

SUPRESSÃO DE PATÓGENOS EM SOLOS INDUZIDA POR AGENTES ABIÓTICOS: O CASO DO SILÍCIO

Oscar Fontão de Lima Filho
Maria Therese Grothge de Lima
Siu Mui Tsai

INTRODUÇÃO

O crescimento e desenvolvimento adequado das plantas, em solos agrícolas ou não cultivados, depende de uma série de fatores, incluindo inúmeras interações bióticas e abióticas, no solo e na superfície radicular, influenciando inclusive a fitossanidade. Características físicas, químicas e biológicas estão ligadas à supressão dos solos às doenças. Os solos supressivos podem ser divididos em dois tipos: naturais e induzidos. A supressão natural está associada com determinadas características físicas e químicas, como pH, salinidade e textura, as quais afetam a microbiologia do solo, não sendo afetada pelos cultivos sucessivos. Em contrapartida, a supressão induzida geralmente é independente do tipo de solo, mas não das práticas culturais, o que inclui a fertilização.

As interações entre nutrientes, ou elementos benéficos, e patógenos são complexas, geralmente sendo explicadas através das funções destes elementos no metabolismo vegetal. A influência dos minerais pode ocorrer em função de mudanças no padrão de crescimento, morfologia, anatomia e, principalmente, na composição química e enzimática da planta, aumentando ou diminuindo a resistência ou tolerância ao patógeno. Os estudos realizados com o Si evidenciam a sua importância na ativação de genes que promovem a produção de enzimas relacionadas com os mecanismos de defesa da planta. Além disso, vários trabalhos demonstram incrementos significativos da taxa fotossintética, melhoria da arquitetura foliar e de outros processos no metabolismo vegetal, tendo como resultado final um aumento e maior qualidade na

produção. O Si, portanto, tem alto potencial para ser utilizado extensivamente na agricultura.

A FUNÇÃO DO SILÍCIO NOS MECANISMOS DE RESISTÊNCIA DAS PLANTAS AOS PATÓGENOS

Em monocotiledôneas, a associação entre o Si e a redução de doenças fúngicas é conhecida há bastante tempo. O efeito inibidor do Si em doenças causadas por fungos, porém, não é restrito somente às gramíneas. A Tabela 1 mostra exemplos significativos de redução na incidência e desenvolvimento de doenças de mono e dicotiledôneas.

Em pesquisa recente desenvolvida no CENA-USP, constatou-se que o fornecimento do Si através da solução nutritiva aumenta a resistência da soja ao cancro da haste. A extensão da lesão, provocada pelo fungo na medula de plantas de soja infectadas, diminuiu em até 90% (Figura 1). A diminuição da lesão foi linear até a adição de 40 mg kg⁻¹ de Si ao meio nutritivo, cerca de 4.000 mg kg⁻¹ de Si nas folhas, ou 550 mg kg⁻¹ de Si nas hastes da soja (GROTHGE-LIMA, 1998).

A resistência das plantas às doenças pode ser aumentada através da alteração das respostas da planta ao ataque do parasita, aumentando a síntese de toxinas (fitoalexinas), que podem agir como substâncias inibidoras ou repelentes, e a formação de barreiras mecânicas (MARSCHNER, 1995). Fitoalexinas são moléculas pequenas produzidas *de novo* nas plantas, após o ataque de microrganismos ou estresse, e desempenham função importante

Tabela 1. Doenças controladas pelo Si em algumas mono e dicotiledôneas.

Cultura	Patógeno	Referência
Cana-de-açúcar	<i>Puccinia melanocephala</i> e <i>Leptosphaeria sacchari</i>	Fox & Silva (1978), Raid et al. (1992)
Arroz	<i>Pyricularia oryzae</i> , <i>Bipolaris oryzae</i> , <i>Corticium sasakii</i> , <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Helminthosporium oryzae</i> , <i>Gerlachia oryzae</i>	Datnoff et al. (1990), Osuna-Canizales et al. (1991), Mathai et al. (1978), Wang et al. (1994), Datnoff et al. (1991), Winslow (1992)
Sorgo	<i>Colletotricum graminocolum</i> ; <i>Striga asiatica</i> e <i>Rhizoctonia solani</i>	Narwal (1973), Maiti et al. (1984), Wu & Hsieh (1990)
Cevada	<i>Erysiphe graminis</i>	Jiang et al. (1989)
Trigo	<i>Erysiphe graminis</i>	Leusch & Buchenauer (1989)
Pepineiro	<i>Sphaerotheca fuliginea</i> , <i>Pythium ultimum</i> , <i>Pythium aphanidermatum</i> , <i>Botrytis cinerea</i> , <i>Didymella bryoniae</i>	Adatia & Besford (1986), Menzies et al. (1991b), Menzies et al. (1992), Chérif & Bélanger (1992), Chérif et al. (1994b), O'Neill (1991), Voogt (1990)
Aboboreira, meloeiro	<i>Sphaerotheca fuliginea</i>	Adatia & Besford (1986), Menzies et al. (1991b), Menzies et al. (1992)
Videira	<i>Uncinula necator</i>	Bowen et al. (1992), Menzies et al. (1992)
Roseira	<i>Sphaerotheca pannosa</i> , <i>Peronospora sparsa</i>	Voogt et al. (1991), Voogt (1992)
Soja	<i>Diaporthe phaseolorum</i> f. sp. <i>meridionalis</i>	Grothge-Lima (1998)

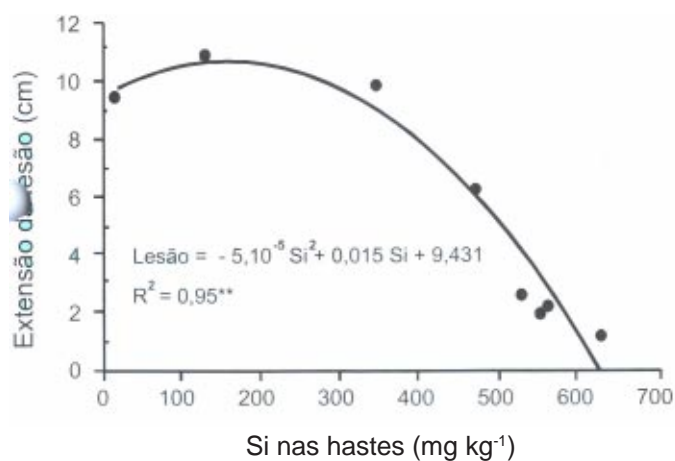
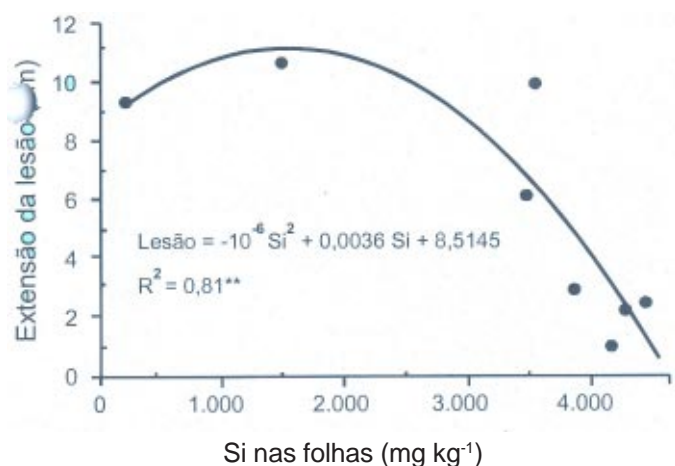
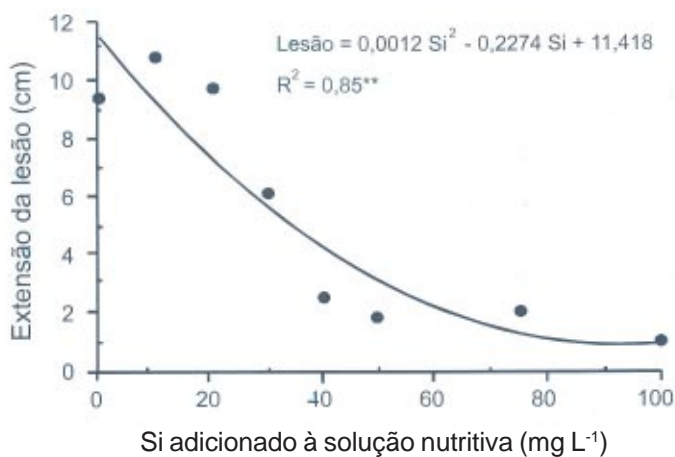


Figura 1. Efeito do Si sobre a extensão da lesão medular, em plantas de soja (cv. Garimpo Comum - suscetível ao fungo) infectadas com o cancro da haste (*D. phaseolorum* f. sp. *meridionalis*), cultivadas em solução nutritiva, 21 dias após a sua inoculação – média de oito repetições por ponto (GROTHGE-LIMA, 1998).

na resistência às doenças de plantas e aos insetos. Frequentemente, as fitoalexinas são tóxicas também para o hospedeiro, acumulando-se em células mortas. A resistência ao patógeno ocorre quando estes compostos acumulam-se rapidamente, e em altas concentrações, no local de infecção, resultando na morte do patógeno (PAXTON, 1991; FOSKET, 1994). Vários flavonóides, em exsudatos de raízes de leguminosas, podem atuar como supressores

para certos fungos patogênicos, sendo considerados fitoalexinas (DIXON, 1986; HARTWIG et al., 1994). Nas interações patógeno-planta, certos produtos finais da via de biossíntese dos (iso)flavonóides servem como fitoalexinas nas reações de defesa da planta (McCLURE, 1975; HAHLBROCK & SCHEEL, 1989; PETERS & VERMA, 1990; RAO, 1990).

A primeira menção formal especulando a respeito do modo de ação do Si sobre a redução da severidade de uma doença data de 1940. Foi observada uma relação direta entre a deposição de ácido silícico nos sítios de infecção de míldio e o grau de resistência da planta. Houve uma silicificação das células epidérmicas, inferindo-se que a penetração do tubo infectivo foi impedido pelo Si, agindo, assim, como uma barreira física. Deste modo, uma menor porcentagem de esporos, germinando na epiderme foliar, obteve sucesso na penetração e posterior colonização (WAGNER, 1940).

Barreiras mecânicas incluem mudanças na anatomia, como células epidérmicas mais grossas e um grau maior de lignificação e/ou silicificação. A sílica amorfa ou “opala”, localizada na parede celular, tem efeitos notáveis sobre as propriedades físicas desta. O acúmulo e deposição de Si nas células da camada epidérmica pode ser uma barreira física efetiva na penetração da hifa (EPSTEIN, 1994; MARSCHNER, 1995). Neste aspecto, o papel do Si incorporado à parede celular é análogo ao da lignina, que é um componente estrutural resistente à compressão. A incorporação do Si tem, pelo menos, dois efeitos positivos do ponto de vista energético: 1) o seu custo é 3,7% daquele relativo à incorporação da lignina; e 2) a melhoria na interceptação da luz solar, portanto da fotossíntese, devido à melhor arquitetura das plantas supridas com uma grande quantidade de Si (RAVEN, 1983).

Observações ultraestruturais sugerem que a silicificação das paredes celulares pode reduzir a troca de material entre patógeno e hospedeiro, reduzindo a senescência prematura, além de agir como barreira física, caso o fungo alcance a parede celular (HEATH & STUMPF, 1986). Assim, o Si agiria de modo semelhante à lignina ou suberina de algumas plantas, que são depositadas em paredes primárias, ligando-se aos polissacarídeos, para bloquear o avanço do patógeno (FOSKET, 1994).

Altos níveis de Si nos locais de contato de *E. graminis* com o tecido foliar de cevada está associado ao fracasso da penetração do fungo. A acumulação de Si no tecido hospedeiro, nas regiões de contato com o parasita, é localizada e crescente (CARVER et al., 1987). Aparentemente, o Si aplicado via foliar pode ser absorvido e translocado lateralmente, através da folha, para áreas não cobertas pelo silicato, circundando o apressório (BOWEN et al., 1992). Mas é necessário um suprimento contínuo de Si para o aumento da resistência da planta. Pepineiros infectados com *S. fuliginea*, transferidos para um meio contendo Si, apresentam uma rápida silicificação do tecido foliar, principalmente nas bases dos tricomas, e ao redor dos pontos de infecção, aumentando a resistência ao patógeno. Mas a transferência de plantas suplementadas com Si para um meio deficiente no elemento não mantém a resistência ao fungo, ou a silicificação do tecido hospedeiro ao redor da hifa, apesar da existência de Si residual na base dos tricomas (SAMUELS et al., 1991b).

Plantas de pepineiro suplementadas com Si mostram a presença deste na base de tricomas da epiderme, enquanto o teor mantém-se baixo no pêlo absorvente do tricoma e demais células da epiderme. O Si também é encontrado nas papilas formadas no sítio de infecção, parede celular do hospedeiro, e entre esta e a membrana plasmática. Durante o ataque de *S. fuliginea*, as áreas

das paredes celulares adjacentes ao foco de infecção alteram a morfologia da superfície, tornando-a mais grosseira, e aumentam consideravelmente a concentração de Si ao redor das colônias, diminuindo o crescimento do fungo (SAMUELS et al., 1991a,b; 1993; 1994).

Entretanto, a barreira física proporcionada pelo silício nas células epidérmicas não é o único mecanismo de combate à penetração das hifas de fungos ou ataque de insetos. Resultados recentes de pesquisa sugerem que, em plantas de pepino, o Si age no tecido hospedeiro afetando os sinais entre o hospedeiro e o patógeno, resultando em uma ativação mais rápida e extensiva dos mecanismos de defesa da planta (SAMUELS et al., 1991b; CHÉRIF et al., 1992a, CHÉRIF et al., 1992b; CHÉRIF et al., 1994a).

Compostos fenólicos e Si acumulam-se nos sítios de infecção, cuja causa ainda não está esclarecida (Figura 2). O Si pode formar complexos com os compostos fenólicos e elevar a síntese e mobilidade destes no apoplasto. Uma rápida deposição de compostos fenólicos ou lignina nos sítios de infecção é um mecanismo de defesa contra o ataque de patógenos, e a presença de Si solúvel facilita este mecanismo de resistência (MENZIES et al., 1991a). Pepineiros suplementados com 100 mg kg⁻¹ de Si na solução nutritiva apresentam uma acentuada acumulação de material eletrodenso no tecido hospedeiro infectado por *P. ultimum*, com um aumento significativo de células preenchidas com este material. O fungo colonizador é bastante danificado, frequentemente reduzido a hifas vazias. O material eletrodenso, provavelmente fenóis, também forma camadas ao longo das paredes primárias e secundárias das células e vasos do xilema (CHÉRIF et al., 1992a).

KOGA et al. (1988) estabeleceram uma hipótese relativa ao mecanismo de defesa das plantas, através do Si e compostos fenólicos. Segundo os autores, estes compostos são liberados pela descompartimentação que se segue após a morte da célula, acumulando-se nas paredes das células mortas. Os compostos fenólicos formam complexos insolúveis com o Si, que se movem apoplásticamente na epiderme, devido ao transporte passivo no fluxo da transpiração.

Existe uma relação direta bastante significativa entre a intensidade da luz e o conteúdo de fenóis em folhas (MARSCHNER, 1995). Portanto, alguns mecanismos de defesa da planta, como aqueles baseados no metabolismo dos compostos fenólicos, ficam enfraquecidos no período noturno. Pode-se aventar a possibilidade do aumento da capacidade destes mecanismos no escuro, quando a planta é suprida com quantidades elevadas de Si. CARVER et al. (1994) observaram que, na presença de luz contínua, ocorre um atraso na formação do haustório de *E. graminis* f. sp. *avenae* em folhas de aveia. Trinta horas após a inoculação, em ausência constante de luz, o conteúdo de Si das paredes celulares do hospedeiro é substancialmente aumentado, diminuindo a penetração do fungo nas células tratadas. O mesmo efeito não foi observado no tratamento com luz.

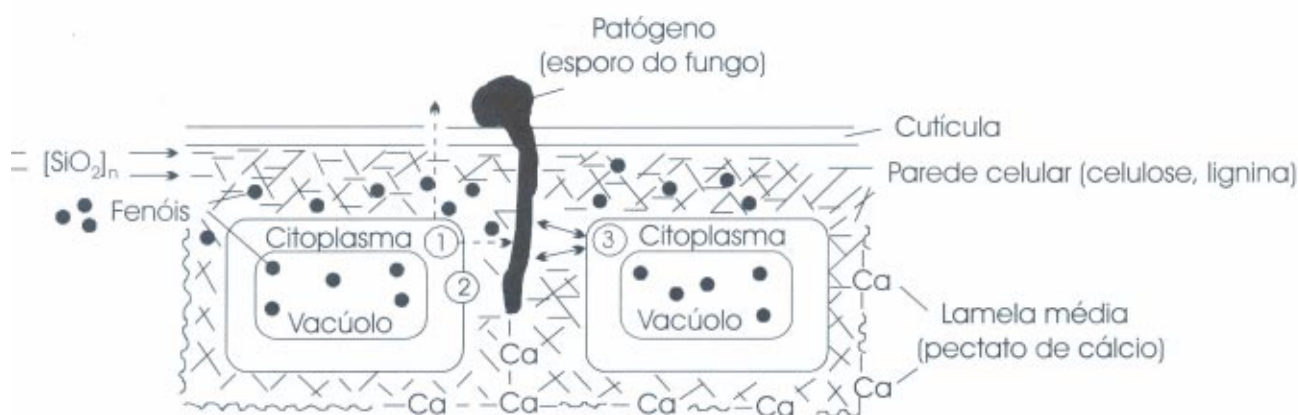
Compostos fenólicos, extraídos de pepineiros infectados por *P. ultimum* e *P. aphanidermatum* e tratados com Si apresentam alta atividade fungistática, com uma ativação rápida e intensa de

peroxidases e polifenoloxidasas, bem como uma marcante estimulação da atividade da quitinase, após a infecção com *Pythium* sp. Peroxidases e polifenoloxidasas geralmente estão associadas ao rompimento de células da própria planta, ao passo que a quitinase está relacionada com a degradação da parede celular do fungo. Além disso, os extratos protéicos de plantas infectadas, e com níveis elevados de Si apresentam um aumento na atividade da enzima beta-glicosidase, a qual apresenta cor-

relação com a presença de agliconas fungitóxicas encontradas nas raízes das plantas, e com a eficácia destas em suprimir o *Pythium* sp. (CHÉRIF et al., 1994). Folhas de pepineiros com teor alto de Si apresentam um aumento significativo na atividade de RuBPCarboxilase, e maior teor de proteína solúvel (ADATIA & BESFORD, 1986). Em arroz, o fornecimento adicional de Si pode induzir um aumento na celulose, hemicelulose, proteína total e fenóis (HOODA & SRIVASTAVA, 1996).

A utilização de elicitores bióticos e abióticos na agricultura, com a finalidade de ativar os mecanismos de defesa da planta, desperta bastante interesse. Como exemplos de elicitores abióticos, pode-se citar a luz ultravioleta e o CdCl₂. Alguns componentes

Além da barreira física nas células epidérmicas, o Si age no tecido hospedeiro afetando os sinais entre o hospedeiro e o patógeno, resultando em uma ativação mais rápida e extensiva dos mecanismos de defesa da planta.



1. Difusão de assimilados de baixo peso molecular (açúcares, aminoácidos)
2. Permeabilidade da membrana plasmática
3. Interações entre o fungo e a célula epidérmica (formação de toxinas, compostos fenólicos)

Figura 2. Representação esquemática da penetração de uma hifa na camada epidérmica foliar, e alguns fatores que afetam a penetração e colonização do fungo (MARSCHNER, 1995).

fúngicos, e de vegetais específicos, podem ser utilizados como elicitores bióticos (FOSKET, 1994). Mas a indução da resistência através destes compostos, antes de ocorrer a infecção, desvia o metabolismo energético de seu padrão normal, podendo resultar em perdas na produção. Em contrapartida, a fertilização com Si parece induzir o mecanismo de defesa somente em resposta ao ataque do patógeno. Esta indução é expressa através de uma reação em cadeia de várias mudanças bioquímicas associadas, caracterizando uma resposta de defesa rápida e prolongada. Esta característica explica a não especificidade da resistência induzida pelo Si, em vários patógenos não relacionados entre si (CHÉRIF et al., 1994b).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O Si tem alto potencial de uso na agricultura, pois além de promover melhorias no metabolismo da planta, ativa genes envolvidos na produção de enzimas relacionadas com os mecanismos de defesa contra patógenos. A aplicação foliar de Si, ou a sua adição em solos contaminados por agentes patogênicos, contribuindo assim para o aumento do grau de supressão do solo a patógenos, pode aumentar significativamente a produção e a qualidade do produto colhido. Portanto, a tecnologia do uso de um produto natural como o Si revela-se promissora e eficaz, do ponto de vista técnico, na redução da severidade de diversas doenças. Cabe à pesquisa indicar qual o binômio doença/cultura, e de que maneira esta tecnologia pode ser aplicada com êxito em condições comerciais.

LITERATURA CITADA

- ADATIA, M.H.; BESFORD, R.T. The effects of silicon on cucumber plants grown in recirculating nutrient solution. **Annals of Botany**, v.58, p.343-351, 1986.
- BÉLANGER, R.R.; BOWEN, P.A.; EHRET, D.L.; MENZIES, J.G. Soluble silicon – its role in crop and disease management of greenhouse crops. **Plant Disease**, v.79, n.4, p.329-336, 1995.
- BOULD, C.; HEWITT, E.J.; NEEDHAM, P. **Diagnosis of mineral disorders in plants: principles**. London: HMSO, 1983, v.1, 174p.
- BOWEN, P.; MENZIES, J.G.; EHRET, D.L.; SAMUELS, L.; GLASS, A.D.M. Soluble silicon sprays inhibit powdery mildew development on grape leaves. **Journal of American Society for Horticultural Science**, v.117, p.906-912, 1992.
- CARVER, T.L.W., INGERSON-MORRIS, S.M., THOMAS, B.J.; GAY, A.P. Light-mediated delay of primary haustorium formation by *Erysiphe graminis* f. sp. *avenae*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.45, n.1, p.59-79, 1994.
- CARVER, T.L.W.; ZEYEN, R.J.; AHLSTRAND, G.G. The relationship between insoluble silicon and success of attempted primary penetration by powdery mildew (*Erysiphe graminis*) germplins on barley. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.31, n.1, p.133-148, 1987.
- CHÉRIF, M.; BÉLANGER, R.R. Use of potassium silicate amendments in recirculating nutrient solutions to suppress *Pythium ultimum* on long english cucumber. **Plant Disease**, v.76, n.10, p.1008-11, 1992.
- CHÉRIF, M.; ASSELIN, A.; BÉLANGER, R.R. Defense responses induced by soluble silicon in cucumber roots infected by *Pythium* spp. **Phytopathology**, v.84, n.3, p.236-242, 1994a.
- CHÉRIF, M.; BENHAMOU, N.; MENZIES, J.G.; BÉLANGER, R.R. Silicon induced resistance in cucumber plants against *Pythium ultimum*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.41, p.411-425, 1992a.
- CHÉRIF, M.; MENZIES, J.G.; BENHAMOU, N.; BÉLANGER, R.R. Studies of silicon distribution in wounded and *Pythium ultimum* infected cucumber plants. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.41, p.371-385, 1992b.
- CHÉRIF, M.; MENZIES, J.G.; EHHRET, D.L.; BOGDANOFF, C.; BÉLANGER, R.R. Yield of cucumber infected with *Pythium aphanidermatum* when grown with soluble silicon. **HortScience**, v.29, p.896-897, 1994b.
- DATNOFF, L.E.; RAID, R.N.; SNYDER, G.H.; JONES, D.B. Effect of calcium on blast and brown spot intensities and yields of rice. **Plant Disease**, v.75, n.7, p.729-732, 1991.
- DATNOFF, L.E.; RAID, R.N.; SNYDER, G.H.; JONES, D.B. Evaluation of calcium silicate slag and nitrogen on brown spot, neck rot, and sheat blight development on rice. **Biological and Cultural Tests for Control of Plant Disease**, v.5, p.65, 1990.
- DIXON, R.A. The phytoalexin response: elicitation, signaling and control of host gene expression. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v.61, p.239-291, 1986.
- EPSTEIN, E. The anomaly of silicon in plant biology. **Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America**, v.91, p.11-17, 1994.
- FOSKET, D.E. **Plant growth and development; a molecular approach**. San Diego: Academic Press, 1994. 580p.
- FOX, R.L.; SILVA, J.A. Symptoms of plant malnutrition: silicon, and agronomically essential nutrient for sugarcane. In: **Illustrated concepts in tropical agriculture**. Agriculture and Human Resources University of Hawaii, n.8, 1978.
- GROTHGE-LIMA, M.T. Interrelação cancro da haste (*Diaporthe phaseolorum* f. sp. *meridionalis*), nodulação (*Bradyrhizobium japonicum*) e silício em soja [*Glycine max* (L.) Merrill]. Piracicaba, 1998. 58p. Tese (Doutorado) - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo.
- HAHLBROCK, K.; SCHEEL, D. Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.40, p.347-369, 1989.
- HARTWIG, E.E. Registration of near isogenic soybean germoplasm lines D68-0099 and D68-0102, differing in ability to form nodules. **Crop Science**, v.34, n.3, p.822, 1994.
- HEATH, M.C.; STUMPF, M.A. Ultrastructural observations of penetration sites of the cowpea rust fungus in untreated and silicon depleted French bean cells. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.29, n.1, p.27-39, 1986.
- HOODA, K.S.; SRIVASTAVA, M.P. Role of silicon in the management of rice blast. **Indian Phytopathology**, v.49, n.1, p.26-31, 1996.

- JIANG, D.; ZEYEN, R.J.; RUSSO, V. Silicon enhances resistance of barley to powdery mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*). **Phytopathology**, v.79, p.1198, 1989. Suplemento.
- KOGA, H.; ZEYEN, R.J.; BUSHNELL, W.R.; AHLSTRAND, G.G. Hipersensitve cell death, autofluorescence and insoluble silicon accumulation in barley leaf epidermal cells under attack by *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.32, n.3, p.395-409, 1988.
- LEUSCH, H.J.; BUCHENAUER, H. Effect of soil treatments with silica-rich lime fertilizers and sodium trisilicate on the incidence of wheat by *Erysiphe graminis* and *Septoria nodorum* depending on the form of N-fertilizer. **Journal of Plant Disease and Protection**, v.96, p.154-172, 1989.
- MAITI, R.K.; RAMAIAAH, K.V.; BISEN, S.S.; CHIDLEY, V.L. A comparative study of the haustorial development of *Striga asiatica* (L.) Kuntze on *Sorghum* cultivars. **Annals of Botany**, v.54, p.447-457, 1984.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2. ed. New York: Academic Press, 1995. 887p.
- MATHAI, G.; PAILY, P.V.; MENON, M.R. Effect of fungicides and silica in the control of sheath blight disease of rice caused by *Corticium sasakii* (Shirai). **Agricultural Research Journal of Kerala**, v.19, p.79-83, 1978.
- McCLURE, J.W. Physiology and functions of flavonoids. In: HARBORNE, J. B.; MABRY, T. J.; MABRY, H. (ed.). **The flavonoids**. San Diego: Academic Press, 1975. p.990-1055.
- MENZIES, J.G.; BOWEN, P.; EHRET, D.L.; GLASS, A.D.M. Foliar applications of potassium silicate reduce severity of powdery mildew on cucumber, muskmelon, and zucchini squash. **Journal of American Society for Horticultural Science**, v.117, n.6, p.902-905, 1992.
- MENZIES, J.G.; EHRET, D.L.; GLASS, A.D.M.; SAMUELS, A.L. The influence of silicon on cytological interactions between *Sphaerotheca fuliginea* and *Cucumis sativus*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.39, p.403-414, 1991a.
- MENZIES, J.G.; EHRET, D.L.; GLASS, A.D.M.; HELMER, T.; KOCH, C.; SEYWERD, F. Effects of soluble silicon on the parasitic fitness of *Sphaerotheca fuliginea* on *Cucumis sativus*. **Phytopathology**, v.81, p.84-88, 1991b.
- NARWAL, R.P. Silica bodies and resistance to infection in jowar (*Sorghum vulgare* Perc.). **Agra University Journal Research**, v.22, p.17-20, 1973.
- O'NEILL, T.M. Investigations of glasshouse structure, growing medium and silicon nutrition as factors affecting disease incidence in cucumber crops. **Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent**, v.56, n.2b, p.359-367, 1991.
- OSUNA-CANIZALES, F.J.; DEDATTA, S.K.; BONMAN, J.M. Nitrogen form and silicon nutrition effects on resistance to bruzone disease of rice. **Plant and Soil**, v.135, p.223-231, 1991.
- PAXTON, J.D. Assays for antifungal activity. **Methods in Plant Biochemistry**, v.6, p.33-46, 1991.
- PETERS, N.K.; VERMA, D.P.S. Phenolic compounds as regulators of gene expression in plant-microbe interaction. **Molecular Plant Microbe Interactions**, v.3, p.4-8, 1990.
- RAID, R.N.; ANDERSON, D.L.; ULLOA, M.F. Influence of cultivar and amendment of soil with calcium silicate slag on foliar disease development and yield of sugar cane. **Crop Protection**, v.11, n.1, p.84-88, 1992.
- RAIJ, B.van; CAMARGO, O.A. Sílica solúvel em solos. **Bragantia**, v.32, p.223-236, 1973.
- RAO, A.S. Root flavonoids. **Botanical Review**, v.56, p.1-84, 1990.
- RAVEN, J.A. The transport and function of silicon in plants. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v.58, p.179-207, 1983.
- SAMUELS, A.L.; GLASS, A.D.M.; EHRET, D.L.; MENZIES, J.G. Distribution of silicon in cucumber leaves during infection by powdery mildew fungus (*Sphaerotheca fuliginea*). **Canadian Journal of Botany**, v.69, n.1, p.140-146, 1991a.
- SAMUELS, A.L.; GLASS, A.D.M.; EHRET, D.L.; MENZIES, J.G. Mobility and deposition of silicon in cucumber plants. **Plant, Cell and Environment**, v.14, p.485-492, 1991b.
- SAMUELS, A.L.; GLASS, A.D.M.; EHRET, D.L.; MENZIES, J.G. The effects of silicon supplementation on cucumber fruit: changes in surface characteristics. **Annals of Botany**, v.72, n.5, p.433-440, 1993.
- SAMUELS, A.L.; GLASS, A.D.M.; MENZIES, J.G.; EHRET, D.L. Silicon in cell walls and papillae of *Cucumis sativus* during infection by *Sphaerotheca fuliginea*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.44, n.4, p.237-242, 1994.
- VOOGT, W. Si application on grown cucumber. In: GLASSHOUSE CROPS RESEARCH STATION. **Annual Report 1990**. Naaldwijk, 1990. p.13-14.
- VOOGT, W. The effects of Si application on roses in rockwool. In: GLASSHOUSE CROPS RESEARCH STATION. **Annual Report 1992**. Naaldwijk, 1992. p.17-18.
- VOOGT, W.; ELDEREN, C.W. van; ELDEREN, C.W. van. Mildew control in roses? Silicon in plant nutrition. **Vakblad voor de Bloemisterij**, v.46, n.8, p.52-53, 1991.
- WAGNER, F. Die bedeutung der kieselsäure für das wachstum einiger kulturpflanzen, ihren nährstoffhaushalt und ihre anfälligkeit gegen echte mehltaupilze. **Phytopathologische Zeitschrift**, v.12, p.427-479, 1940.
- WANG, Q.S.; HUANG, S.H.; GU, L.H.; ZHAN, B.K. Yield response of rice to silica fertilizer. **Soils**, v.26, n.2, p.92-94, 1994.
- WINSLOW, M.D. Silicon, disease resistance and yield of rice genotypes under upland cultural conditions. **Crop Science**, v.32, p.1.208-1.213, 1992.
- WU, W.S.; HSIEH, T.F. The effect of nutrient condition on *Rhizoctonia solani* Kuhn AG-1 caused sorghum sheath blight. **Plant Protection Bulletin Taipei**, v.32, n.4, p.265-276, 1990.