



UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: FITOTECNIA

APLICAÇÕES DE SILÍCIO VIA SUBSTRATO E PULVERIZAÇÃO FOLIAR
VISANDO À MITIGAÇÃO DOS EFEITOS DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM
PLANTAS JOVENS DE *Eucalyptus urophylla*

MATEUS PIRES BARBOSA

VITÓRIA DA CONQUISTA
BAHIA – BRASIL
2022

MATEUS PIRES BARBOSA

APLICAÇÕES DE SILÍCIO VIA SUBSTRATO E PULVERIZAÇÃO FOLIAR
VISANDO À MITIGAÇÃO DOS EFEITOS DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM
PLANTAS JOVENS DE *Eucalyptus urophylla*

Dissertação apresentada à Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de Concentração em Fitotecnia, para obtenção do título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo

Coorientador: Prof. Dr. Fábio Pinto Gomes

VITÓRIA DA CONQUISTA
BAHIA – BRASIL
2022

B199a

Barbosa, Mateus Pires.

Aplicações de silício via substrato e pulverização foliar visando à mitigação dos efeitos da deficiência hídrica em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*. / Mateus Pires Barbosa, 2022.

52f.

Orientador (a): Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Área de concentração em Fitotecnia. Vitória da Conquista, 2022.

Inclui referência F. 39 – 52.

1. *Eucalyptus urophylla*. 2. Estresse abiótico. 3. Nutrição mineral. 4. Osmorregulação. 5. Enzimas antioxidantes. I. Cairo, Paulo Araquém Ramos.

Catálogo na fonte: Juliana Teixeira de Assunção – CRB 5/1890

Bibliotecária UESB – Campus Vitória da Conquista -BA



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO SUDOESTE DA BAHIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA
Área de Concentração em Fitotecnia**

Campus de Vitória da Conquista, BA

DECLARAÇÃO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: “APLICAÇÕES DE SILÍCIO VIA SUBSTRATO E PULVERIZAÇÃO FOLIAR VISANDO À MITIGAÇÃO DOS EFEITOS DA DEFICIÊNCIA HÍDRICA EM PLANTAS JOVENS DE *EUCALYPTUS UROPHYLLA*”.

AUTOR: Mateus Pires Barbosa

Aprovado como parte das exigências para a obtenção do Título de MESTRE EM AGRONOMIA, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM FITOTECNIA, pela seguinte Banca Examinadora:

Paulo Araújo Ramos Cairo

Dr. Paulo Araújo Ramos Cairo, D.Sc. (UESB)

Renato de Mello Prado

Dr. Renato de Mello Prado, D.Sc. (UNESP)

Leandro Dias da Silva

Dr. Leandro Dias da Silva, D.Sc. (CAPES/PNPD – UESB)

Data de realização: 19 de dezembro de 2022

AGRADECIMENTOS

A Deus, que sempre cuida de todas as coisas.

À Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia e ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Fitotecnia), pela oportunidade de realizar o curso de mestrado.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao meu orientador, professor e grande amigo Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo, por todo o apoio desde a graduação, que me abraçou desde a iniciação científica, e me fez me apaixonar pela fisiologia vegetal. Tenho grande orgulho pelos seus atributos pessoais, desde o discernimento, paciência, dedicação, apoio, incentivo, confiança, amizade e amor pelo seu trabalho. Hoje, uma grande parte de meus conhecimentos eu devo a ele.

Aos meus amigos Doalcey, Paulo Febbo, Daniel e Elias Junior, que sempre me apoiaram durante toda essa jornada e que, além de colegas de trabalho e profissão, sempre foram conselheiros e parceiros durante essa jornada.

Ao Dr. Leandro Dias da Silva, pelos ensinamentos, incentivo e apoio na condução deste trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, pelas contribuições e ensinamentos compartilhados.

Aos colegas de laboratório Raul, Matheus Ferreira, Milton, Leonardo, Marcos e Sávio, pela colaboração na realização deste trabalho e pelos momentos de descontração.

A todos os funcionários da UESB que me auxiliaram na condução desta pesquisa.

A todos os colegas do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, pela amizade e ensinamentos compartilhados – em especial a Natália, Rosilene, Poliana e Eveline.

RESUMO

BARBOSA, M.P. **Aplicações de silício via substrato e pulverização foliar visando à mitigação dos efeitos da deficiência hídrica em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla***. Vitória da Conquista – BA, UESB, 2022. 52 p. (Dissertação: Mestrado em Agronomia; Área de Concentração: Fitotecnia)¹.

A restrição hídrica afeta significativamente o crescimento e a sobrevivência de plantas jovens após o transplante. Embora o silício (Si) não seja normalmente considerado essencial para as plantas, ele pode ajudar a mitigar os estresses abióticos. Neste estudo, considerou-se a hipótese de que a aplicação de Si nas plantas, dependendo de como ele é aplicado, pode melhorar a tolerância à restrição hídrica. O objetivo foi investigar como a aplicação de Si nas folhas e raízes de plantas jovens de *Eucalyptus urophylla* pode mitigar os efeitos da restrição hídrica. Foi conduzido um experimento em casa de vegetação em arranjo fatorial 4×2, sendo um fator composto por três métodos de aplicação de Si (via substrato radicular, pulverização foliar e uma combinação de ambos) e um grupo controle, sem Si; o outro fator envolveu regimes de irrigação plenamente irrigado e com restrição hídrica, baseados em 90% e 30% da capacidade de vaso, respectivamente. Os resultados indicaram que a aplicação de Si melhorou a tolerância das plantas à restrição hídrica, mantendo o turgor celular estável e aumentando a eficiência intrínseca do uso da água. O silício também ajudou a reduzir a condutância estomática e as perdas de água por transpiração, o que evitou o declínio da assimilação de CO₂ e promoveu a osmorregulação. Também evitou a diminuição do teor de clorofila e atenuou o estresse oxidativo, aumentando a atividade das enzimas superóxido dismutase e guaiacol peroxidase, o que contribuiu para prevenir o aumento da peroxidação lipídica e o extravasamento de eletrólitos. A eficácia do fornecimento de Si foi maior quando aplicado através das raízes ou numa combinação de raízes e folhas, em comparação com a pulverização foliar, isoladamente. Esses resultados sugerem que a aplicação de Si pode ser uma estratégia útil para melhorar a tolerância das plantas à restrição hídrica, principalmente quando aplicado via radicular.

Palavras chave: Estresse abiótico, deficiência hídrica, nutrição mineral, osmorregulação, enzimas antioxidantes, plantas lenhosas

¹ **Orientador:** Prof. Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo, UESB e **Coorientador:** Prof. Dr. Fábio Pinto Gomes, UESC.

ABSTRACT

BARBOSA, M.P. **Silicon applications via substrate and foliar spraying aiming to mitigate the effects of water deficit in young *Eucalyptus urophylla* plants.** Vitória da Conquista – BA, UESB, 2022. 52 p. (Dissertation: Master Science in Agronomy; Area of Concentration: Crop Science)².

Water restriction significantly affects the growth and survival of young plants following transplantation. Although silicon (Si) is not typically considered essential for plants, it can help mitigate abiotic stresses. The hypothesis of this study was that Si application in plants, depending on how it is applied, can improve the tolerance to water restriction. The objective was to investigate how applying Si to the leaves and roots of young *Eucalyptus urophylla* plants can mitigate water restriction effects. A greenhouse experiment was conducted using a 4×2 factorial arrangement, with one factor consisting of three Si application methods (via root substrate, foliar spray, and a combination of both) and a control group with no Si; the other factor involved well-watered and water-deficit irrigation regimes, based on 90% and 30% pot capacity, respectively. Results indicated that Si application improved the plant's tolerance to water restriction by maintaining stable cell turgor and increasing intrinsic water use efficiency. Silicon also helped to reduce stomatal conductance and water losses through transpiration, which prevented a decline in CO₂ assimilation and promoted osmoregulation. It also prevented a decrease in chlorophyll content and attenuated oxidative stress, by increasing superoxide dismutase and guaiacol peroxidase activity, which contributed to preventing an increase in lipid peroxidation and electrolyte leakage. The effectiveness of Si supply was higher when applied through the roots or a combination of roots and leaves compared to foliar spray alone. These findings suggest that Si application can be a useful strategy for improving plant tolerance to water restriction, particularly when applied through the roots.

Keywords: Abiotic stress, water deficit, mineral nutrition, osmoregulation, antioxidante enzymes, woody plants

² **Advisor:** Prof. Dr. Paulo Araquém Ramos Cairo, UESB, and **Coadvisor:** Prof. Dr. Fábio Pinto Gomes, UESC.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Muda de *Eucalyptus urophylla*, clone AEC 144, produzida em tubete, com 80 dias de idade [A]; vaso contendo areia esterilizada com HCl e água deionizada [B]; aplicação de Si via pulverização foliar [C]; vaso contendo areia esterilizada, revestido com filme plástico para prevenir o escorrimento da solução pulverizada [D] 19
- Figura 2 – Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_w) [A] e o teor relativo de água (TRA) [B] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90 e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$) 26
- Figura 3 – Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre condutância estomática (g_s) [A], assimilação de CO₂ (A) [B], transpiração (E) [C] e eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) [D] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90 e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$) 27
- Figura 4 – Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre os teores de clorofilas totais [A] e carotenoides [B] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90 e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$) 28
- Figura 5 – Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre os teores de amido [A], açúcares solúveis (AS) [B], açúcares redutores (AR) [C] e prolina [D] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90 e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$) 29
- Figura 6 – Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre o teor de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) [A], extravasamento de eletrólitos (EL) [B] e atividade das enzimas dismutase do superóxido (SOD) [C] e peroxidase do guaiacol (GPX) [D] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90 e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$) 31

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para altura de plantas (H), diâmetro de caule (D), área foliar (AF), comprimento de raiz (CR), volume de raiz (VR), massa seca da parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR) em plantas jovens de <i>Eucalyptus urophylla</i> , em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI)	25
Tabela 2 – Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre atributos biométricos de plantas jovens de <i>Eucalyptus urophylla</i> em regimes de irrigação 90 e 30%	25
Tabela 3 – Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para potencial hídrico foliar (Ψ_w) e teor relativo de água (TRA) em plantas jovens de <i>Eucalyptus urophylla</i> , em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI)	26
Tabela 4 – Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para condutância estomática (g_s), assimilação de CO ₂ (A), transpiração (E) e eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) em plantas jovens de <i>Eucalyptus urophylla</i> , em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI)	27
Tabela 5 – Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para clorofilas totais (CLO) e carotenoides (CAR) em plantas jovens de <i>Eucalyptus urophylla</i> , em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI)	28
Tabela 6 – Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para amido, açúcares solúveis (AS), açúcares redutores (AR) e prolina (PRO) em plantas jovens de <i>Eucalyptus urophylla</i> , em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI)	29
Tabela 7 – Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para substâncias reativas ao teor de ácido tiobarbitúrio (TBARS), extravasamento de eletrólitos (EL) e atividade das enzimas dismutase do superóxido (SOD) e peroxidase do guaiacol (GPX) em plantas jovens de <i>Eucalyptus urophylla</i> , em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI)	30

LISTA DE SÍMBOLOS

A	Assimilação de CO ₂
AF	Área foliar
CaCO ₃	Carbonato de cálcio
CV	Coefficiente da variação
DMSO	Dimetilsulfóxido
ERO	Espécies reativas de oxigênio
KH ₂ PO ₄	Fosfato de potássio
NaH ₂ PO ₄	Fosfato de sódio
CAR	Carotenoides
CLO	Clorofilas totais
CR	Comprimento de raiz principal
D	Diâmetro de caule
<i>E</i>	Transpiração
<i>g_s</i>	Condutância estomática
H	Altura de planta
MSPA	Massa seca da parte aérea
MSR	Massa seca das raízes
NF	Número de folhas
CO ₂	Dióxido de carbono
H ₂ O ₂	Peróxido de hidrogênio
F _v /F ₀	Eficiência quântica do fotossistema II
FSII	Fotossistema II
Ψ _w	Potencial hídrico foliar
TRA	Teor relativo de água
O ₂	Oxigênio singlete
SOD	Dismutase do superóxido
POD	Peroxidase do guaiacol
CAT	Catalase
GPX	Peroxidase do guaiacol
DAT	Dias após o transplântio
EiUA	Eficiência do uso da água
EL	Extravasamento de eletrólitos
AS	Açúcares solúveis
AR	Açúcares redutores
PRO	Prolina
[(+) <i>Si F</i>]	Aplicação de silício via pulverização foliar
[(+) <i>Si R</i>]	Aplicação de silício via substrato
[(+) <i>Si F+R</i>]	Aplicação de silício via pulverização foliar e substrato
- <i>Si</i>	Sem a aplicação de silício
DNS	Ácido dinitrosalicílico
EDTA	Ácido etilenodiamino tetra-acético
H ₂ SO ₄	Ácido sulfúrico
TCA	Ácido tricloroacético
NBT	Azul de tetrazólio
Si	Silício
VR	Volume de raízes

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 REFERENCIAL TEÓRICO	11
2.1 Cultura do eucalipto no Brasil: botânica, propagação e importância econômica	11
2.2 Efeitos da deficiência hídrica em plantas	12
2.3 O Si como mitigador do estresse hídrico	15
3 MATERIAL E MÉTODOS	17
3.1 Caracterização da área e delineamento experimental	17
3.2 Obtenção das mudas, pré-tratamentos e transplântio	18
3.3 Avaliações	19
3.3.1 Atributos biométricos	20
3.3.2 Estado hídrico da planta	20
3.3.3 Trocas gasosas	20
3.3.4 Quantificação de pigmentos fotossintéticos	21
3.3.5 Quantificação de constituintes químicos e extravasamento de eletrólitos	21
3.3.6 Atividade de enzimas antioxidantes	23
3.4 Análise estatística	24
4 RESULTADOS	24
4.1 Atributos biométricos	24
4.2 Estado hídrico da planta	25
4.3 Trocas gasosas	26
4.4 Pigmentos fotossintéticos	27
4.5 Constituintes químicos	28
4.6 Características relacionadas ao estresse oxidativo	30
5 DISCUSSÃO	31
6 CONCLUSÕES	36
7 REFERÊNCIAS	37

1 INTRODUÇÃO

O cultivo de eucalipto tem se expandido em quase todo o território brasileiro, incluindo as regiões que possuem características climáticas desfavoráveis, como precipitação escassa e irregular (IBÁ, 2022). Para iniciar um novo povoamento florestal nessas regiões, a irrigação nem sempre é uma alternativa viável, seja pelos elevados custos financeiros envolvidos nessa operação, seja pela limitada disponibilidade de recursos hídricos. A baixa pluviosidade e a distribuição instável de chuvas afetam negativamente o crescimento das mudas, podendo até mesmo inviabilizar a sua sobrevivência no campo. Genótipos tolerantes ao déficit hídrico são geralmente recomendados para cultivo nessas regiões, mas essa estratégia, por si só, pode não ser suficiente para prevenir os efeitos fisiológicos prejudiciais da baixa disponibilidade de água no solo, especialmente nos estádios iniciais de crescimento.

A deficiência hídrica inibe a taxa de crescimento das plantas, reduzindo o alongamento do caule e a expansão foliar, e reduz a condutância estomática, restringindo a transpiração e, muitas vezes, a assimilação de CO₂ (Li et al., 2020). O estresse hídrico também pode alterar os teores de pigmentos fotossintéticos, carboidratos solúveis e de reserva, proteínas e aminoácidos (Patmi et al., 2020). Outras características fotossintéticas relacionadas ao crescimento também são negativamente afetadas, como o rendimento quântico (F_v/F_0) e a eficiência quântica máxima da fotoquímica do fotossistema II (Tripathi et al., 2015; Li et al., 2020). A diminuição da assimilação de CO₂ leva a um acúmulo de NADPH e à consequente inibição da transferência de elétrons do centro de reação do fotossistema II (FSII) para o NADP⁺. Devido à constante incidência de fótons, as clorofilas ficam em estado excitado e produzem espécies reativas de oxigênio (ERO), como superóxido, radicais hidroxila e peróxido de hidrogênio (H₂O₂), que podem oxidar membranas dos tilacóides, pigmentos fotossintéticos e enzimas (Salehi-Lisar e Bakhshayeshan-Agda, 2016), danificando os fotossistemas (Killi et al., 2020).

Na literatura, é bem consolidado o entendimento de que o silício (Si), apesar de não ser um elemento essencial para o crescimento e metabolismo das plantas, ajuda a melhorar a tolerância ao estresse hídrico, influenciando positivamente o seu crescimento (Cao et al., 2020; Thorne et al., 2020; Vandegeer et al., 2020). Contudo, os mecanismos pelos quais o Si reduz os danos causados pelo estresse hídrico ainda não são claros (Chen et al., 2011). Alguns autores sugerem que o Si melhora a eficiência no uso da água e

estimula o sistema de defesa antioxidante (Ning et al., 2020), que reduz danos foto-oxidativos e mantém a integridade da membrana do cloroplasto, melhorando a tolerância da planta à deficiência hídrica (Cao et al., 2020). O Si pode também promover uma silicificação da parede celular de raízes e caule, por meio de autopolimerização em sílica (Shakoor et al., 2014; Fleck et al., 2015; Khattab, 2016), e da cutícula ou poros estomáticos de superfícies foliares (Khattab et al., 2016), ajudando a diminuir a transpiração (Vandegeer et al., 2020). Ademais, o Si promove um aumento na concentração de solutos osmoticamente ativos, que pode favorecer a osmorregulação, e contribui para aumentar o volume e o peso das raízes (Sonobe et al., 2010). O Si tem ainda a vantagem de ser não corrosivo e não poluente, o que o torna um fertilizante de alta qualidade para o desenvolvimento de uma agricultura ecologicamente verde.

Embora existam pesquisas sobre a eficácia do Si na mitigação do estresse hídrico em culturas herbáceas, como trigo (Gong et al., 2005), batata (Crusciol et al., 2009), arroz (Chen et al., 2011) e milho (Bianchini et al., 2019), os relatos ainda são escassos em plantas lenhosas. Além disso, os benefícios advindos da absorção de Si podem estar condicionados à forma como é feita a sua aplicação na planta – por adição ao substrato para absorção radicular ou pulverização para absorção foliar –, dado que os mecanismos de captação e transporte iônico variam entre as espécies (Farooq e Dietz, 2015). Assim, a depender da capacidade de cada órgão em acumular Si nos tecidos, as espécies podem ser classificadas como acumuladoras, intermediárias e não acumuladoras (ou excludentes) (Ma et al., 2016).

Este estudo considerou a hipótese de que a aplicação exógena de Si, a depender da forma como é feita a sua aplicação, pode influenciar o controle estomático da transpiração e da assimilação de CO₂, a osmorregulação e o sistema de defesa antioxidante, mitigando assim o estresse hídrico em plantas. Assim, objetivou-se investigar os efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si – adição ao substrato e pulverização foliar – sobre atributos biométricos, estado hídrico da planta, trocas gasosas, constituintes químicos e sistema de defesa antioxidante em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla* submetidas à deficiência hídrica.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Cultura do eucalipto no Brasil: botânica, propagação e importância econômica

O gênero *Eucalyptus*, originário da Austrália, é uma angiosperma pertencente à família Myrtaceae e possui mais de 800 espécies (Flores et al., 2016). As mudas são produzidas principalmente por propagação vegetativa, através do enraizamento de miniestacas, que proporciona maior uniformidade de crescimento, qualidade tecnológica da madeira, resistência a pragas e doenças e melhor utilização dos recursos hídricos e nutricionais do solo (Xavier et al., 2009). As plantas do gênero *Eucalyptus* fornecem matéria-prima para uso múltiplo, como utilização para celulose e papel, nas formas de madeira sólida serrada e chapas, óleos essenciais e componentes estruturais para construção civil, lenha e carvão (IBÁ, 2022).

Cultivado em escala econômica no Brasil desde a década de 1960 (Vale et al., 2014), as espécies mais difundidas no país são *Eucalyptus grandis*, *E. camaldulensis*, *E. saligna*, *E. urophylla* e *E. citriodora* (Sansígolo e Ramos, 2011). Em 2021, a produtividade média de eucalipto no Brasil foi de 38,9 m³ ha⁻¹ ano⁻¹, atingindo o maior nível desde 2014, e ocupa cerca de sete milhões de hectares, distribuídos principalmente nos estados de Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, São Paulo e Bahia (IBÁ, 2022).

Com o aumento da demanda florestal, o cultivo de eucalipto se expandiu do Sudeste para regiões com escassez de água, como o Nordeste e Centro-Oeste, tornando-se necessária a seleção de genótipos produtivos e mais tolerantes a estresses ambientais (Gonçalves et al., 2013). Entretanto, a utilização desses genótipos é uma estratégia que, por si só, nem sempre é suficiente para prevenir os efeitos fisiológicos prejudiciais da baixa disponibilidade de água no solo, especialmente nos estádios iniciais de crescimento (Ferreira et al., 2017).

2.2 Efeitos da deficiência hídrica em plantas

A água é responsável por 80-95% da biomassa fresca das plantas, e exerce um importante papel em muitos aspectos do seu crescimento, desenvolvimento e metabolismo. A deficiência hídrica é um dos mais importantes e recorrentes fatores de estresse para as culturas agrícolas, especialmente em áreas semiáridas, onde causa alterações em características fisiológicas, morfológicas, ecológicas, bioquímicas e moleculares, com reflexos negativos sobre o crescimento e a produtividade vegetal (Farooq et al., 2019). A restrição hídrica afeta o alongamento e a expansão celular na fase de crescimento e estabelecimento da planta (Hussain et al., 2020), inibindo o seu crescimento (Gupta et al., 2020). Inibição do crescimento em altura de plantas, área foliar

e massa seca foi relatada por Hussain et al. (2020) e Amrutha et al. (2021) em estudos com plantas jovens de *E. camaldulensis* sob restrição hídrica.

O potencial hídrico foliar e o teor relativo de água estão entre os principais atributos das relações hídricas das plantas (Kirkham, 2005), e são parâmetros que sofrem reduções significativas sob deficiência hídrica. A redução no potencial hídrico foliar afeta a estrutura da membrana celular, enquanto o decréscimo no teor relativo de água reduz o turgor celular, inibindo a divisão celular e a expansão de tecidos e órgãos (Ashraf e Harris, 2013). O teor relativo de água pode ser utilizado como um marcador para se avaliar o nível de desidratação das plantas. Os valores de teor relativo de água são geralmente maiores que 90% em plantas plenamente irrigadas, entre 40 e 70% em plantas sob estresse hídrico moderado, e inferiores a 40% sob estresse hídrico severo (Laxa et al., 2019). Em plantas jovens de eucalipto sob deficiência hídrica, reduções em potencial hídrico foliar e teor relativo de água causaram inibição no crescimento da parte aérea (Barros Junior et al., 2020).

As plantas são classificadas como isohídricas ou anisohídricas, em função da sua capacidade de manter água nos tecidos sob estresse hídrico (Bandurska et al., 2022). Espécies isohídricas previnem a transpiração excessiva, sem diminuir a área foliar, através de redução na condutância estomática que contribui para manter o teor relativo de água estável, porém diminui a taxa de assimilação de CO₂. Em contraste, nas plantas anisohídricas, ocorre forte redução na área foliar sem alteração na condutância estomática, o que permite decréscimos no teor relativo de água, porém contribui para que a assimilação de CO₂ permaneça estável (Skelton et al., 2015; Bandurska et al., 2022).

Em geral, os fatores que limitam a fotossíntese sob deficiência hídrica podem ser estomáticos e não estomáticos, e reduzem a produção de biomassa (Lang et al., 2018). Como resposta à restrição hídrica, ocorre uma redução da condutância estomática, que restringe a transpiração e a assimilação de CO₂, resultando em diminuição da atividade da RuBisCO. Esses efeitos têm sido observados em plantas jovens de eucalipto (Otto et al., 2017; Amrutha et al., 2021). A intensidade dessas respostas, entretanto, depende da tolerância do genótipo, do estágio de crescimento da planta e da severidade do estresse (Wang et al., 2015). O uso eficiente da água, por sua vez, é uma característica de plantas tolerantes, resultante da regulação estomática (Tankari et al., 2021).

Em plantas submetidas à deficiência hídrica, podem ocorrer variações nos teores de clorofilas e carotenoides, a depender da espécie (Salehi-Lisar e Bakhshayeshan-Agdam, 2016) e dos genótipos de cada espécie (Silva et al., 2016). Em eucalipto, observa-

se tanto aumento (Mendes et al., 2013; Correia et al., 2014; Berenguer et al., 2018) como diminuição (Utkhao e Yingjajaval, 2015; Tariq et al., 2019) no teor de clorofilas, e aumento no teor de carotenoides (Correia et al., 2018; Granda et al., 2014).

As restrições à assimilação de CO₂ causadas pela deficiência hídrica resultam em acúmulo de NADPH, inibindo a transferência de elétrons do centro de reação do fotossistema II (FSII) para o NADP⁺ (Gomes et al., 2012). A energia de excitação dos elétrons do FSII é então usada para converter O₂ a oxigênio singlete (¹O₂*), formando as ERO, que oxidam pigmentos fotossintéticos, reduzem a absorção da radiação luminosa (Mafakheri et al., 2010; Lisar et al., 2012; Sapeta et al., 2013) e promovem a peroxidação de lipídios de membrana (Killi et al., 2020), levando ao extravasamento de eletrólitos. Em plantas jovens de eucalipto sob deficiência hídrica, a formação de ERO resultou em peroxidação lipídica, ruptura de membranas e extravasamento de eletrólitos, causando danos ao fotossistema II (Correia et al., 2018; Singh et al., 2020).

O processo de desintoxicação celular causada por ERO pode se dar por antioxidantes enzimáticos e não enzimáticos. Dentre os enzimáticos, destacam-se dismutase do superóxido (SOD), peroxidase (POD) e catalase (CAT) e peroxidase do ascorbato (APX) (You e Chan, 2015; Farooq et al., 2019). Aumento na atividade dessas enzimas tem sido encontrado em plantas jovens de eucalipto sob estresse hídrico (Singh et al., 2020). Antioxidantes não enzimáticos, como carotenoides, antocianinas e ascorbato também podem realizar fotoproteção, através da dissipação da energia luminosa, que evita a fotooxidação (Müller et al., 2020).

Para melhorar a tolerância à deficiência hídrica, as plantas recorrem à osmorregulação, cujo mecanismo envolve redução no potencial osmótico ativo, através de aumento na concentração de solutos orgânicos, como açúcares, prolina, glicina betaína e ácidos orgânicos, e os solutos inorgânicos, como o potássio e sódio (Farooq et al., 2009). A regulação osmótica de íons inorgânicos está intimamente relacionada à bomba de íons, Na⁺, K⁺ e H⁺, que pode regular a concentração de íons dentro e fora da célula, alterando o potencial osmótico celular. O aumento das concentrações de solutos orgânicos e inorgânicos contribui para a célula reter água e assim preservar, total ou parcialmente, o turgor, prevenindo a plasmólise (Al-Yasi et al., 2020).

O processo de regulação osmótica pode minimizar os danos aos processos bioquímicos e fisiológicos relacionados ao crescimento celular, à abertura estomática e à fotossíntese durante a deficiência hídrica (Yang et al., 2021). A regulação osmótica reduz o potencial osmótico através do aumento na concentração de solutos, permitindo que a

célula absorva água devido ao menor potencial hídrico interno, mantendo a pressão de turgor necessária para o crescimento celular (Oskabe et al., 2014). Em eucalipto, Singh et al. (2020) verificaram ajuste no potencial osmótico foliar através de aumento nos teores de açúcares e prolina, indicando maior tolerância à deficiência hídrica.

2.3 O Si como mitigador do estresse hídrico

O Si, embora não seja considerado um elemento essencial para o crescimento e o desenvolvimento das plantas, melhora o metabolismo da planta através do aumento da tolerância a estresses abióticos, sobretudo a deficiência hídrica. O Si é o segundo elemento mais abundante na crosta terrestre, variando de 50 a 400 g Si kg⁻¹ de solo, e cobre cerca de 25% da crosta terrestre total (Adrees et al., 2015; Deshmukh et al., 2017). Embora não seja essencial, esse elemento é considerado benéfico para as plantas (Luyckx et al., 2017; López-Pérez et al., 2018). O Si é absorvido pelas raízes na forma de ácido monossilícico (H₄SiO₄), que entra nas células através das aquaporinas Lsi1 e Lsi2 (Epstein, 1994). Nas raízes, o H₄SiO₄ é encontrado principalmente em tecidos exodérmicos e endodérmicos, e pode ser integrado à parede celular por ligação cruzada com outros componentes da parede, como hemiceluloses, pectinas e compostos fenólicos. No caule, altos níveis de H₄SiO₄ resultam em sua autopolimerização em sílica (Shakoor et al., 2014; Fleck et al., 2015; Khattab, 2016).

Após ser translocado para a parte aérea através do fluxo transpiratório, o H₄SiO₄ chega aos tecidos foliares e perde água, polimerizando-se em fitólitos e, finalmente, se deposita nas paredes celulares e espaços intercelulares, ou abaixo da cutícula, na forma de sílica amorfa (Mandlik et al., 2020; Singh et al., 2020), formando uma dupla camada sílica (Thorne et al., 2020). Esse processo de silicificação contribui para aumentar a espessura da parede celular, proporcionando maior rigidez dos tecidos foliares (Ma e Takahashi, 2002).

Em relação à capacidade de acumular Si nos tecidos, com base nos diferentes mecanismos de captação e transporte iônico (Farooq e Dietz, 2015), as plantas podem ser acumuladoras, intermediárias e não acumuladoras (ou excludentes) (Ma et al., 2016). Em plantas acumuladoras, o Si pode representar até cerca de 10% da matéria seca vegetal (Epstein, 1994).

O Si pode atenuar os efeitos negativos do estresse hídrico, tanto em plantas acumuladoras (Khattab, 2016; Helaly et al., 2017; Sattar et al., 2019; Thorne et al., 2020)

como em não acumuladoras (Shi et al., 2016). Diversos autores relataram a mitigação do estresse hídrico por aplicação exógena de Si, que proporciona aumentos em altura de plantas, número de folhas, comprimento de raízes e massa seca em todas as partes da planta (Chen et al., 2011; Yassen et al., 2017; Alam et al., 2020; Esmaili et al., 2020).

A deposição de Si abaixo da cutícula foliar é uma estratégia antitranspirante, que favorece o acúmulo de água no tecido foliar, dado que reduz a transpiração cuticular e estomática (Mandlik et al., 2020; Vandegeer et al., 2020). Assim, a silicificação proporciona a manutenção do potencial hídrico foliar, mesmo em condições de deficiência hídrica, melhorando a eficiência do uso da água (Liang et al., 2007; Cooke e Leishman, 2011). Esses efeitos foram observados em algumas espécies lenhosas sob deficiência hídrica, como *Pistacia vera* L. (Habibi e Hajiboland, 2013) e *Castanea sativa* (Carvalho et al., 2020).

O processo de silicificação promove um aumento na rigidez dos tecidos foliares e melhora a disposição arquitetônica da parte aérea, aumentando a interceptação da luz e a taxa de fotossíntese (Ma e Takahashi, 2002). Aplicações exógenas de Si também promovem a síntese de metabólitos secundários benéficos, como terpenos e fenólicos, melhorando a maquinaria fotossintética (Ahanger et al., 2020).

O Si promove um aumento nos teores de pigmentos fotossintéticos, seja em plantas acumuladoras (Chen et al., 2011; Sienkiewicz-Cholewa et al., 2018) ou não acumuladoras (Muneer et al., 2014; Cao et al., 2015; Hajiboland et al., 2017). Esse efeito pode ser atribuído à ação positiva do Si na absorção de água, no crescimento da raiz e na firmeza das folhas (Liu et al., 2008). Sob estresse hídrico e redução da condutância estomática, a constante incidência de fótons pode levar as clorofilas a um estado de alta excitação eletrônica, favorecendo a formação de ERO, que causam danos aos fotossistemas (Oskabe et al., 2014). Entretanto, estudos demonstram que o Si contribui para reduzir a peroxidação lipídica e o teor de H₂O₂ (Ma et al., 2016; Ning et al., 2020), devido a um aumento expressivo na atividade de enzimas antioxidantes, como SOD (Kang et al., 2016), CAT (Kang et al., 2016; Ning et al., 2020) e POD (Ning et al., 2020). A desintoxicação promovida por Si também pode ser decorrente do seu estímulo à síntese de compostos fenólicos, que atuam como eliminadores de ERO (Sroka e Cisowski, 2003).

A osmorregulação, decorrente do aumento nos teores de solutos orgânicos e osmólitos compatíveis, também pode ser favorecida por Si, contribuindo para manter, total ou parcialmente, o turgor celular. O Si participa da regulação da expressão de proteínas que são responsáveis pela síntese de prolina e açúcares solúveis, contribuindo

para a homeostase redox e a tolerância ao estresse (Ding et al., 2007; Ahmad e Haddad, 2011; Saud et al., 2014; Manivannan e Ahn, 2017). A aplicação de Si em plantas sob estresse hídrico também reduz consideravelmente os níveis de sódio (Na) e aumenta os de potássio (K) nos tecidos, mantendo o equilíbrio osmótico da planta (Souri et al., 2020).

A aplicação de Si em nanopartículas, tanto por pulverização foliar quanto via solução nutritiva, é uma estratégia que favorece a sua absorção, inclusive em plantas não acumuladoras (Asgari et al., 2018). Na folha, a absorção de nanopartículas de Si ocorre através dos estômatos e da cutícula, onde a sua penetração e difusão interna na folha pode ser lipofílica, para solutos apolares, e pela via hidrofílica, para solutos polares (Eichert et al., 2008). Nas raízes, as nanopartículas podem formar complexos com proteínas transportadoras ou exsudatos radiculares (Rico et al., 2011). Esses complexos atravessam as paredes das células da raiz e entram nas células vegetais por meio de fagocitose intracelular, ou por penetração direta através da membrana plasmática, para depois se dispersarem no citoplasma e então serem transportados das raízes para a parte aérea, através do xilema (Tripathi et al., 2017). Uma das vantagens da aplicação de Si em nanopartículas é que a concentração não afeta a expressão do gene LSi1, que é responsável pela entrada do Si nas células vegetais (Asgari et al., 2018)

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracterização da área e delineamento experimental

O experimento foi realizado em casa de vegetação, no *campus* da Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB) (14°53'08" Sul, 40°48'02" Oeste; altitude 881 m) em Vitória da Conquista – BA, no período de junho a outubro de 2021. O clima, conforme classificação de Köppen, é do tipo Tropical de Altitude (Cwa), com precipitação média anual de 733,9 mm, concentrada nos meses de novembro a março, e temperatura média anual de 20,2 °C, cujas médias máxima e mínima variam entre 26,4 °C e 16,1 °C, respectivamente. Durante o período experimental, as temperaturas máxima, mínima e média, bem como a umidade relativa do ar, no interior da casa de vegetação, foram monitoradas por meio de um termohigrógrafo digital.

Adotou-se o delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial 4×2, com cinco repetições, sendo uma planta por vaso. O primeiro fator consistiu de três formas de aplicação de Si: adicionado ao substrato, via pulverização foliar e em uma

mistura dessas duas formas, além de uma testemunha (sem aplicação de Si). O segundo fator consistiu de regimes de irrigação baseados em 90% e 30% da capacidade de vaso.

3.2 Obtenção das mudas, pré-tratamentos e transplântio

Foram utilizadas mudas de *Eucalyptus urophylla*, clone AEC 144, com 80 dias de idade, produzidas em tubetes de 54 cm³ contendo substrato constituído de fibra de coco Ceará (40%), casca de arroz carbonizada (40%) e vermiculita (20%), adquiridas em viveiro comercial localizado no município de Eunápolis – BA (Figura 1A). O substrato foi adubado com 620 g de superfosfato simples e 625 g de polyblend plus (N-P-K 10-15-20, com micronutrientes), para cada volume de 250 L.

Aos 110 dias de idade, as mudas foram transplantadas para vasos de 20 L, contendo areia lavada, passada em peneira de malha 5 mm, previamente tratada com lavagem exaustiva em água corrente e esterilizada com solução de HCl (0,4%), seguida de mais uma lavagem com água corrente, para a remoção de resíduos de HCl. Esse procedimento de esterilização teve como objetivo reduzir resíduos de matéria orgânica e de minerais como nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), magnésio (Mg), cobre (Cu), ferro (Fe), manganês (Mn), zinco (Zn), além de todas as possíveis fontes de Si (Figura 1B).

No momento do transplântio, realizou-se uma primeira adubação, baseada em solução nutritiva ideal para plantas jovens de eucalipto, conforme proposto por Soares et al. (2021). A solução nutritiva foi fornecida inicialmente com força iônica de 25%, seguida de aumento gradual para 50% aos 15 dias após o transplântio (DAT), de modo a favorecer a adaptação das mudas ao novo substrato. Durante 95 DAT, todas as plantas receberam irrigação baseada em 90% da capacidade de vaso. A verificação da umidade do substrato foi feita pelo método gravimétrico, conforme Alves et al. (2010).

As aplicações de Si – adicionadas ao substrato ou pulverizadas nas folhas – foram realizadas semanalmente, desde a aquisição das mudas (80 dias de idade) até 95 DAT. Foram aplicados 50 mL planta⁻¹ do produto comercial Sifol Powder, uma fonte reativa de nanossílica extremamente pura (92% de SiO₂, 42,9% de Si, tamanho da partícula 1-100 µm, pH 6,0-7,5), com elevada capacidade de dispersão em meio aquoso, a uma concentração de 2 mM. Nos tratamentos com pulverização foliar, utilizou-se 0,5 mL de espalhante adesivo Adesil e a superfície dos vasos foi revestida com um filme plástico, de modo a prevenir o escorrimento da solução pulverizada até o substrato (Figura 1D).

Nos tratamentos sem a aplicação de Si, somente água deionizada foi utilizada na pulverização foliar. Aos 95 DAT, estabeleceram-se dois regimes de irrigação, baseados em 90 e 30% da capacidade de vaso.

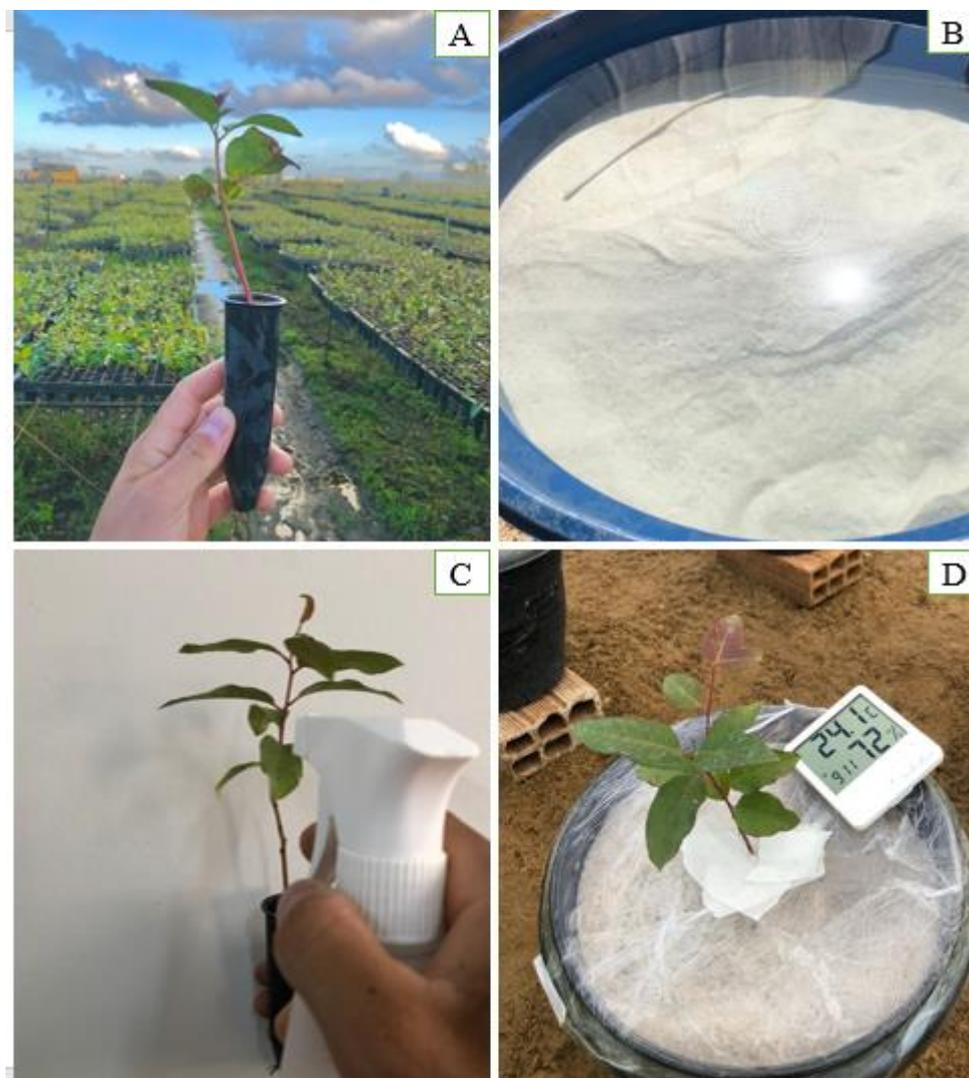


Figura 1. Muda de *Eucalyptus urophylla*, clone AEC 144, produzida em tubete, aos 80 dias de idade [A]; vaso contendo areia esterilizada com HCl e água deionizada [B]; aplicação de Si via pulverização foliar [C]; vaso contendo areia esterilizada, revestido com filme plástico para prevenir o escoamento da solução pulverizada [D].

3.3 Avaliações

Aos 15 dias do estabelecimento dos regimes de irrigação (120 DAT), foram mensurados e avaliados alguns atributos biométricos, o estado hídrico da planta, trocas

gasosas, quantificação de pigmentos fotossintéticos, constituintes químicos e atividade de enzimas antioxidantes.

3.3.1 Atributos biométricos

- Altura de plantas (H), baseada em medições desde o solo até a gema apical do fuste, utilizando régua graduada posicionada paralelamente ao caule;
- Diâmetro de caule (D), utilizando paquímetro digital, posicionado perpendicularmente ao caule, a 1 cm acima do solo;
- Área foliar total (AF), baseada em medições de comprimento (C) e largura (L), posteriormente utilizadas na seguinte fórmula (Montelatto et al., 2020):
$$AF = -13,8822 + 1,6242 L + 6,3390 C;$$
- Comprimento da raiz principal (CR), utilizando régua graduada;
- Volume da raiz, utilizando uma proveta de 1L.
- Massa seca de parte aérea (folhas + caule) e raiz, obtida após secagem em estufa a $70\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 5$, até atingir massa constante.

3.3.2 Estado hídrico da planta

- Potencial hídrico foliar, usando uma câmara de pressão (Modelo 1000, PMS) (Scholander et al., 1965). As medições foram realizadas às 5 h (pouco antes do amanhecer), tomando-se uma folha da porção mediana da parte aérea, em cada unidade experimental;
- Teor relativo de água, tomando-se seis discos retirados do limbo de folha da porção mediana da parte aérea. Após obter a massa de matéria fresca (MF), os discos foliares foram imersos em água por 24 horas, para obtenção da massa de matéria túrgida (MT), com posterior secagem em estufa a $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ por 48 horas, para obtenção da massa de matéria seca (MS). O teor relativo de água foi determinado com base na seguinte fórmula: $TRA = (MF - MS) / (MT - MS) \times 100$ (Weatherley, 1950).

3.3.3 Trocas gasosas

As taxas de condutância estomática (g_s), assimilação de CO_2 (A) e transpiração foram mensuradas usando um analisador de gases por infravermelho (Infrared Gas Analyser) (IRGA LI-6400, LI-COR[®], Nebraska/USA). As folhas foram previamente submetidas a irradiância de 900 mmol de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Silva et al., 1998). A concentração de CO_2 no ar fornecido ao analisador (ar referencial) foi de 380 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. As leituras foram realizadas pela manhã, entre 8:00 h e 10:00 h, em folhas completamente expandidas e fisiologicamente maduras, localizadas na porção mediana da copa, em cada unidade experimental. A eficiência intrínseca no uso da água (EiUA) foi calculada pela fórmula: $\text{EUAi} = A/g_s$.

3.3.4 Quantificação de pigmentos fotossintéticos

As concentrações de pigmentos fotossintéticos foram obtidas tomando-se amostras de discos foliares submetidos à imersão em 4 mL de dimetilsulfóxido (DMSO) saturado com CaCO_3 (Hiscox e Israelstam, 1979) por 12 h, em ambiente escuro, para extração de clorofilas a e b e carotenoides. As concentrações foram determinadas usando um espectrofotômetro, tendo como referência os comprimentos de onda 665, 649 e 480 nm para as quantificações de clorofilas a e b e carotenoides, respectivamente (equações 1, 2 e 3). Os resultados foram expressos em $\mu\text{g cm}^{-2}$ (Wellburn, 1994).

$$\text{Clorofila } a = [(12,47 A_{665} - 4,88 A_{649}) \times V] / (1000 \times W) \quad (1)$$

$$\text{Clorofila } b = [(25,6 A_{649} - 6,5 A_{665}) \times V] / (1000 \times W) \quad (2)$$

$$\text{Carotenoides} = [(1000 A_{480} - 1,12 Cl a - 34,07 Cl b) / 245] / 1000 \times W \quad (3)$$

Em que:

A = Absorbância no comprimento de onda indicado (nm)

V = Volume final do extrato clorofila – DMSO (mL)

W = Área do disco foliar (cm^2)

3.3.5 Quantificação de constituintes químicos e extravasamento de eletrólitos

Os teores de amido foram obtidos a partir de amostras de 125 mg de folhas adultas secas, previamente desengorduradas em hexano, acrescidas de 5 mL de H_2SO_4 (0,5 M), a 100 °C, por 1 hora. Após esse procedimento, adicionou-se água completando o volume

para 250 mL. Em seguida, resfriou-se 1 mL dessa solução a 0 °C, adicionando-se 5 mL de solução de antrona (5 mM). A mistura foi então aquecida a 100 °C, por 11 minutos, seguida de resfriamento à temperatura ambiente, para leitura em espectrofotômetro a 620 nm, conforme a Instrução Normativa nº 20 (Brasil, 1999).

Os teores de açúcares solúveis, açúcares redutores e prolina foram quantificados em extratos obtidos de 200 mg de folhas adultas secas. Para a obtenção do extrato para quantificação dos teores de açúcares solúveis e açúcares redutores, 15 mL de solução tampão fosfato de potássio (0,1 M) foram misturados ao material vegetal e homogeneizado. O volume total do extrator foi dividido em três volumes iguais, para a realização de três centrifugações de 45 minutos, a 2.500 g, e o sobrenadante foi recolhido para quantificações.

Para a quantificação dos teores de AS (Yemm e Willis, 1954), adicionou-se uma alíquota de 1 mL do sobrenadante a 2 mL de solução de antrona, sob resfriamento. Em seguida, o volume reacional foi aquecido em banho-maria a 100 °C, por 3 minutos, com posterior resfriamento. As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 620 nm e os resultados foram expressos em mg de açúcares solúveis g⁻¹ massa seca.

Para quantificar os teores de açúcares redutores (Miller, 1959), adicionou-se uma alíquota de 0,8 mL do sobrenadante a um meio reacional contendo 0,5 mL de ácido dinitrosalicílico (DNS) e 0,2 mL de água. Em seguida, o volume reacional foi aquecido em banho-maria a 100 °C, por 5 minutos. Após o resfriamento à temperatura ambiente, foram adicionados 3,5 mL de água, completando o volume para 5,0 mL. As leituras foram realizadas em espectrofotômetro a 540 nm, e os resultados foram expressos em mmol de açúcares redutores g⁻¹ massa seca.

Para a obtenção do extrato para quantificação dos teores de prolina, 6 mL de ácido sulfossalicílico 3% (p/v) foram adicionados a 200 mg de material vegetal liofilizado, homogeneizado e triturado. Após centrifugação (7500 g) por 10 minutos, 2 mL do extrato foram adicionados a 2 mL de solução ácida de ninhidrina (1,25 g de ninhidrina; 30 mL de ácido acético glacial; 20 mL de ácido fosfórico 6 M) e 2 mL de ácido acético glacial. As amostras foram incubadas a 100 °C por 1 hora e depois resfriadas com gelo, para paralisar a reação. Em seguida, foram adicionados 4 mL de tolueno, com agitação por 20 segundos, para a completa extração da prolina. O sobrenadante foi utilizado para a leitura em espectrofotômetro a 520 nm, e os resultados foram expressos em µmol de prolina g⁻¹ massa seca (Bates et al., 1973).

As substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) foram extraídas a partir de 200 mg de amostras liofilizadas de folhas trituradas em ácido tricloroacético (TCA) a 0,1% e homogeneizadas em 2 mL de solução aquosa de TCA a 0,1%. Os extratos obtidos foram centrifugados por 6 minutos a 10.000×g, a 4 °C. Amostras do sobrenadante foram transferidas para tubos de reação, em mistura com 1,5 mL de ácido tiobarbitúrico (TBA) a 0,5% e TCA a 20%, sob banho-maria a 95 °C, por 30 minutos. Após o resfriamento e centrifugação por 6 minutos a 10.000×g, realizou-se a leitura em espectrofotômetro a 532 nm para se quantificar a concentração de TBARS (Heath e Paker, 1968).

O extravasamento de eletrólitos foi mensurado conforme Valentovic et al. (2006). Amostras de 0,5 g de folhas frescas foram imersas em 20 mL de água deionizada e incubadas a 25 °C, por 24 h. A condutividade elétrica inicial da solução (L1) foi determinada utilizando um condutivímetro (Tecnal-TEC 4MP). As amostras foram então fervidas a 100 °C por 20 min, e a condutividade elétrica final (L2) foi aferida após resfriamento a 25 °C. A razão L1 / L2 foi expressa em porcentagem.

3.3.6 Atividade de enzimas antioxidantes

Para se avaliar a atividade da dismutase do superóxido (SOD; EC 1.15.1.1), considerou-se uma unidade de atividade enzimática (UA) de SOD como a quantidade de enzima necessária para inibir da redução do nitro azul de tetrazólio (NBT) pela SOD contida no extrato enzimático de tecidos foliares. Aliquotas de 100 µL da extração enzimática foram transferidas para tubos de ensaios protegidos da luz, contendo tampão NaH₂PO₄ 50 mM, pH 7,8, EDTA 0,1 mM, L-metionina 13 mM e NBT 75 µM. A reação foi iniciada pela adição de 2 µM de riboflavina e a concomitante transferência dos tubos para uma câmara iluminada por uma lâmpada fluorescente circular de 30 W, por 15 minutos. Em seguida, realizou-se a leitura em espectrofotômetro a 560 nm, e a atividade da SOD foi expressa em UA kg⁻¹ MS (Beauchamp e Fridovich, 1971).

Para se avaliar a atividade da peroxidase do guaiacol (GPX, EC 1.11.1.7), foram utilizados 20 mg de amostras liofilizadas de tecidos foliares maceradas em nitrogênio líquido, acrescidas de tampão NaH₂PO₄ (50 mM, pH 6,0), com posterior ultrasonicação (8 pulsos de 10 segundos cada, amplitude de 70-80%, com 10 segundos de intervalo) em processador ultrassônico (Ultrasonic Processor Gex 130, 130 W) em gelo, até o rompimento dos tecidos. Em seguida, as amostras foram centrifugadas por 10 minutos a 15.000 g. Foram utilizadas microplacas com 96 poços de 300 µL, contendo 140 µL de

tampão de reação peroxidase 2× [guaiacol 40 M, H₂O₂ 0,06% e NaH₂PO₄ (20 mM, pH 6,0)], 139 µL de tampão NaH₂PO₄ (50 mM, pH 6,0) e 1 µL de extrato enzimático, previamente diluído. A variação da absorbância a 470 nm foi monitorada durante 1 min de reação, a 25 °C, em espectrofotômetro leitor de microplacas (VERSA max). A atividade da peroxidase do guaiacol foi expressa com o aumento do consumo de guaiacol, em µmol s⁻¹ g⁻¹ de biomassa liofilizada (Pirovani et al., 2008).

3.4 Análise estatística

Os dados foram avaliados quanto à homogeneidade, pelo teste de Cochran, e quanto à distribuição normal dos resíduos, pelo teste de Lilliefors. Posteriormente, foram submetidos à análise de variância e comparações múltiplas de médias, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$) empregando-se o programa estatístico R.

4. RESULTADOS

4.1 Atributos biométricos

Os resultados mostram que houve interação significativa dos fatores somente em relação ao diâmetro do caule e à massa seca de raízes. As aplicações de Si influenciaram a área foliar total e a massa seca da parte aérea, independentemente dos regimes de irrigação. Em relação ao comprimento de raiz e volume de raízes, houve influência dos regimes de irrigação, independentemente das aplicações de Si. Não houve influência dos fatores sobre altura de plantas (Tabela 1).

Sob irrigação 30%, o crescimento em D foi inibido sem aplicação de Si, porém esse efeito foi mitigado pelas aplicações [(+) Si R] e [(+) Si F+R]. Essas duas formas de aplicação de Si também promoveram maior acúmulo de MSR sob restrição hídrica. Entre os tratamentos com aplicação de Si, a AF foi menor com [(+) Si R], enquanto todas as aplicações de Si promoveram um aumento em MSPA. A restrição hídrica inibiu CR e VR, porém esse efeito foi atenuado em VR pelas aplicações de Si (Tabela 2).

Tabela 1. Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para altura de plantas (H), diâmetro de caule (D), área foliar (AF), comprimento de raiz (CR), volume de raiz (VR), massa seca da parte aérea (MSPA) e massa seca de raiz (MSR) em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI).

Fontes de Variação	GL	Quadrados médios						
		H	D	AF	CR	VR	MSPA	MSR
Si	3	0,754 ^{ns}	32,23*	37084,92*	215,63 ^{ns}	36,67 ^{ns}	10,21*	2,92*
RI	1	0,210 ^{ns}	16,82*	208,25 ^{ns}	802,83*	250*	0,015 ^{ns}	21,26*
Si × RI	3	0,231 ^{ns}	31,92*	2804,24 ^{ns}	54,04 ^{ns}	63,33 ^{ns}	1,75 ^{ns}	3,08*
Resíduo	32	0,404	5,05	5539,01	89,47	56,25	0,8	0,6
CV (%)		11,02	5,24	9,49	19,19	15,79	10,36	11,39

^{ns}não significativo, *significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

Tabela 2. Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre atributos biométricos de plantas jovens de *Eucalyptus urophylla* em regimes de irrigação 90% e 30%.

Características	Irrigação 90%				Irrigação 30%			
	(-) Si	(+) Si F	(+) Si R	(+) Si F+R	(-) Si	(+) Si F	(+) Si R	(+) Si F+R
H (cm)	5,7Aa	6,2 Aa	5,5 Aa	6,0 Aa	5,7 Aa	6,1 Aa	5,5 Aa	5,8 Aa
D (mm)	46,1 Aa	45,8 Aa	38,7 Bb	43,7 Aa	42,2 Ab	41,3 Ab	41,8Aa	43,7 Aa
AF (cm ²)	779 ABa	814 Aa	724 Ba	828 Aa	750 ABa	814 Aa	693 Ba	869 Aa
CR (cm)	49,0 Aa	51,1 Aa	50,9 Aa	64,0 Aa	43,2 Ab	42,7 Ab	45,0 Ab	48,3 Ab
VR (mL)	54 Aa	52 Aa	46 Aa	48 Aa	42Aa	48 Aa	46 Aa	44 Aa
MSPA (g)	7,5 Ba	9,7 Aa	9,0 Aa	8,8 Aa	6,7 Ba	9,2 Aa	8,9 Aa	9,1 Aa
MSR (g)	6,5 Aa	6,3 Aba	6,5 ABb	5,1 Bb	6,4 Ba	6,9 Ba	8,8 Aa	7,5 ABa

Letras maiúsculas comparam as aplicações de Si e testemunha, enquanto letras minúsculas comparam os regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

4.2 Estado hídrico da planta

Os resultados mostram que houve interação significativa dos fatores em relação ao teor relativo de água, enquanto o potencial hídrico foliar foi influenciado somente pelos regimes de irrigação, independentemente das aplicações de Si (Tabela 3). Os dois indicadores do estado hídrico sofreram decréscimos sob irrigação 30%. Em relação ao teor relativo de água, contudo, esse efeito foi atenuado pelas aplicações [(+) Si R] e [(+) Si F+R] (Figura 2).

Tabela 3. Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para potencial hídrico foliar (Ψ_w) e teor relativo de água (TRA) em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI).

Fontes de variação	GL	Quadrados médios	
		Ψ_w	TRA
Si	3	0,014 ^{ns}	182,9*
RI	1	0,71*	169,9*
Si \times RI	2	0,0074 ^{ns}	172,2*
Resíduo	24	0,0357	8,9
CV (%)		38,52	3,49

^{ns} não significativo, *significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

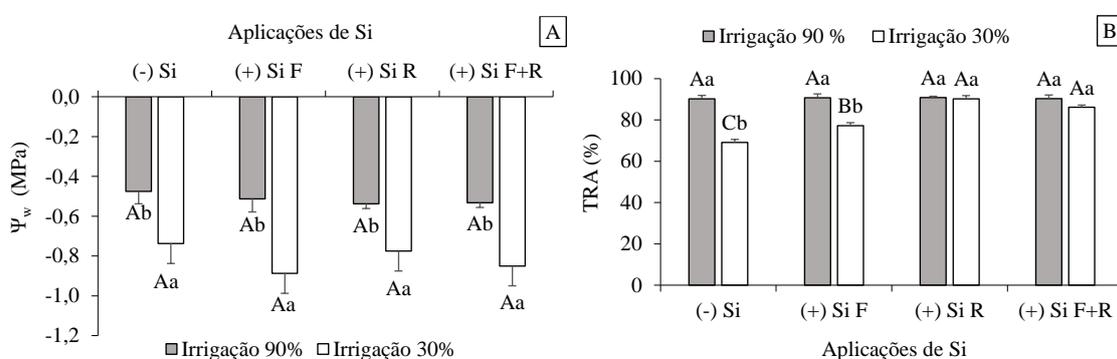


Figura 2: Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_w) [A] e o teor relativo de água (TRA) [B] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90% e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

4.3 Trocas gasosas

Houve interação significativa dos fatores em relação a condutância estomática, assimilação de CO_2 e eficiência intrínseca no uso da água, enquanto a transpiração sofreu influências de cada fator, isoladamente (Tabela 4). Sob irrigação 30%, houve decréscimos em condutância estomática, assimilação de CO_2 e transpiração. Em relação à assimilação de CO_2 , as aplicações de Si mitigaram esse efeito, notadamente [(+) Si R], seguido de [(+) Si F] e [(+) Si F+R]. Por outro lado, o decréscimo na transpiração foi maior com a aplicação [(+) Si R]. A restrição hídrica não alterou a eficiência intrínseca no uso da água, porém as aplicações de Si promoveram o seu aumento, principalmente com a aplicação [(+) Si R], seguido de [(+) Si F] e [(+) Si F+R] (Figura 3).

Tabela 4. Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para condutância estomática (g_s), assimilação de CO_2 (A), transpiração (E) e eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI).

Características	GL	Quadrados médios			
		g_s	A	E	EiUA
Si	3	0,0061*	123,95*	7,71*	338,99*
RI	1	0,5942*	2489,69*	421,64*	1279,11*
Si \times RI	3	0,0034*	2,15*	2,06 ^{ns}	174,64*
Resíduo	112	0,0013	0,75	0,83	22,62
CV (%)		33,25	9,04	31,96	72,32

^{ns} não significativo, *significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

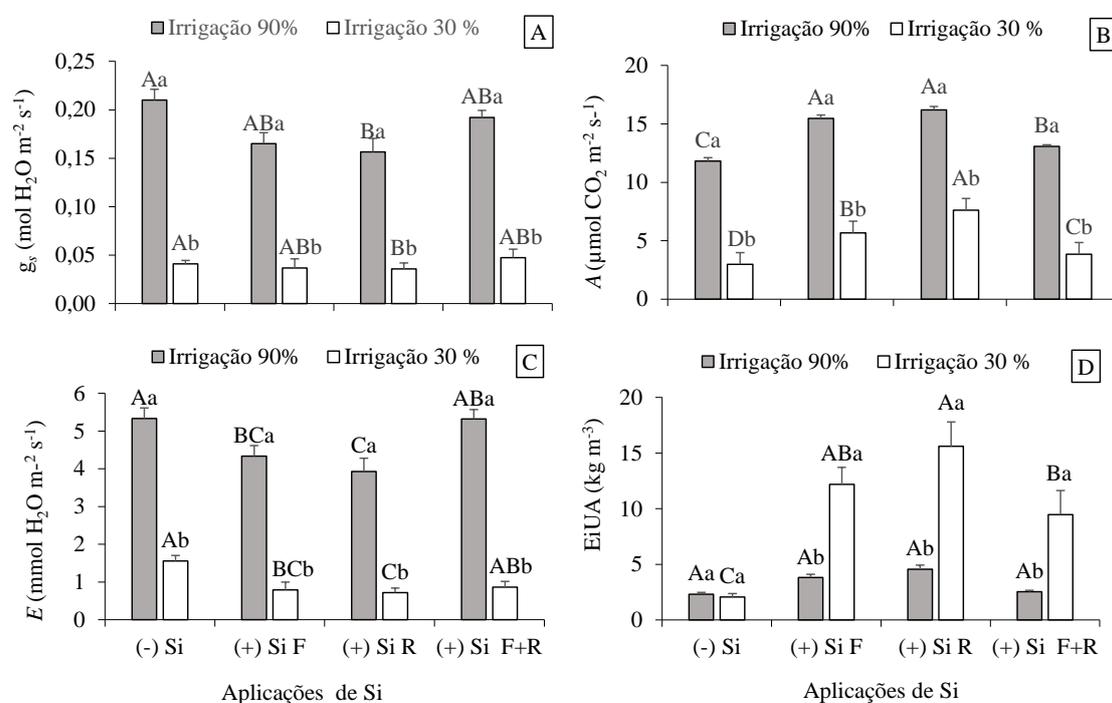


Figura 3: Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre condutância estomática (g_s) [A], assimilação de CO_2 (A) [B], transpiração (E) [C] e eficiência intrínseca do uso da água (EiUA) [D] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90% e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

4.4 Pigmentos fotossintéticos

Houve interação significativa dos fatores em relação ao teor de clorofilas, enquanto o de carotenoides foi influenciado somente pelas aplicações de Si, independentemente dos regimes de irrigação (Tabela 5). Sob irrigação 30%, o teor de clorofilas diminuiu, porém esse decréscimo foi evitado pelas aplicações de [(+) Si R] e [(+) Si F+R], e atenuado por [(+) Si F]. Em relação ao teor de carotenoides, os maiores valores foram obtidos com as aplicações de Si (Figura 4).

Tabela 5. Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para clorofilas e carotenoides em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI).

Fonte de variação	GL	Quadrados médios	
		Clorofilas	Carotenoides
Si	3	5,16*	1,6*
RI	1	13,32*	0,022 ^{ns}
Si × RI	3	5,45*	0,095 ^{ns}
Resíduo	24	0,81	0,163
CV (%)		13,26	6,78

^{ns} não significativo, *significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

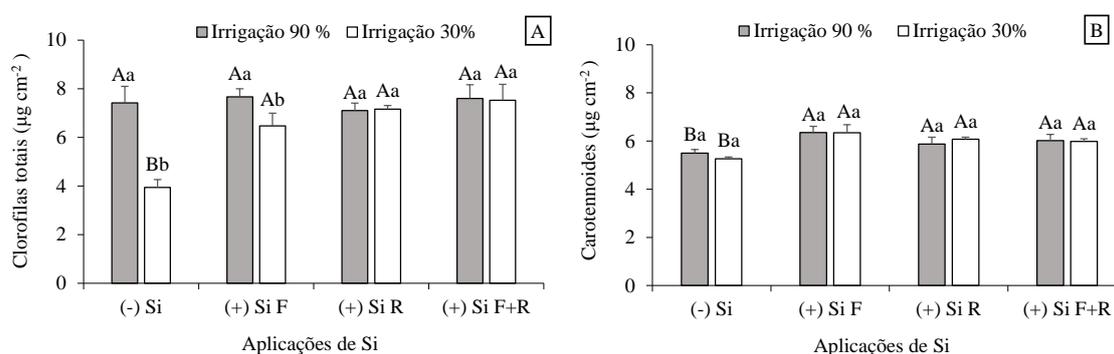


Figura 4: Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre os teores de clorofilas totais [A] e carotenoides [B] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90% e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

4.5 Constituintes químicos

Houve interação significativa dos fatores em relação aos teores de amido, açúcares solúveis, açúcares redutores e prolina (Tabela 6). Sob irrigação 30%, o teor de amido diminuiu, independentemente da aplicação ou não de Si, sendo que os níveis mais baixos foram atingidos com as aplicações [(+) Si R] e [(+) Si F+R]. O teor de açúcares solúveis

aumentou, independentemente da aplicação ou não de Si, e atingiu níveis mais altos com as aplicações [(+) Si F] e [(+) Si R]. O teor de açúcares redutores também aumentou, independentemente da aplicação ou não de Si, sendo que os níveis mais altos foram atingidos com todas as formas de aplicação de Si. O teor de prolina aumentou somente em resposta às aplicações de Si, principalmente com a aplicação [(+) Si R] (Figura 5).

Tabela 6. Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para amido, açúcares solúveis (AS), açúcares redutores (AR) e prolina (PRO) em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI).

Fonte de variação	GL	Quadrados médios			
		Amido	AS	AR	PRO
Si	3	0,00252*	349,67 ^{ns}	0,000592*	0,000089*
RI	1	0,086*	31707,29*	0,000914*	0,000390*
Si × RI	3	0,0017*	1219,30*	0,000059*	0,000069*
Resíduo	24	0,0002	130,39	0,000025	0,000004
CV (%)		9,60	11,83	2,20	29,98

^{ns}não significativo, *significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

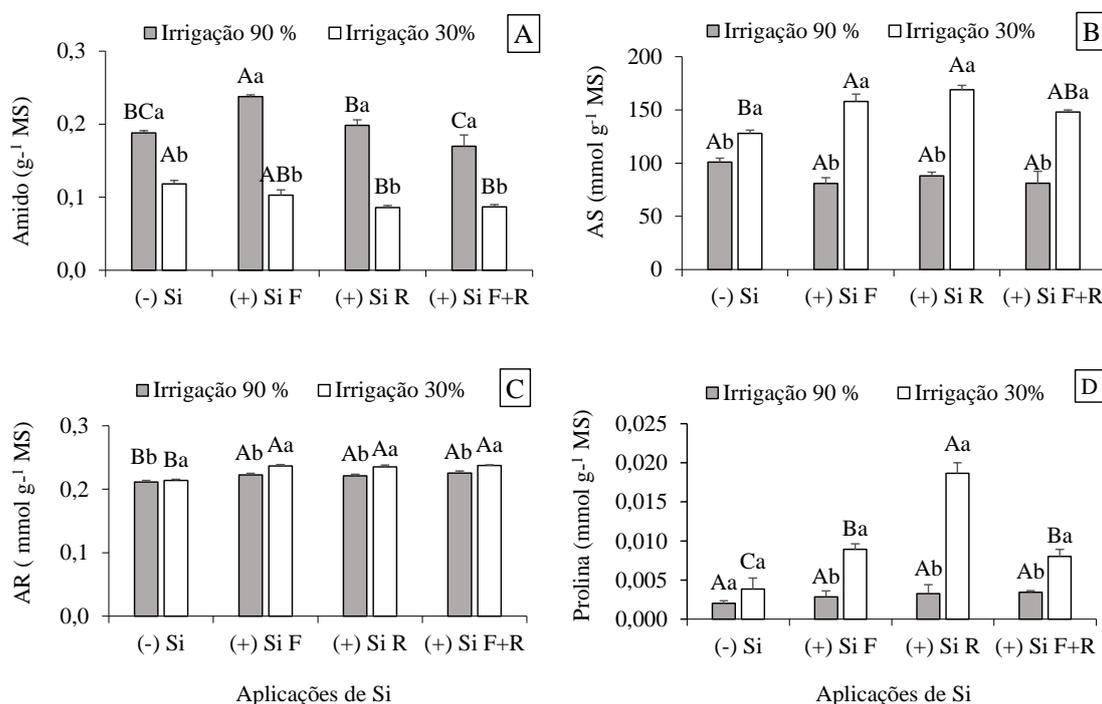


Figura 5: Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre os teores de amido [A], açúcares solúveis (AS) [B], açúcares redutores (AR) [C] e prolina [D] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90 e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

4.6 Características relacionadas ao estresse oxidativo

Houve interação significativa dos fatores em relação ao teor de TBARS, ao extravasamento de eletrólitos e às atividades das enzimas SOD e GPX (Tabela 7). Sob irrigação 30%, houve um aumento no teor de TBARS, porém esse aumento foi inibido com a aplicação de [(+) Si F] e [(+) Si F+R], e foi revertido com a aplicação [(+) Si R]. As atividades de SOD e GPX não foram alteradas pela restrição hídrica, exceto com a aplicação [(+) Si R], onde se verificou um aumento expressivo na atividade das duas enzimas (Figura 6).

Tabela 7. Resumo da análise de variância e coeficiente de variação (CV) para substâncias reativas ao teor de ácido tiobarbitúrio (TBARS), extravasamento de eletrólitos (EL) e atividade das enzimas dismutase do superóxido (SOD) e peroxidase do guaiacol (GPX) em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, em função da aplicação de Si e regimes de irrigação (RI).

Fonte de variação	GL	Quadrados médios			
		TBARS	EL	SOD	GPX
Si	3	740,11*	0,29*	0,136*	0,666*
RI	1	37,63 ^{ns}	0,2812*	0,029*	1,191*
Si × RI	3	605,54*	0,1946*	0,303*	1,064*
Resíduo	24	49,71	0,0185	0,056	0,015
CV (%)		14,99	8,20	28,90	37,08

^{ns}não significativo, *significativo pelo teste F ($p < 0,05$)

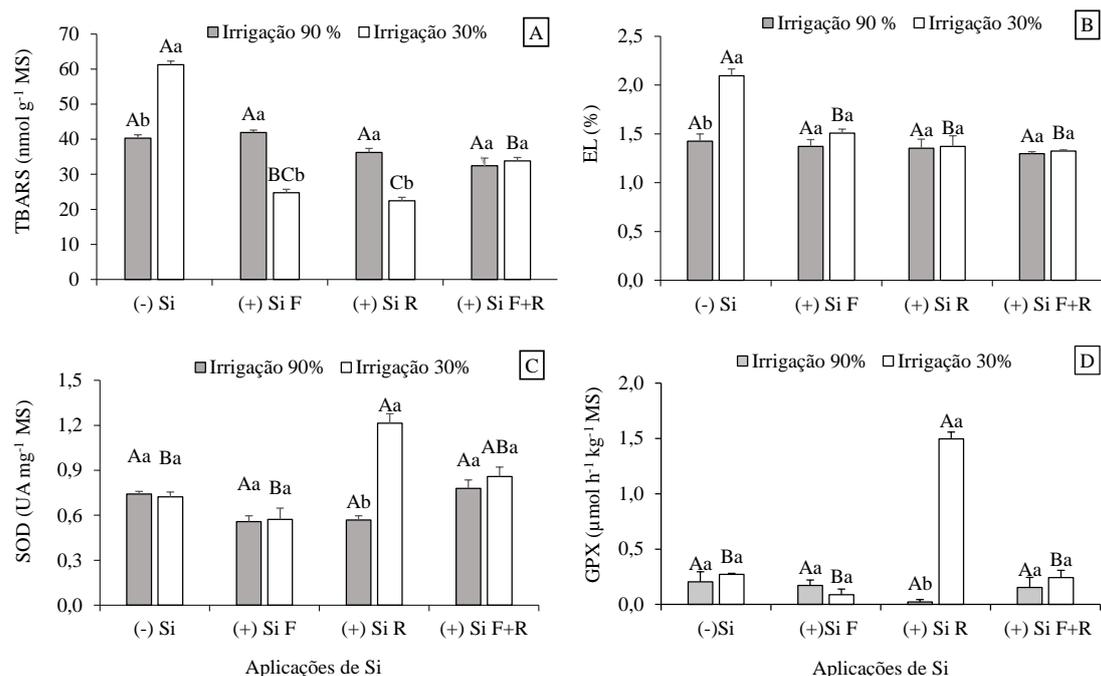


Figura 6: Efeitos de diferentes formas de aplicação exógena de Si, além da testemunha, sobre o teor de substâncias reativas ao ácido tiobarbitúrico (TBARS) [A], extravasamento de eletrólitos (EL) [B] e atividade das enzimas dismutase do superóxido (SOD) [C] e peroxidase do guaiacol (GPX) [D] em plantas jovens de *Eucalyptus urophylla*, sob regimes de irrigação 90% e 30%. Letras maiúsculas comparam formas de aplicação de Si, e letras minúsculas comparam regimes de irrigação, pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$).

5. DISCUSSÃO

Estresses ambientais podem afetar significativamente o crescimento das plantas em ecossistemas naturais e agrícolas. A maior parte da superfície da Terra (96,5%) está sujeita a limitações ambientais, conforme observado por Cramer et al. (2011). Por serem organismos sésseis, as plantas estão constantemente expostas a estresses abióticos, como a restrição hídrica, que podem afetar seu desenvolvimento e metabolismo. Ao contrário das plantas anuais, as plantas lenhosas geralmente carecem de plasticidade fenológica para escapar da seca interrompendo seu ciclo de vida vegetativo. As árvores adultas normalmente possuem um nível mais alto de tolerância à restrição hídrica do que as plantas anuais (Pallardy, 2008). Por isso, no eucalipto, os sintomas de déficit hídrico são mais perceptíveis nas plantas jovens, após o transplante das mudas, do que nas plantas adultas.

O diâmetro do caule e a massa seca da raiz foram os únicos atributos biométricos significativamente afetados pela interação do regime hídrico e método de aplicação de Si.

Esses resultados sugerem que um período de 15 dias de restrição hídrica pode não ter sido longo o suficiente para causar danos generalizados à maioria dos atributos biométricos. Esse resultado corrobora o entendimento de que a resposta fenológica da planta à restrição hídrica depende da duração do estresse (Pugnaire et al., 1999) e varia entre diferentes espécies de plantas (Kovács et al., 2022). Apesar disso, a aplicação de Si em plantas submetidas ao déficit hídrico resultou em maiores massas secas da parte aérea e da raiz, principalmente com aplicações de [(+) Si R] e [(+) Si L+R].

Embora o impacto da restrição hídrica nos atributos biométricos tenha sido moderado, mudanças significativas foram observadas em outras características relacionadas ao crescimento (por exemplo, teor relativo de água, trocas gasosas, pigmentos fotossintéticos, constituintes químicos e estresse oxidativo). Nas plantas submetidas à deficiência hídrica, houve redução no teor relativo de água observada nas plantas controle (-S), mas a aplicação de Si mostrou-se benéfica em termos de aumento da tolerância das plantas à restrição hídrica. A aplicação de Si com [(+) Si R] ou [(+) Si L+R] evitou a diminuição do teor relativo de água, enquanto a aplicação de [(+) Si L] atenuou essa diminuição (Figura 2B). Este efeito da aplicação de Si no teor relativo de água pode ser parcialmente atribuído a um controle estomático da perda de água por transpiração, pois está intimamente relacionado a reduções na condutância estomática e na transpiração. Segundo Pimentel (2004), o controle estomático é um mecanismo foliar que tende a favorecer uma planta exposta à restrição hídrica de curto prazo, conforme observado neste estudo. O fechamento estomático costuma ser a primeira linha de defesa contra a dessecação, mesmo antes que ocorra uma diminuição no teor relativo de água foliar (Lang et al., 2018). Por outro lado, Johnson et al. (2022) argumentaram que um fechamento estomático visa principalmente prevenir a cavitação e uma falha hidráulica catastrófica, que poderia resultar em quedas significativas na transpiração e na assimilação de CO₂.

Uma diminuição significativa na condutância estomática foi observada neste estudo, independentemente do método de aplicação de Si (Figura 3A). No entanto, o uso de Si, particularmente [(+) Si R], resultou em menores taxas de condutância estomática, com [(+) Si L] e [(+) Si L+R] tendo um efeito menor. Tal redução na condutância estomática pode ser parcialmente atribuída a uma deposição de Si nas paredes celulares das células guarda, o que pode levar a mudanças estruturais que afetam indiretamente a deformação estomática e a capacidade de abertura (Vandegeer et al., 2020). Além disso, a aplicação de Si pode causar uma diminuição no turgor das células guarda e na regulação

dos poros estomáticos, contribuindo para uma redução na condutância estomática (Gao et al., 2006; Luyckx et al., 2017).

As menores taxas de condutância estomática contribuíram para a diminuição da transpiração, que foi mais significativa com a aplicação de Si, principalmente com [(+) Si R], e em menor proporção com [(+) Si L] e [(+) Si L+R] (Figura 3C). Sabe-se que a perda de água durante a transpiração atinge cerca de 90%, podendo ser estomática ou cuticular (Domingues et al., 2017). O efeito da aplicação de Si pode ser atribuído em parte a um espessamento da camada da cutícula, que resulta da polimerização do H_4SiO_4 em fitólitos, uma sílica amorfa e hidratada ($SiO_2 \times nH_2O$) (Keutmann et al., 2015). Os fitólitos são depositados nas paredes celulares e intercelulares ou abaixo da cutícula como sílica amorfa (Mandlik et al., 2020; Singh et al., 2020), formando uma dupla camada de sílica (Thorne et al., 2020), o que reduz a perda de água pela folha (Bukhari et al., 2021).

Neste estudo, a redução induzida por Si na condutância estomática causou uma diminuição na perda de água foliar que foi mais significativa do que o influxo de CO_2 para os cloroplastos, resultando em uma redução maior na transpiração do que na assimilação de CO_2 . As menores taxas de condutância estomática também levaram a uma redução na assimilação de CO_2 , mas a aplicação de Si atenuou essa redução, principalmente com [(+) Si R], mantendo maiores taxas de assimilação de CO_2 do que o tratamento controle (-S) (Figura 3B). Resultados semelhantes foram observados em *Pistacia vera* L. (Habibi e Hajiboland, 2013) e arroz (Kuhla et al., 2021) com aplicação de Si sob restrição hídrica. Em estudos anteriores com morangos sob restrição hídrica, mais de 90% do Si absorvido pelas raízes foi translocado para a parte aérea da planta quando o Si foi fornecido pelo substrato (Ma e Takahashi, 2002).

Em plantas que acumulam grandes quantidades de Si, o suprimento deve ser feito principalmente pelas raízes, utilizando solução nutritiva (Ma e Takahashi, 1990) ou via adubação do solo (Camargo et al, 2019). Após a absorção pelas raízes, o Si é transportado para a parte aérea da planta, utilizando transportadores especializados nas membranas celulares (Mitani et al., 2009). Na cana-de-açúcar, uma espécie tipicamente acumuladora, o fornecimento de Si via substrato proporcionou respostas fisiológicas mais eficazes para mitigar o estresse hídrico do que o fornecimento via pulverização, pois o Si foi melhor absorvido pelas raízes do que pelas folhas (Teixeira et al., 2020).

Segundo Ma e Yamaji (2015) e Queiroz et al. (2018), o eucalipto é uma espécie não acumuladora de Si; por este motivo, optou-se por utilizar o fertilizante comercial Sifol Powder como fonte de Si no presente estudo. Sifol Powder é uma fonte reativa

extremamente pura de nanossílica, que é mais eficaz quando aplicada via raízes do que por pulverização foliar (Suriyaprabha et al., 2014). Embora o mecanismo de absorção da raiz de nanossílica não seja bem compreendido, ele ocorre em uma taxa maior do que a de outros silicatos (Schaller et al., 2013; Asgari et al., 2018), principalmente seguindo a rota apoplástica, pois os transportadores de Si são menos sensíveis à nanossílica (Nazaralian et al., 2017). No presente estudo, a aplicação de Si com [(+) Si L] e [(+) Si L+R] também se mostrou eficaz em atenuar, em menor grau, a diminuição da assimilação de CO₂ em plantas submetidas ao déficit hídrico. Embora o mecanismo de absorção foliar de Si não seja claro, as folhas podem absorver Si, mas o efeito do Si em plantas submetidas à restrição hídrica de curto prazo pode depender menos da quantidade de Si acumulada, devido à restrição em sua absorção foliar, em comparação com a absorção radicular (Teixeira et al., 2021). Alguns pesquisadores sugeriram que as folhas também podem absorver diretamente o ácido silícico e/ou estimular as plantas a absorver mais nutrientes do solo, incluindo Si (Zhu et al., 2019).

Neste estudo, a aplicação de Si pode ter causado um espessamento da cutícula devido aos depósitos de sílica, levando a alterações no estado físico e nas propriedades mecânicas das paredes celulares. Essa barreira sólida pode ter contribuído para reduzir as perdas de água (Gao et al., 2005; Bukhari et al., 2020; Wang et al., 2021) e melhorar a eficiência intrínseca do uso da água, que foi maior com [(+) Si R] (Figura 3D). Resultados semelhantes foram encontrados com aplicação de Si em outras espécies (Ming et al., 2012; Asmar et al., 2013; Habibi, 2014). A deposição de Si nas paredes dos vasos do xilema também foi observada em muitas outras espécies vegetais, com nanopartículas de Si entrelaçadas com macromoléculas orgânicas, como celulose, pectina, glicoproteína e lignina, para formar complexos coloidais amorfos com grandes áreas superficiais de absorção (Parry e Winslow, 1977). Essas nanopartículas podem influenciar a taxa de transporte de água e solutos nos feixes vasculares, melhorando a eficiência intrínseca do uso da água (Gao et al., 2005). Portanto, a aplicação de Si atenuou a diminuição da assimilação de CO₂ nas plantas submetidas ao déficit hídrico, apesar das reduções na condutância estomática e na transpiração, contribuindo para o aumento da eficiência intrínseca do uso da água e melhorando a tolerância das plantas à restrição hídrica (Ma et al., 2004).

Por outro lado, o efeito da aplicação de Si na prevenção ou mitigação da redução relativa do teor de água ocorreu simultaneamente com a diminuição do potencial hídrico foliar (Figura 2A). Observações semelhantes sobre a aplicação de Si sob restrição hídrica

também foram relatadas em *Sorghum bicolor* (Sonobe et al., 2010), oliveiras (Karimi et al., 2018) e ameixeiras (Hassan et al., 2021). Esses resultados sugerem que a regulação do teor relativo de água induzida pelo Si, associada à diminuição do potencial hídrico foliar, pode ser causada pela osmorregulação, resultante da hidrólise do amido em açúcares e das proteínas em aminoácidos. Neste estudo, a aplicação de Si intensificou a hidrólise do amido (Figura 5A), juntamente com o aumento dos teores de açúcares solúveis (Figura 5B) e açúcares redutores (Figura 5C), promovendo a homeostase iônica que favorece a absorção de água e melhorando o sistema antioxidante (Zhang e outros, 2018). Alterações induzidas por Si no teor de açúcares solúveis, associadas à restrição hídrica, também foram observadas em *Sorghum bicolor* (Sonobe et al., 2010) e *Glycyrrhiza uralensis* (Zhang et al., 2018). Essas alterações podem promover tolerância protoplasmática e ajuste osmótico, onde o acúmulo de osmólitos reduz o potencial osmótico e aumenta o influxo de água, mantendo assim a pressão de turgor (Farroq et al., 2019). O ajuste osmótico também pode resultar de um aumento induzido por Si no conteúdo de prolina, principalmente usando [(+) Si R] (Figura 5D). Resultados semelhantes usando aplicação de Si sob restrição hídrica foram encontrados em laranja (El Sayed et al., 2014) e manga (Elsheery et al., 2020). A prolina, além de atuar como um osmoprotetor, desempenha um papel crucial no mecanismo de defesa das plantas, promovendo alterações anatômicas, estabilidade proteica e eliminação de radicais livres que podem danificar o aparato fotossintético (Ghafoor et al., 2019).

Nas plantas submetidas à deficiência hídrica, o teor de clorofilas diminuiu nas plantas controle (-S), mas o Si teve um efeito benéfico na tolerância das plantas a esse efeito de restrição hídrica. A aplicação de Si com [(+) Si R] ou [(+) Si L+R] evitou a diminuição do teor de clorofilas enquanto que, com [(+) Si L], esta diminuição foi atenuada (Figura 4A). A aplicação de Si pode manter o teor de clorofilas estável sob restrição hídrica, protegendo a estrutura do cloroplasto (impedindo a degradação das lamelas, grana e estroma) e induzindo a biossíntese de pigmentos fotossintéticos para proteger as enzimas do cloroplasto (Cao et al., 2015). Resultados semelhantes foram relatados em outros estudos usando aplicação de Si sob restrição de água (Muneer et al., 2014; Cao et al., 2015; Hajiboland et al., 2017; Sienkiewicz-Cholewa et al.; 2018; Hassan et al., 2022). O teor de carotenoides não foi influenciado pelo regime de irrigação, mas foi maior com a aplicação de Si, em comparação com o tratamento controle (-Si) (Figura 4B). Os carotenoides, além de serem pigmentos que auxiliam na captação de luz para a fotossíntese, também atuam como fotoprotetores, extinguindo rapidamente os estados

excitados das clorofilas (Taiz et al., 2017) e, assim, prevenir a formação de oxigênio singlete prejudicial ($^1\text{O}_2^*$), que pode danificar muitos componentes celulares, especialmente lipídios (Uarrota et al., 2018). Embora seja improvável que a aplicação de Si esteja relacionada à fotoproteção de carotenoides no presente estudo, seu efeito benéfico na manutenção do teor estável de clorofilas em plantas submetidas a déficit hídrico provavelmente se deve à sua influência no aumento da atividade de enzimas antioxidantes e na mitigação do estresse oxidativo.

As plantas controle (-Si) sob deficiência hídrica apresentaram um aumento em TBARS, indicando um aumento na peroxidação lipídica da membrana e extravasamento de eletrólitos. Isso acontece devido ao estresse por deficiência hídrica, que causa aumento nos níveis de lipídios indicadores de estresse oxidativo da membrana celular, como malondialdeído e H_2O_2 , aumentando o extravasamento de eletrólitos (Ogbaga et al., 2020). A aplicação de Si usando [(+) Si L+R] evitou um aumento em TBARS, enquanto o uso de [(+) Si L] ou [(+) Si R] mitigou esse aumento (Figura 6A). No geral, ao contrário das plantas de controle (-Si), o fornecimento de Si preservou a membrana e o extravasamento de eletrólitos (Figura 6B). As atividades de SOD e GPX não foram influenciadas pelo regime hídrico, mas o fornecimento de Si usando [(+) Si R] resultou em um aumento significativo nas plantas submetidas ao déficit hídrico (117,5% e 184,5%, respectivamente) (Figuras 6C e 6D). Isso ajuda a prevenir a peroxidação lipídica e o extravasamento de eletrólitos, mitigando assim o estresse oxidativo. Relatos anteriores têm confirmado este efeito do Si no aumento da atividade das enzimas antioxidantes em outras espécies (Gong et al., 2005; Gunes et al., 2007; Shi et al., 2014). Embora os mecanismos pelos quais o Si influencia a ativação de enzimas antioxidantes ainda não estejam claros, estudos sugerem que ele regula genes (por exemplo, TaSOD e TaCAT) que sintetizam e ativam essas enzimas (Ma et al., 2016; Mostofa et al., 2021).

6. CONCLUSÕES

Em síntese, plantas jovens de *Eucalyptus urophylla* apresentam melhor tolerância à restrição hídrica com aplicação de Si, pois esse elemento ajuda a manter o turgor celular estável e melhora a eficiência intrínseca do uso da água. O Si reduz a condutância estomática e a transpiração, prevenindo ou mitigando um declínio na assimilação de CO_2 e promovendo a osmorregulação. Além disso, o Si previne a diminuição do teor de

clorofilas e atenua o estresse oxidativo ao induzir um aumento nas atividades de SOD e GPX, evitando assim a peroxidação lipídica e o extravasamento de eletrólitos.

A aplicação de Si pelas raízes, ou combinada com a pulverização foliar, é mais eficaz em mitigar os efeitos da restrição hídrica do que a aplicação apenas foliar. Como o eucalipto é uma espécie não acumuladora de Si, a nanossílica torna-se uma fonte eficiente de Si, com benefícios otimizados quando aplicada principalmente pelas raízes.

7. REFERÊNCIAS

Adrees, M.; Ali, S.; Rizwan, M.; Zia-ur-Rehman, M.; Ibrahim, M.; Abbas, F.; Farid, M.; Qayyum, M.F.; Irshad, M.K. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of heavy metal toxicity in plants: A review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 119, p. 186–197, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.05.011>

Ahanger, M.A.; Bhat, J.A.; Siddiqui, M.H. Rinklebe, J.; Ahmad, P. Integration of silicon and secondary metabolites in plants: a significant association in stress tolerance. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 21, p. 6758–6774, 2020. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa291>

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**, v. 1, p. 17–27, 2011. <https://doi.org/10.17221/92/2010-CJGPB>

Alam, A.; Hariyanto, B.; Ullah, H.; Salin, K.R.; Datta, A. Effects of silicon on growth, yield and fruit quality of cantaloupe under drought stress. **Silicon**, v. 12, n. 3, p. 655–664, 2020. <https://doi.org/10.1007/s12633-020-00673-1>

Alves, W.W.D.A.; Oliveira, F.A.; Azevedo, C.A.V.; Albuquerque, J.H. Métodos de determinação e níveis de água disponível no solo: efeito sobre a cultura do algodoeiro herbáceo. **Revista Caatinga**, v. 23, n. 4, p. 91–96, 2010.

Al-Yasi, H.; Attia, H.; Alamer, K.; Hassan, F.; Ali, E.; Elshazly, S.; Siddique, K.H.M.; Hessini, K. Impact of drought on growth, photosynthesis, osmotic adjustment, and cell wall elasticity in *Damask rose*. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 150, p. 133–139, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.02.038>

Amrutha, S.; Parveen, A.B.M.; Muthupandi, M.; Vishnu, K.; Bisht, S.S.; Sivakumar, V.; Dasgupta, M.G. Characterization of *Eucalyptus camaldulensis* clones with contrasting response to short-term water stress response. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 43, article 14, 2021. <https://doi.org/10.1007/s11738-020-03175-0>

Asgari, F.; Majd, A.; Jonoubi, P.; Najafi, F. Effects of silicon nanoparticles on molecular, chemical, structural and ultrastructural characteristics of oat (*Avena sativa* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 127, p. 152–160, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.03.021>

Ashraf, M.; Harris, P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: an overview. **Photosynthetica**, v. 51, p. 163–190, 2013. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>

Asmar, S.A.; Castro, E.M.; Pasqual, M.; Pereira, F.J.; Soares, J.D.R. Changes in leaf anatomy and photosynthesis of micropropagated banana plantlets under different silicon sources. **Scientia Horticulturae**, v. 161, p. 328–332, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.07.021>

Barros Junior, U.O.; Lima, M.D.R.; Alsahli, A.A.; Lobato, A.K. S. Unraveling the roles of brassinosteroids in alleviating drought stress in young *Eucalyptus urophylla* plants: Implications on redox homeostasis and photosynthetic apparatus. **Physiologia Plantarum**, v. 1, p. 1–14, 2020. <https://doi.org/10.1111/ppl.13291>

Bates, L.S.; Waldren, R.P.; Teare, I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies. **Plant and Soil**, v. 39, p. 205–207, 1973. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>

Beauchamp, C.; Fridovich, I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. **Analytical Biochemistry**, v. 44, p. 276–287, 1971. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(71\)90370-8](https://doi.org/10.1016/0003-2697(71)90370-8)

Berenguer, H.D.; Alves, A.; Amaral, J.; Leal, L.; Monteiro, P.; Jesus, C. de; Pinto, G. Differential physiological performance of two *Eucalyptus* species and one hybrid under different imposed water availability scenarios. **Trees**, v. 32, n. 2, p. 415–427, 2018. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1639-y>

Bianchini, H.C.; Marques, D.J. Tolerância ao estresse hídrico em cultivares de milho adubadas com silício: absorção e eficiência no uso da água. **Bioscience Journal**, v. 35, p. 527–539, 2019. <http://dx.doi.org/10.14393/BJ-v35n2a2019-42347>

Brasil. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Secretaria de Defesa Agropecuária. **Instrução Normativa nº 20**, de 21 de jul. de 1999. Oficializa os métodos analíticos físico-químicos, para controle de produtos cárneos e seus ingredientes – sal e salmoura. Diário Oficial da União. Brasília, DF, 27 jul. 1999.

Bandurska, H. Drought Stress Responses: Coping Strategy and Resistance. *Plants*, v. 11, p. 1–17, 2022. <https://doi.org/10.3390/plants110709227>

Bukhari, M.A.; Ahmad, Z.; Ashraf, M.Y.; Afzal, M.; Nawaz, F.; Nafees, M.; Jatoi, W.N.; Malghani, N.A.; Shah, A.N.; Manan, A. Silicon mitigates drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) through improving photosynthetic pigments, biochemical and yield characters. **Silicon**, v. 13, p. 4757–4772, 2020. <https://doi.org/10.1007/s12633-020-00797-4>

Camargo, M.S.; Bezerra, B.K.L.; Holland, L.A.; Oliveira, A.L.; Vitti, A.C.; Silva, M.A. Silicon fertilization improves physiological responses in sugarcane cultivars grown under water deficit. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 19, n. 1, p. 81–91, 2019. <https://doi.org/10.1007/s42729-019-0012-1>

Cao, B.L.; Ma, Q.; Xu, K. Silicon restrains drought-induced ROS accumulation by promoting energy dissipation in leaves of tomato. **Protoplasma**, v. 257, p. 537–547, 2020. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01449-0>

Cao, B.L.; Ma, Q.; Zhao, Q.; Wang, L.; Xu, K. Effects of silicon on absorbed light allocation, antioxidant enzymes and ultrastructure of chloroplasts in tomato leaves under simulated drought stress. **Scientia Horticulturae**, v. 194, p. 53–62, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.07.037>

Carvalho, A.C.; Pinto, T.; Ferreira, H.; Martins, L.; Pereira, C.; Gomes-Laranjo, J.; Anjos, R. Effect of silicon fertilization on the tolerance of *Castanea sativa* mill. seedlings against *Cryphonectria parasitica* barr. **Journal of Plant Diseases and Protection**, v. 127, p. 197–210, 2020. <https://doi.org/10.1007/s41348-019-00283-z>

Chen, W.; Yao, X.; Cai, K.; Chen, J. Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrition absorption. **Biological Trace Element Research**, v. 142, n. 1, p. 67–76, 2011. <https://doi.org/10.1007/s12011-010-8742-x>

Cooke, J.; Leishman, M.R. Is plant ecology more siliceous than we realise? **Trends in Plant Science**, v. 16, n. 2, p. 61–68, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.10.003>

Correia, B.; Hancock, R.D.; Amaral, J.; Gomez-Cadenas, A.; Valledor, L.; Pinto, G. Combined drought and heat activates protective responses in *Eucalyptus globulus* that are not activated when subjected to drought or heat stress alone. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, 2018. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00819>

Correia, B.; Pinto-Marijuan, M.; Neves, L.; Brossa, R.; Dias, M.C.; Costa, A.; Castro, B.N.; Araujo, C.; Santos, C.; Chaves, M.M.; Pinto, G. Water stress and recovery in the performance of two *Eucalyptus globulus* clones: physiological and biochemical profiles. **Physiologia Plantarum**, v. 150, p. 580–592, 2014. <https://doi.org/10.1111 / ppl.12110>

Cramer, G.R.; Urano, K.; Delrot, S.; Pezzotti, M.; Shinozaki, K. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. **BMC Plant Biology**, v.11, Article 163, 2011. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-163>

Crusciol, C.A.C.; Pulz, A.L.; Lemos, L.B.; Soratto, R.P.; Lima, G.P.P. Effects of silicon and drought stress on tuber yield and leaf biochemical characteristics in potato. **Crop Science Society of America**, v. 49, p. 949–959, 2009. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.04.0233>

Deshmukh, R.K.; Ma, J.F.; Bélanger, R.R. Role of silicon in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1858–1860, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01858>

Ding, Y.F.; Liang, Y.C.; Zhu, J.; Li, Z.J. Effects of silicon on plant growth, photosynthetic parameters, and soluble sugar content in leaves of wheat under drought stress. **Plant Nutrition and Fertilizer Science**, v. 13, p. 471–478, 2007.

Domínguez, E.; Heredia-Guerrero, J.A.; Heredia, A. The plant cuticle: old challenges, new perspectives. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 19, p. 5251–5255, 2017. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx389>

Eichert, T.; Kurtz, A.; Steiner, U.; Goldbach, H.E. Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and water-suspended nanoparticles. **Physiologia Plantarum**, v.134, p. 151–160, 2008. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01135.x>

El Sayed, O.M.; El-Gammal, O.H.M.; Salama, A.S.M. Effect of proline and tryptophan amino acids on yield and fruit quality of Manfalouty pomegranate variety. **Science Horticulture**, v.169, p.1–5, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.01.023>

Elsheery, N.I.; Helaly, M.N.; El-Hoseiny, H.M.; Alam-Eldein, S.M. Silicon improves seed germination and alleviates oxidative stress of bud seedlings in tomato under water deficit stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 10, Article 558, 2020. <https://doi.org/10.3390/agronomy10040558>

Epstein, E. The anomaly of silicon in plant biology. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 91, n. 1, p. 11–17, 1994. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.1.11>

Esmaili, S.; Tavallali, V.; Amiri, B. Nano-silicon complexes enhance growth, yield, water relations and mineral composition in *Tanacetum parthenium* under water deficit stress. **Silicon**, v. 12, n. 7, p. 1063–1617, 2020. <https://doi.org/10.1007/s12633-020-00605-z>

Farooq, M.A.; Dietz, K. Silicon as versatile player in plant and human biology: overlooked and poorly understood. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 994–1008, 2015. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00994>

Farooq, M.; Hussain, M.; Ul-Allah, S.; Siddique, K.H.M. Physiological and agronomic approaches for improving water-use efficiency in crop plants. **Agricultural Water Management**, v. 219, p. 95–108, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.04.010>

Farooq, M.; Wahid, A.; Kobayashi, N.; Fujita, D.; Basra, M.A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Journal of Plant Nutrition**, v. 29, p. 1637–1647, 2009. <https://doi.org/10.1080/01904160600851494>

Ferreira, D.H.A.A.; Leles, P.S.S.; Neto, S.N.O.; Paula, T.R.; Coutinho, R.P.; Silva, R.L. Crescimento e produção de eucalipto na Região do Médio Paraíba do Sul, RJ. **Floresta e Ambiente**, v. 24, e00131315, 2017. <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.131315>

Fleck, A.T.; Schulze, S.; Hinrichs, M.; Specht, A.; Waßmann, F.; Schreiber, L.; Schenk, M.K. Silicon promotes exodermal casparian band formation in si-accumulating and si-excluding species by forming phenol complexes. **Plos One**, v. 10, p. 1–10, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138555>

Flores, T.B.; Alvares, C. A.; Souza, V.C.; Stape, J.L. **Eucalyptus no Brasil: zoneamento climático e guia para identificação**. Piracicaba, Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais, 2016. 447 p.

Gao, X.; Zou, C.; Wang, L.; Zhang, F. Silicon decreases transpiration rate and conductance from stomata of maize plants. **Journal of Plant Nutrition**, v. 29, n. 9, p. 1637–1647, 2006. <https://doi.org/10.1080/01904160600851494>

Gao, X.; Zou, C.; Wang, L.; Zhang, F. Silicon improves water use efficiency in maize plants. **Journal of Plant Nutrition**, v. 27, n. 8, p. 1457–1470, 2005. <https://doi.org/10.1081/PLN-200025865>

Ghafoor, R.; Akram, NA; Rashid, M.; Ashraf, M.; Iqbal, M.; Lixin, Z. Exogenously applied proline induced changes in key anatomical features and physio-biochemical attributes in water stressed oat (*Avena sativa* L.) plants. **Physiology and Molecular Biology of Plants**, v. 25, p. 1121–1135, 2019. <https://doi.org/10.1007/s12298-019-00683-3>

Gomes, M.T.G.; Luz, A.C.; Santos, M.R.; Batitucci, M.C.P.; Silva, D.M.; Falqueto, A.R. Drought tolerance of passion fruit plants assessed by the OJIP chlorophyll a fluorescence transiente. **Scientia Horticulturae**, v. 142, p. 49–56, 2012. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.04.026>

Gonçalves, J.L.M.; Alvares, C.A.; Higa, A.R.; Silva, L.D.; Alfenas, A.C.; Stahl, L.; Ferraz, S.F.B.; Lima, W.P.; Brancalion, P.H.S.; Hubner, A.; Bouillet, J.P.D.; Laclau, J.P.; Nouvellon, Y.; Epron, D. Integrating genetic and silvicultural strategies to minimize abiotic and biotic constraints in Brazilian eucalypt plantations. **Forest Ecology and Management**, v. 301, p. 6–27, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.030>

Gong, H.; Zhu, X.; Chen, K.; Wang, S.; Zhang, C. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. **Plant Science**, v. 169, n. 2, p. 313–321, 2005. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.02.023>

Granda, V.; Delatorre, C.; Cuesta, C.; Centeno, M.L.; Fernández, B.; Rodríguez, A.; Feito, I. Physiological and biochemical responses to severe drought stress of nine *Eucalyptus globulus* clones: a multivariate approach. **Tree Physiology**, v. 34, n. 7, p. 778–786, 2014. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu052>

Gunes, A.; Inal, A.; Bagci, E.G.; Pilbeam, D.J. Silicon-mediated changes of some physiological and enzymatic parameters symptomatic for oxidative stress in spinach and tomato grown in sodic-B toxic soil. **Plant and Soil**, v. 290, p. 103–114, 2007. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9137-9>

Gupta, A.; Rico-Medina, A.; Caño-Delgado, A.I. The physiology of plant responses to drought. **Science**, v. 368, p. 266–269, 2020. <http://doi: 10.1126/science.aaz7614>

Habibi, G.; Hajiboland, R. Alleviation of drought stress by silicon supplementation in pistachio (*Pistacia vera* L.) plants. **Folia Horticulturae**, v. 25, n. 1, p. 25–29, 2013. <https://doi.org/10.2478/fhort-2013-0003>

- Habibi, G. Silicon supplementation improves drought tolerance in canola plants. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 61, n. 6, p. 784–791, 2014. <https://doi.org/10.1134/S1021443714060077>
- Hajiboland, R.; Cheraghvareh, L.; Poschenrieder, C. Improvement of drought tolerance in tobacco (*Nicotiana rustica* L.) plants by silicon. **Journal of Plant Nutrition**, v. 40, p. 1661–1676, 2017. <http://doi:10.1080/01904167.2017.1310887>
- Hassan, I.F.; Gaballah, M.S.; El-Hoseiny, H.M.; El-Sharnouby, M.E.; Alam-Eldein, S.M. Deficit irrigation to enhance fruit quality of the ‘African Rose’ plum under the egyptian semi-arid conditions. **Agronomy**, v. 11, n. 7, Article 1405, 2021. <https://doi.org/10.3390/agronomy11071405>
- Heath, R.; Packer, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives in Biochemistry and Biophysics**, v. 125, p. 189–198, 1968. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)
- Helaly, M.N.; El-Hoseiny, H.; El-Sheery, N.I.; Rastogi, A.; Kalaji, H.M. Regulation and physiological role of silicon in alleviating drought stress of mango. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 118, p. 31–44, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.05.021>
- Hussain, M.; Nawaz, M.F.; Tanvir, M.A.; Hira, N.E. Comparative effect of drought on *Eucalyptus camaldulensis* and *Tamarix aphylla* at early stages of growth. **Sarhad Journal of Agriculture**, v. 33, p. 559–566, 2020. <http://dx.doi.org/10.17582/journal.sja/2020/36.2.559.566>
- IBÁ – Indústria Brasileira de Árvores. Relatório Anual 2022. 96 p. São Paulo, IBÁ, 2022. Disponível em: <https://iba.org/datafiles/publicacoes/relatorios/relatorio-anual-iba2022-compactado.pdf>.
- Johnson, D.M.; Katul, G.; Domec, J.-C. Catastrophic hydraulic failure and tipping points in plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 45, n. 8, p. 2231–2266, 2022. <https://doi.org/10.1111/pce.14327>
- Kang, J.; Zhao, W.; Zhu, X. Silicon improves photosynthesis and strengthens enzyme activities in the C3 succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* under drought stress. **Journal of Plant Physiology**, v. 199, p. 76–86, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.05.009>.
- Karimi, S.; Rahemi, M.; Rostami, A.A.; Sedaghat, S. Drought effects on growth, water content and osmoprotectants in four olive cultivars with different drought tolerance. **International Journal of Fruit Science**, v. 18, p. 254–267, 2018. <https://doi.org/10.1080/15538362.2018.1438328>
- Keutmann, I.; Melzer, B.; Seidel, R.; Thomann, R.; Speck, T. Review: The functions of phytoliths in land plants. In: Hamm, C. (Ed.). **Evolution of lightweight structures: Analyses and technical applications**. Dordrecht, Springer, 2015. p. 157–169.

Khattab, H. Roles of silicon in improving drought tolerance in plants. In: Tripathi, D.K.; Singh, V.P.; Ahmad, P.; Chauhan D.K.; Prasad, S.M. (Eds.). **Silicon in plants: advances and future prospects**. Boca Raton, CRC Press, 2016, p. 265–297

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**, v. 21, n. 1, p. 4846, 2020.
<https://doi.org/10.3390/ijms21144846>

Kirkham, M.B. **Principles of soil and plant water relations**. 6^a ed. Burlington, Elsevier Academic Press, 2005. 519 p.

Kovács, S.; Kutasy, E.; Csajbók, J. The multiple role of silicon nutrition in alleviating environmental stresses in sustainable crop production. **Plants**, v. 11, Article 9, 2022.
<https://doi.org/10.3390/plants11091223>

Kuhla, J.; Pausch, J.; Schaller, J. Effect on soil water availability, rather than silicon uptake by plants, explains the beneficial effect of silicon on rice during drought. **Plant, Cell & Environment**. v. 44, n. 10, p. 3336–3346, 2021.
<https://doi.org/10.1111/pce.14155>

Lang, Y.; Wang, M.; Xia, J.; Zhao, Q. Effects of soil drought stress on photosynthetic gas exchange traits and chlorophyll fluorescence in *Forsythia suspensa*. **Journal of Forestry Research**, v. 29, p. 45–53, 2018. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0420-9>

Laxa, M.; Liebthal, M.; Telman, W.; Chibani, K.; Dietz, K. The Role of the Plant Antioxidant System in Drought Tolerance. **Antioxidants**. V. 8, n. 4, p. 1–31, 2019.
<https://doi.org/10.3390/antiox8040094>

Liang, Y.; Sun, W.; Zhu, Y.G.; Christie, P. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: A review. **Environmental Pollution**, v. 147, n. 2, p. 422–428, 2007. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.06.008>

Lisar, S.; Motafakkerzad, R.; Hossain, M.; Rahman, I. Water stress in plants: causes, effects and responses, water stress. In: Ismail, M.M.R. (Ed.). **Water stress**. Croatia, InTech, 2012, p. 300–313. <https://doi.org/10.5772/39363>

Liu K.; Ye, Y.; Tang, C.; Wang, Z.; Yang, J. Responses of ethylene and ACC in rice grains to soil moisture and their relations to grain filling. **Frontiers of Agriculture in China**, v. 2, p. 172–180, 2008. <https://doi.org/10.1007/s11703-008-0008-4>

Li, W.; Yajun, W.; Yubao, Z.; Ruoyu, W.; Zhongkui, X. Impacts of drought stress on the morphology, physiology, and sugar content of Lanzhou lily (*Lilium davidii* var. Unicolor). **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 42, n. 8, p. 127, 2020.
<http://dx.doi.org/10.1007/s11738-020-03115-y>

López-Pérez, M.C.; Pérez-Labrada, F.; Ramírez-Pérez, L.J.; Juárez-Maldonado, A.; Morales-Díaz, A.B.; González-Morales, S.; García-Dávila, L.R.; García-Mata, J.; Benavides-Mendoza, A. Dynamic modeling of silicon bioavailability, uptake, transport,

and accumulation: applicability in improving the nutritional quality of tomato. **Frontiers in Plant Science**, v. 9, p. 647–657, 2018. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00647>

Luyckx, M.; Hausman, J.F.; Lutts, S.; Guerriero, G. Silicon and plants: current knowledge and technological perspectives. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, Article 411, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00411>

Ma, C.C.; Gao, Y.B.; Guo, H.Y.; Wang, J.L. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of *Caragana microphylla*, *C. intermedia*, and *C. korshinskii*. **Photosynthetica**, v. 42, p. 65–70, 2004. <https://doi.org/10.1023/B:PHOT.0000040571.63254.c2>

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**, v. 35, p. 1–10, 2016. <https://doi.org/10.1007/s00344-015-9500-2>

Ma, J.F.; Takahashi, E. Effect of silicon on the growth and phosphorus uptake of rice. **Plant and Soil**, v. 126, n. 1, p. 115–119, 1990. <https://doi.org/10.1007/BF00041376>

Ma, J.F.; Takahashi, E. **Soil, fertilizer, and plant silicon research in Japan**. Amsterdam, Elsevier, 2002. 295 p.

Ma, J.F.; Yamaji, N. A cooperative system of silicon transport in plants. **Trends in Plant Science**, v. 20, n. 7, p. 435–442, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.04.007>

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.

Mandlik, M.; Thakral, V.; Raturi, G.; Shinde, S.; Nikolić, M.; Tripathi, D.K.; Sonah, H.; Deshmukh, R. Significance of silicon uptake, transport, and deposition in plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 79, p. 6703–6718, 2020. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa301>

Manivannan, A.; Ahn, Y.K. Silicon regulates potential genes involved in major physiological processes in plants to combat stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1346–1359, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01346>

Mendes, H.S.J.; Paula, N.F.D.; Scarpinatti, E.A.; Paula, R.C. Respostas fisiológicas de genótipos de *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* à disponibilidade hídrica e adubação potássica. **Cerne**, v. 19, n. 4, p. 603–611, 2013. <https://doi.org/10.1590/S0104-77602013000400010>

Miller, G.L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. **Analytical Chemistry**, v. 31, p. 426–428, 1959. <https://doi.org/10.1021/ac60147a030>

Ming, D.F.; Pei, Z.F.; Naeem, M.S.; Gong, H.J.; Zhou, W.J. Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 198, n. 1, p. 14–26, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2011.00486.x>

Mitani, N.; Yamaji, N.; Ma, J.F. Identification of maize silicon influx transporters. **Plant and Cell Physiology**, v. 50, n. 1, p. 5–12, 2009. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcn110>

Montelatto, M.B.; Villamagua-Vergara, G.C.; Castanho, F.P.; Kawakami, B.; Zerbinato, B.; Silva, M.A.; Guerra, S.P.S. Models for leaf area estimation of three forest species in a short coppice rotation. **Acta Ecologica Sinica**, v. 40, p. 263–267, 2020. <http://dx.doi.org/10.1016/J.CHNAES.2020.04.003>

Mostofa, M.G.; Rahman, M.M.; Ansary, M.M.U.; Keya, S.S.; Abdelrahman, M.; Miah, M.G.; Tran, L.-S.P. Silicon in mitigation of abiotic stress-induced oxidative damage in plants. **Critical Reviews in Biotechnology**, v. 41, n. 6, p. 918–934, 2021. <https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1892582>

Müller C.; Hodecker, B.E.R.; Barros, N.F.; Merchant, A. A physiological approach for pre-selection of Eucalyptus clones resistant to drought. **iForest**, v. 13, n. 1, p. 16–23, 2020. <https://doi.org/10.3832/ifor3185-012>

Muneer, S.; Park, Y.G.; Manivannan, A.; Soundararajan, P.; Jeong, B.R. Physiological and proteomic analysis in chloroplasts of *Solanum lycopersicum* L. under silicon efficiency and salinity stress. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 15, n. 12, p. 21803–21824, 2014. <https://doi.org/10.3390/ijms151221803>

Nazaralian, S.; Majd, A.; Irian, S.; Najafi, F.; Ghahremaninejad, F.; Landberg, T.; Greger, M. Comparison of silicon nanoparticles and silicate treatments in fenugreek. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 115, p. 25–33, 2017. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.03.009>

Ning, D.; Qin, A.; Liu, Z.; Duan, A.; Xiao, J.; Zhang, J.; Liu, Z.; Zhao, B.; Liu, Z. Silicon-mediated physiological and agronomic responses of maize to drought stress imposed at the vegetative and reproductive stages. **Agronomy**, v. 10, n. 8, p. 1136–1155, 2020. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081136>

Ogbagaa, C.C.; Athar, H.-ur-R.; Amir, M.; Bano, H.; Chater, C.C.C.; Jellason, N.P. Clarity on frequently asked questions about drought measurements in plant physiology. **Scientific African**. v. 8, e00405, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2020.e00405>

Osakabe, Y.; Osakabe, K.; Shinozaki, K.; Tran, L.P. Response of plants to water stress. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 86–93, 2014. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>

Otto, M.S.G.; Francisco, J.G.; Gonzalez, B.T.; Calvo, L.A.; Mattos, E.M.; Almeida, M.; Moral, R.A.; Demétrio, C.G.B.; Stape, J.L.; Oliveira, R.F. Changes in γ -aminobutyric acid concentration, gas exchange, and leaf anatomy in *Eucalyptus* clones under drought

stress and rewatering. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 208, p. 1–13, 2017. <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2507-5>

Pallardy, S.G. **Physiology of woody plants**. 3 Ed. New York, Elsevier, 2008. 464 p.

Parry, D.W.; Winslow, A. Electron-probe microanalysis of silicon accumulation in the leaves and tendrils of *Pisum sativum* (L.) following root severance. **Annals of Botany**, v. 41, n. 171, p. 275–278, 1977. <https://doi.org/www.jstor.org/stable/42770148>

Patmi, Y. S.; Pitoyo, A.; Solichatun; Sutarno. Effect of drought stress on morphological, anatomical, and physiological characteristics of Cempo Ireng cultivar mutant rice (*Oryza sativa* L.) strain 51 irradiated by gamma-ray. **Journal of Physics: Conference Series**, v. 1436, n. 1, p. 12–19, 2020. <http://dx.doi.org/10.1088/1742-6596/1436/1/012015>

Pimentel, C. **A relação da planta com a água**. Rio de Janeiro, EDUR - Editora Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 2004. 191 p.

Pirovani, C.P.; Carvalho, H.A.S.; Machado, R.C.R.; Gomes, D.S.; Alvim, F.C.; Pomella, A.W.V.; Gramacho, K.P.; Cascardo, J.C.M.; Pereira, G.A.G.; Micheli, F. Protein extraction for proteome analysis from cacao leaves and meristems, organs infected by *Moniliophthora perniciosa*, the causal agent of the witches' broom disease. **Electrophoresis**, v. 29, n. 11, p. 2391–2401, 2008. <http://dx.doi.org/10.1002/elps.200700743>

Pugnaire, F.I.; Serrano, L.; Pardos, J. Constraints by water stress on plant growth. In: Pessaraki, M. (Ed.). **Handbook of plant and crop stress** (2º Ed.). New York, Marcel Dekker, Inc., 1999. p. 271–284.

Queiroz, D.L.; Camargo, J.M.M.; Dedecek, R.A.; Oliveira, E.B.; Zanol, K.M.R.; Melido, R.C.N. Absorção e translocação de silício em mudas de *Eucalyptus camaldulensis*. **Ciência Florestal**, v. 28, n. 2, p. 632–640, 2018. <https://doi.org/10.5902/1980509832053>

Rico, C.M.; Majumdar, S.; Duarte-Gardea, M.; Peralta-Videa, J.R.; Gardea-Torresdey, J.L. Interaction of nanoparticles with edible plants and their possible implications in the food chain. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 2011, 59, 3485–3498. <https://doi.org/doi:10.1021/jf104517j>

Salehi-Lisar, S.Y.; Bakhshayeshan-Agdam, H. Drought stress in plants: causes, consequences, and tolerance. In: Hossain, M.A.; Wani, S.H.; Bhattacharjee, S.; Burritt, D.J.; Tran, L.S.P. (Eds.). **Drought stress tolerance in plants**. Switzerland, Springer, 2016. p. 1–16.

Sansígolo, C.A.; Ramos, E.S. Qualidade da madeira e da celulose de um clone de *Eucalyptus grandis* plantado em três locais. **Cerne**, v. 17, n. 1, p. 47–60, 2011. <https://doi.org/10.1590/S0104-77602011000100006>

Sapeta, H.; Costa, M.; Lourenço, T.; Marocod, J.; Van-Derlinde, P.; Oliveira, M.M. Drought stress response in *Jatropha curcas*: growth and physiology. **Environmental**

and **Experimental Botany**, v. 85, p. 76–84, 2013.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.08.012>

Sattar, A.; Cheema, M.A.; Ijaz, A.S.M.; 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**, v. 41, p. 146–157, 2019.
<https://doi.org/10.1007/s11738-019-2938-2>

Saud, S.; Li, X.; Chen, Y.; Zhang, L.; Fahad, S.; Hussain, S.; Sadiq, A.; Chen, Y. Silicon application increases drought tolerance of kentucky bluegrass by improving plant water relations and morphophysiological functions. **Science World Journal**, p. 1–10, 2014. <https://doi.org/10.1155/2014/368694>

Schaller, J.; Brackhage, C.; Paasch, S.; Brunner, E.; Bäucker, E.; Dudel, E.G. Silica uptake from nanoparticles and silica condensation state in different tissues of *Phragmites australis*. **Science of The Total Environment**, v. 442, p. 6–9, 2013.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.10.016>

Skelton, R.P.; Oeste, A.G.; Dawson, T.E. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. v. 15, n. 112, p. 5744–5749, 2015. <https://doi.org/10.1073/pnas.15033761127>

Scholander, P.F.; Bradsterret, E.D.; Hemmingsen, E.A.; Hammel, H.T. Sap pressure in vascular plants. **Science**, v. 148, n. 3668, p. 339–346, 1965.
<https://doi.org/10.1126/science.148.3668.339>

Shakoor, S.A. Silicon biomineralisation in plants: a tool to adapt global climate change. **Journal of Research in Biological Sciences**, v. 1, p. 1–3, 2014.

Shi, Y.; Zhang, Y.; Han, W.; Feng, R.; Hu, Y.; Guo, J.; Gong, H. Silicon enhances water stress tolerance by improving root hydraulic conductance in *Solanum lycopersicum* L. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 196–211, 2016.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00196>

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**. v. 78, p. 27–36, 2014.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.009>

Sienkiewicz-Cholewa, U.; Sumisławska, J.; Sacała, E.; Dziągwa-Becker, M.; Kieloch, R. Influence of silicon on spring wheat seedlings under salt stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 40, p. 1–8, 2018. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2630-y>

Silva, G.P. da; Prado, R. de M.; Ferreira, R.P.S. Absorption of nutrients, growth and nutritional disorders resulting from ammonium toxicity in rice and spinach plants. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v. 28, n. 12, p. 882–889, 2016.
<https://doi.org/10.9755/ejfa.2016-09-1294>

Silva, W.; Sedyama, T.; Silva, A.A.; Ferreira, F.A. Condutância estomática de *Eucalyptus citriodora* e *E. grandis*, em resposta a diferentes níveis de água no solo e de convivência com *Brachiaria brizantha* Stapf. **Bragantia**, v. 57, n. 2, p. 339–347, 1998. <https://doi.org/10.1590/S0006-87051998000200015>

Singh, A.; Kumara, A.; Hartley, S.; Singh, I.K. Silicon: its ameliorative effect on plant defense against herbivory. **Journal of Experimental Botany**, v. 71, n. 21, p. 6730–6743, 2020. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa300>

Singh, D.; Kaur, S.; Kumar, A. *In vitro* drought tolerance in selected elite clones of *Eucalyptus tereticornis* Sm. **Acta Physiologiae Plantarum**. v. 42, n. 17, p. 1–19, 2020. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-3009-4>

Soares, P.P.S.; Cairo, P.A.R.; Silva, L.D.; Matsumoto, S.N.; Bonfim, R.A.A.; Barbosa, M.P.; Sá, M.C.; Almeida, M.F.; Mesquita, N.L.S. Mitigating water stress by increasing $\text{NO}_3^- : \text{NH}_4^+$ ratio in young *Eucalyptus urophylla* plants. **Trees**, v. 36, p. 81–91, 2022. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02183-y>

Sonobe, K.; Hattori, T.; An, P.; Tsuji, W.; Eneji, A.E.; Kobayashi, S.; Kawamura, Y.; Tanaka, K.; Inanaga, S. Effect of silicon application on sorghum root responses to water stress. **Journal of Plant Nutrition**, v. 34, n. 1, p. 71–82, 2010. <https://doi.org/10.1080/01904167.2011.531360>

Souri, Z.; Khanna, K.; Karimi, N.; Ahmad, P. Silicon and plants: current knowledge and future prospects. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 40, p. 906–925, 2020. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10172-7>

Sroka, Z.; Cisowski, W. Hydrogen peroxide scavenging, antioxidant and anti-radical activity of some phenolic acids. **Food and Chemical Toxicology**, v. 41, n. 6, p. 753–758, 2003. [https://doi.org/10.1016/S0278-6915\(02\)00329-0](https://doi.org/10.1016/S0278-6915(02)00329-0)

Suriyaprabha, R.; Karunakaran, G.; Kavitha, K.; Yuvakkumar, R.; Rajendran, V.; Kannan, N. Application of silica nanoparticles in maize to enhance fungal resistance. **IET Nanobiotechnology**, v. 8, n. 3, p. 133–137, 2014. <https://doi.org/10.1049/iet-nbt.2013.0004>

Taiz, L.; Zeiger, E.; Møller, I.M.; Murphy, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6^a Ed. Porto Alegre, Artmed, 2017. 858 p.

Tankari, M.; Wang, C.; Ma, H.; Li, X.; Li, L.; Soothar, R.K.; Cui, N.; Zaman-Allah, M.; Hao, W.; Liu, F.; Wang, Y. Drought priming improved water status, photosynthesis and water productivity of cowpea during post-anthesis drought stress. **Agricultural Water Management**, v. 245, article 106565, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106565>.

Tariq, A.; Pan, K.; Olatunji, O.A.; Graciano, C.; Li, Z.; Li, N.; Song, D.; Sun, F.; Wu, X.; Dakhil, M.A.; Sun, X.; Zhang, L. Impact of phosphorus application on drought resistant responses of *Eucalyptus grandis* seedlings. **Physiologia Plantarum**, v. 166, n. 4, p. 894–908, 2019. <https://doi.org/10.1111/ppl.12868>

Teixeira, G.C.M.; Prado, R.M.; Rocha, A.M.S. Low absorption of silicon via foliar in comparison to root application has an immediate antioxidant effect in mitigating water deficit damage in sugarcane. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 208, n. 6, p. 805–814, 2021. <https://doi.org/10.1111/jac.12511>

Teixeira, G.C.M.; Prado, R.M.; Rocha, A.M.S.; Santos, L.C.N.; Santos, M.M.S.; Gratão, P.L.; Fernandes, C. Silicon in presprouted sugarcane seedlings mitigate the effects of water deficit after transplanting. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 1, p. 1–11, 2020. <https://doi.org/10.1007/s42729-019-00170-4>

Thorne, S.J.; Hartley, S.E.; Maathuis, F.J.M. Is silicon a panacea for alleviating drought and salt stress in crops? **Frontiers in Plant Science**, v. 11, p. 1221–1237, 2020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01221>

Tripathi, D.K.; Singh, V.P.; Prasad, S.M.; Chauhan, D.K.; Dubey, N.K.; Rai, A.K. Silicon-mediated alleviation of Cr (VI) toxicity in wheat seedlings as evidenced by chlorophyll fluorescence, laser induced breakdown spectroscopy and anatomical changes. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 113, p. 133–144, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.09.029>

Uarrota, V.G.; Stefen, D.L.V.; Leolato, L.S.; Gindri, D.M.; Nerling, D. Revisiting carotenoids and their role in plant stress responses: from biosynthesis to plant signaling mechanisms during stress. In: Gupta, D.; Palma, J.; Corpas, F. (Eds.). **Antioxidants and antioxidant enzymes in higher plants**. Cham, Springer, 2018. p. 207–232. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75088-0_10

Utkhao, W.; Yingjajaval, S. Changes in leaf gas exchange and biomass of *Eucalyptus camaldulensis* in response to increasing drought stress induced by polyethylene glycol. **Trees**, v. 29, p. 1581–1592, 2015. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1240-1>

Vale, A.B.; Machado, C.C.; Pires, J.M.M.; Vilar, M.B.; Costa, C.B.; Nacif, A.P. **Eucaliptocultura no Brasil: Silvicultura, manejo e ambiência**. Viçosa, SIF, 2014. 551 p.

Valentovic, P.; Luxova, M.; Kolarovic, L.; Gasparikova, O. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. **Plant, Soil and Environment**, v. 52, p. 186–191, 2006. <https://doi.org/10.17221/3364-PSE>

Vandeger, R.K.; Zhao, C.; Cibils-Stewart, X.; Wuhrer, R.; Hall, C.R.; Hartley, S.E.; Tissue, D.T.; Johnson, S.N. Silicon deposition on guard cells increases stomatal sensitivity as mediated by K⁺ efflux and consequently reduces stomatal conductance. **Physiologia Plantarum**, v. 171, n. 3, p. 358–370, 2020. <https://doi.org/10.1111/ppl.13202>

Wang, M.; Wang, R.; Mur, L.A.J.; Ruan, J.; Shen, Q.; Guo, S. Functions of silicon in plant drought stress responses. **Horticulture Research**, v. 8, Article 254, 2021. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00681-1>

Wang, X.; Vignjevic, M.; Liu, F.; Jacobsen, S.; Jiang D.; Wollenweber, B. Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. **Plant Growth Regulation**, v. 75, p. 677–687, 2015. <https://doi.org/10.1007/s10725-014-9969-x>

Weatherley, P.E. Studies in the water relations of the cotton plant. I. The field measurement of water deficit in leaves. **New Phytologist**, v. 49, p. 81–97, 1950. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1950.tb05146.x>

Wellburn, A.R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of Plant Physiology**, v. 144, n. 3, p.307–313, 1994. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)

Xavier, A.; Wendling, I.; Silva, R.L. **Silvicultura clonal: princípios e técnicas**. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 2009. 272 p.

Yang, X.; Lu, M.; Wang, Y.; Wang, Y.; Liu, Z.; Chen, S. Mechanism of Plants to Drought Stress. **Horticulturae**, v.7, n. 3, p, 30–50, 2021. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>

Yassen, A.; Abdallah, E.; Gaballah, M.; Zaghloul, S. Role of silicon dioxide nano fertilizer in mitigating salt stress on growth, yield and chemical composition of cucumber (*Cucumis sativus* L.). **International Journal of Agricultural Research**, v. 22, p. 130–135, 2017. <https://doi.org/10.3923/ijar.2017.130.135>

Yemm, E.W.; Willis, A.J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical Journal**, v. 57, n. 3, p. 508–514, 1954. <https://doi.org/10.1042/bj0570508>

You, J.; Chan, Z. ROS regulation during abiotic stress responses in crop plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 1092, 2015. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01092>

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**, v. 107, p. 1–11, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2018.01.005>

Zhu, Y.-X.; Gong, H.-J.; Yin, J.-L. Role of silicon in mediating salt tolerance in plants: a review. **Plants**, v. 8, p. 147, 2019. <https://doi.org/10.3390/plants8060147>