



# Silicon enhances drought tolerance in tomato plants

## El silicio mejora la tolerancia a la sequía en las plantas de tomate

Mostafa Haghpanah<sup>1</sup>; Shirinzad Fathi-geshnigani<sup>2</sup>;  
Mostafa Koozehgar Kaleji<sup>3</sup>; Ali Pakdin-Parizi<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Kohgiluyeh and Boyer-Ahmad Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Dryland Agricultural Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Gachsaran, Iran.

<sup>2</sup>Genetics and Agricultural Biotechnology Institute of Tabarestan, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Iran.

<sup>3</sup>Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran.

\*Corresponding author: a.pakdin@sanru.ac.ir

### Abstract

**D**rought stress is one of the major factors limiting crop productivity in water-scarce regions. Early detection and mitigation of drought effects in tomato plants are essential for optimizing irrigation and maintaining fruit quality. This study investigated the effects of silicon (Si) supplementation and drought stress on the physiological and biochemical responses of tomato plants. A completely randomized factorial design was established with four Si concentrations (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and three levels of water stress (control at 80 %, moderate stress at 60 %, and severe stress at 40 % of field capacity [FC]). Treatments were analyzed in triplicate, and the variables evaluated were fresh and dry weight, proline content, antioxidant enzyme activity, hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) accumulation, and malondialdehyde (MDA) concentration. The results indicated that 0.75 mM Si under moderate drought significantly increased superoxide dismutase (SOD) activity. However, increasing drought intensity resulted in higher H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> accumulation across most Si treatments. The highest MDA concentration was also recorded in plants receiving 0.75 mM Si under moderate stress. Overall, Si application modulated the physiological and biochemical responses of tomato plants to water deficit, suggesting its potential to alleviate the adverse effects of drought stress on plant growth and metabolism.

**Keywords:** abiotic stress, antioxidant enzyme, catalase, hydrogen peroxide.

### Resumen

El estrés hídrico es uno de los principales factores que limitan la productividad de los cultivos en regiones con escasez de agua. La detección temprana y la mitigación de los efectos de la sequía en las plantas de tomate son esenciales para optimizar el riego y mantener la calidad de los frutos. El objetivo de este estudio fue identificar los efectos de la suplementación con silicio (Si) y el estrés hídrico sobre las respuestas fisiológicas y bioquímicas de plantas de tomate. Se estableció un diseño factorial completamente al azar con cuatro concentraciones de Si (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y tres niveles de estrés hídrico (testigo al 80 %, estrés moderado al 60 % y estrés severo al 40 % de la capacidad de campo [CC]). Los tratamientos se analizaron por triplicado y las variables evaluadas fueron peso fresco y seco, contenido de prolina, actividad enzimática antioxidante, acumulación de peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) y concentración de malondialdehído (MDA). Los resultados indicaron que la aplicación de 0.75 mM de Si en condiciones de sequía moderada aumentó significativamente la actividad de la superóxido dismutasa (SOD). Sin embargo, el aumento de la intensidad de la sequía resultó en una mayor acumulación de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> en la mayoría de los tratamientos con Si. La concentración más alta de MDA también se registró en las plantas que recibieron 0.75 mM de Si bajo estrés moderado. En general, la aplicación de Si moduló las respuestas fisiológicas y bioquímicas de las plantas de tomate al déficit hídrico, lo cual sugiere su potencial para aliviar los efectos adversos del estrés por sequía en el crecimiento y el metabolismo de las plantas.

**Palabras clave:** estrés abiótico, enzima antioxidante, catalasa, peróxido de hidrógeno.

Please cite this article as follows (APA 7): Haghpanah, M., Fathi-geshnigani, S., Koozehgar Kaleji, M., & Pakdin-Parizi, A. (2025). Silicon enhances drought tolerance in tomato plants. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 31, e24019. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2024.12.019>



Revista Chapingo  
Serie Horticultura

## Introduction

Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is the second most widely cultivated vegetable crop worldwide after potato (Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAOSTAT], 2023). Globally, approximately 180 million tons of tomatoes are produced annually from about 5 million hectares of cultivated land (FAOSTAT, 2021). However, drought stress – exacerbated by climate change – severely reduces tomato yield and fruit quality, with potential losses ranging from 40 to 60 %, depending on genotype, developmental stage, and duration and intensity of water deficit (Grozeva et al., 2024). Drought has become one of the most critical abiotic stresses affecting global food security, as it limits crop productivity and contributes to soil degradation, desertification, and ecosystem imbalance (Chiappero et al., 2019; Chourasiya et al., 2018).

Drought disrupts several biochemical and physiological processes, which prevent plant growth, including membrane permeability, photosynthetic activity, redox homeostasis, secondary metabolism, pigmentation, turgor pressure, and relative water content (Haghpanah et al., 2024; Talbi et al., 2020). These changes are accompanied by a decline in photosynthetic rate and disruptions in carbohydrate metabolism, which together reduce biomass accumulation and overall plant vigor (Macedo et al., 2019; Wang et al., 2019).

Plants exhibit a range of adaptive responses to drought, including reducing leaf area and stomatal conductance, to limit transpiration and enhance water use efficiency (Zhu, 2016). Nevertheless, prolonged or severe stress can result in oxidative damage, disruption of cellular homeostasis, and premature leaf senescence. The magnitude of these responses largely depends on stress intensity and duration, cultivar genetics, and the plant's developmental stage (Silva et al., 2019). Among the strategies to mitigate the adverse effects of drought, silicon (Si) application has received growing attention. Although Si is the second most abundant element in the Earth's crust after oxygen, it is mostly present in polymerized forms that are unavailable for plant uptake (Debona et al., 2017).

Plants absorb Si as  $H_4SiO_4$  at pH values below 9 through the root epidermis (Tubaña & Heckman, 2015), after which it is transported via the xylem to aerial tissues (Debona et al., 2017). While Si is not considered an essential nutrient, increasing evidence demonstrates its beneficial effects on plant performance under biotic and abiotic stress conditions (Chen et al., 2018). In particular, Si supplementation has been shown to enhance chlorophyll content, photosynthetic efficiency, nutrient uptake, and antioxidant defense, while reducing transpiration and oxidative damage

## Introducción

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es la segunda hortaliza más cultivada en todo el mundo después de la papa (Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAOSTAT], 2023). A nivel mundial, se producen anualmente aproximadamente 180 millones de toneladas de tomate en cerca de 5 millones de hectáreas de tierra cultivada (FAOSTAT, 2021). Sin embargo, el estrés por sequía – exacerbado por el cambio climático – reduce severamente el rendimiento del tomate y la calidad del fruto, con pérdidas potenciales que varían entre 40 y 60 %, dependiendo del genotipo, la etapa de desarrollo y la duración e intensidad del déficit hídrico (Grozeva et al., 2024). La sequía se ha convertido en uno de los factores de estrés abiótico más críticos que afectan la seguridad alimentaria mundial, ya que limita la productividad de los cultivos y contribuye a la degradación del suelo, la desertificación y el desequilibrio de los ecosistemas (Chiappero et al., 2019; Chourasiya et al., 2018).

La sequía altera varios procesos bioquímicos y fisiológicos que impiden el crecimiento de las plantas, incluida la permeabilidad de la membrana, la actividad fotosintética, la homeostasis redox, el metabolismo secundario, la pigmentación, la presión de turgencia y el contenido relativo de agua (Haghpanah et al., 2024; Talbi et al., 2020). Estos cambios están acompañados de una disminución en la tasa fotosintética y alteraciones en el metabolismo de los carbohidratos, que en conjunto reducen la acumulación de biomasa y el vigor general de la planta (Macedo et al., 2019; Wang et al., 2019).

Las plantas muestran una gran variedad de respuestas adaptativas a la sequía, incluida la reducción del área foliar y la conductancia estomática, para limitar la transpiración y mejorar la eficiencia del uso del agua (Zhu, 2016). Sin embargo, el estrés prolongado o severo puede provocar daño oxidativo, alteración de la homeostasis celular y senescencia prematura de las hojas. La magnitud de estas respuestas depende, en gran medida, de la intensidad y duración del estrés, la genética del cultivar y la etapa de desarrollo de la planta (Silva et al., 2019). Entre las estrategias para mitigar los efectos adversos de la sequía, la aplicación de silicio (Si) ha recibido gran atención. No obstante, aunque el Si es el segundo elemento más abundante en la corteza terrestre después del oxígeno, se encuentra principalmente en formas polimerizadas que no están disponibles para las plantas (Debona et al., 2017).

Las plantas absorben Si como  $H_4SiO_4$  a valores de pH inferiores a 9 a través de la epidermis de la raíz (Tubaña & Heckman, 2015), después de lo cual es transportado a través del xilema a los tejidos aéreos (Debona et

under water deficit (Coskun et al., 2016; Haghpanah et al., 2024).

Given these properties, the present study aimed to investigate the effects of silicon supplementation and drought stress on the physiological and biochemical responses of tomato plants.

## Material and methods

### Experimental design

The experiment was conducted in 2021 at the laboratories and greenhouse facilities of the Genetics and Agricultural Biotechnology Institute of Tabarestan (GABIT), Sari, Northern Iran. A completely randomized factorial design was established with three replications. Treatments consisted of four Si concentrations in the Hoagland nutrient solution (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and three drought stress levels based on field capacity (FC): control (80 % FC), moderate stress (60 % FC), and severe stress (40 % FC).

### Plant material and growth conditions

Tomato seeds (*Solanum lycopersicum* cv. CH Falate) were sown in 5-L pots filled with a 1:1 mixture of loam soil and decomposed manure. The experiment was conducted in a greenhouse under controlled conditions: 20-22 °C (day/night), relative humidity of 50-60 %, 12-h photoperiod, and light intensity of 8.5 klux. Plants were irrigated every three days with 150 mL of water and fertilized weekly with the Hoagland nutrient solution (Hoagland & Snyder, 1933).

### Drought stress application

FC was determined by saturating the substrate, allowing free drainage for 48 h, and recording the pot weight. Water stress treatments were imposed during the flowering stage (50-70 days after seedling emergence) at three levels (80, 60, and 40 % FC). Target pot weights for each treatment were calculated gravimetrically. Pots were weighed daily using a precision balance ( $\pm 0.5$  g), and water was added to maintain the target weight. Silicon treatments (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) were applied via irrigation 28 days before drought induction following the method of Diogo and Wydra (2007).

### Relative water content

To calculate leaf relative water content (RWC) (Ritchie et al., 1990), four leaves from each plot (with the same leaf weight in all treatments) were evaluated, and fresh tissue mass ( $W_f$ ) was measured using an analytical balance. Samples were then rehydrated in distilled water for 24 h to determine turgor mass ( $W_t$ ), removing

al., 2017). Si bien el Si no se considera un nutriente esencial, se han observado sus efectos benéficos sobre el rendimiento de las plantas en condiciones de estrés biótico y abiótico (Chen et al., 2018). En particular, se ha observado que la suplementación con Si mejora el contenido de clorofila, la eficiencia fotosintética, la absorción de nutrientes y la defensa antioxidante, al tiempo que reduce la transpiración y el daño oxidativo en condiciones de déficit hídrico (Coskun et al., 2016; Haghpanah et al., 2024).

Considerando lo anterior, el objetivo del presente estudio fue identificar los efectos de la suplementación con silicio y el estrés por sequía sobre las respuestas fisiológicas y bioquímicas de las plantas de tomate.

## Materiales y métodos

### Diseño experimental

El experimento se realizó en 2021 en los laboratorios e invernaderos del Instituto de Genética y Biotecnología Agrícola de Tabarestán (GABIT), Sari, Irán. Se estableció un diseño factorial completamente al azar con tres réplicas. Los tratamientos consistieron en cuatro concentraciones de Si en la solución nutritiva Hoagland (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y tres niveles de estrés hídrico según la capacidad de campo (CC): testigo (80 % de CC), estrés moderado (60 % de CC) y estrés severo (40 % de CC).

### Material vegetal y condiciones de crecimiento

Se sembraron semillas de tomate (*Solanum lycopersicum* cv. CH Falate) en macetas de 5 L con una mezcla 1:1 de suelo franco y estiércol descompuesto. El experimento se realizó en un invernadero en condiciones controladas: 20-22 °C (día/noche), humedad relativa de 50 a 60 %, fotoperiodo de 12 h e intensidad lumínica de 8.5 klux. Las plantas se regaron cada tercer día con 150 mL de agua y se fertilizaron semanalmente con la solución nutritiva Hoagland (Hoagland & Snyder, 1933).

### Aplicación de estrés hídrico

La CC se determinó mediante el peso de la maceta después de la saturación del sustrato y el drenaje libre durante 48 h. Los tratamientos de estrés hídrico se aplicaron durante la floración (50-70 días después de la emergencia de las plántulas) en tres niveles (80, 60 y 40 % de CC). Los pesos objetivo de las macetas para cada tratamiento se calcularon mediante gravimetría. Las macetas se pesaron diariamente con una balanza analítica ( $\pm 0.5$  g) y se agregó agua para mantener el peso objetivo. Los tratamientos de Si (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) se aplicaron mediante riego 28 días antes de la inducción de la sequía de acuerdo con la metodología de Diogo y Wydra (2007).

excess water with paper towels. Dry mass ( $W_d$ ) was obtained by placing the leaves in an oven at 70 °C for 48 h. RWC values were calculated using the following equation:

$$RWC (\%) = \frac{W_f - W_d}{W_t - W_d} \times 100 \quad (1)$$

#### Enzyme activity and protein quantification

Frozen leaves (200 mg·plant<sup>-1</sup>) were pulverized using a mortar previously frozen with liquid nitrogen. The powdered samples were mixed with 1.5 mL of potassium phosphate buffer (pH 6.8) containing 0.5 mM EDTA and centrifuged at 12000 rpm for 20 min at 4 °C. The supernatant was used for enzyme activity assays (Haghpanah et al., 2024). Protein concentration was determined using the Bradford (1976) method, with bovine serum albumin as a standard ( $R^2 = 0.98$ ;  $y = 0.0103x + 0.0028$ ). Absorbance was recorded at 595 nm using a UV-Vis spectrophotometer (T92<sup>+</sup> Double<sup>®</sup> Beam, PG Instruments, England).

#### Proline content

The proline content in the leaves was obtained from the methodology of Bates et al. (1973). The results were expressed in micrograms of proline per gram of fresh weight ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  FW).

#### Malondialdehyde content

Malondialdehyde (MDA) content was measured according to Ohkawa et al. (1997). Absorbance was recorded at 450, 532, and 600 nm, and MDA concentration was calculated as:

$$\text{MDA } (\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1} \text{ fresh weight}) = 6.45(A_{532} - A_{600}) - (0.56A_{450})$$

#### Hydrogen peroxide content

Hydrogen peroxide ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) concentration was determined following the method described by Alexieva et al. (2001), which involved reacting the extract with potassium iodide (KI). The results were expressed in micromoles of  $\text{H}_2\text{O}_2$  per gram of fresh weight ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  FW).

#### Superoxide dismutase activity

Superoxide dismutase (SOD; EC 1.15.1.11) activity was determined according to Patykowski and Urbanek (2003) with slight modifications. The 1.5 mL reaction mixture contained 100  $\mu\text{L}$  enzyme extract, 1.5 mM EDTA, 10 mM methionine, 75  $\mu\text{M}$  NBT, and 50 mM potassium phosphate buffer (pH 7.4). Two milligrams of riboflavin were added, and the mixture was exposed

#### Contenido relativo de agua

Para calcular el contenido relativo de agua (CRA) de las hojas (Ritchie et al., 1990), se evaluaron cuatro hojas de cada parcela (con el mismo peso foliar en todos los tratamientos) y se midió la masa de tejido fresco ( $M_f$ ) con una balanza analítica. Posteriormente, las muestras se rehidrataron en agua destilada durante 24 h para determinar la masa de turgencia ( $M_t$ ), y el exceso de agua se eliminó con toallas de papel. La masa seca ( $M_s$ ) se obtuvo después de colocar las hojas en una estufa a 70 °C durante 48 h. Los valores de CRA se calcularon mediante la siguiente ecuación:

$$CRA (\%) = \frac{M_f - M_s}{M_t - M_s} \times 100 \quad (1)$$

#### Actividad enzimática y cuantificación de proteínas

Las hojas congeladas (200 mg·planta<sup>-1</sup>) se pulverizaron en un mortero previamente congelado con nitrógeno líquido. Las muestras en polvo se mezclaron con 1.5 mL de tampón de fosfato potásico (pH 6.8), el cual contenía 0.5 mM de EDTA, y se centrifugaron a 12000 rpm durante 20 min a 4 °C. El sobrenadante se utilizó para ensayos de actividad enzimática (Haghpanah et al., 2024). La concentración de proteínas se determinó de acuerdo con la metodología de Bradford (1976), con albúmina sérica bovina como patrón ( $R^2 = 0.98$ ;  $y = 0.0103x + 0.0028$ ). La absorbancia se registró a 595 nm en un espectrofotómetro UV-Vis (T92<sup>+</sup> Double<sup>®</sup> Beam, PG Instruments, Inglaterra).

#### Contenido de prolina

El contenido de prolina en las hojas se obtuvo de acuerdo con la metodología de Bates et al. (1973). Los resultados se expresaron en microgramos de prolina por gramo de peso fresco ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  PF).

#### Contenido de malondialdehído

El contenido de malondialdehído (MDA) se determinó según la metodología reportada por Ohkawa et al. (1997). Se registró la absorbancia a 450, 532 y 600 nm, y la concentración de MDA se calculó como:

$$\text{MDA } (\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1} \text{ peso seco}) = 6.45(A_{532} - A_{600}) - (0.56A_{450})$$

#### Contenido de peróxido de hidrógeno

La concentración de peróxido de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) se determinó de acuerdo con el método descrito por Alexieva et al. (2001), el cual consiste en hacer reaccionar el extracto con yoduro de potasio (KI). Los resultados se expresaron en micromoles de  $\text{H}_2\text{O}_2$  por gramo de peso fresco ( $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  PF).

to a 15 W fluorescent lamp for 10 min. One unit of SOD activity was defined as the amount of enzyme required to inhibit 50% of NBT photoreduction. Absorbance was measured at 560 nm, and enzyme activity was expressed as U·mg<sup>-1</sup> protein (Haghpanah et al., 2024).

#### *Phenylalanine ammonia-lyase activity*

Phenylalanine ammonia-lyase (PAL; EC 4.3.1.5) activity was determined following Lisker et al. (1983) with some modifications. A total of 100 µL of enzyme extract was combined with 500 µL of 50 mM Tris-HCl buffer (pH 7) and 60 µL of 10 mM phenylalanine. The mixture was incubated at 37 °C for 1 h with constant shaking at 300 rpm; subsequently, 1 mL of toluene and 250 µL of 4 N HCl were added. The samples were vortexed for 30 s and centrifuged at 1000 rpm for 2 min. The absorbance of the supernatant was measured at 290 nm. The results were expressed as U·mg<sup>-1</sup> protein (Haghpanah et al., 2025).

#### *Catalase activity*

Catalase (CAT; EC 1.11.1.6) activity was determined according to Aebi (1974). The reaction mixture (3 mL) contained 500 µL enzyme extract, 50 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, and 100 mM potassium phosphate buffer (pH 7.0). The decomposition of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> was monitored at 240 nm, and enzymatic activity was expressed as U·mg<sup>-1</sup> protein·min<sup>-1</sup>.

#### *Peroxidase activity*

Peroxidase (POD; EC 1.11.1.7) activity was assayed using the methodology of Nickel and Cunningham (1969). The reaction mixture (2.8 mL) contained 9 mM guaiacol, 2 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, and 50 mM potassium phosphate buffer (pH 6.5). The reaction was initiated with 50 µL of enzyme extract, and the increase in absorbance at 470 nm was monitored for 3 min. Activity was expressed as U·mg<sup>-1</sup> protein·min<sup>-1</sup>.

#### **Statistical analysis**

Data were analyzed using analysis of variance and comparison of means using the protected Fisher's test (LSD,  $p < 0.01$ ). Analyses were performed using SAS ver. 9.1 software (SAS Institute, 2001).

#### **Results and discussion**

Analysis of variance revealed that both Si concentration and drought severity significantly ( $p < 0.01$ ) affected fresh and dry biomass (Table 1).

Overall, increasing drought intensity significantly reduced plant biomass regardless of Si level. Plants under severe drought stress (40 % FC) and 3 mM Si exhibited the lowest fresh weight (2.1 g), representing

#### *Actividad de la superóxido dismutasa*

La actividad de la superóxido dismutasa (SOD; EC 1.15.1.11) se determinó según la metodología de Patykowski y Urbanek (2003) con ligeras modificaciones. La mezcla de reacción de 1.5 mL contenía 100 µL de extracto enzimático, 1.5 mM de EDTA, 10 mM de metionina, 75 µM de NBT y 50 mM de tampón de fosfato potásico (pH 7.4). Se agregaron 2 mg de riboflavina y la mezcla se expuso a una lámpara fluorescente de 15 W durante 10 min. Una unidad de actividad de la SOD se definió como la cantidad de enzima necesaria para inhibir el 50 % de la fotorreducción del NBT. Se midió la absorbancia a 560 nm y la actividad enzimática se expresó en U·mg<sup>-1</sup> de proteína (Haghpanah et al., 2024).

#### *Actividad de la fenilalanina amoniaco liasa*

La actividad de la fenilalanina amoniaco liasa (PAL; EC 4.3.1.5) se determinó a partir de la metodología de Lisker et al. (1983) con algunas modificaciones. Se mezclaron 100 µL de extracto enzimático con 500 µL de tampón Tris-HCl 50 mM (pH 7) y 60 µL de fenilalanina 10 mM. La mezcla se incubó a 37 °C durante 1 h con agitación constante a 300 rpm; posteriormente, se añadieron 1 mL de tolueno y 250 µL de HCl 4 N. Las muestras se agitaron en vórtex durante 30 s y se centrifugaron a 1000 rpm durante 2 min. La absorbancia del sobrenadante se midió a 290 nm. Los resultados se expresaron como U·mg<sup>-1</sup> de proteína (Haghpanah et al., 2025).

#### *Actividad de la catalasa*

La actividad de la catalasa (CAT; EC 1.11.1.6) se determinó de acuerdo con la metodología de Aebi (1974). La mezcla de reacción (3 mL) contenía 500 µL de extracto enzimático, 50 mM de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> y 100 mM de tampón de fosfato potásico (pH 7.0). La descomposición del H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> se monitoreó a 240 nm y la actividad enzimática se expresó como U·mg<sup>-1</sup> de proteína·min<sup>-1</sup>.

#### *Actividad de la peroxidasa*

La actividad de la peroxidasa (POD; EC 1.11.1.7) se analizó con la metodología de Nickel y Cunningham (1969). La mezcla de reacción (2.8 mL) contenía 9 mM de guaiacol, 2 mM de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> y 50 mM de tampón de fosfato potásico (pH 6.5). La reacción se inició con 50 µL de extracto enzimático y se monitoreó el aumento de la absorbancia a 470 nm durante 3 min. La actividad se expresó en U·mg<sup>-1</sup> de proteína·min<sup>-1</sup>.

#### **Análisis estadísticos**

Los datos se sometieron a análisis de varianza y comparación de medias mediante la prueba protegida de Fisher (LSD,  $p < 0.01$ ). Los análisis se realizaron con el programa SAS versión 9.1 (SAS Institute, 2001).

**Table 1. Variance analysis of the effect of water stress and application of silicon on tomato plants.****Cuadro 1. Análisis de varianza del efecto del estrés hídrico y la aplicación de silicio en plantas de tomate.**

Source of variation/ Fuente de variación	DF/ GL	Fresh weight/ Peso fresco	Dry weight/ Peso seco	RWC/ CRA	Proline/ Prolina	MDA	Hydrogen peroxide/ Peróxido de hidrógeno	SOD	PAL	CAT	POD
Silicon/ Silicio	3	0.85**	0.02**	118.92**	2.04**	0.11**	0.02**	0.07**	0.0013 <sup>ns</sup>	1.26**	0.11**
Drought/ Sequía	2	2.07**	0.01**	725.25**	10.43**	0.21**	0.25**	0.02 <sup>ns</sup>	0.001 <sup>ns</sup>	0.27**	0.21**
Silicon × Drought/ Silicio × Sequía	6	9.19**	0.05**	2744.92**	0.87**	0.07**	0.01**	0.03**	0.01**	2.58**	0.02**
Error	24	0.08	0.0016	27.17	0.07	0.01	0.003	0.01	0.00036	0.03	0.02
CV	-	6.99	11.09	7.58	12.13	8.8	11.4	5.64	14.78	13.13	23.52

DF: degrees of freedom; RWC: relative water content; MDA: malondialdehyde; SOD: superoxide dismutase; PAL: phenylalanine ammonia-lyase; CAT: catalase; POD: peroxidase; CV: coefficient of variation. <sup>ns</sup>, \*, and \*\*: non-significant and significant at 5 and 1 % probability levels, respectively.

GL: grados de libertad; CRA: contenido relativo de agua; MDA: malondialdehído; SOD: superóxido dismutasa; PAL: fenilalanina amoniaco liasa; CAT: catalasa; POD: peroxidasa; CV: coeficiente de variación. <sup>ns</sup>, \* y \*\*: no significativos y significativos a niveles de probabilidad de 5 y 1 %, respectivamente.

a 183 % reduction compared to the control (80 % FC). In contrast, the highest fresh weight (5.59 g) was observed in plants irrigated with the nutrient solution containing 1.5 mM Si and without drought stress (Figure 1), suggesting this concentration as optimal for biomass yield in tomato. These findings are consistent with previous studies reporting enhanced biomass production in tomatoes (Turan et al., 2023) and other vegetable crops (Macedo et al., 2019) following Si supplementation.

Similarly, the highest dry weight was observed in the treatments without drought stress with the application of 0, 1.5, and 3 mM Si, while the lowest dry weight (0.19 g) was recorded in the treatment with severe drought and 1.5 mM Si (Figure 2). The positive effects of Si can be attributed to the deposition of silica in cell walls (Coskun et al., 2023), improved photosynthetic efficiency (Dou et al., 2023), and enhanced antioxidant enzyme activity (Hasanuzzaman et al., 2022).

The results obtained highlight the importance of optimizing Si concentrations for achieving maximum efficiency under drought stress conditions. The biomass enhancement observed supports previous evidence that Si contributes to maintaining cellular turgor and structural integrity under water deficit (Etesami & Jeong, 2018). Furthermore, comparative studies show that the optimal Si concentration varies among species and environmental conditions, with 1.5 mM in tomato versus 2 mM in cucumber (Kim et al., 2023).

### Relative water content

RWC decreased significantly ( $p < 0.01$ ) with increasing drought intensity at all Si concentrations (0, 0.75, 1.5, and 3 mM). Under severe stress, plants treated with

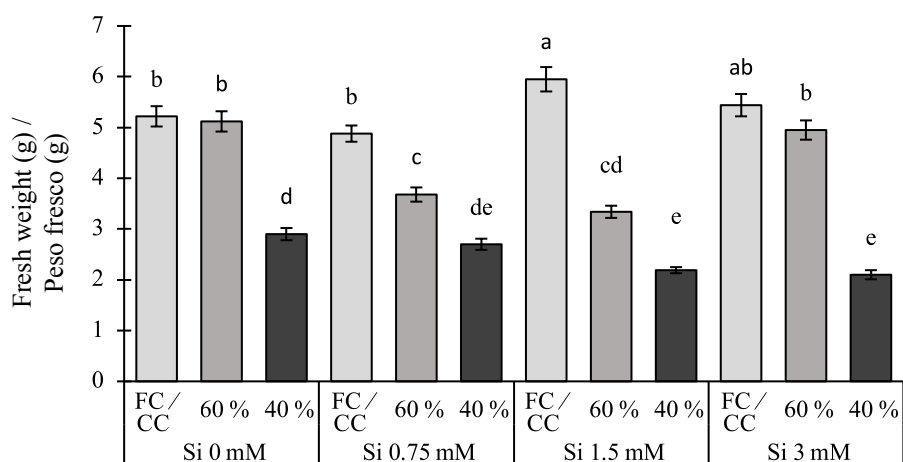
### Resultados y discusión

El análisis de varianza reveló que tanto la concentración de Si como la severidad de la sequía afectaron significativamente ( $p < 0.01$ ) la biomasa fresca y seca (Cuadro 1).

En general, el aumento de la intensidad de la sequía redujo significativamente la biomasa vegetal, independientemente de la concentración de Si. Las plantas bajo estrés por sequía severa (40 % de CC) y 3 mM de Si exhibieron el menor peso fresco (2.1 g), con una reducción de 183 % en comparación con el testigo (80 % de CC). En contraste, el mayor peso fresco (5.59 g) se observó en las plantas regadas con la solución nutritiva que contenía 1.5 mM de Si y sin estrés por sequía (Figura 1), lo cual sugiere que esta concentración es óptima para el rendimiento de biomasa en tomate. Estos hallazgos coinciden con estudios previos que informan una mayor producción de biomasa en tomates (Turan et al., 2023) y otros cultivos hortícolas (Macedo et al., 2019) después de la suplementación con Si.

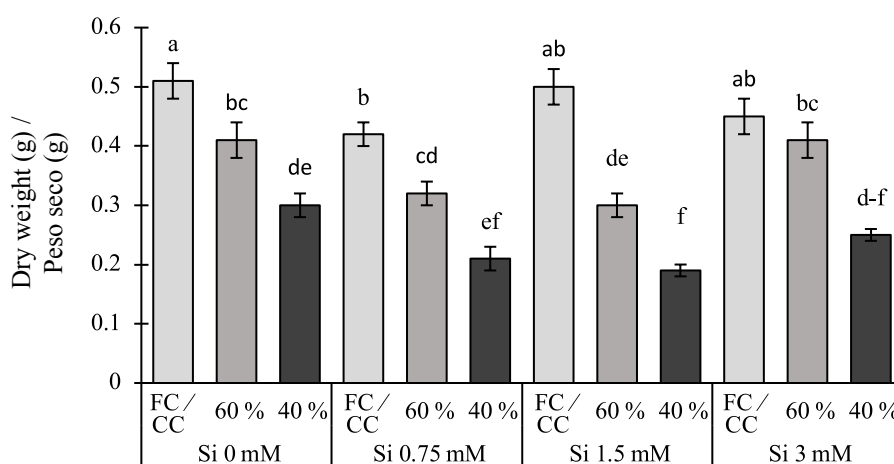
De manera similar, el mayor peso seco se observó en los tratamientos sin estrés por sequía con la aplicación de 0, 1.5 y 3 mM de Si, mientras que el menor peso seco (0.19 g) se registró en el tratamiento con sequía severa y 1.5 mM de Si (Figura 2). Los efectos positivos del Si se pueden atribuir a la deposición de sílice en las paredes celulares (Coskun et al., 2023), una mejor eficiencia fotosintética (Dou et al., 2023) y una mayor actividad enzimática antioxidante (Hasanuzzaman et al., 2022).

Los resultados obtenidos resaltan la importancia de optimizar las concentraciones de Si para lograr la máxima eficiencia en condiciones de estrés hídrico. El aumento de biomasa observado respalda la evidencia



**Figure 1.** Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40 % of field capacity [FC]) on the fresh weight of tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

**Figura 1.** Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40 % de la capacidad de campo [CC]) sobre el peso fresco de tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).



**Figure 2.** Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40 % of field capacity [FC]) on the dry weight of tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

**Figura 2.** Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40 % de la capacidad de campo [CC]) sobre el peso seco de tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).

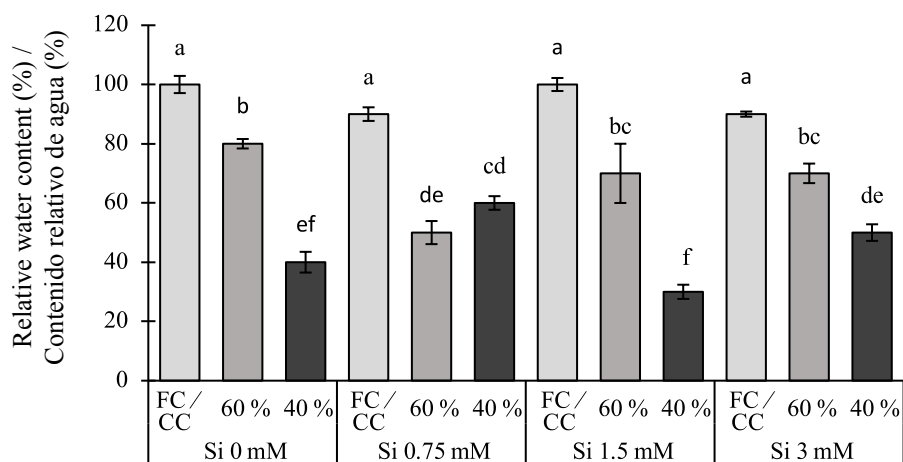
1.5 mM Si exhibited the lowest RWC (30 %), whereas the control treatment (80 % FC) maintained the highest value (100 %) (Figure 3). Despite the overall decrease in RWC with drought, Si application at 0.75 and 3 mM significantly mitigated water loss under severe stress conditions compared to the treatment without Si supplementation.

These findings are consistent with those of Yahyaabadi and Asgharipour (2015), who observed a decline in RWC with increasing drought in fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). Similar trends have been reported in cereals

previa de que el Si contribuye a mantener la turgencia celular y la integridad estructural en condiciones de déficit hídrico (Etesami & Jeong, 2018). Además, los estudios comparativos muestran que la concentración óptima de Si varía según la especie y las condiciones ambientales, con 1.5 mM en tomate contra 2 mM en pepino (Kim et al., 2023).

#### Contenido relativo de agua

El CRA disminuyó significativamente ( $p < 0.01$ ) con el aumento de la intensidad de la sequía en todas



**Figure 3.** Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40 % of field capacity [FC]) on the relative water content (RWC) of tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

**Figura 3.** Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40 % de la capacidad de campo [CC]) sobre el contenido relativo de agua (CRA) en tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).

such as *Triticum aestivum*, *Aegilops tauschii*, *Aegilops crassa*, and *Aegilops cylindrica* (Pour-Aboughadareh et al., 2019), and in wheat under moderate and severe water stress (Zhao et al., 2020). Turan et al. (2023) showed that when tomatoes were stressed by drought, their shoot fresh weight decreased by 43 %. The observed improvements in RWC under Si supplementation are attributed to silica deposition in the leaf apoplast, which reduces transpirational water loss and enhances water retention (Gongge et al., 2005). As RWC is closely linked to leaf photosynthetic capacity, its maintenance under drought indicates physiological resilience and reduced cellular dehydration (España-Boquera et al., 2010).

### Proline content

Analysis of variance indicated significant effects ( $p < 0.01$ ) of Si, drought stress, and their interaction on proline accumulation (Table 1). Proline content increased progressively with drought severity, with the highest concentration ( $3.74 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  FW) observed in plants treated with 3 mM Si under severe stress, representing a 306 % increase relative to the control (80 % FC) (Figure 4).

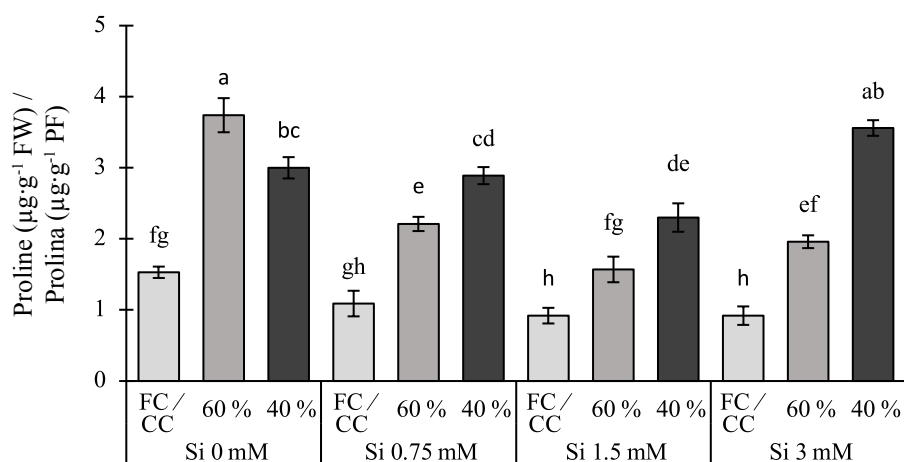
Proline accumulation under drought stress is a well-documented adaptive response, as it contributes to stress tolerance (Stewart & Lee, 1974; Wang et al., 2015). Similar increases to those obtained in the present study were reported by Yahyaabadi and Asgharipour (2015) in fennel subjected to 40 % FC and foliar application of 10 mM Si, and by Ahsan et al. (2023) in drought-stressed gerbera. Aazami et al. (2021) investigated proline concentrations in some tomato cultivars and

las concentraciones de Si (0, 0.75, 1.5 y 3 mM). Bajo estrés severo, las plantas tratadas con 1.5 mM de Si presentaron el menor CRA (30 %), mientras que el testigo (80 % de CC) mantuvo el valor más alto (100 %) (Figura 3). A pesar de la disminución general del CRA con la sequía, la aplicación de 0.75 y 3 mM de Si mitigó significativamente la pérdida de agua en condiciones de estrés severo en comparación con el tratamiento sin la suplementación con Si.

Estos hallazgos coinciden con los de Yahyaabadi y Asgharipour (2015), quienes observaron una disminución del CRA con el aumento de la sequía en hinojo (*Foeniculum vulgare* Mill.). Se han reportado tendencias similares en cereales como *Triticum aestivum*, *Aegilops tauschii*, *Aegilops crassa* y *Aegilops cylindrica* (Pour-Aboughadareh et al., 2019), así como en el trigo sometido a estrés hídrico moderado y severo (Zhao et al., 2020). Turan et al. (2023) demostraron que cuando los tomates se sometieron a estrés por sequía, el peso fresco de sus brotes disminuyó en 43 %. Las mejoras observadas en el CRA bajo la suplementación con Si se atribuyen a la deposición de sílice en el apoplasto foliar, lo cual reduce la pérdida de agua por transpiración y mejora la retención de agua (Gongge et al., 2005). Debido a que el CRA está estrechamente relacionado con la capacidad fotosintética de las hojas, su mantenimiento bajo sequía indica resiliencia fisiológica y una menor deshidratación celular (España-Boquera et al., 2010).

### Contenido de prolina

El análisis de varianza evidenció efectos significativos ( $p < 0.01$ ) del Si, el estrés hídrico y de su interacción



**Figure 4.** Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40 % of field capacity [FC]) on proline content in tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

**Figura 4.** Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40 % de la capacidad de campo [CC]) sobre el contenido de prolina en tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).

observed that proline accumulated significantly in plant tissues under stress conditions. Proline stabilizes cellular macromolecules, preserves enzyme function, and scavenges reactive oxygen species (ROS) (Bacha et al., 2017; Das & Roychoudhury, 2014). Si application further enhances proline and osmolyte accumulation, strengthening the plant's stress defense capacity (Ahmad et al., 2008; Schobert & Tschesche, 1978) and reducing MDA (Song et al., 2024).

#### Enzyme activity and related components

The interaction between Si concentration and drought stress significantly affected  $H_2O_2$  and MDA accumulation ( $p < 0.01$ ) (Table 1).  $H_2O_2$  levels increased with drought severity across all Si treatments, with the highest concentrations observed under severe stress (Figure 5). In contrast, MDA levels peaked under moderate stress in Si-treated plants, suggesting maximum membrane lipid peroxidation at this stage (Figure 6). Song et al. (2024) mention that Si-treated tomatoes maintain cellular integrity under drought conditions, observing a 21.5 % decrease in MDA levels compared to treatments without Si. The observed pattern indicates a non-linear oxidative response, where moderate stress induces the most significant membrane damage, while severe stress triggers compensatory antioxidant mechanisms.

Drought and Si treatments also modulated antioxidant enzyme activity. SOD activity increased slightly under severe drought, reaching its maximum at 3 mM Si (Figure 7). PAL activity followed a similar trend, showing the highest induction at 3 mM Si under severe stress (Figure 8). CAT activity decreased significantly ( $p < 0.01$ ) under severe drought in the absence of Si,

sobre la acumulación de prolina (Cuadro 1). El contenido de prolina aumentó progresivamente con la severidad de la sequía, observándose la mayor concentración ( $3.74 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  de PF) en las plantas tratadas con 3 mM de Si bajo estrés severo, lo cual representa un aumento de 306 % con respecto al testigo (80 % de CC) (Figura 4).

La acumulación de prolina bajo estrés hídrico es una respuesta adaptativa bien documentada, ya que contribuye a la tolerancia al estrés (Stewart & Lee, 1974; Wang et al., 2015). Incrementos similares a los obtenidos en el presente estudio fueron reportados por Yahyaabadi y Asgharipour (2015) en hinojo sometido a 40 % de CC y aplicación foliar de 10 mM de Si, y por Ahsan et al. (2023) en gerbera sometida a estrés hídrico. Aazami et al. (2021) investigaron las concentraciones de prolina en algunos cultivares de tomate y observaron que la prolina se acumulaba significativamente en los tejidos vegetales bajo condiciones de estrés. La prolina estabiliza las macromoléculas celulares, preserva la función enzimática y elimina las especies reactivas de oxígeno (ROS) (Bacha et al., 2017; Das & Roychoudhury, 2014). La aplicación de Si mejora aún más la acumulación de prolina y osmolitos, lo cual fortalece la capacidad de defensa de la planta contra el estrés (Ahmad et al., 2008; Schobert & Tschesche, 1978) y reduce el MDA (Song et al., 2024).

#### Actividad enzimática y componentes relacionados

La interacción entre la concentración de Si y el estrés por sequía afectó significativamente la acumulación de  $H_2O_2$  y MDA ( $p < 0.01$ ) (Cuadro 1). Los niveles de  $H_2O_2$  aumentaron con la severidad de la sequía

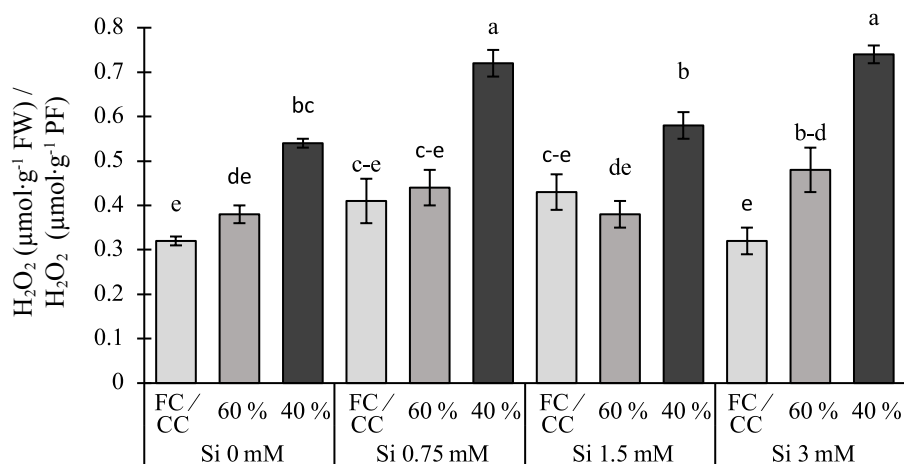


Figure 5. Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40 % of field capacity [FC]) on the hydrogen peroxide (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) content in tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

Figura 5. Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40 % de la capacidad de campo [CC]) sobre el contenido de peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) en tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).

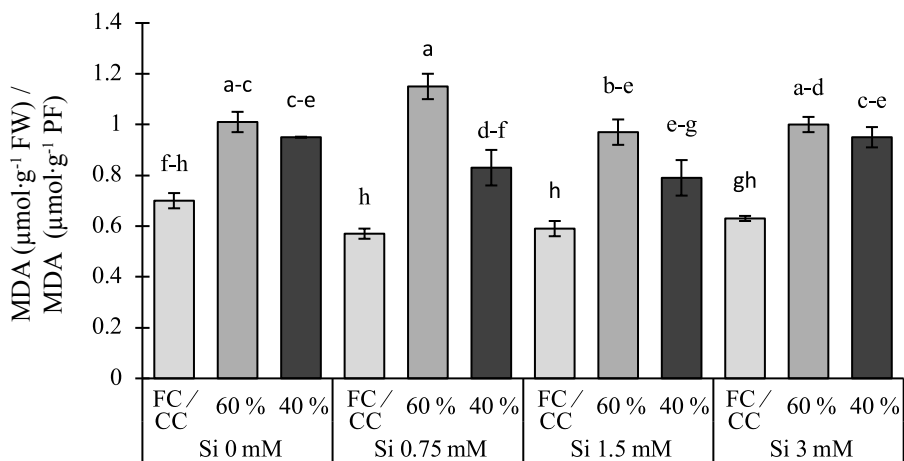
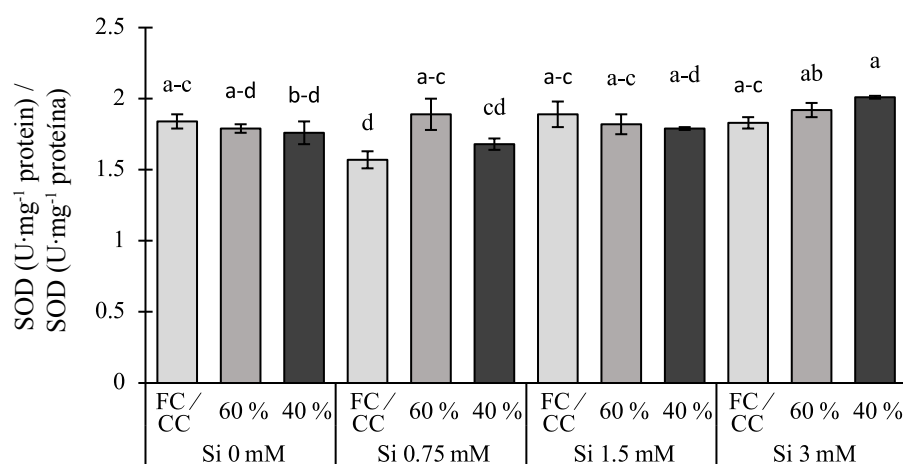


Figure 6. Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40 % of field capacity [FC]) on malondialdehyde (MDA) content in tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

Figura 6. Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40 % de la capacidad de campo [CC]) sobre el contenido de malondialdehído (MDA) en tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).

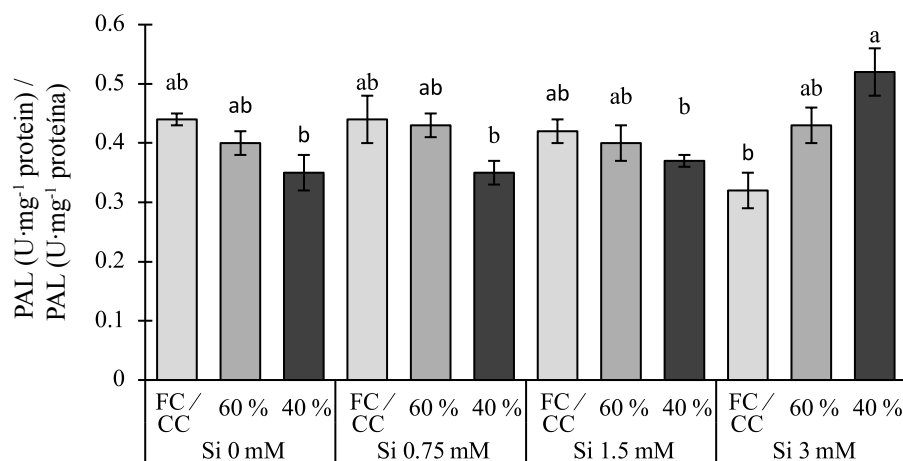
but was significantly improved with the application of 0.75 and 1.5 mM Si (Figure 9). POD activity increased with drought intensity, with the highest values recorded under severe stress and 3 mM Si (Figure 10). Overall, these results indicate that Si supplementation, especially at higher concentrations, reinforces the antioxidant defense system (SOD, CAT, POD) and enhances PAL activity, thereby mitigating oxidative damage during drought (Haghpanah et al., 2021). This suggests that Si plays an important role in alleviating oxidative damage associated with water deficit.

en todos los tratamientos con Si, observándose las concentraciones más altas bajo estrés severo (Figura 5). Por el contrario, los niveles de MDA alcanzaron su punto máximo bajo estrés moderado en las plantas tratadas con Si, lo cual sugiere una máxima peroxidación lipídica de la membrana en esta etapa (Figura 6). Song et al. (2024) mencionan que los tomates tratados con Si mantienen la integridad celular bajo condiciones de sequía, al observar una disminución de 21.5 % en los niveles de MDA en comparación con los tratamientos sin Si. El patrón observado indica una respuesta



**Figure 7.** Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40 % of field capacity [FC]) on superoxide dismutase (SOD) activity in tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

**Figura 7.** Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40 % de la capacidad de campo [CC]) sobre la actividad de la superóxido dismutasa (SOD) en tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).



**Figure 8.** Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40 % of field capacity [FC]) on phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity in tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

**Figura 8.** Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40 % de la capacidad de campo [CC]) sobre la actividad de la fenilalanina amoniaco liasa (PAL) en tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).

The results obtained are consistent with previous reports, which show that Si supplementation enhances SOD and CAT activity by 42 and 31 %, respectively, in drought-stressed tomatoes (Cao et al., 2015, 2017). Naz et al. (2021) observed that Si, enhanced with hydrogen sulfide (H<sub>2</sub>S), improved SOD and CAT activities under combined drought and heat stress conditions. The coordinated increase in enzymatic antioxidants indicates the role of Si in maintaining redox homeostasis, especially during prolonged water deficit.

oxidativa no lineal, donde el estrés moderado induce el daño de membrana más significativo, mientras que el estrés severo desencadena mecanismos antioxidantes compensatorios.

Los tratamientos con sequía y Si también modularon la actividad enzimática antioxidante. La actividad de la SOD aumentó ligeramente bajo sequía severa y alcanzó su máximo con 3 mM de Si (Figura 7). La actividad de la PAL siguió una tendencia similar al mostrar la inducción más alta con 3 mM de Si bajo estrés

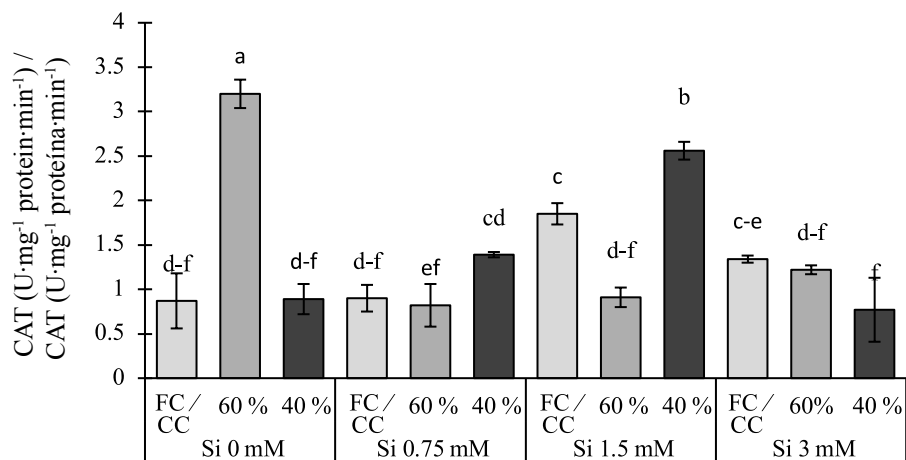


Figure 9. Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40% of field capacity [FC]) on catalase (CAT) activity in tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

Figura 9. Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40% de la capacidad de campo [CC]) sobre la actividad de la catalasa (CAT) en tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).

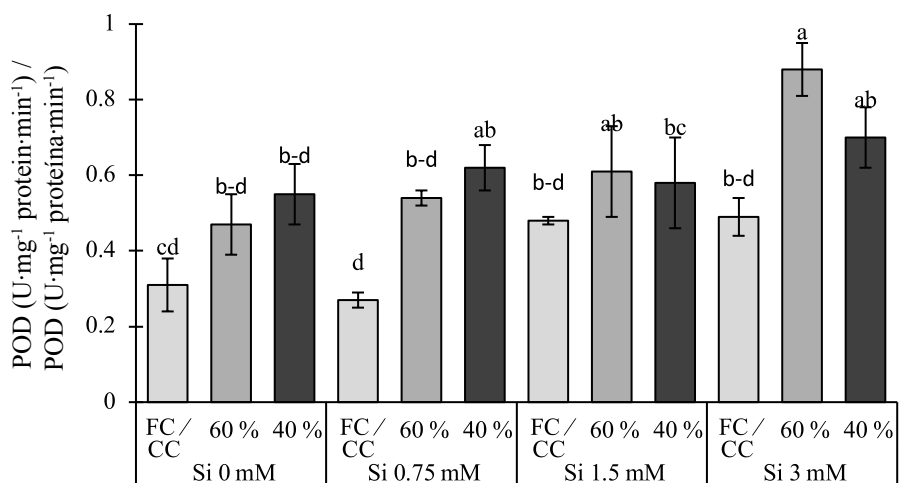


Figure 10. Effect of different concentrations of silicon (0, 0.75, 1.5, and 3 mM) and different drought levels (80, 60, and 40% of field capacity [FC]) on peroxidase (POD) activity in tomatoes. Bars with the same letters do not differ statistically (LSD,  $p > 0.01$ ).

Figura 10. Efecto de diferentes concentraciones de silicio (0, 0.75, 1.5 y 3 mM) y diferentes niveles de sequía (80, 60 y 40% de la capacidad de campo [CC]) sobre la actividad de la peroxidasa (POD) en tomates. Barras con letras iguales no difieren estadísticamente (LSD,  $p > 0.01$ ).

Habib et al. (2022) mention that Si-mediated induction of antioxidant enzymes maintains redox balance by mitigating oxidative damage and accelerating  $H_2O_2$  degradation. The dual function of Si, allowing a slight accumulation of  $H_2O_2$  for stress signaling while preventing cytotoxic levels, was corroborated in wheat, where nano-Si optimized ROS dynamics through phytolith-mediated  $H_2O_2$  scavenging (Abdo et al., 2024). Compared with alternative drought mitigation agents – such as selenium nanoparticles (Ishtiaq et

severo (Figura 8). La actividad de la CAT disminuyó significativamente ( $p < 0.01$ ) bajo sequía severa en ausencia de Si, pero mejoró significativamente con la aplicación de 0.75 y 1.5 mM de Si (Figura 9). La actividad de la POD aumentó con la intensidad de la sequía, con los valores más altos registrados bajo estrés severo y 3 mM de Si (Figura 10). En general, estos resultados sugieren que la suplementación con Si, especialmente a concentraciones elevadas, refuerza el sistema de defensa antioxidante (SOD, CAT, POD) y mejora la

al., 2023), salicylic acid (Rai et al., 2024), algae-based bio-stimulants (Cerruti et al., 2024), and vanillic acid (Parvin et al., 2024) – Si offers a broader spectrum of protection, coordinating enzymatic (SOD/CAT), non-enzymatic (proline/GSH), and structural responses (cell wall silicification), as well as improved stress tolerance and increased tomato yield (Cao et al., 2017; Habib et al., 2022; Ishtiaq et al., 2023).

The results demonstrate that Si application alleviates the adverse effects of water deficit in tomato plants by improving antioxidant enzyme activity, reducing oxidative stress, and sustaining biomass accumulation. The responses varied depending on the Si concentration and the degree of stress, demonstrating the influence of numerous factors. Si emerges as a multifaceted and eco-friendly amendment capable of strengthening drought resilience in tomato plants by integrating biochemical, physiological, and structural defense mechanisms.

### Conclusion

This study provides strong evidence that silicon supplementation effectively modulates the physiological and biochemical responses of tomato plants under drought stress. Under severe water deficit (40 % FC), the application of 0.75 mM Si significantly enhanced SOD activity, indicating its role in protecting cells against oxidative stress.

Although  $H_2O_2$  accumulation increased with drought severity, Si-treated plants exhibited enhanced stress tolerance. Plants exposed to severe stress showed the lowest fresh (2.1 g) and dry (0.19 g) biomass, representing a 183 and 168 % reduction compared to the control, respectively. Beyond mitigating biomass loss, silicon contributes to sustaining plant vigor and metabolic balance under water-limited conditions. These results highlight the potential of Si as a cost-effective and environmentally sustainable amendment for improving drought resilience in tomato cultivation. Future studies should explore the underlying molecular and signaling pathways associated with Si-mediated drought tolerance and assess its optimal dosage and mode of application across different tomato genotypes and environmental scenarios to enhance both yield and fruit quality.

### Acknowledgments

We would like to express our gratitude to all contributors, especially the laboratory staff at the Genetics and Agricultural Biotechnology Institute of Tabarestan (GABIT), for their technical assistance. This research did not receive any specific funding.

*End of English version*

actividad de la PAL, lo cual mitiga el daño oxidativo durante la sequía (Haghpanah et al., 2021). Esto indica que el Si juega un papel importante en el alivio del daño oxidativo asociado con el déficit hídrico.

Los resultados obtenidos coinciden con informes previos, que muestran que la suplementación con Si mejora la actividad de la SOD y la CAT en un 42 y 31 %, respectivamente, en tomates sometidos a estrés hídrico (Cao et al., 2015, 2017). Naz et al. (2021) observaron que el Si, enriquecido con sulfuro de hidrógeno ( $H_2S$ ), mejoró la actividad de la SOD y la CAT en condiciones combinadas de sequía y estrés térmico. El aumento coordinado de antioxidantes enzimáticos indica el papel del Si en el mantenimiento de la homeostasis redox, especialmente durante déficit hídrico prolongado.

Habib et al. (2022) mencionan que la inducción de enzimas antioxidantes mediada por Si mantiene el equilibrio redox al mitigar el daño oxidativo y acelerar la degradación del  $H_2O_2$ . La doble función del Si, que permite una ligera acumulación de  $H_2O_2$  para la señalización del estrés y al mismo tiempo previene los niveles citotóxicos, se corroboró en trigo, donde el nano-Si optimizó la dinámica de las ROS mediante la eliminación del  $H_2O_2$  mediada por fitolitos (Abdo et al., 2024). En comparación con agentes alternativos de mitigación de daños por sequías –como las nanopartículas de selenio (Ishtiaq et al., 2023), el ácido salicílico (Rai et al., 2024), los bioestimulantes a base de algas (Cerruti et al., 2024) y el ácido vainílico (Parvin et al., 2024)– el Si ofrece un espectro más amplio de protección, al coordinar respuestas enzimáticas (SOD/CAT), no enzimáticas (prolina/GSH) y estructurales (silicificación de la pared celular), así como una mejor tolerancia al estrés y un mayor rendimiento del tomate (Cao et al., 2017; Habib et al., 2022; Ishtiaq et al., 2023).

Los resultados demuestran que la aplicación de Si reduce los efectos adversos del déficit hídrico en las plantas de tomate al mejorar la actividad enzimática antioxidante, reducir el estrés oxidativo y mantener la acumulación de biomasa. Las respuestas variaron según la concentración de Si y el grado de estrés, lo cual demuestra la influencia de numerosos factores. El Si se presenta como una enmienda multifacética y ecológica capaz de fortalecer la resiliencia a la sequía en las plantas de tomate al integrar mecanismos de defensa bioquímicos, fisiológicos y estructurales.

### Conclusiones

Este estudio proporciona evidencia sólida de que la suplementación con silicio modula eficazmente las respuestas fisiológicas y bioquímicas de las plantas de tomate sometidas a estrés hídrico. En condiciones de déficit hídrico severo (40 % de CC), la aplicación de

## References / Referencias

- Aazami, M. A., Rasouli, F., & Ebrahimzadeh, A. (2021). Oxidative damage, antioxidant mechanism and gene expression in tomato responding to salinity stress under *in vitro* conditions and application of iron and zinc oxide nanoparticles on callus induction and plant regeneration. *BMC Plant Biology*, 21, 597. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03379-7>
- Abdo, R. A., Hazem, M. M., El-Assar, A. E., Saady, H. S., & El-Sayed, S. M. (2024). Efficacy of nano-silicon extracted from rice husk to modulate the physio-biochemical constituents of wheat for ameliorating drought tolerance without causing cytotoxicity. *Journal of Basic and Applied Sciences*, 13, 75 <https://doi.org/10.1186/s43088-024-00529-2>
- Aebi, H. (1974). Catalase. In: H. U. Bergmeyer (Ed.), *Methods of Enzymatic Analysis* (pp. 673-684). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-091302-2.X5001-4>
- Ahmad, P., John, R., Sarwat, M., & Umar, S. (2008). Responses of proline, lipid peroxidation and antioxidative enzymes in two varieties of *Pisum sativum* L. under salt stress. *International Journal of Plant Production*, 2(4), 353-366. <https://doi.org/10.22069/IJPP.2012.626>
- Ahsan, M., Valipour, M., Nawaz, F., Raheel, M., Abbas, H. T., Sajid, M., Manan, A., Kanwal, S., Mahmoud, E. A., & Casini, R. (2023). Evaluation of silicon supplementation for drought stress under water-deficit conditions: an application of sustainable agriculture. *Agronomy*, 13(2), 599. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020599>
- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S., & Karanov, E. (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell & Environment*, 24(12), 1337-1344. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00778.x>
- Bacha, H., Tekaya, M., & Drine, S. (2017). Impact of salt stress on morpho-physiological and biochemical parameters of *Solanum lycopersicum* cv. Microtom leaves. *South African Journal of Botany*, 108, 364-369. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.08.018>
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2), 248-254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Cao, B., Mam, Q., Zhao, Q., Wang, L., & Xu, K. (2015). Effects of silicon on absorbed light allocation, antioxidant enzymes and ultrastructure of chloroplasts in tomato leaves under simulated drought stress. *Scientia Horticulturae*, 194(14), 53-62 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.07.037>
- Cao, B., Wang, L., Gao, S., Xia, J., & Kun, X. (2017). Silicon-mediated changes in radial hydraulic conductivity and cell wall stability are involved in silicon-induced drought resistance in tomato. *Protoplasma*, 254, 2295-2304. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1115-y>
- 0.75 mM de Si mejoró significativamente la actividad de la SOD, lo cual demuestra su papel en la protección celular contra el estrés oxidativo.
- Si bien la acumulación de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> aumentó con la severidad de la sequía, las plantas tratadas con Si mostraron una mayor tolerancia al estrés. Las plantas expuestas a estrés severo mostraron la menor biomasa fresca (2.1 g) y seca (0.19 g), lo cual representa una reducción de 183 y 168 % en comparación con el testigo, respectivamente. Además de mitigar la pérdida de biomasa, el silicio contribuye a mantener el vigor de la planta y el equilibrio metabólico en condiciones de escasez de agua. Estos resultados resaltan el potencial del Si como una enmienda rentable y ambientalmente sostenible para mejorar la resiliencia a la sequía en el cultivo de tomate. Estudios futuros deberían explorar las vías moleculares y de señalización subyacentes asociadas con la tolerancia a la sequía mediada por el Si y evaluar su dosis y modo de aplicación óptimos en diferentes genotipos de tomate y escenarios ambientales para mejorar tanto el rendimiento como la calidad del fruto.

## Agradecimientos

Agradecemos a todos los colaboradores, especialmente al personal de laboratorio del *Genetics and Agricultural Biotechnology Institute of Tabarestan* (GABIT), por su asistencia técnica. Esta investigación no recibió financiamiento específico.

## Fin de la versión en español

- Cerruti, P., Campobenedetto, C., Montrucchio, E., Agliassa, C., Contartese, V., Acquadro, & Bertea, M. C. (2024). Antioxidant activity and comparative RNA-seq analysis support mitigating effects of an algae-based biostimulant on drought stress in tomato plants. *Physiologia Plantarum*, 176(6), e70007. <https://doi.org/10.1111/pp1.70007>
- Chen, D., Wang, S., Yin, L., & Deng, X. (2018). How does silicon mediate plant water uptake and loss under water deficiency? *Frontiers in Plant Science*, 9, 281. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00281>
- Chiappero, J., Cappellari, L. R., & Sosa Alderete, L. G. (2019). Plant growth promoting rhizobacteria improve the antioxidant status in *Mentha piperita* grown under drought stress leading to an enhancement of plant growth and total phenolic content. *Industrial Crops and Products*, 139, 111553. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111553>
- Chourasiya, D., Agnihotri, R., Prakash, A., Pal, K. K., & Sharma, M. P. (2018). Bioprotection of soybean plants from drought stress by application of bacterial and fungal endophytes. In: B. Giri, R. Prasad, & A. Varma (Eds.), *Root biology*.

- Soil biology* (pp. 281-301). Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-75910-4\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-319-75910-4_11)
- Coskun, D., Britto, D. T., Huynh, W. Q., & Kronzucker, H. J. (2016). The role of silicon in higher plants under salinity and drought stress. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1072. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01072>
- Coskun, D., Deshmukh, R., Sonah, H., Menzies, J. G., Reynolds, O., Ma, J. F., & Bélanger, R. R. (2023). The controversies of silicon's role in plant biology. *New Phytologist*, 221(1), 67-85. <https://doi.org/10.1111/nph.15343>
- Das, K., & Roychoudhury, A. (2014). Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Frontiers in Environmental Science*, 2, 53. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>
- Debona, D., Rodrigues, F. A., & Datnof, L. E. (2017). Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses. *Annual Review of Phytopathology*, 55, 85-107. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080516-035312>
- Diogo, R., & Wydra, K. (2007). Silicon-induced basal resistance in tomato against *Ralstonia solanacearum* is related to modification of pectic cell wall polysaccharide structure. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 70, 120-129. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2007.07.008>
- Dou, Z., Abdelghany, A. E., Zhang, H., Feng, H., Zhang, Y., Yu, S., Zhang, F., Li, Z., & Fan, J. (2023). Exogenous silicon application improves fruit yield and quality of drip-irrigated greenhouse tomato by regulating physiological characteristics and growth under combined drought and salt stress. *Scientia Horticulturae*, 321, 112352. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112352>
- España-Boquera, M. L., Lobit, P., & Castellanos-Morales, V. (2010). Leaf chlorophyll content estimation in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33(2), 175-181. <https://doi.org/10.35196/rfm.2010.2.175>
- Etesami, H., & Jeong, B. R. (2018). *Silicon (Si): Review and future prospects on the action mechanisms in alleviating biotic and abiotic stresses in plants. Ecotoxicology and Environmental Safety*, 147, 881-896. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.09.063>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAOSTAT). (2023, March 16). *Crops and livestock products*. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAOSTAT). (2021, June 9). *Crops and livestock products*. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>
- Gong, H., Zhu, X., Chen, K., Wang, S., & Zhang, C. (2005). Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Science*, 169(2), 313-321. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.02.023>
- Grozeva, S., Topalova, E., Ganeva, D., & Tringovska, I. (2024). Evaluation of tomato landraces for tolerance to drought stress using morphological and physiological traits. *International Journal of Plant Biology*, 15(4), 1391-1404. <https://doi.org/10.3390/ijpb15040096>
- Habib, A., Abdelaziz, S., Hagab, R., & Elbaset, A. (2022). Impact of silicon and some rhizobial species on growth and productivity of Tomato under different irrigation periods-North Sinai. *Journal of Desert Research*, 72(2), 285-313. <https://doi.org/10.21608/ejdr.2022.142077.1107>
- Haghpanah, M., Hashemipetroudi, S., Arzani, A., & Araniti, F. (2024). Drought tolerance in plants: Physiological and molecular responses. *Plants*, 13(21), 2962. <https://doi.org/10.3390/plants13212962>
- Haghpanah, M., Jelodar, N. B., Zarrini, H. N., Pakdin-Parizi, A., & Dehestani, A. (2025). Azelaic acid enhances tomato resistance to *Alternaria solani* via defense responses and lignin biosynthesis. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 138, 102654. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2025.102654>
- Haghpanah, M., Jelodar, N. B., Zarrini, H. N., Pakdin-Parizi, A., & Dehestani, A. (2021). Silicon foliar exogenous altered the activity of crucial ROS pathway enzymes in tomatoes (*Solanum lycopersicum*). *Russian Agricultural Sciences*, 47, 485-489. <https://doi.org/10.3103/S1068367421050074>
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S. M., Mahmud, J. A., & Fotopoulos, V. (2022). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*, 9(8), 681. <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>
- Hoagland, D. R., & Snyder, W. C. (1933). Nutrition of strawberry plant under controlled conditions: (a) Effects of deficiencies of boron and certain other elements: (b) Susceptibility to injury from sodium salts. *Proceedings American Society for Horticultural Science*, 30, 288-294. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19351100824>
- Ishtiaq, M., Mazhar, M. W., Maqbool, M., Hussain, T., Hussain, S. A., Casini, R., Abd-ElGawad, A. M., & Elansary, H. O. (2023). Seed priming with the selenium nanoparticles maintains the redox status in the water stressed tomato plants by modulating the antioxidant defense enzymes. *Plants*, 12(7), 1556. <https://doi.org/10.3390/plants12071556>
- Kim, Y. H., Khan, A. L., Waqas, M., & Lee, I. J. (2023). Silicon regulates antioxidant activities of crop plants under abiotic-induced oxidative stress: A review. *Frontiers in Plant Science*, 8, 510. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00510>
- Lisker, N., Cohen, L., Chalutz, E., & Fuchs, Y. (1983). Fungal infections suppress ethylene-induced phenylalanine ammonia-lyase activity in grapefruits. *Physiological Plant Pathology*, 22(3), 331-338. [https://doi.org/10.1016/S0048-4059\(83\)81020-0](https://doi.org/10.1016/S0048-4059(83)81020-0)
- Macedo, L.C., Dornelles, S. H., Peripolli, M., Trivisio, V. S., Conceição, D. Q., Pivetta, M., & Essi, L. (2019). Phenology and dry mass production of *Urochloa plantaginea* and *Urochloa platyphylla* submitted to different water quantities in the soil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 41, e46127. <https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v41i1.46127>
- Naz, R., Gul, F., Zahoor, S., Nosheen, A., Yasmin, H., Keyani, R., Shahid, M., Hassan, M. N., Siddiqui, M. H., Batool, S., Anwar, Z., Ali, N., & Roberts, T. H. (2021). Interactive effects of hydrogen sulphide and silicon enhance drought and heat tolerance by modulating hormones, antioxidant defence enzymes and redox status in barley

- (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Biology*, 24(4), 684-696. <https://doi.org/10.1111/plb.13374>
- Nickel, K. S., & Cunningham, B. A. (1969). Improved peroxidase assay method using leuco 2,3 ,6-trichloroindophenol and application to comparative measurements of peroxidatic catalysis. *Analytical Biochemistry*, 27(2), 292-299. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(69\)90035-9](https://doi.org/10.1016/0003-2697(69)90035-9)
- Ohkawa, H., Ohishi, N., Yagi, K. (1997). Assay for lipid peroxides in animal tissues by thiobarbituric acid reaction. *Analytical Biochemistry*, 95(2), 351-358. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(79\)90738-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(79)90738-3)
- Parvin, K., Hasanuzzaman, M., Mohsin, S. M., Nahar, K., & Fujita, M. (2024). Vanillic acid modulates antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems to combat drought stress in tomato seedlings. *Plants*, 13(22), 3114. <https://doi.org/10.3390/plants13223114>
- Patykowski, J., & Urbanek, H. (2003). Activity of enzymes related to H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> generation and metabolism in leaf apoplastic fraction of tomato leaves infected with *Botrytis cinerea*. *Journal of Phytopathology*, 151(3), 153-161. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.2003.00697.x>
- Pour-Aboughadareh, A., Omidi, M., Naghavi, M. R., Etminan, A., Mehrab, A., Pocza, P., & Bayat, H. (2019). Effect of water deficit stress on seedling biomass and physio-chemical characteristics in different species of wheat possessing the D genome. *Agronomy*, 9(9), 522. <https://doi.org/10.3390/agronomy9090522>
- Rai, G. K., Magotra, I., Khanday, D. M., Choudhary, S. M., Bhatt, A., Gupta, V., Rai, P. K., & Kumar, P. (2024). Boosting drought tolerance in tomatoes through stimulatory action of salicylic acid imparted antioxidant defense mechanisms. *Agronomy*, 14(6), 1227. <https://doi.org/10.3390/agronomy14061227>
- Ritchie, S. W., Nguyen, H. T., & Holaday, A. S. (1990). Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Science*, 30(1), 105-111. <https://doi.org/10.2135/cropsci1990.0011183X003000010025x>
- SAS Institute (2001). *SAS/STAT® 9.1 user's guide* [software]. SAS Institute Inc.
- Schobert, B., & Tschesche, H. (1978). Unusual solution properties of proline and its interaction with proteins. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 549(2), 270-277. [https://doi.org/10.1016/0304-4165\(78\)90400-2](https://doi.org/10.1016/0304-4165(78)90400-2)
- Silva, E. R., Zoz, J., Oliveira, C. E. S., Zuffo, A. M., Steiner, F., Zoz, T., & Vendruscolo, E. P. (2019). Can co-inoculation of *Bradyrhizobium* and *Azospirillum* alleviate adverse effects of drought stress on soybean (*Glycine max* L. Merrill)? *Archives of Microbiology*, 201, 325-335. <https://doi.org/10.1007/s00203-018-01617-5>
- Song, J., Xin, L., Gao, F., Liu, H., & Wang, X. (2024). Effects of foliar selenium application on oxidative damage and photosynthetic properties of greenhouse tomato under drought stress. *Plants*, 13(2), 302. <https://doi.org/10.3390/plants13020302>
- Stewart, G. R., & Lee, J. A. (1974). The role of proline accumulation in halophytes. *Planta*, 120, 279-289. <https://doi.org/10.1007/BF00390296>
- Talbi, S., Rojas, J. A., Sahrawy, M., Rodríguez-Serrano, M., Cárdenas, K. E., Debouba, M., & Sandalio, L. M. (2020). Effect of drought on growth, photosynthesis and total antioxidant capacity of the saharan plant *Oudeneya africana*. *Environmental and Experimental Botany*, 176, 104099. <https://doi.org/10.1016/j.enxepbot.2020.104099>
- Tubaña, B. S., & Heckman, J. R. (2015). Silicon in soils and plants. In F. A. Rodrigues, & L. E. Datnoff (Eds), *Silicon and Plant Diseases* (pp. 7-51). Springer Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-22930-0\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-22930-0_2)
- Turan, M., Ekinci, M., & Argin, S. (2023). Drought stress amelioration in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) seedlings by biostimulant as regenerative agent. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1-13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1211210>
- Wang, B., Liu, C., Zhang, D., He, C., Zhang, J., & Li, Z. (2019). Effects of maize organ-specific drought stress response on yields from transcriptome analysis. *BMC Plant Biology*, 19, 335. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1941-5>
- Wang, H., Tang, X., Wang, H., & Shao, H. B. (2015). Proline accumulation and metabolism-related genes expression profiles in *Kosteletzkya virginica* seedlings under salt stress. *Frontiers in Plant Science*, 6, 792. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00792>
- Yahyaabadi, H. M., & Asgharipour, M. R. (2015). Effect of silicon foliar application on yield and some physio-chemical properties of fennel under limited irrigation. *Journal Crop of Improvement*, 17(4), 1035-1048. <https://doi.org/10.22059/jci.2015.55149>
- Zhao, W., Liu, L., Shen, Q., Yang, J., Han, X., Tian, F., & Wu, J. (2020). Effects of water stress on photosynthesis, yield, and water use efficiency in winter wheat. *Water*, 12(8), 2127. <https://doi.org/10.3390/w12082127>