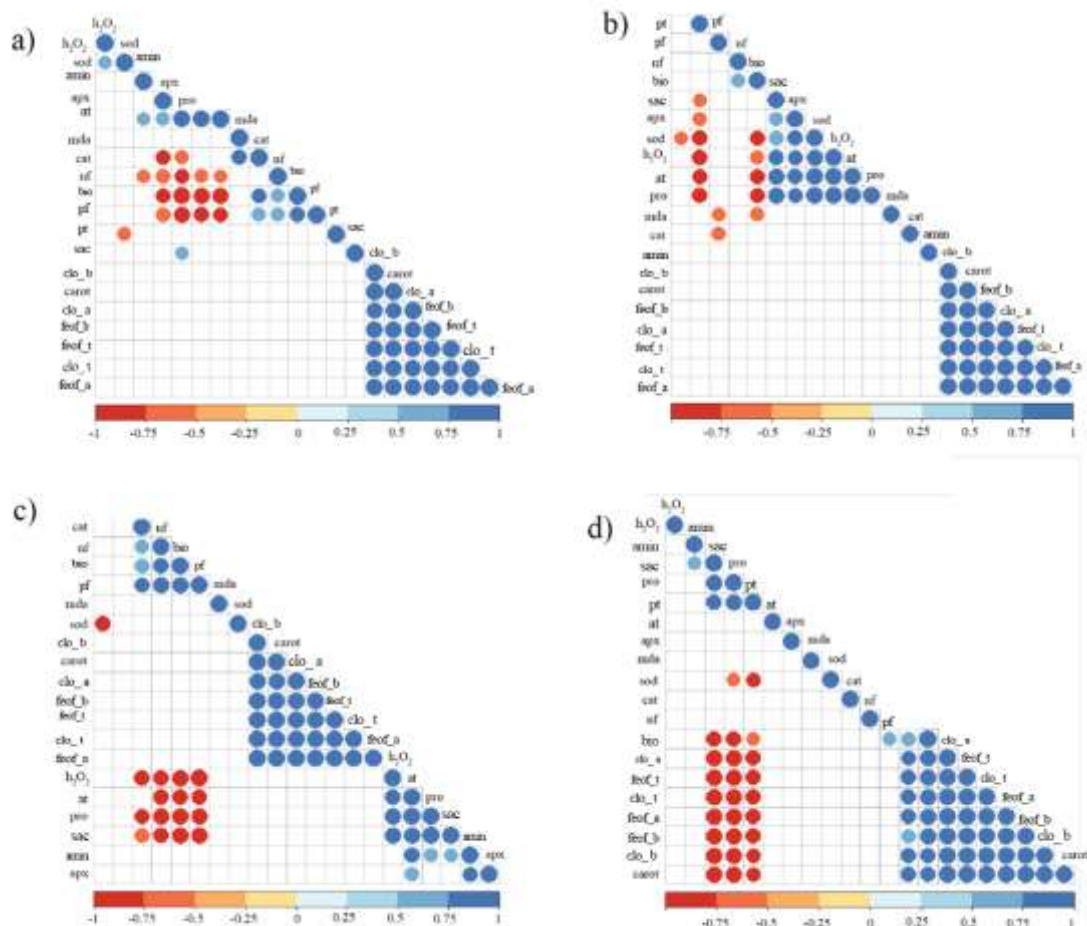


Fonte: Elaborado pelo autor.

Legenda: (A) número de frutos, B) peso de frutos e C) produtividade. O erro padrão da média ($n = 4$) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento da CAD.

No teste de correlação Pearson, na (Figura 9D) para *Notabilis* notamos que o nível de associação foi negativa entre os pigmentos fotossintéticos.

Figura 9 - Mapa indicando as correlações de Person ($p < 0,005$) entre os parâmetros fisiológicos e bioquímicos em resposta ao déficit hídrico em tomateiro



Fonte: Elaborado pelo autor.

Legenda: A) MT B) *Epi* C) *Nr* D) *Not*. Abreviaturas: Chl_a - clorofila a, Chl_b - clorofila b, Chl_total - clorofila total, Feo_a - feofitina a, Feo_b - feofitina b, Feo_total - feofitina total, Carot - carotenóides, MDA - malondialdeído, H_2O_2 - peróxido de hidrogênio, CAT - catalase, SOD - superóxido dismutase, APX - peróxido de ascorbato, Tp- proteínas totais, Sac- sacarose, At- açúcar total, Amin- aminoácidos, Pro- prolina, NF - número de frutos, Bio - Biomassa, PF- peso de frutos.

3.4 DISCUSSÃO

Sabe-se que os fitohormônios desempenham um papel importante na influência da tolerância aos estresses abióticos por meio da modulação de vários processos fisiológicos e mecanismos bioquímicos, nesse sentido é muito comum utilizar

mutantes hormonais para estudar o caminho da sinalização hormonal. Os efeitos do déficit hídrico podem variar substancialmente entre os diferentes genótipos, visto que existem múltiplos mecanismos de respostas e altamente dinâmicas.

No estudo o genótipo *Not* no tratamento (20%) apresentou baixos teores de pigmentos fotossintéticos (Figura 3), já que em situações adversas por exemplo, a deficiência hídrica, leva a efeitos diretos e indiretos no desempenho do mecanismo fotossintético (Hazrati *et al.*, 2016; Hazrati *et al.*, 2017) como: a diminuição de clorofilas (Moran *et al.*, 1994; Thomas; Howarth, 2000). Em estudos de Abdalla e Khoshiban (2007) e Hazrati e colaboradores (2016) é relatado a diminuição na concentração de Clorofila (*a*, *b* e total) em condições ambientais desfavoráveis. No entanto, este estudo mostrou que o genótipo *Not* apresentou altos teores quando comparado com outros genótipos em todos os tratamentos, foi sugerido que o genótipo *Not* inibiu a diminuição do teor de clorofila sob o déficit hídrico.

Vários estudos demonstraram que a atividade fotossintética induz a produção de açúcar como também o metabolismo de carbono, apresentando interações entre açúcares e hormônios. Dessa maneira, os açúcares regulam a expressão de vias responsivas a fitohormônios (MA *et al.*, 2016) e, inversamente, os fitohormônios regulam a expressão de alguns genes que codificam possíveis componentes das vias de resposta a açúcar.

Em resposta a condições adversas as plantas sintetizam e acumulam osmólitos celulares para compensar a perda de pressão de turgescência, estabilizar as estruturas subcelulares e manter a homeostase (Blum, 2017). No tratamento (20%) o estresse promoveu acúmulo de açúcar total e sacarose em todos os genótipos (Figura 4). Respostas de defesa ao estresse estão intimamente associadas às mudanças no status do açúcar, afetando diretamente o metabolismo do carbono primário no qual a regulação hormonal está envolvida (Wingler; Roitsch, 2008; Poór *et al.*, 2011).

O ácido abscísico promove a biossíntese e a regulação de açúcares em plantas sob condições de estresses abiótico (Gurmani *et al.*, 2011; Pattanagul *et al.*, 2011; Kumar *et al.*, 2012; Karimi; Ershadi, 2015). Os níveis de glicose e frutose aumentam durante condições de déficit hídrico, acompanhados por atividade vacuolar invertase aumentada, e a expressão gênica da enzima invertase (IVR2) é aumentada por ABA (Pelleschi *et al.*, 1999; Trouverie *et al.*, 2003; Trouverie *et al.*, 2004). No entanto para o genótipo *Not*, apresentou menor teor quando comparado com os outros genótipos (Figura 4) isso pode ser explicado já que carrega uma mutação frameshift no gene

LeNCED1 (Burbidge *et al.*, 1999), isso leva a uma mutação nula e a uma diminuição da atividade de 9-cis epoxicarotenóide dioxigenase1 (*NCED1*), a enzima que catalisa a primeira etapa da biossíntese de ABA (Qin *et al.*, 1999; Taylor; Burbidge; Thompson, 2000).

Em resposta ao déficit hídrico todos os genótipos no tratamento de 20%, apresentaram alto teor de prolina (Figura 3). Normalmente, a prolina se acumula em quantidades maiores do que outros aminoácidos em plantas estressadas.

A prolina elimina as EROS reduzindo o oxigênio singlete ($\cdot\text{O}_2$) e o radical hidroxila ($\cdot\text{OH}$) e causando mudanças no equilíbrio redox pela substituição do suprimento (Huang *et al.*, 2020). Estudos indicam uma correlação positiva entre o conteúdo de prolina e a atividade do sistema antioxidante (HOQUE *et al.*, 2007; Hoque *et al.*, 2008, Islam *Et Al.*, 2009; Kaushal *et al.*, 2011).

No estudo de Stewart e Voetberg (1987) relatou que o acúmulo de ABA não é necessário para o acúmulo de prolina, induzido pelo murchamento de tomate mutante *flacca* deficiente em ABA. Xu e colaboradores (2022), em mudas de tomate controle tipo selvagem e *Not* o estresse salino-alcálico aumentou o teor de prolina em comparação ao grupo controle. Estudo esse que corrobora com nossos dados de prolina para o genótipo *Not* (Figura 5).

No entanto *Not* e *flacca* não são definitivamente prejudicados em sua capacidade de sintetizar ABA, aproximadamente 47% e 21% do tipo selvagem, respectivamente (Herde *et al.*, 1999). O genótipo *Not* tem concentração foliar de ABA semelhante ao tipo selvagem sob condições não estressadas, mas acumula pouco ABA em resposta ao estresse (Mulholland *et al.*, 2003).

Os hormônios endógenos, estão envolvidos na transdução de sinais de estresse, entre eles o etileno (ET) está envolvido no acúmulo de osmólitos (para ajuste osmótico) e outras características relacionadas ao estresse hídrico (Vishwakarma *et al.*, 2017; Ullah *et al.* 2018; Sharma *et al.*, 2019), acúmulo de prolina (Iqbal *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2022). Porém no estudo o genótipo *Nr* apresentou os mesmos teores que o genótipo Micro-Tom (Figura 5), o que podemos inferir que a síntese de prolina não é influenciada apenas pelo ET existem outros mecanismos. O genótipo *Nr*, apresenta uma mutação no domínio de ligação ET do receptor de etileno. Assim, o receptor mutante não pode se ligar a ET e, como consequência, a sinalização de ET, que depende da inativação do receptor pela ligação do ligante, é bloqueada. (Zhong; Lin; Grierson, 2008).

Em resposta a baixa disponibilidade de água no solo, pode desencadear excesso de espécies reativas de oxigênio (EROs) no nível celular, afetando assim a homeostase redox da planta (Choudhury *et al.*, 2017) e para monitorar espécies reativas de oxigênio, MDA e H₂O₂ são considerados bons biomarcadores para detectar estresse oxidativo em plantas, atuando como mensageiros do estresse ambiental (Silva *et al.*, 2018).

O aumento do estresse oxidativo foi observado de maneira proeminente em todos os tratamentos do genótipo *Not* (Figura 6A), afetando assim seu crescimento e o desenvolvimento, resultando na morte das plantas do tratamento de 20% em menos de 60 dias (Figura 6A e Figura 6B). O peróxido de hidrogênio, é uma molécula reativa com meia-vida relativamente longa (1 ms), tem a capacidade de atravessar membranas celulares (Gratão *et al.*, 2005), assim seu dano é disseminado entre as células vegetais (Silva *et al.*, 2018).

Em relação a atividade antioxidante enzimática o genótipo *Not* em todos os tratamentos foi muito baixa em relação aos outros genótipos, as enzimas (CAT) e (APX), que realizam a degradação do peróxido de hidrogênio em oxigênio e água e a enzima (SOD) principalmente no tratamento de maior restrição hídrica ficaram bastante sobrecarregadas (Figura 6C, Figura 6D e Figura 6E), pois o déficit hídrico severo também pode reduzir a atividade de algumas enzimas chave no processo de eliminação das EROs (Peng *et al.*, 2016), o que pode ter afetado o crescimento e o desenvolvimento dessas plantas (Figura 7 e Figura 8).

A relação entre a atividade antioxidante e o ABA bem conhecido como um hormônio vegetal envolvido em coordenar as respostas ao estresse, particularmente em estresses abióticos pode explicar sua resposta genotípica, pois a falta da regulação positiva da biossíntese de ABA pode ser responsável pela atividade antioxidante reduzida consequentemente sua capacidade limitada de remoção de EROs sob estresse severo (Luo *et al.*, 2016; Petrovic *et al.*, 2021).

A maior atividade para SOD foi observada para *Epi* para o tratamento 20%, enquanto para CAT a maior atividade foi para os genótipos *Nr* tanto tratamento 40% e 60%, e os genótipos MT e *Nr* tratamento 20% e 40%, também apresentaram aumento na atividade de APX, segundo Silva e colaboradores (2018) as enzimas SOD, CAT e APX tem a capacidade de reduzir EROs pela desmutação de oxigênio singlete em H₂O₂ pela SOD, e posteriormente, a CAT e APX acelera a quebra do H₂O₂ em H₂O e gás oxigênio devido à alta afinidade com este substrato, a atividade de APX foi mais

de 100 vezes maior do que CAT em todos os genótipos. O estresse hídrico severo muitas vezes aumenta a atividade das enzimas SOD, APX e CAT, bem como a atividade antioxidante em plantas de tomate (Yuan *et al.*, 2016; Landi *et al.*, 2017).

Nesse estudo, os genótipos MT, *Nr* e *Epi*, apresentaram baixas concentrações para proteínas totais em resposta ao déficit hídrico, pois a deficiência hídrica pode promover a diminuição da concentração proteínas solúveis totais no tecido vegetal (Bista *et al.*, 2018), e isso está relacionado a vários fatores incluindo: (1) diminuição na assimilação de nitrogênio (Christophe *et al.*, 2011; Rouphael *et al.*, 2012); (2) diminuição da síntese proteica (Bradford; Hsiao, 1982; Gutschick; Bassirirad, 2003) aumentos na degradação de proteínas devido ao aumento do estresse oxidativo monitorado pelo aumento de MDA e H₂O₂, resultando na degradação da proteína solúvel (Hernandez *et al.*, 2012), porém, para *Not* apresentou altas concentrações em resposta a baixa disponibilidade de água no solo.

Em relação ao crescimento, no tratamento de 20% todos os genótipos apresentaram menor acúmulo de biomassa (Figura 7A), pois o déficit hídrico afeta o metabolismo das plantas, principalmente pela redução da atividade fotossintética, respiração e absorção de nutrientes, o que resultando em menor acúmulo de biomassa (Furlan *et al.*, 2020).

Quando a disponibilidade de água se torna limitada ao redor das raízes, o ABA envia um sinal para as folhas para evitar a perda de água diminuindo a transpiração pelo fechamento dos estômatos (Khatri; Rathore, 2019). Entretanto para o genótipo *Not* não conseguiu completar seu ciclo de vida (Figura 7B e Figura 7B), já que o mutante tem um fenótipo sensível ao estresse devido à deficiência de ABA e não fechar seus estômatos (Burbidge *et al.*, 1999).

No experimento, observamos que os frutos do genótipo *Not*, apresentaram tamanho menor, quando comparado independente de outros genótipos e tratamentos (Figura 8C). Sabe-se que o crescimento do fruto é, regulado pelos hormônios de crescimento (citocininas e auxinas), sendo estas últimas importantes para a expansão celular (Gillaspy; Ben-David; Gruissem, 1993). No estudo de Nitsch e colaboradores (2012) com mutantes duplos *flacca/Not*, os níveis de IAA não foram significativamente diferentes dos mutantes simples (*Not* e *flacca*) em comparação com os tipos selvagens, pode-se afirmar que níveis mais baixos de ABA nas frutas não se correlacionaram com mudanças nos níveis de auxinas.

No estudo de Sharp e colaboradores (2000) foi relatado que o crescimento vegetativo reduzido em *Not* e *flacca* é causado por níveis aumentados de etileno. O mesmo aconteceu para os mutantes duplos do experimento de Nitsch, isso sugere que, o ABA estimula o crescimento celular durante o crescimento por meio de um efeito negativo na síntese de etileno (Sharp *et al.*, 2000; Spollen *et al.*, 2000; Rodriguez *et al.*, 2010).

Os frutos coletados no experimento, não apresentaram sinais de podridão apical (Figura 8C), sendo bastante comum a incidência em tomates em situação de deficit hídrico, pois as principais causas da absorção limitada de cálcio dos frutos pelas raízes (Atkinson, 2014).

De acordo com o estudo que se utilizou de mutantes hormonais de tomateiro na sinalização hormonal nas respostas ao déficit hídrico, podemos concluir que a deficiência de ácido abscísico prejudica o crescimento/desenvolvimento/produtividade da planta, visto que este hormônio participa de uma teia de regulações importantes para o funcionamento das plantas. Enquanto para o etileno importante hormônio nas respostas ao estresse, a sua falta não foi tão expressiva quanto ao do ABA.

4.5 CONCLUSÕES

Em mutantes de tomateiro, o ABA manifesta alterações para tolerância à seca, mediante um efeito negativo na síntese de etileno. Sob restrição hídrica, o mutante *Epinastic* é mais produtivo quando comparado aos outros, podendo ser utilizado em programas de melhoramento genético. Além disso, as respostas fisiológicas e morfológicas identificadas neste estudo fornecem informações importantes para futuras pesquisas sobre a resposta antioxidante em plantas.

REFERÊNCIAS

- ABDALLA, M. M.; KHOSHIBAN, N. H. The influence of water stress on growth, relative water content, photosynthetic pigments, some metabolic and hormonal contents of two *Triticum aestivum* cultivars. **Journal of Applied Sciences Research**, [S. l.], v. 3, n. 12, p. 2062-2074, 2007.
- ALEXIEVA, V.; SERGIEV, I.; MAPELLI, S.; KARANOV, E. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant, Cell & Environment**, Malden, v. 24, n. 12, p. 1337-1344, 2001.

ATKINSON, C. Is xylem sap calcium responsible for reducing stomatal conductance after soil liming?. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 382, n. 1-2, p. 349-356, 2014.

BARBOSA, J. C.; MALDONADO JR, W. AgroEstat - Sistema para Análises Estatísticas de Ensaios Agronômicos, Versão 1.0. Departamento de Ciências Exatas - FCAV -UNESP - Campus de Jaboticabal, 2009.

BAYRAMOV, S.; GULIYEV, N. Changes in Rubisco activase gene expression and polypeptide content in *Brachypodium distachyon*. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 81, p. 61-66, 2014.

BASU, S.; RABARA, R. Absciscic acid-An enigma in the abiotic stress tolerance of crop plants. **Plant Gene**, [S. l.], v. 11, p. 90-98, 2017.

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and soil**, Dordrecht, v. 39, p. 205-207, 1973.

BEERS, R. F.; SIZER, I. W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. **Journal of Biological Chemistry**, Filadélfia, v. 195, p. 276-287, 1952.

BIELESKI, R. L.; TURNER, N. A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical biochemistry**, Paris, v. 17, n. 2, p. 278-293, 1966.

BISTA, D. R.; HECKATHORN, S. A.; JAYAWARDENA, D. M.; MISHRA, S.; BOLDT, J. K. Effects of drought on nutrient uptake and the levels of nutrient-uptake proteins in roots of drought-sensitive and-tolerant grasses. **Plants**, Basel, v. 7, n. 2, p. 28, 2018.

BLUM, A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. **Plant, cell & environment**, Malden, v. 40, n. 1, p. 4-10, 2017.

BRADFORD, K. J.; HSIAO, T. C. Physiological responses to moderate water stress. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H. Eds. **Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation** Springer: Berlin, Germany, 1982. p. 263-324.

BURBIDGE, A.; GRIEVE, T.M.; JACKSON, A.; THOMPSON, A.; MCCARTY, D. R.; TAYLOR, I. B. Characterization of the ABA-deficient tomato mutant notabilis and its relationship with maize Vp14. **The Plant Journal**, [S. l.], v. 17, n. 4, p. 427-431, 1999.

CANO, F. J.; LOPEZ, R.; WARREN, C. R. Implications of the mesophyll conductance to CO₂ for photosynthesis and water-use efficiency during long-term water stress and recovery in two contrasting Eucalyptus species. **Plant, Cell & Environment**, Malden, v. 37, n. 11, p. 2470-2490, 2014.

CARVALHO, R. F.; CAMPOS, M. L.; PINO, L. E.; CRESTANA, S. L.; ZSOGON, A.; LIMA, J. E.; BENEDITO, V. A.; PERES, L. E. P. Convergence of developmental mutants into a single tomato model system:'Micro-Tom'as an effective toolkit for plant development research. **Plant Methods**, Chichester, v. 7, p. 1-14, 2011.

CHEN, M.; ZHU, X.; ZHANG, Y.; DU, Z.; CHEN, X.; KONG, X.; SUN, W.; CHEN, C. Drought stress modify cuticle of tender tea leaf and mature leaf for transpiration barrier enhancement through common and distinct modes. **Scientific reports**, London, v. 10, n. 1, p. 6696, 2020.

CHIANG, F.; MAZDIYASNI, O.; AGHAKOUCHAK, A. Evidence of anthropogenic impacts on global drought frequency, duration, and intensity. **Nature communications**, [S. l.], v. 12, n. 1, p. 2754, 2021.

CHRISTOPHE, S.; JEAN-CHRISTOPHE, A.; ANNABELLE, L.; ALAIN, O.; MARION, P.; ANNE-SOPHIE, V. Plant N fluxes and modulation by nitrogen, heat and water stresses: a review based on comparison of legumes and non legume plants. In: SHANKER, A.; VENKATESWARLU, B. (Ed.). **Abiotic stress in plants—mechanisms and adaptations**, BoD—Books on Demand, 2011. p. 79-118.

CHOUDHURY, F. K.; RIVERO, R. M.; BLUMWALD, E.; MITTLER R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, [S. l.], v. 90, n. 5, p. 856-867, 2017.

DINNENY, J. R. Developmental responses to water and salinity in root systems. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, [S. l.], v. 35, p. 239-257, 2019.

DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. T.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, Washington, v. 28, n. 3, p. 350-356, 1956.

DRAKE, J. E.; POWER, S. A.; DUURSMA, R. A.; MEDLYN, B. E.; ASPINWALL, M. J.; CHOAT, B.; CREEK, D.; EAMUS, D.; MAIER, C.; PFAUTSCH, S.; SMITH, R. A.; TJOELKER, M. G.; TISSUE, D. T. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis for four tree species under drought: A comparison of model formulations. *Agricultural and Forest Meteorology*, [S. l.], v. 247, p. 454-466, 2017

ESHED, Y.; LIPPMAN, Z. B. Revolutions in agriculture chart a course for targeted breeding of old and new crops. **Science**, [S. l.], v. 366, n. 6466, p. eaax0025, 2019.

FAO - Food and Agriculture Organization of the United Nations. **The impact of disasters and crises on agriculture and food security**. FAO: Rome, Italy, 2018.

FARZAD, P.; MOHAMMAD, N.; MOGHADAM, H. R. T.; HOSSEIN, Z.; ALAHMADI, M. J. The effect of drought stress on the chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters and yield in the maize cultivars. **Journal of Biological Sciences**, [S. l.], v. 7, p. 841-847, 2007.

FUJINO, D. W.; BURGER, D.W.; YANG, S. F.; BRADFORD, K. J. Characterization of an ethylene overproducing mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. Cultivar VFN8). **Plant Physiology**, Rockville, v. 88, n. 3, p. 774-779, 1988.

FURLAN, A. L.; BIANUCCI, E.; GIORDANO, W.; CASTRO, S.; BECKER, D. F. Proline metabolic dynamics and implications in drought tolerance of peanut plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 151, p. 566-578, 2020.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. **Plant physiology**, Rockville, v. 59, n. 2, p. 309-314, 1977.

GILLASPY, G.; BEN-DAVID, H.; GRUISSEM, W. Fruits: a developmental perspective. **The Plant Cell**, Rockville, v. 5, n. 10, p. 1439, 1993.

GRATÃO, P. L.; POLLE, A.; LEA, P. J.; AZEVEDO, R. A. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. **Functional plant biology**, [S. l.], v. 32, n. 6, p. 481-494, 2005.

GU, B.; ZHANG, X.; BAI, X.; FU, B.; CHEN, D. Four steps to food security for swelling cities. **Nature**, London, v. 566, n. 7742, p. 31-33, 2019.

GURMANI, A.; BANO, A.; KHAN, S.; DIN, J.; ZHANG, J. Alleviation of salt stress by seed treatment with abscisic acid (ABA), 6-benzylaminopurine (BA) and chlormequat chloride (CCC) optimizes ion and organic matter accumulation and increases yield of rice ('Oryza sativa' L.). **Australian Journal of Crop Science**, Brisbane, v. 5, n. 10, p. 1278-1285, 2011.

GUTSCHICK, V. P.; BASSIRIRAD, H. Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. **New Phytologist**, Malden, v. 160, n. 1, p. 21-42, 2003.

HAZRATI, S.; TAHMASEBI, Z. S.; MODARRES, S. A. M.; MOKHTASSI, A. B.; NICOLA, S. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of Aloe vera L. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 106, p. 141-148, 2016.

HAZRATI, S.; TAHMASEBI, Z. S.; MODARRES, S. A. M.; MOKHTASSI, A. B.; MOHAMMADI, H.; NICOLA, S. Effects of zeolite and water stress on growth, yield and chemical compositions of Aloe vera L. **Agricultural Water Management**, [S. l.], v. 181, p. 66-72, 2017.

HEATH, R. L.; PACKER L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of biochemistry and biophysics**, [S. l.], v. 125, n. 1, p. 189-198, 1968.

HERDE, O.; CORTÉS, U. P.; WASTERNAK, C.; WILLMITZER, L.; FISAHN, J. Electric Signaling and *Pin2* Gene Expression on Different Abiotic Stimuli Depend on a Distinct Threshold Level of Endogenous Abscisic Acid in Several Abscisic Acid-Deficient Tomato Mutants. **Plant Physiology**, v. 119, n. 1, p. 213-218, 1999.

HOQUE, M. A.; OKUMA, E.; BANU, M. N.; NAKAMURA, Y.; SHIMOISHI, Y.; MURATA, Y. Exogenous proline mitigates the detrimental effects of salt stress more than exogenous betaine by increasing antioxidant enzyme activities. **Journal of Plant Physiology**, Netherlands, v. 164, n. 5, p. 553-561, 2007.

HOQUE, M. A.; BANU, M. N.; NAKAMURA, Y.; SHIMOISHI, Y.; MURATA, Y. Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells. **Journal of plant physiology**, Netherlands, v. 165, n. 8, p. 813-824, 2008.

HUSSAIN, M.; FAROOQ, S.; HASAN, W.; ALLAH, SUL.; TANVEER, M.; FAROOQ, M.; NAWAZ, A. Drought stress in sunflower: Physiological effects and its management through breeding and agronomic alternatives. *Agricultural water management*, [S. l.], v. 201, p. 152-166, 2018.

IQBAL, N.; UMAR, S.; KHAN, N. A. Nitrogen availability regulates proline and ethylene production and alleviates salinity stress in mustard (*Brassica juncea*). **Journal of Plant Physiology**, Netherlands, v. 178, p. 84-91, 2015.

ISLAM, M. M.; HOQUE, M. A.; OKUMA, E.; BANU, M. N.; SHIMOISHI, Y.; NAKAMURA, Y.; MURATA, Y. Exogenous proline and glycinebetaine increase antioxidant enzyme activities and confer tolerance to cadmium stress in cultured tobacco cells. **Journal of plant physiology**, Netherlands, v. 166, n. 15, p. 1587-1597, 2009.

JOSHI, R.; WANI, S. H.; SINGH, B.; BOHRA, A.; DAR, Z. A.; LONE, A. A.; PAREEK, A.; SINGLA-PAREEK, S. L. (2016) JOSHI, Rohit et al. Transcription factors and plants response to drought stress: current understanding and future directions. *Frontiers in plant science*, Lausanne, v. 7, p. 1029, 2016.

KARIMI, R.; ERSHADI, A. Role of exogenous abscisic acid in adapting of 'Sultana' grapevine to low-temperature stress. **Acta physiologiae plantarum**, Cracovia, v. 37, p. 1-11, 2015.

KAUSHAL, N.; GUPTA, K.; BHANDHARI, K.; KUMAR, S.; THAKUR, P.; NAYYAR, H. Proline induces heat tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) plants by protecting vital enzymes of carbon and antioxidative metabolism. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, [S. l.], v. 17, p. 203-213, 2011.

KHATRI, K.; RATHORE, M. S. Photosystem photochemistry, prompt and delayed fluorescence, photosynthetic responses and electron flow in tobacco under drought and salt stress. **Photosynthetica**, Prague, v. 57, n. 1, 2019.

KUMAR, M.; BIJO, A. J.; BAGHEL, R. S.; REDDY, C. R. K.; JHA, B. Selenium and spermine alleviate cadmium induced toxicity in the red seaweed *Gracilaria dura* by regulating antioxidants and DNA methylation. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 51, p. 129-138, 2012.

LANDI, S.; DE LILLO, A.; NURCATO, R.; GRILLO, S.; ESPOSITO, S. In-field study on traditional Italian tomato landraces: The constitutive activation of the ROS scavenging machinery reduces effects of drought stress. **Plant physiology and biochemistry**, New Delhi, v. 118, p. 150-160, 2017.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophyll and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembrances za Colowick S.P., Kaplan N.O. *In: Methods in Enzymology*. v. 148. San Diego – New York – Berkley – Boston – London – Sydney – Tokyo – Toronto: Academic Press, 1987, p. 350–382.

LUO, P.; SHEN, Y. X.; JIN, S. S.; CHENG, X.; WANG, Z.; LI, P. H.; ZHAO, J.; BAO, M. Z.; NING, G. G. Overexpression of *Rosa rugosa* anthocyanidin reductase enhances tobacco tolerance to abiotic stress through increased ROS scavenging and modulation of ABA signaling. **Plant Science**, Lausanne, v. 245, p. 35-49, 2016.

MEISSNER, R.; JACOBSON, Y.; MELAMED, S.; LEVYATUV, S.; SHALEV, G.; ASHRI, A.; ELKIND, Y.; LEVY A. A new model system for tomato genetics. **The Plant Journal**, Oxford, v. 12, n. 6, p. 1465-1472, 1997.

MINITAB. Minitab LLC, 2021. Minitab, Available at: <https://www.minitab.com>.

MISSION, L.; LIMOUSIN, J. M.; RODRIGUEZ, R.; LETTS, M. G. Leaf physiological responses to extreme droughts in Mediterranean *Quercus ilex* forest. **Plant, cell & environment**, Malden, v. 33, n. 11, p. 1898-1910, 2010.

MULHOLLAND, B. J.; TAYLOR, I. B.; JACKSON, A. C.; THOMPSON, A. J. Can ABA mediate responses of salinity stressed tomato. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 50, n. 1, p. 17-28, 2003.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and cell physiology**, Oxford, v. 22, n. 5, p. 867-880, 1981.

NITSCH, L.; KOHLEN, W.; OPLAAT, C.; CHARNIKHOVA, T.; CRISTESCU, S.; MICHEL, P.; WOLTERS-ARTS, M.; BOUWMEESTER, H.; MARIANI, C.; VRIEZEN, W. H.; RIEU, I. ABA-deficiency results in reduced plant and fruit size in tomato. **Journal of plant physiology**, Netherlands, v. 169, n. 9, p. 878-883, 2012.

PATTANAGUL, W. Exogenous abscisic acid enhances sugar accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress. **Asian Journal of plant sciences**, [S. l.], v. 10, n. 3, p. 212-219, 2011.

PELLESCHI, S.; GUY, S.; KIM, J. Y.; POINTE, C.; MAHE, A.; BARTHES, L.; LEONARDI, A.; PRIOUL, J. L. *Ivr2*, a candidate gene for a QTL of vacuolar invertase activity in maize leaves. Gene-specific expression under water stress. **Plant Molecular Biology**, [S. l.], v. 39, p. 373-380, 1999.

PENG, D.; WANG, X.; LI, Z.; ZHANG, Y.; PENG, Y.; LI, Y.; YAN, Y. NO is involved in spermidine-induced drought tolerance in white clover via activation of antioxidant enzymes and genes. **Protoplasma**, Wien, v. 253, p. 1243-1254, 2016.

PETROVIC, I.; JOVANOVIĆ, Z.; STIKIĆ, R.; MARJANOVIĆ, M.; SAVIĆ, S. Influence of Severe Drought on Leaf Response in ABA Contrasting Tomato Genotypes (Wild Type and *flacca* Mutant). **Biology and Life Sciences Forum**, [S. l.], v. 4, n. 1, p. 96, 2021.

POÓR, P.; GÉMES, K.; HORVÁTH, F.; SZEPESI, A.; SIMON, M. L.; TARI, I. Salicylic acid treatment via the rooting medium interferes with stomatal response, CO₂ fixation rate and carbohydrate metabolism in tomato, and decreases harmful effects of subsequent salt stress. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 13, n. 1, p. 105-114, 2011.

POKHREL Y.; FELFELANI, F.; FATO, Y.; BOULANGE, J.; BUREK, P.; GÄDEKE, A.; GERTEN, D.; GOSLING, S. N.; GRILLAKIS, M.; GUDMUNDSSON, L.; HANASAKI, N.; KIM, H.; KOUTROULIS, A.; LIU, J.; PAPADIMITRIOU, L.; SCHEWE, J.; SCHMIED, H. M.; STACKE, T.; TELTEU, C. E.; THIERY, W.; VELDKAMP, T.; ZHAO, F.; WADA, Y. Global terrestrial water storage and drought severity under climate change. **Nature Climate Change**, [S. l.], v. 11, n. 3, p. 226-233, 2021.

QIU, R.; LI, X.; HAN, G.; XIAO, J.; MA, X.; GONG, W. Monitoring drought impacts on crop productivity of the US Midwest with solar-induced fluorescence: GOSIF outperforms GOME-2 SIF and MODIS NDVI, EVI, and NIRv. **Agricultural and Forest Meteorology**, [S. l.], v. 323, p. 109038, 2022.

QIN, X. Q.; ZEEVAART, J. A. D. The 9-cis-epoxycarotenoid cleavage reaction is the key regulatory step of abscisic acid biosynthesis in water-stressed bean. **Proceedings of the National Academy of sciences**, Washington, v. 96, n. 26, p. 15354-15361, 1999.

REIS, A. R.; EL-RAMADY, H.; SANTOS, E. F.; GRATÃO, P. L.; SCHOMBURG, L. Overview of selenium deficiency and toxicity worldwide: affected areas, selenium-related health issues, and case studies. In: PILON-SMITS E. A.; WINKEL, L. H. [LIN](#), Z. Q. **Selenium in plants: molecular, physiological, ecological and evolutionary aspects**, Springer, 2017. p. 209-230.

REIS, H. P. G.; BARCELOS, J. P. Q.; JUNIOR, E. F.; SANTOS, E. F.; SILVA, V. M.; MORAES, M. F.; PUTTI, F. F.; REIS, A. R. Agronomic biofortification of upland rice with selenium and nitrogen and its relation to grain quality. **Journal of Cereal Science**, [S. l.], v. 79, p. 508-515, 2018.

RESCO, V.; IGNACE, D. D.; SUN, W.; HUXMAN, T. E.; WELTZIN, J. F.; WILLIAMS, D. GChlorophyll fluorescence, predawn water potential and photosynthesis in precipitation pulse-driven ecosystems—implications for ecological studies. **Functional Ecology**, [S. l.], v. 22, n. 3, p. 479-483, 2008.

RODRIGUEZ, J. A. M.; MORCILLO, R. L.; VIERHEILIG, H.; OCAMPO, J. A.; MÜLLER, J. L. J. M.; GARCÍA, G. J. M. Mycorrhization of the *notabilis* and *sitiens* tomato mutants in relation to abscisic acid and ethylene contents. **Journal of Plant Physiology**, Netherlands, v. 167, n. 8, p. 606-613, 2010.

ROUPHAEL, Y.; CARDARELLI, M.; SCHWARZ, D.; FRANKEN, P.; COLLA G. Effects of drought on nutrient uptake and assimilation in vegetable crops. In: RUIZ-LOZANO, J. M.; PORCEL, R.; BÁRZANA, G.; AZCÓN, R.; AROCA, R. **Plant responses to drought stress: from morphological to molecular features**, Springer: Berlin, Germany, 2012. p. 171-195.

SANTOS, V. A. H. F. D.; FERREIRA, M. J.; RODRIGUES, J. V. F. C.; GARCIA, M. N.; CERON, J. V. B.; NELSON, B. W.; SALESKA, S. R. Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. *Global Change Biology*, [S. l.], v. 24, n. 9, p. 4266-4279, 2018.

SCHWALM, C. R.; ANDEREGG, W. RL, MICHALAK, A. M.; FISHER, J. B.; BIONDI, F.; KOCH, G.; LITVAK, M.; OGLE, K.; SHAW, J. D.; WOLF, A.; HUNTZINGER, D. N.; SCHAEFER, K.; COOK, R.; WEI, Y.; FANG, Y.; HAYES, D.; HUANG, M.; JAIN, A.; TIAN, H. Global patterns of drought recovery. **Nature**, London, v. 548, n. 7666, p. 202-205, 2017.

SHARMA, A.; SHAHZAD, B.; KUMAR, V.; KOHLI, S. K.; SIDHU, G. P. S.; BALI, A. S.; HANDA, N.; KAPOOR, D.; BHARDWAJ, R.; ZHENG, B. Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress. **Biomolecules**, v. 9, n. 7, p. 285, 2019.

SHARP, R. E.; LENOBLE, M. E.; ELSE, M. A.; THORNE, E. T.; GHERARDI, F. Endogenous ABA maintains shoot growth in tomato independently of effects on plant water balance: evidence for an interaction with ethylene. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 51, n. 350, p. 1575-1584, 2000.

SILVA, V. M.; BOLETA, E. H. M.; LANZA, M. G. D. B.; MARTINS, J. J. T. L.; SANTOS, E. F.; SANTOS, F. L. M.; PUTTI, F. F.; JUNIOR, E. F.; WHITE, P. J.; BROADLEY, M. R.; CARVALHO, H. W. P.; REIS, A. R. SILVA, Vinícius Martins et al. Physiological, biochemical, and ultrastructural characterization of selenium toxicity in cowpea plants. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 150, p. 172-182, 2018.

SPOLEN, W. G.; NOBLE, M. E. L.; SAMUELS, A. D.; BERNSTEIN, N.; SHARP, R. E. Absciscic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. **Plant Physiology**, Rockville, v. 122, n. 3, p. 967-976, 2000.

STEWART, C.R.; VOETBERG, G. Absciscic acid accumulation is not required for proline accumulation in wilted leaves. **Plant Physiology**, v. 83, p. 747-749, 1987.

TAYLOR, I. B.; BURBIDGE, A.; THOMPSON, A. J. Control of absciscic acid synthesis. **Journal of experimental Botany**, Oxford, v. 51, n. 350, p. 1563-1574, 2000.

TRINKA, M.; HLAVINKA, P.; SEMENOV, M. A. Adaptation options for wheat in Europe will be limited by increased adverse weather events under climate change. *Journal of the Royal Society Interface*, [S. l.], v. 12, n. 112, p. 20150721, 2015.

TROUVERIE, J.; JOUBERT, S. C.; THEVENOT, C.; JACQUEMOT, M. P.; PRIOUL, J. L. Regulation of vacuolar invertase by absciscic acid or glucose in leaves and roots from maize plantlets. **Planta**, Berlin, v. 219, p. 894-905, 2004.

TROUVERIE, J.; THÉVENOT, C.; ROCHER, J. P.; SOTTA, B.; PRIOUL, J. L. The role of absciscic acid in the response of a specific vacuolar invertase to water stress in the adult maize leaf. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, n. 390, p. 2177-2186, 2003.

ULLAH, A.; MANGHWAR, H.; SHABAN, M.; KHAN, A. H.; AKBAR, A.; ALI, U.; ALI, E.; FAHAD, S. Phytohormones enhanced drought tolerance in plants: a coping strategy. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 25, p. 33103-33118, 2018.

VAN HANDEL, E. Direct microdetermination of sucrose. *Analytical biochemistry*, Paris, 22, n. 2, p. 280-283, 1968.

VISHWAKARMA, K.; UPADHYAY, N.; KUMAR, N.; YADAV, G.; SINGH, J.; MISHRA, R. K.; KUMAR, V.; VERMA, R.; UPADHYAY, R. G.; PANDEY, M.; SHARMA, S. Absciscic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 8, p. 161, 2017.

WANG, Z. Y.; YANG, Y. C.; YADAV, V.; ZHAO, W.; HE, Y. P.; ZHANG, X.; WEI, C. H. Drought-induced proline is mainly synthesized in leaves and transported to roots in watermelon under water deficit. **Horticultural Plant Journal**, v. 8, n. 5, p. 615-626, 2022.

WINGLER, A.; ROITSCH, T. Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 10, p. 50-62, 2008.

WILKINSON, J. Q.; LANAHAHAN, M. B.; YEN, H. C.; GIOVANNONI, J. J.; KLEE, H. J. An ethylene-inducible component of signal transduction encoded by Never-ripe. **Science**, [S. l.], v. 270, n. 5243, p. 1807-1809, 1995.

XU, Z.; WANG, J.; ZHEN, W.; SUN, T.; HU, X. Absciscic acid alleviates harmful effect of saline–alkaline stress on tomato seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 175, p. 58-67, 2022.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C.; RICKETTS, R. E. The determination of amino-acids with ninhydrin. **Analyt**, Notre Dame, v.80, n.948, p.209-214, 1955.

YORK, L. M.; CARMINATI, A.; MOONEY, S. J.; RITZ, K.; BENNETT, M. J. The holistic rhizosphere: integrating zones, processes, and semantics in the soil influenced by roots. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 67, n. 12, p. 3629-3643, 2016.

YUAN, X. K.; YANG, Z. Q.; LI, Y. X.; LIU, Q.; HAN, W. Effects of different levels of water stress on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of greenhouse tomato. **Photosynthetica**, Prague, v. 54, n. 1, p. 28-39, 2016.

ZAFAR, S.; ASHRAF, M. Y.; SALEEM, M. Shift in physiological and biochemical processes in wheat supplied with zinc and potassium under saline condition. **Journal of Plant Nutrition**, [S. l.], v. 41, n. 1, p. 19-28, 2018.

ZHONG, S.; LIN, Z.; GRIERSON, D. Tomato ethylene receptor–CTR interactions: visualization of NEVER-RIPE interactions with multiple CTRs at the endoplasmic reticulum. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 59, n. 4, p. 965-972, 2008.

ZULFIQAR, F.; AKRAM, N. A.; ASHRAF, M. Osmoprotection in plants under abiotic stresses: New insights into a classical phenomenon. **Planta**, Berlin, v. 251, p. 1-17, 2020.

4 CAPÍTULO II. RESPOSTA DE MUTANTES DE TOMATEIRO COM APLICAÇÃO FOLIAR DE SELÊNIO E SILÍCIO AO DÉFICIT HÍDRICO

RESUMO

Os efeitos positivos da aplicação foliar de Selênio (Se) e Silício (Si) em plantas sob condição de déficit hídrico são de grande relevância, pois ocasiona melhoria dos atributos físico-bioquímicos, sistemas de defesa antioxidante, crescimento e produtividade das culturas. Essa pesquisa teve como objetivo validar os efeitos de Se e Si separados e em conjunto sob uma condição de deficiência hídrica no crescimento, composto osmoprotetor, sistema antioxidante e produtividade em mutantes hormonais de tomateiro. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado (DIC) com 16 repetições. Disposto em esquema fatorial 4×4 , sendo quatro mutantes hormonais de tomateiro [Micro-Tom (MT), *Notabilis* (Not), *Never-ripe* (Nr) e *Epinastic* (Epi)] e três formas de aplicação de elementos benéficos [selênio (Se), silício (Si), (Se+Si) e controle]. Em comparação com o controle seria apenas o déficit hídrico sem a suplementação de Se, Si e Se+Si, o déficit hídrico ($P \leq 0,05$) reduziu significativamente os pigmentos fotossintéticos, no entanto aumentou para *Epi*, o nível de açúcares solúveis foi alto para o *Nr* e prolina para *Not*. A suplementação com Se+Si, influenciou de forma positiva, aumentando os pigmentos fotossintéticos, reduzindo o nível de H_2O_2 para *Not*, apresentando alta atividade para CAT, APX e alta produtividade. Portanto, este tratamento combinado é recomendado para aliviar os efeitos do déficit hídrico. O Se e Si tem um alto potencial relacionados à defesa, produção de enzimas antioxidantes e compostos osmoprotetores.

Palavras-Chave: hormônios; selênio; silício; produtividade.

RESPONSE OF TOMATO MUTANTS TO WATER DEFICIT WITH FOLIAR APPLICATION OF SELENIUM AND SILICON

ABSTRACT

The positive effects of foliar application of Selenium (Se) and Silicon (Si) on plants under water deficit conditions are of great relevance, as it leads to improvements in physical-biochemical attributes, antioxidant defense systems, crop growth and productivity. This research aimed to validate the effects of Se and Si separately and together under a condition of water deficiency on growth, osmoprotective compound, antioxidant system and productivity in tomato hormonal mutants. The experimental design was completely randomized (DIC) with 16 replications. Arranged in a 4 × 4 factorial scheme, with four tomato hormonal mutants [Micro-Tom (MT), *Notabilis* (*Not*), *Never-ripe* (*Nr*) and *Epinastic* (*Epi*)] and three forms of application of beneficial elements [selenium (Se), silicon (Si), (Se+Si) and control]. Compared to the control, only the water deficit without Se, Si and Se+Si supplementation, the water deficit ($P \leq 0.05$) significantly reduced photosynthetic pigments, however it increased for *Epi*, the level of soluble sugars was also for *Nr* and proline for *Not*. Supplementation with Se+Si had a positive influence, increasing photosynthetic pigments, reducing the level of H_2O_2 to *Not*, showing high activity for CAT, APX and high productivity. Therefore, this combined treatment is recommended to alleviate the effects of water deficit. Se and Si have a high potential related to defense, production of antioxidant enzymes and osmoprotective compounds.

Keywords: hormones; selenium; silicon; productivity.

4.1 INTRODUÇÃO

As plantas cultivadas são frequentemente expostas a condições adversas que afetam seu crescimento e produtividade. Dentre os diversos tipos de estresses ambientais, a seca é considerada a mais impactante, geralmente se desenvolve lentamente, deixando efeitos permanentes mesmo após sua interrupção (You *et al.*, 2022).

A frequente ocorrência de secas tornou-se um problema ambiental de grande destaque no mundo, pois limita a produtividade das culturas e consequentemente afeta a segurança alimentar global (Gupta, Rico-Medina; Caño-Delgado 2020; Xu, Guo; Liu, 2022). Acredita-se que as pressões ambientais adversas diminuam a produtividade das culturas em 50-70% (Kumar *et al.*, 2012), que podem chegar a bilhões de dólares anualmente em todo o mundo (Tardieu *et al.*, 2014; Aon, 2015).

O Selênio (Se) é um microelemento utilizado por animais (Rayman, 2012), e em relação a essencialidade do Se em plantas ainda não foi confirmada (Germ, Krefte; Osvald, 2005). No entanto, efeitos benéficos ocorreram em concentrações adequadas, como: aumento da produtividade (Boldrin *et al.*, 2013); acúmulo de biomassa e carboidratos (Lara *et al.*, 2019); maior atividade de enzimas antioxidantes (Feng *et al.*, 2016; Ravello *et al.*, 2022), aumento da taxa fotossintética (Andrade *et al.*, 2018). Além desses efeitos, estudos recentes mostraram que a aplicação de Se em baixas concentrações pode aumentar a tolerância de plantas expostas a diversos estresses abióticos (Kumar *et al.*, 2012; Reis *et al.*, 2017; Reis *et al.*, 2018; Andrade *et al.*, 2018; Ravello *et al.*, 2022).

Nas últimas décadas, o Silício (Si) também ganhou atenção considerável, pois demonstrou aumentar a tolerância das plantas a estresses bióticos e abióticos (Coskun *et al.*, 2019). O Si apresenta papéis versáteis na melhoria do crescimento das plantas, melhorando os parâmetros morfológicos, processos fotossintéticos, fixação de nitrogênio, qualidade e produtividade da cultura (MIR *et al.*, 2020).

O Si foi classificado como um elemento benéfico pelo International Plant Nutrition Institute (IPNI) com base no papel pragamático que desempenha nas plantas. Esse elemento atenua o déficit hídrico em várias culturas, como arroz, trigo, milho, tomate, sorgo, cana-de-açúcar e fava (Gong; Chen 2012; Liu *et al.*, 2014; Desoky *et al.*, 2020; Khan *et al.*, 2020a; Khan *et al.*, 2020b; Verma *et al.*, 2020), o que

se deve em grande parte por ajuste osmótico e estimulação do sistema de defesa antioxidante (Tripathi *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2018).

No estudo realizado por Ahmed, Asif e Hassan (2014) a aplicação de Si na forma K_2SiO_3 em sorgo melhorou notavelmente o crescimento, o potencial hídrico foliar, o índice de área foliar, o conteúdo SPAD de clorofila e a taxa de transpiração, sugerindo que o Si pode ser praticado como um nutriente significativo para mitigar o estresse abiótico. No entanto, o mecanismo exato de ação do Si não foi claramente definido até agora. De acordo com Chen *et al.* (2018), o Si pode contribuir para iniciar processos permitindo que a planta supere barreiras na absorção de água ou elimine perdas excessivas de água.

Portanto, estudos que demonstrem os efeitos positivos da aplicação foliar de Se e Si em plantas sob condição de déficit hídrico são de grande relevância. Este estudo teve como objetivo validar os efeitos de Se e Si separados e em conjunto sob uma condição de deficiência hídrica no crescimento, composto osmoprotetor, sistema antioxidante e produtividade em mutantes hormonais de tomateiro.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1 Materiais vegetais

Para o estudo foram utilizados quatro mutantes hormonais introgrididos da cultivar de Micro-Tom (MT) (Meissner *et al.*, 1997; Carvalho *et al.*, 2011) como descritos na Tabela 4.

Tabela 5 - Relação de mutantes hormonais introgridos na cultivar de Micro-Tom utilizado nesse estudo

Mutantes	Classe hormonal	Efeito	Função gênica	Fenótipo	Referência
<i>Never ripe</i> (Nr)	Etileno	Baixa sensibilidade	Defectivo para receptor de etileno	Frutos não amadurecem totalmente. Retenção de pétalas e anteras não senescentes	Wilkinson et al. 1995
<i>Epinastic</i> (Epi)	Etileno	Alta produção	Função gênica desconhecida	Epinastia severa, caules e pecíolos dilatados e raízes muito ramificadas	Fujino et al. 1988 ^a
<i>Notabilis</i> (Not)	Ácido abscísico	Deficiente	Defectivo para enzima NCED a qual cliva carotenoides	Folhas pequenas que tendem a murchar sob o sol seco e ensolarado levando a necrose, principalmente nas margens	Burbidge et al. 1999
Micro-tom (MT)	-----	-----	-----	Tamanho anão	Carvalho et al. 2011

Fonte: Elaborado pelo autor

Legenda: *Never-ripe* (Nr), *Epinastic* (Epi), *Notabilis* (Not) e Micro-Tom (MT).

4.2.2 Condições de crescimento e desenho experimental

Sementes de todos os genótipos descritos na Tabela 4 foram germinadas em uma mistura 1:1 de substrato e vermiculita expandida (Carvalho *et al.*, 2011) em bandejas de isopor, 10 dias da emergência das mudas, essas foram transplantadas para vasos com capacidade de 415 ml e passaram por um período de adaptação na capacidade de campo (CAD) de 80% por 15 dias.

Após o período de adaptação, realizou-se a aplicação foliar de atenuantes, Na₂SeO₄ (selenato de sódio) 5mg/L Se, K₂O₃Si (silicato de potássio) 1g/L Si e selênio+silício (as mesmas doses da aplicação individual em conjunto) e logo sucedeu aos tratamentos de déficit hídrico de 40% (CAD) com 16 repetições-foram realizados até o final do ciclo de vida do tomateiro de 90 a 120 dias. As plantas foram cultivadas em câmara de crescimento a 25°C, fotoperíodo de 12 horas e 80% de umidade.

A adubação de macronutrientes foi realizada de acordo com o boletim 100 (1988) para tomate estaqueado, em dois momentos o primeiro para o transplante e o

último no florescimento. Com as seguintes medidas: ureia 0.026 g N/vaso, super fosfato simples 0.941 g de P/vaso e cloreto de potássio 0,1 g K/vaso.

Após 17 dias de tratamento de déficit hídrico foi realizada a segunda aplicação foliar dos atenuantes. As análises bioquímicas foram realizadas em 21 dias de tratamento, enquanto para produtividade foram realizadas no final do ciclo de vida.

O solo foi coletado na área experimental da Universidade Estadual Paulista, campus Tupã de acordo com a análises físico-químicas (Tabela 5) e de textura (Tabela 6), o solo utilizado é do tipo arenoso a correção do pH foi realizada utilizando o calcário calcítico de acordo com o boletim 100 (Tabela 7). Todo solo utilizado no experimento foi seco em estufa a 60 °C, a fim de retirar toda a umidade para a condução do experimento.

Tabela 6 - Análise físico-química do solo

g/dm ³	aCl ₂	mmolc/dm ³					%		
MO	pH	H+Al	Al	SB	CTC	V	Ca/CTC	Mg/CTC	M
13	4,6	18	3	9,4	27,4	34	15	15	24
mmolc/dm ³					mg/dm ³				
K	Ca	Mg	P-resina	S-SO ₄	B	Cu	Fe	Mn	Zn
1,4	4	4	4	2	0,05	0,6	40	14,2	0,6

Fonte: Elaborado pelo autor

Tabela 7 - Análise de textura do solo.

Areia			Argila	Silte	Umidade	Textura do Solo
Grossa	Fina	Total (g Kg ⁻¹)				
-	-	915	38	48	-	Arenosa

Fonte: Elaborado pelo autor.

Tabela 8 - Boletim técnico 100. Recomendações de Adubação mineral para o Estado de São Paulo. Tomate estaqueado, com espaçamento de 1,0 x 0,8m

Nitrogênio (N, kg/ha)	P resina, mg/dm ³			K ⁺ trocável, mmol _c /dm ³		
	0-25	26-60	>60	0-1,5	1,6-3,0	>3,0
	P ₂ O ₅ , kg/há			K ₂ O, kg/há		
60	800	500	300	300	200	100
	B, mg/dm ³			Zn, mg/dm ³		
	0-0,20	0,26-0,60	>0,60	0-0,5	0,5-1,2	>1,2
	B, kg/há			Zn, kg/há		
	3	1	0	5	3	0

Fonte: Elaborado pelo autor.

Observações: Aplicar calcário para elevar a saturação por base a 80% e o teor de magnésio ao mínimo de 9 mmol_c/dm³; Empregar de 20 a 30t/ha de esterco de curral de bem curtido ou composto, ou 5 a 8 t/há de esterco de galinha curtido. Acrescentar à adubação de plantio 20 a 40 kg/ha de S. Adubação mineral de cobertura: Aplicar de 200 a 300 kg/ha de N e 120 a 240 kg/ha de K₂O, parcelado de 4 a 6 vezes, com intervalo de 15 a 20 dias entre as aplicações.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado (DIC) com 16 repetições. Disposto em esquema fatorial 4 × 4, sendo quatro mutantes hormonais de tomateiro [Micro-Tom (MT), *Notabilis* (Not), *Never-ripe* (Nr) e *Epinastic* (Epi)] e três formas de aplicação de elementos benéficos [selênio (Se), silício (Si), (Se+Si) e controle]. A interação dos papéis defensivos do selênio (Se), silício (Si) e (Se+Si) e controle foram aplicados nos genótipos de tomateiro cultivados todos sob déficit hídrico com 40% da capacidade de campo (CAD).

4.2.3 Variáveis analisadas

4.2.3.1 Pigmentos fotossintéticos

Para quantificar os pigmentos fotossintéticos, 0,5 g de folhas frescas foram misturadas com 5 mL de acetona 80% (v/v). Os tubos foram mantidos a 4 °C por 24 horas. A concentração de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total, carotenoides e feofitinas foram quantificadas pelo método espectrofotométrico proposto por (Lichtenthaler, 1987), utilizando material vegetal fresco armazenado em extrato acetona 80%.

4.3.3.2 Análise de enzimas antioxidantes e estresse oxidativo

Para a determinação da concentração de proteínas solúveis e atividade da superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX), aproximadamente 0,25 g de material vegetal congelado foi pesado, moído e macerados em almofariz de porcelana com nitrogênio líquido. No material macerado, 1 mL de tampão fosfato de potássio 100 mM pH 7,5 contendo 1 mM de ácido etilenodiaminotetracético (EDTA), 3 mM ditioneitol (DTT) e 4% (p/v) de polivinilpolipirrolidona (PVPP) foi adicionado e misturado com a amostra vegetal, utilizando a metodologia descrita por Silva *et al.* (2018). O material foi homogeneizado em vortex e depois centrifugado a 9000 rpm por 20 min a 4°C. O sobrenadante foi utilizado para quantificação de proteína solúvel e determinação das atividades de SOD, CAT e APX.

4.3.3.3 Atividade de superóxido dismutase (SOD, EC: 1.15.1.1)

A atividade da superóxido dismutase foi medida conforme descrito por Giannopolitis e Ries (1977). Uma câmara de reação foi usada sob uma lâmpada fluorescente de 15 W a 25°C. Para a reação enzimática, 50 µL do sobrenadante foi misturado com 2 mL de 50 mM de tampão de fosfato de potássio pH 7,8 (50 mM), 250 µL de 13 mM de metionina (13 mM), 200 µL de 75 mM de nitroazul de tetrazólio (NBT) (75 mM), 200 µL de 0,1 mM EDTA (0,1 mM) e 250 µL de 2 µM de riboflavina (2 µM). As amostras foram homogeneizadas por vortex e mantidas dentro da caixa iluminada por 25 min. Em seguida, as amostras foram novamente homogeneizadas e registradas para leitura de absorbância em $\lambda = 560$ nm em espectrofotômetro. Os resultados foram expressos em proteína U SOD mg⁻¹.

4.3.3.4 Atividade da catalase (CAT, EC: 1.11.1.6)

A atividade da catalase foi determinada monitorando a degradação do H₂O₂ de acordo com o método descrito por Beers (1952). Para medir a reação enzimática, 20 µL de sobrenadante foi misturado com 3 mL de tampão fosfato de potássio 100 mM pH 7,5 (100 mM) e 25 µL de 30% (v/v) H₂O₂ (30%). A solução foi imediatamente homogeneizada e a decomposição do H₂O₂ foi determinada a 25°C usando um

espectrofotômetro a $\lambda = 240$ nm. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de proteína.

4.3.3.5 Atividade de peroxidase de ascorbato (APX, EC: 1.11.1.11)

A atividade da ascorbato peroxidase foi determinada de acordo com Nakano e Asada (1981). Para medir a reação enzimática, 100 μL de sobrenadante foi misturado com 600 μL de tampão fosfato de potássio 80 mM, pH 7,0, 100 μL de ascorbato 5 mM, 100 μL de EDTA 1 mM com posterior incubação em banho-maria a 30°C por 5 min no escuro, então 100 μL de 1 mM H_2O_2 foi adicionado com uma leitura de absorbância imediata em $\lambda = 290$ nm. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de proteína.

4.3.3.6 Proteínas solúveis totais

A concentração de proteínas solúveis foi determinada de acordo com (BRADFORD; HSIAO, 1982) para calcular a atividade específica de SOD, CAT e APX. A determinação foi feita misturando 20 μL de sobrenadante com 1 mL de reagente de Bradford. Após 10 minutos de espera, uma leitura de absorbância foi feita em $\lambda = 595$. A concentração de proteína foi calculada com base em uma curva padrão de BSA (“albumina de soro bovino”), os resultados foram expressos em mg g^{-1} MF (massa fresca).

4.3.3.7 Peróxido de hidrogênio

A concentração de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) foi determinada de acordo com Alexieva *et al.* (2001). Aproximadamente 200 mg de material vegetal congelado foram pesados e moídos em almofariz de porcelana com nitrogênio líquido. No material vegetal macerado triturado foi adicionado misturado com 2 mL de ácido tricloroacético (TCA) 0,1% (m/v) e mantido em tubo Eppendorf. O material foi homogeneizado por vortex e centrifugado a 10.000 rpm por 15 min a 4 °C. Em seguida, 200 μL de sobrenadante foi coletado e misturado com 200 μL de tampão fosfato de potássio 100 mM pH 7,5 (100 mM) e 800 μL de iodeto de potássio (1 M). As amostras foram colocadas no gelo por 1 h. Após aquecimento à temperatura ambiente, as

leituras de absorbância foram feitas em $\lambda = 390$ nm em um espectrofotômetro. A concentração de H_2O_2 foi calculada com base em uma curva padrão e os resultados expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF.

4.3.3.8 Peroxidação lipídica

A peroxidação lipídica foi medida de acordo com Heath e Packer (1968). Amostras de folhas (0,2 g) foram moídas em almofariz de porcelana com nitrogênio líquido. O material moído foi misturado com 2 mL de ácido tricloroacético (TCA) a 0,1% (m/v) + polivinilpolipirrolidona (PVPP) a 20% (m/v). O material foi homogeneizado por vortex e centrifugado a 10.000 rpm por 15 min a 4 °C. A reação foi realizada misturando 250 μL de sobrenadante com 1 mL de solução de ácido tricloroacético a 20% (m/v) + ácido tiobarbitúrico a 0,5% (m/v). As amostras foram mantidas em banho seco a 95°C por 30 minutos, depois transferidas para uma caixa contendo gelo por 10 minutos. Em seguida, o material foi novamente centrifugado a 10.000 rpm por 10 min. As leituras das amostras foram feitas em $\lambda = 535$ e 600 nm. As leituras das amostras foram feitas em $\lambda = 535$ e 600 nm, respectivamente. Os resultados foram expressos em nmol MDA g^{-1} MF.

4.3.3.9 Açúcar total e sacarose

Para análise de sacarose e açúcares totais, amostras de folhas foram extraídas de acordo com Bieleski e Turner (1966). Para a extração, 0,125 g de material vegetal foi moído em almofariz e pilão de porcelana e misturado com 1,25 mL de solução de MCW (60% metanol, 25% clorofórmio e 15% água) e mantido em geladeira por 24 horas a 4°C. O material foi agitado em vórtex e centrifugado a 10.000 rpm por 10 minutos a 4°C. Em outro tubo, 4 mL de sobrenadante de extrato de MCW foi transferido e misturado com 1,5 mL de água deionizada clorofórmio e 1 mL de clorofórmio. Após a separação de fases, a concentração de açúcares totais, sacarose, nitrato e aminoácidos foram determinadas usando a fase solúvel em água.

Para quantificar os açúcares totais, 10 μL de sobrenadante foi misturado com 250 μL de fenol a 5% (m/v) e 1 mL de ácido sulfúrico concentrado (Dubois *et al.*, 1956). A mistura foi agitada em vórtex e após resfriamento até a temperatura ambiente, a

absorbância das amostras foi lida em $\lambda = 490$ nm. Os resultados foram expressos em mg g^{-1} MF.

Para quantificar a sacarose, 10 μL de sobrenadante foi misturado com 250 μL de 30% (m/v) KOH e 1 mL de ácido sulfúrico concentrado (Van Handel, 1967). A mistura foi agitada em vórtex e aquecida em estufa a 100 °C por 10 min. Após resfriamento até a temperatura ambiente, a absorbância foi lida em $\lambda = 490$ nm usando um espectrofotômetro. Ambas as quantificações foram realizadas usando uma curva padrão de sacarose. Os resultados para açúcares totais e sacarose foram expressos em mg g^{-1} MF.

4.3.3.10 Aminoácidos

A concentração total de aminoácidos livres foi medida de acordo com Yemm, Cocking e Ricketts (1955). Do extrato solúvel em água de MCW, uma alíquota de 60 μL foi removida e misturada com 100 μL de citrato de sódio 0,2 M, 40 μL de 5% (m/v) de ninidrina em éter monometílico de etileno glicol e 200 μL 0,2 mM KCN. A solução foi misturada e incubada aquecida a 100°C por 15 min e depois resfriada por 10 min em água. Em seguida, 200 μL de álcool etílico a 60% (v/v) foi adicionado para interromper a reação e lido em $\lambda = 570$ nm registrado usando um espectrofotômetro em $\lambda = 570$ nm. Os aminoácidos solúveis totais foram calculados com base em uma curva de calibração padrão de metionina de metionina. Os resultados foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF.

4.3.3.11 Prolina

Tecidos foliares 0,5 g (penúltimo trofólio) foram moídos com nitrogênio e homogeneizados em 10 mL de ácido sulfosalicílico a 3% (p/v). Após as reações químicas, a quantificação de prolina foi realizada pela leitura da absorbância a 520 nm, em espectrofotômetro, as leituras foram plotadas em uma planilha com curva padrão de prolina, e os resultados são expressos em $\mu\text{mol prolina g}^{-1}$ de massa fresca de acordo com o método descrito por (Bates; Waldren; Teare, 1973).

4.3.3.12 Produtividade

No final do ciclo de vida dos tomateiros, os frutos foram colhidos pesados afins de avaliar a produtividade dos genótipos em diferentes tratamentos.

4.3.3.13 Determinação de biomassa

Ao final do experimento, foram determinadas as massas secas e frescas da parte aérea e radicular, para tanto, as plantas foram retiradas dos vasos e lavadas para separação completa do solo, utilizando a balança de precisão, foi obtido a massa das amostras vegetais dos tratamentos.

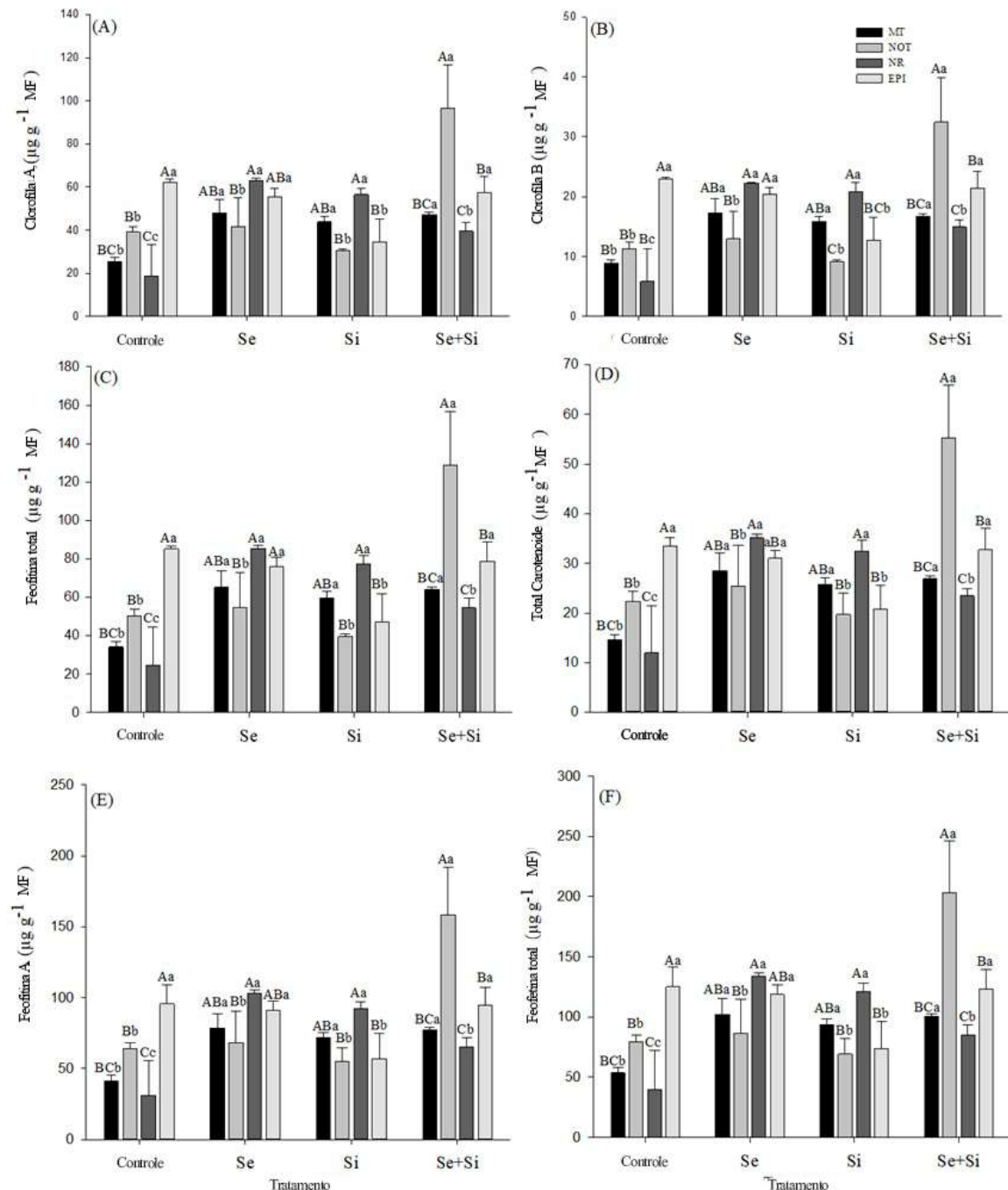
4.2.4 Análise estatística

Os resultados foram inicialmente submetidos ao teste de Outlier de Gurbbs e de normalidade de Shapiro-Wilk. As análises estatísticas foram calculadas no software MinitabLLC (2021) e a análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Tukey (em $P \leq 0,05$) no software AgroEstat® (Barbosa; Maldonado, 2009) e os gráficos foram criados no software SigmaPlot 12.5 (Systat Software Ins, San Jose, CA, USA).

4.3 RESULTADOS

O conteúdo dos pigmentos fotossintéticos no tratamento controle apresentaram baixos teores para os genótipos (MT, *Not* e *Nr*) (Figura 10), enquanto para o genótipo *Epi* apresentou altas concentrações, como por exemplo $60 \mu\text{g g}^{-1}$ MF na análise em clorofilas a com $60 \mu\text{g g}^{-1}$ MF e para o tratamento de Se+Si o genótipo *Not* se destacou por apresentar altas concentrações quando comparado com os demais genótipos e com os outros tratamentos, como por exemplo na análise em clorofilas a com $100 \mu\text{g g}^{-1}$ MF.

Figura 10 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si sobre os pigmentos fotossintéticos, clorofila a, clorofila b, clorofila total, feofitina a, feofitina total e carotenóides em folhas de genótipos de tomateiro

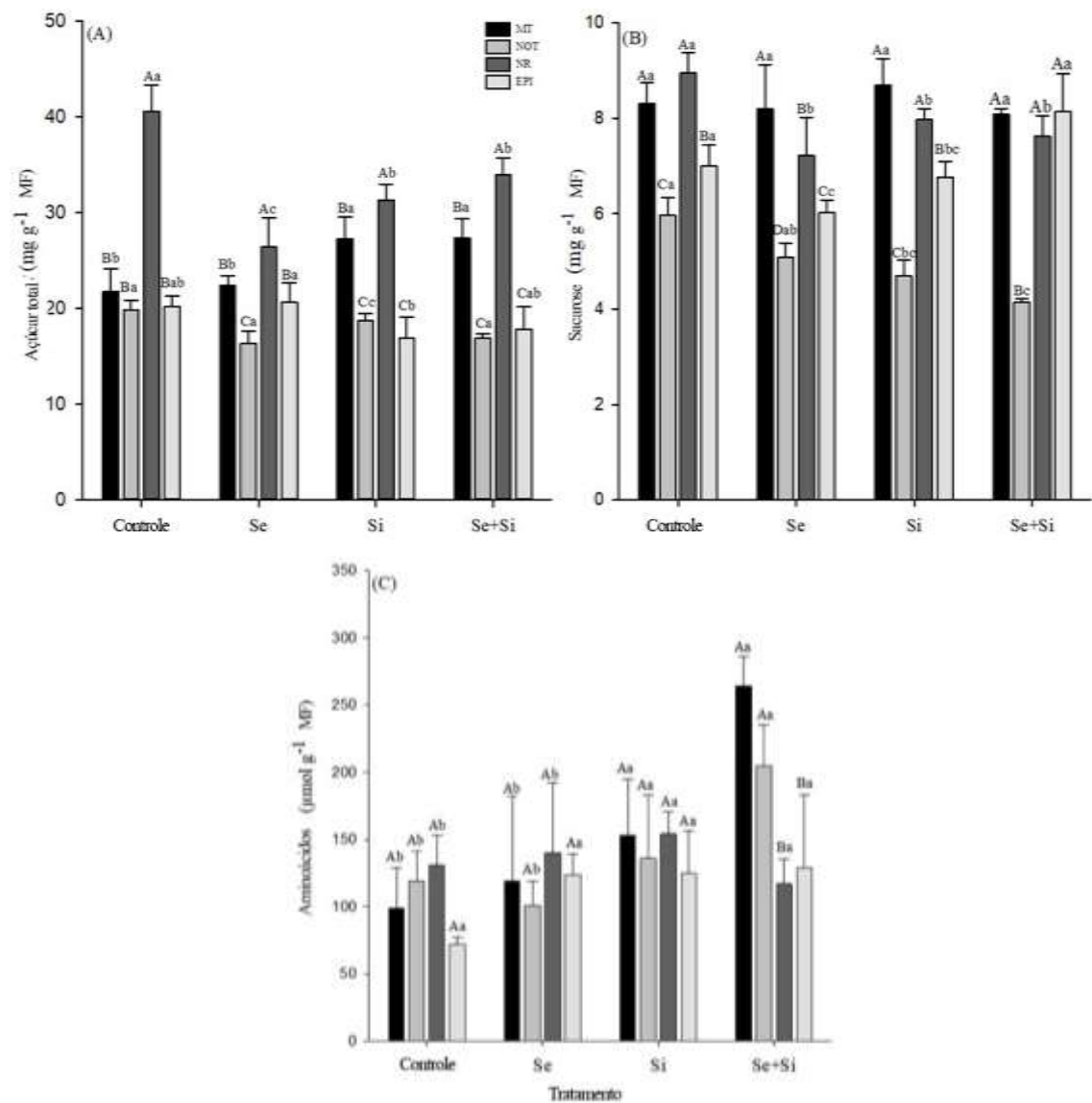


Fonte: Elaborado pelo autor.

Legenda: (A) clorofila a, (B) clorofila b, (C) clorofila total, (D) feofitina a, (E) feofitina total e (F) carotenóides em folhas de genótipos de tomateiro. O erro padrão da média (n = 4) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento.

Os teores de açúcar solúvel e sacarose (Figura 11A e Figura 11B), notavelmente, o genótipo *Nr* apresentou maior nível de açúcares solúveis (por exemplo, sacarose) em ambos os tratamentos, sendo o maior nível para o tratamento controle com 40 mg g⁻¹ MF, enquanto para os outros genótipos as concentrações não foram maiores que 20 mg g⁻¹ MF. O nível de aminoácidos (Figura 11C), para os tratamento Se+Si, aumentou significativamente para os genótipos MT e *Not* entre 275 a 225 μ mol g⁻¹ MF, enquanto para outros tratamentos/genótipos o nível foi de 75 a 150 μ mol g⁻¹ MF.

Figura 11 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si sobre açúcar total, sacarose, aminoácidos em folhas de genótipos de tomateiro

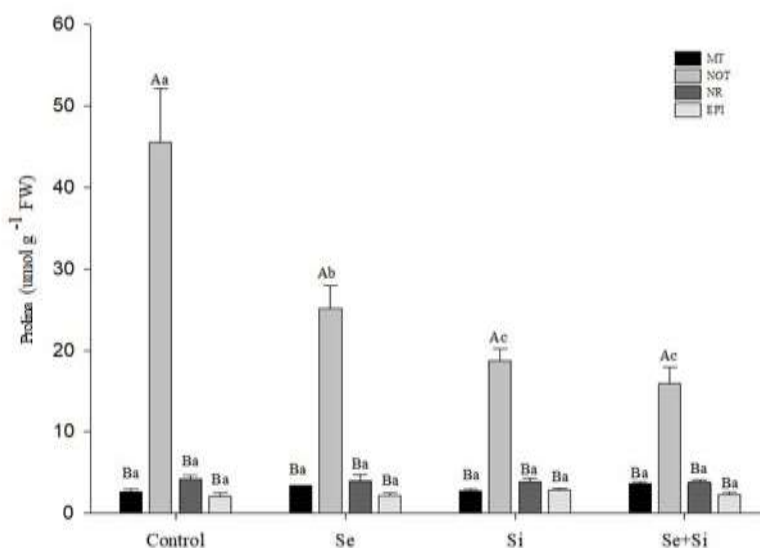


Fonte: Elaborado pelo autor.

Legenda: A) açúcar total, B) sacarose, C) aminoácidos em folhas de genótipos de tomateiro. O erro padrão da média ($n = 4$) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento.

Já para prolina (Figura 12), os resultados não diferiram entre os genótipos (MT, *Nr* e *Epi*) e os tratamentos. Por outro lado, para o genótipo *Not* no tratamento controle apresentou maior conteúdo $45 \mu\text{mol g}^{-1}$ MF e para os tratamentos com Si e Se+Si apresentaram os menores conteúdos $20 \mu\text{mol g}^{-1}$ MF quando comparado com o tratamento controle.

Figura 12 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si sobre prolina em folhas de genótipos de tomateiro



Fonte: Elaborado pelo autor.

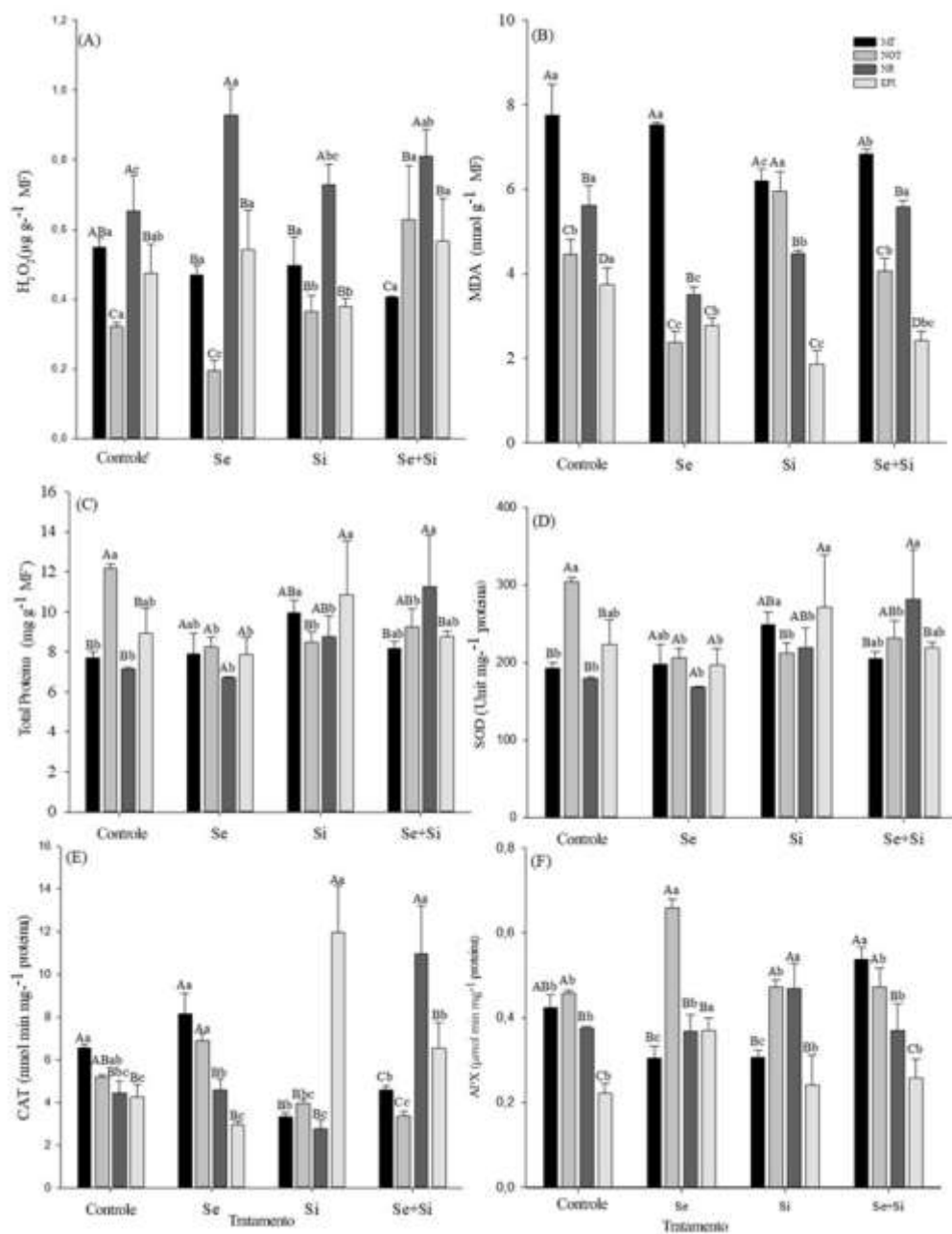
Legenda: O erro padrão da média ($n = 4$) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento.

Para H_2O_2 (Figura 13A), no tratamento Se o genótipo *Not* apresentou cerca de $0,2 \mu\text{g g}^{-1}$ MF, enquanto para o genótipo *Nr* apresentou $1,0 \mu\text{g g}^{-1}$ MF e a peroxidação lipídica, medido pelo MDA (Figura 13B) apresentou baixo conteúdo para o genótipo *Epi* em todos os tratamentos.

Para o sistema antioxidante enzimático, a suplementação de Si e Se não apresentou diferença marcante na atividade de SOD (Figura 13D). A atividade de CAT

(Figura 13E) mostrou um aumento acentuado sob déficit hídrico no tratamento Si para o genótipo *Epi* com 12 $\mu\text{mol min mg}^{-1}$ protein e no tratamento Se+Si para o genótipo *Nr* com 11 $\mu\text{mol min mg}^{-1}$ protein. Já para APX (Figura 13F), o genótipo *Not* apresentou uma alta atividade com 0,7 $\mu\text{mol min mg}^{-1}$ protein no tratamento Se.

Figura 13 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si no metabolismo antioxidante



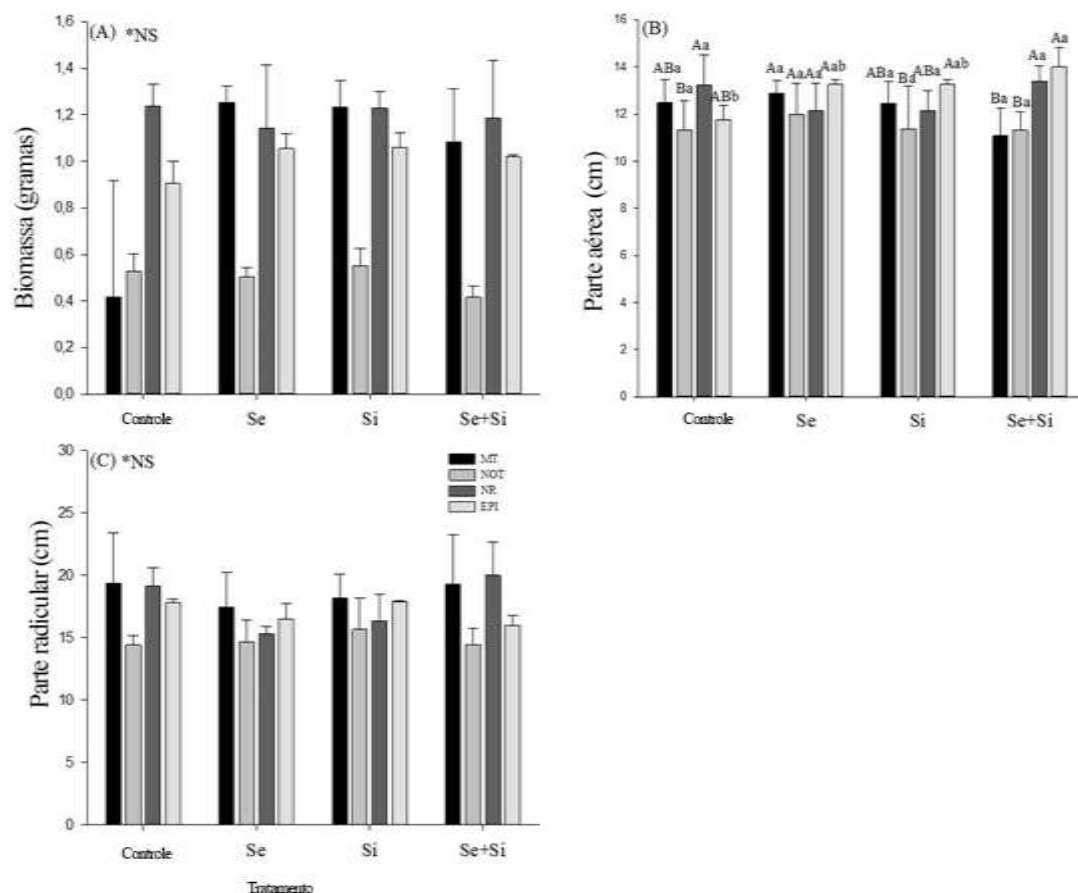
Fonte: Elaborado pelo autor.

Legenda: (A) concentração de peróxido de hidrogênio, (B) concentração de malondialdeído, (C) concentração de proteína solúvel, (D) atividade de superóxido dismutase, (E) atividade de catalase e

atividade de ascorbato peroxidase (F) nas folhas de genótipos de tomateiro. O erro padrão da média ($n = 4$) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento.

Para o crescimento os dados de biomassa seca, parte aérea e radicular (Figura 14), não apresentaram diferenças significativas.

Figura 14 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si no crescimento nos genótipos de tomateiro

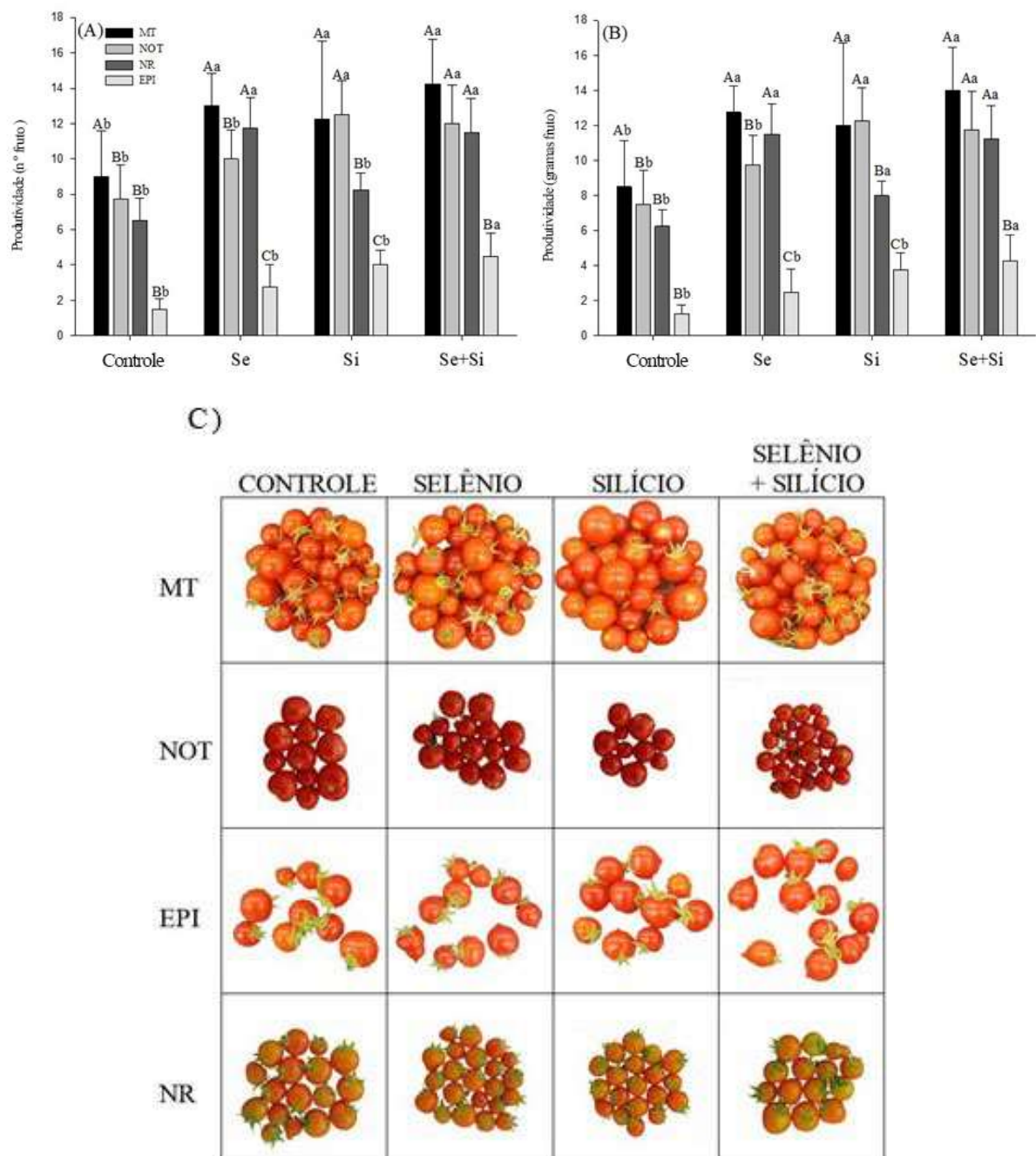


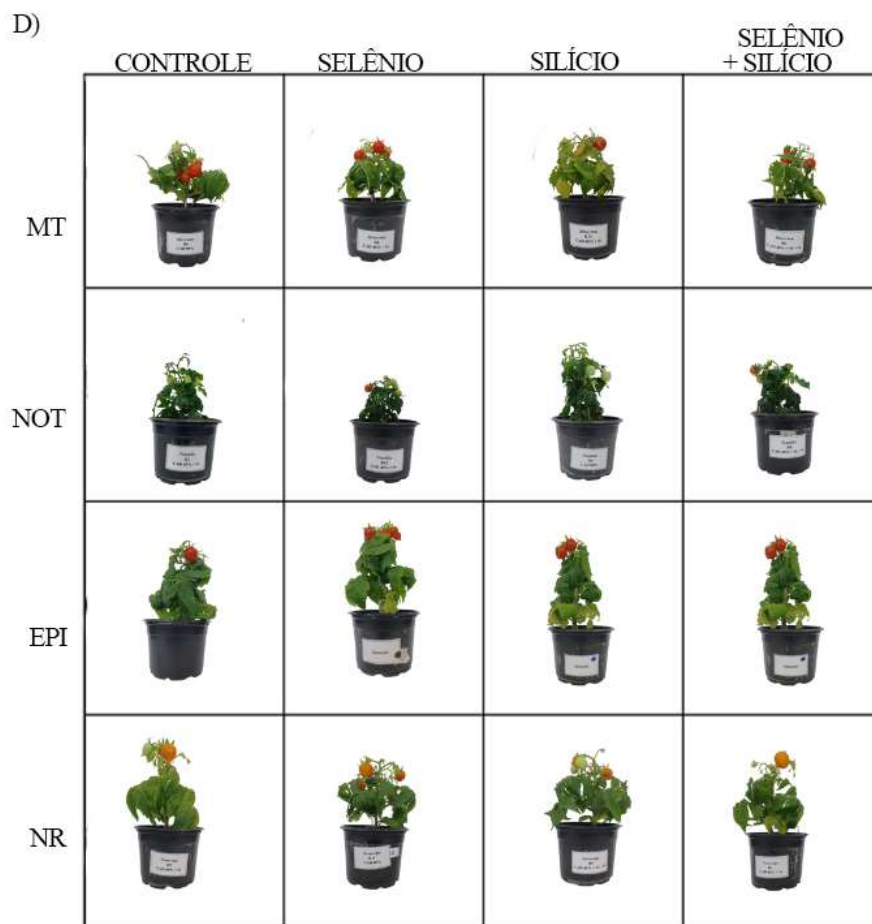
Fonte: Elaborado pelo autor.

Legenda: (A) biomassa seca, B) Parte aérea C) Parte radicularf nos genótipos de tomateiro. O erro padrão da média ($n = 4$) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento.

Já para produção (Figura 15) ambos os genótipos apresentaram baixa produtividade para o tratamento controle quando comparado com os tratamentos com a suplementação de Se e Si.

Figura 15 - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si no crescimento nos genótipos de tomateiro para números de frutos, peso (g) de frutos, produtividade, frutificação dos genótipos de tomateiro. Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si na produtividade dos genótipos de tomateiro produtividade





Fonte: Elaborado pelo autor.

Legenda: (A) números de frutos (B) gramas de frutos (C) produtividade (D). O erro padrão da média ($n = 4$) é indicado por barras de erro. Letras diferentes indicam diferença entre as médias de acordo com o teste de Tukey ($P \leq 0,05$). As letras minúsculas correspondem aos genótipos em diferentes tratamentos e as letras maiúsculas correspondem ao tratamento.

4.4 DISCUSSÃO

No presente estudo, demonstra que a combinação de déficit hídrico com aplicação foliar de Se, Si e Se+Si em tomateiros mutantes hormonais induziram respostas fisiológicas específicas, já que uma variedade de vegetais expressam estratégias complexas para garantir à sua homeostase como forma de mitigar o estresse (Xie *et al.*, 2019).

Nossos resultados para pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, clorofila *b*, carotenóides e pigmentos totais) para o tratamento controle ou seja para o “déficit hídrico sozinho” apresentaram baixos teores, o que pode ser atribuído a fotooxidação dos pigmentos e desnaturação da clorofila ou à formação da enzima

proteolítica clorofilase (Farouk; Omar, 2020), contudo o genótipo *Epi* diferiu dos demais, com altos teores.

Embora o etileno esteja intimamente relacionado às respostas da fisiologia do estresse e ao mecanismo de defesa da planta (Keunen *et al.*, 2016), papel este particularmente importante do ponto de vista ecológico e agrícola, contudo é pouco compreendido seu papel nos processos fotossintéticos, visto que fotossíntese é um dos processos menos referenciados da pesquisa etileno (Ceusters; Van De Poel, 2018).

Com relação ao tratamento Se+Si causaram aumentos significativos em vários constituintes dos pigmentos fotossintéticos para o genótipo *Not*, sabe-se que o Se pode proteger os cloroplastos, aumentar o teor de clorofila e regular as reações redox (RADY *et al.*, 2020) e sabe-se também que a aplicação de Si melhora os processos fotossintéticos em várias plantas expostas a diversos fatores de estresses abióticos, indicando um papel significativo na fotossíntese (Xu *et al.*, 2023).

No estudo de Gong e Chen (2012) registraram que o Si aplicado exogenamente aumenta a atividade das enzimas fotossintéticas em trigo sob déficit hídrico. Além disso, a aplicação de Si permitiu que a planta de milho sob déficit hídrico mantivesse alto potencial hídrico e clorofila, aumentando assim a taxa de fotossíntese (Ning *et al.*, 2020).

Os pigmentos fotossintéticos são componentes importantes do metabolismo energético e desempenham um papel crucial na adaptação em condições ambientais indesejadas (Rangani *et al.*, 2018).

O acúmulo de solutos compatíveis é uma estratégia adaptativa das plantas em condições adversas, visto que contribuem para o ajuste osmótico celular, desintoxicação de espécies reativas de oxigênio (EROs), manutenção da integridade da membrana e estabilização de enzimas/proteínas, sob diversos estresses abióticos, como a seca (Du *et al.*, 2020).

Nossos resultados demonstraram que o genótipo *Nr* apresentou maior nível de açúcar total em ambos os tratamentos, sendo o maior nível para o tratamento controle. Estudos demonstraram que as folhas das plantas sob déficit hídrico apresentam níveis mais altos de açúcar solúvel e sacarose (Ramasaamy *et al.*, 2022). Uma vez que o acúmulo de açúcar impede a oxidação da membrana celular sob deficiência hídrica (Arabzadeh, 2012), também mantêm a turgescência das folhas e previnem a

desidratação de membranas e proteínas (Crowe; Hoekstra; Crowe, 1999; Sawhney *et al.*, 2002).

O nível de açúcar aumentou para o genótipo *Nr* com a aplicação de Si quando comparado com o tratamento com o Se é mais baixo que o controle, no estudo de Zhu e colaboradores (2015), descobriram que o ajuste osmótico mediado por Si pode, em parte, contribuir para a absorção de água aumentada em plantas de pepino sob estresse salino, e o aumento do teor de açúcar solúvel pode contribuir para a diminuição do potencial osmótico do xilema da raiz com adição de Si.

Vários estudos sugeriram que a adição de Si pode aumentar a tolerância à seca e a salinidade nas plantas, regulando o conteúdo de osmólitos e ajustando o potencial osmótico (Rizwan *et al.*, 2015). O Si mantém o status hídrico das plantas sob déficit hídrico, por meio da formação de uma cutícula de sílica de dupla camada sob a epiderme foliar, reduzindo a transpiração foliar (Luyckx *et al.*, 2017).

Sob a condição de seca, as plantas desenvolvem vários mecanismos de defesa de acordo com suas necessidades, como também o aumento da síntese e acúmulo de aminoácidos específicos (Patel; Fatnani; Parida, 2021).

O tratamento Se+Si aumentou significativamente o nível de aminoácidos para os genótipos MT e *Not*, estudos constataram que o Se além de melhorar a qualidade nutricional das plantas, pode aumentar o conteúdo de aminoácidos, em tomate (Li *et al.*, 2022), e em aveia pelada (Li *et al.*, 2021). A aplicação de silício em amendoim, sob condição de déficit hídrico apresentou um acúmulo de reguladores osmóticos como aminoácidos e açúcares solúveis (Patel; Fatnani; Parida 2021).

Em muitas pesquisas realizadas sugere uma correlação positiva entre o acúmulo do aminoácido prolina na defesa da planta contra condições adversas como seca e salinidade (Martinez *et al.*, 2018), atuando como um excelente antioxidante e osmoprotetor (Hayat *et al.*, 2012).

Era esperado que o conteúdo de Pro fosse reduzido no mutante *Not*. Uma vez que a rede de defesa é mediada por interações hormonais, onde o ABA ativa a biossíntese de osmólitos compatíveis, como Pro e chaperonas (Szabados; Saviouré, 2009; Ismail, Takeda E Nick, 2014). Isso sugere que a biossíntese de Pro pode ser induzida por outros fatores além do ABA (por exemplo, por espécies reativas de oxigênio) durante o estágio inicial de aclimação ao déficit hídrico ou ao mesmo tempo em que a degradação de Pro é inibida (Poór *et al.*, 2019).

Nossos resultado corroboram com o estudo realizado por Poór e colaboradores 2019, o estresse salino induzido por NaCl 100 mM e 250 mM em tomate selvagem *Solanum lycopersicum* L. cv. *Rheinlands Ruhm* e mutantes *sitiens* (*sit*) deficientes em ABA, fez com aumentasse significativamente os níveis de Pro nas folhas *sit* em ambos os tratamentos com NaCl.

A suplementação de Se inibiu parcialmente o aumento de prolina para *Not*, o que pode indicar que o Se aliviou os danos causados, quando comparado sob condição de déficit hídrico sozinho. Nossos dados corroboram os dados de Shuya e colaboradores (2022) para tomate (*S. lycopersicum* L.) sob déficit hídrico. Atualmente na literatura, a maioria dos estudos se concentram na função do Se na redução do acúmulo e toxicidade de metais pesados nas plantas, enquanto os estudos sobre a função e o mecanismo do Se em plantas sob seca e estresse salino não são suficientes (Alves *et al.*, 2020).

Muitos estudos indicam que a adição de Si também pode aumentar a tolerância ao sal e à seca nas plantas, regulando o conteúdo de osmólitos e ajustando o potencial osmótico (Rizwan *et al.*, 2015). A adição de Si inibiu parcialmente o aumento da concentração de Pro em comparação com o déficit hídrico sozinho, o que pode sugerir um alívio da lesão por estresse. No estudo em radículas de pepino, a adição de Si inibiu parcial ou totalmente o aumento das concentrações de Pro e proteína, o que pode ser devido a um efeito de alívio da lesão por estresse (Gou *et al.*, 2020). Mas a ideia de que respostas reguladas por Si como o acúmulo de Pro podem participar da sinalização hormonal é pouco demonstrada, o que precisa ser testado em mais espécies de plantas (Zhu *et al.*, 2020).

Uma das respostas instantâneas que as plantas apresentam quando submetidas ao estresse hídrico é a síntese excessiva de Espécies Reativas de Oxigênio (EROS). No entanto, no tratamento Se para o genótipo *Not* a síntese de H₂O₂, foi muito baixa, já que o Se promove atividades de enzimas antioxidantes e reduz os biomarcadores de estresse oxidativo a peroxidação lipídica (Emam *et al.*, 2014; Sattar *et al.*, 2019).

No estudo o genótipo *Epi* no tratamento Si, apresentou baixo conteúdo de MDA, estudos sugerem que a aplicação de Si reduz H₂O₂ e peroxidação lipídica em plantas estressadas pela seca (Shi *et al.*, 2014; Ma *et al.*, 2016; Biju; Fuentes; Gupta, 2017) pela dissipação de energia mediada por Si (Cao; Ma; Xu, 2020). Uma vez que as membranas são os principais alvos de estresses abióticos, a preservação da

integridade e estabilidade da membrana é um fator chave na tolerância ao déficit hídrico nas plantas (Malik *et al.*, 2021).

No entanto, as plantas desenvolveram um mecanismo antioxidante complexo para desintoxicar e eliminar o excesso de EROS, ajudando assim a manter a homeostase celular. No entanto, a suplementação de Si e Se não apresentou diferença marcante na atividade de SOD em ambos os genótipos em relação à planta tratada apenas com seca. Este resultado indica que o nível de SOD é constitutivamente alto para o limiar para a desintoxicação do O₂ induzido pela seca.

Além disso, a atividade de CAT mostrou um aumento acentuado sob déficit hídrico no tratamento de Si para o genótipo *Epi* e para o genótipo *Nr* no tratamento Se+Si. Já para APX, o genótipo *Not* apresentou uma alta atividade no tratamento de Se. As mudanças foram bastantes significativas, especialmente para essas duas últimas enzimas, o que fornece evidências de que esses elementos podem estar diretamente envolvido na extinção de EROS, mostrando o papel protetor desse elemento em situações adversas, conforme relatado em trigo e girassol em condições de déficit hídrico (Verma *et al.*, 2020; Ahmad; Haddad, 2011).

Vários estudos mostraram que a suplementação de silício e selênio durante o déficit hídrico pode aumentar significativamente o crescimento. Nossos dados de crescimento não apresentaram diferenças significativas para massa seca e parte radicular, já para a parte aérea em ambos os genótipos em todos os tratamentos as diferenças não foram marcantes.

No estudo de Sonobe *et al.* (2010) a aplicação de Si durante o deficit hídrico também não promoveu o crescimento das raízes. As razões para essa diferença no crescimento podem estar relacionadas aos seguintes fatores: métodos de teste, concentração do produto, período de aplicação. Já para a produção os tratamentos com a aplicação de Se, Si e Se+Si, apresentaram uma maior produção quando comparado ao tratamento controle, mostrando que a ação desses compostos, influenciam em todo metabolismo da planta.

4.5 CONCLUSÕES

A partir das discussões gerais, pode-se resumir que existe várias vias de sinalização de hormônios vegetais como (etileno e ácido abscísico), Se e Si que interagem durante o déficit hídrico, resultando em um aumento dos compostos

osmoprotetores e maior atividades. O Se e Si tem um alto potencial relacionados à defesa, produção de enzimas antioxidantes e compostos osmoprotetores.

A utilização de atenuadores em relação a determinados estresses ambientais ainda é uma área de pesquisa em aberto. Assim, o estudo destaca a sua utilidade contra o estresse abiótico nas plantas, o que ajudará em pesquisas futuras.

REFERÊNCIAS

ANDRADE, F. R.; SILVA, G. N.; GUIMARÃES, K. C.; BARRETO, H. B. F.; SOUZA, K. R. D.; GUILHERME, L. R. G.; FAQUIN, V.; REIS, A. R. Selenium protects rice plants from water deficit stress. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, [S. l.], v. 164, p. 562-570, 2018.

AON, Annual Global Climate and Catastrophe Report: Impact forecasting. Aon Global Privacy Office, Chicago, EUA. 2015.

AHMAD, S. T.; HADDAD, R. Study of silicon effects on antioxidant enzyme activities and osmotic adjustment of wheat under drought stress. **Czech Journal of Genetics and Plant Breeding**, Ostrava, v. 47, n. 1, p. 17-27, 2011.

AHMED, M.; ASIF, M.; HASSAN, F. U. Augmenting drought tolerance in sorghum by silicon nutrition. **Acta physiologiae plantarum**, Cracóvia, v. 36, p. 473-483, 2014.

ALEXIEVA, V.; SERGIEV, I.; MAPELLI, S.; KARANOV, E. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant, Cell & Environment**, [S. l.], v. 24, n. 12, p. 1337-1344, 2001.

ALVES, L. R.; PRADO, E. R.; DE OLIVEIRA, R.; SANTOS, E. F.; SOUZA, I. L, REIS, A. R.; AZEVEDO, R. A.; GRATÃO, P. L. Mechanisms of cadmium-stress avoidance by selenium in tomato plants. **Ecotoxicology**, [S. l.], v. 29, p. 594-606, 2020.

ARABZADEH, N. The effect of drought stress on soluble carbohydrates (sugars) in two species of *Haloxylon persicum* and *Haloxylon aphyllum*. **Asian Journal of Plant Sciences**, [S. l.], v. 11, n. 1, p. 44-51, 2012.

BARBOSA, J. C.; MALDONADO JR, W. AgroEstat - Sistema para Análises Estatísticas de Ensaios Agronômicos, Versão 1.0. Departamento de Ciências Exatas - FCAV -UNESP - Campus de Jaboticabal, 2009.

BATES, L. S.; WALDREN, R. P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and soil**, Dordrecht, v. 39, p. 205-207, 1973.

BEERS, R. F. J. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. **Journal of Biological Chemistry**, Filadélfia, v. 195, p. 276-287, 1952.

BIELESKI, R. L.; TURNER, N. A. Separation and estimation of amino acids in crude plant extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. **Analytical biochemistry**, Paris, v. 17, n. 2, p. 278-293, 1966.

BIJU, S.; FUENTES, S.; GUPTA, D. Silicon improves seed germination and alleviates drought stress in lentil crops by regulating osmolytes, hydrolytic enzymes and antioxidant defense system. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 119, p. 250-264, 2017.

BOLDRIN, P. F.; FAQUIN, V.; RAMOS, S. J.; BOLDRIN, K. V. F.; ÁVILA, F. W.; GUILHERME, L. R. G. Soil and foliar application of selenium in rice biofortification. **Journal of Food Composition and Analysis**, San Diego, v. 31, n. 2, p. 238-244, 2013.

BRADFORD, K. J.; HSIAO, T. C. Physiological responses to moderate water stress. In: LANGE, O. L.; NOBEL, P. S.; OSMOND, C. B.; ZIEGLER, H. Eds. **Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation** Springer: Berlin, Germany, 1982. p. 263-324.

BURBIDGE, A.; GRIEVE, T.M.; JACKSON, A.; THOMPSON, A.; MCCARTY, D. R.; TAYLOR, I. B. Characterization of the ABA-deficient tomato mutant *notabilis* and its relationship with maize Vp14. **The Plant Journal**, [S. l.], v. 17, n. 4, p. 427-431, 1999.

CARVALHO, R. F.; CAMPOS, M. L.; PINO, L. E.; CRESTANA, S. L.; ZSOGON, A.; LIMA, J. E.; BENEDITO, V. A.; PERES, L. E. P. Convergence of developmental mutants into a single tomato model system: 'Micro-Tom' as an effective toolkit for plant development research. **Plant Methods**, Chichester, v. 7, p. 1-14, 2011.

CAO, B.; MA, Q.; XU, K. Silicon restrains drought-induced ROS accumulation by promoting energy dissipation in leaves of tomato. **Protoplasma**, Wien, v. 257, p. 537-547, 2020.

CEUSTERS, J.; VAN DE POEL, B. Ethylene exerts species-specific and age-dependent control of photosynthesis. **Plant physiology**, Rockville, v. 176, n. 4, p. 2601-2612, 2018.

CHEN, D. Q.; WANG, S. W.; YIN, L.; DENG, X. P. How does silicon mediate plant water uptake and loss under water deficiency?. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 9, p. 281, 2018.

CROWE, J.; HOEKSTRA, F.; CROWE, L. Anhydrobiosis. **Annual review of physiology**, [S. l.], v. 54, n. 1, p. 579-599, 1992.

COSKUN, D.; DESHMUKH, R.; SONAH, H.; MENZIES, J. G.; REYNOLDS, O.; MA, J. F.; KRONZUCKER, H. J.; BÉLANGER, R. R. The controversies of silicon's role in plant biology. **New Phytologist**, Cambridge, v. 221, n. 1, p. 67-85, 2019.

DESOKY, E. S. M.; MANSOUR, E.; YASIN, M. A.; EL SOBKY, E. S. S. E; RADY, M. M. Improvement of drought tolerance in five different cultivars of *Vicia faba* with foliar

application of ascorbic acid or silicon. **Spanish journal of agricultural research**, Madrid, v. 18, n. 2, p. 16, 2020.

DU, Y.; ZHAO, Q.; CHEN, L.; YAO, X.; ZHANG, W.; ZHANG, B.; XIE, F. Effect of drought stress on sugar metabolism in leaves and roots of soybean seedlings. **Plant physiology and biochemistry**, New Delhi, v. 146, p. 1-12, 2020.

DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. T.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, Washington, v. 28, n. 3, p. 350-356, 1956.

EMAM, M. M.; KHATTAB, H. E.; HELAL, N. M.; DERAZ, A. E. Effect of selenium and silicon on yield quality of rice plant grown under drought stress. **Australian Journal of Crop Science**, Brisbane, v. 8, n. 4, p. 596-605, 2014.

FAROUK, S.; OMAR, M. M. Sweet basil growth, physiological and ultrastructural modification, and oxidative defense system under water deficit and silicon forms treatment. **Journal of Plant Growth Regulation**, New York, v. 39, p. 1307-1331, 2020.

FENG, R.; LIAO, G.; GUO, J.; WANG, R.; XU, Y.; DING, Y.; MO, L.; FAN, Z.; LI, N. Responses of root growth and antioxidative systems of paddy rice exposed to antimony and selenium. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 122, p. 29-38, 2016.

FUJINO, D. W.; BURGER, D. W.; YANG, S. F.; BRADFORD, K. J. Characterization of an ethylene overproducing mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. Cultivar VFN8). **Plant Physiology**, Rockville, v. 88, n. 3, p. 774-779, 1988.

GERM, M.; KREFT, I.; OSVALD, J. Influence of UV-B exclusion and selenium treatment on photochemical efficiency of photosystem II, yield and respiratory potential in pumpkins (*Cucurbita pepo* L.). **Plant physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 43, n. 5, p. 445-448, 2005.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. **Plant physiology**, Rockville, v. 59, n. 2, p. 309-314, 1977.

GOU, T.; CHEN, X.; HAN, R.; LIU, J.; ZHU, Y.; GONG, H. Silicon can improve seed germination and ameliorate oxidative damage of bud seedlings in cucumber under salt stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, Cracovia, v. 42, p. 1-11, 2020.

GONG, H.; CHEN, K. The regulatory role of silicon on water relations, photosynthetic gas exchange, and carboxylation activities of wheat leaves in field drought conditions. **Acta Physiologiae Plantarum**, Cracovia, v. 34, p. 1589-1594, 2012.

GUPTA, A.; RICO-MEDINA, A.; CAÑO-DELGADO, A. I. The physiology of plant responses to drought. **Science**, [S. l.], v. 368, n. 6488, p. 266-269, 2020.

HAYAT, S.; HAYAT, Q.; ALYEMENI, M. N.; WANI, A. S.; PICHTEL, J.; AHMAD, A. Role of proline under changing environments: a review. **Plant signaling & behavior**, Bonn, v. 7, n. 11, p. 1456-1466, 2012.

HEATH, R. L.; PACKER L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives of biochemistry and biophysics**, [S. l.], v. 125, n. 1, p. 189-198, 1968.

ISMAIL, A.; TAKEDA, S.; NICK, P. Life and death under salt stress: same players, different timing? **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 65, n. 12, p. 2963-2979, 2014.

KHAN, A.; KHAN, A. L.; IMRAN, M.; ASAF, S.; KIM, Y. H.; BILAL, S.; NUMAN, M.; AL-HARRASI, A.; AL-RAWAHI, A.; LEE, I. J. Silicon-induced thermotolerance in *Solanum lycopersicum* L. via activation of antioxidant system, heat shock proteins, and endogenous phytohormones. **BMC plant biology**, Stuttgart, v. 20, n. 1, p. 1-18, 2020a.

KHAN, Z. S.; RIZWAN, M.; HAFEEZ, M.; ALI, S.; ADREES, M.; QAYYUM, M. F.; KHALID, S.; REHMAN, M. Z.; SARWAR, M. A. Effects of silicon nanoparticles on growth and physiology of wheat in cadmium contaminated soil under different soil moisture levels. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 27, p. 4958-4968, 2020b.

KEUNEN, E.; SCHELLINGEN, K.; VANGRONSVELD, J.; CUYPERS, A. Ethylene and metal stress: small molecule, big impact. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 7, p. 23, 2016.

KUMAR, M.; BIJO, A. J.; BAGHEL, R. S.; REDDY, C. R. K.; JHA, B. Selenium and spermine alleviate cadmium induced toxicity in the red seaweed *Gracilaria dura* by regulating antioxidants and DNA methylation. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 51, p. 129-138, 2012.

LARA, T. S.; LESSA, J. H. L.; SOUZA, K. R. D.; CORGUINHA, A. P. B.; MARTINS, F. A. D.; LOPES G.; GUILHERME, L. R. G. Selenium biofortification of wheat grain via foliar application and its effect on plant metabolism. **Journal of Food Composition and Analysis**, San Diego, v. 81, p. 10-18, 2019.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophyll and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembrances za Colowick S.P., Kaplan N.O. *In: Methods in Enzymology*. v. 148. San Diego – New York – Berkley – Boston – London – Sydney – Tokyo – Toronto: Academic Press, 1987, p. 350–382.

LI, J. H.; YANG, W. P.; GUO, A. N.; QI, Z. W.; CHEN, J.; HUANG, T. M.; YANG, Z. P.; GAO, Z. Q.; SUN, M.; WANG, J. W. Combined foliar and soil selenium fertilizer increased the grain yield, quality, total Se, and organic Se content in naked oats. **Journal of Cereal Science**, [S. l.], v. 100, p. 103265, 2021.

LIU, P.; YIN, L.; DENG, X.; WANG, S.; TANAKA, K.; ZHANG, S. Aquaporin-mediated increase in root hydraulic conductance is involved in silicon-induced improved root

water uptake under osmotic stress in *Sorghum bicolor* L. **Journal of experimental botany**, Oxford, v. 65, n. 17, p. 4747-4756, 2014.

LUYCKX, M.; HAUSMAN, J. F.; LUTTS, S.; GUERRIERO, G. Silicon and plants: current knowledge and technological perspectives. **Frontiers in plant science**, Lausanne, v. 8, p. 411, 2017.

MA, D.; SUN, D.; WANG, C.; QIN, H.; DING, H.; LI, Y.; GUO, T. Silicon application alleviates drought stress in wheat through transcriptional regulation of multiple antioxidant defense pathways. **Journal of Plant Growth Regulation**, New York, v. 35, p. 1-10, 2016.

MALIK, M. A.; WANI, A. H.; MIR, S. H.; REHMAN, I. U.; TAHIR, I.; AHMAD, P. Elucidating the role of silicon in drought stress tolerance in plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 165, p. 187-195, 2021.

MEISSNER, R.; JACOBSON, Y.; MELAMED, S.; LEVYATUV, S.; SHALEV, G.; ASHRI, A.; ELKIND, Y.; LEVY, A. A new model system for tomato genetics. **The Plant Journal**, Oxford, v. 12, n. 6, p. 1465-1472, 1997.

MINITAB. Minitab LLC, 2021. Minitab, Available at: <https://www.minitab.com>.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant and cell physiology**, Oxford, v. 22, n. 5, p. 867-880, 1981.

NING, N.; QIN, A.; LIU, Z.; DUAN, A.; XIAO, J.; ZHANG, J. Silicon-mediated physiological and agronomic responses of maize to drought stress imposed at the vegetative and reproductive stages. **Agronomy**, Basel, v. 10, n. 8, p. 1136, 2020.

MARTINEZ, V.; NIEVES-CORDONES, M.; LOPEZ-DELACALLE, M.; RODENAS, R.; MESTRE, T. C.; GARCIA-SANCHEZ, F.; RUBIO, F.; NORTES, F. P. A.; MITTLER, R.; RIVERO, R. M. Tolerance to stress combination in tomato plants: New insights in the protective role of melatonin. **Molecules**, Basel, v. 23, n. 3, p. 535, 2018.

MIR, R. A.; BHAT, K. A.; SHAH, A. A.; ZARGAR, S. M. Role of silicon in abiotic stress tolerance of plants. In: KHAN, M. I. R.; SINGH, M.; POÓR, P. **Improving abiotic stress tolerance in plants**. Florida: CRC Press, 2020. p. 271-290.

PATEL, M.; FATNANI, D.; PARIDA, A. K. Silicon-induced mitigation of drought stress in peanut genotypes (*Arachis hypogaea* L.) through ion homeostasis, modulations of antioxidative defense system, and metabolic regulations. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 166, p. 290-313, 2021.

POÓR, P.; BORBÉLY, P.; CZÉKUS, Z.; TAKÁCS, Z.; ÖRDÖG, A.; POPOVIĆ, B.; TARI, I. Comparison of changes in water status and photosynthetic parameters in wild type and abscisic acid-deficient sitiens mutant of tomato (*Solanum lycopersicum* cv. Rheinlands Ruhm) exposed to sublethal and lethal salt stress. **Journal of plant physiology**, Stuttgart, v. 232, p. 130-140, 2019.

RAVELLO, R. V.; OLIVEIRA, C.; LESSA, J. H. L.; VILAS BOAS, L. V.; CASTRO, E. M.; GUILHERME, L. R. G.; LOPES, G. Selenium biofortification and its effect on physiological traits of common bean under water deficit condition in response to soil selenium application. **Crop & Pasture Science**, Victoria, v. 73, p. 44-55, 2022.

RANGANI, J.; PANDA, A.; PATEL, M.; KUMAR, A. Regulation of ROS through proficient modulations of antioxidative defense system maintains the structural and functional integrity of photosynthetic apparatus and confers drought tolerance in the facultative halophyte *Salvadora persica* L. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, [S. l.], v. 189, p. 214-233, 2018.

RIZWAN, M.; ALI, S.; IBRAHIM, M.; FARID, M.; ADREES, M.; BHARWANA, S. A.; ZIA-UR-REHMAN, M.; QAYYUM, M. F.; Abbas. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of drought and salt stress in plants: a review. **Environmental Science and Pollution Research**, [S. l.], v. 22, p. 15416-15431, 2015.

RAYMAN, M. P. Selenium and human health. **The Lancet**, [S. l.], v. 379, n. 9822, p. 1256-1268, 2012.

RAMASAMY, S.; NANDAGOPAL, J. G. T.; BALASUBRAMANIAN, M.; GIRIJA, S. Effect of abscisic acid and selenium foliar sprays on drought mitigation in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). **Materials Today: Proceedings**, [S. l.], v. 48, p. 191-195, 2022.

RADY, M. M.; BELAL, H. E.; GADALLAH, F. M.; SEMIDA, W. M. Selenium application in two methods promotes drought tolerance in *Solanum lycopersicum* plant by inducing the antioxidant defense system. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 266, p. 109290, 2020.

SATTAR, M. A.; CHEEMA, A.; SHER, M.; IJAZ, S.; UL-ALLAH, S.; NAWAZ, A.; ABBAS, T.; ALI, Q. Physiological and biochemical attributes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings are influenced by foliar application of silicon and selenium under water deficit. **Acta Physiologiae Plantarum**, Cracovia, v. 41, p. 1-11, 2019.

SAWHNEY, V.; SINGH, D. Effect of chemical desiccation at the post-anthesis stage on some physiological and biochemical changes in the flag leaf of contrasting wheat genotypes. **Field Crops Research**, [S. l.], v. 77, n. 1, p. 1-6, 2002.

SHI, Y.; ZHANG, Y.; YAO, H.; WU, J.; SUN, H.; GONG, H. Silicon improves seed germination and alleviates oxidative stress of bud seedlings in tomato under water deficit stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 78, p. 27-36, 2014.

SHUYA, F.; HONG, W.; HAIJUN, G.; JIA, G. The salicylic acid mediates selenium-induced tolerance to drought stress in tomato plants. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 300, p. 111092, 2022.

SILVA, V. M.; BOLETA, E. H. M.; LANZA, M. G. D. B.; MARTINS, J. J. T. L.; SANTOS, E. F.; SANTOS, F. L. M.; PUTTI, F. F.; JUNIOR, E. F.; WHITE, P. J.; BROADLEY, M. R.; CARVALHO, H. W. P.; REIS, A. R. SILVA, Vinicius Martins et al. Physiological,

biochemical, and ultrastructural characterization of selenium toxicity in cowpea plants. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 150, p. 172-182, 2018.

SONOBE, K.; HATTORI, T.; AN, P.; TSUJI, W.; ENEJI, A. E.; KOBAYASHI, S.; KAWAMURA, Y. Effect of silicon application on sorghum root responses to water stress. **Journal of Plant Nutrition**, Filadélfia, v. 34, n. 1, p. 71-82, 2010.

SZABADOS, L.; SAVOURÉ, A. Proline: a multifunctional amino acid. **Trends in plant science**, Oxford, v. 15, n. 2, p. 89-97, 2010.

TARDIEU, F.; PARENT, B.; CALDEIRA, C. F.; WELCKER, C. Genetic and physiological controls of growth under water deficit. **Plant physiology**, Rockville, v. 164, n. 4, p. 1628-1635, 2014.

TRIPATHI, D. K.; SINGH, S.; SINGH, V. P.; PRASAD, S. M.; DUBEY, N. K.; CHAUHAN, D. K. Silicon nanoparticles more effectively alleviated UV-B stress than silicon in wheat (*Triticum aestivum*) seedlings. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 110, p. 70-81, 2017.

VAN HANDEL, E. Direct microdetermination of sucrose. **Analytical biochemistry**, Paris, 22, n. 2, p. 280-283, 1968.

VERMA, K. K.; ANAS, M.; CHEN, Z.; RAJPUT, V. D.; MALVIYA, M. K.; VERMA, C. L.; SINGH, R. K.; SINGH, P.; SONG, X. P.; LI, Y. R. Silicon supply improves leaf gas exchange, antioxidant defense system and growth in *Saccharum officinarum* responsive to water limitation. **Plants**, Basel, v. 9, n. 8, p. 1032, 2020.

WILKINSON, J. Q.; LANAHAAN, M. B.; YEN, H. C.; GIOVANNONI, J. J.; KLEE, H. J. An ethylene-inducible component of signal transduction encoded by *Never-ripe*. **Science**, [S. l.], v. 270, n. 5243, p. 1807-1809, 1995.

XIE, X.; HE, Z.; CHEN, N.; TANG, Z.; WANG, Q.; CAI, Y. The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plant. **BioMed research international**, [S. l.], v. 2019, 2019.

XU, J.; GUO, L.; LIU, L. Exogenous silicon alleviates drought stress in maize by improving growth, photosynthetic and antioxidant metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, [S. l.], v. 201, p. 104974, 2022.

XU, X.; ZOU, G.; LI, Y.; SUN, Y.; LIU, F. Silicon application improves strawberry plant antioxidation ability and fruit nutrition under both full and deficit irrigation. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 309, p. 111684, 2023.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C.; RICKETTS, R. E. The determination of amino-acids with ninhydrin. **Analyst**, Notre Dame, v.80, n.948, p.209-214, 1955.

YOU, M.; HE, Z. H.; ZHANG, L.; YANG, M. K.; PI, G. N. Spatiotemporal variation characteristics of meteorological drought in Guizhou province based on relative humidity index Res. **Soil Water Conserv**, [S. l.], v. 29, 2022.

ZHANG, W.; YU, X.; LI, M.; LANG, D.; ZHANG, X.; XIE, Z. Silicon promotes growth and root yield of *Glycyrrhiza uralensis* under salt and drought stresses through enhancing osmotic adjustment and regulating antioxidant metabolism. **Crop Protection**, [S. l.], v. 107, p. 1-11, 2018.

ZHU, Y. X.; JIANG, X.; ZHANG, J.; HE, Y.; ZHU, X.; ZHOU, X.; GONG, H.; YIN, J.; LIU, Y. Silicon confers cucumber resistance to salinity stress through regulation of proline and cytokinins. **Plant Physiology and Biochemistry**, New Delhi, v. 156, p. 209-220, 2020.

ZHU, Y. X.; XU, X. B.; HU, Y. H.; HAN, W. H.; YIN, J. L.; LI, H. L.; GONG, H. J. Silicon improves salt tolerance by increasing root water uptake in *Cucumis sativus* L. **Plant Cell Reports**, [S. l.], v. 34, p. 1629-1646, 2015.