



UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

Departamento de Agronomía

Programa de Doctorado en Ingeniería Agraria, Alimentaria, Forestal y del
Desarrollo Rural Sostenible

Influencia del silicio en la respuesta a estreses abióticos y bióticos en plantas leñosas

Influence of silicon on the response to abiotic and biotic stresses of woody plants

Tesis doctoral presentada por

Kelly Nascimento Silva

Directores

Ricardo Fernández Escobar

María Benlloch González

Córdoba, diciembre de 2020

TITULO: *Influencia del silicio en la respuesta a estreses abióticos y bióticos en plantas leñosas*

AUTOR: *Kelly Nascimento Silva*

© Edita: UCOPress. 2021
Campus de Rabanales
Ctra. Nacional IV, Km. 396 A
14071 Córdoba

<https://www.uco.es/ucopress/index.php/es/>
ucopress@uco.es



TÍTULO DE LA TESIS:

Influencia del silicio en la respuesta a estreses abióticos y bióticos en plantas leñosas

DOCTORANDO/A:

Kelly Nascimento Silva

INFORME RAZONADO DEL/DE LOS DIRECTOR/ES DE LA TESIS

(se hará mención a la evolución y desarrollo de la tesis, así como a trabajos y publicaciones derivados de la misma)

La doctoranda ha seguido fielmente los planes de investigación relacionados con su Tesis Doctoral y con las actividades previstas en el Plan de Doctorado. Consiguió, asimismo, una ayuda para realizar una estancia de tres meses en Clemson University, EEUU, para realizar algunos trabajos relacionados con el tema de investigación de su Tesis. Como se ha indicado en los informes de seguimiento de la Tesis, el tema de trabajo ha sido complejo por la falta de conocimientos previos sobre el tema, de manera que se han tenido que desarrollar trabajos largos en el tiempo y especulativos en cuanto al logro de sus objetivos. No obstante, la doctoranda ha publicado los artículos que se mencionan a continuación, y se esperan publicar otros en un futuro inmediato. Algunas aportaciones a Congresos, tanto nacionales como internacionales, no se han publicado debido al aplazamiento de los Congresos por la influencia de la COVID-19.

Revistas incluidas en el Science Citation Index

Nascimento-Silva, K., Roca-Castillo, L., Benlloch-González, M., Fernández-Escobar, R. 2019. Silicon reduces the incidence of *Venturia oleaginea* (Castagne) *Rossmann & Crous* in potted olive plants. *HortScience*. 54(11):1962-1966.

Aportaciones a Congresos Nacionales

Nascimento-Silva, K., Roca, L.F., Gonzalez, M.B., Fernández-Escobar, R. Influencia del silicio en el control de *Fusicladium oleagineum* en el olivo. En: VII Jornadas del Grupo de Fertilización de la Sociedad Española de Ciencias Hortícolas. Valencia, España, 2019.

Aportaciones a Congresos Internacionales

Nascimento-Silva, K., Melgar, J.C., Benlloch-González, M., Fernández-Escobar, R. Use of silicon as a strategy to cope with biotic and abiotic stresses. In: 2019 Southeastern Professional Fruit Workers Conference. Tifton, Georgia, USA, 2019.

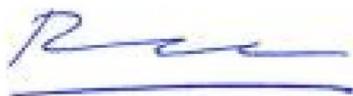
Peña, J.M., Melgar, J.C., Mari-Maja, J., **Nascimento-Silva, K.,** De Castro, A.I. Drone-Based Hyper-Spectral discrimination of peach tree nutritional status. In: 2019 Southeastern Professional Fruit Workers Conference. Tifton, Georgia, USA, 2019.

Nascimento-Silva, K., Roca, L.F., Gonzalez, M.B., Fernández-Escobar, R. Effect of silicon on the incidence of *Fusicladium oleagineum* in the olive. En: VI International Conference on the Olive Tree and Olive Products. Sevilla, España, 2018.

Por todo ello, se autoriza la presentación de la tesis doctoral.

Córdoba, 18 de noviembre de 2020

Firmado por FERNANDEZ ESCOBAR RICARDO - 05880239J el día 18/11/2020 con un certificado emitido por AC FNMT Usuarios



Fdo.: Ricardo Fernández Escobar

BENLLOCH
GONZALEZ
MARIA -
44368134F

Firmado digitalmente por
BENLLOCH GONZALEZ
MARIA - 44368134F
Fecha: 2020.11.19 13:01:37
+01'00'

Fdo.: María Benlloch González

*Dedico esta tesis doctoral a la memoria de mí
muy querida madre Maria Matildes*

AGRADECIMIENTOS

Ha llegado al final más una etapa de mi vida y en estas líneas quiero agradecer a las entidades y todas las personas que de alguna manera estuvieron conmigo y han colaborado directa o indirectamente en la realización de esta Tesis Doctoral.

Gratidão a minha família no Brasil: Pai, irmãos, irmã, sobrinhos e cunhada. Estivemos longe geograficamente mas perto no coração. As saudades foram muitas de vocês! Alison logo estaremos juntos para assistir aos jogos do nosso Mengão querido... E Mãe, esteja onde estiver eu sei que está bem e imensamente orgulhosa de mim.

Agradeço a CAPES pela concessão da bolsa de doutorado no exterior, possibilitando a realização desse grande sonho.

Los directores de tesis, Ricardo Fernández Escobar, María Benlloch González y en parte a Manuel Benlloch Marín. Les agradezco que siempre hayan tenido tiempo para mí y que gracias a sus consejos, comentarios críticos y correcciones hoy puedo culminar este trabajo.

A Manolo y José, por la gran entrega para ayudarme siempre con las tareas más duras de campo.

Quiero agradecer a mis compañeros del Departamento de Agronomía y a los grandes amigos que conocí a lo largo de mis 5 años en Córdoba... Gracias por compartir los peroletes, conversaciones, fiestas, viajes, risas y también los agobios del día a día.

A la Universidad de Córdoba por concederme el soporte financiero para la realización de mi estancia predoctoral en EEUU. Especialmente a Juan Carlos Melgar que además de permitirme realizar esta estancia junto a él en Clemson University, me abrió juntamente con su esposa Erín y niños las puertas de su casa, ayudándome en todo y me haciendo sentir como estuviera en mi casa.

Finalmente agradezco a la 'blanca y verde Córdoba'... ciudad acogedora y con tantos encantos, que entre una caña y otra en las Cruces, Patios y Feria hizo mi vida por aquí mucho más amena y feliz.

Muito Obrigada! ¡Muchas Gracias!

RESUMEN

El silicio no es considerado un elemento esencial para el crecimiento de las plantas pero sí un elemento beneficioso, ya que al ser absorbido como ácido monosilícico, se deposita en distintas estructuras de la planta actuando en procesos morfo-fisiológicos, bioquímicos o moleculares, que pueden inducir mayor tolerancia frente a diversos estreses bióticos, como el ataque de patógenos e insectos plagas, o abióticos, como la sequía, la salinidad, las altas o bajas temperaturas, los metales pesados y la toxicidad o deficiencia de nutrientes esenciales. Sin embargo, la potencialidad del silicio ante estas condiciones de estrés ha sido poco investigada en cultivos leñosos existiendo escasa información al respecto. En esta tesis doctoral se ha estudiado la influencia del silicio en plantas de olivo y melocotonero sometidas a distintos estreses bióticos y abióticos. En el olivo, los ensayos se llevaron a cabo en condiciones de umbráculo, en cámaras de crecimiento y en campo. En ellos se ha analizado la aportación de silicio en un intervalo de dosis de 0 a 20 mg L⁻¹, la forma de aplicación, vía foliar o mediante el agua de riego y la absorción y redistribución de este elemento en los diferentes órganos de la planta. Adicionalmente, se ha estudiado su efecto sobre la tolerancia a la salinidad y sobre el control de las principales enfermedades que afectan al cultivo: el repilo, la antracnosis y la verticiliosis. Por otro lado, también se buscó conocer la respuesta de melocotoneros establecidos en un umbráculo y sometidos a condiciones de estrés hídrico. Los resultados han puesto de manifiesto que en el olivo el silicio es acumulado principalmente en las raíces, seguido de las hojas y los tallos. En las hojas su concentración aumenta de acuerdo con las dosis crecientes aplicadas, independientemente de la forma de aplicación, siendo necesarios alrededor de 60 días desde el inicio de las aplicaciones para que se manifiesten diferencias en la acumulación entre las plantas tratadas y las control. La dosis de 20 mg L⁻¹ fue la que mayormente provocó dichas diferencias. La aplicación de silicio se mostró eficiente en el control del repilo del olivo. En el melocotonero, también se encontró mayor tolerancia de las plantas frente al estrés causado por la sequía. En los demás estreses estudiados no se obtuvieron respuestas concluyentes, muy probablemente debido a las bajas dosis de silicio suministradas en esos experimentos, y también a la metodología empleada. Esto sugiere plantearse en el futuro la repetición de estos experimentos siguiendo los conocimientos obtenidos en esta tesis.

SUMMARY

Silicon is considered a non-essential element for plant growth, but it is a beneficial element. Plants uptake silicon in the form of monosilicic acid, which is translocated through the xylem and deposited on the epidermis and in the sheath cells of vascular bundles, acting in morpho-physiological, biochemical or molecular processes. This silicon may induce plant tolerance to several abiotic and biotic stresses, such as water deficiency, salinity, high or low temperature, heavy metals, mineral imbalances, and pests and diseases. However, few studies have been carried out with woody crops. Therefore, the aim of this Thesis was to study the influence of silicon on olive and peach trees subjected to different abiotic and biotic stresses. In olive trees, the experiments were conducted in growth chambers, shade-house or under field conditions. Silicon concentration (0 to 20 mg L⁻¹), the form of application (foliar or through the irrigation water), and the uptake and redistribution of this element in the different plant organs were studied. It was also studied its effect on the tolerance to salinity and the control of the main diseases which affect this crop: leaf spot, anthracnose and verticillium wilt. On the other hand, it was also evaluated the effect of silicon application on young peach trees growing under shade-house conditions and subjected to water stress. The results showed that silicon was accumulated mainly in the olive roots, followed by the leaves and stems. Silicon concentration increased according to the doses applied, independently of the application form. Differences between treated and control plants in silicon accumulation in leaves were observed 60 days after the initiation of treatments. Silicon concentration of 20 mg L⁻¹ showed the best results. Silicon application was efficient in controlling olive leaf spot, the most important foliar disease in the olive. Silicon also was efficient in reduce the stress caused by drought in peaches. No responses were found when the other stresses were studied. Probably the low silicon concentration used in these experiments and the methodology used, could explain the lack of results, suggesting the repetition of the experiments in the future.

INDICE GENERAL

1. Introducción.....	1
1.2. Referencias bibliográficas	4
2. Revisión Bibliográfica	6
2.1. Aspectos generales del silicio	7
2.2. Presencia y dinámica del silicio en el suelo.....	8
2.3. Absorción, transporte y asimilación del silicio en las plantas	12
2.4. Mecanismo de acción del silicio en las plantas	17
2.5. Efectos beneficios del silicio en las plantas.....	22
2.5.1. Efectos en la tolerancia a estreses abióticos	22
2.5.1.1. Estrés hídrico	22
2.5.1.2. Estrés salino.....	25
2.5.2. Efectos en la tolerancia a estreses bióticos	29
2.5.2.1. Enfermedades	29
2.5.2.2. Plagas	34
2.6. El uso del silicio en la agricultura	37
2.7. Referencias bibliográficas	42
3. Objetivos	74
3.1. Hipótesis de partida	75
3.2. Objetivo general	75
3.3. Objetivos específicos	75

4. Influencia de la variedad, la dosis y la forma de aplicación del silicio en la acumulación de Si en la planta	77
4.1. Introducción	78
4.2. Material y métodos	79
4.2.1. Localización de los ensayos, material vegetal, condiciones de cultivo y diseño experimental	79
4.2.2. Medidas realizadas	81
4.2.3. Análisis estadístico	83
4.3. Resultados	83
4.4. Discusión	96
4.5. Referencias bibliográficas	99
5. Efecto de la aplicación de silicio en el control del repilo del olivo causada por <i>Venturia oleaginea</i> (Castagne) Rossman & Crous	103
5.1. Introducción	104
5.2. Material y métodos	106
5.2.1. Localización de los ensayos, material vegetal, condiciones de cultivo y diseño experimental	106
5.2.2. Inoculación e incubación del patógeno	107
5.2.3. Análisis estadístico	109
5.3. Resultados	109
5.4. Discusión	112
5.5. Referencias bibliográficas	113

6. Efecto de la aplicación de silicio en el control de la antracnosis del olivo causada por <i>Colletotrichum spp</i>,	117
6.1. Introducción	118
6.2. Material y métodos	119
6.2.1. Ubicación y diseño experimental	119
6.2.2. Medidas realizadas	119
6.2.3. Inoculación e incubación del patógeno	120
6.2.4. Análisis estadístico	121
6.3. Resultados	121
6.4. Discusión	123
6.5. Referencias bibliográficas	125
7. Efecto de la aplicación de silicio sobre la verticilosis del olivo	128
7.1. Introducción	129
7.2. Material y métodos	130
7.2.1. Localización de los experimentos, material vegetal, condiciones de cultivo, inoculación y diseño experimental	130
7.2.2. Evaluación de la enfermedad	133
7.2.3. Análisis estadístico	134
7.3. Resultados	134
7.4. Discusión	136
7.5. Referencias bibliográficas	138

8. Efecto del silicio en olivos sometidos al estrés causado por la salinidad	141
8.1. Introducción	142
8.2. Material y métodos	144
8.2.1. Localización del ensayo, material vegetal, condiciones de cultivo y diseño experimental	144
8.2.2. Medidas realizadas	146
8.2.3. Análisis estadístico	146
8.3. Resultados	147
8.4. Discusión	154
8.5. Referencias bibliográficas	157
9. Efecto del silicio en melocotoneros sometidos a déficit hídrico	162
9.1. Introducción	163
9.2. Material y métodos	164
9.2.1. Localización del ensayo, material vegetal, condiciones de cultivo y diseño experimental	164
9.2.2. Medidas realizadas	167
9.2.3. Análisis estadístico	169
9.3. Resultados	170
9.4. Discusión	179
9.5. Referencias bibliográficas	182
10. Discusión general	185
10.2. Referencias bibliográficas	190

11. Conclusiones finales 192

12. Conclusions 195

INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Tabla periódica de los elementos donde se resalta el Si	7
Figura 2: Deposición de Si en la epidermis de una hoja	19
Figura 3: Corte transversal de una hoja (A); Desarrollo de las hifas del hongo sin acumulación del Si en los tejidos de la epidermis (B); Capa de sílice debajo de la cutícula impidiendo el desarrollo de la hifa (C)	30
Figura 4: Evolución de la concentración de Si en las hojas en respuesta a la aplicación foliar de distintas dosis de Si en 'Arbequina' y 'Picual'. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 2)	88
Figura 5: Evolución de la concentración de Si en las hojas en respuesta a la aplicación de distintas dosis de Si vía fertiriego en 'Arbequina' y 'Picual'. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 2).....	89
Figura 6: Efecto de la aplicación de distintas concentraciones Si, vía foliar o en el agua de riego, sobre la concentración de Si en hojas de 'Arbequina' El muestreo 1 (arriba) se realizó transcurridas 20 semanas del inicio de los tratamientos con Si, el muestreo 2 (abajo) a las 34 semanas, habiendo estado las plantas los últimos 15 días sin aplicación de Si. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 3)	94
Figura 7: Efecto de la aplicación de distintas concentraciones Si, vía foliar o en el agua de riego, sobre la concentración de Si en hojas de 'Picual' El muestreo 1 se realizó transcurridas 20 semanas del inicio de los tratamientos con Si, el muestreo 2 (abajo) a las 34 semanas, habiendo estado las plantas los últimos 15 días sin aplicación de Si. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 3)	95

Figura 8: Hojas de olivo con lesiones causadas por el repilo que se han manifestado tras la aplicación de distintas concentraciones de Si en ‘Arbequina’ y ‘Picual’ (Ensayo 2)	111
Figura 9: Recipiente plástico con rejilla y papel absorbente por la cual se dispusieron los frutos de olivos.	120
Figura 10: Evolución de la concentración de Si en las hojas en respuesta a la aplicación de Si vía foliar y fertirriego en ‘Arbequina’ y ‘Picual’. Las barras indican el error estándar de la media.	122
Figura 11: Localización de Musser Fruit Research Farm. El trapecio en rojo la unidad experimental	164
Figura 12: Plantas en maceta en el umbráculo.	165
Figura 13: Influencia del Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre el potencial hídrico del tallo al mediodía en ‘Contender’. Las barras indican el error estándar de la media (Ensayo 1).....	171
Figura 14: Influencia del Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre la fotosíntesis en ‘Contender’. Las barras indican el error estándar de la media (Ensayo 1)	172
Figura 15: Influencia del Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre la transpiración de hojas de ‘Contender’. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 1).sobre la fotosíntesis en ‘Contender’. Las barras indican el error estándar de la media (Ensayo 1).....	172
Figura 16: Evolución de la concentración de Si en hojas de ‘Contender’ en respuesta a la aplicación de distintas dosis de Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés). Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 1)	174

INDICE DE TABLAS

Tabla 1: Clasificación de los suelos según la deficiencia en Si	11
Tabla 2: Concentración de Si de los principales cultivos	13
Tabla 3: Investigaciones con el uso de Si en cultivos leñosos	38
Tabla 4: Efecto de la aplicación foliar de Si sobre la concentración de Si en hoja, tallo y raíz en 'Arbequina' y 'Picual' (Ensayo 1).....	84
Tabla 5: Efecto de la aplicación de Si en fertiriego sobre la concentración de Si en hoja, tallo y raíz en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).....	84
Tabla 6: Crecimiento vegetativo acumulado en plantas de 'Arbequina' y 'Picual' sometidas a distintas concentraciones de Si vía foliar y fertiriego. (Ensayo 1).....	84
Tabla 7: Influencia de la aplicación foliar de Si en la acumulación de biomasa en los diferentes órganos de 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1)	86
Tabla 8: Influencia de la aplicación de Si en fertiriego en la acumulación de biomasa en los diferentes órganos de 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).....	86
Tabla 9: Efecto de la aplicación foliar de Si sobre la concentración de Si en hoja, tallo y raíz en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 2).....	87
Tabla 10: Efecto de la aplicación foliar y en fertiriego de Si sobre el crecimiento vegetativo y la acumulación de biomasa en hoja, tallo y raíz en 'Arbequina'. (Ensayo 2).....	91

Tabla 11: Efecto de la aplicación foliar y en fertirriego de Si sobre el crecimiento vegetativo y la acumulación de biomasa en hoja, tallo y raíz en 'Picual'. (Ensayo 2).....	92
Tabla 12: Porcentaje de plantas vivas en 'Arbequina' y 'Picual' tras ser sometidas a la aplicación de Si en distintas dosis vía foliar y fertirriego. (Ensayo 2).....	93
Tabla 13: Efecto del Si aplicado vía foliar y fertirriego en el índice de enfermedad del repilo causado por <i>Venturia oleaginea</i> (Castagne) Rossman & Crous en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).....	109
Tabla 14: Efecto del Si aplicado vía foliar y fertirriego en el índice de enfermedad del repilo causado por <i>Venturia oleaginea</i> (Castagne) Rossman & Crous en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 2).....	110
Tabla 15: Efecto del Si aplicado vía foliar y fertirriego en el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE) de la Antracnosis causada por <i>Colletotrichum acutatum</i> en aceitunas de 'Arbequina' y 'Picual'.....	123
Tabla 16: Efecto de la aplicación de Si, vía foliar y fertirriego, en el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE) en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).....	134
Tabla 17: Efecto de la aplicación de Si a través del agua de riego sobre el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE) en 'Arbequina', 'Frantoio' y 'Picual'. (Ensayo 2).....	135
Tabla 18: Efecto de la aplicación de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Arbequina'. (Ensayo 1)	148

Tabla 19: Efecto de la aplicación de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Picual'. (Ensayo 1)	148
Tabla 20: Efecto de la salinidad y la dosis de Si en la acumulación de biomasa en hoja, tallo, raíz, planta y en el crecimiento acumulado del brote en 'Arbequina'. (Ensayo 1)	149
Tabla 21: Efecto de la salinidad y la dosis de Si en la acumulación de biomasa en hoja, tallo, raíz, planta y en el crecimiento acumulado del brote en 'Picual'. (Ensayo 1)	149
Tabla 22: Efecto de la dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Arbequina'. (Ensayo 2)	151
Tabla 23: Efecto de la dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Hojiblanca'. (Ensayo 2)	151
Tabla 24: Efecto de la dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Picual'. (Ensayo 2)	152
Tabla 25: Efecto de la aplicación de distintas dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la relación K^+/Na^+ en hojas de los cultivares 'Arbequina', 'Hojiblanca' y 'Picual'. (Ensayo 2)	152
Tabla 26: Efecto de la aplicación de distintas dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la acumulación de biomasa en las hojas, el tallo, la raíz y el total de la planta y en el crecimiento acumulado de los brotes en el cultivar 'Arbequina'. (Ensayo 2)	153

Tabla 27: Efecto de la aplicación de distintas dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la acumulación de biomasa en las hojas, el tallo, la raíz y el total de la planta y en el crecimiento acumulado de los brotes en el cultivar 'Hojiblanca'. (Ensayo 2).....	153
Tabla 28: Efecto de la aplicación de distintas dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la acumulación de biomasa en las hojas, el tallo, la raíz y el total de la planta y en el crecimiento acumulado de los brotes en el cultivar 'Picual'. (Ensayo 2).....	153
Tabla 29: Efecto del uso de Si sobre la concentración de K en hojas de 'Contender'. sometidas dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés). (Ensayo 1)	175
Tabla 30: Efecto del uso de Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre el AFE (Área Foliar Específica) en 'Contender'. (Ensayo 1).....	175
Tabla 31: Efecto del uso de Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre el potencial hídrico del tallo al mediodía, la FS y la T en hojas de 'Contender'. (Ensayo 2).....	176
Tabla 32: Efecto del uso de Si y niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre el AFE y en la concentración acumulada de Si y K en hojas de 'Contender'. (Ensayo 2)	178

1. Introducción

1. Introducción

Los elementos esenciales para el crecimiento de las plantas son 17, agrupados en orgánicos e inorgánicos. Los primeros incluyen al oxígeno (O), hidrógeno (H) y carbono (C), elementos no minerales, que las plantas los obtiene a partir del anhídrido carbónico (CO_2) de la atmósfera y del agua del suelo. El CO_2 y el agua se combinan mediante el proceso de la fotosíntesis dando lugar a la formación de los hidratos de carbono, principal fuente de energía celular y constituyentes estructurales de los esqueletos carbonados de numerosas moléculas orgánicas de las plantas. Los demás elementos corresponden a los nutrientes minerales que se clasifican en macronutrientes y micronutrientes, según su concentración en los tejidos de las plantas. Dentro de los macronutrientes se encuentran el nitrógeno (N), el fósforo (P), el potasio (K), el calcio (Ca), el magnesio (Mg) y el azufre (S). Por su parte, los micronutrientes incluyen el boro (B), el cloro (Cl), el cobre (Cu), el hierro (Fe), el manganeso (Mn), el molibdeno (Mo), el níquel (Ni) y el zinc (Zn) (Kirkby, 2012). Todos ellos son considerados elementos esenciales debidos que cumplen los tres criterios de esencialidad propuestos por Arnon and Stout (1939) y que son:

1º) La ausencia/deficiencia del elemento en cuestión impide a la planta completar su ciclo vital;

2º) La función del elemento en la planta no puede ser reemplazada por otro elemento, es decir, debe ser totalmente específica;

3º) El elemento debe ejercer su efecto directamente sobre el crecimiento o metabolismo de la planta.

Existen otros elementos que no son esenciales para las plantas pero que pueden promover el crecimiento y el desarrollo y mejorar algunas características de las plantas. Son los denominados elementos beneficiosos (Broadley et al. 2012), entre los que se encuentra el silicio (Si), del que se ha informado que mejora la fisiología de numerosas especies y cumple distintas funciones de índole estructural y bioquímica (Ma, 2004).

La literatura científica de diferentes países recoge los efectos beneficiosos que el Si puede proporcionar en las relaciones planta-ambiente en una gran variedad de cultivos, desde potenciar el crecimiento y rendimiento hasta acciones más complejas como mejorar la resistencia a la toxicidad por metales, estrés salino, resistencia a sequía, resistencia a herbívoros y enfermedades, lo que sugiere un uso potencial en la agricultura (Zia-ur-Rehman et al. 2016).

En la solución del suelo, la presencia de Si genera un efecto antagónico con los metales pesados evitando efectos tóxicos en las plantas. La corrección del pH de los suelos, la capacidad de intercambio catiónico (CIC) y la absorción de macro y micronutrientes por la planta, también se ven afectados positivamente (Matichenkov and Bocharnikova, 2001). En las plantas el Si permite la activación a nivel bioquímico de genes de defensa, enzimas y fitoalexinas, y al mismo tiempo permite cambios anatómicos en la estructura de las células, proporcionando resistencia mecánica a los tejidos, lo que sumado puede dar a la planta mejores posibilidades para soportar condiciones abióticas adversas como la salinidad, la sequía, la inundación, el frío y la radiación excesiva. También a condiciones adversas de carácter biótico, como las enfermedades y las plagas (Ma et al. 2001).

Los beneficios del Si en la agricultura fueron desconocidos hasta los inicios del siglo XX, por lo que la información sobre el efecto en los cultivos es escasa (Tubana et al. 2016) y, preferentemente, sobre especies herbáceas. Por todo ello, la presente tesis doctoral se enfoca en conocer los efectos beneficiosos del Si desde la perspectiva de la tolerancia de las plantas leñosas a estreses abióticos y bióticos.

1.2. Referencias bibliográficas

Arnon, D.I and Stout, P.R. 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiol.* 14:371-375.

Broadley, M., Brown, P., Cakmak, I., Ma, J.F., Rengel, Z., Zhao, F. 2012. Beneficial elements, p. 249-2270. In: Marschner, H. *Mineral nutrition of higher plants*. Ed 3. Academic Press, London.

Kirkby, E. 2012. Introduction, definition and classification of nutrients, p. 3-6. In: Marschner, H. *Mineral nutrition of higher plants*. Ed 3. Academic Press, London.

Ma, J.F., Miyake, Y., Takahashi, E. 2001. Silicon as a beneficial element for crop plants, p. 17-39. In: Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndörfer, G.H. *Silicon in agriculture*. Eds. Elsevier Science, Amsterdam.

Ma, J.F. 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *J Soil Sci Plant Nut.* 50:11-18.

Matichenkov, V.V and Bocharnikova, E.A. 2001. The relationship between silicon and soil physical and chemical properties, p. 209-219. In: Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndörfer, G.H. *Silicon in agriculture*. Eds. Elsevier Science, Amsterdam.

Tubana, B.S., Babu, T., Datnoff, L.E. 2016. A review of silicon in soils and plants and its role in us agriculture: history and future perspectives. *Soil Sci.* 181:393-411.

Zia-ur-Rehman, M., Khalid, H., Akmal, F., Waqar, M., Rizwan, M., Qayyum, F., Nadeem, M. 2016. Silicon and antioxidant defense system against abiotic stresses in plants an overview, p. 322-334. In: Tripathi, D.K., Singh, V.P., Ahmad, P. Chauhan, D.K., Prasad, S.M. Ed 1. *Silicon in plants*. CRC Press, Florida.

2. Revisión Bibliográfica

2. Revisión bibliográfica

2.1. Aspectos generales del silicio

El silicio (del latín Silex) descubierto en 1824 por el químico suizo Jöns Jacob Berzelius, es un elemento químico cuyo símbolo es "Si". En la tabla periódica se encuentra en el grupo XIV (Fig. 1), su masa atómica es de 28.086 y contiene cuatro electrones de valencia (Greenwood and Earnshaw, 2012).

1																	18
1 H																	2 He
3 Li	4 Be											5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne
11 Na	12 Mg	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar
19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr
37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 Xe
55 Cs	56 Ba	57-71 La	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn
87 Fr	88 Ra	89-103 Ac	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Cn	113 Uut	114 Fl	115 Uup	116 Lv	117 Uus	118 Uuq

Lanthanides	57 La	58 Ce	59 Pr	60 Nd	61 Pm	62 Sm	63 Eu	64 Gd	65 Tb	66 Dy	67 Ho	68 Er	69 Tm	70 Yb	71 Lu
Actinides	89 Ac	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No	103 Lr

Fig. 1. Tabla periódica de los elementos donde se resalta el Si. (adaptado).

Fuente: Baran (2015).

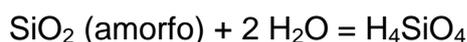
Este elemento no es propiamente un metal, sino más bien un semiconductor o metaloide con propiedades intermedias entre un dieléctrico y un metal. Esta característica particular ha convertido al Si en el material más demandado en la industria, donde se utiliza, desde hace miles de años, para la fabricación del vidrio empleando para ello los silicatos. Desde aproximadamente mediados del siglo XX, también se ha utilizado en la industria electrónica y computacional, con múltiples aplicaciones, caracterizándose como un elemento muy versátil (Fermín, 2018).

Después del O_2 ($4,95 \times 10^5$ ppm), el Si es el segundo elemento más abundante en la corteza terrestre ($2,57 \times 10^5$ ppm), y compone alrededor del 20% de la misma. No se encuentra en la naturaleza en estado puro sino, generalmente, combinado con O_2 formando óxidos de Si (SiO_2 , dióxido de silicio) y silicatos. Se encuentra muy extendido en formaciones geológicas de rocas, en formas como el cuarzo, coralina, ágata, jaspe, ópalo y pedernal. Por último, debido a su bajo peso molecular, el SiO_2 puede hidratarse y disolverse en agua parcialmente formando el ácido silícico (H_4SiO_4) (Bogado, 2011).

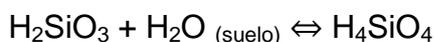
El Si también puede encontrarse en los organismos vivos, formando parte de estructuras como el esqueleto de las diatomeas (organismos unicelulares) y esponjas silíceas (organismos pluricelulares primitivos), así como los huesos de los animales superiores. El Si contenido en los seres vivos proviene de su absorción del componente terrestre la cual depende de la biodisponibilidad del mismo (Aguirre et al. 2007; Pérez y Mancilla, 2012).

2.2. Presencia y dinámica del silicio en el suelo

En la naturaleza los minerales de silicato (arenas, cuarzo, caolinita, micas, feldespato, entre otros) no se encuentran disponibles para su absorción por las plantas, sino que tienen que sufrir un proceso de transformación química o intemperismo, en el que la acción de agentes atmosféricos, como la lluvia, el CO_2 disuelto en el agua del suelo y la temperatura, sobre los minerales, provocan la liberación del Si en la solución del suelo en la forma de H_4SiO_4 (también conocido como ácido silícico, ácido mono-silícico o ácido orto-silícico) que es la forma de Si asimilable por las plantas (Malavolta, 2006). Esto se resume en la ecuación:



El H_4SiO_4 en la solución edáfica actúa como neutralizador de la acidez ocasionando un aumento significativo del pH, lo que puede contribuir a que la capacidad de intercambio catiónico (CIC) se vea afectada positivamente (Menegale et al. 2015). El hecho ocurre de manera análoga al efecto de la caliza para la corrección de la acidez del suelo. Las fuentes de Si comerciales, constituidas básicamente por el silicato de calcio (CaSiO_3) y el silicato de magnesio (MgSiO_3), se disocian menos que los H^+ adsorbidos en el complejo de cambio para la formación del H_4SiO_4 , y por eso el pH del suelo se eleva, de acuerdo con las ecuaciones descritas a continuación:

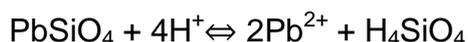
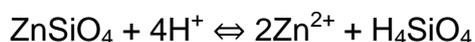
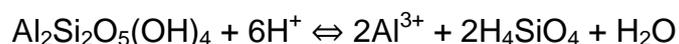


Estas reacciones son potenciadas en los suelos tropicales, la mayoría ácidos o con tendencia a la acidez, debido a la baja saturación de bases (Alcarde y Rodella, 2003; Moraes et al. 2018).

Además de la corrección de la acidez del suelo, las fuentes de Si promueven que el P esté más disponible en la solución del suelo debido a una reducción de su adsorción en el complejo de cambio, es decir, el Si compete con los aniones fosfato por los sitios de adsorción conforme se observa en la reacción siguiente (Smyth and Sanchez, 1980; Matichenkov, 2008):



Por otra parte, las fuentes de Si en el suelo pueden combinarse con metales pesados tales como el aluminio (Al), cadmio (Cd), plomo (Pb), zinc (Zn), arsénico (As) y otros, formando compuestos complejos solubles o silicatos de metales pesados ligeramente solubles. De esta manera, la aplicación de formas activas de Si ofrece la posibilidad de manejar la movilidad de metales pesados en la solución del suelo (Matichenkov, 2008; Hernandez-Apaolaza, 2014). Algunas ecuaciones se muestran a continuación:



La concentración de Si soluble y disponible en el suelo oscila entre 0.1 y 2.0 mM, siempre y cuando el pH de la solución sea inferior a 9 (Epstein, 1994), valores similares a los de algunos elementos esenciales, como el K y Ca y superiores a los del P (Mitani and Ma, 2005).

La extracción del Si del suelo por los cultivos es más intensa en las gramíneas, siendo la caña de azúcar la que más extrae anualmente frente a las demás (Tubana et al. 2016). Se estima que extrae entre 300 y 700 kg/ha (Anderson, 1991), seguida del arroz con un rango de extracción de 230 a 470 kg/ha (Savant et al. 1997). La cebada, el maíz, la soja y la avena extraen entre 50 y 200 kg/ha de Si anuales. Otros cultivos, como la patata, representan rangos de extracciones anuales menores, entre 50 y 70 Kg/ha (Bazilevich, 1993).

El mayor o menor nivel de Si disponible en el suelo es variable y depende de su mineralogía, textura y contenido de arcilla. Suelos con mayor

contenido de óxidos de Fe y Al, suelos arenosos y de textura media, muy lixiviados y ácidos con una baja base de saturación, encontrados principalmente en las regiones tropicales, tienen un contenido de Si soluble más bajo. Más aún, algunos suelos principalmente compuestos de arena, cuarzo o sílice pueden tener altos niveles de Si pero de forma insoluble y, por lo tanto, poco disponible para las plantas (Camargo et al. 2007; Tubana et al. 2016).

En la Tabla 1 se presenta la clasificación de los suelos según su deficiencia en Si, en formas activas y disponibles para las plantas, propuesto por Matichenkov (2008), en la que el 'Si Real' representa al Si existente actualmente en la solución del suelo, el 'Si Potencial' a los compuestos de Si en el suelo que pueden transformarse a la forma real en el futuro, y el 'Si Activo' que se calcula por la siguiente fórmula:

$$\text{Si Activo} = 10 * \text{Si Real} + \text{Si Potencial}$$

Tabla1: Clasificación de los suelos según la deficiencia en Si (Matichenkov, 2008).

Nivel de deficiencia en el suelo	Si en el suelo (mg kg ⁻¹)			Tipo de suelo
	Si Real	Si Potencial	Si Activo	
No deficiente	>40	>600	>1000	Mollisols vírgenes (chernozems), suelos de cenizas volcánicas
Deficiencia baja	20-40	300-600	500-1000	Mollisols cultivados, mezclas de siembra en invernadero
Deficiente	10-20	100-300	200-500	Mayoría de los suelos cultivables
Deficiencia crítica	0-10	0-100	0-200	Suelos tropicales, suelos arenosos, suelos cultivados degradados

Según el mismo autor las estrategias de fertilización con fuentes de Si para los distintos niveles de deficiencia del elemento en el suelo serían:

- Suelo no deficiente: no requiere fertilización con Si o la adición de enmiendas ricas en Si.
- Suelo con deficiencia baja: la fertilización con Si es necesaria para el cultivo de plantas acumuladoras de Si (cereales, hierbas).
- Suelo deficiente: es necesaria una tasa estándar de aplicación de Si. Los fertilizantes con Si y las enmiendas de suelo ricas en Si tienen un efecto estable y significativo en todas las cosechas e incrementan la fertilidad del suelo.
- Suelo con deficiencia crítica: la falta de Si activo tiene un efecto negativo en la productividad de las cosechas y ambientalmente. Son necesarias altas tasas de fertilizantes con Si o enmiendas de suelo ricas en Si.

2.3. Absorción, transporte y asimilación del silicio en las plantas

Aunque todas las plantas terrestres contienen Si en sus tejidos, la concentración de Si en la parte aérea varía mucho entre especies pudiendo oscilar entre el 0.1 y el 10% de su peso seco. Si se compara el nivel inferior con el de algunos elementos esenciales macronutrientes como el Ca (0.1 - 0.6%) o el S (0.1 - 1.5%), el Si está presente en cantidades equivalentes, e incluso supera por el nivel superior al K y al N (Epstein, 1999; Ma and Takahashi, 2002). Esta presencia se debe a su abundancia en la corteza terrestre, siendo casi imposible eliminarlo de los substratos donde las plantas crecen (Ma and Yamaji, 2006). En la Tabla 2 se muestra la concentración de Si expresado

como porcentaje de peso seco (% ps) de los principales cultivos a nivel mundial (Hodson et al. 2005).

Tabla 2. Concentración de Si de los principales cultivos.

Cultivo	Si (% ps)
Arroz (<i>Oryza sativa</i>)	4.17
Avena (<i>Avena sativa</i>)	1.51
Alubia (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	0.94
Cafeto (<i>Coffea arabica</i>)	0.38
Caña de azúcar (<i>Saccharum officinarum</i>)	1.51
Cerezo negro (<i>Prunus serotina</i>)	0.28
Frambuesa (<i>Rubus idaeus</i>)	0.06
Girasol (<i>Helianthus annuus</i>)	1.87
Guisante (<i>Pisum sativum</i>)	0.28
Maíz (<i>Zea mays</i>)	0.83
Olivo (<i>Olea europaea</i>)	0.03
Piña (<i>Ananas comosus</i>)	0.14
Sandia (<i>Citrullus lanatus</i>)	0.84
Soja (<i>Glycine max</i>)	1.40
Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	1.54
Trigo (<i>Triticum aestivum</i>)	2.45
Vid (<i>Vitis aestivalis</i>)	0.20

Investigadores japoneses realizaron un amplio análisis sobre la acumulación de Si en aproximadamente 500 especies de plantas, desde Bryophyta hasta Angiospermae, cultivadas bajo condiciones de suelo similares (Ma and Takahashi, 2002). Los resultados mostraron que existe una distribución característica de la acumulación de Si en el reino vegetal. En las plantas superiores (Angiospermae), solo las plantas pertenecientes a las familias Gramineae y Cyperaceae muestran una alta acumulación de Si. Las

plantas de los ordenes Cucurbitales y Urticales y de la familia Commelinaceae muestran una acumulación intermedia de Si, mientras que la mayoría de las otras especies de plantas muestran baja acumulación de Si. Esta diferencia en la capacidad de acumulación de Si en angiospermas resultó en una clasificación de las plantas en 3 grupos, de acuerdo con los contenidos de Si en los tejidos: acumuladoras, acumuladoras pasivas o intermediarias y no acumuladoras (Ma et al. 2001), dónde:

- Acumuladoras (concentraciones de $\text{SiO}_2 > 1\%$ de materia seca, o de 100 a 150 mg kg^{-1} de Si);
- Acumuladoras pasivas o intermediarias ($0.5\% < \text{SiO}_2 < 1\%$ de materia seca, o entre 10 a 50 mg kg^{-1} de Si)
- No acumuladoras ($\text{SiO}_2 < 0.5\%$ de materia seca, o por debajo de 5 mg kg^{-1} de Si)

En general, la diferencia en la acumulación de Si entre diferentes especies de plantas ha sido atribuida a la capacidad específica de las raíces de absorber el Si (Epstein, 1994; Ma and Yamaji, 2006). De tal forma que la concentración crítica de Si en los cultivos se ha establecido por debajo del 0.2%, mientras que el intervalo de suficiencia se ubica entre el 0.2 y el 2%. Aunque en plantas acumuladoras de Si los niveles mayores de 2% no son tóxicos (Bennett, 1993).

El Si del suelo es absorbido por las raíces en su forma neutra H_4SiO_4 , que es la principal forma asimilable del elemento (Currie and Perry, 2007). Las plantas lo absorben en diferentes cantidades pudiéndose diferenciar tres tipos de absorción: pasiva, activa o repulsiva (Takahashi et al. 1990), aunque los procesos de absorción pasivos y activos pueden ocurrir simultáneamente

(Pontigo et al. 2015). La absorción pasiva es realizada generalmente por las plantas dicotiledóneas, en las que el Si llega a las raíces junto con el agua de la solución del suelo por flujo de masa y es absorbido por el mecanismo de difusión. Como ejemplo de cultivos en los que predomina ese tipo de absorción se pueden citar al girasol y calabaza consideradas como especies de acumulación intermedia de Si (Liang et al. 2006a; Guntzer et al. 2012). En las plantas acumuladoras de Si, la absorción es activa, y es independiente del gradiente de concentración de Si entre el medio externo y la raíz. En este caso la absorción de Si es más rápida que la del agua dando lugar a un agotamiento del Si en el medio de absorción. Dentro de este, a parte del arroz, se encuentran algunas gramíneas como el trigo o la cebada (Takahashi et al. 1990; Barber and Shone, 1966; Epstein, 1999; Casey et al. 2003). Por el contrario, las plantas con un modo de absorción repulsiva tienden a excluir el Si del medio, la absorción de Si es menor que la pudiera ser absorbida junto con el agua de la solución del suelo y ha sido relatada para algunos cultivos de la familia *Fabaceae* como el haba y la soja (Van-der-Vorm, 1980; Liang et al. 2005).

La absorción y distribución de Si está coordinado por las proteínas transportadoras específicas de membranas llamadas 'Low Silicon' 1 (Lsi1) y 2 (Lsi2) (Mitani and Ma 2005; Ma et al. 2007a), que fueron inidentificadas por primera vez en especies de gramíneas, aunque el proceso aún no está completamente aclarado y tampoco extendido en otras especies (Yamaji and Ma, 2009). Lsi1 es un transportador, tipo canal, de entrada, perteneciente a un subgrupo de la familia de las acuaporinas, que son proteínas que regulan el movimiento de agua a través de las membranas celulares (Mitani et al. 2009).

El Lsi2 es un transportador de salida de Si a las células del xilema perteneciente a una familia de transportadores de aniones no caracterizada aún. El Lsi1 y Lsi2 están localizados en la exodermis y endodermis de las raíces de las gramíneas donde se localiza la banda de Caspary (Ma et al. 2006; Ma et al. 2007b), En resumen, el Si entra en las células de la exodermis de forma pasiva a través de la proteína transportadora Lsi1 y liberado al apoplasto por el transportador Lsi2 (Ma et al. 2007b), posteriormente es transportado hacia el interior de las células endodérmicas por Lsi1 y liberado a la estela por Lsi2. El transporte de silicio por Lsi2 es un proceso activo dependiente de energía, que es impulsado por el gradiente de protones. Se requiere, por tanto, el acoplamiento de Lsi1 y Lsi2 en la misma célula de la banda de Caspary para el transporte eficiente de Si a través de las células hacia la estela. Una vez que el Si llega a la estela es fácilmente transportado por el xilema hacia los órganos aéreos a través de la corriente transpiratoria. En este proceso está implicado la proteína transportadora Lsi6 que permite distribuir el Si hacia órganos como las hojas y panículas. Lsi6 es homólogo de Lsi1, pero a diferencia de Lsi1 y Lsi2, también se expresa en la vaina y las láminas de las hojas, además de en los apices de las raíces (Yamaji et al. 2008).

Una vez que es absorbido por la planta, durante el camino desde la raíz hasta la parte aérea, el Si se concentra debido a la pérdida de agua por la transpiración, lo que produce la polimerización del Si que se convierte en sílice amorfa hidratada ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), algunas veces descrita como fitolitos y ópalo (phyto=planta y lithos=roca), la cual se acumula intra o extracelularmente en las células epidérmicas de hojas, tallos, raíz y frutos (Prychid et al. 2004; Currie and Perry, 2007). El Si polimerizado interactúa con pectinas y polifenoles

mejorando la rigidez y la resistencia de los tejidos, confiriendo una protección mecánica frente a los posibles estreses que las plantas puedan sufrir (Luyckx et al. 2017).

Los mecanismos de absorción foliar de Si desafortunadamente son desconocidos en la literatura hasta la fecha. Se piensa que su absorción es similar a la absorción del ácido bórico (Figueiredo, 2007). Para Guevel et al. (2007) el Si es principalmente absorbido por la raíz y la eficacia o no del suministro de Si vía foliar en los cultivos es tema de mucha discusión entre los investigadores. Según Korndörfer y Pereira (2013), uno de los problemas en el uso de Si vía foliar sería la elevada alcalinidad del caldo de aplicación, que puede dificultar la aplicación foliar con otros nutrientes, puesto que algunos elementos como el Mg y Zn bajo este pH elevado pueden precipitar.

Según Jarvis (1987), una vez absorbido la distribución de Si en los tejidos vegetales de la planta es determinada por la transpiración, que es dependiente de la edad y de la madurez de las hojas. Así, las hojas maduras contienen más contenido de Si cuando son comparadas con hojas jóvenes. En plantas no acumuladoras de Si, como el tomate, no se distingue una tendencia en la cantidad de Si distribuidos en la parte aérea o raíz; en los casos de plantas acumuladoras de Si, tales como arroz, trigo y caña de azúcar, el 90% del total de Si de la planta se encuentra en la parte aérea (Ma and Takahashi, 2002; Liang et al. 2005).

2.4. Mecanismos de acción del silicio en las plantas

Estrés es la consecuencia de todo factor externo a la planta que influye negativamente en la misma y que puede limitar su funcionamiento (Rejeb et al.

2014). Los estreses pueden ser clasificados en físicos, químicos y bióticos, pudiéndose agrupar los físicos y químicos con el término de 'estreses abióticos' (Tambussi, 2004). Entre los factores físicos que pueden inducir estrés en la planta se pueden mencionar la radiación UV, las altas y bajas temperaturas y el déficit o exceso hídrico. En relación con los factores químicos se encuentran la contaminación atmosférica, la toxicidad por metales pesados y la salinidad. El estrés de tipo biótico es causado por la acción de diferentes seres vivos como insectos dañinos, parásitos, malas hierbas, bacterias, hongos, nematodos y virus (Orcutt and Nilsen, 2000; Redondo-Gómez, 2013).

A lo largo de la evolución, las plantas han desarrollado diferentes respuestas y adaptaciones que les permiten sobrevivir en condiciones de estrés (Cardozo y Quiriban, 2014). Muchas de estas adaptaciones están relacionadas con el papel que juegan tanto los nutrientes esenciales como los beneficiosos (Huber, 1980) donde cabe destacar el papel del Si en la tolerancia de los estreses sufridos por las plantas (Yavaş and Ünay, 2017).

El Si es absorbido por las raíces y transportado hacia los puntos de crecimiento por el xilema. Se deposita en forma de gel de sílice amorfa en tejidos de la raíz, tallo, hojas y frutos (Savvas and Ntatsi, 2015). El Si acumulado permite cambios en la anatomía de las células, Según Raven (2003), una vez depositado forma una capa gruesa sobre la epidermis que actúa de forma análoga a la lignina, ya que parece cumplir un importante papel en la integralidad estructural de las células vegetales contribuyendo a las propiedades mecánicas, incluyendo la rigidez de las células (Fig. 2). Esto puede mitigar la respuesta negativa a estreses, tanto abióticos como bióticos, sufridos por las plantas (Epstein, 1999; Ma et al. 2001).

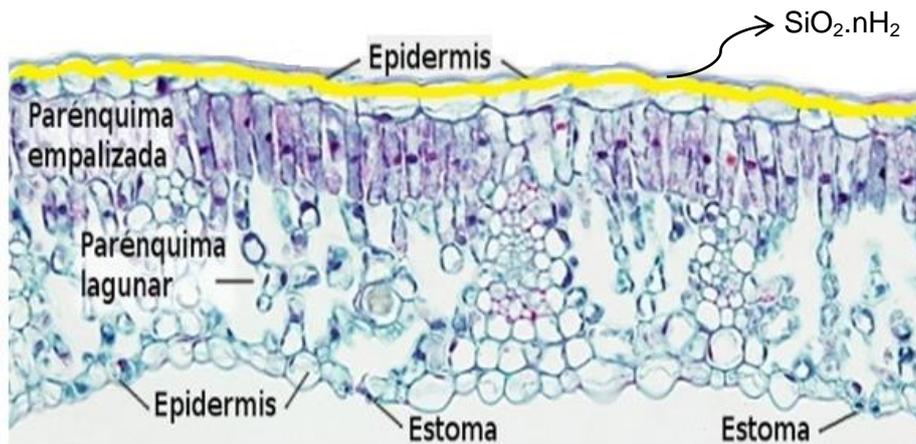


Fig. 2. Deposición de Si en la epidermis de una hoja. (adaptado).

Fuente: Atlas de histología vegetal y animal (https://mmegias.webs.uvigo.es/1-vegetal/v-imagenes-grandes/parenquima_clorofilico.php)

En el estrés biótico, sirve como una barrera mecánica que impide la infección de patógenos y permite la tolerancia al ataque de insectos fitófagos (Ma, 2004). Por otra parte, la misma barrera mecánica reduce la transpiración estomática y cuticular contribuyendo a disminuir la pérdida de agua por las plantas, al mismo tiempo que mantiene una mayor conductancia estomática y potencial hídrico que, en consecuencia, optimiza la eficiencia fotosintética. Todo esto explica el impacto positivo de este elemento frente a los daños causados por estreses abióticos, principalmente los producidos por la salinidad y la sequía (Sacala, 2009). Sin embargo, esta barrera mecánica puede ser discontinua, dejando espacios vacíos, por lo que algunos investigadores afirman que la barrera química sea más efectiva que la barrera mecánica (Belanger et al. 2003).

Para la barrera química se ha propuesto que el Si tiene un papel activo en mejorar los mecanismos de defensa de las plantas a nivel bioquímico y molecular. Favorece la producción de compuestos fenólicos y aumenta los niveles de algunas clases de fitoalexinas o también la transcripción de algunos

genes que tienen en su código proteínas relacionadas con la defensa de las plantas contra los patógenos, las llamadas Proteínas PR (Rodrigues and Datnoff, 2005).

En condiciones de estrés, las plantas generalmente sufren un estrés oxidativo ya que inducen una disminución de la fotosíntesis lo que disminuye la capacidad de disipación de energía y comienzan a incrementarse los niveles de especies reactivas del oxígeno (EROs). Las EROs se fotorreducen en los cloroplastos (reacción de Mehler) produciéndose los radicales superóxido (O_2^-). La dismutación de este anión produce peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y la reacción del O_2^- y el H_2O_2 pueden crear radicales hidroxilo (OH^-). Éstos pueden causar la peroxidación lipídica, degradación de pigmentos fotosintéticos alteraciones en la permeabilidad selectiva de las membranas celulares, desnaturalización de proteínas y mutaciones en el ADN (Mittler, 2002). Como mecanismo para reparar y mitigar los daños producidos por las EROs, las plantas evolucionaron a un sistema de protección antioxidante que incluye la síntesis de sustancias no enzimáticas de bajo peso molecular, como los fenoles, flavonoides y carotenoides, o bien de enzimas como la ascorbato (AsA) o el glutatión reducido (GSH) (Lavid et al. 2001; Gill and Tuteja, 2010). Se ha demostrado que el Si está asociado al incremento de la actividad de muchas de estas enzimas, como por ejemplo la superóxido dismutasa (SOD), la cual cataliza la dismutación del O_2^- a H_2O_2 , la catalasa (CAT), la cual convierte el H_2O_2 a H_2O y O_2 , y las enzimas del ciclo de ascorbato-glutathion, tales como la ascorbato peroxidasa (APX) y la glutatión reductasa (GR), el cual reduce el H_2O_2 . Estos mecanismos de acción son muy comúnmente encontrados en el estrés oxidante sufrido por las plantas y causado

principalmente por la salinidad y estrés hídrico (Moussa, 2006; Ahmad and Haddad, 2011). En adición, las peroxidases (POX), polifenoloxidasas (PPO), juntamente asociadas con otras fenilalanina amonio-liasas (PAL), quitinasas (CHI), β -1,3-glucanasas (GLU) y lipoxigenasas (LOX), están relacionadas con un incremento en la producción de quinonas que tienen propiedades antibióticas y están envueltas en la polimerización de compuestos fenólicos, resultando en la mayor lignificación de los tejidos y disminución de la digestibilidad, todo lo cual genera, consecuentemente, un decrecimiento en la preferencia de los insectos fitófagos por las plantas y descenso en la penetración de varios hongos, bacterias o nematodos (Fauteux et al. 2005; Guimarães et al. 2010; Yang et al. 2017).

En otros estreses abióticos ocurridos en la solución edáfica, tales como la toxicidad por metales pesados y los desequilibrios nutricionales, deficiencias y excesos de macro y micronutrientes, el Si parece tener un efecto positivo sobre la restauración de las características químicas de esos suelos, como ya ha sido relatado en el apartado 2.2. En la solución del suelo la presencia de Si se ha demostrado efectiva para la disponibilidad de P en el mismo, posiblemente debido a un intercambio de los fosfatos adsorbidos a los hidróxidos por el Si o porque disminuye la actividad de los iones Al en solución, evitando que estos hagan precipitar al H_2PO_4 (Matichenkov and Calvert, 2002; Owino-Gerroh and Gascho, 2005). En los suelos tropicales, generalmente ácidos debido a la baja saturación de bases, la presencia de Si puede ser beneficiosa en la restauración de la CIC y el aumento del pH, probablemente debido a que la fuente de Si promueve la reacción de los aniones (SiO_3^{-2}) con los protones (H^+) que originan el aumento del pH y, en consecuencia, optimiza

la absorción de Ca, Mg y P entre otros elementos (Tavakkoli et al. 2011; Gualberto, 2018). Así como disminuye la oxidación por metales pesados tales como Cd, Pb, y As, por la formación de complejos, acomplejamiento y co-precipitación de iones de metales tóxicos (Treder and Cieslinski, 2005; Gu et al. 2011; Adress et al. 2015; Yu et al. 2016; Mu et al. 2019).

Especialmente en gramíneas, otro mecanismo adicional que puede estar involucrado en los efectos positivos del Si se basa en que su presencia permite que las hojas estén más erectas, lo cual mejora su posicionamiento y permite menos competencia por la luz y, en consecuencia, mayor tasa fotosintética y menor incidencia de enfermedades (Zanão-Junior, 2007).

2.5. Efectos beneficiosos del silicio en las plantas

2.5.1. Efectos en la tolerancia a estreses abióticos

2.5.1.1. Estrés hídrico

El agua es una molécula esencial para la vida. En las plantas constituye aproximadamente entre el 80 y el 95% del peso fresco de los tejidos en crecimiento desempeñando varias funciones únicas, de tal forma que cuando este recurso es limitado se convierte en una de las principales fuentes de estrés para las plantas (Moreno, 2009). El déficit hídrico no sólo ocurre cuando hay poca agua en el ambiente, sino que también puede ser ocasionado por la presencia de sales en el suelo o en el agua de riego o por altas temperaturas del ambiente. Estas condiciones son capaces de inducir una disminución del agua disponible para las células, lo que se conoce como estrés osmótico, provocando en las plantas efectos muy similares a los que hacen frente de la misma manera (Levitt, 1980).

La falta de agua en el suelo afecta sustancialmente a la tasa de crecimiento de las plantas y a la acumulación de biomasa en todos los órganos, siendo este efecto generalmente más acusado en los órganos aéreos que en la raíz. También induce el cierre de los estomas, que por consecuencia hace que la fotosíntesis se vea afectada, al igual que la transpiración y el potencial hídrico (Taiz and Zeiger, 2006). Este proceso está desencadenado por una señal bioquímica, la hormona ácido abscísico (ABA) (Leung and Giraudat, 1998).

Las plantas también responden al estrés por déficit hídrico a nivel celular y molecular (Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 2007). Una de las principales respuestas a la sequía es la modificación de la expresión génica, relacionada con la producción de enzimas clave en la vía de síntesis de osmolitos, proteínas con función protectora, enzimas antioxidantes, factores de transcripción y otras proteínas involucradas en las respuestas al estrés hídrico (Bray, 1997; Zhu, 2002).

Una de las estrategias para incrementar la supervivencia y el rendimiento de las plantas ante situaciones de estrés hídrico, es el manejo de la nutrición mineral (Hu and Schmidhalter, 2005; Marschner, 2012). En ese sentido existen evidencias claras de que la aplicación de fertilizantes con Si en los cultivos muestran efectos positivos frente a los daños causados por la sequía (Sacala, 2009). Entre ellos se ha observado que favorece el intercambio gaseoso, que es uno de los procesos más sensibles a este tipo de estrés. Se ha demostrado que bajo estas circunstancias el Si ejerce un papel protector del cloroplasto, así como una mejora en la concentración de pigmentos relacionados con la absorción de la luz resultando en un incremento de la

actividad fotosintética (Cao et al. 2015; Jesus et al. 2018). Además, el Si en la planta parece favorecer la presencia de compuestos orgánicos, los cuales contribuyen al ajuste osmótico permitiendo la retención del agua por la planta y así el mantenimiento de procesos vitales como la fotosíntesis (Matichenkov, 2008 y Matichenkov et al. 2008).

La transpiración de las hojas ocurre principalmente a través de los estomas, aunque también una pequeña parte puede tener lugar a través de la cutícula. Como el Si puede ser encontrado debajo de la cutícula, formando una densa capa por la deposición de sílice amorfa, la pérdida de agua por transpiración, tanto en la transpiración cuticular como a la realizada por los estomas, se ven reducida por la formación de dicha capa (Ma, 2004). El arroz, planta acumuladora de Si, tiende a tener hojas con una cutícula delgada, pero la acumulación de Si puede reducir la tasa de transpiración en aproximadamente un 30% bajo condiciones de sequía (Ma et al. 2001). En plantas de maíz la aplicación de Si parece mejorar el crecimiento y el rendimiento de granos cuando las plantas se encuentran bajo sequía, lo cual ha sido atribuido a una mejora de la tasa fotosintética resultado de una menor transpiración de las plantas (Amin et al. 2018). Investigaciones en los cultivos de cacao y fresa tratadas con Si evidenciaron un incremento en la tasa fotosintética y la conductancia estomática, acompañado por el incremento de la eficiencia del uso de agua (Zanetti, 2016; Dehghanipoodeh et al. 2018).

Por otra parte, el Si modifica la expresión génica, relacionada con la producción de enzimas clave en la vía de síntesis de los antioxidantes, como por ejemplo de la SOD, CAT y GR, que son enzimas responsables por aliviar los daños inducidos por las EROs como la formación del O_2^- y H_2O_2 , que se

generan debido a un aumento en la tasa de fotorreducción en los cloroplastos (Gong et al. 2005). En la especie de forraje *Urochloa brizantha* y en albahaca bajo estrés por sequía, se ha encontrado que la presencia de Si está asociada con el incremento en la actividad de defensa por parte de las enzimas antioxidantes CAT y SOD (Moro et al. 2018; Farouk and Omar, 2020) En el cultivo de trigo, aparte de estas enzimas, también se ha encontrado una disminución significativa en la formación de los daños por H₂O₂ y, simultáneamente, incrementos importantes en la absorción de Na y Mg como respuesta del uso de Si frente a la sequía (Xu et al. 2017).

Además, el Si está involucrado en la síntesis de otras proteínas implicadas en la tolerancia de las plantas bajo sequía, como por ejemplo la de proteínas transportadoras de iones y aquellas que permiten el transporte de agua, las acuaporinas o incluso proteasas y fosfatasas (Sapre and Vakharia, 2016; Coskun et al. 2016).

2.5.1.2 Estrés salino

Según Tanji (1990), la salinidad se define como la concentración de sales minerales disueltas, presentes en el agua o en el suelo, referidas a una unidad de volumen o de peso. Los principales solutos que inducen salinidad son los cationes Na⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ y K⁺ y los aniones Cl⁻, SO₄²⁻, HCO₃⁻, CO₃²⁻ y NO₃, siendo el Na⁺ y el Cl⁻ los iones más dañinos. Sin embargo, en algunos casos puede existir un efecto positivo de iones salinos sobre el crecimiento de algunas especies, como el caso de cultivos con el proceso metabólico C4 y las especies halófitas que no crecen en ausencia de NaCl, siendo el género *Atriplex* uno de los más representativos de este tipo de plantas (Cabezas,

2010; Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2008). Sin embargo, la totalidad de los efectos de la salinidad en las plantas son negativos (Coll et al. 2005).

Existen dos orígenes de la salinidad. La primaria es causada por medio naturales, tales como: erosión de las rocas, sal de arena movida por el viento y suelos con dificultad de drenaje. Mientras que la de origen secundario es causada por actividades humanas, que incluyen el uso excesivo de fertilizantes y productos químicos, eliminación de cubierta vegetal, intrusión de agua del mar debido a la sobreexplotación de acuíferos en zonas costeras, así como el uso de agua de mala calidad para el riego (Laburu, 1986; Manchanda and Garg, 2008).

Los efectos perjudiciales de la salinidad sobre el crecimiento y desarrollo de la planta se resumen, principalmente, en tres categorías: efectos sobre las relaciones hídricas, efectos nutricionales y efectos sobre el balance de energía (Pasternak, 1987), que por consecuencia se manifiestan en alteraciones en los principales procesos metabólicos de la planta como la germinación, crecimiento, intercambio gaseoso, etc (Poljakoff-Mayber, 1975).

El crecimiento de la planta sobre condiciones salinas causa la reducción del potencial hídrico de la solución del suelo, lo que provoca una disminución en la absorción de agua por parte de las raíces. En este caso la respuesta de la planta consiste en incrementar la producción intracelular de compuesto solubles, como la prolina, sacarosa, manitol, glicerol, etc., que disminuyen el potencial hídrico intracelular y facilitan la entrada del agua; de lo contrario, no solo no entraría agua del medio exterior, sino que esta tendería a salir de las células radicales, y la planta se secaría (Gárate y Bonilla, 2008). Por otra parte, un exceso de sales en el suelo como el Na genera un desequilibrio nutricional

por la absorción competitiva con nutrientes como el Ca y el K (Munus and Tester, 2008). Otra consecuencia de la salinidad es la rápida acumulación de las EROs en cloroplastos y mitocondrias, tales como el O₂ y H₂O₂ que, a su vez, produce daños sobre macromoléculas, tales como lípidos, proteínas y ácidos nucleicos. Como protección para los daños producidos, las plantas sintetizan antioxidantes, sustancias no enzimáticas de bajo peso molecular y enzimas como la POX y SOD, como mecanismo de protección (Tuteja, 2007).

Según Gucci and Tattini (1997), los síntomas externos que pueden aparecer en las plantas sometidas a estrés salino son, por ejemplo: reducción de crecimiento, clorosis y puntas de las hojas quemadas, hojas enrolladas, marchitamiento de flores, necrosis de raíces y defoliación.

El incremento de los niveles de fertilización con Si en las plantas, logra ser un mecanismo eficaz de protección frente a los efectos dañinos causados por el estrés salino, lo que puede resultar una alternativa para la producción agrícola en suelos y agua con problemas de salinidad (Zhu and Gong, 2014). Estos beneficios pueden ser explicados primeramente debido que al ser asimilado el Si, se deposita en forma de sílica amorfa en los diferentes tejidos de la planta (Ma and Yamaji, 2015). Esta acumulación actúa como una barrera física efectiva, sobretodo en las hojas, reduciendo eficazmente la pérdida de agua por las mismas mediante la inhibición de la tasa de transpiración y que, en consecuencia, disminuye la absorción de Na y Cl y su transporte por el xilema (Ahmad et al. 1992). En arroz, Yeo et al. (1999) correlacionaron el suministro de Si a las plantas con la reducción en la tasa de la transpiración, lo que generó mejorías en parámetros del intercambio gaseoso en plantas bajo condiciones de salinidad. En trigo, Tuna et al. (2008) aseguran que la reducción

de la absorción Na y Cl y, en consecuencia, el descenso de su transporte desde la raíz hasta las hojas, fueron los motivos de la mejora en el crecimiento de las plantas en ambiente salino con la presencia de Si.

Siguiendo la misma línea, la inhibición de la absorción de Na y Cl, en parte por el efecto del Si sobre la transpiración, incrementa las concentraciones de algunos de los elementos esenciales como K, Ca y Mg. En el caso del K su absorción y transporte es un proceso activo ligado a la actividad de la bomba de protones o ATPasa en las membranas plasmáticas. Un posible efecto adicional del Si en este proceso es estimular dicho mecanismo, incrementando así la absorción del K por las plantas sometidas al estrés salino (Liang, 1999; Liang et al. 2006b; Sahebi et al. 2015). Estos efectos de estimulación de la absorción del K en los cultivos bajo estrés salino han sido observados en maíz, garbanzo y trigo (Khan et al. 2015; Garg and Bhandari. 2016; Soliaman et al. 2019). En mostaza, pimiento y patata, el uso de Si no solo mejoró la absorción del K en condiciones salinas, sino también la de otros nutrientes como el N, P y Zn (Daničić et al. 2019; Hussein and Abdullah, 2019; Moussa and Shama, 2019).

Para Méndez (2019), el Si puede favorecer el aumento de diferentes compuestos osmóticos en la planta, como la prolina, proteínas solubles, azúcares y compuestos fenólicos, que permiten el ajuste osmótico al disminuir el potencial hídrico de los tejidos, restableciendo de esta manera el gradiente entre suelo y las células y, como consecuencia, la mayor captación y retención de agua en los tejidos. En plantas de trigo y de la especie *Vigna radiata* se ha encontrado que los efectos protectores del uso de Si en estas plantas frente a la salinidad se debieron al aumento de diferentes osmolitos, como los

carbohidratos y aminoácidos como la betaína, glicina y prolina (Osman et al. 2017; Ahmad et al. 2019).

Por otra parte, los daños oxidativos causados por las EROs en plantas bajo estrés salino pueden ser reparados y mitigados con la presencia de Si que potencia la actividad enzimática, por ejemplo de la ascorbato peroxidasa (AP), SOD, GPX y CAT, las cuales son enzimas antioxidantes capaces de remover, neutralizar o eliminar por completo las EROs (Wang et al. 2011; Zhu and Gong, 2014). Estos mecanismos fueron corroborados en recientes experimentos con arroz (Kim et al. 2014; Das et al. 2018; Yan et al. 2020); girasol (Conceição et al. 2019); patata (Gowayed et al. 2015); tomate (Al-Aghabary et al. 2005; Li et al. 2015); regaliz (Li et al. 2016) y colza (Farshidi et al. 2012; Hasanuzzaman et al. 2018). En todos los trabajos los desórdenes a nivel fisiológico fueron relacionados con las EROs, como daños en la estructura y la función de las células, la degradación de pigmentos fotosintéticos, ADN y proteínas fueron mejorados en la presencia del Si en condiciones salinas.

2.5.2. Efectos en la tolerancia a estreses bióticos

2.5.2.1. Enfermedades

La severidad de muchas enfermedades de las plantas puede ser reducida por mejoras en el manejo de la nutrición mineral. Esto puede lograrse al modificar la disponibilidad de algún elemento en particular (Huber and Haneklaus, 2007). En este caso se considera que incrementos en la fertilización con Si de los cultivos pueden ser efectivos para mejorar la tolerancia a enfermedades causadas por hongos, bacterias, nematodos y virus

debido a la formación de barreras mecánicas y/o cambios en las respuestas químicas de la planta (Sakr, 2016; Yavaş and Ünay, 2017).

El papel positivo del Si en mitigar los efectos perjudiciales causados por las enfermedades en los cultivos es atribuido, en parte, a su acumulación y polimerización en los tejidos de la epidermis de los órganos (Pozza et al. 2015). Esta acumulación forma una capa gruesa, que protege y fortifica, constituyendo una barrera física efectiva que dificulta la penetración directa y el desarrollo de hifas del patógeno en las plantas (Debona et al. 2017), como se muestra en la Fig. 3.

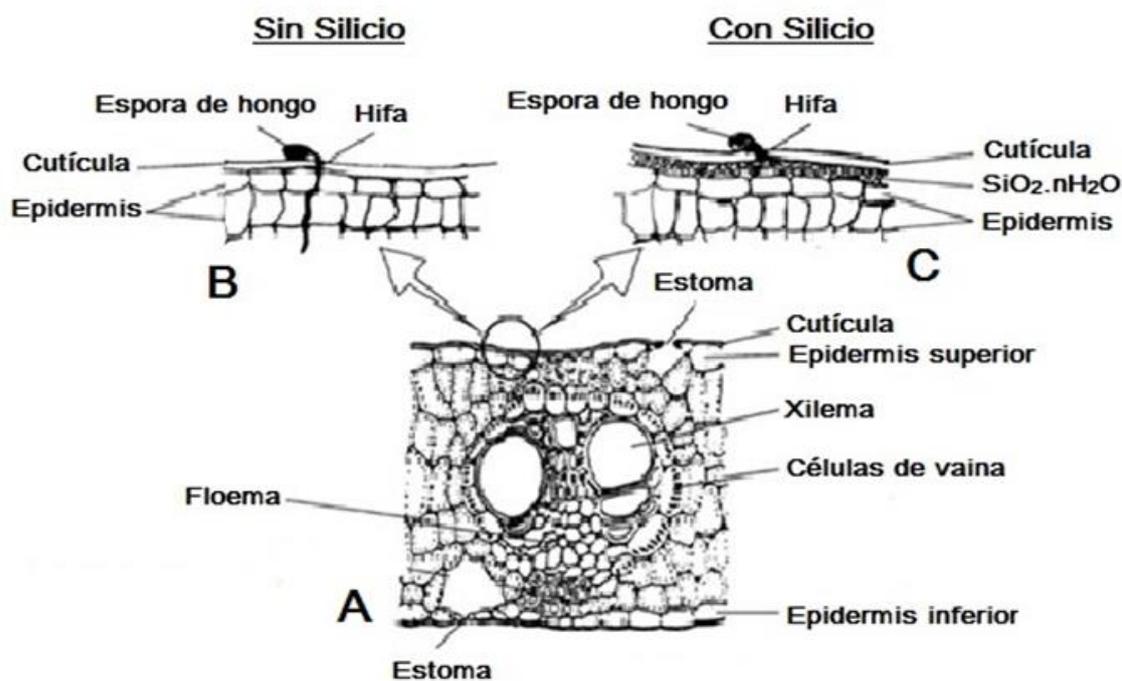


Fig. 3. Corte transversal de una hoja (A); Desarrollo de las hifas del hongo sin acumulación del Si en los tejidos de la epidermis (B); Capa de sílice debajo de la cutícula impidiendo el desarrollo de la hifa (C). (Adaptado).

Fuente: Flores (2018).

En el cafeto, la colonización por parte del hongo *Cercospora coffeicola* fue afectada negativamente por la utilización de Si. Pozza et al. (2004) y Botelho et al. (2005) observaron que en las plantas tratadas con Si hubo un espesamiento significativo de la cutícula y la formación de una capa gruesa de

cera debido a la acumulación del Si en la misma, lo que generó dificultad para la penetración del hongo a través de ella o por los estomas. Aún más, la camada de cera con característica originalmente hidrofóbicas impidió la formación de la película de agua, que es importante para los procesos vitales de patogénesis y germinación del hongo. En el arroz y la vid también se ha observado la actuación de la barrera física frente a la penetración de los hongos que causan el añublo y el mildiu, respectivamente, en plantas donde hubo tratamiento con el Si (Bowen et al. 1992; Kim et al. 2002).

Por otro lado, existe la hipótesis de que el Si presente en la planta forma también barreras químicas y bioquímicas, de manera que activa el sistema de defensa natural de las mismas cuando un patógeno las infecta (Fauteux et al. 2005). Después de una infección por patógenos, el Si estimula la rápida actividad de la CHI, las POX, PPO y GLU, que son enzimas con la función de degradar la pared celular de los hongos fitopatógenos y la cutícula de nematodos (Rodrigues et al. 2001). En adicción, plantas atacadas por patógenos pueden generar metabolitos secundarios de bajo peso molecular, como los flavonoides y fitoalexinas, bien como otros compuestos como los fenoles glicosilados, que juntos tienen propiedades antifúngicas y juegan un papel muy activo en la supresión de las enfermedades (Fawe et al. 1998; Rodrigues et al. 2004).

En el cultivo del trigo, Rémus-Borel et al. 2005 han propuesto que el Si ha tenido un papel activo en incrementar la síntesis de diferentes grupos de fitoalexinas que potencializaron la tolerancia del cultivo frente al ataque del oidio (*Blumeria graminis*).

En el cafeto, plantas suministradas con Si mostraron un incremento en la resistencia de la raíz por la deposición de lignina, además de la actividad del POX, PFO y FAL, que en estas plantas fueron positivamente incrementadas y relacionadas directamente con la tolerancia del cafeto frente a la infección por el nematodo *Meloidogyne exigua* (Silva et al. 2010). En el mismo cultivo se ha observado una reducción en un 70% de la severidad causada por el hongo *Hemileia vastatrix* que fue acompañada de incrementos en las actividades de CHI y GLU (Pereira et al. 2009).

Recientemente, en el cultivo de trigo provisto con Si se incrementó la tolerancia a dos enfermedades causadas por los hongos *Gibberella zeae* y *Drechslera tritici-repentis*, también debido a grandes actividades de enzimas, esencialmente la PPO y CHI (Telaxka et al. 2019). Aún más, en plantones de cacao las actividades de POX, CHI y PPO, en adición con la densidad estomática y la fotosíntesis, tendieron a ser más altas en los plantones abonados con Si comparados con los plantones sin el suministro del elemento con respecto a la inoculación con *Moniliphthora pernicioso* (Fantinato et al. 2018).

Por otra parte, aplicaciones foliares de Si directamente a los frutos de dos cultivares de pera redujeron significativamente la severidad de enfermedades causadas por *Penicillium expansum* y *Botrytis cinerea*, lo que sugiere que el elemento tiene un efecto positivo en la calidad postcosecha de las peras (Corrêa et al. 2017). En frutos de melocotón, el uso de Si como un agente de tratamiento pre y pos-cosecha, indujo tolerancia frente al ataque del *Monilinia frutícola* y fue acompañado de notables aumentos de la síntesis de polifenoles totales y de la firmeza de la pulpa de los frutos (Pavanello, 2016).

En otro estudio relacionado con la postcosecha, se han demostrado que el uso de Si promovió la tolerancia frente al ataque del oídio causado por *Podosphaera xanthii*, seguido de incrementos en la firmeza de la pulpa de frutos de melón (Cruz, 2016).

En las enfermedades causadas por bacterias el Si también suministra funciones de protección. Las plantas de arroz y de plátano tratadas con Si e inoculadas con *Xanthomonas oryzae* y *Xanthomonas wilt*, respectivamente, se encontró un aumento en las actividades del PPO y PAL, asociadas con la reducción de la bacteriosis, además de incrementos en el contenido de compuestos fenólicos y lignina en las hojas de arroz (Song et al. 2016; Mburu et al. 2016). En el melón se ha encontrado una clara tolerancia de las plantas contra al ataque de la mancha bacteriana cuando se ha suministrado Si. Además, los niveles de Ca y Mg también fueron mejorados y asociados con la disminución del desarrollo de la enfermedad (Ferreira et al. 2015).

La información en la literatura todavía es muy escasa en el caso del efecto del Si en mitigar o prevenir los efectos dañinos en la planta causado por patógenos víricos cuando es comparada con la información disponible para los demás agentes patogénicos (Sakr, 2016). En tabaco se observó una disminución de la incidencia del virus del mosaico del tabaco y del virus de la mancha anular del tabaco en plantas donde se aplicó Si con relación al control (Zellner et al. 2011). En el cultivo del pepino la incidencia del virus de la mancha anular de la papaya también fue reducida en plantas suministradas con Si. Los autores encontraron que el efecto está atribuido a la regulación de genes relacionados con la actividad de las enzimas POX y PAL (Elsharkawy and Mousa, 2015). Los resultados del uso de Si como método de control de

enfermedades causadas por virus parece ser una estrategia eficaz, aunque es necesaria mayor investigación (Sakr, 2016).

2.5.2.2. Plagas

Elementos minerales considerados beneficiosos pueden afectar a la tolerancia de las plantas frente al ataque de insectos y, dentro de esos elementos, el Si puede contribuir de manera efectiva en varios cultivos. Muchos de los mecanismos de defensa producidos por las plantas suplementadas con Si frente a las enfermedades funcionan de forma similar a aquellos generados cuando la planta es atacada por insectos (Alhousari and Greger, 2018).

El primer mecanismo se basa en la hipótesis de la barrera física, ya que el Si se deposita en células de los tejidos, incluyendo epidermis y cutícula en la pared celular formando una doble capa rígida de sílice, la cual afecta a importantes procesos, incluyendo dificultar la infección y la penetración de los estiletes de los insectos (Reynolds et al. 2009). El segundo mecanismo de defensa propuesto es que suplementos de Si cuando las plantas son atacadas por insectos, aumentan la liberación de enzimas de defensa como POX, PPO y PAL, que inducen en las plantas un aumento en la producción de metabolitos secundarios que participan en la lignificación y en la síntesis de suberina que incrementa la dureza y disminuye la digestibilidad de los tejidos de la planta. Consecuentemente, generan una disminución en la preferencia de los insectos al tiempo que genera quinones que poseen propiedades antibióticas y aumenta la producción de compuestos fenólicos (Keeping and Kvedaras, 2008; Reynolds et al. 2016). Aparte de esto, el Si también favorece aumentos en la síntesis de producción de compuestos volátiles que atraen enemigos naturales

de los insectos. Participa también en la regulación diferencial de genes relacionados con la defensa de las plantas (Thaler et al. 2002., Liu et al. 2017).

En investigaciones con plantas de maíz y de repollo, con el objetivo de estudiar la influencia del Si en el manejo de la oruga *Spodoptera frugiperda* y de la polilla de las crucíferas (*Plutella xylostella*), respectivamente, se observó que aquellas orugas alimentadas con hojas donde se suministró Si presentaron cambios en la anatomía de sus mandíbulas, causando un mayor desgaste en su región incisiva resultando, en consecuencia, una mortalidad elevada (Goussain et al. 2002; Freitas et al. 2012). En el cultivo del girasol el Si afectó a la palatabilidad de las hojas de girasol y ocasionó la disminución del desarrollo de *Chlosyne lacinia saundersii*, lo cual confirió tolerancia a las plantas contra el ataque del insecto (Assis et al. 2013). Para Massey and Hartley (2006), el aumento de la rigidez de las hojas debido a la deposición de Si disminuye la palatabilidad y digestibilidad tanto para los vertebrados como para los herbívoros invertebrados. También pueden causar el desgaste de las piezas bucales, lo que genera la reducción de la eficiencia alimenticia y tasas de crecimiento, hasta incluso la mortalidad de esos herbívoros.

Por otro lado, en plantas de tomate afectadas por *Tuta absoluta* no se encontraron cambios en la morfología de las piezas bucales, sino daños en las células del intestino de las orugas alimentadas con hojas que recibieron Si, lo que se atribuyó a la síntesis de sustancias tóxicas asociadas con la presencia de Si, lo que resultó en disminución de la eficiencia alimenticia y aumento de la mortalidad (Santos et al. 2015). En un estudio con el pulgón de los cereales, *Schizaphis graminum*, no se encontró desgaste de los estiletes, pero sí que en las plantas de trigo tratadas con Si hubo una reducción de la melaza o

'honeydew', que son secreciones dulces y pegajosas que producen insectos chupadores, incluyendo el pulgón, de la cual se alimentan las hormigas y hongos como la fumagina (Goussain et al. 2005). Aún en el pulgón de los cereales, en otra investigación en trigo se encontró que la presencia de Si produjo el aumento de la síntesis de enzimas de defensa de la planta como la POX, PPO y PAL, en detrimento de la tasa de crecimiento y también de la preferencia del pulgón en plantas tratadas con Si (Gomes et al. 2005). Resultado similar fue encontrado en plantas de arroz frente al ataque de *Cnaphalocrocis medinalis*, donde el uso de Si incrementó la actividad de las mismas enzimas de defensa, lo que resultó en la baja defoliación de las plantas causado por la oruga (Han et al. 2016). En un ensayo con pepino no se observaron cambios asociados con los parámetros de defensa mecánica. Sin embargo, se observó que en las plantas sumistas con Si ocurrió el aumento en la síntesis de compuestos químicos volátiles defensivos durante el ataque del escarabajo del pepino, *Diabrotica balteata* (Callis-Duehl et al. 2017).

Recientemente, Hall et al. (2019) indican que la eficiencia del Si frente a ataques de insectos es debido a que la presencia del elemento estimula incrementos de la síntesis del ácido jasmónico en las plantas, que es una fitohormona endógena reguladora del crecimiento de las plantas pero que también puede ser producida por ellas después del daño ocasionado por un insecto, dando como resultado un incremento de la producción de compuestos de resistencia.

2.6. El uso del silicio en la agricultura

En la agricultura moderna el Si se ha demostrado beneficioso para una gama de especies. La influencia positiva del elemento en cultivos ha sido conocida desde que Justus Von Leibigh publicó en 1840 trabajos sobre los beneficios de Si desde el punto de vista de la nutrición mineral de las plantas. Desde entonces se han desarrollado ensayos en laboratorios, invernaderos y en el campo que han mostrado beneficios de la fertilización con Si en la productividad, desarrollo y tolerancia frente a los diversos estreses en cultivos herbáceos como arroz, maíz, trigo, cebada, caña de azúcar, calabaza, y en cultivos leñosos como cítricos y cafeto (Matichenkov, 2008; Jana and Jeong, 2014; Shahrtash, 2018).

Los cultivos leñosos son aquellos que se caracterizan por tener un tejido lignificado que proporciona rigidez a la pared celular, ser de crecimiento lento y con un ciclo vegetativo largo. Constituyen un grupo de gran interés económico dentro del cual se encuentran especies forestales y frutales (Gardner et al. 2017). En el caso de los frutales, esos son caracterizados como no acumuladores de Si, por lo tanto, la presencia del elemento en ellos es muy baja. Sin embargo, el Si puede participar de manera activa en estas especies leñosas disminuyendo diferentes tipos de estreses de naturaleza abiótica y biótica, sobre todo en la agricultura orgánica donde la fertilización con Si puede allanar el camino hacia el uso mínimo de fertilizantes y plaguicidas sintéticos (Patil et al. 2017). En la Tabla 3 se muestran ejemplos de efectos positivos de la aplicación de Si en cultivos leñosos.

Tabla 3: Investigaciones con el uso de Si en cultivos leñosos.

Cultivo Leñoso	Parámetro	Autores(s)	
Aguacate (<i>Persea americana</i>)	Calidad postcosecha	Bertling et al. 2009 Kaluwa et al. 2010 Tesfay et al. 2010	
	Enraizamiento in vitro	Hernández et al. 2015	
	Tolerancia a enfermedades	Kaiser et al 2005 Bekker, 2011 Dann and Le, 2017 Souza, et al. 2012	
Cacao (<i>Theobroma cacao</i>)	Crecimiento, fisiología y tolerancia a enfermedades y plagas	Pinto et al. 2014 Fatinato et al. 2018	
	Estrés hídrico	Zanetti, et al. 2016	
Cafeto (<i>Coffea spp</i>)	Características del suelo, crecimiento y nutrición	Caicedo y Chavarriaga, 2007 Cunha et al. 2012 Gokavi et al. 2020	
		Martinati et al. 2008 Reis et al. 2008 Pereira et al. 2009 Silva et al. 2010 Botelho et al. 2011 Rodrigues et al. 2011	
	Tolerancia a enfermedades	Lopes et al. 2013 Carré-Missio et al. 2014 Lopes et al. 2014 Silva et al. 2015 Schurt et al.2016 Roldi et al. 2017	
		Tolerancia a plagas	Santa-Cecília et al. 2013 Toledo and Reis, 2018
		Calidad postcosecha	Carneiro-Carvalho et al. 2019a
		Estrés hídrico	Zhang et al. 2013 Carneiro-Carvalho et al. 2020a
		Tolerancia a altas temperaturas	Carneiro-Carvalho et al. 2019b Carneiro-Carvalho et al. 2020b
			Carneiro-Carvalho et al. 2017 Carneiro-Carvalho et al. 2020c Carneiro-Carvalho et al. 2020d
	Ciruela (<i>Prunus domestica</i>)	Tolerancia a enfermedades y plagas	Ferreira et al. 2013

...Continuación Tabla 3:

Cultivo Leñoso	Parámetro	Autores(s)	
Cítricos (<i>Citrus spp</i>)	Calidad postcosecha	Liu et al. 2010 Mditshwa et al. 2013 Mkhize et al. 2013 Abd-Elall and Hussein, 2018 Dattatray, 2018	
	Características del suelo	Matichenkov and Calvert, 1999	
	Crecimiento, nutrición y acumulación	Wutscher, 1989 Mvondo-She and Marais, 2019	
	Estrés salino	Kostopoulou and Therios, 2014 Mohamed and Al-Kamar, 2018	
	Tolerancia a enfermedades	Martinati et al. 2007 Asanzi et al. 2014 Marais, 2015 Patt et al 2018	
	Tolerancia a plagas	Hogendorp et al. 2009 Dito, 2016 Vieira et al. 2016 El-Enien et al. 2017 Ramírez-Godoy et al. 2018	
	Guava (<i>Psidium guajava</i>)	Efectos en las características físicas y bioquímicas	Das et al. 2017
	Mango (<i>Mangifera indica</i>)	Calidad postcosecha	Costa et al. 2015 Rahmani et al. 2017 Noorullah et al. 2018
		Efectos en las características químicas, fisiológicas y bioquímicas	More et al. 2015 Helay et al. 2018 Ghoreishi et al. 2019
		Estrés hídrico	Helay et al. 2017
Estrés salino		Elsheery et al. 2020	
Manzano (<i>Malus domestica</i>)	Calidad postcosecha	Valdebenito et al. 2018	
	Enraizamiento in vitro	Avestan et al.2017	
	Tolerancia a enfermedades	Farahani et al. 2012a Farahani et al. 2012b Ebrahimi et al. 2012	
	Estrés salino	Aras, 2020 Aras et al. 2020	
Melocotón (<i>Prunus persica</i>)	Enraizamiento in vitro	Kadlecová et al. 2020	

...Continuación Tabla 3:

Cultivo Leñoso	Parámetro	Autores(s)
Pistacho (<i>Pistacia vera</i>)	Estrés hídrico	Habibi and Hajiboland, 2013
	Estrés salino	Habibi et al. 2014
	Tolerancia a enfermedades	Mostowfizadeh-Ghalmfarsa, et al 2017
	Tolerancia a bajas temperaturas	Habibi, 2015a
	Tolerancia a metales pesados	Salarizadeh et al.2016 Cetinkaya and Kulak, 2019
Vid (<i>Vitis vinífera</i>)	Calidad postcosecha	Singh et al. 2020
	Efectos en las características químicas, fisiológicas y bioquímicas	Gomes et al. 2020
	Estrés hídrico	Kamangar and Haddad, 2016
	Estrés salino	Qin et al. 2016 Qin et al. 2019
	Tolerancia a bajas temperaturas	Habibi, 2015b
	Tolerancia a enfermedades	Botta et al. 2011 Schabi et al. 2020
	Tolerancia a plagas	Parrilli et al. 2019

Existe una serie de fuentes sólidas y líquidas de Si en el mercado, que son utilizados como enmiendas de suelo o fertilizantes, como diatomita, silicato de calcio, metasilicato de sodio, silicato de potasio, silicato de magnesio, ácido ortosilícico, dióxido de silicio hidratado y metasilicato de calcio (Ferreira, 2017). Las fuentes de Si que han sido utilizadas con éxito en la agricultura incluyen los extractos orgánicos de plantas, usualmente de algas, conchas de animales acuáticos y la ceniza de cascara de arroz y bagazo de caña de azúcar. Otras fuentes sólidas utilizadas con éxito incluyen la wollastonita, escorias de siderurgia, silicato de calcio, un subproducto de las industrias del fosfato de acero, termofosfato y cemento, ampliamente encontrado en países como Estados Unidos, España, Italia, Alemania, Canadá y constituyen fuentes de silicatos a bajo costo (Korndörfer y Datnoff, 1995). Sin embargo, debido a la lenta solubilidad en el suelo, las fuentes sólidas de Si no les permite

suplementar las necesidades inmediatas de los cultivos, siendo necesario aplicar altas cantidades de esos productos (Mancuso, 2016).

El compuesto más comúnmente utilizado para realizar aportes de Si a los cultivos son los silicatos. Químicamente los silicatos son sales del ácido silícico, formados a partir de los dos elementos comunes: el Si y el O, y además llevan elementos accesorios que le dan distintas características (Demattê et al. 2011). Industrialmente los silicatos pueden ser obtenidos por la fusión de la sílice de alta pureza con carbonatos o hidróxidos de Na, K, Ca, Mg, etc, con temperaturas sobre los 1000 °C. En este proceso el SiO₂ reacciona cuando es fundido, formando silicatos en la forma vítrea. Para la obtención de los silicatos, este material es lavado bajo presión con agua y vapor, y se producen así varias categorías de silicatos (Korndörfer y Pereira, 2013). Según los mismos autores, los silicatos ligados a un catión presentan mayor solubilidad y disponibilidad de Si, siendo los silicatos con cationes monovalentes (silicato de sodio y silicato de potasio) las fuentes más solubles, seguidas de los silicatos con bivalentes (silicato de calcio y silicato de magnesio).

Según Pereira et al. (2004), las características consideradas ideales para que una fuente de Si sea eficiente en el uso agrícola incluyen un contenido relativamente alto de Si soluble disponible para las plantas, relaciones y cantidades adecuadas de Ca y Mg, una condición material que facilite su almacenaje y aplicación, no contener sustancias que contaminen el suelo como los metales pesados y, por fin, bajo costo.

2.7. Referencias bibliográficas

- Abd-Elall, E.H and Hussein, M.A. 2018. Foliar application of micro silica, potassium chloride and calcium chloride enhances yield and fruit quality of balady orange tree. ASEJ. 39:388-392.
- Adress, M., Ali, S., Rizwan, M., Zia-ur-Rehman, M., Ibrahim, M., Abbas, F., Farid, M., Qayyum, M.F., Irshad, M.K. 2015. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of heavy metal toxicity in plants: a review. Ecotox Environ Safe. 119:186-197.
- Aguirre, C., Chávez, T., Garcia, P., Raya, J.C. 2007. El silicio en los organismos vivos. INCI. 32:504-509.
- Ahmad, R., Zaheer, S.H., Ismail, S. 1992. Role of silicon in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Sci. 85:43-50.
- Ahmad, S.T and Haddad, R. 2011. Study of silicon effects on antioxidant enzyme activities and osmotic adjustment of wheat under drought stress. Czech J Genet Plant Breed. 47:17-27.
- Ahmad, P., Ahanger, M.A., Alam, P., Alyemeni, M.N., Wijaya, L., Ali, S., Ashraf M. 2019. Silicon (Si) supplementation alleviates NaCl toxicity in mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] through the modifications of physio-biochemical attributes and key antioxidant enzymes. J Plant Growth Regul. 38:70-82.
- Al-Aghabary, K., Zhu, Z., Shi, Q. 2005. Influence of silicon supply on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence, and antioxidative enzyme activities in tomato plants under salt stress. J Plant Nutr. 27:2101-2115.
- Alcarde, J.A y Rodella, A.A. 2003. Qualidade e legislação de fertilizantes e corretivos, p. 291-334. En: Curi, N.; Marques, J.J.; Guilherme, L.R.G.; Lima, J.M.; Lopes, A. S. Alvares, V.H. Tópicos em Ciência do Solo. Eds. Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, Viçosa.

Alhousari, F and Greger, M. 2018. Silicon and mechanisms of plant resistance to insect pests. *Plants*. 7:1-11.

Amin, M., Ahmad, R., Ali, A., Hussain, I., Mahmood, R., Aslam, M., Lee, D.J. 2018. Influence of silicon fertilization on maize performance under limited water supply. *Silicon*. 10:177-183.

Anderson, D.L. 1991. Soil and leaf nutrient interactions following application of calcium silicate slag to sugarcane. *Fert Res*. 30:9-18.

Aras, S. 2020. Silicon nutrition in alleviating salt stress in apple plant. *Acta Sci Pol Hortorum Cultus*. 19:3-10

Aras, S., Keles, H., Esitken, A. 2020. Silicon nutrition counteracts salt-induced damage associated with changes in biochemical responses in apple. *Bragantia*. 1:1-7.

Asanzi, N.M., Taylor, N.J., Vahrmeijer, J.T. 2014. Can silicon be used to prevent *Alternaria alternata* in citrus trees?. *AS Fruit Journal*. 7:48-51.

Assis, F.A., Moraes, J.C., Auad, A.M., Coelho, M. 2013. The effects of foliar spray application of silicon on plant damage levels and components of larval biology of the pest butterfly *Chlosyne lacinia saundersii* (Nymphalidae). *Int J Pest Manage*. 59:128-134.

Avestan, S., Naseri, L., Barker, A.V. 2017. Evaluation of nanosilicon dioxide and chitosan on tissue culture of apple under agar-induced osmotic stress. *J Plant Nutr*. 40:2797-2807.

Baran, E.J. 2005. Geografía en la tabla periódica de los elementos. *Anales Acad Nac de Cs Ex Fís y Nat*. 67:97-109.

Barber, D.A and Shone, M.G.T. 1966. The absorption of silica from aqueous solutions by plants. J Exp Bot. 17:569-578.

Bazilevich, N. I. 1993. The biological productivity of north eurasian ecosystems. Eds. RAS Institute of Geography, Moscow.

Bekker, T.F. 2011. Efficacy of water soluble silicon for control of *Phytophthora cinnamomi* root rot of avocado. Dissertation MSc. University of Pretoria.

Belanger, R.R., Benhamou, N., Menzies, J.G. 2003. Cytological evidence of an active role silicon in wheat resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. Tritici). Biochem Cell Biol. 93:402-412.

Bennett, W.F. 1993. Nutrient deficiencies and toxicities in crop plants. Eds. APS Press, Minnesota.

Bertling, I., Tesfay, S.Z., Bower, J.P., Kaluwa, K. 2009. Effect of post-harvest application of silicon on 'Hass' avocado fruit. SAAGA. 32:53-56.

Bogado, M.M. 2011. Materiales y materias primas, p 1-33. En: Silicio. Kirschenbaum, J.M y Crowe, C. Saavedra 789, Buenos Aires.

Botelho, D.M.S., Pozza, E.A., Pozza, A.A.A., Carvalho, J.G., Botelho, C.E., Souza, P.E. 2005. Intensidade da cercosporiose em mudas de cafeeiro em função de fontes e doses de silício. Fitopatol Bras. 30:582-588.

Botelho, D.M.S., Pozza, E.A., Alves, E., Botelho, C.E., Pozza, A.A.A., Júnior, P.M.R., Souza, P.E. 2011. Efeito do silício na intensidade da cercosporiose e na nutrição mineral de mudas de cafeeiro. Arq Inst Biol. 78:23-29.

Botta, A., Sierras, N. Marín, C., Carrión, M., Piñol, R. 2011. Powdery mildew protection with armurox: an improved strategy for silicon application. JASTA. 1: 1032-1039.

Bowen, P., Menzies, J., Ehret, D. 1992. Soluble silicon sprays inhibit powdery mildew development on grape leaves. *J Amer Soc Hort Sci.* 117:906-912.

Bray, E.A. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci.* 2:48-54.

Cabezas, O.L. 2010. Sodio en plantas C4, p. 151-156. En: Rebolar, J.L.G y Sancho, A.C. C4 y CAM: Características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas. Eds. Taravilla S.L, Madrid.

Caicedo, L.M y Chavarriaga, W. 2007. Efecto de la aplicación de dosis de silicio sobre el desarrollo en almácigo de plántulas de café variedad Colombia. *Agron.* 15:27-37.

Callis-Duehl, K.L., McAuslane, H.J., Duehl, A.J., Levey, D.J. 2017. The effects of silica fertilizer as an anti-herbivore defense in cucumber. *J Hortic Res.* 25:89-98.

Camargo, M.S., Korndörfer, G.H., Pereira, H.S. 2007. Solubilidade do silício em solos: influência do calcário e ácido silícico aplicados. *Bragantia.* 66:637-647.

Cao, B.L., Ma, Q., Zaho, 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. *Sci Hortic.* 194: 53-62.

Cardozo, P y Quiriban, A. 2014. Las proteínas en la tolerancia al estrés hídrico en plantas. *Semiárida.* 24:55-67.

Carneiro-Carvalho, A., Pereira, C., Marques, T., Martins, L., Pinto, T., Anjos, R., Pinto, T., Lousada, J., Gomes-Laranjo, J. 2017. Potential of silicon fertilization in the resistance of chestnut plants to ink disease (*Phytophthora cinnamomi*). *Int J Agric Environ. Biotechnol.* 2:2740-2753.

Carneiro-Carvalho, A., Vilela, A., Ferreira-Cardoso, J., Marques, T., Anjos, R., Gomes-Laranjo, J., Pinto, T. 2019a. Productivity, chemical composition and sensory quality of “Martáinha” chestnut variety treated with silicon. *CYTA J Food*. 17:316-323.

Carneiro-Carvalho, A., Anjos, R., Aires, A., Marques, T., Pinto, T., Gomes-Laranjo, J. 2019b. Ecophysiological study of the impact of SiK[®] fertilization on *Castanea sativa* Mill. seedling tolerance to high temperature. *Photosynthetica*. 57:1165-1175.

Carneiro-Carvalho, A., Anjos, R., Lousada, J., Pinto, T., Gomes-Laranjo, J. 2020a. Ecophysiological study of SiK impact on *Castanea sativa* Mill. tolerance to drought stress. *Photosynthetica*. 58:1078-1089.

Carneiro-Carvalho, A., Anjos, R., Pinto, T., Gomes-Laranjo, J. 2020b. Stress Oxidative Evaluation on SiK[®] - Supplemented *Castanea sativa* Mill. Plants Growing Under High Temperature. *J Soil Sci Plant Nutr*. 20:1-11.

Carneiro-Carvalho, A., Aires, A., Anjos, R., Martins, L., Pinto, T., Peixoto, F., Gomes-Laranjo, J. 2020c. The role of silicon fertilization in the synthesis of phenolic compounds on chestnut plants infected with *P. cinnamomi* and *C. parasitica*. *J Plant Dis Prot*. 127:211-227.

Carneiro-Carvalho, A., Pinto, T., Ferreira, H., Pereira, C., Gomes-Laranjo, J., Anjos, R. 2020d. Effect of silicon fertilization on the tolerance of *Castanea sativa* Mill. seedlings against *Cryphonectria parasitica* Barr. *J Plant Dis Prot*. 127:197-210.

Carré-Missio, V., Rodrigues, F.A., Schurt, D.A., Resende, R.S., Souza, N.F.A., Rezende, D.C., Moreira, W.R., Zambolim, L. 2014. Effect of foliar-applied potassium silicate on coffee leaf infection by *Hemileia vastatrix*. *Ann Appl*. 164:396-403.

Casey, W.H., Kinrade, S.D., Knight, T.G., Rains, D.W., Epstein, E. 2003. Aqueous silicate complexes in wheat, *Triticum aestivum* L. *Plant Cell Environ.* 27:51-54.

Cetinkaya, H and Kulak, M. 2019. Salicylic acid effect on cadmium-induced accumulation of mineral content in leaves of pistachio species from Turkey: an analysis coupled with chemometrics and multiple regression analysis. *Appl Ecol Env Res.* 17:7113-7133.

Coll, J.B.; Nicolás, G; Sabater., Sánchez, R. 2005. *Fisiología Vegetal*. Eds. Piramide, Madrid.

Conceição S, Neto, C.F.O., Marques, E.C., Barbosa, J.R.G., Oliveira, T.B., Okumura, R.S. 2019. Silicon modulates the activity of antioxidant enzymes and nitrogen compounds in sunflower plants under salt stress. *Arch Agron Soil Sci* 65:1237-1247.

Corrêa, D., Hipolito, J.S., Uber, S.C., Bogo, A., Casa, R.T., Rufato, L. 2017. Eficiência de controle da entomosporiose e de podridões em pereira europeia. *Acta Iguazu.* 6:1-10.

Coskun, D., Britto, D.T., Huynh, W.Q., Kronzucker, H.J. 2016. The role of silicon in higher plants under salinity and drought stress. *Front Plant Sci.* 7:1-7.

Costa, I.J.S., Pereira, M.C.T., Mizobutsi, G.P., Maia, V.M., Silva, J.F., Oliveira, J.A.A., Oliveira, M.B., Souza, V.N.R., Nietsche, S., Santos, E.F. 2015. Influence of silicon fertilization on 'Palmer' mango tree cultivation. Xth Intl Mango Symposium. Punta Cana.

Cruz, B.L.S. 2016. Silicato de cálcio no manejo do meloeiro e na qualidade dos frutos pós-colheita. Tesis de máster. Universidade Federal Rural do Semi-Árido.

Cunha, A.C.M.C.M., Oliveira, M.L., Caballero, E.C., Martinez, H.E.P., Fontes, P.C.R., Pereira, P.R.G. 2012. Growth and nutrient uptake of coffee seedlings cultivated in nutrient solution with and without silicon addition. *Rev Ceres*. 59: 392-398.

Currie, H.A and Perry, C.C. 2007. Silica in plants: biological, biochemical and chemical studies. *Ann Bot*. 100:1383-1389.

Daničić, M.M., Putnik-Delić, M.I., Lazić, D.P., Đurić, S.S. 2019. The accumulation of K^+ , Ca^{2+} , Na^+ and P in *Sinapis nigra* L. grown in the presence of NaCl and silicon. *J Nat Sci*. 137:77-85.

Dann, E.K and Le, D.P. 2017. Effects of silicon amendment on soilborne and fruit diseases of avocado. *Plants*. 51:1-15.

Das, K.K., Swamy, G.S.K., Kumbar, S., Gangadharappa, P.M., Jagadeesha, R.C. 2017. Effect of silica on physical and biochemical characters of guava. *Int J Curr Microbiol App Sci*. 6:1527-1532.

Das, P., Manna, I., Biswas, A.K., Bandyopadhyay, M. 2018. Exogenous silicon alters ascorbate-glutathione cycle in two salt-stressed indica rice cultivars (MTU 1010 and Nonabokra). *Plant Physiol Bioch*. 25:26625-26642.

Dattatray, D.D. 2018. Response of soil and foliar application of silicone on growth, yield and quality parameters of sweet Orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck Cv. Nucellar. Phd thesis. Vasantrao Naik Marathwada Agricultural University.

Debona, D., Rodrigues, F., Datnoff, L.E. 2017. Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses. *Annu Rev Phytopathol*. 55:85-107.

Dehghanipoodeh, S., Ghobadi, C., Baninasab, B., Gheys, M., Shiranibidabadi, S. 2018. Effect of Silicon on growth and development of strawberry under water deficit conditions. *Hortic Plant J*. 4:226-232.

Demattê, J.L.I., Beltrame, J.A., Paggiaro, C.M., Ribeiro, S.S. 2011. Uso de silicatos em cana de açúcar. *Info Agron.* 133:7-12.

Dito, D.F. 2016. The potential management of citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* (Stainton) (Lepidoptera: Gracillariidae), by use of soluble silicon fertilizers. Phd thesis. California Polytechnic State University.

Ebrahimi, L., Aminian, H., Etebarian, H.R., Sahebani, N. 2012. Control of apple blue mould disease with *Torulaspora delbrueckii* in combination with silicon. *Arch Phytopathology Plant Protect.* 45:2057-2065.

El-Enien, M.M.S.A., El-Kassim, A.B.A., El-Azaze, A.M., El-Sayed, F.S. 2017. Effect of silicon, potassium and calcium compounds on growth and increase the efficiency of citrus seedlings to resist citrus leafminer (*Phyllocnistis citrella*). *J Product & Dev.* 22:729-749.

Elsharkawy, M.M and Mousa, K.M. 2015. Induction of systemic resistance against papaya ring spot virus (PRSV) and its vector *Myzus persicae* by *Penicillium simplicissimum* GP17-2 and silica (SiO₂) nanopowder. *Int J Pest Manage* 61:353-358.

Elsheery, N.I., Helaly, M.N., El-Hoseiny, H.M., Alam-Eldein, S.M. 2020. Zinc oxide and silicone nanoparticles to improve the resistance mechanism and annual productivity of salt-stressed mango trees. *Agronomy.* 10:1-20.

Epstein, E. 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proc Natl Acad Sci.* 91:11-17.

Epstein, E. 1999. Silicon. *Annu Rev Plant Physiol. Plant Mol Biol.* 50:641-664.

Fantinato, D.E., Zanetti, L.V., Aguilar, M.A., Souza, C.A.S., Cuzzuol, G.R.F., Gama, V.N., Milanez, C.R.D. 2018. Effects of silicon on biochemical and

physiological aspects in *Theobroma cacao* under inoculation with *Moniliophthora perniciosa*. Rev Ciênc Agrár. 41:841-848.

Farahani, L., Etebarian, H.R., Sahebani, N., Aminian, H. 2012a. Biocontrol of blue mold of apple by *Candida membranifaciens* in combination with silicon. Arch Phytopathol Plant Protect. 45:310-317.

Farahani, L., Etebarian, H.R., Sahebani, N., Aminian, H. 2012b. Effect of two strains of antagonistic yeasts in combination with silicon against two isolates of *Penicillium expansum* on apple fruit. Intl Res J Appl Basic Sci.. 3:18-23.

Farouk, S and Omar, M.M. 2020. Sweet basil growth, physiological and ultrastructural modification, and oxidative defense system under water deficit and silicon forms treatment. J Plant Growth Regul. 1:1-25.

Farshidi, M., Abdolzadeh, A., Sadeghipour, H.R. 2012. Silicon nutrition alleviates physiological disorders imposed by salinity in hydroponically grown canola (*Brassica napus* L.) plants. Physiol Plant. 34:1779-1788.

Fatinato, D.D., Zanetti, L.V., Aguilar, M.A.G., Souza, C.A.S., Cuzzuol, G.R.F., Gama, V.N., Milanez, C.R.D. 2018. Effects of silicon on biochemical and physiological aspects in *Theobroma cacao* under inoculation with *Moniliophthora perniciosa*. Rev. Bras. Ciênc. Agrár. 41: 841-848.

Fauteux, F., Rémus-Borel, W., Menzies, J.G., Bélanger, R.R. 2005. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. FEMS Microbiol Lett. 249:1-6.

Fawe, A., Abou-Zaid, M., Menzies, J.G., Bélanger, R.R. 1998. Silicon-mediated accumulation of flavonoid phytoalexins in cucumber. Biochem Cell Biol. 88: 396-401.

Fermín, J.R. 2018. De la arena a la oblea de silicio. Revista Tecnocientífica URU. 14:55-62.

Ferreira, S.G.M., Botelho, R.V., Faria, C.M.D., Mateus, M.A.F., Zaluski, W.L. 2013. Desenvolvimento e fitossanidade de ameixeiras tratadas com silício em sistema orgânico. Rev Bras Frutic. 35:1059-1065.

Ferreira, H.A., Nascimento, C.W.A., Datnoff, L.E., Nunes, G.H.S., Preston, W., Souza, E.B., Mariano, R.L.R. 2015. Effects of silicon on resistance to bacterial fruit blotch and growth of melon. Crop Prot. 78:277-283.

Ferreira, B.C. 2017. Reatividade de fontes de silício no solo e sua acumulação nas plantas de arroz e de sorgo. Tesis de máster. Universidade Federal de Uberlândia.

Figueiredo, F.C. 2007. Nutrition, protection and quality of the beverage of coffee under the spraying of soluble liquid potassium silicate. Phd Thesis. Federal University of Lavras.

Flores, L. 2018. Vitanica[®] Si, herramienta de manejo para mejorar condición de fruta en cerezo. Red agrícola. Disponible en la web: <https://www.redagricola.com/cl/vitanica-si-herramienta-de-manejo-para-mejorar-condicion-de-fruta-en-cerezo/>. (verificado a fecha 20 de abril de 2020).

Freitas, L.M., Junqueira, A.M.R., Filho, M.M. 2012. Potencial de uso do silício no manejo integrado da traça das crucíferas (*Plutella xylostella*) em plantas de repolho. Rev Caatinga. 25:8-13.

Gárate, A y Bonilla, I. 2008. Nutrición mineral y producción vegetal, p. 143-164. En: Azcón-Bieto y Talón, M. Fundamentos de fisiología vegetal. Ed 2. McGraw - Hill - Interamericana de España S.L, Madrid.

Gardner, F.P., Pearce, R.B., Mitchell, R.L. 2017. Physiology of crop plants. Eds. Scientific Publishers, India.

Garg, N and Bhandari, P. 2016. Silicon nutrition and mycorrhizal inoculations improve growth, nutrient status, K^+/Na^+ ratio and yield of *Cicer arietinum* L. genotypes under salinity stress. *Plant Growth Regul* 78:371-387.

Ghoreishi, M., Hosseini, Y., Maftoon, M. 2019. The interaction effects of using boron and silicon on the growth, chlorophyll index and osmolytes accumulation in young mango seedlings. *JCPP*. 8:1-15.

Gill, S.S and Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem*. 48:909-930.

Gokavi, N., Jayakumar, M., Mote, K., Surendran, U. 2020. diatomaceous earth as a source of silicon and its impact on soil physical and chemical properties, yield and quality, pests and disease incidence of *Arabica Coffee* cv. Chandragiri. *Silicon*. 12:1279-1288.

Gomes F.B., Moraes J.C., Santos C.D., Goussain M.M. 2005. Resistance induction in wheat plants by silicon and aphids. *Sci Agr*. 62:547-551.

Gomes, T.M., Mazon, L.F., Panceri, C.P., Machado, B.D., Brighenti, A., Burin, V.M., Bordignon-Luiz, M.T. 2020. Changes in vineyard productive attributes and phytochemical composition of sauvignon blanc grape and wine induced by the application of silicon and calcium. *J Sci Food Agric*. 100:1547-1557.

Gong, H., Zhu, X., Chen, K., Wang, S., Zhang, C. 2005. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Sci*. 169:313-321.

Goussain, M.M., Moraes, J.C., Carvalho, J.G., Nogueira, N.L., Rossi, M.L. 2002. Efeito da aplicação de silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da Lagarta do Cartucho *Spodoptera frugiperda* (J.E.Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop Entomol*. 31:1-8.

Goussain, M.M., Prado, E., Moraes, J.C. 2005. Effect of silicone applied to wheat plants on the biology and probing behaviour of the greenbug *Schizaphis graminum* (Rond.) (Hemiptera:Aphididae). Neotrop Entomol. 34:807-813.

Gowayed, S.M.H., Al-Zahrani, H.S.M., Metwali, E.M.R. 2015. Improving the salinity tolerance in potato (*Solanum tuberosum*) by exogenous application of silicon dioxide nanoparticles. Int J Agric Biol. 19:183-194.

Greenwood, N. N and Earnshaw, A. 2012. Silicon, p 328-361. In: Greenwood, N. N and Earnshaw, A. Chemistry of the Elements. Eds. Elsevier, Amsterdam.

Gu, H.H., Qiu, H., Tian, T., Zhan, S.S., Deng, T.H.B., Chaney, R.L., Wang, S.Z., Tang, Y.T., Morel, J.L., Qiu, R.L. 2011. Mitigation effects of silicon rich amendments on heavy metal accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) planted on multi-metal contaminated acidic soil. Chemosphere. 83:1234-1240.

Gualberto, C.A.C. 2018. Subprodutos industriais como fontes de silício condicionadores de solos tropicais em cultivo de arroz inundado. Tesis de máster. Universidade Federal de Uberlândia.

Gucci, R and Tattini, M. 1997. Salinity tolerance in olive. Horticultural Review. 21:177-214.

Guevel, M.H., Menzies, J., Belanger, R. 2007. Effect of root and foliar applications of soluble silicon on powdery mildew control and growth of wheat plants. Eur J Plant Pathol. 119:429-436.

Guimarães, L.M.P. Pedrosa, E.M.R., Coelho, R.S.B., Couto, E.F., Maranhão, S.R.V.L., Chaves, A. 2010. Eficiência e atividade enzimática elicitada por metil jasmonato e silicato de potássio em cana de açúcar parasitada por *Meloidogyne incógnita*. Summa Phytopathol. 36:11-15.

Guntzer, F., Keller, C., Meunier, J.D. 2012. Benefits of plant silicon for crops: a review. Agron Sustain. 32:201-213.

Habibi, G and Hajiboland, R. 2013. Alleviation of drought stress by silicon supplementation in pistachio (*Pistacia vera* L.) plants. *Folia Hort.* 25:21-29.

Habibi, G., Norouzi, F., Hajiboland, R. 2014. Silicon alleviates salt stress in pistachio plants. *PBS.* 4:189-202.

Habibi, G. 2015a. Exogenous silicon leads to increased antioxidant capacity in freezing-stressed pistachio leaves. *Acta Agric Slov.* 105:43-52.

Habibi, G. 2015b. Effects of soil- and foliar-applied silicon on the resistance of grapevine plants to freezing stress. *Acta Univ Szeged.* 59:109-117.

Hall, C.R., Waterman, J.M., Vandegeer, R.K., Hartley, S.E., Johnson, S.N. 2019. The role of silicon in antiherbivore phytohormonal signalling. *Front Plant Sci.* 10:1-7.

Han, Y., Li, P., Gong, S., Yang, L., Wen, L., Hou, M. 2016. Defense responses in rice induced by silicon amendment against infestation by the leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis*. *PLoS One.* 11:1-10.

Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Rohman, M.M., Anee, T.I., Huang, Y., Fujita, M. 2018. Exogenous silicon protects *Brassica napus* plants from salinity-induced oxidative stress through the modulation of AsA-GSH pathway, thiol-dependent antioxidant enzymes and glyoxalase systems. *Gesunde Pflanzen.* 70:185-194.

Helay, M.N., El-Hoseiny, H., El-Sheery, N.I., Rastogi, A., Kalaji, H.M. 2017. Regulation and physiological role of silicon in alleviating drought stress of mango. *Plant Physiol Biochem.* 118:31-44.

Helay, M.N., El-Sheery, N.I., El-Hoseiny, H., Rastogi, A., Kalaji, H.M., Zabochnicka-Świątek, M. 2018. Impact of treated wastewater and salicylic acid on physiological performance, malformation and yield of two mango cultivars. *Sci Hortic.* 233:159-177.

Hernández, R.J.R., Rocha, V.T., Medina, J.L., Granados, M.C.R. 2015. Efecto de la combinación de auxinas y silicio en la inducción de raíces adventicias en brotes de aguacate criollo in vitro. XII Encuentro de la Mujer en la Ciencia. Guanajuato, México.

Hernandez-Apaolaza, L. 2014. Can silicon partially alleviate micronutrient deficiency in plants?. A review. Integr Plant Biol. 240:447-458.

Hodson, M.J., White, P.J. Mead, A., Broadley, M.R. 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. Ann Bot. 96:1027-1046.

Hogendorp, B.K., Cloyd, R.A., Swiader, J.M. 2009. Effect of silicon-based fertilizer applications on the reproduction and development of the *Citrus Mealybug* (Hemiptera: Pseudococcidae) feeding on green coleus. J Econ Entomol. 102:2198-2208.

Hu, Y and Schmidhalter, U. 2005. Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants. J Plant Nutr Soil Sci. 68:541-549.

Huber D.M. 1980. The role of mineral nutrition in defense, p. 381-406. In: Horsfall, J.G and Cowling, E.B. Plant disease: an advanced treatise: how plants defend themselves. Eds. Academic Press, New York.

Huber, D.M and Haneklaus, S. 2007. Managing Nutrition to Control Plant Disease. Landbauforsch Volk. 57:313-322.

Hussein, M.J and Abdullah, A.K. 2019. Exogenous of silicon and glycine betaine improves salinity tolerance of pepper plants (*Capsicum Annum* L.). 19: 664-672.

Jana, S and Jeong, B.R. 2014. Silicon: the most under-appreciated element in horticultural crops. Horticult Res. 4:1-19.

Jarvis, S.C. 1987. The uptake and transport of silicon by perennial ryegrass and wheat. *Plant Soil*. 97:429-437.

Jesus, E.G., Fatima, R.T., Guerrero, A., Araujo, J.L., Brito, M.E.B. 2018. Growth and gas exchanges of arugula plants under silicon fertilization and water restriction. *Rev Bras Eng Agríc Ambient*. 22:119-124.

Kadlecová, E., Baránek, M., Magnús, S., Gazdík, F. 2020. The Effects of potassium silicate as a component of nutrient medium for selected in vitro cultures of *Prunus* and *Corylus Genera*. *Acta Univ Agric Silvíc Mendelianae Brun*. 68:851-857.

Kaiser, C., Merwe, R.V.D., Bekker, T.F., Labuschagnr, N. 2005. In-vitro inhibition of mycelial growth of several phytopathogenic fungi, including *Phytophthora cinnamomi* by soluble silicon. *SAAGA*. 28:70-74.

Kaluwa, K., Bertling, I., Bower, J.P., Tesfay, S.Z. 2010. Silicon application effects on 'Hass' avocado fruit physiology. *SAAGA*. 33:44-47.

Kamangar, A and Haddad, R. 2016. Effect of water stress and sodium silicate on antioxidative response in different grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *JAST*. 18:1859-1870.

Keeping, M.G and Kvedaras, O.L. 2008. Silicon as a plant defence against insect herbivory: response to Massey, Ennos and Hartley. *J Anim Ecol*. 77:631-663.

Khan, W.D., Aziz, T., Warraich, E.A., Khalid, M. 2015. Silicon application improves germination and vegetative growth in maize grown under salt stress. *Pak J Agric*. 52:937-944.

Kim, S.G., Kim, K.W., Park, E.W., Choi, D. 2002. Silicon-induced cell wall fortification of rice leaves: a possible cellular mechanism of enhanced host resistance to blast. *Phytopathology*. 92:1095-1103.

Kim, Y.H., Khan, A.L., Waqas, M., Shim, J.K., Kim, D.H., Lee, K.Y., Lee, I.J. 2014. Silicon application to rice root zone influenced the phytohormonal and antioxidant responses under salinity stress. *J Plant Growth Regul.* 33:137-149.

Korndörfer, G.H y Datnoff, L.E. 1995. Adubação com silício: uma alternativa no controle de doenças da cana de açúcar e do arroz. *Inf Agron.* 70:1-5.

Korndörfer, G.H y Pereira, H.S. 2013. Eficiencia agronómica de fertilizantes con contenido de silicio. I Simposio internacional: beneficios del silicio en la agricultura. Ibagué.

Kostopoulou, Z and Therios, I. 2014. Growth and inorganic composition of 'Nova' mandarin plants grafted on two commercial rootstocks in response to salinity and silicon. *Acta Physiol Plant.* 36:1363-1372.

Laburu, C.R. 1986. Conceptos generales sobre la salinidad en los suelos. Propiedades que determinan la salinidad, p. 9-26. En: Herrero-Isern, J. Salinidad en los suelos: aspectos de su incidencia en regadíos de Huesca. Ed 1. DGA, Aragón.

Lavid, N., Schwartz, A., Yarden, O., Tel-Or, E. 2001. The involvement of polyphenols and peroxidase activities in heavy-metal accumulation by epidermal glands of the waterlily (*Nymphaeaceae*). *Planta.* 212:323-331.

Leung, J and J, Giraudat. 1998. Abscisic acid signal transduction. *Annu Rev Plant Biol.* 49:199-222.

Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Eds. Academic Press, New York.

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.* 37:1-9.

Li, Y.T., Zhang, W.J., Cui, J.J., Lang, D.Y., Li, M., Zhao, Q.P., Zhang, X.H. 2016. Silicon nutrition alleviates the lipid peroxidation and ion imbalance of *Glycyrrhiza uralensis* seedlings under salt stress. *Acta Physiol Plant.* 96:1-9.

Liang, Y. 1999. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barley under salt stress. *Plant and Soil.* 209:217-224.

Liang, Y., Si, J., Romheld, V. 2005. Silicon uptake and transport is an active process in *Cucumis sativus* L. *New Phytol.* 167:797-804.

Liang, Y., Hua, H., Zhu, Y.G., Zhang, J., Cheng, C., Romheld, V. 2006a. Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport. *New Phytol.* 172:63-72.

Liang, Y., Zhang, W., Chen, Q., Liu, Y., Ding, R. 2006b. Effect of exogenous silicon (Si) on H⁺-ATPase activity, phospholipids and fluidity of plasma membrane in leaves of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Environ Exp Bot.* 57:212-219.

Liu, J., Zong, Y., Qin, G., Li, B., Tian, S. 2010. Plasma membrane damage contributes to antifungal activity of silicone against *Penicillium digitatum*. *Curr Microbiol.* 61:274-279.

Liu, J., Zhu, J., Zhang, P., Han, L., Reynolds, O.L., Zeng, R., Wu, J., Shao, Y., You, M., Gurr, G.M. 2017. Silicon supplementation alters the composition of herbivore induced plant volatiles and enhances attraction of parasitoids to infested rice plants. *Front Plant Sci.* 8:1-8.

Lopes, U.P., Zambolim, L., Neto, P.N.S., Souza, A.F., Capucho, A.S., Rodrigues, F.A. 2013. Effect of foliar application of potassium silicate on the progress of coffee leaf rust. *Trop Plant Pathol.* 38:547-551.

Lopes, U.P., Zambolim, L., Neto, P.N.S., Duarte, H.S.S., Ribeiro-Jr, J.I., Souza, A.F., Rodrigues, F.A. 2014. Silicon and triadimenol for the management of coffee leaf rust. *J Phytopathol* 162:124-128.

Luyckx, M., Hausman J.F., Lutts, S., Guerriero, G. 2017. Silicon and plants: current knowledge and technological perspectives. *Front Plant Sci.* 8:1-8.

Ma, J.F., Miyake, Y., Takahashi, E. 2001. Silicon as a beneficial element for crop plants, p. 17-39. In: Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndörfer, G.H. *Silicon in agriculture*. Eds. Elsevier Science, Amsterdam.

Ma, J.F and Takahashi, E. 2002. Soil, fertilizer, and plant silicon research in Japan. Eds. Elsevier, Amsterdam.

Ma, J.F. 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *J Soil Sci Plant Nut.* 50:11-18.

Ma, J. F and Yamaji, N. 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Sci.* 11: 392-397.

Ma, J.F., Tamai, K., Yamaji, N., Mitani, N., Konishi, S., Katsuhara, M., Ishiguro, M., Murata ,Y,, Yano, M. 2006. A silicon transporter in rice. *Nature.* 440:688-691.

Ma J.F., Yamaji, N., Tamai, K., Mitani, N. 2007a. Genotypic difference in silicon uptake and expression of silicon transporter genes in rice. *Plant Physiol* 145:919-924.

Ma, J.F., Yamaji, N., Mitani, N., Tamai, K., Konishi, S., Fujiwara, T., Katsuhara, M., Yano, M. 2007b. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature.* 448:209-212.

Ma, J.F and Yamaji, N. 2015. A cooperative system of silicon transport in plants. *Trends Plant Sci.* 20:435-442.

Malavolta, E. 2006. Elementos benéficos e tóxicos, p. 418-513. En: Malavolta, E. Manual de nutrição mineral de plantas. Eds. Agronômica Ceres, Ouro Fino.

Manchanda, G and N, Garg. 2008. Salinity and its effects on the functional biology of legumes. *Acta Physiol Plant.* 30:595-618.

Mancuso, M.A.C. 2016. Aplicação de silício e fungicidas na cultura do café arábica. Tesis doctoral. Universidade Estadual Paulista “Júlio De Mesquita Filho”.

Marais, L.J. 2015. Efficacy of water soluble silicon in managing Fusarium dry root rot of citrus. *Acta Hortic.* 2015. 1065:993-999.

Marschner, H. 2012. Mineral nutrition of higher plants. Ed 3. Academic Press, London.

Martinati, J.C., Lacava, P.T., Miyasawa, S.K.S., Guzzo, S.D., Azevedo, J.L., Tsai, S.M. 2007. Redution of the symptoms caused by *Xylella fastidiosa* subsp. pauca through application of benzothiadiazole and silicon. *Pesq Agropec Bras.* 42:1083-1089.

Martinati, J.C., Harakava, R., Guzzo, S.D., Tsai, S.M. 2008. The potential use of a silicon source as a component of an ecological management of coffee plants. *J Pathol.* 156:458-463.

Massey, F.P and Hartley, S.E. 2006. Silica in grasses as a defence against insect herbivores: contrasting effects on folivores and a phloem feeder. *J Anim Ecol.* 75:595-603.

Matichenkov, V and Calvert, D. 1999. Silicon fertilizers for citrus in Florida. *Proc Fla State Hort. Soc.* 112:5-8.

Matichenkov, V.V and Calvert, D.V. 2002. Silicon as a beneficial element for sugarcane. *ASSCT.* 22:21-30.

Matichenkov, V.V. 2008. Deficiencia y funcionalidad del sílice en suelos, cosechas y alimentos. II Conferencia internacional sobre eco-biología del suelo y el compost. Tenerife.

Matichenkov, V.V., Bocharnikova, A.A., Kosobryukhov, A.A., Biel, K.Y. 2008. Mobile forms of silicon in plants. Dokl Biol Sci. 418:39-40.

Mburu, K., Oduor, R., Mgotu, A., Tripathi, L. 2016. Silicon application enhances resistance to *Xanthomonas wilt* disease in banana. Plant Pathol. 65:807-818.

Méndez, F.J.C. 2019. Efecto del silicio en plantas sometidas a estrés salino. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Nuevo León.

Menegale, M.L.C; Castro, G.S.A; Mancuso, M.A.C. 2015. Silício: interação com o sistema solo-planta. J Agronomic Sciences. 4:435-454.

Mditshwa, A., Bower, J.P., Bertling, I., Mathaba, N., Tesfay, S.Z. 2013. The potential of postharvest silicon dips to regulate phenolics in citrus peel as a method to mitigate chilling injury in lemons. Afr J Biotechnol. 12:1482-1489.

Mitani, N and Ma, J.F. 2005. Uptake system of silicon in different plant species. J Exp Bot. 56:1255-1261.

Mitani, N., Chiba, Y., Yamaji, N., Ma, J.F. 2009. Identification and characterization of maize and barley Lsi2-like silicon efflux transporters reveals a distinct silicon uptake system from that in rice. Plant Cell 21:2133-2142.

Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants y stress tolerance. Trends Plant Sci. 7:405-410.

Mkhize, N., Bower, J.P., Bertling, I., Mathaba, N. 2013. Response of citrus physiology to phosphorus acid and silicon as elicitors of induced disease resistance. Acta Hort. 1007:135-141.

Mohamed, H.M and Al-Kamar, F.A. 2018. Effects of salicylic acid and potassium silicate foliar sprays on growth and yield of Valencia orange trees growing in soil influenced by salinity under El-Bustan condition. Middle East J Agric Res. 7:1473-1483.

Moraes, E.R., Reis, A.C., Silva, N.E.P., Ferreira, M., Menezes, F.G. 2018. Nutrientes no solo e produção de quiabo conforme doses de silicato de cálcio e magnésio. Rev Agric Neotrop. 5:60-65.

More, S.S., Gokhale, N.B., Shinde, S.E., Korake, G.N. 2015. Effect of different sources of silica on nutrient content of leaves and fruit at different stages of Alphonso Mango (*Mangifera indica* L.) in lateritic soil. Progress Agric. 6:84-88.

Moreno, L.P. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. Agron Colomb. 27:179-191.

Moro, A.L., Pacheco, A.C., Moro, E. 2018. Physiological and biochemical alterations of *Urochloa brizantha* submitted to water deficit and silicate fertilization. J Agric Sci.10:166-173.

Mostowfizadeh-Ghalamfarsa, R., Hussaini, K., Ghasemi-Fasaei, R. 2017. Activity of two silicon salts in controlling the pistachio gummosis-inducing pathogen, *Phytophthora pistaciae*. Australasian Plant Pathol. 46:323-332.

Moussa, H.R. 2006. Influence of Exogenous application of silicon on physiological response of salt-stressed maize (*Zea mays* L.). Int J Agri Biol. 8: 294-297.

Moussa, S.A.M and Shama, M.A. 2019. Mitigation the adverse effects of irrigation water salinity on potato crop using potassium silicate foliar application. J Appl Sci. 9:804-819.

Mu, J., Hu, Z., Xie, Z., Huang, L., Holm, P. 2019. Influence of CaO-activated silicon-based slag amendment on the growth and heavy metal uptake of vetiver grass (*Vetiveria zizanioides*) grown in multi-metal-contaminated soils. Environ Sci Pollut R. 26:32243-32254.

Munnus, R and Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annu Rev Plant Biol. 59:651-681.

Mvondo-She, M.A and Marais, D. 2019. The investigation of silicon localization and accumulation in citrus. Plants. 200:1-12.

Noorullah, R., Ahlawat, T.R., Sanjeev, K., Tanveer, A., Asha, C. 2018. Effects of silicon sources and salicylic acid on quality and shelf life of mango fruits (*Mangifera indica* L.) cv. Kesar. Int J Agric.10:5360-5364.

Orcutt, D.M and Nilsen, E.T. 2000. Physiology of plants under stress: soil and biotic factors. Eds. John Wiley and Sons, New York.

Osman, M.E.H., Mohsen, A.A., El-Feky, S.S., Mohamed, W.A. 2017. Response of salt-stressed wheat (*Triticum aestivum* L.) to potassium humate treatment and potassium silicate foliar application. The 7th Inter Conf Plant & Microbial Biotech & their Role in the Development of the Society. Egypt.

Owino-Gerroh, C and Gascho, G.J. 2005. Effect of Silicon on low ph soil phosphorus sorption and on uptake and growth of maize. Commun Soil Sci Plan. 35:15-16.

Parrilli, M., Sommaggio, D., Tassini, C., Di Marco, S., Osti, F., Ferrari, R., Metruccio, E., Maseti, A., Burgio, G. 2019. The role of *Trichoderma* spp. and silica gel in plant defence mechanisms and insect response in vineyard. Bull Entomol Res. 109:771-780.

Pasternak, D. 1987. Salt tolerance and crop production: a comprehensive. Ann Rev Phytopathol. 25:271-291.

Patil, H., Tank, R.V., Manoli, P. 2017. Significance of silicon in fruit crops - a review. *Plant Arch.* 17:769-774.

Patt, J.M., Robbins, P.S., Niedz. R., McCollum, G., Alessandro, R. 2018. Exogenous application of the plant signalers methyl jasmonate and salicylic acid induces changes in volatile emissions from citrus foliage and influences the aggregation behavior of Asian citrus psyllid (*Diaphorina citri*), vector of Huanglongbing. *PLoS One* 29:1-25.

Pavanello, E.P. 2016. Silício no manejo pré e pós-colheita da podridão parda (*Monilinia fructicola*) no pessegueiro. Tesis doctoral. Universidade Federal de Santa Maria.

Pereira, H.S., Korndörfer, G.H., Vidal, A.A., Camargo, M.S. 2004. Silicon sources for rice crop. *Sci Agric.* 61:522-528.

Pereira, S.C., Rodrigues, F.A., Carré-Missio, V., Oliveira, M.G.A., Zambolim, L. 2009. Efeito da aplicação foliar de silício na resistência à ferrugem e na potencialização da atividade de enzimas de defesa em cafeeiro. *Trop Plant Pathol.* 34:223-230.

Pérez, J.C.R y Mancilla, C.L.A. 2012. El Papel del silicio en los organismos y ecosistemas. *Conciencia Tecnológica.* 43:42-46.

Pinto, D.G., Aguilar, M.A.G., Souza, C.A.S., Silva, D.M., Siqueira, P.R., Cao, J.R. 2014. Photosynthesis, growth and incidence of insect pest in cacao genotypes sprayed with silicon. *J Biosci.* 30:715-724.

Poljakoff-Mayber, A. 1975. Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress, p. 97-117. In: Poljakoff-Mayber, A and Gale, J. *Plants in saline environments*. Eds. Springer-Verlag, Berlin.

Pontigo, S., Ribera, A., Gianfreda, L., Mora, M.L.L., Nikolic, M., Cartes, P. 2015. Silicon in vascular plants: uptake, transport and its influence on mineral stress under acidic conditions. *Planta*. 242:23-37.

Pozza, A.A.A., Alves, E., Pozza, E.A., Carvalho, J.G., Montanari, M., Guimarães, P.T.G., Santos, D.E. 2004. Efeito do silício no controle da cercosporiose em três variedades de cafeeiro. *Fitopatol Bras*. 29:185-188.

Pozza, E.A., Pozza, A.A.A., Botelho, D.M.S. 2015. Silicon in plant disease control. *Rev Ceres*. 62:323-331.

Prychid, C., Rudall, P.J., Gregory, M. 2004. Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. *Bot Rev*. 69:377-440.

Qin, L., Kang, W.H., Qi, Y.L., Zhang, Z.W., Wang, N. 2016. The influence of silicon application on growth and photosynthesis response of salt stressed grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Acta Physiol Plant*. 38:1-9.

Qin, L., Ma, H.J., Wan, Y.Z., Sun, J.X., Kang, W.H. 2019. Amelioration of salt stress in grapevines based on use of both resistant rootstocks and exogenous silicon. *J Am Pomol Soc*. 73:206-217.

Rahmani, N., Ahlawat, T.R., Kumar, S., Mohammadi, N.K. 2017. Improving productivity in Mango (*Mangifera indica* L.) cv. Kesar through foliar sprays of silicon and salicylic acid. *Int J Chem Stud*. 5:1440-1443.

Ramírez-Godoy, A., Puentes-Pérez, G., Restrepo-Díaz, H. 2018. Evaluation of the use of calcium, potassium and silicon for the management of *Diaphorina citri* populations in tahiti lime trees. *Not Bot Horti*. 46:546-552.

Raven, J.A. 2003. Cycling silicon – the role of accumulation in plants. *New Phytol*. 158:419-430.

Redondo-Gómez, S. 2013. Abiotic and biotic stress tolerance in plants, p 1-20
In: Rout, G.R and Das, A.B. *Molecular Stress Physiology of Plants*. Eds.
Springer, India.

Reis, T.H.P., Figueiredo, F.C., Guimarães, P.T.G., Botrel, P.P., Rodrigues, C.R.
2008. Efeito da associação silício líquido solúvel com fungicida no controle
fitossanitário do cafeeiro. *Coffee Sci.* 3:76-80.

Rejeb, I.B., Pastor, V., Mauchi-Mani, B. 2014. Plant responses to simultaneous
biotic and abiotic stress: molecular mechanisms. *Plants.* 3:458-475.

Rémus-Borel, W., Menzies, J., Belanger, R. 2005. Silicon induces antifungal
compounds in powdery mildew-infected wheat. *Physiol Mol Plant.* 66:108-115.

Reynolds, O.L., Keeping, M.G., Meyer, J.H. 2009. Silicon-augmented resistance
of plants to herbivorous insects: a review. *Ann Appl Biol.* 155:171-186.

Reynolds, O.L., Padula, M.P., Zeng, R., Gurr, G.M. 2016. Silicon: potential to
promote direct and indirect effects on plant defense against arthropod pests in
agriculture. *Front Plant Sci.* 7:1-13.

Rodrigues, F.A., Datnoff, L.E. Korndörfer, G.H., Seebold, K.W., Rush, M.C.
2001. Effect of silicon and host resistance on sheath blight development in rice.
Plant Dis. 85:827-832.

Rodrigues, F.A., McNally, D.J., Datnoff, L.E., Jones, F.B., Labbé, C.,
Benhamou, N., Menzies, J.G., Bélanger, R.R. 2004. Silicon enhances the
accumulation of diterpenoid phytoalexins in rice: a potential mechanism for blast
resistance. *Biochem Cell Biol.* 94:177-183.

Rodrigues, F.A and Datnoff, L.E. 2005. Silicon and rice disease management.
Fitopatol Bras. 30:457-469.

Rodrigues, F.A., Carré-Missio, V., Jham, G.N., Berhow, M., Schurt, D.A. 2011. Chlorogenic acid levels in leaves of coffee plants supplied with silicon and infected by *Hemileia vastatrix*. Trop Plant Pathol. 36:404-408.

Roldi, M., Dias-Arieira, C.D., Silva, S.A., Dorigo, O.F., Machado, A.C.Z. 2017. Control of *Meloidogyne paranaensis* in coffee plants mediated by silicon. Nematology. 19:245-250.

Sacala, E. 2009. Role of silicon in plant resistance to water stress. J Elem. 14: 619-630.

Sahebi, M., Hanafi, M.M., Akmar, A.S.N., Rafii, M.Y., Azizi, P., Tengoua, F.F., Azwa, J.N.M., Shabanimofrad, M. 2015. Importance of silicon and mechanisms of biosilica formation in plants. Biomed Res Int. 2015:1-16.

Sakr, N. 2016. Silicon control of bacterial and viral diseases in plants. J Plant Prot Res. 56:1-6.

Salarizadeh, M.R., Saeidisar, S., Abbaspour, H., Hokmabadi, H. 2016. The effects of spermine and salicylic acid on pistachio (*Pistacia vera* L.) cultivars (Badami and Qazvini) under copper stress. J Nuts. 7:89-99.

Sánchez-Díaz, M y Aguirreolea, J. 2008. Absorción de agua por la raíz y transporte por el xilema. Balance hídrico de la planta, p. 57-79. En: Azcón-Bieto y Talón, M. Fundamentos de fisiología vegetal. Ed 2. McGraw-Hill-Interamericana de España S.L, Madrid.

Santa-Cecília, L.V.C., Prado, E., Moraes, K.C. 2013. Evaluation of silicon on the probing behavior of the citrus mealybug [*Planococcus citri* (Risso) (Pseudococcidae)] in coffee. Coffee Science: 9:10-13.

Santos, M;C., Junqueira, M.R.R., Sá, V.G.M., Zanúncio, J.C., Serrão, J.E. 2015. Effect of silicon on the morphology of the midgut and mandible of tomato

leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) larvae. *Invertebrate Surviv J.* 12:158-165.

Sapre, S.S and Vakharia, D.N. 2016. Role of silicon under water deficit stress in wheat: (biochemical perspective): a review. *Agric Rev.* 37:109-116.

Savant, N.K., Datnoff, L.E., Snyder, G.H. 1997. Depletion of plant-available silicon in soils: a possible cause of declining rice yields. *Soil Sci Palnt Anal.* 28:1245-1252.

Savvas, D and Ntatsi, G. 2015. Biostimulant activity of silicon in horticulture. *Sci. Hortic.* 196:66-81.

Schabi, P., Gabler, C., Kühner E., Wenzel W. 2020. Effects of silicon amendments on grapevine, soil and wine. *Plant Soil Environ.* 66: 403-414.

Schurt, D.A., Araujo, L., Carré-Missio, V., Soares, N.F.F., Rodrigues, F.A. 2016. Changes in the chemical composition of lignin in the leaves of coffee plants supplied with silicon and infected with *Hemileia vastatrix*. *Cientifica.* 44:318-325.

Shahrtash, M. 2018. Silicon fertilization as a sustainable approach to disease management of agricultural crops. *J Plant Prot Res.* 58: 318-320.

Shinozaki, K and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *J. Exp Bot.* 58:221-227.

Silva, R.V., Oliveira, R.D.L., Nascimento, K.J.T., Rodrigues, F.A. 2010. Biochemical responses of coffee resistance against *Meloidogyne exigua* mediated by silicon. *Plant Pathol.* 59:586-593.

Silva, R.V., Oliveira, R.D.L., Ferreira, P.S., Castro, D.B., Rodrigues, F.A. 2015. Effects of silicon on the penetration and reproduction events of *Meloidogyne exigua* on coffee roots. *Bragantia.* 74:196-199.

Singh, R.K., Afonso, J., Nogueira, M., Oliveira, A.A., Cosme, F., Falco, V. 2020. Silicates of potassium and aluminium (Kaolin); comparative foliar mitigation treatments and biochemical insight on grape berry quality in *Vitis vinifera* L. (cv. Touriga Nacional and Touriga Franca). *Biology*. 9:1-17.

Smyth, J.T and Sanchez, P.A. 1980. Effects of lime, silicate, and phosphorus sorption on ion retention. *Soil Sci Soc Am J* 44:500-505.

Soliaman, E.M., Desouky, S.S.E., El-Shazly, M.M., Hammad, S.A. 2019. Response of wheat plants grown in heavy clay soil to salinity stress and additions of silicon. *J Soil Sci and Agric Eng*. 10:351-354.

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*. 6:1-13.

Souza, C.A.S., Pinto, D.G., Aguilar, M.A.G., Coelho, R.L., Gasparini Júnior, A.J., Cao, J.R., Braga, T.Z., Siqueira, P.R. 2012. Influence of silicon on the growth, the fluorescence of the chlorophyll A and in the incidence of insect pests in cacao genotypes. *Agrotrópica*. 24:31-39.

Taiz, L and Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. Eds. Sinauer Associates Inc, Massachusetts.

Takahashi, E; Ma, J.F., Miyake, Y. 1990. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. *J Agr Food Chem* 2:99-122.

Tambussi, E.A. 2004. *Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio*. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona.

Tanji, K.K. 1990. *Agricultural salinity assessment and management*. Amer Soc. Civil Eng. ASCE Manual and reports on Engineering Practice N° 71, New York.

Tavakkoli, E., Lyons, G., English, P. Guppy, C.N. 2011. Silicon nutrition of rice is affected by soil pH, weathering and silicon fertilisation. *J Soil Sci Plant Nutr.*174:437-446.

Telaxka, F.J., Faria, C.M.D.R., Maia, A.J., Garcia, C., Vasques, S. 2019. Silicon dioxide and *Bacillus subtilis* applied in controlling wheat diseases. *Rev Bras Cienc Agrar.* 14:1-7.

Tesfay, S.Z., Bertling, I., Bower, J.P. 2010. Effects of postharvest potassium silicate application on phenolics and other anti-oxidant systems aligned to avocado fruit quality. *Postharvest Biol Technol.* 60: 92-99.

Thaler, J.S., Fidantsef, A.L., Bostock, R.M. 2002. Antagonism between jasmonate and salicylate-mediated induced plant resistance: effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. *J Chem Ecol.* 28:1131-1159.

Toledo, M.A and Reis, P.R. 2018. Study of potassium silicate spraying in coffee plants to control *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae). *Adv Entomol.* 6:14-26.

Treder, W and Cieslinski, G. 2005. Effect of Silicon application on cadmium uptake and distribution in strawberry plants grown on contaminated soils. *J Plant Nutr.* 28:917-929.

Tubana, B.S., Babu, T., Datnoff, L.E. 2016. A review of silicon in soils and plants and its role in us agriculture: history and future perspectives. *Soil Sci.* 181:393-411.

Tuna, A.L., Kaya, C., Higgs, D., Murilo-Amador, B., Aydemir, S., Girgin, A.R. 2008. Silicon improves salinity tolerance in wheat plants. *Environ Exp Bot.* 62:10-16.

Tuteja, N. 2007. Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Method Enzymol.* 428:419-438.

Valdebenito, S.R.M., Vargas, V.R., Pereira, J.C., Tochetto, N. and Longhi, G.H. 2018. Silicon effects in postharvest apple rots in Brazil. *Acta Hortic.* 1194:215-220.

Van-der-Vorm, P.D.J. 1980. Uptake of Si by five plant species, as influenced by variations in Si-supply. *Plant Soil* 56:153-156.

Vieira, D.L., Barbosa, V.O., Souza, W.C.O., Silva, J.G., Malaquias, J.B., Batista, J.L. 2016. Potassium silicate-induced resistance against blackfly in seedlings of *Citrus reticulata*. *Fruits.* 71:49-55.

Wang, X., Wei, Z., Liu, D., Zhao, G. 2011. Effects of NaCl and silicon on activities of antioxidative enzymes in roots, shoots and leaves of alfalfa. *Afr J Biotechnol.* 10:545-549.

Wutscher, H.K. 1989. Growth and mineral nutrition of young orange trees grown with high levels of silicon. *HortScience.* 24:275-277.

Xu, L., Islam, F., Ali, B., Pei, Z., Li, J., Ghani, M.A., Zhou, W. 2017. Silicon and water-deficit stress differentially modulate physiology and ultrastructure in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Biotech.* 7:1-13.

Yamaji, N., Mitani, N., Ma, J.F. 2008. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *Plant Cell.* 20:1381-1389.

Yamaji, N and Ma, J.F. 2009. A transporter at the node responsible for intervascular transfer of silicon in rice. *Plant Cell.* 21:2878-2883.

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. *Pattern. Front Plant Sci.* 11:1-12.

Yang, L., Han, Y., Li, P., Li, F., Ali, S., Hou, M. 2017. Silicon amendment is involved in the induction of plant defense responses to a phloem feeder. *Sci Rep.* 7:1-9.

Yavaş, I and Ünay, A. 2017. The role of silicon under biotic and abiotic stress conditions. *Turk J Agric Res.* 4:204-209.

Yeo, A.R., Flowers, S.A., Rao, G., Welfare, K., Senanayake, N., Flowers, T.J. 1999. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. *Plant Cell and Environ.* 22:559-565.

Yu, H.Y., Ding, X., Li, F., Wang, X., Zhang, S., Yi, J., Liu, C., Xu, X., Wang, Q. 2016. The availabilities of arsenic and cadmium in rice paddy fields from a mining area: The role of soil extractable and plant silicon. *Environ Pollut.* 215: 258-265.

Zanão-Junior, L. A. Resistência do arroz à mancha parda mediada por silício e manganês. 2007. Tesis de máster. Universidade Federal de Viçosa.

Zanetti, L.V., Milanez, C.R.D., Gama, V.N., Aguilar, M.A.G., Souza, C.A.S., Campostrini, E., Ferraz, T.M., Figueiredo, F.A.M.M.A. 2016. Leaf application of silicon in young cacao plants subjected to water deficit. *Pesq Agropec Bras.* 51: 216-223.

Zellner, W., Frantz, J., Leisner, S. 2011. Silicon delays tobacco ringspot virus systemic symptoms in *Nicotiana tabacum*. *J Plant Physiol.* 168:1866-1869.

Zhang, C., Moutinho-Pereira, J.M., Correia, C., Coutinho, J., Gonçalves, A., Guedes, A., Gomes-Laranjo, J. 2013. Foliar application of Sili-K[®] increases chestnut (*Castanea spp.*) growth and photosynthesis, simultaneously increasing susceptibility to water déficit. *Plant Soil.* 365:211-225.

Zhu, J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Biol.* 53:247-273.

Zhu, Y and Gong, H. 2014. Beneficial effects of silicon on salt and drought tolerance in plants. *Agron Sustain Dev.* 34:455-472.

3. Objetivos

3. Objetivos

3.1. Hipotésis de partida

El Si es un elemento no esencial pero considerado beneficioso para las plantas, y parece estar relacionado con la tolerancia de los cultivos frente a diferentes estreses tanto de naturaleza abiótica como biótica, tales como sequía, salinidad, enfermedades y plagas, entre otros. Investigaciones sobre esas relaciones se han centrado en plantas anuales, sobretodo de la Familia Poaceae, y la información disponible sobre los frutales leñosos y perennes es muy escasa o nula, como el caso del olivo y el melocotonero. Por lo tanto, se hipotetiza que el uso del Si puede influir positivamente en el comportamiento de dichos frutales bajo los estreses mas comunes a los que tienen que hacer frente.

3.2. Objetivo general

El principal objetivo de la presente tesis doctoral es estudiar el efecto de la aplicación de Si en la tolerancia de las especies *Olea europaea* L. y *Prunus pérsica* L. a estreses abióticos y bióticos.

3.3. Objetivos específicos

1) Evaluar el efecto de la aplicación de Si en distintas formas y dosis, sobre el contenido total de Si en hojas, tallos y raíces de olivos jóvenes de las variedades 'Arbequina' y 'Picual'.

2) Evaluar el efecto de la aplicación de Si en la incidencia de las enfermedades: *Venturia oleaginea*, *Colletotrichum spp* y *Verticillium dahlie* en olivos de las variedades 'Arbequina' y 'Picual'.

3) Evaluar el efecto de la salinidad y la aplicación de Si en el crecimiento de olivos jóvenes de las variedades 'Arbequina', 'Hojiblanca' y 'Picual', así como su relación con el estado nutricional de K en las plantas.

4) Evaluar el efecto del déficit hídrico causado por la sequía y la aplicación de Si en la respuesta fisiológica de melocotoneros jóvenes de la variedad 'Contender'.

4. Influencia de la variedad, la dosis y la forma de aplicación del silicio en la acumulación de Si en la planta

4.1. Introducción

Todas las plantas cultivadas en el suelo contienen Si en sus tejidos, ya que en la mayoría de ellos existen fracciones solubles de Si, variables con el tipo de suelo, y que pueden ser asimilables por las plantas. El Si absorbido por las raíces es transportado por el xilema hacia la parte aérea y su distribución a los distintos órganos depende de la tasa de transpiración, del genotipo y de la edad, y varía en un intervalo de concentración que va desde el 0.1% al 10%, en base a materia seca (Sahebi et al. 2015).

Las plantas acumuladoras de Si, representadas en gran parte por las gramíneas, tienen entre 5 y 7% de Si en sus tejidos, mientras que las no acumuladoras, en general las dicotiledóneas, tienen menos del 0.5% de este elemento (Debona et al. 2017). Estos valores son similares a los de ciertos macronutrientes encontrados en las plantas, como el Ca, Mg, P y S (Bakhat et al. 2018). En cuanto a la distribución del Si en los cultivos, las dicotiledóneas, como el tomate, acumulan más Si en las raíces que en las hojas (Dannon and Wydra, 2004), mientras que las monocotiledóneas, caracterizadas como acumuladoras, tienden a acumular el Si en la parte aérea en detrimento de otros órganos, como es el caso del arroz (Yoshida et al. 1962) y la palmera datilera (*Phoenix dactylifera*) (Bokor et al. 2019).

El objetivo de este experimento fue estudiar la acumulación y la distribución del silicio en plantas jóvenes de olivo, analizando el efecto de la dosis y la forma de aplicación así como la influencia de la variedad.

4.2. Material y métodos

4.2.1. Localización de los ensayos, material vegetal, condiciones de cultivo y diseño experimental

Se realizaron tres ensayos en el umbráculo del Departamento de Agronomía de la Universidad de Córdoba, localizado en el Campus de Rabanales. Para ello, plantas de olivo de las variedades 'Arbequina' y 'Picual', de un tamaño de 40-50 cm, procedentes de un vivero comercial, fueron trasladadas al umbráculo y trasplantadas a macetas de 1 L de capacidad con un sustrato comercial que, como se indica más adelante, dependió del ensayo. En todos los ensayos las plantas se entutoraron con tutores de fibra sintética, fueron regadas con agua del grifo, según necesidades, y mantenidas para su aclimatación a las condiciones ambientales del umbráculo durante 30 días. Después de este período, se seleccionaron grupos de plantas homogéneas y dando comienzo a los ensayos. Se escogió como fuente de Si el producto comercial YaraVita, Actisil[®] (Bio Mineral N.V, Bélgica), cuyo compuesto activo es el ácido ortosilícico estabilizado con colina, que contiene un mínimo de 0.5% (p/v) de Si.

El primer ensayo se estableció en macetas que contenían un sustrato comercial compuesto por una mezcla de arena lavada y turba, en la relación 2:1. Se aplicaron diferentes concentraciones de Actisil[®], vía foliar (0, 0.05, 0.1 y 0.2% (v/v)), que corresponde a 0, 2.5, 5 y 10 mg L⁻¹ de Si, respectivamente, y a través del agua de riego (0, 0.025, 0.5 y 0.1% (v/v)), equivalentes a 0, 1.25, 2.5 y 5 mg L⁻¹ de Si. Las aplicaciones foliares se realizaron una vez a la semana (aproximadamente 50 ml de solución por maceta), mientras que los fertirriegos tres veces por semana (100 ml de solución por maceta) durante 20 semanas.

El diseño experimental fue en bloques completamente al azar con 2 repeticiones.

De acuerdo con los resultados encontrados en el primer ensayo, se estableció un segundo con mayor número de repeticiones y concentraciones más elevadas de Si. El ensayo fue realizado en macetas que contenían un sustrato comercial con una mezcla de turba y perlita en la proporción 2:1. Se aplicaron cuatro concentraciones de Actisil® (0, 0.05, 0.1 y 0.2% (v/v)) equivalente a 0, 5, 10 y 20 mg L⁻¹ de Si, vía foliar y a través del agua de riego durante 20 semanas. El diseño experimental fue en bloques completamente al azar con 10 repeticiones. Al igual que en el ensayo anterior, las aplicaciones foliares se realizaron una vez a la semana (aproximadamente 50 ml de solución por maceta), mientras que los fertirriegos tres veces (200 ml de solución por maceta).

Se realizó un tercer ensayo independiente de los dos anteriores, mediante un diseño experimental factorial con 6 repeticiones y dos factores: concentraciones de Actisil® (0, 0.05, 0.1 y 0.2% (v/v)) equivalente a 0, 5, 10 y 20 mg L⁻¹ de Si) y formas de aplicación (a través del agua de riego y vía foliar). Como sustrato se utilizó una mezcla de arena y turba (2:1 en volumen). Las pautas de las aplicaciones foliares y fertirriegos fueron las mismas seguidas en los dos ensayos anteriores (50 ml de la solución con Si correspondiente semanalmente y 100 ml de solución tres veces por semana, respectivamente). En este caso dichos tratamientos se aplicaron durante 32 semanas.

En todos los ensayos los tratamientos se llevaron a cabo a primera hora del día. Los tratamientos foliares fueron realizados con la ayuda de un pulverizador, que permitía aplicar uniformemente la solución con Si, según el

tratamiento, hasta que las hojas estuviesen totalmente mojadas, a punto de goteo. En los tratamientos 'Control' las plantas fueron pulverizadas de igual forma con agua del grifo. En todas las aplicaciones foliares se utilizó un mojante (tensoactivo tipo polisorbato-Tween 20^M) para optimizar el contacto de la solución sobre la superficie de las hojas. Los tratamientos de fertirriego se hicieron con la ayuda de un recipiente de plástico de 200 ml con el que se vertía la solución de Si, según el tratamiento correspondiente, en cada maceta. En el tratamiento 'Control' se aplicó agua del grifo.

Con el objetivo de evitar deficiencias nutricionales en los plantones, una vez al mes se sustituyó uno de los fertirriegos por un riego (100 ml por maceta) con una solución nutritiva diluida en la que se añadían 2 g L⁻¹ del fertilizante Hakaphos[®] Verde 15-10-15 (Compo) con la siguiente composición: 15% N, 4.4% P, 12.4% K, 1.2% Mg, 12% S, 0.01% B, 0.05% Fe, 0.05% Mn, 0.02% Zn, 0.02% Cu y 0.001% Mo.

4.2.2. Medidas realizadas

En el primer y segundo ensayo, cada 15 días se midió el crecimiento del brote principal y de los nuevos brotes laterales de cada una de las plantas hasta la finalización de los mismos. En el segundo ensayo, además, se tomaron hojas mensualmente a primera hora de la mañana, de brotes elegidos al azar, en todas las orientaciones de los plantones. Eran hojas nuevas y sanas, totalmente expandidas, con peciolo y pertenecientes al segundo o tercer nudo a partir del ápice del brote. Las hojas se introdujeron en sobres de papel claramente identificados con el tratamiento correspondiente. Una vez en el laboratorio, se lavaron con agua del grifo, se secaron con papel absorbente y

se introdujeron en una estufa a 70 °C durante 72 horas. Después de este tiempo se pesó el material vegetal seco con una balanza de precisión. Al finalizar cada ensayo (transcurridas 20 semanas), las plantas se extrajeron de las macetas, y se separaron en los diferentes órganos (hoja, tallo y raíz). Los restos de sustrato en el sistema radical se eliminaron con ayuda de agua del grifo. En el ensayo 3, para cuantificar el Si acumulado en las hojas, se realizó un primer muestreo (muestreo 1) a las 20 semanas de iniciar las aplicaciones con Si. Transcurridas doce semanas más de tratamientos con Si, estos se interrumpieron tomándose 15 días después hojas para una nueva cuantificación de Si (muestreo 2).

Todo el material recolectado fue pesado en fresco en una balanza, lavado con agua del grifo y secado con papel absorbente para eliminar el exceso de agua. Cada órgano se introdujo en un sobre de papel debidamente identificado (fecha, órgano, tratamiento y repetición) y se introdujeron en una estufa a 70° C durante 72 horas para poder determinar el peso seco.

Para determinar el contenido de Si en los tejidos se procedió a la preparación de las muestras de hojas, tallo y raíz del ensayo 1 y 2, así como las hojas tomadas mensualmente en el ensayo 2 hasta su finalización y las hojas tomadas en el ensayo 3. Una vez secas, se procedió a la molienda de las mismas con un molinillo IKA® A10 basic. Con el objetivo de evitar cualquier alteración de su peso por la absorción de humedad ambiental, las muestras molidas se conservaron en sobres de papel en una estufa a 60 °C hasta el día del análisis del contenido de Si en los tejidos.

Para la cuantificación del Si se utilizó la técnica descrita por Kleiber et al. (2015). Brevemente, el material vegetal molido fue digerido con ácido nítrico

(33%) a alta presión en un horno microondas. La concentración de Si se midió en un espectrómetro de absorción atómica electrotermal (Perkin-Elmer. Analyst 800).

4.2.3. Análisis estadístico

Se realizaron los correspondientes análisis de la varianza empleando el programa estadístico Statistix 10 (Analytical Software, Tallahassee, FL). Todos los valores porcentuales fueron transformados mediante el arcosen de la raíz cuadrada antes de ser analizados estadísticamente. Cuando se observó un valor de F significativo en el análisis de varianza, la separación de medias entre tratamientos se obtuvo mediante contraste polinómico para los factores cuantitativos.

4.3. Resultados

En el primer ensayo, la aplicación de Si en distintas dosis y formas no mostró diferencias significativas en la concentración de Si en las hojas, el tallo y la raíz en ninguna de las dos variedades estudiadas (Tablas 4 y 5). Se muestra con claridad, en ambos casos, que el Si se concentra principalmente en la raíz, seguido de la hoja y el tallo.

En relación con el crecimiento acumulado del brote (Tabla 6), los resultados mostraron diferencias varietales: mientras que en 'Arbequina' no hubo efecto de las dosis de Si utilizadas, en 'Picual', tanto la aplicación foliar como por fertiriego de Si, mostraron diferencias significativas entre las dosis utilizadas. En ambos casos se observó una respuesta lineal, aunque en la aplicación foliar la respuesta también fue cuadrática.

Tabla 4. Efecto de la aplicación foliar de Si sobre la concentración de Si en hoja, tallo y raíz en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).

Si foliar (mg L ⁻¹)	'Arbequina'			'Picual'		
	Concentración de Si (mg/kg)			Concentración de Si (mg/kg)		
	Hoja	Tallo	Raíz	Hoja	Tallo	Raíz
0	260.0	70.1	2250.0	210.0	50.5	2400.0
2.5	300.5	40.1	1400.0	320.0	70.5	2150.0
5	270.5	50.0	1090.0	460.0	70.0	2050.0
10	330.0	70.3	1080.0	440.0	80.5	2400.0
Significación¹	NS	NS	NS	NS	NS	NS
C.V (%)²	12.0	58.1	32.7	23.2	11.0	22.7

¹ NS= No significativo

² Coeficiente de variación

Tabla 5. Efecto de la aplicación de Si en fertiriego sobre la concentración de Si en hoja, tallo y raíz en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).

Si fertiriego (mg L ⁻¹)	'Arbequina'			'Picual'		
	Concentración de Si (mg/kg)			Concentración de Si (mg/kg)		
	Hoja	Tallo	Raíz	Hoja	Tallo	Raíz
0	180.5	40.4	1740.5	220.5	40.4	1550.0
1.25	220.0	70.5	1500.0	260.0	60.1	1500.0
2.5	190.5	40.2	2250.0	250.0	70.1	2500.0
5	230.0	60.2	2200.0	210.5	50.1	1450.0
Significación¹	NS	NS	NS	NS	NS	NS
C.V (%)²	20.5	19.1	42.6	12.5	17.3	16.3

¹ NS= No significativo

² Coeficiente de variación

Tabla 6. Crecimiento vegetativo acumulado en plantas de 'Arbequina' y 'Picual' sometidas a distintas concentraciones de Si vía foliar y fertiriego. (Ensayo 1)

Si foliar (mg L ⁻¹)	Crecimiento del brote (cm)		Si fertiriego (mg L ⁻¹)	Crecimiento del brote (cm)	
	'Arbequina'	'Picual'		'Arbequina'	'Picual'
	0	44.6		19.1	0
2.5	41.7	29.8	1.25	43.9	20.3
5	45.2	36.9	2.5	48.7	34.0
10	38.4	27.6	5	43.5	37.1
Significación¹	NS	L* Q***	Significación¹	NS	L***
C.V (%)²	19.6	26.7	C.V (%)²	24.9	40.0

¹ L= Lineal; Q= cuadrática; *P≤0.05; ***P≤0.001; NS= No significativo

² Coeficiente de variación

No se encontraron diferencias significativas en la acumulación de biomasa en las hojas, el tallo y la raíz (Tablas 7 y 8). Tan solo se encontró una respuesta lineal negativa en el crecimiento de la raíz en 'Arbequina' cuando el Si se aplicó en el agua de riego.

En la tabla 9, al contrario que en el primero ensayo, se observaron diferencias significativas en la concentración de Si en las hojas, el tallo y la raíz para la aplicación foliar de Si en las dos variedades estudiadas. La concentración del elemento en dichos órganos aumentó de manera lineal a medida que se incrementó el suministro de Si. Además, se ha confirmado que el Si se concentra mayormente en la raíz, seguido de la hoja y, por último, del tallo.

En las Figuras 4 y 5 se muestra la concentración mensual del Si en las hojas del segundo ensayo. Se observa que ésta es dependiente de la dosis de Si aplicada, de manera que a mayor dosis mayor concentración en las hojas, algo que no se observó en el ensayo anterior. A los 120 días, en 'Picual' la dosis de 20 mg L^{-1} de Si aplicado a través del agua de riego ha favorecido un aumento continuo de la concentración de Si en hojas. A la vez, en los demás tratamientos se observó una disminución de la concentración del elemento, sin embargo el análisis de regresión no mostró una tendencia cuadrática de manera significativa (datos no mostrados), lo que supone que fue una disminución casual.

Tabla 7. Influencia de la aplicación foliar de Si en la acumulación de biomasa en los diferentes órganos de 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).

Si foliar (mg L ⁻¹)	'Arbequina'				'Picual'			
	Biomasa (g)				Biomasa (g)			
	Hojas	Tallos	Raíz	Planta	Hojas	Tallos	Raíz	Planta
0	6.6	6.7	3.2	16.5	6.3	9.2	3.7	19.2
2.5	7.5	6.5	4.1	18.2	5.8	8.0	4.0	17.7
5	7.1	6.0	2.7	15.9	5.7	8.2	3.5	17.4
10	6.0	7.1	3.2	16.3	5.9	8.2	4.1	18.3
Significación¹	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
C.V (%)²	18.9	17.4	22.3	17.2	34.4	19.7	32.3	26.1

¹ NS= No significativo

² Coeficiente de variación

Tablas 8. Influencia de la aplicación de Si en fertirriego en la acumulación de biomasa en los diferentes órganos de 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).

Si fertirriego (mg L ⁻¹)	'Arbequina'				'Picual'			
	Biomasa (g)				Biomasa (g)			
	Hojas	Tallos	Raíz	Planta	Hojas	Tallos	Raíz	Planta
0	7.4	7.1	4.1	18.6	7.9	9.1	4.4	21.5
1.25	6.4	5.9	3.5	15.7	7.0	8.0	4.3	19.4
2.5	6.4	7.2	3.4	16.9	7.2	9.1	3.7	19.9
5	6.9	6.6	2.9	16.4	8.9	9.3	4.1	22.3
Significación¹	NS	NS	L*	NS	NS	NS	NS	NS
C.V (%)²	10.4	9.6	4.7	6.5	22.02	22.3	12.1	20.0

¹ L= Lineal; NS= No significativo; *P≤0,05

² Coeficiente de variación

Tabla 9. Efecto de la aplicación foliar de Si sobre la concentración de Si en hoja, tallo y raíz en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 2).

Si foliar (mg L ⁻¹)	'Arbequina'			'Picual'		
	Concentración de Si (mg/kg)			Concentración de Si (mg/kg)		
	Hoja	Tallo	Raíz	Hoja	Tallo	Raíz
0	349.5	153.2	1005.3	408.0	156.7	979.5
2.5	460.3	192.0	1288.8	501.0	225.7	1237.8
5	462.5	187.7	1632.3	540.8	264.3	1506.8
10	553.8	262.6	2155.4	595.9	263.5	2305.9
Significación¹	L*	L*	L*	L**	L**	L**
C.V (%)²	11.8	17.7	20.4	7.3	7.3	18.2

¹ L= Lineal; *P≤0.05; **P≤0.01

² Coeficiente de variación

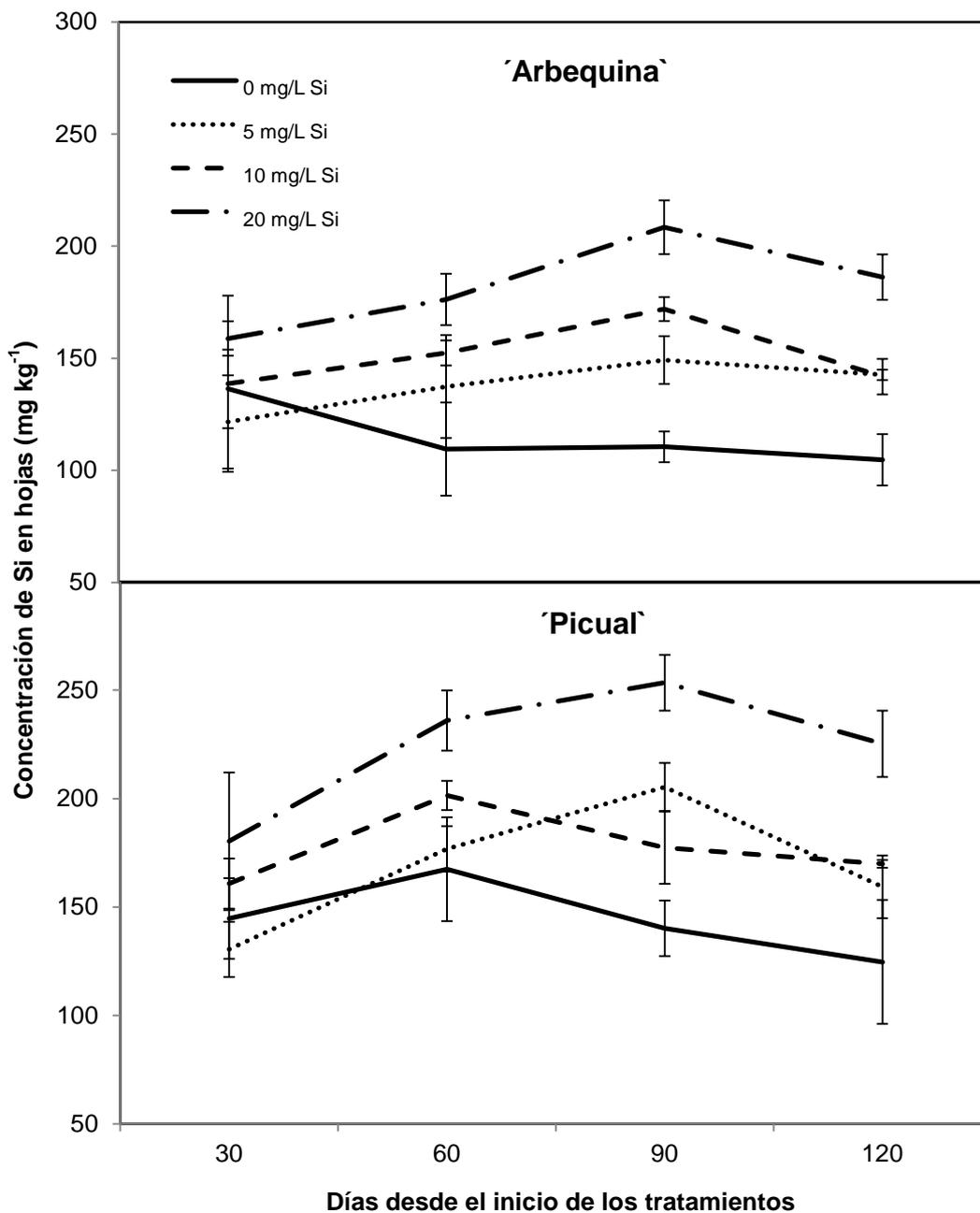


Fig. 4. Evolución de la concentración de Si en las hojas en respuesta a la aplicación foliar de distintas dosis de Si en 'Arbequina' y 'Picual'. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 2).

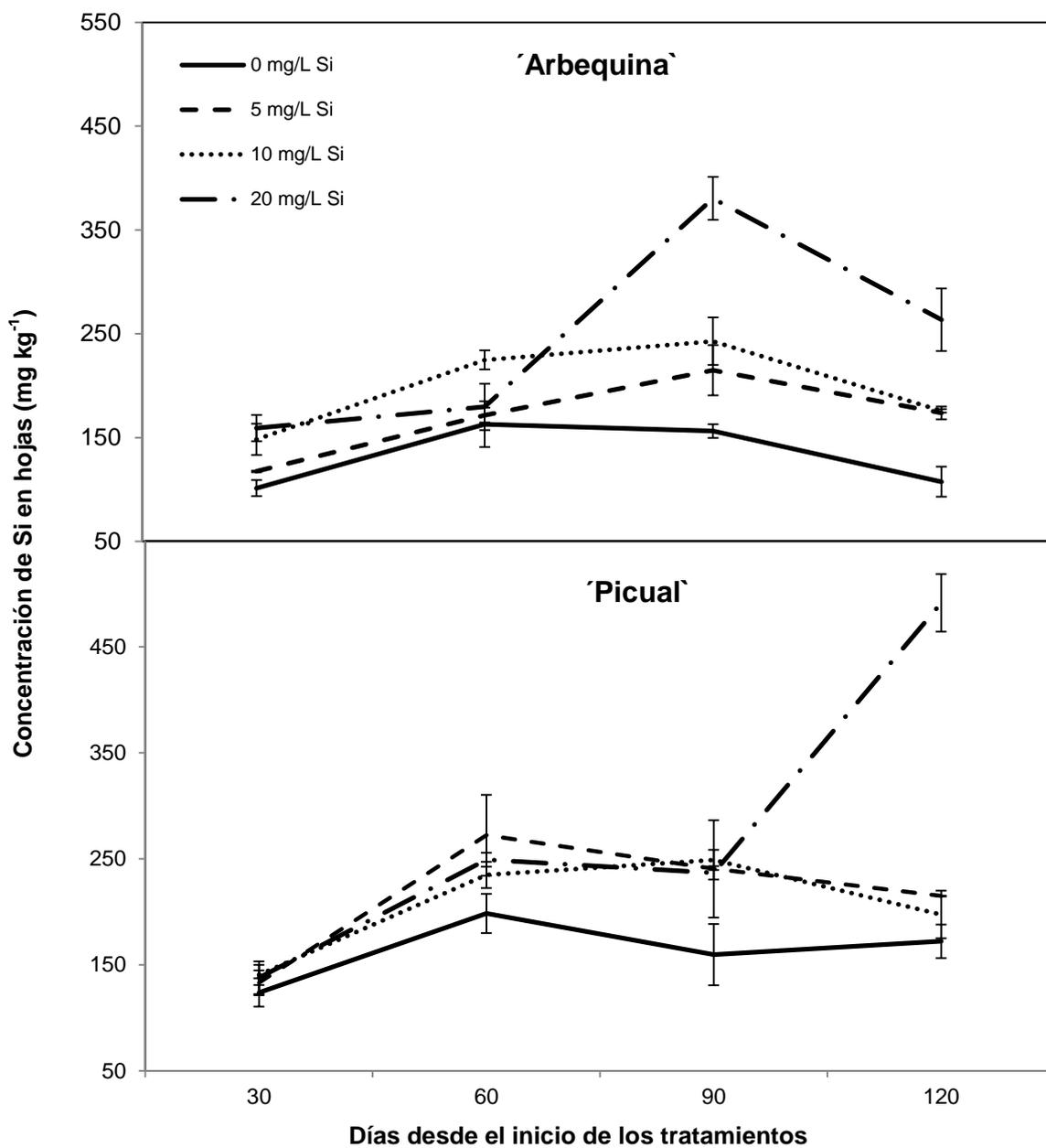


Fig 5. Evolución de la concentración de Si en las hojas en respuesta a la aplicación de distintas dosis de Si vía fertirriego en 'Arbequina' y 'Picual'. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 2)

En este ensayo se observa una influencia de la dosis de Si en el crecimiento vegetativo y en la biomasa solo cuando el Si se aplicó en el agua de riego y fue un efecto negativo debido a que las cantidades aplicadas fueron superiores de lo que se aplicó vía foliar (Tablas 10 y 11). En parte, se pretendía observar el efecto negativo de un exceso de Si. En las dosis más altas, las plantas presentaron síntomas de fitotoxicidad, como caída de hojas, clorosis foliares seguidas de necrosis hasta incluso la muerte de algunas plantas (Tabla 12). La variedad 'Picual' se mostró más sensible a este exceso de dosis, visto que fue el tratamiento donde hubo mayor concentración de Si a lo largo del tiempo, como se observa en la Fig. 5.

En el ensayo 3 se encontró una interacción significativa entre la concentración de Si aplicada y la forma de aplicación en 'Arbequina' (Fig. 6). En el muestreo 1 se observa que al aumentar la dosis de Si lo hace también la concentración de Si en hojas, pero a la concentración más elevada de Si, la aplicación foliar resultó más efectiva que en fertiriego. En el muestreo 2, cuando se dejó de aplicar Si durante 15 días antes de la toma de muestras, la aplicación foliar también resultó más efectiva, pero en ambos casos se observa una disminución de la acumulación de Si en hojas a mayores concentraciones. En 'Picual', sin embargo, no se encontró interacción entre los dos factores estudiados en el muestreo 1 (Fig. 7). La concentración de Si en hojas aumentó con la cantidad aplicada, pero sin diferencias entre las formas de aplicación. En el muestreo 2, por el contrario, la interacción sí fue significativa, mostrando la reducción de la acumulación de Si en hojas observada en 'Arbequina', pero en este caso la aplicación con el agua de riego parece más efectiva a concentraciones intermedias de aplicación del Si.

Tabla 10. Efecto de la aplicación foliar y en fertiriego de Si sobre el crecimiento vegetativo y la acumulación de biomasa en hoja, tallo y raíz en 'Arbequina'. (Ensayo 2).

Aplicación foliar de Si						
Dosis de Si ¹ (mg L ⁻¹)	Si aportado semanalmente (mg L ⁻¹ planta ⁻¹)	Crecimiento del brote (cm)	Biomasa (g)			
			Hoja	Tallo	Raíz	Planta
0	0	95.0	11.9	11.6	7.2	30.0
5	0.5	93.5	11.8	11.8	6.5	30.2
10	1	94.3	12.0	12.1	6.4	31.1
20	2	96.0	13.2	12.7	7.3	33.2
Significación¹		NS	NS	NS	NS	NS
C.V (%)²		14.4	12.2	12.0	19.1	10.0

Aplicación de Si en fertiriego						
Dosis de Si ¹ (mg L ⁻¹)	Si aportado semanalmente (mg L ⁻¹ planta ⁻¹)	Crecimiento del brote (cm)	Biomasa (g)			
			Hoja	Tallo	Raíz	Planta
0	0	98.5	12.5	12.8	6.6	30.2
5	3	84.2	12.2	11.3	5.1	30.2
10	6	64.2	10.9	10.2	5.0	26.4
20	12	47.2	6.4	8.7	4.0	20.2
Significación¹		L***	L***	L*	L*	L**
C.V (%)²		16.7	23.0	22.5	29.3	17.2

¹ L= Lineal; *P≤0.05; **P≤0.01; ***P≤0.001; NS= No significativo

² Coeficiente de variación

Tabla 11. Efecto de la aplicación foliar y en fertiriego de Si sobre el crecimiento vegetativo y la acumulación de biomasa en hoja, tallo y raíz en 'Picual'. (Ensayo 2).

Aplicación foliar de Si						
Dosis de Si ¹ (mg L ⁻¹)	Si aportado semanalmente (mg L ⁻¹ planta ⁻¹)	Crecimiento del brote (cm)	Biomasa (g)			
			Hoja	Tallo	Raíz	Planta
0	0	97.1	11.0	12.2	3.8	28.3
5	0.5	96.0	13.0	12.1	4.0	28.9
10	1	101.1	14.3	12.5	4.3	31.5
20	2	107.7	13.9	11.9	3.9	29.5
Significación¹		NS	L***	NS	NS	NS
C.V (%)²		15.46	11.6	10.1	29.4	8.3

Aplicación de Si en fertiriego						
Dosis de Si ¹ (mg L ⁻¹)	Si aportado semanalmente (mg L ⁻¹ planta ⁻¹)	Crecimiento del brote (cm)	Biomasa (g)			
			Hoja	Tallo	Raíz	Planta
0	0	96.5	11.7	12.0	4.0	27.8
5	3	81.8	12.5	11.2	3.9	28.02
10	6	65.9	10.5	10.9	3.1	24.1
20	12	37.6	3.8	12.6	2.2	19.3
Significación¹		L***	L*** Q**	NS	L*	L*
C.V (%)²		26.1	18.7	19.0	28.0	18.3

¹ L= Lineal; Q=Cuadrática; *P≤0.05; **P≤0.01; ***P≤0.001; NS= No significativo

² Coeficiente de variación

Tabla 12. Porcentaje de plantas vivas en 'Arbequina' y 'Picual' tras ser sometidas a la aplicación de Si en distintas dosis vía foliar y fertiriego. (Ensayo 2).

Dosis de Si (mg L ⁻¹)	Plantas vivas (%)			
	Foliar		Fertiriego	
	'Arbequina'	'Picual'	'Arbequina'	'Picual'
0	100	100	100	100
5	100	100	100	100
10	100	100	100	100
20	100	100	70	30

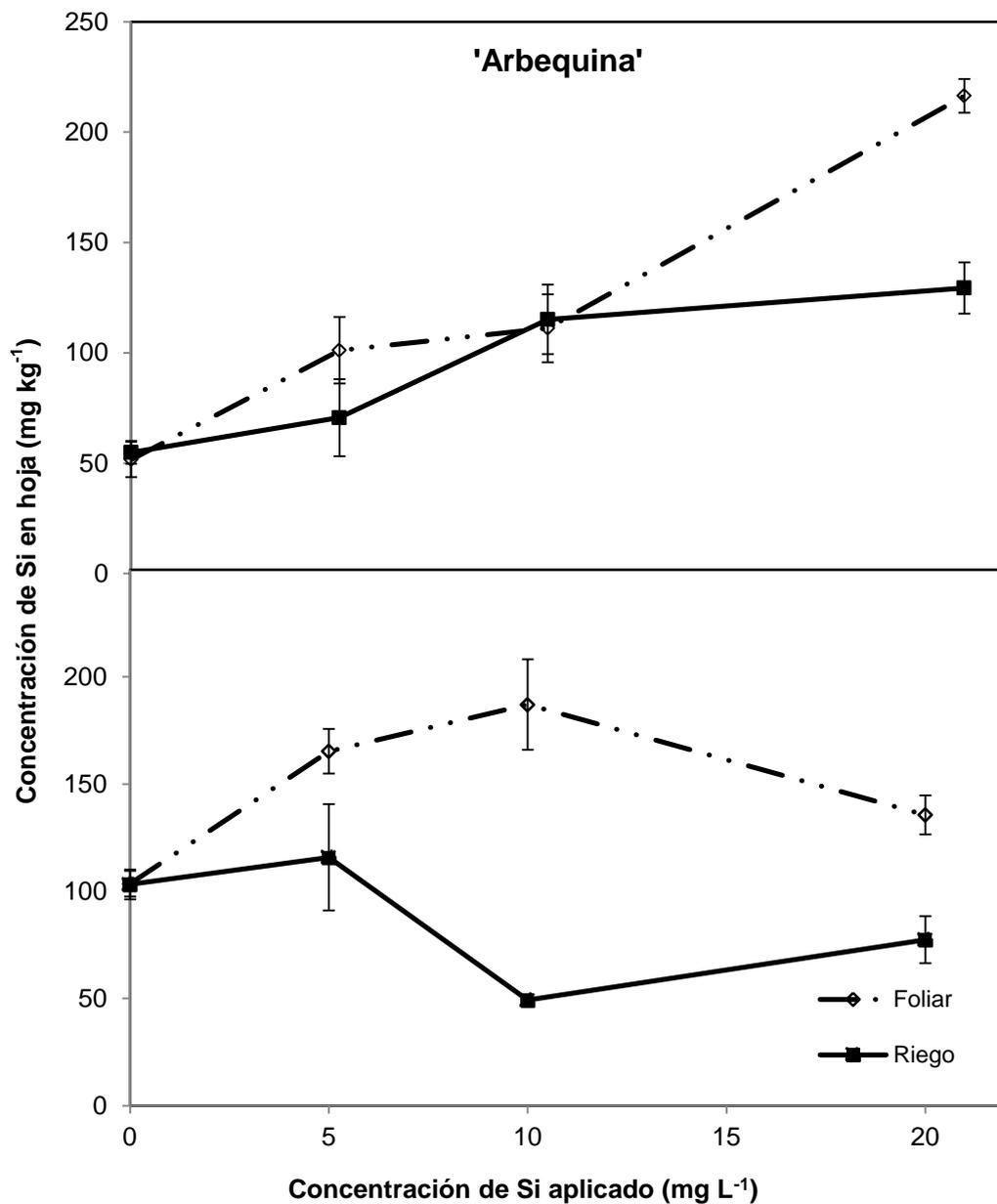


Fig. 6. Efecto de la aplicación de distintas concentraciones Si, vía foliar o en el agua de riego, sobre la concentración de Si en hojas de 'Arbequina' El muestreo 1 (arriba) se realizó transcurridas 20 semanas del inicio de los tratamientos con Si, el muestreo 2 (abajo) a las 34 semanas, habiendo estado las plantas los últimos 15 días sin aplicación de Si. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 3).

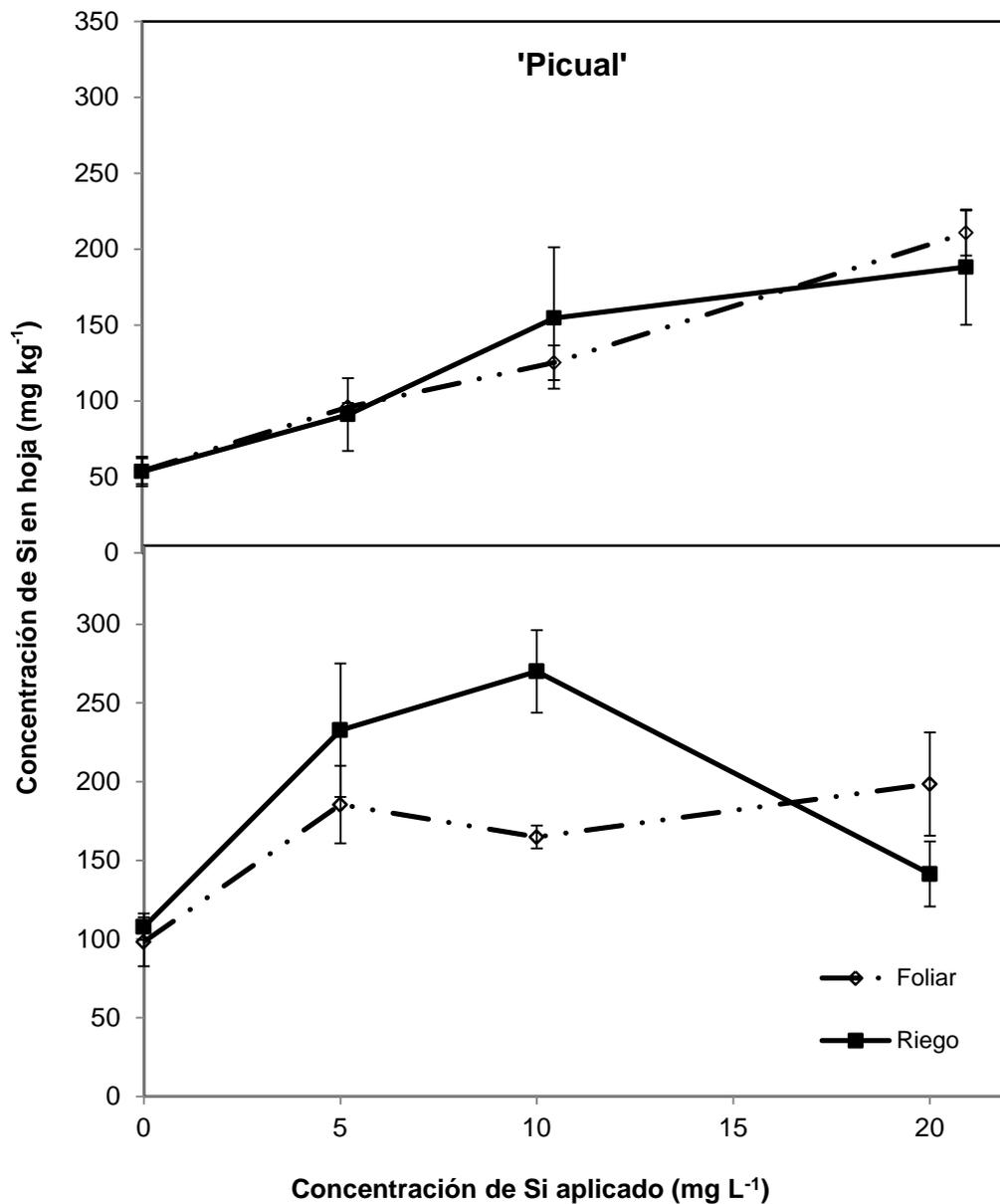


Fig. 7. Efecto de la aplicación de distintas concentraciones Si, vía foliar o en el agua de riego, sobre la concentración de Si en hojas de 'Picual' El muestreo 1 se realizó transcurridas 20 semanas del inicio de los tratamientos con Si, el muestreo 2 (abajo) a las 34 semanas, habiendo estado las plantas los últimos 15 días sin aplicación de Si. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 3).

4.4. Discusión

La falta de trabajos previos sobre la aplicación de Si en el olivo llevó a plantear los primeros ensayos para determinar las dosis a las que se debería aplicar el Si en esta especie para, posteriormente, estudiar el efecto del mismo en la tolerancia a diversos factores bióticos y abióticos. En un primer ensayo, muy preliminar y con pocas repeticiones, se probaron dosis que abarcaban desde 0 a 10 mg L⁻¹ de Si, que se aplicaron tanto con el agua de riego como en pulverización foliar. En la literatura se recoge que ambas formas de aplicación pueden resultar efectivas, aunque algunos autores manifiestan que las aplicaciones al suelo lo son más (Savvas and Ntatsi, 2015) mientras otros recogen la efectividad de las aplicaciones foliares (Pilon et al. 2014; Wang et al. 2015). Ninguna de las concentraciones estudiadas en ese ensayo fueron efectivas para aumentar la concentración de Si en los tejidos en ninguna de las dos variedades estudiadas. En consecuencia, tampoco se apreció ninguna influencia en la producción de biomasa en ambas variedades, salvo un aumento del crecimiento del brote en 'Picual', que no se observó en ensayos posteriores. Esto, en principio, también parece normal, pues el Si no es un elemento esencial para el crecimiento de las plantas (Broadley et al. 2012), aunque algunos autores reportan un estímulo en el crecimiento (Korndörfer y Datnoff, 2004; Valente et al. 2004; Sá et al. 2015) sobre todo bajo condiciones de estrés para la planta (Ma, 2004).

Pero lo que sí se observó fue que el Si se acumula principalmente en las raíces, como sucede en las plantas dicotiledóneas (Oliveira, 2009; Linhares, 2019).

Se interpreta que la capacidad de absorción del Si por las raíces y su transporte en la planta está relacionado con la acumulación del Si en los diferentes órganos. Las monocotiledóneas, en general, absorben el Si de manera activa con la ayuda de transportadores, por lo tanto su absorción y transporte desde las raíces hasta la parte aérea es eficiente, lo que puede justificar que la concentración en las raíces sea menor y mayor en la parte aérea (Hodson et al. 2005). En las dicotiledóneas, la absorción del Si se produce de forma pasiva siguiendo gradientes de concentraciones decrecientes, desde una solución más concentrada a una menos concentrada, hasta llegar a los vasos del xilema a través de los cuales se transporta hasta la parte aérea. En su camino radial, desde el medio externo hasta la estela de la raíz, el Si puede ser retenido por la endodermis de la raíz, generando la acumulación del elemento, que puede llegar hasta el 80% del Si absorbido (Raven, 2001; Heine et al. 2005).

Al aumentar las dosis de Si aplicado hasta 20 mg L^{-1} y también el número de repeticiones en los ensayos, se obtuvo una respuesta esperada, y es que la concentración de Si en hojas aumentó conforme lo hizo la dosis de aplicación. A los 60 días después de la aplicación de Si ya se observaron diferencias respecto al control y la acumulación de Si en hojas parece estabilizarse, excepto en 'Picual' a la dosis de 20 mg L^{-1} aplicado via fertiriego, donde ocurrió un progresivo aumento de Si en hojas, pues en el agua de riego la cantidad aplicada de Si fue mucho mayor, en parte para observar si había toxicidad.

En definitiva, seguir aplicando Si más tiempo no se traduce en un aumento de la concentración en hojas, salvo si se aplica en exceso, que

produce fitotoxicidad. En la literatura no se han encontrado límites de concentraciones tóxicas de Si en las plantas, e incluso se afirma que el exceso de Si no causa daños para las mismas (Ma et al. 2001; Korndörfer et al. 2004; Guntzer et al. 2010). Pero algunos efectos fueron encontrados por Mantovani et al. (2018). Según estos autores, concentraciones altas de Si fueron tóxicas para plantas de orquídeas, afectando su crecimiento y la emisión de pseudobulbos. En la piña también se han encontrado efectos similares de fitotoxicidad debido a aplicaciones excesivas de Si (Santos, 2016). En este caso, el crecimiento de la planta se vio reducido simultáneamente con una baja acumulación de N, P, Ca, Mg y S. El autor atribuye que dicho efecto fue generado debido al exceso de Si que se deposita como sílice amorfo, que se polimeriza en la epidermis de las hojas formando una capa gruesa e inflexible que impide la apertura y cierre de los estomas. Como consecuencia de ello, se reduce el intercambio gaseoso, influyendo en la reducción del crecimiento, la acumulación de biomasa y la absorción de nutrientes minerales

La forma de aplicación del Si parece no influir en la absorción de este elemento en el olivo, aunque en 'Arbequina' la aplicación foliar a altas concentraciones se mostró más efectiva, lo que no fue observado en 'Picual'. Este resultado es particularmente importante en el caso del olivo, mayoritariamente cultivado en secano o con riego deficitario, donde la aplicación foliar de agroquímicos es usual.

La aplicación continuada de Si parece ser un factor clave, pues si este elemento se inmoviliza en las hojas una vez que se deposita en ellas, se requiere que llegue a las hojas recién formadas para promover tolerancia a los efectos adversos provocados por factores bióticos y abióticos (Huber et al.

2012). En este aspecto, se ha observado que, transcurridos 15 días sin aplicación de Si, hay una cierta disminución del Si en las hojas a las dosis más elevadas de aplicación.

4.5. Referencias bibliográficas

Bakhat, H.F., Bibi, N., Zia, Z., Abbas, S., Hammad, H.M., Fahad, S., Ashraf, M.R., Shah, G.M., Rabbani, F., Saeed, S. 2018. Silicon mitigates biotic stresses in crop plants: a review. *Crop Prot.* 104:21-34.

Bokor, B., Soukup M., Vaculik, M., Vd'ačný, P., Weidinger, M., Lichtscheidi, I., Vácrová, S., Soltys, K., Sonah, H., Deshmukh, R., Bélanger, R.R., White, P.J., El-Serehy, H.A., Lux, A. 2019. Silicon uptake and localisation in date palm (*Phoenix dactylifera*) - a unique association with sclerenchyma. *Front Plant Sci.* 10:1-17.

Broadley, M., Brown, P., Cakmak, I., Ma, J.F., Rengel, Z., Zaho, F. 2012. Beneficial elements, p. 249-268. In: Marschner, H. *Mineral Nutrition of higher Plants*. Ed 3. Academic Press, London.

Dannon, E.A and Wydra, K. 2004. Interaction between silicon amendment, bacterial wilt development and phenotype of *Ralstonia solanacearum* in tomato genotypes. *Physiol Mol Plant P.* 64:233-243.

Debona, D., Rodrigues, F.A., Datnoff, F.E. 2017. Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses. *Annu Rev Phytopathol.* 55:85-107.

Guntzer, F., Keller, C., Meunier, J.D. 2010. Determination of the silicon concentration in plant material using tiron extraction. *New Phytol.* 188:902-906.

Heine, G., Tikum, G y Horst, W.J. 2005. Silicon nutrition of tomato and bitter gourd with special emphasis on silicon distribution in root fractions J Plant Nutr Soil Sci. 168:600-606.

Hodson, M.L., White, P.J., Mead, A., Broadley, R. 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. Ann Bot. 96:1027-1046.

Huber, D., Romheld, V., Weinmann, M. 2012. Relationship between nutrition, plant diseases and pests, p. 283-297. In: Marschner, H. Mineral nutrition of higher plants. Ed 3. Academic Press, London.

Kleiber, T., M. Calomme, y K. Borowiak. 2015. The effect of choline-stabilized orthosilicic acid on microelements and silicon concentration, photosynthesis activity and yield of tomato grown under Mn stress. Plant Physiol Biochem. 96: 180-88.

Korndörfer, G.H y Datnoff, L.E. 2004. Efeito do silício no crescimento e produtividade das culturas. Silício na Agricultura. Instituto de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Uberlândia. Informe técnico.

Korndörfer, G.H., Pereira, H.S., Nolla, A. 2004. Análise de silício: solo, planta e fertilizante. Instituto de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Uberlândia. Informe técnico.

Linhares, G.A.N. 2019. Sources of silicon in papaya and passion fruit: growth, physiology and induction of resistance. Phd thesis. Norte Fluminense Darcy Ribeiro State University.

Ma, J.F., Goto, S., Tamai, K., Ichii, M. 2001. Role of root hairs and lateral roots in silicon uptake by rice. Plant Physiol. 127:1773-1778.

Ma, J.F. 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. Soil Sci Plant Nutr. 50:11-18.

Mantovani, C., Prado, R.M., Pivetta, K.F.L. 2018. Silicon foliar application on nutrition and growth of *Phalaenopsis* and *Dendrobium* orchids. *Sci Hortic.* 241:83-92.

Oliveira, L.A. 2009. Silicon in rice and beans plants: uptake, transport, redistribution and tolerance to cadmiun. Phd thesis. University of Sao Paulo.

Pilon, C., Soratto, R.P., Broetto, F., Fernandes, A. Foliar or soil applications of silicon alleviate water-deficit stress of potato plants. 2014. *Agron J.* 106:2325-2334.

Raven, J.A. 2001. Silicon transport at the cell and tissue level, p 41-55. In: Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndörfer, G.H. *Silicon in agriculture*. Eds. Elsevier Science, Amsterdam.

Sá, F.V.S.; Araujo, J.L.; Oliveira, F.S.; Silva, L.A.; Moreira, R.C.L.; Silva-Neto, A.N. 2015. Influence of silicon in papaya plant growth. *Científica.* 43:77-83.

Sahebi, M., Hanafi, M.M., Akmar, A.S.N., Rafii, M.Y., Azizi, P., Tengoua, F.F., Azwa, J.N.M., Shabanimofrad, M. 2015. Importance of silicon and mechanisms of biosilica formation in plants. *Biomed Res Int.* 2015:1-16.

Santos, P.C. 2016. Humic acids, brassinosteroids, potassium and silicon for optimizing the production of pineapple plantlets. Phd thesis. Norte Fluminense Darcy Ribeiro State University.

Savvas, D and Ntatsi, G. 2015. Biostimulant activity of silicon in horticulture. *Sci Hortic.* 196:68-81.

Valente, A., Morais, R., Couto, C., Correia, J.H. 2004. Modeling, simulation and testing of a silicon soil moisture sensor based on the dual-probe heat-pulse method. *Sens Actuator A Phys.* 115:434-439.

Wang, S., Wang, F., Gao, S., 2015. Foliar application with nano-silicon alleviates Cd toxicity in rice seedlings. *Environ Sci Pollut R.* 22:2837-2845.

Yoshida, S., Ohnishi, Y., Kitagishi, K. 1962. Chemical forms, mobility and deposition of silicon in rice plant. *J Plant Nutri Soil Sci.* 8:15-21.

**5. Efecto de la aplicación de
silicio en el control del repilo del
olivo causada por
Venturia oleaginea (Castagne)
Rossman & Crous**

5.1. Introducción

El repilo del olivo es causado por el hongo *Venturia oleaginea* (Castagne) Rossman & Crous (Rossman et al. 2015). El repilo, también conocido como 'ivillo', 'ull de gall' o caída de las hojas, es una enfermedad del olivo ampliamente difundida en todas las regiones oleícolas del mundo y está considerado como una de las enfermedades aéreas más importantes del olivar español (Trapero et al. 2010).

El síntoma más característico de la enfermedad se presenta en el haz de las hojas donde se aprecian manchas circulares de tamaño variable y de color marrón-oscuro a negro, a veces rodeadas de un halo amarillento característico. En otoño-invierno el halo suele estar ausente, mientras que en primavera es muy acusado, tanto en las lesiones jóvenes como en las viejas (Trapero et al. 2017). Como consecuencia de las lesiones foliares, las hojas se vuelven cloróticas y se caen al suelo, provocando defoliaciones prematuras que tienen como resultado un debilitamiento progresivo del árbol y una disminución importante de la productividad (Graniti, 1993). En ocasiones, produce infecciones en el pedúnculo del fruto que provocan un arrugamiento de la aceituna y su caída prematura; más raramente se observan lesiones en el fruto (Trapero et al. 2017).

La medida de control más utilizada es la aplicación de fungicidas de forma preventiva, basándose el control químico recomendado en el uso de productos cúpricos y mezclas organocúpricas debido a su eficacia y elevada persistencia, aunque el uso de estos productos puede ocasionar contaminación ambiental (Roca et al. 2007; Roca et al. 2012). De hecho, dicha estrategia ha llevado frecuentemente a un uso excesivo de productos cúpricos, resultando en

niveles promedio de hasta 10 y 12 kg ha/año de cobre metal en olivares españoles intensivos y superintensivos, respectivamente (Romero et al. 2017). Por ello, las normativas europeas están dirigidas a la reducción del uso de fungicidas cúpricos en la agricultura (European Commission, 2017; Roca et al. 2017).

Por lo tanto, la necesidad de reducir el impacto ambiental de estos fungicidas está propiciando la búsqueda de nuevas alternativas viables a los tratamientos químicos rutinarios (Trapero et al. 2009). En este sentido se deben investigar alternativas o estrategias de control respetuosas con el medio ambiente y económicamente razonables. Una posibilidad es la fertilización con nuevas fuentes de elementos minerales como son los elementos considerados beneficiosos para las plantas, poco estudiados en este sentido, como es el caso del Si (Malhotra et al. 2016). En muchos cultivos económicamente importantes, el suministro de este elemento ha logrado reducir la severidad de ciertas enfermedades, en las que se incluyen enfermedades foliares, incluso al mismo nivel alcanzado por algunos fungicidas (Rodrigues et al. 2015). Como ejemplos de esos cultivos se pueden mencionar la fresa (Kanto et al. 2006), el plátano (Freitas et al. 2017), la cebolla (Haroon et al. 2020), el trigo (Dorneles et al. 2018), la lechuga, tomate y pimiento (Pozo et al. 2015), entre otros.

La información sobre los efectos del Si en los cultivos leñosos es escasa, sobretodo en el olivo. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo fue evaluar el efecto de la aplicación de Si en diferentes formas y concentraciones sobre la incidencia de repilo en el olivo.

5.2. Material y métodos

5.2.1. Localización de los ensayos, material vegetal, condiciones de cultivo y diseño experimental

El estudio fue llevado a cabo en las condiciones de umbráculo descritas en el capítulo 4, por lo cual se realizaron dos ensayos. En ambos, estaquillas enraizadas de las variedades de olivo 'Arbequina' y 'Picual', procedentes de un vivero comercial, fueron trasladadas al umbráculo y trasplantadas a macetas (1 L) con un sustrato compuesto por una mezcla de arena lavada y turba, en la relación 2:1. Tras un mes de aclimatación a las condiciones ambientales del umbráculo, se seleccionaron grupos de plantas homogéneas y se dio comienzo a los tratamientos.

En un primer ensayo, de carácter preliminar, se aplicaron diferentes concentraciones de Si, a través del producto comercial Actisil[®]. Las aplicaciones fueron realizadas mediante pulverizaciones foliares (0, 0.05, 0.1 y 0.2% (v/v)), que corresponden a 0, 2.5, 5 y 10 mg L⁻¹ de Si, respectivamente, y a través del agua de riego (0, 0.025, 0.5 y 0.1% (v/v)), equivalentes a 0, 1.25, 2.5 y 5 mg L⁻¹ de Si. Se utilizó un diseño experimental de bloques completamente al azar con 3 repeticiones.

Basado en los resultados encontrados en el primer ensayo, se realizó un segundo ensayo empleando un diseño de bloques al azar con un diseño factorial (2 x 4), donde los factores fueron la forma de aplicación del Si, foliar o fertirriego, y la concentración de Actisil[®] (0, 0.05, 0.1 y 0.2% (v/v)) equivalente a 0, 5, 10 y 20 mg L⁻¹ de Si). Cada tratamiento contó con seis repeticiones.

En ambos ensayos los aportes de Si se realizaron semanalmente para los tratamientos foliares (aproximadamente 50 ml de solución por maceta),

mientras que los fertirriegos se realizaron tres veces por semana (dosis por maceta de 100 ml). A parte, mensualmente todas las plantas se regaron individualmente con 100 ml por maceta de una solución nutritiva diluida en la que se añadían 2 g L^{-1} del fertilizante Hakaphos®Verde 15-10-15 (Compo), cuya la composición química fue citada en el apartado 4.2.1.

5.2.2. Inoculación e incubación del patógeno

Tanto en el primer ensayo, de carácter preliminar, como en el segundo, realizado para confirmar los resultados previos, las plantas se cultivaron en estas condiciones entre los meses de julio a diciembre, trascurrido este periodo de tiempo, las plantas se trasladaron al 'Laboratorio de Patología Agroforestal' de la Universidad de Córdoba para su inoculación con el patógeno *Venturia oleaginea* (Castagne) Rossman & Crous.

El inóculo del *V. oleaginea* fue obtenido a partir de hojas que en campo naturalmente presentaban lesiones de repilo con esporulación abundante. Las hojas se recolectaron y se dejaron secar a temperatura ambiente de 4 a 6 días, posteriormente se conservaron en oscuridad a 5°C, dentro de bolsas de plástico selladas herméticamente, hasta el momento de su utilización. Para la inoculación se obtuvo, a partir de las hojas con lesiones, una suspensión conidial cuya concentración se ajustó a 10^5 conidias/ml, que fue pulverizada en los plantones de olivo (López-Doncel et al. 2000). La pulverización de conidias sobre el material vegetal se realizó con la ayuda de un pequeño pulverizador plástico, de manera que todas las hojas recibiesen la misma cantidad de suspensión, hasta mojar totalmente la superficie foliar sin que se produjesen goteos. Tras la inoculación, los plantones se mantuvieron en cámara de

ambiente controlado a una humedad relativa del 100% durante 48 horas (Viruega et al. 2013). Pasado este período, los plántones fueron trasladados a un invernadero, a temperatura ambiente hasta la aparición de los síntomas. Mientras tanto, se proporcionó a los plántones los tratamientos con Si según la metodología descrita anteriormente para cada ensayo.

La duración del período de incubación y el desarrollo de los síntomas fue de 90 días. En ese momento se realizó la evaluación de la enfermedad. Para cada tratamiento y repetición se seleccionaron 10 hojas aleatoriamente de la porción medida de los brotes. Las hojas se colocaron en bolsas de polietileno debidamente identificadas (según la variedad, tratamiento, repetición) y se trasladaron nuevamente al 'Laboratorio de Patología Agroforestal'. En el laboratorio, se sumergieron en una solución de hidróxido sódico (NaOH) al 5% durante diez minutos, para cuantificar tanto las infecciones visibles como las latentes. Una vez transcurrido ese tiempo, las hojas se enjuagaron con agua corriente y se dejaron secar (Zarco et al. 2007). Posteriormente se evaluó el número total de hojas que presentaban lesiones de repilo y la severidad en una escala de 0 a 8, en función del porcentaje de superficie foliar afectada por lesiones de repilo (0 = hoja sin síntomas; 1 = superficie foliar afectada < 12.5%; 2 = 12.5-25%; 4 = 25-50%; 6 = 50-75% y 8 = > 75%). El índice de enfermedad (IE) fue calculado con siguiente fórmula (López-Doncel et al. 2000):

$$IE = [(\sum n_i \times i) / (N \times S_{max})] \times 100$$

Donde i representa la severidad (0-8), n_i es el número de hojas con severidad, N es el total de hojas cogidas para la evaluación y S_{max} es el máximo valor de severidad (8).

5.2.3. Análisis estadístico

Los datos se sometieron a análisis de varianza empleando el programa estadístico Statistix 10 (Analytical Software, Tallahassee, FL). Los valores porcentuales fueron transformados mediante el arcsen de la raíz cuadrada antes de ser analizados estadísticamente. Posteriormente, cuando existieron diferencias significativas en el análisis de varianza se realizó la separación de medias entre tratamientos mediante el contraste polinómico.

5.3. Resultados

La aplicación de Si en distintas dosis y formas en el primer ensayo redujo significativamente el índice de enfermedad en 'Arbequina' cuando el Si fue aplicado a través del agua de riego (Tabla 13). Sin embargo, los demás tratamientos no presentaron diferencias significativas ni en 'Arbequina' ni en 'Picual'.

Tabla 13. Efecto del Si aplicado vía foliar y fertirriego en el índice de enfermedad del repilo causado por *Venturia oleaginea* (Castagne) Rossman & Crous en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).

Si foliar (mg L ⁻¹)	Índice de Enfermedad ¹ (%)		Si fertirriego (mg L ⁻¹)	Índice de Enfermedad ¹ (%)	
	'Arbequina'	'Picual'		'Arbequina'	'Picual'
0	37.9	37.9	0	49.2	47.5
2.5	32.9	32.5	1.25	25.4	42.9
5	26.7	35.0	2.5	24.2	45.0
10	13.8	33.3	5	14.2	55.4
Significación²	NS	NS	Significación²	L***	NS
C.V (%)³	58.0	43.5	C.V (%)³	36.5	27.9

¹Índice de enfermedad (IE) calculado con siguiente formula: $IE = [(\sum n_i \times i) / (N \times S_{max})] \times 100$; Donde i representa la severidad (0-8), n_i es el número de hojas con severidad, N es el total de hojas cogidas para la evaluación y S_{max} es el máximo valor de severidad (8)

²L= Lineal; ***P≤0.001

³Coefficiente de variación

En el segundo ensayo, los resultados obtenidos pusieron de manifiesto que no hubo interacción significativa entre los factores estudiados, la forma de aplicación del Si, foliar o fertirriego, y la concentración aplicada en ninguno de los cultivares bajo estudio. Sin embargo, hubo un efecto significativo de la concentración de Si aplicada. El IE disminuyó en ambos cultivares de forma lineal con el aumento de la concentración de Si en comparación con las plantas no tratadas con el elemento (Tabla 14), aunque en 'Arbequina' se encontró también una tendencia cuadrática.

Tabla 14. Efecto del Si aplicado vía foliar y fertirriego en el índice de enfermedad del repilo causado por *Venturia oleaginea* (Castagne) Rossman & Crous en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 2).

	Índice de enfermedad ¹ (%)	
	'Arbequina'	'Picual'
Formas de aplicación²		
Foliar	19.4 a	49.1 a
Fertirriego	20.9 a	38.5 a
Concentración de Si (mg L⁻¹)		
Control	41.7	63.8
5	13.0	42.1
10	13.2	39.2
20	12.8	30.2
Significación³	L*** Q*	L***
CV(%)⁴	19.0	43.5

¹Índice de enfermedad (IE) calculado con siguiente fórmula: $IE = [(\sum n_i \times i) / (N \times S_{max})] \times 100$; Donde i representa la severidad (0-8), n_i es el número de hojas con severidad, N es el total de hojas cogidas para la evaluación y S_{max} es el máximo valor de severidad (8)

²Las medias seguidas por las mismas letras en las columnas no son significativamente diferentes a $P \leq 0.05$

³L= Lineal; Q=Cuadrática; * $P \leq 0.05$; *** $P \leq 0.001$

⁴Coefficiente de variación

En la Fig. 8 se observa que el aumento de las concentraciones de Si en los tratamientos permitió un control satisfactorio de la enfermedad. 'Arbequina' mostró más resistente a la enfermedad, por el hecho de que la superficie foliar afectada por las lesiones de repilo fueron más bajas en comparación con la de 'Picual'.

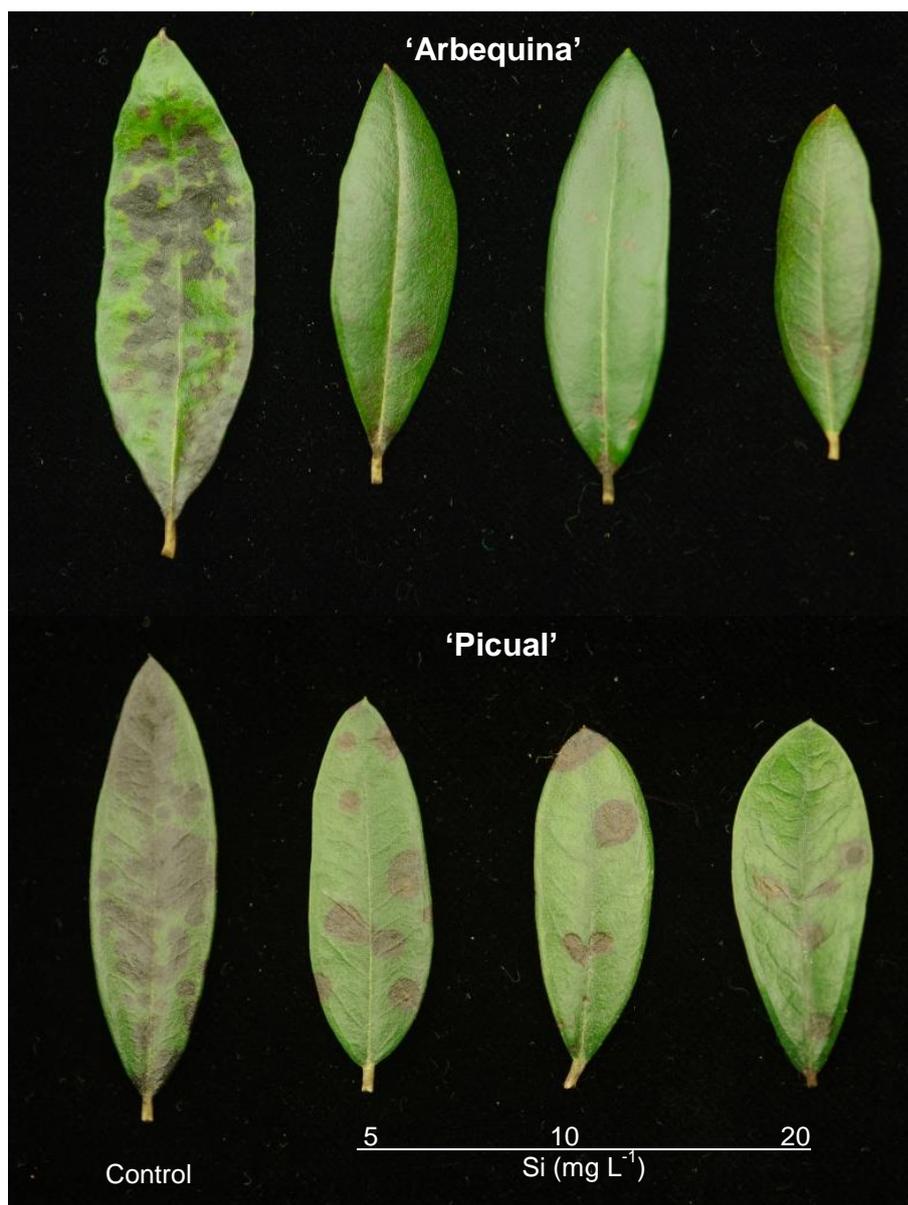


Fig. 8. Hojas de olivo con lesiones causadas por el repilo que se han manifestado tras la aplicación de distintas concentraciones de Si en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 2).

5.4. Discusión

La aplicación continúa de Si disminuyó el IE de *V. oleaginea* independiente de la forma de aplicación. Aunque en el primer ensayo este efecto solo ha sido observado en el suministro de Si vía fertirriego en 'Arbequina', el aumento del número de repeticiones en el segundo ensayo permitió una evidencia más clara del efecto protector aunque la variabilidad fue muy alta, principalmente en 'Picual'.

Los efectos beneficiosos del Si frente a la incidencia de enfermedades en los cultivos pueden ser explicados a través de dos hipótesis. La primera propuesta recogida en la literatura se basa en el hecho de que el Si una vez absorbido se deposita entre la cutícula y la epidermis en distintos órganos de las plantas, proporcionando un refuerzo en la pared celular (Debona et al. 2017; Wang et al. 2017) que actúa como una barrera mecánica que impide el desarrollo de los procesos vitales de los hongos patógenos, como la germinación y la penetración de las hifas y en consecuencia el inicio del proceso infeccioso (Pozza et al. 2004). Sin embargo, además de actuar como una barrera mecánica frente a la penetración del patógeno, la presencia de Si parece facilitar ciertos mecanismos bioquímicos, como la rápida deposición de compuestos fenólicos o fitoalexinas en los sitios de infección, que constituyen un mecanismo de defensa (Rodrigues et al. 2004; Sun et al. 2010). Ambos efectos pueden haber ocurrido en este ensayo.

Las variedades de olivo presentaron diferencias en las respuestas a la reducción del IE bajo la aplicación de Si. El efecto fue más notable en 'Arbequina', un cultivar moderadamente susceptible, que en 'Picual'

considerado susceptible (Moral et al. 2015). Este resultado se observó independientemente de la cantidad de Si aplicada.

En resumen, la aplicación de Si a través del agua de riego o en pulverización foliar, aumentó la concentración de ese elemento en las hojas, lo que redujo la incidencia de *V. oleaginea*, la enfermedad foliar más importante del olivo.

5.5. Referencias bibliográficas

Debona, D., Rodrigues, F.A., Datnoff, L.E. 2017. Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses. *Annu Rev Phytopathol.* 55:85-107.

Dorneles, K.R., Pazdiora, P.C., Hoffmann, J.F., Chaves, F.C., Monte, L.G., Rodrigues, F.A., Dallagnol, L.J. 2018. Wheat leaf resistance to *Pyrenophora tritici-repentis* induced by silicon activation of phenylpropanoid metabolism. *Plant Pathol.* 67:1713-1724.

European Commission. 2017. Report from the commission to the European parliament and the council on member state national action plans and on progress in the implementation of directive 2009/128/EC on the sustainable use of pesticides. *Official Journal of the European Union* 1-19.

Freitas, A.S., Pozza, E.A., Soares, M.G.O., Silva, H.R., Pérez, C.D.P., Pozza, A.A.A. 2017. Severity of yellow Sigatoka in banana cultivated in silicon nutrient solution. *Australas Plant Path.* 46:515-520.

Graniti, A. 1993. Olive scab: A review. *Bull. OEPP.* 23:377-384.

Haroon, M., Bhat, A.S., Prakash, N.B., Rangaswamy, K.T., Lingaiah, H.B. 2020. Effect of silicon on incidence and severity of purple blotch disease (*Alternaria*

porri (Ellis) Cif.) in onion (*Allium cepa* L.). Int J Curr Microbiol App Sci. 9:429-439.

Kanto, T., Miyoshi, A., Maekawa, T.O.K., Aino, M. 2006. Suppressive effect of liquid potassium silicate on powdery mildew of strawberry in soil. J Gen Plant Pathol. 72:137-142.

López-Doncel, L.M., Viruega-Puente, J.R., Trapero-Casas, A. 2000. Respuesta del olivo a la inoculación con *Spilocaea oleagina*, agente del repilo. Bol Sanid Veg Plagas. 26:349-363.

Malhotra, C., Kapoor, R., Ganjewala, D. 2016. Alleviation of abiotic and biotic stresses in plants by silicon supplementation. Sci Agri. 13:59-73.

Moral, J., Alsalimiya, M., Roca, L.F., Díez, C.M., León, L., De la Rosa, R., Barranco, D., Rallo, L. 2015. Relative susceptibility of new olive cultivars to *Spilocaea oleagina*, *Colletotrichum acutatum*, and *Pseudocercospora cladosporioides*. Plant Dis. 99:58-64.

Pozo, J., Urrestarazu, M., Morales, I., Sánchez, J., Santos, M., Dianez, F. 2015. Effects of silicon in the nutrient solution for three horticultural plant families on the vegetative growth, cuticle, and protection against *Botrytis cinera*. HortScience. 50:1447-1452.

Pozza, A.A.A., Alves, E., Pozza, E.A., De Carvalho, J.G., Montanari, M., Guimarães, P.T.G., Santos, D.M. 2004. Effect of silicon on the control of brown eye spot in three coffee cultivars. Fitopatol Bras. 29:185-188.

Roca, L.F., Moral, J., Viruega, J.R., Oliveira, A.A.R. Trapero, A. 2007. Cooper fungicides in the control of olive diseases. Olea. 26:48-50.

Roca, L.F., Beltrán, J.A., Pericas, R., Trapero, A. 2012. Estrategias de reducción de cobre para el control del repilo del olivo. Vida Rural. 341:36-40.

Roca, L.F., Viruega, J.R., Avila, A., Moral, J., Marchal, F., Romero, J., Agustí, C, Trapero, A. 2017. El cobre: Materia activa básica en el control de las enfermedades del olivo. 14º Symposium Sanidad Vegetal. Sevilla.

Rodrigues, F.A., McNally, D.J., Datnoff, L.E., Jones, J.B., Labbé, C., Benhamou, N., Menzies, J.G., Bélanger, R.R. 2004. Silicon enhances the accumulation of diterpenoid phytoalexins in rice: a potential mechanism for blast resistance. *Biochem Cell Biol.* 94:177-183.

Rodrigues, F.A., Dallagnol, L.J., Duarte, H.S.S., Datnoff, L.E. 2015. Silicon control of foliar diseases in monocots and dicots, p. 67-108. En: Rodrigues, F.A and Datnoff, L.E. *Silicon and plant diseases*. Ed 1. Springer, Switzerland.

Romero, J., Roca, L.F., Moral J., Rossi, V., Trapero, A. 2017. Modelización de enfermedades del olivar: Herramienta de toma de decisiones “repilos”. 14º Symposium Sanidad Vegetal. Sevilla.

Rossmann, A.R., Crous, P.W., Hyde, K.D., Hawksworth, D.L., Aptroot, A., Bezerra, J.L., Bhat, J.D., Boehm, E., Braun, U., Boonmee, S., Camporesi, E., Chomnunti, P., Dai, D.Q., D'souza, M.J., Dissanayake, A., Jones, E.B.G., Groenewald, J.Z., Hernández-Restrepo, M., Hongsanan, S., Jaklitsch, W.M., Jayawardena, R., Jing, L.W., Kirk, P.M., Lawrey, J.D., Mapook, A., McKenzie, E.H., Monkai, J., Phillips, A.J.L., Phookamsak, R., Raja, H.A., Seifert, K.A., Senanayake, I., Slippers, B., Suetrong, S., Tanaka, K., Taylor, J.E., Thambugala, K.M., Tian, Q., Tibpromma, S., Wanasinghe, D.N., Wijayawardene, N.N., Wikee, S., Woudenberg, J.H.C., Wu, H.X., Yan, J., Yang, T., Zhang, Y. 2015. Recommended names for pleomorphic genera in Dothideomycetes. *IMA Fungus.* 6:507-523.

Sun, W., Zhang, J., Fan, Q., Xue, G., Li, Z., Liang, Y. 2010. Silicon-enhanced resistance to rice blast is attributed to silicon-mediated defense resistance and its role as physical barrier. *Eur J Plant Pathol.* 128:39-49.

Trapero, A., Roca, L.F., Moral, J. 2009. Perspectivas futuras del control químico de las enfermedades del olivo. *Phytoma*. 212:80-82.

Trapero, A., Viruega, J.R., López-Doncel, L.M., Segura, R., Alsalimiya, M., Moral, J., Roca, L.F. 2010. Repilo del Olivo, p. 267-281. En: Jiménez-Díaz, R.M. y Seguí, E.M. Enfermedades de las plantas causadas por hongos y oomicetos: naturaleza y control integrado. Ed 1. Phytoma-España, València.

Trapero, A., López-Escudero, F.J., Blanco, M.A. 2017. Enfermedades, p. 735-793. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. El Cultivo del Olivo. Ed 7. Mundi-Prensa, Madrid.

Viruega, J.R., Moral, J., Roca, L.F., Navarro, N., Trapero-Casas, A. 2013. *Spilocaea oleagina* in olive groves of southern Spain: survival, inoculum, production and dispersal. *Plant Dis*. 97:1549-1556.

Wang, M., Gao, L., Dong, S., Sun, Y., Shen, Q., Guo, S. 2017. Role of silicon on plantpathogen interactions. *Front Plant Sci*. 8:1-14.

Zarco, A., Viruega, J.R., Roca, L.F., Trapero, A. 2007. Detección de las infecciones latentes de *Spilocaea oleagina* en hojas de olivo. *Bol Sanid Veg Plagas*. 33:235-248.

**6. Efecto de la aplicación de
silicio en el control de la
antracnosis del olivo causada por
Colletotrichum spp.**

6.1. Introducción

La Antracnosis del olivo, también conocida como ´aceituna jabonosa`, lepra o ´momificado`, es causada por los hongos *Colletotrichum acutatum* y *Colletotrichum gloeosporioides* (Moral et al. 2014). El principal efecto sobre el olivo es la podredumbre de las aceitunas, asociada con una notable pérdida de peso y su caída prematura, lo que origina aceites de elevada acidez y muy baja calidad. La aplicación de fungicidas cúpricos es uno de los métodos de control más eficaces contra la enfermedad (Trapero et al. 2017), sin embargo los tratamientos cúpricos pueden ocasionar contaminación ambiental, aparte de toxicidad a los olivares, y el desarrollo de resistencia del patógeno (Roca et al. 2010), por lo que es necesario la búsqueda de métodos alternativos para el control de esta enfermedad. La aplicación de enmiendas de Si en las plantas puede resultar en un decrecimiento de la enfermedad actuando simultáneamente de manera respetuosa con el medio ambiente.

Según Weerahewa y Somapala (2016), el Si desempeña un control eficiente en la supresión de enfermedades pre y poscosecha de frutales y hortalizas, sobretodo en aquellas pertenecientes a la familia Cucurbitaceae. Se ha propuesto que los niveles de Si en la planta aumentan las funciones de protección a nivel mecánico y bioquímico: favorece la rigidez de la pared celular de frutos o el incremento de la síntesis de compuestos defensivos de plantas, como compuestos fenólicos, fitoalexinas y enzimas de defensa.

Por todo lo antes mencionado, el objetivo de este ensayo fue evaluar los posibles efectos de la aplicación de Si en la incidencia de *Colletotrichum spp* en el olivo.

6.2. Material y métodos

6.2.1. Ubicación y diseño experimental

La primera parte del ensayo se llevó a cabo durante el ciclo de verano en el campo experimental del Campus de Rabanales de la Universidad de Córdoba (UCO), en árboles que tenían 6 años de edad y estaban dispuestos en un marco de plantación 2.5 x 1.5 m de distancia. Se utilizó un diseño experimental en bloques al azar con tres tratamientos: 1) Control; 2) 0.05% de Actisil[®] (equivalente a 2.5 mg L⁻¹ de Si) a través del agua de riego; y 3) 0.1% de Actisil[®] vía foliar (equivalente a 5 mg L⁻¹ de Si), que se aplicaron en las variedades 'Arbequina' y 'Picual', con cuatro bloques y tres árboles por unidad experimental. El tratamiento con Si a través del agua de riego se hizo por medio de un sistema de goteo automatizado con un tiempo de riego de 2 horas/día. Los tratamientos foliares se realizaron cada 15 días con la ayuda de una mochila manual. Las plantas control se regaron solo con agua utilizando el mismo sistema de riego por goteo.

6.2.2. Medidas realizadas

Para la realización del análisis foliar de Si, mensualmente se tomaban hojas de cada parcela elemental a primera hora de la mañana, en brotes del año elegidos al azar, en todas las orientaciones del árbol y a una altura aproximada de 1.5 m. Eran hojas sanas, totalmente expandidas, con peciolo y tomadas de una posición media en el brote, cuarto o quinto nudo a partir del ápice. Las hojas se introducían en sobres de papel identificados con el bloque y el tratamiento correspondiente. Posteriormente se lavaban suavemente bajo agua del grifo, se secaban con papel de filtro, se introducían en una estufa a

70 °C durante 72 horas, y una vez secas, se trituraban finamente con un molinillo IKA® A10 basic. El análisis de Si realizado se basó en el método de digestión acida en microondas y cuantificación por absorción atómica (Kleiber et al. 2015).

6.2.3. Inoculación e incubación del patógeno

Los tratamientos finalizaron pasadas 12 semanas, cuando comenzó la campaña de recolección del olivar. En ese momento se recolectaron 20 aceitunas en el estadio 3 de madurez por cada tratamiento y bloque del ensayo, se introdujeron en bolsas plásticas debidamente identificadas y se trasladaron al laboratorio de Patología Agroforestal del Departamento de Agronomía de la UCO, donde se realizó la segunda parte del ensayo que consistió en la inoculación e incubación de esporas del aislado de *Colletotrichum spp.* Para eso las aceitunas fueron lavadas bajo agua corriente, secadas con papel y dispuestas en recipientes de plástico que contenían una rejilla también plástica sobre la cual se colocó un papel absorbente que comunicaba con una capa de agua que cubría el fondo del recipiente (Fig. 9).



Fig. 9. Recipiente plástico con rejilla y papel absorbente por la cual se dispusieron los frutos de olivos.

Posteriormente, las aceitunas fueron inoculadas con una suspensión de de 10^5 conidias por mL del patógeno *C. acutatum* mediante pulverización e incubadas en cámara húmeda a 22 ± 2 °C.

Las evaluaciones se realizaron durante cinco semanas consecutivas tras la inoculación. Para cada aceituna se determinó los síntomas mediante una escala de 0-5, en función del porcentaje de fruto afectado, donde: 0= sin síntomas, 1 = 1-25% superficie de la aceituna afectada, 2 = 26-50%, 3 = 51-75%, 4 = 76-100% y 5 = 100% aceituna con podredumbre jabonosa. Tras las evaluaciones semanales de los síntomas en aceitunas, se calculó el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE) mediante la siguiente fórmula (Moral et al. 2008):

$$ABCPE = \sum_{i=1}^n [(I_{i+1} + I_i)/2](t_{i+1} - t_1)$$

Dónde: I = proporción del tejido afectado en la observación (%), $t_{i+1} - t_1$ = tiempo en días entre dos lecturas, n= número total de observaciones.

6.2.4 Análisis estadístico

Los datos se analizaron estadísticamente empleando el programa estadístico Statistix 10 (Analytical Software, Tallahassee, FL).

6.3. Resultados

En la Figura 10 se muestra la concentración de Si en las hojas de las dos variedades estudiadas a lo largo del tiempo. En ambos casos, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en este parámetro.

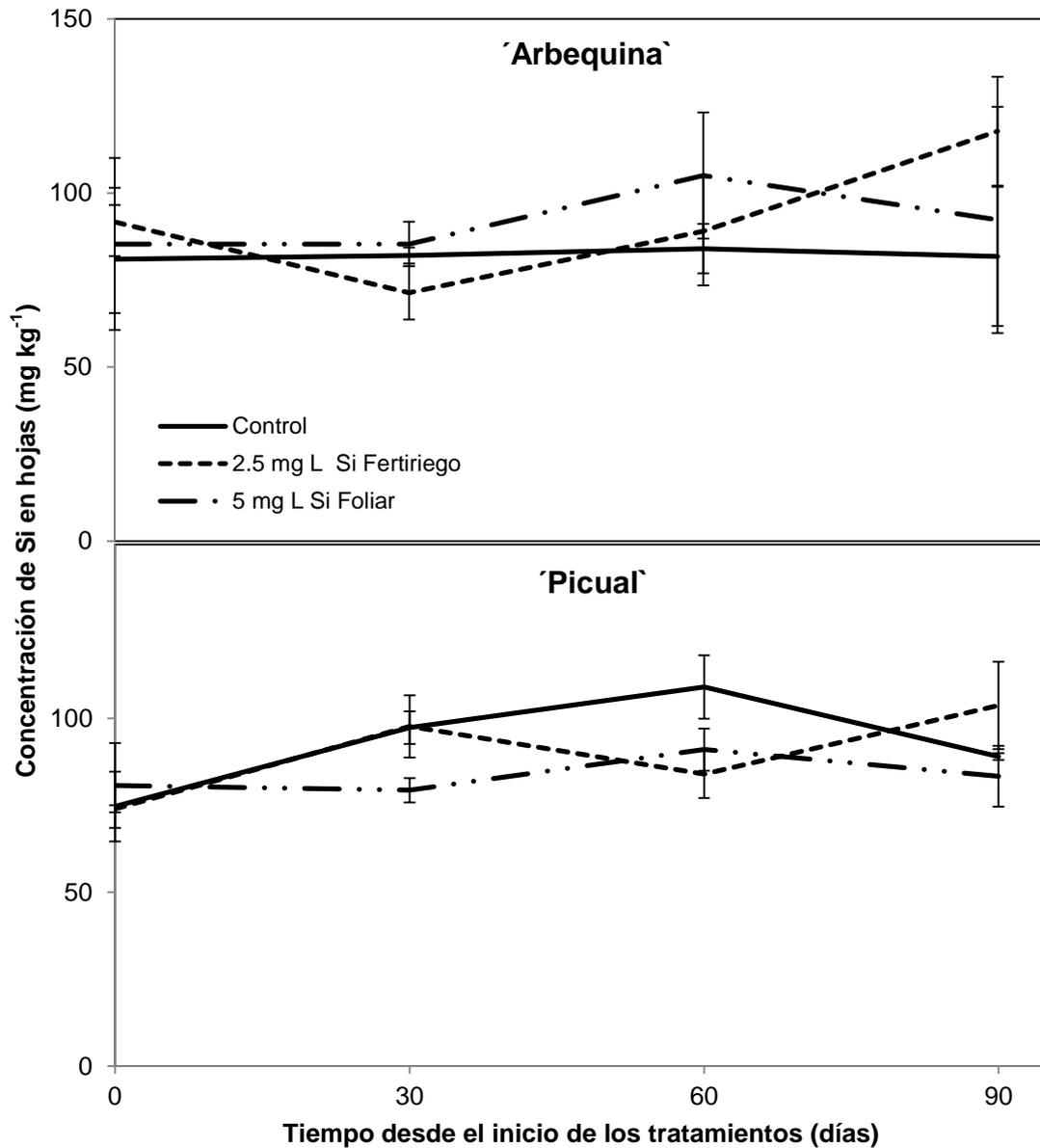


Fig. 10. Evolución de la concentración de Si en las hojas en respuesta a la aplicación de Si vía foliar y fertirriego en 'Arbequina' y 'Picual'. Las barras indican el error estándar de la media.

En relación a la variable ABCPE tampoco se observaron diferencias significativas entre tratamientos en ninguno de los cultivares (Tabla 15). El uso de Si en las concentraciones estudiadas no se mostró eficiente para el control de la antracnosis del olivo.

Tabla 15. Efecto del Si aplicado vía foliar y fertirriego en el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE) de la Antracnosis causada por *Colletotrichum acutatum* en aceitunas de 'Arbequina' y 'Picual'.

Tratamientos	ABCPE (%) ¹	
	'Arbequina'	'Picual'
Control	72.1 a	80.8 a
2.5 mg L ⁻¹ Si fertirriego	82.8 a	83.5 a
5 mg L ⁻¹ Si foliar	82.8 a	76.7 a
CV(%)²	10.9	9.7

¹Área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE) calculado con siguiente fórmula: $ABCPE = \sum_{i=1}^n [(I_{i+1} + I_i)/2](t_{i+1} - t_1)$; Donde I = proporción del tejido afectado en la observación (%), $t_{i+1} - t_1$ = tiempo en días entre dos lecturas, n= número total de observaciones

²Coefficiente de variación

6.4. Discusión

Las concentraciones de Si en hojas no difirieron entre los tratamientos aplicados en ninguno de los cultivares, lo que no coincide con los resultados observados en el capítulo 4 de la presente tesis ya que al aumentar la cantidad aplicada de Si en las plantas la concentración de éste elemento en hojas aumentó. Sin embargo, es importante destacar que estos resultados se obtuvieron en plántones de olivo en condiciones de umbráculo, lo cual difiere a las condiciones de cultivo del presente ensayo. En contrapartida, en un ensayo con plantas de mango, establecidas en campo, se incorporaron al suelo 0, 400, 800, 1.600 y 3.200 kg ha⁻¹ de un compuesto comercial que contenía una mezcla de Ca₂SiO₄ y K₂SiO₃, encontrándose un aumento del 33,5% en la concentración foliar de Si en la media de los tratamientos donde hubo aportación del elemento cuando se comparó con el 2,3% de las plantas control

(Costa et al. 2015). Por lo que se supone que en este estudio factores combinados en relación a planta/ambiente en el campo pueden haber afectado a la acumulación de Si en las plantas.

El uso de Si en las dosis utilizadas en este ensayo, no influyó en la tolerancia de los frutos de olivo frente al ataque de *Colletotrichum spp.* Resultados que no coinciden con los encontrados por otros autores en estudios similares. Según Anderson et al. (2005) incrementos de Si del orden de 1.000 y 2.000 ppm aplicados a través de inyecciones directamente al tronco en árboles de aguacate establecidos en campo redujeron significativamente la incidencia del *C. gloeosporioides* en los frutos una vez cosechados. Una tendencia análoga se ha observado en el cultivo del tomate, donde plantas establecidas en ambiente controlado y suministradas semanalmente con 50 y 100 mg L⁻¹ de Na₂SiO₃ a través del agua de riego presentaron una disminución significativa en el desarrollo de la antracnosis en sus frutos (David and Weerahewa, 2012). Asimismo Jayawardana et al. (2014) investigaron la incidencia de antracnosis en frutos de pimiento (*Capsicum annuum* L) de plantas cultivadas en sistema hidropónico, donde el Si se aplicó en la forma de K₂Si₂O₅ (75 mg L⁻¹) vía foliar y a través del agua de riego. Los resultados indicaron que la aplicación de Si en ambas formas disminuyó el área afectada por las lesiones de antracnosis, siendo la aplicación a través del agua de riego más efectiva que la foliar, observándose en este sentido una disminución del 67 y 39%, respectivamente. Estos mismos autores en un ensayo posterior con la misma especie y metodología de cultivo, aplicaron vía fertiriego la misma fuente de Si en distintas dosis 50, 75 y 100 mg L⁻¹ observando resultados similares. En este caso las concentraciones de Si más altas, 75 y 100 mg L⁻¹ fueron más efectivas

para el control de la enfermedad, lo cual fue atribuido a cambios histoquímicas encontrados en la pared celular de los frutos, representados por un incremento de compuestos fenólicos y mayor grosor de la cutícula probablemente debido a la deposición del Si (Jayawardana et al. 2015).

Comparando los trabajos anteriormente citados, se observa que el control de la antracnosis fue logrado en concentraciones mucho más altas de la utilizada en nuestro estudio. Esto indica que, probablemente, las concentraciones de Si elegidas no fueron suficientes para lograr el control de la enfermedad. Al respecto, una cuantificación de Si en los tejidos del fruto hubiera sido un mejor indicador para confirmar la hipótesis, ya que se podría conocer si el Si fue redistribuido de manera significativa hacia los frutos. Por lo tanto, se debería aumentar las concentraciones de Si en ensayos futuros con el propósito de confirmar o no la hipótesis de que el uso Si puede reducir la antracnosis en el olivo.

6.5. Referencias bibliográficas

Anderson, J.M., Pegg, K.G., Dann, E.K., Cooke, A.W., Smith, L.A., Willingham, S.L., Giblin, F.R., Dean, J.R., Coates, L.M. 2005. New strategies for the integrated control of avocado fruit diseases. New Zealand and Australia Avocado Grower's Conference. Tauranga.

Costa, I.J.S., Pereira, M.C.T., Mizobutsi, G.P., Maia, V.M., Silva, J.F., Oliveira, J.A.A., Oliveira, M.B., Souza, V.N.R., Nietzsche, S., Santos, E.F., Korndorfer, G.H. 2015. Influence of silicon fertilization on 'Palmer' mango tree cultivation. X International Mango Symposium. Santo Domingo.

David, D and Weerahewa, H.L.D. 2012. Silicon suppresses anthracnose diseases in tomato (*Lycopersicon esculentum*) by enhancing disease resistance. Annual Academic Sessions. Sri Lanka.

Jayawardana, H.A.R.K., Weerahewa, H.L.D., Saparamadu, M.D.J.S. 2014. Effect of root or foliar application of soluble silicon on plant growth, fruit quality and anthracnose development of capsicum. J Sustain Trop Agric. Res. 26:74-81.

Jayawardana, H.A.R.K., Weerahewa, H.L.D., Saparamadu, M.D.J.S. 2015. Enhanced resistance to anthracnose disease in chili pepper (*Capsicum annuum* L.) by amendment of the nutrient solution with silicon. J Horticult Sci Biotechnol. 90:557-562.

Kleiber, T., M. Calomme, y K. Borowiak. 2015. The effect of choline-stabilized orthosilicic acid on microelements and silicon concentration, photosynthesis activity and yield of tomato grown under Mn stress. Plant Physiol. Biochem. 96: 180-88.

Moral, J., Bouhmidi, K., Trapero, A. 2008. Influence of fruit maturity, cultivar susceptibility, and inoculation method on infection of olive fruit by *Colletotrichum acutatum*. Plant Dis. 92:1421-1426.

Moral, J., Xavier, C., Roca, L.F., Romero, J., Moreda, W., Trapero, A. 2014. La Antracnosis del olivo y su efecto en la calidad del aceite. Grasas y aceites. 65:1-16.

Roca, L.F., Viruega, J.R., López-Doncel, L.M., Moral, J., Trapero, A. 2010. Métodos culturales, químicos y biológicos de control del repilo. Vida Rural. 304:38-42.

Trapero, A., López-Escudero, F.J., Blanco, M.A. 2017. Enfermedades, p. 735-793. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. El Cultivo del Olivo. Ed 7. Mundi-Prensa, Madrid.

Weerahewa, D y Somapala, K. 2016. Role of Silicon on enhancing disease resistance in tropical fruits and vegetables: a review. OUSL Journal. 11:35-162.

7. Efecto de la aplicación de silicio sobre la verticilosis del olivo

7.1. Introducción

La verticilosis es una enfermedad que afecta a muchos cultivos, entre ellos al olivo, y está producida por el hongo de suelo *Verticillium dahliae* Kleb. En las condiciones climáticas del Valle del Guadalquivir se han descrito dos tipos de síndromes inducidos por infecciones de *V. dahliae*, la 'Apoplejía' y el 'Decaimiento lento' (López-Escudero and Mercado-Blanco, 2011). La apoplejía consiste en una muerte rápida de las ramas o de la planta completa. Este síndrome generalmente se produce durante el otoño y el principio de la primavera, se manifiesta inicialmente por la pérdida del color verde intenso de las hojas, que comienza en los extremos de las ramas, alcanzando finalmente un color marrón pajizo a la vez que se abarquillan, permaneciendo las hojas adheridas a las ramas. El decaimiento lento aparece principalmente en primavera y se caracteriza por la necrosis de las inflorescencias y la defoliación en verde, que en ocasiones es muy intensa, y en el otoño, por la necrosis y el momificado de los frutos. En ambos casos, las flores o frutos en crecimiento quedan momificados en el árbol. Además, las hojas de los brotes adquieren un color verde mate y se desprenden. Ocasionalmente, ambos síndromes pueden aparecer en el mismo árbol y afectar parcial o totalmente a la planta (López-Escudero and Mercado-Blanco, 2011).

La verticilosis del olivo (VO) es una de las enfermedades del olivo más graves y difíciles de combatir. De hecho, no existe ningún método de control eficaz cuando alguno de ellos se aplica de forma individual, principalmente por la elevada supervivencia y prolongada permanencia del patógeno en el suelo, el amplio rango de huéspedes al que puede infectar y la falta de efectividad de los fungicidas, debido a su bajo alcance por la ubicación del patógeno en el

xilema. De esta forma, se aconseja la aplicación de métodos integrados de control de la enfermedad (López-Escudero and Mercado-Blanco, 2011; Jiménez-Díaz et al. 2012).

El estado nutricional de la planta también está relacionado con la resistencia o susceptibilidad a este patógeno, ya sea el huésped herbáceo o leñoso (Pegg and Brady, 2002; Datnoff and Rodrigues, 2015). Algunos autores consideran que el Si podría contribuir significativamente a reducir la susceptibilidad a enfermedades causadas por hongos de suelo en algunos cultivos de importancia económica (Fortunato et al. 2015; Pozza et al. 2015), como *Fusarium oxysporum* en plátano y tomate (Fortunato et al. 2014; García-Ramos et al. 2018) o *Phytophthora cinnamomi* en Castaño (Carneiro-Carvalho et al. 2017).

Teniendo en cuenta que el uso de Si ha logrado la reducción de la incidencia de algunas de las enfermedades causadas por hongos de suelo, en el siguiente experimento se propuso evaluar el efecto del Si sobre el desarrollo de la verticilosis del olivo.

7.2. Material y métodos

7.2.1. Localización de los experimentos, material vegetal, condiciones de cultivo, inoculación y diseño experimental

Se realizaron dos experimentos en las mismas condiciones de umbráculo mencionadas en el capítulo 4. Para ello, plantas de olivo de las variedades 'Arbequina', 'Frantoio' y 'Picual', de aproximadamente un año de edad y tamaño de 40-50 cm, procedentes de un vivero comercial, fueron trasladadas al umbráculo y trasplantadas a macetas de 1 L de capacidad, que

contenían un sustrato comercial compuesto por una mezcla de arena lavada y turba, en la relación 2:1. Pasado un periodo de aclimatación de un mes se iniciaron los tratamientos.

El primer ensayo, de carácter preliminar, se realizó utilizando olivos de las variedades 'Arbequina' y 'Picual', a los que se aplicaron diferentes concentraciones de Actisil[®], vía foliar (0, 0.05, 0.1 y 0.2% (v/v)) y a través del agua de riego (0, 0.025, 0.5 y 0.1% (v/v)), equivalentes a 0, 2.5, 5 y 10 y a 0, 1.25, 2.5 y 5 mg L⁻¹ de Si, respectivamente. Se dispusieron según un diseño experimental en bloques completamente al azar con tres repeticiones por tratamiento. Las aplicaciones foliares se realizaron una vez a la semana (aproximadamente 50 ml de solución por maceta), mientras que los fertirriegos se realizaron tres veces por semana (100 ml de solución por maceta). Una vez al mes, para evitar deficiencias nutricionales, todas las plantas se regaron individualmente con una solución nutritiva diluida en la que se añadían 2 g L⁻¹ del fertilizante Hakaphos[®] Verde 15-10-15 (Compo), cuya composición está descrita en el apartado 4.2.1 en una cantidad aproximada de 100 ml por maceta.

Las plantas permanecieron bajo condiciones de umbráculo durante 20 semanas, entre los meses de julio a diciembre, momento en el que fueron trasladadas al laboratorio de Patología Agroforestal donde se llevó a cabo la inoculación del patógeno. El inóculo consistió en un aislado defoliante del patógeno *V. dahliae*, aislado V117 de la colección del laboratorio del Grupo de patología Agroforestal (Blanco-López et al. 1984), obtenido de su cultivo en un medio de agar patata dextrosa (APD), que fueron mezcladas en agua estéril a una concentración de 10⁷ conidias por ml y agitadas en la oscuridad durante

una semana. Para la inoculación, las plantas se extrajeron de las macetas y sus raíces se lavaron con agua del grifo hasta eliminar la mayor cantidad de sustrato posible. A continuación, las raíces desnudas fueron sumergidas en la masa fluida de micelio y conidias provenientes del batido (García-Ruiz et al. 2014). Tras impregnar toda la raíz con el inóculo durante 10 minutos, las plantas se trasplantaron individualmente a macetas de 1 L de capacidad, que contenían un sustrato comercial estéril y se trasladaron a una cámara de crecimiento con fotoperiodo de 12 horas de luz, humedad relativa entre el 37-100% y 22 °C de temperatura. La disposición de las plantas en las bancadas siguió el mismo diseño experimental adoptado al principio del experimento, en bloques completamente al azar con tres repeticiones. Las aplicaciones de los tratamientos con Si continuaron hasta la aparición de los primeros síntomas de verticilosis.

De acuerdo con los resultados encontrados en el Experimento I, se estableció un segundo ensayo (Experimento II) en la misma época del año que el anterior, pero con modificaciones en el número de repeticiones, variedades y concentraciones de Si. En este ensayo se utilizaron plantas de las variedades 'Arbequina' y 'Picual', además de 'Frantoio' que se utilizó como variedad de referencia, ya que es considerada como resistente a la verticilosis (López-Escudero et al. 2004). Se aplicaron cuatro concentraciones de Actisil® (0, 0.1, 0.2 y 0.4% (v/v)) equivalente a 0, 5, 10 y 20 mg L⁻¹ de Si a través del agua de riego. El diseño experimental fue en bloques completamente al azar con 8 repeticiones. Las aplicaciones de Si se realizaron tres veces a la semana con aproximadamente 100 ml de solución por maceta. La fertilización de las plantas

se realizó mensualmente siguiendo las mismas pautas que en el ensayo anterior.

Tras pasados 20 semanas en condiciones de umbráculo, las plantas fueron trasladadas a una cámara de crecimiento con una humedad relativa alrededor del 70%, una temperatura día/noche de 25/20 °C y un fotoperiodo de 12 horas de luz. A diferencia del ensayo anterior, la inoculación del patógeno no se hizo sobre la raíz desnuda, sino por el riego del sistema radical intacto con aproximadamente 600 ml por maceta, de una suspensión de la masa fluida de micelio y conidias de un aislado defoliante del patógeno *V. dahliae* obtenidas de forma similar a la descrita en el Experimento I (Blanco-López et al. 1984). Transcurridos 15 días de la inoculación, se volvieron a aplicar los tratamientos con Si en las plantas hasta que aparecieron los primeros síntomas de la enfermedad.

7.2.2. Evaluación de la enfermedad

La severidad de los síntomas se evaluó semanalmente en plantas individuales de acuerdo con López-Escudero et al. (2004), mediante una escala de 0-4, según el porcentaje de parte aérea afectada por síntomas de clorosis, necrosis y defoliación, donde: 0= planta sin síntomas; 1 = planta afectada entre 1-33%; 2 = 34-66%; 3 = 67-99%; 4 = planta muerta. Al finalizar las evaluaciones se estimó el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPEP) (Campbell and Madden, 1990), de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$ABCPEP = [t/2 * (S_2 + 2*S_3 + \dots + 2S_{i-1} + S_i) / 4*n] * 100$$

Dónde: t = tiempo en días entre dos lecturas, Si = severidad media final, 4 = clasificación máxima de la enfermedad y n = número de lecturas.

7.2.3. Análisis estadístico

Se realizó la separación de medias entre tratamientos mediante el contraste polinómico cuando se observó un valor de F significativo en el análisis de varianza. A tal fin se empleó el programa estadístico Statistix 10 (Analytical Software, Tallahassee, FL).

7.3. Resultados

En la Tabla 16, se detallan los valores correspondientes al ABCPEP del Experimento I, donde el análisis de varianza determinó que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos de Si aplicados, bien a través del agua de riego o por vía foliar, en ningunas de las variedades, siendo el ABCPEP superior al 70%, con la excepción de algunos tratamientos en 'Arbequina'.

Tabla 16. Efecto de la aplicación de Si, vía foliar y fertirriego, en el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE) en 'Arbequina' y 'Picual'. (Ensayo 1).

Si foliar (mg L ⁻¹)	ABCPEP (%) ¹		Si fertirriego (mg L ⁻¹)	ABCPEP (%) ¹	
	'Arbequina'	'Picual'		'Arbequina'	'Picual'
0	90.1	79.5	0	65.4	70.8
2.5	83.0	71.7	1.25	71.2	80.6
5	87.5	83.2	2.5	52.0	78.1
10	79.9	78.9	5	43.8	78.3
Significación²	NS	NS	Significación²	NS	NS
C.V (%)³	4.4	9.5	C.V (%)³	4.8	11.6

¹ Área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPEP) calculado con siguiente formula: $ABCPEP = [t/2 * (S_2 + 2*S_3 + \dots + 2S_{i-1} + S_i) / 4*n]*100$; Donde t = tiempo en días entre dos lecturas, Si = severidad media final, 4 = clasificación máxima de la enfermedad y n = número de lecturas

² NS= No significativo.

³ Coeficiente de variación

Los primeros síntomas de la enfermedad se observaron a la vez en las dos variedades 4 semanas después de la inoculación, que consistieron en clorosis ligeras seguidas de defoliación severa, estos aumentaron con el paso

del tiempo hasta llegar a producirse la muerte de la mayoría de las plantas, tras un periodo de 6 semanas de evaluación.

En el Experimento II se observó un retraso en la aparición y desarrollo de los síntomas característicos de la verticilosis. Según López-Escudero et al. (2004), los primeros síntomas en olivo después de la inoculación en cámara de ambiente controlado con un aislado defoliante, suelen iniciarse 4 o 5 semanas después de la inoculación. Por lo tanto, hubo la necesidad de realizar una nueva inoculación del patógeno siguiendo el mismo procedimiento adoptado en el mismo Experimento. Pasadas 4 semanas desde la nueva inoculación, aparecieron los primeros síntomas en las plantas, que se manifestaron de manera lenta y progresiva, mostrando los resultados estadísticos diferencias significativas entre los tratamientos y las variedades estudiadas (Tabla 17).

Tabla 17. Efecto de la aplicación de Si a través del agua de riego sobre el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPEP) en 'Arbequina', 'Frantoio' y 'Picual'. (Ensayo 2).

Si (mg L ⁻¹)	ABCPEP (%) ¹		
	'Arbequina'	'Frantoio'	'Picual'
0	11.7	11.2	60.4
5	10.8	15.7	77.5
10	38.0	24.9	89.2
20	53.1	70.2	78.4
Significación ²	L***	L*** Q*	L* Q*
CV(%) ³	55.7	53.4	17.2

¹ Área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPEP) calculado con siguiente fórmula: $ABCPEP = [t/2 * (S_2 + 2*S_3 + \dots + 2S_{i-1} + S_i) / 4*n] * 100$; Donde t = tiempo en días entre dos lecturas, Si = severidad media final, 4 = clasificación máxima de la enfermedad y n = número de lecturas

² L= Lineal; Q=Cuadrática; *P≤0.05; ***P≤0.001

³ Coeficiente de variación

En todas las variedades se ha observado una respuesta lineal negativa del ABCPEP a la aplicación de Si, aunque también cuadrática en 'Frantoio' y 'Picual'. Las variedades 'Arbequina' y 'Frantoio' mostraron una tendencia de

mayor resistencia a la enfermedad, ya que en números el ABCPEP mostró valores inferiores, mientras que 'Picual' fue más susceptible (Tabla 17).

7.4. Discusión

En el Experimento I, ninguna de las concentraciones estudiadas y formas de aplicación de Si fueron efectivas en la tolerancia del olivo a la verticilosis. Se presumió que debido al número bajo de repeticiones y concentraciones de Si utilizadas no se manifestaron efectos satisfactorios. Por lo cual en un segundo experimento realizado se propuso un ensayo con mayor número de variedades, repeticiones y mayores concentraciones de Si aplicadas exclusivamente a través del agua de riego, ya que la forma de aplicación del elemento pareció no influir en los resultados. Sin embargo, problemas con la metodología de inoculación aplicada produjeron retrasos en la manifestación de los síntomas de verticilosis, lo que probablemente permitió a las plantas desarrollar mecanismos de resistencia suficientes y no atribuidos al uso del Si para frenar la colonización del patógeno (García-Ruiz et al. 2014), mostrando así valores de ABCPEP inferiores y baja mortalidad de plantas. De hecho, 'Frantoio' y 'Arbequina', variedades consideradas resistentes y de resistencia moderada, respectivamente (Trapero et al. 2017), fueron las que presentaron valores más bajos de ABCPEP. En ellas los síntomas típicos de la verticilosis como la clorosis y defoliación fueron más ligeros y no causaron la muerte de plantas. De todas formas, la aplicación del Si produjo un efecto contrario al que cabría esperar, donde se observó un aumento del ABCPEP a medida que se aumentaba el suministro de Si en las plantas.

Los resultados encontrados en el presente estudio están en desacuerdo con los aportados en la bibliografía referente al efecto del Si sobre la infección de plantas por patógenos de suelo. Bekker et al. (2006), encontraron que el Si fue eficaz suprimiendo los síntomas causados por *Phytophthora cinnamomi*, agente causante de la pudrición de la raíz en aguacate, aplicado en diferentes formas, a través del agua de riego (añadiendo 0.5 ml L^{-1} de K_2HPO_4) e inyectando directamente al tronco una solución de Si soluble (20 ml L^{-1}) en árboles de unos 13 años de edad. En el cultivo de tomate, Huang et al. (2011) encontraron que el aumento de la concentración de Si en las raíces y la parte aérea de las plantas, debido al fertirriego con 100 mg L^{-1} de Si en forma de Na_2SiO_3 , contribuyó a reducir la severidad del agente patógeno *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* causante de la enfermedad fusariosis del cuello y raíces del tomate. En el cultivo de plátano se alcanzaron reducciones significativas de *Fusarium Wilt*, causante de la pudrición de las raíces, con el uso de 0.39 g L^{-1} de Si aplicado vía fertirriego en plántones del cultivo (Fortunato et al. 2012a). En una segunda investigación similar a la primera, los mismos autores lograron nuevamente la reducción significativa de los síntomas de la enfermedad, efecto que fue atribuido a la mayor actividad de las enzimas PAL, POX, GLU y CHI (Fortunato et al. 2012b). En una investigación reciente, con dos cultivares de pimienta negra (*Piper nigrum*), uno resistente y otro susceptible a *Fusarium solani*, que fueron regados con una solución acuosa que contenía 1 g L^{-1} de Ca_2SiO_4 15 y 30 días antes de la inoculación del hongo de suelo, se observó una reducción significativa del ABCPEP en 58 y 33%, respectivamente (D'addazio et al. 2020). Además, en el trabajo fue posible demostrar que las limitaciones fotosintéticas, como el daño estructural en los

cloroplastos, ocasionadas por el ataque del patógeno, fueron significativamente reducidas cuando se aplicó el tratamiento del Si, justificando así el efecto beneficioso encontrado en el estudio.

Los resultados de nuestra investigación no fueron suficientemente concluyentes. Es posible que las dosis de Si utilizadas pudieran haber sido bajas en comparación con los estudios mencionados anteriormente y por eso no se produjo el mismo efecto. Asimismo, los problemas encontrados con la metodología de inoculación en el segundo ensayo pueden también haber favorecido la ineficacia del Si en los resultados. Para confirmar la efectividad del uso de Si en el control de esta enfermedad en el olivo sería recomendable establecer nuevos experimentos con concentraciones más altas del elemento, y una metodología que garantice la eficiencia de inoculación del patógeno.

7.5. Referencias bibliográficas

Bekker, T.F., Kaiser, C., Labuschagne, N. 2006. Efficacy of water soluble silicon against *Phytophthora cinnamomi* root rot of avocado: A progress report. SAAGA. 29:58-62.

Blanco-López, M.A., Jiménez-Díaz, R.M., Caballero, J.M. 1984. Symptomatology, incidence and distribution of *Verticillium wilt* of olive trees in Andalucía. Phytopathol Mediterr. 23:1-8.

Campbell, C.L and Madden, L.V. 1990. Introduction to Plant Disease Epidemiology. John Wiley and Sons, New York.

Carneiro-Carvalho, A., Pereira, C., Marques, T., Martins, L., Pinto, T., Anjos, R., Pinto, T., Lousada, J., Gomes-Laranjo, J. 2017. Potential of silicon fertilization

in the resistance of chestnut plants to ink disease (*Phytophthora cinnamomi*). Int J Agric Environ. Biotechnol. 2:2740-2753.

D'addazio, V., Silva, J.V.G., Jardim, A.S., Longue, L.L., Santos, R.A.A., Fernandes, A.A., Silva, M.B., Silva, D.M., Santos, T.A., Schmidt, E.R., Pfenning, L.H., Falqueto, A.R. 2020. Silicon improves the photosynthetic performance of black pepper plants inoculated with *Fusarium solani* f. sp. piperis. Photosynthetica. 58:692-701.

Datnoff, L.E and Rodrigues, F.A. 2015. History of Silicon and Plant Disease, p. 1-5. En: Rodrigues, F.A and Datnoff, L.E. Silicon and plant diseases. Ed 1. Springer, Switzerland.

Fortunato, A.A., Rodrigues, F.A., Baroni, J.C.P., Soares, G.C.B., Rodriguez, M.A.D., Pereira, O.L. 2012a. Silicon suppresses *Fusarium Wilt* development in banana plants. J Phytopathol. 160:674-679.

Fortunato, A.A., Rodrigues, F.A., Nascimento, K.J.T. 2012b. Physiological and biochemical aspects of the resistance of banana plants to *Fusarium wilt* potentiated by silicon. Biochem Cell Biol. 102:957-966.

Fortunato, A.A., Silva, W.L., Rodrigues, F.A. 2014. Phenylpropanoid pathway is potentiated by silicon in the roots of banana plants during the infection process of *Fusarium oxysporum* f. sp. cubense. Biochem Cell Biol. 104:597-603.

Fortunato, A.A., Rodrigues, F.A., Datnoff, L.E. 2015. Silicon control of soil-borne and seed-borne diseases, p. 53-66. En: Rodrigues, F.A and Datnoff, L.E. Silicon and plant diseases. Ed 1. Springer, Switzerland.

García-Ramos, Y., Galindo-Tovar, M.E., Murguía-González, J.M., Landero-Torres, I., Leyva-Ovalle, O.R. 2018. Fertilización complementada con sílice en la resistencia del tomate a *Fusarium oxysporum* Schtdl. Agron Mesoam. 29:1-14.

García-Ruiz, G.M., Trapero, C., Del Río, C., López-Escudero, F.J., 2014. Evaluation of Spanish olive cultivars resistance to *Verticillium dahliae* under greenhouse conditions. *Phytoparasitica*. 42:205-212.

Huang, C.H., Roberts, P.D., Datnoff, L.E. 2011. Silicon suppresses *Fusarium Crown* and root rot of tomato. *J Phytopathol*. 159:546-554.

Jiménez-Díaz, R.M.; Cirulli, M.; Bubici, G.; Jiménez-Gasco, L.M.; Antoniou, P.P.; Tjamos, E.C. 2012. *Verticillium* wilt, a major threat to olive production: current status and future prospects for its management. *Plant Dis*. 96:304-329.

López-Escudero, F.J., Del Río, C., Caballero, J.M., Blanco-López, M.A. 2004. Evaluation of olive cultivars for resistance to *Verticillium dahliae*. *Eur J Plant Pathol*. 110:79-85.

López-Escudero, F.J and Mercado-Blanco, J. 2011. *Verticillium wilt* of olive: a case study to implement an integrated strategy to control a soil-borne pathogen. *Plant Soil*. 344:1-50.

Pegg, G.F and Brady, B.L. 2002. *Verticillium Wilts*. Eds. CABI. Wallingford, UK.

Pozza, E.A., Pozza, A.A.A., Botelho, D.M.S. 2015. Silicon in plant disease control. *Rev. Ceres*. 62:323-331.

Trapero, A., López-Escudero, F.J., Blanco, M.A. 2017. Enfermedades, p. 735-793. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. *El Cultivo del Olivo*. Ed 7. Mundi-Prensa, Madrid.

8. Efecto del silicio en olivos sometidos al estrés causado por la salinidad

8.1. Introducción

La salinidad, ya sea debido a la presencia de sales disueltas en el suelo o en el agua de riego, es uno de los estreses abióticos más comunes al que tiene que hacer frente el olivo (Melgar et al. 2009; Sanzani et al. 2012). Bajo esas condiciones, el agua del suelo se hace menos disponible para los cultivos produciéndose inicialmente una disminución del crecimiento seguida de una reducción de la conductividad estomática dando lugar a cambios en la tasa neta de la fotosíntesis. A largo plazo pueden producirse incluso cambios en la morfología de la hoja, como un aumento del grosor de la pared celular o cambios en las propiedades de la cutícula (Tattini et al. 1995; Gucci and Tattini, 1997). En general, los síntomas visuales más característicos asociados a la toxicidad salina en el olivo son la clorosis y las puntas de las hojas quemadas, la necrosis y el enrollamiento de las hojas, la marchitez de las flores, necrosis de la raíz y, en algunos casos, la defoliación. Las quemaduras en las puntas de las hojas tienden a aparecer primero en las hojas viejas, pero, de cualquier modo, antes de que se manifiesten estos síntomas visuales, el estrés ha inducido otros cambios fisiológicos en la planta (Benlloch et al. 1991; Tattini et al. 1992).

A pesar de que el olivo es una especie glicófita, es considerada como moderadamente tolerante a la salinidad, aunque su tolerancia es dependiente del cultivar, de manera que cultivares como 'Picual', 'Arbequina' y 'Frantoio', son consideradas tolerantes; 'Hojiblanca', 'Lechín de Granada' y 'Manzanilla de Sevilla', presentan una tolerancia media, mientras que las variedades sensibles están representadas por 'Pajarero', 'Leccino', 'Chetoui' y 'Cobrançosa' (Marín et al. 1995).

La tolerancia a la salinidad de los distintos cultivares de olivo está asociada, fundamentalmente, a mecanismos de exclusión y retención de iones potencialmente tóxicos como el Na^+ y el Cl^- a nivel de raíz, limitando por tanto su acumulación en los órganos aéreos (Benlloch et al. 1991; Tattini et al. 1994). El olivo es menos sensible al Cl^- que al Na^+ , especialmente con altas concentraciones de sal, de tal forma que su absorción y transporte a la parte aérea es menor que la del Na^+ ; de hecho, la mayoría de las investigaciones al respecto se centran en el efecto del Na^+ (Tattini et al. 1992). Otro mecanismo del olivo para hacer frente a la salinidad es el ajuste osmótico mediante la acumulación de compuestos orgánicos compatibles, como el manitol y la glucosa, que desempeñan un papel importante en la osmorregulación celular (Tattini et al. 1996; Gucci et al. 1997).

Por otro lado, surge la posibilidad de introducir el uso de Si en las pautas de fertilización del olivo como medida complementaria con gran potencial para aumentar su tolerancia a la salinidad. Se ha comprobado que la fertilización con este elemento mitiga los daños causados por el estrés salino en numerosos cultivos de gran importancia económica, principalmente en los cereales y las hortalizas (Liang et al. 2007), a través del aumento del intercambio gaseoso; el incremento de diferentes osmolitos como la prolina; la estimulación de la actividad de la ATPasa, aumentando así la absorción de K^+ en detrimento del Na^+ o bien la neutralización de las EROs debido al incremento de la actividad de las enzimas SOD, CAT, APX y GPX (Rizwan et al. 2015; Etesami and Jeong, 2018).

Aunque se conocen los efectos beneficiosos del Si frente a la salinidad en diversos cultivos, dicho efecto no se ha estudiado específicamente en el

olivo. Por ello, en este capítulo se ha planteado estudiar el efecto de la fertilización con Si aplicado a través del agua de riego sobre la tolerancia de plantas de olivo sometidas a estrés salino.

8.2 Material y métodos

8.2.1 Localización del ensayo, material vegetal, condiciones de cultivo y diseño experimental

Se llevaron a cabo dos experimentos en condiciones de umbráculo y de cámara de crecimiento, localizados en el Departamento de Agronomía de la Universidad de Córdoba, Campus de Rabanales. Para la realización de los ensayos se utilizaron plantas de tres variedades distintas de olivo procedentes de un vivero comercial, de un tamaño de 30-40 cm. Las plantas fueron trasplantadas a macetas de 1 L de capacidad con un sustrato compuesto de arena y turba (2:1) y aclimatadas durante 30 días antes del comienzo de los ensayos, según las condiciones ambientales donde se realizaron, como se comentará más adelante. Mientras tanto, las plantas fueron entutoradas y regadas con agua del grifo hasta su drenaje por los orificios de la maceta. 30 días después de su aclimatación, las plantas se seleccionaron en lotes homogéneos, y se comenzaba con la aplicación de los tratamientos salinos y de Si.

El primer ensayo fue de carácter preliminar y se estableció en condiciones de umbráculo. En este se incluyeron tres tratamientos: 1) control; 2) 50 mM de sal en forma de cloruro de sodio (NaCl); y 3) 50 mM de NaCl combinado con 0.05% (v/v) de Actisil[®], equivalente a 2.5 mg L⁻¹ de Si. Como

material vegetal se utilizaron plantas de las variedades 'Arbequina' y 'Picual' en un diseño experimental en bloques completamente al azar con 7 repeticiones.

Para confirmar los resultados encontrados en el primer ensayo, un segundo ensayo fue llevado a cabo en condiciones de cámara de crecimiento debido a las bajas temperaturas invernales en el momento de su realización. La cámara de crecimiento tenía como características: humedad relativa alrededor del 70%, temperatura de 25/20 °C (día/noche) y fotoperiodo de 12 horas de luz. El ensayo se realizó mediante un diseño experimental en bloques completamente al azar con 10 repeticiones y los siguientes tratamientos: Control; 100 mM de sal en forma de NaCl; y la combinación de 100 mM de NaCl con dos concentraciones de Actisil[®] (0.05 y 0.1% (v/v)), equivalentes a 2.5 y 5 mg L⁻¹ de Si, respectivamente, en plantas de las variedades 'Arbequina', 'Hojiblanca' y 'Picual'.

En todos los casos los tratamientos se aplicaron 3 veces por semana a través del agua de riego, mediante un recipiente de plástico rígido, con el que se vertían 100 ml de solución, según el tratamiento, en cada maceta; en el tratamiento Control se aplicó agua del grifo. Cada cuatro semanas se sustituyó uno de los riegos por una solución nutritiva del tipo Hakaphos[®] Verde NPK (15-10-15) diluida a 2 g/l, cuya composición química fue mencionada en el apartado 4.2.1. Pasadas 12 semanas se observaron diferencias significativas en el crecimiento correspondiente a los diferentes tratamientos y se dieron por finalizados los ensayos.

8.2.2 Medidas realizadas

En ambos ensayos, cada 15 días se media la longitud de los brotes de cada planta para determinar el crecimiento acumulado a lo largo del tiempo.

Al finalizar los ensayos, las plantas se extrajeron de las macetas y se separaron en hojas, tallo y raíz. Cada órgano fue lavado con agua del grifo para eliminar posibles contaminantes de la superficie del tejido, posteriormente se secaron con papel absorbente y se determinó el peso fresco. Para la determinación del peso seco, los diferentes órganos de cada planta fueron introducidos cuidadosamente en sobres de papel identificados, y dispuestos en un horno a 70 °C durante al menos 48 horas antes de ser pesados. Posteriormente las muestras fueron molidas con un molinillo IKA® A10 basic guardándose el polvo resultante en el sobre de papel para su conservación a 60 °C hasta su análisis.

Posteriormente, de cada órgano de la planta se tomó una muestra de aproximadamente 0.25 g que se colocó en un crisol para su calcinación en un horno mufla a una temperatura de 700 °C durante 18 horas. Una vez calcinadas las muestras, las cenizas se disolvieron en 10 ml de HCl 0.1 N, se filtraron y se determinó el contenido de K⁺ y Na⁺ de los extractos, previa dilución, mediante espectrofotometría de absorción atómica (espectrofotómetro de absorción atómica Perkin-Elmer 1100 B).

8.2.3 Análisis estadístico

Los datos obtenidos se sometieron a un análisis de la varianza (ANOVA). Cuando se trató de porcentajes, los valores fueron transformados mediante el arcosen de la raíz cuadrada antes de ser analizados

estadísticamente. Al realizar la prueba F, cuando ésta fue significativa, las medias de los tratamientos se compararon mediante el test de Tukey usando el paquete estadístico Statistix 10 (Analytical Software, Tallahassee, FL).

8.3 Resultados

En las tablas 18 y 19 se muestran las concentraciones de Na^+ y K^+ en diferentes órganos, así como la cantidad total de dichos iones a nivel de planta en los cultivares 'Arbequina' y 'Picual', respectivamente (ensayo 1). En ambos cultivares el riego con la solución salina (50 mM NaCl) favoreció la entrada de Na^+ en la planta. Sin embargo, cuando se añadió Si a la solución de riego este efecto fue menos acusado, de manera que en las dos variedades las plantas sometidas a la salinidad combinada con la aplicación de Si, la cantidad de Na^+ absorbida disminuyó respecto al tratamiento salino igualándose en el caso de 'Arbequina' al de las plantas control. En 'Arbequina' el Si redujo la concentración de Na^+ en todos los órganos, mientras que en 'Picual' este efecto solo se observó en las hojas y la raíz.

En relación con el K^+ , el tratamiento salino no tuvo efecto sobre la entrada de K^+ en la planta si se comparan estos valores con los de las plantas control, pero la adición de Si a la sal hizo que esa cantidad disminuyera significativamente respecto a los otros tratamientos, de tal forma que en todos los órganos de las plantas tratadas con Si se observó una menor acumulación de K^+ .

Tabla 18. Efecto de la aplicación de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Arbequina'. (Ensayo 1).

Tratamientos	Na (%)		Na (mg)		K (%)		K (mg)	
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	Hoja	Tallo	Raíz	Planta
Control	0.18 b	0.10 c	0.22 b	28.50 b	0.65 ab	0.78 b	0.62 ab	122.27 a
50 mM NaCl	0.77 a	0.49 a	0.80 a	59.20 a	1.03 a	1.57 a	0.72 a	120.04 a
50 mM NaCl + 2.5 mg L ⁻¹ Si	0.33 b	0.29 b	0.32 b	28.40 b	0.29 b	0.17 b	0.38 b	23.36 b
C.V (%)¹	29.3	19.4	27.6	34.2	40.5	39.6	26.4	23.3

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a $P \leq 0.05$

Tabla 19. Efecto de la aplicación de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Picual'. (Ensayo 1).

Tratamientos	Na (%)		Na (mg)		K (%)		K (mg)	
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	Hoja	Tallo	Raíz	Planta
Control	0.18 b	0.07 b	0.35 c	33.92 c	0.64 b	0.77 b	0.72 a	145.88 a
50 mM NaCl	1.15 a	0.40 a	1.47 a	112.55 a	1.14 a	1.40 a	0.66 a	162.97 a
50 mM NaCl + 2.5 mg L ⁻¹ Si	0.44 b	0.40 a	0.51 b	68.70 b	0.29 c	0.33 c	0.45 b	53.47 b
C.V (%)¹	25.4	11.2	18.9	19.4	16.8	16.8	14.97	16.0

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a $P \leq 0.05$

El tratamiento salino inhibió la acumulación de biomasa en ambos cultivares, siendo el efecto más acusado en los órganos aéreos que en la raíz. En 'Arbequina' la salinidad también afectó de forma negativa a la elongación del brote. La aplicación de Si no mejoró el crecimiento de las plantas sometidas al estrés salino en ninguna de las variedades (Tablas 20 y 21).

Tabla 20. Efecto de la salinidad y la dosis de Si en la acumulación de biomasa en hoja, tallo, raíz, planta y en el crecimiento acumulado del brote en 'Arbequina'. (Ensayo 1).

Tratamientos	Biomasa (g)				Crecimiento del brote (cm)
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	
Control	7.2 a	6.9 a	3.6 a	17.8 a	47.8 a
50 mM NaCl	2.4 b	3.8 b	2.6 ab	8.6 b	13.1 b
50 mM NaCl + 2.5 mg L ⁻¹ Si	3.3 b	3.9 b	2.2 b	9.0 b	11.2 b
C.V (%)¹	29.0	27.1	25.6	23.9	23.5

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

Tabla 21. Efecto de la salinidad y la dosis de Si en la acumulación de biomasa en hoja, tallo, raíz, planta y en el crecimiento acumulado del brote en 'Picual'. (Ensayo 1).

Tratamientos	Biomasa (g)				Crecimiento del brote (cm)
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	
Control	7.1 a	9.1 a	4.0 a	20.3 a	22.6 a
50 mM NaCl	3.2 c	5.7 b	3.1 a	14.2 b	13.2 a
50 mM NaCl + 2.5 mg L ⁻¹ Si	4.6 b	6.8 b	3.3 a	14.5 b	12.8 a
C.V (%)¹	18.7	12.0	19.3	17.1	38.4

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

En el segundo ensayo se aumentó la concentración de NaCl del tratamiento salino hasta 100 mM, se aplicó Si a dos concentraciones diferentes (2.5 y 5 mg L⁻¹) y se incluyó al estudio el cultivar 'Hojiblanca'. Al final del ensayo, en 'Arbequina' no se observaron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos salinos sobre la acumulación de Na⁺ en las hojas y el tallo, sin embargo, en la raíz el Si inhibió su acumulación, de tal forma que el contenido total de Na⁺ en la planta disminuyó significativamente debido a la

presencia de Si en el agua salina (Tabla 22), resultado que fue similar al encontrado en el ensayo 1. En 'Hojiblanca' se observó la misma tendencia en relación con el Na^+ total acumulado en la planta, es decir, el Si frenó la entrada de dicho ión en la misma (Tabla 23). Por el contrario, en 'Picual' no hubo ningún efecto sobre la absorción y distribución de Na^+ en los diferentes órganos cuando se aplicó Si al agua salina (Tabla 24).

En 'Arbequina' y 'Hojiblanca' los tratamientos salinos redujeron la entrada de K^+ en la planta sin que el Si tuviera un efecto adicional, no observándose estas diferencias en el caso del cultivar 'Picual' (Tablas 22, 23 y 24). Si se analiza la relación K^+/Na^+ en las hojas podemos observar que en 'Arbequina' y 'Picual' el Si lo aumenta con respecto al tratamiento salino (Tabla 25). Para los demás órganos, la aplicación de Si no favoreció la acumulación de K^+ a excepción de en la raíz en 'Picual' para la dosis más alta.

El crecimiento vegetativo, medido por la biomasa y el crecimiento del brote, se redujo significativamente en los tratamientos salinos, con independencia de la aplicación de Si en 'Arbequina' y 'Hojiblanca' (Tablas 26 y 27). Resultados similares a los obtenidos en el ensayo 1. Sin embargo, en 'Picual' no hubo efecto de la sal ni de la aplicación de Si sobre los parámetros de crecimiento analizados (Tabla 28).

Tabla 22. Efecto de la dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Arbequina'. (Ensayo 2).

Tratamientos	Na (%)		Na (mg)		K (%)		K (mg)	
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	Hoja	Tallo	Raíz	Planta
Control	0.23 b	0.17 b	0.74 c	60.60 b	1.03 a	0.10 a	1.02 a	207.99 a
100 mM NaCl	0.55 a	0.49 a	1.45 a	112.89 a	0.73 ab	0.26 b	0.99 a	101.84 b
100 mM NaCl + 2.5 mg L ⁻¹ Si	0.48 a	0.50 a	1.11 b	94.51 ab	0.58 b	0.31 b	0.99 a	88.59 b
100 mM NaCl + 5 mg L ⁻¹ Si	0.59 a	0.44 a	1.10 b	100.84 b	0.93 a	0.23 b	0.87 a	110.57 b
C.V (%)¹	22.4	33.6	13.8	37.9	27.3	33.1	14.05	19.3

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

Tabla 23. Efecto de la dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Hojiblanca'. (Ensayo 2).

Tratamientos	Na (%)		Na (mg)		K (%)		K (mg)	
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	Hoja	Tallo	Raíz	Planta
Control	0.14 b	0.13 b	0.60 b	47.75 b	1.16 a	0.86 a	1.32 a	231.55 a
100 mM NaCl	0.32 a	0.37 a	1.27 a	75.10 a	0.81 b	0.48 ab	1.01 ab	106.83 b
100 mM NaCl + 2.5 mg L ⁻¹ Si	0.21 ab	0.30 a	1.05 a	53.21 b	0.52 c	0.31 b	0.99 b	71.08 b
100 mM NaCl + 5 mg L ⁻¹ Si	0.30 a	0.34 a	1.06 a	61.68 ab	0.94 ab	0.24 c	0.91 b	94.15 c
C.V (%)¹	38.8	22.7	23.9	24.5	22.3	30.7	18.3	14.13

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

Tabla 24. Efecto de la dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la concentración (%) de K y Na en las hojas, el tallo y la raíz y su acumulación total (mg) en la planta en el cultivar 'Picual'. (Ensayo 2).

Tratamientos	Na (%)		Na (mg)		K (%)			K (mg)
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	Hoja	Tallo	Raíz	Planta
Control	0.14 b	0.20 b	0.32 b	33.69 b	0.80 a	0.33 a	1.03 ab	107.82 a
100 mM NaCl	0.44 a	0.47 a	1.12 a	93.73 a	0.55 b	0.30 a	0.96 b	83.37 a
100 mM NaCl + 2.5 mg L ⁻¹ Si	0.49 a	0.38 a	1.02 a	72.93 a	0.59 ab	0.34 a	1.07 ab	77.49 a
100 mM NaCl + 5 mg L ⁻¹ Si	0.50 a	0.35 ab	1.15 a	100.00 a	0.66 ab	0.24 a	1.25 a	96.47 a
C.V (%)¹	27.0	28.9	18.7	32.2	23.4	28.5	35.5	31.0

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

Tabla 25. Efecto de la aplicación de distintas dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la relación K⁺/Na⁺ en hojas de los cultivares 'Arbequina', 'Hojiblanca' y 'Picual'. (Ensayo 2).

Tratamientos	K ⁺ /Na ⁺		
	'Arbequina'	'Hojiblanca'	'Picual'
Control	1.59 a	2.29 a	3.93 a
100 mM NaCl	0.68 c	0.81 b	0.88 c
100 mM NaCl + 2.5 mg L ⁻¹ Si	0.91 ab	1.10 b	1.06 bc
100 mM NaCl + 5 mg L ⁻¹ Si	0.79 b	1.90 b	1.09 b
C.V (%)¹	27.5	32.2	25.9

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

Tabla 26. Efecto de la aplicación de distintas dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la acumulación de biomasa en las hojas, el tallo, la raíz y el total de la planta y en el crecimiento acumulado de los brotes en el cultivar 'Arbequina'. (Ensayo 2).

Tratamientos	Biomasa (g)				Crecimiento del brote (cm)
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	
Control	9.4 a	7.4 a	3.7 a	20.5 a	52.1 a
100 mM NaCl	8.0 ab	5.5 b	2.8 ab	16.4 b	37.2 b
100 mM NaCl + 2.5 mg ⁻¹ L Si	7.8 b	5.5 b	2.5 b	15.9 b	35.4 b
100 mM NaCL + 5 mg ⁻¹ L Si	7.9 ab	5.5 b	2.8 ab	16.1 b	40.6 ab
C.V (%)¹	11.7	15.1	20.5	11.6	26.4

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

Tabla 27. Efecto de la aplicación de distintas dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la acumulación de biomasa en las hojas, el tallo, la raíz y el total de la planta y en el crecimiento acumulado de los brotes en el cultivar 'Hojiblanca'. (Ensayo 2).

Tratamientos	Biomasa (g)				Crecimiento del brote (cm)
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	
Control	9.3 a	8.8 a	3.7 a	22.2 a	32.7 a
100 mM NaCl	6.6 b	5.8 b	2.5 b	15.0 b	17.0 b
100 mM NaCl + 2.5 mg ⁻¹ L Si	6.0 b	5.5 b	2.2 b	13.7 b	12.3 b
100 mM NaCL + 5 mg ⁻¹ L Si	6.4 b	5.8 b	2.1 b	14.3 b	14.6 b
C.V (%)¹	10.5	13.7	21.0	9.6	34.3

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

Tabla 28. Efecto de la aplicación de distintas dosis de Si en plantas sometidas a estrés salino sobre la acumulación de biomasa en las hojas, el tallo, la raíz y el total de la planta y en el crecimiento acumulado de los brotes en el cultivar 'Picual'. (Ensayo 2).

Tratamientos	Biomasa (g)				Crecimiento del brote (cm)
	Hoja	Tallo	Raíz	Planta	
Control	5.6 a	6.8 a	3.0 a	15.5 a	14.8 a
100 mM NaCl	5.8 a	6.4 a	3.4 a	15.7 a	15.0 a
100 mM NaCl + 2.5 mg ⁻¹ L Si	5.2 a	5.9 a	2.5 a	13.7 a	15.3 a
100 mM NaCL + 5 mg ⁻¹ L Si	5.4 a	7.3 a	3.4 a	16.1 a	16.0 a
C.V (%)¹	32.7	25.0	36.2	26.8	37.4

¹ Coeficiente de variación

Las medias seguidas por letras diferentes son significativamente diferentes a P≤0.05

8.4. Discusión

En este estudio se ha observado que las plantas sometidas a estrés salino presentaron una mayor concentración de Na^+ en sus tejidos que las plantas control, hecho ya descrito en la literatura (Munns et al. 1988; Tester and Davenport, 2003). Sin embargo, en el ensayo 1, donde se utilizó la dosis de sal menor (50 mM NaCl), el suministro de Si a la solución salina disminuyó la acumulación de Na^+ en todos los órganos en ambos cultivares. Resultados similares fueron encontrados por Qin et al. (2016) en hojas de plantones de vid regados con 100 mM de NaCl al aplicar 2 mM de Si (K_2SiO_3). De manera similar, en plantones de caña de azúcar, el riego con una solución salina (100 mM NaCl) junto con 2.8 mM de Si en la forma de Ca_2SiO_4 indujo el mismo descenso de la concentración de Na^+ en las hojas y en la raíz (Ashraf et al 2010). Estos estudios coinciden en que el Si parece contribuir a la protección de la planta frente a la potencial toxicidad asociada a la excesiva acumulación de dicho ion.

En el segundo ensayo el Si disminuyó la acumulación de Na^+ en algunos órganos en 'Arbequina' y 'Hojiblanca', pero no se puede generalizar la misma tendencia observada en el ensayo anterior. Estos resultados coinciden con los encontrados por Romero-Aranda et al. (2006) en distintos órganos de plantas de tomate sometidas a estrés salino (80 mM de NaCl) cuando se añadió 2.5 mM de K_2SiO_3 .

Según la literatura el uso de Si bajo estrés salino en distintos cultivos, favorece la absorción de ciertos macronutrientes como el K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} (Murilo-Amador et al. 2007; Mali and Aery, 2008; Hurtado et al. 2019). Sin embargo, en este estudio, en lo referente al K^+ , este efecto no ha sido tan claro.

El Si no favoreció su entrada en la planta en ninguno de los cultivares, aunque sí su acumulación en las hojas cuando los niveles de NaCl en el medio externo fueron mayores (ensayo 2). Esta mayor acumulación de K^+ en las hojas podría contribuir al ajuste osmótico con un coste energético menor que la síntesis de otros compuestos compatibles como el manitol o la glucosa (Tattini et al. 1995). Por otro lado, bajo estas mismas condiciones salinas, el Si aumentó ligeramente la relación K^+/Na^+ en las hojas de 'Arbequina' y 'Picual', lo cual no fue observado cuando la concentración de sal fue menor. Un importante indicador de la tolerancia a la salinidad en plantas es un alto ratio K^+/Na^+ (Chen et al. 2007), por tanto, según los resultados obtenidos el Si puso en marcha algún mecanismo para aminorar la toxicidad por Na^+ en hojas. En naranjos establecidos en condiciones de campo en un suelo salino fueron reportados resultados similares en lo que se refiere al aumento de la relación K^+/Na^+ en hojas al aplicar 2000 ppm de Si en la forma de Na_2SiO_3 (Mohamed and Al-Kamar, 2018).

El efecto negativo del estrés salino sobre los indicadores de crecimiento en plantas es ampliamente conocido, ya que la acumulación de iones como el Na^+ y Cl^- hasta niveles potencialmente tóxicos dentro de las células retrasan los procesos de división y diferenciación celular (Gupta and Huang, 2014). En nuestra investigación el Si pareció no mitigar esos efectos nocivos de la salinidad sobre la biomasa y el crecimiento acumulado de los brotes en relación a las plantas control. El resultado obtenido coincide, en parte, con el de Chen et al. (2014), quienes encontraron que el riego de plántulas de trigo con soluciones salinas (120 mM NaCl) junto con 1 mM de Si (Na_2SiO_3) mejoró el crecimiento al principio del ensayo, pero con el paso del tiempo este efecto

desapareció. Sin embargo, estos resultados son contradictorios con los observados en la mayoría de las investigaciones sobre el tema. Como ejemplos se pueden citar los resultados encontrados en cultivos como el tomate (Li et al. 2015), el pepino (Zhu et al. 2016), y la soja (Lee et al. 2010) en los que el uso del Si logró revertir la típica disminución del crecimiento y acumulación de biomasa observada en ambientes salinos. En estos estudios, realizados en ambiente controlado, las plántulas de los referidos cultivos fueron sometidas a distintos niveles de salinidad por el uso de NaCl en concentraciones que oscilaron entre 75 y 150 mM de NaCl junto con Si (Na_2SiO_3) en concentraciones variables de 0.3 a 2.5 mM. Posiblemente, los resultados encontrados en este estudio difieren con los de los autores citados, por el hecho de que el olivo es una planta glicofita y posee tolerancia moderada a la salinidad, no manifestando así diferencias significativas en el crecimiento.

En este estudio la efectividad de la aplicación del Si para la mitigación de los efectos negativos causados por la salinidad en olivos no ha sido totalmente elucidada. Se podría pensar que las concentraciones de sal aplicadas en los ensayos fueron excesivas, impidiendo que se manifestaran la totalidad de los efectos beneficiosos de la aplicación de Si. Sin embargo, el olivo es una especie que soporta bien altas concentraciones salinas en el medio de cultivo como han puesto de manifiesto diversos trabajos científicos, en los que se utilizaron desde niveles moderados (20, 40, 70 o 100 mM) (Benlloch et al. 1991; Melgar et al. 2006) hasta altos (200 mM) de NaCl (Gucci et al. 1997; Tattini et al. 1997; Mousai et al. 2019). Del mismo modo cabe pensar que la aplicación de Si deba realizarse con anterioridad al comienzo del estrés salino para favorecer su eficiente absorción así como la puesta en marcha de los

mecanismos de defensa oportunos frente al estrés causado por la salinidad. Asimismo, se podrían observar efectos más claros frente al estrés salino con concentraciones de Si superiores a las utilizadas, ya que en algunos experimentos realizados en la presente tesis, se han suministrado hasta 20 mg L⁻¹ de Si, obteniéndose resultados satisfactorios. Aparte se podrían incluir otros indicadores de tolerancia al estrés salino, por ejemplo parámetros relacionados con el estado hídrico de la planta y el intercambio gaseoso, representados por la tasa de transpiración, tasa neta de fotosíntesis, conductividad estomática, la concentración interna de CO₂, la concentración de pigmentos, partiendo de la hipótesis que el Si puede manifestar efectos benéficos en estos parámetros en detrimento de los que fueron investigados en el presente capítulo.

8.5. Referencias bibliográficas

Ashraf, M., Rahmatullah, M., Afzal, M., Ahmed, R., Mujeeb, F., Sarwar, A., Ali, L. 2010. Alleviation of detrimental effects of NaCl by silicon nutrition in salt-sensitive and salt-tolerant genotypes of sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *Plant Soil*. 326:381-391.

Benlloch, M., Arboleda, F., Barranco, D., Fernández-Escobar, R. 1991. Response of young olive trees to sodium and boron excess in irrigation water. *HortScience*. 26:867-870.

Chen, Z., Pottosin, I.I., Cuin, T.A., Fuglsang, A.T., Tester, M., Jha, D., Shabala, S. 2007. Root plasma membrane transporters controlling K⁺/ Na⁺ homeostasis in salt-stressed barley. *Plant Physiol*. 145:1714-1725.

Chen, D., Yin, L., Deng, X., Wang, S. 2014. Silicon increases salt tolerance by influencing the two-phase growth response to salinity in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Physiol Plant*. 36:2531-2535.

Etesami, H and Jeong, B.R. 2018. Silicon (Si): Review and future prospects on the action mechanisms in alleviating biotic and abiotic stresses in plants. *Ecotox Environ Safe*. 147:881-896.

Gucci, R and Tattini, M. 1997. Salinity tolerance in olive. *Hortic Rev*. 21:177-214.

Gucci, R., Lombardini, L., Tattini, M. 1997. Analysis of leaf water relations in leaves of two olives (*Olea europaea*) cultivars differing in tolerance to salinity. *Tree Physiol*. 17:13-21.

Gupta, B and Huang, B. 2014. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *Int J Genomics*. 2014:1-18.

Hurtado, A.C., Chiconato, D.A., Prado, R.M., Junior, G.S.S., Felisberto, G. 2019. Silicon attenuates sodium toxicity by improving nutritional efficiency in sorghum and sunflower plants. *Plant Physiol Bioch*. 142:224-233.

Lee, S.K., Sohn, E.Y., Hamayun, M., Yoon, J.Y., Lee, I.J. 2010. Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system. *Agroforest Syst*. 80:333-340.

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*. 37:1-9.

Liang, Y., Sun, W., Zhu, Y.G., Christie, P. 2007. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: A review. *Environ Pollut*. 147:422-428.

Mali, M and Aery, N.C. 2008. Influence of silicon on growth, relative water contents and uptake of silicon, calcium and potassium in wheat grown in nutrient solution. *J Plant Nutr*. 31:1867-1876.

Marín, L., Benlloch, M., Fernández-Escobar, R. 1995. Screening of olive cultivars for salt tolerance. *Sci Hortic.* 64:113-116.

Melgar, J.C., Benlloch, M., Fernández-Escobar, R. 2006. Calcium increases sodium exclusion in olive plants. *Sci Hortic.* 109:303-305.

Melgar, J.C., Mohamed, Y., Serrano, N., García-Galavís, P.A., Navarro, C., Parra, M.A., Benlloch, M., Fernández-Escobar, R. 2009. Long term responses of olive trees to salinity. *Agric Water Manag.* 96:1105-1113.

Mohamed, H.M and Al-Kamar, F.A. 2018. Effects of salicylic acid and potassium silicate foliar sprays on growth and yield of Valencia orange trees growing in soil influenced by salinity under El-Bustan condition. *Middle East J Agric Res.* 7:1473-1483.

Mousavi, S., Regni, L., Bocchini, M., Mariotti, R., Cultrera, N.G.M., Mancuso, S., Googlani, J., Chakerolhosseini, M.R., Guerrero, C., Albertini, E., Baldoni, L., Proietti, P. 2019. Physiological, epigenetic and genetic regulation in some olive cultivars under salt stress. *Sci Rep.* 1093:1-17.

Munns, R., Tonnet, M.L., Shennan, C., Gardner, P.A. 1988. Effect of high external NaCl concentration on ion transport within the shoot of *Lupinus albus*. II. Ions in phloem sap. *Plant Cell Environ.* 11:291-300.

Murilo-Amador, B., Yamada, S., Yamagushi, T., Rueda-Puente, E., Ávila-Serrano, N., Garcia-Hernandes, L., López-Aguiar, R., Troyodieguez, E., Nieto-Garibay, A. 2007. Influence calcium silicate on growth, physiological parameters and mineral nutrition in two legume species under salt stress. *J Agron Crop Sci.* 193:413-421.

Qin, L., Kang, W.H., Qi, Y.L., Zhang, Z.W., Wang, N. 2016. The influence of silicon application on growth and photosynthesis response of salt stressed grapevines (*Vitis vinifera* L.). *Acta Physiol Plant.* 38:1-9.

Rizwan, M., Ali, S., Ibrahim, M., Farid, M., Adress, M., Bharwana, S.A., Zia-ur-Rehman, M., Oayyum, M.F., Abbas, F. 2015. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of drought and salt stress in plants: a review. *Environ Sci Pollut Res.* 22:15416-15431.

Romero-Aranda, M.R., Jurado, O., Cuartero, J. 2006. Silicon alleviates the deleterious salt effect on tomato plant growth by improving plant water status. *J Plant Physiol.* 163:847-855.

Sanzani, S.M., Schena, L., Nigro, F., Sergeeva, V., Ippolito, A., Salerno, M.G. 2012. Abiotic diseases of olive. *Int J Plant Pathol.* 94:469-491.

Tattini, M., Bertoni, P., Caselli, S. 1992. Genotypic responses of olive plants to sodium chloride. *J Plant Nutr.* 5:1467-1485.

Tattini, M., Ponzio, C., Coradeschi, M.A., Tafani, R., Traversi, M.L. 1994. Mechanisms of salt tolerance in olive plants. *Acta Hortic.* 356:181-184.

Tattini, M., Gucci, R., Coradeschi, M.A., Ponzio, C., Everard, J.D. 1995. Growth, gas exchange and ion content in *Olea europaea* plants during salinity stress and subsequent relief. *Physio Plant.* 95:203-210.

Tattini, M., Gucci, R., Romani, A., Baldi, A., Everard, J.D. 1996. Changes in non-structural carbohydrates in olive (*Olea europaea* L.) leaves during root zone salinity stress. *Physio Plant.* 98:117-124.

Tattini, M., Lombardini, L., Gucci, R. 1997. The effect of NaCl stress and relief on gas exchange properties of two olive cultivars differing in tolerance to salinity. *Plant Soil.* 197:87-93.

Tester, M and Davenport, R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann Bot.* 91:503-527.

Zhu, Y., Guo, J., Feng, R., Jia, J., Han, W., Gong, H. 2016. The regulatory role of silicon on carbohydrate metabolism in *Cucumis sativus* L. under salt stress. *Plant Soil*. 406:231-249.

9. Efecto del silicio en melocotoneros sometidos a déficit hídrico

9.1. Introducción

El melocotonero es una de las especies del género *Prunus* con mayor importancia en el sudeste de EEUU, en estados como Georgia y Carolina del Sur (Okie, 2011). En estas regiones, los melocotoneros jóvenes generalmente sufren una reducción de los recursos hídricos disponibles con objeto de ahorrar agua por la competencia con otros usos agrícolas e industriales. Esta estrategia consiste en no regar los árboles durante los dos primeros años después de la plantación, siendo cultivados totalmente en secano. La precipitación anual media en las principales áreas productoras de melocotonero en Carolina del Sur y Georgia es de entre 1150 y 1250 mm. Sin embargo, los periodos de sequía son relativamente habituales y pueden afectar a los árboles; por ejemplo, desde el año 2000 ha habido cuatro periodos de sequía considerados excepcionales, que han tenido un impacto en la producción (Konrad and Knox, 2016). Estas condiciones inducen el desarrollo de diferentes estreses abióticos en las plantas, donde el crecimiento de los árboles durante el periodo de formación se puede ver afectado (Penella et al. 2017), lo que puede afectar el tamaño del árbol y, por tanto, al rendimiento una vez que el árbol entra en producción.

El Si se ha relacionado con la tolerancia a estreses abióticos como la sequía (Chen et al. 2018). El papel del Si ha sido atribuido a su deposición entre la pared celular de las células de la epidermis y la cutícula de las hojas, lo que constituye una barrera física protectora evitando pérdidas de agua en esas condiciones debido a una menor tasa de evapotranspiración de la planta y, como consecuencia, maximizando el uso del agua del suelo (Ma, 2004). Por otra parte, el Si modifica la expresión génica, relacionada con la producción de

enzimas clave en la vía de síntesis de osmolitos, enzimas antioxidantes, y otras proteínas involucradas en las respuestas de las plantas al estrés hídrico (Sapre and Vakharia, 2016).

Sin embargo, la influencia del Si en este tipo de tolerancia ha sido muy poco investigada, sobre todo en frutales, donde no existe ningún estudio al respecto. Por lo tanto, el objetivo de este ensayo fue evaluar el uso de Si en la respuesta fisiológica al estrés hídrico en árboles frutales, específicamente en melocotoneros jóvenes.

9.2. Material y métodos

9.2.1. Localización del ensayo, material vegetal, condiciones de cultivo y diseño experimental

La investigación se condujo en un umbráculo localizado en la finca 'Musser Fruit Research Farm' de la Universidad de Clemson (Clemson, Carolina del Sur, EEUU) (Fig. 11).



Fig. 11. Localización de Musser Fruit Research Farm. El trapecio en rojo la unidad experimental.

Para alcanzar los objetivos del estudio se plantearon dos ensayos. En ambos se emplearon las mismas plantas de melocotonero (*Prunus persica* (L.) Batsch] cv. 'Contender'), procedentes de un vivero comercial, de un tamaño de 1,5 m aproximadamente y dos años de edad, cultivadas en macetas de 5 L de capacidad rellenas de una mezcla 2:1 de sustrato comercial Fafard 3B (Sun Gro, Agawam, MA, EEUU) y arena, con 3.5 g L^{-1} de carbonato de calcio y 3.5 g L^{-1} de fertilizante 14-14-14 (Osmocote, The Scotts Company, Marysville, OH, EEUU) (Fig. 12).



Fig. 12. Plantas en maceta en el umbráculo.

El diseño experimental fue completamente aleatorio con seis repeticiones, en las que se estudiaron dos factores: el nivel de déficit hídrico (sin estrés o estresado) y la concentración (0, 0.2 o 0.4% (v/v)) del producto Actisil® y su equivalente en gramos de Si puro (0, 10 o 20 mg L^{-1} , respectivamente) y un producto comercial de Si en polvo (Sigma Aldrich, St. Louis, MO, EEUU) que contiene 99+% de Si. Se escogieron dos fuentes de Si

para confirmar si los resultados obtenidos en los ensayos eran realmente debido al uso del Si o quizá debido a otros elementos minerales o estabilizantes que contiene el producto Actisil[®], como por ejemplo el Ca o el ácido cítrico.

Los árboles sin estrés se mantuvieron en el nivel de riego óptimo al 100% de su evapotranspiración (ET), con el fin de no tener condiciones limitantes de agua durante el experimento, mientras que los árboles pertenecientes al grupo estresado fueron sometidos al 50% de la ET, con el objetivo de crear un estrés hídrico en los plantones. El volumen de riego equivalente al 100% de la ET se determinó gravimétricamente mediante la pérdida de peso de las macetas en días consecutivos después de que éstas habían sido regadas a capacidad de campo. Estas medidas se hicieron antes de comenzar y durante el experimento para mantener un volumen de riego lo más aproximado a los niveles de 100% y 50% de la ET. El riego se hizo por medio del sistema de goteo automatizado, con un tiempo de riego de 1 L/día para el grupo de plantas 'sin estrés' y de 0.5 L/día para las plantas 'estresadas'. Las aplicaciones de Si se realizaron semanalmente, vía foliar con el uso de una mochila manual, rociando la solución según el tratamiento hasta que las hojas estaban totalmente mojadas.

En el ensayo 1 las aplicaciones de Si se realizaron semanalmente a partir del momento en que los síntomas de déficit hídrico en los melocotoneros se manifestaron claramente, mientras que el ensayo 2 las aplicaciones de Si se realizaron dos semanas antes que las plantas se sometiesen a condiciones limitantes de agua, para que ocurriera un periodo de acumulación previo de Si en las plantas. Este último se llevó a cabo para comprobar si los mismos

resultados pueden ser obtenidos con la acumulación antecedente de Si en las plantas. El ensayo 1 tuvo una duración total de seis semanas, tras la cual los árboles fueron bien regados durante un periodo de cinco aplicaciones (2 semanas) antes de comenzar con las aplicaciones del ensayo 2. Una vez efectuadas las dos aplicaciones de Si (una aplicación por semana) del ensayo 2, las mediciones se efectuaron durante una semana.

9.2.2. Medidas realizadas

El estado hídrico de los árboles se determinó mediante la medida del potencial hídrico del tallo medido a mediodía solar, el cual ha sido documentado como un indicador del estado hídrico efectivo y sencillo en árboles jóvenes de melocotonero (Remorini and Massai, 2003). Aunque esta medida se hace en hojas, se denomina potencial hídrico del tallo porque el procedimiento efectuado equilibra el potencial de la hoja con el del tallo.

La medida de potencial hídrico se llevó a cabo semanalmente en hojas en expansión de ramas principales, seleccionadas al azar del tercio medio superior de la rama. Eran hojas sanas y sin roturas, tomando una hoja por árbol y seis árboles por tratamiento. Las hojas fueron envueltas en papel de aluminio al menos una hora antes de realizar la medición, con la finalidad de que al estar en completa oscuridad se cerraran los estomas, reduciéndose la transpiración y equilibrando su potencial con el del tallo (Begg and Turner, 1970; McCutchan and Shackel, 1992). Pasado el tiempo, las hojas fueron cortadas de las ramas con su peciolo y se hizo la estimación del potencial hídrico mediante una cámara de presión (Model 600, PMS Instruments, Albany, OR, EEUU) (Scholander et al. 1965), midiéndose en torno al medio día.

El intercambio gaseoso foliar a lo largo del experimento se evaluó semanalmente a partir de los siguientes parámetros fisiológicos: Fotosíntesis neta (FS) y transpiración (T). Para eso, se seleccionaron al azar seis hojas sanas por tratamiento en todas las orientaciones del árbol a partir del tercio medio superior de una rama. Los parámetros de intercambio gaseoso se determinaron durante las horas de la mañana (8:30-12:00) para evitar la depresión típicamente observada en árboles en las horas de la tarde (Jifon and Syvertsen, 2003), utilizando un aparato portátil LI-COR 6400 (LI-COR Inc, Lincoln, NE, EEUU). Todas las medidas se tomaron a una radiación fotosintéticamente activa de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La temperatura media de la hoja fue de $21.9 \pm 0.24 \text{ }^\circ\text{C}$ y la diferencia de presión de vapor media entre la hoja y el aire fue de $1.4 \pm 0.04 \text{ kPa}$.

Para la determinación del área foliar y el contenido de K y Si en hojas, semanalmente se tomaron 20 hojas por tratamiento, seleccionadas a primera hora de la mañana, en brotes elegidos al azar. Las hojas, totalmente expandidas y sanas, tenían peciolo, y fueron tomados del tercer o cuarto nudo a partir del ápice.

El material recolectado se introdujo en sobres de papel claramente identificados de acuerdo con el tratamiento correspondiente y se pesaron en fresco (PF) con una balanza de precisión. El área foliar (AF) de las hojas muestreadas se obtuvo con un medidor de área foliar (LI-3100C, LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA). El área foliar específica (AFE) se estimó con la siguiente fórmula:

$$\text{AFE} = \text{AF}/\text{PF}$$

A continuación, las hojas fueron lavadas en agua destilada para eliminar cualquier tipo de contaminación, secadas en papel absorbente, y se introdujeron en una estufa a 80 °C durante 72 horas. Una vez secas se trituraron finamente con un molinillo.

Para determinar el contenido de K se pesaron aproximadamente 0.25 g de cada muestra en un crisol y se calcinaron en un horno mufla (LE4/11 RC, Nabertherm[®], Lilienthal, Alemania) a 600 °C durante 18 horas. Posteriormente, las cenizas fueron disueltas en 10 ml de HCl 0.1N, se filtraron y se mantuvieron en tubos de ensayo de plástico tapados en una cámara frigorífica a 4 °C hasta que procedió a su análisis. El contenido de K se determinó mediante espectrofotometría de absorción atómica (PinAAcle 500, PerkinElmer, Waltham, MA, EEUU) a partir de los extractos diluidos (1/500-1/1000).

Para determinar el contenido de Si, aproximadamente 1.0 g de cada muestra de material vegetal molido fue digerido con ácido nítrico (33%) en un horno de microondas. Posteriormente, el elemento fue cuantificado por absorción atómica con óxido nitroso (Kleiber et al. 2015).

9.2.3. Análisis estadístico

Los datos se sometieron a un análisis de la varianza. Al realizar la prueba F, se verificó que las mismas dosis de las dos fuentes de Si utilizadas siempre tenían la misma tendencia de significación, y se concluyó que los resultados encontrados eran realmente debido al uso del Si, por lo tanto, para realizar los análisis estadísticos se consideraron solamente dosis iguales de Si (independientemente del producto) en un solo tratamiento.

Cuando fue necesario se efectuó una transformación angular del arcoseno para homogenizar la varianza. Se realizó un análisis completamente al azar y cuando las diferencias encontradas fueron significativas, las medias se compararon con el contraste polinómico empleando el paquete estadístico Statistix, 10 (Analytical Software, Tallahassee, FL, EEUU).

9.3. Resultados

En el ensayo 1 hubo un efecto significativo de la concentración de Si aplicado sobre el estado hídrico de los árboles sometidos al nivel de riego 'estresado'. Los melocotoneros tratados con Si presentaron, durante la mayor parte del ensayo, valores de potencial hídrico menos negativos, o sea mejor estado hídrico, que los no tratados (Fig. 13).

Para ambos niveles de riego no se registraron diferencias significativas en el intercambio gaseoso expresado por la FS y la T (Fig. 14 y 15). Estas variables no se vieron afectadas por el uso de Si, aunque en las últimas semanas del ensayo se registraron diferencias relativamente altas en la FS donde el uso de Si parece desfavorecerla pero este efecto solo se observó en las plantas 'sin estrés'.

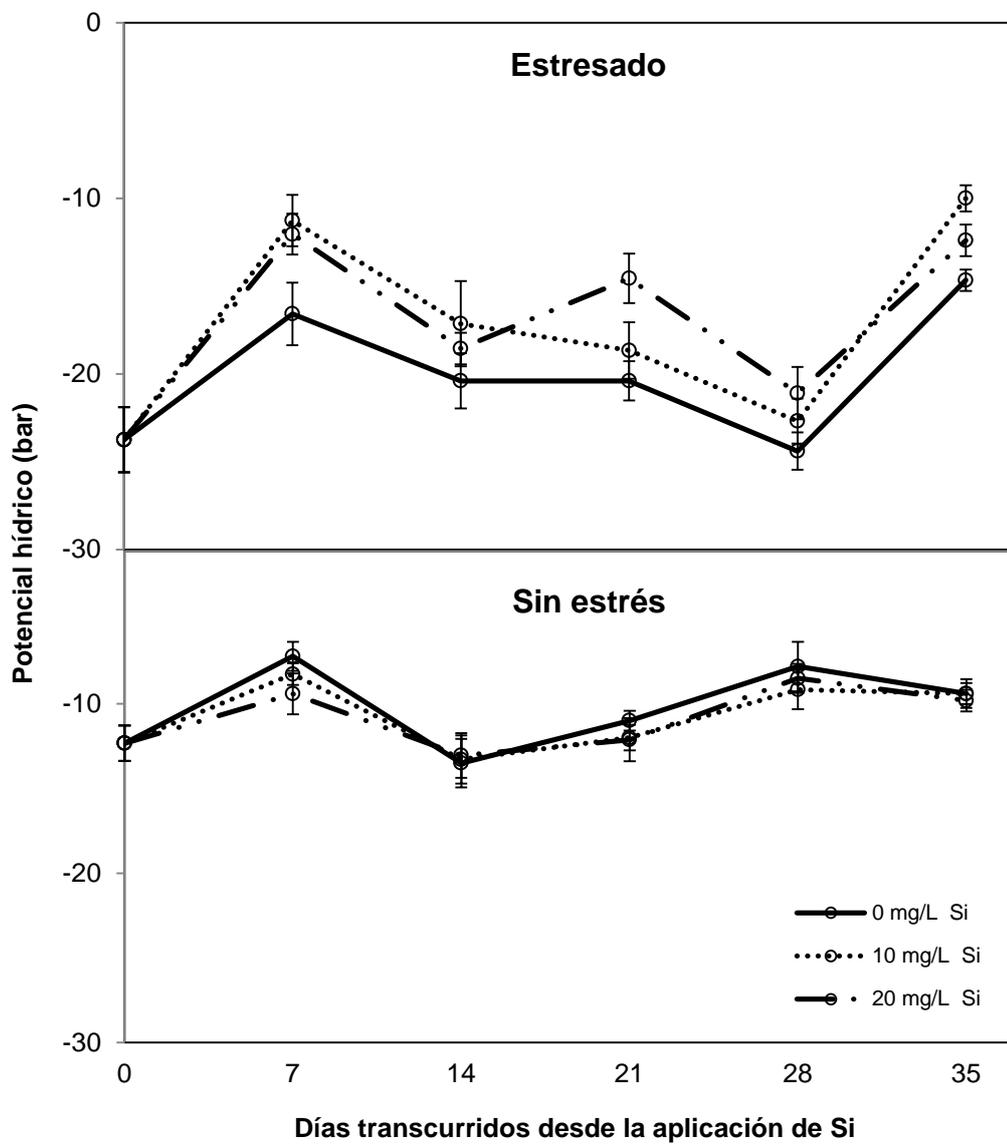


Fig. 13. Influencia del Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre el potencial hídrico del tallo al mediodía en 'Contender'. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 1).

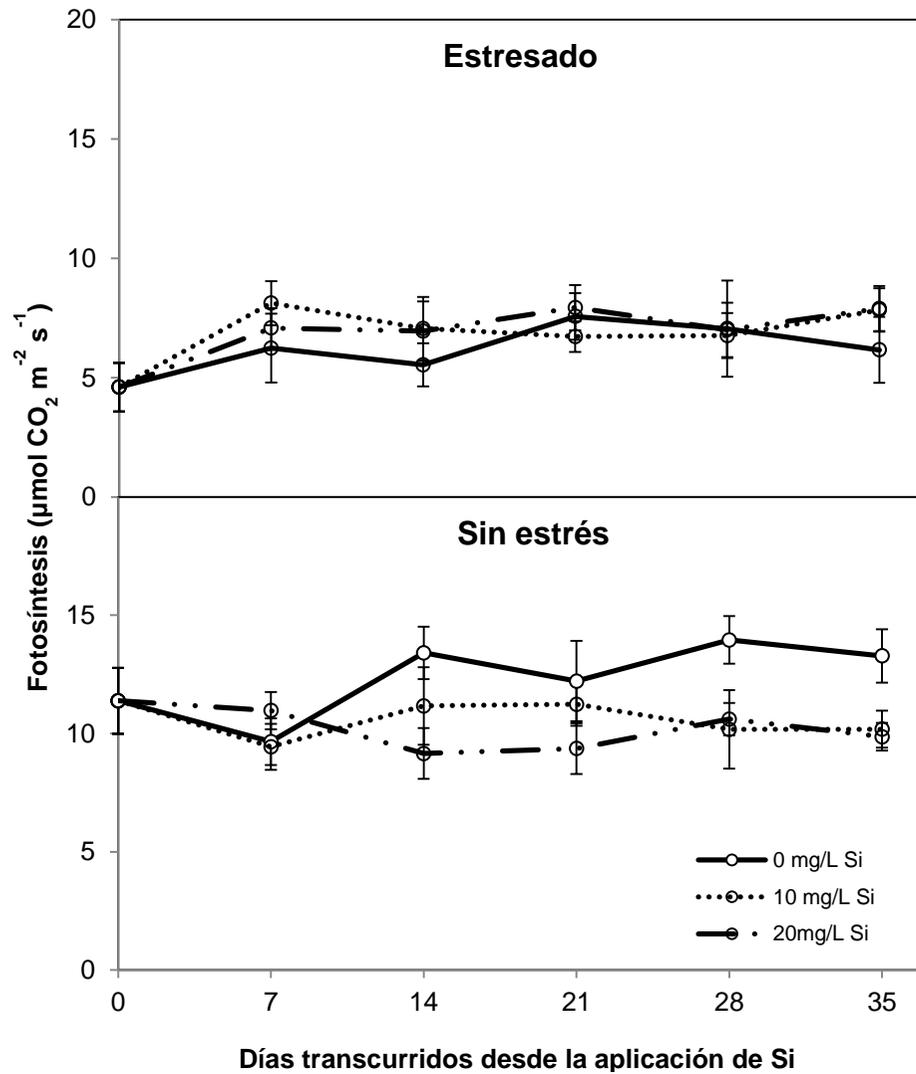


Fig. 14. Influencia del Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre la fotosíntesis en 'Contender'. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 1).

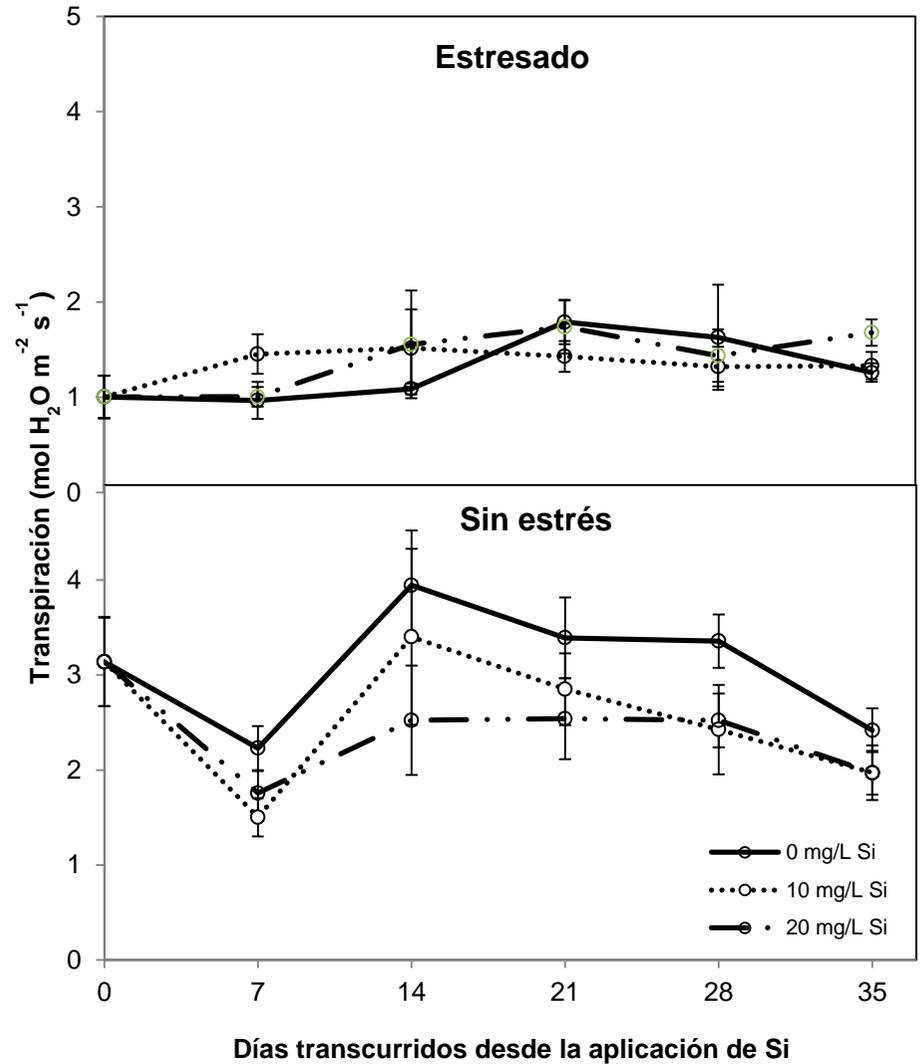


Fig. 15. Influencia del Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre la transpiración de hojas de 'Contender'. Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 1).

La acumulación de Si en las hojas de los melocotoneros a lo largo del tiempo de experimentación, se muestra en la Fig. 16. Cuando el Si fue aplicado, la acumulación de éste fue favorecida respecto al control, tanto en el tratamiento estresado como en el de sin estrés. En las plantas estresadas se observa una tendencia lineal de acumulación, mientras que en las plantas sin estrés la acumulación de Si alcanzaba el máximo, manteniéndose o descendiendo a lo largo del tiempo.

El nivel de K en las hojas a lo largo del experimento presentó variaciones significativas positivas en algunas semanas de evaluación, donde el Si estimuló la acumulación de K en las hojas de manera lineal, aunque también apareció una respuesta cuadrática en algunas semanas (Tabla 29). El AFE (Área Foliar Específica) no fue afectado por la aplicación de Si en ninguno de los niveles de riego aplicados (Tabla 30).

Los resultados para el ensayo 2 mostraron una tendencia diferente, ya que no se registraron diferencias significativas en el potencial hídrico entre ambos niveles de riego. Esta variable tampoco se vio afectada por el uso de Si. Sin embargo, hubo un efecto significativo del uso de Si sobre el intercambio gaseoso de los árboles. En estos, los melocotoneros tratados con Si presentaron valores más favorables para la FS (Fotosíntesis neta) respecto al control, con una respuesta lineal y cuadrática. Por otro lado, no se observaron diferencias significativas para la T (transpiración) (Tabla 31).

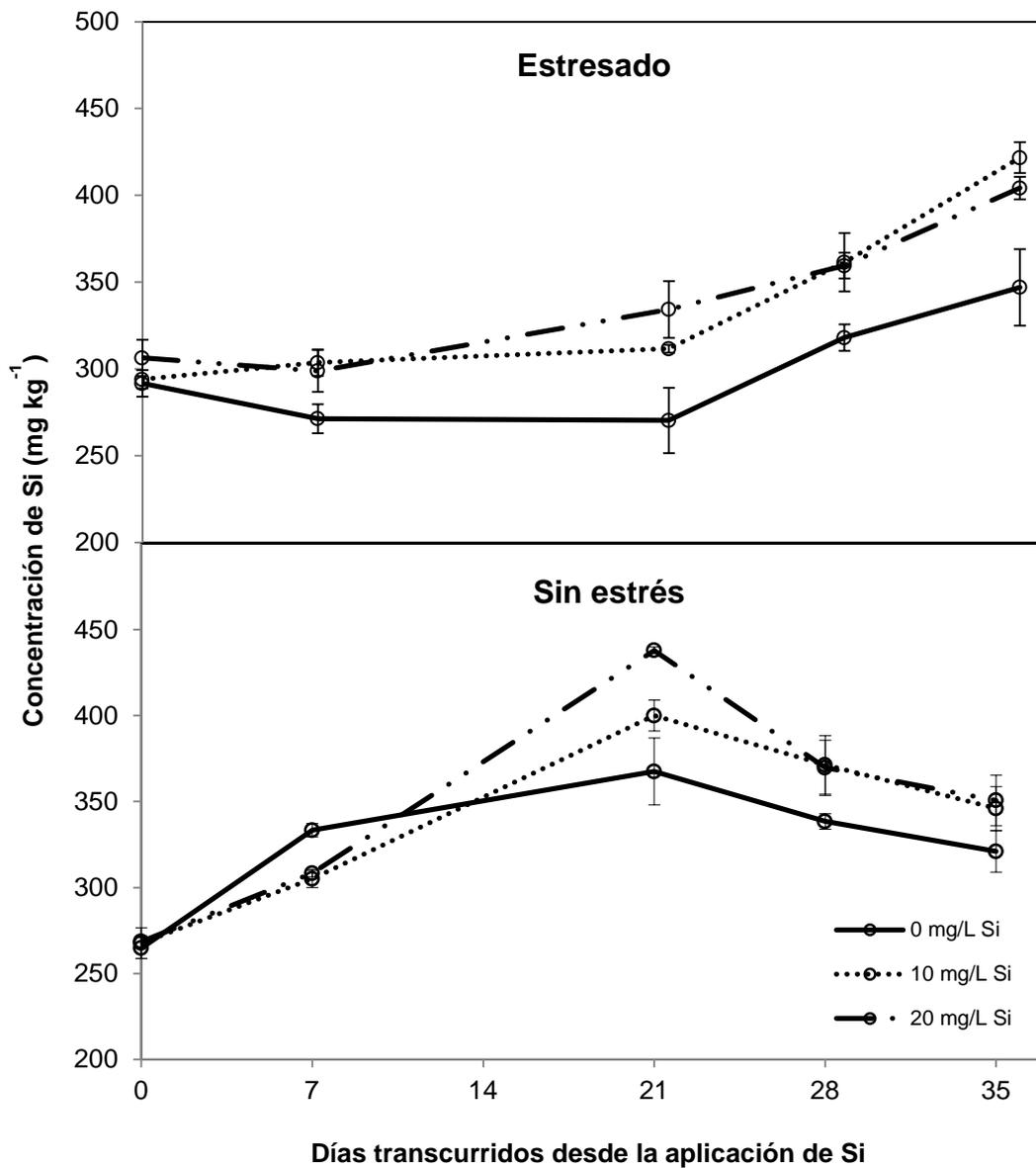


Fig. 16. Evolución de la concentración de Si en hojas de 'Contender' en respuesta a la aplicación de distintas dosis de Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés). Las barras indican el error estándar de la media. (Ensayo 1)

Tabla 29. Efecto del uso de Si sobre la concentración de K en hojas de 'Contender' sometidas dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés). (Ensayo 1).

Tratamientos Si (mg L ⁻¹)	Estresado						Sin estrés					
	K (%)						K (%)					
	Tiempo transcurridos (días)						Tiempo transcurridos (días)					
	0	7	14	21	28	35	0	7	14	21	28	35
0		3.5	3.7	3.2	4.3	2.9		3.9	3.3	3.4	3.8	3.1
10	2.1	3.4	3.6	3.1	4.0	3.0	2.9	3.7	3.2	3.5	3.8	2.9
20		3.5	3.8	3.4	4.1	3.2		4.0	3.3	3.5	4.5	3.0
Significación¹	-	N.S	N.S	L* Q*	N.S	L**	-	Q*	N.S	N.S	L*	N.S
C.V (%)²	-	6.7	6.7	6.0	8.4	3.0	-	5.3	8.6	7.1	10.9	4.3

¹ L= Lineal; Q= cuadrática; N.S. = No significativo; *P≤0.05

² Coeficiente de variación

Tabla 30. Efecto del uso de Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre el AFE (Área Foliar Específica) en 'Contender'. (Ensayo 1).

Tratamientos Si (mg L ⁻¹)	Estresado						Sin estrés					
	AFE (cm ² g ⁻¹)						AFE (cm ² g ⁻¹)					
	Tiempo transcurridos (días)						Tiempo transcurridos (días)					
	0	7	14	21	28	35	0	7	14	21	28	35
0		49.1	53.5	46.9	47.4	48.7		44.4	53.1	46.1	49.9	48.0
10	-	48.9	47.3	46.8	48.7	50.4	-	47.4	51.3	48.5	53.1	46.4
20		50.5	50.6	48.6	50.7	53.2		44.0	46.6	45.6	63.3	50.3
Significación¹	-	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S	-	N.S	N.S	N.S	N.S	N.S
C.V (%)²	-	27.1	12.1	7.6	12.7	10.3	-	12.6	10.3	7.7	7.0	7.2

¹ N.S. = No significativo

² Coeficiente de variación

Tabla 31. Efecto del uso de Si y dos niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre el potencial hídrico del tallo al mediodía, la FS y la T en hojas de 'Contender'. (Ensayo 2).

Tratamientos Si (mg L ⁻¹)	Estresado			Sin estrés		
	Ψ_w (bar)	FS ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	T ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Ψ_w (bar)	FS ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	T ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
0	-15.2	7.1	1.2	-10.7	7.9	1.4
10	-17.0	10.1	1.6	-12.6	10.5	1.7
20	-17.8	9.8	1.7	-11.1	10.1	2.0
Significación¹	N.S	L* Q*	N.S	N.S	L* Q*	NS
C.V (%)²	23.9	21.2	30.1	30.9	12.2	18.4

¹ L= Lineal; Q= cuadrática; N.S. = No significativo; *P≤0.05

² Coeficiente de variación

El contenido de Si asimilado en las hojas del tratamiento ´estresado` se incrementó significativamente conforme lo hizo la cantidad de Si aplicado. Se encontró una tendencia lineal y también cuadrática. Este efecto no se observó en plantas ´sin estrés`, donde no hubo diferencias significativas, aunque numéricamente la concentración de Si fue mayor donde se aplicó el elemento. Respecto a la concentración de K en hojas no se produjeron diferencias significativas entre tratamientos. Un resultado similar fue encontrado para el AFE (Área Foliar Específica) (Tabla 32).

Tabla 32: Efecto del uso de Si y niveles de estado hídrico (estresado y sin estrés) sobre el AFE y en la concentración acumulada de Si y K en hojas de 'Contender'. (Ensayo 2).

Tratamientos Si (mg L ⁻¹)	Estresado			Sin estrés		
	AFE (cm ² g ⁻¹)	Si (mg kg ⁻¹)	K (%)	AFE (cm ² g ⁻¹)	Si (mg kg ⁻¹)	K (%)
0	49.6	347.0	3.7	50.6	321.0	3.9
10	50.3	421.7	3.8	49.0	346.0	4.1
20	52.7	404.2	4.1	49.3	350.7	4.2
<i>Significación</i> ¹	N.S	L* Q**	N.S	N.S	N.S	N.S
<i>C.V (%)</i> ²	11.3	5.1	12.7	9.0	6.6	4.9

¹ L= Lineal; Q= cuadrática; N.S. = No significativo; *P≤0.05; **P≤0.01

² Coeficiente de variación

9.4. Discusión

De acuerdo con lo obtenido en el ensayo 1, los árboles tratados con Si presentaron mejor estado hídrico que los no tratados dentro del grupo de plantas estresadas. Respuestas similares a ésta han sido encontradas también en otros frutales leñosos cultivados en condiciones de sequía, como el pistachero y el mango (Habibi and Hajiboland, 2013; Helaly et al. 2017). En estos casos, los autores señalaron que dicho efecto fue atribuido al aumento de la actividad de las enzimas antioxidantes POX, CAT y SOD que condujeron a una menor acumulación de EROs y así evitaron daños celulares ocasionados por la sequía. En el caso del pistachero, no sólo se observó una disminución de los efectos perjudiciales causados por las EROs, sino efectos positivos sobre la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (PSII), evitando así el descenso de la fase fotoquímica primaria de la fotosíntesis en las plantas.

La transpiración no se vio afectada, lo que coincide con el comportamiento observado en el cafeto por Pereira et al. (2007), donde las plantas fertilizadas con Si bajo estrés por la sequía tampoco presentaron diferencias significativas en la transpiración. De manera similar, la fotosíntesis tampoco fue afectada con el uso de Si. Según Botelho (2006), la acumulación del Si como doble capa de silice amorfa impermeable en las células epidérmicas de las hojas, pueden cubrir los estomas dificultando los intercambios gaseosos y, por lo tanto, influenciando en los posibles resultados beneficiosos en la FS y transpiración.

La aplicación de Si a nivel foliar ofreció un aumento en la concentración de Si en hojas proporcional a la cantidad aplicada del elemento a lo largo del tiempo, aunque en plantas del grupo 'sin estrés' la acumulación de Si en hojas

pareció reducirse a los 21 días, probablemente debido a algún factor casual. Esto puede significar que la aplicación del Si vía foliar es eficiente, y adicionalmente puede justificar los efectos positivos encontrados en el estado hídrico de los árboles en la presente investigación. Un hecho similar fue encontrado en el cultivo de patata, donde el uso de Si a nivel foliar repercutió en su acumulación principalmente en las raíces de la planta y similarmente conectado a efectos beneficiosos frente a la sequía, como el aumento en la actividad de enzimas antioxidantes (Pilon et al. 2014).

El incremento parcialmente de K en hojas cuando se utilizó Si en ambos niveles de riego fue similar al reportado en cultivos como el trigo (Xu et al.2017) y el tomate (Zhang et al. 2019), donde el aumento de Si bajo estrés por la sequía en esos cultivos no solo aumentó la concentración foliar de K sino también las concentraciones de otros elementos minerales, principalmente de Ca, P, Mg y Fe.

En el ensayo 2, independientemente del nivel de riego, el tratamiento con Si aumentó la fotosíntesis en relación al control. Un incremento similar en la FS también fue observado en plantas de castaño que recibieron aplicaciones de Si bajo estrés hídrico causado por la sequía (Zhang et al. 2013). Según el autor, el incremento fue logrado debido a una mayor asimilación de CO₂, mayor concentración de clorofila relacionado con la absorción de la luz, que en conjunto generaron mejor eficiencia del sistema PSII. Los aumentos de fotosíntesis fueron acompañados por un incremento significativo de Si en hojas de las plantas del tratamiento estresado, aunque en el tratamiento sin estrés se apreció una tendencia de acumulación de Si en hojas pero sin significación, lo que confirma que la mejoría de la FS encontrada en el trabajo está ligada con

el uso de Si. Sin embargo, el uso de Si no tuvo efectos sobre la transpiración, proceso que está asociado con el cierre y apertura de los estomas, lo que indica que el Si podría tener un papel en la regulación de la transpiración cuticular en detrimento de la transpiración estomática. El potencial hídrico y la concentración de K en hojas, igualmente, no se vieron afectadas por el uso de Si; posiblemente serían necesarias varias semanas más de desarrollo del ensayo para que hubieran aparecido resultados significativos.

El área foliar específica en los dos ensayos no presentó ninguna diferencia significativa con el suministro de Si entre ambos niveles de riego, lo que puede ser debido a que el Si no tiene una función en los procesos de crecimiento como la multiplicación celular, sino una función estructural y bioquímica (Liang et al. 1994).

En los dos ensayos la aplicación del Si fue efectiva en la tolerancia de las plantas al estrés causado por la sequía, si bien esta tolerancia se refleja en parámetros diferentes en cada ensayo. Esto significa que, en términos prácticos (y aunque son necesarios más estudios para optimizar su eficiencia), el Si podría ser aplicado en el cultivo de manera previa o simultánea a partir del momento en que los síntomas de déficit hídrico en las plantas se manifiesten para lograr efectos positivos frente al estrés. Por lo tanto, puede ser una excelente opción para mitigar los efectos derivados de un estrés hídrico no previsto durante el año agrícola, o bien, en situaciones de incremento de las sequías asociadas con otros eventos, como por ejemplo, el cambio climático.

9.5. Referencias bibliográficas

Begg, J.E and Turner, N.C. 1970. Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiol.* 46:343-346.

Botelho, D.M.D.S. 2006. Progreso da cercosporiose e da ferrugem do cafeeiro (*Coffea arabica* L.) em função da aplicação de silício. Tesis doctoral. Universidade Federal de Lavras.

Chen, D., Wang, S., Yin, L., Deng, X. 2018. How does silicon mediate plant water uptake and loss under water deficiency?. *Front Plant Sci.*9:1-7.

Habibi, G and Hajiboland, R. 2013. Alleviation of drought stress by silicon supplementation in pistachio (*Pistacia vera* L.) plants. *Folia Hort.* 25:21-29.

Helay, M.N., El-Hoseiny, H., El-Sheery, N.I., Rastogi, A., Kalaji, H.M. 2017. Regulation and physiological role of silicon in alleviating drought stress of mango. *Plant Physiol Biochem.* 118:31-44.

Jifon, J.L and Syvertsen, J.P. 2003. Moderate shade can increase net gas exchange and reduce photoinhibition in citrus leaves. *Tree Physiol.* 23:119-127.

Kleiber, T., M. Calomme, y K. Borowiak. 2015. The effect of choline-stabilized orthosilicic acid on microelements and silicon concentration, photosynthesis activity and yield of tomato grown under Mn stress. *Plant Physiol Biochem.* 96: 180-88.

Konrad, C.E. and Knox, P. 2016. The Southeastern drought and wildfires. Southeast Regional Climate Center. Disponible en en la web: [https://sercc.com/?NIDISDroughtAssessmentFINAL.pdf%20\(%C3%BAItimo%20acceso%2031%20Mar.%202020\).](https://sercc.com/?NIDISDroughtAssessmentFINAL.pdf%20(%C3%BAItimo%20acceso%2031%20Mar.%202020).) (verificado a fecha 30 de marzo de 2020).

Liang, Y.C., Ma, T.S., Li, F.J., Feng, Y.J.. 1994. Silicon availability and response of rice and wheat to silicon in calcareous soils. *Comm Soil Sci. Plant An.* 25:2285-2297.

Ma, J.F. 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *J Soil Sci Plant Nut.* 50:11-18.

McCutchan, H and Shackel, K.A. 1992. Stem-water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees (*Prunus domestica* L. cv French). *J Amer Soc Hort Sci.* 117: 607-611.

Okie, T. 2011. Under the trees: the Georgia peach and the quest for labor in the twentieth century. *Agric Hist.* 85:72-101.

Penella C., Calatayud, A., Melgar, J.C. 2017. Ascorbic acid alleviates water stress in young peach trees and improves their performance after rewatering. *Front Plant Sci.* 8:1-9.

Pereira, T.A., Alves, J.D., Guerra-Neto, E.G., Fries, D.D., Magalhães, M.M., Livramento, D.E. 2007. Efeito da adubação silicatada em substituição à calagem sobre características fisiológicas de mudas de cafeeiro cultivadas em diferentes regimes hídricos. *Simpósio de pesquisa dos cafés do Brasil. Aguas de Lindoia.*

Pilon, C., Soratto, R.P., Broetto, F., Fernandes, A.M. 2014. Foliar or soil applications of silicon alleviate water-deficit stress of potato plants. *J Agron.* 106:2325-2334.

Remorini, D and Massai, R. 2003. Comparison of water status indicators for young peach trees. *Irrig Sci.* 22:39-46.

Sapre, S.S and Vakharia, D.N. 2016. Role of silicon under water deficit stress in wheat: (biochemical perspective): a review. *Agric Rev.* 37:10-116.

Scholander, P., Hammel, H., Bradstreet, E., and Hemmingsen, E. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*. 148:339-345.

Xu, L., Islam, F., Ali, B., Pei, Z., Li, J., Ghani, M.A., Zhou, W. 2017. Silicon and water-deficit stress differentially modulate physiology and ultrastructure in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Biotech*. 273:1-13.

Zhang, C., Moutinho-Pereira, J.M., Correia, C., Coutinho, J., Gonçalves, A., Guedes, A., Gomes-Laranjo, J. 2013. Foliar application of Sili-K[®] increases chestnut (*Castanea* spp.) growth and photosynthesis, simultaneously increasing susceptibility to water déficit. *Plant Soil*. 365:211-225.

Zhang, Y., Liang, Y., Zhao, X., Jin, X., Hou, L., Shi, Y., Ahammed, G.J. 2019. Silicon compensates phosphorus deficit-induced growth inhibition by improving photosynthetic capacity, antioxidant potential, and nutrient homeostasis in tomato. *Agronomy*. 733:1-16.

10. Discusión general

10. Discusión general

El interés por el Si en la agricultura ha ganado relevancia en los últimos años, al constatarse en muchos trabajos su papel beneficioso en la defensa de los cultivos frente a distintos factores de estrés de naturaleza biótica o abiótica (Jana and Jeong, 2014; Tubana et al. 2016). Sin embargo, hasta la fecha existen escasas evidencias experimentales que avalen esta idea en los cultivos leñosos (Fernández-Escobar, 2019). En ese sentido, la presente tesis ha generado resultados pioneros que permitieron evaluar y comprender el uso del Si en el olivo y en el melocotonero, especies tradicionales y de importancia económica en el territorio español.

En el olivo, teniendo en cuenta la falta de trabajos previos relacionados con la nutrición mineral del Si, los primeros estudios de la presente tesis tuvieron que partir del punto cero, surgiendo la necesidad de establecer metodologías científicas centradas en conocer con mayor exactitud la distribución y acumulación del Si en plantas de olivo, el tiempo necesario para garantizar la absorción del elemento, la dosis y la forma de aplicación, así como la influencia de la variedad, lo que ha supuesto el consumo de mucho tiempo previo al comienzo de los ensayos referentes a los estreses bióticos y abióticos.

Entre los primeros resultados obtenidos cabe resaltar que el Si en el olivo se concentra principalmente en la raíz, seguido de las hojas y los tallos. Las principales referencias sobre la acumulación y distribución de este elemento en plantas están relacionadas para plantas monocotiledóneas y acumuladoras de Si como el arroz (Ma and Yamaji, 2006), donde, a diferencia de lo observado en nuestros resultados, el Si se acumula principalmente en las

hojas, seguido de la cáscara, las raíces y, por último, los tallos (Epstein, 2001). Estas diferencias pueden ser debidas a que en las monocotiledóneas la absorción y el transporte del Si en la planta se ha asociado a la presencia de genes (LSi) que codifican la expresión proteínas transportadoras implicadas en el transporte radial y ascendente por el xilema, lo que facilita su translocación y acumulación eficiente en los órganos aéreos de la planta (Rao and Susmitha, 2017).

Por otro lado, la acumulación de Si en las hojas aumentó al hacerlo la concentración de Si aplicada. La forma de aplicación, bien al suelo o vía foliar, no parece influir en la efectividad de la absorción del Si por la planta. Esto sugiere que el Si puede aplicarse eficientemente tanto a través del agua de riego como por pulverización foliar, lo que resulta de especial relevancia en el olivar de secano, donde los productos fitosanitarios son aplicados vía foliar. En general, a los 60 días después del inicio de los tratamientos con Si se observaron diferencias en la acumulación del elemento entre las plantas tratadas y el control. Asimismo, la dosis de 20 mg L⁻¹ de Si resultó ser la mejor para inducir esas diferencias. Cabe resaltar que tras 15 días sin aplicación de Si, la acumulación del elemento en el olivo parece disminuir, principalmente con la dosis referida, siendo por tanto necesario que el aporte de Si sea continuo, de lo contrario su acumulación y los posibles efectos protectores frente a los diversos estreses en la planta pueden verse reducidos (Huber et al. 2012). La cuestión es que el Si una vez depositado en la planta se polimeriza y queda inmóvil, por lo que no puede ser transportado hacia los demás órganos (Ma and Yamaji, 2008), particularmente a las hojas nuevas.

El efecto observado con mayor claridad al aplicar Si en el olivo fue encontrado en el ensayo en el que se inoculó el agente causal del repilo. En éste, independientemente de la forma de aplicación del elemento, el índice de enfermedad (IE) siguió una tendencia de disminución a medida que se aumentó la concentración de Si aplicada, y se pudo observar que la dosis de 20 mg L⁻¹ de Si pareció ser la más apropiada para la mitigación de la enfermedad. Estos resultados son de especial relevancia para los sistemas de manejo integrado de enfermedades en el olivo, visto que pueden ser una opción de control reduciendo así aplicaciones de fitosanitarios (Zargar et al. 2019), como los fungicidas a base de cobre que es el principal método de control de la enfermedad y, al mismo tiempo, gran contaminante ambiental (Trapero et al. 2017). Además, es importante mencionar las diferencias varietales encontradas en el ensayo, algo comúnmente encontrado en estudios sobre la tolerancia de las plantas a los diferentes estreses bióticos y abióticos. La aplicación de Si no produjo efecto mitigante frente al ataque de los demás estreses bióticos estudiados en el olivo, la antracnosis y la verticilosis. Los motivos todavía son inciertos. En el caso del ensayo de verticilosis se puede decir que los problemas en la metodología de inoculación pueden haber favorecido esos resultados. Por otro lado, en el ensayo sobre antracnosis las dosis aplicadas de Si en olivos establecidos en condiciones de campo fueron inferiores a los 20 mg L⁻¹, dosis considerada como la más eficiente para inducir efectos beneficiosos según nuestros resultados, y no consiguieron aumentar la concentración del Si en hoja, y, en consecuencia, puede haber ocasionado la ineficacia del tratamiento. En ambos casos es importante señalar que quizá el Si puede que no afecte a la tolerancia a esos estreses por motivos aún

desconocidos, por lo que se hace necesario repetir los ensayos, empleando diferentes metodologías, que principalmente tengan en cuenta incrementos en la aportación de Si. Algo similar puede interpretarse sobre el efecto en la tolerancia a la salinidad.

Hay otro aspecto a considerar a juzgar por los resultados obtenidos. En algunos de ellos, la aplicación de Si se realizó a la vez que las plantas se sometieron al estrés, pero de la observación de los resultados globales se plantea la hipótesis de que las plantas que van a recibir el tratamiento de estrés deben de estar con unos niveles de Si significativamente superiores al de las plantas control antes de recibir los tratamientos. Esto ocurrió en el ensayo del repilo, pero no en otros de los realizados en este trabajo con el olivo, por lo que cabe la duda de si la aplicación de Si no fue efectiva porque el Si no tiene efecto en la tolerancia a esos estreses, o si fue porque la estrategia del experimento no fue acertada. En el melocotonero, sin embargo, el ensayo realizado para estudiar el efecto del Si en el déficit hídrico, mostró que el Si podría ser aplicado tanto de manera previa como simultánea a partir del momento en que aparecieran los síntomas de estrés. El desconocimiento total sobre el efecto del Si en el olivo y en otras plantas perennes ha llevado a realizar experimentos de ese tipo, pero que plantean nuevas hipótesis a tener en cuenta en experimentos posteriores para determinar realmente si el Si puede inducir tolerancia a diversos estreses bióticos y abióticos en el olivo. El objetivo general es determinar si la aplicación de Si en plantaciones de olivar, bien a través del agua de riego o en pulverizaciones foliares, como se ha determinado en este trabajo, puede inducir cierta tolerancia a diversos estreses

bióticos y abióticos, y pueda considerarse como una práctica sostenible del cultivo de esta especie.

10.2. Referencias bibliográficas

Epstein, E. 2001. Silicon in plants: facts vs. concepts, p. 1-15. In: Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndorfer, G.H. Silicon in agriculture. Eds. Elsevier Science.

Fernández-Escobar, R. 2019. Olive nutritional status and tolerance to biotic and abiotic stresses. *Front Plant Sci.* 10:1-7.

Huber, D., Römheld, V., Weinmann, M. 2012. Relationship between nutrition, plant diseases and pests, p. 283-298. In: Marschner, H. Mineral nutrition of higher plants. Ed 3. Academic Press, London.

Jana, S and Jeong, B.R. 2014. Silicon: the most under-appreciated element in horticultural crops. *Trends Hortic Res.* 4:1-19.

Ma, J.F and Yamaji, N. 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends Plant Sci.* 11:392-397.

Ma, J.F and Yamaji, N. 2008. Functions and transport of silicon in plants. *Cell Mol Life Sci.* 65:3049-3057.

Rao, G.B and Susmitha, P. 2017. Silicon uptake, transportation and accumulation in rice. *J Pharmacogn Phytochem.* 6:290-293.

Trapero, A., López-Escudero, F.J., Blanco, M.A. 2017. Enfermedades, p. 735-793. En: Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. El Cultivo del olivo. Ed 7. Mundi-Prensa, Madrid.

Tubana, B., Babu, T., Datnoff, L.E. 2016. A review of silicon in soils and plants and its role in US agriculture: history and future perspectives. *Soil Sci.* 181:1-19.

Zargar, S.M., Mahajan, R., Bhat, J.A., Nazir, M., Deshmukh. 2019. Role of silicon in plant stress tolerance: opportunities to achieve a sustainable cropping system. *Biotech.* 73:1-16.

11. Conclusiones finales

11. Conclusiones finales

1. El Si aplicado a plantas de olivo se acumula principalmente en la raíz seguida de las hojas y, por último, los tallos.
2. En las hojas del olivo se apreció un aumento progresivo de acumulación de Si al incrementar su dosis de aplicación, visible a partir de los 60 después del comienzo de su suministro, siendo la dosis de 20 mg L⁻¹ la más adecuada para producir diferencias de acumulación del elemento frente al control.
3. La forma de aplicación del Si, foliar o por el agua de riego, no influye en la efectividad de la fertilización, recomendándose la fertilización foliar como método de aplicación del elemento en el olivar de secano.
4. La aplicación de Si permitió un control satisfactorio del repilo del olivo. Se observaron diferencias varietales, siendo 'Arbequina' la que presentó mayor tolerancia a la enfermedad.
5. La aplicación de Si no mejoró la tolerancia del cultivo frente al ataque de *Verticillium dahliae*, agente causal de la verticilosis del olivo ni a la antracnosis causada por *Colletotrichum* spp. Las dosis aplicadas y la metodología empleada pudieron afectar a los resultados.

6. El aporte de Si a la solución salina en olivos promovió un leve efecto positivo en la mitigación de los daños causados por la salinidad, a través del descenso en la acumulación de Na^+ en las plantas. Sin embargo el crecimiento vegetativo, representado por la biomasa y el crecimiento del brote, junto con la acumulación de K^+ en los órganos no se vieron afectados.

7. La aplicación de Si a melocotoneros jóvenes mejoró la tolerancia al estrés hídrico.

12. Conclusions

12. Conclusions

1. In olive plants silicon is accumulated mainly in the root, followed by the leaves and stems.
2. Silicon accumulates in olive leaves as the concentration of silicon applied increases. Differences in Si leaf accumulation between treated and control plants were evident 60 days after its application. The dose of 20 mg L^{-1} was the most appropriate to increase silicon level in leaves.
3. The way of silicon application, sprayed onto leaves or through the irrigation water, is equally efficient. Foliar application is recommended in rain fed olive orchards.
4. Si application was efficient in the control of olive leaf spot. Cultivar differences were observed. 'Arbequina' was most tolerant than 'Picual'
5. The application of Si did not improve the tolerance of olive trees against the attack of *Verticillium dahliae*, the causal agent of Verticillium wilt of olive, or anthracnose caused by *Colletotrichum* spp. The doses applied and the methodology used could have affected the results.
6. Silicon applied to the saline solution reduced the accumulation of Na^+ in olive plants. However, vegetative growth and K^+ accumulation were not affected.

7. The application of Si to young peach trees improved the tolerance to water stress.

