

# RESSALVA

Atendendo a solicitação do autor, o texto completo desta Tese será disponibilizado somente a partir de 08/06/2024.

**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

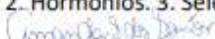
C268r Cardoso, Ana Carolina Roque Cardoso.  
Resposta hormonal de mutantes de micro-tom a seca e interação de selênio e silício / Ana Carolina Roque Cardoso Cardoso. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2023  
83 f. : il.

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 - CRB 8.991  
Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação  
Universidade Estadual Paulista  
Centro Técnico de Biblioteca e Documentação



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Ilha Solteira

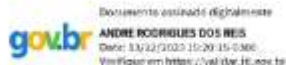
## CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

**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:



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

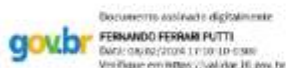
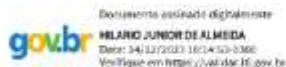
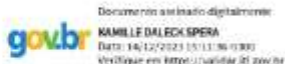
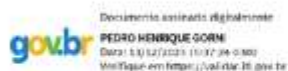
Prof. Dr. FERNANDO FERRARI PUTTI (Participação Virtual)  
Departamento de Engenharia de Biossistemas / Faculdade de Ciências e Engenharia - UNESP

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



Faculdade de Engenharia - Câmpus de Ilha Solteira -  
Av. Brasil Centro, 56, 13385-000  
<https://www.fes.unesp.br/#?pg=CHPJ-48.031.318/0015-20>

## 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  $4 \times 4$ , 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  $4 \times 4$ , 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 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 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

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>Figura 13</b> - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si no metabolismo antioxidante.....                                                                                                                                                                                                                                            | 92 |
| <b>Figura 14</b> - Efeitos do déficit hídrico com aplicação foliar Se, Si e Se+Si no crescimento nos genótipos de tomateiro.....                                                                                                                                                                                                                              | 93 |
| <b>Figura 15</b> - 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

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

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

|              |                                                                                                                                 |     |
|--------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>3.3</b>   | <b>RESULTADOS</b> .....                                                                                                         | 55  |
| <b>3.4</b>   | <b>DISCUSSÃO</b> .....                                                                                                          | 62  |
| <b>4.5</b>   | <b>CONCLUSÕES</b> .....                                                                                                         | 67  |
|              | <b>REFERÊNCIAS</b> .....                                                                                                        | 67  |
| <b>4</b>     | <b>CAPÍTULO II. RESPOSTA DE MUTANTES DE TOMATEIRO COM<br/>APLICAÇÃO FOLIAR DE SELÊNIO E SILÍCIO AO DÉFICIT HÍDRICO</b><br>..... | 77  |
| <b>4.1</b>   | <b>INTRODUÇÃO</b> .....                                                                                                         | 79  |
| <b>4.2</b>   | <b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....                                                                                                 | 80  |
| <b>4.2.1</b> | <b>Materiais vegetais</b> .....                                                                                                 | 80  |
| <b>4.2.2</b> | <b>Condições de crescimento e desenho experimental</b> .....                                                                    | 81  |
| <b>4.2.3</b> | <b>Variáveis analisadas</b> .....                                                                                               | 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  |
| <b>4.2.4</b> | <b>Análise estatística</b> .....                                                                                                | 88  |
| <b>4.3</b>   | <b>RESULTADOS</b> .....                                                                                                         | 88  |
| <b>4.4</b>   | <b>DISCUSSÃO</b> .....                                                                                                          | 95  |
| <b>4.5</b>   | <b>CONCLUSÕES</b> .....                                                                                                         | 99  |
|              | <b>REFERÊNCIAS</b> .....                                                                                                        | 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 CO<sub>2</sub> 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.

## 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. I.], 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.; 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. I.], 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. I.], 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. I.], 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. I.], 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.