



WALLACE DE SOUSA LEITE

**SILÍCIO COMO MITIGADOR DO DÉFICIT HÍDRICO EM CULTIVARES DE
FEIJÃO-CAUPI**

**Teresina
2023**

WALLACE DE SOUSA LEITE

**SILÍCIO COMO MITIGADOR DO DÉFICIT HÍDRICO EM CULTIVARES DE
FEIJÃO-CAUPI**

Tese apresentada à Universidade Federal do Piauí,
como parte das exigências do Programa de Pós-
Graduação em Agronomia, para obtenção do título
de Doutor em Agronomia.

Orientador

Prof. Dr. Francisco de Alcântara Neto

Coorientadores

Prof. Dr. Rafael de Souza Miranda

Prof. Dr. Maurisrael de Moura Rocha

**Teresina
2023**

FICHA CATALOGRÁFICA
Universidade Federal do Piauí
Biblioteca Setorial CCA
Serviço de Representação da Informação

L533s

Leite, Wallace de Sousa.

Silício como mitigador do déficit hídrico em cultivares de Feijão-caupi / Wallace de Sousa Leite. -- 2023.
93 f.: il.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Piauí, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia - Teresina, 2023.

“Orientador: Prof. Dr. Francisco de Alcântara Neto.”

1. *Vigna unguiculata* (L.) Walp . 2. Eficiência fotossintética. 3. Defesa antioxidante. 4. Acúmulo Biomassa - Silício. 5. Grãos. I. Alcântara Neto, Francisco de. II. Título.

CDD 635.6592

Bibliotecário: Rafael Gomes de Sousa - CRB3/1163

WALLACE DE SOUSA LEITE

Silício como mitigador do déficit hídrico em cultivares de feijão-caupi

Tese apresentada à Universidade Federal do Piauí, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, para obtenção do título de Doutor em Agronomia.

APROVADA em 23 de janeiro de 2023

Comissão Julgadora:



Documento assinado digitalmente

CLISTENES WILLIAMS ARAUJO DO NASCIMI
Data: 24/01/2023 13:26:24-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof. Dr. Clístenes Williams Araújo do Nascimento – UFRPE

Documento assinado digitalmente



ALAN MARIO ZUFFO
Data: 24/01/2023 17:59:23-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof. Dr. Alan Mario Zuffo – UEMA/Membro Externo

Documento assinado digitalmente



RICARDO SILVA DE SOUSA
Data: 25/01/2023 08:20:15-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Prof. Dr. Ricardo Silva de Sousa – CCA/UFPI/Membro Interno

Documento assinado digitalmente



MAURISRAEL DE MOURA ROCHA
Data: 25/01/2023 09:14:06-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

**Prof. Dr. Maurisrael de Moura Rocha – EMBRAPA Meio-Norte
(Coorientador)**

Documento assinado digitalmente



RAFAEL DE SOUZA MIRANDA
Data: 24/01/2023 18:07:13-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

**Prof. Dr. Rafael de Souza Miranda – CPCE/UFPI
(Coorientador)**

Documento assinado digitalmente



FRANCISCO DE ALCANTARA NETO
Data: 24/01/2023 14:01:50-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

**Prof. Dr. Francisco de Alcântara Neto – CCA/UFPI
(Orientador)**

TERESINA-PI

2023

Dedico a minha esposa Letícia Leite,
aos meus pais, Domingos Leite e Maximiana Leite,
aos meus irmãos Wanderson Leite, Ramon Leite e Alan Leite
por todo apoio, amor, companheirismo e carinho.

Ao meu avô Cesário Ribeiro Leite (in memoriam) pelo
exemplo de honestidade.

AGRADECIMENTOS

À Deus, pela minha existência e força para alcançar vitórias, pois sem ele nada é possível.

À minha esposa Letícia Leite, pelo amor, companheirismo e carinho.

À toda minha família, meus pais Domingos Leite e Maximiana Leite, meus irmãos Wanderson Leite, Ramon Leite e Alan Leite, meus avós Manoel Chaves, Ovídia Chaves e Adelaide Leite (avó paterna), meus tios e primos, pelo grande incentivo, apoio, amor, dedicação e carinho.

Ao meu orientador Francisco de Alcântara Neto pela paciência, cuidado, apoio e pelos ensinamentos de vida e acadêmicos. Por ser um exemplo de profissional a seguir e por me dar a oportunidade de contemplar a experiência de orientando.

Ao meu coorientador Rafael de Souza Miranda, pela oportunidade, ensinamentos, conhecimentos transmitidos e sabedoria.

Ao meu coorientador Maurisrael de Moura Rocha, pela paciência, apoio, oportunidade e conhecimentos transmitidos.

Ao Prof. Dr. Ramilos Rodrigues de Brito pela colaboração, conversas e ideias, e também pela ajuda na instalação e condução dos experimentos e avaliações realizadas.

Aos amigos Marcos, Amanda, Alana, Jenilton, Bruno, Davielson, Flávia, Milena e os demais integrantes do grupo Bioplant pela colaboração, conversas e ideias, e também pela ajuda na condução dos experimentos e avaliações realizadas.

Ao Instituto Federal do Piauí – *campus* Uruçuí, minha segunda casa, por incentivar e apoiar os servidores efetivos em suas iniciativas de qualificação de mestrado e doutorado.

A Universidade Federal do Piauí pela oportunidade de qualificação profissional e crescimento pessoal.

Ao programa de Pós-Graduação em Agronomia - Agricultura Tropical (PPGA - AT) da Universidade Federal do Piauí - UFPI pela oportunidade de cursar o doutorado.

Ao Programa de Melhoramento Genético da Cana-de-Açúcar, PMGCA/RIDESA, pelo apoio e suporte na condução do experimento e análises laboratoriais.

RESUMO

O Silício (Si) surge como uma alternativa estratégica de manejo para aumentar a tolerância das plantas à restrição hídrica, por atuar na modulação do ajustamento osmótico, induzir atividade antioxidante e regular as trocas gasosas. Assim, objetivou-se investigar o envolvimento do silício como mitigador dos efeitos do déficit hídrico no crescimento e rendimento de cultivares de feijão-caupi, analisando a ação benéfica deste elemento nos mecanismos osmorreguladores, na defesa antioxidante e na atividade fotossintética. Foram conduzidos dois experimentos (casa de vegetação e condições de campo), sendo o primeiro no delineamento experimental de blocos ao acaso com três repetições em esquema fatorial triplo ($2 \times 2 \times 4$), correspondendo as cultivares (BRS Novaera e BRS Tumucumaque), condições hídricas (controle; déficit hídrico) e quatro doses de Si (0; 1,0; 2,0 e 4,0 mM). No experimento de campo, utilizou-se o delineamento experimental de blocos ao acaso com quatro repetições em esquema de parcelas subdivididas ($2 \times 2 \times 2$). As parcelas foram as condições hídricas (controle; déficit hídrico), as subparcelas os níveis de Si (0 e 2,0 mM) e as subsubparcelas às cultivares (BRS Novaera e BRS Tumucumaque). Em ambos experimentos foram avaliados os parâmetros de crescimento, fisiológicos e bioquímicos e, apenas em condições de campo, o rendimento de grãos. O déficit hídrico reduziu significativamente o metabolismo fisiológico, bioquímico e conseqüentemente, o crescimento e rendimento de grãos do feijão-caupi em relação ao tratamento controle. Contudo, a aplicação de Si a 2,0mM sob déficit hídrico, particularmente na cultivar BRS Novaera, aumentou o acúmulo de Si na folha e raiz, o potencial osmótico, a prolina na folha e na raiz, aminoácidos na folha e na raiz, teor de proteína, SOD, CAT, APX, a fotossíntese líquida, a taxa de transpiração, a condutância estomática, o número de trifólios, a área foliar, a massa fresca e seca da parte aérea, a tolerância relativa ao estresse, o número de vagens por planta, o número de grãos e o rendimento de grãos por planta. Como conclusão, os resultados mostram claramente que o Si a 2,0 mM atenua os danos causados pela restrição hídrica em plantas de feijão-caupi da cultivar Novaera.

Palavras- chave: *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Eficiência fotossintética. Defesa antioxidante. Acúmulo de biomassa e de silício. Tolerância à seca. Rendimento de grãos.

ABSTRACT

Silicon (Si) emerges as a strategic management alternative to increase plant tolerance to water restriction, as it modulates osmotic adjustment, induces antioxidant activity and regulates gas exchange. Thus, the aim of this study was to investigate the involvement of silicon as a mitigator of the effects of water deficit on the growth and yield of cowpea cultivars, analyzing the beneficial action of this element on osmoregulatory mechanisms, antioxidant defense and photosynthetic activity. Two experiments were carried out (greenhouse and field conditions), the first in a randomized block design with three replications in a triple factorial scheme ($2 \times 2 \times 4$), corresponding to the cultivars (BRS Novaera and BRS Tumucumaque), water conditions (control; water deficit) and four doses of Si (0; 1.0; 2.0 and 4.0 mM). In the field experiment, a randomized block experimental design was used with four replications in a split-plot scheme ($2 \times 2 \times 2$). The plots were the water conditions (control; water deficit), the subplots the levels of Si (0 and 2.0 mM) and the subsubplots the cultivars (BRS Novaera and BRS Tumucumaque). In both experiments, growth, physiological and biochemical parameters and, only under field conditions, grain yield were evaluated. The water deficit significantly reduced the physiological and biochemical metabolism and, consequently, the growth and grain yield of cowpea compared to the control treatment. However, the application of Si at 2.0mM under water deficit, particularly in the BRS Novaera cultivar, increased Si accumulation in leaf and root, osmotic potential, proline in leaf and root, amino acids in leaf and root, protein, SOD, CAT, APX, net photosynthesis, transpiration rate, stomatal conductance, number of trefoils, leaf area, fresh and dry mass of shoots, relative tolerance to stress, number of pods per plant, number of grains and grain yield per plant. In conclusion, the results clearly show that Si at 2.0 mM attenuates the damage caused by water restriction in cowpea plants of the Novaera cultivar.

Keywords: *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Photosynthetic efficiency. Antioxidant defense. Accumulation of biomass and silicon. Drought tolerance. Grain yield.

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| 1. INTRODUÇÃO GERAL | 10 |
| 2. REVISÃO DE LITERATURA | 12 |
| 2.1 Importância socioeconômica do feijão-caupi | 12 |
| 2.2 Efeitos negativos do déficit hídrico nas plantas | 14 |
| 2.3 Dinâmica do silício na relação solo-planta..... | 15 |
| 2.4 Papel do silício na defesa de plantas contra estresse | 17 |
| 3. REFERÊNCIAS | 18 |
| CAPÍTULO I - Silicon alleviates drought damage by increasing antioxidant and photosynthetic performance in cowpea plants | 26 |
| 1. INTRODUCTION | 28 |
| 2 MATERIALS AND METHODS | 29 |
| 2.1 Plant materials and treatments | 29 |
| 2.2 Irrigation management | 30 |
| 2.3 Gas exchanges | 30 |
| 2.4 Growth and drought tolerance | 31 |
| 2.5 Photosynthetic pigments and Si accumulation | 31 |
| 2.6 Relative water content, leaf succulence and osmotic potential | 31 |
| 2.7 Lipid peroxidation, proline, free amino acids and soluble carbohydrates | 32 |
| 2.8 Protein and antioxidant enzymes | 32 |
| 2.9 Statistical analyses | 32 |
| 3. RESULTS | 33 |
| 3.1 Plant growth and relative drought tolerance..... | 33 |
| 3.2 Si Accumulation..... | 34 |
| 3.3 Water status..... | 34 |
| 3.4 Photosynthetic pigments and gas exchanges..... | 34 |
| 3.5 Malondialdehyde content (MDA) | 35 |
| 3.6 Organic compounds..... | 35 |
| 3.7 Total protein and antioxidant enzyme activity..... | 36 |
| 3.8 Principal component analysis | 36 |
| 4. DISCUSSION | 37 |
| 5. CONCLUSION | 38 |
| 6. REFERENCES | 38 |
| CAPÍTULO II - Efeito do silício no crescimento e rendimento de feijão-caupi sob deficiência hídrica em campo fertirrigado..... | 58 |
| 1. INTRODUÇÃO..... | 60 |
| 2. MATERIAL E MÉTODOS | 61 |
| 2.1 Condições de cultivo e tratamentos..... | 61 |
| 2.2 Condução do experimento e manejo da irrigação..... | 63 |
| 2.3 Trocas gasosas e pigmentos fotossintéticos..... | 64 |
| 2.4 Crescimento, tolerância ao estresse e acúmulo de Si..... | 65 |
| 2.5 Conteúdo relativo de água, succulência foliar e potencial osmótico..... | 65 |
| 2.6 Peroxidação lipídica, prolina, aminoácidos livres e carboidratos solúveis..... | 66 |
| 2.7 Proteínas e enzimas antioxidantes..... | 66 |
| 2.8 Rendimento de grãos e seus componentes..... | 66 |
| 2.9 Análises estatísticas..... | 67 |

| | |
|--|-----------|
| 3 RESULTADOS | 67 |
| 3.1 Acúmulo de Si..... | 67 |
| 3.2 Status hídrico..... | 67 |
| 3.3 Pigmentos fotossintéticos e trocas gasosas..... | 68 |
| 3.4 Teor de Malondialdeído (MDA) e solutos orgânicos..... | 68 |
| 3.5 Atividade de enzimas antioxidantes e proteína total..... | 69 |
| 3.6 Parâmetros de crescimento e tolerância relativa à seca..... | 70 |
| 3.7 Rendimento de grãos e seus componentes..... | 70 |
| 3.8 Análise de componentes principais..... | 71 |
| 4. DISCUSSÃO..... | 72 |
| 5 CONCLUSÃO..... | 76 |
| 6 REFERÊNCIAS..... | 77 |

1. INTRODUÇÃO GERAL

O déficit hídrico é um dos fatores abióticos nas regiões áridas e semiáridas que limita o crescimento e rendimento de diversas culturas de importância econômica e social, alterando a resposta fisiológica, bioquímica e molecular (AHIRE et al., 2021; BHARDWAJ; KAPOOR, 2021). Neste contexto, o estresse oxidativo gerado por essa condição produz espécies reativas de oxigênio (EROs), resultando na peroxidação lipídica das membranas celulares (XU et al. 2022) e, em consequência, na desidratação celular (XIE et al. 2018).

Visando minimizar os efeitos lesivos do déficit hídrico, as plantas utilizam mecanismos para proteger as estruturas celulares e mitigar os efeitos deletérios do acúmulo das EROs (JALES FILHO et al., 2023). Dentre estes mecanismos antioxidantes, destaca-se a atividade de enzimas como a superóxido dismutase (SOD), a catalase (CAT) e a ascorbato peroxidase (APX). Tais enzimas atuam promovendo a conversão de radicais livres de oxigênio reativos para evitar danos causados pela limitação hídrica e aumentar a tolerância das plantas à essa condição de estresse (KAYA et al., 2020; MELO et al., 2022). Outro mecanismo consiste na osmorregulação, onde solutos compatíveis (ex.: prolina) auxiliam na estabilização de membranas e proteínas, eliminando radicais livres e realizando o ajuste osmótico necessário (MERWAD et al., 2018; SANTOS et al., 2022). Além disso, pode atuar no aumento do potencial hídrico celular, melhorando o turgor celular e protegendo algumas biomoléculas que estimulam o crescimento vegetal (LIANG et al. 2013).

O crescimento e acúmulo de biomassa seca das plantas é afetado quando ocorre o fechamento estomático induzido pelo déficit hídrico, acarretando na diminuição da atividade da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) e das trocas gasosas responsáveis pela assimilação do dióxido de carbono (XU et al., 2022). Assim, com a capacidade fotossintética reduzida, o metabolismo foliar é afetado e, conseqüentemente o crescimento das plantas (RAJA et al., 2020; AHANGER et al., 2021). Alguns estudos têm demonstrado que o fornecimento de silício (Si) pode ser uma estratégia de manejo para reduzir os danos causados pelo déficit hídrico nas plantas (SOUZA JUNIOR et al., 2020; PATEL et al., 2021; ZUFFO et al., 2022; AURANGZAIB et al., 2022).

O Si tem presença abundante no solo, sendo a maior parte encontrada na forma de dióxido de silício (SiO₂), que compreende 50 a 70% da massa do solo (EPSTEIN,

1994; TEIXEIRA et al., 2022). No entanto, o Si disponível na solução do solo encontra-se em baixa concentração ($\sim 1 \text{ mmol L}^{-1}$) e na forma de ácido monossilícico (H_4SiO_4) (KATZ et al., 2021), podendo ser absorvido pelas raízes e deslocado para a parte aérea das plantas através do gradiente de transpiração (MITANI-UENO et al., 2021). Nas folhas o Si encontra-se na forma de ácido silícico polimerizado (sílica amorfa e biogênica), constituindo 90% do Si absorvido e estando contido em estruturas de celulose presentes na parede celular (YOSHIDA et al., 1965).

Os efeitos benéficos do Si em plantas sob déficit hídrico previnem o desequilíbrio hídrico foliar, em função da deposição desse elemento nas paredes celulares que auxilia na redução da perda de água por transpiração (PEI et al., 2010). Além disso, o Si induz respostas osmorregulatórias ao modificar o conteúdo de prolina que ajusta a condutividade hidráulica da raiz (AVILA et al., 2021). A ação do Si na regulação dos sistemas de defesa antioxidante enzimática e não enzimática favorece a tolerância da planta ao déficit hídrico, reduzindo o estresse oxidativo, preservando e aumentando os pigmentos fotossintéticos para melhorar a eficiência fotossintética (BEZERRA et al., 2019; SILVA et al., 2019; TEIXEIRA et al., 2020; VERMA et al., 2021; XU et al., 2022).

A absorção de Si é dependente do manejo eficiente, podendo ser fornecido na forma de fluído via pulverização foliar ou no solo via fertirrigação utilizando fontes com alta solubilidade em água (CAO et al., 2017). As fontes solúveis, tais como o silicato de potássio e silicato de sódio, permitem o uso via fertirrigação e em baixas concentrações, reduzindo os riscos da polimerização do Si no solo e garantindo a adequada absorção pela planta (TEIXEIRA et al., 2022). Portanto, aumentar a concentração de Si disponível no solo por meio da aplicação de Si via fertirrigação pode ser uma estratégia para induzir melhor tolerância ao déficit hídrico nas plantas (MALIK et al., 2021).

Diversos estudos em casa de vegetação têm demonstrado o aumento na tolerância à seca em plantas manejadas com Si, melhorando a atividade fotossintética e os mecanismos de defesa antioxidante (AVILA et al., 2021; SANTOS et al., 2022; TEIXEIRA et al., 2022; XU et al., 2022). O feijão-caupi (*Vigna unguiculata* L. Walp.) é uma leguminosa com uma amplitude de cultivo e consumo, com valor econômico e social agregado, principalmente, nas regiões tropicais do mundo (JALES FILHO et al., 2023). No entanto, o rendimento produtivo do feijão-caupi é fortemente afetado pela escassez de água em regiões semiáridas, onde o déficit hídrico induz a senescência

prematura das folhas, inibe a fotossíntese e reduz a produção (ANDRADE et al. 2021; JAYAWARDHANE et al., 2022).

Estudos que englobem os efeitos danosos da limitação hídrica associados a elementos minerais benéficos no feijão-caupi ainda são incipientes, pois aqueles realizados tem como foco a simulação da restrição hídrica visando explorar seus efeitos sobre o crescimento e status hídrico das plantas. Assim, objetivou-se com o estudo investigar o envolvimento do silício como mitigador dos efeitos do déficit hídrico no crescimento de plantas e no rendimento de grãos em cultivares de feijão-caupi, analisando a ação benéfica deste elemento nos mecanismos osmorreguladores, na defesa antioxidante (enzimática e não enzimática) e na atividade fotossintética em condições controladas e de campo.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Importância socioeconômica do feijão-caupi

O feijão-caupi é uma planta herbácea, autógama e anual, que se destaca pela sua rusticidade e pelo o importante papel no suprimento das necessidades nutricionais das camadas mais carentes de vários países (FREIRE FILHO et al., 2005). A proteína do feijão é de boa digestibilidade, com aminoácidos essenciais, além disso, seu grão é rico em potássio e apresenta baixos níveis de gordura (PERINA et al., 2014).

Os países apresentam a maior produção mundial de feijão-caupi são: Nigéria (2,5 milhões de toneladas), Níger (1 milhão de toneladas), Brasil (848,3 mil toneladas), Burkina Faso (398 mil toneladas) e Tanzânia (131 mil toneladas) (FAO, 2018). No Brasil, a produção de feijão-caupi é explorada na forma de grãos secos, grãos verdes, vagens verdes e sementes frescas para o consumo interno, e grãos secos para o mercado externo. Para o consumo interno, o que predomina é o mercado de grãos secos (SILVA et al., 2013).

Na safra 2021/2022, a produção brasileira de feijão-caupi foi de 632.200 toneladas, em uma área cultivada de 1.287.300 ha⁻¹, alcançando uma produtividade média de grãos de 491 kg ha⁻¹ (CONAB, 2022). Esta produção de feijão-caupi concentra-se nas regiões Norte e Nordeste como cultura de subsistência, entretanto, seu cultivo disseminou-se para as regiões Centro-oeste, Sul e Sudeste, devido à tecnificação dos cultivos (ARAÚJO, 2019). No estado do Piauí, a área cultivada com

feijão-caupi no ano agrícola 2021/2022 foi de 198.400 hectares atingindo uma produção de 83.500 toneladas. Essa baixa produção, é consequência da baixa produtividade média de grãos alcançada no estado, cerca de 421 kg ha⁻¹. Mesmo assim o estado ocupa a terceira posição nacional em produção, cujos os maiores produtores Bahia e Ceará, respectivamente (CONAB, 2022).

Apesar da baixa produtividade, o feijão-caupi apresenta-se como opção de cultura a ser explorada numa diversidade de sistemas de produção e níveis tecnológicos, podendo obter produtividades superiores a 2.500 kg ha⁻¹, e com potencial para alcançar patamares ainda mais elevados, principalmente em regiões de clima favorável e principalmente com uso de cultivares de elevada produtividade adaptadas ao local de cultivo (ROCHA et al., 2007; FREIRE FILHO et al., 2011).

O cultivo de feijão-caupi ocorre especialmente em primeira e segunda safra nas regiões produtoras, sendo explorado em sua maioria, em sistema de cultivo de sequeiro cujas condições climáticas são desfavoráveis em grande parte do ano, com a presença de altas temperaturas e restrição hídrica, por exemplo (PERINA et al., 2014; PEREIRA et al., 2020). A semeadura na segunda safra (safrinha), apresenta-se como um cultivo de risco elevado devido à maior possibilidade de ocorrência de veranicos durante o desenvolvimento das plantas, que proporciona reflexos negativos sobre a produtividade de grãos, isso porque ocorre, principalmente, em áreas de Cerrado das Regiões Norte, Nordeste, Centro-Oeste, quando a cultura é implantada em sucessão a cultura da soja. Assim, para atingir altas produtividades, a cultura necessita entre 300 e 450 mm de água por ciclo, sendo a restrição hídrica o principal fator de queda de produtividade (MENDES et al., 2007; NÓBREGA et al., 2011). Além disso, o desempenho produtivo é bem influenciado pelo manejo da fertilidade do solo, uso de cultivares mais adaptadas as condições locais e manejo fitossanitário (FREIRE FILHO et al., 2011).

Todavia, onde predomina os cultivos de feijão-caupi nacionalmente (Semiárido ou Cerrado), é comum a ocorrência de déficit hídrico no solo, sendo este um dos fatores mais limitantes para o desenvolvimento da cultura, embora seja considerada uma espécie com bom nível de tolerância à restrição hídrica (OCHIENG; KIRIMI; MATHENGE, 2016).

2.2 Efeitos negativos do déficit hídrico nas plantas

A deficiência hídrica é considerada uma das principais condições estressantes que limitam o rendimento e a qualidade das colheitas em todo o mundo (ALZHRANI et al., 2018; MARQUES et al., 2021), principalmente em regiões áridas e semiáridas, como parte do Nordeste brasileiro. O déficit hídrico prejudica seriamente o crescimento, desenvolvimento e a produção das culturas (GOUFO et al., 2017; TANVEER et al., 2019; SANTOS et al., 2020), geralmente apresenta natureza multidimensional levando a alterações nas características fisiológicas, morfológicas, ecológicas, bioquímicas e moleculares das plantas (BHARGAVA; SAWANT, 2013; LAMAOUİ et al., 2018).

Os efeitos do estresse variam de acordo com a cultura, estágio de desenvolvimento da planta e condições de cultivo (BHARGAVA e SAWANT, 2013), que incluem redução no tamanho e no número das folhas, menor abertura e redução no número de estômatos, espessamento da parede celular, cutinização da superfície foliar (LISAR et al., 2012), perda de turgor foliar, amarelecimento, murcha e queda prematura de folhas (SAPETA et al., 2013) e, conseqüentemente, redução no tamanho da planta e na produção de biomassa (FAROOQ et al., 2009).

Sob condições de déficit hídrico, as respostas das plantas, quanto à fotossíntese, iniciam-se com a diminuição da condutância estomática (gs), reduzindo a concentração interna de gás carbônico (Ci), bem como a atividade de carboxilação da enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), havendo assim inibição considerável no processo fotossintético. Em alguns estudos, a redução da fotossíntese foi relacionada ao fechamento estomático e aumento da resistência à difusão de CO₂ (FLEXAS et al., 2012; PEREZ-MARTIN et al., 2014). Sob estresse hídrico, o ácido abscísico (ABA) acumula-se no apoplasto foliar e induz o fechamento estomático (RODRIGUES et al., 2017).

A diminuição da disponibilidade hídrica no solo causa redução significativa no potencial hídrico da folha e na transpiração que, por sua vez, afeta a absorção de nutrientes (FAHAD et al., 2017). Essas restrições também tornam as plantas mais suscetíveis a danos causados por fótons como é o caso da foto-oxidação, aumentando as espécies reativas de oxigênio (EROs), que podem danificar a membrana celular e outras moléculas vitais, como DNA, lipídios e proteínas (FAHAD et al., 2017).

Todavia, as plantas apresentam diversos mecanismos sistemáticos de tolerância em resposta à seca. Dessa forma, a capacidade de adaptação à seca pode ser aumentada através da regulação da água, regulação da raiz, regulação estomática, regulação hormonal, regulação osmótica e regulação da homeostase das EROs (ZHANG et al., 2017; BUKHARI et al., 2020; SANTOS et al., 2022). Assim, as plantas possuem o sistema de defesa antioxidante e a síntese aumentada de antioxidantes enzimáticos ajuda a remover o excesso de EROs produzidas em função do estresse (SILVA et al., 2019; BUKHARI et al., 2020)

A geração de espécies reativas de oxigênio (EROs) durante o déficit hídrico requer uma regulação positiva do sistema antioxidante (YOU; CHAN, 2015), pois o processo de sinalização e de defesa contra o déficit hídrico é associado aos níveis de EROS nas células e às atividades de enzimas antioxidantes. Dentre as enzimas antioxidantes ativadas na defesa destacam-se: superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX), dentre outras (GRATÃO et al., 2005; BARBOSA et al., 2014). As enzimas SOD, CAT e APX, associadas ao sistema osmoprotetor, mediadas por solutos compatíveis como a prolina, contribuem para a homeostase redox celular e garantem o desenvolvimento normal da cultura (YANG; LAN; GONG, 2009; SZABADOS; SAVOURE, 2010; LISAR et al., 2012).

2.3 Dinâmica do silício na relação solo-planta

O Si é considerado um elemento benéfico para as plantas, pois a maioria das espécies consegue completar o ciclo de vida sem a presença deste nutriente (LIANG et al., 2015). No solo, o Si é o segundo elemento mais abundante, com concentrações variando de 50 a 400 g Si kg⁻¹ e cobrindo 25 a 28% da crosta terrestre (ADREES et al., 2015), dos quais, mais de 90% Si na crosta terrestre existe como minerais na forma de silicatos (MITRA, 2015). No entanto, a solubilidade e disponibilidade de Si às plantas diferem bastante em função da composição mineral do solo, tamanho de partículas, presença de óxidos e hidróxidos de Fe e Al, compostos orgânicos e pH do solo (CAMARGO et al., 2007; HAYNES, 2014).

No solo, o Si é encontrado na fase líquida e/ou adsorvida, como também em frações da fase sólida. A fase sólida compreende as frações de Si nas formas amorfa e cristalina, sendo a última presente em maior proporção, que podem ser solubilizadas por processos químicos ou biológicos, resultando em alterações no teor de Si presente

na fase líquida (solução do solo) (HAYNES, 2014; TUBANA et al., 2016). O Si na fase líquida compreende as formas de ácido monossilícico (H_4SiO_4), ácidos polissilícicos e complexos orgânicos ou inorgânicos (SAUER et al., 2006; TUBANA et al., 2016). Apesar das variadas formas encontradas no solo, o Si é absorvido pelas plantas na forma de ácido monossilícico (H_4SiO_4) que, normalmente, encontra-se em baixas concentrações na solução do solo (EPSTEIN, 2001). Dentre estes, o ácido monossilícico ou silícico é a principal forma de Si absorvida pelas raízes das plantas, e sua concentração no solo varia de 0,01 a 2 mM (HAYNES, 2014). As plantas absorvem o Si na forma de ácido monossilícico (H_4SiO_4) por difusão, via apoplasto ou simplasto (EPSTEIN, 2001; RAVEN, 2003).

No entanto, o Si na forma H_4SiO_4 pode sofrer alterações em virtude do pH do solo, embora esta forma química predomine na maioria dos solos com pH inferior a 7,0 (JONES; HANDRECK, 1967). Porém, em solos com pH < 7,0 e elevadas quantidades de óxidos/hidróxidos de Fe e Al e adsorção aniônica, as formas de ácidos polissilícicos e complexos inorgânicos são formadas promovendo baixa concentração de H_4SiO_4 (JONES; HANDRECK, 1967; TUBANA et al., 2016).

As formas monoméricas de Si podem sofrer polimerização quando em altas concentrações na solução do solo, acima de 2,0 mM, de modo que H_4SiO_4 se polimeriza formando estruturas de ácido polissilícico e complexos orgânicos, as quais não são absorvidas pelas plantas (CAMARGO; KEEPING, 2021). O nível de Si disponível na solução do solo é baixo, de tal forma que sua absorção pelas plantas depende da capacidade do solo em fornecer este elemento (SAJAL et al., 2016).

O Si pode ser encontrado nos tecidos de praticamente todas as espécies vegetais, com concentração variando de 0,1 e 10% do peso seco (EPSTEIN, 2001; HODSON et al., 2005). O acúmulo de Si nos tecidos apresenta acentuada variação entre espécies que apresentam diferentes capacidades de absorção do elemento pela raiz (TAKAHASHI et al., 1990). Algumas espécies de plantas demonstram ter maior capacidade de acumular Si (> 4%), sendo classificadas como acumuladoras, como as da família Poaceae (exemplo do arroz, cana-de-açúcar, trigo, sorgo). Por outro lado, espécies que acumulam Si entre 2 a 4% são consideradas intermediárias, como as Cucurbitáceas. Porém, a maioria das espécies de plantas superiores acumulam Si abaixo de 2%, sendo classificadas como não acumuladoras (MA; TAKAHASHI, 2002; HODSON et al., 2005).

2.4 Papel do silício na defesa de plantas contra estresse

Estratégias que podem atenuar os efeitos das condições ambientais estressantes, e que promovem uma mediação da indução e/ou aumento da tolerância, devem ser empregadas para auxiliar na modulação e no ajustamento morfofisiológico e bioquímico das plantas sob estresse abiótico. O Si é útil para o crescimento das plantas devido ao seu papel físico-mecânico nos tecidos vegetais (ALZHRANI et al., 2018), pois sua presença nas plantas alivia os efeitos de vários estresses (ZHANG et al., 2017). Esse elemento está associado ao aumento da germinação, crescimento da planta, taxa fotossintética e atributos do rendimento em plantas sob estresse (ARIF et al., 2021).

A aplicação exógena de silício (Si), pode aliviar os efeitos de vários estresses, incluindo o hídrico (ZHANG et al., 2017; ZUFFO et al., 2022), ativando e/ou intensificando a resposta de defesa das plantas com o fornecimento do elemento via solo ou foliar (CAO et al., 2017), pois o elemento desempenha papel importante na regulação das características fisiológicas e bioquímicas das plantas, que pode resultar em maior tolerância à seca (SILVA et al., 2019; BUKHARI et al., 2020; SOURI et al., 2020).

O alívio do estresse mediado pelo Si ocorre em plantas que apresentam alto e baixo acúmulo do elemento. Nas plantas, o Si neutraliza o estresse oxidativo em função do aumento da atividade do sistema antioxidante (AVILA et al., 2021; VERMA et al., 2020), com consequentemente, aumento do acúmulo de biomassa e rendimento das plantas devido a melhoria de desempenho do aparato fotossintético (AVILA et al., 2020; VERMA et al., 2020; DEVANNA et al., 2021).

Assim, a suplementação de Si mitiga os efeitos negativos do estresse hídrico no metabolismo das plantas e, consequentemente, promove melhoria no crescimento e rendimento (ARIF et al., 2021; SOURI et al., 2021). Na cana-de-açúcar, o Si tem sido atribuído ao aumento da rigidez e ereção das folhas, aumentando a fotossíntese líquida (VERMA et al., 2020). Foi demonstrado que o Si modula positivamente o crescimento, desenvolvimento e metabolismo em soja (HAMAYUN et al., 2010), arroz (DORAIRAJ et al., 2017), algodão (SANTOS et al., 2020), sorgo (AVILA et al., 2021), feijão (*Phaseolus vulgaris*) (EL-SAADONY et al., 2021), cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum*) (VERMA et al., 2021; TEIXEIRA et al., 2022), milho (XU et al., 2022) e trigo (JOHNSON et al., 2022).

3. 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, n.9, p.186–197, 2015.
- AHANGER, M. A., QI, M., HUANG, Z., XU, X., BEGUM, N., QIN, C., ... ZHANG, L. Improving growth and photosynthetic performance of drought stressed tomato by application of nano-organic fertilizer involves up-regulation of nitrogen, antioxidant and osmolyte metabolism. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, v. 216, p. 112195, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112195>
- AHIRE, M. L., MUNDADA, P. S., NIKAM, T. D., BAPAT, V. A., PENNA, S. Multifaceted roles of silicon in mitigating environmental stresses in plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 169, p. 291-310, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.11.010>
- ALZHRANI, Y., KUŞVURAN, A., ALHARBY, H. F., KUŞVURAN, S., RADY, M. M. The defensive role of silicon in wheat against stress conditions induced by drought, salinity or cadmium. **Ecotoxicology and environmental safety**, v. 154, p. 187-196, 2018.
- ANDRADE, W. L., MELO, A. S., MELO, Y. L., SÁ, F. V. S., ROCHA, M. M., OLIVEIRA, A. P. S., FERNANDES JÚNIOR, P. I. Bradyrhizobium inoculation plus foliar application of salicylic acid mitigates water deficit effects on cowpea. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 40, p. 656-667, 2021. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10130-3>
- ARAÚJO, K. C. **Avaliação de linhagens melhoradas de feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) na região noroeste fluminense para estudo de valor de cultivo e uso**. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) – Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, 2019. 115p.
- ARIF, Y.; SINGH, P.; BAJGUZ, A.; ALAM, P.; HAYAT, S. Silicon mediated abiotic stress tolerance in plants using physio-biochemical, omic approach and cross-talk with phytohormones. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 166, p. 278-289, 2021.
- AURANGZAIB, M., AHMAD, Z., JALIL, M. I., NAWAZ, F., SHAHEEN, M. R., AHMAD, M., TABASSUM, M. A. Foliar Spray of Silicon Confers Drought Tolerance in Wheat (*Triticum aestivum* L.) by Enhancing Morpho-Physiological and Antioxidant Potential. **Silicon**, v. 14, n. 9, p. 4793-4807, 2022. <https://doi.org/10.1007/s12633-021-01271-5>
- AVILA, R. G., MAGALHÃES, P. C., SILVA, E. M., SOUZA, K. R. D., CAMPOS, C. N., ALVARENGA, A. A., SOUZA, T. C. Application of silicon to irrigated and water deficit sorghum plants increases yield via the regulation of primary, antioxidant, and osmoregulatory metabolism. **Agricultural Water Management**, v. 255, p. 107004, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107004>
- AVILA, R.G., MAGALHAES, P.C., DA SILVA, E.M., GOMES JÚNIOR, C.C., DE PAULA LANA, U.G., DE ALVARENGA, A.A., DE SOUZA, T.C. Silicon

supplementation improves tolerance to water deficiency in sorghum plants by increasing root system growth and improving photosynthesis. **Silicon**, v. 12, n. 11, p. 2545-2554, 2020.

BARBOSA, M. R.; SILVA, M. M. A.; WILLADINO, L.; ULISSES, C.; CÂMARA, T. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, n. 3, p. 453–460, 2014.

BEZERRA, B. K. L., LIMA, G. P. P., REIS, A. R., SILVA, M. D. A., CAMARGO, M. S. Physiological and biochemical impacts of silicon against water deficit in sugarcane. **Acta physiologiae plantarum**, v. 41, n. 12, p. 1-12, 2019. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2980-0>

BHARDWAJ, S., KAPOOR, D. Fascinating regulatory mechanism of silicon for alleviating drought stress in plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 166, 1044-1053, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.07.005>

BHARGAVA, S.; SAWANT, K. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. **Plant Breeding**, v. 132, n. 1, p. 21-32, 2013.

BUKHARI, M. A.; AHMAD, Z.; ASHRAF, M. Y.; AFZAL, M.; NAWAZ, F.; NAFEES, M.; MANAN, A. Silicon Mitigates Drought Stress in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Through Improving Photosynthetic Pigments, Biochemical and Yield Characters. **Silicon**, v. 12, n. 11, p. 1-16, 2020.

CAMARGO, M.S.; KEEPING, M.G. Silicon in Sugarcane: Availability in Soil, Fertilization, and Uptake. **Silicon**, 2021.

CAMARGO, M.S.; KORNDÖRFER, G.H.; PEREIRA, H.S. Solubility of silicon in soils: effect of lime and silicic acid applied. **Bragantia**, v.66, n.4, p.637-647, 2007.

CAO, B. L.; WANG, L.; GAO, S.; XIA, J.; XU, K. Silicon-mediated changes in radial hydraulic conductivity and cell wall stability are involved in silicon-induced drought resistance in tomato. **Protoplasma**, v. 254, n. 6, p. 2295-2304, 2017.

CONAB (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO). **Acompanhamento da Safra Brasileira de Grãos - 2021/2022**. Boletim de grãos – setembro de 2022. Disponível em: <<https://www.conab.gov.br/info-agro/safras/graos>>. Acesso em: 10. fev. 2023.

DEVANNA, B. N.; MANDLIK, R.; RATURI, G.; SUDHAKARAN, S. S.; SHARMA, Y.; SHARMA, S.; DESHMUKH, R. Versatile role of silicon in cereals: health benefits, uptake mechanism, and evolution. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 165, p. 173-186, 2021.

DORAIRAJ, D.; ISMAIL, M. R.; SINNIAN, U. R.; BAN, T. K. Influence of silicon on growth, yield, and lodging resistance of MR219, a lowland rice of Malaysia. **Journal of Plant Nutrition**, v. 40, n. 8, p. 1111-1124, 2017.

EL-SAADONY, M. T.; DESOKY, E. S. M.; SAAD, A. M.; EID, R. S. M.; SELEM, E., ELRYS, A. S. Biological silicon nanoparticles improve *Phaseolus vulgaris* L. yield and minimize its contaminant contents on a heavy metals-contaminated saline soil. **Journal of Environmental Sciences**, v. 106, p. 1-14, 2021.

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

EPSTEIN, E. Silicon in plants: facts vs. concepts. In: DATNOFF, L.E.; SNYDER, G.H.; KORNDÖRFER, G.H. (Ed.). **Silicon in agriculture**. Amsterdam: Elsevier, 2001. p.1-15.

FAHAD, S.; NAZIR, U.; ANJUM, S. A.; FAROOQ, A.; ZOHAIB, A. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1147, 2017. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147>.

FAO: FAOESTAT. **Crops**. Cow peas, dry. (2018). Disponível em: <<http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>> Acesso em: 10 mai. 2022.

FAROOQ, M, WAHID, A, KOBAYASHI, N, FUJITA, DBSMA, BASRA, SMA. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: **Sustainable agriculture**. Springer, Dordrecht, 2009. p. 153-188.

FLEXAS, J.; GALLÉ, A.; GALMÉS, J.; RIBAS-CARBO, M.; MEDRANO, H. **The response of photosynthesis to soil water stress**. In: Plant Responses to Drought Stress. Springer, Berlin, Heidelberg, 2012. p. 129-144.

FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; ALCÂNTARA, J. dos P.; BELARMINO FILHO, J.; ROCHA, M. de M. BRS Marataoã: nova cultivar de feijão-caupi com grão tipo sempre-verde. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 52, n. 303, p. 771-777, 2005.

FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; ROCHA, M. de M.; SILVA, K. J. D.; NOGUEIRA, M. do S. da R.; RODRIGUES, E. V. **Feijão-caupi no Brasil**: Produção, melhoramento genético, avanços e desafios. Terezina: Embrapa: CPAMN, 2011, 84p.

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

GOUFO, P.; MOUTINHO-PEREIRA, J. M.; JORGE, T. F.; CORREIA, C. M.; OLIVEIRA, M. R.; ROSA, E. A.; TRINDADE, H. Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) metabolomics: osmoprotection as a physiological strategy for drought stress resistance and improved yield. **Frontiers in plant science**, v. 8, p. 1-22, 2017.

HAYNES, R.J. A contemporary overview of silicon availability in agricultural soils. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v.177, n.6, p.831-84, 2014.

HODSON, M.J.; WHITE, P.J.; MEAD, A.; BROADLEY, M.R. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. **Annals of Botany**, v.96, n.6, p.1027-1046, 2005.

HAMAYUN, M.; SOHN, E. Y.; KHAN, S. A.; SHINWARI, Z. K.; KHAN, A. L.; LEE, I. J. Silicon alleviates the adverse effects of salinity and drought stress on growth and endogenous plant growth hormones of soybean (*Glycine max*). **Pakistan Journal of Botany**, v. 42, n. 3, p. 1713-1722, 2010.

JALES FILHO, R. C., MELO, Y. L., VIÉGAS, P. R., OLIVEIRA, A. P. D. S., ALMEIDA NETO, V. E. D., FERRAZ, R. L. D. S., ... MELO, A. S. D. Salicylic acid and proline modulate water stress tolerance in a traditional variety of cowpeas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 27, 18-25, 2023. <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v27n1p18-25>

JAYAWARDHANE, J., GOYALI, J. C., ZAFARI, S., IGAMBERDIEV, A. U. The Response of Cowpea (*Vigna unguiculata*) Plants to Three Abiotic Stresses Applied with Increasing Intensity: Hypoxia, Salinity, and Water Deficit. **Metabolites**, v. 12, n. 1, p. 2-16, 2022. <https://doi.org/10.3390/metabo12010038>

JOHNSON, S. N.; CHEN, Z. H.; ROWE, R. C.; TISSUE, D. T. Field application of silicon alleviates drought stress and improves water use efficiency in wheat. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 4444, 2022.

JONES, J.H.; HANDRECK, K.A. Silica in soils, plants, and animals. **Advances in Agronomy**, v.19, p.107-149, 1967.

KAYA, C., ŞENBAYRAM, M., AKRAM, N. A., ASHRAF, M., ALYEMENI, M. N., AHMAD, P. Sulfur-enriched leonardite and humic acid soil amendments enhance tolerance to drought and phosphorus deficiency stress in maize (*Zea mays* L.). **Scientific reports**, v. 10, n. 1, p. 1-13, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62669-6>

KATZ, O., PUPPE, D., KACZOREK, D., PRAKASH, N. B., & SCHALLER, J. Silicon in the soil–plant continuum: Intricate feedback mechanisms within ecosystems. **Plants**, v. 10(4), p. 652, 2021. <https://doi.org/10.3390/plants10040652>

LAMAOU, M.; JEMO, M.; DATLA, R.; BEKKAOU, F. Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation. **Frontiers in chemistry**, v. 6, p. 26-39, 2018.

LIANG X., ZHANG L., NATARAJAN S. K., BECKER D. F. Proline mechanisms of stress survival. **Antioxidants & Redox Signaling**, 19, 998–1011, 2013. <https://doi.org/10.1089/ars.2012.5074>

LIANG, Y., NIKOLIC, M., B'ELANGER, R., GONG, H., SONG, A. Silicon in Agriculture: from Theory to Practice. **Springer Nature**, Heidelberg, 2015.

LISAR, S. Y. S. R.; MOTAFAKKERAZAD, M. M.; RAHMAN, I. M. M. Water stress in plants: Causes, effects and responses. **Water stress**. Intech, Rijeka, 2012.

MA, J.F.; TAKAHASHI, E. **Soil, Fertilizer, and Plant Silicon**. Research in Japan. Elsevier, Amsterdam, 2002.

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

MARQUES, D. J.; BIANCHINI, H. C.; MACIEL, G. M.; DE MENDONÇA, T. F. N.; SILVA, M. F. Morphophysiological Changes Resulting from the Application of Silicon in Corn Plants Under Water Stress. **Journal of Plant Growth Regulation**, p. 1-16, 2021.

MELO, A. S., MELO, Y. L., LACERDA, C. F. D., VIÉGAS, P. R., FERRAZ, R. L. D. S., GHEYI, H. R. Water restriction in cowpea plants [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]: Metabolic changes and tolerance induction. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 26, p. 190-197, 2022. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v26n3p190-197>

MENDES, R. M. S.; TÁVORA, F. J. A. F.; PITOMBEIRA, J. B.; NOGUEIRA, R. J. M. C. Relações fonte-dreno em feijão-de-corda submetido à deficiência hídrica. **Revista Ciência Agrônômica**, v. 38, n. 1, p. 95-103, 2007.

MITANI-UENO, N., MA, J. F. Linking transport system of silicon with its accumulation in different plant species. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 67, n. 1, p. 10-17, 2021. <https://doi.org/10.1080/00380768.2020.1845972>

MITRA, G.N. Regulation of Nutrient Uptake by Plants: **A Biochemical and Molecular Approach**. Springer, New Delhi, 2015. pp. 181–187

MERWAD, A. R. M., DESOKY, E. S. M., RADY, M. M. Response of water deficit-stressed *Vigna unguiculata* performances to silicon, proline or methionine foliar application. **Scientia Horticulturae**, v. 228, p. 132-144, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.008>

NOGUEIRA, M. S. R.; RODRIGUES, E. V. **Feijão-caupi no Brasil: produção, melhoramento genético, avanços e desafios**. Teresina, PI: Embrapa Meio-Norte, 2011, 84p.

OCHIENG, J.; KIRIMI, L.; MATHENGE, M. Effects of climate variability and change on agricultural production: The case of small scale farmers in Kenya. **NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences**, Amsterdam, v. 77, s/n., p. 71-78, 2016.

PATEL, M., FATNANI, D., PARIDA, A. K. Silicon-induced mitigation of drought stress in peanut genotypes (*Arachis hypogaea* L.) through ion homeostasis, modulations of antioxidative defense system, and metabolic regulations. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 166, p. 290-313, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.003>

PEI, Z. F., MING, D. F., LIU, D., WAN, G. L., GENG, X. X., GONG, H. J., ZHOU, W. J. Silicon improves the tolerance to water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 29, n. 1, p. 106-115, 2010. <https://doi.org/10.1007/s00344-009-9120-9>

Pereira, L. S.; Sousa, G. D.; Oliveira, G. S.; Silva, J. N.; Costa, E. M.; Ventura, M. V. A.; Jakelaitis, A. Eficiência de herbicidas aplicados em pós-emergência na cultura do feijão-caupi. **Colloquium Agrariae**, v. 16, n. 1, p. 29-42, 2020.

PEREZ-MARTIN, A.; MICHELAZZO, C.; TORRES-RUIZ, J. M.; FLEXAS, J., FERNANDEZ, J. E.; SEBASTIANI, L.; et al. Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins. **Journal of experimental botany**, v. 65, n. 12, p. 3143- 3156, 2014. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eru160>.

PERINA, E. F.; CARVALHO, C. R. L.; CHIORATO, A. F.; LOPES, R. L. T.; GONÇALVES, J. G. R.; CARBONELL, S. A. M. Technological quality of common bean grains obtained in different growing seasons. **Bragantia**, Campinas, v. 73, p. 14-22, 2014.

RAJA, V., QADIR, S. U., ALYEMENI, M. N., AHMAD, P. Impact of drought and heat stress individually and in combination on physio-biochemical parameters, antioxidant responses, and gene expression in *Solanum lycopersicum*. **Biotech**, v. 10, n. 5, 1-18, 2020. <https://doi.org/10.1007/s13205-020-02206-4>

RAVEN, J.A. Cycling silicone the role of accumulation in plants Commentary. **New Phytologist**, v.158, n.3, p.419-421, 2003.

ROCHA, M. M.; FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; CARVALHO, H. W. L. de.; BERLAMINO FILHO, J.; RAPOSO, J. A. A.; ALCÂNTARA, J. dos P.; RAMOS, S. R. R.; MACHADO, C. de F. Adaptabilidade e estabilidade produtiva de genótipos de feijão-caupi de porte semi-ereto na Região Nordeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 9, p. 1283-1289, 2007.

RODRIGUES, O.; RESHETNYAK, G.; GRONDIN, A.; SAIJO, Y.; LEONHARDT, N.; MAUREL, C.; et al. Aquaporins facilitate hydrogen peroxide entry into guard cells to mediate ABA-and pathogen-triggered stomatal closure. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 34, p. 9200-9205, 2017.DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1704754114>.

SAJAL, P.; BIPLAB, P.; SHRIKANT, B.G.; CHAND, H. Effect of Silicon Fertilization on Growth, Yield and Nutrient Uptake of Rice. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.47, n.3, p.284-290, 2016.

SANTOS, A. F. B.; TEIXEIRA, G. C. M.; CAMPOS, C. N. S.; BAIIO, F. H. R.; DE PRADO, R., M.; TEODORO, L. P. R. Silicon increases chlorophyll and photosynthesis and improves height and NDVI of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). **Research, Society and Development**, v. 9, n. 7, p. e548973826-e548973826, 2020.

SANTOS, R.; CARVALHO, M.; ROSA, E.; CARNIDE, V.; CASTRO, I. Root and Agro-Morphological Traits Performance in Cowpea under Drought Stress. **Agronomy**, v. 10, n. 10, p. 1604-1623, 2020.

SANTOS, A. R., MELO, Y. L., OLIVEIRA, L. F., CAVALCANTE, I. E., SOUZA FERRAZ, R. L., SILVA SÁ, F. V., ... MELO, A. S. Exogenous Silicon and Proline Modulate Osmoprotection and Antioxidant Activity in Cowpea Under Drought Stress. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, n. 2, p. 1692-1699, 2022. <https://doi.org/10.1007/s42729-022-00764-5>

SAUER, D.; SACCONI, L.; CONLEY, D.J.; HERRMANN, L.; SOMMER, M. Review of methodologies for extracting plant-available and amorphous Si from soils and aquatic sediments. **Biogeochemistry**, v.80, p.89-108, 2006.

SAPETA, H.; COSTA, J. M.; LOURENCO, T.; MAROCO, J.; VAN DER LINDE, P.; OLIVEIRA, M. M. Drought stress response in *Jatropha curcas*: growth and physiology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 85, p. 76-84, 2013.

SILVA, E. F.; BARROS JÚNIOR, A. P.; SILVEIRA, L. M.; SANTANA, F. M.; SANTOS, M. G. Avaliação de cultivares de feijão-caupi irrigado para produção de grãos verdes em Serra Talhada – PE. Universidade Federal Rural do Semi-Árido – Mossoró. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 26, n. 1, p. 21-26, 2013

SILVA, D. C. D., MELO, A. S., MELO, Y. L., ANDRADE, W. L. D., LIMA, L. M. D. SANTOS, A. R. Aplicação foliar de silício atenua os efeitos da supressão hídrica em cultivares de feijão-caupi. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 43, 023019, 2019. <https://doi.org/10.1590/1413-7054201943023019>

SOURI, Z., KHANNA, K., KARIMI, N., AHMAD, P. Silicon and Plants: Current Knowledge and Future Prospects. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 39, p. 1-20, 2020.

SOUZA JUNIOR, J. P., PRADO, R. M., SOARES, M. B., DA SILVA, J. L. F., GUEDES, V. H. F., SARAH, M. M. S., CAZETTA, J. O. Effect of different foliar silicon sources on cotton plants. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 21, n. 1, 95-103, 2021.

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

TAKAHASHI, E.; MA, J.F.; MIYAKE, Y. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. **Comments on Agricultural and Food Chemistry**, v.2, n.2, p.99-122, 1990.

TANVEER, M.; SHAHZAD, B.; SHARMA, A.; KHAN, E. A. 24-Epibrassinolide application in plants: an implication for improving drought stress tolerance in plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 135, p. 295–303, 2019.

TEIXEIRA, G. C. M., PRADO, R. M., ROCHA, A. M. S., DOS SANTOS, L. C. N., DOS SANTOS SARAH, M. M., GRATÃO, P. L., FERNANDES, C. Silicon in pre-sprouted sugarcane seedlings mitigates the effects of water deficit after transplanting. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition**, v. 20, n. 3, p. 849-859, 2020. <https://doi.org/10.1007/s42729-019-00170-4>

TEIXEIRA, G. C. M., PRADO, R. M., ROCHA, A. M. S., OLIVEIRA FILHO, A. S. B., DA SOUSA JUNIOR, G. S., GRATÃO, P. L. Action of silicon on the activity of antioxidant enzymes and on physiological mechanisms mitigates water deficit in sugarcane and energy cane plants. **Scientific reports**, v. 12, n. 1, p. 1-18, 2022. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21680-9>

TUBANA, B.S.; BABU, T.; DATNOF, L.E. A review of silicon in soils and plants and its role in US agriculture. **Soil Science**, v.181, n.9/10, p.393-411, 2016.

YANG, S. L.; LAN, S. S.; GONG, M. Hydrogen peroxide-induced proline and metabolic pathway of its accumulation in maize seedlings. **Journal Plant Physiology**, v. 166, n. 15, :1694-1699, 2009.

YOSHIDA, S. (1965). Chemical aspects of the role of silicon in physiology of the rice plant. **Bull. Nat. Inst. Agr. Sci.**, v. 15, p. 18-58, 1965.

YOU, J.; CHAN, Z. Ros regulation during abiotic stress responses in crop plants. **Frontiers in plant Science**, v. 6, p. 1-15, 2015.

VERMA, K.K.; LIU, X.H.; WU, K.C.; SINGH, R.K.; SONG, Q.Q.; MALVIYA, M.K.; SONG, X.P.; SINGH, P.; VERMA, C.L.; LI, Y.R. The impact of silicon on photosynthetic and biochemical responses of sugarcane under different soil moisture levels. **Silicon**, v. 12, p. 1355-1367, 2020.

VERMA, K. K., SONG, X. P., ZENG, Y., GUO, D. J., SINGH, M., RAJPUT, V. D., ... LI, Y. R. Foliar application of silicon boosts growth, photosynthetic leaf gas exchange, antioxidative response and resistance to limited water irrigation in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 166, 582-592, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.032>

XIE, T., GU, W., ZHANG, L., LI, L., QU, D., LI, C., ... LI, W. Modulating the antioxidant system by exogenous 2-(3, 4-dichlorophenoxy) triethylamine in maize seedlings exposed to polyethylene glycol-simulated drought stress. *PLoS one*, 13(9), 2018. e0203626. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203626>

XU, J., GUO, L., LIU, L. Exogenous silicon alleviates drought stress in maize by improving growth, photosynthetic and antioxidant metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, v. 201, p. 104974, 2022. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104974>

ZHANG, W.; XIE, Z.; LANG, D.; CUI, J.; ZHANG, X. Beneficial effects of silicon on abiotic stress tolerance in legumes. **Journal of Plant Nutrition**, v. 40, n. 15, p. 2224-2236, 2017.

ZUFFO, A. M., RATKE, R. F., STEINER, F., OLIVEIRA, A. M., AGUILERA, J. G., LIMA, R. E. Silicon mitigates the effects of moderate drought stress in cover crops. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 208, n. 6, p. 887-897, 2022. <https://doi.org/10.1111/jac.12548>

CAPÍTULO I

SILICON ALLEVIATES DROUGHT DAMAGE BY INCREASING ANTIOXIDANT AND PHOTOSYNTHETIC PERFORMANCE IN COWPEA PLANTS

O SILÍCIO ALIVIA OS DANOS DA SECA AUMENTANDO O DESEMPENHO ANTIOXIDANTE E FOTOSSINTÉTICO EM PLANTAS DE FEIJÃO-CAUPI

O capítulo encontra-se submetido e em revisão como Artigo Científico no periódico **Journal of Agronomy and Crop Science** (Citescore 6.1; Highest percentile 88%)

SILICON ALLEVIATES DROUGHT DAMAGE BY INCREASING ANTIOXIDANT AND PHOTOSYNTHETIC PERFORMANCE IN COWPEA

Wallace de Sousa Leite¹, Rafael de Souza Miranda², Maurisrael de Moura Rocha³, Alexson Filgueiras Dutra¹, Flávia Marques de Brito⁴, Amanda Soares Santos², Alana Cavalcante da Silva², Alan Mario Zuffo⁵, Ricardo Silva de Sousa⁶, Ademir Sergio Ferreira de Araújo², Clístenes Williams Araújo do Nascimento⁷ Francisco de Alcântara Neto⁶

¹ Federal Institute of Piauí, Uruçuí, Piauí, Brazil

² Postgraduate Program in Agricultural Sciences, Federal University of Piauí, Bom Jesus, Piauí, Brazil

³ Embrapa Meio-Norte, Teresina, Piauí, Brasil

⁴ Graduation in Forestry Engineering, Federal University of Piauí, Bom Jesus, Piauí, Brazil

⁵ State University of Maranhão, Balsas, Maranhão, Brazil

⁶ Postgraduate Program in Agronomy, Federal University of Piauí Teresina, Piauí, Brazil

⁷ Federal Rural University of Pernambuco, Recife, PE, Brazil

KEY POINTS

- Low water availability severely restricts cowpea physiological performance;
- Silicon (Si) nutrition mitigates drought damage to growth and increases the water stress tolerance of a drought-sensitive cowpea cultivar;
- Si supply induces antioxidant enzymes and proline accumulation to recover the photosynthetic efficiency of drought-stressed plants.

Abstract

Water deficits have been considered the most restrictive environmental constraint on agricultural production worldwide. The current study aimed to investigate the role of silicon nutrition (Si) in activating defense mechanisms against drought damage in cowpea cultivars. The experiments were carried out in a randomized block design in a 2 x 2 x 4 factorial scheme, corresponding to two cowpea cultivars (BRS Novaera and BRS Tumucumaque), two water regimes (control – well irrigated, and water deficit) and four Si levels (0, 1.0, 2.0 and 4.0 mM). Plant growth and physiological and biochemical indicators were evaluated at 28 days after drought imposition. Drought significantly reduced the photosynthetic pigments (Chl *b* and Chl *total*), gas exchanges (net photosynthesis, transpiration and stomatal conductance) and, consequently, all growth parameters of cowpea plants compared to well-irrigated plants. However, Si at 2.0 mM

activated critical responses in the BRS Novaera cultivar under drought, almost recovering plant performance and increasing drought tolerance. The beneficial Si-induced effects were closely related to increased accumulation of Si, carbohydrates and free amino acids that likely promoted osmoregulation and were associated with an improved antioxidant system composed of proline and the activity of SOD, CAT and APX. These metabolic alterations were sufficient to enable enhanced net photosynthesis and plant growth. In conclusion, Si counteracts the deleterious effects of water deficit by efficiently inducing antioxidant defense and photosynthetic performance in Novaera plants. Si nutrition may constitute a potential strategy to cultivate cowpea plants in water-scarce areas from arid and semiarid regions.

Keywords: antioxidant system, photosynthetic efficiency, Si nutrition, *Vigna unguiculata* (L.) Walp, water limitation

1 INTRODUCTION

Water deficit is one of the abiotic factors in arid and semiarid regions that limits the growth and yield of several crops of economic and social importance, altering the physiological, biochemical and molecular responses (BHARDWAJ; KAPOOR, 2021; AHIRE et al., 2021). In this context, the generated oxidative stress produces reactive oxygen species (ROS), resulting in lipid peroxidation of cell membranes and cell dehydration (XU et al., 2022).

Plants use mechanisms to protect cellular structures and mitigate the deleterious effects of ROS accumulation (JALES FILHO et al., 2023), especially the enzymes superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) (MELO et al., 2022). In association, osmoregulation via the accumulation of compatible solutes such as proline, sugars, and glycine-betaine helps to stabilize membranes and proteins, eliminating free radicals and performing osmotic adjustment (MERWAD et al., 2018; SANTOS et al., 2022). Furthermore, such adjustments can maintain the water status and stimulate plant growth (LIANG et al., 2013).

Recent studies have shown that the supply of silicon (Si) can be a management strategy to reduce damage caused by water deficits in plants (AVILA et al., 2021; ZUFFO et al., 2022; SANTOS et al., 2022; TEIXEIRA et al., 2022; XU et al., 2022). The beneficial effects of Si in plants under water deficit are related to leaf water status due to the deposition of this element in cell walls, which helps reduce water loss through transpiration (PEI et al., 2010). In addition, Si induces osmoregulatory responses by

modifying the proline content that adjusts the hydraulic conductivity of the root (AVILA et al., 2021). The action of Si in the regulation of enzymatic and nonenzymatic antioxidant defense systems favors plant tolerance to water deficit, reducing oxidative stress, preserving and increasing photosynthetic pigments to improve photosynthetic efficiency (BEZERRA et al., 2019; SILVA et al., 2019; VERMA et al., 2021; XU et al., 2022).

Si absorption is dependent on efficient management and can be provided in the form of a fluid via foliar spraying or in the soil via fertigation using sources with high water solubility (CAO et al., 2017). Soluble sources, such as potassium silicate and sodium silicate, allow their use via fertigation and in low concentrations, reducing the risks of Si polymerization in the soil and ensuring adequate absorption by the plant (TEIXEIRA et al., 2022). Therefore, increasing the concentration of Si available in the soil through the application of Si via fertigation can be a strategy to induce better tolerance to water deficit in plants (MALIK et al., 2021).

Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) is a legume with a wide range of cultivation and consumption, with added economic and social value, mainly in tropical regions of the world (JALES FILHO et al., 2022). However, the productive yield of cowpea is strongly affected by water scarcity in semiarid regions, where water deficit induces premature leaf senescence, inhibits photosynthesis and reduces crop yields (JAYAWARDHANE et al., 2022). Our working hypothesis was that the application of Si in the form of potassium silicate increases drought tolerance by improving photosynthetic performance and reducing oxidative damage in cowpea plants.

2 MATERIALS AND METHODS

2.1 Plant materials and treatments

The experiment was carried out in a greenhouse at the Federal University of Piauí (UFPI)/Campus Professora Cinobelina Elvas - CPCE (9°04'45.6" S, 44°19'37.9" W and 277 m) from February to April 2021. The trial was carried out in a randomized block experimental design with three replications in a 2 x 2 x 4 factorial scheme, corresponding to two cowpea cultivars (BRS Novaera and BRS Tumucumaque), two water regimes [control well irrigated - 75% of soil field capacity (FC); water deficit - 60% FC]; and four levels of Si (0; 1.0; 2.0 and 4.0 mM). The values of temperature and relative humidity (maximum and minimum) were monitored daily using a digital thermohygrometer and are shown in Figure 1.

Soil samples were collected from the 0.0 to 0.20 m layer of the UFPI experimental area and analyzed for physical and chemical characteristics (Supplementary Table S1). The Si content was 5.3 mg dm^{-3} , determined using calcium chloride as the extractor at 0.01 mol L^{-1} , according to the methodology described by Korndörfer et al. (2004). To set up the experiments, plastic pots were filled with 11 dm^3 of soil, and fertilization was carried out considering the recommendations for cowpea culture (MELO; CARDOSO; SALVIANO, 2005). 200 mg dm^{-3} of P and 150 mg dm^{-3} of N and K were applied in the form of triple superphosphate, urea and potassium chloride, respectively. Triple superphosphate was applied in a single dose and incorporated into the soil volume. In turn, N and K were applied via fertigation in three doses of 50 mg dm^{-3} starting five days after emergence. In addition, 3 mg dm^{-3} of Zn in the form of zinc chloride, 1 mg dm^{-3} of Mn in the form of manganese chloride and 0.5 mg dm^{-3} of B in the form of boric acid were applied via fertirrigation together with the first application of N and K fertilizers.

Sowing was performed by adding five seeds to a depth of 3.0 cm, with thinning carried out at 7 and 14 days to leave only plant per pot (experimental plots). Si was applied daily via potassium silicate (Si: 12% and K_2O : 15%), a source of soluble Si, integrated with daily water replenishment (fertirrigation) to maintain the water level at 75% FC.

2.2 Irrigation management

The irrigation depth was monitored daily in the experimental plots by weighing the pots. At the beginning of the experiment, water was replaced to raise the humidity to 75% FC in all treatments. The imposition of the water deficit was carried out 21 days after sowing, when the plants were irrigated with 60% FC (water deficit). The experiment was conducted for 49 days after sowing, during which time the plants were collected.

2.3 Gas exchanges

Net photosynthetic (A), transpiration (E), stomatal conductance (g_s) and internal CO_2 concentration (C_i) rates were measured between 08:00 and 11:00 am on completely sunny days using an infrared gas (IRGA, Walz - GFS3000). Data were recorded using a photosynthetic photon flux density (PPFD) of $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and an internal CO_2 concentration of 400 ppm. Additionally, the instantaneous

carboxylation efficiency (A/C_i), instantaneous water use efficiency (A/E) and intrinsic water use efficiency (A/g_s) were estimated.

2.4 Growth and drought tolerance

At 28 days after the imposition of water deficit, the plants were collected and initially separated into leaves, stems and roots. Then, plant height (PH), stem diameter (SD), number of trefoils (NT), leaf area (LA) and fresh mass of shoots (FMS) and root (FMR) were determined. The plant material was dried in an oven with forced air circulation at 65 °C and, at the end, used to estimate the dry mass shoot (DMS) and roots (DMR). The relative tolerance to drought was obtained through the ratio between the MSPA of the plants subjected to drought in relation to the MSPA of the well-irrigated plants (MIRANDA et al., 2021).

2.5 Photosynthetic pigments and Si accumulation

Photosynthetic pigments were estimated through absorbance readings at 665, 649 and 480 nm, according to the methodology described by Wellburn (1994).

Si contents were estimated by atomic absorption spectrophotometry. With data on element content and dry mass, Si accumulations in the aerial part and root were calculated (MA; YAMAJI, 2006).

2.6 Relative water content, leaf succulence and osmotic potential

Relative water content (RWC) was estimated from leaf discs, which were initially weighed to obtain fresh mass (FM). Then, the samples were immersed in deionized water for 6 h to obtain the turgid mass (TM). The samples were then dried in an oven at 65 °C for 48 hours and weighed to determine the dry mass (DM). The RWC was calculated using the following equation:

$$\text{RWC (\%)} = \frac{(\text{FM} - \text{DM})}{(\text{TM} - \text{DM})} \times 100$$

The leaf succulence (LS) was determined considering the values of LFM, LDM and LA, adapted from Mantovani (1999):

$$\text{LS (\%)} = \frac{(\text{LFM} - \text{LDM})}{\text{LA}}$$

The leaf osmotic potential (Ψ_s , in MPa) was quantified after extracting the cell sap by pressing the leaf tissues of the first fully expanded leaves. The osmolarity of the cell sap was measured using a vapour pressure micro-osmometer (model 5600, Vapro®). The Ψ_s was calculated according to Van't Hoff's equation:

$$\Psi_s = - R \times T \times C_i$$

where R, T and C_i correspond to the universal gas constant (0.00831 MPa kg mol⁻¹ K⁻¹), absolute temperature (298 K) and molar solute concentration (mol kg⁻¹), respectively, as described by Bao et al. (2013).

2.7 Lipid peroxidation, proline, free amino acids and soluble carbohydrates

Lipid peroxidation was determined by the concentration of malondialdehyde (MDA) through absorbance readings at 532 and 600 nm using a molar extinction coefficient of 155 mM⁻¹ cm⁻¹ (Heath; Packer, 1968).

Proline was extracted from lyophilized samples of leaves and roots by homogenization in Milli-Q water for 1.0 h at 75 °C and centrifuged at 10,000 × g for 10 min. Proline levels were quantified at 520 nm using a proline standard curve, as per Bates et al. (1973).

Crude extracts were prepared with ethanolic solutions and used to measure the soluble carbohydrates at 490 nm according to Dubois et al. (1956) and free amino acids at 570 nm as described by Yemm & Cocking (1955).

2.8 Protein and antioxidant enzymes

Crude extracts were prepared from fresh leaf mass with phosphate buffer. Total soluble protein contents in crude extracts were determined according to Bradford (1976). Superoxide dismutase (SOD) activity was quantified according to Beyer and Fridovich (1987), catalase (CAT) was analysed according to Havir and Mchale (1987) and Anderson et al. (1995), and ascorbate peroxidase (APX) was analysed by the method described by Nakano and Asada (1981).

2.9 Statistical analyses

All statistical analyses were performed using SISVAR for Windows version 5.6 (FERREIRA, 2019). Three-way analysis of variance (ANOVA) was used to investigate the effects of different factors (genotype, water condition, and silicon concentration) and their interactions on the photosynthetic and antioxidant activity and growth of

cowpea plants. When appropriate, Tukey's test ($p \leq 0.05$) was used to test the differences between the interactions of the factors with the measured parameters. Principal Component Analysis (PCA) was carried out to better understand the relationships between the variables analyzed and their contributions to the studied treatments, as well as to identify those with the greatest relationship with the drought tolerance of the plants. Graphs were generated using SigmaPlot version 10.0 (SYSTAT SOFTWARE, 2006).

3. RESULTS

Analysis of variance revealed that silicon application significantly affected number of trefoils (NT), shoot fresh mass (SFM), shoot dry mass (SDM), root fresh mass (RFM), root dry mass (RDM), plant dry mass (PDM), stress tolerance (ST), leaf succulence (LS), Si accumulation in root (Si root), chlorophyll *b* (Chl *b*), net photosynthesis (A), stomatal conductance (gs), internal concentration of CO₂ (Ci), instantaneous carboxylation efficiency (A/Ci), root amino acids (RAA), leaf carbohydrates (LCa), root carbohydrates (RCa), protein, superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbate peroxides (APX), whereas the effect of drought stress was significant on all morphological, physiological and biochemical traits, except for relative water content (RWC%), chlorophyll *a* (Chl *a*), transpiration rate (E), RAA, LCa, RCa and CAT (Supplementary Tables S2 and S3). The interaction between silicon application and cowpea cultivars showed a significant effect on the leaf area (LF), ST, A, transpiration rate (E), gs, Ci, A/Ci, leaf amino acids (LAA), RCa, root proline, protein, SOD, CAT and APX. Triple interaction between silicon application, cowpea cultivars and drought stress showed significant effects on all morphological, physiological and biochemical traits, except for RWC%.

3.1 Plant growth and relative drought tolerance

In the absence of Si, water deficit drastically reduced the SD, PH, NT, LA, SFM, RFM, SDM, RDM, and TDM of cowpea cultivars compared to control, with the most severe effects in Novaera plants, which were more sensitive to stress (Figures 2 and 3). However, Si at 2.0 mM was effective in mitigating stress damage and recovering NT, LA, SFM and SDM, and the drought-stressed Novaera plants showed values 122, 201, 158 and 215% higher than those stressed and grown at the dose of 0 mM Si. As a consequence of growth regulation, Si at 2.0 mM reversed drought damage and

increased the stress tolerance (337%) of the Novaera cultivar compared to Si at 0 mM, which was even 40% higher than Tumucumaque at a dose of 2.0 mM (Figure 3).

Si application did not promote an increase in tolerance to water deficit in Tumucumaque plants, characterizing it as a non-Si-responsive cultivar. Thus, relative drought tolerance values equal to or greater than 40% seem to result from constitutive plasticity rather than tolerance stimulated by the Si supply.

3.2 Si Accumulation

In absolute terms, Si content were found to be higher in shoots than in roots, regardless of cultivar and stress (Figure 4). Water deficit significantly reduced Si contents in all tissues of cowpea cultivars, with the greatest reductions in Novaera plants growing at 0 mM Si compared to well-irrigated plants (Figure 4). The exogenous application of Si at 1.0, 2.0 mM and 4.0 mM increased the accumulation of this element in the roots of stressed Novaera plants (Figure 4b), and Novaera plants from the 2.0 mM treatments showed Si values 303% higher than plants grown at the 0 mM Si dose.

3.3 Water status

In the absence of Si, leaf osmotic potential (Ψ_s) was reduced by water deficit compared to well-irrigated plants, a specific response for the Tumucumaque cultivar (Figure 5c). This modulation was observed only in the Novaera cultivar when the plants were stressed and treated with 2.0 mM Si, in which the plants showed a reduction in Ψ_s compared to the well-irrigated control. In general, the LS and RWC were maintained unaltered by drought (Figure 5a, b), and little or no change was recorded due to Si application in both cowpea cultivars.

3.4 Photosynthetic pigments and gas exchange

In general, chlorophyll b and total contents decreased as a function of water deficit compared to the well-irrigated treatment, especially in the Tumucumaque cultivar (Figure 6b, c). Furthermore, under water restriction, even without significant variation, the increase in Si level seemed to increase the levels of all photosynthetic pigments, mainly in Novaera plants (Figure 6).

In the absence of Si, there was no significant change due to drought in transpiration rates, stomatal conductance and C_i in plants of both cultivars, whereas the net photosynthesis rates, A/C_i , A/E and A/g_s of Novaera plants growing at 0 mM

Si were found to be 69, 68, 47 and 42% lower than those of well-irrigated plants (Figures 7 and 8). Additionally, in drought-stressed Novaera plants, Si supplementation at 1.0, 2.0 and 4.0 mM promoted strong increases in net photosynthesis rates of 273%, 329% and 413%, in transpiration rates of 263%, 336% and 339%, at stomatal conductance of 226%, 321% and 349% and at A/C_i of 240.1%, 296% and 388%, respectively, compared to plants growing at 0 mM Si (Figures 7a, b, c and 8a).

3.5 Malondialdehyde content (MDA)

Membrane lipid peroxidation, as evidenced by MDA levels, was increased by water deficit in Tumucumaque plants compared to the well-irrigated control, regardless of Si level, while the same response for Novaera was registered only in stressed plants from 4.0 mM Si treatments (Figure 9). Additionally, Si promoted slight or no alteration in the MDA content of drought-stressed cowpea plants, irrespective of cultivar.

3.6 Organic compounds

In general, the leaf proline content under drought was found to be 105, 108 and 71% higher at 1.0, 2.0 and 4.0 mM Si than in well-irrigated Novaera plants, respectively (Figure 10a), and these contents were 136, 89 and 89% higher than those of plants growing up to 0 mM Si. In roots, proline levels were increased by drought in the Tumucumaque cultivar without Si (Figure 10b). For the Novaera cultivar, Si at 2.0 mM promoted increases in proline contents by 56% under water deficit in relation to plants growing at 0 mM Si.

Soluble carbohydrate contents were kept virtually unchanged by stress treatments and Si levels, both in leaves and roots, with higher values recorded in Novaera plants compared to the Tumucumaque cultivar in some treatments (Figure 10c, d).

The free amino acid contents in the leaf were increased in both cultivars under dry conditions in relation to the controlled water regime, regardless of the Si dose (Figure 10e). Under water deficit, the addition of Si at 1.0, 2.0 and 4.0 mM promoted increments of 33, 31 and 25% in the amino acid contents of leaves in Novaera cultivar plants. In the roots, little or no change was recorded in the amino acid content in cowpea, except for Novaera plants at 0 mM Si, which showed increments when subjected to stress (Figure 10f).

3.7 Total protein and antioxidant enzyme activity

The water deficit significantly reduced the protein contents in both studied cultivars, but the application of Si at 1.0 and 2.0 mM was able to increase the protein contents in the leaves of the Tumucumaque cultivar and at 1.0 mM in the Novaera cultivar in relation to the respective controls at 0 mM (Figure 11a).

Under water deficit conditions, plants of both cultivars showed increases in SOD activity relative to the well-irrigated control, except for Novaera at 4.0 mM (Figure 11d). Alterations by Si were observed only at the 4.0 mM level, where Novaera plants showed higher SOD activity compared to the 0 mM Si dose in both water regimes. The application of Si at 2.0 mM increased CAT activity by 69.5% in Novaera plants under water deficit, with the most prominent effect for all treatments studied (Figure 11). In the absence of Si, stressed Novaera and Tumucumaque plants showed increases in APX activity compared to the well-irrigated control (Figure 11d).

3.8 Principal component analysis

Principal component analysis (PCA) was crucial in identifying the relationship between water conditions associated with applied Si concentrations and the traits that best separate cowpea cultivars for water deficit tolerance (Figure 12). The PCA results explained 61.6% of the total variation observed, with 45% explained by the first principal component (PC1) and 16.6% by the second principal component (PC2). The data allowed the formation of four groups, corresponding to Novaera-control, Novaera-water deficit, Tumucumaque-control and Tumucumaque-water deficit. The biplot demonstrates an excellent separation between the groups based mainly on treatments of water conditions and cultivars. The biplot formed groups under water deficit and in well-irrigated conditions for both cultivars, and the Si dose at 2.0 mM promoted the reprogramming of the performance of Novaera plants under water deficit, which showed recovery of growth and started to present performance close to that of plants growing in well-irrigated conditions, composing the same group.

The characteristics NT, ST, RCa, LCa, MDA, SOD, CAT and Prolineroot showed high correlation with the Novaera-control (0, 1.0, 2.0 and 4.0 mM Si) and Novaera-water deficit (2.0 mM Si) treatments, while PH, LA, SFM, RFM, SDM, RDM, PDM, SiRoot, Ψ_s , liquid photosynthesis and proteins showed high correlation with the Tumucumaque-control treatments (0, 1.0, 2.0 and 4.0 mM Si); and LS, Car, Prolineleaf and LAA showed high correlation with the Tumucumaque-water deficit (0, 1.0, 2.0 and

4.0 mM Si) and Novaera-water deficit (1.0 mM Si) treatments. The PCA results clearly showed that Si at 2.0 mM almost completely mitigated stress damage in plants of the Novaera cowpea cultivar.

4. DISCUSSION

Our findings show that water deficit severely limits the performance of different cowpea cultivars, even those previously characterized as drought tolerant, which was evidenced by reductions in SD, PH, NT, LA, SFM, SDM, RFM, RDM and PDM (Figure 2 and 3). The growth of the root system has been an important factor in maintaining water absorption under water deficit (CHAKMA et al., 2021; MALIK et al., 2021), but it does not seem to have been activated in cowpea plants, which showed prominent reductions in root biomass (Figure 3c, d).

Under water deficit, Novaera plants grown at 0 mM Si showed low A/C_i , low A/E and low A/g_s , which reduced net photosynthesis and overall growth (Figures 2, 3, 7a and 8), despite the maintenance of g_s , E and C_i in relation to the control. This suggests that the damage caused by water deficit in inhibiting photosynthesis in plants may be due to nonstomatal limitations. This may be due to a decrease in the concentration of total soluble proteins (Figure 11a) and photosynthetic pigments (TEXEIRA et al., 2022).

The application of Si provided an increase in the absorption of this element in both cultivars, being more absorbed in the Tumucumaque cultivar in an adequate water regime (Figure 4b) when 1.0 and 2.0 mM Si was applied. Si at 2.0 mM was more absorbed by the Novaera cultivar under water deficit (Figure 4b) than without Si. Si had a positive effect on gas exchange when supplied at 1.0, 2.0 and 4.0 mM, promoting an increase in g_s and E and, as a consequence, increasing net photosynthesis (Figures 7a) of Novaera plants compared to the absence of Si. Si under drought, indicating increased A/C_i efficiency (Figures 8a), inducing greater plant drought tolerance, which improved most growth parameters (Figures 2 and 3).

The beneficial action of Si on the defense mechanisms studied mitigated the serious damage caused by water deficit in plants. Si at 2 mM stands out, which promoted an increase in NT, LA and SDM by 122.2%, 201.1% and 214.9%, respectively, in comparison with the nonsupply of Si in the cultivar Novaera. In addition, Si at 2 mM promoted an increase in the tolerance of the Novaera cultivar under drought

(Figure 3), increasing the tolerance to stress by 336.6% in comparison with the absence of Si.

Si can increase the photosynthetic rate by improving chloroplast structure and chloroplast membrane stability under water deficit (WANG et al., 2019). It is worth noting that Si does not recover the full potential performance of the plant but alleviates drought damage.

Supplementing Si increased proline contents in the leaf and root and amino acids only in the leaf of Novaera plants grown at 1.0, 2.0 and 4.0 mM (Figure 10a, b, e). Thus, increasing the content of proline and amino acids increased the activity of the defense system of Si-amended plants. The increase in proline content contributes to maintaining cellular osmotic adjustment, increasing the water potential and stimulating an increase in cellular homeostasis (AVILA et al., 2021). It is noteworthy that the supply of Si at 2.0 mM increased CAT activity in Novaera plants compared to the absence of Si under drought (Figure 11c and 12), demonstrating that the element collaborates in the inactivation of H₂O₂ through CAT (SILVA et al., 2019), suggesting that Si can increase the tolerance of Novaera plants under water deficit. This is because CAT uses H₂O₂ as a substrate for the formation of H₂O and O₂, thus reducing oxidative stress (SANTOS et al., 2022). It is clear that the action of Si on antioxidant metabolism alleviates the deleterious effects of water deficit in the Novaera cowpea cultivar.

5. CONCLUSION

In conclusion, our data clearly show that Si at 2.0 mM mitigates water restriction damage to cowpea plants from the Novaera cultivar. The improved Si-induced drought tolerance is associated with i) antioxidant defense mechanisms, including CAT, SOD and proline in roots; ii) increased root Si and leaf Si-induced free amino acids accumulation to act as osmoprotectors under water deficit; and iii) enhanced photosynthetic performance and plant growth. Si nutrition emerges as an efficient management strategy to alleviate water scarcity damage in cowpea crops for cultivation in arid and semiarid regions. The Novaera cultivar is susceptible to water stress and the tumucumaque is drought tolerant!

6. REFERENCES

Anderson, M. D., Prasad, T. K., Stewart, C. R. (1995). Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase, and glutathione reductase during acclimation to chilling in

mesocotyls of maize seedlings. *Plant physiology*, 109, (4), 1247-1257. <https://doi.org/10.1104/pp.109.4.1247>

Ahire, M. L., Mundada, P. S., Nikam, T. D., Bapat, V. A., Penna, S. (2021). Multifaceted roles of silicon in mitigating environmental stresses in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 169, 291-310. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.11.010>

Avila, R. G., Magalhães, P. C., Silva, E. M., Souza, K. R. D., Campos, C. N., Alvarenga, A. A., Souza, T. C. (2021). Application of silicon to irrigated and water deficit sorghum plants increases yield via the regulation of primary, antioxidant, and osmoregulatory metabolism. *Agricultural Water Management*, 255, 107004. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107004>

Bao, A. K., Wang, Y. W., Xi, J. J., Liu, C., Zhang, J. L., Wang, S. M. (2013). Co-expression of xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* ZxNHX and ZxVP1-1 enhances salt and drought tolerance in transgenic *Lotus corniculatus* by increasing cations accumulation. *Functional Plant Biology*, 41(2), 203-214. <https://doi.org/10.1071/FP13106>

Bates, L. S., Waldren, R. P., Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39, (1), 205-207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>

Beyer Júnior, W. F., Fridovich, I. (1987). Assaying for superoxide dismutase activity: some large consequences of minor changes in conditions. *Analytical biochemistry*, 161, (2), 559-566. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(87\)90489-1](https://doi.org/10.1016/0003-2697(87)90489-1)

Bezerra, B. K. L., Lima, G. P. P., Reis, A. R., Silva, M. D. A., Camargo, M. S. (2019). Physiological and biochemical impacts of silicon against water deficit in sugarcane. *Acta physiologiae plantarum*, 41(12), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2980-0>

Bhardwaj, S., Kapoor, D. (2021). Fascinating regulatory mechanism of silicon for alleviating drought stress in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 1044-1053. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.07.005>

Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*, 72, (2), 248-254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)

Cao, B. L., Wang, L., Gao, S., Xia, J., Xu, K. (2017). Silicon-mediated changes in radial hydraulic conductivity and cell wall stability are involved in silicon-induced drought resistance in tomato. *Protoplasma*, 254, (6), 2295-2304. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1115-y>

Chakma, R., Saekong, P., Biswas, A., Ullah, H., Datta, A. (2021). Growth, fruit yield, quality, and water productivity of grape tomato as affected by seed priming and soil application of silicon under drought stress. *Agricultural Water Management*, 256, 107055. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107055>

Dubois M., Gilles K. A., Hamilton J. K., Rebers P. T., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, 28(3), 350–356.

Ferreira, D. F. (2019). SISVAR: A computer analysis system to fixed effects split plot type designs. *Revista Brasileira de Biometria*, [S.l.], 37, 529-535.

Havir, E. A., McHale, N. A. (1987). Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant physiology*, 84(2), 450-455. <https://doi.org/10.1104/pp.84.2.450>

Heath, R. L., Packer, L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of biochemistry and biophysics*, 125(1), 189-198.

Jales Filho, R. C., Melo, Y. L., Viégas, P. R., Oliveira, A. P. D. S., Almeida Neto, V. E. D., Ferraz, R. L. D. S., ... Melo, A. S. D. (2023). Salicylic acid and proline modulate water stress tolerance in a traditional variety of cowpeas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 27, 18-25. <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v27n1p18-25>

Jayawardhane, J., Goyal, J. C., Zafari, S., Igamberdiev, A. U. (2022). The Response of Cowpea (*Vigna unguiculata*) Plants to Three Abiotic Stresses Applied with Increasing Intensity: Hypoxia, Salinity, and Water Deficit. *Metabolites*, 12(1), 2-16. <https://doi.org/10.3390/metabo12010038>

Korndörfer, G. H., Pereira, H. S., Nolla, A. (2004). *Análise de silício no solo, planta e fertilizantes* (2nd ed.). UFU.

Liang X., Zhang L., Natarajan S. K., Becker D. F. (2013). Proline mechanisms of stress survival. *Antioxidants & Redox Signaling*, 19, 998–1011. <https://doi.org/10.1089/ars.2012.5074>

Ma, J. F., Yamaji, N. (2006). Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in plant science*, 11(8), 392-397.

Malik, M. A., Wani, A. H., Mir, S. H., Rehman, I. U., Tahir, I., Ahmad, P. Rashid, I. (2021). Elucidating the role of silicon in drought stress tolerance in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 165, 187-195.

Mantovani, A. (1999). A method to improve leaf succulence quantification. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 42(1): 9-14.

Melo, A. S., Melo, Y. L., Lacerda, C. F. D., Viégas, P. R., Ferraz, R. L. D. S., Gheyj, H. R. (2022). Water restriction in cowpea plants [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]: Metabolic changes and tolerance induction. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 26, 190-197. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v26n3p190-197>

Melo F. B., Cardoso M.J., Salviano A. A. C. (2005) Soil fertility and fertilization [Portuguese]. In: Freire-Filho FR, Lima JAA, Ribeiro VQ (eds) Cowpea: technological advances, 1st edn. pp 229–242

Merwad, A. R. M., Desoky, E. S. M., Rady, M. M. (2018). Response of water deficit-stressed *Vigna unguiculata* performances to silicon, proline or methionine foliar application. *Scientia Horticulturae*, 228, 132-144. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.008>

Miranda, R. S., Souza, F. I. L., Alves, A. F., de Souza, R. R., Mesquita, R. O., Ribeiro, M. I. D., Gomes-Filho, E. (2021). Salt-Acclimation Physiological Mechanisms at the Vegetative Stage of Cowpea Genotypes in Soils from a Semiarid Region. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 21(4), 3530-3543. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00625-7>

Nakano Y, Asada K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol* 22, 867–880.

Pei, Z. F., Ming, D. F., Liu, D., Wan, G. L., Geng, X. X., Gong, H. J., Zhou, W. J. (2010). Silicon improves the tolerance to water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*, 29(1), 106-115. <https://doi.org/10.1007/s00344-009-9120-9>

Santos, A. R., Melo, Y. L., Oliveira, L. F., Cavalcante, I. E., Souza Ferraz, R. L., Silva Sá, F. V., ... Melo, A. S. (2022). Exogenous Silicon and Proline Modulate Osmoprotection and Antioxidant Activity in Cowpea Under Drought Stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2:1692-1699. <https://doi.org/10.1007/s42729-022-00764-5>

Silva, D. C. D., Melo, A. S., Melo, Y. L., Andrade, W. L. D., Lima, L. M. D. Santos, A. R. (2019). Aplicação foliar de silício atenua os efeitos da supressão hídrica em cultivares de feijão-caupi. *Ciência e Agrotecnologia*, 43, 023019 <https://doi.org/10.1590/1413-7054201943023019>

SYSTAT SOFTWARE. SigmaPlot for Windows Version 10.0. San Jose: Systat Software Inc., 2006.

Teixeira, G. C. M., Prado, R. M., Rocha, A. M. S., Oliveira Filho, A. S. B., da Sousa Junior, G. S., Gratão, P. L. (2022). Action of silicon on the activity of antioxidant enzymes and on physiological mechanisms mitigates water deficit in sugarcane and energy cane plants. *Scientific reports*, 12(1), 1-18. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21680-9>

Verma, K. K., Song, X. P., Zeng, Y., Guo, D. J., Singh, M., Rajput, V. D., ... Li, Y. R. (2021). Foliar application of silicon boosts growth, photosynthetic leaf gas exchange, antioxidative response and resistance to limited water irrigation in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 582-592. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.032>

Wang, Y., Zhang, B., Jiang, D., Chen, G. (2019). Silicon improves photosynthetic performance by optimizing thylakoid membrane protein components in rice under drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 117-124. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.022>

Wellburn, A. R. (1994). 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*, 144(3), 307-313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)

Xu, J., Guo, L., Liu, L. (2022). Exogenous silicon alleviates drought stress in maize by improving growth, photosynthetic and antioxidant metabolism. *Environmental and Experimental Botany*, 201, 104974. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104974>

Yemm, E. W., Coking, E. (1955). The determination of amino acid with ninhydrin. *Analyst*, 80, 209-213.

Zuffo, A. M., Ratke, R. F., Steiner, F., Oliveira, A. M., Aguilera, J. G., Lima, R. E. (2022). Silicon mitigates the effects of moderate drought stress in cover crops. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 208(6), 887-897. <https://doi.org/10.1111/jac.12548>

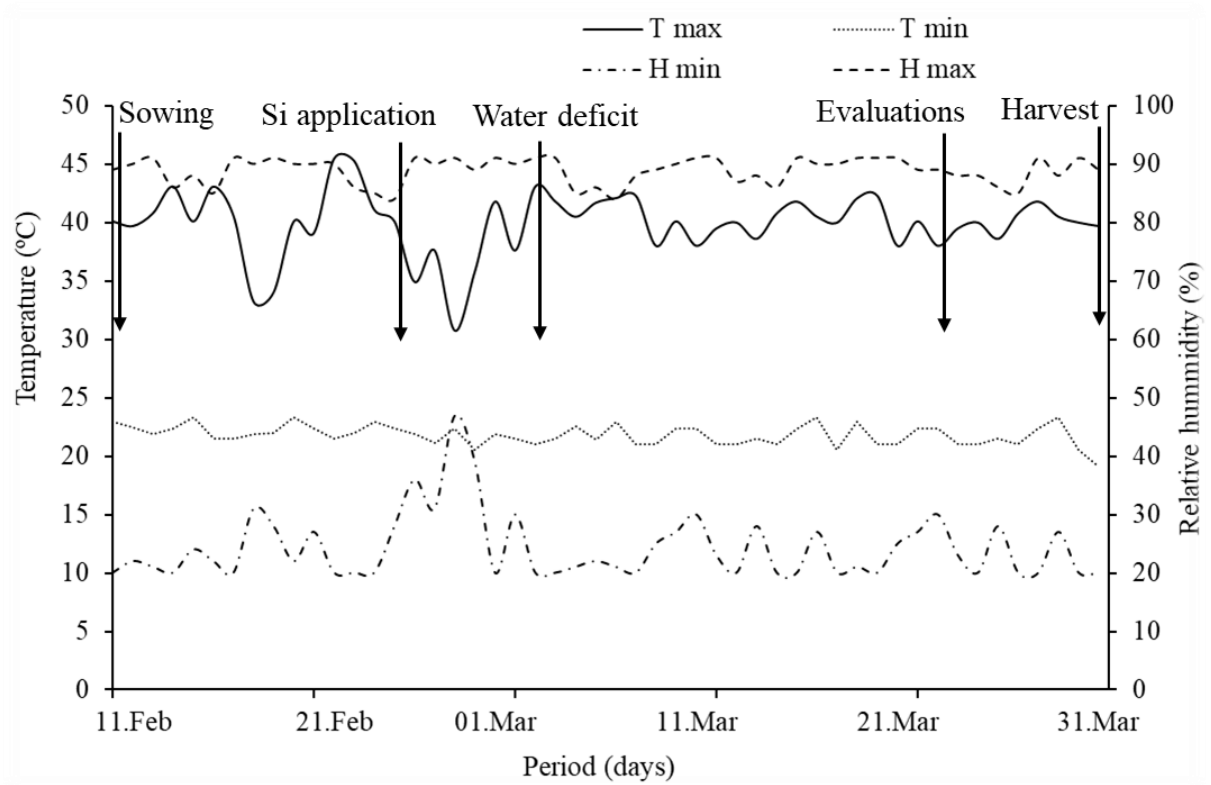


Figure 1. Maximum and minimum air temperature (T) and humidity (H) in greenhouse during the experimental period in 2021. Arrows indicate the times of planting, starting silicon (Si) application, imposition of drought, evaluations and harvest of plants.

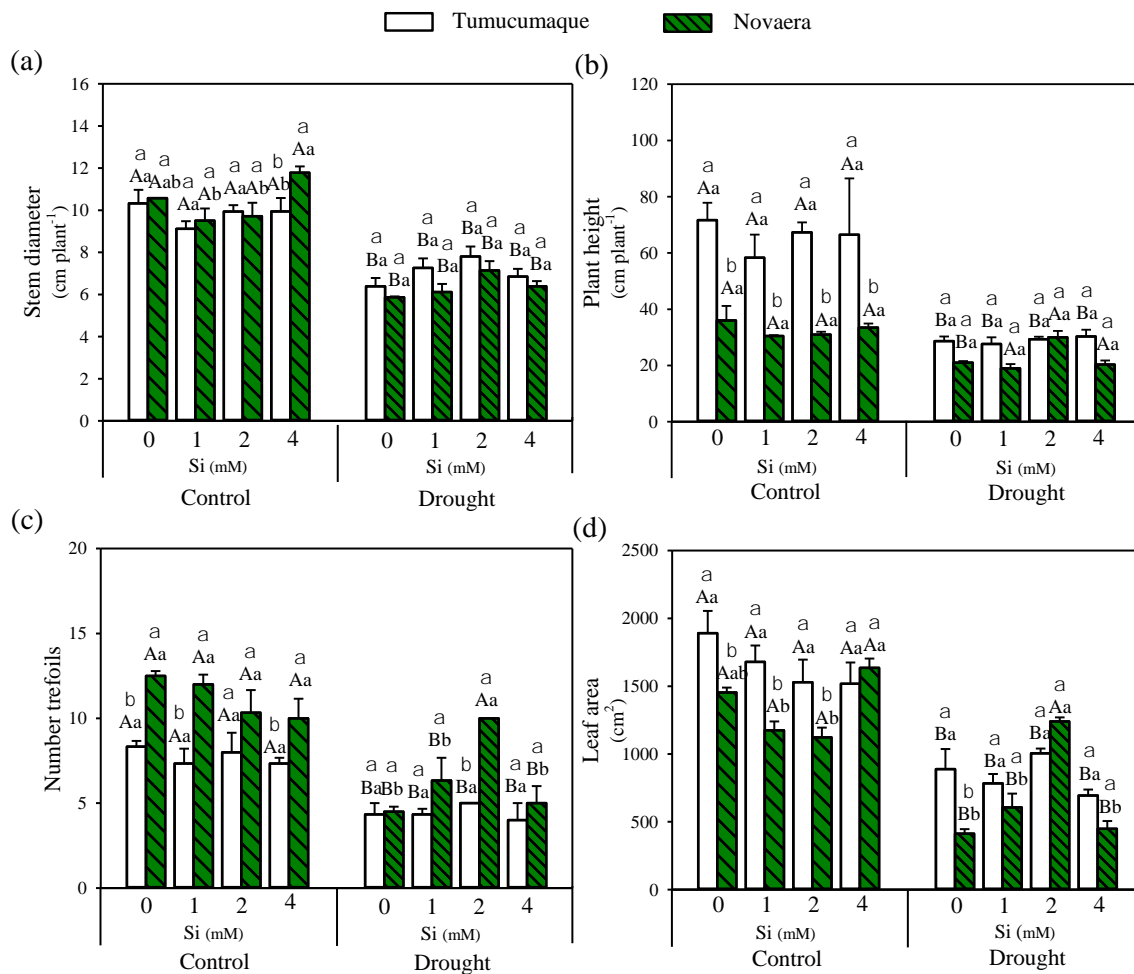


Figure 2. Stem diameter (a), plant height (b), number of trefoils (c) and leaf area (d) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Uppercase letters show differences between water regimes within the same Si concentration and cultivar; lowercase letters show differences between Si concentrations within the same water regime and cultivar; Greek letters show differences between cultivars within the same water regime and Si concentration, by Tukey's test ($p < 0.05$). Bars represent the mean and standard error of the mean ($n = 3$).

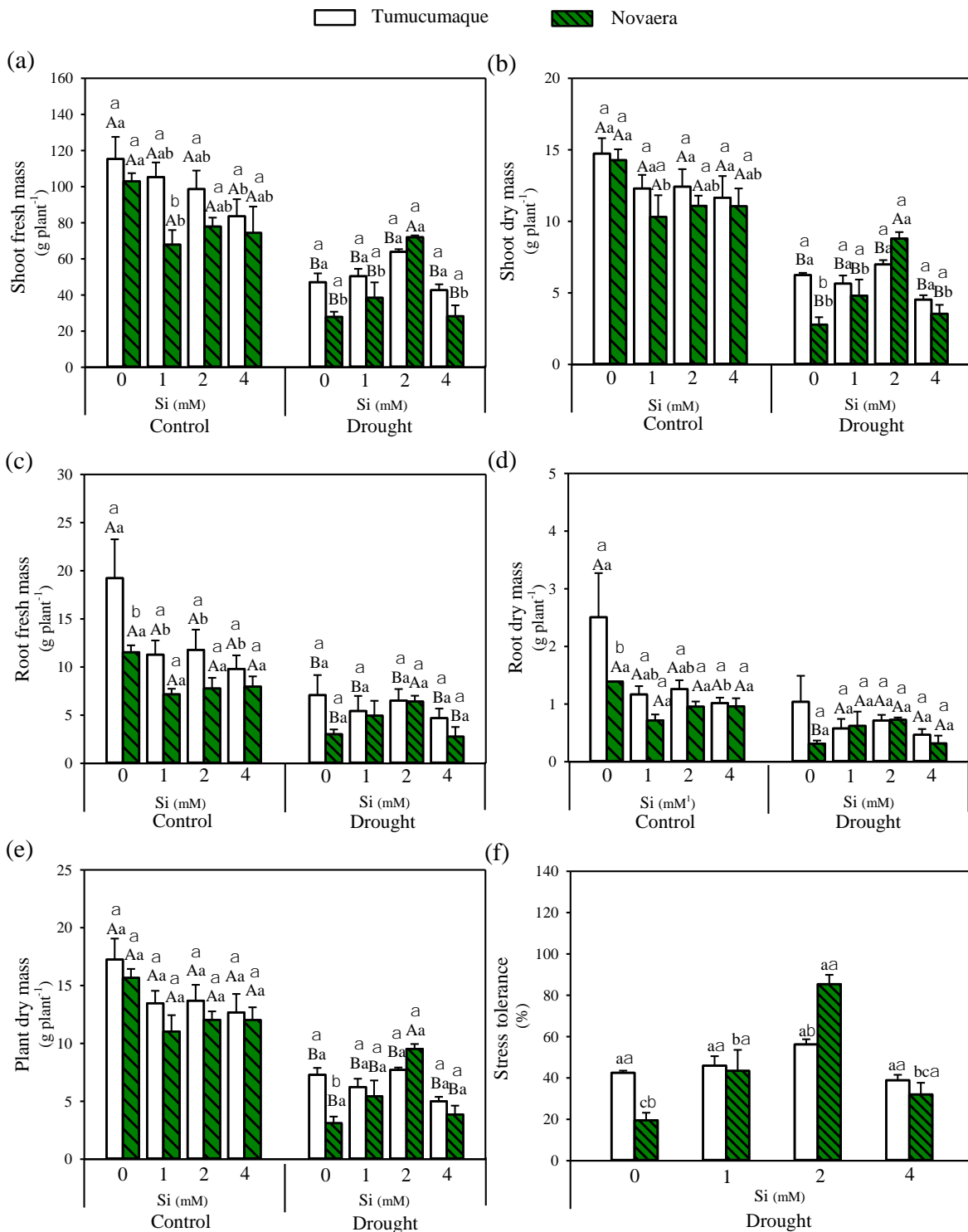


Figure 3. Shoot fresh mass (a), shoot dry mass (b), root fresh mass (c), root dry mass (d), plant dry mass (e) and stress tolerance (f) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Stress tolerance indexes were calculated as described in item 2.3 and represent the data of drought-stressed plants. Statistical details same as Figure 2.

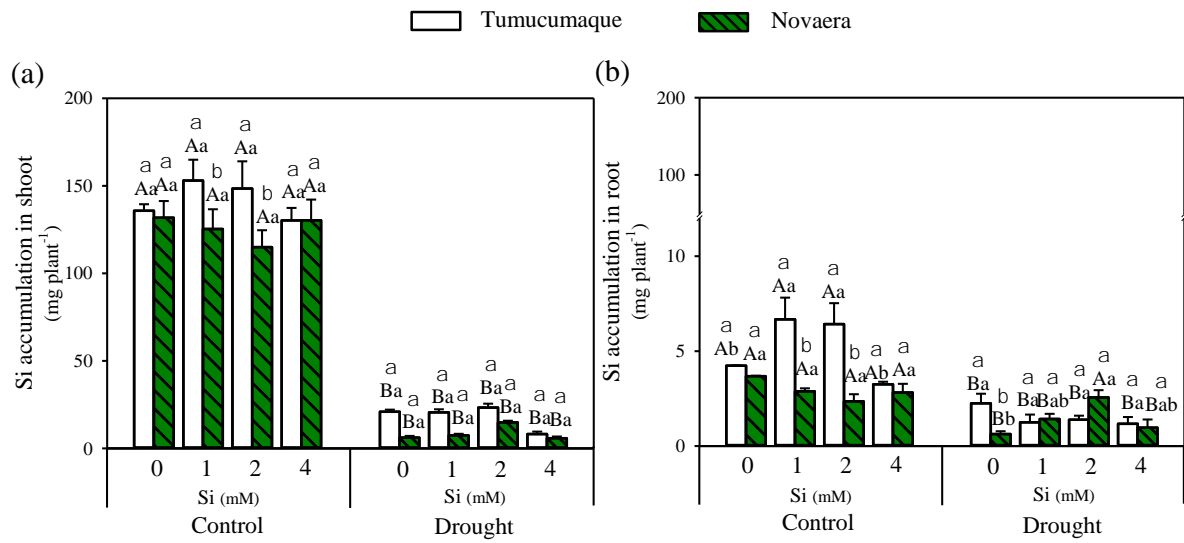


Figure 4. Si accumulation in shoot (a) and Si accumulation in root (b) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Statistical details as described in Figure 2.

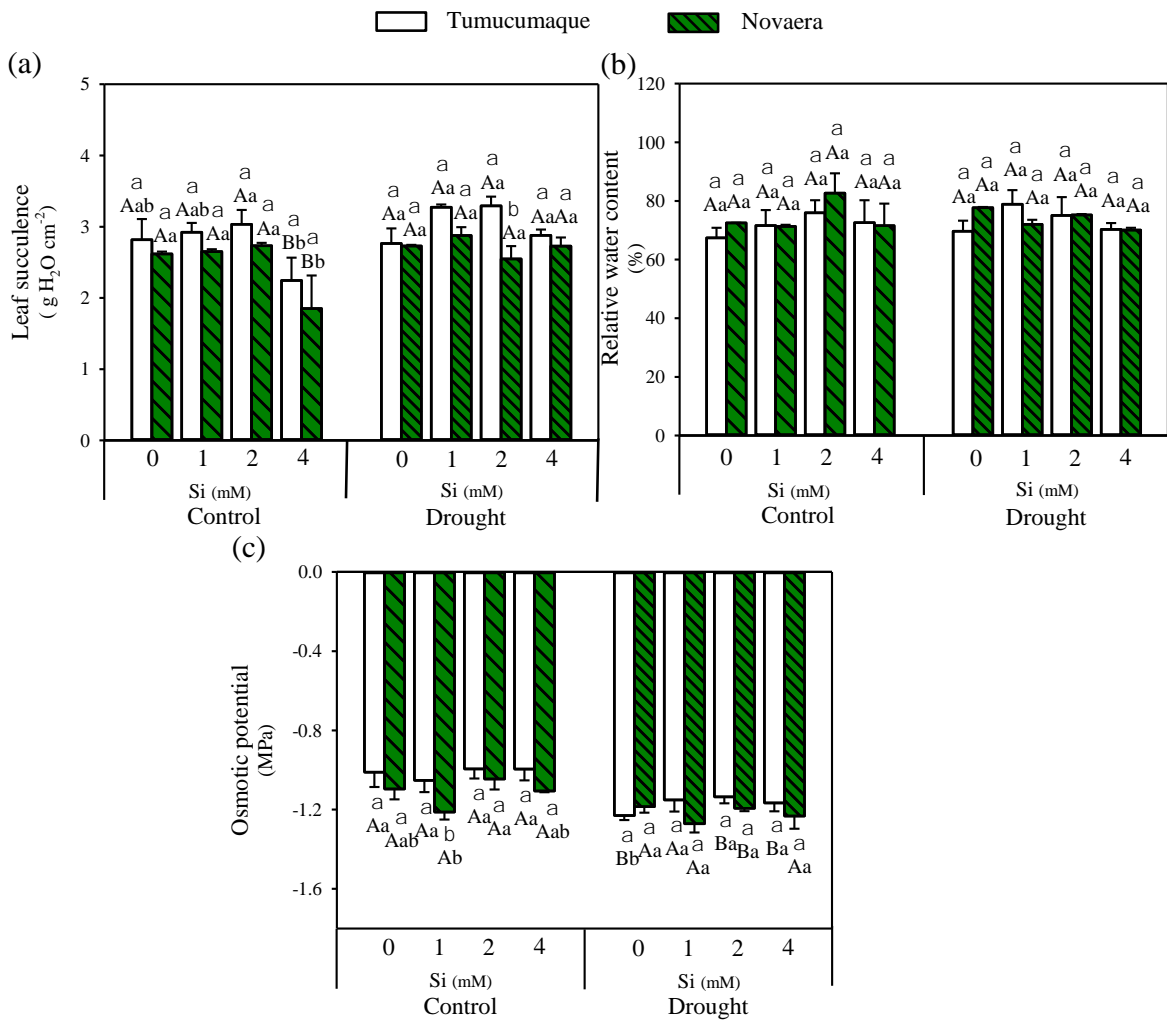


Figure 5. Leaf succulence (a), relative water content (b) and osmotic potential (c) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Statistical details same as Figure 2.

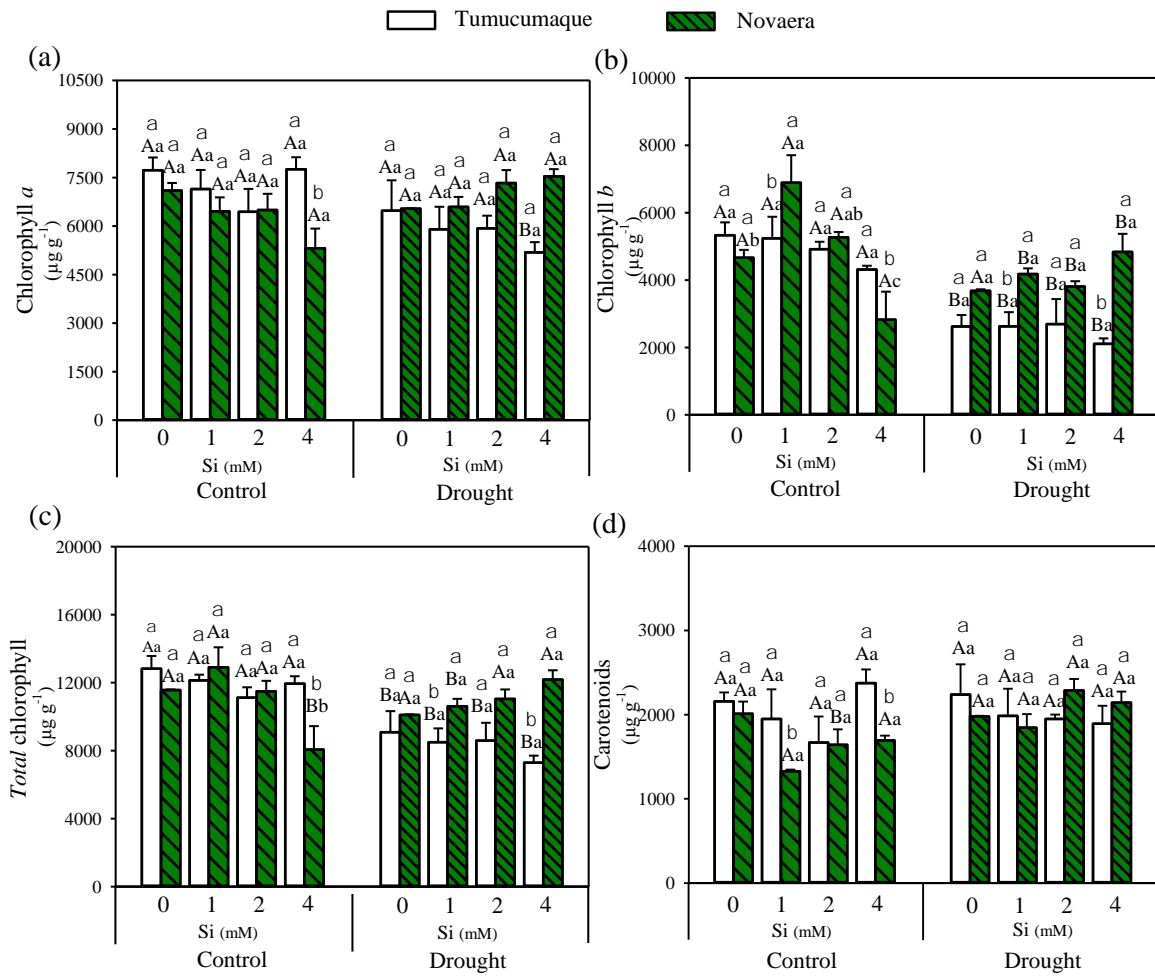


Figure 6. Chlorophyll a (a), chlorophyll b (b), total chlorophyll (c) and carotenoids (d) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Statistical details as in Figure 2.

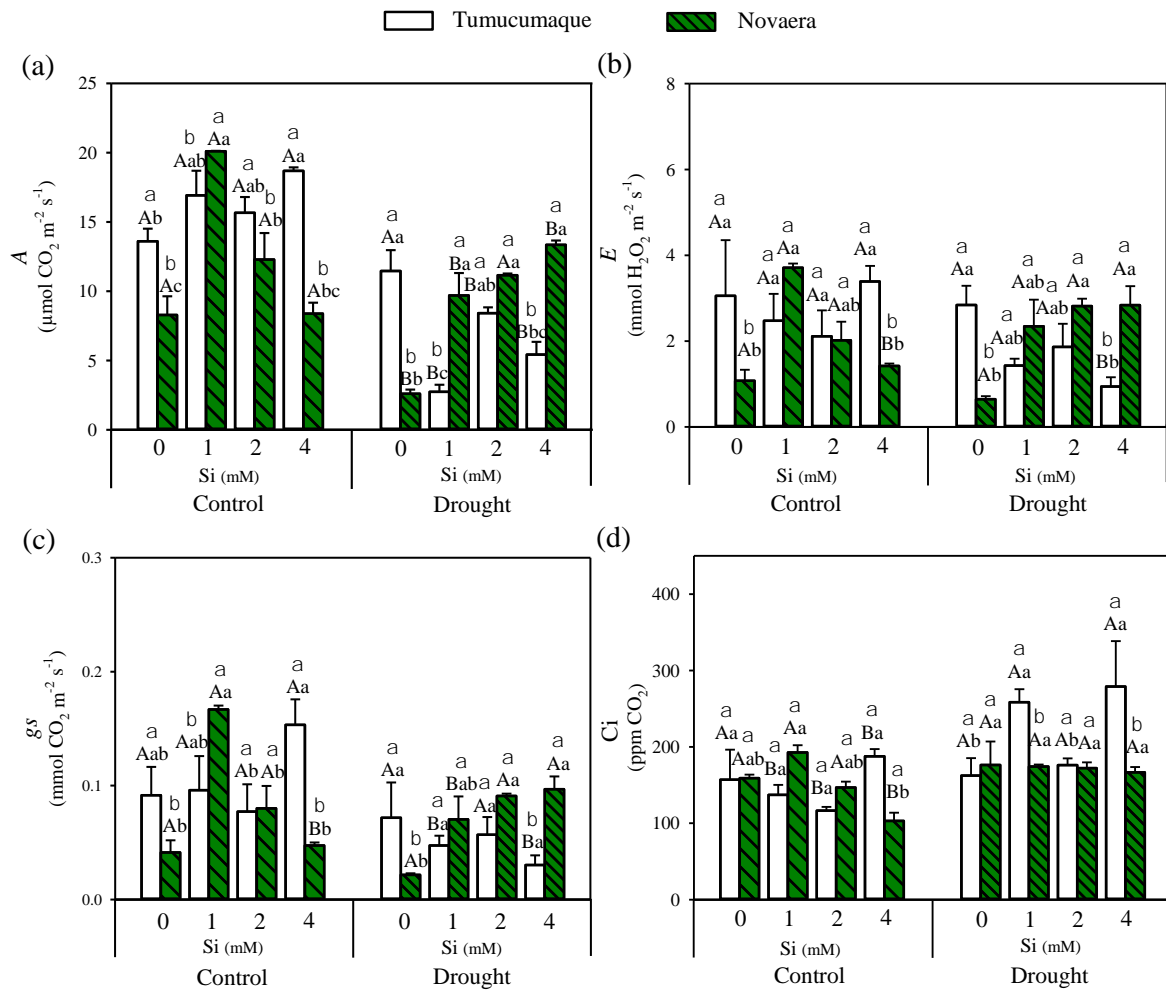


Figure 7. Net photosynthesis (A , a), transpiration rate (E , b), stomatal conductance (g_s , c) and internal concentration of CO_2 (C_i , d) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Statistical details same as Figure 2.

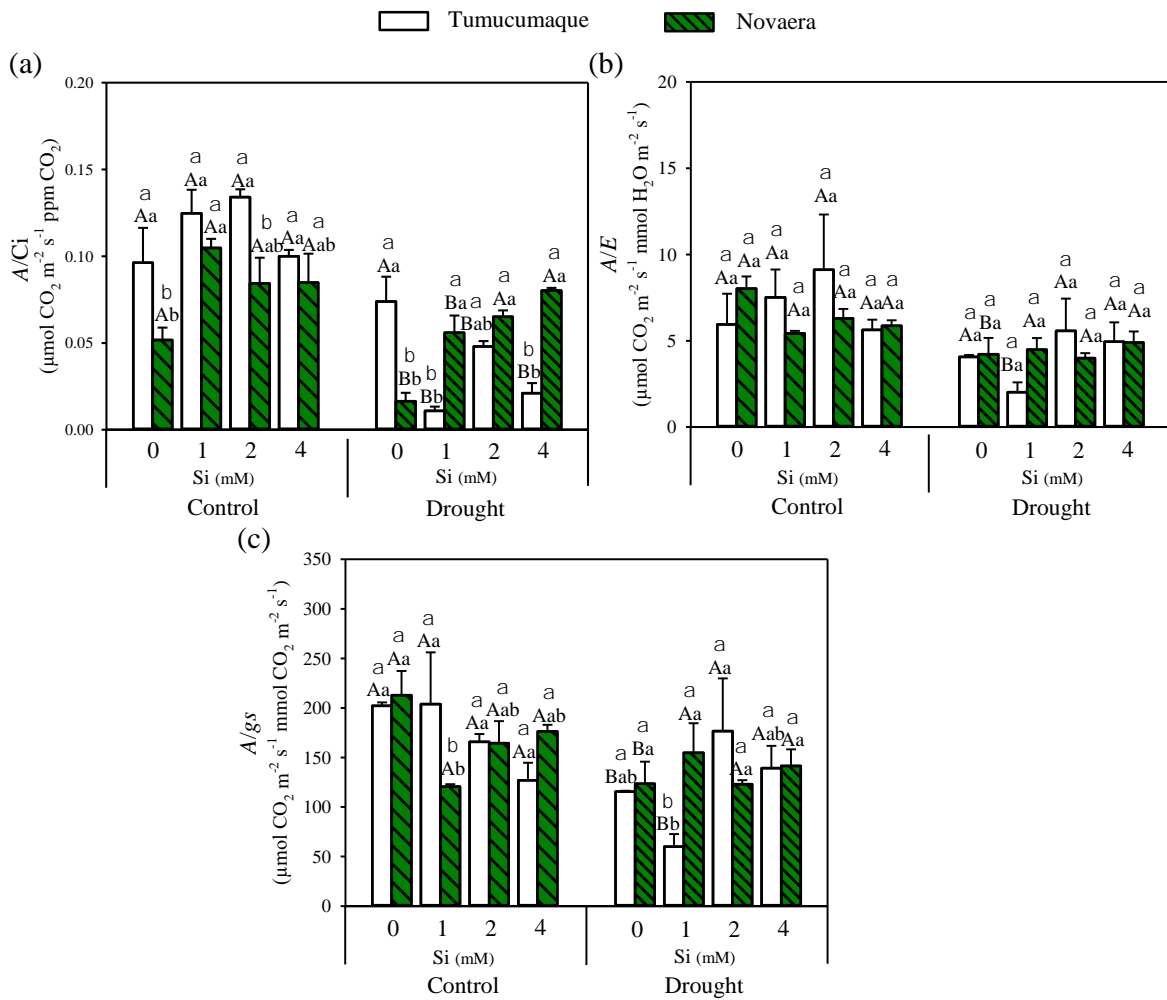


Figure 8. Instantaneous carboxylation efficiency (A/C_i) (a), instantaneous water use efficiency (A/E) (b) and intrinsic water use efficiency (A/g_s) (c) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Statistical details same as Figure 2.

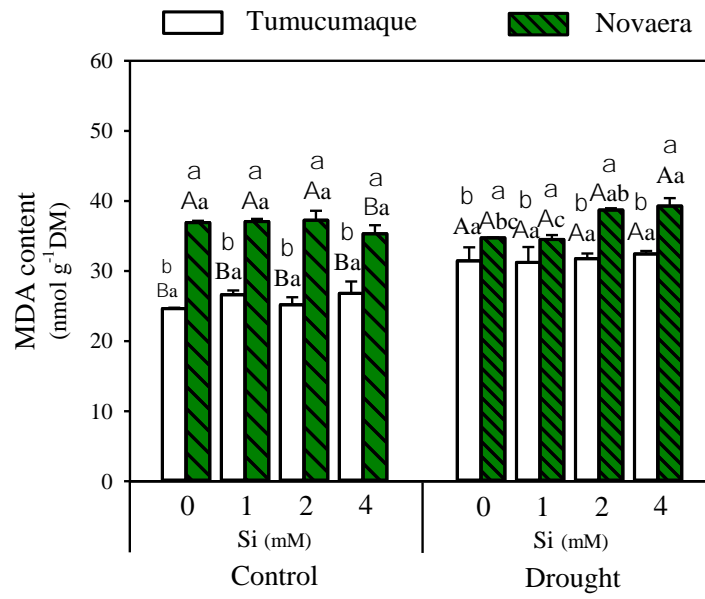


Figure 9. Malondialdehyde content (MDA) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Statistical details same as Figure 2.

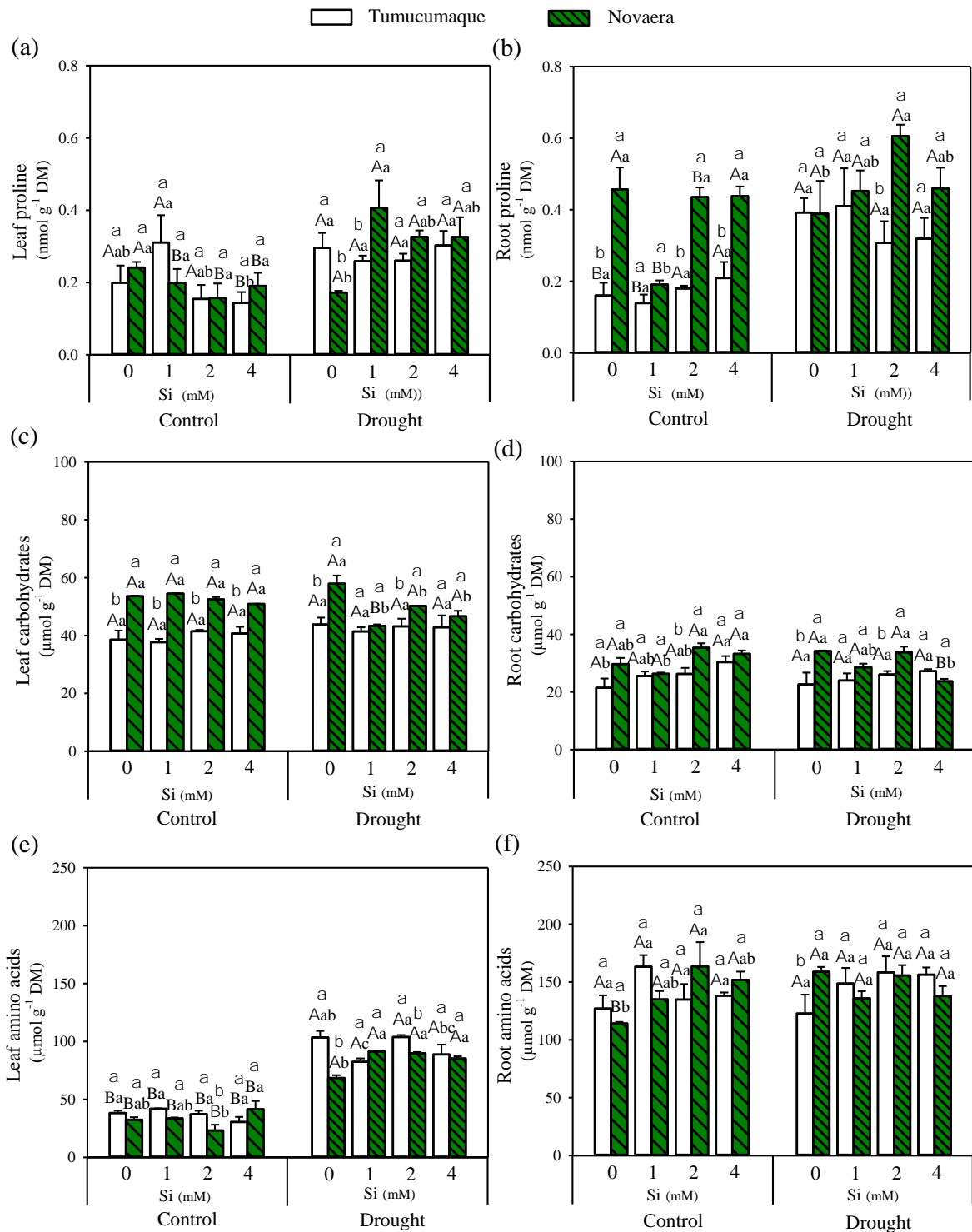


Figure 10. Leaf proline (a), root proline (b), leaf carbohydrates (c), root carbohydrates (d), leaf amino acids (e) and root amino acids (f) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Statistical details same as Figure 2.

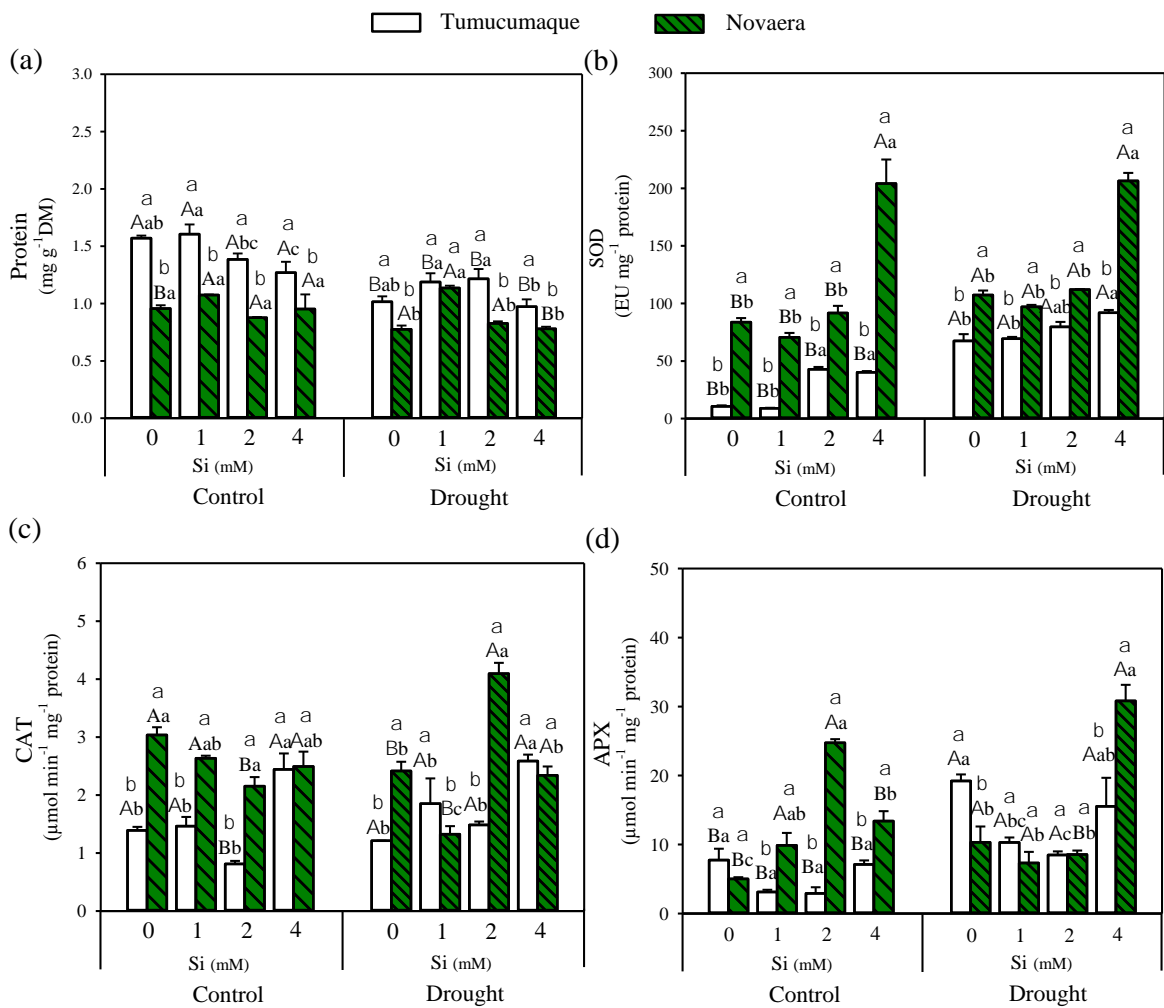


Figure 11. Protein content (a), superoxide dismutase (SOD) (b), catalase (CAT) (c) and ascorbate peroxidase (APX) (d) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels. Statistical details same as Figure 2.

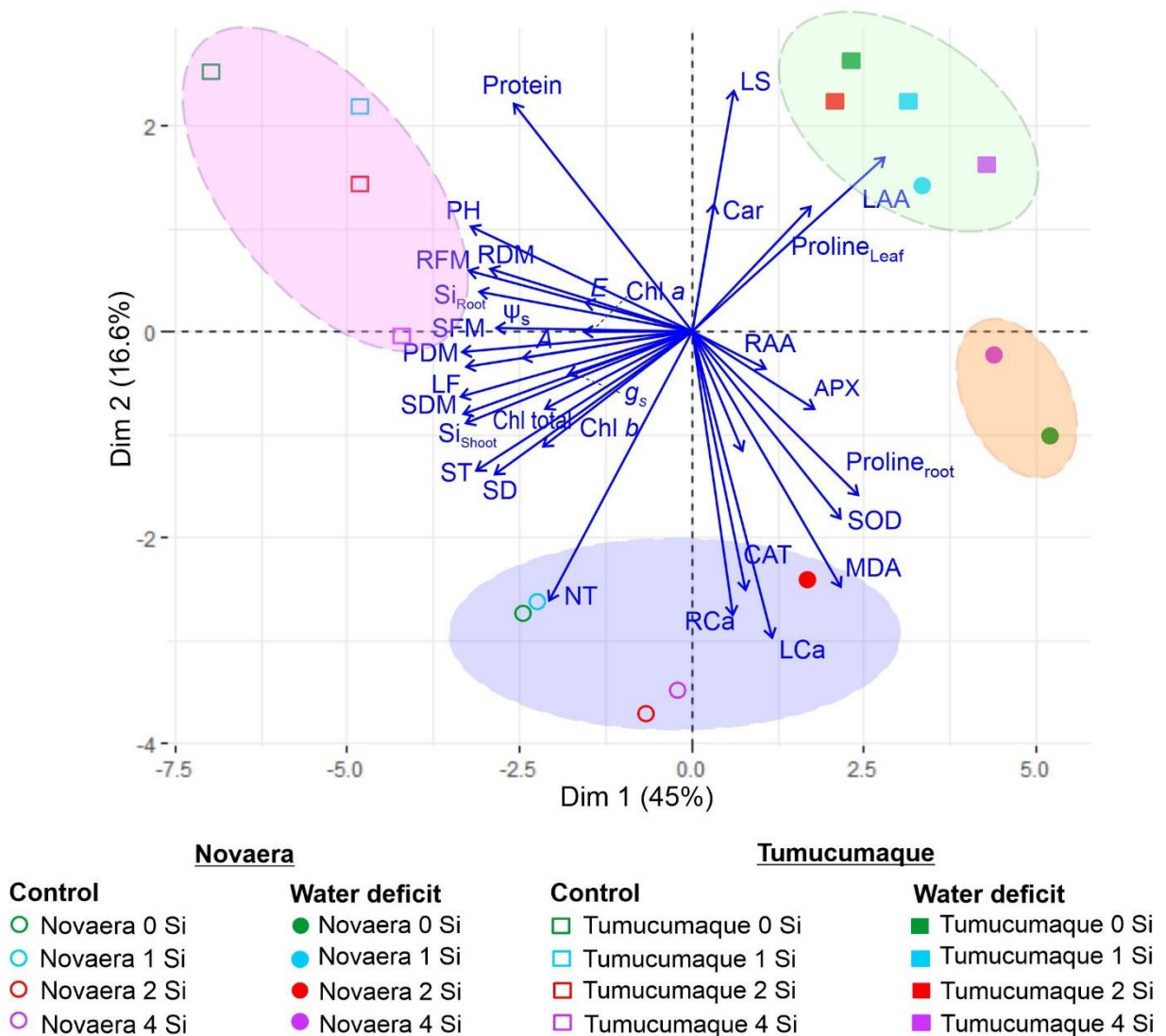


Figure 12. Biplot graph of Principal Component Analysis (PCA) for cowpea cultivars, Tumucumaque and Novaera, subjected to different water and Si treatments. The percentage variance for each principal component is specified on the X and Y axes. Variables studied: Stem diameter (SD), plant height (PH), number of trefoils (NT), leaf area (LA), shoot fresh mass (SFM), shoot dry mass (SDM), root fresh mass (RFM), root dry mass (RDM), plant dry mass (PDM), stress tolerance (ST), Si accumulation in shoot (Si shoot), Si accumulation in root (Si root), leaf succulence (LS), relative water content (RWC%), osmotic potential (Ψ_s), chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b), total chlorophyll (Chl total), carotenoids (Car), net photosynthesis (A), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), Malondialdehyde (MDA), leaf proline, root proline, leaf carbohydrates (LCA), root carbohydrates (RCA), leaf amino acids (LAA), root amino acids (RAA), protein, superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and ascorbate peroxides (APX).

Supplementary Table S1 - Physical and chemical characteristics of soil used in pots.

| depth | pH | O.M | P | K | Ca | Mg | Al | H+Al | T | BS |
|--------------|--------------------------------|--------------------|---------------------|---|-------------|-----------|-------------------------------|-------------|-------------|-----------|
| Cm | H ₂ O | g kg ⁻¹ | mg dm ⁻³ | -----cmol _c dm ⁻³ ----- | | | | | | |
| 0-20 | 5.8 | 8.1 | 24.0 | 0.09 | 1.73 | 0.58 | 0.25 | 1.81 | 4.22 | 2.40 |
| | Cu | Fe | Mn | Zn | V | m | Sand | Silt | Clay | |
| | -----mg dm ⁻³ ----- | | | | -----%----- | | -----g kg ⁻¹ ----- | | | |
| 0-20 | 0.33 | 161 | 25 | 2.25 | 57.0 | 9.4 | 814 | 15 | 171 | |

OM: organic matter. BS: base sum

Supplementary Table S2. Summary of the variance analysis of the studied Variables: stem diameter (SD), plant height (PH), number of trefoils (NT), leaf area (LF), shoot fresh mass (SFM), shoot dry mass (SDM), root fresh mass (RFM), root dry mass (RDM), plant dry mass (PDM), stress tolerance (ST), leaf succulence (LS), relative water content (RWC%), osmotic potential (Ψ_s), Si accumulation in shoot (Si shoot), Si accumulation in root (Si root), chlorophyll *a* (Chl *a*), chlorophyll *b* (Chl *b*), total chlorophyll (Chl *total*), carotenoids (Car), net photosynthesis (A), transpiration rate (E), stomatal conductance (gs), internal concentration of CO₂ (Ci), instantaneous carboxylation efficiency (A/Ci), instantaneous water use efficiency (A/E) (b) and intrinsic water use efficiency (A/g) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels.

| Valor F | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|
| Fonte de variação | SD | PH | NT | LF | SFM | RFM | SDM | RDM | PDM | ST | LS | RWC% | Ψ_s |
| Water regimes (WR) | 228,77** | 88,01** | 99,75** | 220,51** | 133,28** | 48,21** | 215,99** | 25,66** | 198,87** | 904,24** | 7,85** | 0,033 ^{ns} | 36,19** |
| Cultivar (C) | 0,08 ^{ns} | 61,35** | 46,02** | 22,49** | 14,50** | 13,59** | 4,52* | 7,14* | 6,28* | 0,04 ^{ns} | 9,96** | 0,42 ^{ns} | 12,15** |
| Silicon (Si) | 2,31 ^{ns} | 1,25 ^{ns} | 3,11* | 2,39 ^{ns} | 5,66** | 4,15* | 4,73** | 4,63** | 5,35** | 24,14** | 5,55** | 1,48 ^{ns} | 2,34 ^{ns} |
| WR x C | 7,92** | 26,84** | 3,05 ^{ns} | 2,02 ^{ns} | 1,88 ^{ns} | 2,85 ^{ns} | 0,06 ^{ns} | 1,17 ^{ns} | 0,22 ^{ns} | 0,04 ^{ns} | 0,03 ^{ns} | 0,27 ^{ns} | 1,50 ^{ns} |
| WR x Si | 5,41** | 0,77 ^{ns} | 4,85** | 14,69** | 7,47** | 3,73* | 7,60** | 2,81 ^{ns} | 7,74** | 24,14** | 2,97* | 0,83 ^{ns} | 0,61 ^{ns} |
| C x Si | 1,34 ^{ns} | 0,14 ^{ns} | 1,19 ^{ns} | 3,74* | 1,00 ^{ns} | 1,34 ^{ns} | 1,02 ^{ns} | 2,29 ^{ns} | 1,38 ^{ns} | 9,07** | 0,71 ^{ns} | 0,99 ^{ns} | 1,38 ^{ns} |
| WR x C x Si | 0,86* | 0,94* | 3,16* | 4,77** | 1,56* | 0,33* | 1,95* | 0,25* | 1,53* | 9,07** | 0,62* | 0,30 ^{ns} | 0,49* |
| CV (%) | 9,21 | 22,57 | 18,83 | 15,29 | 19,42 | 35,77 | 18,19 | 48,33 | 18,80 | 8,63 | 12,42 | 10,54 | 6,67 |
| Fonte de variação | Si shoot | Si root | Chl <i>a</i> | Chl <i>b</i> | Chl <i>total</i> | Car | A | E | gs | Ci | A/Ci | A/E | A/g |
| Water regime (WR) | 978,52** | 112,28** | 2,09 ^{ns} | 53,50** | 23,11** | 3,19 ^{ns} | 142,61** | 3,46 ^{ns} | 16,02** | 21,09** | 11,38** | 15,71** | 14,00** |
| Cultivar (C) | 11,42** | 22,83** | 0,15 ^{ns} | 12,76** | 4,54* | 2,39 ^{ns} | 2,96 ^{ns} | 0,42 ^{ns} | 0,04 ^{ns} | 5,32* | 3,04 ^{ns} | 0,10 ^{ns} | 0,08 ^{ns} |
| Silicon (Si) | 0,82 ^{ns} | 4,31* | 0,81 ^{ns} | 5,08** | 1,87 ^{ns} | 1,87 ^{ns} | 8,55** | 1,02 ^{ns} | 3,69* | 3,13* | 3,67* | 0,86 ^{ns} | 1,26 ^{ns} |
| WR x C | 0,72 ^{ns} | 18,37** | 16,21** | 14,02** | 22,58** | 3,97 ^{ns} | 35,71** | 5,33* | 5,76* | 5,72* | 25,69** | 0,52 ^{ns} | 0,70 ^{ns} |
| WR x Si | 0,51 ^{ns} | 1,62 ^{ns} | 0,82 ^{ns} | 6,01** | 2,55 ^{ns} | 1,16 ^{ns} | 15,98** | 1,65 ^{ns} | 3,10* | 1,88 ^{ns} | 4,83** | 0,78 ^{ns} | 2,57 ^{ns} |
| C x Si | 1,52 ^{ns} | 1,70 ^{ns} | 0,72 ^{ns} | 1,79 ^{ns} | 0,98 ^{ns} | 1,17 ^{ns} | 23,48** | 8,33** | 6,83** | 6,78** | 11,59** | 1,29 ^{ns} | 0,97 ^{ns} |
| WR x C x Si | 1,10* | 9,40** | 3,30* | 4,49* | 5,16** | 1,05* | 19,33** | 4,23* | 8,37** | 2,66* | 3,67* | 1,24* | 5,73** |
| CV (%) | 18,10 | 30,71 | 13,34 | 18,51 | 12,45 | 18,57 | 15,92 | 37,49 | 37,22 | 19,92 | 21,03 | 38,94 | 26,05 |

** = Significant at 0.01 significance level. * = Significant at 0.05 significance level. ns = non-significant by the F-test ($p > 0.05$). CV = coefficient of variation.

Supplementary Table S3. Summary of the variance analysis of the studied Variables: leaf amino acids (LAA), root amino acids (RAA), leaf carbohydrates (LCA), root carbohydrates (RCA), leaf proline, root proline, protein, superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbate peroxides (APX) and Malondialdehyde (MDA) in cowpea plants of Tumucumaque and Novaera cultivars under adequate water regime (control) and water deficit (drought), and subjected to different Si levels.

| Fonte de variação | Valor F | | | | | | | | | | |
|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|----------|--------------------|--------------------|---------|--------------------|
| | LAA | RAA | LCA | RCA | Leaf proline | Root proline | Protein | SOD | CAT | APX | MDA |
| Water regime (WR) | 808,53** | 1,21 ^{ns} | 0,01 ^{ns} | 1,29 ^{ns} | 19,80** | 28,81** | 66,21** | 120,90** | 1,50 ^{ns} | 35,77** | 34,00** |
| Cultivar (C) | 15,67** | 0,01 ^{ns} | 111,71** | 33,85** | 0,26 ^{ns} | 39,15** | 170,62** | 493,00** | 99,69** | 33,95** | 232,48** |
| Silicon (Si) | 0,41 ^{ns} | 3,21* | 3,83* | 4,50* | 2,45 ^{ns} | 1,83 ^{ns} | 15,96** | 114,52** | 8,97** | 24,48** | 1,90 ^{ns} |
| WR x C | 2,95 ^{ns} | 0,00 ^{ns} | 12,05** | 0,01 ^{ns} | 0,68 ^{ns} | 2,83 ^{ns} | 25,47** | 27,66** | 2,53 ^{ns} | 21,96** | 30,18** |
| WR x Si | 4,60** | 1,15 ^{ns} | 3,58* | 4,78** | 2,13 ^{ns} | 2,93* | 3,95* | 1,69 ^{ns} | 20,65** | 26,67** | 2,65 ^{ns} |
| C x Si | 9,06** | 2,19 ^{ns} | 2,91 ^{ns} | 7,32** | 0,76 ^{ns} | 3,39* | 3,09* | 53,93** | 27,92** | 27,68** | 1,12 ^{ns} |
| WR x C x Si | 6,75** | 3,50* | 2,55* | 1,81* | 4,55** | 2,06* | 2,79* | 1,13* | 11,25** | 17,17** | 2,24* |
| CV (%) | 10,67 | 12,67 | 7,09 | 10,96 | 29,66 | 26,25 | 8,58 | 12,67 | 14,92 | 22,98 | 5,52 |

** = Significant at 0.01 significance level. * = Significant at 0.05 significance level. ns = non-significant by the F-test ($p > 0.05$). CV = coefficient of variation..

CAPÍTULO II

Efeito do silício no crescimento e rendimento de feijão-caupi sob deficiência hídrica em campo fertirrigado

Effect of silicon on growth and yield of cowpea under water deficiency in fertirrigated field

Capítulo formatado para submissão no periódico

Journal of Agronomy and Crop Science (Citescore 6.1; Highest percentile 88%)

Resumo

O fornecimento de silício (Si) pode melhorar os diferentes mecanismos de tolerância à seca das plantas. Assim, objetivou-se com o estudo investigar a ação do Si no metabolismo antioxidante, na osmorregulação e na atividade fotossintética, com consequente impacto no crescimento de plantas e no rendimento de grãos do feijão-caupi sob déficit hídrico. O experimento foi conduzido em campo fertirrigado, em delineamento experimental de blocos ao acaso com quatro repetições em esquema de parcelas subdivididas ($2 \times 2 \times 2$), nas quais se consistiram por parcelas os regimes hídricos (controle, sem restrição hídrica: 75% da evapotranspiração da cultura (ETc); déficit hídrico, com restrição hídrica: 60% da ETc;), por subparcelas os níveis de Si (0 e 2,0 mM) e por subsubparcelas às cultivares de feijão-caupi (BRS Novaera e BRS Tumucumaque). O déficit hídrico reduziu significativamente o potencial hídrico das plantas Novaera. Em paralelo, plantas Novaera sob estresse mostraram estresse oxidativo, que foi associado com a diminuição da atividade fotossintética e síntese de carboidratos solúveis na folha. Todos esses fatores ocasionaram redução no crescimento, rendimento de grãos e seus componentes na cultivar Novaera. Contudo, o fornecimento de Si a 2,0 mM aumentou o acúmulo de Si em 184% nas plantas Novaera sob déficit hídrico, o que foi associado com maior produção de biomassa aérea e o rendimento de grãos em cerca de 81% e 165%, respectivamente, em comparação a plantas crescendo sem Si. Assim, a ação benéfica do Si em feijão-caupi mitigou os danos severos do déficit hídrico ao fortalecer mecanismos de defesa antioxidante, melhorando o potencial hídrico foliar e promovendo aumento na taxa de fotossíntese líquida em plantas Novaera estressadas pela seca. Conclui-se que, a nutrição com Si foi eficiente no aumento da tolerância à seca das plantas modulando as variáveis relacionadas ao potencial hídrico foliar, atividade fotossintética e metabolismo antioxidante. Portanto, infere-se o Si apresenta efeito benéfico e mitigador sobre os danos do déficit hídrico no acúmulo de biomassa e rendimento de grãos de feijão-caupi em função das melhorias induzidas nos diversos mecanismos de defesa.

Palavras-chave: acúmulo de Si, fotossíntese líquida, potencial osmótico, tolerância à seca, *Vigna unguiculata* (L.) Walp

1 INTRODUÇÃO

O feijão-caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) é uma cultura importante e chave no contexto da mudança climática global e segurança alimentar. Esta espécie tornou-se uma das leguminosas crucial para a produção de grãos e melhoria agronômica (SALINAS-GAMBOA et al., 2016), por ser uma fonte de proteína econômica em muitos países em desenvolvimento.

O estresse por déficit hídrico prejudica severamente o crescimento e a produtividade do feijão-caupi em todo o mundo (ANDRADE et al., 2021; MELO et al., 2022). Isso ocorre porque a seca promove uma série de mudanças morfológicas, fisiológicas e bioquímicas nas plantas (SILVA et al., 2019; JALES FILHO et al., 2022). Como consequência, o estresse induz o fechamento estomático, inibe a fotossíntese, estimula a síntese de osmólitos e induz a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) em excesso, que causam danos oxidativos nas membranas celulares como resultado da peroxidação lipídica (MERWAD et al., 2018; JAYAWARDHANE et al., 2022; MELO et al., 2022).

Quando o aparato fotossintético das plantas é afetado pela limitação hídrica, a taxa de fotossíntese líquida é diminuída, em função das consequências negativas na biossíntese da clorofila e no desempenho dos fotossistemas (SHARMA et al., 2019), além de maior resistência às trocas gasosas ocasionado pelo fechamento dos estômatos (FAROOQ et al., 2017). Assim, a fotossíntese das plantas é seriamente afetada, devido ao estresse osmótico causado pela seca induzir o aumento da síntese de ácido abscísico nas plantas (GAO et al., 2022). Portanto, em resposta ao estresse hídrico, as plantas induzem as células guardas a fecharem os estômatos, interrompendo a continuidade da atividade fotossintética, o que afeta o crescimento, rendimento e os componentes da produção de grãos.

Dessa forma, o Si pode ser útil para o crescimento das plantas devido ao seu papel físico-mecânico nos tecidos vegetais (ALZHRANI et al., 2018), considerando que a sua presença nas plantas reduz a intensidade da seca. Os possíveis mecanismos fisiológicos para a tolerância à seca são a capacidade da planta absorver e acumular Si e usá-lo como osmorregulador, evitando a perda de água mediante ajuste osmótico, permitindo a melhora na atividade fotossintética e na atividade de enzimas antioxidantes (KANG et al. 2016). A formação da dupla camada sílica-cutícula sob a epiderme das folhas estimulada pelo Si reduz a perda de água via transpiração, além de modificar as propriedades da parede celular e reduzir a condutância

estomática em conexão com a perda de turgor das células guardas (LUYCKX et al., 2017). Além disso, o Si colabora com a eliminação de EROs ao melhorar a atividade particularmente das enzimas antioxidante SOD, CAT e APX, em que estas últimas estão envolvidas na conversão de H_2O_2 em H_2O , e/ou reduzindo o conteúdo de malondialdeído (MDA), conferindo a planta maior tolerância ao estresse (KIM et al., 2017; SILVA et al., 2019; TEIXEIRA et al., 2022).

Estudos recentes destacam que o Si se mostrou benéfico em cana-de-açúcar e cana energia, milho, sorgo, trigo e outras plantas sob déficit hídrico (BUKHARI et al., 2020; AVILA et al., 2021; TEIXEIRA et al., 2022; XU et al., 2022). Este mineral exerce papel efetivo por induzir o aumento na tolerância à seca das plantas, melhorando a fotossíntese líquida e o potencial hídrico foliar; aumentando a atividade de enzimas antioxidantes, como a SOD, CAT e APX que atuam na eliminação de EROs; e, elevando o conteúdo de antioxidantes não enzimáticos, como aminoácidos livres, prolina, carboidratos solúveis, proteínas e outros, que auxiliam na osmorregulação; e, como consequência, melhoram o crescimento e a produção das plantas.

Para o feijão-caupi, estudos indicaram que a aplicação de Si melhorou as características anatômicas da folha e o conteúdo de pigmentos desta cultura sob déficit hídrico (MERWAD et al., 2018) e que, sua ação como osmorregulador pode mitigar os efeitos desse estresse, aumentando a eficiência do uso da água (SILVA et al., 2019). Todavia, a ação do Si nos mecanismos de defesa da planta em resposta ao déficit hídrico ainda não foi bem elucidada. Assim, objetivou-se com o estudo investigar a ação do Si, no metabolismo antioxidante, na osmorregulação e na atividade fotossintética, com consequente impacto no crescimento de plantas e no rendimento de grãos do feijão-caupi sob déficit hídrico.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Condições de cultivo e tratamentos

O experimento foi conduzido em condições de campo na área experimental da Universidade Federal do Piauí (UFPI)/Campus Professora Cinobelina Elvas - CPCE (9°04'45,6" S, 44°19'37,9" W e 277 m) no período de agosto a outubro de 2021. O delineamento experimental utilizado foi o de blocos ao acaso com quatro repetições, em esquema de parcelas subdivididas 2 x 2 x 2, correspondendo a dois regimes hídricos (controle – sem restrição hídrica: 75% da evapotranspiração da cultura (ET_c);

déficit hídrico – com restrição hídrica: 60% da ETc;), dois níveis de Si (0 e 2,0 mM) e duas cultivares de feijão-caupi (BRS Novaera e BRS Tumucumaque).

As cultivares de feijão-caupi foram selecionadas por apresentar bom desempenho produtivo no semiárido brasileiro, e por terem sido previamente selecionadas quanto à suscetibilidade (BRS Novaera) e tolerância (BRS Tumucumaque) ao déficit hídrico, dentre oito cultivares estudadas. As principais características agronômicas das cultivares de feijão-caupi estão descritas na Tabela 1.

Tabela 1 - Principais características agronômicas das cultivares utilizados no experimento

| Cultivar | Porte | Floração (dias) | Ciclo (dias) | M100S (g) | SC |
|-----------------|-----------|-----------------|--------------|-----------|---------------|
| BRS Novaera | Semiereto | 41 | 70 | 20,0 | Branco-rugoso |
| BRS Tumucumaque | Semiereto | 43 | 70 | 19,0 | Branco-liso |

SC: Subclasse comercial; M100S: massa de 100 sementes

Fonte: Embrapa

Os dados de temperatura e umidade relativa do ar (máximas e mínimas) foram coletados pela estação meteorológica automática do INMET em Bom Jesus – Piauí, durante o período experimental encontram-se descritos na Figura 1.

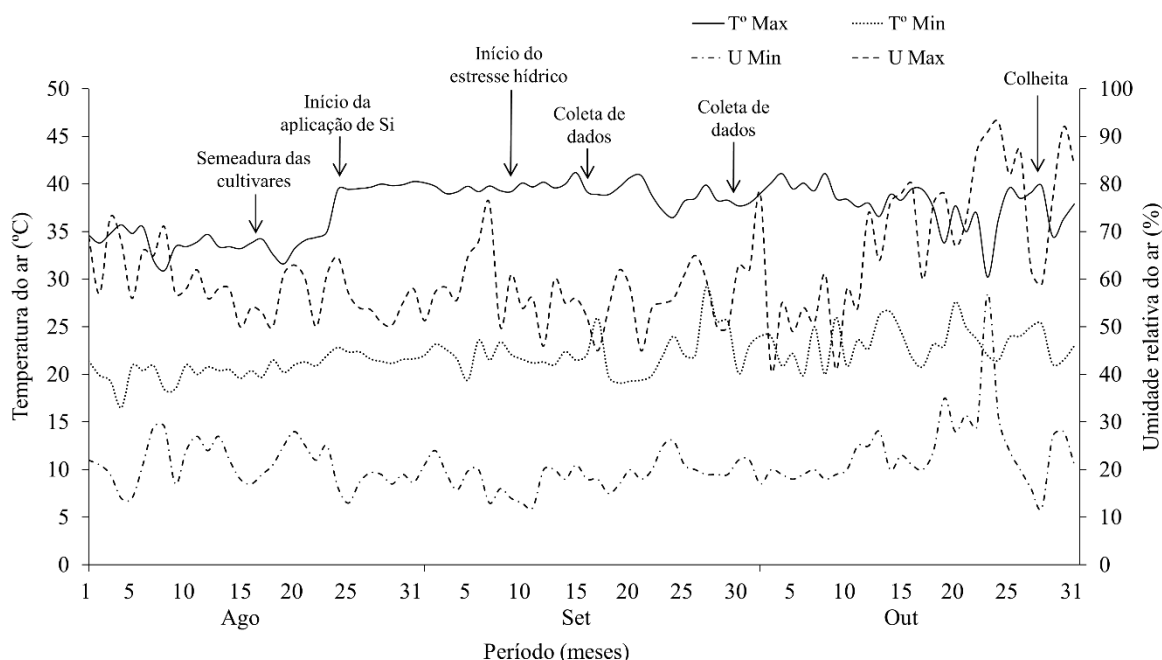


Figura 1 - Dinâmica da temperatura e umidade relativa máxima e mínima durante a condução do experimento

2.2 Condução do experimento e manejo da irrigação

Antes da instalação do experimento, amostras de solo da área experimental foram coletadas na camada de 0,0 a 0,20 m, e analisadas quanto as características físicas e químicas (Tabela 2). O teor de Si foi de $5,3 \text{ mg dm}^{-3}$, determinado conforme metodologia descrita por Korndörfer et al. (2004).

Tabela 2 - Características físicas e químicas do solo da área experimental

| Prof. Cm | pH H ₂ O | M.O g kg ⁻¹ | P mg dm ⁻³ | K | Ca | Mg | Al | H+Al | T | SB |
|--|------------------------|---------------------------|--------------------------|------|------|------|-------|-------|--------|------|
| -----cmol _c dm ⁻³ ----- | | | | | | | | | | |
| 0-20 | 5,1 | 7,19 | 21,5 | 0,07 | 0,98 | 0,26 | 0,50 | 2,43 | 3,74 | 1,31 |
| | Cu | Fe | Mn | Zn | V | m | Areia | Silte | Argila | |
| -----mg dm ⁻³ ----- %----- g kg ⁻¹ ----- | | | | | | | | | | |
| 0-20 | 0,20 | 11,6 | 155 | 0,18 | 35 | 27,6 | 814 | 15 | 171 | |

Fonte: Laboratório de Solos – UFPI/CPCE

Para a instalação do experimento, diante da necessidade de calagem no solo da área experimental, foi aplicado calcário dolomítico, com PRNT de 80%, na dose de $1,5 \text{ t ha}^{-1}$. A adubação de fundação e cobertura foi realizada de acordo com a análise de solo e, considerando as recomendações para a cultura do feijão-caupi (MELO; CARDOSO; SALVIANO, 2005). Em fundação, foi aplicado 80 kg ha^{-1} de P_2O_5 e 15 kg ha^{-1} de N na forma de MAP e também, 30 kg ha^{-1} de K_2O na forma cloreto de potássio. Em cobertura, foram aplicados 35 kg ha^{-1} de N na forma de ureia e 30 kg ha^{-1} de K_2O , do mesmo fertilizante usado na base, aos 14 dias após a emergência. Além disso, 6 kg ha^{-1} de Zn foram aplicados na forma de cloreto de zinco, 2 kg ha^{-1} de Mn na forma de cloreto de manganês e 1 kg ha^{-1} de B na forma de ácido bórico. Todos os fertilizantes foram aplicados via fertirrigação usando o sistema de gotejamento.

A semeadura das cultivares foi realizada no dia 16 de agosto de 2021, manualmente, distribuindo-se treze sementes por metro à $3,0 \text{ cm}$ de profundidade e realizado o desbaste sete dias após a emergência, permanecendo apenas nove plantas por metro, correspondendo à uma população de 180.000 plantas por hectare. A dimensão das parcelas foi de $4 \times 16 \text{ m}$, da subparcela $4 \times 8 \text{ m}$ e da subsubparcela $2 \times 2 \text{ m}$. Cada subsubparcela consistiu de 4 linhas de 2 m , com espaçamento entre linhas de $0,5 \text{ m}$, deixando como bordadura uma linha em cada lateral e $0,5 \text{ m}$ nas extremidades.

O Si teve a sua aplicação iniciada aos 14 dias após a semeadura (Figura 1), sendo fornecido diariamente na forma de silicato de potássio (12% de Si e 15% de

K₂O), uma fonte de Si solúvel, de forma integrada com a reposição de água (fertilrigação) diária, ou seja, antes mesmo da imposição do estresse de seca. O estresse hídrico foi aplicado quando as plantas atingiram o estágio fenológico V5 (terceiro trifólio) (CAMPOS et al., 2000), aproximadamente 21 dias após a semeadura. A aplicação de água foi realizada por meio de irrigação localizada via sistema por gotejamento, composto por linhas espaçadas a cada 0,50 m e gotejadores a cada 0,20 m.

Com o sistema de irrigação instalado, ainda antes da semeadura, foi realizada uma avaliação para a determinação da uniformidade do sistema (96%) e a determinação da vazão do sistema (19,8 mm h⁻¹), visando a quantificação da lâmina de água a ser aplicada diariamente para cada condição hídrica, em função do tempo em minutos. Para a quantificação das lâminas de água (controle e déficit hídrico) a serem aplicadas, determinou-se a ET_c (ET_c = ET₀ x K_c), através do coeficiente de cultivo (K_c) estimado para o feijão-caupi na região do vale do Gurgueia (BASTOS et al., 2008) e da evapotranspiração de referência (ET₀), calculada pelo método de Penman-Monteith-FAO utilizando-se os dados climáticos coletados (Figura 1). No tratamento controle, a aplicação de água foi baseada na quantidade necessária para atingir 75% da evapotranspiração da cultura, ao passo que o tratamento de déficit hídrico constou de 60% da evapotranspiração da cultura (Tabela 3).

Tabela 3 - Parâmetros relacionados ao manejo de irrigação (total e valores médios) durante o ciclo de desenvolvimento do feijão-caupi. Bom Jesus – Piauí, 2021.

| Parâmetros | Estádios fenológicos | | | | Total |
|---|----------------------|--------|-------|-------|--------|
| | I | II | III | IV | |
| Duração (dias) | 15 | 25 | 19 | 11 | 70 |
| Coeficiente de cultivo - K _c | 0,8 | 0,95 | 1,25 | 0,85 | 0,96 |
| ET ₀ (mm) | 64,31 | 123,97 | 93,62 | 43,87 | 325,77 |
| ET _c 75% - Controle (mm) | 38,2 | 87,39 | 88,98 | 30,36 | 244,93 |
| ET _c 60% - Déficit hídrico (mm) | 30,87 | 70,66 | 70,22 | 22,37 | 194,12 |
| ET ₀ (mm dia ⁻¹) | 4,28 | 4,95 | 4,92 | 3,98 | 4,53 |
| ET _c 75% - Controle (mm dia ⁻¹) | 2,55 | 3,5 | 4,68 | 2,76 | 3,37 |
| ET _c 60% - Déficit hídrico (mm dia ⁻¹) | 2,06 | 2,83 | 3,7 | 2,03 | 2,66 |
| Tempo - Controle (min dia ⁻¹) | 7,72 | 10,59 | 14,19 | 8,36 | 10,22 |
| Tempo - Déficit hídrico (min dia ⁻¹) | 6,24 | 8,57 | 11,2 | 6,16 | 8,04 |

ET₀: evapotranspiração de referência pelo método Penman-Monteith FAO; ET_c 75 e 60%: 75 e 60% da evapotranspiração da cultura do feijão-caupi, respectivamente.

2.3 Trocas gasosas e pigmentos fotossintéticos

A fotossíntese líquida (*A*), transpiração (*E*) e condutância estomática (*g_s*) foram mensuradas entre 08:00 e 11:00, em dias completamente ensolarados, por meio de

um analisador de gás no infravermelho (IRGA, Walz - GFS3000). Os dados foram registrados usando uma densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (DFFF) de 1.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e concentração interna de CO_2 de 400 ppm. Os pigmentos fotossintéticos foram estimados por meio de leituras de absorvância a 665, 649 e 480 nm, de acordo com a metodologia descrita por Wellburn (1994).

2.4 Crescimento, tolerância ao estresse e acúmulo de Si

Aos 21 dias após a imposição do déficit hídrico, um grupo de plantas foi coletado, as quais foram inicialmente separadas em folhas e caules. A altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), número de trifólios (NT) e área foliar (AL) foram determinadas. Em seguida, o material vegetal foi seco em estufa de circulação forçada de ar a 65 °C até peso constante e, ao final, utilizado para estimar a massa seca da parte aérea (MSPA). A tolerância relativa à seca foi obtida através da razão entre MSPA das plantas submetidas a seca em relação à MSPA das plantas em condição adequada de suprimento de água (MIRANDA et al. 2021).

Os conteúdos de Si foram estimados por espectrofotometria de absorção atômica. Com os dados dos teores de Si, e massa seca da parte aérea, foram calculados os acúmulos de Si na parte aérea e na raiz (MA; YAMAJI, 2006).

2.5 Conteúdo relativo de água, suculência foliar e potencial osmótico

O conteúdo relativo de água (CRA) foi estimado a partir de discos foliares, que inicialmente pesados para obtenção da massa fresca (MF), foram imersas em água deionizada por 6 h para obter a massa túrgida (MT). Posteriormente, as amostras foram secas em estufa a 65 °C, por 48 h e, pesadas para determinação da massa seca (MS). O CRA foi calculado pela seguinte equação:

$$\text{CRA (\%)} = \frac{(\text{MF} - \text{MS})}{(\text{MT} - \text{MS})} \times 100$$

A suculência foliar (SF) foi determinada considerando os valores da massa fresca da folha (MFF), massa seca da folha (MSF) e área foliar (AF), adaptado de Mantovani (1999):

$$\text{SF} = \frac{(\text{MFF} - \text{MSF})}{(\text{AF})} \times 100$$

O potencial osmótico foliar (Ψ_s , em MPa) foi quantificado após a extração da seiva celular pressionando os tecidos foliares das primeiras folhas totalmente

expandidas. A osmolaridade da seiva celular foi medida através de um microsmômetro de pressão de vapor (modelo 5600, Vapro®). O Ψ_s foi calculado conforme a equação de Van't Hoff's:

$$\Psi_s = - R \times T \times C_i$$

onde R, T e C_i correspondem à constante de gás universal (0,00831 MPa kg mol⁻¹ K⁻¹), temperatura absoluta (298 K) e concentração molar de soluto (mol kg⁻¹), respectivamente, conforme descrito por Bao et al. (2013).

2.6 Peroxidação lipídica, prolina, aminoácidos livres e carboidratos solúveis

A peroxidação lipídica foi determinada pela concentração de Malondialdeído (MDA), por meio de leituras de absorvância a 532 e 600 nm, utilizando o coeficiente de extinção molar de 155 mM⁻¹ cm⁻¹ (HEATH; PACKER, 1968).

A prolina foi extraída de amostras liofilizadas de folhas e raízes pela homogeneização em água Milli-Q por 1,0 h a 75 °C e centrifugados a 10.000 × g por 10 min. Teores de prolina foram quantificados a 520 nm utilizando uma curva-padrão de prolina, conforme Bates et al. (1973).

Extratos brutos foram preparados com soluções etanólicas e usados para mensurar os carboidratos solúveis em 490 nm de acordo com Dubois et al. (1956) e aminoácidos livres a 570 nm conforme descrito por Yemm e Cocking (1955).

2.7 Proteínas e enzimas antioxidantes

Extratos brutos foram preparados a partir da massa fresca das folhas com tampão fosfato. Os teores de proteína solúvel total nos extratos brutos foram determinados de acordo com Bradford (1976). A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi quantificada de acordo com Beyer e Fridovich (1987); enquanto a catalase (CAT) foi analisada de acordo com Havir e Mchale (1987) e Anderson et al. (1995); e ascorbato peroxidase (APX) pelo método descrito por Nakano e Asada (1981).

2.8 Rendimento de grãos e seus componentes

Na maturação completa, estágio fenológico R5, foram coletadas vagens de cinco plantas para a determinação dos componentes de produção: número de vagens por planta, número de grãos por planta, número de grãos por vagem e massa de 100 grãos. A produtividade de grãos foi obtida a partir da colheita e trilha manual das

vagens presentes nas duas linhas centrais de cada subparcela, com determinação do grau de umidade dos grãos, padronizando-se para 0,13 kg kg⁻¹ em base úmida.

2.9 Análises estatísticas

Todas as análises estatísticas foram realizadas no SISVAR para Windows versão 5.6 (FERREIRA, 2019). Os dados foram submetidos a ANOVA, levando em consideração sua estrutura multinível: fator 'condição hídrica' no nível da parcela, fator 'nível de silício' no sub-nível da parcela e o fator 'cultivares' como uma medição no nível da sub-subparcela mais suas interações. Quando o teste F foi significativo, as médias foram comparadas pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$). A Análise de Componentes principais (ACP) foi realizada para compreender melhor as relações entre as variáveis analisadas e suas contribuições nos tratamentos estudados, bem como identificar àquelas de maior relação com a tolerância à secadas plantas. Os gráficos foram gerados usando SigmaPlot Versão 10.0 (SYSTAT SOFTWARE, 2006).

3. RESULTADOS

3.1 Acúmulo de Si

Sob condições de déficit hídrico, a aplicação de Si a 2.0 mM aumentou o acúmulo deste elemento na parte aérea das plantas em 184% na cultivar Novaera, e em 40% na Tumucumaque em relação as plantas que não receberam Si (Figura 2). Todavia, o acúmulo de Si na parte aérea foi maior nas plantas da cultivar Tumucumaque em comparação a Novaera, independente do regime hídrico. O acúmulo de Si nas plantas Novaera foi reduzido pela seca na ausência de Si.

3.2 Status hídrico

Em termos absolutos, as cultivares de feijão-caupi apresentaram modulação diferencial do potencial osmótico foliar (Ψ_s), com maiores valores apresentados pela cultivar Tumucumaque em relação a Novaera, independente da condição hídrica (Figura 3c). O déficit hídrico diminuiu fortemente o Ψ_s das plantas Novaera em comparação às plantas crescidas sem restrição hídrica na ausência de Si. No entanto, a aplicação de Si a 2,0 mM aumentou o Ψ_s (17%) das plantas Novaera sob déficit hídrico em relação àquelas cultivadas sem Si, mantendo os valores semelhantes àquele apresentado pelas plantas no tratamento controle (Figura 3c).

Em geral, o teor relativo de água e suculência foliar foram mantidos inalterados pela seca (Figura 3a, b), e pouca ou nenhuma alteração foi registrada em função da aplicação de Si em ambas as cultivares de feijão-caupi.

3.3 Pigmentos fotossintéticos e trocas gasosas

Sob déficit hídrico, os teores de clorofila *a*, *b*, *total* e carotenoides nas plantas de feijão-caupi foram mantidos inalterados em comparação ao controle (Figura 4), bem como não houve alteração decorrente do fornecimento de Si. Vale destacar que, os teores de clorofila *a* e carotenóides foram superiores nas plantas Tumucumaque em relação as plantas Novaera estressadas na ausência de Si.

O déficit hídrico diminuiu a fotossíntese líquida (*A*) das plantas Novaera, em relação ao regime hídrico controlado nos tratamentos sem Si. No entanto, o fornecimento de Si a 2,0 mM reduziu as perdas da *A* nas plantas, mantendo os valores similares aos de plantas sob condições hídricas controladas (Figura 5a). Além disso, sob déficit hídrico, o Si a 2,0 mM aumentou em 25% a *A* das plantas Novaera em relação àquelas crescidas sem Si. Na cultivar Tumucumaque, o fornecimento de Si potencializou a *A*, que foi maior nas plantas cultivadas em regime hídrico controlado em comparação ao déficit hídrico.

Em geral, o déficit hídrico não promoveu alterações na condutância estomática (g_s) e taxa de transpiração (*E*) nas cultivares de feijão-caupi, tais valores se mantiveram semelhantes no tratamento controle e, também, nenhuma alteração foi constatada em função do fornecimento de Si em ambas as cultivares independentemente da condição hídrica (Figura 5b, c).

3.4 Teor de Malondialdeído (MDA) e solutos orgânicos

Na ausência de Si, os teores de MDA foram maiores nas plantas Novaera em relação as plantas Tumucumaque, independentemente do regime hídrico (Figura 6); enquanto que, na presença de Si a 2,0 mM os teores de MDA foram reduzidos em comparação ao registrado nas plantas da cultivar Novaera crescidas sem a aplicação de Si em condições hídricas controladas. Comparado ao controle, o déficit hídrico promoveu redução no teor de MDA das plantas Novaera, independentemente do nível de Si.

Na ausência de Si, o teor de prolina na folha das plantas estressadas Novaera foi 54% maior do que o registrado nas plantas em condição adequada de suprimento

de água (Figura 7a); e, 119% superior ao das plantas cultivadas na presença de Si a 2,0 mM sob déficit hídrico. Os níveis de prolina na raiz mantiveram-se praticamente inalterados com o déficit hídrico em relação ao controle em ambas as cultivares, independentemente do nível de Si (Figura 7b). Plantas Novaera estressadas crescendo sem Si apresentaram teor de prolina na raiz 161% superior ao de plantas crescendo na presença deste elemento.

Os teores de aminoácidos livres na folha foram significativamente maiores na cultivar Novaera sob déficit hídrico em comparação a condição adequada de suprimento de água, independentemente do nível de Si (Figura 7c); e nas plantas estressadas sem Si o teor foi 16% superior ao verificado em plantas sob estresse com Si. Nas raízes, pouca ou nenhuma alteração foi registrada no teor de aminoácidos no feijão-caupi em função do nível de Si, em ambas as cultivares e condições hídricas (Figura 7d).

O déficit hídrico reduziu severamente os teores de carboidratos solúveis na folha em relação ao regime hídrico controlado em plantas de ambas as cultivares, independentemente do nível de Si (Figura 7e). Nas raízes, os teores de carboidratos solúveis no feijão-caupi mantiveram-se praticamente inalterados com o déficit hídrico em relação ao controle bem irrigado, exceto para as plantas da cultivar Novaera sem Si, que apresentaram incrementos quando submetidas ao estresse (Figura 7f).

3.5 Atividade de enzimas antioxidantes e proteína total

A deficiência hídrica promoveu incrementos nos teores de proteína na folha de ambas as cultivares em relação a condição adequada de suprimento de água, independentemente da dose de Si (Figura 8a). Em plantas Novaera sob déficit hídrico o teor de proteína foi superior naquelas que não receberam a suplementação de Si.

Na ausência de Si, o déficit hídrico promoveu incremento na atividade da SOD de 53% nas plantas Novaera, em relação a condição adequada de suprimento de água (Figura 8b). Alterações pelo Si a 2,0 mM foram observadas apenas no controle bem irrigado, onde plantas Novaera apresentaram maior atividade da SOD (112%) em comparação àquelas crescidas na dose de 0 mM de Si; e, sob restrição hídrica, embora sem variação significativa, o fornecimento de Si notoriamente promoveu aumento nas plantas Novaera. A atividade da CAT foi aumentada pelo déficit hídrico nas plantas de ambas as cultivares em comparação a condição adequada de suprimento de água, exceto para as plantas Novaera a 2 mM de Si, que tiveram a

atividade reduzida quando submetidas ao estresse (Figura 8c). Plantas Novaera com suprimento adequado de água e cultivadas na presença de Si apresentaram maior atividade da CAT (76%) em relação àquelas sob dose 0 de Si; enquanto que plantas Novaera estressadas mostraram maior atividade da CAT na ausência de Si. O déficit hídrico aumentou a atividade da APX em plantas Novaera em relação ao controle bem irrigado, enquanto que em plantas Tumucumaque reduziu a atividade da enzima, independentemente do nível de Si (Figura 8d).

3.6 Parâmetros de crescimento e tolerância relativa à seca

O crescimento das plantas foi reduzido com o déficit hídrico em 29%, 43%, 55%, 62% e 63% nos parâmetros: diâmetro do caule, número de trifólios, área foliar e massa fresca e seca da parte aérea, respectivamente, na cultivar Novaera e, em 25% e 19% na área foliar e massa fresca da parte aérea, respectivamente, na cultivar Tumucumaque, em comparação ao controle na ausência de Si, mostrando que os efeitos da seca foram mais prejudiciais nas plantas da cultivar Novaera, corroborando que esta cultivar é altamente sensível ao déficit hídrico (Tabela S1, Figuras 9, 10). Contudo, o fornecimento de Si a 2,0 mM foi eficaz no aumento do acúmulo de biomassa das plantas Novaera sob estresse, recuperando o desempenho da área foliar e massa seca da parte aérea que apresentaram valores 59 e 81%, respectivamente, superiores às plantas crescidas na ausência de Si (0 mM) e sob deficiência hídrica (Figuras 9d, 10b). A cultivar Novaera apresentou incremento na tolerância relativa à seca quando suprida com Si. Os resultados evidenciam que o Si a 2.0 mM foi efetivo na regulação do crescimento, pois induziu o aumento da tolerância relativa ao estresse em 94% nas plantas Novaera, em comparação àquelas estressadas e crescidas com Si a 0 mM (Figura 10c).

O fornecimento de Si a 2,0 mM não promoveu aumento no crescimento e na tolerância ao déficit hídrico das plantas da cultivar Tumucumaque, sugerindo a existência de baixa resposta ao Si, que pode estar relacionada com a presença de mecanismos de defesa intrínsecos, denominados constitutivos, característicos do genótipo e não de defesa induzida mediada pelo Si. Isto fica bem evidenciado pelos valores verificados de tolerância relativa à seca superior a 80%, quando as plantas foram crescidas sem Si (Figura 10c).

E a superioridade da cultivar Tumucumaque em relação a BRS NOVAERA para a fitomassa fresca da parte aérea com déficit hídrico com +Si ou -Si (FIGURA 4e), idem para a massa seca da parte aérea e para a tolerância ao estresse.

3.7 Rendimento de grãos e seus componentes

Na ausência de Si, a condição de déficit hídrico diminuiu os componentes da produção de grãos (número de vagens por planta, número de grãos por planta e produção de grãos por planta) e, conseqüentemente, o rendimento de grãos das cultivares Tumucumaque (66%) e Novaera (67%) de feijão-caupi, em comparação ao controle bem irrigado (Figura 11). No entanto, o fornecimento de Si via fertirrigação apresentou efeito favorável, pois aumentou os atributos do rendimento de grãos: número de vagens por planta (88%), número de grãos por planta (137%) e produção de grão por planta (164%), com conseqüente aumento significativo na produtividade de grãos (165%) na cultivar Novaera sob déficit hídrico, que foi inclusive 92% maior que do Tumucumaque quando o Si foi fornecido nessa condição (Figura 11). Todavia, tais caracteres agronômicos na cultivar Novaera, também aumentaram com a aplicação de Si na condição adequada de suprimento de água em comparação ao não fornecimento do elemento.

Já na cultivar Tumucumaque, em ambas as condições hídricas o fornecimento de Si não promoveu aumento na produtividade de grãos e em seus componentes da produção em comparação a ausência de Si, exceto no número de grãos por vagem na condição controle, sugerindo que esta cultivar não responde a aplicação de Si.

3.8 Análise de componentes principais

Os dois primeiros componentes principais da Análise de Componentes Principais (ACP) explicaram 66,2% (PC1=39,9% e PC2=26,3%) da variação total. Em geral, observou-se uma clara discriminação dos parâmetros avaliados, devido a respostas específicas, especialmente nas cultivares e condições hídricas. A ACP evidenciou que a cultivar Tumucumaque se destacou pela superioridade apresentada para o maior número de características quando as plantas foram bem irrigadas, e também, por ser a menos afetada sob déficit hídrico. No entanto, as plantas Tumucumaque apresentaram baixa resposta ao fornecimento de Si sob regime de seca. Sob déficit hídrico, o desempenho inferior para a maioria das variáveis foi observado em plantas da cultivar Novaera na ausência de Si. Nessa cultivar, a

suplementação com Si a 2,0 mM promoveu a recuperação da taxa fotossintética e do crescimento das plantas estressadas, o que favoreceu o incremento no desempenho produtivo para um patamar praticamente semelhante ao obtido na condição adequada de suprimento de água.

As características NT, A, E, gs, NVP, NGP, P, apresentaram associação com os tratamentos Novaera-controle (ausência e presença de Si) e Novaera-déficit hídrico (SOD, CAT e MCG) (presença de Si); enquanto DC, AP, AF, MFA, MSA, Sipa, Ψ_s , Chl a, Chl total, CHO_{folha}, APX e NGV apresentaram associação com os tratamentos Tumucumaque-controle (ausência e presença de Si); e prolina na folha, AA_{folha} e CHO_{raiz} apresentaram associação com os tratamentos Tumucumaque-déficit hídrico (ausência e presença de Si); e Chl b, prolina na raiz e proteína folha apresentaram associação com os tratamentos Novaera-déficit hídrico (ausência e presença de Si). A contribuição de todas as características foi determinante na discriminação dos grupos, o que mostrou nitidamente as variações ocorridas em função dos genótipos e regimes hídricos associadas aos níveis de Si e, principalmente, a ação positiva que o Si a 2,0 mM exerceu sobre os efeitos deletérios do déficit hídrico na cultivar Novaera de feijão-caupi.

4. DISCUSSÃO

O déficit hídrico é um fator ambiental importante que afeta negativamente a estabilidade e o aumento do rendimento de grãos de várias culturas. Esse estresse inibe o crescimento e desenvolvimento de cultivares de feijão-caupi durante todo o ciclo, mas o período reprodutivo tem se mostrado altamente sensível ao estresse. No presente estudo, na ausência de Si, os resultados indicaram que o déficit hídrico diminuiu significativamente ($p < 0,05$) os parâmetros de crescimento, rendimento de grãos e componentes do rendimento do feijão-caupi (Figura 9, 10, 11), principalmente na cultivar Novaera. Isso indica que, o déficit hídrico prejudicou o crescimento e o rendimento de grãos das plantas, devido a limitação na absorção de água pelas raízes, causando a diminuição do Ψ_s (Figura 3c) e, conseqüentemente, limitações no status hídrico e transporte de água e nutrientes pelas plantas.

A redução do potencial hídrico foliar desencadeada pela seca, de modo geral, promove o fechamento estomático com decréscimo na fotossíntese líquida e crescimento da planta (LAHIVE et al., 2018). No entanto, a taxa de fotossíntese líquida foi reduzida especialmente nas plantas Novaera estressadas e cultivadas sem Si

(Figura 5a), embora as taxas de g_s e E terem sido mantidas inalteradas pelo déficit hídrico em relação ao controle, em ambas as cultivares e independente do nível de Si (Figura 5b, c). Esses resultados sugerem que os efeitos ocasionados pela restrição hídrica podem ser atribuídos a limitações não estomáticas que estomáticas (TEIXEIRA et al., 2022). Estudos prévios esse efeito em plantas estressadas à diminuição dos teores de proteínas e pigmentos fotossintéticos, levando à ineficiência fotoquímica (RIBEIRO et al., 2013) e a redução na atividade da enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase (Rubisco) (INMAN-BAMBER; SMITH, 2005). No entanto, o conteúdo de pigmentos fotossintéticos como clorofilas (Figure 4a, b, c) e carotenóides (Figure 4d) não foi afetado pela seca no presente estudo. Isso sugere limitações na ação de enzimas ligadas ao metabolismo fotossintético causadas pelo aumento do estresse oxidativo (TEIXEIRA et al., 2022).

As reduções no crescimento e rendimento do feijão-caupi sob déficit hídrico notadas inicialmente podem ser atribuídas à superprodução de ROS (O_2^- e H_2O_2) que acabam induzindo a ocorrência de danos oxidativos às membranas e lipídios, evidenciado pelos elevados teores de MDA (MELO et al., 2022). A inibição fotossintética com o fechamento dos estômatos induz a produção de ROS devido ao excesso de energia luminosa nos cloroplastos (SMIRNOF, 1993) (Figure 5a). Como forma de defesa, plantas estressadas Novaera mostraram incrementos na atividade das enzimas SOD (Figura 8b), CAT (Figura 8c) e APX (Figura 8d) em relação a plantas bem irrigadas, sugerindo ativação do sistema antioxidante de defesa para eliminação do excesso das ROS. Como resultado, houve redução dos danos da peroxidação lipídica nas membranas celulares, evidenciado pela nos teores de MDA (Figura 6) nas plantas Novaera sob estresse. Esses resultados demonstram que a Novaera possui um sistema antioxidante enzimático de desintoxicação mais eficiente que a Tumucumque.

O déficit hídrico afetou também a ação do sistema de defesa antioxidante não enzimático, bem como os teores de solutos orgânicos. Os conteúdos de prolina na folha (Figure 7a), aminoácidos livres na folha (Figura 7c), carboidratos solúveis na raiz (Figura 7f) e proteína total solúvel (Figura 8a) aumentaram nas plantas Novaera estressadas, confirmando a condição de estresse. O acúmulo de aminoácidos livres em plantas sob seca, contribui com o ajuste osmótico, sendo assim um mecanismo osmorregulador importante (MERWAD et al., 2018; AVILA et al., 2021)

Em geral, o déficit hídrico apresentou efeitos deletérios no crescimento, no potencial hídrico foliar, na taxa de fotossíntese líquida, no rendimento de grãos e seus componentes, além de promover alterações significativas nas enzimas antioxidantes e nos osmólitos orgânicos compatíveis no feijão-caupi, principalmente na cultivar Novaera. Dessa forma, torna-se necessário o emprego de estratégias para aumentar a tolerância das plantas sob estresse, sendo assim, a nutrição de plantas estressadas com Si, surge como uma alternativa de destaque, diante dos resultados em estudo. Anteriormente, estudos mostraram que o Si mitiga os efeitos nocivos causado pelo déficit hídrico em várias culturas (SILVA et al., 2019; VERMA et al., 2021; TEIXEIRA et al., 2022; XU et al., 2022).

Sob estresse de seca, o fornecimento de Si a 2,0 mM por fertirrigação proporcionou alta absorção deste elemento pelas raízes de ambas as cultivares, que ficou evidenciada pelo incremento no acúmulo de Si registrado nas plantas Novaera (184%) e Tumucumaque (40%) em relação as plantas crescidas a 0 mM (Figura 2). Assim, a solução do solo enriquecida com Si a partir de seu suprimento via fertirrigação em feijão-caupi, aumenta a concentração de H_4SiO_4 na zona radicular (TEIXEIRA et al., 2022), a forma absorvida do elemento.

A aplicação de Si a 2,0 mM aumentou o Ψ_s (17%) das plantas Novaera estressadas em relação àquelas cultivadas sem Si (Figura 3c); o que elevou também o Ψ_s para valores semelhantes ao de plantas bem irrigadas nutridas com Si (Figura 3c), sugerindo que a absorção de água pelas plantas foi aumentada, elevando também o Ψ_s . Dessa forma, o Si auxiliou na recuperação do potencial hídrico foliar, o que aumentou a tolerância à seca das plantas (Figura 10c). Assim, o incremento no acúmulo de Si estimulou uma resposta de defesa induzida nas plantas de feijão-caupi. Possivelmente, o Si pode ter aumentado o Ψ_s por meio da ação osmorreguladora da prolina (AVILA et al., 2021). Isso sugere que as plantas tratadas com Si tiveram sua proteção aumentada, evitando a desidratação dos tecidos por meio da diminuição da perda de água e do aumento da absorção de água. O ajuste osmótico causado pela aplicação de silício em condições de seca também pode ser atribuído à deposição de silício no citoplasma, o que resulta na formação de alto peso molecular complexos de silício nos vacúolos das células vegetais (GAO et al., 2022).

A manutenção da hidratação celular induzida pelo silício diminuiu o dano fotossintético em plantas Novaera sob déficit hídrico (Figura 5a) devido a alterações estomáticas e não estomáticas. Embora sem variação significativa, o fornecimento de

Si a 2.0 mM promoveu alterações estomáticas evidenciadas pelo leve aumento da g_s (Figura 5b) e E (Figura 5c) nas plantas Novaera sob seca em relação a ausência de Si, o que foi suficiente para induzir incremento na taxa de fotossíntese líquida (Figura 5a), possivelmente pela elevação do potencial hídrico na folha (TEIXEIRA et al., 2022). Alterações não estomáticas estão relacionadas com o ajuste bioquímico na prevenção e redução do dano oxidativo nas plantas. Zuffo et al. (2022), relataram que a aplicação de silício potencializou a taxa de crescimento aumentando a taxa fotossintética e a eficiência do uso da água de plantas forrageiras cultivadas sob condições moderadas de estresse hídrico.

O Si pode desempenhar um papel importante na proteção das células de plantas estressadas pela seca também por meio da ativação do sistema de defesa antioxidante (enzimático e não enzimático) responsável pela remoção do excesso de ROS formada. A atividade da SOD em plantas Novaera nutridas com Si a 2,0 mM aumentou em relação àquelas crescidas na ausência de Si em condições hídricas controladas (Figura 8b); e, sob déficit hídrico, a atividade da enzima se manteve semelhante àquela registrada em plantas bem irrigadas e nutridas com Si, demonstrando que o Si auxilia na inativação do oxigênio ativo, aumentando a atividade da SOD que catalisa o O_2 em H_2O_2 e O_2 (KANG et al., 2016). Anteriormente, estudos indicaram níveis mais altos de atividade da SOD como um mecanismo que aumenta a tolerância à seca em plantas sob déficit hídrico (SILVA et al., 2019; XU et al., 2022). Assim, o Si aumenta a tolerância das plantas sob estresse pela seca, estimulando a atividade da SOD. Nesse sentido, a cultivar Novaera é mais eficiente no uso desse mecanismo de defesa, pois consegue obter essa resposta mesmo sob condições hídricas adequadas (Figura 8b). Plantas Novaera bem irrigadas que receberam o Si a 2,0 mM, aumentaram a atividade da enzima CAT (Figura 8c) que utilizam o H_2O_2 como substrato para a formação de H_2O e O_2 (GRATÃO et al., 2005). Verma et al. (2021), relataram que a aplicação de Si fortaleceu o sistema de defesa antioxidante enzimático diminuindo a peroxidação lipídica e o dano oxidativo em cana-de-açúcar estresse de seca, como notado no presente estudo (Figura 8b, c).

Os resultados mostraram também que o Si exerceu efeito benéfico sobre a ação de agentes antioxidantes não enzimáticos, desenvolvendo ajustes osmóticos associados com maior síntese e acúmulo de solutos compatíveis, incluindo aminoácidos livres (Figura 7c) e proteínas (Figura 7c), diminuindo o acúmulo de MDA (Figura 9). Solutos compatíveis como aminoácidos livres protegem as células e

estruturas de membrana dos efeitos nocivos da falta de água e ajudam a manter o equilíbrio hídrico dentro das plantas (MERWAD et al., 2018). Isso sugere que o conteúdo de aminoácidos está intimamente relacionado com as mudanças hídricas, que podem regular a pressão osmótica celular e a tolerância das plantas ao estresse hídrico (GAO et al., 2022).

A tolerância das plantas ao déficit hídrico está positivamente relacionada ao acúmulo de osmólitos orgânicos, que são consideradas substâncias adaptativas utilizadas pelas plantas para induzir a regulação osmótica e proteger vários componentes celulares. O aumento do teor destes osmólitos mitigou o dano oxidativo das folhas de feijão-caupi e melhorou a capacidade de retenção de água. Gao et al. (2022), afirmaram que solutos compatíveis participam da tolerância à seca das plantas, modificando a regulação osmótica, removendo ROS, mantendo a integridade da membrana e alterando várias proteínas e enzimas.

No presente estudo, os resultados mostraram o efeito benéfico do Si sobre os mecanismos fisiológicos e bioquímicos na indução da mitigação dos danos severos da deficiência hídrica, aumentando a tolerância à seca das plantas de feijão-caupi cultivar Novaera. A tolerância destas plantas estressadas pela seca quando fornecido o Si a 2,0 mM foi aumentada em 94% comparada a registrada ao nível de Si a 0 mM (Figura 10c). Assim, fornecimento de Si a 2,0 mM, especialmente na cultivar Novaera, aumentou consideravelmente os atributos área foliar (59%), massa seca da parte aérea (81%), número de vagens por planta (88%), número de grãos por vagens (137%) e produção de grãos por planta (164%) e, conseqüentemente, o rendimento de grãos (165%). Assim, a aplicação do elemento favoreceu o crescimento das plantas, rendimento de grãos e seus componentes, devido ao fortalecimento efetivo do desempenho fotossintético e metabolismo antioxidante, ocorrido possivelmente em função da melhoria no potencial hídrico da planta sob estresse por seca. Zhang et al. (2017), relataram que a aplicação de Si diminuiu o estresse oxidativo ao regular as atividades de enzimas antioxidantes que podem aliviar os danos à membrana em leguminosas estressadas pela seca, o que resulta em aumento do crescimento e biomassa da planta.

5. CONCLUSÃO

O fornecimento de Si a 2,0 mM melhora o crescimento, rendimento de grãos e seus componentes na cultura do feijão-caupi cultivar Novaera sob déficit hídrico em

campo fertirrigado. A aplicação deste elemento via fertirrigação em feijão-caupi é eficaz em aumentar o acúmulo de Si nas plantas. A nutrição com Si foi eficiente no aumento da tolerância à seca das plantas por colaborar regulando o potencial hídrico foliar, a atividade fotossintética e metabolismo antioxidante. Portanto, o Si apresenta efeito benéfico e mitigador sobre os danos do déficit hídrico no acúmulo de biomassa e rendimento de grãos de feijão-caupi em função das melhorias induzidas nos diversos mecanismos de defesa.

6. REFERÊNCIAS

- Alzahrani, Y., Kuşvuran, A., Alharby, H. F., Kuşvuran, S., Rady, M. M. (2018). The defensive role of silicon in wheat against stress conditions induced by drought, salinity or cadmium. *Ecotoxicology and environmental safety*, 154, 187-196.
- Anderson, M. D., Prasad, T. K., Stewart, C. R. (1995). Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase, and glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotyls of maize seedlings. *Plant physiology*, 109(4), 1247-1257. <https://doi.org/10.1104/pp.109.4.1247>
- Andrade, W. L., Melo, A. S., Melo, Y. L., Sá, F. V. S., Rocha, M. M., Oliveira, A. P., Fernandes-Júnior, P. I. (2021). Bradyrhizobium inoculation plus foliar application of salicylic acid mitigates water deficit effects on cowpea. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40, 656-667. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10130-3>.
- Avila, R. G., Magalhães, P. C., Silva, E. M., Souza, K. R. D., Campos, C. N., Alvarenga, A. A., Souza, T. C. (2021). Application of silicon to irrigated and water deficit sorghum plants increases yield via the regulation of primary, antioxidant, and osmoregulatory metabolism. *Agricultural Water Management*, 255, 107004. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.107004>
- Bao, A. K., Wang, Y. W., Xi, J. J., Liu, C., Zhang, J. L., Wang, S. M. (2013). Co-expression of xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* ZxNHX and ZxVP1-1 enhances salt and drought tolerance in transgenic *Lotus corniculatus* by increasing cations accumulation. *Functional Plant Biology*, 41(2), 203-214. <https://doi.org/10.1071/FP13106>
- Bastos, E. A., Ferreira, V. M., Silva, C. R., Andrade Júnior, A. S. (2008). Evapotranspiração e coeficiente de cultivo do feijão-caupi no Vale do Gurguéia, Piauí. *Irriga*, 13(2), 182-190.
- Bates, L. S., Waldren, R. P., Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1), 205-207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Beyer Júnior, W. F., Fridovich, I. (1987). Assaying for superoxide dismutase activity: some large consequences of minor changes in conditions. *Analytical biochemistry*, 161, (2), 559-566. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(87\)90489-1](https://doi.org/10.1016/0003-2697(87)90489-1)

Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*, 72, (2), 248-254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)

Bukhari, M. A., Ahmad, Z., Ashraf, M. Y.; Afzal, M., Nawaz, F., Nafees, M., Manan, A. (2020). Silicon Mitigates Drought Stress in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Through Improving Photosynthetic Pigments, Biochemical and Yield Characters. *Silicon*, 12(11), 1-16.

Campos, F. L., Freire Filho, F. R., Lopes, A. D. A. Ribeiro, V. Q., Silva, R. D., Rocha, M. D. M. (2000). Ciclo fenológico em caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.): uma proposta de escala de desenvolvimento. *Revista Científica Rural*, 5(2), 110- 116.

Cao, B. L., Wang, L., Gao, S., Xia, J.; Xu, K. (2017). Silicon-mediated changes in radial hydraulic conductivity and cell wall stability are involved in silicon-induced drought resistance in tomato. *Protoplasma*, v. 254, n. 6, p. 2295-2304, 2017.

Dubois M., Gilles K. A., Hamilton J. K., Rebers P. T., Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, 28(3), 350–356.

Farooq, M., Gogoi, N., Barthakur, S., Baroowa, B., Bharadwaj, N., Alghamdi, S. S., Siddique, K. H. M. Drought Stress in Grain Legumes during Reproduction and Grain Filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 203(2), 81-102.

Ferreira, D. F. (2019). SISVAR: A computer analysis system to fixed effects split plot type designs. *Revista Brasileira de Biometria*, [S.l.], 37, 529-535.

Gao, H., Yu, W., Yang, X., Liang, J., Sun, X., Sun, M., ... Peng, F. (2022). Silicon enhances the drought resistance of peach seedlings by regulating hormone, amino acid, and sugar metabolism. *BMC Plant Biology*, 22(1), 1-17. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03785-5>

Gratão, P. L., Polle, A., Lea, P. J., & Azevedo, R. A. (2005). Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. *Functional plant biology*, 32(6), 481-494.

Havir, E. A., McHale, N. A. (1987). Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant physiology*, 84(2), 450-455. <https://doi.org/10.1104/pp.84.2.450>

Heath, R. L., Packer, L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of biochemistry and biophysics*, 125(1), 189-198.

Inman-Bamber, N. G., Smith, D. M. (2005). Water relations in sugarcane and response to water deficits. *Field crops research*, 92(2-3), 185-202.

Jales Filho, R. C., Melo, Y. L., Viégas, P. R., Oliveira, A. P. D. S., Almeida Neto, V. E. D., Ferraz, R. L. D. S., ... Melo, A. S. D. (2023). Salicylic acid and proline modulate

water stress tolerance in a traditional variety of cowpea. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 27, 18-25. <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v27n1p18-25>

Jayawardhane, J., Goyali, J. C., Zafari, S., Igamberdiev, A. U. (2022). The Response of Cowpea (*Vigna unguiculata*) Plants to Three Abiotic Stresses Applied with Increasing Intensity: Hypoxia, Salinity, and Water Deficit. *Metabolites*, 12(1), 2-16. <https://doi.org/10.3390/metabo12010038>

Kang, J., Zhao, W., Zhu, X. (2016). Silicon improves photosynthesis and strengthens enzyme activities in the C3 succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* under drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 199, 76-86.

Kim, Y. H., Khan, A. I., Waqas, M., Lee, I. J. (2017). Silicon regulates antioxidant activities of crop plants under abiotic-induced oxidative stress: a review. *Frontiers in Plant Science*, 8, 31-37.

Korndörfer, G. H., Pereira, H. S., Nolla, A. (2004). *Análise de silício no solo, planta e fertilizantes* (2nd ed.). UFU.

Lahive, F., Hadley, P., Daymond, A. J. (2018). The impact of elevated CO₂ and water deficit stress on growth and photosynthesis of juvenile cacao (*Theobroma cacao* L.). *Photosynthetica*, p. 1-10.

Luyckx, M., Hausman, J. F., Lutts, S.; Guerriero, G. (2017). Silicon and plants: current knowledge and technological perspectives. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1-8.

Ma, J. F., Yamaji, N. (2006). Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in plant science*, 11(8), 392-397.

Mantovani, A. (1999). A method to improve leaf succulence quantification. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 42(1): 9-14.

Melo, A. S., Melo, Y. L., Lacerda, C. F. D., Viégas, P. R., Ferraz, R. L. D. S., Gheyi, H. R. (2022). Water restriction in cowpea plants [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]: Metabolic changes and tolerance induction. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 26, 190-197. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v26n3p190-197>

Melo F. B., Cardoso M.J., Salviano A. A. C. (2005) Soil fertility and fertilization [Portuguese]. In: Freire-Filho FR, Lima JAA, Ribeiro VQ (eds) *Cowpea: technological advances*, 1st edn. pp 229–242

Merwad, A. R. M., Desoky, E. S. M., Rady, M. M. (2018). Response of water deficit-stressed *Vigna unguiculata* performances to silicon, proline or methionine foliar application. *Scientia Horticulturae*, 228, 132-144. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.008>

Miranda, R. S., Souza, F. I. L., Alves, A. F., de Souza, R. R., Mesquita, R. O., Ribeiro, M. I. D., Gomes-Filho, E. (2021). Salt-Acclimation Physiological Mechanisms at the Vegetative Stage of Cowpea Genotypes in Soils from a Semiarid Region. *Journal of*

Soil Science and Plant Nutrition, 21(4), 3530-3543. <https://doi.org/10.1007/s42729-021-00625-7>

Nakano Y, Asada K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol* 22, 867–880.

Ribeiro, R. V., Machado, R. S., Machado, E. C., Machado, D. F. S. P., Magalhães Filho, J. R., & Landell, M. G. A. (2013). Revealing drought-resistance and productive patterns in sugarcane genotypes by evaluating both physiological responses and stalk yield. *Experimental Agriculture*, 49(2), 212-224.

Salinas-Gamboa R.; Johnson, S.D.; Sánchez-León, N.; Koltunow, A.M.; Vielle-Calzada, J.P. New observations on gametogenic development and reproductive experimental tools to support seed yield improvement in cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp]. *Plant reproduction*, 2016, 29, 165–177. [CrossRef] [PubMed].

Santos, A. R., Melo, Y. L., Oliveira, L. F., Cavalcante, I. E., Souza Ferraz, R. L., Silva Sá, F. V., ... Melo, A. S. (2022). Exogenous Silicon and Proline Modulate Osmoprotection and Antioxidant Activity in Cowpea Under Drought Stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2:1692-1699. <https://doi.org/10.1007/s42729-022-00764-5>

Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Ramakrishnan, M., Sidhu, G. P. S., Bali, A. S., Handa, n., Kapoor, D., Yadav, P., Khanna, K., Bakshi, P. (2019). Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39, 509-531.

Silva, D. C. D., Melo, A. S., Melo, Y. L., Andrade, W. L. D., Lima, L. M. D. Santos, A. R. (2019). Aplicação foliar de silício atenua os efeitos da supressão hídrica em cultivares de feijão-caupi. *Ciência e Agrotecnologia*, 43, 023019 <https://doi.org/10.1590/1413-7054201943023019>

Smirnof, N. (1993). The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, 125, 27-58.

Souri, Z., Khanna, K., Karimi, N., Ahmad, P. (2020). Silicon and Plants: Current Knowledge and Future Prospects. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39, 1- 20.

Systat Software. SigmaPlot for Windows Version 10.0. San Jose: Systat Software Inc., 2006.

Teixeira, G. C. M., Prado, R. M., Rocha, A. M. S., Oliveira Filho, A. S. B., da Sousa Junior, G. S., Gratão, P. L. (2022). Action of silicon on the activity of antioxidant enzymes and on physiological mechanisms mitigates water deficit in sugarcane and energy cane plants. *Scientific reports*, 12(1), 1-18. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21680-9>

Verma, K. K., Song, X. P., Zeng, Y., Guo, D. J., Singh, M., Rajput, V. D., ... Li, Y. R. (2021). Foliar application of silicon boosts growth, photosynthetic leaf gas exchange, antioxidative response and resistance to limited water irrigation in sugarcane

(*Saccharum officinarum* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 582-592. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.032>

Xu, J., Guo, L., Liu, L. (2022). Exogenous silicon alleviates drought stress in maize by improving growth, photosynthetic and antioxidant metabolism. *Environmental and Experimental Botany*, 201, 104974. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104974>

Wellburn, A. R. (1994). 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*, 144(3), 307-313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)

Yemm, E. W., Coking, E. (1955). The determination of amino acid with ninhydrin. *Analyst*, 80, 209-213.

Zhang, W., Xie, Z., Lang, D., Cui, J., Zhang, X. (2017). Beneficial effects of silicon on abiotic stress tolerance in legumes. *Journal of Plant Nutrition*, 40, 2224-2236. <https://doi.org/10.1080/01904167.2017.1346127>

Zuffo, A. M., Ratke, R. F., Steiner, F., Oliveira, A. M., Aguilera, J. G., Lima, R. E. (2022). Silicon mitigates the effects of moderate drought stress in cover crops. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 208(6), 887-897. <https://doi.org/10.1111/jac.12548>

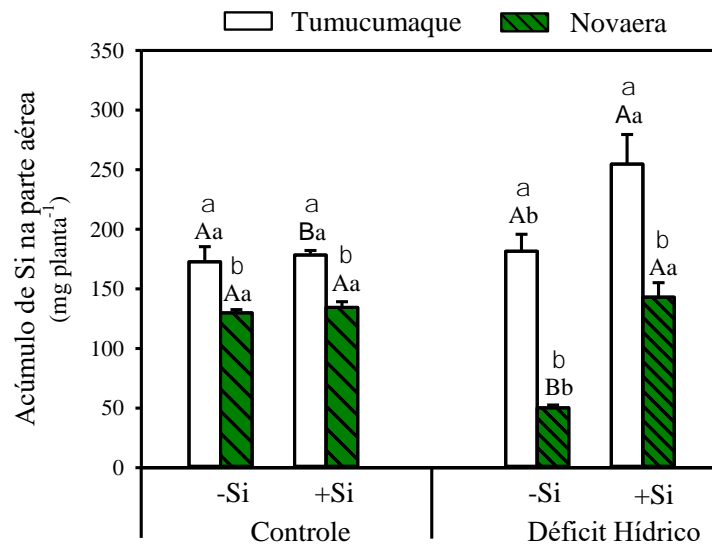


Figura 2. Acúmulo de Si na parte aérea (a) das cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Letras maiúsculas mostram diferenças entre regimes hídricos dentro do mesmo nível de Si e cultivar; letras minúsculas mostram diferenças entre níveis de Si dentro do mesmo regime hídrico e cultivar; letras gregas mostram diferenças entre cultivares dentro do mesmo regime hídrico e nível de Si, pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). As barras representam a média e o erro padrão da média ($n=4$).

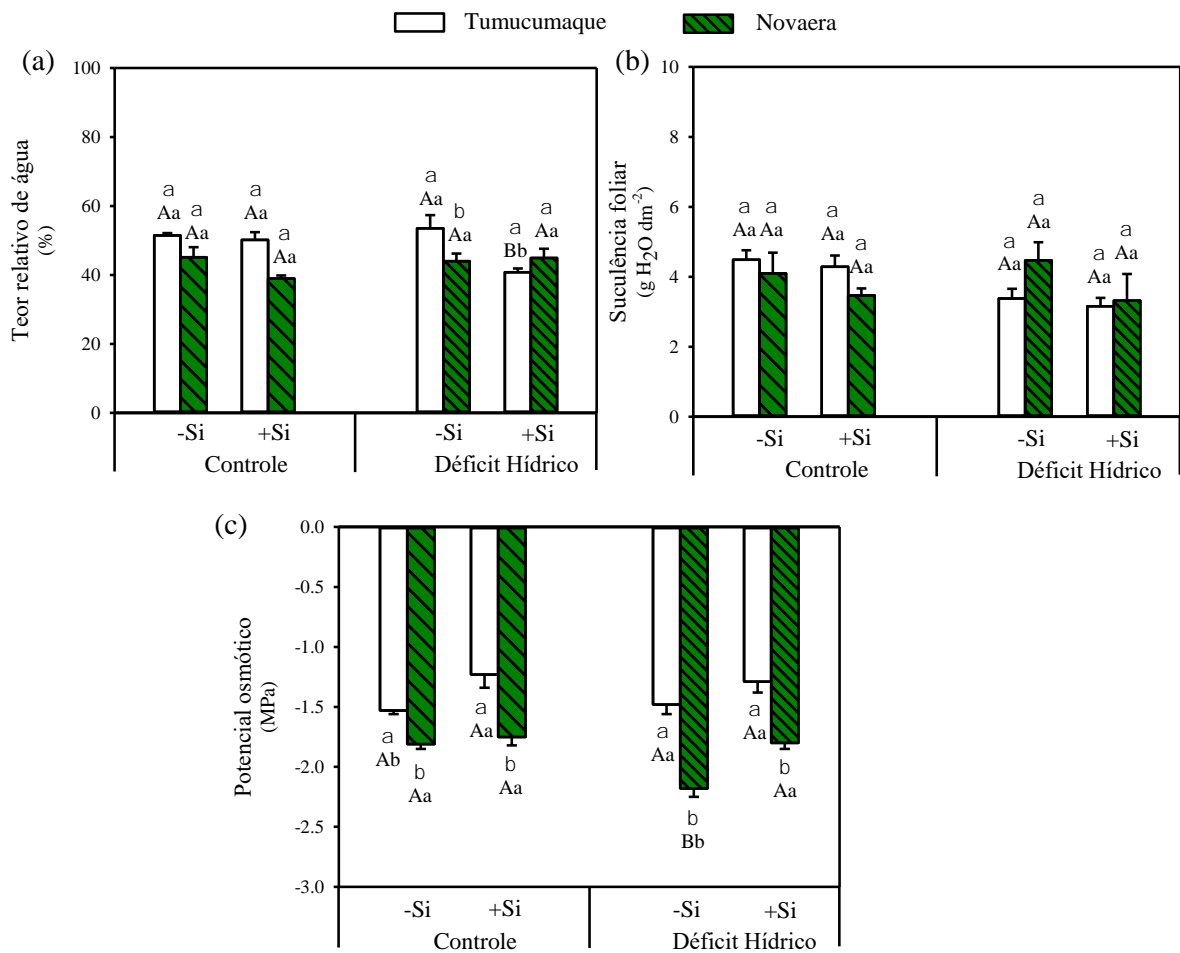


Figura 3. Teor relativo de água (a), suculência foliar (b) e potencial osmótico (c) nas cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2.

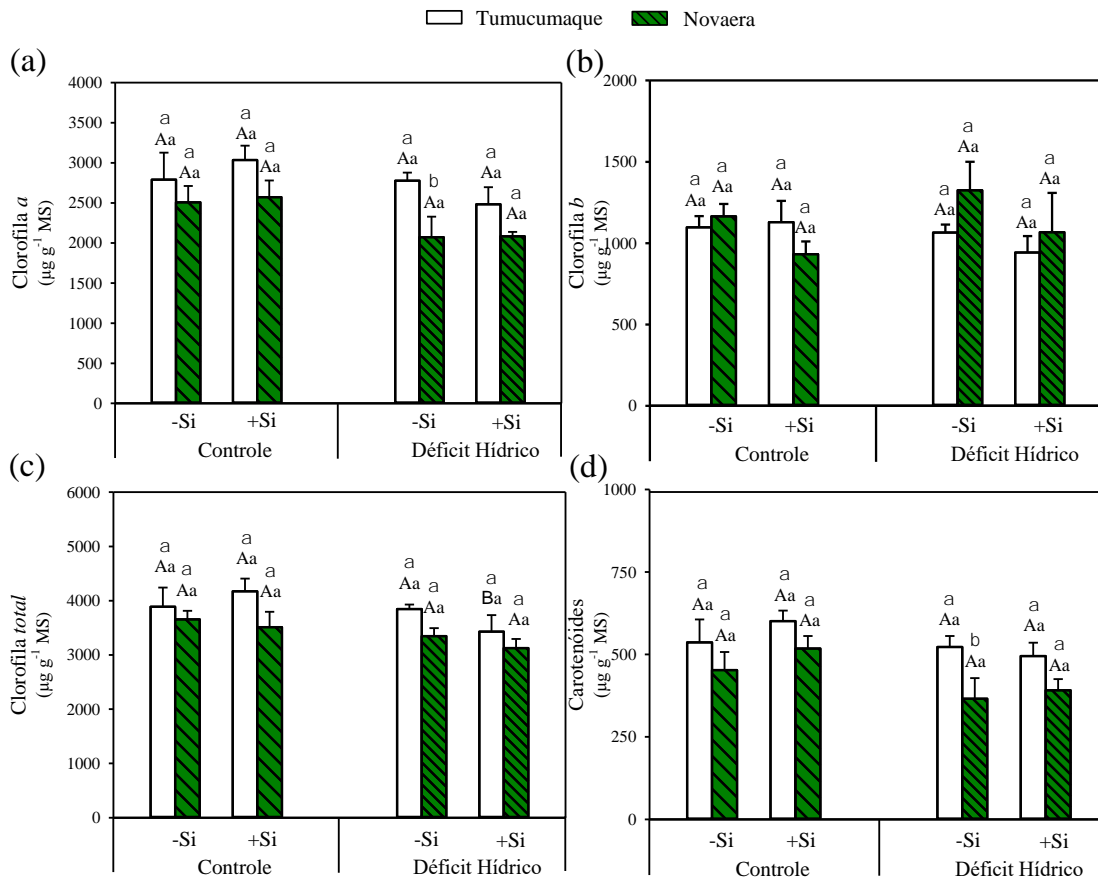


Figura 4. Clorofila *a* (a), clorofila *b* (b), clorofila *total* (c) e carotenóides (d) nas cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2.

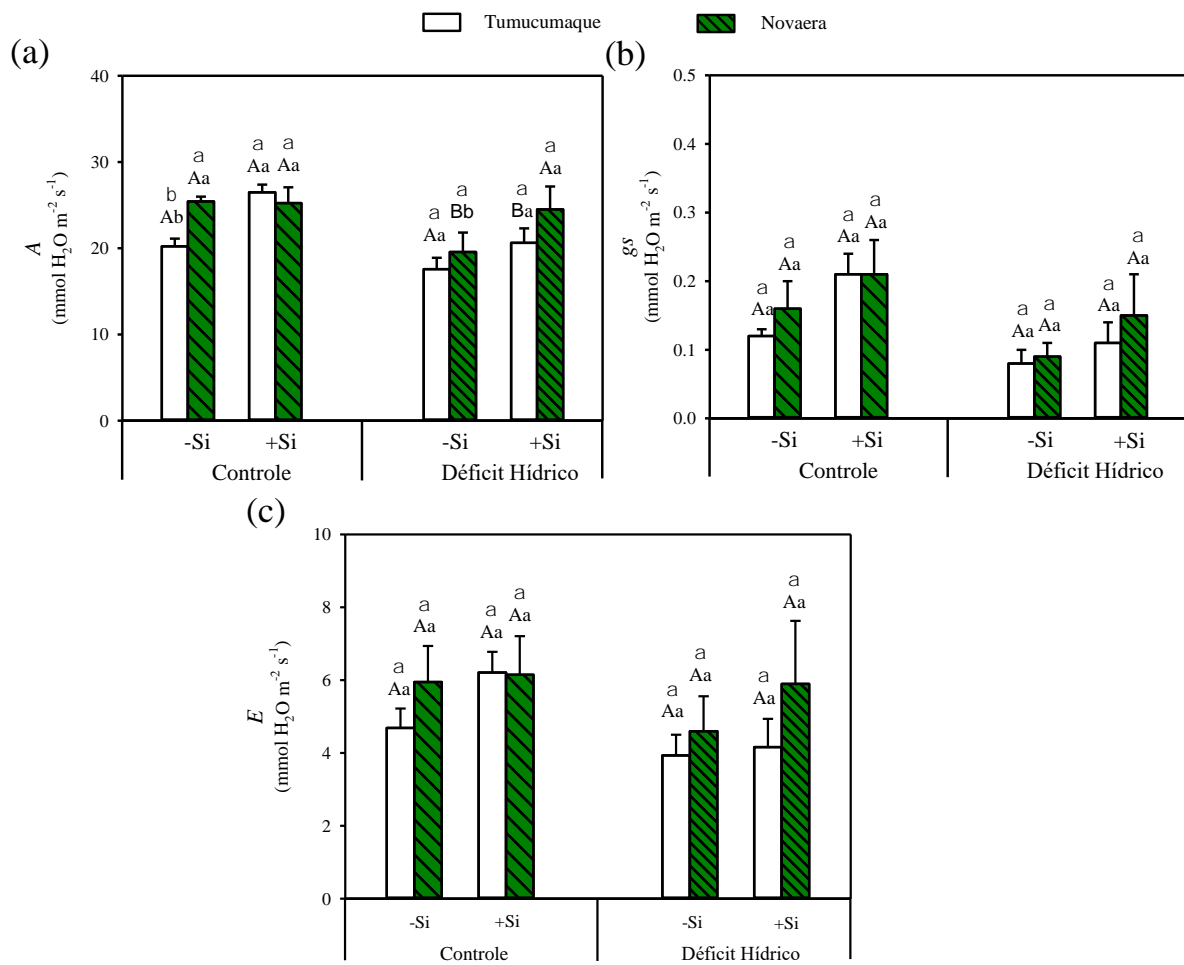


Figura 5. Fotossíntese líquida (A, a), condutância estomática (g_s , b) e taxa de transpiração (E, b) das cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2.

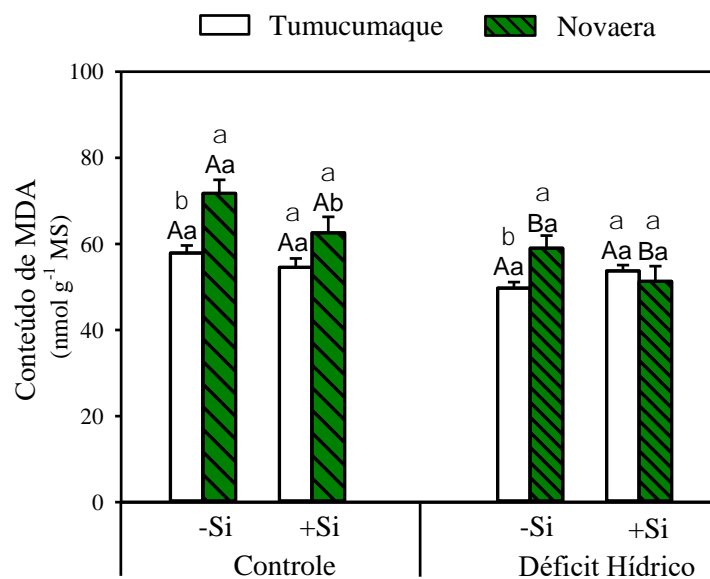


Figura 6. Conteúdo de Malondialdeído (MDA) nas cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2.

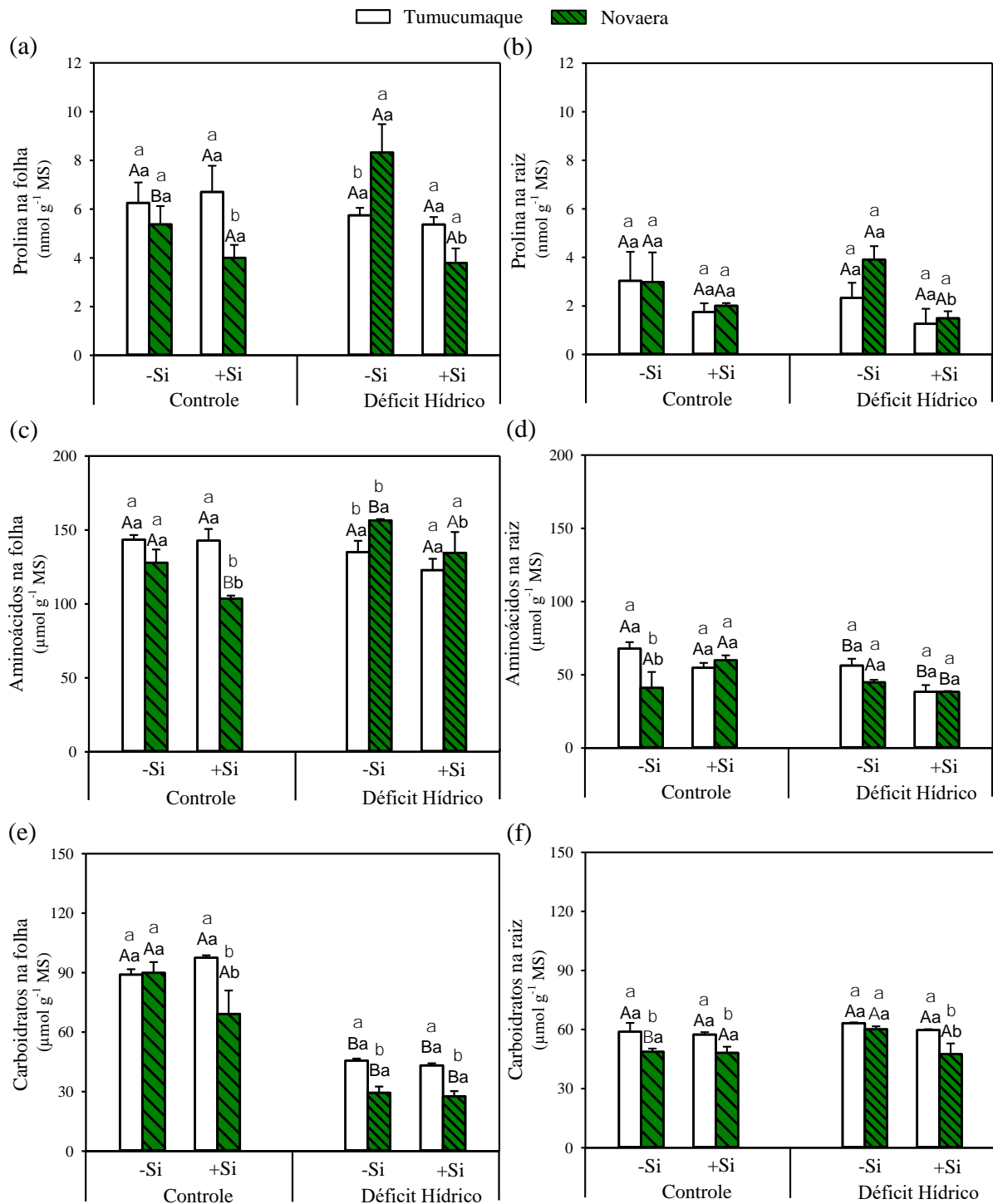


Figure 7. Prolina na folha (a) e raiz (b), aminoácidos livres na folha (c) e raiz (d) e carboidratos na folha (e) e raiz (f) nas cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2.

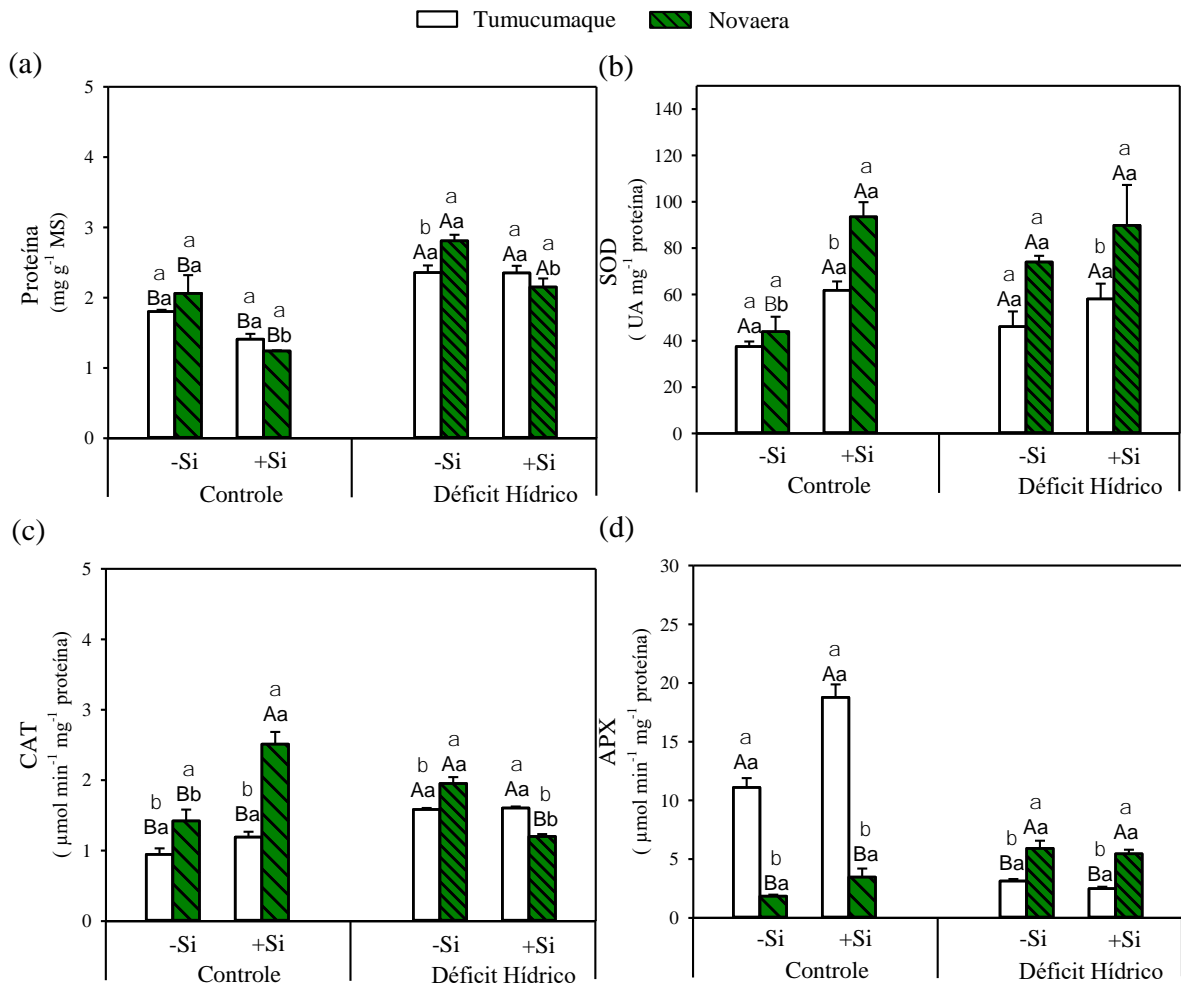


Figura 8. Teor de proteínas solúveis (a), superóxido dismutase (SOD) (b), catalase (CAT) (c) e ascorbato peroxidase (APX) (d) nas cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2.

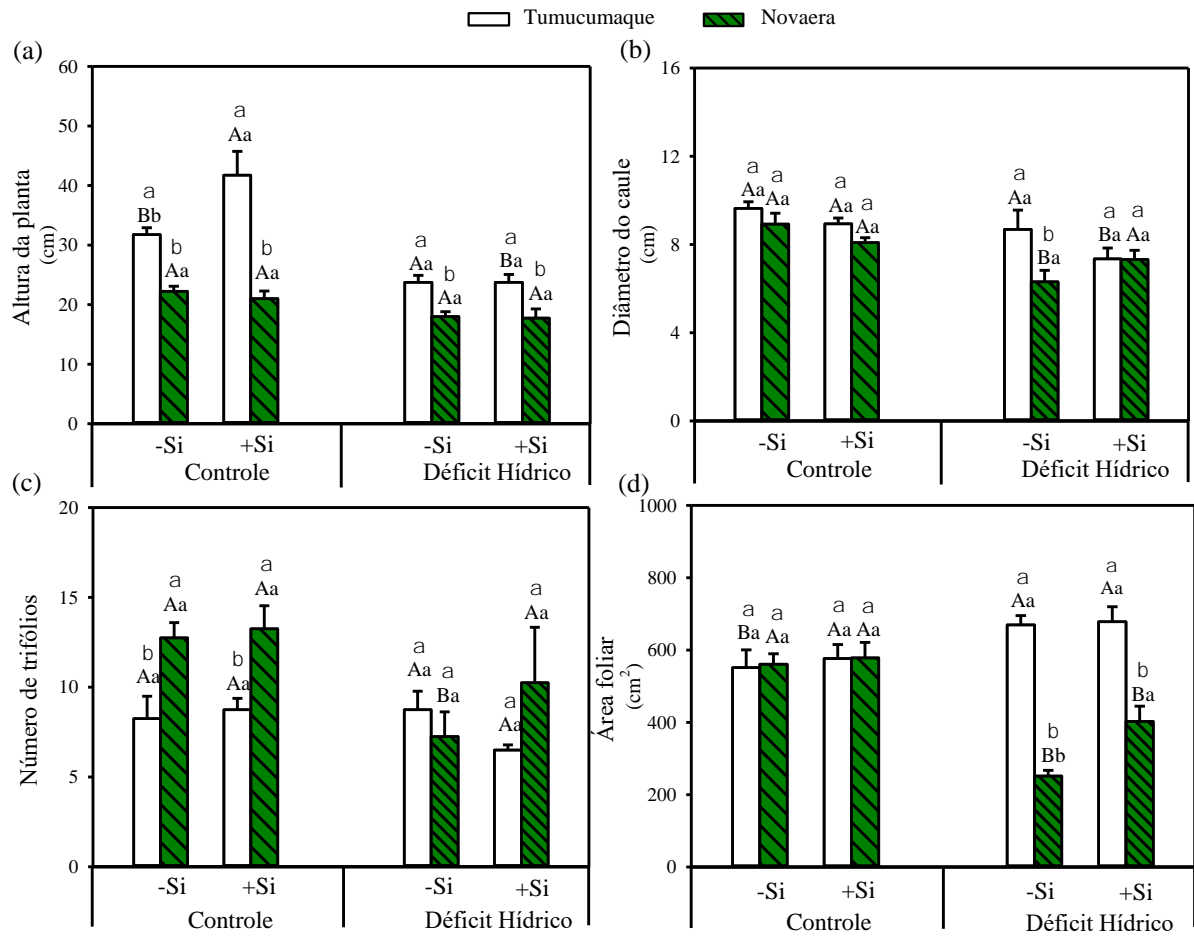


Figura 9. Altura da planta (a), diâmetro do caule (b), número de trifólios (c) e área foliar (d) das cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2.

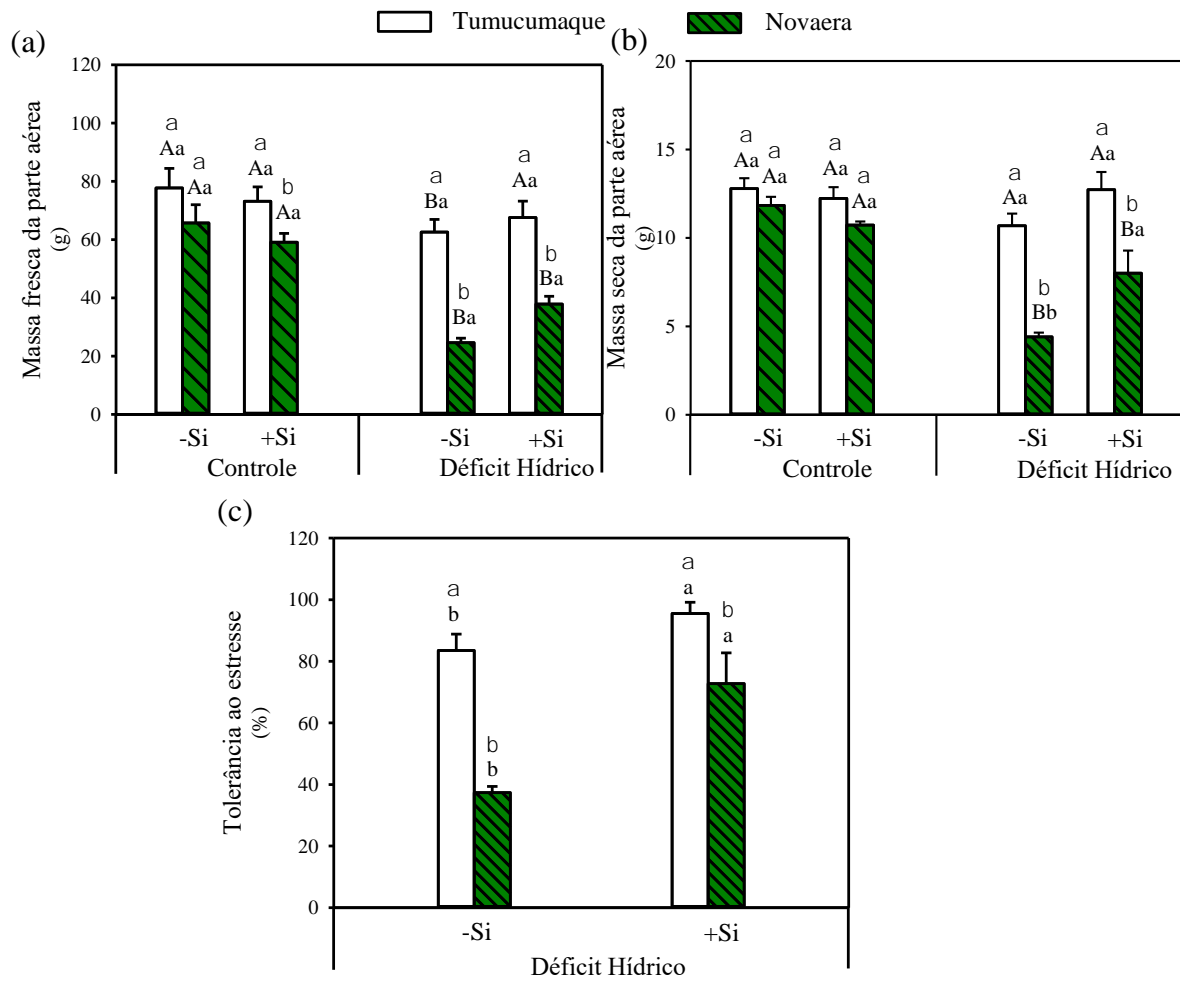


Figura 10. Massa fresca da parte aérea (a), massa seca da parte aérea (b) e tolerância ao estresse (c) das cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2. Os índices de tolerância ao estresse foram calculados conforme descrito no item 2.4 e representam os dados das plantas estressadas pela seca.

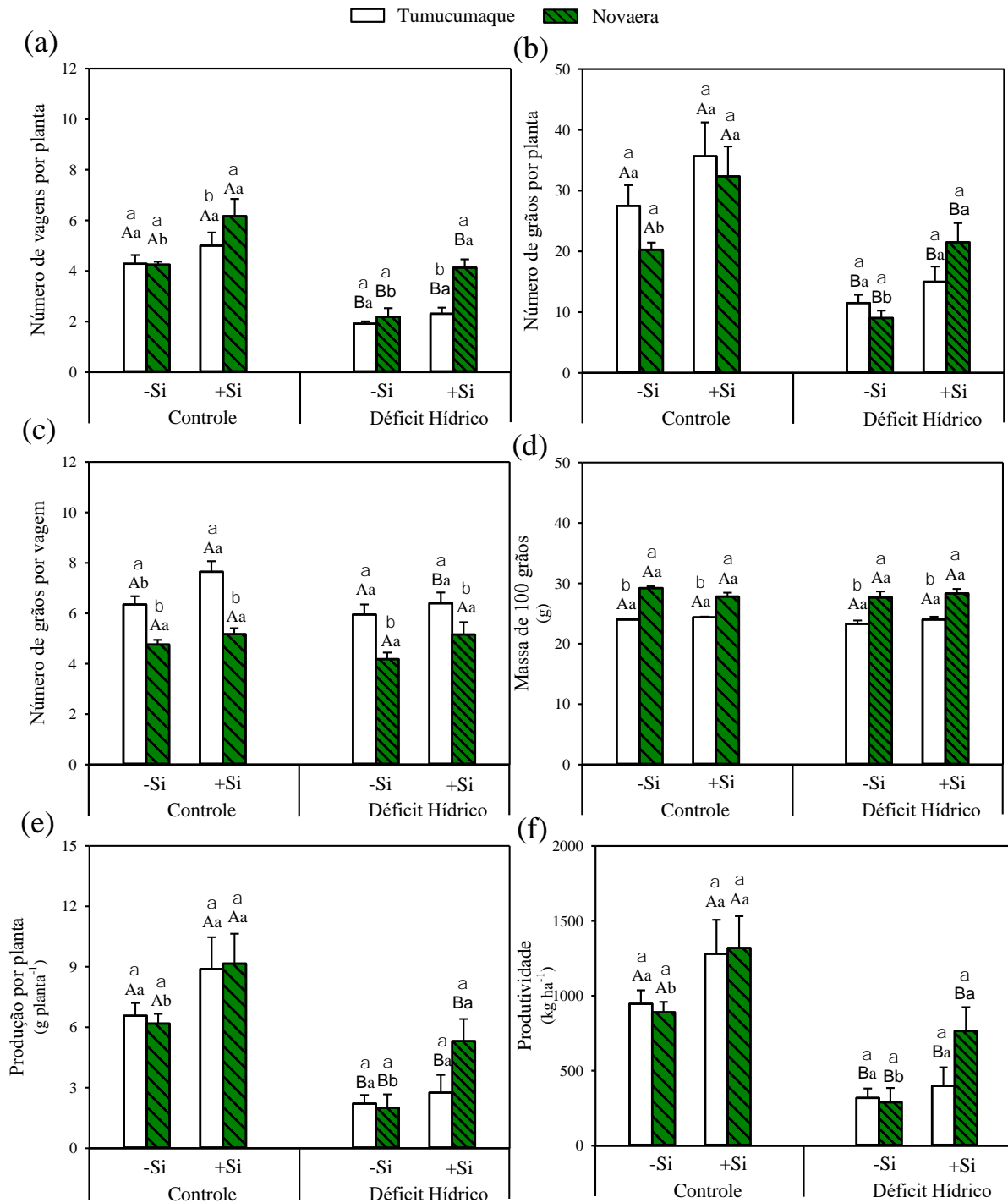


Figura 11. Número de vagens por planta, número de grãos por planta, número de grãos por vagem, massa de 100 grãos, produção por planta e produtividade de grãos das cultivares Tumucumaque e Novaera de feijão-caupi na ausência de Si (-Si) e com Si aplicado (+Si) sob controle (sem restrição hídrica) e déficit hídrico (seca). Detalhes estatísticos iguais aos da Figura 2.

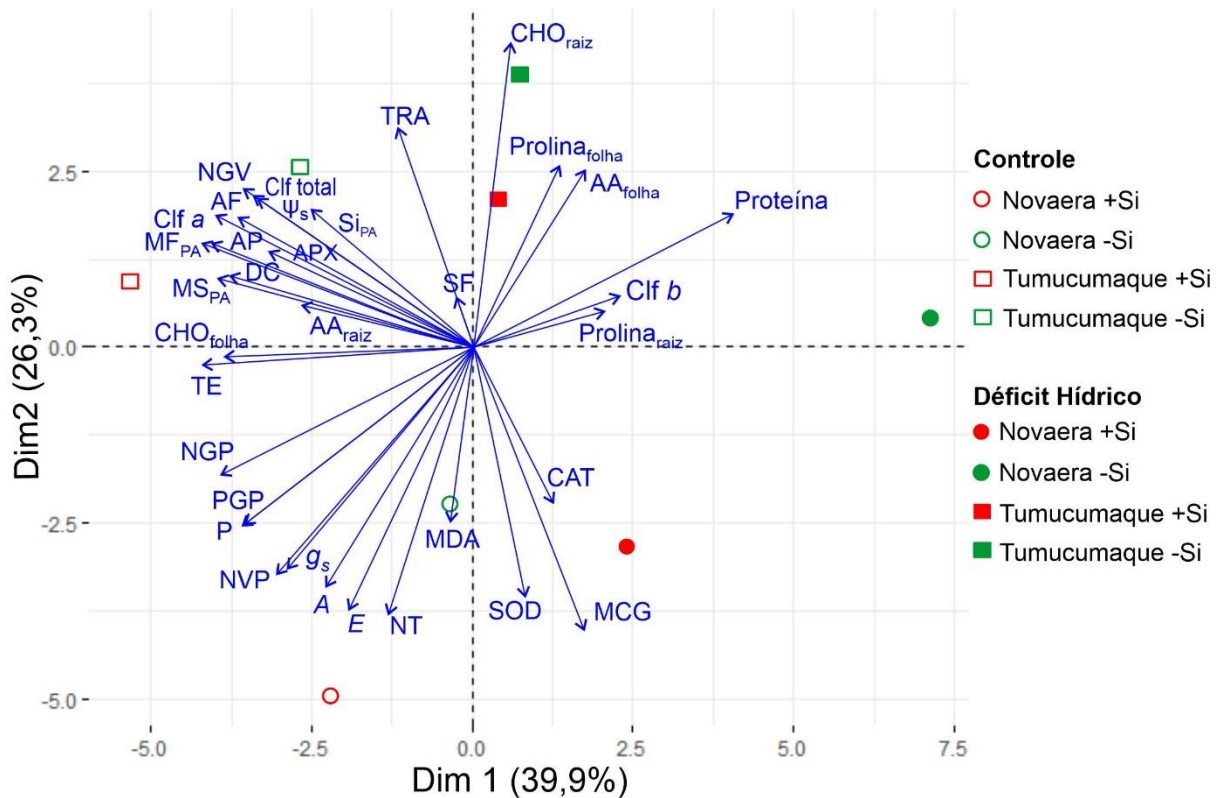


Figura 12. Gráfico biplot da análise de componentes principais (ACP) para as cultivares de feijão-caupi Tumucumaque e Novaera sob diferentes condições hídricas e níveis de Si. A variação percentual para cada componente principal é especificada nos eixos X e Y. Variáveis estudadas: rendimento de grãos (P), número de vagens por planta (NVP), número de grãos por planta (NGP), número de grãos por vagem (NGV), massa de cem grãos (MCG), produção de grãos por planta (PGP), altura da planta (AP), diâmetro do caule (DC), número de trifólios (NT), área foliar (AF), massa fresca da parte aérea (MFA), massa seca da parte aérea (MSA), tolerância ao estresse (TE), acúmulo de Si na parte aérea (Si_{PA}), suculência foliar (SF), teor relativo de água (TRA), potencial osmótico (Ψ_s), clorofila a (Clf a), clorofila b (Clf b), clorofila total (Clf total), carotenoides (Car), fotossíntese líquida (A), taxa de transpiração (E), condutância estomática (g_s), Malondialdeído (MDA), prolina na folha, prolina na raiz, carboidratos na folha (CHO_{folha}), carboidratos na raiz (CHO_{raiz}), aminoácidos na folha (AA_{folha}), aminoácidos na raiz (AA_{raiz}), proteína na folha, superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e ascorbato peroxidase (APX).

Tabela suplementar S1 - Resumo da análise de variância das variáveis estudadas: diâmetro do caule (DC), altura da planta (AP), número de trifólios (NT), área foliar (AF), massa fresca da parte aérea (MFPA), massa seca da parte aérea (MSPA), tolerância relativa ao estresse (TE), teor relativo de água (TRA%), suculência foliar (SF), potencial osmótico (Ψ_s), acúmulo de Si na parte aérea (Si-PA), clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*), clorofila *total* (Chl *total*), carotenoides (Car), fotossíntese líquida (*A*), taxa de transpiração (*E*), condutância estomática (*gs*), número de vagens por planta (NVP), número de grãos por planta (NGP), número de grãos por vagem (NGV), massa de 100 grãos (M100G), produção de grãos por planta (PGP) e produtividade de grãos (PG) de plantas de feijão-caupi das cultivares Tumucumaque e Novaera na ausência de Si (-Si) e aplicação de Si (+Si) via fertirrigação sob regime hídrico adequado (controle) e regime de restrição hídrica (déficit hídrico).

| Fonte de variação | Valor F | | | | | | | | | | | |
|-------------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| | DC | AP | NT | AF | MFPA | MSPA | TE | TRA% | SF | Ψ_s | Si-PA | Chl <i>a</i> |
| Condições hídricas (CH) | 18,63** | 42,12** | 5,86* | 6,77* | 37,74** | 32,33** | 97,76** | 0,15 ^{ns} | 2,45 ^{ns} | 4,18 ^{ns} | 0,17 ^{ns} | 6,83** |
| Cultivares (C) | 8,43** | 66,20** | 7,06* | 45,00** | 48,09** | 42,46** | 37,83** | 12,60** | 0,01 ^{ns} | 94,87** | 96,41** | 10,55** |
| Silício (Si) | 1,85 ^{ns} | 2,71 ^{ns} | 0,17 ^{ns} | 3,96 ^{ns} | 0,27 ^{ns} | 3,72 ^{ns} | 17,91** | 8,90** | 2,93 ^{ns} | 20,51** | 27,55** | 0,002* |
| CH x C | 0,39 ^{ns} | 12,84** | 2,54 ^{ns} | 47,98** | 9,47** | 17,07** | 37,83** | 3,56 ^{ns} | 3,62 ^{ns} | 3,79 ^{ns} | 21,58** | 0,39 ^{ns} |
| CH x Si | 0,78 ^{ns} | 3,04 ^{ns} | 0,003 ^{ns} | 1,32 ^{ns} | 4,72* | 12,49** | 17,91** | 0,45 ^{ns} | 0,16 ^{ns} | 1,04 ^{ns} | 21,48** | 1,08 ^{ns} |
| C x Si | 2,57 ^{ns} | 4,96* | 1,538 ^{ns} | 1,74 ^{ns} | 0,20 ^{ns} | 0,23 ^{ns} | 4,33* | 1,84 ^{ns} | 1,10 ^{ns} | 0,05 ^{ns} | 0,30 ^{ns} | 0,04 ^{ns} |
| CH x C x Si | 3,32* | 4,54* | 1,53* | 2,17* | 0,57* | 1,04* | 4,33* | 8,23** | 0,14 ^{ns} | 4,80* | 0,38** | 0,73* |
| CV (%) | 11,90 | 14,60 | 31,61 | 13,47 | 16,31 | 14,00 | 9,20 | 9,89 | 23,78 | 8,89 | 15,24 | 15,83 |
| Fonte de variação | Chl <i>b</i> | Chl <i>total</i> | Car | <i>A</i> | <i>E</i> | <i>gs</i> | NVP | NGP | NGV | M100G | PGP | PG |
| Condições hídricas (CH) | 0,04 ^{ns} | 4,88* | 6,85* | 10,93** | 2,41 ^{ns} | 5,99* | 78,45** | 49,17** | 5,20* | 1,59 ^{ns} | 50,42* | 50,42* |
| Cultivares (C) | 0,49 ^{ns} | 6,41* | 11,26** | 4,61* | 1,62 ^{ns} | 0,85 ^{ns} | 9,54** | 0,60 ^{ns} | 51,11** | 105,15** | 0,73 ^{ns} | 0,73 ^{ns} |
| Silício (Si) | 2,5 ^{ns} | 0,54 ^{ns} | 1,01 ^{ns} | 9,48** | 1,32 ^{ns} | 5,09 ^{ns} | 22,98** | 18,67** | 10,05** | 0,04 ^{ns} | 12,32* | 12,32* |
| CH x C | 2,02 ^{ns} | 0,01 ^{ns} | 0,53 ^{ns} | 0,17 ^{ns} | 0,18 ^{ns} | 0,09 ^{ns} | 0,85 ^{ns} | 3,03 ^{ns} | 1,12 ^{ns} | 0,01 ^{ns} | 0,89 ^{ns} | 0,89 ^{ns} |
| CH x Si | 0,24 ^{ns} | 1,35 ^{ns} | 1,06 ^{ns} | 0,17 ^{ns} | 0,01 ^{ns} | 0,12 ^{ns} | 0,08 ^{ns} | 0,26 ^{ns} | 0,08 ^{ns} | 2,04 ^{ns} | 0,30 ^{ns} | 0,30 ^{ns} |
| C x Si | 1,22 ^{ns} | 0,11 ^{ns} | 0,18 ^{ns} | 0,99 ^{ns} | 0,01 ^{ns} | 0,08 ^{ns} | 7,02* | 2,36 ^{ns} | 0,13 ^{ns} | 1,11 ^{ns} | 1,71 ^{ns} | 1,71 ^{ns} |
| CH x C x Si | 0,12 ^{ns} | 0,86** | 0,17* | 3,34* | 0,71 ^{ns} | 0,44 ^{ns} | 0,10* | 0,36* | 2,06* | 1,08* | 0,64** | 0,64** |
| CV (%) | 23,44 | 13,07 | 18,55 | 12,45 | 33,37 | 45,20 | 19,37 | 27,42 | 12,27 | 4,59 | 34,20 | 34,20 |

** = Significativo ao nível de significância de 0,01. * = Significativo ao nível de significância de 0,05. ns = não significativo pelo teste F ($p > 0,05$). CV = coeficiente de variação.

Tabela suplementar S2 - Resumo da análise de variância das variáveis estudadas: aminoácidos na folha (AAF), aminoácidos na raiz (AAR), carboidratos na folha (CHF), carboidratos na raiz (CHR), prolina na folha, prolina na raiz, proteína, superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX) e malondialdeído (MDA) de plantas de feijão-caupi das cultivares Tumucumaque e Novaera na ausência de Si (-Si) e aplicação de Si (+Si) via fertirrigação sob regime hídrico adequado (controle) e regime de restrição hídrica (déficit hídrico).

| Fonte de variação | Valor F | | | | | | | | | | |
|-------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|----------|
| | MDA | AAF | AAR | CHF | CHR | Prolina folha | Prolina raiz | Proteína | SOD | CAT | APX |
| Condições hídricas (CH) | 16.68** | 2.30 | 13.18** | 182.45** | 4.09 ^{ns} | 0.16 ^{ns} | 0.16 ^{ns} | 57.77** | 0.59 ^{ns} | 0.64 ^{ns} | 105.62** |
| Cultivares (C) | 12.61** | 1.12 ^{ns} | 4.01 ^{ns} | 16.08** | 16.50** | 1.37 ^{ns} | 1.09 ^{ns} | 0.67 ^{ns} | 15.81** | 28.28** | 112.75** |
| Silício (Si) | 4.03 ^{ns} | 8.34 ^{ns} | 0.97 ^{ns} | 1.23 ^{ns} | 4.45* | 6.98* | 9.01** | 20.47** | 17.48** | 3.34 ^{ns} | 21.30** |
| CH x C | 3.42 ^{ns} | 18.53** | 1.20 ^{ns} | 0.08 ^{ns} | 0.23 ^{ns} | 4.32 ^{ns} | 0.69 ^{ns} | 0.14 ^{ns} | 0.73 ^{ns} | 30.57** | 292.32** |
| CH x Si | 1.17 ^{ns} | 0.20 ^{ns} | 3.22 ^{ns} | 0.29 ^{ns} | 2.75 ^{ns} | 3.26 ^{ns} | 0.40 ^{ns} | 1.76 ^{ns} | 3.46 ^{ns} | 38.93** | 34.67** |
| C x Si | 4.69* | 2.69 ^{ns} | 7.47* | 3.72 ^{ns} | 0.94 ^{ns} | 7.32* | 0.28 ^{ns} | 6.70* | 2.88 ^{ns} | 0.04 ^{ns} | 10.90** |
| CH x C x Si | 0.51 ^{ns} | 0.46 ^{ns} | 3.32 ^{ns} | 4.08 ^{ns} | 1.37 ^{ns} | 1.11 ^{ns} | 0.74 ^{ns} | 0.28 ^{ns} | 0.13 ^{ns} | 23.96** | 12.38** |
| CV (%) | 9.93 | 10.83 | 19.97 | 17.01 | 10.88 | 27.36 | 57.68 | 14.54 | 28.07 | 15.08 | 19.21 |

** = Significativo ao nível de significância de 0,01. * = Significativo ao nível de significância de 0,05. ns = não significativo pelo teste F ($p > 0,05$). CV = coeficiente de variação.