

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

**Efeitos da suplementação com silício sobre parâmetros fotossintéticos,
metabólicos e produtivos em plantas de arroz cultivadas sob redução da
disponibilidade de nitrogênio**

Jailson Sousa de Castro
Doctor Scientiae

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2025**

JAILSON SOUSA DE CASTRO

**Efeitos da suplementação com silício sobre parâmetros fotossintéticos,
metabólicos e produtivos em plantas de arroz cultivadas sob redução da
disponibilidade de nitrogênio**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: Fabio Murilo da Matta

Coorientador: Samuel C. Vitor Martins

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2025**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

C355e
2025

Castro, Jailson Sousa de, 1996-

Efeitos da suplementação com silício sobre parâmetros fotossintéticos, metabólicos e produtivos em plantas de arroz cultivadas sob redução da disponibilidade de nitrogênio / Jailson Sousa de Castro. – Viçosa, MG, 2025.

1 tese eletrônica (107 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Fábio Murilo DaMatta.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, 2025.

Referências bibliográficas: f. 50-68.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2025.810>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Arroz - Efeito do silício. 2. Arroz - Fisiologia. 3. *Oryza sativa*. 4. Nitrogênio. 5. Estresse oxidativo. 6. Fotossíntese. 7. Arroz - Cultivo. I. DaMatta, Fábio Murilo, 1966-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. III. Título.

CDD 22. ed. 633.18

JAILSON SOUSA DE CASTRO

Efeitos da suplementação com silício sobre parâmetros fotossintéticos, metabólicos e produtivos em plantas de arroz cultivadas sob redução da disponibilidade de nitrogênio

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 3 de julho de 2025.

Assentimento:

Jailson Sousa de Castro
Autor

Fabio Murilo da Matta
Orientador

Essa tese foi assinada digitalmente pelo autor em 10/12/2025 às 12:53:37 e pelo orientador em 10/12/2025 às 14:19:44. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **HTIR.5PSU.JV2R** e clique no botão 'Validar documento'.

Ao meu pai Jairson de Castro e minha mãe Stela Sousa,
minhas irmãs Jailza e Josy de Castro
e meus tios Eliziete Lemos e Idelfonso Santos (in memorian),
DEDICO!

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Santíssima Trindade por me fortalecer a cada novo desafio e me dar sustento para chegar até aqui e ir além.

Aos meus pais, Jairson de Castro e Stela Sousa, e às minhas irmãs Jailza de Castro e Josy de Castro, por todo o amor e confiança depositados, por toda ajuda, estímulo, paciência e carinho durante todas as etapas da minha vida.

Ao meu orientador e amigo, Prof. Dr. Fabio M. DaMatta, por toda paciência, confiança e disposição para ensinar, sempre comprometido com meu crescimento profissional.

À minha estimada amiga, Prof.^a Dr.^a Maria Lita Padinha Côrrea Romano, pela confiança, carinho e ensinamentos.

Aos integrantes do Laboratório de Nutrição e Metabolismo de Plantas, por me receberem com carinho — em especial, à Angélica Tomazeli, Felipe Miranda, Rodrigo Lara e Mayra Castro. Aos integrantes da Unidade de Crescimento de Plantas, pelo carinho e companheirismo.

Aos meus amigos, que me deram suporte durante este processo, especialmente Adrisson Freire, Bruno Zanotti, Carla Felício, Dora Martins, Hellen Sousa, Julia Paiva, Juliana Vieira, Lorrany Manga, Milena Malta e Sinthia Oliveira.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, pela oportunidade de realização do mestrado e doutorado, bem como pela estrutura disponibilizada. À Universidade Federal do Oeste do Pará (UFOPA), à Universidad de Talca (UTALCA – Chile) e à Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), pela oferta do curso de Bacharelado em Agronomia.

Por fim, a todos que, de maneira direta ou indireta, contribuíram para a realização deste trabalho, os meus sinceros agradecimentos.

Este trabalho foi realizado com o apoio das seguintes agências de pesquisa brasileiras: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

RESUMO

CASTRO, Jailson Sousa de, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2025. **Efeitos da suplementação com silício sobre parâmetros fotossintéticos, metabólicos e produtivos em plantas de arroz cultivadas sob redução da disponibilidade de nitrogênio.** Orientador: Fabio Murilo da Matta. Coorientador: Samuel Cordeiro Vitor Martins.

O arroz (*Oryza sativa* L.) é um dos principais cereais cultivados e consumidos mundialmente, desempenhando papel central na segurança alimentar global. A produtividade dessa cultura, no entanto, é fortemente limitada pela baixa eficiência no uso do nitrogênio (N), nutriente essencial ao desenvolvimento vegetal. O silício (Si), embora não essencial, tem demonstrado efeitos benéficos sobre a fisiologia e o desempenho da cultura do arroz, especialmente sob estresses abióticos. No entanto, pouco se conhece sobre as respostas fotossintéticas, metabólicas e produtivas de plantas de arroz fertilizadas com Si em um cenário de limitação de N. Dessa forma, analisaram-se os efeitos da suplementação com Si sobre essas respostas em plantas de arroz cultivadas sob dois níveis de N (adequado e limitado), utilizando-se dois genótipos contrastantes: o tipo selvagem (WT) da cultivar 'Oochikara' e seu mutante (*lsi1*), com capacidade reduzida de absorver Si. Verificou-se que a limitação de N comprometeu significativamente o crescimento, a fotossíntese (A) e o rendimento de grãos, provocando alterações na morfologia radicular, redução de área foliar, acúmulo de espécies reativas de oxigênio, queda na atividade da enzima RuBisCO e no conteúdo de clorofilas. Em contrapartida, a aplicação de Si atenuou esses efeitos adversos, particularmente no genótipo WT, que possui maior capacidade de absorção de Si. Houve incremento significativo em A, acúmulo de biomassa, rendimento de grãos e melhoria na alocação de N para etapas-chave do processo fotossintético (carboxilação, bioenergético e absorção de luz). A aplicação de Si ocasionou mudanças no padrão de transpiração em ambos os genótipos, reduzindo a transpiração diurna e a intensificando no período noturno, em conjunto com o maior acúmulo de biomassa e rendimento de grãos, promovendo ganhos na eficiência do uso água e na produtividade hídrica. Além disso, a suplementação com Si induziu ajustes metabólicos que favoreceram o acúmulo de açúcares, aminoácidos e proteínas em órgãos vegetativos e nos grãos. Em ambos os genótipos, a aplicação de Si também promoveu o aumento da expressão de genes associados à absorção de N (*Amt1;3*, *Nar2.1* e *Nrt2.3b*) e absorção de Si (*Lsi1* e *Lsi2*), refletindo uma sinergia na absorção e redistribuição desses elementos; contudo, esses efeitos formam mais

evidentes em plantas WT do que *lsi1*; consequentemente, as maiores concentrações foliares de N observadas com a aplicação de Si estiveram aparentemente associadas à maior expressão dos genes *Amt1;3*, *Nar2.1* e *Nrt2.3b*. Assim, a suplementação com Si representa uma alternativa promissora e eficaz para mitigar os efeitos deletérios da limitação de N em arroz, ao melhorar a absorção e o acúmulo desse nutriente, promovendo maior desempenho fotossintético e produtivo, culminando em aumento da eficiência no uso do N.

Palavras-chave: eficiência do uso do nitrogênio; estresse oxidativo; fotossíntese; nitrogênio; *Oryza sativa*; produção; silício; trocas gasosas

ABSTRACT

CASTRO, Jailson Sousa de, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2025. **Effects of silicon supplementation on photosynthetic, metabolic and yield parameters of rice plants cultivated under nitrogen limitation.** Adviser: Fabio Murilo da Matta. Co-adviser: Samuel Cordeiro Vitor Martins.

Rice (*Oryza sativa* L.) is one of the most widely cultivated and consumed cereal crops worldwide, playing a central role in global food security. However, its productivity is markedly constrained by inherently low nitrogen-use efficiency (NUE), given the essential role of nitrogen (N) in plant growth and metabolism. Although silicon (Si) is not considered an essential nutrient, it has been widely reported to confer physiological and agronomic benefits to rice, particularly under abiotic stress. Still, little is known about how Si modulates photosynthetic, metabolic, and yield-related processes in rice grown under N-limited conditions. This study investigated the effects of Si supplementation on these responses in rice plants subjected to two N levels (adequate and limited), using two contrasting genotypes: the wild-type (WT) cultivar 'Oochikara' and its *Lsi1* mutant, which exhibits reduced Si uptake. N limitation significantly impaired plant growth, photosynthesis, and grain yield; it also altered root morphology, reduced leaf area, increased the accumulation of reactive oxygen species, and diminished RuBisCO activity and chlorophyll concentration. In contrast, Si application alleviated these negative effects, especially in the WT genotype with higher Si absorption capacity. Notable improvements included increased net CO₂ assimilation, biomass production, and grain yield, together with enhanced N allocation to key photosynthetic functions, viz. carboxylation, bioenergetics, and light harvesting. Si supplementation also modified transpiration dynamics by reducing daytime and increasing nighttime transpiration. These adjustments, combined with increases in biomass and grain yield, contributed to improved water-use efficiency and water productivity. Moreover, Si triggered metabolic adjustments that promoted the accumulation of sugars, amino acids, and proteins in both vegetative tissues and grains. In both genotypes, Si application also upregulated genes related to N uptake (*Amt1;3*, *Nar2.1*, and *Nrt2.3b*), as well as those encoding silicon transporters (*Lsi1* and *Lsi2*), indicating a synergistic interaction in the uptake and redistribution of Si and N. These gene-expression effects were more pronounced in WT plants, consistent with their higher foliar N concentrations following Si supplementation. Overall, Si fertilization constitutes a promising and effective strategy to mitigate the detrimental effects of N limitation in rice. By enhancing N uptake and

accumulation, Si improves photosynthetic performance, biomass production, and grain yield, ultimately contributing to increased NUE.

Keywords: gas exchange; nitrogen; nitrogen-use efficiency; *Oryza sativa*; oxidative stress; photosynthesis; silicon; yield

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
2. MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1. Condições de cultivo e imposição dos tratamentos	14
2.2. Índice SPAD e quantificação do silício e do N	15
2.3. Biomassa e rendimento	15
2.4. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i>	16
2.5. Atividade da RuBisCO	17
2.6. Composição isotópica do carbono ($\delta^{13}\text{C}$).....	18
2.7. Medições do uso da água e eficiência e uso de N.....	18
2.8. Avaliação dos metabólitos primários e secundários	20
2.9. Metabólitos associados ao ciclo TCA.....	20
2.10. Estresse oxidativo	21
2.11. Expressão de genes	22
2.12. Análises estatísticas	23
3. RESULTADOS.....	24
4. DISCUSSÃO.....	40
5. CONCLUSÃO	49
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50

1. INTRODUÇÃO

O arroz (*Oryza sativa* L.) pertence à família Poaceae, sendo um dos três cereais mais produzidos e consumidos globalmente e, portanto, um dos pilares da alimentação humana, com importante papel na economia mundial (Masouleh e Morghaddam, 2021; Vinci et al., 2023; Wang et al., 2020). Em 2024, a produção mundial de arroz foi de 543 milhões de toneladas (FAO, 2025), enquanto a produção brasileira foi de cerca de 12 milhões de toneladas (CONAB, 2025), a maior parte advinda do cultivo sob irrigação por inundação.

O emprego em larga escala de fertilizantes permitiu um grande salto na produtividade das culturas. Com efeito, a aplicação de fertilizantes nitrogenados facilmente solubilizados tornou-se um dos principais fatores responsáveis por aumentar o desempenho e a produtividade das culturas cerealíferas (e.g., trigo, arroz e milho) nas últimas décadas (Makino, 2011; Nazir et al., 2023; Ostmeier et al., 2022). No entanto, essas culturas aproveitam apenas 30% a 40% dos fertilizantes nitrogenados aplicados em campo, de sorte que o restante é perdido para o ambiente e pode causar poluição, como acidificação do solo e eutrofização dos lençóis freáticos (Evans e Clarke, 2018; Hakeem et al., 2011; Oliveira et al., 2022).

O nitrogênio (N) é um macronutriente vital para o crescimento e desenvolvimento dos vegetais, na medida em que é constituinte de aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos e clorofilas (Plett et al., 2020; Pereira et al., 2022), sendo um dos elementos mais abundantes nos tecidos vegetais (Minden et al., 2021). Nitrato (NO_3^-) e amônio (NH_4^+) são as principais formas de N absorvidas pelos vegetais, mas tratam-se de formas escassas em ecossistemas agrícolas (Kissel et al., 2020). A aquisição do N consiste na absorção do NO_3^- por transportadores de baixa e alta afinidade (NRT1 e NRT2) (Lee, 2021); o NO_3^- absorvido é então reduzido a nitrito, pela enzima redutase do nitrato (NR) e, na sequência, a NH_4^+ , pela catálise da redutase do nitrito (NiR) (Cao et al., 2018; Curci et al., 2017). O NH_4^+ disponível na solução do solo é absorvido pelos transportadores AMTs (Rennenberg et al., 2010), sendo incorporados em aminoácidos pela enzima glutamina sintetase (GS) e glutamato sintase (GOGAT) nos plastídios, podendo servir para a biossíntese de outros compostos nitrogenados (Xu et al., 2012; Ye et al., 2022).

Para uma produção sustentável de alimentos se faz necessário aprimorar a eficiência do uso dos nutrientes, permitindo a redução na utilização de fertilizantes

(Sarkar e Baishya, 2017). A baixa eficiência do uso do N (EUN) é citada como um problema proeminente limitante na produção dos cultivos agrícolas (Han et al., 2015; Wang et al., 2022) e, para a melhorar a EUN, faz-se necessária a gestão racional no uso de fertilizantes (Nazir et al., 2023; Ranathunge et al., 2014). Para o arroz, o fornecimento moderado de N contribui para o aumento na biomassa (Anas et al., 2020), na área foliar e no perfilhamento (Zhong et al., 2017), e no desenvolvimento de panículas (Feng et al., 2020), ocasionando incrementos na quantidade e qualidade dos grãos (Bashir et al., 2023; Ding et al., 2023; Hawkesford, 2017). Alterações fisiológicas e bioquímicas também são observadas em planta de arroz, como o aumento no teor de clorofilas (Fathi, 2022; Huang et al., 2016), o qual está relacionado com aumento no rendimento quântico da fase fotoquímica da fotossíntese, resultando em maior eficiência de conversão de energia e, transferência de elétrons (Moeinirad et al., 2021), e ao aumento na taxa fotossintética (Xiaochuang et al., 2019). Essas maiores taxas fotossintéticas podem, também, estar associadas ao aumento do conteúdo e das atividades de enzimas fotossintéticas, como a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), resultando em aumento da taxa de carboxilação (Makino, 2011; Mu et al., 2021), o que pode favorecer uma maior condutância do mesófilo (Groszmann et al., 2016). Coletivamente, a melhor performance fotossintética sob suprimento adequado de N deve acarretar maiores produções. Em contraste, a limitação de N limita sobremodo a produção agrícola (Cohen et al., 2018). No caso da cultura do arroz sob limitação de N, em particular, observam-se usualmente adaptações morfológicas, como o aumento do sistema radicular, inibição do crescimento da parte aérea e menor longevidade foliar (Hsieh et al., 2018). Em menor disponibilidade de N, o arroz pode apresentar fechamento parcial dos estômatos, limitando as trocas gasosas e a magnitude da taxa fotossintética (Chen et al., 2021; Mu et al., 2016; Mu et al., 2018). Alterações fisiológicas e bioquímicas também são observadas sob limitação de N, como decréscimo na atividade da RuBisCO e a redução na taxa de carboxilação (Wang et al., 2022; Zhong et al., 2019), associadas a redução do conteúdo de proteínas envolvidas na captação de luz e bioenergética (Mu et al., 2021). Coletivamente, essas alterações concorrem para reduzir grandemente a performance fotossintética e o rendimento de grãos (Zakari et al., 2021).

A exposição a estresses abióticos, incluindo deficiência nutricional, desencadeia alterações metabólicas que geram tensões na homeostase celular, que podem facilmente levar à superprodução de espécies reativas ao oxigênio (EROs) (Yang et al., 2020). As

EROs podem acumular-se, gerando um estado redox altamente desequilibrado, causando danos estruturais aos cloroplastos, degradação de proteínas fotossintéticas, peroxidação lipídica das membranas e acúmulo de malondialdeído (MDA), podendo culminar em danos oxidativos generalizados (Schieber e Chandel, 2014; Tripathi et al., 2017; Zakari et al., 2020; Zhaowei et al., 2015). Dada a importância da homeostase das EROs, as plantas possuem uma grande variedade de mecanismos para a sua remoção ou desintoxicação (Bellegarde et al., 2019); para isso, contam com complexo sistema de defesa antioxidante constituído por antioxidantes de baixa massa molecular, como o ácido ascórbico, carotenoides, compostos fenólicos e flavonoides (Blokhina et al., 2003; Upadhyay, 2018; Wang et al., 2012), e por uma variedade de enzimas antioxidantes, como catalase (CAT), peroxidases (POX) e a superóxido dismutase (SOD) (Baxter et al., 2014; Das e Roychoudhury, 2014; Wu et al., 2017). Ressalte-se que plantas de arroz, sob limitação de N, apresentam menor habilidade em sequestrar EROs (Jung et al., 2018; Safi et al., 2018), fato associado ao decréscimo na atividade de SOD, CAT e POX; como consequência, observa-se acúmulo de MDA (Huang et al., 2012; Zakari et al., 2020; Zhong et al., 2017).

O silício (Si) é o segundo elemento mais abundante na crosta terrestre. Apesar de sua abundância, a maior parte do Si nos solos não está prontamente disponível para absorção pelas plantas (Epstein, 1999; Exley, 1998; Sauer et al., 2006). Em todo o caso, o arroz apresenta uma notável capacidade de acumular Si, cujas concentrações podem alcançar até 10% da matéria seca (Takahashi et al., 1990), sendo considerado um elemento agronomicamente efetivo para a produção sustentável do arroz, com reflexos em maior produção de grãos (Ma et al., 2006; Tamai e Ma, 2008). Nessa cultura, a absorção de Si é realizada na forma de ácido monossilícico (H_4SiO_4) (Mitani-Ueno et al., 2023), sendo mediada pelos transportadores *Low silicon rice 1* (LSI1) e *Low silicon rice 2* (LSI2), que funcionam como transportadores de influxo e efluxo localizados, respectivamente, na membrana plasmática de células radiculares (Ma et al., 2007; Ma et al., 2015). A distribuição de H_4SiO_4 é realizada pelo transportador *Low silicon rice 6* (LSI6), responsável por exportar o Si dos vasos do xilema para os órgãos laterais, como a panícula (Ma et al., 2011).

Embora a suplementação com Si não seja essencial para a cultura do arroz, efeitos benéficos têm sido observados, como maior crescimento radicular (Ashfaq et al., 2023; Ju et al., 2017), o que permitiria aumento na absorção e transporte de água e nutrientes (Crooks e Prentice et al., 2017; Etesami et al., 2020; Hernandez-Apaolaza, 2014; Rao et

al., 2017; Rios et al., 2017; Thorne et al., 2020; Tripathi et al., 2014). Em adição, a suplementação com Si faz aumentar a robustez de colmos e torna as folhas mais eretas, auxiliando numa melhor distribuição de radiação solar pelo dossel (Gautam et al., 2020; Guo-chao et al., 2018; Pati et al., 2016; Sun et al., 2016), com efeitos positivos na magnitude da taxa fotossintética da planta inteira (Ashfaq et al., 2017; Cooke & Leishman, 2016; Detmann et al., 2012; Lavinsky et al., 2016; Song et al., 2014) e menor acamamento das plantas, com reflexos positivos na produção e na qualidade do grão (Coung et al., 2017; Gholami e Falah, 2013). Em adição, têm-se ainda observado efeitos positivos da suplementação com Si em diversas situações de estresses, tanto de natureza biótica (Dallagnol et al., 2014; Gao et al., 2011; Han et al., 2015; Resende et al., 2012; Wang et al., 2017; Wu et al., 2017) como abiótica (Adrees et al., 2015; Guochao et al., 2021; Ma et al., 2015; Flam-Shepherd et al., 2018; Farooq et al., 2016; Li et al., 2015; Qian et al., 2016; Van Bockhaven et al., 2015), incluindo estresses nutricionais (Carrasco-Gil et al., 2018; Costa et al., 2023; Dos Santos et al., 2020; Gou et al., 2020; Hu et al., 2018; Pavlovic et al., 2016; Réthoré et al., 2020). Pelo menos em parte, tais efeitos positivos estão largamente associados com o aumento da expressão dos sistemas antioxidantes das plantas, tanto de natureza enzimática (Geng et al., 2018; Kang et al., 2016; Wu et al., 2017) como não enzimática (Frew et al., 2018; Savvas e Ntasi, 2015), os quais estão envolvidos na eliminação de EROs, como forma de aumentar a capacidade de defesa e manter as funções celulares (Song et al., 2011) em condições estressantes.

Sob fornecimento adequado de N, plantas de arroz apresentam, quando suplementadas com Si, um aumento da EUN em nível de planta inteira, fato associado ao efeito sinérgico na absorção de ambos os nutrientes (Garg et al., 2020; Pavlovic et al., 2021; Pati et al., 2016; Swain e Rout, 2018). A suplementação com Si acarreta ainda alterações na condutância estomática (g_s) (Dos Santos et al., 2020), aumento da velocidade de carboxilação de RuBisCO (V_{cmax}) (Lavinsky et al., 2016), alterações no metabolismo primário e estímulo à remobilização de N para os grãos, em paralelo a incrementos na taxa fotossintética (Detmann et al., 2012; Sanglard et al., 2014). Além disso, têm-se observado aumentos da produção de biomassa (Neu et al., 2017), maior rendimento e melhor qualidade de grãos, bem como maior índice de colheita (Coung et al., 2017; Detmann et al., 2012; Malav Jugal e Ramani, 2017). Por outro lado, sob limitação de N, a suplementação de Si pode atenuar os sintomas de carência do N em plantas de arroz (Deus et al., 2020; Minden et al., 2020). Isso está associado a uma maior

absorção do N e de Si, em paralelo a aumentos na abundância de transcritos de transportadores de N (*OsNrt1.1*, *OsAmt1;1*) e de Si (*OsLsi1* e *OsLsi2*) (Sheng et al., 2018; Wu et al., 2017), podendo acarretar aumento da EUN (Haddad et al., 2018). No entanto, pouco ou nada se conhece sobre como o metabolismo e a performance fotossintética, bem como a produção de grãos de plantas de arroz, ajustar-se-iam a uma deficiência de N sob suprimento de Si.

Neste estudo, procurou-se apresentar contribuições relevantes para o aprofundamento do conhecimento sobre as respostas fisiológicas, bioquímicas e de crescimento de plantas de arroz sob estresse por limitação de nitrogênio, com ênfase no papel da suplementação com silício na atenuação dos efeitos adversos desse estresse. Utilizando-se de uma abordagem integrativa, o estudo buscou elucidar os mecanismos fisiológicos envolvidos no presumido aumento da atividade fotossintética e na produção de grãos, bem como os ajustes no metabolismo primário diante da combinação de diferentes doses de N e Si, em dois genótipos de arroz, o tipo selvagem (WT) da cultivar ‘Oochikara’ e seu mutante (*lsi1*) defectivo na absorção de Si. Os resultados obtidos contribuirão para consolidar o uso do silício como uma ferramenta biotecnológica promissora para promover maior crescimento e melhor desempenho fotossintético em arroz, tanto em condições adequadas de cultivo como sob limitação de nitrogênio.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Condições de cultivo e imposição dos tratamentos

O estudo foi conduzido em casa de vegetação, localizada na Unidade Federal de Viçosa (20°45’S, 42°54’W, 650 m altitude), MG, Brasil. Foram utilizadas plantas de arroz (*Oryza sativa* L. subsp. *japonica*) cv. “Oochikara” e seu mutante defectivo para a absorção de Si (*lsi1*) (Ma et al., 2006). As sementes foram sanitizadas em hipoclorito de sódio a 5% e, em seguida, germinadas em papel GERMITEST®, umedecido com 100 µM de CaCl₂. Após a germinação, foram selecionadas 4 plântulas, de acordo com uniformidade e vigor e cultivadas em vasos de 5 litros, contendo solução de Hoagland (Hoagland e Arnon, 1938), não aerada, modificada para a cultura do arroz (Dallagnol et al., 2011), com trocas das soluções a cada 5 dias. Para o grupo-controle, foram fornecidos macronutrientes usando-se sais nas seguintes concentrações: 1,0 mM L⁻¹ KNO₃, 0,25 mM L⁻¹ NH₄H₂PO₄, 0,1 mM L⁻¹ NH₄Cl, 0,5 mM L⁻¹ MgSO₄.7H₂O e 1,0 mM L⁻¹ Ca (NO₃)₂; para as plantas com deficiência de N (redução em 80% da disponibilidade de N), os sais

foram fornecidos nas seguintes concentrações: 0,6 mM L⁻¹ KNO₃, 0,25 mM L⁻¹ KH₂PO₄, 0,07 mM L⁻¹ NH₄Cl, 0,5 mM L⁻¹ MgSO₄.7H₂O e 1,0 mM L⁻¹ CaCl₂. Os micronutrientes foram fornecidos como: 0,30 µM L⁻¹ de CuSO₄.5H₂O, 0,33 µM L⁻¹ ZnSO₄.7H₂O, 11,5 µM L⁻¹ H₃BO₃, 3,5 µM L⁻¹ MnCl₂.4H₂O, 0,1 µM L⁻¹ (NH₄)₆ MO₇O₂₄.4H₂O, 25 µM L⁻¹ FeSO₄.7H₂O e 25 µM L⁻¹ de EDTA bisódico. As plantas foram suplementadas com 0 (-Si) ou 2 mM (+Si) de H₄SiO₄ ao longo de todo experimento, obtido pela passagem de silicato de potássio (K₂SiO₄) através de resina de troca catiônica (Amberlite IR-120B, forma H, Sigma-Aldrich) (Detmann et al., 2012). O pH da solução de cultivo foi ajustado diariamente para 5,5, utilizando-se NaOH (1 M) ou HCl (1 M).

2.2. Índice SPAD e quantificação do silício e do N

O índice SPAD foi avaliado com o auxílio de um medidor de clorofila (Chlorophyll Meter SPAD-502Plus, Konica Minolta Optics, Osaka, Japão), na porção mediana das folhas-bandeira (Jasmine et al., 2023). O conteúdo total de nitrogênio em folhas (N foliar) foi determinado a partir de alíquotas de 1 mg, finamente moídas, que sofreram combustão a 950 °C sob fluxo contínuo de O₂; o N foliar foi obtido usando-se um espectrômetro de massa de razão isotópica (EA-IRMS ANCA-GSL 20–20, Sercon, Crewe, Reino Unido). Os teores de nitrato (NO₃⁻) foram determinados a partir de alíquotas de 10 mg de raízes e folhas, extraídas com metanol (Lisec et al., 2006), com leituras das absorvâncias em 210, 220 e 230 nm; as concentrações de NO₃⁻ foram determinadas com base em uma curva-padrão de nitrato de potássio, conforme descrito por Zhu et al. (2016). Para a determinação da concentração de silício total, alíquotas de 100 mg de raízes (*B*_{raízes}) e folhas-bandeira (*B*_{folhas}) secas e moídas foram submetidas à digestão em meio alcalino. Posteriormente, realizou-se análise colorimétrica, com leitura das absorvâncias a 660 nm, conforme descrito por Pereira et al. (2007).

2.3. Biomassa e rendimento

Foi acompanhada a evolução na altura da planta, o comprimento de raízes e o número de folhas e perfilhos. A taxa de crescimento relativo (TCR) foi estimada conforme descrito por Hunt (1990), utilizando-se a equação: $TCR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$, em que *W*₁ e *W*₂ representam as massas secas totais da planta aos tempos *t*₁ e *t*₂, respectivamente. Ao final do ciclo reprodutivo, as plantas foram divididas em raízes, colmos, folhas e panículas, sendo então obtidos os dados de área foliar total (*AFT*) (Palaniswamy e Gomez, 1974), além da área da superfície, o diâmetro e o volume de raízes, por meio da digitalização pelo sistema de análise de imagem WinRHIZO®

Software (Li et al., 2020). Subsequentemente, todo o material vegetal foi seco em estufa com circulação forçada de ar, a 70 °C, estimando-se a biomassa total e a suas frações de raízes (FMR), colmos (FMC) e folhas (FMF), além da e da área foliar específica (*AFE*; equação 12) (Fageria, 2007). Foram quantificados o número de panículas e de grãos por planta, bem como determinada a porcentagem de panículas e grãos cheios; também foram avaliados a massa total de grãos, massa de grãos cheios, massa de 1.000 grãos e o índice de colheita, segundo Amanullah e Inamullah (2016).

2.4. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros de trocas gasosas foliares foram quantificados nas folhas-bandeira, no estágio de enchimento dos grãos, utilizando-se de um analisador de gás a infravermelho (LI-6400XT, Li-COR Biosciences INC., Nebraska, EUA), equipado com uma câmara integrada de fluorescência (LI-6400-40, LI-COR Inc.). A taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*), a condutância estomática (*g_s*), a taxa de transpiração (*E*) e a concentração intercelular de CO₂ (*C_i*) foram medidas das 10:00 às 14:00 h, sob densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) de 1.000 μmol m⁻² s⁻¹, enquanto a quantidade de luz azul foi de 10% de DFFFA para otimizar a abertura estomática, em concentração de 425 ppm de CO₂.

A eficiência fotoquímica do fotossistema II (ϕ_{FSII}) foi determinada pela medição do estado estacionário de rendimento de fluorescência (*F_s*), aplicando-se luz branca saturante (8.000 μmol m⁻² s⁻¹), obtendo-se a fluorescência máxima do tecido foliar (*F_m'*); a partir desses dados (Genty et al., 1989). A taxa de transporte de elétrons (*J*) foi calculada como $J = \text{DFFFA} * \phi_{\text{FSII}} * \alpha * \beta$, em que α é absorvância foliar, que depende do teor de clorofila (Evans, 1996); e β reflete o particionamento dos pacotes de energia entre os fotossistemas I e II (Valentini et al., 1995).

A taxa de respiração mitocondrial no escuro (*R_e*), foi medida 2 h após o início do anoitecer, sob concentração de 425 ppm de CO₂, sendo então determinada a taxa de respiração diurna ($R_d = (0,5 - 0,05 \ln (\text{DFFFA})) * R_e$). Foi também calculada a taxa fotorrespiratória da RuBisCO (*T_f*) como $T_f = (1/12) * [J - 4 (A + R_d)]$ (Valentini et al., 1995).

As respostas de *A* à variação de *C_i* (curva *A/C_i*) foram determinadas a 25 °C, sob irradiância de 1.000 μmol de fótons m⁻² s⁻¹, variando-se as concentrações de CO₂ de 50 a 2.000 ppm. A partir dessas curvas, foram calculadas a concentração cloroplastídica de

CO₂ (C_c) sendo $C_c = \{\Gamma^* \times [J + 8 \times (A + R_e)]\} / [J - 4 + (A + R_e)]$, em que Γ^* = ponto de compensação de CO₂ na ausência de fotorrespiração; e a condutância mesofílica (g_m), em que $g_m = A / (C_i - C_c)$. Os dados foram corrigidos para 25°C (Harley et al., 1992). As correções dos vazamentos de CO₂ e vapor de água dentro e fora da câmara do LI-6400 foram aplicadas para todos os dados de A e C_i , conforme descrito por Rodeghiero et al (2007).

As curvas A/C_i foram transformadas em curvas A/C_c e, a partir de técnicas de regressão não linear, foram calculadas a taxa máxima de carboxilação limitada pela RuBisCO (V_{cmax}) e a taxa máxima de carboxilação limitada pela taxa de transporte de elétrons (J_{max}), obtidas para cada curva A/C_c (Farquhar et al., 1980; Sharkey, 1985).

As limitações à fotossíntese foram deduzidas a partir de valores de g_s , g_m e V_{cmax} e particionadas em suas frações, correspondentes às limitações estomáticas (L_e ; equação 01), mesofílicas (L_m ; equação 02) e bioquímicas (L_b ; equação 03) (Grassi e Magnani, 2005).

$$\text{Eq. 01 } L_e = \left(\frac{\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_m}}{g_s} \right) \times \frac{(V_{cmax} * (\Gamma^* + K_m))}{(C_c + K_m)} / \left[\left(\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_m} \right) + \frac{(V_{cmax} * (\Gamma^* + K_m))}{(C_c + K_m)} \right]$$

$$\text{Eq. 02 } L_m = \left(\frac{\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_m}}{g_m} \right) \times \frac{(V_{cmax} * (\Gamma^* + K_m))}{(C_c + K_m)} / \left[\left(\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_m} \right) + \frac{(V_{cmax} * (\Gamma^* + K_m))}{(C_c + K_m)} \right]$$

$$\text{Eq. 03 } L_b = \left(\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_m} \right) / \left[\left(\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_m} \right) + \frac{(V_{cmax} * (\Gamma^* + K_m))}{(C_c + K_m)} \right]$$

Em que: g_s = condutância estomática ao CO₂; K_m = constante de Michaelis-Menten para RuBisCO para CO₂ na presença de O₂ corrigidas para a temperatura foliar obtidas em plantas de arroz (Bernacchi et al., 2002)

Foram realizadas curvas de A em resposta à DFFFA (curva $A/DFFFA$), variando-se a DFFFA de 0 a 2000 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sob concentração de 425 ppm de CO₂, a 25 °C. A partir dessas curvas, foram estimadas a taxa de assimilação líquida de CO₂ sob saturação de luz (A_{max}), rendimento quântico do fotossistema II (ϕ), o ponto de compensação lumínico (PCL) e o ponto de saturação lumínico (PSL) (Coe e Lin, 2018).

2.5. Atividade da RuBisCO

Amostras de folhas-bandeira foram coletadas ao meio-dia, imediatamente congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas a -80 °C. Posteriormente, foram liofilizadas a -48 °C e maceradas utilizando-se esferas metálicas em um disruptor celular

do tipo *Mini Bead Beater*. Para a quantificação da atividade da enzima RuBisCO, alíquotas de aproximadamente 5 mg de material vegetal foram homogeneizadas em vórtex com tampão de extração, os sobrenadantes obtidos foram utilizados como fonte enzimática, conforme descrito por Nunes-Nesi et al. (2007), sendo também quantificados os teores de proteínas. A atividade da RuBisCO foi determinada por meio da variação da absorbância a 340 nm durante 5 min de reação, conforme protocolo de Sharkey et al. (1991). O meio de reação inicial foi composto por: 100 mM de bicina (pH 8,0), 15 mM de $MgCl_2$, 1 mM de EDTA, 10 mM de DTT, 5 mM de bicarbonato de sódio, 0,5 mM de NADH, 2 mM de ATP, 5 mM de fosfocreatina, 2 U de fosfocreatina fosfoquinase, 3 U de fosfoglicerato cinase, 40 U de G3PDH e 0,1% de BSA. O meio de reação total foi preparado com os mesmos componentes, ajustando-se as concentrações de $MgCl_2$ (20 mM), bicarbonato de sódio (10 mM) e adicionando-se 20 mM de ribulose-1,5-bifosfato (RuBP).

2.6. Composição isotópica do carbono ($\delta^{13}C$)

Alíquotas de 1 mg de biomassa foliar seca e finamente moídas foram submetidas à combustão a 950 °C sob fluxo contínuo de oxigênio. O CO_2 gerado foi purificado criogenicamente, e sua composição isotópica estável do carbono ($\delta^{13}C$) foi determinada em um analisador elementar acoplado a um espectrômetro de massa isotópica (IRMS, ANCA GSL 20–20, Sercon, Crewe, Reino Unido). A $\delta^{13}C$ foi expressa como $\delta^{13}C = (R_{amostra}/R_{padrão} - 1) * 1000$, em que R = razão $^{13}C/^{12}C$ (Boutton, 1991).

2.7. Medições do uso da água, condutância foliar residual e eficiência e uso de N

As taxas de transpiração foram estimadas por meio da quantidade de água perdida durante a manhã ($T_{manhã}$, 05h30 – 12h00), tarde (T_{tarde} , 12h00 – 18h00) e à noite (T_{noite} , 18h00 – 05h30), por meio da diferença da massa dos vasos. Os dados de transpiração foram corrigidos pela área foliar e tempo nos respectivos intervalos de tempo (Coupel-Ledru et al., 2016). Foi aferida a transpiração cumulativa total da planta ($T_{cumulativa}$), registrando-se a quantidade de água perdida a cada troca de solução dos vasos; a diminuição na massa do vaso será considerada como equivalente ao consumo de água via transpiração (Yi e Yano, 2023).

A eficiência do uso de água (EUA) foi calculada como produção de biomassa (B) pela transpiração total ($EUA = B / T_{cumulativa}$) (Jones, 2004). A produtividade hídrica foi expressa em termos de produção de grãos dividida pela transpiração $T_{cumulativa}$ (Molden e Sakthivadivel, 1999).

Folhas-bandeira totalmente expandidas foram excisadas e imediatamente fotografadas com auxílio de scanner e de medidor linear de comprimento para determinação da área foliar, estimada pelo programa ImageJ®. Em seguida, foram deixadas para secagem em bancada à temperatura ambiente (25 °C), com pecíolos parafinizados para evitar a perda de água, com registros de massa a cada 5 min. A temperatura e a umidade relativa do ar foram monitoradas continuamente no local das folhas. O valor da condutância mínima ou residual ($g_{\min}$) foi calculado como a taxa de transpiração cuticular dividida pelo déficit de pressão de vapor (VPD), conforme descrito por Sack e Scoffoni (2011).

A eficiência do uso do nitrogênio (EUN) foi calculada como a razão entre a biomassa total (B) e a quantidade total de nitrogênio fornecido durante o ciclo da cultura ($EUN = B / N \text{ fornecido}$), considerando-se a soma das doses de NO_3^- e NH_4^+ aplicadas (Good et al., 2004). Já a eficiência fotossintética do uso do nitrogênio (EFUN) foi determinada pela razão entre a taxa de assimilação líquida de CO_2 (A) e o teor de nitrogênio foliar (N_{foliar}) ($EFUN = A / N_{\text{foliar}}$), de acordo com Xu et al. (2022).

As frações de N alocadas nos sistemas de carboxilação (N_C), bioenergético (N_B) e no sistema coletor de luz (N_L) foram calculadas com base no teor de N por unidade de área foliar (Niinemets e Tenhunen, 1997), conforme descrito nas equações 04 a 06. A soma dessas frações representa a alocação total de N no aparato fotossintético (N_F ; equação 11) (Zhong et al., 2019). Adicionalmente, a fração de N destinada à respiração (N_R ; equação 07) foi estimada com base na taxa de respiração foliar, derivada da V_{cmax} . Já a fração de N alocada para outras partes (N_O ; equação 26) foi determinada a partir da diferença entre o N_{foliar} total e a soma de N_F e N_R (Hou et al., 2019).

$$\text{Eq. 04} \quad N_C = \frac{V_{\text{cmax}}}{6,25 * V_{\text{cr}} * N_{\text{foliar}}}$$

$$\text{Eq. 05} \quad N_B = \frac{J_{\text{max}}}{8,06 * J_{\text{mc}} * N_{\text{foliar}}}$$

$$\text{Eq. 06} \quad N_L = \frac{C_c}{C_b * N_{\text{foliar}}}$$

$$\text{Eq. 07} \quad N_F = N_C + N_B + N_L$$

$$\text{Eq. 12} \quad N_R = \frac{0,015 * V_{\text{cmax}}}{33,69 * f_r * N_{\text{foliar}}}$$

$$\text{Eq. 13} \quad N_O = N_{\text{foliar}} - N_F - N_R$$

Em que V_{cmax} = atividade específica da RuBisCO: $32,9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ RuBisCO s}^{-1}$ (Sun et al., 2001); J_{max} = taxa máxima de transporte de elétrons por unidade de Cyt f : $156 \mu\text{mol elétrons } \mu\text{mol}^{-1} \text{ Cyt } f \text{ s}^{-1}$ (Nolan e Smille, 1976); C_c = concentração de clorofila; C_b = e o conteúdo de clorofila associado ao fotossistema I (FSI), fotossistema II (FSII) e do Complexo Coletor de Luz II (LHC) (Niinemets e Tenhunen, 1997); e f_r = coeficiente de correção da respiração: 0,561 (Hou et al., 2019).

2.8. Avaliação dos metabólitos primários e secundários

Amostras de folhas-bandeira e raízes foram coletadas ao meio-dia e congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas a -80°C , posteriormente liofilizadas a -48°C e, então, maceradas utilizando-se de esferas metálicas em um disruptor celular tipo *Mini Bead Beater*. Para a quantificação dos metabólitos primários, amostras vegetais e grãos maduros secos maceradas foram homogeneizadas e alíquotas, de aproximadamente 10 mg de material vegetal, foram submetidas à extração metanólica (Lisec et al., 2006), sendo utilizadas as frações solúveis para a determinação dos teores de pigmentos fotossintéticos nas folhas (Sulpice et al., 2009), açúcares (Ferne et al., 2001), aminoácidos (Yemm et al., 1955), e compostos fenólicos totais (Bialeski e Turner, 1966); a fração insolúvel foi utilizada para a determinação de proteínas (Bradford et al., 1951) e amido (Ferne et al., 2001). Alíquotas de grãos secos e macerados foram utilizadas para o fracionamento das proteínas com base nas propriedades de solubilidade de cada fração (Osborne, 1924). A extração foi realizada de forma sequencial, conforme a solubilidade das frações: albumina foi extraída com água desionizada; globulina com solução de NaCl a 4%; glutelina com solução de NaOH a $0,02 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$; e prolamina com etanol a 70%.

2.9. Metabólitos associados ao ciclo TCA

Os metabólitos foram extraídos utilizando metanol e, posteriormente, derivatizados por metoximação, seguida da adição de trimetilsilil, conforme descrito por Lisec et al. (2006). As amostras foram então analisadas por cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massas com ionização por impacto eletrônico e detecção por tempo de voo (GC-MS; QP-PLUS 2010, Shimadzu, Japão). As análises cromatográficas e espectrais foram conduzidas com o software Xcalibur 2.1 (Thermo Fisher Scientific). A identificação dos metabólitos foi realizada por comparação com o banco de dados Golm Metabolome Database (<http://gmd.mpimp-golm.mpg.de/>) (Kopka

et al., 2005), e as áreas de pico obtidas foram normalizadas com base na área do ribitol, utilizado como padrão interno (Lisec et al., 2006).

2.10. Estresse oxidativo

Malondialdeído (MDA) e peróxido de hidrogênio (H₂O₂)

Para a determinação de marcadores clássicos de estresse oxidativo, alíquotas de 15 mg de folhas-bandeira e raízes liofilizadas foram maceradas e homogeneizadas em ácido tricloroacético (TCA) a 0,1%, contendo polivinilpolipirrolidona (PVPP), conforme Cakmak e Horst (1991). Os sobrenadantes obtidos foram utilizados para a quantificação de malondialdeído (MDA) e peróxido de hidrogênio (H₂O₂). A peroxidação lipídica foi estimada com base nas concentrações de MDA, formado pela reação com ácido tiobarbitúrico (TBA), segundo o método descrito por Hodges et al. (1999), misturando-se alíquotas dos sobrenadantes com uma solução de reação contendo 0,5% de TBA em 10% de TCA, incubadas em banho-maria a 95 °C por 30 min e, em seguida, resfriadas em gelo. As absorbâncias foram lidas nos comprimentos de onda de 440, 532 e 600 nm, e as concentrações de MDA foram calculadas utilizando o coeficiente de extinção molar $\varepsilon = 155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$. Para a quantificação do H₂O₂, alíquotas do sobrenadante foram adicionadas em meio de reação contendo tampão fosfato de potássio (2,5 mM, pH7,0) e 1 M de iodeto de potássio, e a absorbância foi medida a 390 nm. As concentrações de H₂O₂ foram determinadas com base em uma curva-padrão de peróxido de hidrogênio, conforme descrito por Velikova et al. (2000).

Atividade de enzimas antioxidantes

Para a determinação da atividade de enzimas antioxidantes, alíquotas de 15 mg de folhas-bandeira e raízes previamente liofilizadas foram maceradas e homogeneizadas em meio de extração contendo tampão fosfato de potássio (0,1 M, pH 6,8), 0,1 mM de EDTA, 1 mM de PMSF e (PVPP), conforme Ribeiro et al. (2012). Os sobrenadantes obtidos após centrifugação foram utilizados como fonte enzimática, sendo posteriormente quantificados quanto ao teor de proteínas totais. A atividade da catalase (CAT) foi determinada com base na decomposição do H₂O₂, medida por meio da diminuição na absorbância a 240 nm. A atividade foi calculada utilizando-se o coeficiente de extinção molar $\varepsilon = 36 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ (Havir & McHale, 1987). A atividade de peroxidases (POX) foi avaliada a partir da reação entre pirogalol e H₂O₂, com variação de absorbância lida a 420 nm, utilizando o coeficiente de extinção molar $\varepsilon = 2,47 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ (Kwak et al., 1996).

Para a atividade da ascorbato peroxidase (APX), foi utilizado um tampão de reação contendo ascorbato, sendo a atividade estimada com base na redução da absorbância a 290 nm, com $\varepsilon = 2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ (Nakano & Asada, 1981). A atividade da superóxido dismutase (SOD) foi determinada com base na inibição da redução do azul de nitrotetrazólio (NBT) sob iluminação de 15 W, sendo a formação de formazana azul monitorada a 560 nm (Giannopolitis & Ries, 1977); a atividade enzimática foi expressa em unidades (U) de SOD necessárias para inibir 50% da redução do NBT.

2.11. Expressão de genes

O RNA total foi extraído de 50 mg de raízes arroz, utilizando-se o reagente Trizol (Invitrogen®), de acordo com as instruções do fabricante. A integridade do RNA foi verificada com gel de agarose a 1% (p/v), e a concentração foi medida utilizando-se espectrofotômetro NanoDrop (Thermo Fisher®), antes e após a digestão com DNase I (Ambion™, Thermo Fisher®). O RNA tratado com DNase (500 ng) foi utilizado para a síntese de cDNA utilizando-se a transcriptase reversa de cDNA de alta capacidade (Applied Biosystems®), de acordo com as recomendações do fabricante. A expressão gênica (RT-qPCR) foi realizada com o Sistema de PCR em Tempo Real QuantStudio™ 1 (Applied Biosystems, CA, EUA) com a detecção de fluorescência verde SYBR (Applied Biosystems®), usando GoTaq® qPCR Master Mix (Promega Corporation, WI, EUA) realizada de acordo com as recomendações do fabricante. Os dados foram analisados com o método $\Delta\Delta\text{CT}/\text{CT}$ comparativo. Os níveis de transcrição foram normalizados para os do gene UBIQUITIN e para o controle de WT. As análises foram realizadas em duplicata em cada corrida de PCR, usando quatro réplicas biológicas para cada genótipo. A análise de RT-qPCR foi realizada para verificar a expressão dos genes *OsAmt1;3*, *OsNar2.1*, *OsNrt2.3b*, *OsLsi1* e *OsLsi2*. Os primers específicos são descritos na tabela abaixo.

Gene	Sequências de <i>primers</i> (5'-3')	
<i>OsAmt1;3</i>	Forward	TCAAATCCTACGGCCCGCCCGGTAG
	Reverse	GCCGAAGATCTGGTCCACGTACTCCTT
<i>OsNar2.1</i>	Forward	CGTTGGTGCTCGTCTTGC
	Reverse	GACCTTGAAGTGGCACGC
<i>OsNrt2.3b</i>	Forward	CGTTCGCCGTGTT
	Reverse	TCGAAGCGGTCGTAGAAG
<i>OsLsi1</i>	Forward	AGAACATCCAAGTGTGATGGACGA
	Reverse	ACACACACAAAGACGTAGCTAGTGAT
<i>OsLsi2</i>	Forward	CCGTATATGTGCTGTGTGGTGTATG
	Reverse	CATGCATGCAAGCAAGGCCAATTCA

Ubiquitina	Forward	AGAAGGAGTCCACCCTCCACC
	Reverse	GCATCCAGCACAGTAAAACACG

2.12. Análises estatísticas

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, seguindo um arranjo fatorial triplo $2 \times 2 \times 2$, composto por dois níveis de silício (com e sem), dois níveis de nitrogênio (normal e reduzido) e dois genótipos de arroz (WT e *lsi1*), totalizando oito tratamentos, com seis repetições. Cada parcela experimental consistiu de um vaso contendo quatro plantas, consideradas como réplicas condicionais. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA), adotando-se o nível de significância de 5%. Quando identificadas interações significativas entre os fatores ($Si \times N \times$ genótipo), procedeu-se ao desdobramento das mesmas, e as médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade. Além disso, todas as variáveis referentes aos parâmetros biométricos, fisiológicos, produtivos, ao perfil metabólico foliar, à composição bioquímica dos grãos e à expressão gênica radicular foram submetidas à análise de componentes principais (PCA). As variáveis consideradas para interpretação da PCA foram aquelas que apresentaram maior correlação com os dois primeiros componentes principais (eixos 1 e 2). Variáveis com contribuição acumulada superior a 50% ($\sum r^2 > 0,5$) foram consideradas relevantes para a separação entre os grupos. As análises de PCA, assim como a análise de agrupamento hierárquico, foram realizadas no ambiente estatístico R® versão 4.2.0, utilizando o pacote factoextra.

3. RESULTADOS

Índice SPAD, quantificação de N e Si

A limitação de N promoveu alterações significativas em parâmetros relacionados ao status de N em folhas e raízes das plantas (Tabela 01). Em folhas de ambos os genótipos, em suplementação limitada de N e ausência de Si, foram observadas reduções médias de 37% no índice SPAD, 40% no teor de N total e 9% nos níveis de nitrato (NO_3^-) (Figura 01A, B, D), enquanto os teores de NO_3^- nas raízes permaneceram inalterados, independentemente do genótipo (Figura 01C). A análise dos dados mostrou que, no geral, a suplementação com Si (+Si) apresentou um efeito mitigador sobre os impactos da deficiência de N, especialmente em plantas WT. Nestas, o índice SPAD aumentou significativamente, com elevações de 38% sob N limitado e 14% sob N normal; em plantas *lsi1*, os aumentos foram mais modestos, de 13% e 5%, respectivamente. Em plantas WT e *lsi1*, o teor de N foliar total foi 24% maior quando houve a suplementação +Si, mesmo sob limitado N, em relação a ambos os genótipos sob -Si (Figura 1B). Observou-se uma forte correlação positiva entre o teor de N foliar e o índice SPAD ($r = 0,90$; $p < 0,0001$). Em relação aos níveis de NO_3^- nas raízes, +Si promoveu aumentos significativos apenas em plantas WT, com elevações de 15% sob N limitado e 7% sob N normal; nenhuma mudança foi observada em plantas *lsi1*. Por outro lado, plantas +Si mostraram menores teores de NO_3^- nas folhas (Figura 1D); em plantas WT, as concentrações diminuíram 5% sob limitação de N e 11% sob N normal, em relação às plantas -Si, enquanto em plantas *lsi1* a suplementação com Si promoveu redução de 8% apenas sob N normal (Figura 1D).

O teor de silício foi significativamente maior nas plantas tratadas com +Si (Tabela 01). Em plantas WT sem suplementação de Si, houve diferenças na concentração interna de Si nas raízes, a qual, sob condições de N normal houve um acúmulo de $2,4 \text{ g kg}^{-1}$, enquanto sob N limitado houve redução para $1,6 \text{ g kg}^{-1}$ (Figura 02A). A presença do +Si em plantas WT foi acompanhada de aumentos significativos nas raízes, atingindo $4,2 \text{ g kg}^{-1}$ sob N adequado e $2,5 \text{ g kg}^{-1}$ sob N limitado (Figura 02A). As raízes de plantas *lsi1* crescidas sob -Si apresentaram concentrações de Si de $2,6 \text{ g kg}^{-1}$ com N normal e $1,4 \text{ g kg}^{-1}$ sob limitação de N; a aplicação de +Si resultou em aumentos significativos, com concentrações de $3,3 \text{ g kg}^{-1}$ sob N normal e $2,0 \text{ g kg}^{-1}$ sob N limitado. Maiores concentrações de Si foram verificadas nas folhas (Figura 02B). Em folhas de plantas WT, a concentração de Si nas plantas -Si foi de $3,8 \text{ g kg}^{-1}$ sob limitação de N, aumentando

para 5,5 g kg⁻¹ sob N normal; sob +Si, observaram-se aumentos significativos, atingindo 37 g kg⁻¹ sob N adequado e 70,3 g kg⁻¹ sob N limitado. As plantas *lsi1* apresentaram teores de Si para o grupo controle de 5,4 g kg⁻¹ com N normal e 3,7 g kg⁻¹ sob limitação de N; a aplicação de Si resultou em aumentos significativos, com concentrações de 30,1 g kg⁻¹ sob N adequado e 51,4 g kg⁻¹ sob N limitado.

Biometria e rendimento

Avaliações não destrutivas de crescimento, incluindo altura de plantas, comprimento de raízes e número de perfilhos, evidenciaram que foram influenciadas pela aplicação de N e suplementação de Si de formas isoladas (Tabela 01). Em plantas WT sob N limitado, houve uma redução significativa de 16% na altura, em relação à das plantas com N normal (Figura 03A). Por outro lado, nas plantas WT suplementadas com Si houve redução foi de apenas 6% da altura sob limitado N. Ademais, a altura em plantas WT foi significativamente maior que a dos genótipos *lsi1*, sob +Si. Quanto ao comprimento de raízes (Figura 03B), houve reduções significativas em ambos os genótipos crescidos sob N normal e, além disso, a aplicação de Si resultou em uma redução significativa de 5%, independentemente do suprimento de N e do genótipo. No número de perfilhos (Figura 03C), a limitação de N levou a uma redução significativa (35% em média) em ambos os genótipos e níveis de Si. Por outro lado, observaram-se aumentos significativos do número de perfilhos apenas em plantas WT tratadas com Si, com elevações de 25% sob N limitado e 7% com N adequado. Em relação à TCR (Figura 03D), foram observadas reduções significativas em plantas com limitação de N, porém observou-se que os efeitos positivos do Si foram restritos às plantas WT, nas quais se verificou um aumento médio de 5%, em relação às plantas WT -Si.

Em relação à área foliar, houve interação significativa entre os fatores de N e Si (Tabela 1). Plantas WT e *lsi1*, crescidas sob N limitado, apresentaram redução média significativa de 52% da área foliar. Além disso, +Si promoveu aumentos significativos na AF sob limitação de N, mas apenas em plantas WT, com aumento de 7%; sob N adequado, os aumentos na área foliar foram de 13% em plantas WT e 8% em *lsi1* (Figura 03E). Para a área foliar específica, houve apenas interação significativa entre os fatores Genótipo e N, observando-se menor AFE (10%) nas plantas WT com limitação de N em relação às sob N normal. No entanto, plantas WT e *lsi1* sob +Si apresentaram valores maiores de AFE, com aumentos médios de 12% sob N adequado e de 9% sob limitação de N.

Os parâmetros biométricos das raízes indicaram que a limitação de N e suplementação de Si, de forma isolada, promoveram alterações significativas na morfologia radicular (Tabela 01). Dos efeitos gerais da área de superfície das raízes para ambos os genótipos, foram observados que a limitação de N induz a reduções significativas na ordem de 23% em comparação com o observado nas plantas sob N normal (Figura 04A). No entanto, para as plantas WT e *lsi1*, a área superficial de raízes foi significativamente menor quando aplicado Si, em relação às não tratadas (-Si). Quanto ao diâmetro radicular (Figura 04B), foram observados que, na ausência de Si e sob N limitado, plantas WT e *lsi1* apresentaram valores mais elevados, em média 30% para WT e 21% para *lsi1*, em relação às médias de plantas com N normal e +Si. Para o volume radicular (Figura 04C), a limitação de N não promoveu alterações estatisticamente significativas, independentemente do genótipo. No entanto, a +Si resultou em reduções significativas nesse parâmetro, com decréscimos de 25% em WT e 10% em *lsi1* sob limitação de N, e de 15% e 5%, respectivamente, sob condição de N adequado.

Nas análises destrutivas realizadas ao final do experimento, verificou-se, no geral, que a limitação de N resultou em uma redução de aproximadamente 40% na biomassa total de todos os genótipos (Figura 05A). A suplementação com Si reverteu parcialmente esses decréscimos em WT, com incrementos de 39% sob N normal e 15% sob N limitado. Adicionalmente, foi verificada interação significativa entre os fatores de N e Si quanto a partição da biomassa das plantas, como evidenciado pelas variações nas FMR, FMC e FMF (Tabela 01), este último com interação tripla ($p < 0,05$). Em relação à FMR (Figura 05B), a limitação de N ocasionou aumento significativo (85% em média) independentemente do genótipo, contra uma redução nas plantas +Si: 47% em WT e 30% em *lsi1* sob limitação de N, e 20% em ambos os genótipos sob N normal. Para a FMC (Figura 05C), a limitação de N não levou a alterações significativas, no entanto, a +Si promoveu aumento (7% em média) que foi restrito às plantas sob suprimento normal de N, independentemente do genótipo. Por outro lado, a FMF (Figura 05D) foi reduzida significativamente (10% em média) sob limitação de N em ambos os genótipos; com +Si, foi possível observar aumentos significativos (15% em média) apenas em plantas sob disponibilidade N limitada, independentemente do genótipo.

Nos parâmetros relacionados ao rendimento, a disponibilidade limitada de N resulta em impactos negativos significativos. Destaque-se que a redução da disponibilidade de N induz a uma redução de aproximadamente 45% no número de

panículas (Figura 06A), independentemente do genótipo. Por outro lado, +Si aumentou significativamente os valores dos demais componentes de rendimento, com destaque para as plantas WT, independentemente do suprimento de N. De maneira geral, a porcentagem de panículas cheias foi aumentada em plantas WT e *lsi1* quando submetidas a disponibilidade limitada de N, com aumento médio de 26%, independentemente da suplementação com Si (Figura 06B). No entanto, com +Si foram observadas elevações na porcentagem de panículas cheias de 14% em plantas WT sob N limitado e de 20%, sob N adequado; em plantas *lsi1*, o aumento foi de 10% apenas com N normal. O número total de grãos foi reduzido em 50% sob limitação de N em ambos os genótipos (Figura 06C). No entanto, +Si favoreceu esse parâmetro, promovendo aumentos de 15% (N limitado) e 27% (N adequado) em WT, e de 5% e 21%, respectivamente, em plantas *lsi1*. Para a massa total de grãos e a massa de grãos cheios (Figuras 06D e 06F), a limitação de N acarretou reduções médias de 54% nos dois genótipos. Com +Si, foram registrados aumentos médios de 25% em plantas WT, independentemente do nível de N, e de 16% e 11% em plantas *lsi1* sob limitação e suficiência de N, respectivamente. Quanto à porcentagem de grãos cheios e à massa de mil grãos (Figuras 06E e 06G), a limitação de N resultou em aumentos médios de 14%, independentemente do genótipo. A +Si promoveu elevações de aproximadamente 8% nesses parâmetros em plantas WT, independentemente da condição de N. Em plantas *lsi1*, observou-se aumento significativo de 8% apenas na porcentagem de grãos cheios sob limitação de N. Por fim, o índice de colheita (Figura 06H) não foi afetado pela limitação de N, porém a +Si resultou em aumentos significativos, com incrementos de 12% sob N limitado, independentemente do genótipo, além de elevações de 6% em plantas WT e 10% em plantas *lsi1* sob N adequado.

Trocas gasosas

A análise de trocas gasosas aponta que houve significância isolada da aplicação de N e Si, para os dois genótipos (Tabela 02). A disponibilidade limitada de N reduziu a A significativamente em 57% em WT e *lsi1* (Figura 07A), no entanto, na presença de Si, esta redução em A foi apenas de 17%. Sob disponibilidade adequada de N, as plantas WT apresentaram valores médios de A 17% superiores estatisticamente aos das plantas *lsi1*. Os efeitos positivos de +Si sobre A foram acompanhados por redução significativa em g_s (Figura 07B) nas plantas WT, 42% sob limitação de N e de 22% com N adequado. Em relação à C_i (Figura 01C), observou-se aumento significativo (12% em média) sob limitação de N em ambos os genótipos, porém +Si reduziu o C_i (17% em WT e 7% em

lsi1) sob N limitado e (6% em ambos os genótipos) em N normal. Em *E* (Figura 07D), também foi observada redução pela +Si, com diminuições de 18% sob limitação de N e de 12% com N adequado, independentemente do genótipo. O *J* (Figura 07E) foi reduzido significativamente (20% em média) em plantas sob limitação de N, para ambos os genótipos, enquanto a +Si levou a aumentos significativos de *J*, 20% em N limitado e 10% em N normal, independentemente do genótipo. Para os genótipos WT e *lsi1*, a razão F_v/F_m (Figura 07F) foi reduzida significativamente apenas sob N limitado, especialmente em plantas -Si (9%), enquanto nas suas contrapartes +Si a redução foi de 5%.

A limitação de N acarretou aumentos significativos em R_{dia} (Figura 08A) (47% em WT e 28% em *lsi1*), enquanto a +Si ocasionou aumentos significativos em R_{dia} (19% sob N limitado e 76% com N normal) em plantas WT, e em 10% em ambas as condições de N em plantas *lsi1*. Para T_f (Figura 08B), a limitação de N ocasionou aumentos significativos de 26%, em ambos os genótipos. Por outro lado, a +Si levou a reduções significativas em T_f , 18% e 15% em plantas WT sob limitação de N e N adequado, respectivamente, e de 9% em ambas as condições de N nas plantas *lsi1*. No entanto, as plantas *lsi1* apresentaram valores de T_f significativamente superiores aos das WT, com diferenças de 10% sob -Si e de 17% sob +Si, independentemente do suprimento de N. Em *Ag* (Figura 08C), a limitação de nitrogênio resultou em uma redução significativa de 40% em ambos os genótipos. A +Si promoveu aumentos significativos em ambos os genótipos, com elevações de 60% sob limitação de N e 24% com N adequado em plantas WT, e de 48% e 17%, respectivamente, em plantas *lsi1*.

A partir das curvas A/C_i , observou-se que +Si resultou em aumentos significativos em valores de g_m (171% sob N limitado e 61% com N normal) e C_c (97% sob N limitado e 16% com N normal) (Figura 09A, B) em plantas WT. As plantas +Si apresentaram razão g_m/g_s (Figura 09C) significativamente maior (372% sob N limitado e 84% sob N normal), em plantas WT. Observou-se também uma redução significativa no gradiente de CO_2 ($C_i - C_c$) entre as cavidades subestomáticas e os sítios de carboxilação nas plantas +Si (Figura 09D). Essa redução foi, em média, de 45% nas plantas WT e de 18% nas plantas *lsi1*, independentemente da disponibilidade de nitrogênio. Os aumentos em *A* observados em plantas com limitação de N com +Si foram acompanhados por elevações em V_{cmax_Cc} (36% N limitado e 19% N normal) e J_{max_Cc} (20% N limitado e 29% N normal) (Figura 09E, F), em ambos os genótipos.

Alterações nos parâmetros de limitação da fotossíntese também foram observadas com +Si, diferindo significativamente em plantas WT. Houve aumento significativo em L_e (Figura 10A), com elevações de 154% em N limitado e 51% sob N normal em plantas WT, e de 90% em N limitado e 40% em N normal em plantas *lsi1*. Em contraste, a L_m (Figura 10B) foi reduzida em plantas WT (42% sob N limitado e 28% com N normal) e em plantas *lsi1* (24% e 38%, respectivamente). Já a L_b (Figura 10C) aumentou significativamente apenas sob deficiência de N, com elevação de 63% em plantas WT, e de 26% e 34% nas plantas *lsi1*, sob limitação e suficiência de N, respectivamente.

Com base nas curvas de luz, +Si promoveu aumentos em A_{max} (Figura 11A) nas plantas WT (31% sob N limitado e 36% com N normal), enquanto os efeitos sobre as plantas *lsi1* não diferiram dentro dos tratamentos. A presença do +Si promoveu incrementos no rendimento quântico do fotossistema II (ϕ ; Figura 11B), com aumentos em plantas WT (32% sob limitação de N e 19% em condição de N normal) e *lsi1* (8% em limitação de N e 14% em N normal). Estes resultados foram acompanhados por reduções significativas em PCL em plantas +Si (Figura 11C), com decréscimos de 35% sob limitação de N e 53% com N adequado em plantas WT, e de 25% e 38%, respectivamente, nas plantas *lsi1*. Paralelamente, observaram-se aumentos significativos em PSL (Figura 11D) (com elevações de 15% em WT e 23% em *lsi1* sob limitação de N, além de um aumento de 22% observado apenas em WT sob N adequado).

A atividade inicial da RuBisCO (Figura 12A) foi negativamente impactada pela limitação de nitrogênio, com reduções médias significativas de 36%, independentemente do genótipo. Por outro lado, +Si favoreceu a atividade inicial da enzima em ambos os genótipos, promovendo aumentos significativos de 50% sob N limitado e 26% com N adequado em plantas WT, e de 17% e 12%, respectivamente, nas plantas *lsi1*. Para a atividade total da RuBisCO (Figura 12B) foram observadas mudanças somente com a +Si, em que aumentos significativos de 6% sob N limitado e 11% com N adequado em plantas WT, e de 5% e 9%, respectivamente, nas plantas *lsi1*. Estes resultados foram acompanhados por alterações significativas no grau de ativação da RuBisCO em plantas +Si (Figura 12C), com aumentos de 69% sob limitação de N e 18% com N adequado em plantas WT, e de 23% e 8%, respectivamente, nas plantas *lsi1*. Em consonância com estes dados, as análises isotópicas da biomassa seca foliar indicaram que +Si promoveu valores menos negativos de $\delta^{13}C$ (Figura 12D) apenas em plantas com N limitado, apresentando assim, elevações médias de 6% em plantas WT e de 5 % em *lsi1*.

Medições do uso da água e eficiência e uso de N

Verificaram-se alterações significativas nos padrões de transpiração da copa por unidade de área foliar (Tabela 03) com +Si, independentemente do genótipo e do suprimento de N. As plantas WT apresentaram valores significativamente menores em $T_{manhã}$ (Figura 13A) (reduções de 8% em -Si e 17% em +Si) em comparação às *lsi1*, independentemente do suprimento de N. Especificamente nas plantas WT sob +Si, observaram-se reduções adicionais em de $T_{manhã}$ de 12% sob limitação de N e 19% com N adequado. Respostas semelhantes foram observadas em T_{tarde} (Figura 13B), em que +Si reduziu significativamente a perda de água, também de forma independente da disponibilidade de N e do genótipo, com as plantas WT apresentando reduções significativas na transpiração vespertina (12% sob N limitado e 20% com N normal). Padrões distintos foram observados para T_{noite} (Figura 13C), em que +Si promoveu aumento significativo na transpiração de plantas WT, com elevação média de 12%, independentemente do suprimento de N. As plantas *lsi1* também apresentaram aumento significativo, porém mais modesto, com média de 6%, igualmente independente da disponibilidade de N.

Foram observadas mudanças significativas nos padrões de g_{min} (Figura 13D), *i.e.* +Si promovendo reduções significativas em ambos os genótipos, independentemente do suprimento de N. As plantas WT apresentaram reduções mais expressivas (63% sob N limitado e 78% com N normal) em g_{min} em relação às apresentadas pelas plantas *lsi1* (44% N em limitado e 38% N normal). Foram observados efeitos positivos significativos da +Si sobre a EUA (Figura 13E), independentemente do genótipo e da disponibilidade de N. No entanto, os efeitos foram mais pronunciados nas plantas WT, que apresentaram aumentos de 23% sob N limitado e 35% com N adequado, em comparação aos aumentos de 20% e 11%, respectivamente, observados nas plantas *lsi1*. Resultados semelhantes foram observados para a produtividade hídrica (Figura 13F), com +Si promovendo aumentos significativos de 30% sob limitação de N em ambos os genótipos (WT e *lsi1*), em relação as plantas -Si. Sob condição de N adequado, os aumentos foram de 43% em plantas WT e 17% em plantas *lsi1*.

Ao se analisar a capacidade das plantas em converter o N absorvido em crescimento, observou-se que, sob condição de limitação de N, ambos os genótipos apresentaram aumentos significativos em EUN, com média de 196% (Figura 14A), independentemente da aplicação de Si. Em contrapartida, a EFUN foi significativamente

reduzida em 19% em WT e de 37%, em plantas *lsi1* (Figura 14B). A +Si promoveu aumentos nos valores desses parâmetros relacionados ao uso de N em plantas WT. Nessa condição, a EUN foi incrementada em 15% sob N limitado e em 32% sob N normal. Já em plantas *lsi1*, observaram-se que o Si induziu aumentos de 7% e 11% sob N limitado e N normal, respectivamente. Quanto à EFUN, plantas suplementadas com +Si resultaram em incrementos de 27% em condição de N limitado e de 49% sob N adequado em plantas WT, enquanto em plantas *lsi1* os aumentos foram na ordem de 15%, independentemente da disponibilidade de N.

Foram observadas alterações nos padrões de alocação de N foliar em plantas submetidas à limitação de N (Tabela 04), sem a suplementação com Si. Nessas condições, houve aumento de 39% em N_C e 35% em N_R em plantas WT, enquanto em plantas *lsi1* os aumentos médios foram de 23% para ambos os parâmetros. Em relação ao N_L , os aumentos foram de 29% em WT e 11% em *lsi1*. Por outro lado, o N_B diminuiu cerca de 13%, e o N_O apresentou redução média de 16%, e em ambos os genótipos. A +Si promoveu melhorias na alocação de N, especialmente em plantas WT. Nessas, observaram-se aumentos em N_C (16% sob N limitado e 77% em N normal), N_B (31% em N limitado e 83% em N normal), N_L (50% em N limitado e 62% em N normal) e N_R (21% em N limitado e 77% em N normal). Como consequência, houve redução no N_O , com decréscimos de 29% em N limitado e 66% em N normal. Ao analisar isoladamente a fração N_F , foi possível observar um aumento médio de 18% em plantas cultivadas sob limitação de N, independentemente do genótipo. A +Si afetou positivamente apenas as plantas WT, as quais apresentaram aumentos de 25% sob condição de N limitado e de 79% sob suprimento adequado de N.

Metabolismo primário e secundário

De forma geral, observaram-se reduções significativas nas concentrações de clorofilas em plantas sob limitação de N, com decréscimos médios de 54%, independentemente do genótipo. No entanto, +Si acarretou aumentos significativos nos teores de clorofilas em ambos os suprimentos de N. Para as clorofilas totais (Figura 15A), foram observados aumentos nas concentrações de 44% sob N limitado e 15% sob N normal em plantas WT, e de 7% em N limitado e 5% e Normal em plantas *lsi1*. No teor de carotenoides totais (Figura 15B) e na razão clorofila *a/b* (Figura 15C) e na razão clorofila/N foliar (Figura 15E), os efeitos positivos da +Si foram circunscritos às plantas

WT, resultando em aumentos médios de 25% sob N limitado e de 15% sob N normal. Especificamente na razão clorofila/carotenoides (Figura 15D), os incrementos foram significativos apenas em plantas WT, com aumentos de 11% em plantas sob N limitado e de 6% com N adequado. Para a razão clorofila/N foliar (Figura 15E), a aplicação de +Si promoveu efeitos significativos em ambos os genótipos, resultando em aumentos médios de 22% sob limitação de nitrogênio e de 17% sob suprimento adequado de N.

Alterações significativas nos perfis de açúcares foram observadas em raízes, folhas e grãos de plantas cultivadas sob limitação de N (Tabela 05). Raízes: Sob limitação de N, plantas WT apresentaram aumentos significativos nos teores de glicose (Figura 16A) e amido (Figura 16J), com elevações médias de 7%, comparadas ao N normal sem aplicação de Si. Em contraste, plantas *lsi1* mostraram redução de 10% apenas nos teores de amido. Sob deficiência de N, as concentrações de frutose (Figura 16D) e sacarose (Figura 16G) foram reduzidas em 13% e 55%, respectivamente, nas plantas WT, e em 8% e 14%, respectivamente, nas plantas *lsi1*. A +Si promoveu aumento significativo em teores de glicose em ambas as condições de N, com incrementos de 16% (N limitado) e 8% (N normal) em WT, e de 20% (N limitado) e 16% (N normal) em *lsi1*. Para frutose, observou-se aumento médio de 25% sob N limitado, independentemente do genótipo, e uma redução de 13% sob N normal em WT. Em relação à sacarose, houve reduções de 14% sob N limitado em ambos os genótipos, e reduções sob N normal de 15% em *lsi1* e 8% em WT. Para o amido, foram verificadas reduções em N normal (11% em WT e 21% em *lsi1*) e respostas distintas sob N limitado (redução de 17% em WT e aumento de 7% em *lsi1*).

Em folhas, a limitação de N, comparada ao status normal de N, resultou em decréscimos significativos nos teores de glicose (35%) (Figura 16B) e amido (45%) (Figura 16K) em plantas WT. Em *lsi1*, essas reduções foram de 8% e 23%, respectivamente. Não foram observadas alterações significativas nas concentrações de frutose, independentemente do suprimento de N (Figura 16E). No entanto, os teores de sacarose (Figura 16H) aumentaram significativamente sob N limitado, com elevações de 13% em WT e 54% em *lsi1*. A +Si apresentou efeitos moduladores: em condição de N limitado foram registrados aumentos médios de 12% nos teores de glicose, independentemente do genótipo, enquanto sob N normal houve reduções nos teores de glicose (15% em WT e 5% em *lsi1*). Para a frutose, observaram-se aumentos significativos sob N limitado (55% em WT e 36% em *lsi1*). No caso da sacarose, os efeitos

positivos de +Si foram evidentes apenas em plantas WT, com aumentos de 21% (N limitado) e 89% (N normal); em *lsi1*, não foram observadas alterações significativas. Em relação ao amido, +Si promoveu aumentos expressivos exclusivamente nas plantas WT: 298% sob N limitado e 118% sob N normal.

Nos grãos, foram observadas alterações significativas nos perfis de açúcares em resposta à limitação de N. Em plantas WT, a limitação de N resultou em reduções de 13% nos teores de glicose (Figura 16C) e 38% na frutose (Figura 16F). Já nas plantas *lsi1*, observou-se uma redução de 16% apenas nas concentrações de frutose, sob N limitado. Por outro lado, os teores de sacarose (Figura 16I) e amido (Figura 16L) aumentaram, respectivamente, 10% e 6% nas plantas WT sob suplementação com Si, sob N normal, enquanto nas plantas *lsi1* houve incremento médio de 29% na concentração de sacarose sob limitação de N, sem alterações detectáveis no teor de amido para os tratamentos sem aplicação de Si. A +Si promoveu aumentos expressivos nas concentrações de todos os açúcares avaliados nos grãos das plantas WT, independentemente da disponibilidade de nitrogênio. Foram registrados aumentos de 11% na concentração de glicose sob N normal e 7% sob N limitado; para teor de frutose, os aumentos foram de 25% (N normal) e 68% (N limitado); para concentrações de sacarose, 62% sob N normal e 40% sob N limitado; e, para o teor de amido, 7% em ambas as condições de N. Em contraste, nas plantas *lsi1*, foram observadas alterações significativas apenas nos teores de glicose (11% N normal e 7% em N limitado) em resposta ao suprimento de silício.

A limitação de N promoveu alterações significativas nos padrões de acúmulo de aminoácidos em raízes, folhas e grãos das plantas avaliadas (Tabela 05). Em raízes, essa condição resultou em reduções significativas nos teores de aminoácidos totais (Figura 17A), com decréscimos de 13% em plantas WT e de 25% em plantas *lsi1*. A +Si intensificou essa resposta sob N normal, promovendo reduções médias de 28% nos conteúdos de aminoácidos, independentemente do genótipo, enquanto sob limitação de N +Si ocasionou reduções significativas em plantas WT (31%) e em plantas *lsi1* (8%). Nas folhas (Figura 17B), a deficiência de N levou à diminuição significativa de 17% no acúmulo de aminoácidos em plantas WT, sem alterações em *lsi1*. No entanto, +Si reverteu parcialmente esses efeitos, promovendo aumentos significativos nos teores de aminoácidos foliares: 90% sob N limitado e 45% sob N normal em WT, e aumentos médios de 16% em plantas *lsi1*, independentemente da disponibilidade de N. Nos grãos (Figura 17C), a limitação de N reduziu significativamente (24%) o conteúdo de

aminoácidos totais apenas em plantas WT, sem provocar efeitos relevantes nas plantas *lsi1*. Ainda assim, a aplicação de +Si teve efeito positivo pronunciado sobre o acúmulo de aminoácidos nos grãos, resultando em aumentos de 126% e 45% em plantas WT sob N limitado e normal, respectivamente, enquanto em plantas *lsi1* foram observados aumentos de 19% em ambas as condições de N.

Foram observadas alterações significativas nos teores de proteínas totais e compostos fenólicos em raízes e folhas de plantas cultivadas sob limitação de N, em ambos os genótipos avaliados (Tabela 05). Em plantas do WT, a deficiência de N resultou em reduções de 10% nos teores de proteínas totais nas raízes (Figura 18A) e de 52% nas folhas (Figura 18B), quando comparadas ao grupo controle. Já nas plantas *lsi1*, os decréscimos foram da ordem de 23% nas raízes e 44% nas folhas. A +Si acentuou a redução nos teores de proteínas em raízes, promovendo diminuições médias de 26% em plantas WT e de 10% em plantas *lsi1*, independentemente da disponibilidade de N. Em contraste, nas folhas, os efeitos de +Si foram distintos: em plantas WT, houve um aumento significativo de 19% no conteúdo de proteínas sob N limitado e uma redução de 9% sob N normal; enquanto em plantas *lsi1* observaram-se aumentos de 9% sob limitação de N e reduções de 5% sob N adequado. Em relação aos compostos fenólicos totais, os efeitos da limitação de N foram poucos expressivos, com destaque apenas para uma redução significativa de 18% nos teores radiculares em plantas *lsi1* (Figura 18C), comparados ao grupo controle. No entanto, a aplicação de +Si resultou em reduções mais marcantes nos compostos fenólicos: em plantas WT, os teores diminuíram 15% nas raízes sob N limitado e 29% sob N normal; em *lsi1*, observaram-se reduções de 14% nas raízes, independentemente da condição de N. Nas folhas (Figura 18D), os efeitos de +Si também foram significativos, com reduções médias de 23% em plantas WT e de 30% em *lsi1*, igualmente independentes do suprimento de nitrogênio.

Nos parâmetros relacionados às proteínas de reserva dos grãos, a limitação de N proporcionou aumentos significativos (97% em média) no conteúdo de albumina (Figura 20A) em ambos os genótipos, no entanto ocasionou em reduções significativas (33% em média) em globulina (Figura 20B), (45% em média) em glutelina (Figura 20D), e (41% em média) em proteínas totais (Figura 20E), independentemente do genótipo. Em contrapartida, não houve alteração no conteúdo de prolamina (Figura 20C) em ambos os genótipos. A +Si promoveu incrementos significativos nos teores dessas proteínas, *scilicet*, aumentos no conteúdo de albumina (22% sob limitação de N e 158% em N

normal) em WT e (10% sob limitação de N e 124% em N normal) em *lsi1*; globulina (100% sob limitação de N e 40% em N normal) em WT e (86% sob limitação de N e 29% em N normal) em *lsi1*; glotelina (45% sob limitação de N e 7% em N normal) em WT e (81%) sob limitação de N em *lsi1*; e em proteínas totais (29% sob limitação de N e 138% em N normal) em WT e (19% sob limitação de N e 219% em N normal) em *lsi1*.

Perfil metabólico

O perfil metabólico (conteúdo relativo) em raízes foi significativamente afetado pela limitação de N (Tabela 06), evidenciando mudanças expressivas em diversas classes de metabólitos, incluindo aminoácidos, ácidos orgânicos e açúcares (Figura 20; Tabela 07). Observou-se uma redução geral no *pool* dos aminoácidos, com destaque para o glutamato e a alanina, que apresentaram diminuições médias de 67% em plantas WT e 47% em plantas *lsi1*. A limitação de N também causou queda nos *pools* de açúcares, principalmente na sacarose, que diminuiu 82% em plantas WT, e no eritritol, que apresentou redução de 70%. Em relação aos ácidos orgânicos, a maioria apresentou padrão de redução, exceto o glicolato, cujo conteúdo aumentou cerca de 13% em ambos os genótipos. Outros compostos, como o sorbitol, sofreram redução acentuada em sua concentração, em torno de 77%. A +Si promoveu alterações em todas as classes metabólicas analisadas, independentemente do genótipo. Em plantas WT, observou-se aumento significativo no conteúdo relativo de alanina (44% sob N limitado e 30% sob N normal) e valina (46% em N limitado e 58% em N normal). Entre os açúcares, a maltotriose aumentou significativamente em plantas WT (61% sob N limitado e 9% sob N normal), assim como a sacarose (65% sob N normal e 18% sob N limitado). Em plantas *lsi1*, houve redução de 7% na sacarose sob N limitado. Quanto a outros compostos, a ureia apresentou comportamento diferencial entre os genótipos: em plantas WT, houve aumento de 112% sob limitação de N, enquanto sob condição de N normal ocorreu redução de 37%; já em plantas *lsi1*, foram observados aumentos de 13% sob N limitado e diminuições de 16% sob N normal.

A restrição no fornecimento de N refletiu-se em alterações marcantes no metabolismo foliar (Tabela 08), especialmente nos níveis de aminoácidos, ácidos orgânicos e carboidratos (Figura 21; Tabela 09). De modo geral, observou-se uma tendência de redução nos teores relativos de aminoácidos, com destaque para compostos como fenilalanina, prolina e serina, cujas concentrações diminuíram, em média, 50% em

ambos os genótipos. No que se refere aos açúcares, foram identificadas variações importantes, com reduções médias de 50% em glicose e 20% em rafinose e sacarose, independentemente do genótipo. Paralelamente, os ácidos orgânicos também apresentaram queda significativa, destacando-se o glicerato, com redução de 69% em WT e 77% em *lsi1*, e o malato, com decréscimos de 79% em WT e 90% em *lsi1*. Entre outros compostos, observou-se uma diminuição no teor de glicerol (39% em WT e 30% em *lsi1*). A +Si afetou positivamente as três classes de metabólitos avaliadas, sendo os impactos mais expressivos observados nas plantas WT. No grupo dos aminoácidos, fenilalanina e prolina aumentaram 40% e 58%, respectivamente, enquanto serina aumentou 75% em condição de N limitado. Em relação aos açúcares, ocorreu reduções em glicose (15% sob N limitado e 30% N normal), independentemente do genótipo; já a rafinose e a sacarose ocorreu reduções de 48% e 25%, respectivamente, sob N limitado, e alterações pouco expressivas sob N normal. A +Si também promoveu aumento nas concentrações relativas dos ácidos orgânicos, com destaque para o glicerato (aumentos de 87% em N limitado e 69% em N normal) e para o malato (aumentos de 62% em N limitado e 51% em N normal). Por outro lado, observou-se redução (40% sob N limitado e 14% sob N normal) nos níveis de compostos como glicerol.

Estresse Oxidativo

Avaliações de marcadores bioquímicos associados ao estresse oxidativo em raízes demonstraram que a limitação de N promoveu um aumento significativo de 25% nos teores de MDA (Figura 22A) e uma redução de 5% em H_2O_2 (Figura 22C), independentemente do genótipo. No entanto, a +Si resultou em reduções significativas nos níveis de MDA, com diminuições de 62% sob N limitado e 15% sob N normal em plantas WT. Para H_2O_2 , observaram-se reduções de 18% sob N limitado e 21% sob N normal em ambos os genótipos. Alterações adicionais nos marcadores bioquímicos também foram evidenciadas em folhas sob limitação de N, em que os teores de MDA (Figura 22B) aumentaram 45% em plantas WT e 63% em plantas *lsi1*, enquanto a concentração de H_2O_2 (Figura 22D) aumentou 20% em ambos os genótipos. A +Si promoveu reduções nos níveis desses marcadores, com decréscimos de 38% em MDA em plantas sob N limitado e 27% em plantas com N adequado. Para H_2O_2 , foram observadas reduções expressivas especialmente em plantas WT, com quedas de 34% sob N limitado e 9% sob N normal.

A análise da atividade de enzimas antioxidantes envolvidas na desintoxicação de espécies reativas de oxigênio (EROs) revelou que a limitação de N promoveu alterações significativas (Tabela 10). Em raízes, observou-se um aumento nas atividades das enzimas SOD (Figura 23A) e CAT (Figura 23C), com elevações de 25% e 10%, respectivamente, enquanto as POX (Figura 23E) e APX (Figura 23G) apresentaram alterações discretas, independentemente do genótipo. A +Si resultou em alterações significativas, especialmente em plantas WT, nas quais foram registrados aumentos na atividade de SOD (14% sob N limitado e 63% sob N normal) e de CAT (22% em ambas as condições de N). Em contrapartida, houve reduções nas atividades de POX (29% sob N limitado e 15% sob N normal) e de APX (33% sob N limitado e 40% sob N normal). Alterações também foram verificadas nas folhas. Em plantas WT sob limitação de N, observou-se um aumento de 16% na atividade de CAT (Figura 23D), redução de 11% em POX (Figura 23F), 18% em APX (Figura 23H) e nenhuma variação significativa em SOD (Figura 23B). Com a +Si, observou-se aumento de 25% na atividade de SOD em condição de N limitado, incremento de 31% em CAT em ambas as condições de N, além de reduções nas atividades de POX (20% sob N limitado e 7% sob N normal) e de APX (19% sob N limitado e 28% sob N normal).

Expressão de genes

A limitação de N induziu alterações nos padrões de expressão relativa de genes envolvidos na absorção de N e Si em raízes (Tabela 10). De modo geral, a abundância de transcritos foi reduzida, em média, em 86% para o gene *Amt1;3* (Figura 24A), 72% para *Nrt2.3* (Figura 24C) e 62% para *Lsi1* (Figura 24D), com reduções semelhantes entre os dois genótipos avaliados. A abundância de transcritos do gene *Nar2.1* (Figura 24B) foi reduzida em 77% em plantas WT e 59% no mutante *lsi1*, enquanto os transcritos de *Lsi2* (Figura 24E) diminuíram 74% em WT e 64% em *lsi1*. Por outro lado, +Si promoveu um aumento na expressão de todos esses genes, com efeitos significativamente mais pronunciados em plantas WT. Nessa condição, a abundância de transcritos de *Amt1;3* e *Nrt2.1* aumentou em 226% sob limitação de N e 38% sob suprimento adequado de N; *Nar2.1* teve elevação de 379% com N limitado e 81% com N normal; *Lsi1* apresentou incremento de 48% sob limitação de N e 20% sob N adequado; por fim, os níveis de transcritos de *Lsi2* aumentaram em 311% com N limitado e 74% com suprimento normal de N.

Análise componentes principais (PCA)

Objetivando-se obter uma visão integrada do desempenho das plantas em resposta aos tratamentos aplicados, foi realizada uma PCA, utilizando-se apenas as variáveis que apresentaram resposta significativa aos fatores N e/ou Si. A primeira PCA (Figura 25), relacionada aos parâmetros biométricos, fisiológicos e produtivos, explicou 75,5% da variância total nos dois primeiros componentes principais. Os resultados revelam que diferentes grupos de tratamento reagiram de forma contrastante às condições experimentais, evidenciando a forte influência da aplicação de N e Si sobre os atributos avaliados. Foi observado uma clara separação entre os indivíduos WT e *lsi1* sob +Si, independentemente do suprimento de N, os quais se dispuseram em quadrantes opostos do espaço amostral. Indivíduos WT, submetidos à condição de N normal e +Si, agruparam-se no quadrante superior direito do gráfico, sendo fortemente associados a variáveis como altura de planta, área foliar, biomassa total, número de panículas e grãos, massa de grãos, A , g_s , V_{cmax} , atividade da RuBisCO e produtividade hídrica. Indivíduos *lsi1* se distribuíram no quadrante esquerdo inferior próximos dos demais tratamentos com N normal, e suas características foram negativamente correlacionadas com variáveis que apontam para o quadrante oposto, e mais correlacionados com parâmetros $T_{manhã}$, T_f , E e g_{min} . Em contraste, os indivíduos cultivados sob limitação de N e/ou + Si, independentemente do genótipo, localizaram-se nos quadrantes direito, indicando redução nos parâmetros produtivos e fotossintéticos, e associação a parâmetros como $\delta^{13}C$, R_d , e C_c .

A segunda PCA (Figura 26), voltada ao perfil metabólico foliar, explicou 59,5% da variância total nas duas primeiras componentes. Os indivíduos com N adequado e +Si, independentemente de genótipos, foram posicionados no quadrante superior direito, associados a um perfil bioquímico caracterizado por alta concentração de compostos energéticos e estruturais, como sacarose (variáveis 5 e 30), glicose (3 e 26), maltotriose (27), aminoácidos essenciais e não essenciais (variáveis 10–20), ácido quínico (44) e prolina (15). Por outro lado, os indivíduos sob limitação de N sem Si, independentemente do genótipo, concentraram-se no quadrante inferior esquerdo, com forte correlação com indicadores de estresse oxidativo e ativação de mecanismos de defesa, como MDA (53), peróxido de hidrogênio (H_2O_2 , 54), e atividades enzimáticas antioxidantes: SOD (55), CAT (56), APX (57) e POX (58).

A terceira PCA (Figura 27), associada à composição bioquímica dos grãos, explicou 60,3% da variância observada. Os indivíduos cultivados sob +Si, independentemente da condição de nitrogênio ou do genótipo, agruparam-se no quadrante superior direito, indicando associação com maiores teores de sacarose, glicose, frutose, proteínas totais, aminoácidos livres e frações de globulina. Em contraste, as plantas submetidas à limitação de N e cultivadas sem Si, independentemente do genótipo, posicionaram-se nos quadrantes inferiores, refletindo menor acúmulo dessas biomoléculas nos grãos e, possivelmente, menor eficiência nos processos de enchimento e maturação dos grãos.

A quarta PCA (Figura 28), envolvendo variáveis relacionadas à fisiologia e expressão gênica radicular, explicou 79,6% da variância total nos dois primeiros componentes. Os indivíduos cultivados com N normal e +Si agruparam-se nos quadrantes à direita, independentemente de genótipo, destacando-se pela correlação positiva com genes relacionados à absorção e transporte de nutrientes (*Nrt2.3*, *Amt1.3*, *Lsi1* e *Lsi2*), além de concentrações elevadas de nitrato (NO_3^-), Si em raízes e volume radicular. Indivíduos sob limitação de N e/ou +Si, independentemente do genótipo, agruparam-se no quadrante oposto, caracterizando-se por menor expressão desses genes, menor acúmulo de nutrientes e volume radicular reduzido.

4. DISCUSSÃO

A aplicação de Si modula positivamente a fotossíntese e a eficiência no uso da água sob limitação de nitrogênio

A limitação de N exerceu impactos negativos consistentes sobre diversos parâmetros morfofisiológicos e bioquímicos das plantas, comprometendo diretamente o crescimento, a capacidade fotossintética e o potencial produtivo. Estes resultados estão alinhados com a literatura, que destaca o papel essencial do N no crescimento vegetal e no desempenho fotossintético (Fageria et al., 2010; Zhao et al., 2020). Diante desses efeitos deletérios impostos pela limitação de N, a análise da absorção e acúmulo de Si torna-se relevante, visto o papel modulador de respostas fisiológicas sob condições de estresse. Altas concentrações de Si foram observadas em folhas de ambos os genótipos, em consonância com a capacidade diferencial de acúmulo de Si entre os genótipos em face do o papel fundamental do transportador LSI1, resultando em concentrações significativamente maiores de Si nas folhas e raízes das plantas WT em comparação às *lsi1*. Reforça-se ainda que o Si é predominantemente depositado em tecidos foliares, onde pode modular a atividade fotossintética, metabólica e produtiva. Em condições de campo, o Si adicionalmente ajuda a aumentar a produtividade em função de exercer funções mitigadoras contra estresses bióticos e abióticos (Kang et al., 2021; Khan et al., 2021; Li et al., 2019). Essa ação é particularmente relevante quando se considera a absorção diferencial de Si nos genótipos estudados, já que a maior acumulação de Si nas plantas WT contribui para a superioridade observada nos parâmetros de crescimento e produtividade. O Si fortalece a estrutura celular e regula processos fisiológicos vitais, tais como a absorção de água e nutrientes e as trocas gasosas (Gao et al., 2025; Guntzer et al., 2012), e os aumentos na biomassa total, área foliar e rendimento nas plantas WT tratadas com +Si, mesmo sob limitação de N, corroboram o papel do Si como um agente de resiliência frente a condições adversas (Jiang et al., 2023; Joy et al., 2024).

Os efeitos estruturais e fisiológicos do Si se refletem também na capacidade fotossintética, uma vez que as reduções no índice SPAD e no teor foliar de N observadas sob limitação de N, indicativas de menor síntese de clorofilas, foram parcialmente atenuadas pela +Si, especialmente em WT. Isso sugere que o Si atua como modulador do metabolismo do N e contribui para preservar a integridade do aparato fotossintético sob estresse nutricional (Chen et al., 2018; Ma et al., 2004; Mu e Chen, 2021; Shao et al., 2020). A atuação do Si sobre processos fisiológicos contribui também na absorção e

redistribuição de N nos diferentes órgãos das plantas. Quanto ao NO_3^- , a adição de Si promoveu aumento significativo somente nas raízes das plantas WT em ambas as condições de N, possivelmente devido ao estímulo da absorção radicular pela indução de transportadores de alta afinidade, como NRT2.3, conforme evidenciado por dados de expressão gênica. Estudos recentes apontam que a +Si eleva a expressão relativa de genes da família *Nrt*, correlacionando-se com maior captação de N em plântulas de arroz (Khan e Gupta, 2018) e de *Brassica napus* L. (Haddad et al., 2018). Por outro lado, +Si culminou na redução dos níveis de NO_3^- nas folhas de ambos os genótipos, independentemente da condição de N, sugerindo uma remobilização do NO_3^- para órgãos metabolicamente mais ativos, conforme descrito por Li et al. (2015).

Essa redistribuição de N pode contribuir para a manutenção da atividade fotossintética. De fato, a limitação de N comprometeu significativamente a *A*, com reduções médias de 57% observadas nos dois genótipos avaliados, devido a alterações morfológicas (*i.e* reduções da área foliar e no número de perfilhos) e bioquímicas, que prejudicam diretamente a capacidade fotossintética das plantas (Liu et al., 2015; Mu & Chen, 2021; Wang et al., 2015; Zhao et al., 2021). No entanto, a suplementação com Si foi eficaz em mitigar esses efeitos adversos, promovendo quedas menos drásticas em *A* mesmo sob suprimento limitado de N. O efeito benéfico do Si está associado a múltiplos mecanismos fisiológicos, incluindo a redução da g_s , o aumento em *J* e a manutenção de F_v/F_m , como já evidenciado em plantas de arroz sob diferentes estresses (Chen et al., 2011; Jiang et al., 2023; Verma et al., 2021). Além disso, plantas suplementadas com Si apresentaram aumento significativo em g_m e C_c , juntamente com a redução do gradiente difusivo entre C_i e C_c , corroborando com a maior eficiência na difusão interna de CO_2 (Flexas et al., 2008). Esses aprimoramentos fisiológicos corroboram os efeitos positivos da +Si sobre o desempenho fotossintético, evidenciados pelos aumentos nos parâmetros bioquímicos V_{cmax} e J_{max} , mesmo sob limitação de N, indicando melhor desempenho do ciclo de Calvin (Cooney et al., 2021; Detmann et al., 2012; Lavinsky et al., 2016).

Os efeitos positivos do Si sobre o desempenho fotossintético também foram evidenciados nos aumentos significativos de A_{max} e ϕ (Figura 11). Simultaneamente, foi observado um aumento em L_e , acompanhado de tendência a uma menor C_i , o que acarretaria em menor fluxo de CO_2 para o entorno da RuBisCO. Entretanto, essa redução de C_i foi compensada pelo aumento da g_m , o que resultou em maior C_c , indicando um ajuste fisiológico que favorece a maior disponibilidade de CO_2 à RuBisCO,

potencializando a taxa de carboxilação e, conseqüentemente, a eficiência fotossintética (Gonzalo et al., 2021; Sun et al., 2022; Zhang et al., 2020). A redução da L_m com +Si sugere que esse elemento pode favorecer a difusão interna de CO_2 , possivelmente via alterações anatômicas na estrutura foliar ou aumento da densidade de cloroplastos (Ju et al., 2017; Whang et al., 2010). O aumento observado na L_b , especificamente sob limitação de N, pode refletir uma ação do Si na reorganização metabólica da fotossíntese, preservando a atividade da RuBisCO e a regeneração de RuBP, como proposto por Sakoda et al. (2020). Corroborando essa hipótese, a +Si resultou em aumento da atividade da RuBisCO, em ambos os genótipos, mitigando os efeitos negativos da limitação de N. Esses efeitos sustentam o papel multifuncional do Si na proteção da maquinaria fotossintética e na modulação do metabolismo do N (Chen et al., 2018; Ma et al., 2004).

A atuação do Si não se limita apenas à proteção estrutural e metabólica, mas também se manifesta em ajustes fisiológicos relevantes. O aumento da g_m/g_s em plantas de arroz suplementadas com Si sugere que a +Si contribui para a otimização de A sem aumentos correspondentes nos padrões de transpiração, contribuindo diretamente para o aumento da EUA e da produtividade hídrica, independente da condição de N, fato corroborado pela elevação nos valores de $\delta^{13}C$ (menos negativos). Essa otimização fisiológica imposta pela +Si se complementa com mecanismos adicionais de regulação hídrica, evidenciando que os efeitos do Si não se restringem ao balanço entre condutâncias, mas também envolvem ajustes estomáticos e estruturais. A redução de $T_{manhã}$ e T_{tarde} indica um controle estomático mais eficiente promovido pelo +Si, minimizando perdas hídricas em momentos críticos do dia (Wang et al., 2021). Simultaneamente, a redução em g_{min} pode ser atribuída à formação de uma barreira física contra a perda de água, causada pelos depósitos de sílica entre a epiderme e a cutícula foliar, conforme descrita por Hattori et al. (2005). Em contrapartida, o aumento de T_{noite} pode refletir mecanismos compensatórios de absorção e redistribuição de recursos. Esse padrão sugere uma reprogramação da dinâmica estomática, com uma certa abertura estomática durante o período escuro, possivelmente permitindo um maior fluxo de nutrientes e refrigeração da copa, com possíveis impactos na redução da respiração escura (Nagaraju et al., 2024; Yan et al., 2023). Esses ajustes fisiológicos indicam que o Si atua como um regulador-chave da homeostase hídrica, promovendo economia de água durante o dia. O aumento da EUA e da produtividade hídrica em ambos os genótipos, embora maior no WT, indica que o Si contribui para aumentar a produção por unidade de água

transpirada, característica crucial em ambientes com restrição nutricional ou hídrica (Johnson et al., 2022; Wongla et al., 2023).

Aplicação de silício melhora crescimento, rendimento e composição metabólica de arroz sob limitação de nitrogênio

A limitação de N afetou profundamente o desenvolvimento vegetal em ambos os genótipos, resultando em reduções marcantes na altura das plantas, número de perfilhos, biomassa acumulada e área foliar. Entretanto, a +Si demonstrou notável capacidade de atenuar esses efeitos adversos, principalmente em plantas WT, evidenciando seu papel funcional na promoção do crescimento sob estresse nutricional. A aplicação de +Si não apenas reduziu as perdas em altura e perfilhamento, como também favoreceu o aumento da taxa de crescimento relativo (TCR), da área foliar e da biomassa total, inclusive em condições de limitação de N. Tais respostas morfofisiológicas indicam que os benefícios do Si não se restringem aos aspectos estruturais, mas se estendem pela mitigação dos efeitos da limitação de N nos tecidos e processos celulares fundamentais, sugerindo um possível envolvimento do Si na manutenção dos processos de divisão e expansão celular, reforçados pelos aumentos paralelos em *A* e na atividade da RuBisCO (Alharbi et al., 2022; Jiang et al., 2023; Qiu et al., 2022).

Além disso, os dados indicam que o Si influenciou significativamente a alocação de biomassa entre raízes e parte aérea, com redução da fração da massa radicular (FMR) e aumento da fração da massa foliar (FMF), especialmente sob estresse por N. Isso sugere uma estratégia de priorização do crescimento aéreo e reprodutivo em detrimento da exploração radicular (Somaddar et al., 2022; Shi et al., 2013). Em conformidade com esse padrão de alocação, a redução da área superficial e do volume radicular nas plantas supridas com Si reforça a ideia de um ajuste funcional do sistema radicular. Tal resposta pode refletir uma resposta adaptativa de redistribuição de assimilados para órgãos com maior retorno reprodutivo. Ou seja, ao melhorar sua eficiência de absorção, bem como a do N, a planta reduziria a necessidade de desenvolver sistemas radiculares mais extensos (Jiang et al., 2012; Zhu et al., 2021).

Esse redirecionamento de recursos para estruturas aéreas se reflete diretamente nos resultados agrônômicos, uma vez que os ganhos em rendimento também foram expressivos com +Si (Figura 06). As plantas WT sob +Si apresentaram aumentos consistentes em diversos componentes produtivos, como massa total e de grãos cheios,

número total de grãos, percentual de grãos cheios e massa de mil grãos, em consonância com resultados de outros estudos (Chaiwong et al., 2020; Chaiwong et al., 2022; Dong et al., 2024; Li et al., 2020), independentemente do nível de N disponível. Embora o Si tenha promovido benefícios em ambos os genótipos, seus efeitos foram nitidamente mais expressivos em WT quando comparado ao mutante *lsi1*, o que reforça a importância da via de transporte funcional para maximizar os ganhos produtivos associados ao Si. Esses dados demonstram que o Si favoreceu a conversão eficiente da biomassa em estruturas reprodutivas viáveis. O aumento do índice de colheita reforça essa interpretação, apontando para o redirecionamento dos assimilados em favor da produtividade — um padrão altamente desejável em sistemas de cultivo eficientes (Joy et al., 2025; Lavinsky et al., 2016; Wei et al., 2022).

Sob limitação de N, as plantas exibiram reduções marcantes nos níveis de pigmentos fotossintéticos, carboidratos, aminoácidos e proteínas, refletindo o comprometimento do metabolismo primário e da capacidade bioquímica de suporte ao crescimento. Esses efeitos são amplamente documentados como respostas clássicas à limitação de N, afetando a produção de clorofilas, a atividade enzimática e a assimilação de carbono (Chen et al., 2022; Li et al., 2018; Xue et al., 2022). Porém, o Si mostrou ser um agente mitigador das consequências da limitação de N, na medida em que promoveu expressivos aumentos nos teores de clorofilas e carotenoides, além de acarretar aumentos na razão clorofila/N foliar, auxiliando, portanto, na manutenção no aparato fotossintético, corroborando resultados de Jiang et al. (2025) e Alharbi et al. (2022) em plantas de arroz sob distintos estresses. Esses efeitos são compatíveis com o papel do Si na integridade dos cloroplastos (Ma et al., 2006; Pan et al., 2021; Song et al., 2014), que, associados a padrão de eritrofilia mais consistente, permitem melhorias na distribuição da radiação solar em nível de planta inteira, e acompanhadas pelos maiores valores de ϕ e menores de PCL em nível foliar (Figura 11). Essas informações, juntamente com uma maior área foliar, devem estar associadas a uma maior A da planta inteira, permitindo uma maior produção. Importante destacar que esses efeitos benéficos foram mais pronunciados no genótipo WT, cujo sistema de transporte funcional permitiu maior acúmulo e utilização do Si; de forma oposta, no mutante *lsi1* os incrementos foram substancialmente menores, refletindo sua limitação na absorção e translocação do Si.

Essa superioridade funcional do WT também se refletiu no metabolismo de carbono, porquanto +Si induziu aumento significativo nas concentrações de açúcares e

amido em raízes, folhas e grãos. Isso sugere que, além de preservar a fotossíntese, o Si potencializou a acumulação e o transporte de fotoassimilados, especialmente para os drenos reprodutivos, o que está diretamente associado a uma maior qualidade e valor comercial dos grãos (Chaiwong et al., 2020; Detmann et al., 2012; Jiang et al., 2025; Ramírez-Olvera et al., 2021). Nas folhas, a aplicação de Si reduziu significativamente a perda de aminoácidos, promovendo seu acúmulo tanto sob limitação quanto sob suprimento adequado de N. O efeito foi particularmente expressivo nas plantas WT sob estresse, com elevação de até 90% nos teores foliares de aminoácidos, em contraste, o genótipo *lsi1* mostrou resposta atenuada, reforçando que a funcionalidade do transporte de Si é determinante para o alcance pleno dos benefícios metabólicos. Estes resultados corroboram dados obtidos por Liu et al. (2017), Ramírez-Olvera et al. (2021) e Réthoré et al. (2020), que também relataram efeitos positivos do Si sobre o metabolismo de compostos nitrogenados em arroz sob diferentes tipos de estresse. Nos grãos, os benefícios foram ainda mais evidentes: o tratamento com +Si resultou em aumentos substanciais nos níveis de aminoácidos e nas proteínas de reserva (*viz.* globulina, glutelina e albumina), contribuindo assim para um maior valor nutricional do produto colhido.

Os dados do perfil metabólico indicam que a limitação de N impôs profundas alterações nas rotas primárias e secundárias do metabolismo vegetal, afetando significativamente a homeostase bioquímica tanto em raízes quanto em folhas. A suplementação com Si promoveu alterações substanciais nos perfis metabólicos, abrangendo todas as classes de compostos analisadas. Em plantas WT, observaram-se aumentos expressivos nos teores relativos de aminoácidos como alanina, fenilalanina, prolina, serina e valina, em folhas. Estes resultados indicam o envolvimento de vias metabólicas associadas à tolerância ao estresse, dada a reconhecida função osmoprotetora desses compostos. Corroborando esses resultados, Zhang et al. (2022) identificaram a acumulação diferencial de aminoácidos em arroz tratado com Si, destacando o papel desses metabólitos na osmorregulação e sugerindo que o Si pode contribuir para a manutenção da absorção hídrica e do turgor celular.

Os efeitos do Si sobre a *pool* de açúcares também foram marcantes. O aumento da maltotriose, sacarose e glicose nas raízes, e parcialmente nas folhas, em plantas WT, evidencia uma retomada da produção, armazenamento e mobilização de carboidratos, essenciais para a biossíntese de biomoléculas estruturais e energéticas (Jiang et al., 2022; Ramírez-Olvera et al., 2021). Os maiores teores de malato e glicerato, sob +Si, sugere um

fortalecimento das rotas de produção de ATP e poder redutor, reforçando a capacidade das plantas de reestabelecer o metabolismo energético após a imposição do estresse por limitação de N. Estes resultados convergem para a compreensão de que a limitação de N desencadeia uma retração multissistêmica do metabolismo primário e secundário, impactando as principais rotas de biossíntese, armazenamento e energia.

O Silício atenua os efeitos da limitação de nitrogênio em arroz ao ajustar o estresse oxidativo, a expressão gênica e a alocação funcional de N

A limitação de N desencadeou estado evidente de estresse oxidativo, refletido pelo aumento nos níveis de MDA, a despeito da ativação moderada de enzimas antioxidantes em raízes e folhas, indicando que a limitação de N favoreceu a acumulação de EROs (Chen et al., 2024 e Khan et al., 2020). Resultados semelhantes foram observados no conteúdo de H_2O_2 nas raízes sob distintas condições de N, embora, esses níveis possam estar relacionados à rápida conversão por sistemas enzimáticos parcialmente ativados, como a catalase (CAT), conforme descrito por Qi et al. (2023) em genótipos de arroz com maior adaptabilidade a ambientes com baixo N. A aplicação de Si resultou em redução significativa nos níveis de MDA e H_2O_2 , tanto em raízes quanto em folhas, especialmente no genótipo WT, o qual demonstrou maior capacidade de absorção e acúmulo de Si. Esses dados reforçam a capacidade do Si de exercer efeito protetor contra danos oxidativos, por meio da desintoxicação de EROs e da ativação significativa de enzimas antioxidantes, como SOD e CAT, conforme observado por Huang et al. (2018) e Ju et al. (2017) em plantas de arroz expostas a diferentes estresses abióticos e suplementadas com Si. Concomitantemente, foram observadas reduções significativas nas atividades de POX e APX em ambos os genótipos, independentemente das condições de N. O decréscimo na atividade de POX foi semelhante ao relatado por Boorboori et al. (2020) em arroz suplementado com Si na ausência de estresse, enquanto as reduções na atividade de APX foram comparáveis às descritas por Liu et al. (2013), ao avaliarem folhas de uma espécie daninha sob estresse e adição de Si. Além disso, os compostos fenólicos, foram reduzidos com +Si em raízes e folhas (Figura 18), o que pode sugerir uma menor necessidade de ativação das vias de defesa secundária. Isso sugere que o Si não apenas mitiga os sintomas do estresse, mas previne sua instalação, reduzindo o investimento energético em respostas defensivas e liberando recursos para crescimento e reprodução (Fleck et al, 2011; Song et al., 2016; Zhang et al., 2013).

A expressão gênica em raízes das plantas refletiu os efeitos observados nos parâmetros morfológicos e fisiológicos. A limitação de N reduziu drasticamente os níveis transcricionais dos genes *Amt1;3*, *Nar2.1*, *Nrt2.3*, *Lsi1* e *Lsi2*, indicando uma limitação sistêmica na absorção de N e Si. No entanto, +Si promoveu a reversão parcial dessa tendência, especialmente em WT, promovendo induções substanciais no conteúdo de relativo de todos os genes analisados, com destaque para *Amt1;3*, *Nar2.1* e *Nrt2.1*, sugerindo que o Si pode regular positivamente a expressão de genes transportadores, mesmo sob estresse. Sob baixos níveis de fornecimento de N, a adição de Si em plantas de arroz proporciona aumentos na expressão de transportadores da família NRT2, envolvidos na absorção de NO_3^- (Wu et al., 2017). Estes resultados corroboram com os descrito por Haddad et al. (2018), ao analisarem efeito da aplicação de Si em plantas de *Brassica napus* e descreveram aumentos na expressão em genes da família *Nrt*, o que proporcionou aumento do conteúdo de N. Feng et al. (2011) demonstraram que os níveis de expressão aumentados em raízes indicam que genes *Nar2.1* e genes da família *Nrt2* assumem papel fundamental na absorção de NO_3^- pelas raízes.

A aplicação de Si, por sua vez, proporcionou aumento na expressão relativa dos genes envolvidos na sua absorção e transporte, com destaque para a indução significativa de *Lsi2* em plantas WT, independentemente da condição de N. Esse resultado corrobora os dados de Yamaji et al. (2024), os quais identificaram aumento na expressão dos genes *Lsi1* e *Lsi2*, na ordem de 2 a 7 vezes quando suplementadas com Si em plantas de arroz. No mutante *lsi1*, embora tenha ocorrido elevação nos níveis de expressão, os aumentos foram mais modestos, sugerindo que a ausência do transportador funcional limita o fluxo de Si. Yamaji e Ma (2011) relatam que, em arroz, os padrões de expressão de *Lsi2* são corregulados com os de *Lsi1*, sendo ambos fortemente modulados por condições ambientais e pela demanda fisiológica de Si pelas plantas, especialmente no período de enchimento de grãos. Esses dados indicam que o Si pode retroalimentar positivamente seu próprio ciclo de absorção, por meio da regulação positiva dos genes transportadores.

A análise da EUN revelou importantes adaptações fisiológicas diante da limitação de N. Curiosamente, mesmo sob disponibilidade reduzida de N, houve aumento expressivo na EUN em ambos os genótipos, indicando que as plantas ativaram mecanismos capazes de converter biomassa por unidade de N absorvido, explicando assim altos valores de EUN sob baixa entrada de N (Yogendra et al., 2017). A adição de Si proporcionou ganhos na EUN em ambos os genótipos, independentemente da condição

de N. Observou-se que o aumento da biomassa total, para um mesmo conteúdo de N fornecido, resultou em melhorias nos parâmetros de colheita, conforme descrito por Yogendra et al. (2014). Assim, a maior EUN pode ser justificada pelo incremento nos componentes de rendimento em arroz, refletindo uma maior capacidade da fonte e uma demanda ampliada pelos drenos, como evidenciado por Detmann et al. (2012).

Em contrapartida, a limitação de N acarretou em redução da EFUN em ambos os genótipos. Verificou-se que a maior disponibilidade de N esteve associada a um aumento na capacidade fotossintética, favorecendo elevações na EFUN, resultado compatível com os resultados de Gómez-Vera et al. (2021), os quais relataram melhorias na EFUN em plantas de cacau com o aumento da disponibilidade de N. A suplementação com Si atenuou os efeitos negativos da limitação de N, promovendo incrementos na EFUN, especialmente em plantas do genótipo WT, que apresentaram maior acúmulo de Si. Esse acúmulo foi acompanhado por maiores A e parâmetros de crescimento, indicando uma possível ação entre o Si e a maior eficiência no aproveitamento de N sob condições limitantes.

A limitação de N induziu alterações significativas nos padrões de alocação do N foliar. Em plantas WT, foram observados aumentos substanciais nos valores de N_C e N_R , indicando um redirecionamento do N absorvido para componentes diretamente envolvidos na carboxilação e metabolismo, sendo compatível com o conceito de otimização do uso interno de N sob condições limitantes, descrito por Evans e Clarke (2019). Já em plantas *lsi1*, os incrementos foram mais modestos, sugerindo menor plasticidade ou comprometimento na capacidade de absorção e redistribuição de N. Por outro lado, em plantas sob limitação de N, houve redução da fração de N_O , que pode estar associada ao armazenamento de compostos nitrogenados ou compostos secundários, reforçando a hipótese de realocação de N em direção a manutenção do metabolismo primário (Yamori, 2014; Yamori, 2016). A suplementação com Si promoveu uma alocação mais eficiente de N entre as frações funcionais, particularmente em plantas WT. O incremento de N_C , N_L e N_R , tanto em condição de limitação quanto em suprimento adequado de N, sugere que o Si atua favorecendo a assimilação e o direcionamento do N para melhorar o desempenho fotossintético. Essa resposta pode estar relacionada à capacidade do Si em melhorar a integridade estrutural das folhas e aumentar a EUN (Adrees et al., 2015; Mu e Chen, 202; Parecido et al., 2022; Zhang et al., 2020). Como consequência da redistribuição de N favorecida pelo Si, observou-se uma queda

expressiva na fração N_o , especialmente sob suprimento adequado de N. Tal efeito pode representar uma supressão da alocação de N para vias menos prioritárias, permitindo maior eficiência no uso funcional do nutriente. Essa hipótese é sustentada por evidências de que o Si melhora a eficiência de alocação de nutrientes reforçando os mecanismos de transporte (Feng et al., 2011; Luyckx et al., 2017).

A análise da N_F revelou incrementos médios de 18% em plantas sob limitação de N, independentemente do genótipo, o que demonstra uma tendência geral de priorização do N_F em cenários de escassez de N. No entanto, apenas as plantas WT responderam positivamente à aplicação de Si nesse parâmetro, com aumentos marcantes tanto sob limitação quanto sob N adequado. Este resultado reforça a importância da funcionalidade do transportador LSI1 para a eficiência da resposta ao Si, e evidencia que a presença do gene funcional *Lsi1* permite à planta maximizar os benefícios do Si na reconfiguração do metabolismo de N (Liao et al., 2020; Ma & Yamaji, 2015; Pavlovic et al., 2021).

As análises por componentes principais (PCA) integraram de forma robusta os efeitos observados ao longo do experimento. As separações claras entre tratamentos indicam que +Si, especialmente em plantas WT, promoveu alterações positivas no estado metabólico, fisiológico e produtivo, mesmo sob limitação de N. Por outro lado, as plantas cultivadas sob limitação de N sem Si apresentaram associações a variáveis indicadoras de estresse e menor produtividade, demonstrando a importância do Si na superação dos impactos negativos da limitação de N. Portanto, os dados reforçam que o Si contribui não apenas para mitigar sintomas de limitação de N, mas também para otimizar a forma como esse nutriente é alocado e convertido em crescimento.

5. CONCLUSÃO

A suplementação com Si demonstrou ser uma estratégia eficaz para atenuar os efeitos deletérios da limitação de N em arroz, promovendo melhorias em características fotossintéticas metabólicas e produtivas, especialmente em genótipos com plena capacidade de absorção de Si. Os efeitos benéficos incluíram o aprimoramento das trocas gasosas, melhor alocação de nitrogênio no aparato fotossintético, maior expressão de transportadores de N e Si, e maior EUA e EUN. Os resultados reforçam a aplicabilidade do silício como uma estratégia promissora no manejo nutricional do arroz, especialmente em sistemas de cultivo com restrições no uso de fertilizantes nitrogenados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adrees M, Ali S, Rizwan M, Zia-ur-Rehman M, Ibrahim M, Abbas F, Farid M, Qayyum FM, Irshad MK (2015) Mechanisms of silicon-mediated alleviation of heavy metal toxicity in plants: a review. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 119, 186-197.

Alharbi K, Osman HS, Rashwan E, Hafez EM, Omara ADE (2022) Stimulating the growth, anabolism, antioxidants, and yield of rice plants grown under salt stress by combined application of bacterial inoculants and nano-silicon. *Plants (Basel)*, 11(24), 3431.

Amanullah, H (2016) Influence of organic and inorganic nitrogen on grain yield and yield components of hybrid rice in northwestern Pakistan. *Rice Sci.*, 23(6), 326-333.

Anas M, Liao F, Verma KK, Sarwar MA, Mahmood A, Chen ZL, Li Q, Zeng XP, Liu Y, Li YR (2020) Fate of nitrogen in agriculture and environment: agronomic, eco-physiological and molecular approaches to improve nitrogen use efficiency. *Biol. Res.*, 53, 47.

Ashfaq W, Brodie G, Fuentes S, Pang A, Gupta D (2023) Silicon improves root system and canopy physiology in wheat under drought stress. *Plant Soil*, 1573, 1 – 18.

Ashfaq F, Inam A, Iqbal S, Sahay S (2017) Response of silicon on metal accumulation, photosynthetic inhibition and oxidative stress in chromium-induced mustard (*Brassica juncea* L.). *South Afr. J. Bot.*, 111, 153-160.

Bashir SS, Siddiqi TO, Kumar D, Ahmad A (2023) Physio-biochemical, agronomical, and gene expression analysis reveals different responsive approach to low nitrogen in contrasting rice cultivars for nitrogen use efficiency. *Mol. Biol. Rep.*, 50, 1575–1593.

Bates LS, Waldren RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil*, 39, 205-207.

Baxter A, Mittler R, Suzuki N (2014) ROS as key players in plant stress signalling. *J. Exp. Bot.*, 65, 1229–1240.

Bellegarde F, Maghiaoui A, Boucherez J, Krouk G, Lejay L, Bach L, Gojon A, Martin A (2019) The chromatin factor HNI9 and elongated hypocotyl5 maintain ROS homeostasis under high nitrogen provision. *Plant Physiol.*, 180, 582–592.

Bernacchi CJ, Singaas EL, Pimentel C, Portis Jr AR., Long SP (2001) Improved temperature response functions for models of rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ.*, 24, 253-259.

Bielecki RI, Turner NA (1966) Separation and estimation of aminoacids in crude plants extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. *Anal. Biochem.*, 17, 278–293.

Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV (2003) Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Ann. Bot.*, 91(2), 179–194.

Blum A (2017) Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant Cell Environ.*, 40, 4-10.

- Boito GT, Crenna AC, Giuggia JA, Giovanini D, Oddino C, Gerardo UA** (2013) Desarrollo y validación de una escala para evaluación de daño por orugas defoliadoras en soja (*Glycine max* L.), para el sur de la provincia de Córdoba. *Rev. Fac. Cienc. Agrar.*, 45, 91-104.
- Boorboori MR, Lin W, Zhan W, Fang C** (2020) The role of silicon to increase arsenic tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reinforcing anti-oxidative defense. *Bioagro*, 32(3), 159–168.
- Bradford MM** (1976) Rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72, 248–254.
- Buckley TN, John GP, Scoffoni C, Sack L** (2017) The sites of evaporation within leaves. *Plant Physiol.*, 173, 1763–1782.
- Burrell MM, Mooney PJ, Blundy M, Carter D, Wilson F, Green J, Blundy KS, Ress, TA** (1994) Genetic manipulation of 6-phosphofructokinase in potato tubers. *Planta*, 194, 95–101.
- Cakmak I, Horst WJ** (1991) Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). *Plant Physiol.*, 83, 463–468.
- Cao X, Zhong C, Zhu C, Zhu L, Zhang J, Wu L, Jin Q** (2018) Ammonium uptake and metabolism alleviate PEG-induced water stress in rice seedlings. *Plant Physiol. Biochem.*, 132, 128-137.
- Carrasco-Gil S, Rodríguez-Menéndez S, Fernández B, Pereiro R, de la Fuente V, Hernandez-Apaolaza L** (2018) Silicon induced Fe deficiency affects Fe, Mn, Cu and Zn distribution in rice (*Oryza sativa* L.) growth in calcareous conditions. *Plant Physiol. Biochem.*, 125, 153-163.
- Cassol JS, Sponchiado D, Dornelles SHB, Tabaldi LA, Barreto EPM, Pivetta M, Lopes SJ** (2020) Silicon as an attenuator of drought stress in plants of *Oryza sativa* L. treated with dietholate. *Braz. J. Biol.*, 81, 1061-1072.
- Cataldo DA, Haroon M, Schrader LE, Youngs VL** (1975) Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 6(1), 71-80.
- Chaiwong N, Pusadee T, Jamjod S, Prom-u-thai C** (2022) Silicon application promotes productivity, silicon accumulation and upregulates silicon transporter gene expression in rice. *Plants (Basel)*, 11(7):989.
- Chaiwong N, Rerkasem B, Pusadee T, Prom-u-thai C** (2020) Silicon application improves caryopsis development and yield in rice. *J. Sci. Food Agric.*, 101(1), 220–228.
- Chaput V, Martin A, Lejay L** (2020) Redox metabolism: the hidden player in carbon and nitrogen signaling? *J. Exp. Bot.*, 71(13), 3816–3826.

Chen H, Zhang Q, Wang X, Zhang J, Ismail AM, Zhang Z (2021) Nitrogen form mediated ethylene signal regulates root-to-shoot K^+ translocation via *NRT1.5*. *Plant Cell Environ.*, 12, 3806-3818.

Chen LH, Cheng ZX, Xu M, Yang ZJ, Yang LT (2022) Effects of nitrogen deficiency on the metabolism of organic acids and amino acids in *Oryza sativa*. *Plants (Basel)*, 11(19), 2576.

Chen LH, Xu M, Cheng Z, Yang LT (2024) Effects of nitrogen deficiency on the photosynthesis, chlorophyll a fluorescence, antioxidant system, and sulfur compounds in *Oryza sativa*. *Int. J. Mol. Sci.*, 25(19), 10409.

Chen W, Yao X, Cai K, Chen J (2011) Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption. *Biol. Trace Elem. Res.*, 142(1), 67–76.

Coe RA, Lin H (2018) Light-response curves in land plants. In: Photosynthesis: methods and protocols, Methods in Molecular Biology (ed. Covshoff S), vol. 1770, pp. 83 – 94. Springer, New York, NY.

Cohen I, Rapaport T, Tal Berger R, Rachmilevitch S (2018) The effects of elevated CO_2 and nitrogen nutrition on root dynamics. *Plant Sci.*, 272, 294-300.

Companhia Nacional de Abastecimento (CONAB). (2025). *Boletim da safra de grãos 2024/25*. Retrieved June 16, 2025, from <https://www.conab.gov.br/info-agro/safras/graos/boletim-da-safra-de-graos>

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. (2023) Acompanhamento da Safra Brasileira de Grãos, safra 2022/23, 10, 11.

Cooke J, Leishman MR (2016) Consistent alleviation of abiotic stress with silicon addition: a meta-analysis. *Funct. Ecol.*, 30, 1340-1357.

Cooney LJ, Beechey-Gradwell Z, Winichayakul S, Richardson KA, Crowther T, Anderson P, Scott RW, Bryan G, Roberts NJ (2021) Changes in leaf-level nitrogen partitioning and mesophyll conductance deliver increased photosynthesis for *Lolium perenne* leaves engineered to accumulate lipid carbon sinks. *Plant Cell Environ.*, 44(9), 3049-3063.

Costa MG, Prado RM, Santos Sarah MM, Souza Júnior JP, de Souza AES (2023) Silicon, by promoting a homeostatic balance of C:N:P and nutrient use efficiency, attenuates K deficiency, favoring sustainable bean cultivation. *BMC Plant Biol.*, 23(1), 213.

Coupel-Ledru A, Lebon E, Christophe A, Gallo A, Gago P, Pantin F, Doligez A, Simonneau T (2016) Reduced nighttime transpiration is a relevant breeding target for high water-use efficiency in grapevine. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 113, 8963-8968.

Crooks R, Prentice P (2017) Extensive investigation into field based responses to a silica fertiliser. *Silicon*, 9, 301–304.

Cuong TX, Ullah H, Datta A, Hanh TC (2017) Effects of silicon-based fertilizer on growth, yield and nutrient uptake of rice in tropical zone of Vietnam. *Rice Sci.*, 24(5), 283–290.

Curci, PL, Aiese Cigliano, R, Zuluaga, DL, Janni M, Sanseverino W, Sonnante G (2017) Transcriptomic response of durum wheat to nitrogen starvation. *Sci. Rep.*, 7, 1176.

Dallagnol LJ, Rodrigues FA, Mielli MVB, Ma JF (2014) Rice grain resistance to brown spot and yield are increased by silicon. *Trop. Plant Pathol.*, 39(1), 56–63.

Dallagnol LJ, Rodrigues FA, DaMatta FM, Mielli MVB, Pereira SC (2011) Deficiency in silicon uptake affects cytological, physiological, and biochemical events in the rice–*Bipolaris oryzae* interaction. *Phytopathol.*, 101, 92–104.

Das K, Roychoudhury A (2014) Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Front. Environ. Sci.*, 2, 53.

Debona D, Rodrigues FA, Datnoff LE (2017) Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 55, 85–107.

Detmann KC, Araújo WL, Martins SCV, Sanglard LMVP, Reis JV, Detmann E, Rodrigues FA, Nunes-Nesi A, Fernie AR, DaMatta FM (2012) Silicon nutrition increases grain yield, which, in turn, exerts a feedforward stimulation of photosynthetic rates via enhanced mesophyll conductance and alters primary metabolism in rice. *New Phytol.*, 196, 752–762.

Deus ACF, Prado RM, Alvarez RCF, Oliveira RLL, Felisberto G (2020) Role of silicon and salicylic acid in the mitigation of nitrogen deficiency stress in rice plants. *Silicon*, 12, 997–1005.

Ding C, Xu C, Lu B, Zhu X, Luo X, He B, Elidio C, Liu Z, Ding Y, Yang J, Li G (2023) Comprehensive evaluation of rice qualities under different nitrogen levels in south China. *Foods*, 12(4), 697.

Dong L, Yang T, Ma L, Li R, Feng Y, Li Y (2024) Silicon fertilizer addition can improve rice yield and lodging traits under reduced nitrogen and increased density conditions. *Agronomy*, 14(3), 464.

Dos Santos MS, Sanglard LMVP, Barbosa ML, Namorato FA, de Melo DC, Franco WCG, Pérez-Molina JP, Martins SCV, DaMatta FM (2020) Silicon nutrition mitigates the negative impacts of iron toxicity on rice photosynthesis and grain yield. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 189, 110008.

Epstein E (1999). Silicon. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 50, 641–664.

Etesami H, Jeong BR, Rizwan M (2020) Chapter 19 - The use of silicon in stressed agriculture management: action mechanisms and future prospects. In.: *Metalloids in Plants: Advances and Future Prospects* (eds. Desmukh R, Tripathi DK, Gerreiro, G), pp. 381–431, Chichester, West Sussex, UK.

Etesami H, Shokri E, Jeong BR (2022) Chapter 18 - The combined use of silicon/nanosilicon and arbuscular mycorrhiza for effective management of stressed agriculture: action mechanisms and future prospects. In.: Silicon and nano-silicon in environmental stress management and crop quality Improvement (eds. Etesami H, Al Saeedi AH, El-amady H, Fujita M, Pessarakli M, Anwar Hossain M), pp. 241-264, Academic Press, Cambridge, USA.

Evans JR (1996) Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition. In Photosynthesis and the Environment (ed. Baker NR), pp. 281–304. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.

Evans JR, Clarke VC (2019) The nitrogen cost of photosynthesis. *J. Exp. Bot.*, 70, 1, 7–15.

Exley, C (1998) Silicon in life: a bioinorganic solution to bioorganic essentiality. *J. Inorg. Bioch.*, 69, 139-144.

Fageria NK (2007) Yield physiology of rice. *J. Plant Nutr.*, 30(6), 843-879.

FAO – Food and Agriculture Organization (2023). Crop prospects and food situation – Quarterly Global Report N° 1, Rome

Farooq MA, Detterbeck A, Clemens S, Dietz KJ (2016) Silicon-induced reversibility of cadmium toxicity in rice. *J. Exp. Bot.*, 67(11), 3573–3585.

Farooq MA, Saqib ZA, Akhtar J, Bakhat HF, Pasala RK, Dietz KJ (2019) Protective role of silicon (Si) against combined stress of salinity and boron (B) toxicity by improving antioxidant enzymes activity in rice, *Silicon*, 11, 2193-2197.

Fathi A (2022) Role of nitrogen (N) in plant growth, photosynthesis pigments, and N use efficiency: a review. *Agrisost*, 28, 1-8.

Feng H, Li Y, Yan Y, Wei X, Yang Y, Zhang L, Ma L, Li W, Tang X, Mo Z (2020) Nitrogen regulates the grain yield, antioxidant attributes, and nitrogen metabolism in fragrant rice grown under lead-contaminated soil. *J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 20, 2099–2111.

Feng H, Yan M, Fan X, Li B, Shen Q, Miller AJ, Xu G (2011) Spatial expression and regulation of rice high-affinity nitrate transporters by nitrogen and carbon status. *J. Exp. Bot.*, 62(7), 2319–2332.

Fernie AR, Roscher A, Ratcliffe RG, Kruger NJ (2001) Fructose 2,6- bisphosphate activates pyrophosphate: fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase and increases triose phosphate to hexose phosphate cycling in heterotrophic cells. *Planta*, 212, 250-263.

Flam-Shepherd R, Huynh WQ, Coskun D, Hamam AM, Britto DT, Kronzucker HJ (2018) Membrane fluxes, bypass flows, and sodium stress in rice: the influence of silicon. *J. Exp. Bot.*, 69 (7), 1679–1692.

Fleck AT, Nye T, Repenning C, Stahl F, Zahn M, Schenk MK (2011) Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). *J. Exp. Bot.*, 62(6), 2001–2011.

Flexas J, Ribas-Carbó M, Díaz-Espejo A, Galmés J, Medrano H (2008) Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant Cell Environ.*, 31(5), 602–21.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2025). Cereal supply and demand brief. Retrieved June 16, 2025, from <https://www.fao.org/3/cb7552pt/cb7552pt.pdf>

Frew A, Weston LA, Reynolds OL, Gurr GM (2018) The role of silicon in plant biology: a paradigm shift in research approach. *Ann. Bot.*, 21(7), 1265–1273.

Galindo FS, Pagliari PH, Buzetti S, Rodrigues WL, Santini JMK, Boleta EHM, Rosa PAL, Nogueira TAR, Lazarini E, Teixeira Filho MCM (2020) Can silicon applied to correct soil acidity in combination with *Azospirillum brasilense* inoculation improve nitrogen use efficiency in maize? *PLoS One*, 15(4), e0230954.

Gao D, Cai K, Chen J, Luo S, Zeng R, Yang J, Zhu X (2011) Silicon enhances photochemical efficiency and adjusts mineral nutrient absorption in *Magnaporthe oryzae* infected rice plants. *Acta Physiol. Plant.*, 33, 675–682.

Gao S, Zhao Y, Yang W, Wang X, Xu J, Xie M, Wang Z, Liu A, Guo C, Xu F (2025) From Photosynthesis to Antioxidants: How silicon (K₂Si₂O₅) improves yield and grain quality in rice. [preprint]. *SSRN*; 2025, Available from: SSRN 5225743

Garg K, Dhar S, Jinger D (2020) Silicon nutrition in rice (*Oryza sativa* L.) — a review. *Ann. Agric. Res. New Series*, 41 (3), 221-229.

Gautam P, Lal B, Tripathia R, Shahida M, Baigb MJ, Rajaa R, Maharanaa S, Nayaka AK (2016) Role of silica and nitrogen interaction in submergence tolerance of rice. *Environ. Exp. Bot.*, 125, 98–109.

Geng A, Wang X, Wu L, Wang F, Wu Z, Yang H, Chen Y, Wen D, Liu X (2018) Silicon improves growth and alleviates oxidative stress in rice seedlings (*Oryza sativa* L.) by strengthening antioxidant defense and enhancing protein metabolism under arsenic acid exposure. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 158, 266-273.

Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta – Gen. Subj.*, 990, 87–92.

Gholami Y, Falah A (2013) Effects of two different sources of silicon on dry matter production, yield and yield components of rice, Tarom Hashemi variety and 843 Lines. *Int. J. Agric. Crop Sci.*, 47(3), 227–231.

Giannopolotis CN, Ries SK (1977) Superoxide dismutases: occurrence in higher plants. *Plant Physiol.*, 59, 309-314.

Gibon Y, Blaessing OE, Hannemann J, Carillo P, Höhne M, Hendriks JHM, Palacios N, Cross J, Selbig J, Stitt M (2004) A Robot-based platform to measure multiple enzyme activities in Arabidopsis using a set of cycling assays: comparison of changes of enzyme activities and transcript levels during diurnal cycles and in prolonged darkness. *Plant Cell*, 16, 3304 – 3325.

Gómez-Vera P, Blanco-Flores H, Francisco AM, Castillo J, Tezara W (2021) Silicon dioxide nanofertilizers improve photosynthetic capacity of two Criollo cocoa clones (*Theobroma cacao* L.). *Exp. Agric.*, 57(2), 85–102.

Good AG, Shrawat AK, Muench DG (2004) Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production? *Trend. Plant Sci.*, 9(12), 597-605.

Gou T, Yang L, Hu W, Chen X, Zhu Y, Guo J, Gong (2020) Silicon improves the growth of cucumber under excess nitrate stress by enhancing nitrogen assimilation and chlorophyll synthesis. *Plant Physiol. Biochem.*, 152, 53-61.

Grassi G, Magnani F (2005) Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant Cell Environ.*, 28, 834-849.

Groszmann M, Osborn HL, Evans JR (2017) Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins. *Plant Cell Environ.*, 40, 938–961.

Guo-chao Y, Miroslav N, Mu-jun Y, Zhuo-xi X, Yong-chao L (2018) Silicon acquisition and accumulation in plant and its significance for agriculture. *J. Integr. Agric.*, 17(10), 2138-2150.

Guochao Y, Xiaoping F, Li T, Chang Y, Tingqiang L, Yongchao L (2021) Root silicon deposition and its resultant reduction of sodium bypass flow is modulated by *OsLsi1* and *OsLsi2* in rice. *Plant Physiol. Biochem.*, 158, 219-227.

Haddad C, Arkoun M, Jamois F, Schwarzenberg A, Yvin JC, Etienne P, Lâiné P, Etienne M (2018) Silicon promotes growth of *Brassica napus* L. and delays leaf senescence induced by nitrogen starvation. *Front. Plant Sci.*, 9, 516.

Hakeem KR, Ahmad A, Iqbal M, Gucel S, Ozturk M (2011) Nitrogen-efficient rice cultivars can reduce nitrate pollution. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 18, 1184–1193.

Han M, Okamoto M, Beatty PH, Rothstein SJ, Good AG (2015) The genetics of nitrogen use efficiency in crop plants. *Annu. Rev. Genet.*, 49(1), 269-289.

Han Y, Lei W, Wen L, Hou M (2015) Silicon-mediated resistance in a susceptible rice variety to the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* guenée (Lepidoptera: Pyralidae). *PLoS One* 10(4), e0120557.

Harley PC, Loreto F, Marco G Di, Sharkey TD (1992) Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ flux by analysis of the response of photosynthesis to CO₂. *Plant Physiol.*, 98, 1429–1436.

Hattori T, Inanaga S, Araki H, An P, Morita S, Luxová M, Lux A (2005) Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. *Physiol. Plant.*, 123(4), 459–466.

Havir EA, McHale NA (1987) Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco-leaves. *Plant Physiol.*, 84, 450-455.

Hawkesford MJ (2017) Genetic variation in traits for nitrogen use efficiency in wheat. *J. Exp. Bot.*, 68, 2627–2632.

Hernandez-Apaolaza L (2014) Can silicon partially alleviate micronutrient deficiency in plants? a review. *Planta*, 240, 447–458.

Hoagland DR, Arnon DI (1938) The water-culture method for growing plants without soil. *Circ. Agric. Exp. Stat.*, 347, 1884–1949.

Hodges DM, DeLong JM, Forney CF, Prange RK (1999) Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*, 207(4), 604–611.

Hou W, Tränkner M, Lu J, Yan J, Huang S, Ren T, Cong R, Li X (2019) Interactive effects of nitrogen and potassium on photosynthesis and photosynthetic nitrogen allocation of rice leaves. *BMC Plant Biol.*, 19, 302.

Hsieh PH, Kan CC, Wu HY, Yang HC, Hsieh MH (2018) Early molecular events associated with nitrogen deficiency in rice seedling roots. *Sci. Rep.*, 8, 12207.

Hu AY, Che J, Shao JF, Yokosho K, Zhao XQ, Shen RF, Ma JF (2018) Silicon accumulated in the shoots results in down-regulation of phosphorus transporter gene expression and decrease of phosphorus uptake in rice. *Plant Soil*, 423, 317–325.

Huang F, Wen XH, Cai YX, Cai KZ (2018) Silicon-mediated enhancement of heavy metal tolerance in rice at different growth stages. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, 15(10), 2193.

Huang L, Yang J, Cui X, Yang H, Wang S, Zhuang H (2016) Synergy and transition of recovery efficiency of nitrogen fertilizer in various rice genotypes under organic farming. *Sustainability*, 8(9), 854.

Husted S, Hebborn CA, Mattsson M, Schjoerring JK (2000) A critical experimental evaluation of methods for determination of NH_4^+ in plant tissue, xylem sap and apoplastic fluid. *Physiol. Plant.*, 109, 167–179.

Jasmine HS, Ahamed KU, Biswas JK (2023) Study on the leaf traits of rice varieties in various soil moisture levels. *OALib. Journal*, 10, 1–21.

Jenner HL, Winning BM, Millar AH, Tomlinson KL, Leaver CJ, Hill SA (2001) NAD malic enzyme and the control of carbohydrate metabolism in potato tubers. *Plant Physiol.*, 126, 1139–1149.

Jiang H, Song Z, Su QW, Wei ZH, Li WC, Jiang ZX, Tian P, Wang ZH, Yang X, Yang MY, Wei XS, Wu ZH (2022) Transcriptomic and metabolomic reveals silicon enhances adaptation of rice under dry cultivation by improving flavonoid biosynthesis, osmoregulation, and photosynthesis. *Front. Plant Sci.*, 13, 967537.

Jiang H, Xu X, Sun A, Bai C, Li Y, Nuo M, Shen X, Li W, Wang D, Tian P, Wei X, Wang G, Yang M, Wu Z (2023) Silicon nutrition improves the quality and yield of rice under dry cultivation. *J. Sci. Food Agric.*, 103(15), 6841–6851.

Jones H (2004) What is water use efficiency. In.: Water use efficiency in plant biology (ed. Bacon M), pp. 27-41, Blackwell Publishing, Oxford.

Ju S, Wang L, Zhang C, Yin T, Shao S (2017) Alleviatory effects of silicon on the foliar micromorphology and anatomy of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings under simulated acid rain. *PLoS One*, 12(10), e0187021.

Ju S, Yin N, Wang L, Zhang C, Wang Y (2017) Effects of silicon on *Oryza sativa* L. seedling roots under simulated acid rain stress. *PLoS One*, 12(3), e0173378.

Jung JY, Ahn JH, Schachtman DP (2018) CC-type glutaredoxins mediate plant response and signaling under nitrate starvation in Arabidopsis. *BMC Plant Biol.*, 18, 281.

Kang J, Lee H, Kim Y, Jeong B, Park S, Choi G (2021) Foliar application of silicon enhances phytolith deposition and blast disease resistance in rice leaves. *Plant Dis.*, 105(4), 950–957.

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

Khan E, Gupta M (2018) Arsenic–Silicon Priming of Rice (*Oryza sativa* L.) Seeds Influence Mineral Nutrient Uptake and Biochemical Responses through Modulation of *Lsi-1*, *Lsi-2*, *Lsi-6* and Nutrient Transporter Genes. *Sci. Rep.*, 8, 10301.

Khan F, Hussain S, Khan S, Geng M (2020) Seed priming improved antioxidant defense system and alleviated Ni-induced adversities in rice seedlings under N, P, or K deprivation. *Front. Plant Sci.*, 11, 565647.

Khan N, Farooq S, Hussain M, Hussain S, Alam M, Ali S, Ahmad R, Ikram RM, Rehman A, Rizwan M (2021) Silicon-induced physiological and biochemical changes in rice under drought stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 167, 129–138.

Kissel, DE, Bock, BR, Ogles, CZ (2020) Thoughts on acidification of soils by nitrogen and sulfur fertilizers. *Agrosyst. Geosci. Environ.*, 3, 20060.

Kwak SS, Kim SK, Park IH, Liu JR (1996) Enhancement of peroxidase activity by stress-related chemicals in sweet potato. *Phytochemistry*, 43(3), 565-568.

Lal B, Gautam P, Mohanty S, Raja R, Tripathi R, Shahid M, Panda BB, Baig MJ, Rath L, Bhattacharyya P, Nayak AK (2015) Combined application of silica and nitrogen alleviates the damage of flooding stress in rice. *Crop Pasture Sci.*, 66, 679-688.

Lavinsky AL, Detmann KC, Reis JV, Ávila RA, Sanglard ML, Pereira LF, Sanglard LMVP, Rodrigues FA, Araújo WL, DaMatta FM (2016) Silicon improves rice grain yield and photosynthesis specifically when supplied during the reproductive growth stage. *J. Plant Physiol.*, 206, 125-132.

Lee S (2021) Recent advances on nitrogen use efficiency in rice. *Agronomy*, 11, 753.

- Li G, Hu Q, Shi Y, Cui K, Nie L, Huang J, Peng S** (2018) Low nitrogen application enhances starch-metabolizing enzyme activity and improves accumulation and translocation of non-structural carbohydrates in rice stems. *Front. Plant Sci.*, 9, 1128.
- Li H, Zhu Y, Hu Y, Han W, Gong H** (2015) Beneficial effects of silicon in alleviating salinity stress of tomato seedlings grown under sand culture. *Acta Physiol. Plant.*, 37, 71.
- Li N, Feng A, Liu N, Jiang Z, Wei S** (2020) Silicon application improved the yield and nutritional quality while reduced cadmium concentration in rice. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.*, 27(16), 20370–20379.
- Li Q, Wang M, Fu Q, Li T, Liu D, Hou R, Li H, Cui S, Ji Y** (2020) Short-term influence of biochar on soil temperature, liquid moisture content and soybean growth in a seasonal frozen soil area. *J. Environ. Manage.*, 266, 110609.
- Li Y, Huang J, Yu L, Chen Y, Shi W, Wang Y, Gu M, Xu G** (2019) Functional analysis of *Lsi1* and *Lsi2* genes involved in silicon uptake and transport in rice. *Plant Physiol.*, 179(3), 1238–1250.
- Li Y, Ouyang J, Wang YY, Hu R, Xia K, Duan J, Wang Y, Tsay YF, Zhang M** (2015) Disruption of the rice nitrate transporter *OsNPF2.2* hinders root-to-shoot nitrate transport and vascular development. *Sci. Rep.*, 5, 9635.
- Liao M, Fang ZP, Liang YQ, Huang XH, Yang X, Chen SS, Xie XM, Xu CX, Guo JW** (2020) Effects of supplying silicon nutrient on utilization rate of nitrogen and phosphorus nutrients by rice and its soil ecological mechanism in a hybrid rice double-cropping system. *J. Zhejiang Univ. Sci. B.*, 21(6), 474–84.
- Lisec J, Schauer N, Kopka J, Willmitzer L, Fernie AR** (2006) Gas chromatography mass spectrometry–based metabolite profiling in plants. *Nat. Prot.*, 1, 387–396.
- Liu J, Sun J, Wang S, Du Q, Li Y, Liu L, Li L, Zhang Q** (2020) Nitrogen deficiency reduces photosynthesis and promotes the accumulation of anthocyanins in rice leaves. *Plant Physiol. Biochem.*, 149, 116–123.
- Liu J, Zhang H, Zhang Y, Chai T** (2013) Silicon attenuates cadmium toxicity in *Solanum nigrum* L. by reducing cadmium uptake and oxidative stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 68, 1–7.
- Liu Q, Zhou X, Sun Z** (2017) Application of silicon fertilizer affects nutritional quality of rice. *Chilean J. Agric. Res.*, 77(2), 163–170.
- Ma J, Cai H, He C, Zhang W, Wang L** (2015) A hemicellulose-bound form of silicon inhibits cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells. *New Phytol.*, 206, 1063–1074.
- Ma J, Tamai K, Yamaji N, Mitani N, Konishi S, Katsuhara S, Ishiguro M, Murata Y, Yano M** (2006) A silicon transporter in rice. *Nature*, 440, 688–691.
- Ma JF, Tamai K, Yamaji N, Mitani N** (2011) Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proc. Jpn. Acad. Ser. B: Phys. Biol. Sci.*, 87, 377–385.

- Ma JF, Yamaji N** (2015) A cooperative system of silicon transport in plants. *Trends Plant Sci.*, 20(7), 435-442.
- Ma JF, Yamaji N, Mitani N, Tamai K, Konishi S, Fujiwara T, Katsuhara M, Yano M** (2007) An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, 448, 209-12.
- Makino A** (2011) Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat. *Plant Physiol.*, 155(1), 125–129.
- Makino A, Sakuma H, Sudo E, Mae T** (2003) Differences between maize and rice in N use efficiency for photosynthesis and protein allocation. *Plant Cell Physiol.*, 44(9), 952–956.
- Malav Jugal K, Ramani VP** (2017) Effect of silicon on nitrogen use efficiency, yield and nitrogen and silicon contents in rice under loamy sand soil. *Res. J. Chem. Environ.*, 21(4), 58-63.
- Malavolta E, Vitti GC, Oliveira AS** (1997) Princípios, métodos e técnicas de avaliação. In: Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações (eds. Malavolta E, Vitti GC, Oliveira AS), pp. 55-114, Piracicaba, Brasil.
- Masouleh SSS, Moghaddam JJ** (2021) Evaluation of open-pollinated offspring in *Cyclamen persicum* using vegetative phenology models in a primitive breeding population. *Ornam. Hortic.*, 7(1), 49-59.
- Mauad M, Grassi Filho H, Crusciol CAC, Corrêa JC** (2003) Teores de silício no solo e na planta de arroz de terras altas com diferentes doses de adubação silicatada e nitrogenada. *Rev. Bras. Ciênc. Solo*, 27(5), 867–873.
- Minden V, Schaller J, Olde Venterink, H** (2021) Plants increase silicon content as a response to nitrogen or phosphorus limitation: a case study with *Holcus lanatus*. *Plant Soil*, 462, 95–108.
- Mitani-Ueno N, Yamaji N, Huang S, Yoshioka Y, Miyaji T, Ma JF** (2023) A silicon transporter gene required for healthy growth of rice on land. *Nat. Commun.*, 14, 6522.
- Moeinirad A, Zeinali A, Galeshi S, Afshin S, Eganepour F** (2021) Investigation of fluorescence chlorophyll sensitivity, chlorophyll index, rate of chlorophyll (a,b), nitrogen concentration and nitrogen nutrition index under under nitrogen and phosphorus nutrition in wheat. *J. Crop. Prod.*, 14(1), 1–18.
- Mu X, Chen Q, Chen F, Yuan L, Mi G** (2016) Within-leaf nitrogen allocation in adaptation to low nitrogen supply in maize during grain-filling stage. *Front. Plant Sci.*, 7, 699.
- Mu X, Chen Q, Chen F, Yuan L, Mi G** (2018) Dynamic remobilization of leaf nitrogen components in relation to photosynthetic rate during grain filling in maize. *Plant Physiol. Biochem.*, 129, 27-34.
- Mu X, Chen Y** (2021) Physiological response of photosynthesis to nitrogen deficiency in plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 158, 76–82.

- Nagaraju S, Ramesh M, Mujjassim NE, Reddy AS, Vijayaraghavareddy P, Sreeman S** (2024) Rice night time thirst: Genotype nutrient needs reflected in nocturnal transpiration. *Rhizosphere*, 32, 100956.
- Nakano Y, Asada K** (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.*, 22, 1068-1072.
- Nazir F, Mahajan M, Khatoon S, Albaqami M, Ashfaq F, Chhillar H, Chopra P, Khan MIR** (2023) Sustaining nitrogen dynamics: a critical aspect for improving salt tolerance in plants. *Front. Plant Sci.*, 14, 1087946.
- Neu S, Schaller J, Dudel E**, (2017) Silicon availability modifies nutrient use efficiency and content, C:N:P stoichiometry, and productivity of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Sci. Rep.*, 7, 40829.
- Niinemets Ü, Tenhunen JD.** (1997) A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ.*, 20, 845–66.
- Nolan WG, Smillie RM** (1977) Temperature-induced changes in hill activity of chloroplasts isolated from chilling-sensitive and chilling-resistant plants. *Plant Physiol.*, 59, 1141–1145.
- Nunes-Nesi A, Carrari F, Gibon Y, Sulpice R, Lytovchenko A, Fisahn J, Graham J, Ratcliff RG, Sweetlove LJ, Fernie AR** (2007) Deficiency of mitochondrial fumarase activity in tomato plants impairs photosynthesis via an effect on stomatal function. *Plant J.*, 50, 1093-1106.
- Oliveira MW, Goretti AL, Lana RP, Rodrigues TC** (2022) Dry matter and protein accumulation as a function of nitrogen fertilization in *Brachiaria brizantha* cv. Marandu (*Urochloa brizantha*). *Rev. Bras. Agropec. Sust.*, 12(1), 10–18.
- Osborne TB** (1924) The vegetable proteins. Longmans, Green and Company; 1924.
- Ostmeyer TJ, Bahuguna RN, Kirkham MB, Bean S, Krishna Jagadish SV** (2022) Enhancing sorghum yield through efficient use of nitrogen – challenges and opportunities. *Front. Plant Sci.*, 13, 845443.
- Palaniswamy KM, Gomez KA** (1974) Length-width method for estimating leaf area of rice. *Agron. J.*, 66, 430-433.
- Pan T, Zhang J, He L, Hafeez A, Ning C, Cai K** (2021) Silicon enhances plant resistance of rice against submergence stress. *Plants (Basel)*, 10(4), 767.
- Parecido RJ, Soratto RP, Guidorizzi FVC, Perdoná MJ, Gitari HI** (2022) Soil application of silicon enhances initial growth and nitrogen use efficiency of Arabica coffee plants. *J. Plant Nutr.*, 45(7), 1061–1071.
- Pati S, Pal B, Badole S, Hazra GC, Mandal B** (2016) Effect of silicon fertilization on growth, yield, and nutrient uptake of rice. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 47(3), 284–290.

- Pavlovic J, Kostic L, Bosnic, Kirkby EA, Nikolic M** (2021) Interactions of silicon with essential and beneficial elements in plants. *Front. Plant Sci.*, 12, 697592.
- Pavlovic J, Samardzic J, Kostic L, Laursen KH, Natic M, Timotijevic G, Schjoerring JK, Nikolic M** (2016) Silicon enhances leaf remobilization of iron in cucumber under limited iron conditions. *Ann. Bot.*, 118 (2), 271–280.
- Pereira EG, Bucher CPC, Bucher CA, Santos LA, Lerin J, Santa Catarina C, Fernandes MS** (2022) The amino acid transporter *OsAAP1* regulates the fertility of spikelets and the efficient use of N in rice. *Plant Soil*, 480, 507–521.
- Pereira HS, Barbosa NC, Carneiro MAC, Korndörfer GH** (2007) Avaliação de fontes e de extratores de silício no solo. *Pesq. Agropec. Brasil.*, 42(2), 239–247.
- Plett DC, Ranathunge K, Melino VJ, Kuya N, Uga Y, Kronzucker HJ** (2020) The intersection of nitrogen nutrition and water use in plants: new paths towards improved crop productivity. *J. Exp. Bot.*, 71(15), 4452–4468.
- Poorter H, Garnier E** (1996) Plant growth analysis: evaluation of experimental design and computational methods. *J. Exp. Bot.*, 47(302), 1343–1351.
- Praxedes SC, DaMatta FM, Loureiro ME, Ferrão MAG, Cordeiro AT** (2006) Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. *kouillou*) leaves. *Environ. Exp. Bot.*, 56, 263–273.
- Qi J.H, Xue Z, Sol SH, Oliveira JZ, Zhang PF, Dong JS, Yi RC** (2022) Effects of applying water-soluble silicon fertilizers at different growth stages on yield and quality of rice under intermittent irrigation. *J. Nordeste Agric. Univ.*, 53, 50–57.
- Qi Z, Ling F, Jia D, Cui J, Zhang Z, Xu C, Yu L, Guan C, Wang Y, Zhang M, Dou J** (2023) Effects of low nitrogen on seedling growth, photosynthetic characteristics and antioxidant system of rice varieties with different nitrogen efficiencies. *Sci. Rep.*, 13, 19780.
- Qian L, Chen B, Chen M** (2016) Novel alleviation mechanisms of aluminum phytotoxicity via released biosilicon from rice straw-derived biochars. *Sci. Rep.*, 6, 29346.
- Ramírez-Olvera SM, Trejo-Téllez LI, Gómez-Merino FC, Ruíz-Posadas LM, Alcántar-González EG, Saucedo-Veloz C** (2021) Silicon stimulates plant growth and metabolism in rice plants under conventional and osmotic stress conditions. *Plants (Basel)*, 10(4), 777.
- Ranathunge K, El-Kereamy A, Gidda S, Bi YM, Rothstein SJ** (2014) *AMT1;1* transgenic rice plants with enhanced NH_4^+ permeability show superior growth and higher yield under optimal and suboptimal NH_4^+ conditions. *J. Exp. Bot.*, 65(4), 965–979.
- Rao GB, PI PY, Syriac EK** (2017) Silicon nutrition in rice: a review. *J. Pharmacogn. Phytochem.*, 6(6), 390–392.

Rennenberg H, Wildhagen H, Ehlting B (2010) Nitrogen nutrition of poplar trees. *Plant Biol.*, 12, 275-291.

Resende RS, Rodrigues FA, Cavatte PC, Martins SCV, Moreira WR, Chaves ARM, DaMatta FM (2012) Leaf gas exchange and oxidative stress in sorghum plants supplied with silicon and infected by *Colletotrichum sublineolum*. *Phytopathology*, 102(9), 892-898.

Réthoré E, Ali N, Yvin J-C, Hosseini AS (2020). Silicon regulates source to sink metabolic homeostasis and promotes growth of rice plants under sulfur deficiency. *Int. J. Mol. Sci.*, 21(10), 3677.

Ribeiro C, Cambraia J, Peixoto PHP, Fonseca-Júnior EM (2012) Antioxidant system response induced by aluminum in two rice cultivars. *Braz. J. Plant Physiol.*, 24, 107–116.

Rios JJ, Martínez-Ballesta MC, Ruiz JM, Blasco B, Carvajal M (2017) Silicon-mediated improvement in plant salinity tolerance: the role of aquaporins. *Front. Plant Sci.*, 8, 948.

Safi A, Medici A, Szponarski W, Martin F, Clément-Vidal A, Marshall-Colon A, Ruffel S, Gaymard F, Rouached H, Leclercq J, Coruzzi G, Lacombe B, Krouk G (2021) GARP transcription factors repress Arabidopsis nitrogen starvation response via ROS-dependent and -independent pathways. *J. Exp. Bot.*, 72(10), 3881-3901.

Sakoda K, Yamori W, Groszmann M, Evans JR (2020) Stomatal, mesophyll conductance, and biochemical limitations to photosynthesis during induction. *Plant Physiol.*, 185(1), 146–160.

Sanglard LMVP, Martins SCV, Detmann KC, Silva PEM, Lavinsky AO, Silva MM, Detmann E, Araújo WL, DaMatta FM (2014), Silicon nutrition alleviates the negative impacts of arsenic on the photosynthetic apparatus of rice leaves: an analysis of the key limitations of photosynthesis. *Physiol. Plant.*, 152, 355-366.

Sarkar D, Baishya LK (2017) Nutrient use efficiency. In: Essential Plant Nutrients (ed.: Naeem M, Ansari A, Gill S). pp 119–146, Springer, Cham.

Sauer D, Saccone L, Conley DL, Herrmann L, Sommer M (2006) Review of methodologies for extracting plant-available and amorphous Si from soils and aquatic sediments. *Biogeochemistry*, 80, 89-108.

Savvas D, Ntatsi GG (2015) Biostimulant activity of silicon in horticulture. *Sci. Hortic.*, 196, 66–81.

Schieber M, Chandel NS (2014) ROS function in redox signaling and oxidative stress. *Curr. Biol.*, 24(10), 453-62.

Shao CH, Qiu CF, Qian YF, Liu GR (2020) Nitrate deficiency decreased photosynthesis and oxidation reduction processes, but increased cellular transport, lignin biosynthesis and flavonoid metabolism revealed by RNA Seq in *Oryza sativa* leaves. *PLoS One*, 15(7), e0235975.

- Sharkey TD** (1985) Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.*, 5, 53–105.
- Sharkey TD, Vanderveer PJ** (1991) Stromal phosphate concentration is low during feedback limited photosynthesis. *Plant Physiol.*, 91, 679–684.
- Sheng H, Ma J, Pu J, Wang L** (2018) Cell wall-bound silicon optimizes ammonium uptake and metabolism in rice cells. *Ann. Bot.*, 122(2), 303–313.
- Shi Y, Wang Y, Flowers TJ, Gong H** (2013) Silicon decreases chloride transport in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions. *J. Plant Physiol.*, 170(9), 847–853.
- Somaddar U, Dey HC, Mim SK, Sarker UK, Uddin MR, Ahmed NU, Rahman MA** (2022) Assessing silicon-mediated growth performances in contrasting rice cultivars under salt stress. *Plants (Basel)*, 11(14), 1831.
- Song A, Li P, Fan F, Li Z, Liang Y** (2014) The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress. *PLoS One*, 9(11), e113782.
- Song A, Xue G, Cui P, Fan F, Liu H, Yin C, Sun W, Liang Y** (2016) The role of silicon in enhancing resistance to bacterial blight of hydroponic- and soil-cultured rice. *Sci. Rep.*, 6, 24640.
- Song AL, Li P, Li ZJ, Fan FL, Nikolic M, Liang YC** (2011) The alleviation of zinc toxicity by silicon is related to zinc transport and antioxidative reactions in rice. *Plant Soil*, 344, 319–333.
- Sulpice R, Pyl E, Ishihara H, Trenkamp S, Steinfath M, Witucka-Wall H, Gibon Y, Usadel B, Poree F, Piques MC, Korff MV, Steinhäuser MC, Keurentjes JJB, Guenther M, Hoehne M, Selbig J, Fernie AR, Altmann T** (2009) Starch as a major integrator in the regulation of plant growth. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 106, 10348–10353.
- Sun G, Zhao P, Zeng X** (2001) Influence of elevated atmospheric CO₂ concentration on photosynthesis and leaf nitrogen partition in process of photosynthetic carbon cycle in *Musa paradisiaca*. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 12(3), 429–434.
- Sun Y, Wu Lh, Li XY** (2016) Experimental determination of silicon isotope fractionation in rice. *PLoS One*, 11(12), e0168970.
- Swain R, Rout GR** (2018) Effect of silicon interaction with nutrients in rice. *J. Exp. Biol. Agric. Sci.*, 6(4), 717–731.
- Takahashi E, Ma JF, Miyake Y** (1990) The possibility of silicon as an essential element for higher plants. *Comm. Agric. Food Chem.*, 2(2), 99–122.
- Tamai K, Ma JF** (2008) Reexamination of silicon effects on rice growth and production under field conditions using a low silicon mutant. *Plant Soil*, 307, 21–27.
- Thorne SJ, Hartley SE, Maathuis FJM** (2020) Is silicon a panacea for alleviating drought and salt stress in crops? *Front. Plant Sci.*, 11, 1221.

- Tripathi DK, Sing, VP, Gangwar S, Prasad SM, Maurya JN, Chauhan DK** (2014) Role of silicon in enrichment of plant nutrients and protection from biotic and abiotic stresses. In: Improvement of crops in the era of climatic changes (ed.: Ahmad P, Wani M, Azooz M, Tran LS), pp. 39–56, Springer, New York.
- Tripathi DK, Singh S, Singh VP, Prasad SM, Dubey NK, Chauhan DK** (2017) Silicon nanoparticles more effectively alleviated UV-B stress than silicon in wheat (*Triticum aestivum*) seedlings. *Plant Physiol. Biochem.*, 110, 70–81.
- Tsujimoto, Muranaka S, Saito K, Asai H** (2014) Limited Si-nutrient status of rice plants in relation to plant-available Si of soils, nitrogen fertilizer application, and rice-growing environments across Sub-Saharan Africa. *Field Crops Res.*, 155, 1–9.
- Upadhyay RK** (2018) Oxidative injury and its detoxification in rice plants after submergence stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. Sect. B Biol. Sci.*, 88, 15–21.
- Valentini R, Epron D, De Angelis P, Matteucci G, Dreyer E** (1995) In situ estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant Cell Environ.*, 18, 631–640.
- Van Bockhaven J, Steppe K, Bauweraerts I, Kikuchi S, Asano T, Höfte M, De Vleeschauwer D** (2015) Primary metabolism moulds Si-induced resistance. *Mol. Plant Pathol.*, 16, 811–824.
- Velikova V, Yordanov I, Edreva A** (2000) Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants protective role of exogenous polyamines. *Plant Sci.*, 151, 59–66.
- Verma KK, Song XP, Tian DD, Singh M, Verma CL, Rajput VD, Singh RK, Mandzhieva SS, Minkina T, Sushkova SN** (2021) Investigation of defensive role of silicon during drought stress induced by irrigation capacity in sugarcane: physiological and biochemical characteristics. *ACS Omega*, 6(30), 19811–19821.
- Vinci G, Ruggieri R, Ruggeri M, Prencipe AS** (2023) rice production chain: environmental and social impact assessment—a review. *Agriculture*, 13, 340.
- Wang B, Zhou G, Guo S, Li X, Yuan J, Hu A** (2022) Improving nitrogen use efficiency in rice for sustainable agriculture: strategies and future perspectives. *Life*, 12(10), 1653.
- Wang M, Gao L, Dong S, Sun Y, Shen Q, Guo S** (2017) Role of silicon on plant–pathogen interactions. *Front. Plant Sci.*, 8, 701.
- Wang M, Wang R, Mur LAJ, Ruan J, Shen Q, Guo S** (2021) Functions of silicon in plant drought stress responses. *Hortic. Res.*, 8(1), 254.
- Wang S, Chen A, Xie K, Yang X, Luo Z, Chen J, Zeng D, Ren Y, Yang C, Wang L, Feng H, López-Arredondo L, Xu G** (2020) Functional analysis of the *OsNPF4.5* nitrate transporter reveals a conserved mycorrhizal pathway of nitrogen acquisition in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 117(28), 16649–16659.

Wang S, Zhou Y, Zhang X, Chen J, Xu D, Zhao X, Yu Y, Liu Y (2022) Nitrogen deficiency inhibits photosynthesis and growth in rice by downregulating photosynthetic gene expression and chlorophyll biosynthesis. *Front. Plant Sci.*, 13, 842858.

Wang X, Zhang GL, Huo ZY, Xiao YC, Xiong F, Zhang HC, Dai QG (2010) Effects of application of nitrogen combined with silicon on the photosynthesis and activities of nitrogen metabolic enzyme of rice leaf. *J. Yangzhou Univ. (Agric. Life Sci. Edition)*. 31(3), 44–49.

Wei HM, Tao WK, Zhou Y, Zhang T, Wang X, Liu M, Sun L, Yang S (2022) Panicle silicon fertilizer optimizes the absorption and distribution of mineral elements in rice (*Oryza sativa* L.) in coastal saline alkali soil to improve salt tolerance. *Acta Agron. Sin.* 49(5), 1339–1349.

Wongla W, Theerakulpisut P, Lontom W (2023) Exogenous silicon application promotes growth and alleviates drought and salt stresses of rice plants. *Acta Agrobotanica*, 76, 1–18.

Wu X, Yu Y, Baerson SR, Song Y, Liang G, Ding C, Niu J, Pan Z, Zeng R (2017) Interactions between nitrogen and silicon in rice and their effects on resistance toward the brown planthopper *Nilaparvata lugens*. *Front. Plant Sci.*, 8, 28.

Wu ZC, Liu S, Zhao J, Wang FH, Du YQ, Zou SM, Li HM, Wen D, Huang YD (2017) Comparative responses to silicon and selenium in relation to antioxidant enzyme system and the glutathione-ascorbate cycle in flowering Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *utilis*) under cadmium stress. *Environ. Exp. Bot.*, 133, 1–11.

Xiaochuang C, Chu Z, Chunquan Z, Junhua Z, Lianfeng Z, Lianghuan W, Qianyu J (2019) Variability of leaf photosynthetic characteristics in rice and its relationship with resistance to water stress under different nitrogen nutrition regimes. *Physiol. Plant.*, 167(4), 613–627.

Xu G, Fan X, Miller AJ (2012) Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 63(1), 153–182.

Xu Q, He H, He B, Li T, Liu Y, Zhu S, Zhang G (2022) Nitrogen allocation tradeoffs within-leaf between photosynthesis and high-temperature adaptation among different varieties of Pecan (*Carya illinoensis* [Wangenh.] K. Koch). *Plants*, 11, 2828.

Xue Y, Zhu S, Schultze-Kraft R, Liu G, Chen Z (2022) Dissection of crop metabolome responses to nitrogen, phosphorus, potassium, and other nutrient deficiencies. *Int. J. Mol. Sci.*, 23(16), 9079.

Yamaji N, Ma JF (2011) Further characterization of a rice silicon efflux transporter, *Lsi2*. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 57(2), 259–264.

Yamaji N, Mitani-Ueno N, Fujii T, Shinya T, Shao JF, Watanuki S, Saitoh Y, Ma JF (2024) Shoot-Silicon-Signal protein to regulate root silicon uptake in rice. *Nat. Commun.*, 27(15), 10712.

- Yamori W** (2014) Improving photosynthesis to increase food and fuel production by biotechnological strategies in crops. *Adv. Crop Sci. Tech.*, 2(2), 113.
- Yamori W** (2016) Photosynthetic response to fluctuating environments and photoprotective strategies under abiotic stress. *J. Plant Res.*, 129(3), 379–395.
- Yan G, Fan X, Peng M, Yin C, Xiao Z, Liang Y** (2020) Silicon improves rice salinity resistance by alleviating ionic toxicity and osmotic constraint in an organ-specific pattern *Front. Plant Sci.*, 11, 260.
- Yan Y, Ryu Y, Dechant B, Li B, Kim J** (2023) Dark respiration explains nocturnal stomatal conductance in rice regardless of drought and nutrient stress. *Plant Cell Environ.*, 46(12), 3748–3759.
- Yang S, Hao D, Jin M, Liu Z, Huang Y, Chen T, Su Y** (2020) Internal ammonium excess induces ROS-mediated reactions and causes carbon scarcity in rice. *BMC Plant Biol.*, 20, 143.
- Ye JY, Tian WH, Jin CW** (2022) Nitrogen in plants: from nutrition to the modulation of abiotic stress adaptation. *Stress Biology*, 2, 4.
- Yemm EW, Cocking EC Ricketts ER** (1955) The determination of amino-acids with ninhydrin. *Analyst*, 80, 209-214.
- Yi Y, Yano K** (2023) Nocturnal versus diurnal transpiration in rice plants: analysis of five genotypes grown under different atmospheric CO₂ and soil moisture conditions. *Agric. Water Manag.*, 286, 108397.
- Yogendra ND, Kumara BH, Chandrashekar N, Prakash NB, Anantha MS, Shashidhar HE** (2017) Real-time nitrogen management in aerobic rice by adopting leaf color chart (LCC) as influenced by silicon. *J. Plant Nutr.*, 40(9), 1277–1286.
- Yogendra ND, Kumara BH, Chandrashekar N, Prakash NB, Anantha MS, Jeyadeva HM** (2014) Effect of silicon on real time nitrogen management in a rice ecosystem. *Afr. J. Agric. Res.*, 9(9), 831–840.
- Zakari SA, Asad MAU, Han Z, Zhao Q, Cheng F** (2020) Relationship of nitrogen deficiency-induced leaf senescence with ROS generation and ABA concentration in rice flag leaves. *J. Plant Growth Regul.*, 39, 1503–1517.
- Zakari SA, Zaidi SHR, Sunusi M, Dauda KD** (2021) Nitrogen deficiency regulates premature senescence by modulating flag leaf function, ROS homeostasis, and intercellular sugar concentration in rice during grain filling. *J. Genet. Eng. Biotechnol.*, 19, 177.
- Zhang G, Cui Y, Ding X, Dai Q** (2013) Stimulation of phenolic metabolism by silicon contributes to rice resistance to sheath blight. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 176(1), 118–124.
- Zhang J, Wang Y, Liu X, Li Y, Zhao H, Wang Z, Chen R, Zhao L, Li G, Wang W** (2022) Transcriptomic and metabolomic analysis reveals that silicon improves rice adaptation to dry cultivation by enhancing flavonoid biosynthesis, osmoregulation, and photosynthesis. *Front. Plant Sci.*, 13, 967537.

Zhang WJ, Zhang XJ, Lang DY, Li M, Liu H, Zhang XH (2020) Silicon alleviates salt and drought stress of *Glycyrrhiza uralensis* plants by improving photosynthesis and water status. *Biol. Plant.*, 64(1), 302–313.

Zhao Y, Wang J, Li B, Zhang M, He Y, Liu C, Wang X (2021) Effects of nitrogen deficiency on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence in wheat leaves. *Agronomy*, 11(9), 1762.

Zhong C, Cao X, Hu J, Zhu L, Zhang J, Huang J, Jin Q (2017) Nitrogen metabolism in adaptation of photosynthesis to water stress in rice grown under different nitrogen levels. *Front. Plant Sci.*, 8, 1079.

Zhong C, Jian SF, Huang J, Jin QY, Cao XC (2019) Trade-off of within-leaf nitrogen allocation between photosynthetic nitrogen-use efficiency and water deficit stress acclimation in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol. Biochem.*, 135, 41-50.

Zhu L, Wang X, Chen J (2016). Rapid determination of nitrate and nitrite in vegetables by UV spectrophotometry. *Food Chem.*, 210, 355–360.

FIGURAS E TABELAS

Tabela 01: Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001) para os efeitos genótipo de arroz (Ge), doses de nitrogênio (N) e silício (Si), e suas interações, para parâmetros: altura; comprimento raízes; número de perfilhos; taxa de crescimento relativo, TCR; área foliar; área foliar específica; área de superfície, diâmetro e volume de raízes; biomassa total; fração de massa de raízes, FMR; fração de massa de colmo, FMC; fração de massa de folhas, FMF; número de panículas; porcentagem de panículas cheias; número de grãos; massa de grãos; porcentagem grãos cheios; massa de grãos cheios; massa de mil grãos; índice de colheita.

	Ge	N	Si	Ge * N	Ge * Si	N * Si	Ge * N * Si
SPAD	**	***	***	ns	***	**	ns
N foliar	***	***	ns	***	***	ns	**
NO ₃ ⁻ raízes	ns	ns	*	**	ns	ns	*
NO ₃ ⁻ folhas	ns	*	**	ns	ns	ns	ns
Comprimento raízes	ns	***	**	ns	ns	ns	ns
Número de perfilhos	ns	***	*	ns	ns	ns	ns
TCR	ns	***	***	*	**	ns	ns
Área foliar	ns	***	***	ns	ns	**	ns
Área foliar específica	*	ns	***	**	ns	ns	ns
Área de superfície de raízes	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Diâmetro de raízes	ns	***	***	ns	ns	***	ns
Volume de raízes	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
Biomassa total	*	***	***	ns	***	***	*
FMR	*	ns	***	ns	ns	**	ns
FMC	*	ns	*	ns	ns	**	ns
FMF	ns	***	***	ns	ns	***	*
Número de panículas	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns
Porcentagem de panículas cheias	*	***	***	ns	**	ns	ns
Número de grãos	**	***	***	ns	*	***	ns
Massa de grãos	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Porcentagem grãos cheios	ns	***	***	ns	ns	ns	*
Massa de grãos cheios	*	***	***	ns	*	ns	ns
Massa de mil grãos	***	***	***	ns	**	ns	ns
Índice de colheita	*	**	***	**	ns	ns	ns

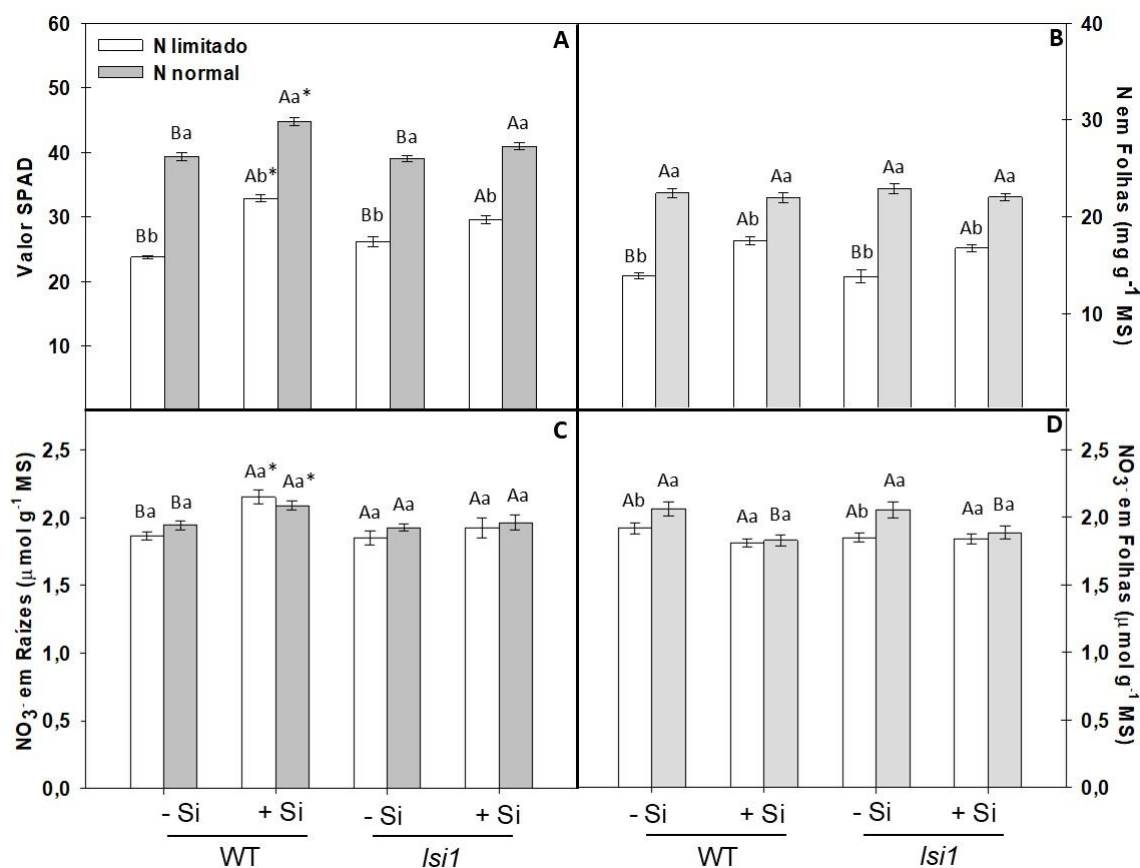


Figura 01: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal barras, cinzas) sobre o índice SPAD (A), N total em folhas (B), nitrato (NO₃⁻) em raízes (C) e folhas (D), de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

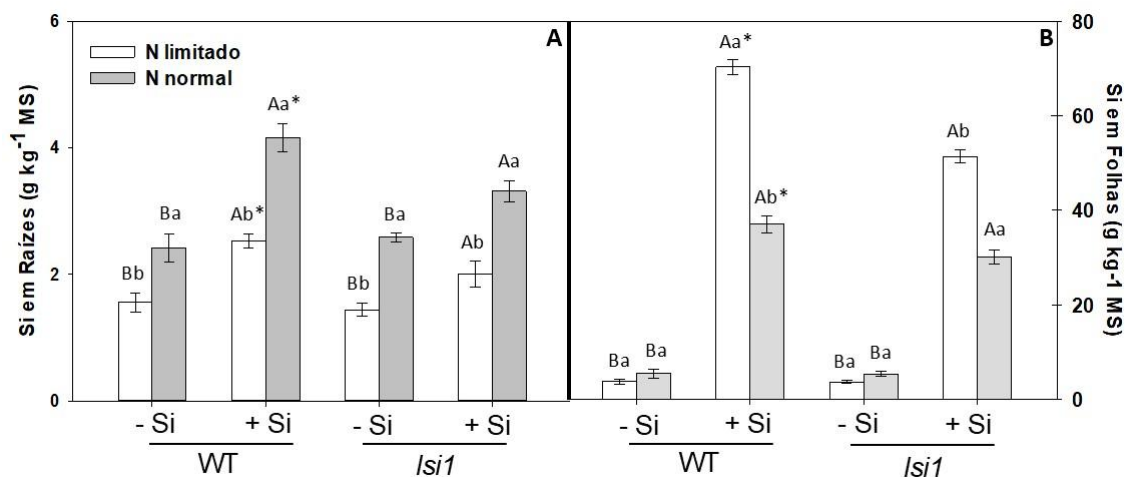


Figura 02: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre o conteúdo de Silício, Si em raízes (A) e folhas (B) em dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

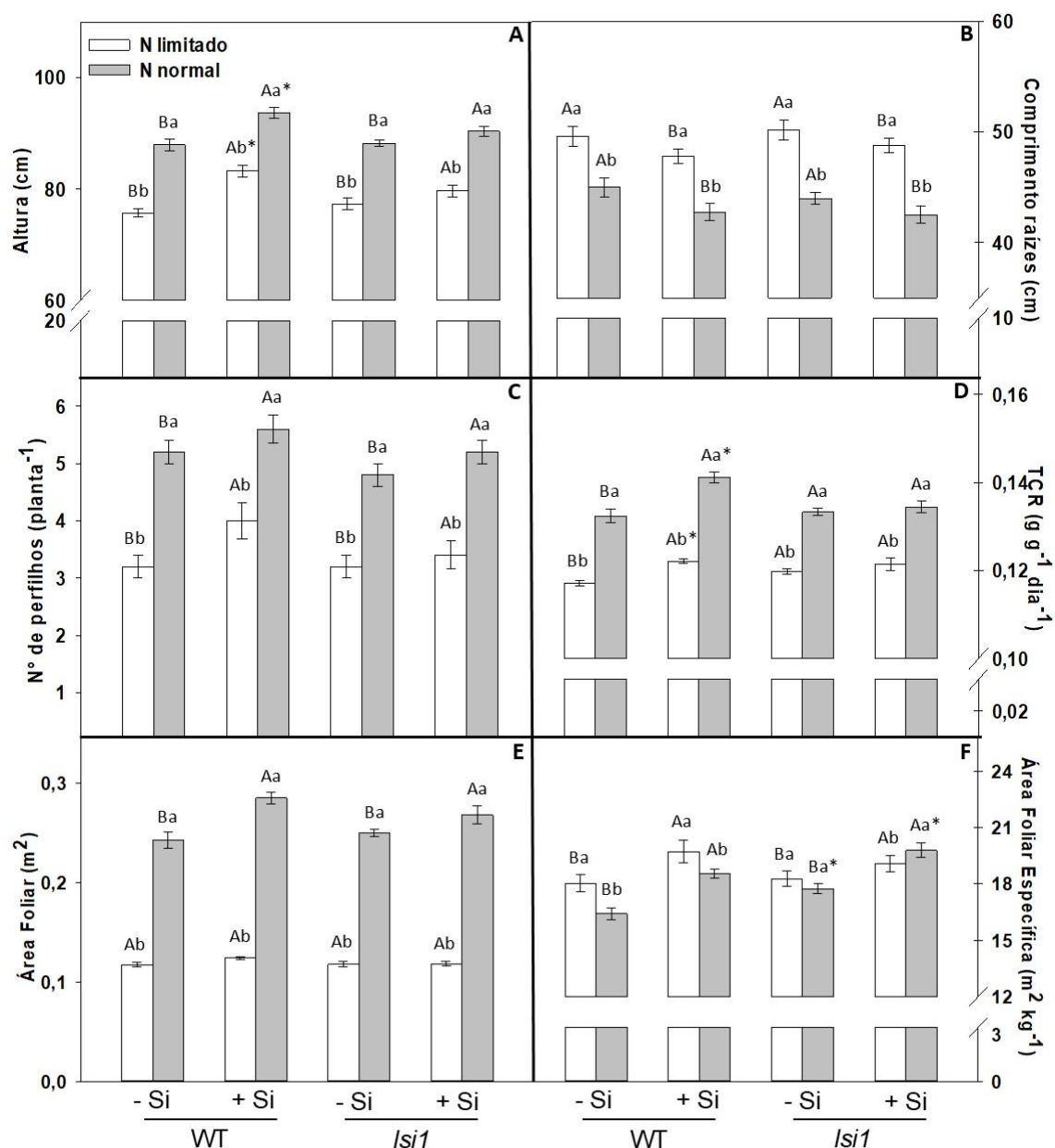


Figura 03: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a altura (A), comprimento de raízes (B), número de perfilhos (C), taxa de crescimento relativo, TCR (D), área foliar (E) e área foliar específica (F) de dois genótipos de arroz, cv. 'Oochikara' (WT) e seu mutante defeutivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

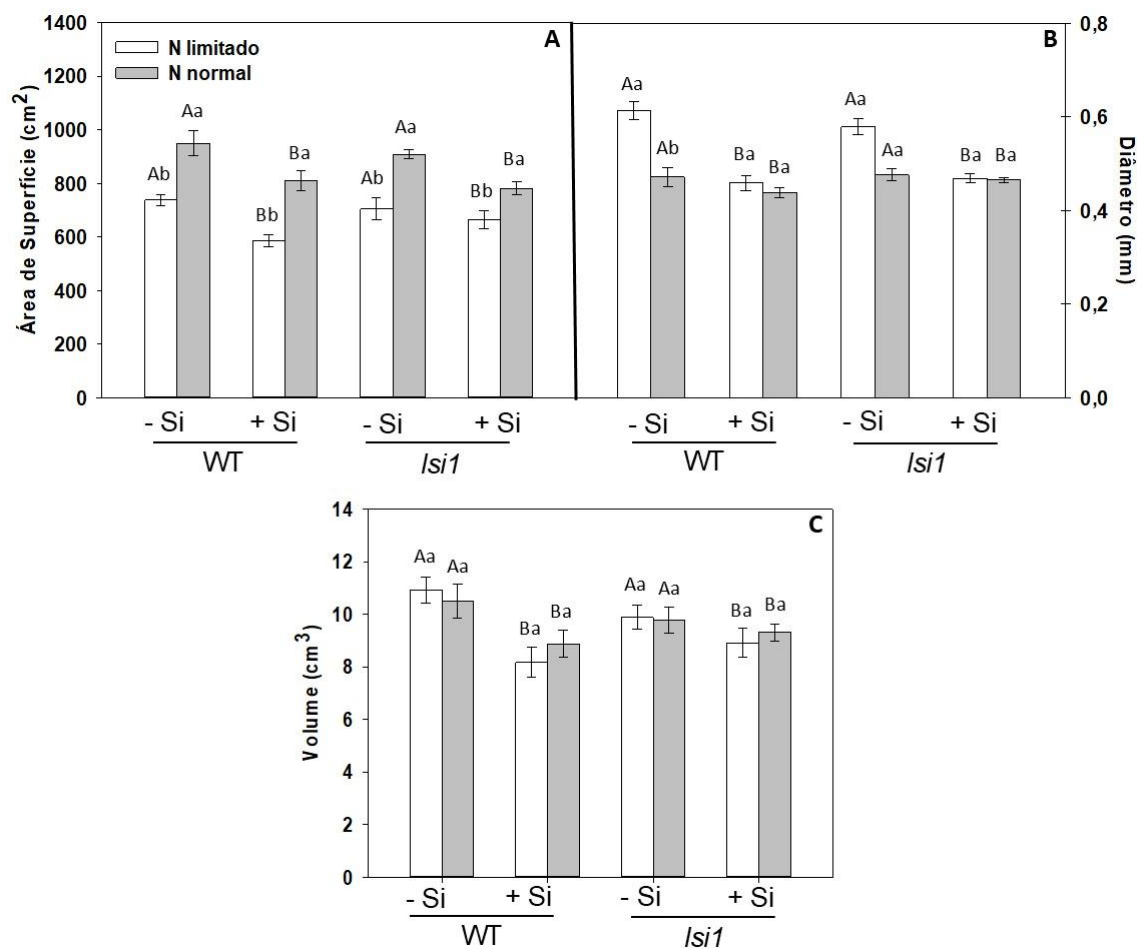


Figura 04: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a área de superfície (A), diâmetro (B) e volume de raízes (C) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defeutivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

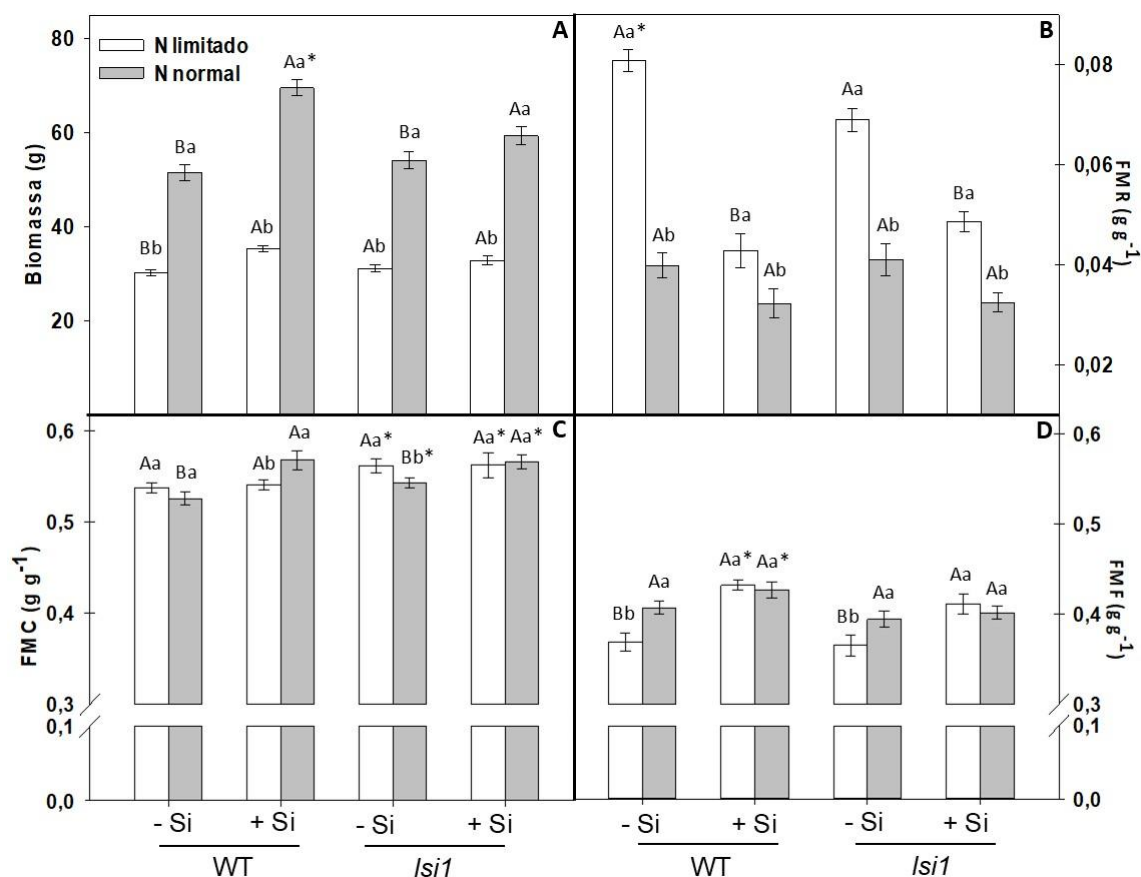


Figura 05: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a biomassa (A), fração de massa de raízes, FMR (B), fração de massa de colmo, FMC (C) e fração de massa de folhas, FMF (D) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

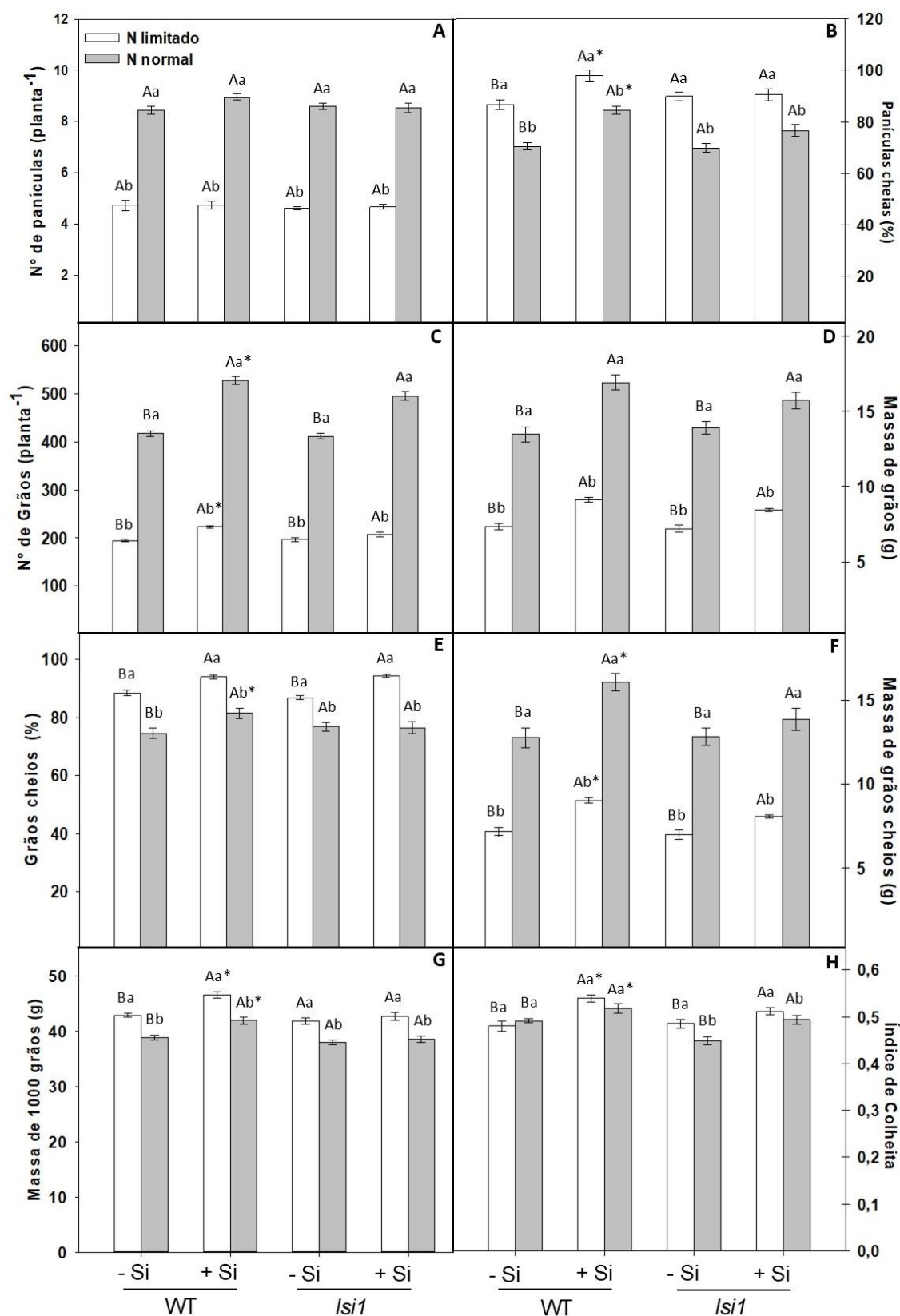


Figura 06: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre o número de panículas (A), porcentagem de panículas cheias (B), número de grãos (C), massa de

grãos (D), porcentagem grãos cheios (E), massa de grãos cheios (F), massa de mil grãos (G) e índice de colheita (H) de dois genótipos de arroz, cv. 'Oochikara' (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

Tabela 02: Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001) para os efeitos genótipo de arroz (Ge), doses de nitrogênio (N) e silício (Si), e suas interações, para parâmetros: taxa assimilação líquida de CO₂, A ; condutância estomática, g_s ; concentração intercelular de CO₂, C_i ; transpiração, E ; taxa de transporte de elétrons, J ; eficiência máxima do fotossistema II, F_v/F_m ; taxa respiratória no escuro, R_{dia} ; taxa fotorrespiratória, T_f ; taxa fotossintética bruta, A_g ; condutância mesofilica, g_m ; concentração cloroplastídica de CO₂, C_c ; g_m/g_s ; $C_i - C_c$; velocidade máxima de carboxilação em base C_c , $V_{cmax\_C_c}$; taxa máxima de transporte de elétrons em base C_c , $J_{max\_C_c}$; limitações estomáticas, L_e ; limitações mesofílicas, L_m ; limitações bioquímicas, L_b ; taxa assimilação líquida de CO₂ máxima, A_{max} ; rendimento quântico do fotossistema II, Φ ; ponto de compensação luminoso, PCL; ponto de saturação luminoso, PSL; atividade da RUBISCO; composição isotópica de carbono, $\delta^{13}C$.

	Ge	N	Si	Ge * N	Ge * Si	N * Si	Ge * N * Si
A	**	***	***	ns	ns	ns	ns
g_s	ns	*	***	ns	ns	ns	ns
C_i	**	***	***	ns	ns	*	ns
E	ns	***	**	ns	ns	ns	ns
ETR	ns	***	**	ns	ns	ns	ns
F_v/F_m	ns	***	**	*	ns	***	ns
R_{dia}	*	***	***	ns	**	ns	ns
T_f	**	***	***	ns	ns	ns	ns
A_g	**	***	**	ns	ns	*	ns
g_m	**	***	***	ns	ns	*	ns
C_c	***	***	***	**	**	**	ns
g_m/g_s	***	***	***	ns	**	ns	**
$C_i - C_c$	***	***	***	ns	ns	***	ns
$J_{max\_C_i}$	***	***	***	ns	ns	ns	ns
$J_{max\_C_c}$	***	***	***	ns	ns	ns	ns
L_e	**	***	***	ns	*	**	ns
L_m	*	***	***	ns	ns	*	**
L_b	ns	***	***	ns	ns	ns	***
A_{max}	*	***	**	ns	*	ns	ns
Φ	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
PCL	ns	ns	***	ns	ns	*	ns
PSL	**	***	***	ns	*	ns	ns
Atividade inicial RuBisCO	*	***	***	***	ns	***	ns
Atividade total RuBisCO	*	***	***	ns	*	ns	ns
Ativação da RuBisCO	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns
$\delta^{13}C$	***	***	***	ns	**	*	ns

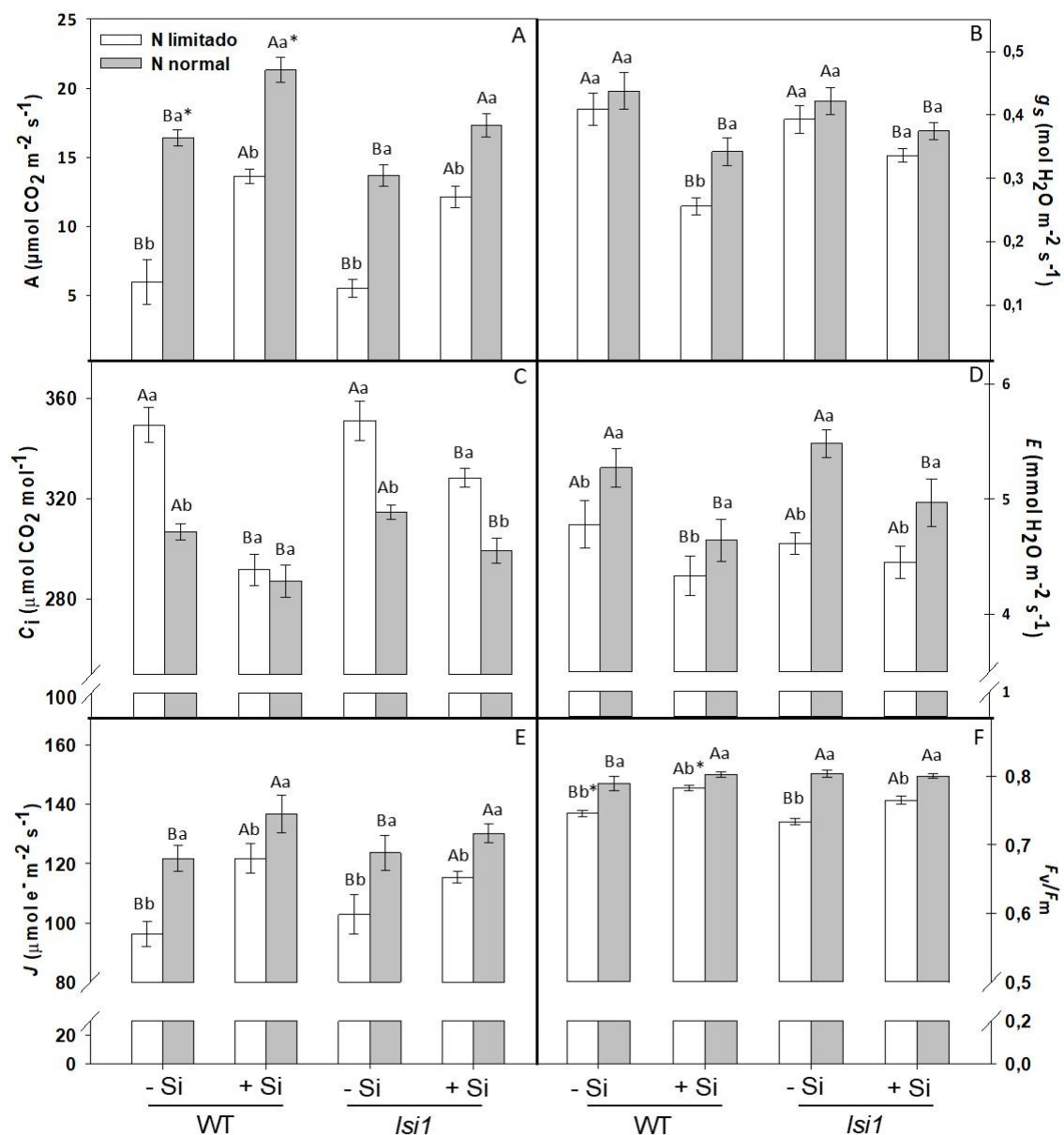


Figura 07: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a taxa assimilação líquida de CO₂, A (A), condutância estomática, g_s (B), concentração intercelular de CO₂, C_i (C), transpiração, E (D), taxa de transporte de elétrons, J (E) e eficiência máxima do fotossistema II, F_v/F_m (F) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defeitivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

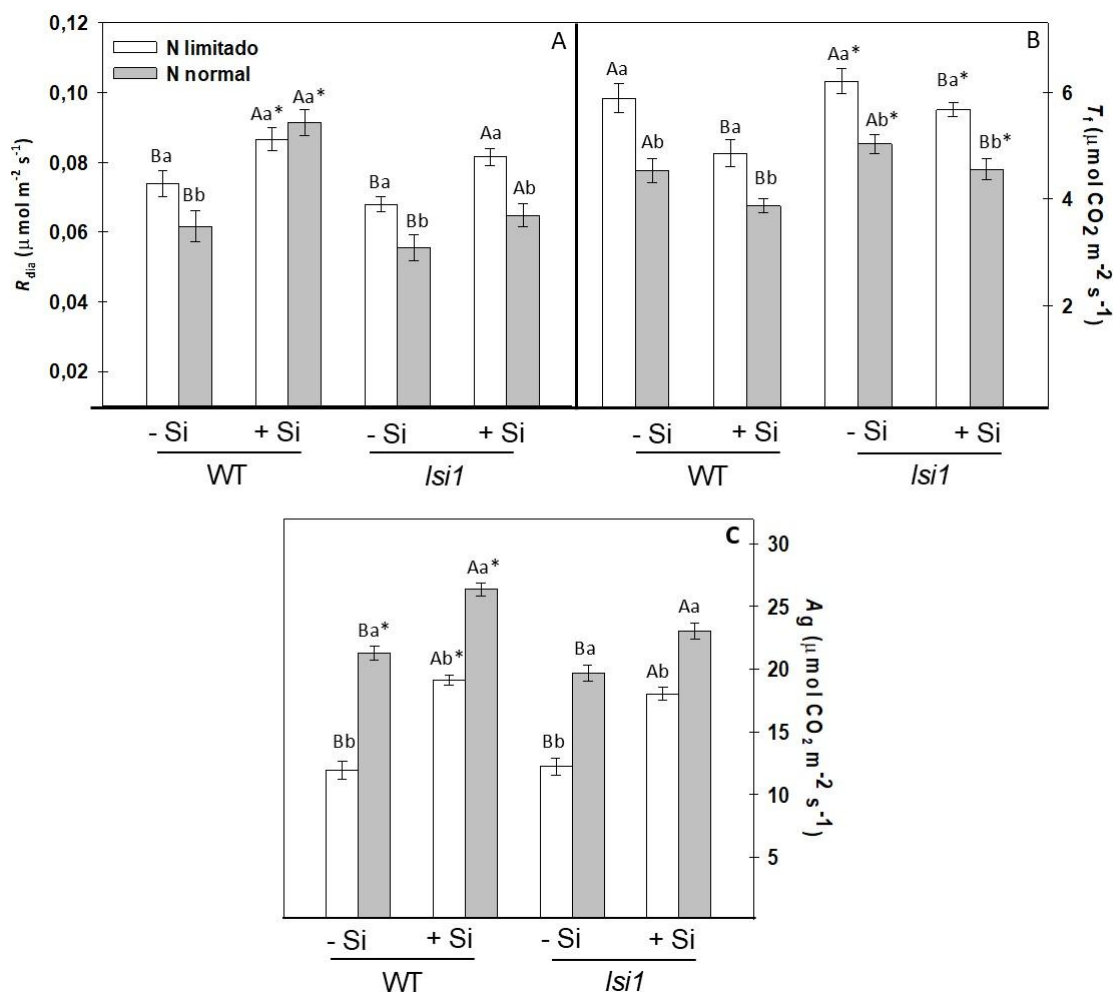


Figura 08: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a taxa respiratória no dia, R_{dia} (A), fotorrespiração, T_r (B) e taxa fotossintética bruta, A_g (C) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

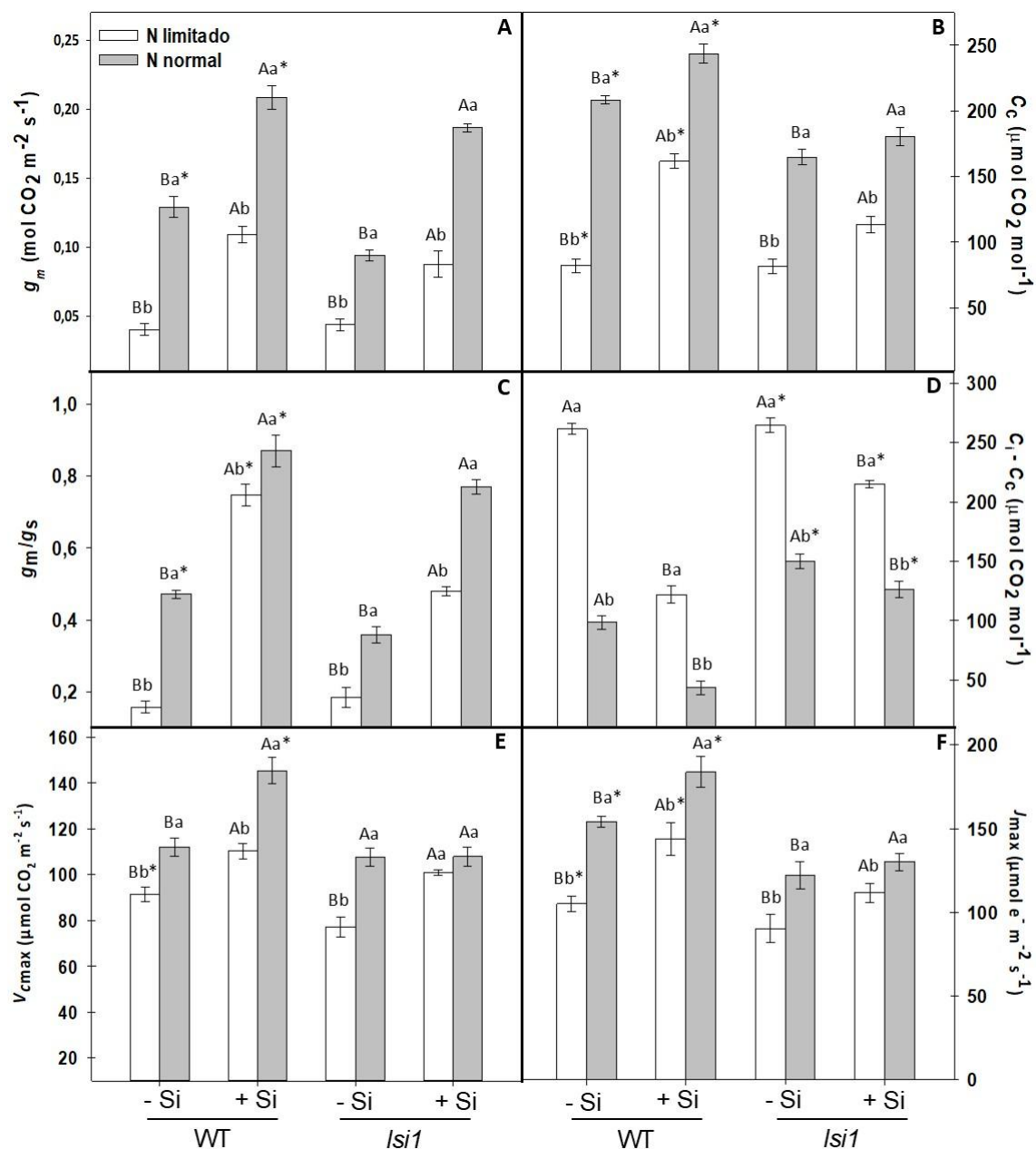


Figura 09: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a condutância mesofílica, g_m (A), concentração cloroplastídica de CO₂, C_c (B), g_m/g_s (C), $C_i - C_c$ (D), velocidade máxima de carboxilação em base C_c , $V_{cmax\_C_c}$ (E), taxa máxima de transporte de elétrons em base C_c , $J_{max\_C_c}$ (F) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e mutante para silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

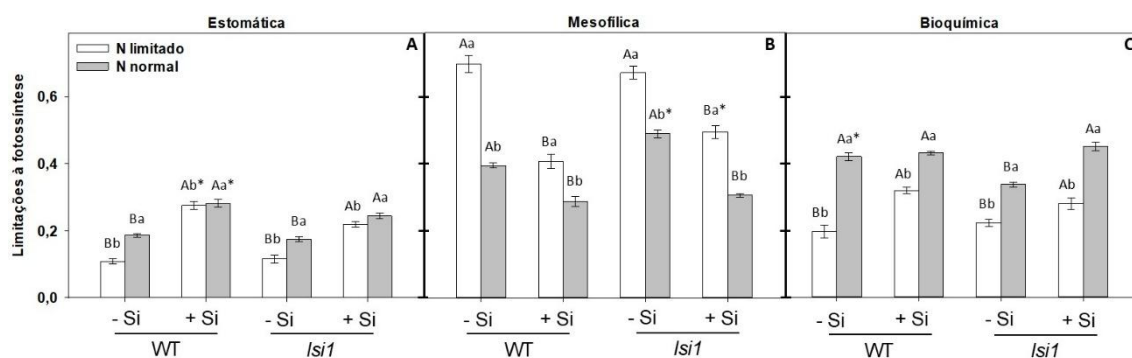


Figura 10: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de Nitrogênio, N (Redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre as limitações estomáticas (A), mesofilicas (B) e bioquímicas (C), de dois genótipos de arroz, cv. 'Oochikara' (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

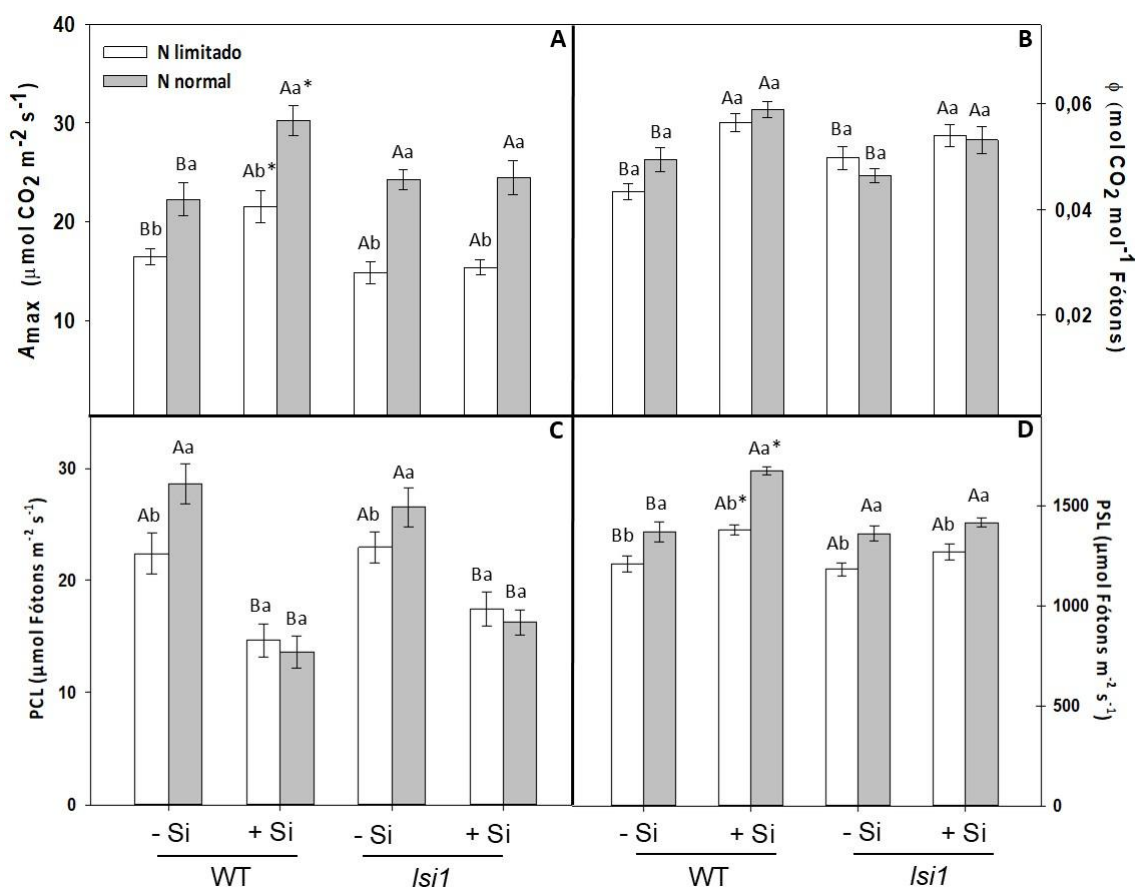


Figura 11: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a taxa assimilação líquida de CO₂ máxima, $A_{\max}$ (A), rendimento quântico do fotossistema II, Φ (B), ponto de compensação luminoso, PCL (C) e ponto de saturação luminoso, PSL (D) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

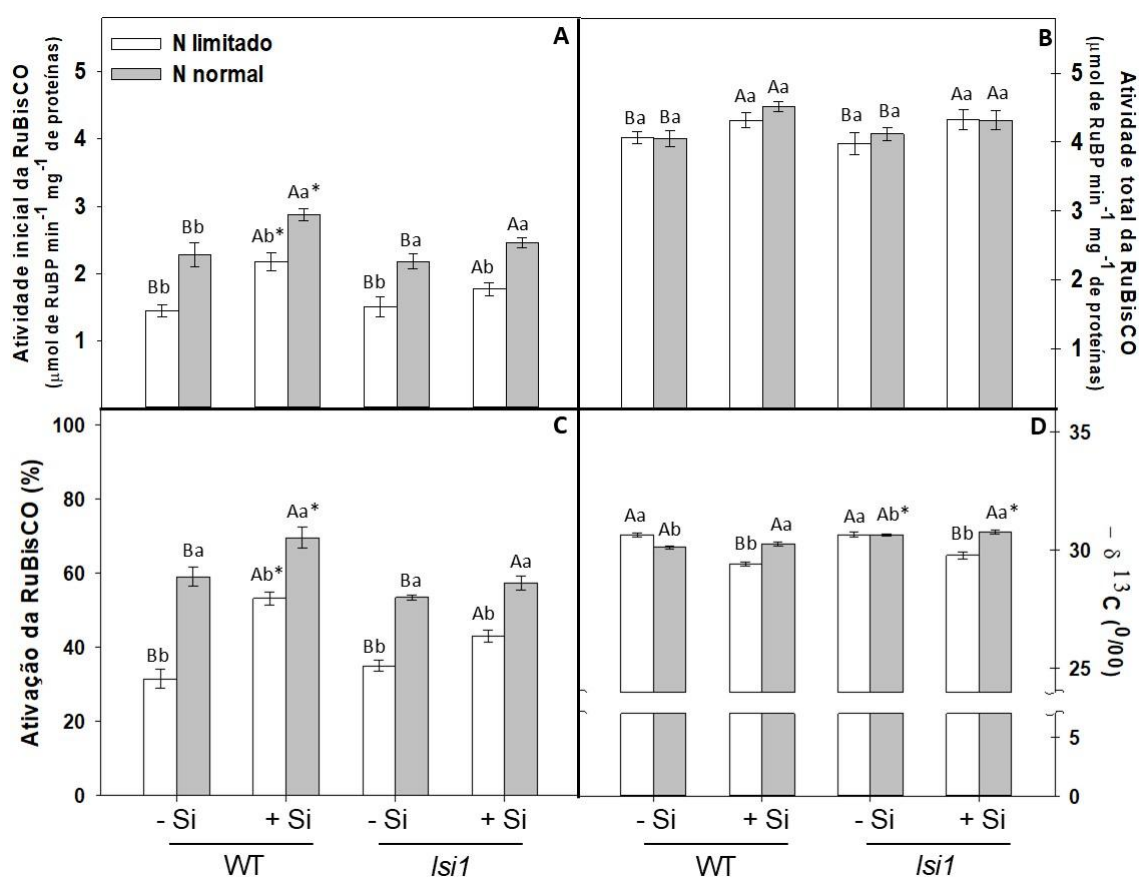


Figura 12: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a atividade inicial (A), atividade total (B) e ativação da RuBisCO (C), e composição isotópica de carbono, $\delta^{13}\text{C}$ (D) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo

nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

Tabela 03: Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$) para os efeitos genótipo de arroz (Ge), doses de nitrogênio (N) e silício (Si), e suas interações, para parâmetros: transpiração manhã, $T_{\text{manhã}}$; transpiração tarde, T_{tarde} ; transpiração noite, T_{noite} ; transpiração cumulativa, $T_{\text{cumulativa}}$; condutância mínima cuticular, g_{min} ; eficiência do uso de água, EUA; produtividade hídrica; eficiência do uso de nitrogênio, EUN; eficiência fotossintética do uso de N, EFUN; N alocado nos sistemas de carboxilação, N_C ; bioenergética, N_B ; coletor de luz, N_L ; fotossintético, N_F ; respiratório, N_R ; outros sistemas, N_O .

	Ge	N	Si	Ge * N	Ge * Si	N * Si	Ge * N * Si
$T_{\text{manhã}}$	***	***	***	ns	ns	ns	ns
T_{tarde}	ns	**	***	ns	ns	ns	ns
T_{noite}	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
$T_{\text{cumulativa}}$	**	***	***	ns	ns	ns	ns
g_{min}	*	***	***	ns	**	***	ns
EUA	ns	***	***	ns	*	*	ns
Produtividade hídrica	ns	ns	***	ns	*	ns	ns
EUN	ns	***	***	ns	**	ns	ns
EFUN	***	ns	***	ns	***	*	ns
N_C	***	***	***	***	***	***	***
N_B	***	ns	***	*	***	*	*
N_L	*	***	***	***	***	**	ns
N_F	***	***	***	***	***	***	***
N_R	***	**	***	ns	***	ns	**
N_O	***	***	***	***	***	***	***

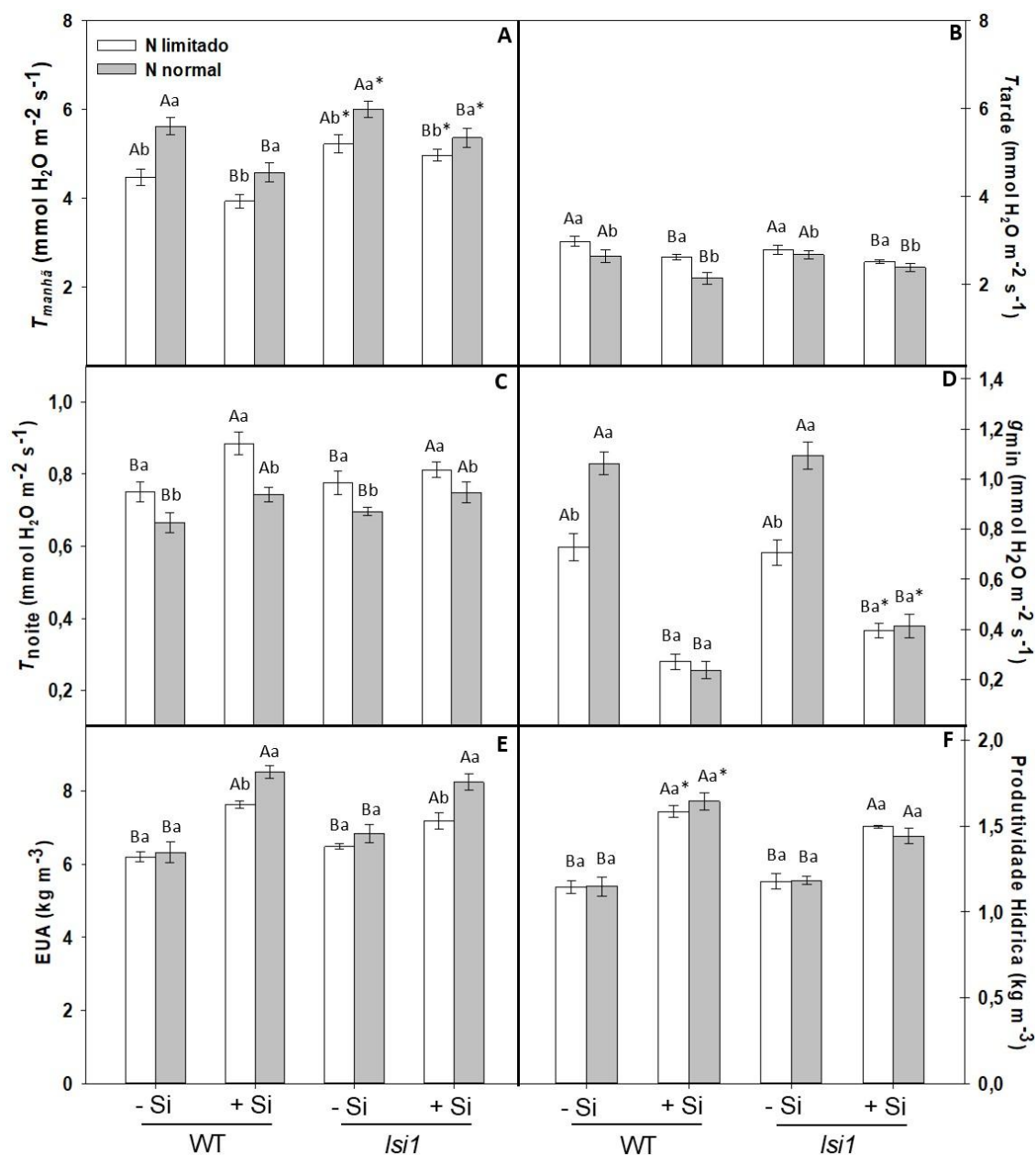


Figura 13: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a transpiração manhã, $T_{manhã}$ (A), transpiração tarde, T_{tarde} (B), transpiração noite, T_{noite} (C), condutância mínima cuticular, g_{min} (D), eficiência do uso de água, EUA (E) e produtividade hídrica (F) de dois genótipos de arroz, cv. 'Oochikara' (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

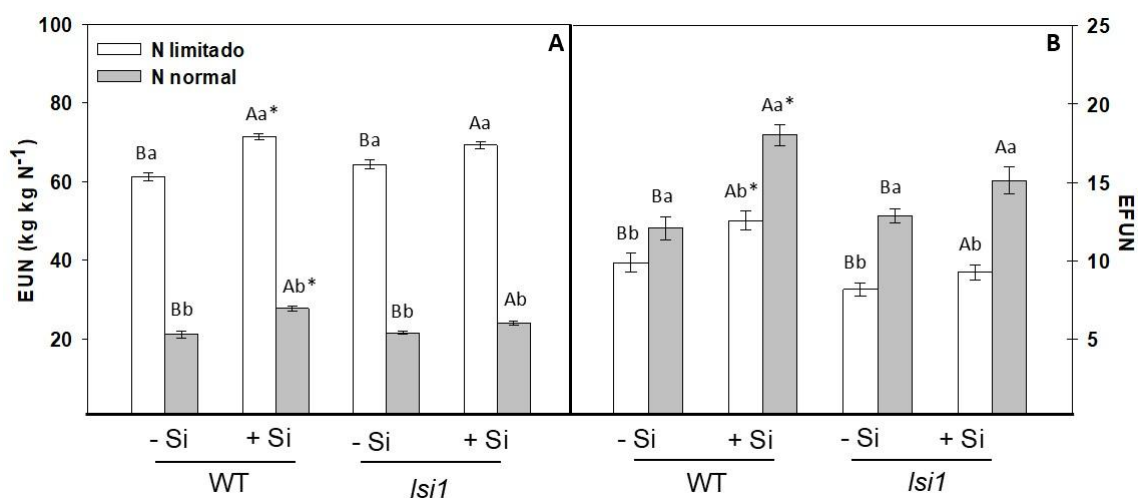


Figura 14: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a eficiência do uso de N, EUN (A) e eficiência fotossintética do uso de N, EFUN (B), de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

Tabela 04: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de N, sobre o N alocado nos sistemas de carboxilação, bioenergética, coletor de luz, fotossintético, respiratório e outros sistemas, de dois genótipos de arroz, cv. ‘*Oochikara*’ (WT) e seu mutante defeutivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

Parâmetros	WT				<i>lsi1</i>			
	- Si		+ Si		- Si		+ Si	
	N limitado	N normal	N limitado	N normal	N limitado	N normal	N limitado	N normal
N_C	33,0±0,6 Ba*	22,7±0,8 Bb*	38,4±0,9 Aa*	41,9±1,7 Ab*	26,3±1,5 Ba	20,5±0,7 Ab	29,3±1,7 Aa	22,10±0,8 Ab
N_B	6,0±0,3 Ba*	5,3±0,3 Ba*	7,8±0,2 Ab*	9,4±0,6 Aa*	5,4±0,5 Aa	4,3±0,3 Ab	5,3±0,5 Aa	4,3±0,1 Ab
N_L	10,3±0,7 Bb	14,4±0,7 Ba	15,4±0,5 Aa*	23,2±1,2 Ab*	16,5±0,7 Aa*	13,9±0,6 Bb*	12,9±0,6 Aa	15,5±0,8 Ab
N_F	48,8±0,7 Ba	42,3±0,6 Bb*	61,0±0,2 Ab*	74,7±1,4 Aa*	47,6±0,8 Aa	38,7±0,5 Ab	48,7±1,1 Aa	41,5±0,2 Ab
N_R	5,2±0,2 Ba*	3,9±0,2 Bb	6,3±0,2 Aa*	6,8±0,3 Aa*	4,3±0,3 Aa	3,5±0,2 Ab	4,8±0,3 Aa	3,6±0,1 Ab
N_O	46,0±0,8 Ab	53,8±0,8 Aa	32,7±0,3 Ba	18,6±1,0 Bb	48,1±0,4 Ab	57,7±0,7 Ba*	46,5±1,1Ab*	54,9±0,3Aa*

Tabela 05: Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001) para os efeitos genótipo de arroz (Ge), doses de nitrogênio (N) e silício (Si), e suas interações, para parâmetros: clorofilas totais; carotenoides; razão Chl a e Chl b; razão clorofilas e carotenoides; razão clorofilas e N foliar; glicose, frutose, sacarose e amido em raízes, folhas e grãos; aminoácidos em raízes, folhas e grãos; compostos fenólicos em raízes e folhas; proteínas em raízes e folhas; albumina; globulina; prolamina; glutelina; proteínas totais em grãos.

	Ge	N	Si	Ge * N	Ge * Si	N * Si	Ge * N * Si
Clorofilas totais	ns	***	***	ns	***	ns	*
Carotenoides	ns	***	**	*	*	ns	ns
Chl a / Chl b	ns	*	***	ns	ns	ns	ns
Clorofilas / carotenoides	***	***	*	ns	ns	ns	*
Clorofilas / N	**	***	***	***	ns	ns	ns
Glicose em raízes	***	*	*	ns	ns	**	ns
Frutose em raízes	***	ns	ns	ns	ns	*	ns
Sacarose em raízes	***	**	**	***	ns	ns	ns
Amido em raízes	ns	ns	**	ns	ns	ns	*
Glicose em folhas	ns	*	ns	*	ns	**	ns
Frutose em folhas	ns	***	***	ns	ns	**	ns
Sacarose em folhas	ns	*	**	***	**	ns	ns
Amido em folhas	***	***	***	ns	***	ns	*
Glicose em grãos	***	ns	ns	**	ns	ns	*
Frutose em grãos	**	ns	*	ns	ns	***	***
Sacarose em grãos	ns	**	***	**	***	ns	ns
Amido em grãos	***	ns	**	ns	**	ns	ns
Aminoácidos raízes	***	***	**	ns	ns	***	ns
Aminoácidos folhas	**	ns	***	***	ns	ns	**
Aminoácidos grãos	*	ns	***	***	ns	*	*
Compostos fenólicos em raízes	***	***	***	***	ns	ns	ns
Compostos fenólicos em folhas	ns	ns	***	*	*	ns	ns
Proteínas em raízes	***	***	***	ns	*	*	***
Proteínas em folhas	ns	***	ns	ns	ns	**	ns
Albumina em grãos	***	**	***	ns	*	***	ns
Globulina em grãos	ns	***	***	ns	ns	**	ns
Prolamina em grãos	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
Glutelina em grãos	*	***	***	**	ns	***	ns
Proteínas totais em grãos	***	***	***	ns	***	ns	ns

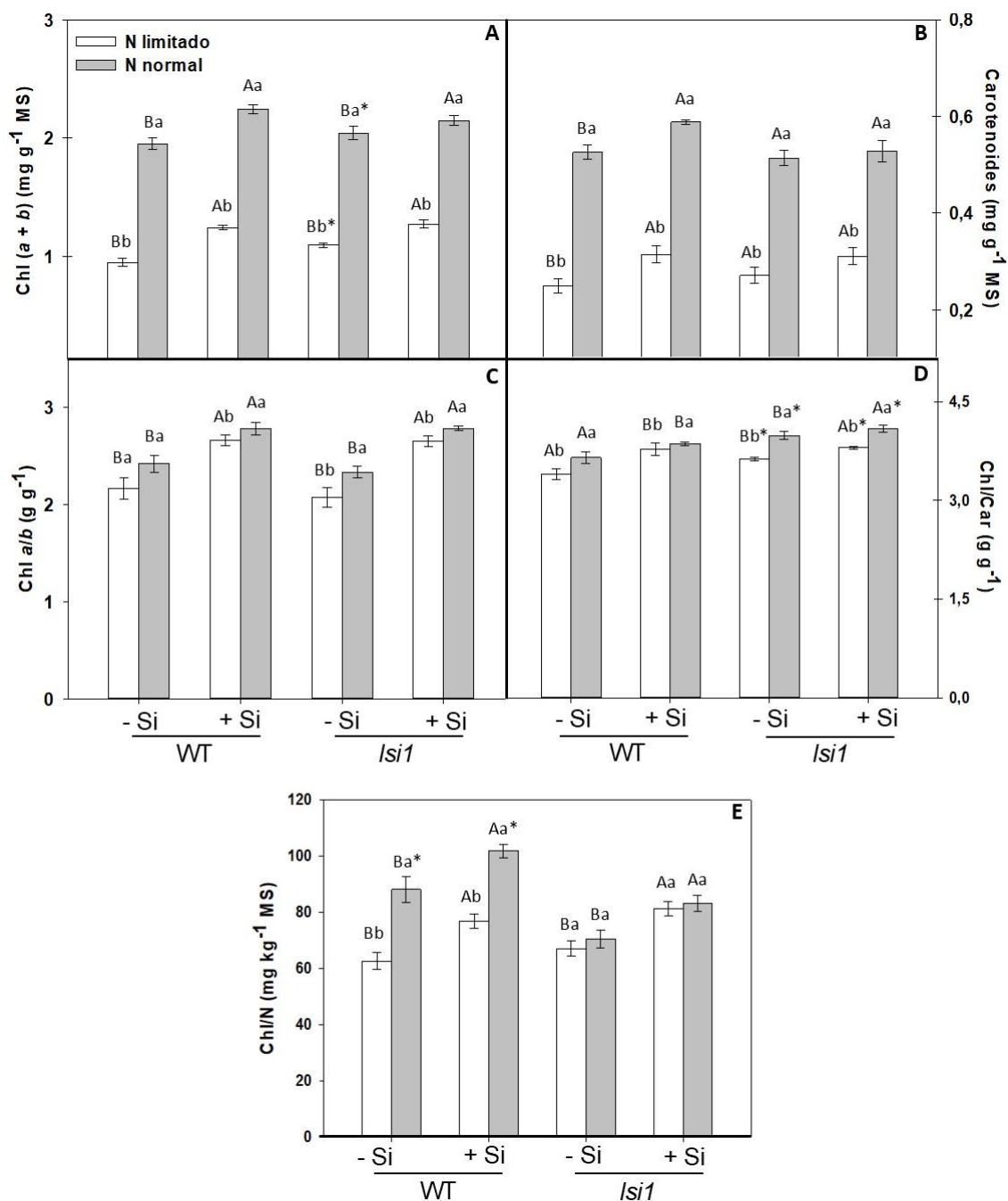


Figura 15: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre as clorofilas totais (A), carotenoides (B), razão Chl *a* / *b* (C), razão clorofilas totais / carotenoides (D), razão clorofilas totais / N foliar (E), de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e mutante para silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

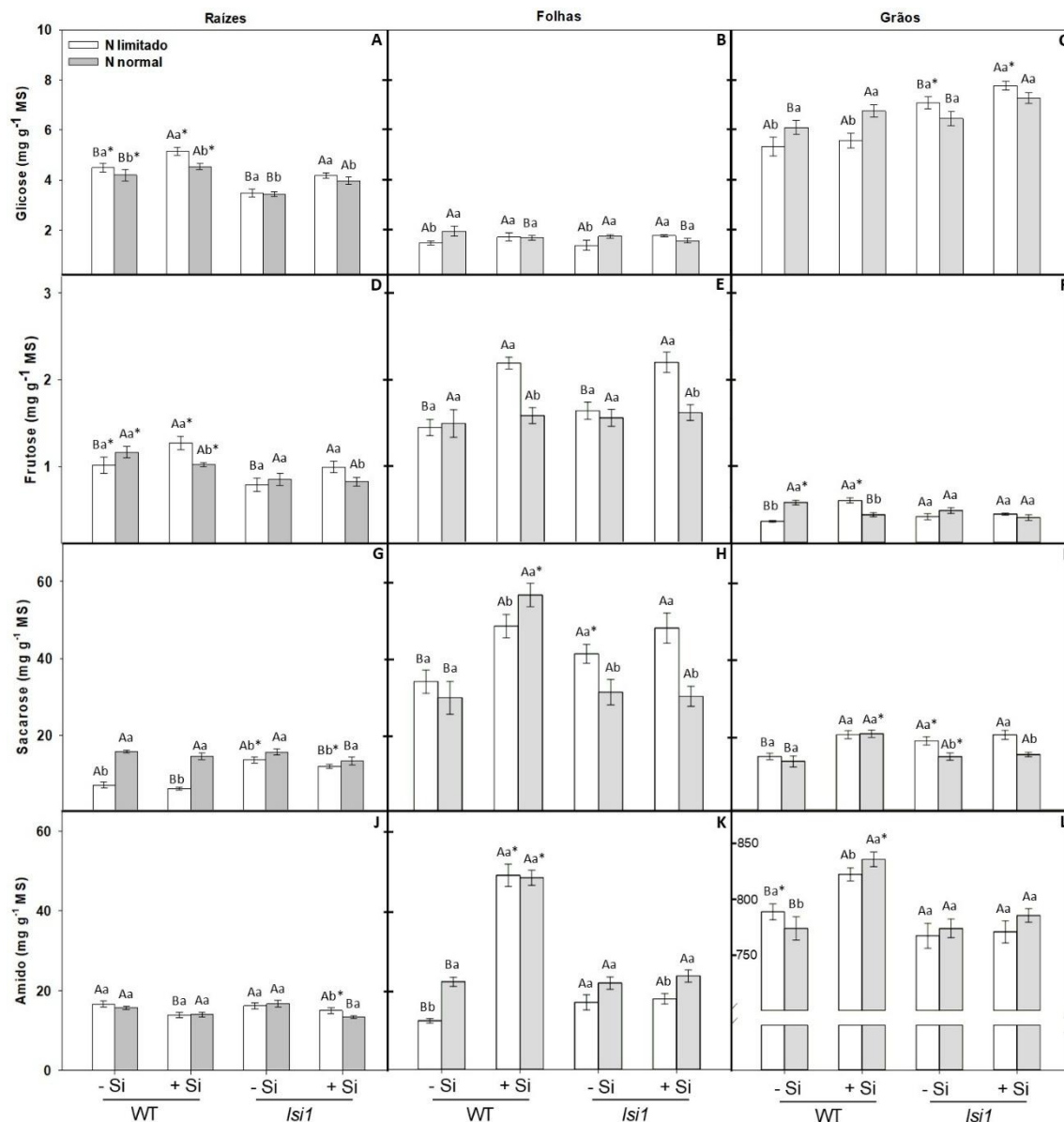


Figura 16: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) nas concentrações de carboidratos em raízes, folhas e grãos de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Glicose (A-C), frutose (D-F), sacarose (G-I) e amido (J-L). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

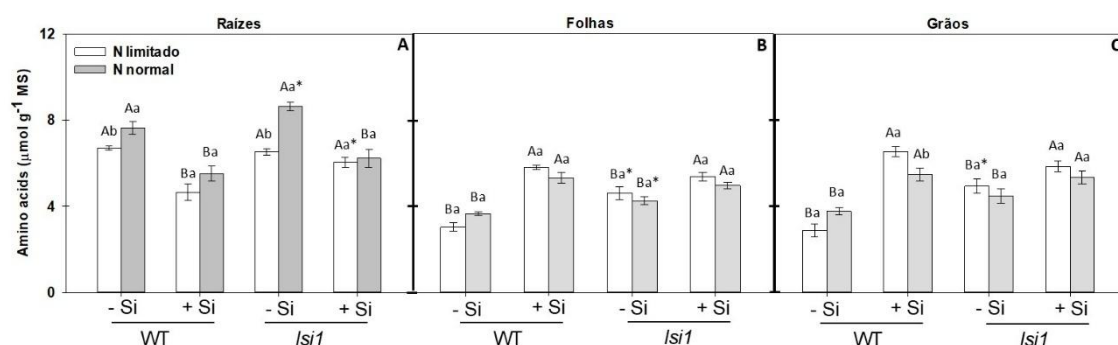


Figura 17: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre os aminoácidos em raízes (A), folhas (B) e grãos (C) de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

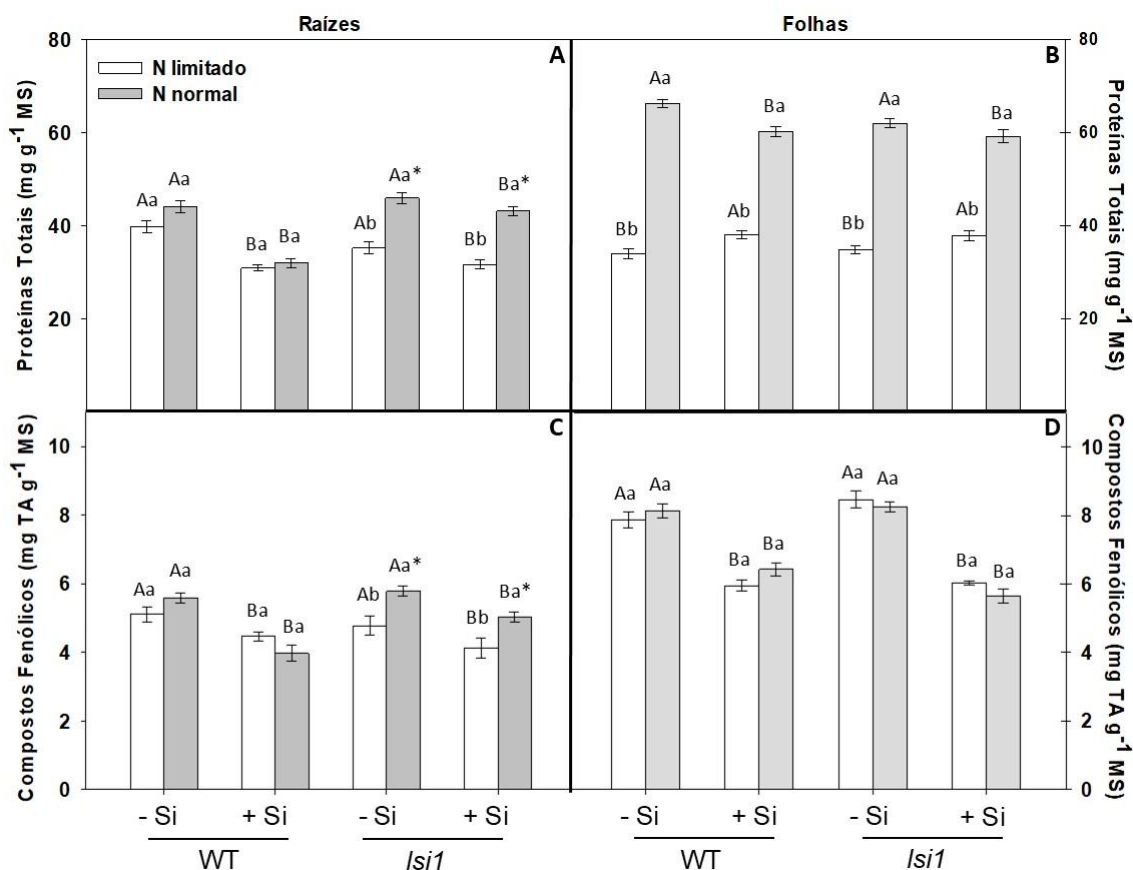


Figura 18: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre as proteínas totais em raízes (A) e folhas (B); e compostos fenólicos totais em raízes (C) e folhas (D), de dois genótipos de arroz, cv. 'Oochikara' (WT) e seu mutante defeutivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

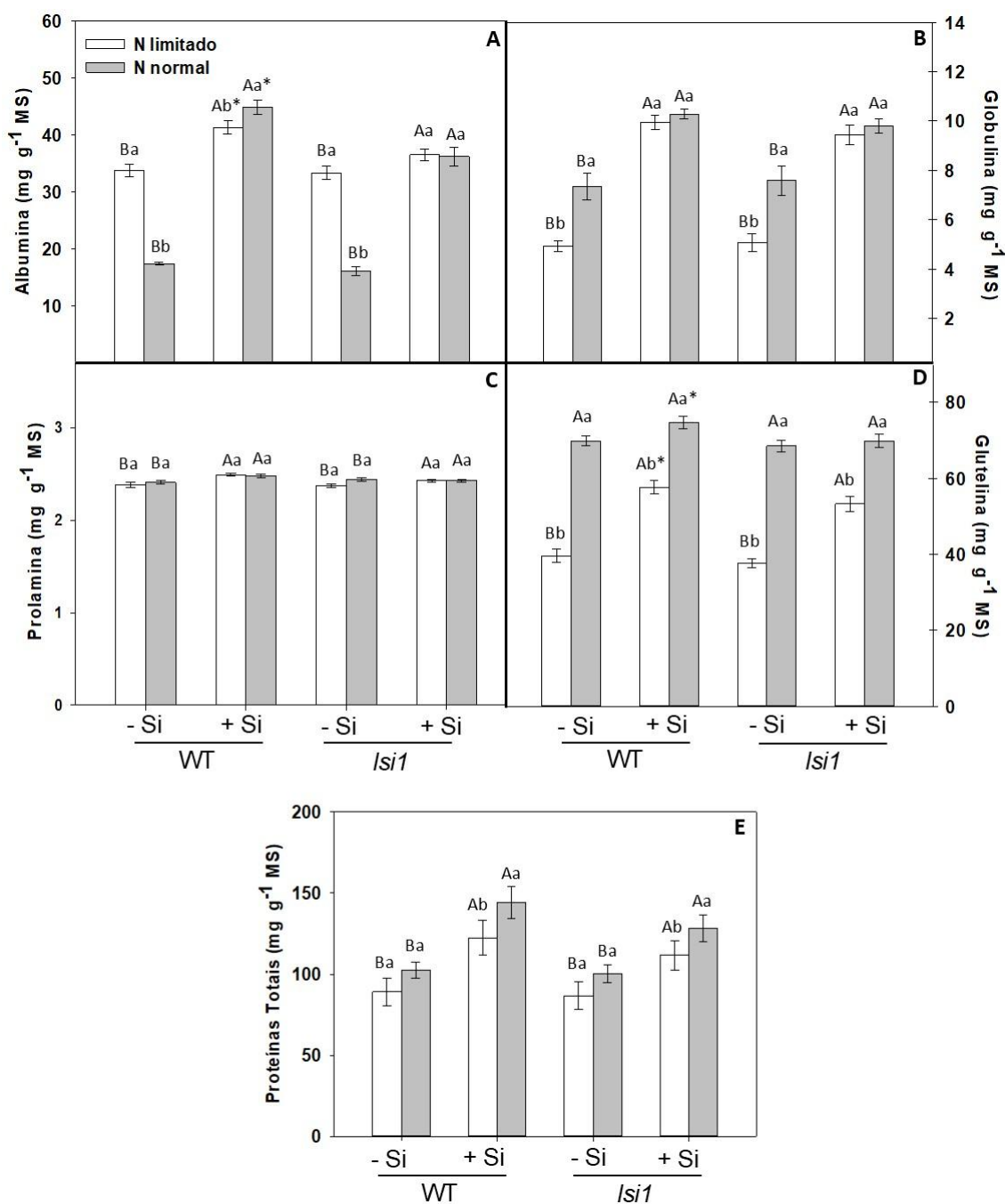


Figura 19: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre o teor de albumina (A), globulina (B), prolamina (C), glutelina (D) e proteínas totais (F) em grãos de dois genótipos de arroz, cv. 'Oochikara' (WT) e mutante defeitivo silício (*lsi1*). As médias seguidas por uma letra maiúscula diferente diferem significativamente entre os tratamentos de silício dentro de um mesmo nível de N e genótipo; as médias seguidas por uma letra minúscula diferente diferem significativamente entre os tratamentos de N de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando mostrados, indicam diferenças entre genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

Tabela 06: Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001) para os efeitos genótipo de arroz (Ge), doses de nitrogênio (N) e silício (Si) e suas interações em conteúdo relativo de metabólitos em raízes.

	Ge	N	Si	Ge *N	Ge * Si	N * Si	Ge * N * Si
Aspartato	***	***	**	ns	ns	ns	ns
Glutamato	***	***	***	ns	ns	*	ns
Alanina	**	***	***	ns	ns	***	*
Beta alanina	ns	***	*	ns	ns	ns	ns
Fenilalanina	ns	***	***	ns	*	ns	ns
Glicina	*	***	***	ns	ns	**	ns
Lisina	**	***	***	ns	ns	**	ns
Prolina	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Serina	ns	*	**	ns	ns	**	ns
Treonina	ns	***	**	*	*	ns	ns
Valina	**	***	***	***	**	***	ns
D-Pinitol	***	***	ns	ns	ns	***	ns
Eritritol	**	***	**	ns	ns	**	ns
Frutose	***	***	***	**	*	*	ns
Galactinol	ns	***	**	ns	ns	ns	ns
Glicose	***	***	**	ns	ns	*	ns
Maltotriose	***	***	ns	**	***	**	ns
Rafinose	*	ns	***	ns	ns	***	ns
Ribose	*	***	***	*	*	**	ns
Sacarose	***	***	***	***	***	***	***
Trealose	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Xilulose	**	ns	**	ns	ns	ns	ns
Ácido chiquímico	***	***	*	ns	ns	***	ns
Ácido cítrico	***	***	*	*	ns	***	ns
Ácido eritrônico	ns	***	***	***	ns	ns	ns
Ácido fumárico	ns	***	*	ns	ns	ns	ns
Ácido galactônico	ns	***	***	**	*	ns	*
Ácido glicérico	ns	**	***	ns	ns	*	ns
Ácido glicólico	**	ns	*	*	ns	ns	ns
Ácido glucoheptônico	ns	***	*	*	**	***	*
Ácido láctico	*	**	***	ns	ns	*	ns
Ácido málico	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
Ácido piroglutâmico	*	***	***	ns	ns	***	**
Ácido quínico	ns	***	ns	ns	ns	***	ns
trans, cinâmico ácido	*	***	***	ns	ns	ns	ns
Glicerol	***	***	***	ns	ns	**	ns
Glicose-6-fosfato	ns	**	***	ns	*	***	*
Manitol	***	***	**	ns	ns	***	ns
Ureia	***	***	ns	ns	ns	***	*

Tabela 07: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de N, em conteúdo relativo de metabólitos em raízes de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

Parâmetros	WT				<i>lsi1</i>			
	- Si		+ Si		- Si		+ Si	
	N limitado	N normal	N limitado	N normal	N limitado	N normal	N limitado	N normal
Aspartato	0,45 Ab*	1 Aa*	0,27 Bb*	0,89 Ba*	0,16 Ab	0,76 Aa	0,14 Bb	0,60 Ba
Glutamato	0,34 Ab	1 Aa	0,18 Bb	0,69 Ba	0,65 Ab	1,27 Aa	0,52 Bb	0,97 Ba
Alanina	0,32 Ab	1 Aa	0,19 Aa	0,3 Ba	0,47 Bb	1,01 Aa	0,23 Bb	0,56 Ba*
Beta alanina	0,76 Ab	1 Aa	0,55 Bb	0,89 Ba	0,53 Ab	0,94 Aa	0,51 Bb	0,87 Ba
Fenilalanina	0,61 Ab	1 Aa	0,37 Bb	0,49 Ba	0,58 Ab	0,96 Aa	0,48 Ab*	0,88 Aa*
Glicina	0,63 Ab	1 Aa	0,56 Ab	0,76 Ba	0,68 Ab*	1,25 Aa*	0,63 Ab*	0,81 Ba*
Lisina	0,54 Aa	1 Aa	0,42 Aa	0,47 Ba	0,71 Aa*	0,99 Aa	0,61 Aa*	0,72 Ba*
Prolina	0,56 Ab	1 Aa	0,41 Bb	0,60 Ba	0,62 Ab	0,90 Aa	0,46 Bb	0,74 Ba
Serina	0,49 Ab	1 Aa	0,55 Aa	0,42 Ba	0,30 Ab	0,77 Aa	0,49 Aa	0,42 Ba
Treonina	0,69 Ab*	1 Aa*	0,42 Bb*	0,55 Ba	0,34 Ab	0,91 Aa	0,33 Ab	0,82 Aa
Valina	0,47 Ab*	1 Aa	0,26 Bb	0,43 Ba	0,17 Ab	1,27 Aa*	0,26 Ab	1,02 Aa*
<i>D</i> -Pinitol	0,56Bb *	1 Aa*	0,73 Aa*	0,79 Ba*	0,38 Bb	0,84 Aa	0,52 Aa	0,47 Ba
Eritritol	0,30 Ab	1 Aa	0,30 Ab	0,67 Ba	0,55 Ab*	1,15 Aa*	0,56 Ab*	0,80 Ba*
Frutose	0,71 Ab*	1 Aa*	0,67 Ab*	0,90 Ba*	0,55 Ab	0,74 Aa	0,45 Ba	0,45 Ba
Galactinol	0,52 Bb	1 Ba	0,63 Ab	1,24 Aa	0,68 Bb	0,99 Ba	0,75 Ab	1,25 Aa
Glicose	0,71 Ab*	1 Aa*	0,66 Aa*	0,85 Ba*	0,45 Ab	0,73 Aa	0,45 Aa	0,48 Ba
Maltotriose	0,71 Bb*	1 Ba	1,14 Aa*	1,09 Aa*	0,59 Bb	1,15 Aa	0,61 Ab	0,83 Ba
Rafinose	0,68 Ab*	1 Aa*	0,52 Ba*	0,36 Bb*	0,64 Ab	0,84 Aa	0,51 Ba	0,19 Bb
Ribose	0,75 Ab*	1 Aa	0,64 Ba*	0,55 Ba	0,48 Ab	0,87 Aa	0,47 Ab	0,68 Ba
Sacarose	0,22 Ab	1 Aa	0,17 Aa	0,35 Ba	0,73 Ab*	0,88 Aa	0,68 Ab*	0,88 Aa*
Trealose	0,51 Ab	1 Aa	0,38 Bb	0,71 Ba	0,50 Ab	0,80 Aa	0,34 Bb	0,65 Aa
Xilulose	0,93 Aa*	1 Aa*	0,83 Ba*	0,8 Ba*	0,74 Aa	0,83 Aa	0,67 Ba	0,67 Ba
Ácido butírico	0,61 Ab	1 Aa	0,27 Bb	1,24 Aa	0,64 Ab	1,03 Aa	0,20 Bb	1,07 Aa
Ácido chiquímico	0,39 Bb	1 Aa	0,53 Aa	0,50 Ba	0,71 Bb*	1,25 Aa*	0,89 Aa*	0,93 Ba*
Ácido cítrico	0,58 Bb	1 Aa	0,78 Ab	0,97 Aa	0,79 Bb*	1,11 Aa	1,09 Ab*	1,02 Aa
Ácido eritrônico	0,43 Ab	1 Aa*	0,29 Bb	0,34 Ba*	0,53 Ab*	0,89 Aa	0,36 Bb*	0,80 Ba
Ácido fumárico	0,65 Bb	1 Ba	0,66 Ab	1,29 Aa	0,67 Bb	1,02 Ba	0,83 Ab	1,14 Aa
Ácido galactônico	0,41 Ab	1 Aa	0,31 Bb	0,59 Ba	0,61 Ab	0,77 Aa	0,49 Bb	0,73 Ba
Ácido glicérico	0,67 Ab	1 Aa	0,44 Ba	0,61 Ba	0,65 Ab	1,03 Aa	0,46 Ba	0,44 Ba
Ácido glicólico	1,13 Aa*	1 Aa	1,04 Ba*	0,93 Ba	0,90 Aa	1 Aa	0,65 Ba	0,86 Ba

Ácido glucoheptônico	0,46 Ab	1 Aa*	0,47 Aa	0,44 Ba	0,45 Aa	0,61 Aa	0,58 Aa	0,56 Aa
Ácido láctico	0,77 Ab	1 Aa	0,53 Aa	0,68 Ba	0,83 Ab*	1,18 Aa*	0,80 Aa*	0,70 Ba*
Ácido málico	0,83 Ab	1 Aa	0,76 Ab	0,94 Aa	0,81 Ab	0,89 Aa	0,72 Ab	0,90 Aa
Ácido piroglutâmico	0,24 Ab	1 Aa	0,18 Aa	0,24 Ba	0,48 Ab*	0,94 Aa	0,22 Bb	0,48 Ba*
Ácido quínico	0,47 Bb	1 Aa	0,74 Aa	0,88 Ba	0,69 Bb	1,07 Aa	0,82 Aa	0,79 Ba
Ácido <i>trans</i> -cinâmico	0,59 Ab	1 Aa	0,35 Bb	0,60 Ba	0,66 Ab*	0,91 Aa*	0,47 Bb*	0,67 Ba*
Glicerol	0,23 Ab	1 Aa	0,11 Bb	0,34 Ba	0,40 Ab	1,04 Aa	0,18 Bb	0,59 Ba
Glicose-6-fosfato	0,48 Ab	1 Aa*	0,51 Aa	0,33 Bb	0,52 Ab	0,80 Aa	0,54 Aa	0,57 Ba*
Manitol	0,30 Ab*	1 Aa*	0,36 Ab*	0,60 Ba*	0,18 Ab	0,75 Aa	0,28 Ab	0,41 Ba
Sorbitol	0,43 Bb	1 Aa	0,66 Aa	0,64 Ba	0,35 Bb	0,83 Aa	0,78 Aa	0,68 Ba
Ureia	0,30 Bb	1 Aa	0,63 Aa	0,64 Ba	0,61 Ab*	1,04 Aa	0,69 Ab	0,88 Aa*

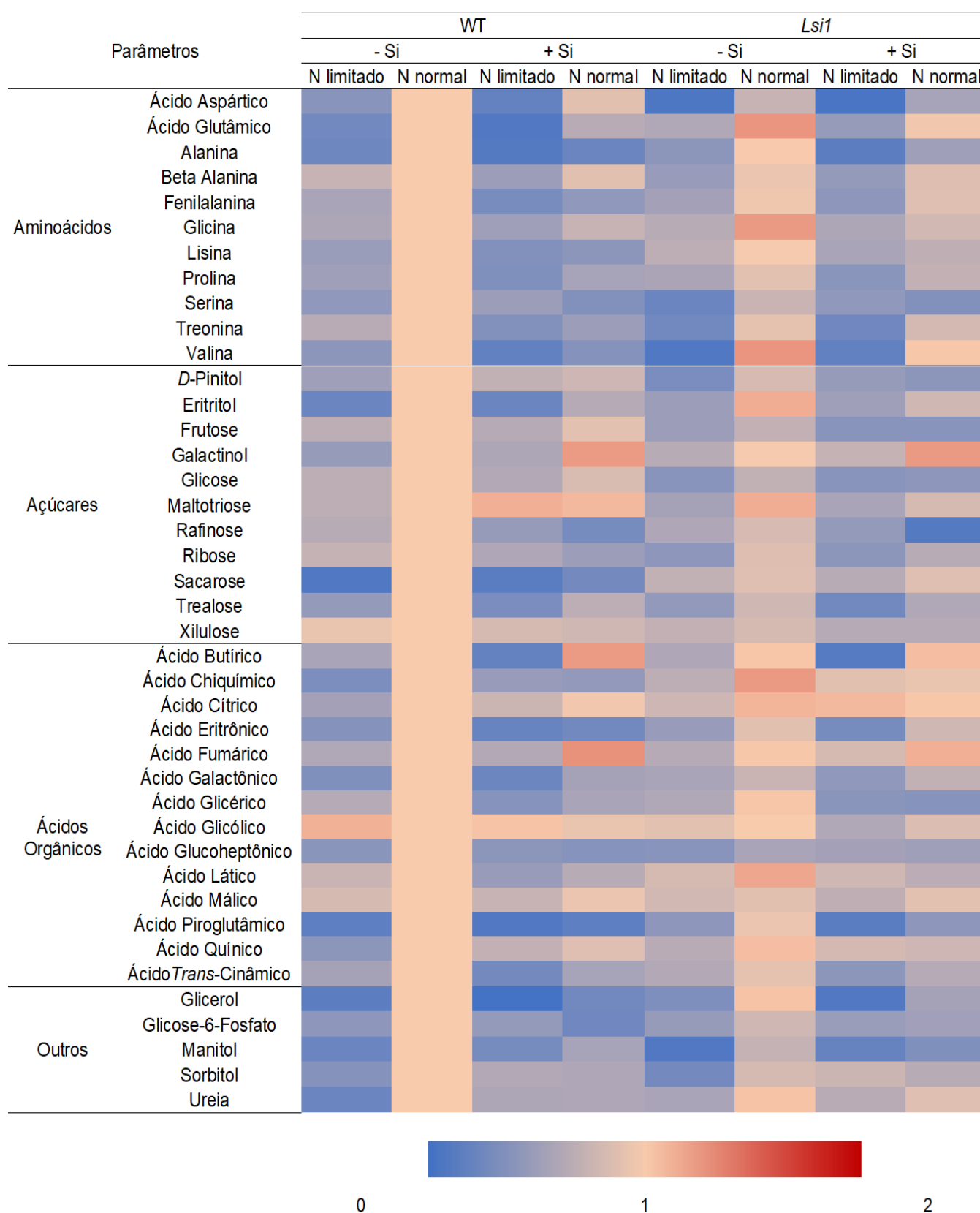


Figura 20: Conteúdo relativo de metabólitos em raízes de dois genótipos de arroz (cv. "Oochikara" (WT) e o mutante (*lsi1*) defeituoso para absorção de Si), sob os efeitos de limitação de nitrogênio e suplementação com Si (0 e 2 mM: - Si e +Si, respectivamente), analisados por GC-MS.

Tabela 08: Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001) para os efeitos genótipo de arroz (Ge), doses de nitrogênio (N) e silício (Si) e suas interações em conteúdo relativo de metabólitos em folhas.

	Ge	N	Si	Ge *N	Ge * Si	N * Si	Ge * N * Si
Aspartato	*	***	**	ns	ns	ns	ns
Glutamato	***	***	***	ns	ns	**	ns
Alanina	ns	***	ns	**	ns	ns	ns
Beta alanina	*	***	***	*	ns	ns	ns
Fenilalanina	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns
Glicina	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns
Lisina	*	***	***	ns	ns	ns	ns
Prolina	ns	***	*	ns	ns	ns	ns
Serina	*	***	***	ns	***	ns	ns
Treonina	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Valina	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns
D-pinitol	ns	***	***	ns	ns	***	ns
Eritritol	***	***	***	*	ns	***	ns
Frutose	***	***	ns	ns	ns	ns	ns
Glicose	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Maltotriose	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Rafinose	***	ns	***	**	**	*	ns
Ribose	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Sacarose	***	***	ns	ns	ns	ns	ns
Trealose	ns	***	***	***	ns	ns	ns
Xilulose	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns
Ácido butírico	*	***	***	ns	ns	ns	ns
Ácido chiquímico	ns	***	***	***	ns	ns	***
Ácido eritrônico	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Ácido fumárico	ns	***	*	ns	ns	ns	ns
Ácido galactônico	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns
Ácido glicérico	***	**	**	ns	*	ns	ns
Ácido glicólico	**	***	***	***	ns	ns	ns
Ácido glucoheptônico	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Ácido málico	ns	***	***	ns	ns	*	**
Ácido piroglutâmico	***	***	**	ns	*	ns	ns
Ácido quínico	***	***	***	*	ns	*	*
Ácido succínico	ns	***	ns	ns	ns	*	ns
trans, ácido cinâmico	***	***	***	ns	***	ns	ns
Glicerol	ns	***	*	ns	ns	ns	ns
Glicose-6-fosfato	*	***	ns	ns	ns	ns	ns
Manitol	**	***	***	ns	ns	**	ns
Sorbitol	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
Ureia	ns	*	***	ns	ns	ns	ns

Tabela 09: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de N, em conteúdo relativo de metabólitos em folhas de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

Parâmetros	WT				<i>lsi1</i>			
	- Si		+ Si		- Si		+ Si	
	N limitado	N normal	N limitado	N normal	N limitado	N normal	N limitado	N normal
Aspartato	0,14 Bb	1 Ba	0,40 Ab	1,05 Aa	0,19 Bb*	1,15 Ba*	0,40 Ab*	1,29 Aa*
Glutamato	0,22 Bb	1 Aa	0,76 Ab	1,08 Aa	0,60 Bb*	1,10 Aa*	0,92 Ab*	1,21 Aa*
Alanina	0,56 Ab*	1 Aa	0,46 Ab*	0,98 Aa	0,37 Ab	1,03 Aa	0,23 Ab	1,21 Aa
Beta alanina	0,68 Ab	1 Aa*	0,29 Bb	0,63 Ba*	0,62 Aa	0,75 Aa	0,34 Ba	0,48 Ba
Fenilalanina	0,51 Ab	1 Aa	0,73 Ab	1,03 Aa	0,56 Ab	1,11 Aa	0,64 Ab	1,13 Aa
Glicina	0,60 Ab	1 Aa	0,62 Ab	0,85 Aa	0,68 Ab	0,87 Aa	0,65 Ab	0,82 Aa
Lisina	0,78 Ab	1 Aa	0,37 Bb	0,60 Ba	0,82 Ab*	1,02 Aa*	0,60 Ba*	0,87 Bb*
Prolina	0,53 Bb	1 Ba	0,84 Ab	1,06 Aa	0,56 Bb	1,08 Aa	0,79 Ab	1,08 Aa
Serina	0,46 Bb	1 Ba	0,81 Ab*	1,38 Aa*	0,50 Ab	1,08 Aa	0,48 Ab	1,16 Aa
Treonina	0,50 Bb	1 Ba	0,78 Ab	1,24 Aa	0,60 Bb	1,15 Ba	0,74 Ab	1,31 Aa
Valina	0,81 Aa	1 Aa	0,65 Ba	0,77 Ba	0,91 Aa	0,77 Aa	0,59 Ba	0,46 Ba
<i>D</i> -Pinitol	0,28 Ab	1 Aa	0,09 Bb	0,26 Ba	0,33 Ab	0,64 Aa	0,22 Bb	0,31 Ba
Eritritol	0,38 Ab	1 Aa*	0,28 Ab	0,55 Ba*	0,31 Ab	0,80 Aa	0,19 Ab	0,25 Ba
Frutose	0,36 Ab	1 Aa	0,37 Ab	0,97 Aa	0,58 Ab*	1,34 Aa*	0,55 Ab*	1,09 Aa*
Fucose	0,66 Ab	1 Aa	0,45 Bb	0,78 Ba	0,69 Ab	0,97 Aa	0,37 Ba	0,60 Ba
Galactinol	0,48 Ab	1 Aa	0,28 Bb	0,72 Ba	0,37 Ab	0,96 Aa	0,23 Bb	0,84 Ba
Glicose	0,50 Ab	1 Aa	0,33 Bb	0,86 Ba	0,59 Ab*	1,11 Aa*	0,44 Bb*	0,95 Ba*
Maltotriose	0,71 Ab	1 Aa	0,38 Bb	0,87 Ba	0,78 Ab	1,03 Aa	0,50 Bb	0,82 Ba
Rafinose	0,83 Aa*	1 Aa*	0,74 Ba*	0,84 Ba*	0,50 Ab	0,67 Aa	0,41 Bb	0,64 Aa
Ribose	0,74 Ab	1 Aa	0,47 Bb	0,64 Ba	0,61 Ab	1,07 Aa	0,48 Bb	0,88 Ba
Sacarose	0,79 Ab*	1 Aa*	0,59 Ab*	0,94 Aa*	0,34 Ab	0,81 Aa	0,26 Ab	0,75 Aa
Trealose	0,77 Ab	1 Aa	0,45 Bb	0,72 Ba	0,62 Ab	1,19 Aa*	0,39 Bb	1,03 Ba*
Xilulose	0,95 Ab	1 Aa*	0,79 Ab	1,05 Aa*	1 Aa	0,97 Aa	0,92 Aa	0,74 Aa
Ácido butírico	1,29 Aa	1 Ab	0,99 Ba	0,65 Bb	1,33 Aa*	1,04 Ab*	1,01 Ba*	1,03 Ba*
Ácido chiquímico	0,86 Aa	1 Aa	0,26 Bb	0,73 Ba*	0,67 Aa	0,84 Aa	0,54 Aa*	0,44 Ba
Ácido eritrônico	0,50 Bb	1 Ba	0,84 Ab	1,04 Aa	0,61 Bb	0,92 Ba	0,74 Ab	1,03 Aa
Ácido fumárico	0,47 Ab	1 Aa	0,24 Bb	0,83 Ba	0,33 Ab	1,09 Aa	0,34 Bb	0,93 Ba
Ácido galactônico	0,49 Ab	1 Aa	0,32 Bb	0,87 Ba	0,43 Ab	0,91 Aa	0,45 Ab	0,88 Ba
Ácido glicérico	0,31 Bb	1 Ba	0,58 Ab*	1,69 Aa*	0,24 Bb	1,07 Ba	0,42 Ab	1,18 Aa
Ácido glicólico	0,58 Ab	1 Aa*	0,46 Bb	0,88 Ba*	0,68 Aa	0,75 A	0,56 Ba	0,47 Ba

Ácido gluco-heptônico	0,57 Ab	1 Aa	0,25 Bb	0,78 Ba	0,29 Ab	0,87 Aa	0,27 Bb	0,63 Ba
Ácido lático	1,18 Aa	1 Aa	0,96 Aa	1,25 Aa	0,94 Aa	1,25 Aa	1,11 Aa	1,19 Aa
Ácido málico	0,21 Bb*	1 Ba	0,34 Ab	1,51 Aa*	0,1 Bb	1,09 Aa	0,48 Ab	1,18 Aa
Ácido piroglutâmico	0,30 Bb	1 Ba	0,44 Ab	1,22 Aa	0,15 Bb	0,90 Ba	0,41 Ab	1,17 Aa
Ácido quínico	0,62 Ab*	1 Aa	0,32 Bb	0,75 Ba	0,21 Ab	1,06 Aa	0,17 Ab	0,56 Ba
Ácido succínico	0,44 Ab	1 Aa	0,50 Ab	0,76 Aa	0,44 Ab	0,90 Aa	0,53 Ab	0,88 Aa
Ácido <i>trans</i> -cinâmico	0,67 Ab*	1 Aa*	0,18 Bb	0,53 Ba	0,23 Ab	0,64 Aa	0,15 Bb	0,51 Ba
cis, ácido cafeico	0,75 Ab*	1 Aa	0,55 Ab*	0,96 Aa	0,42 Ab	1,11 Aa	0,41 Ab	1,08 Aa
Glicerol	0,61 Ab	1 Aa	0,54 Bb	0,86 Ba	0,73 Ab	1,01 Aa	0,67 Bb	0,74 Ba
Glicose-6-fosfato	0,38 Ab*	1 Aa*	0,45 Ab*	0,89 Aa*	0,39 Ab	0,77 Aa	0,33 Ab	0,73 Aa
Manitol	0,43 Ab*	1 Aa*	0,17 Bb*	0,42 Ba*	0,36 Ab	0,74 Aa	0,12 Bb	0,27 Ba
Sorbitol	0,76 Ab	1 Aa	0,54 Bb	0,82 Ba	0,85 Ab	1,10 Aa	0,60 Bv	0,73 Ba
Ureia	0,94 Ab	1 Aa	0,65 Bb	0,77 Ba	0,78 Ab	1,19 Aa	0,75 Bb	0,90 Ba

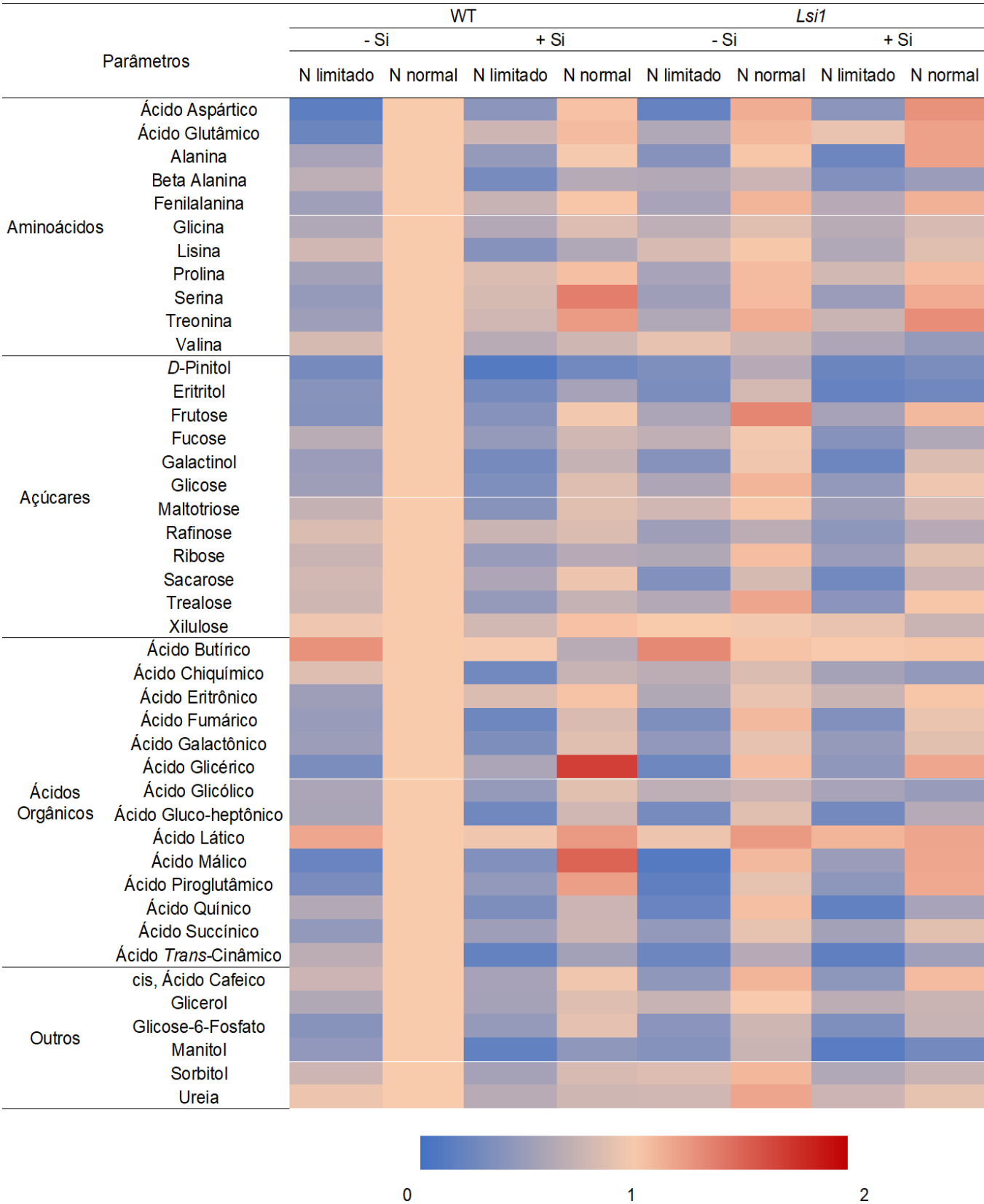


Figura 21: Conteúdo relativo de metabólitos em folhas de dois genótipos de arroz (cv. "Oochikara" (WT) e o mutante (*lsi1*) defeituoso para absorção de Si), sob os efeitos de limitação de nitrogênio e suplementação com Si (0 e 2 mM: - Si e +Si, respectivamente), analisados por GC-MS.

Tabela 10: Resultados (significância) da ANOVA (ns = não significativo; *P<0.05; **P<0.01; ***P<0.001) para os efeitos genótipo de arroz (Ge), doses de nitrogênio (N) e silício (Si), e suas interações, para parâmetros: conteúdo de malondialdeído, MDA em raízes e folhas; peróxido de hidrogênio, H₂O₂ em raízes e folhas; atividade da superóxido dismutase, SOD; catalase, CAT; peroxidases, POX; ascorbato peroxidase, APX em raízes e folhas; e expressão relativa de genes *Amt1;3*, *Nar2.1*, *Nrt 2.3*, *Lsi1* e *Lsi2*.

	Ge	N	Si	Ge * N	Ge * Si	N * Si	Ge * N * Si
MDA em raízes	*	ns	***	ns	ns	**	ns
MDA em folhas	**	*	***	ns	ns	***	ns
H ₂ O ₂ em raízes	**	ns	***	ns	ns	ns	ns
H ₂ O ₂ em folhas	**	*	***	ns	ns	*	ns
SOD em raízes	*	ns	***	ns	ns	*	ns
SOD em folhas	ns	ns	**	ns	ns	*	ns
CAT em raízes	ns	*	***	ns	ns	ns	ns
CAT em folhas	*	*	***	ns	ns	ns	ns
POX em raízes	ns	ns	***	ns	***	ns	ns
POX em folhas	ns	*	***	ns	ns	ns	ns
APX em raízes	ns	**	***	ns	ns	ns	ns
APX em folhas	ns	**	**	ns	ns	ns	ns
<i>Amt1;3</i>	***	***	***	**	*	ns	ns
<i>Nar2.1</i>	*	***	***	ns	***	ns	ns
<i>Nrt2.3</i>	***	***	***	ns	**	ns	ns
<i>Lsi1</i>	ns	***	***	ns	ns	ns	ns
<i>Lsi2</i>	**	**	***	ns	***	ns	ns

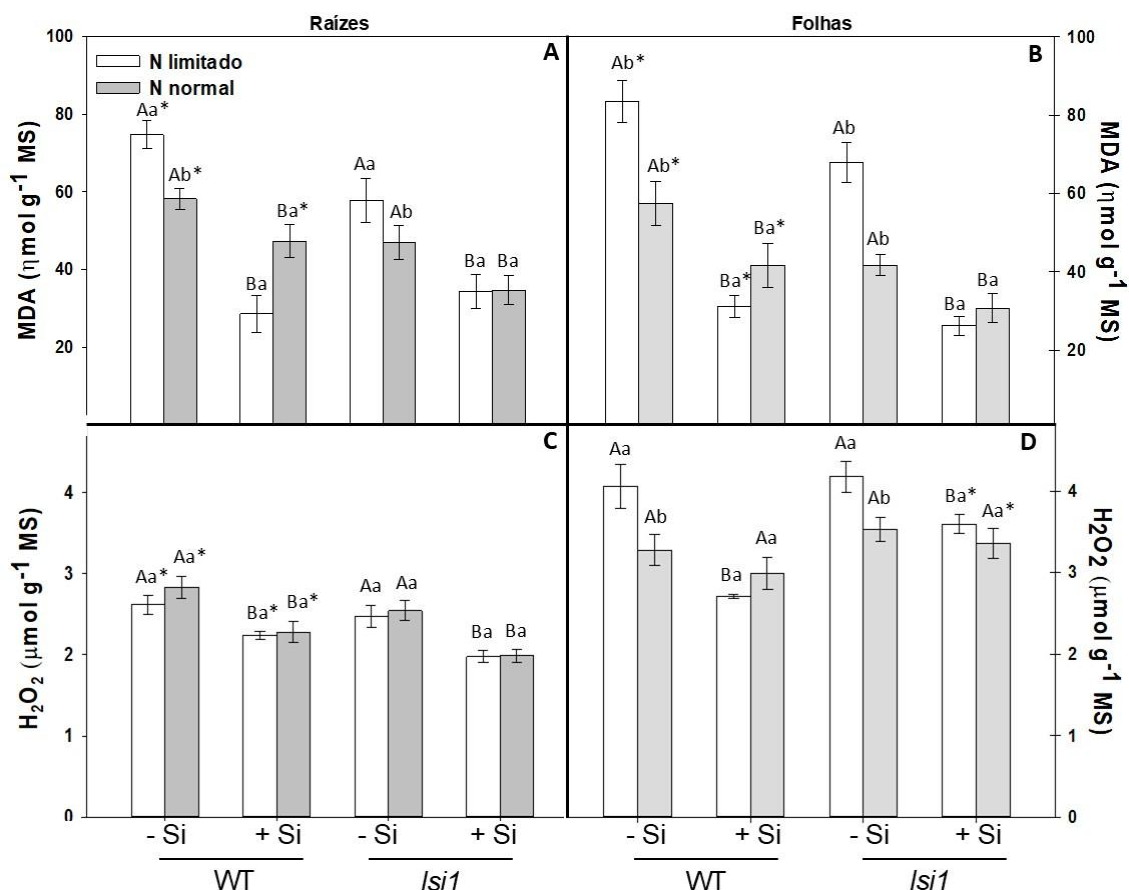


Figura 22: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre o conteúdo de malondialdeído, MDA em raízes (A) e folhas (B); peróxido de hidrogênio, H₂O₂ em raízes (C) e folhas (D) em dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defeutivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

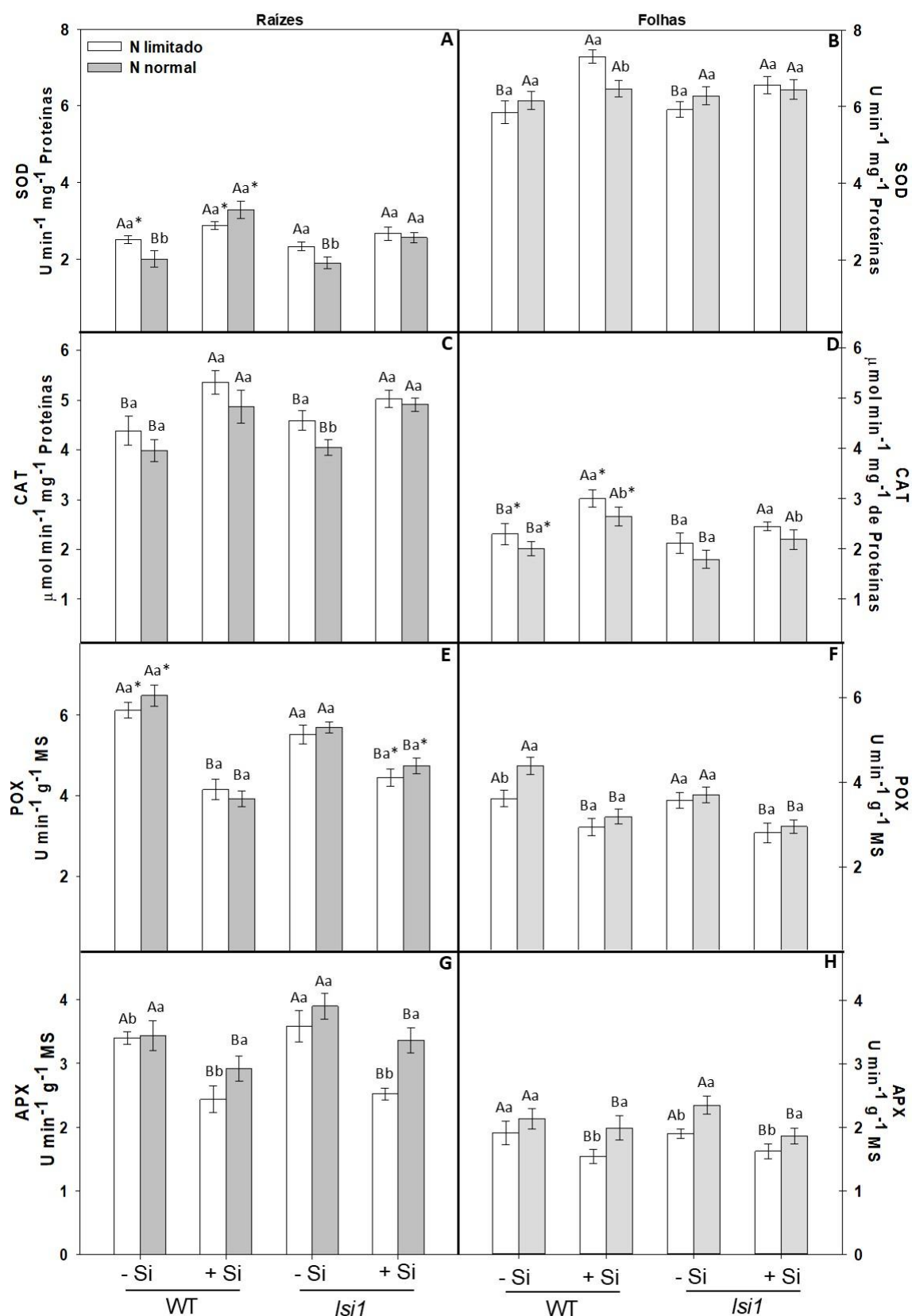


Figura 23: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a atividade de superóxido dismutase, SOD em raízes (A) e folhas (B); catalase, CAT em raízes (C) e

folhas (D); peroxidases, POX em raízes (E) e folhas (F); e ascorbato peroxidase, APX em raízes (G) e folhas (H) em dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

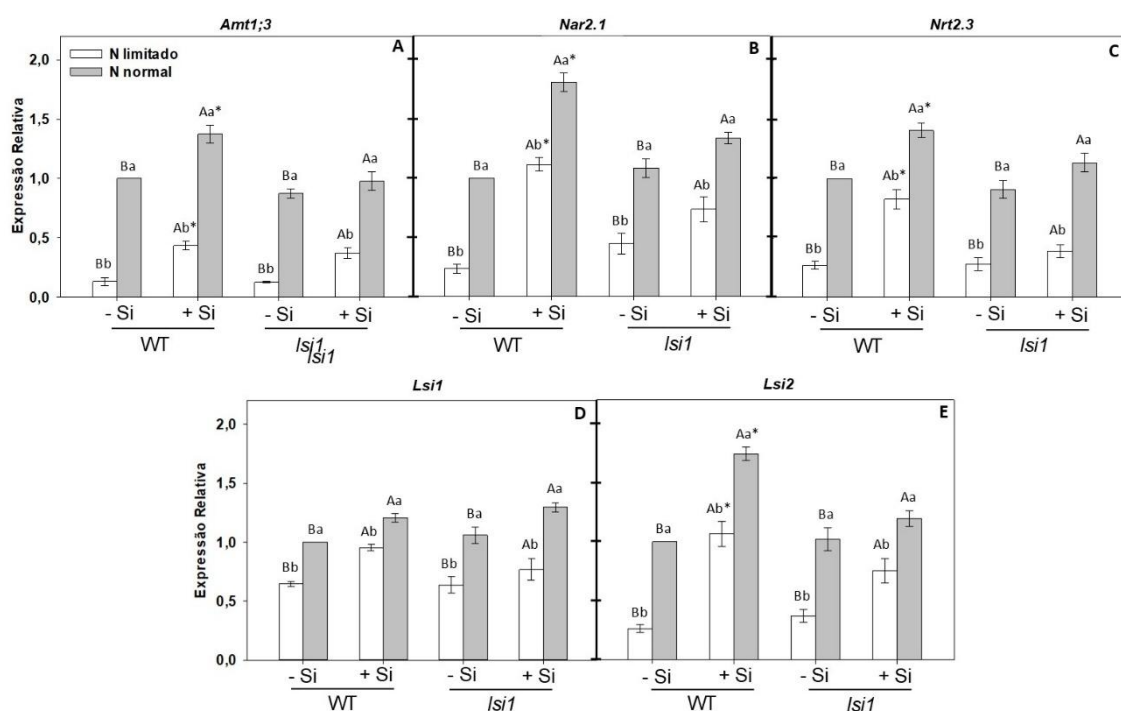


Figura 24: Efeitos do silício, Si (0 ou 2 mmol L⁻¹: -Si ou +Si, respectivamente) e de doses de nitrogênio, N (redução de N, barras brancas; N normal, barras cinzas) sobre a abundância de transcritos relativa de *Amt1;3*, *Nar2.1*, *Nrt2.3*, *Lsi1* e *Lsi2*. Análise de transcrição reversa-PCR quantitativa (RT-qPCR) da abundância de mRNA de *Amt1;3*, *Nar2.1*, *Nrt2.3*, *Lsi1* e *Lsi2* em raízes de dois genótipos de arroz, cv. ‘Oochikara’ (WT) e seu mutante defectivo para a absorção de silício (*lsi1*). A expressão relativa de cada gene foi normalizada para o gene Ubiquitina e pelo controle do WT. N = 4 ± DP. Médias seguidas por letras maiúsculas distintas indicam diferenças significativas entre os tratamentos com silício dentro de um mesmo nível de nitrogênio e genótipo. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de nitrogênio dentro de um mesmo nível de silício e genótipo. Asteriscos (*), quando presentes, sinalizam diferenças significativas entre os genótipos dentro de uma mesma combinação de tratamentos.

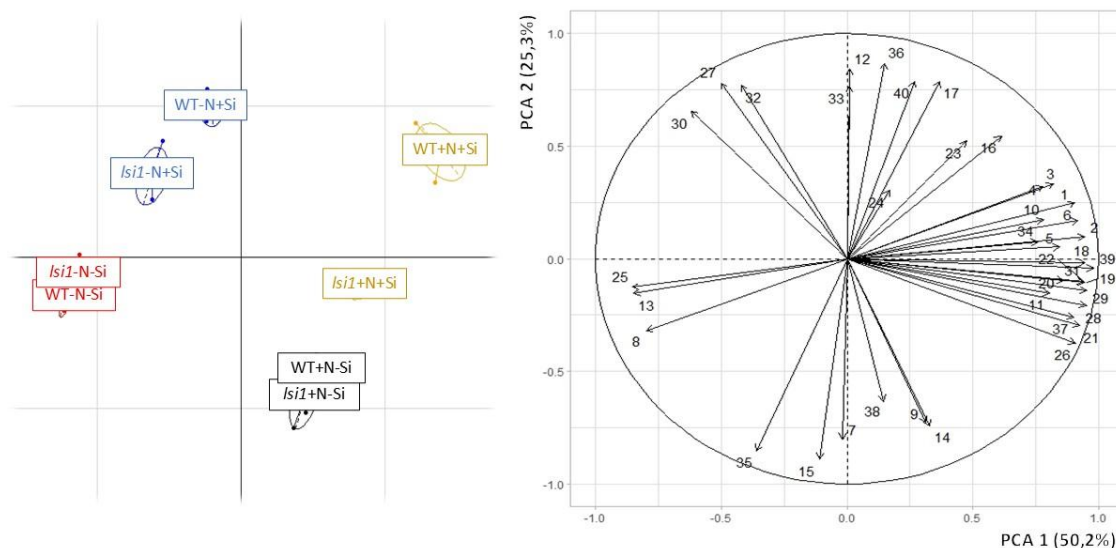


Figura 25: Análise de componentes principais (PCA) para as variáveis dos parâmetros biométricos, fisiológicos e produtivos de dois genótipos de arroz (cv. "Oochikara" (WT) e o mutante (*lsi1*) defeituoso para absorção de Si), sob os efeitos de limitação de nitrogênio e suplementação com Si (0 e 2 mM: - Si e +Si, respectivamente). As numerações são definidas da seguinte forma: 1) N Total, 2) NO₃-, 3) SPAD, 4) Si, 5) Altura, 6) TCR, 7) Perfilhos, 8) Área Foliar, 9) Biomassa, 10) FMF, 11) FMC, 12) FMR, 13) Panículas, 14) % Panículas Cheias, 15) Número Grãos, 16) Massa Grãos Totais, 17) % Grãos Cheios, 18) Massa Grãos Cheios, 19) Massa Mil Grãos, 20) Índice de Colheita, 21) *A*, 22) *g_s*, 23) *C_i*, 24) *E*, 25) *J*, 26) *F_v/F_m*, 27) *R_{dia}*, 28) *T_f*, 29) *g_m*, 30) *C_c*, 31) *V_{cmax}*, 32) *J_{max}*, 33) *A_{max}*, 34) RuBisCo, 35) δ¹³C, 36) *N_F*, 37) *T_{manhã}*, 38) *g_{min}*, 39) EUA e 40) Produtividade Hidrica.

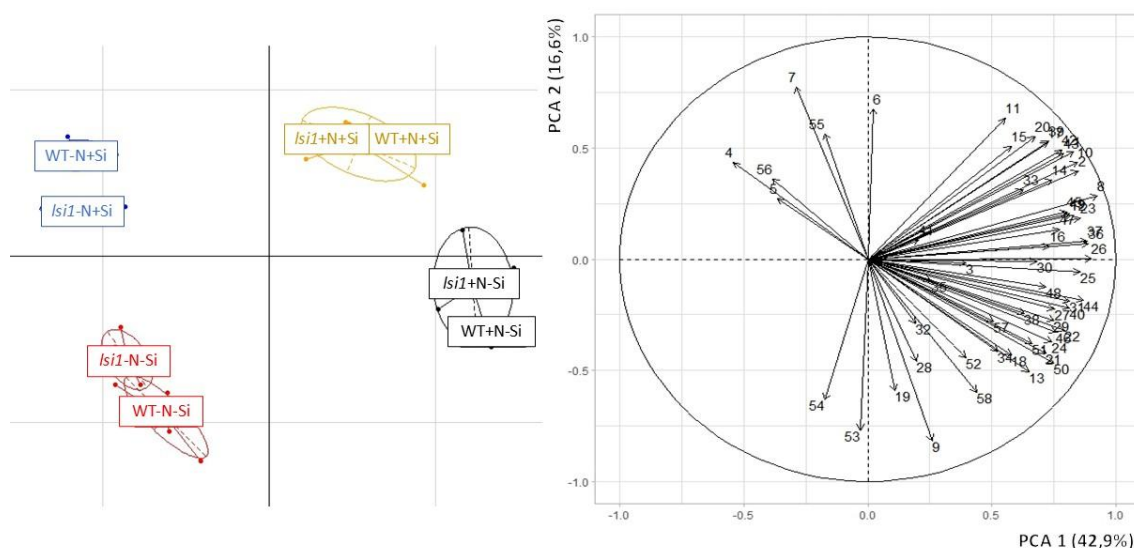


Figura 26: Análise de componentes principais (PCA) para as variáveis dos parâmetros biométricos, fisiológicos e produtivos de dois genótipos de arroz (cv. "Oochikara" (WT) e o mutante (*lsi1*) defeituoso para absorção de Si), sob os efeitos de limitação de nitrogênio e suplementação com Si (0 e 2 mM: - Si e +Si, respectivamente). As numerações são definidas da seguinte forma: 11) Clorofilas totais, 2) Carotenóides, 3) Glicose, 4) Frutose, 5) Sacarose, 6) Amido, 7) Aminoácidos, 8) Proteínas, 9) Compostos Fenólicos, 10) Aspartato, 11) Glutamato, 12) Alanina, 13) Beta Alanina, 14) Fenilalanina, 15) Prolina, 16) Glicina, 17) Serina, 18) Lisina, 19) valina, 20) Treonina, 21) Pinitol, 22) Eritrol, 23) Frutose, 24) Ficose, 25) Galactinol, 26) Glicose, 27) Maltotriose, 28) Rafinose, 29) Ribose, 30) Sacarose, 31) Trealose, 32) Xilulose, 33) Ácido Butírico, 34) Ácido Chiquímico, 35) Ácido Eritrônico, 36) Ácido Fumárico, 37) Ácido Galactônico, 38) Ácido Glicólico, 39) Ácido Glicérico, 40) Ácido Glicoheptônico, 41) Ácido Lático, 42) Ácido Málico, 43) Ácido Proglutâmico, 44) Ácido Quínico, 45) Ácido Succínico, 46) Ácido Cinâmico, 47) Ácido Cafeico, 48) Glicerol, 49) Glicose-6-fosfato, 50) Manitol, 51) Sorbitol, 52) Ureia, 53) MDA, 54) H₂O₂, 55) SOD, 56) CAT, 57) APX e 58) POX.

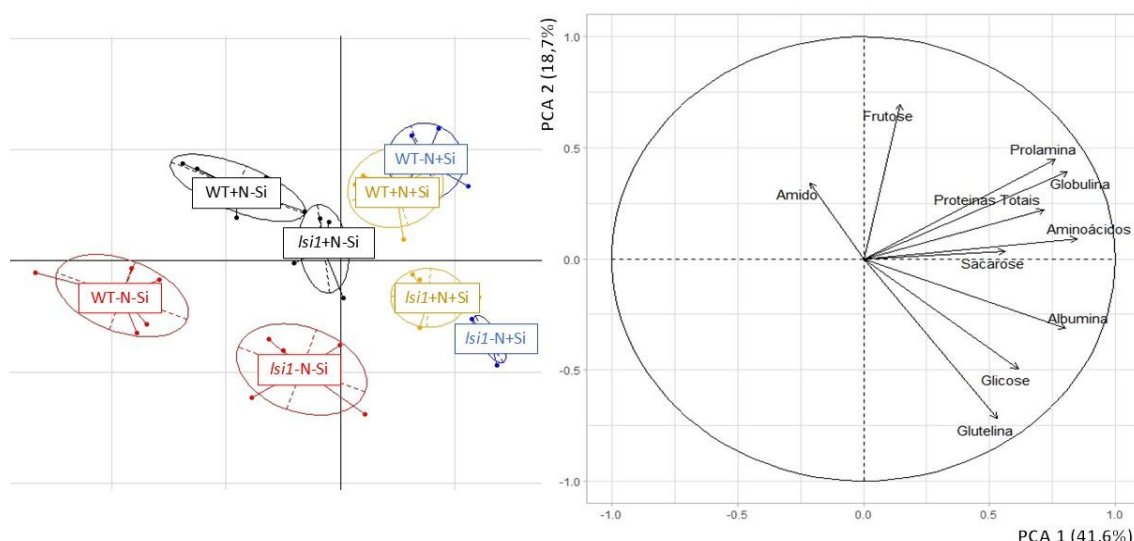


Figura 27: Análise de componentes principais (PCA) para as variáveis dos parâmetros biométricos, fisiológicos e produtivos de dois genótipos de arroz (cv. "Oochikara" (WT) e o mutante (*lsi1*) defeituoso para absorção de Si), sob os efeitos de limitação de nitrogênio e suplementação com Si (0 e 2 mM: - Si e +Si, respectivamente). As numerações são definidas da seguinte forma: 1) Frutose, 2) Sacarose, 3) Amido, 4) Aminoácidos, 5) Albumina, 6) Globulina, 7) Prolamina, 8) Glutelina e 9) Proteínas Totais.

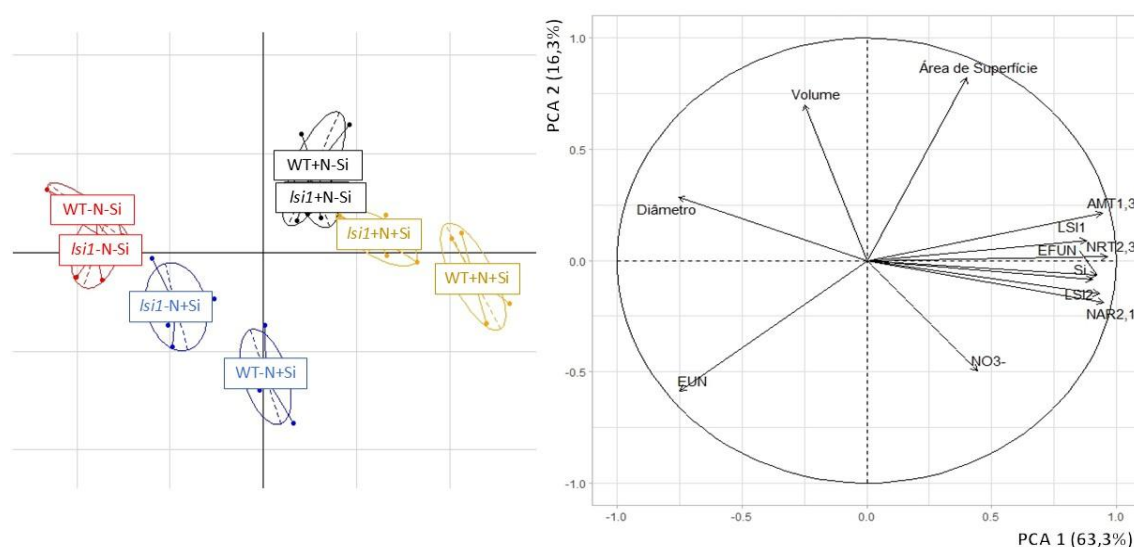


Figura 28: Análise de componentes principais (PCA) para as variáveis dos parâmetros biométricos, fisiológicos e produtivos de dois genótipos de arroz (cv. "Oochikara" (WT) e o mutante (*lsi1*) defeituoso para absorção de Si), sob os efeitos de limitação de nitrogênio e suplementação com Si (0 e 2 mM: - Si e +Si, respectivamente). As numerações são definidas da seguinte forma: 1) Área de Superfície, 2) Diâmetro, 3) Volume, 4) NO₃⁻, 5) *Amt1,3*, 6) *Nar2,1*, 7) *Nrt2,3*, 8) *Lsi1*, 9) *Lsi2*, 10) Si, 11) EUN e 12) EFUN.