



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA/FITOTECNIA

MARIA LÍLIAN DOS SANTOS SILVA

**RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS JOVENS DE
ARROZ TRATADAS COM SILÍCIO SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO**

FORTALEZA

2015

MARIA LÍLIAN DOS SANTOS SILVA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS JOVENS DE ARROZ
TRATADAS COM SILÍCIO SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia/Fitotecnia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Fitotecnia. Área de concentração: Grandes culturas.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Bosco de Oliveira

FORTALEZA

2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- S581r Silva, Maria Lílian dos Santos.
Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas jovens de arroz tratadas com silício submetidas ao estresse salino / Maria Lílian dos Santos Silva. – 2015.
79 f. : il.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Fitotecnia), Fortaleza, 2015.
Orientação: Prof. Dr. Alexandre Bosco de Oliveira .
1. Oryza sativa (L.). 2. Salinidade. 3. Silício. 4. Estresse. I. Título.

CDD 630

MARIA LÍLIAN DOS SANTOS SILVA

RESPOSTAS FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS DE PLANTAS JOVENS DE ARROZ
TRATADAS COM SILÍCIO SUBMETIDAS AO ESTRESSE SALINO

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia/Fitotecnia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Fitotecnia. Área de concentração: Grandes culturas.

Aprovada em ___/___/_____

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Alexandre Bosco de Oliveira (Orientador)
Universidade Federal do Ceará – (UFC)

Prof. Dr. Alek Sandro Dutra
Universidade Federal do Ceará – (UFC)

Dr. Marlos Alves Bezerra
Embrapa Agroindústria Tropical

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pelo seu infinito amor e misericórdia ao me conceder mais esta conquista.

Aos meus pais, José João da Silva e Antonia Lucilene dos Santos pelo amor incondicional, pelas orações, confiança e carinho de sempre.

As minhas irmãs, Maria Lucia dos Santos e Maria Lidiane dos Santos Silva por me acompanharem nessa jornada e pelo incentivo que me deram.

A minha irmã gêmea, amiga e companheira, Maria Liliane dos Santos Silva, por tudo que passamos juntas e pela força que me deu durante todo esse tempo.

Ao meu querido namorado, Jadis Jale, pelo companheirismo e amor, e por sempre me manter forte perante as dificuldades.

Ao professor Joaquim Enéas Filho pelo apoio, incentivo e valiosa orientação durante essa etapa da minha formação acadêmica.

Ao meu Orientador, professor Alexandre Bosco de Oliveira pela confiança depositada em mim, apoio, paciência e dedicação para realização deste trabalho.

À Viviane Ruppenthal, pelo tempo dedicado a mim, companheirismo, apoio e amizade.

Ao professor Enéas Gomes Filho pela convivência e disponibilização de equipamentos e materiais para realização das análises.

As meus amigos da Pós graduação em Fitotecnia/Agronomia, Vanuza Xavier, Kadson Frutuoso, Wanderson Salomão, Priscila Bezerra, por todos os momentos que passamos e pela amizade que construímos nesse período.

A todos os companheiros do Laboratório de Fisiologia Vegetal I e II, pela convivência e ajuda direta ou indireta durante a realização deste trabalho.

A Universidade Federal do Ceará pela minha formação e a Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP) pela bolsa de mestrado concedida contribuindo para execução dessa pesquisa.

A todos que de alguma forma contribuíram para a concretização deste trabalho. Muito obrigada!

RESUMO

Efeitos benéficos da adubação com silício têm sido observados em várias espécies vegetais, especialmente quando estas estão submetidas a estresse biótico ou abiótico. Dentre os fatores abióticos, a salinidade dos solos tem se constituído em um dos mais sérios problemas para a agricultura irrigada em diversas partes do mundo. Esse estudo teve como objetivo analisar a influência do silício em plantas de arroz submetidas a níveis crescente de salinidade. As plantas foram cultivadas em solução nutritiva contendo NaCl e Si em casa de vegetação pertencente ao Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, da Universidade Federal do Ceará. O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado com quatro repetições, em esquema fatorial de 3 x 3, sendo utilizado três níveis de NaCl (0, 50 e 100 mM) e três níveis de Si (0, 2 e 4,0 mM). Após 15 e 30 dias do início da aplicação dos tratamentos analisou-se: crescimento, trocas gasosas, teor de clorofila e carotenóides, análises de solutos orgânicos e inorgânicos e a atividade das enzimas no estresse oxidativo (SOD, CAT, APX e GPX). A salinidade reduziu todas as variáveis de crescimento analisados, enquanto o silício foi capaz de atenuar essas reduções no nível intermediário de salinidade. O estresse salino reduziu as trocas gasosas das plantas enquanto o Si atenuou essas quedas somente no nível mais elevado de salinidade. Os íons Na⁺ e Cl⁻ foram aumentados e os teores de K⁺ e NO₃⁻ reduzidos nas folhas e raízes das plantas submetidas a salinidade, com o Si atenuando o acúmulo excessiva de Na⁺ e Cl⁻ na parte aérea das plantas aos 30 dias. Os carboidratos solúveis aumentaram com a salinidade, com quase nenhum efeito da nutrição com silício. O sistema antioxidante enzimático das plantas supridas com 2 mM Si foi mais eficiente, especialmente com a atividade das enzimas CAT, APX e GPX, colaborando para a tolerância das plantas ao estresse salino.

Palavras-chave: *Oryza sativa* (L.). Salinidade. Silício. Estresse.

ABSTRACT

Beneficial effects of fertilization with silicon have been observed in several plant species, especially when they are subjected to biotic and abiotic stress. Among the abiotic factors, the salinity of the soil has constituted one of the most serious problems for irrigated agriculture in many parts of the world. This study aimed to analyze the influence of silicon in rice plants subjected to increasing levels of salinity. Plants were grown in nutrient solution containing NaCl and Si levels corresponding in a greenhouse of the Department of Biochemistry and Molecular Biology of the Federal University of Ceará. The experimental design was completely randomized with four replications, in a factorial 3 x 3, being used three levels of NaCl (0, 50 and 100 mM) and three levels of Si (0, 2 and 4.0 mM). After 15 and 30 days of the beginning of the application of the treatments analyzed: growth, gas exchange, chlorophyll and carotenoids, organic and inorganic solutes analysis and the activity of enzymes in oxidative stress (SOD, CAT, APX and GPX). Salinity reduced all growth variables analyzed, however the silicon was able to increase them as much in control as conditions in salt stress conditions. Si 4 mM gave significant increases in photosynthesis and chlorophyll b parameters of plants subjected to 100 mM NaCl in the two times of exposure to salt. The Na⁺ ions, Cl⁻ were increased by salt stress in leaves and roots, while K⁺ and NO₃⁻ ions were reduced, being only 15 days NO₃⁻ stress. However, plants growing in Si - to 2 mM had the lowest levels of Cl in the leaves under the two levels of salt stress and the two exposure times. The higher concentration of silicon in the middle of the reduced levels of Na⁺ only 30 days sheets when subjected to 100 mM NaCl and favored NO₃⁻ increase in stressed plants. Overall the Si increased the proline content in plants under salt stress at 15 days of exposure to salt and provided increases in soluble proteins. The enzymatic antioxidant system of plants supplied with Si was more efficient, especially with the action of enzymes CAT, APX and GPX, contributing to the resistance of plants to abiotic stresses. Supplementation with Si was able to mitigate the effects of the salinity in rice plants.

Keywords: *Oryza sativa* (L.). Salinity. Silicon. Stress.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 -** Massa seca da parte aérea e das raízes e a relação entre a massa seca da parte aérea e das raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade..... 37
- Figura 2 -** Área foliar de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4mM de Si ,sob diferentes níveis de salinidade..... 39
- Figura 3 -** Altura de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si sob diferentes níveis de salinidade..... 40
- Figura 4 -** Condutância estomática, transpiração, fotossíntese líquida e concentração interna de CO₂ de plantas de arroz aos 15 dias de estresse e nutridas com 0, 2e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade..... 42
- Figura 5 -** Teores foliares de clorofilas *a*, *b* e *total* e carotenóides de plantas de arroz aos 15 dias e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade..... 44
- Figura 6 -** Extravazamento de eletrólitos na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade..... 46
- Figura 7 -** Teores de Na⁺, K⁺ e relação Na⁺/K⁺ na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade..... 47
- Figura 8 -** Teores de Na⁺, K⁺ e relação Na⁺/K⁺ na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si , sob diferentes níveis de salinidade..... 48
- Figura 9 -** Teores de Cl⁻, NO₃⁻ e relação Cl⁻/NO₃⁻ na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade..... 51

Figura 10 - Teores de Cl^- , NO_3^- e relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	52
Figura 11 - Teores de carboidratos na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	54
Figura 12 - Teores de N-aminossolúveis na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	55
Figura 13 - Teores de prolina livre na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	56
Figura 14 - Teores de proteínas solúveis na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	58
Figura 15 - Atividade da Dismutase do Superóxido (SOD) na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	59
Figura 16 - Atividade da catalase (CAT) na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	61
Figura 17 - Atividade da peroxidase do ascorbato (APX) na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	62
Figura 18 - Atividade da peroxidase do guaiacol (GPX) na parte aérea e raízes de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0, 2 e 4 mM de Si, sob diferentes níveis de salinidade.....	64

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	REVISÃO DE LITERATURA	14
2.1	Cultura de arroz	14
2.2	O problema da salinidade na agricultura	16
2.3	Respostas das plantas aos efeitos provocados pela salinidade	17
2.3.1	<i>Salinidade e crescimento vegetativo</i>	17
2.3.2	<i>Salinidade e parâmetros fotossintéticos</i>	18
2.3.3	<i>Salinidade e solutos inorgânicos</i>	19
2.3.4	<i>Salinidade e o acúmulo de solutos orgânicos</i>	20
2.3.5	<i>Salinidade e o estresse oxidativo</i>	21
<u>2.3.5.1</u>	<u><i>Mecanismo enzimático de eliminação das EROs</i></u>	<u>22</u>
2.4	Silício	24
2.4.1	<i>Silício no solo</i>	24
2.4.2	<i>Silício na Planta</i>	25
2.4.3	<i>Importância do silício para a cultura do arroz</i>	26
3	MATERIAL E METODOS	28
3.1	Semeadura e condições de cultivo	28
3.2	Coleta das plantas e análise de crescimento	29
3.3	Parâmetros fotossintéticos	29
3.4	Determinação dos teores de clorofila e carotenóides	29
3.5	Extravazamento de eletrólitos	30
3.6	Determinação de solutos inorgânicos	30
3.6.1	<i>Preparo dos extratos</i>	30
3.6.2	<i>Teores de Na⁺ e K⁺</i>	30
3.6.3	<i>Teores de Cl⁻</i>	31
3.6.4	<i>Teores de NO₃⁻</i>	31
3.7	Determinação de solutos orgânicos	31
3.7.1	<i>Preparo dos extratos</i>	31
3.7.2	<i>Carboidratos solúveis</i>	32
3.7.3	<i>N-aminossolúveis</i>	32
3.7.4	<i>Prolina livre</i>	32

3.7.5	<i>Proteínas solúveis</i>	33
3.8	Atividade das enzimas antioxidantes	33
3.8.1	<i>Preparo dos extratos</i>	33
3.8.2	<i>Atividade da Dismutase do Superóxido (SOD)</i>	34
3.8.3	<i>Atividade da Catalase (CAT)</i>	34
3.8.4	<i>Atividade da Peroxidase do Ascorbato (APX)</i>	34
3.8.5	<i>Atividade da Peroxidase do Guaiacol (GPOD)</i>	35
3.9	Delineamento experimental e análise estatística	35
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	36
4.1	Análises de crescimento	36
4.2	Trocas gasosas	41
4.3	Teores de clorofila e carotenoides	42
4.4	Extravazamento de eletrólitos	45
4.5	Solutos inorgânicos	46
4.5.1	<i>Teores de Na⁺, K⁺ e relação Na⁺/K⁺</i>	46
4.5.2	<i>Teores de Cl⁻, NO₃⁻ e relação Cl⁻/NO₃⁻</i>	50
4.6	Solutos orgânicos	53
4.6.1	<i>Carboidratos solúveis</i>	53
4.6.2	<i>N-aminossolúveis</i>	54
4.6.3	<i>Prolina livre</i>	56
4.6.4	<i>Proteínas solúveis</i>	57
4.7	Atividade das enzimas antioxidantes	59
4.7.1	<i>Atividade da Dismutase do Superóxido (SOD)</i>	59
4.7.2	<i>Atividade da Catalase (CAT)</i>	60
4.7.3	<i>Atividade da Peroxidase do Ascorbato (APX)</i>	61
4.7.4	<i>Atividade da Peroxidase do Guaiacol (GPOD)</i>	63
5	CONCLUSÕES	65
	REFERÊNCIAS	66

1 INTRODUÇÃO

Entre as culturas anuais, o arroz é um dos cereais mais importantes no mundo, pois constitui a dieta básica de mais de 50% da população mundial com grande destaque do ponto de vista econômico e social. A importância da cultura do arroz para o Brasil, junto com o feijão já é conhecida e aumenta à medida que cresce o contingente populacional brasileiro (FAGERIA *et al.*, 2008),

Assim como toda cultura agrícola, a produção de arroz é influenciada por um grande número de fatores ambientais. Alguns desses não são passíveis de manejo, como clima; enquanto outros, como solo e água, podem ser manejados para permitir o melhor desempenho da cultura.

Dentre os fatores abióticos, a salinidade dos solos tem se constituído em um dos mais sérios problemas para a agricultura irrigada em diversas partes do mundo. Atualmente a salinidade é um fato crescente mundialmente, e notável em regiões áridas e semi-áridas, decorrente das condições edafoclimáticas e da agricultura irrigada (JUNIOR *et al.*, 2010). De forma comum, a salinidade do solo afeta a germinação e a estrutura das plantas, bem como seu desenvolvimento vegetativo, reduzindo assim a produtividade e, nos casos mais elevados, levando à morte absoluta das plantas (KLAFKER, 2008).

Para sobreviverem ao estresse salino, as plantas utilizam vários mecanismos bioquímicos e fisiológicos (IYENGAR; REDDY, 1996). Tais estratégias incluem o acúmulo seletivo ou a exclusão de íons, o controle na absorção dos íons pelas raízes e seu transporte para as folhas, a compartimentalização dos íons nas células ou na planta como um todo, síntese de solutos compatíveis, mudanças na rota fotossintética, alteração na estrutura das membranas, indução de enzimas antioxidantes e hormônios vegetais (PARIDA; DAS, 2005).

A eliminação dos efeitos da salinidade no solo e nas plantas pelos métodos tradicionais pode ser temporária e insatisfatória em regiões com limitações quanto à quantidade e qualidade da água disponível. Diante disto, têm-se buscado técnicas de caráter duradouro, como a seleção de espécies tolerantes à salinidade (SILVA *et al.*, 2000), ou emprego de agentes químicos (MELLONI *et al.*, 2000; MIRANDA, 2000; MIRANDA *et al.*, 2002), que possam proteger as plantas contra os efeitos tóxicos do NaCl, como preconizaram Ahmad (1987), Bradbury e Ahmad (1990) e Liang *et al.* (1996), ao verificarem que a aplicação do silício estimulou o crescimento de plantas de trigo, algaroba e cevada, cultivadas em meio salino.

O silício não é considerado parte do grupo de nutrientes essenciais ou funcionais do ponto de vista fisiológico para o crescimento e desenvolvimento das plantas, entretanto, a sua absorção traz inúmeros benefícios, principalmente ao arroz. Isto mostra a essencialidade agrônômica desse elemento para um aumento e ou produção sustentável desta cultura (BARBOSA FILHO *et al.*, 2001).

Assim, diante da importância social e econômica da cultura do arroz a nível mundial e para o Brasil, e sabendo-se que, muitas vezes as safras da cultura são prejudicadas pelo excesso de sal existente no solo e na água de irrigação, torna-se necessária a realização de pesquisas que visem a melhor compreensão de estratégias de manejo, como o uso de fertilização silicatada e a obtenção de informações sobre os mecanismos fisiológicos e bioquímicos de tolerância à salinidade.

Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivo avaliar a influência da aplicação de silício no crescimento, metabolismo bioquímico e fotossintético em plantas de arroz submetidas à salinidade.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Cultura do Arroz

O arroz é uma planta monocotiledónea da família das gramíneas (*Poaceae*), e é uma das mais antigas espécies cultivadas, ocupando aproximadamente 10% do solo agricultável do planeta (BARIGOSSI *et al.*, 2004). Considera-se que o arroz cultivado foi domesticado a partir do arroz selvagem (*Oryza rufipogon*) milhares de anos atrás, mas há debates em torno da origem e do processo de domesticação, sendo o sudeste asiático apontado como o local de origem. O arroz foi provavelmente o principal alimento e a primeira planta cultivada na Ásia havendo referência na literatura chinesa de seu cultivo há cerca de 5000 anos (PITOMBEIRA, 2006).

É uma gramínea anual que se desenvolve em vários ambientes, sendo mais propícia em zonas quentes e úmidas. Todavia, adapta-se a outros tipos de clima, mas, por se tratar de uma planta semiaquática, requer uma quantidade abundante de água para se desenvolver e ter maior produtividade (FREITAS, 2010).

É a principal fonte de alimentação para cerca de dois terços da população mundial, segundo estimativas, até 2050, haverá uma demanda para atender ao dobro desta população (AZAMBUJA *et al.*, 2004). Destaca-se pela produção e área de cultivo, desempenhando importante influência no desenvolvimento sócio-econômico. Ao todo, são 15 mil produtores que empregam diretamente 232 mil pessoas no cultivo de 2,97 milhões de hectares de arroz no Brasil (INTERARROZ, 2008; IRGA, 2008).

O arroz é considerado como importante fonte de energia, devido à alta concentração de amido, proteínas, vitaminas e minerais, além de possuir baixo teor de lipídios. Sendo um dos principais alimentos da dieta nos países em desenvolvimento, o arroz é responsável por fornecer, em média, 715 kcal per capita por dia, o que equivale a 27% dos carboidratos, 20% das proteínas e 3% dos lipídios na alimentação diária (KENNEDY *et al.*, 2002).

A cultura do arroz é o quarto produto agrícola mais produzido no mundo, atrás apenas da soja, do trigo e do milho. A Ásia é o maior produtor mundial (90,5%), seguido das Américas (5,9%), África (3,0%), Europa (0,5%) e Oceania (0,1%) (AGRIANUAL, 2011).

O Brasil figura entre os dez países onde mais se produz arroz, sendo China e Índia os maiores produtores. Com uma produção nacional anual de arroz em casca de aproximadamente 11,5 milhões de toneladas, produzidas numa área maior que dois milhões

de hectares, o Brasil destaca-se como o nono maior produtor mundial de arroz e o primeiro quando se excetua a Ásia (AGRIANUAL, 2011).

Para a próxima safra brasileira 2014/15 de arroz, a produção média deverá ser 2,3% superior em relação à safra 2013/14, alcançando 12.397,2 milhões de toneladas e aumento de 3,5% na produtividade média, quando comparada com a safra anterior, chegando ao índice de 5.289 kg/ha (CONAB,2015).

A produção de arroz no Nordeste em 2013 alcançou o volume de 914.600 toneladas, representando 7,5% do total produzido no País. Dentre os estados do Nordeste, o Maranhão se destaca com a participação de 72% do arroz produzido na região, seguido do Piauí, com 16,2% e o Ceará, que responde por 3,5% (CONAB, 2015).

O arroz é produzido sob diferentes sistemas de cultivo. Estes sistemas se diferenciam quanto a irrigação, a forma e a época de preparo do solo e aos métodos de semeadura. Dentre eles podem ser citados: o cultivo de sequeiro, convencional, cultivo mínimo, plantio direto e pré-germinado.

Assim como toda cultura agrícola, a produção de arroz é influenciada por um grande número de fatores ambientais. Dentre os fatores que reduzem o rendimento desta cultura, a salinidade do solo e da água de irrigação, é considerada um dos principais fatores abióticos responsável pela redução na produtividade de arroz (MUNNS, 2002).

A tolerância salina varia com a espécie, sendo o arroz classificado como moderadamente sensível (LOOMIS; CONNOR, 1992), e evidentemente deve ocorrer, também, variações de tolerância salina dentre genótipos da mesma espécie. O germoplasma do arroz possui uma variabilidade genética para tolerância ao sal, mas o nível de tolerância não é muito alto. Na cultura, as variedades japônicas são consideradas moderadamente tolerantes enquanto as variedades índicas, sensíveis ao estresse salino (MACHADO; TERRES, 1997).

Os efeitos da salinidade variam conforme o estágio de desenvolvimento da cultura, sendo os períodos de plântula e reprodutivo os mais críticos à salinidade da água de irrigação, enquanto que o maior nível de tolerância se dá durante a germinação, período em que o nível crítico de algumas variedades pode chegar a até 24 dS m⁻¹ (DJARAGUIRAM *et al.*, 2003). Segundo Ehrler (1960), quando em níveis acima do tolerável, a salinidade ocasiona diminuição do perfilhamento e aumento da esterilidade das espiguetas. Vários estudos, com diferentes genótipos e em diferentes ambientes e locais, demonstram uma relação linear entre o aumento nos níveis de salinidade e a diminuição do número de perfilhos, além do aumento do número de perfilhos não produtivos (CASTILHO *et al.*, 2007).

2.2 O problema da salinidade na agricultura

A salinidade dos solos e da água de irrigação é considerada um dos principais fatores abióticos responsável pelo estresse nas plantas, causando danos no metabolismo vegetal, reduzindo a produtividade agrícola e provocando efeitos deletérios em muitos processos fisiológicos (MUNNS, 2002).

O estresse salino é caracterizado por promover duas características bastante peculiares: baixos potenciais osmóticos e altas concentrações de cátions, como o Na^+ ; Ca^{2+} ; Mg^{2+} e K^+ e ânions, como Cl^- , SO_4^- , HCO_3^- , CO_3^{2-} e NO_3^- (TOPPA; BRAMBILLA, 2011).

O excesso de sais pode alterar tanto as funções fisiológicas quanto bioquímicas das plantas, causando estresse osmótico, o que resulta em distúrbios das relações hídricas, alterações na absorção e utilização de nutrientes essenciais, além do acúmulo de íons tóxicos (AMORIN *et al.*, 2010).

Estima-se que 20% das terras cultivadas no mundo e aproximadamente $\frac{1}{2}$ das terras irrigadas estejam afetadas por sais (SAIRAM; TYAGI, 2004). No Brasil, os solos comprometidos pela salinidade ocupam cerca de 160.000 Km^2 ou 2% do território nacional, sendo a Região Nordeste, o Estado do Rio Grande do Sul e o Pantanal Mato-grossense as áreas mais atingidas pelo excesso de sais (RIBEIRO *et al.*, 2009). Esse problema é mais agudo nas regiões semi-áridas onde a baixa pluviosidade e a elevada demanda evaporativa contribuem decisivamente para o agravamento da salinização dos solos (VIÉGAS *et al.*, 2001).

De acordo com informações obtidas de Rodrigues *et al.* (2005), no Nordeste brasileiro são aproximadamente nove milhões de hectares salinizados, envolvendo sete estados; dentre os quais na Bahia, encontra-se a maior área de solos afetados por sais, cerca de 44% da área salinizada, seguido do Ceará, com aproximadamente 25%. Nessa região, a irrigação tem papel fundamental no progresso da agricultura, no entanto, a ampliação da agricultura irrigada e o uso intensivo de águas de qualidade duvidosa, combinada com a alta taxa evaporativa, pode promover aumento nas concentrações de sais na superfície do solo (DANTAS *et al.*, 2002; LAMBERS, 2003). A salinização na área irrigada é determinada pela qualidade da água de irrigação, pelo método de irrigação, tipo de drenagem, grau de permeabilidade do solo e nível do lençol freático (FAGERIA *et al.*, 2011).

A classificação de um solo como salino baseia-se no valor da condutividade elétrica (CE), segundo Richards (1954), Daker (1976) e USDA-ARS (2008), um solo é

considerado salino quando o valor da CE do seu extrato de superior a $4,0 \text{ dS m}^{-1}$, o que equivale, aproximadamente, a uma solução de NaCl a 40mM, com uma pressão osmótica em torno de 0,2 Mpa. A maioria das culturas é afetada por uma condutividade elétrica do extrato de saturação do solo (CE_{es}) superior a $2,0 \text{ dS.m}^{-1}$ (HOLANDA *et al.*, 2010). Entretanto mesmo em baixas concentrações de sais, a maioria das espécies tem seu crescimento inibido ou retardado (GREENWAY; MUNNS, 1980).

A implicação prática da salinidade sobre o solo é a perda da fertilidade e a susceptibilidade à erosão, além da contaminação do lençol freático e das reservas hídricas subterrâneas. O conhecimento dos efeitos dos sais na planta e no solo, bem como os fenômenos envolvidos são fundamentais quando se pretende adotar práticas de manejos adequados da água e de cultivo visando à produção comercialmente com água salina. (PRISCO; GOMES FILHO, 2010).

Atualmente, as principais opções para se evitar a salinização dos solos irrigados ou cultivar em solos salinizados podem ser a realização da drenagem adequada, lixiviação do excesso de sais, plantio de culturas mais tolerantes, utilização de métodos de irrigação adequados às condições de salinidade do solo e da água de irrigação, além do emprego de neutralizantes e/ou precipitadores de sais ao solo, como o aplicação de gesso agrícola, ácidos sulfurados e recentemente a aplicação de biocompostos ao solo (DIAS, 2011).

Assim, nas situações em que a salinidade do solo não pode ser mantida num nível aceitável para as culturas exploradas economicamente, mediante um manejo adequado do solo e da água de irrigação, uma alternativa viável é a seleção criteriosa de espécies ou cultivares que, ao mesmo tempo, sejam mais tolerantes aos danos causados pelos sais e possam ter produções economicamente rentáveis (FREITAS, 2010).

2.3 Respostas das plantas aos efeitos provocados pela salinidade

2.3.1 Salinidade e crescimento vegetativo

Os efeitos do sal, na planta como um todo, incluem modificações morfológicas, mudanças nos processos fisiológicos, bioquímicos, anatômicos e ultraestruturais (TESTER; DAVENPORT, 2003). Essas mudanças geralmente resultam na redução da parte aérea (MISRA *et al.*, 1995), enraizamento (LOPEZ; SATTI, 1996), taxa de transpiração (MASSAI *et al.*, 2004), fotossíntese e conteúdo de pigmentos fotossintéticos (RENAULT *et al.*, 2001; STOEVA; KAYMAKANOVA, 2008).

Geralmente, o primeiro e um dos mais notórios efeitos da salinidade no desenvolvimento das plantas é a redução no crescimento e consequentemente redução da área foliar disponível para a fotossíntese, levando à diminuição da biomassa dos órgãos das plantas (PARIDA; DAS, 2005). Esses efeitos no crescimento das plantas podem ser de natureza iônica, osmótica ou de ambas (PRISCO, 1980; HASEGAWA *et al.*, 2000). Os efeitos iônicos são decorrentes de elevada absorção de íons, especialmente Na^+ e Cl^- , que em altas concentrações, alteram a homeostase iônica da célula, a qual é de fundamental importância para as atividades de muitas enzimas citosólicas e para a manutenção do potencial de membrana celular (NIU *et al.*, 1995; ZHU, 2003). Os efeitos osmóticos, resultantes da redução do potencial osmótico, consequentemente, provoca um déficit hídrico no ambiente radicular, limitando a absorção de água pela planta e o fluxo para a parte aérea (GREENWAY; MUNNS, 1980; MUNNS, 1993).

Autores afirmam que a limitação na disponibilidade de água, em situações de estresse salino, exerce seus efeitos diretamente na expansão e divisão celulares (ZIDAN *et al.*, 1990; NONAMI; BOYER, 1993). O crescimento da parte aérea é geralmente mais afetado que o do sistema radicular, sendo observada uma redução na razão de massa seca entre a parte aérea e a raiz (CHEESEMAN, 1988; MUNNS, 2002). Outro fator que também pode contribuir para a diminuição da biomassa em condições de estresse salino é o redirecionamento do fluxo de carbono para processos que estão envolvidos no crescimento, como por exemplo, aqueles relacionados com o ajustamento osmótico das plantas cultivadas em ambientes salinos (BINZEL *et al.*, 1985).

O grau com que a salinidade afeta o crescimento depende de fatores intrínsecos à planta (espécie, cultivar e estágio de desenvolvimento), fatores relacionados ao estresse (características dos sais, concentração salina, tempo de exposição aos sais e seu modo de aplicação) e fatores ambientais (luz, temperatura e umidade relativa do ar), bem como da interação entre eles (GREENWAY; MUNNS, 1980; MUNNS; TERMAAT, 1986; SHANNON; GRIEVE, 1999; BRAY *et al.*, 2000).

2.3.2 Salinidade e parâmetros fotossintéticos

A redução no crescimento das plantas é muitas vezes acompanhada pelo decréscimo na taxa de fotossíntese, o qual tem sido bastante investigado (SOUSSI *et al.*, 1998; ROMERO-ARANDA *et al.*, 2001; AZEVEDO NETO *et al.*, 2004).

O déficit hídrico induzido pela salinidade acarreta redução na condutância estomática, limitando a assimilação líquida de CO_2 , causando uma diminuição na fotossíntese líquida. Assim, apesar de reduzir a perda de água através da transpiração, a curto prazo, o fechamento dos estômatos é o principal fator limitante da fotossíntese (GHOLZ *et al.*, 1990; DAVIES; ZHANG, 1991). A longo prazo, o excesso de íons tóxicos no mesofilo inibe a fotossíntese por meio de mecanismos não-estomáticos, afetando a atividade de enzimas fotossintéticas, reduzindo o conteúdo total de clorofila e carotenoides, o transporte de elétrons nos cloroplastos, conseqüentemente, causando um decréscimo na eficiência do fotossistema II (PARIDA *et al.*, 2003; TAIZ; ZEIGER, 2013).

Os sais absorvidos pelo fluxo transpiratório podem causar injúrias ao atingir níveis tóxicos nos tecidos e, eventualmente, a morte da planta. Isto se deve, provavelmente, à capacidade limitada das células em compartimentalizá-los nos vacúolos, permitindo seu acúmulo no citosol e afetando a atividade de várias enzimas metabólicas (MUNNS, 2002).

É relativamente comum em estresses mais severos a ocorrência de necrose dos tecidos foliares e aceleração da senescência de folhas maduras, o que reduz a área destinada à fotossíntese (MUNNS; TERMAAT, 1986; MUNNS, 2002; BEZERRA *et al.*, 2005).

2.3.3 Salinidade e solutos inorgânicos

O acúmulo de compostos inorgânicos (Na^+ , K^+ e Cl^-) é bem evidenciado em condições de estresse salino; embora esses elementos tenham papel importante no crescimento de plantas superiores nessas condições, suas contribuições relativas variam entre as espécies, entre as cultivares de uma mesma espécie, entre órgãos e tecidos de uma mesma planta e até entre diferentes compartimentos de uma célula (ASHARAF; HARRIS, 2004).

Em geral o excesso de Na^+ pode conduzir a deficiência de K^+ e Ca^{2+} e a absorção de NO_3^- pode ser inibida por Cl^- (SHANNON, 1992). Com resultado a planta torna-se susceptível a distúrbios osmóticos ou íons-específicos, bem como a desordens nutricionais que podem resultar na redução da produção ou da qualidade das culturas (GRATTAN; GRIEVE, 1999), portanto a tolerância ao sal não requer somente adaptação à toxicidade pelo Na^+ , mas também à aquisição de K^+ , um nutriente essencial. A manutenção da relação K^+/Na^+ no citosol depende dos processos que controlam a absorção, o efluxo, a translocação e a compartimentalização de Na^+ nos vacúolos (MAATHUIS; AMTMANN, 1999).

O potássio tem sua absorção afetada pela alta concentração externa de sódio devido à similaridade química desses dois íons. Portanto, os sistemas de transporte de

potássio envolvendo uma seletividade maior por K^+ do que por Na^+ , a compartimentalização dos íons no vacúolo e o controle do seu transporte para as folhas podem conferir nas plantas um fator determinante para a tolerância ao sal (ASHRAF, 1999; PARIDA; DAS, 2005 RODRIGUEZ-NAVARRO, 2000).

2.3.4 Salinidade e o acúmulo de solutos orgânicos

Outra resposta das plantas ao estresse salino é o acúmulo líquido de diferentes solutos, que reduzem o potencial osmótico da planta, tornando possível a manutenção da absorção de água e da pressão de turgescência, mecanismo conhecido como ajustamento osmótico. Esse mecanismo é acompanhado pela absorção de íons inorgânicos, bem como pela acumulação de solutos orgânicos (osmoprotetores) (STRANGE, 2004). Os íons são sequestrados no vacúolo, enquanto os solutos orgânicos são compartimentalizados no citoplasma, para balancear o baixo potencial osmótico nos vacúolos (TAIZ; ZEIGHER, 2013). Por esta razão, esses compostos são também chamados de solutos compatíveis (BOHNERT *et al.*, 1995).

Os solutos que se acumulam em diferentes espécies incluem: ácidos orgânicos (malato, oxaloacetato, etc.), carboidratos solúveis (glicose, frutose, sacarose e trealose), aminoácidos livres, aminoácidos (prolina e hidroxiprolina). Embora não sejam muito carregadas, as moléculas desses compostos são polares e altamente solúveis (BOHNERT *et al.*, 1995; SAIRAM; TYAGI, 2004). Entre os compostos orgânicos, os nitrogenados - aminoácidos, inclusive a prolina e compostos quaternários de amônio, entre eles a glicina betaína e os poli-hidroxílicos (carboidratos e poliálcoois) são os solutos mais comumente acumulados em plantas em condições de estresse (ASHARAF; HARRIS, 2004).

Além de seu papel estritamente osmótico, tais solutos orgânicos contribuem também para a estabilidade das proteínas e das membranas celulares, ao promoverem a remoção de radicais livres de oxigênio, gerados pelo estresse oxidativo secundário (MANSOUR, 2000).

A regulação da concentração e a compartimentalização dos íons tóxicos, a produção de osmoprotetores e a ativação de enzimas antioxidantes são mecanismos fisiológicos das plantas que favorecem a sobrevivência em ambientes salinos (BRILHANTE, 2006).

2.3.5 Salinidade e o estresse oxidativo

Outro aspecto comum causado pelo estresse salino é um estresse secundário ou estresse oxidativo, que corresponde ao aumento na formação de espécies reativas de oxigênio (EROs). Essas espécies incluem radical superóxidos (O_2^-), peróxidos de hidrogênio (H_2O_2), oxigênio singlete (1O_2) e o radical hidroxila (OH^\cdot) (PASTORI; FOYER, 2002; APEL; HIRT, 2004; SCANDALIOS, 2005). Essas EROs são altamente citotóxicas e podem danificar o metabolismo normal causando dano oxidativo em lipídios, proteínas e ácidos nucleicos (MCKERSIE; LESHEM, 1994; PASTORI; FOYER, 2002; APEL; HIRT, 2004).

O estresse oxidativo induz nas células vegetais a formação de espécies reativas de oxigênio, que podem atacar e modificar quase todas as moléculas orgânicas, resultando em sérios danos às células e aos tecidos (APEL; HIRT, 2004; MOLLER *et al.*, 2007; MAIA, 2008). Por outro lado, as plantas podem mobilizar enzimas e substâncias antioxidantes para protegê-las contra o excesso ou a produção inapropriada dessas espécies (BULBOVAS *et al.*, 2005). O estresse oxidativo é definido, portanto como um desequilíbrio na relação entre compostos antioxidantes versus compostos pró-oxidantes, levando ao aumento da concentração das espécies reativas de oxigênio (EROs).

As EROs são moléculas formadas durante a fotossíntese, respiração e fotorrespiração, reações que ocorrem nos cloroplastos, mitocôndrias e peroxissomos, respectivamente (EAUX; TOLEDANO, 2007). Além do que é produzido nessas organelas, pode também haver formação de EROS na membrana plasmática (SLESACK *et al.*, 2007). Esses radicais livres são, sobretudo, subprodutos do metabolismo celular regular, mas podem ser geradas com alterações no sistema de transporte de elétrons durante condições de estresse. (BREUSEGEM *et al.*, 2001).

A produção de EROs pode iniciar o processo de peroxidação lipídica nas membranas celulares, formando hidroperóxido de lipídios. A peroxidação de lipídios de membrana é um dos eventos mais significativos do estresse oxidativo porque causa a diminuição da fluidez da membrana, modificações de permeabilidade iônica e de outras funções associadas às membranas (QUEIROZ *et al.*, 1998).

A fim de minimizar os danos causados pelas EROS, as plantas podem lançar mão de um complexo sistema de defesa que envolve substâncias antioxidantes, como, por exemplo, ácido ascórbico e carotenóides, e enzimas antioxidativas, tais como catalase (CAT), dismutase do superóxido (SOD), peroxidase do ascorbato, peroxidases não específicas

(POX), redutase da glutathiona (GS), entre outras (BRAY, 2000; FILIPI, 2004; AZEVEDO NETO, 2005).

2.3.5.1 Mecanismo enzimático de eliminação das EROs

Em plantas expostas a condições ambientais adversas foi evidenciada uma alta expressão da SOD como forma de proteção a um possível estresse (GUPTA *et al.*, 1993). Dentro de uma célula, a superóxido dismutase (SOD) constitui a primeira linha de defesa contra EROs por serem enzimas catalisadoras da dismutação do superóxido (O_2^-) a peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio (O_2) (GRATÃO *et al.*, 2005). Em plantas superiores as SODs ocorrem em três diferentes formas moleculares, classificadas de acordo com o íon metálico presente no grupo prostético: Mn-SOD, Cu/Zn-SOD e Fe-SOD (ASADA, 1999; ARORA *et al.*, 2002). Essas isoenzimas estão distribuídas em diferentes compartimentos celulares: a Fe-SOD é encontrada principalmente nos cloroplastos, a Mn-SOD nas mitocôndrias e peroxissomos e a Cu/Zn-SOD nos cloroplastos, citosol e, possivelmente, no espaço extracelular (ALSCHER *et al.*, 2002).

A CAT é uma das principais enzimas na eliminação do H_2O_2 gerado durante a fotorrespiração e a β -oxidação dos ácidos graxos. Atua nos peroxissomos e glioxissomos e pode ser encontrada também em mitocôndrias. Ela converte duas moléculas de H_2O_2 a H_2O e oxigênio molecular (HELDT; HELDT, 2005c; DUBEY, 2011). As plantas possuem várias isoformas de CAT, as quais podem dismutar diretamente o H_2O_2 ou oxidar substratos, tais como metanol, etanol, formaldeído e ácido fórmico (BREUSEGEM *et al.*, 2001).

A CAT pode ser dividida em três classes: catalase da classe I remove o H_2O_2 produzido durante a fotorrespiração em tecidos fotossintéticos; catalase da classe II são produzidas em tecidos vasculares e podem exercer uma função de lignificação, mas, sua exata função biológica permanece desconhecida; e a classe III está presente abundantemente em sementes e plantas jovens, e cuja atividade está relacionada à remoção do H_2O_2 produzido durante a degradação dos ácidos graxos no glioxissomo (BREUSEGEM *et al.*, 2001).

A atividade da CAT é efetiva, principalmente, em concentrações relativamente altas de H_2O_2 (mM), por isso são consideradas indispensáveis para a desintoxicação de ERO, especialmente em condições de estresse severo, quando os níveis de H_2O_2 estão maiores (DUBEY, 2011).

As enzimas SOD e CAT formam um dos mais importantes sistemas de defesa das plantas contra as EROs, removendo, respectivamente, os radicais O_2^- e H_2O_2 , evitando, desta

forma, a produção do radical hidroxila (HO^\cdot), gerado pelas reações do estresse oxidativo (ASADA, 1992; SCANDALIOS, 1993).

A APX é uma heme-proteína, da Classe I da superfamília das peroxidases, com distintas formas isoenzimáticas, diversamente reguladas. Suas isoformas podem ser encontradas em citosol, mitocôndrias, peroxissomos, cloroplastos (estroma e ligadas às membranas dos tilacóides) e parede celular (DABROWSKA *et al.*, 2007; De GARA, 2004).

O aumento da atividade da APX em resposta a estresses ambientais como salinidade, frio, intoxicação por metais, seca, calor, ozônio, alta intensidade luminosa e ataque por patógenos, entre outros, tem sido relatada em diferentes espécies de plantas (YOSHIMURA *et al.*, 2000; SHARMA; DUBEY, 2004). Esses dados indicam que esta enzima desempenha papel importante na detoxificação de EROs produzidas em condições de estresses (SHIGEOKA *et al.*, 2002).

A APX exige o ácido ascórbico como redutor. Tem alta afinidade com o H_2O_2 , permitindo a sua eliminação mesmo em baixas concentrações (LOCATO *et al.*, 2010; SHARMA *et al.*, 2012). Nos cloroplastos e mitocôndrias a APX atua no ciclo ascorbato-glutationa, no qual o H_2O_2 formado pela ação da SOD é reduzido pelo ascorbato (MITTLER, 2002; LOCATO *et al.*, 2010). Nos cloroplastos a fotorredução do oxigênio à água pode gerar O_2^\cdot e H_2O_2 , que são eliminados pela ação da SOD e da APX, respectivamente (ASADA, 2006). Em geral, são inibidas por cianeto e azida e, em conjunto com as CATs, catalisam a redução de H_2O_2 para água no meio intracelular (MAIA, 2004).

As afinidades da APX e CAT ao H_2O_2 sugerem que elas pertençam a duas diferentes classes de enzimas removedoras de H_2O_2 : APX pode ser responsável pela fina modulação de EROs, enquanto CAT pode ser responsável para a remoção do excesso de EROs durante situações de estresse (MITTER, 2002).

Além da APX, outro grupo de peroxidases encontrado em plantas é o das isoenzimas que utilizam o guaiacol (GPX) como doador de elétrons. A GPX é encontrada no citosol, vacúolo, parede celular e espaços intracelulares, e realiza importante papel na fisiologia das células vegetais (ASADA, 1992).

Alguns autores ressaltam a importância da coordenação entre a atividade da superóxido dismutase com as atividades da catalase, ascorbato peroxidase e peroxidases não específicas nos processos de remoção do superóxido e peróxido de hidrogênio e, conseqüentemente, na tolerância à salinidade (LIANG *et al.*, 2003; BADAWI *et al.*, 2004).

2.4 Silício

2.4.1 Silício no solo

O silício (Si), depois do Oxigênio, é o elemento mais abundante da crosta terrestre, porém a maioria das classes de solos, principalmente os arenosos apresentam baixos teores solúveis desse elemento. Ocorre principalmente como mineral inerte das areias, quartzo (SiO_2 puro), caulinita, micas, feldspato e em outros argilominerais silicatados (MARSCHNE, 1995).

Esta mais presente na solução do solo na forma de ácido silícico (H_4SiO_4) em concentrações variando entre 0,1 e 0,6 mM, em grande parte na forma não dissociada ($\text{pK}_1=9,6$), que é facilmente absorvido pelas plantas (RAVEN, 1983). Dentre as principais fontes de H_4SiO_4 citam-se: a decomposição de resíduos vegetais, a dissociação do ácido silícico polimérico, a liberação de Si dos óxidos e hidróxidos de Fe e Al, a dissolução de minerais cristalinos e não cristalinos, a adição de fertilizantes silicatados e a água de irrigação. Os principais drenos de silício incluem a precipitação do H_4SiO_4 em solução formando minerais, a polimerização do ácido silícico, a lixiviação, a adsorção em óxidos e hidróxidos de Fe e Al e a própria absorção pelas plantas (LIMA FILHO *et al.*, 1999).

Solos tropicais e subtropicais sujeitos à intemperização e lixiviação, com cultivos sucessivos, tendem a apresentar baixos níveis de Si trocável, devido à dessilicatação. Estes solos, normalmente, apresentam baixo pH, alto teor de Al, baixa saturação por bases e alta capacidade de fixação de P, além de uma atividade microbiana reduzida (LIMA FILHO *et al.*, 1999).

O fornecimento de Si às plantas tem mostrado inúmeros benefícios para as plantas, incluindo aumentos na produtividade por meio de ações indiretas, como diminuição do autossombreamento, maior rigidez estrutural dos tecidos, resistência ao estresse salino e da deficiência hídrica, redução da toxidez de Al, Mn, Fe, diminuição na incidência de patógenos e aumento na proteção contra herbívoros, incluindo os insetos fitófagos (MARSCHNER, 1995; RODRIGUES *et al.*, 2011).

2.4.2 Silício na Planta

As plantas absorvem o silício da solução do solo na forma de ácido silícico H_4SiO_4 , através de um processo passivo regulado pela transpiração, via xilema, juntamente com a água (fluxo de massa), ou por um processo ativo, através de transportadores específicos situados na membrana plasmática das células das raízes. O transporte de longa distância nas plantas é limitado aos vasos do xilema e grandes quantidades de Si são depositadas na parede celular desses vasos. Este fato pode ser importante para prevenir a compressão dos vasos xilemáticos quando a taxa de transpiração é elevada. O Si absorvido se acumula nos tecidos mais velhos da planta, principalmente nas paredes das células da epiderme, como ácido monossilícico polimerizado ou sílica amorfa ($SiO_2 \cdot nH_2O$), que contribui substancialmente para o fortalecimento da estrutura da planta (MITANI; MA, 2005). A absorção de silício pelo arroz parece ser um processo ativo, enquanto que para outras espécies como trigo, girassol e soja, esse mecanismo parece ser passivo (VORN, 1980).

As plantas diferem bastante quanto à sua capacidade de absorver Si, sendo que, até mesmo genótipos de uma mesma espécie podem apresentar diferentes concentrações em seus tecidos, havendo, portanto, grande variabilidade na capacidade genética dos cultivares em acumularem este elemento. Em geral, as plantas são classificadas como acumuladoras, não acumuladoras e intermediárias. Atualmente, consideram-se plantas acumuladoras de Si aquelas com teores superiores a $1 \text{ g de Si kg}^{-1} \text{ MS}$, como é o caso do arroz e do trigo; plantas como a soja e as cucurbitáceas são consideradas intermediárias, pois podem acumular entre $0,5$ e $1 \text{ g de Si kg}^{-1} \text{ MS}$; nas plantas não acumuladoras, como é o caso do feijão e a maioria das dicotiledôneas, o teor de silício é inferior a $0,5 \text{ g kg}^{-1} \text{ MS}$ (MA *et al.*, 2001).

O Si absorvido pela planta é depositado principalmente na parede celular, abaixo da cutícula, aumentando a rigidez da célula, e segundo Lee *et al.* (1990), citados por Barbosa Filho *et al.* (2000), podendo elevar os conteúdos de hemicelulose e lignina da parede celular; o mecanismo de resistência a doenças é atribuído à associação do Si com constituintes da parede celular, tornando-as menos acessíveis às enzimas de degradação.

Os efeitos do silício nas plantas são mais evidentes quando elas são submetidas a algum tipo de estresse, seja ele de natureza química, física ou biológica. Maior rigidez estrutural, menor transpiração, maior tolerância a doenças e pragas, maior resistência ao acamamento, encharcamento, veranicos e geadas, bem como neutralização ou diminuição dos efeitos tóxicos de metais pesados, como manganês e alumínio, são alguns dos importantes

benefícios que a adubação silicatada pode proporcionar para as plantas cultivadas (LIMA FILHO, 2009).

De acordo com Moldes *et al.* (2006) distintas concentrações de silício promove a atividade de enzimas antioxidantes tais como a catalase (CAT), ascorbato peroxidase (APX), e superóxido dismutase (SOD), a variação dos níveis de peroxidação lipídica e as relações entre o mecanismo antioxidante das folhas e raízes de algodão com o uso de silício.

Além disso a aplicação de silício deixa as folhas mais eretas, diminuindo o sombreamento mútuo e aumenta a altura das plantas, consequência de maior comprimento da lâmina foliar (YOSHIDA *et al.*, 1969; TAKAHASHI, 1995; FARIA, 2000), porém com pouca influência no acúmulo de matéria seca (TANAKA; PARK, 1966; LIANG *et al.*, 1994; CARVALHO, 2000).

2.4.3 Importância do silício para a cultura do arroz

A planta de arroz é reconhecida mundialmente como eficiente acumuladora de Si e responsiva à fertilização silicatada. Diversos efeitos têm sido relacionados à adubação silicatada em planta de arroz que podem aumentar a tolerância das mesmas sob condições adversas, tais como: redução da transpiração cuticular (YOSHIDA *et al.*, 1959; HORIGUCHI, 1988, AGARIE *et al.*, 1998b; MA *et al.*, 2001), aumento da eficiência da utilização de água (GAO *et al.*, 2004), aumento do poder oxidativo das raízes (HORIGUCHI, 1988), diminui a incidência de doenças (DATNOFF *et al.*, 1991; KONDÖRFER *et al.*, 1999; SANTOS *et al.*, 2003), redução da toxidez por sódio (YEO *et al.*, 1999). Segundo Agarie *et al.* (1998) a camada cuticular tem um importante papel na regulação estomatal, devido à manutenção da umidade nas células da epiderme junto às células guarda do aparelho estomático.

Além disso, o silício pode aumentar o número e o tamanho dos aerênquimas nas plantas de arroz, estruturas responsáveis pela condução do oxigênio da parte aérea para as raízes, aumentando o poder oxidativo, diminuindo a toxidez de ferro e manganês na planta (HORIGUCHI 1988; BARBOSA FILHO, 1987; VERMAS; MINHAS 1989).

Savant *et al.* (1997a) atribuíram a queda da produtividade do arroz em várias regiões do mundo a uma possível diminuição do teor de silício no solo. Esses autores relacionaram três fatores que podem estar envolvidos nesse fenômeno: a) muitos solos de áreas produtoras de arroz de regiões tropicais e sub-tropicais apresentam graus variados de dessilificação; b) a cinética de dissolução do silício no solo é muito baixa; c) o silício da solução do solo é adsorvido por sesquióxidos que estão presentes em muitos solos tropicais.

A utilização intensiva dos solos, principalmente com culturas acumuladoras de silício, pode torná-los paulatinamente deficientes no elemento, pois a exportação do silício não é compensada via de regra com fertilizações silicatadas (LIMA FILHO *et al.*, 1999).

Apesar da importância do silício para a agricultura e em especial para as culturas acumuladoras como o arroz, estudos relacionados à marcha de absorção desse elemento são escassos. O entendimento da absorção e do acúmulo de silício nas diferentes fases de desenvolvimento da planta é importante, porque permite inferir as épocas em que o nutriente é mais exigido e sua distribuição nas diferentes estruturas da planta.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Semeadura e condições de cultivo

O presente experimento foi conduzido em casa de vegetação e as análises bioquímicas foram realizadas nos Laboratório de Fisiologia Vegetal 1 e 2, ambos pertencentes ao Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, no Centro de Ciências da Universidade Federal do Ceará. Sementes de arroz cv. SCSBRS 133 obtidas na cidade de Iguatu-CE, foram selecionadas para a germinação de acordo com tamanho, aparência e sanidade e colocadas para germinar entre duas folhas de papel tipo “germitest” umedecidas com água desionizada com volume correspondente a 2,5 vezes da massa do papel seco. Foram colocadas vinte sementes por rolo, dispostas em uma única fileira, a aproximadamente 1,5 cm da borda superior do papel e a 3,0 cm das bordas laterais. Após a semeadura, quatro conjuntos de folhas de papel germitest contendo as sementes foram enrolados individualmente. Por fim, os rolos foram acondicionados em recipientes envoltos com sacos plásticos transparentes, fechados com elásticos, visando manter constante a umidade interna, e acondicionadas em câmara de germinação tipo B.O.D mantidas sob temperatura de 25°C e fotoperíodo de 12 h de luz/escuro (LIMA, 2011). A extremidade superior dos rolos esteve distanciada de, ao menos, quinze centímetros da abertura do saco, para permitir o desenvolvimento adequado das plantas. Dez dias após a semeadura, as plântulas foram selecionadas conforme sua uniformidade e transferidas para bacias contendo 10 L de solução nutritiva de Clark a 50%, a fim de que as mesmas fossem aclimatadas.

Após 10 dias de aclimação, as plantas foram novamente selecionadas com base na uniformidade e transferidas para baldes de 3 L (duas plantas/balde) contendo solução nutritiva de Clark a 100%, sendo cada balde considerado uma parcela. Nesse dia foi iniciada a aplicação de Na_2SiO_3 a 0, 2 e 4 mM e do NaCl a 0, 50 e 100 mM, sendo este último adicionado em parcelas de 25 mM por dia até atingir a concentração final desejada.

A cada cinco dias as soluções foram trocadas, enquanto o pH da solução foi ajustado a cada dois dias para a faixa entre 5,5 e 6,5, utilizando NaOH ou HCl quando necessário, e o nível de solução nos vasos foi mantido pela adição de água destilada. As coletas foram realizadas aos 15 e 30 dias após o início da adição de sal.

3.2 Coleta das plantas e análise de crescimento

Nos dois períodos de coleta foi realizada a medição da altura da planta e, em seguida, as plantas foram separadas em parte aérea e raiz, sendo determinadas a matéria fresca e a área foliar com medidor de área “LI 3100 Area Meter” (Li-Cor., In. Lincoln, Nebraska, USA).

O material coletado foi congelado a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ e posteriormente liofilizado. Após esse processo, determinou-se as matérias secas (MS) da parte aérea e das raízes. O material liofilizado foi macerado e armazenado em frascos de vidro a 4°C , para posterior utilização.

3.3 Parâmetros fotossintéticos

As taxa de fotossíntese líquida, taxa de transpiração, concentração interna de CO_2 e condutância estomática foram analisadas no dia anterior à coleta, entre 8:00 e 10:00 h, com o uso de um analisador portátil de gás no infravermelho (IRGA, mod. LCI, ADC, Hoddesdon, UK), portando uma fonte de luz com intensidade de aproximadamente $1.200\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. As medições foram feitas na porção mediana da primeira folha completamente expandida a partir do ápice, de uma planta por repetição.

3.4 Determinação dos teores de clorofila e carotenoides

As análises foram realizadas com uma das quatro folhas mais velhas (completamente expandidas). Cinco discos foliares (aproximadamente 0,05g) foram colocados em frascos de vidro cobertos com papel alumínio e adicionado 2 mL da solução de CaCO_3 saturado com DMSO. Em seguida, os frascos foram fechados e mantidos no escuro por 24 h. Após esse processo, o material foi incubado em banho-maria a 65°C por 30 min e submetido as leituras em espectrofotômetro à 665, 649 e 480nm.

As concentrações de clorofilas (clf) *a* e *b*, e carotenóides (mg g^{-1}) foram estimadas através das seguintes fórmulas, baseadas nos coeficientes de absorção específicos descritos por Arnon (1949):

Clorofila - mg/L ou µg/mL

$$Clf_a = 12,47_{A665} - 3,62_{A649}$$

$$Clf_b = 25,06_{A649} - 6,50_{A665}$$

$$Clf_{total(a+b)} = 7,15_{A665} + 18,71_{A649}$$

Carotenóides - mg/L ou µg/mL

$$Carotenóides = (1000_{A480} - 1,29 Clf_a - 53,78 Clf_b)/220$$

3.5 Extravazamento de eletrólitos

A determinação indireta da tolerância protoplasmática foi estimada pelo vazamento de eletrólitos dos tecidos (VE), como descrito por Singh *et al.* (2007). Para tanto, cerca de 100 mg de amostras de discos foliares (0,5 cm de diâmetro) foram colocadas em tubos de ensaio contendo 10 mL de água desionizada e foram deixadas em repouso à temperatura ambiente (25 °C) por 24 h.

Após esse processo, foi determinada a condutividade inicial do extrato (C1), utilizando-se um condutivímetro. Em seguida, os tubos contendo as amostras foram colocados em banho-maria a 95°C, por 30 min, para que os eletrólitos fossem liberados. As amostras foram, então, resfriadas até alcançar a temperatura ambiente e a condutividade do extrato (C2) foi medida novamente. O percentual do vazamento de eletrólitos foi calculado através da seguinte fórmula: $VE (\%) = (C1/C2) \times 100$.

3.6 Determinação de solutos inorgânicos

3.6.1 Preparo dos extratos

Os extratos brutos foram preparados de acordo com o método de Rinne *et al.* (2012), utilizando 50 mg de parte aérea ou raiz para 5 mL de água desionizada. Em tubos de ensaio foram adicionados separadamente os pós liofilizados de folhas e raízes à água deionizada. As amostras foram, então, agitadas vigorosamente e incubadas a 85°C por 30 min. Em seguida, as amostras foram centrifugadas a 4.000 x g, a 25°C por 20 min, sendo o sobrenadante (extrato) coletado, filtrado e armazenado em frascos de vidro a -20°C para uso posterior.

3.6.2 Teores de Na⁺ e K⁺

Os teores de Na⁺ e de K⁺ foram determinados por fotometria de chama (MALAVOLTA; VITTI; OLIVEIRA, 1989), sendo efetuada uma leitura no fotômetro de chama para cada extrato devidamente diluído.

3.6.3 Teores de Cl⁻

Os teores de Cl⁻ foram determinados segundo o método de Gaines, Parker e Gascho (1984). A 3,0 mL do extrato, devidamente diluído, foram adicionados 0,5 mL da mistura de reação formada por tiocianato de mercúrio [Hg(SCN)₂] a 13,2 mM, em metanol a 100%, e nitrato férrico [Fe(NO₃)₃.9H₂O] a 20,2% (p/v), em água deionizada, na proporção de 4:1. Os tubos foram agitados vigorosamente e deixados em repouso por 15 min. Os teores de Cl⁻ foram estimados através de leituras de absorbância em 460 nm, utilizando-se NaCl como padrão.

3.6.4 Teores de NO₃⁻

O teor de NO₃⁻ foi determinado através do método do ácido salicílico (CATALDO *et al.*, 1975). A 0,1 mL do extrato, devidamente diluído, foram adicionados 0,2 mL de ácido salicílico a 5%, em ácido sulfúrico concentrado. Os tubos foram agitados e, em seguida, adicionados 4,7 mL de NaOH a 2 M. Os tubos foram novamente agitados e deixados em repouso até a mistura de reação atingir a temperatura ambiente. Os teores de NO₃⁻ foram quantificados por meio de leituras de absorbância em 410 nm, utilizando-se KNO₃ como padrão.

3.7 Determinação de solutos orgânicos

3.7.1 Preparo dos extratos

Os teores de carboidratos, N-aminossolúveis e prolina foram determinados com o mesmo extrato usado para determinação dos solutos inorgânicos, descrito no item 3.6.1. Já para a determinação dos teores de proteínas solúveis, foi utilizado o mesmo extrato usado para a determinação das atividades das enzimas do estresse oxidativo, descrito no item 3.8.1 desse trabalho.

3.7.2 Carboidratos solúveis

A determinação dos carboidratos solúveis foi realizada conforme metodologia de Dubois *et al.* (1956), com algumas modificações. Em uma alíquota de 0,2 mL do extrato, devidamente diluído, foram adicionados 0,5 mL de fenol a 5% e 1,0 mL de ácido sulfúrico concentrado. A mistura foi agitada e deixada em repouso por 10 min para o seu resfriamento. Em seguida, as amostras foram submetidas à quantificação dos carboidratos solúveis por meio de leituras de absorvância em 490 nm. A curva padrão de carboidratos solúveis foi obtida utilizando-se soluções com concentrações crescentes de D(+) glicose anidra. Os resultados de carboidratos solúveis foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.7.3 N-aminossolúveis

Os teores de N-aminossolúveis, dos quais grande parte consiste em aminoácidos livres, foram determinados de acordo com o método de Yemm e Cocking (1955). Em tubos de ensaio foram adicionados 0,5 mL do extrato bruto, devidamente diluído, 0,25 mL de tampão citrato a 0,2 M (pH 5,0), 0,5 mL de cianeto de potássio a 0,2 mM em metilcelosolve a 100% e 0,1 mL de ninidrina a 5% em metilcelosolve a 100%. Em seguida, os tubos foram fechados, agitados e mantidos em banho-maria a 95 °C, durante 20 min. A reação foi interrompida abruptamente colocando-se os tubos em banho de gelo, e após o resfriamento, foram adicionados 0,65 mL de etanol a 60%. Os teores de N-aminossolúveis foram estimados através de leituras de absorvância em 570 nm, e a curva padrão foi ajustada a partir de soluções com concentrações crescentes de glicina. Os resultados de N-aminossolúveis foram expressos em $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.7.4 Prolina livre

Os teores de prolina livre foram determinados de acordo com Bates *et al* (1973). Em uma alíquota de 0,5 mL do extrato, devidamente diluído, foram adicionados 0,5 mL do reagente da ninidrina ácida (1,25 g de ninidrina, dissolvida em 30 mL de ácido acético glacial, e 20 mL de ácido fosfórico a 6 M) e 0,5 mL de ácido acético glacial. Os tubos de ensaio foram fechados e, após homogeneização da mistura de reação, deixados em banho-maria

fervente por 1 h. A reação foi interrompida colocando-se os tubos de ensaio em banho de gelo. Após o resfriamento, foi adicionado 1 mL de tolueno ao meio de reação. Após agitação vigorosa da solução, a fase superior menos densa (cromóforo + tolueno) foi aspirada com o auxílio de uma pipeta Pasteur e submetida à leitura de absorvância em 520 nm, sendo o tolueno utilizado como branco. A concentração de prolina foi estimada com base em uma curva padrão ajustada a partir de concentrações crescentes de L-prolina, sendo os resultados expressos em $\mu\text{mol g}^{-1}\text{MS}$.

3.7.5 Proteínas solúveis

A determinação das proteínas solúveis foi realizada de acordo com a metodologia descrita por Bradford (1976), utilizando-se o reagente do Coomassie. Este reagente foi preparado dissolvendo-se 100 mg de “Coomassie Brilliant Blue G-250” (Sigma Chemical Company) em 50 mL de etanol a 95%, acrescido de 100 mL de ácido fosfórico a 85%. O volume final da solução foi completado para 1 L com água desionizada e filtrado duas vezes.

A uma alíquota de 0,1 mL do extrato devidamente diluído, foi adicionado 1 mL do reagente de Bradford. A mistura foi deixada em repouso por 15 min para então ser submetida à leitura de absorvância a 595 nm. Como padrão, foi utilizada a albumina de soro bovina. O conteúdo de proteína solúvel foi expresso em $\text{mg g}^{-1}\text{MS}$, sendo cada extrato dosado em duplicata.

3.8 Atividade das enzimas antioxidantes

3.8.1 Preparo dos extratos

A obtenção do extrato foi feita a partir da homogeneização de 0,1 g do pó liofilizado das folhas e raízes em 5,0 mL de fosfato de potássio 100 mM c/ EDTA 0,1 mM (pH 7,0), durante 4 min. O homogeneizado foi filtrado em tecido de nylon de malha fina, agitado e posteriormente centrifugado a 12.000 x g durante 15 min. Todos os procedimentos foram conduzidos à 4°C e o sobrenadante foi armazenado a -25°C até o momento das análises.

Para a determinação de todas as atividades enzimáticas, todos os extratos (repetições) foram dosados em duplicata.

3.8.2 Atividade da Dismutase do Superóxido (SOD)

A atividade da SOD foi determinada pela medição de sua habilidade de inibir a redução fotoquímica do cloreto de tetrazoliumnitroblue, conforme descrito por Beauchamp e Fridovich (1971). O ensaio consistiu da adição de 0,05 mL de extrato enzimático, em 1,5 mL do tampão de extração, tampão fosfato de potássio a 50 mM, pH 7,8, EDTA a 100 mM, metionina a 13 mM, azul de *p*-nitrotetrazólio (NBT) a 75 μ M e riboflavina a 2 μ M.

A reação foi conduzida a 25°C, em uma câmara de reação revestida internamente com papel alumínio e iluminada com duas lâmpadas fluorescentes de 20 W, por 15 min (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977). A atividade enzimática foi estimada através do aumento da absorbância em 560 nm, devido à produção de azul de formazana, resultante da fotorredução do NBT. Os resultados foram expressos em UA g⁻¹ MS, sendo uma UA (unidade de atividade enzimática) definida como sendo a quantidade de enzima necessária para causar uma inibição de 50% na taxa de fotorredução do NBT, no período de 15 min.

3.8.3 Atividade da Catalase (CAT)

A Catalase teve sua atividade medida de acordo com o método de Havir e McHale (1987). O ensaio consistiu em adicionar 150 μ L do extrato enzimático diluído a um meio de reação contendo 1290 μ L de tampão fosfato de potássio a 100 mM, pH 7,0, contendo EDTA a 0,1 mM e 60 μ L de H₂O₂ a 0,5 M. A redução na concentração de H₂O₂ foi monitorada por leituras em absorbância de 240 nm, no momento da adição de H₂O₂ e 1 minuto após. A diferença em absorbância (ΔA_{240}) foi dividida pelo coeficiente molar de extinção (36 M⁻¹ cm⁻¹) e a atividade enzimática expressa em μ mol de H₂O₂ min⁻¹ mg⁻¹ Prot.

3.8.4 Atividade da Peroxidase do Ascorbato (APX)

Para determinação da APX foi utilizada a metodologia descrita por Nakano e Asada (1981). Para um volume final de 1,5 mL, foram adicionados 300 μ L do extrato enzimático, devidamente diluído, a uma mistura de reação constituída de 50 μ L de H₂O₂ a 30 mM e 50 μ L de ascorbato a 15 mM, em 1100 μ L de tampão fosfato de potássio a 50 mM, pH 6,0, EDTA a 0,05 mM. A oxidação do ascorbato foi monitorada pela leitura em absorbância de 290 nm, no momento da adição do H₂O₂ e 1 minuto após. A diferença na absorbância (ΔA_{290}) foi dividida pelo coeficiente de extinção molar do ascorbato (2,8 mM⁻¹ cm⁻¹) e a

atividade enzimática foi expressa como $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ Prot}$, levando em consideração que 2 mol do ascorbato é necessário para a redução de 1 mol de H_2O_2 (MCKERSIE; LESHEM, 1994).

3.8.5 Atividade da Peroxidase do Guaiacol (GPOD)

A atividade da GPOD foi medida como descrito por Kar e Mishra (1976). O ensaio consistiu na mistura de 50 μL do extrato enzimático devidamente diluído, tampão fosfato a 100 mM, pH 7,0, EDTA a 0,1 μM , guaiacol a 0,02 M e H_2O_2 a 0,06 M, em um volume total de 2,0 mL. A oxidação do guaiacol (formação do tetraguaiacol) foi monitorada pela leitura da absorbância a 470 nm, no momento da adição do H_2O_2 e 1 minuto após. A diferença na absorbância (ΔA_{470}) foi dividida pelo coeficiente de extinção molar do tetraguaiacol ($26,6 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) e a atividade enzimática expressa em $\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ Prot}$, considerando que 4 moles de H_2O_2 sejam reduzidos para produzir 1 mol de tetraguaiacol (PLEWA *et.al.*, 1991).

3.9 Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado com quatro repetições, em esquema fatorial 3 x 3, tendo como tratamentos a combinação de três níveis de NaCl (0, 50 e 100 mM) três níveis de SiO_2 (0, 2 e 4 mM). Os dados foram submetidos à análise de variância, sendo realizada a comparação entre as médias pelo teste de Tukey com nível de significância a 5%, com o auxílio do programa SISVAR 5.0. Para elaboração dos gráficos o programa utilizado foi o SigmaPlot 11.0.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análises de crescimento

As massas secas da parte aérea (MSPA) e raízes (MSR), assim como a relação entre os dois parâmetros (MSPA/MSR) aos 15 e 30 dias após o estresse salino estão apresentados na Figura 1.

Nota-se que aos 15 e 30 dias, a MSPA e MSR foram significativamente afetadas pela salinidade quando comparadas com as plantas controle nos diferentes níveis de silício (figura 1A,1B, 1C e 1D). Estes resultados mostram uma resposta típica de glicofitas à salinidade do meio externo, tendo apresentado um significativo decréscimo da matéria seca dos diferentes órgãos das plantas (LEWIS *et al*, 1989; AZEVEDO NETO *et al*, 2004).

A aplicação de Si promoveu em condições controle, e no menor nível de estresse (50 mM), um aumento gradual na MSPA e MSR nos dois períodos analisados, de modo que as plantas sob esse nível de salinidade e tratadas com 4 mM de Si apresentaram um aumento na MSPA de 57,1% e 37,2% em comparação as plantas cultivadas na ausência de Si aos 15 e 30 dias de estresse, respectivamente. A MSR nessas condições se comportou de maneira semelhante, apresentando um acréscimo de 26,1% aos 15 dias e um incremento significativo (85,8%) aos 30 dias de exposição ao sal.

Tahir *et al.* (2006) também observaram na cultura do trigo que a aplicação de silício aumentou significativamente a matéria seca e rendimento de grãos da cultura, tanto em genótipos cultivados em condições normais, como em condições salinas, indicando sua importância na nutrição mineral dessa planta. Cessa (2005) não obtiveram resultados positivos com o acúmulo de matéria de parte aérea nas plantas de sorgo, quando aplicado fonte de escória de siderurgia, fonte de silício, no solo.

As relações de matéria seca entre a parte aérea e as raízes (MSPA/MSR) aos 15 dias de estresse (Figura 1E) foram significativamente aumentadas somente quando as plantas foram submetidas ao maior nível de NaCl (100mM), sendo que nas plantas nutridas com 4 mM de Si o aumento da salinidade não afetou essa relação, enquanto aos 30 dias não houve diferença significativa para essa variável na presença de diferentes concentrações de NaCl, com exceção às plantas tratadas com 4 mM de Si, onde foi observado um acréscimo nessa relação no tratamento salino a 100 Mm (Figura 1F).

Os aumentos da relação MSPA/MSR devem-se ao fato do crescimento da parte aérea ter sido menos afetado do que o crescimento do sistema radicular, nos dois níveis de salinidade. Resultado semelhante foi obtido por Correia *et al.* (2005) também em arroz,

A Área Foliar (AF), caracterizada como um dos parâmetros mais afetados pelo estresse salino, foi significativamente inibida pela salinidade nas duas concentrações de NaCl e nos dois períodos de estresse analisado, chegando a reduções de 78% e 76% aos 15 e 30 dias, respectivamente, em relação as plantas do tratamento controle, independente dos níveis de silício (Figura 2).

O declínio no crescimento foliar é visto como uma resposta adaptativa inicial das glicófitas à salinidade, evitando a perda excessiva de água através da transpiração (GREENWAY; MUNNS, 1980). A redução da área foliar sob tais condições é importante para manutenção de elevado potencial hídrico na planta, obtido através da diminuição na transpiração (DANTAS *et al.*, 2003). Reduções na AF foram observadas em várias espécies vegetais submetidas a estresse salino, tais como algodão (JÁCOME *et al.*, 2003), feijão (FREITAS, 2010) e milho (FEIJÃO, 2009).

A adição de silício promoveu aumento na área foliar em plantas de arroz apenas em condição controle, não tendo efeito significativo nos tratamentos salinos tanto nos 15 primeiros dias de estresse, quanto aos 30 dias após (Figura 2). Esses resultados corroboram com os encontrados por Gong *et al.* (2003) os quais observaram que a aplicação de silício em trigo cultivado em vasos com solo aumentou a altura, área foliar e matéria seca das plantas.

A salinidade provocou redução no comprimento das plantas de modo significativo, nos dois períodos de exposição ao NaCl, sendo mais evidente quando estas foram submetidas a salinidade de 100 mMpp(Figura 3). De maneira similar, Rodrigues *et al* (2005) trabalhando com plantas de arroz da cv. Formoso em casa de vegetação, submetidas ao nível de salinidade da água de 8,5 dS m⁻¹, verificaram reduções de 33,6 % na altura, em relação ao desenvolvimento de plantas testemunhas. É possível observar ainda que as plantas nutridas com Si a 4 mM aos 30 dias foram as que apresentaram menor decréscimo de altura com o incremento do NaCl na solução de cultivo, onde aos 100 mM essas plantas mostraram valores superiores aos das plantas não nutridas com esse mineral. REIS *et al.* (2008), em dois anos de condução de experimento, verificaram maior altura do arroz, cultivar IAC 201, para a maioria das doses de silício utilizadas.

Em arroz, a suplementação com silício pode proporcionar aumento na produção, na massa individual das sementes, no acúmulo de grãos e panículas e diminuição da esterilidade, além de alterar o comprimento das lâminas foliares, principal responsável pela altura, que tende a aumentar de acordo com o desenvolvimento da planta. Esta maior expansão foliar e crescimento ainda determina maior taxa de assimilação de gás carbônico por planta (FILHO, 2005).

Figura 2- Área foliar (AF) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▒) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.

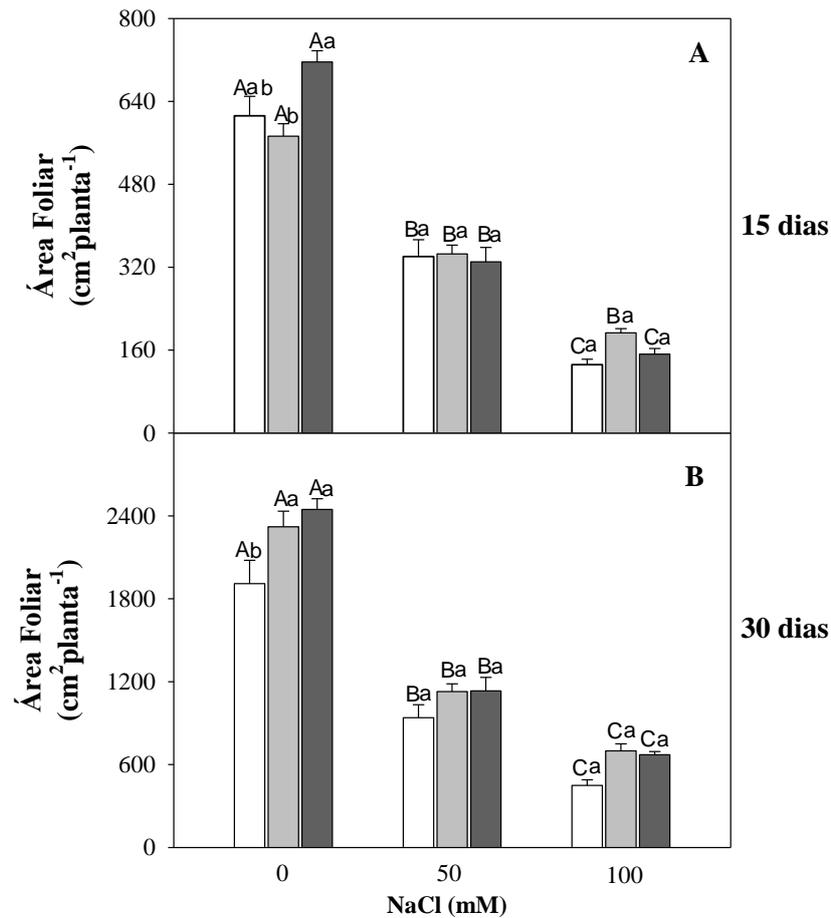
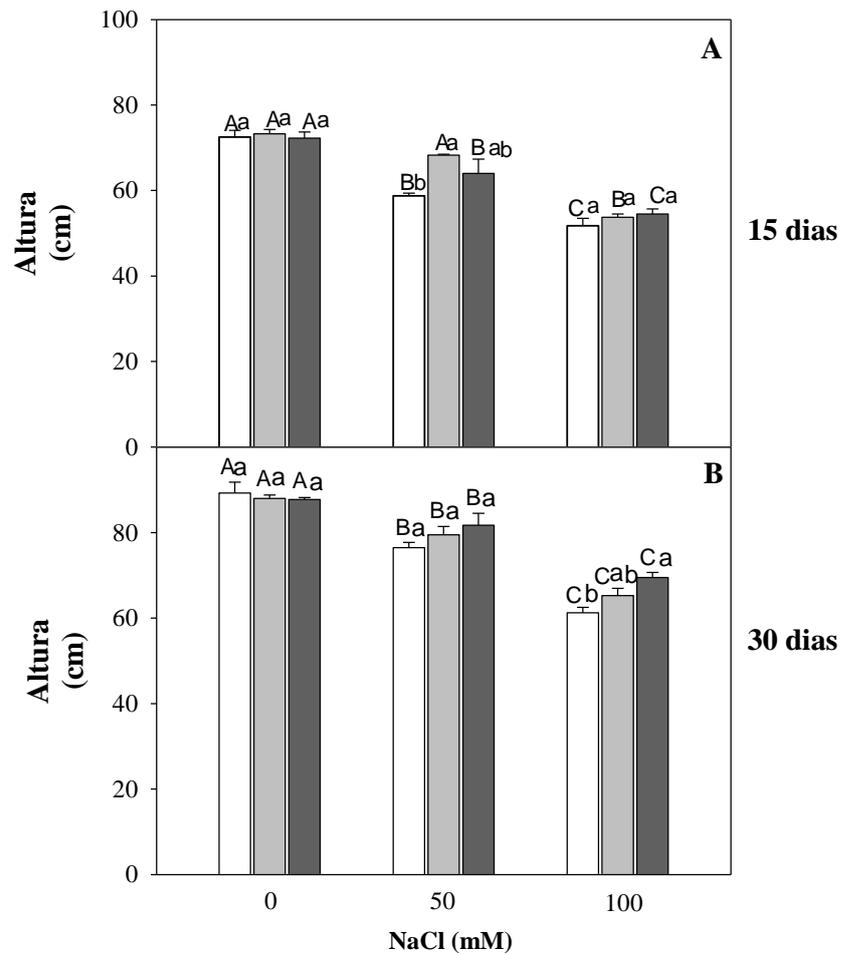


Figura 3- Altura (cm) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▤) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



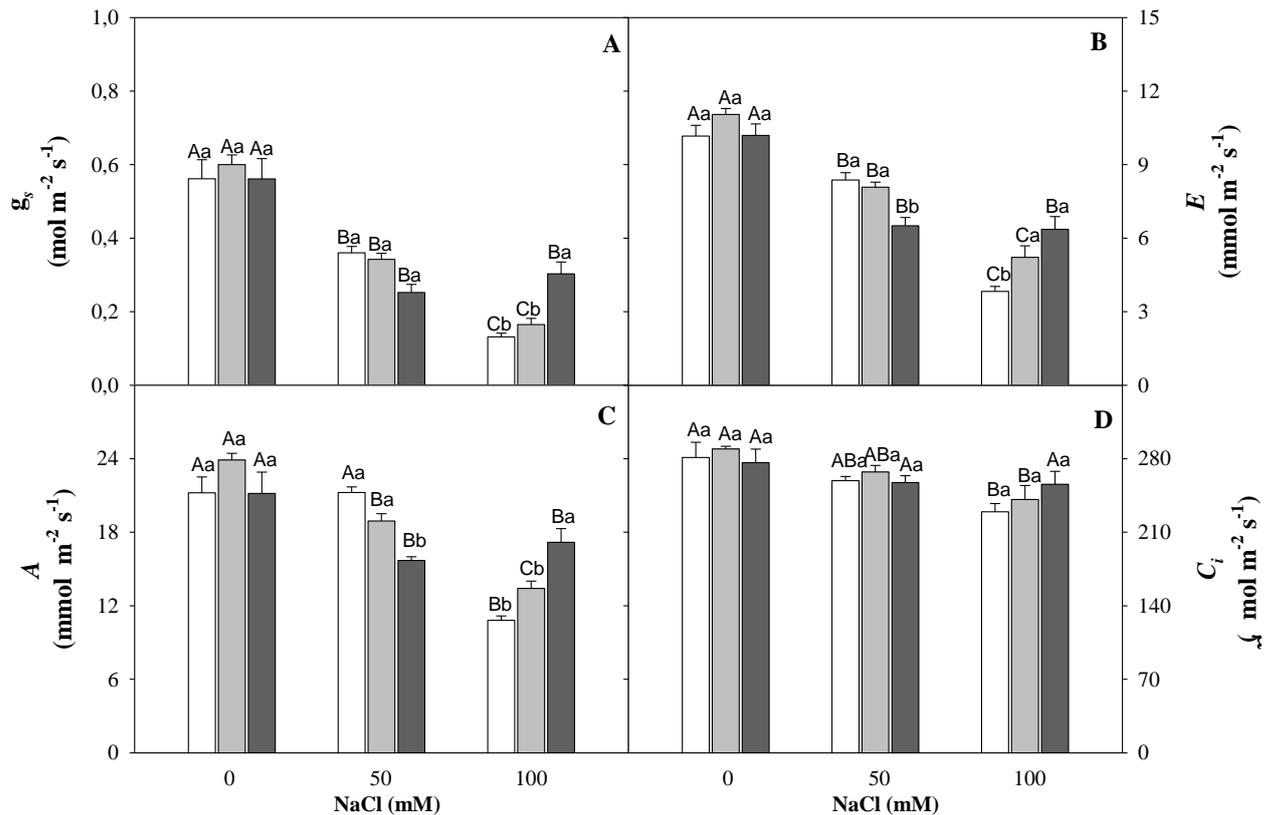
4.2 Trocas gasosas

A condutância estomática (g_s) foi afetada pela salinidade, observando-se reduções à medida que o estresse salino foi aumentado. No nível mais elevado de sal o tratamento com Si a 4 mM eleva essa variável a valores significativamente maiores do que aqueles das plantas cultivadas sem silício ou com apenas 2 mM desse elemento (Figura 4A).

A salinidade também reduziu de maneira similar os parâmetros de transpiração (E) e a taxa fotossintética (A) das plantas, em que o fornecimento de silício a 2 e 4 mM proporcionaram aumentos graduais consideráveis nessas variáveis no nível mais elevado de sal (Figura 4B e 4C). A concentração interna de CO_2 (C_i) foi pouco influenciada pelo estresse salino, sendo observado leves reduções com aplicação da maior dosagem de NaCl (100 mM) e somente nas plantas com ausência de Si (Figura 4D).

Benefícios diante da aplicação de silício em plantas sob salinidade também foram registrados por Romero-Aranda *et al.* (2006), que constataram que a taxa fotossintética líquida (A) foi 20% maior em plantas de tomate sob estresse salino tratadas com Si, do que em plantas salinizadas não tratadas com esse elemento. Desse modo, Lana *et al.* (2003) afirmam que dentre os efeitos benéficos da aplicação de Si podemos destacar o aumento na capacidade fotossintética, a obtenção de plantas mais eretas, além da redução da transpiração. Guerrero *et al.* (2011) complementam que a melhor arquitetura foliar, proporcionada pelo Si permite maior penetração de luz solar, maior absorção de CO_2 e diminuição da transpiração excessiva, o que permite o incremento das taxas fotossintéticas.

Figura 4 – Condutância estomática (g_s , A), transpiração (E , B), fotossíntese líquida (A, C) e concentração interna de CO_2 (C_i , D) de plantas de arroz aos 15 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (◻) e 4 mM de Si (◼), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



4.3 Teores de clorofila e carotenóides

Os teores de clorofila *a* aos 15 dias de estresse foram reduzidas em NaCl a 50 mM e permaneceram com esse valor na maior dose de sal (Figura 5A), porém aos 30 dias de exposição ao estresse, não houve influencia na Clfa nem pela salinidade e nem das doses de silício aplicadas (Figura 5B).

Com relação a clorofila *b*, o estresse salino aumentou seus valores médios aos 15 dias em plantas nutridas com Si na dose de 4 mM, não obtendo efeito significativo em plantas com ausência e no menor nível desse nutriente (Figura 5C). Aos 30 dias esse aumento na clorofila *b*, em função da salinidade, também ocorreu em plantas nutridas com silício,

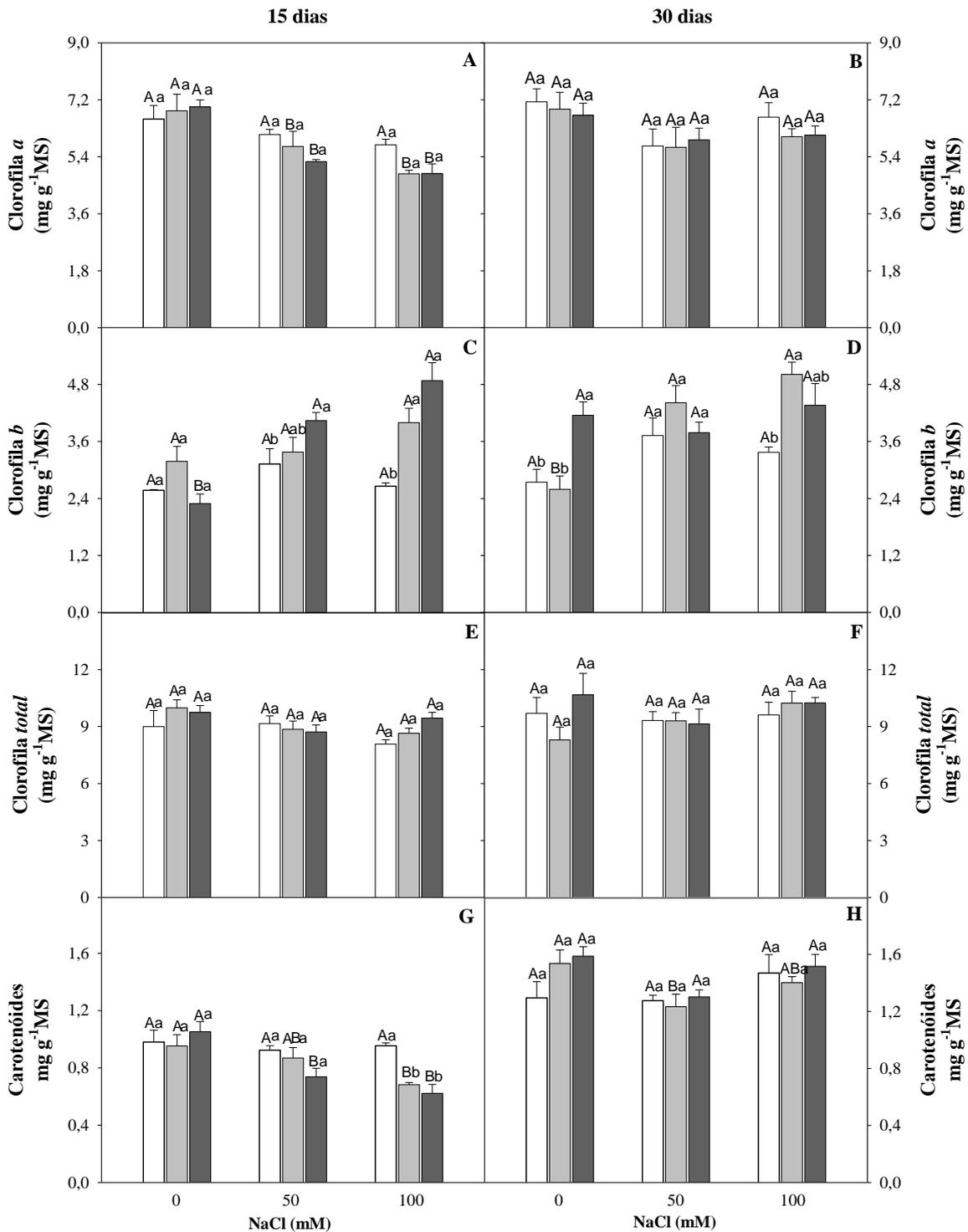
observando-se incrementos significativos com relação as plantas na ausência dele. Porém esse efeito só foi observado nas plantas submetidas a 2 mM de Si. (Figura 5D). Resultados semelhantes foram encontrados por Lima (2011), onde a aplicação de Si nos tratamentos salinos aumentou o conteúdo de clorofila em 14,47% aos 15 dias de estresse, e por Locarno *et al.* (2011) que verificaram que aplicações semanais de Si via foliar em roseira proporcionaram aumento no teor de clorofila *a* e *b*.

Não foi constatado qualquer significância no conteúdo de Clorofila *total*, tanto em relação as concentrações de NaCl como na adubação com silício (Figura 5E e 5F). De modo similar ao que foi observado no presente trabalho com arroz, Capuani *et al.* (2011), trabalhando com mamona sob diferentes doses de adubação silicatada e nitrogenada, também não observaram influência da utilização do silício sobre os índices de clorofila. Em contrapartida, Gong *et al.* (2005) relataram que em plantas adubadas com Si houve aumento dos teores de clorofila *a*, *b*, total e carotenóides.

De modo geral, as plantas quando submetidas a estresses abióticos, como a salinidade ou déficit hídrico, apresentam reduções no conteúdo de clorofila (DEBOUBA *et al.*, 2006; M'RAH *et al.* 2006; PANDA *et al.*, 2006), porém essa redução depende da cultivar, do nível de sal e do tempo de exposição ao estresse que a planta é submetida. Os declínios nos teores de clorofila, conforme Santos (2004) e Munns e Tester (2008), são resultados dos desequilíbrios nas atividades fisiológicas e bioquímicas promovidas pelo teor de sais, além do tolerado pelas culturas.

A salinidade, bem como os níveis de silício pouco afetaram os teores de carotenóides nos tecidos foliares aos 30 dias (Figura 5G E 5H). Aos 15 dias os maiores declínios foram observados na dose 100 mM de NaCl, sendo essas reduções em média de 40% nas plantas nutridas com Si quando comparadas aos seus respectivos tratamentos controle (Figura 5G). Em geral, aos 30 dias esses valores foram superiores aos da primeira coleta, com pequena redução nesse pigmento somente nas plantas que receberam 50 mM de NaCl (Figura 5H). Resultados semelhantes foram obtidos por Lima *et al.* (2004) quando avaliaram o efeito da salinidade em plantas de arroz cultivar BRS Agrisul, ocorrendo acentuada queda no teor de carotenoides em função do incremento na concentração de NaCl.

Figura 5 – Teores foliares de clorofilas *a* (A e B), *b* (C e D) e *total* (E e F) e carotenóides (G e H) de plantas de arroz aos 15 dias e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (◻) e 4 mM de Si (◼), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



Os resultados aos 15 dias, nas plantas tratadas com Si corroboram com a hipótese de que o estresse salino induz a degradação de β -caroteno e a redução na formação de zeaxantina, diminuindo o teor de carotenóides, pigmentos aparentemente envolvidos na proteção contra a fotoinibição (SHARMA; HALL, 1991). Conforme Taiz e Zeiger (2013), os carotenóides, desempenham um papel fundamental na proteção dos fotossistemas, pois dissipam o excesso energético impedindo a foto-oxidação das clorofilas.

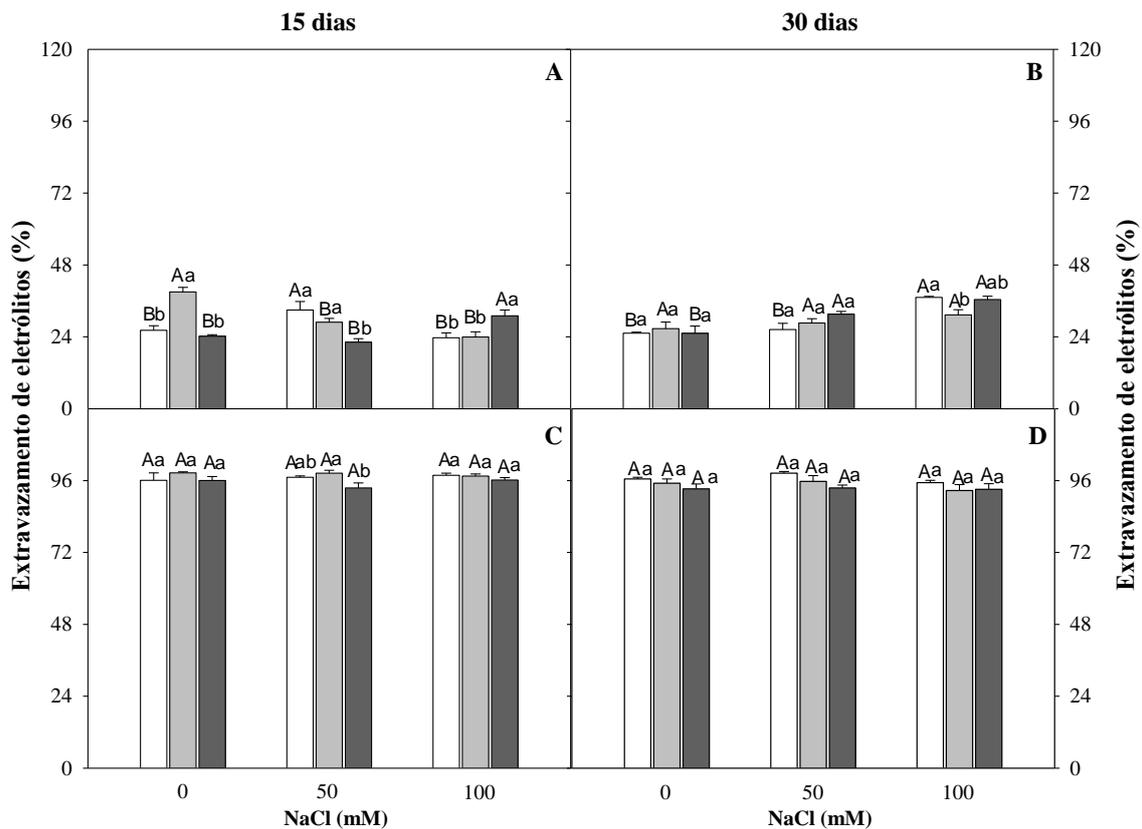
4.4 Extravazamento de eletrólitos

O grau de integridade das membranas da parte aérea de arroz foi afetado pela salinidade aos 15 dias de estresse com a dosagem de NaCl (50 mM) em plantas sem aplicação de silício. Já nas plantas que foram nutridas com 4 mM de Si o efeito do sal só ocorreu quando as plantas foram submetidas a maior dose de NaCl (100 mM), sendo observado um aumento em torno de 28% em relação as plantas que não receberam sal (Figura 6A).

Aos 30 dias, a salinidade na dose de 100 mM causou um ligeiro aumento no %VE, exceto nas plantas supridas com 2 mM de Si, que apresentaram vazamento de eletrólitos constante em diferentes doses de NaCl (Figura 6B). Contudo, observou-se que nas raízes, independente do tempo de exposição ao estresse, não houve efeito significativo da salinidade, nem tampouco das doses de Si utilizadas (Figura 6C e 6D). Porém, em comparação com as folhas e mesmo em condição de controle, o dano de membrana foi mais expressivo, o que provavelmente ocorreu devido a um contato direto deste órgão a solução salina.

Maia (2012) observou que os tratamentos salinos ocasionaram aumento nos danos em membranas, baseados no vazamento de eletrólitos, nos tecidos radiculares de feijão caupi cultivares Pérola e Pitiúba. Lima (2011), em estudos com milho submetido à salinidade também observou reduções no vazamento de eletrólitos quando as plantas receberam doses de Si. Esse resultado pode ser atribuído ao fato de que o silício forma complexos com polifenóis e assim serve como alternativa à lignina no reforço das paredes celulares (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Figura 6 – Extravazamento de eletrólitos na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▒) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



4.5 Solutos inorgânicos

4.5.1 Teores de Na⁺, K⁺ e relação Na⁺/K⁺

As 15 dias, como esperado, os teores de Na⁺ foram consideravelmente aumentados pelos tratamentos salinos nos dois órgãos estudados, independente dos níveis de Si utilizados. O aumento desse íon ocorreu já a partir da aplicação de NaCl a 50 mM, permanecendo o mesmo valor na maior dose de sal (Figuras 7A e 7B).

Figura 7 – Teores de Na^+ , K^+ e relação Na^+/K^+ na parte aérea (A, C e E, respectivamente) e raízes (B, D e F, respectivamente) de plantas de arroz aos 15 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (\square), 2 mM de Si (\square) e 4 mM de Si (\blacksquare), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.

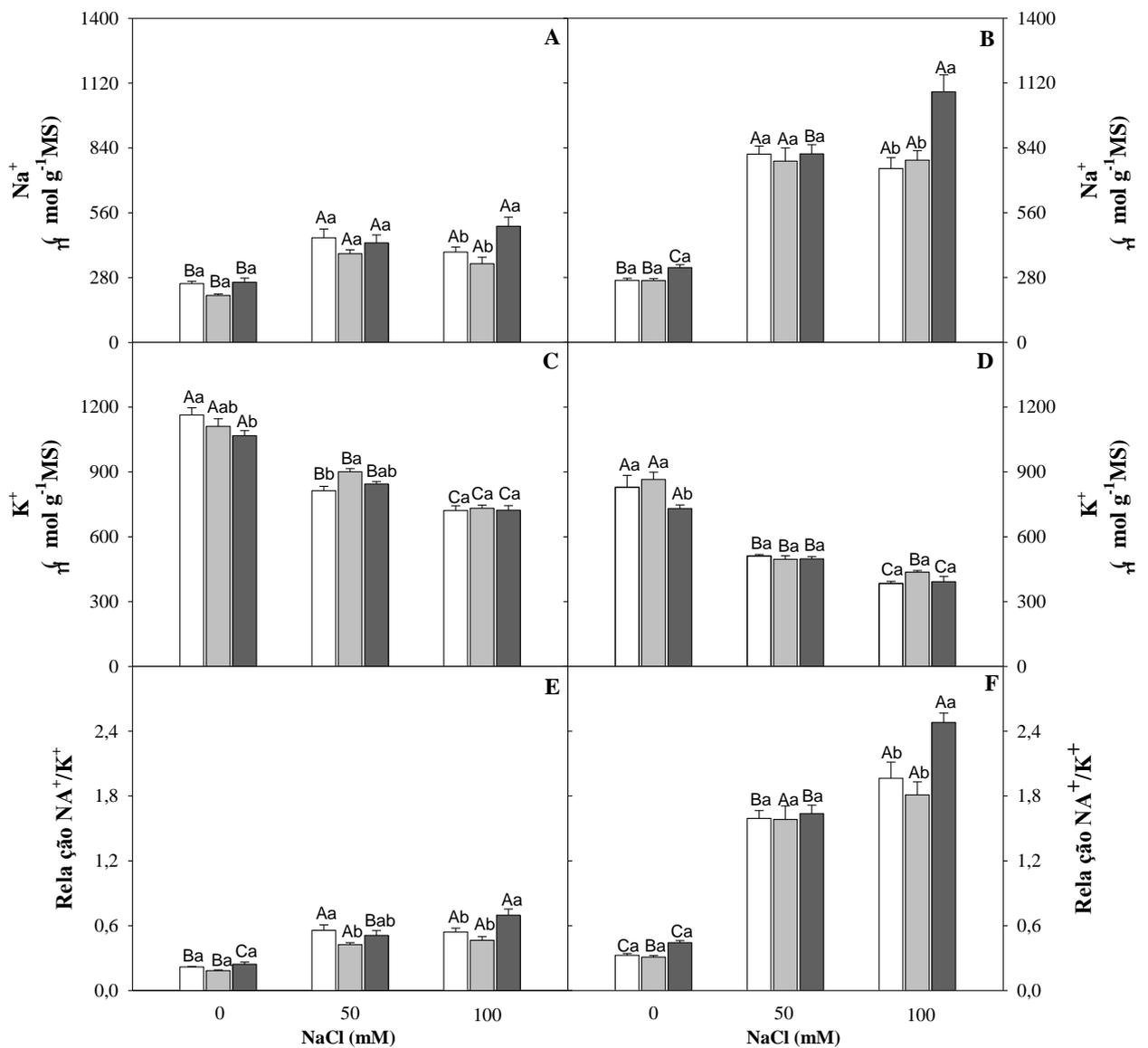
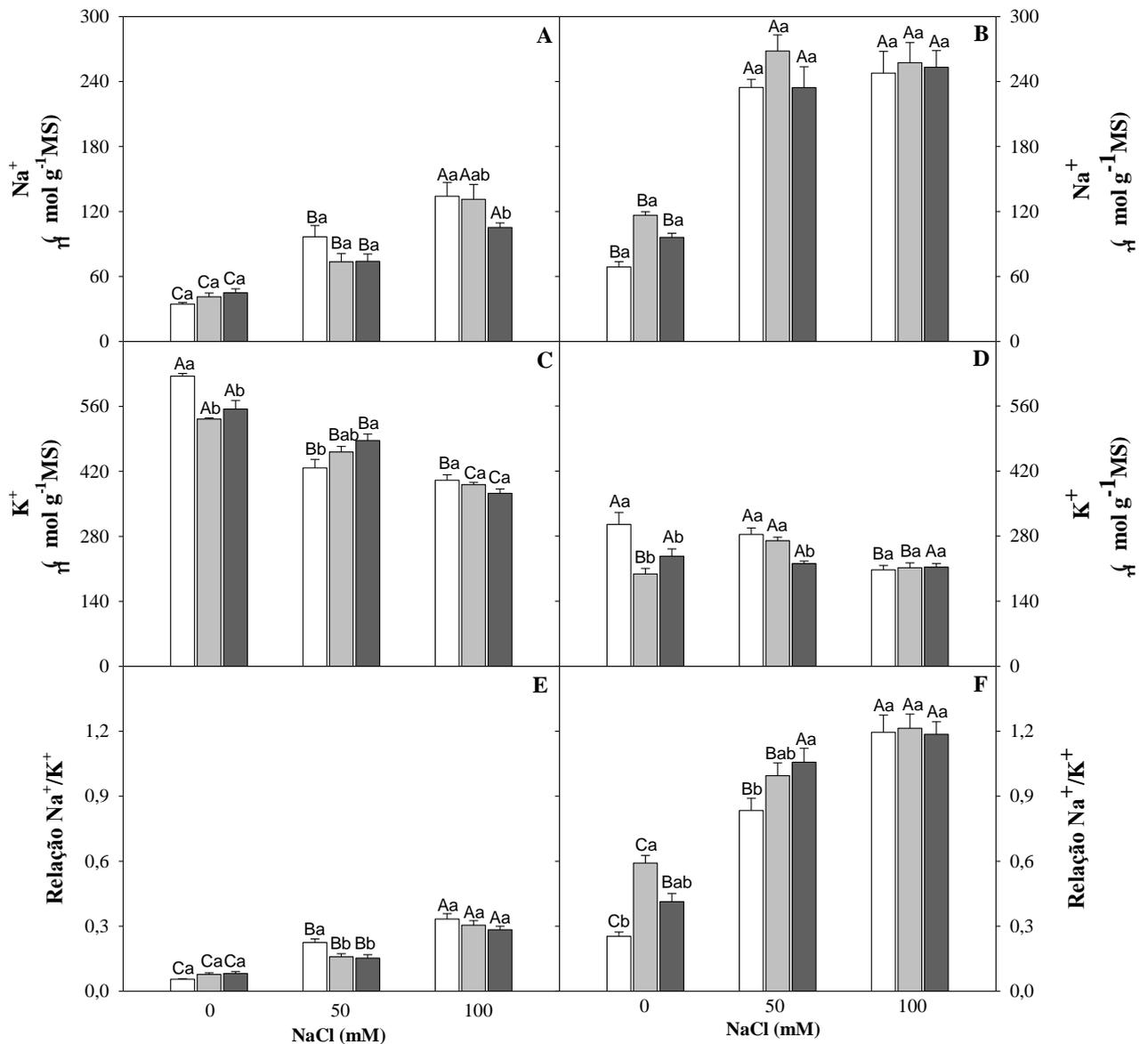


Figura 8 – Teores de Na^+ , K^+ e relação Na^+/K^+ na parte aérea (A, C e E, respectivamente) e raízes (B, D e F, respectivamente) de plantas de arroz aos 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (\square), 2 mM de Si (\square) e 4 mM de Si (\blacksquare), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



Observou-se também que em condições de salinidade (100 mM), durante os primeiros 15 dias após aplicação do estresse, as plantas nutridas com Si na dose de 4 mM acumularam mais íons Na^+ , quando comparadas com as dos demais tratamentos de Si (Figuras 7A e 7B). Esse resultado pode ser justificado devido ao fato da fonte de silício ter

sido o silicato de sódio, onde possivelmente a dose de 4 mM pode ter favorecido ao aumento desse íon nessas condições.

No sistema radicular das plantas de arroz os aumentos nos níveis de Na^+ foram ainda mais significativos sob estresse salino, em ambos os períodos, sendo em média três vezes superiores aos do tratamento controle (Figura 7B e 8B). Esse comportamento tem sido comprovado em diferentes espécies na literatura, sorgo (SILVA *et al.*, 2014), feijão caupí (PRAXEDES *et al.*, 2011), algodão (FREITAS *et al.*, 2011).

Aos 30 dias, os teores de Na^+ foram gradativamente aumentados com o incremento da salinidade da solução nutritiva (Figuras 8A e 8B), enquanto a suplementação com Si reduziu o acúmulo desse íon nas plantas cultivadas em solução de 100 mM de Na^+ (Figura 8A).

Diferente do que foi observado com o Na^+ , o estresse salino reduziu os teores de K^+ em folhas e raízes de arroz, tanto aos 15 dias (Figuras 7C e 7D), quanto aos 30 dias (Figuras 8C e 8D). Contudo a aplicação de Si não teve efeitos positivos para essa variável. Reduções nos teores de K^+ nas folhas e nas raízes foram também encontrados em milho (AZEVEDO NETO *et al.*, 2004), em sorgo (NETONDO *et al.*, 2004) e em pinhão manso (SILVA *et al.*, 2009), submetidas a salinidade.

Possivelmente, a redução nos teores de K^+ devem-se a exposição direta das raízes ao sal, o que provoca alterações na integridade e permeabilidade seletiva da membrana plasmática ao K^+ (GRATTAN; GRIEVE, 1999; MANSOUR; SALAMA, 2004). Isto se deve às similaridades físico-químicas dos íons Na^+ e K^+ , que fazem com que os transportadores de K^+ possam ser utilizados para absorção de Na^+ quando este se encontra em excesso no meio de crescimento, o que pode resultar em deficiência de K^+ (MAATHUIS; AMTMANN, 1999).

A relação Na^+/K^+ aumentou significativamente aos 15 e 30 dias de estresse, tanto nas folhas quanto nas raízes, em função da salinidade, havendo diferença significativa em todos os tratamentos (Figuras 7E, 7F, 8E e 8F), como consequência dos maiores aumentos nos teores de Na^+ e decréscimos nos teores de K^+ em função dos tratamentos salinos. As raízes exibiram uma maior relação Na^+/K^+ quando comparada às folhas (Figura 8F e 9F). Semelhantemente ao experimento aqui apresentado, Silva *et al.* (2009) observaram aumentos na relação Na^+/K^+ em plantas de pinhão manso submetidas a salinidade.

As plantas nutridas com Si a 2 mM apresentaram os menores valores na relação Na^+/K^+ em folhas aos 15 e 30 dias, sob os dois níveis de estresse salino (Figura 7E e 8E), entretanto nas raízes observou-se aumentos nessas relações durante o estresse com a suplementação de 4 mM de Si (Figura 7F e 8F).

4.5.2 Teores de Cl^- , NO_3^- e relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$

Os teores de cloreto (Cl^-) na parte aérea não foram afetados pela salinidade aos 15 dias de estresse (Figura 9A), exceto nas plantas nutridas com a maior dose de Si, que apresentaram um aumento nessa variável. Nesse período o efeito do sal foi mais evidente nas raízes, aumentando significativamente esse íon, independente da concentração de silício aplicada. (Figura 9B).

Os teores de nitrato NO_3^- aos 15 dias foram reduzidos gradativamente nos dois órgãos das plantas com o aumento da concentração de NaCl na solução nutritiva (Figura 9C e 9D), na ausência ou em quaisquer dos níveis de silício aplicados.

Aos 30 dias os teores de cloreto nos dois órgãos analisados foram aumentados significativamente pelo estresse salino (Figura 10A e 10B), entretanto na parte aérea o Si reduziu de maneira significativa esses teores em plantas estressadas nas duas doses de NaCl. Nas raízes, por sua vez, não houve efeito de nenhum nível silício nas concentrações de sal estudadas. A redução no acúmulo de NO_3^- em função da salinidade só ocorreu nas plantas que não foram suplementadas com o Si (Figura 10C e 10D).

Realizando-se a comparação dos níveis de silício em cada concentração de sal, constataram-se aumentos significativos de NO_3^- nas plantas que foram nutridas com 2 mM e 4 mM de Si, tanto em condições normais quanto em condições de estresse. Esses aumentos foram observados nos dois órgãos da planta analisados e nos dois dias de exposição ao estresse. (Figura 9C e 9D; Figura 10C e 10D).

O nitrato é um dos elementos essenciais à planta, estando envolvido no crescimento e desenvolvimento, já que participa da constituição de muitas biomoléculas tais como proteínas, ácidos nucleicos, aminoácidos, coenzimas, vitaminas e pigmentos (DUBEY; PESSARAKLI, 1994). Resultados obtidos com diferentes espécies mostram que a salinidade pode reduzir, aumentar ou não alterar os teores de N nos tecidos das plantas (MELONI *et al.*, 2004; MONTE *et al.*, 2004; CRUZ *et al.*, 2006).

De modo geral, a relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ foi gradativamente aumentada pela salinidade nos dois tempos de exposição ao estresse, tanto nas folhas como nas raízes das plantas de arroz (Figura 9E e 9F; Figura 10E e 10F). Silva *et al.* (2014), trabalhando com girassol, também observou aumentos na relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ devido a salinidade e ao tempo de exposição ao estresse nas diversas partes das plantas.

Figura 9 – Teores de Cl^- , NO_3^- e relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ na parte aérea (A, C e E, respectivamente) e raízes (B, D e F, respectivamente) de plantas de arroz aos 15 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (\square), 2 mM de Si (\square) e 4 mM de Si (\blacksquare), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.

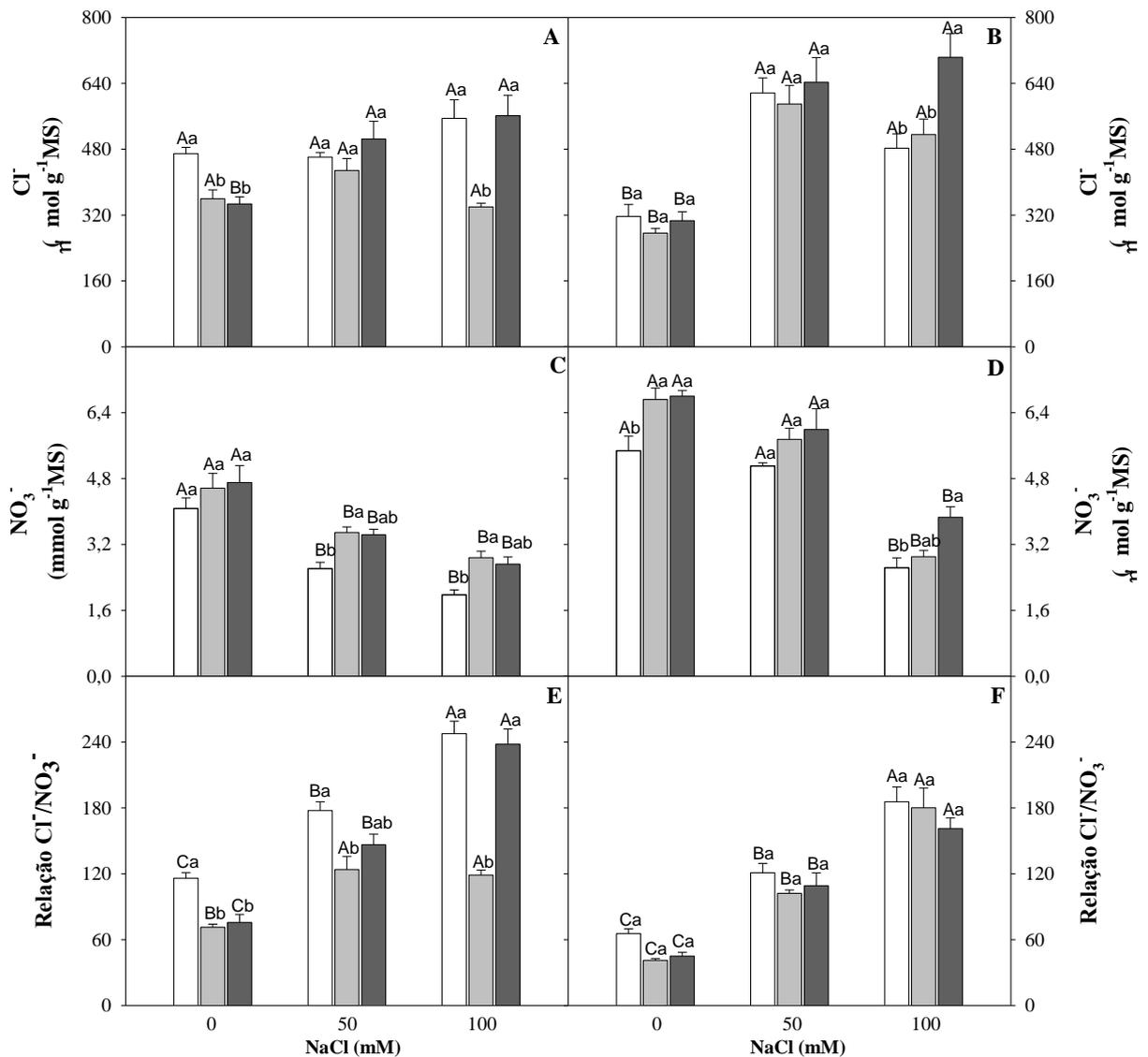
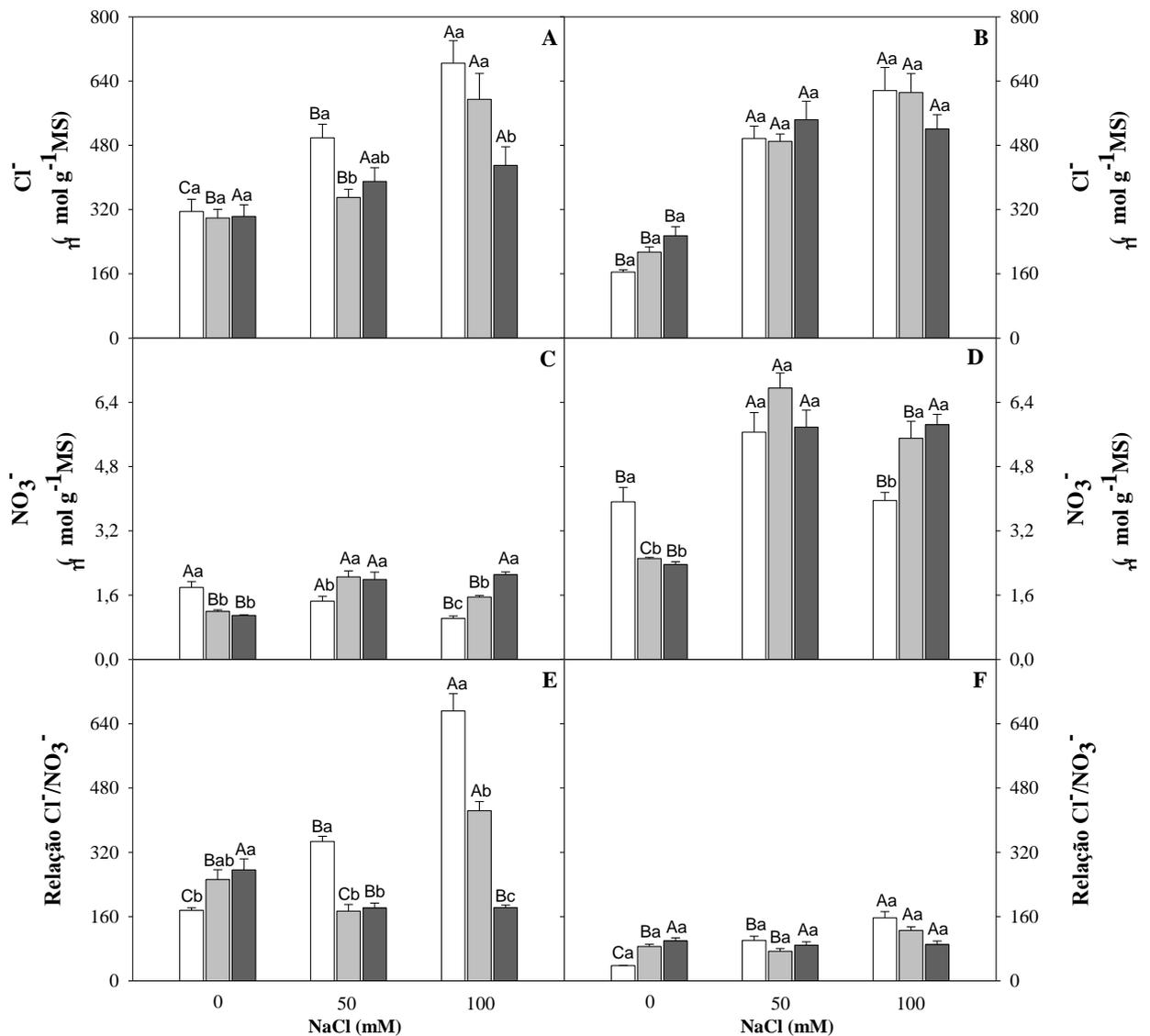


Figura 10 – Teores de Cl^- , NO_3^- e relação $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ na parte aérea (A, C e E, respectivamente) e raízes (B, D e F, respectivamente) de plantas de arroz aos 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (\square), 2 mM de Si (\square) e 4 mM de Si (\blacksquare), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



Contudo, no presente trabalho, aos 15 dias de estresse, observou-se que a menor concentração de silício no meio (2mM) favoreceu a diminuição dessa relação em plantas submetidas as duas concentrações de sal (NaCl a 50 mM e a 100 mM), em ambos os órgãos da planta avaliados, sendo mais expressivo na parte aérea (Figura 9E). Já aos 30 dias esse

efeito foi observado principalmente na concentração de 4 mM de Si e nas plantas que receberam a maior dose de NaCl (100mM) (Figura 10E e 10F).

4.6 Solutos orgânicos

4.6.1 Carboidratos solúveis

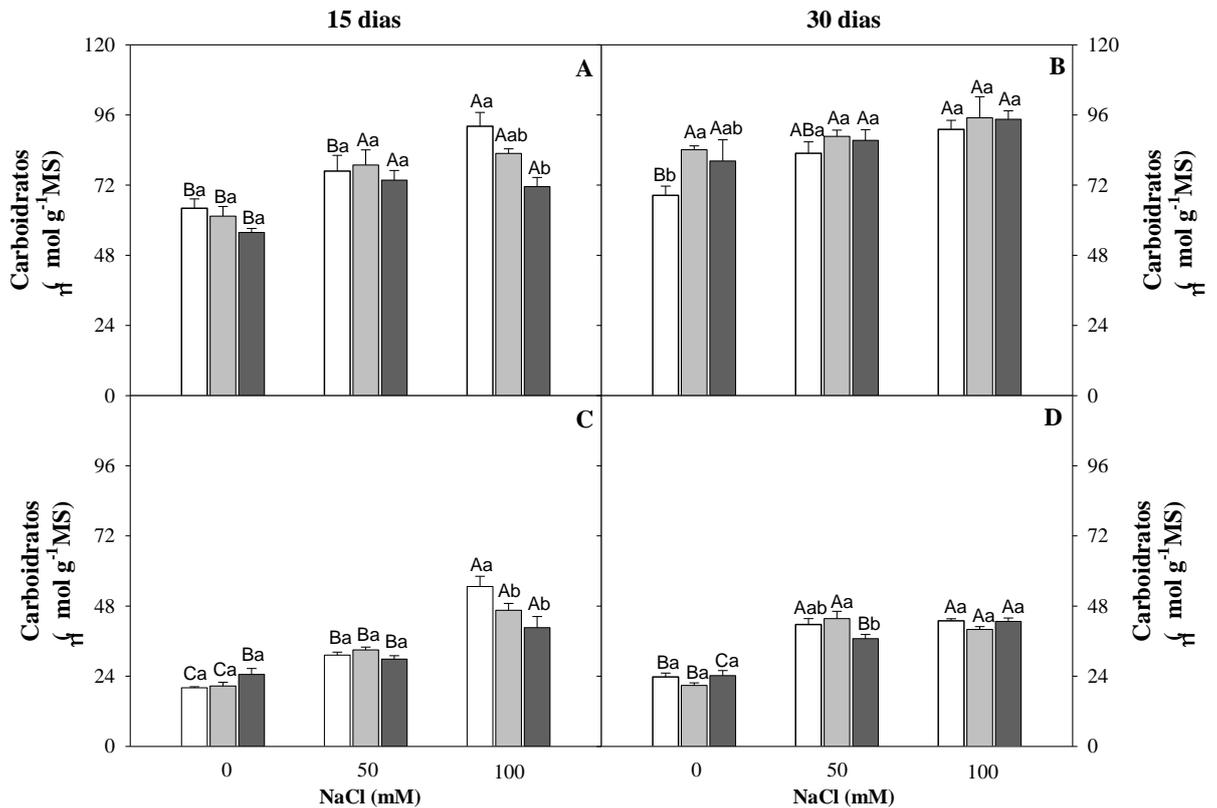
Nas plantas sem suplementação com Si, os teores de carboidratos solúveis na parte aérea foram afetados pela salinidade em ambos os períodos analisados, enquanto as plantas que receberam Si, só aumentaram os teores de carboidratos devido a salinidade aos 15 dias de estresse (Figura 11A e 11B). Já nas raízes, esse parâmetro se comportou de maneira similar nos dois períodos de exposição ao sal, com aumentos significativos à medida que se aumentou o estresse salino independente do Si (Figura 11C e 11D).

Assim, vale ressaltar que o aumento na concentração de solutos orgânicos no citoplasma de plantas submetidas a estresse salino tem sido considerado como um mecanismo utilizado pelas plantas para balancear o potencial osmótico entre o citoplasma e o vacúolo e evitar danos enzimáticos (MUNNS,2002), o que parece ter acontecido com as plantas de arroz. Freitas (2010) também verificaram que os níveis de carboidratos aumentaram em resposta à salinidade, e estes foram os principais solutos orgânicos responsáveis pelo ajuste osmótico nas folhas de plantas jovens de sorgo.

Plantas nutridas com Si apresentaram aumento na concentração de carboidratos na parte aérea somente aos 30 dias de estresse e em condições controle (Figura 11B). Por outro lado, nas raízes o efeito do Si ocorreu somente nas plantas que receberam a dose de 100 mM de NaCl, acarretando em reduções de carboidratos quando comparado as plantas com ausência de Si aos 15 dias de estresse (Figura 11C).

Esses resultados divergem daqueles apresentados por Oliveira *et al.* (2012), que verificaram que as concentrações de silício e os níveis de salinidade da água de irrigação não influenciaram no acúmulo de carboidratos em mamona BRS Rubi.

Figura 11 – Teores de carboidratos na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▒) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



4.6.2 N-aminossolúveis

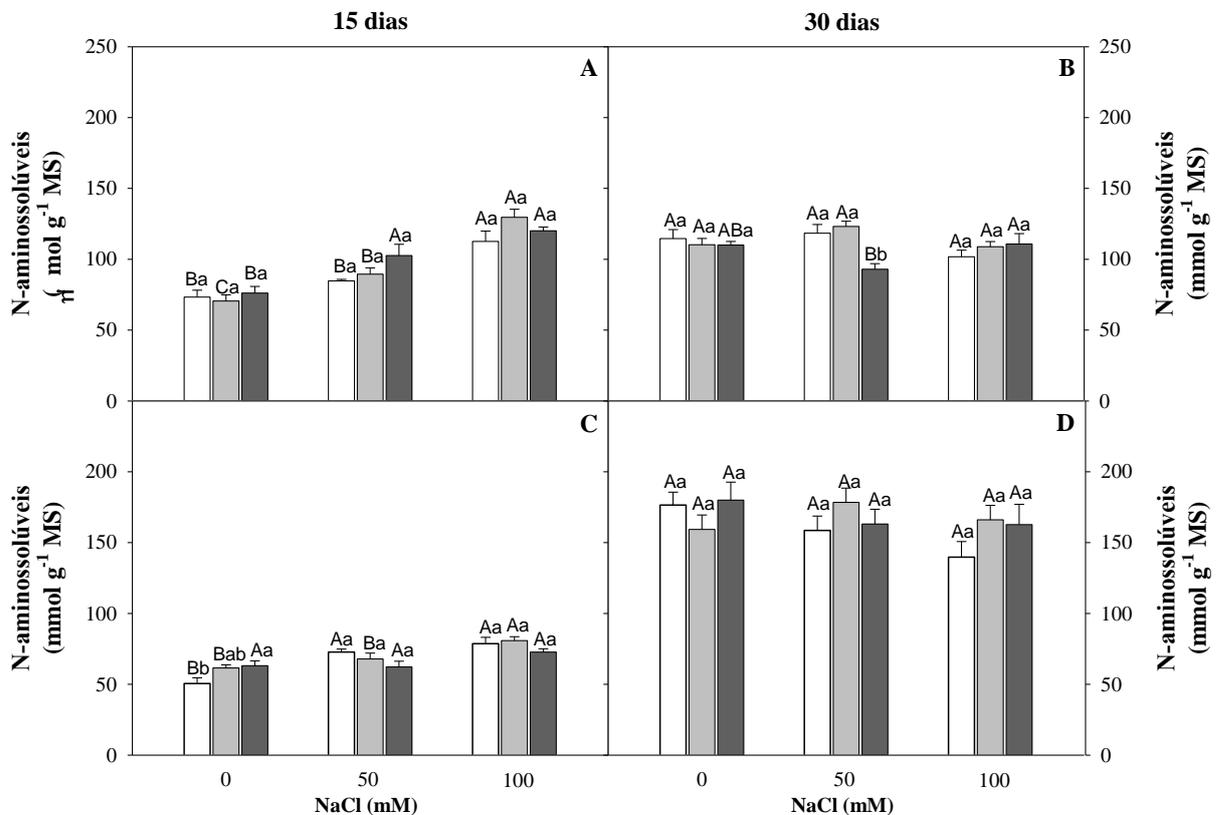
Nas folhas e raízes, a salinidade aumentou os teores de N-aminossolúveis apenas aos 15 dias de estresse, sem nenhuma influência da adubação silicatada (Figura 12A e 12C). Aos 30 dias a concentração de N-aminossolúveis nas folhas foi reduzida com 4 mM de Si sob estresse salino a 50 mM, em relação as plantas na ausência ou cultivadas com 2 mM desse elemento (Figura 12B). As raízes, por outro lado, não foram afetadas significativamente por nenhum dos tratamentos após os 30 dias de exposição ao NaCl (Figura 12D).

O acúmulo de aminoácidos tem sido observada em muitos estudos em plantas expostas a estresse abiótico (KEMPA *et al.*, 2008; SANCHEZ *et al.*, 2008; USADEL *et al.*, 2008; LUGAN *et al.*, 2010). Contudo, embora o acúmulo total de aminoácidos sob condições de estresse possa indicar dano celular em algumas espécies (WIDODO *et al.*, 2009), o

aumento dos níveis de alguns aminoácidos específicos tem um efeito benéfico durante o processo de aclimação ao estresse.

Bezerra *et al.* (2010) também verificaram um aumento nas concentrações de aminoácidos livres totais em plantas de girassol, à medida que se aumentou a concentração de NaCl na solução nutritiva. Para o sorgo forrageiro, as concentrações de 1 mM e 3 mM de Si elevaram os teores de N-aminossolúveis em relação a ausência desse elemento em plantas submetidas ao estresse salino (NASCIMENTO *et al.*, 2014).

Figura 12 – Teores de N-aminossolúveis na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▒) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.

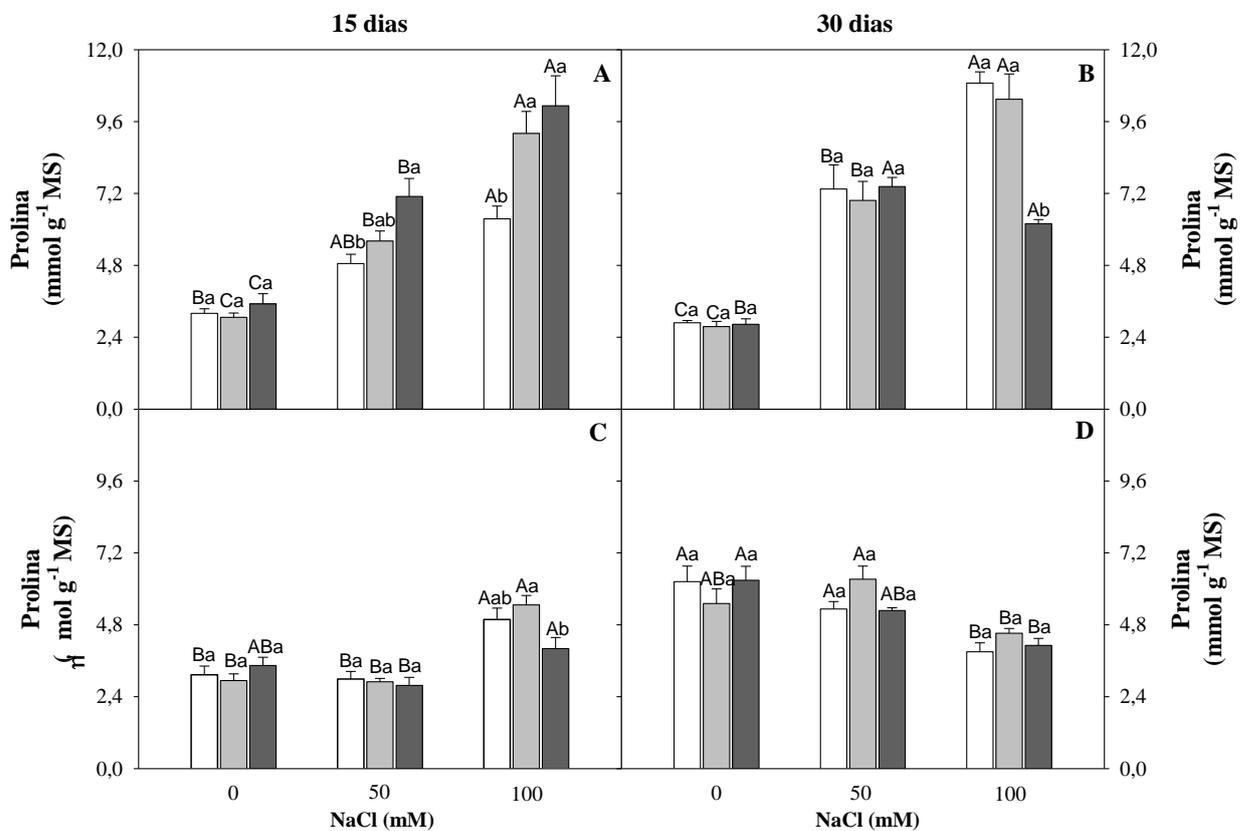


4.6.3 Prolina livre

A salinidade, de maneira geral, aumentou os teores de prolina, exceto nas raízes aos 30 dias de estresse, onde observaram-se reduções quando as plantas receberam a dose de 100 mM de NaCl (Figura 13).

O acúmulo de prolina livre é uma típica resposta das plantas sob condições de estresse salino (DEMIRAL; TURKAN, 2005). Embora as funções desempenhadas por esse aminoácido em plantas sujeitas à salinidade permaneçam controversas, seu papel osmorregulador e sua contribuição para a estabilidade de membranas celulares e redução dos efeitos do NaCl são bem documentados na literatura (GADALLAH, 1999; MANSOUR, 2000).

Figura 13 – Teores de prolina livre na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▒) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



Nas folhas aos 15 dias de estresse o fornecimento de 2 e 4 mM de Si proporcionaram um aumento considerável de prolina em plantas sob os dois níveis de sal (50 e 100mM) (Figura 13A). Entretanto, aos 30 dias, nessas mesmas condições a aplicação de silício a 4 mM diminuiu esses teores em plantas submetidas a 100 mM de NaCl (Figura 13B). As raízes apresentaram teores de prolina menores em relação às folhas, nas quais o silício pouco influenciou. Gunes *et al.* (2007a), por sua vez, verificaram que o fornecimento de Si proporcionou maior produção de matéria seca e teor de prolina em plantas de cevada expostas a excesso de sódio e boro no solo.

4.6.4 Proteínas solúveis

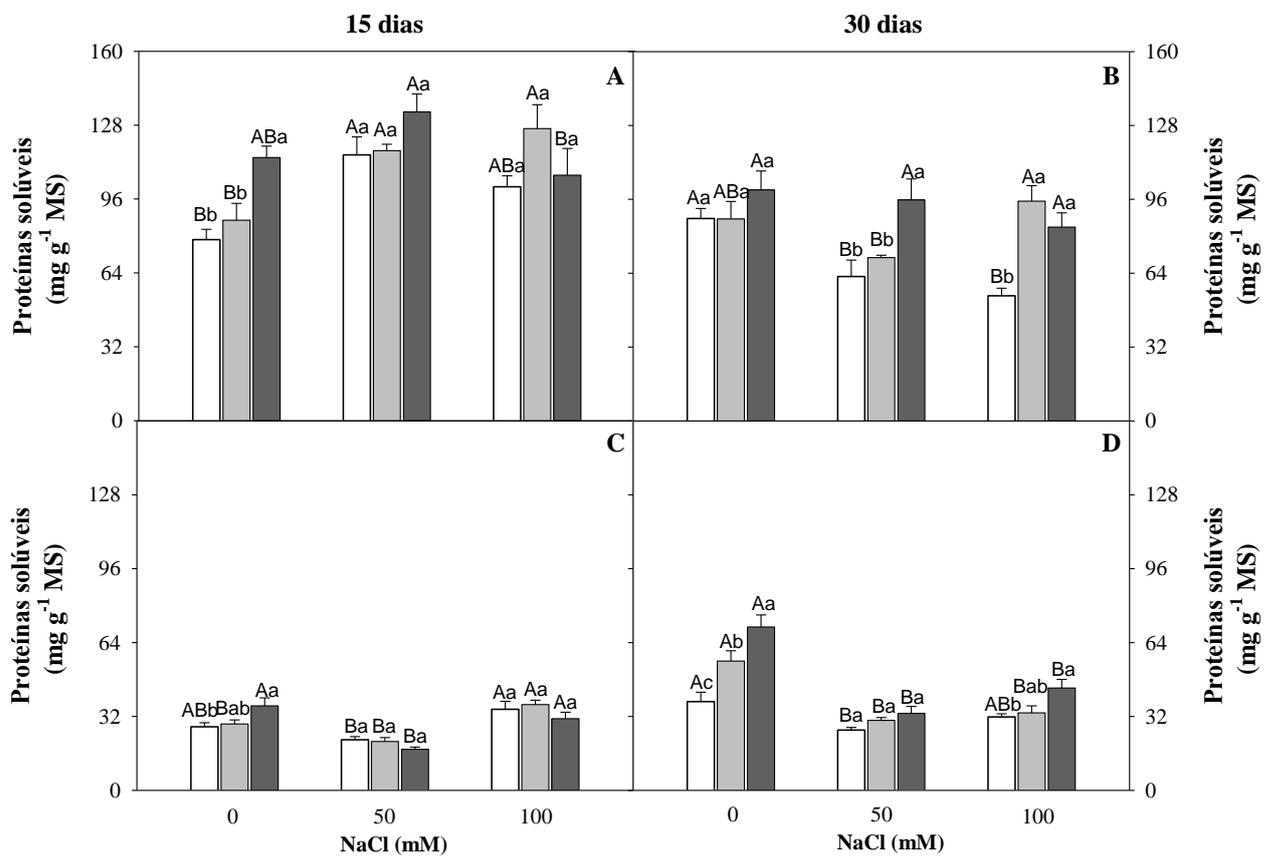
De maneira geral, aos 15 dias, a salinidade aumentou os teores de proteínas solúveis na parte aérea das plantas de arroz (Figura 14A) e reduziu de modo gradativo aos 30 dias nas plantas sem suprimento de Si (Figura 14B). Já para as raízes, aos 15 e 30 dias houve pouca alteração em função do estresse salino, com reduções apenas nas raízes das plantas sob 50 mM de NaCl nos 15 dias de estresse (Figura 14C), bem como nas duas concentrações ao 30 dias, independentemente dos níveis de silício utilizados (Figura 14D).

O decréscimo no conteúdo de proteínas observado nesse trabalho pode ser devido ao retardamento na síntese proteica ou na aceleração de sua degradação, levando ao aumento na quantidade de aminoácidos livres ou a inibição da incorporação destes aminoácidos (FREITAS, 2010). Praxedes *et al.* (2008) observou em raízes de plantas de feijão-de-corda que a salinidade pouco afetou os teores de proteínas solúveis, inclusive no cultivar mais sensível a salinidade. Contudo deve-se ressaltar que existem estudos que mostram que os teores de proteínas solúveis aumentam com a salinidade. Por exemplo, Bezerra *et al.* (2010) observaram que a presença de NaCl induziu um aumento nos teores de proteínas solúveis totais em plantas de girassol.

Pode-se observar que em alguns casos o silício elevou os teores de proteínas solúveis, tanto em condições controle quanto em condições salinas, sendo mais expressivos aos 15 dias na parte aérea (Figura 14A), e nas raízes aos 30 dias de estresse (Figura 14D). Esse comportamento pode estar relacionado com a contribuição do silício na capacidade da planta tolerar o estresse salino, pois Zhu *et al.* (2004) e Gong *et al.* (2005) observaram que plantas de pepino e trigo cultivadas sob maior disponibilidade de Si, expostas à salinidade e deficiência hídrica, apresentaram maior teor de proteínas nas folhas comparadas às plantas cultivadas sem Si. De acordo com esses autores, o efeito do Si no aumento da tolerância das

plantas à seca está relacionado com um aumento da ação de defesa antioxidante, redução no dano oxidativo de moléculas funcionais e membranas e manutenção dos processos fisiológicos sob condições de deficiência hídrica, condição também propiciada pela salinidade.

Figura 14 – Teores de proteínas solúveis na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▨) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.

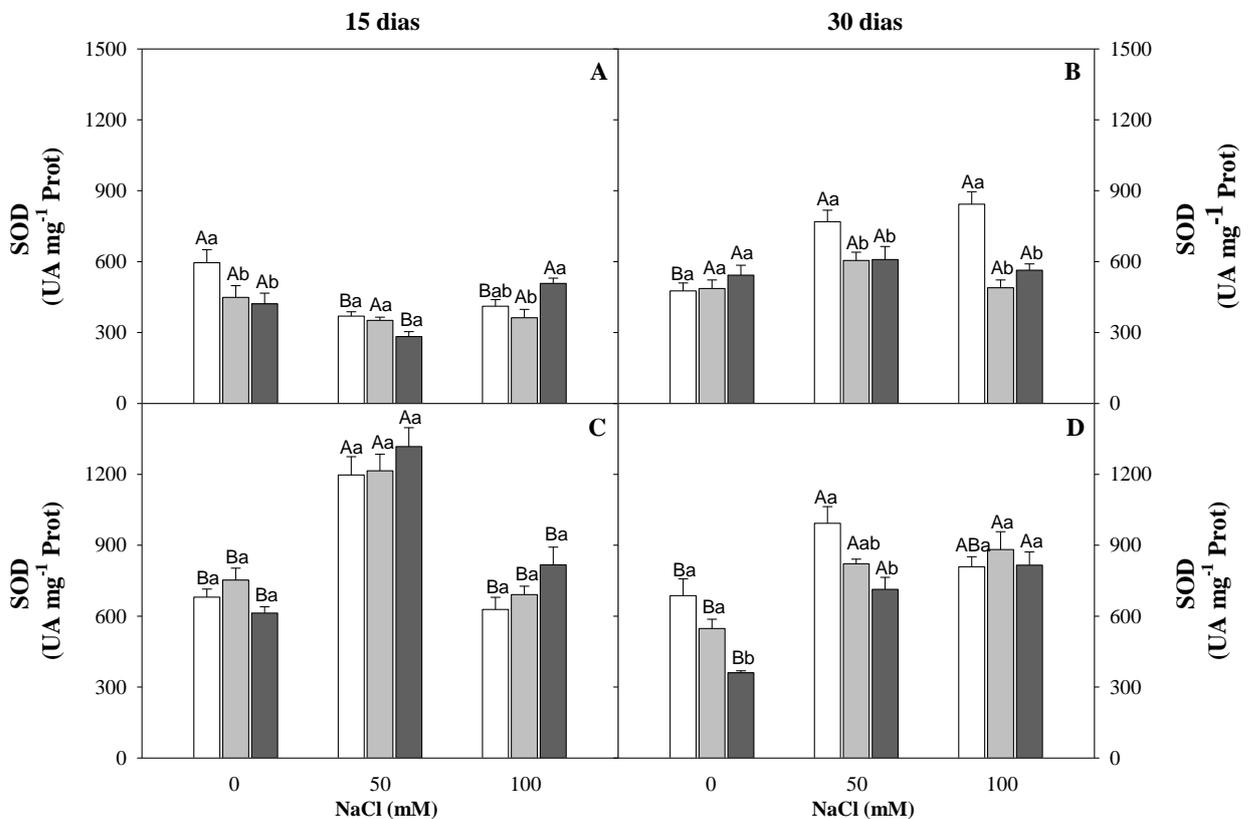


4.7 Atividade das enzimas antioxidantes

4.7.1 Atividade da Dismutase do Superóxido (SOD)

A atividade da SOD nas folhas das plantas que não receberam Si foi reduzida pelo estresse salino aos 15 dias de estresse. A aplicação do silício em condições controle diminuiu significativamente essa atividade e aumentou nas plantas submetidas a 100 mM de NaCl (Figura 15A). Aos 30 dias, observa-se que a salinidade pouco afetou a atividade da SOD nas folhas e a suplementação com silício proporcionou menores valores em plantas estressadas nos dois níveis de sal (50 mM e 100 mM) (Figura 15B).

Figura 15 – Atividade da Dismutase do Superóxido (SOD) na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▒) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



Nas raízes a atividade da SOD foi aumentada pelo estresse salino a 50 mM aos 15 dias de estresse, contudo decresceu com o aumento da salinidade. No sistema radicular, por sua vez, não se observou efeito significativo dos tratamentos com silício sobre essa variável (Figura 15C). Aos 30 dias, o estresse salino também aumentou a atividade da SOD nas raízes (Figura 15D). Entretanto, de modo geral, a atividade da SOD foi reduzida nas plantas tratadas com silício (Figura 15D), esse foi um resultado inesperado, pois via de regra, a atividade dessa enzima tem aumentado em plantas nutridas com Si, sob diferentes condições adversas. Nesse sentido, em plantas de cevada houve aumento na atividade de SOD na presença do Si (GOGORCENA *et al.*, 1995). De maneira similar, sob condições de estresse salino, em plantas de pepino, Zhu *et al.* (2004) observaram aumento nas atividades de SOD e APX, com exceção da CAT, a qual não foi influenciada pela presença do Si.

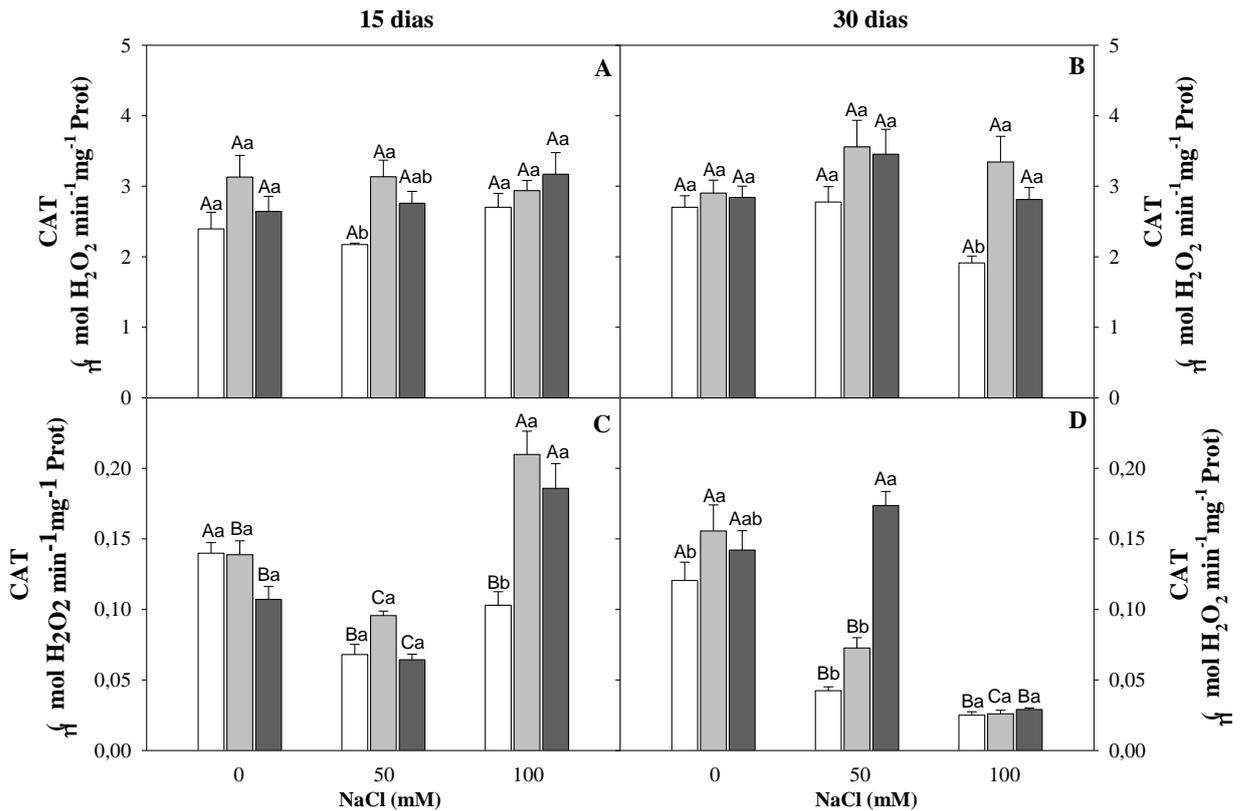
4.7.2 Atividade da Catalase (CAT)

De modo semelhante a SOD, a atividade da CAT nas folhas não foi influenciada significativamente pela salinidade nos dois tempos de estresse salino (15 e 30 dias). Entretanto os tratamento com Si em condições de estresse a 50 mM aos 15 dias, induziram um incremento significativo da atividade dessa enzima, como também aos 30 dias em 100 mM de NaCl (Figura 16A e 16B).

Nas raízes, aos 15 dias, a atividade da CAT foi reduzida nas condições salinas de 50 mM, mas os tratamentos com Si reverteram esse quadro na maior dose de NaCl, elevando-a a valores significativamente maiores que nas plantas controle e com Si (Figura 16C). Aos 30 dias, também, observou-se reduções nesse parâmetro com o estresse, contudo o Si a 4 mM proporcionou maiores valores na atividade dessa enzima em plantas submetidas a 50 mM de NaCl (Figura 16D). Esses resultados corroboram com os achados de Al-aghabary *et al.* (2004), que também observaram que o estresse salino inibiu a atividade da CAT e a adição de silício aumentou essa atividade.

Em condições de excesso de sal, a integridade da parede celular é garantida pela capacidade do Si de estimular o sistema antioxidante. Assim, em culturas de cevada e algodão cultivadas em solos com alta salinidade e baixa umidade, a aplicação de Si diminuiu as concentrações de H₂O₂ e peroxidação de lipídios, bem como estimulou a atividade das enzimas diamutase do superóxido, catalase e peroxidase do ascorbato que garantiram a preservação da parede celular (RODRIGUES *et al.*, 2011).

Figura 16 – Atividade da catalase (CAT) na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▨) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.

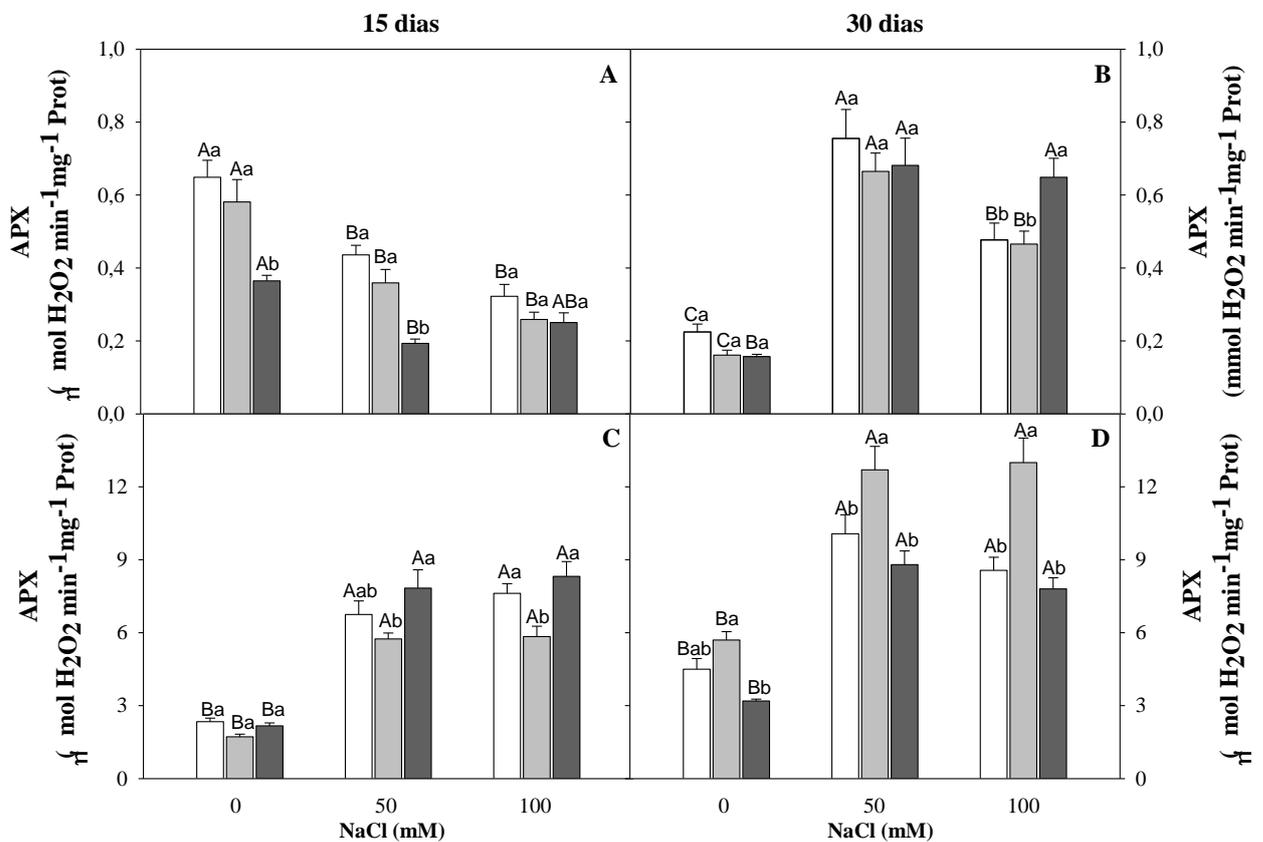


4.7.3 Atividade da Peroxidase do Ascorbato (APX)

Observou-se que aos 15 dias a salinidade reduziu a atividade da APX nas folhas, e da mesma forma a adição de Si provocou uma queda nos valores médios dessa variável, tanto na ausência quanto na presença de NaCl (Figura 17A). Já aos 30 dias de estresse, a atividade da APX foi aumentada com o estresse salino, alcançando maiores valores quando as plantas foram submetidas a 50 mM. Em condições de maior dose de estresse (100 mM), o fornecimento de 4 mM de Si proporcionou aumento significativo na atividade dessa enzima, quando comparado aos das plantas com ausência e 2 mM de Si (Figura 17 B). Resultados semelhantes foram encontrados por Curvêlo *et al.* (2013), que observaram que o sistema

oxidativo de plantas supridas com Si foi mais eficiente, especialmente com a ação das enzimas SOD, APX e GR colaborando para a resistência das plantas de algodoeiro a estresses bióticos.

Figura 17 – Atividade da peroxidase do ascorbato (APX) na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (□), 2 mM de Si (▨) e 4 mM de Si (■), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



Nas raízes a atividade da APX foi aumentada pela salinidade de maneira similar em ambos os períodos de exposição ao sal, sendo que aos 15 dias o Si a 2 mM apresentou os menores valores dessa enzima o que proporcionou decréscimos (Figura 17C). Aos 30 dias, por outro lado, a atividade da APX foi aumentada significativamente em função da suplementação da solução nutritiva com Si a 2 mM (Figura 17D).

Os dados aqui apresentados mostram que a atividade da APX nas raízes das plantas de arroz foi maior que a encontrada nas folhas. Concordando com esses resultados, Demiral e Turkan (2005), comparando dois cultivares de arroz diferindo na tolerância à salinidade, encontraram uma correlação positiva entre a atividade da APX nas raízes e a tolerância à salinidade em arroz.

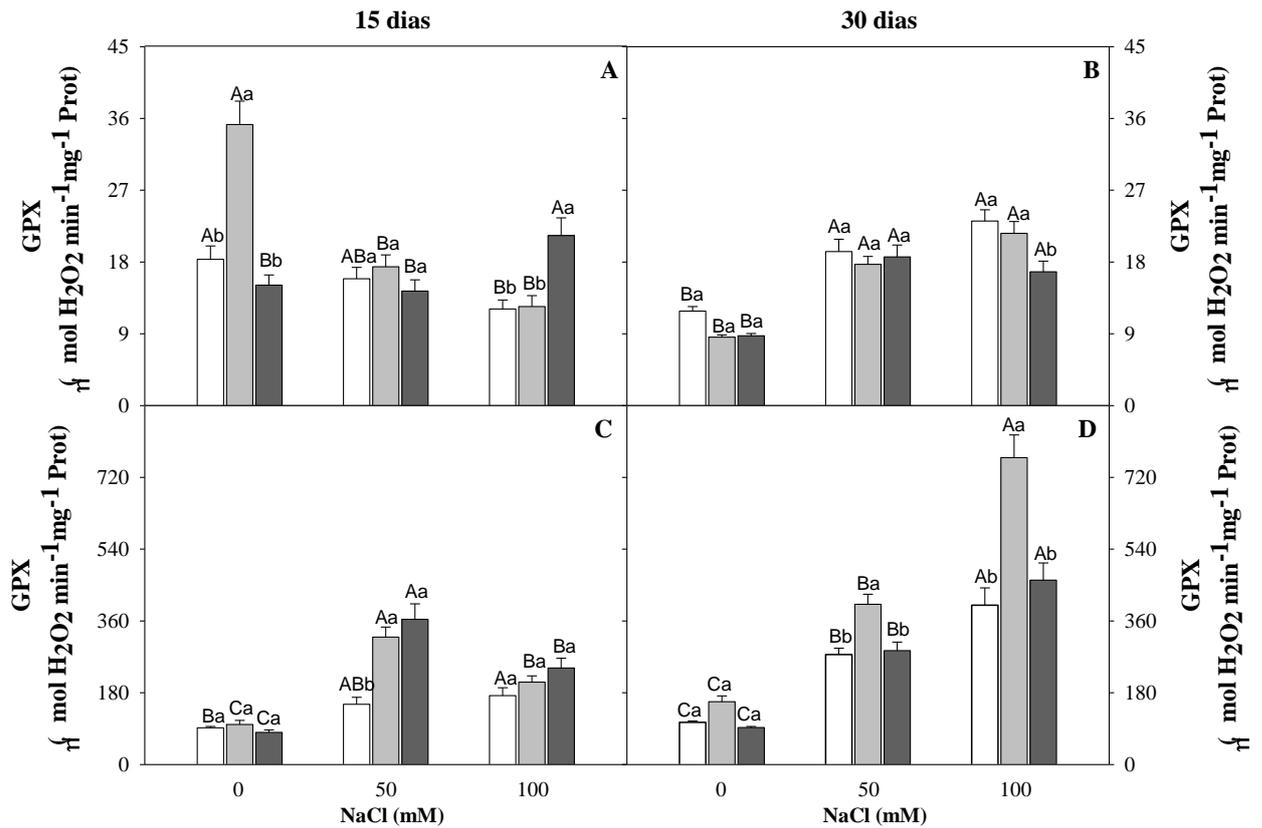
4.7.4 Atividade da Peroxidase do Guaiacol (GPX)

Em relação a peroxidase do guaiacol (GPX), pode ser observado que nas folhas, aos 15 dias de estresse, houve tendência de queda na atividade dessa enzima, exceto nas plantas submetidas a dose de 100 mM de NaCl e que foram supridas por Si a 4 mM (Figura 18A). Nessas condições de salinidade, as plantas apresentaram um aumento de cerca de 76% em relação as plantas com 2 mM de silício e ausência desse elemento. Observa-se também que a dose de 2 mM foi capaz de aumentar a atividade da GPX em condições de controle. Nas folhas, aos 30 dias de estresse, a atividade da GPX aumentou em condições de estresse salino e não houveram incrementos significativos em decorrência dos tratamentos com silício (Figura 18B). De maneira geral, a atividade da GPX nas raízes nos dois tempos de exposição ao estresse aumentou com a salinidade, na qual aos 15 dias se obteve maiores valores aos 50 mM de NaCl (Figura 18C), e aos 30 dias os maiores valores foram obtidos em plantas submetidas a maior dose de NaCl (100 mM) (Figura 18D). Similarmente, estudos realizados por Vaidynathan *et al.* (2003), comparando duas cultivares de arroz com diferenças nos graus de tolerância ao estresse salino verificaram que a atividade da GPX aumentou em ambas as cultivares.

O fornecimento de silício proporcionou nas raízes aumentos na atividade dessa enzima em condições de estresse salino quando as plantas foram nutridas com 2 mM de Si em quaisquer tempos analisados (Figura 18C e 18D). Além disso, nas raízes, tanto em condições controle como de estresse salino, a atividade da GPX foi, em termos absolutos, superior àquela das folhas. Resultados semelhantes foram obtidos por Ferreira (2012) na cultura do sorgo forrageiro.

Alguns autores têm ressaltado a importância da coordenação entre a atividade SOD com as atividades da CAT, APX, e GPX nos processos de remoção do O_2^- e do H_2O_2 e, conseqüentemente na tolerância a salinidade (MITTOVA *et al.*, 2002; MELONI *et al.*, 2003; AZEVEDO NETO *et al.*, 2006).

Figura 18 – Atividade da peroxidase do guaiacol (GPX) na parte aérea (A e B) e raízes (C e D) de plantas de arroz aos 15 e 30 dias de estresse e nutridas com 0 mM de Si (\square), 2 mM de Si (\square) e 4 mM de Si (\blacksquare), sob diferentes níveis de salinidade. Letras maiúsculas comparam entre níveis de NaCl em um mesmo nível de Si, enquanto que letras minúsculas comparam níveis de Si em um mesmo nível de NaCl. As colunas representam a média de 4 repetições e as barras o erro padrão.



5 CONCLUSÕES

- A salinidade reduziu o crescimento das plantas e o silício foi capaz de atenuar essa redução no nível intermediário de salinidade.
- Os íons Na^+ e Cl^- foram aumentados e os teores de K^+ e NO_3^- reduzidos nas folhas e raízes das plantas submetidas a salinidade, com o Si atenuando o acúmulo excessiva de Na^+ e Cl^- na parte aérea das plantas aos 30 dias.
- A salinidade reduziu as trocas gasosas das plantas enquanto o Si atenuou essas quedas somente no nível mais elevado de salinidade.
- Os carboidratos solúveis aumentaram com a salinidade, com quase nenhum efeito da nutrição com silício.
- O sistema antioxidante enzimático das plantas supridas com 2 mM Si foi mais eficiente, especialmente com a atividade das enzimas CAT, APX e GPX, colaborando para a tolerância das plantas ao estresse salino.

REFERÊNCIAS

- AGARIE, S.; HANAOKA, N.; UENO, O.; MIYAZAKI, A.; KUBOTA, F.; AGATA, W. & KAUFMAN, P.B. Effects of silicon on tolerance to water deficit and heat stress in rice plants (*Oryza sativa* L.), monitored by electrolyte leakage. **Plant Prod. Sci.**, 1:96-103, 1998.
- AGRIANUAL 2011: **anúário da agricultura brasileira**. São Paulo: FNP, Consultoria e Comércio, 2011. 355-358p. 2011.
- AHMAD, R. Development of silicon technology for saline agriculture. **Research Report**, Pakistan Atomic Energy Commission, Karachi, 1987.
- AL-AGHABARY, K.; ZHU, Z.; SHI, Q. Influence of silicon supply on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence, and antioxidative enzyme activities in tomato plants under salt stress. **Journal of Plant Nutrition**, v. 12, n. 01, p. 2101-2115, 2004.
- ALSCHER, R. G.; ERTURK N.; HEATH L. S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **J. Exp. Bot.** v. 53, p. 1331-1341, 2002.
- AMORIN, A. V. *et al.* Respostas fisiológicas de plantas adultas de cajueiro anão precoce à salinidade. **Revista Ciência Agronômica**, v. 41, p. 113-121, 2010.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 373-399, 2004.
- ARORA, A.; SAIRAM, R.K.; SRIVASTAVE, G. C. Oxidative stress and antioxidative systems in plants. **Curr. Sci.** v. 82, p. 1227-1238, 2002
- ASADA, K. Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species in Chloroplasts and Their Functions. **Plant Physiology**, vol. 141, p. 391-396, 2006
- ASADA, K. Ascorbate peroxidase: a hydrogen peroxide-scavenging Enzyme in plants. **Physiologia Plantarum**, v. 85, p. 235-241, 1992.
- ASADA, K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol** v. 50, p. 601-639, 1999.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. MAIA, J. M. **Efeito aditivo e interativo de tratamentos de seca e NaCl na resposta antioxidativa de raízes de feijão-de-corda [*Vigna unguiculata* L.(Waip.)]**. 2004. 126p. (Dissertação de Mestrado). Departamento de Bioquímica e Biologia Molecular, Universidade Federal do Ceara, Fortaleza, CE, 2004. **Plant Science**, v. 166, p. 3-16, 2004.
- AZAMBUJA, I.H.V.; VERNETTI Jr,F.J.; MAGALHÃES Jr. Aspectos econômicos da produção do arroz. In: GOMES e MAGALHÃES Jr. (Organizadores) Arroz irrigado no Sul do Brasil. Brasília, DF. **Embrapa Informações Tecnológicas**, 899p, 2004

- AZEVEDO NETO, A. D.; PRISCO, J. T.; ENÉAS-FILHO, J.; LACERDA, C. F.; SILVA, J. V.; COSTA, P. H. A.; GOMES-FILHO, E. Effects of salt stress on plant growth, stomatal response and solute accumulation of different maize genotypes. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 16, p. 31-38, 2004.
- AZEVEDO NETO, A. D.; PRISCO, J. T.; ENÉAS FILHO, J.; ABREU, C. E. B.; GOMES FILHO, Enéas . Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. *Environmental and Experimental Botany* **JCR**, v. 56, p. 87-94, 2006.
- BADAWI, G.H.; KAWANO, N.; YAMAUCHI, Y.; SHIMADA, E.; SASAKI, R.; KUBO, A.; TANAKA, K. Over-expression of ascorbate peroxidase in tobacco chloroplasts enhances the tolerance to salt stress and water deficit. **Physiol Plant**. ;121:231–238, 2004.
- BARBOSA FILHO, M. P.; SNYDER, G. H.; FAGERA, N. K.; DANNOFF, L. E.; SILVA, O. F. Silicato de cálcio como fonte de silício para o arroz de sequeiro. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 25, p. 325-330, 2001.
- BARBOSA FILHO, M.P. Nutrição e adubação do arroz. Piracicaba, Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do fosfato. 127p., 1987
- BARBOSA FILHO, M.P.; SNYDER, G.H.; PRABHU, A.S.; DATNOFF, L.E.; KORNDÖRFER, G.H. Importância do silício para a cultura do arroz (uma revisão de literatura). **Informações Agronômicas**, v.89, p.1-8, 2000.
- BARRIGOSI, J. A. F.; FERREIRA, E.; CHAVES, G. S.; PEREIRA, B. G.; NOLASCO, L. A. Desenvolvimento do arroz de terras altas *Oryza sativa* após desfolha artificial simulando injúria de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). In: **CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA**, 20., 2004, Gramado. Resumos... Bento Gonçalves: SEB, 2004. p. 420. 2004.
- BATES, L. S.; WALDREN, R.P.; TEARE, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. **Plant and Soil**, v. 39, p. 205-207, 1973.
- BEAUCHAMP, C.; FRICOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assays and na assay applicable to acrylamide gels. **Analytical Biochemistry**, v. 44, p. 276-287, 1971.
- BEZERRA, A. K. P. *et al.* Rotação cultural feijão caupi/milho utilizando-se águas de salinidades diferentes.**Revista Ciência Rural**, v. 40, n. 05, p. 1075-1082, 2010.
- BEZERRA, M. A.; LACERDA, C. F.; PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Crescimento e fotossíntese de plantas jovens do cajueiro anão precoce sob estresse salino. **Revista Brasileira de Engenharia agrícola e Ambiental**, v. 9, p. 90-94, 2005.
- BINZEL, M. L.; HASEGAWA, P. M.; HANDA, A. K.; BRESSAN, R. A. Adptation of tobacco cells to NaCl. **Plant Physiology**, v. 79, p. 118-125, 1985.
- BOHNERT, H. J.; NELSON, D. E.; JENSEN, R. G. Adaptations to environmental stresses. **Plant Cell**, v.7, p. 1099-1111, 1995.

BRADBURY, M.; AHMAD, R. The effect of silicon on the growth of *Prosopis juliflora* in saline soil. **Plant and Soil**, The Hague, v. 125, p. 71-74, 1990.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, p. 248-254, 1976.

BRAY, E. A.; BAILEY-SERRES, J.; WERETILNYK, E. Responses to abiotic stresses. In: BUCHANAN, B. B.; GRUISSEM, W.; JONES, R. L. (Ed.). **Biochemistry and Molecular Biology of Plantas**. Rockville: ASPP, p. 1158-1203, 2000.

BRAY, T. M. Dietary antioxidants and assessment of oxidative stress. **Nutrition**, v. 16, p. 578-581, 2000.

BREUSEGEM, F. V.; VRANOVÁ, E.; DAT, J. F.; INZÉ, D. The role of active oxygen species in plant signal transduction. **Plant Science**, v.161, p. 405-414, 2001.

BREUSEGEM, F.V. et al. The role of active oxygen species in plant signal transduction. **Plant Science**, v.161, p.405-414, 2001.

BRILHANTE, J. C. A. **Contribuição de solutos orgânicos e inorgânico no potencial osmótico de folhas de *Atriplex numulária* submetidas ao NaCl, seca e PEG**. 2006. 195f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2006.

BULBOVAS, P.; RINALDI, M.C.S.; DELITI, W.B.C.; DOMINGOS, M. Variação sazonal em antioxidantes em folhas de plantas jovens de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, p. 687-696, 2005.

CARVALHO, J. C. **Análise de crescimento e produção de grãos da cultura do arroz irrigado por aspersão em função da aplicação de escórias de siderurgia como fonte de silício**. 2000. 119 f. Dissertação (Mestrado em Agricultura) – Faculdade de Ciências Agrônomicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2000.

CASTILHO, E.G.; TUONG, T.P.; ISMAIL, A.M.; INUBUSHI, K. Response to salinity rice: comparative effects of osmotic and ionic stresses. **Plant Production Science**. v. 10, p. 159-170, 2007.

CATALDO, D. A.; HAROON, M.; SCHRADER, L. E.; YOUNGS, V. L. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 6, p. 71-80, 1975.

CESSA, R. M. A. **Absorção de fósforo e crescimento do sorgo em função da pré-aplicação de silício em um Latossolo Vermelho distroférrico**. 2005. 55 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia)–Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Dourados, 2005.

CHEESEMAN, J. M. Mechanisms of Salinity Tolerance in Plants. **Plant Physiology**, v. 87, p. 547-550, 1988.

CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento de safra brasileira: Grãos, safra 2014/2015**, oitavo levantamento, Maio 2015 / Companhia Nacional de Abastecimento. – Brasília : Conab, 2015.

CURVELO, C. R. S.; RODRIGUES, F. Á.; PEREIRA, L. F.; SILVA, L. C.; MATTA, F. M.; BERGER, P.G. Trocas gasosas e estresse oxidativo em plantas de algodoeiro supridas com silício e infectadas por *Ramularia areola*. *Bragantia (São Paulo, SP. Impresso)*, v. 72, p. 346-359, 2013.

DABROWSKA, G. *et al.* Characteristics of the plant ascorbate peroxidase family. *Acta Biologica Cracoviensia*, v. 49, p.7-17, 2007.

DANTAS, J. P.; FERREIRA, M. M. M.; MARINHO, F. J. L.; NUNES, M. S. A.; QUEIROZ, M. F.; SANTOS, P. T. A. Efeito do estresse salino sobre a germinação e produção de sementes de caupi. *Agropecuária Técnica, Areia*, v.24, p.119-130, 2003.

DANTAS, J. P.; MARINHO, F. J. L.; FERREIRA, M. M. M.; AMORIM, M. S. N.; ANDRADE, S. I. O.; SALES, A. L. Avaliação de genótipos de feijão-de-corda sob salinidade. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v. 6, p. 425-430, 2002.

DATNOFF, L.E., RAID, R.N.; SNYDER, G.H.; JONES, D.B. Effect of calcium silicate on blast and brown spot intensities and yields of rice. *Plant Disease*, St. Paul, v.75, p.729-732, 1991.

DAVIES, W. J.; ZHANG, J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, v. 42, p. 55-76, 1991.

De GARA, L. Class III peroxidases and ascorbate metabolism in plants. *Phytochemistry Reviews*, v.3, p.195-205, 2004.

DEBOUBA, M. *et al.* Salinity-induced tissue-specific diurnal changes in nitrogen assimilatory enzymes in tomato seedlings grown under high or low nitrate medium. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 44, n. 05-06, p. 409-419, 2006.

DEMIRAL, T.; TURKAN, I. Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. *Environmental Experimental Botany*, v. 53, p. 247-257, 2005.

DJARAGUIRAMAN, M.; RAMADASS, R.; DEVI, D.D. Effect of salt stress on germination and seedling growth in rice genotypes. *The Madras Agricultural Journal*. v. 9, p. 50-53, 2003

DUBEY, R. S.; PESSARAKLI, M. Physiological Mechanisms of Nitrogen Absorption and Assimilation in Plants under Stressful Conditions. In: **Handbook of Plant and Crop Physiology** (M. Pessarakli, Ed.), p. 605-625, 1994

DUBEY, R. S. Metal toxicity, oxidative stress and antioxidative defense system in plants. In: GUPTA, S. D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfi eld: **Science Publishers**. Chap.9, p.178-203, 2011

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

EAUX, B.; TOLEDANO, M. B. Ros as signaling molecules: mechanisms that generate specificity in ROS homeostasis. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 8, p. 813-824, 2007.

EHLER, W. Some effects of salinity on rice. **Bot. Gazette**, 122:102-104, 1960.
FAGERIA, N. K.; GHEYI, H. R.; MOREIRA, A. Nutrient bioavailability in salt affected soils. **Journal of Plant Nutrition**, v. 34, p. 945-962, 2011.

FAGERIA, N.; FILHO, M.; SOARES, D. Nutrição de plantas: diagnose foliar com grandes culturas. Jaboticabal – SP. Funep, 331p. 2008.

FARIA, R. J. **Influência do Silicato de cálcio na tolerância do arroz de sequeiro ao déficit hídrico**. 2000. 47f. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, 2000.

FEIJÃO, A. R. **Crescimento, trocas gasosas, partição de íons e metabolismo do nitrogênio em plantas de milho submetidas à salinidade e diferentes fontes de N**. 2009. 114 f. Dissertação (Mestrado em Bioquímica) – Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2009.

FERREIRA, T. M. **Respostas fisiológicas e bioquímicas de plantas de sorgo forrageiro submetidas ao estresse salino**. 2012. 122f. Dissertação (Mestrado em Bioquímica) - Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2012.

FREITAS, G. A. PRODUÇÃO E ÁREA COLHIDA DE ARROZ NO NORDESTE. **Informe Rural Etene**. Ano IV – Ano^o23, 2010.

FREITAS, V. S. **Aspectos fisiológicas e bioquímicos relacionados com a tolerância á salinidade em algodão, feijão-de-corda e sorgo**. 2010. 97p. Dissertação (Mestrado em Bioquímica) – Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2010.

FREITAS, V. S.; ALENCAR, N. L. M.; LACERDA, C. F.; PRISCO, J. T.; GOMES FILHO, E. Changes in physiological and biochemical indicators associated with salt tolerance in cotton, sorghum and cowpea. **African Journal of Biochemistry Research**, v. 5, p. 264-271, 2011

GADALLAH, I. Effects of proline and glycinebetaine on Vicia faba responses to salt stress. *Biologia Plantarum* 42 (2): 249-257, 1999.

GAINES, T. P.; PARKER, M. B.; GASCHO, G. J. Automated determination of chlorides in soil and plant tissue by sodium nitrate. **Agronomy Journal**, v. 76, p. 371-374, 1984.

GAO, X.; ZOU, C.; WANG, L.; ZHANG, F. Silicon improves water use efficiency in Maize plants. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 27, n. 8, p. 1457-1470, 2004.

GHOLZ, H.L.; EWEL, K.C. & TESKEY, R.O. Water and forest productivity. **Forest Ecological Management**, Amsterdam, v. 30, p. 1-18, 1990.

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

GOGORCENA, Y. *et al.* Antioxidant defenses against activated oxygen in pea nodules subjected to water stress. **Plant Physiology**, v.108, p.753–759, 1995.

GONG, H. Chen K., Chen G., Wang S., Zhang C. Effects of silicon on growth of wheat under drought. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 26, n. 5, p. 1055-1063, 2003.

GONG, H.; ZHU, X.; CHEN, K.; WANG, S. & ZHANG, C. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. **Plant Sci.**, 169:313-321, 2005.

GRATÃO, P.L.; PRASAD, M.N.V.; CARDOSO, P.F.; LEA, P.J.; AZEVEDO, R.A. 2005. Phytoremediation: green technology for the clean up of toxic metals in the environment. **Brazilian Journal of Plant Physiology** v. 17, p. 53-64, 2005.

GRATTAN, S. R.; GRIEVE, C. M. Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. **Sci. Hortic.** v. 78, p. 127-157, 1999.

GREENWAY, H.; MUNNS, R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. **Annual Review of Plant Physiology**, Palto Alto, v. 31, p. 149-190, 1980.

GRUPTA, A. S.; HERNEN, J. I.; HOLADAY, S.; BURKET, I. J.; ALLEN, R. D. Inovased resistance to oxidative stress en transgenic plants that overexpress chloroplastic Cu/Zu superoxide dismutase. **Proc Natl Acad Sci USA** v. 90, p. 1629-1633, 1993.

GUERRERO AC; BORGES LS; FERNANDES DM. Efeito da aplicação foliar de silício em rúcula cultivada em dois tipos de solos. **Bioscience Journal** 27: 591-596, 2011.

GUNES, A.; INAL, A.; BAGCI, E. G.; COBAN, S. Silicon-mediated changes on some physiological and enzymatic parameters symptomatic of oxidative stress in barley grown in sodic-B toxic soil. **Journal of Plant Physiology**, Jena, v. 164, p. 807-811, 2007a.

HANNON, M. C. The effects of salinity on cellular and biochemical processes associated with salt tolerance in tropical plants. *In* Proceedings in plant stress in the tropical environment (T.L. Davenport & H.M. Harrington, eds.). University of Florida, Kailu-Kona, p. 56-63, 1992.

HASEGAWA, P. M.; BRESSAN, R. A.; ZHU, J. K.; BOHNERT, H. J. Plant cellular and molecular responses to high salinity. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Mollecular Biology**, v. 51, p. 463-499, 2000.

HAVIR, E.; McHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalases in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v. 84, p. 450-455, 1987.

HELDT, H.W.; HELDT, F. Phenylpropanoids comprise a multitude of plant secondary metabolites and cell wall components. In: HELDT, H.W. **Plant biochemistry**. San Diego: Academic, p.435-454, 2005c.

- HOLANDA, J. S.; AMORIM, J. R. A.; FERREIRA NETO, M.; HOLANDA, A. C. Qualidade da água para irrigação. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados. Fortaleza: **Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Salinidade**, p. 43-61, 2010.
- HORIGUCHI, T. Mechanism of manganese toxicity and tolerance of plants. IV. Effects of silicon on alleviation of manganese toxicity of rice plants. **Soil Science Plant Nutrition**, v. 34, p. 65-73, 1988.
- IYENGAR, E. R. R.; REDDY, M. P. Photosynthesis in highly salt tolerant plants. In: Pessaraki, M. (ed.) Handbook of photosynthesis. **Baten Rose: Marshal Dekar**. p. 897-909, 1996.
- JACOME, A.G.; OLIVEIRA, R.H.P.; FERNANDES, D.; GHEYI, H.R.; SOUZA, A.P.; GONÇALVES, A.C.A. Crescimento de genótipos de algodoeiro em função da salinidade da água de irrigação. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v.25, p.305-313, 2003.
- JUNIOR, J. A. L.; SILVA, A. L. P. Estudo do processo de salinização para indicar medidas de prevenção de solos salinos. **Enciclopédia Biosfera**, v. 6, n. 11, p.1, 2010.
- KAR, M.; MISHRA, D. Catalase, peroxidase and polyphenoxidase activities during rice leaf senescence. *Plant Physiology*, v. 57, p. 315-319, 1976.
- KEMPA, S.; KRASENSKY, J.; DAL SANTO, S.; KOPKA J.; JONAK, C. A central role of abscisic acid in stress-regulated carbohydrate metabolism. **PLoS One** 2008 v. 3, p. 3935, 2008.
- KENNEDY, G. *et al.* Nutrient impact assessment of rice in major rice-consuming countries. **International Rice Commission Newsletter**, v.51, p. 33-42, 2002.
- KLAFKE, A. V. **Desempenho de sementes nuas e revestidas de Azevém anual (*Lolium multiflorum* Lam.) em condições de estresse salino**. 2008. 191f. Dissertação (Doutorado) – Programa de Pós Graduação em Zootecnia. Faculdade de Agronomia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 2008.
- KORNDÖRFER, G. H.; ARANTES, V. A.; CORRÊA, G. F.; SNYDER, G. H. Efeito do silicato de cálcio no teor de silício e na produção de grãos de arroz de sequeiro. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, p. 23, p. 635-41, 1999a.
- LAMBERS, H. Dryland salinity: a key environmental issue in southern. **Plant Soil**, Australia, v. 257 p. 5–7, 2003.
- LANA, R.M.Q.; KORNDORFER, G.H.; ZANAO JUNIOR, L.A.; SILVA, A.F.; LANA, A.M.Q. Efeito do silicato de cálcio sobre a produtividade e acumulação de silício no tomateiro. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v.19, p.15-20, 2003.
- LEE, T.S.; KWON, T.O.; PARK, K.H. Influence of nitrogen and silicon on the yield and the lodging related traits of paddy rice. *Soil and Fertilizers*, Wallingford, v.32, n.2, p.15-23, 1990.

- LEWIS, M.; STRANGER, C.; SULLIVAN, M.W. Deception in 3-year-olds. **Developmental Psychology**, v. 25, p. 439–443, 1989.
- LIANG, Y. C.; MA, T.S.; LI, F.J.; FENG, Y.J. Silicon availability and response of rice and wheat to silicon in calcareous soils. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, New York, v. 25, p. 2285-2297, 1994.
- LIANG, Y. C.; SHEN, Q.; SHEN, Z.; Ma, T. Effects of silicon on salinity tolerance of two barley cultivars. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 19, p. 173-183, 1996.
- LIANG, Y.; CHEN, Q.; LIU, Q.; ZHANG, W.; DING, R. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.) **Journal of Plant Physiology** v. 160, p.1157-1164, 2003.
- LIMA FILHO, O. F. História e uso do silicato de sódio na agricultura. Dourados: **Embrapa Agropecuária Oeste**, 112 p., 2009
- LIMA FILHO, O. F.; O silício é um fortificante e antiestressante natural para as plantas. Embrapa Agropecuária Oeste. Disponível em: <http://www.silifertil.com.br/artigos/silicio02.pdf>> Acesso em:03 de março de 2015.
- LIMA FILHO, O.F.; LIMA, M.T.G. & TSAI, S.M. O silício na agricultura. (**Encarte Técnico - Informe Agrônomo, 87**),p. 1-7, 1999
- LIMA, M. A. **Influência da aplicação de silício na atenuação dos efeitos tóxicos da salinidade em plantas de milho (*Zea mays*)**. 2011. 147f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) - Centro de ciências Agrárias, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2011.
- LIMA, M. G. S.; LOPES, N. F.; BACARIN, M. A. MENDES, C. R. Efeito do estresse salino sobre a concentração de pigmentos e prolina em folhas de arroz. **Bragantia**, v. 63, p. 335-340, 2004.
- LOCARNO, M.; FOCHI, C. G; PAIVA, P. D. O. Influência da adubação silicatada no teor de clorofila em folhas de roseira. **Ciênc. agrotec.**, Lavras, v. 35, p. 287-290, 2011.
- LOCATO, V. *et al.* Reactive oxygen species and ascorbateglutathione interplay in signaling and stress responses. In: GUPTA, S.D. Reactive oxygen species and antioxidants in higher plants. Enfield: **Science Publishers** p.45-64, 2010.
- LOOMIS, R. S.; CONNOR, D. J. Crop ecology: productivity and management in agricultural systems. Cambridge, Inglaterra: **Cambridge University Press**, p. 32-59, 1992.
- LOPEZ, M. V.; SATTI, S. M. E. Calcium and potassium-enhanced growth and yield of tomato under sodium chloride stress. **Plant Science**, v. 114, n. 1, p. 19-27, 1996.
- LUGAN, R.; NIOGRET, M. F.; LEPORT, L.; GUEGAN J. P, LARHER, F. R.; SAVOURE, A.; KOPKA, J.; BOUCHEREAU, A. Metabolome and water homeostasis analysis of *Thellungiella salsuginea* suggests that dehydration tolerance is a key response to osmotic stress in this halophyte. **The Plant Journal**, v. 64, p. 215-229, 2010.

- MA, J. F.; MIYAKE, Y.; TAKAHASHI, E. Silicon as a beneficial element for crop plants. In: DATNOFF, L. E., SNYDER, G. H., KORNDÖRFER, G. H. Silicon in Agriculture. **Studies in Plant Science**. Amsterdam: Elsevier, v. 8 p. 17-39. 2001.
- MAATHUIS, F. J. M.; AMTMANN, A. K⁺ Nutrition and Na⁺ Toxicity: Basis of Cellular K⁺/Na⁺ Ratios. **Annals of Botany**, v. 84, p. 123-133, 1999.
- MACHADO, M. O.; TERRES, A. L. Melhoramento genético de arroz irrigado na EMBRAPA-CPACT: IX.- Tolerância de genótipos à salinidade do solo - safra 1994/95. In: REUNIÃO DA CULTURA DO ARROZ IRRIGADO, 21., Porto Alegre, 1995. Anais... Porto Alegre: IRGA., p. 48-53, 1995
- MAIA, C. N. **Análise fitoquímica e atividade antibacteriana "in vitro" de extrato de plantas do Cerrado**, Dissertação (Mestrado em Ciências biológicas). Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros/MG, 2008.
- MALAVOLTA, E., VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. **Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato**, Piracicaba. 201p, 1989.
- MANSOUR, M. M. F. Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. **Biologia Plantarum**, v. 43, p. 491-500, 2000.
- MANSOUR, M. M. F; SALAMA, K. H. A. Cellular basis of salinity tolerance in plants. **Environmental and Experimental Botany**. v. 52, p. 113-122, 2004.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition in higher plants**. London: Academic Press, 889 p., 1995.
- MASSAI, R.; REMORINI, D.; TATTINI, M. Gas exchange, water relations and osmotic adjustment in two scion/root stock combinations of Prunus under various salinity concentrations. **Plant Soil**, v. 259, p. 153-162, 2004.
- MCKERSIE, B. D.; LESHEM, Y. Y. **Stress and Stress Coping in Cultivated Plants**. Londres: Kluwer Academic Publishes, 1994.
- MELLONI, R; SILVA, F. A. M.; CARVALHO, J. G. Cálcio, magnésio e potássio como amenizadores dos efeitos da salinidade sobre a nutrição mineral e o crescimento de mudas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva*). **Cerne**, Lavras, v. 6, p. 35-40, 2000.
- MELONI, D. A.; GULOTTA, M. R.; MARTÍNEZ, C. A.; OLIVA, M. A. The effects of salt stress on growth, nitrate reduction and proline and glycine betaine accumulation in *Prosopis alba*. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.16, p.39-46, 2004.
- MELONI, D. A.; M. A. OLIVA; C. A.; MARTINEZ, J.; CAMBRAI A. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. **Environ. .Exp. Bot.**, v. 49, p. 69-76, 2003
- MIRANDA, J. R. P. **Silício e cloreto de sódio na nutrição mineral e produção de matéria seca de plantas de cajueiro anão-precoce (*Anacardium occidentale* L) e de moringa**

(*Moringa oleifera* L.). 2000. 186f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2000.

MIRANDA, J. R. P.; CARVALHO, J. G.; SANTOS, D. R.; FREIRE, A. L. O.; BERTONI, J.; MELO, J. R. M.; CALDAS, A. L. Silício e cloreto de sódio na nutrição mineral e produção de matéria seca de plantas de moringa (*Moringa oleifera* LAM.). **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Viçosa, v. 26, p. 957-965. 2002.

MISRA, M.; DAS, N.; MISRA, A. N. Sodium chloride salt stress induced changes in protein content and protease activity in callus culture of pearl millet (*Pennisetum glaucum* L. R. br.). **Acta Physiology Plant**, v. 17, p. 371-374, 1995.

MITANI, N.; MA, J. F. Uptake system of silicon in different plant species. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 56, p. 1255-1261, 2005.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, v.9, p.405-410, 2002.

MITTOVA, V., GUY, M.; TAL, M.; VOLOKITA, M.. Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt dependent oxidative stress: increased activities of antioxidant enzymes in root plastids. **Free Radic. Res.**, 36: 195-202, 2002

MOLDES, C.A.; BATISTA, G.B.; FONTÃO-FILHO, O.; AZEVEDO, R.A.; TSAI, S.M. Actividad de enzimas antioxidantes em algodón com diferentes dosis de silicio. In: **Reunión de La Asociación Argentina de Fisiología Vegetal**, 26., 2006, Chascomus, Argentina. Chascomus: AAFV, 2006.

MØLLER, I. M.; JÉNSEN, P. E.; HANSSON, A. Oxidative Modifications to cellular components in plants. **Annual Review of Plant Biology**, v. 58, p. 459-81, 2007.

MONTE, W. M.; HERNANDEZ, F. F. F.; LACERDA, C. F.; NESS, R. L. L. Crescimento e teores de minerais em plantas jovens de duas cultivares de bananeira submetidas a estresse salino. **Revista Ciência Agrônômica**, Fortaleza, v. 35, p. 157-164, 2004.

M'RAH, S.; OUERGHI, Z.; BERTHOMIEU, C.; HAVAUX, M.; JUNGAS, C.; HAJJI, M.; GRIGNON, C.; LACHAAL, M. Effects of NaCl on the growth, ion accumulation and photosynthetic parameters of *Thellungiella halophila*. **J. Plant Physiol.**, v. 163, p. 1022–1031, 2006.

MUNNS, R. Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, p. 239-250, 2002.

MUNNS, R. Physiological processes limiting plant growth on saline soils: some dogmas and hypotheses. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 16, p. 15-24, 1993.

MUNNS, R.; TERMAAT, A. Whole – plant responses to salinity. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 13, p. 143-160, 1986.

- MUNNS, R.; TESTER, M. Mechanisms of salinity tolerance. **Ann. Rev. Plant Biol.**, v. 59, p. 651–681, 2008.
- NAKANO, Y.; ASADA, K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. **Plant Cell Physiology**, v. 22, p. 1068-1072, 1981.
- NASCIMENTO, E. H. S. ; RUPPENTHAL, V. ; NASCIMENTO, I. L. ; SILVA, M. L. S. ; SABOIA, C. B. ; ENEAS FILHO, J. . Utilização de silício na atenuação dos efeitos do estresse salino em plantas de sorgo. **In: II Brazilian Symposium on Salinity & II Brazilian Meeting on Irrigation**, Fortaleza. p. 4165-4169, 2014.
- NETONDO, G.W.; ONYANGO, J.C.; BECK,, E. Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. **Crop Science** v. 44, p. 806–811, 2004.
- NIU, X.; BRESSAN, R. A.; HASESEGAWA, P. M.; PARDO, J. M. Ion homeostasis in NaCl stress environments. **Plant Physiology**, v. 109, p. 735-742, 1995.
- NONAMI H, BOYER J. S. Direct demonstration of a growth-induced water potential gradient. **Plant Physiology**, v. 102, p. 13–19, 1993.
- OLIVEIRA, F. A.; MEDEIROS, J. F.; OLIVEIRA, F. R. A.; FREIRE, A. G.; SOARES, L. C.S. Produção do algodoeiro em função da salinidade e tratamento de sementes com regulador de crescimento. **Revista Ciência Agrônômica**, Fortaleza, v. 43, p. 484-492, 2012.
- PANDA, D.; RAO, D.N.; SHARMA, S.G.; STRASSER, R.J. & SARKAR, R.K. Submergence effects on rice genotypes during seedling stage: Probing of submergence driven changes of photosystem 2 by chlorophyll a fluorescence induction O-J-I-P transients. **Photosynthetica** 44(1): 69-75, 2006
- PARIDA, A. K.; DAS, A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. **Ecotoxicology and Environmental Safety**, New York, v. 60, p. 324-349, 2005.
- PARIDA, B. K.; CHHIBBA, I. M.; NAYYAR, V. K. Influence of nickel-contaminated soils on fenugreek (*Trigonella corniculata* L.) growth and mineral composition. **Sci. Hortic.** v. 98, p. 113-119, 2003.
- PASTORI G. M, FOYER C. H. Common components, networks and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of ‘redox’ and abscisic-acid-mediated controls. **Plant Physiology**, v. 129, p. 460–468, 2002.
- PITOMBEIRA, J.B. Cultura do Arroz. Universidade Federal do Ceará. **Notas de Aula - Grandes Culturas I**. Centro de Ciências Agrárias, Fortaleza, p. 32-52, 2006.
- PLEWA, M. J.; SMITH, S. R.; WAGNER, E. D. Diethyldithiocarbamate suppresses the plant activation of aromatic amines into mutagens by inhibiting tobacco cell peroxidase. **Mutation Research**. v. 247, p. 57-64, 1991.

PRAXEDES, S. C. **Alterações fisiológicas e bioquímicas em dois cultivares de feijão-de-corda com tolerância diferencial á salinidade**. Fortaleza: UFC, 2008. 145p. Tese Doutorado, 2008.

PRAXEDES, S. C.; LACERDA, C. F.; DAMATTA, F. M.; PRISCO, J. T.; GOMES FILHO, e. Salt tolerance is associated with differences in ion accumulation, biomass allocation and photosynthesis in cowpea cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 196, p. 193-204, 2010.

PRISCO, J. T. Alguns aspectos da fisiologia do estresse salino. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 3, p. 85-94, 1980.

PRISCO, J. T.; GOMES-FILHO, E. Fisiologia e bioquímica do estresse salino em plantas. In: GHEYI, H. R.; DIAS, N. S.; LACERDA, C. F. (eds.). **Manejo da salinidade na agricultura: Estudos básicos e aplicados**. Fortaleza: INCT Sal, p. 143-159, 2010.

QUEIROZ, C. G. S.; ALONSO A.; MARES-GUIA M.L.; MAGALHÃES A.C. Chilling-induced changes in membrane fluidity and antioxidante enzyme activities in roots of (*Coffea arabica* L.) seeding. **Plant Biology**. v. 41, p. 403-413, 1998.

RAVEN, J. A. The transport and function of silicion in plants. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 58, p. 179-207, 1983.

REIS, M. A.; ARF, O.; SILVA, M. G.; SÁ, M. E.; BUZETTI, S. Aplicação de silício em arroz de terras altas irrigado por aspersão. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 30, n. 1, p. 37-43, 2008.

RENAULT, S.; CROSER, C.; FRANKLIN, J. A.; ZWIAZEK, J. J. Effects of NaCl and Na₂SO₄ on red-osier dogwood (*Cornus stolonifera* Michx) seedlings. **Plant and Soil**, v. 233, p. 261-268, 2001.

RIBEIRO, M. R.; et al. Química dos solos salinos e sódicos. In: MELO, V. F.; ALLEONI, L. R. F. (ed.). **Química e mineralogia do solo**. Parte II – Aplicações. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo. p. 449-484, 2009.

RICHARDS, L.A. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. Washington: US Department of Agriculture, **USDA Agricultural Handbook**, v. 60, 160p., 1954.

RINNE, K.T.; SAURER, M.; STREIT, K.; SIEGWOLF, R.T.W. Evaluation of a liquid chromatography method for compoundspecific d13C analysis of plant carbohydrates in alkaline media. **Rapid Communications in Mass Spectrometry**, v. 26, p. 2173–2185, 2012.

RODRIGUES, F. A.; OLIVEIRA, L. A.; KORNDÖRFER, A. P.; KORNDÖRFER, G. H. Silício: um elemento benéfico e importante para as plantas. **Informações Agronômicas**, n.134, p.14-20, 2011.

RODRIGUES, L. N.; FERNANDES, P. D.; HANS, R. G.; APARECIDA, R. N.; CORREIA, K. G. Produção de arroz em condições de salinidade a partir de mudas formadas com e sem estresse salino. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 9, p. 95-100, 2005.

- RODRIGUEZ-NAVARRO, A. Potassium transport in fungi and plants. **Biochem. Biophysiol Acta**, v. 1469, p. 1-30, 2000.
- ROMERO-ARANDA, M.R.; JURADO, O. & CUARTERO, J. Silicon alleviates the deleterious salt effect on tomato plant growth by improving plant water status. **J. Plant Physiol.**, 163:847-855, 2006.
- ROMERO-ARANDA, R.; SORIA, T.; CUARTERO, J. Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline grown conditions. **Plant Science**, v. 160, p. 265-272, 2001.
- SAIRAM, R. K.; TYAGI, A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. **Current Science**, v. 86, p. 407-421, 2004.
- SÁNCHEZ, C. S. Bioactive peptides in amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*) seed. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 56, p. 1233–1240, 2008.
- SANTOS, C.V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v.103, p.93-99, 2004.
- SAVANT, N.K.; DATNOFF, L.E.; SNYDER, G.H. Depletion of planta available silicon in soils: a possible cause of declining rice yields. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v.28, p.1245-1252, 1997a.
- SCANDALIOS, J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, Ribeirão Preto, v. 38, p. 995-1014, 2005.
- SCANDALIOS, J. G. Oxygen stress and superoxide dismutases. **Plant Physiol**, v. 101, p. 7-12, 1993.
- SHANNON, M. C.; GRIEVE, C. M. Tolerance of vegetable crops to salinity. **Scientia Horticulturae**, v. 78, p. 5-38, 1999.
- SHARMA, P. K.; HALL, D. O. Interaction of salt stress and photoinhibition on photosynthesis in barley and sorghun. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 138, p. 614-619, 1991.
- SHARMA, P.; GANESHAN, S.; BRIAN FOWLER, D.; CHIBBAR, R. N. Characterization of a wheat enolase gene with a propensity for differential expression in crown and leaf tissues of wheat plants exposed to low temperature. **Annals of Applied Biology**, v. 162 p. 271-283, 2012.
- SHARMA, P.; DUBEY, R.S. Ascorbate peroxidase from rice seedlings: properties of enzyme isoforms, effects of stresses and protective roles of osmolytes. **Plant Science**, v. 167, p. 541-550, 2004.
- SHIGEOKA, S.; ISHIKAWA, T.; TAMOI, M.; MIYAGAWA, Y.; TAKEDA, T.; YABUTA, Y.; YOSHIMURA, K. Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, p. 1305-1319, 2002.

SILVA, F. A. M.; MELLONI, R.; MIRANDA, J. R. P.; CARVALHO, J. G. Efeito do estresse salino sobre a nutrição mineral e o crescimento de mudas de aroeira (*Myracrodruon urundeuva*) cultivadas em solução nutritiva. **Cerne**, Lavras, v. 6, p. 52-59, 2000.

SILVA, M. B. R.; NERY, A. P.; FERNANDES, P. D.; DANTAS NETO, J.; LIMA, V. L. A. DE; VIÉGAS, R. A. Produção do pinhão-manso, primeiro ano, irrigado com água residuária. In: **Congresso Brasileiro de Pesquisas de Pinhão-manso**, 1, 2009, Brasília. Anais... Brasília: MCT, 2009b.

SILVA, M. L. S. ; FEIJAO, A. R. ; MARQUES, E. C. ; SILVA, M. L. S. ; GOMES FILHO, E. ; PRISCO, J. T. . Growth, accumulation of solutes and nitrogen metabolism in plants of sunflower under salt stress. In: **II Brazilian Symposium on Salinity & II Brazilian Meeting on Irrigation**, Fortaleza, 2014.

SINGH, H.P.; BATISH, D.R.; KOHLI, R.K.; ARORA, K. Arsenic-induced root growth inhibition in mung bean (*Phaseolus aureus* Roxb.) is due to oxidative stress resulting from enhanced lipid peroxidation. **Plant Growth Regulation**, v. 53, p. 65-73, 2007.

SOUSSI, M.; OCAÑA, A.; LLUCH, C. Effects of salt stress on growth, photosynthesis and nitrogen fixation in chick-pea (*Cicer arietinum* L.). **Journal of Experimental Botany**, v. 49, p. 1329-1337, 1998.

STOEVA, N.; AND KAYMAKANOVA, M. Effect of salt stress on the growth and photosynthesis rate of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal Central European Agriculture**, v. 9, p. 385-392, 2008.

STRANGE, K. Cellular volume homeostasis. **Advances in Physiology Education**., v. 28, p. 115-159, 2004.

TAHIR, M.A., RAHMATULLAH, T. AZIZ, M. ASHRAF, S. KANWAL AND M.A. MAQSOOD. 2006. Beneficial effects of silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.) under salinity stress. *Pak. J. Bot.*, 38(5): 1715-1722.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5 ed. Porto Alegre: ARTMED, 819 p. 2013.

TAKAHASHI, E. Uptake mode and physiological functions of silica. In: MATSUO, T.; KUMAZAWA, K.; ISHII, R.; et al. (ed.). **Science of the rice plant: physiology**. Tokyo: Food and Agriculture Policy Research Center, cap.5, p. 420-433, 1995.

TANAKA, A.; PARK, Y.D. Significance of the absorption and distribution of silica in the rice plant. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v.12, p.191-195, 1966.

TESTER, M.; DAVENPORT, R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. **Annals of Botany**, v. 91, p. 503-527, 2003.

TOPPA, E.V.B. ; BRAMBILLA, W.P . O melhoramento de plantas e a salinidade dos solos. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável** , v. 6, p. 21-25, 2011.

USADEL, B.; BLASING, O. E.; GIBON, Y.; POREE, F.; HOHNE, M.; TRETHERWEY, R. Multilevel genomic analysis of the response of transcripts, enzyme activities and metabolites in *Arabidopsis*, rosettes to a progressive decrease of temperature in the nonfreezing range. **Plant cell and Environment**, v. 31, p. 518-547, 2008.

USDA-ARS. Research Databases. Bibliography on Salt Tolerance. George E. Brown, Jr. Salinity lab. US Dep. Agric. Res. Serv. Riverside, CA. 2008. Disp. em <<http://www.ars.usda.gov/services/docs.htm?docid=8908.2008>>. Acesso em: 08 jan. 2015.

VAIDYANATHAN, H.; SIVAKUMAR, P.; CHAKRABARTY, R.; THOMAS, G. Scavenging of reactive oxygen species in NaCl-stressed rice (*Oryza sativa* L.) - Differential response in salt-tolerant and sensitive varieties. **Plant Science**, v.165, p.1411-1418, 2003.

VERMAS, T. S.; MINHAS, R. S. Effect of iron and manganese interaction on paddy yield and iron and manganese nutrition in silicon-treated and untreated soil. **Soil Science**, Philadelphia, USA, v. 147, p. 107-15, 1989.

VIÉGAS, R. A.; SILVEIRA, J. A. G.; MELO, A. R. B.; LIMA JUNIOR, A. R.; QUEIROZ, J. E.; FAUSTO, M. J. M. Effects of NaCl-salinity on growth and inorganic solute accumulation of young cashew plants, **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 5, p. 216-222, 2001.

WIDODO; PATTERSON, J. H.; NEWBIGIN, E.; TESTER, M.; BASIC, A. R. U. Metabolic responses, to salt stress of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars, Sahara and Clipper, which differ in salinity tolerance. **J. Exp Bot.**, v. 60, p. 4089-4103, 2009.

YEMM, E. W.; COCKING, E. C. The determination of amino acid with ninhydrin. **Analyst**, v. 80, p. 209-213, 1955.

YEO, J. K.; KOO, Y. B.; KIM, I. S. Effect of NaCl salinity on growth and cation accumulation of five poplar species. **FRI Journal of Forest Science Seoul**, v. 61, p. 9-17, 1999

YOSHIDA, S.; NAVESER, S. A.; RAMIREZ, E. A. Effects of silica and nitrogen supply on some leaf characters of rice plant. **Plant Soil, Amsterdam**, v. 31, p. 48-56, 1969.

YOSHIDA, S.; OHNISHI, Y.; KITAGISHI, K. Role of silicon in rice nutrition. **Soil Science and Plant Nutrition**, Tokyo, v. 5, p. 127-133, 1959.

YOSHIMURA, K.; YABUTA, Y.; ISHIKAWA T.; SHIGEOKA, S.. Expression of ascorbate peroxidase isoenzymes in response to oxidative stresses. **Plant Physiology**, v. 123, p. 223-233, 2000.

ZHU, J. K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. **Current Opinion on Plant Biology**, v. 6, p. 441-445, 2003.

ZHU, Z.; WEI, G.; LI, J.; QIAN Q. & YUET, J. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Plant Sci.**, 167:527-533, 2004.

ZIDAN I.; AZAIZEH H.; NEUMANN P. M. Does salinity reduce growth in maize root epidermal cells by inhibiting their capacity for cell wall acidification. **Plant Physiology**, v. 93, p. 7–11, 1990.