

CONTENIDO EN SÍLICE Y SU VARIACIÓN EN ALGUNAS PLANTAS ABUNDANTES EN LOS PASTOS DE LOS PIRINEOS

SILICA CONTENT AND ITS VARIATION IN SOME OF THE MOST ABUNDANT PLANTS IN ALPINE MOUNTAIN GRASSLANDS

A.J. AGUIRRE¹, D. GÓMEZ-GARCÍA², J. AZORÍN² y F. FILLAT²

¹Área de Ingeniería Agroforestal. Escuela Politécnica Superior. Universidad de Zaragoza. Ctra. Cuarte s/n. 22071 Huesca (España). ²Instituto Pirenaico de Ecología. CSIC. Avda. Nuestra Señora de la Victoria s/n. 22700 Jaca, Huesca (España).

RESUMEN

El interés del silicio en las plantas, particularmente en las gramíneas, ha ganado relevancia en los últimos años, al constatarse, entre otras, su papel en la defensa frente a distintos patógenos y en la tolerancia frente a diversos tipos de estrés biótico y abiótico.

El objetivo del estudio ha sido determinar el contenido en sílice de 11 especies (10 gramíneas más un *Carex*) abundantes en los pastos del norte peninsular, la distribución en sus órganos (hojas, tallos y espigas) y la variación en altitud y a lo largo del desarrollo fenológico.

Los resultados muestran valores del contenido en sílice en hojas entre 0,3% y 3,04%, con gran variabilidad inter e intraespecífica. Los contenidos en hojas y espigas han sido similares y significativamente mayor que en los tallos. No se han encontrado diferencias significativas en los grupos de plantas dominantes con relación a la altitud. Por último, en la evolución temporal, se constata un notable aumento de la sílice a partir del mes de agosto, que coincide con el agostamiento de las hojas.

Palabras clave: gramíneas, silicio, variación altitudinal, variación temporal.

SUMMARY

The interest in plants silicon content, especially in grasses, has become relevant in the last years given its role in the protection against different pathogens and in the increase of resistance facing diverse kinds of stresses both biotic and abiotic.

The present study has been carried out with 11 species (10 grasses and 1 *Carex*) widely represented in grasslands from the north of Spain, in order to know the silica content of their different organs (leaves, stems and spikes) as well as their variation in three altitudinal levels and along their phenological development.

The results show that silica content in leaves varies between 0.3 % and 3.04 %, a great variability among and into each species and a similar presence in leaves and spikes which, in turn, is significantly bigger than in stems. Regarding altitude, we have not found significantly differences inside dominant groups of plants in the three considered levels. Finally, in relation to temporal evolution, it has been confirmed a noticeable increase of silica from August coinciding with fruition and leaves senescence.

Key words: grasses, silicon, altitudinal gradient, temporal variation.

INTRODUCCIÓN

Una gran parte de los pastos herbáceos del planeta están dominados por plantas del orden POALES y más en concreto por las gramíneas que conforman la familia Poaceae. Estas plantas representan un clado moderno a escala evolutiva que se caracteriza por su morfología reducida y sencilla con un activo crecimiento vegetativo de sus órganos aéreos a partir de meristemos intercalares y una presencia testimonial de metabolitos secundarios en comparación con otras familias, principalmente con las dicotiledóneas (Bell y Bryan, 1991). La presencia de silicio (generalmente en forma de sílice: SiO_2) en las paredes celulares epidérmicas o en depósitos intercelulares de distintos órganos (Carnelli *et al.*, 2001) en muchas gramíneas, resulta relevante. De hecho el contenido en sílice de las gramíneas triplica, al menos, el que presentan las de otras familias que forman los pastos (Hodson *et al.*, 2005).

A pesar de esta presencia notable, hasta fechas recientes la sílice ha sido considerada superflua en la nutrición y crecimiento de las plantas, debido a su abundancia en los suelos -el segundo elemento tras el oxígeno (Brady, 1974)- y a la ausencia de síntomas aparentes debidos a su deficiencia o a su toxicidad por exceso.

Los estudios sobre coevolución planta-herbívoro han interpretado la presencia

de sílice en las gramíneas como un sistema de defensa frente a los herbívoros y su acumulación ha sido relacionada con la presión de herbivoría (McNaughton *et al.*, 1985) por el efecto abrasivo -y, por tanto, disuasorio- de los fitolitos de sílice sobre la dentición de los herbívoros (McNaughton y Tarrants, 1983). Sin embargo, hasta la fecha apenas existen evidencias experimentales que avalen esta idea (Massey y Hartley, 2006). Además, en algunas gramíneas se ha demostrado un aumento de la silicificación tras su defoliación, observándose un mayor depósito de sílice en los órganos más vulnerables al consumo por los herbívoros vertebrados (Blackman y Parry, 1968). En los últimos años, el interés sobre la sílice ha cobrado gran relevancia ya que, al margen de la mencionada defensa frente a grandes herbívoros, se ha constatado su función protectora contra insectos y hongos patógenos, su contribución en la morfo-estructura de distintos tejidos vegetales (Ma y Yamaji, 2006), su estímulo en mecanismos de resistencia frente a enfermedades y detoxificación de metales pesados, y un aumento de la tolerancia frente a estreses bióticos y abióticos (Ma, 2004).

El silicio es captado por las raíces principalmente en forma de ácido silícico: $\text{Si}(\text{OH})_4$, mediante mecanismos que difieren entre especies y que han empezado a desvelarse recientemente (Currie y Perry, 2007), incluidas sus bases genéticas (Ma y Yamaji,

2006). Su acumulación en las plantas en forma de sílice: SiO_2 , varía entre el 0,1% y el 10% de su peso seco (Epstein, 2009). Además de entre especies, la silicificación varía entre órganos, estadios fenológicos y espacialmente según su abundancia en el suelo (McNaughton *et al.*, 1985).

Una gran parte de los estudios sobre sílice se han llevado a cabo en plantas de la sabana africana o bien en especies de alto interés agrícola, mientras aún son escasos los trabajos en especies comunes de nuestro territorio y, más en particular, en las que configuran los pastos permanentes en ambiente de montaña (Carnelli *et al.*, 2004). El objetivo del estudio ha sido conocer el contenido en sílice de 11 especies (10 gramíneas más un *Carex*) muy abundantes en los pastos del norte peninsular y la distribución en sus distintos órganos (hojas, tallos y espigas) junto a la variación en altitud y a lo largo del desarrollo fenológico.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de Estudio

Los muestreos se han realizado en la cabecera del Valle de Aísa (Huesca), en la vertiente meridional de los Picos de Aspe (2640 m) y Sierra de Bernera (2450 m), sobre una superficie de unas 1300 ha. El sustrato incluye calizas, margas y areniscas cretácicas que dan lugar a suelos ligeros o modera-

damente ácidos (Soler y Puigdefábregas, 1970). Respecto al clima, las precipitaciones oscilan entre 1.600 y más de 2.000 mm anuales con fuerte innivación a partir de 1700 m de altitud entre diciembre y marzo (Creus, 1983, Del Barrio *et al.*, 1990). La temperatura media anual oscila entre 6,4 °C a 1600 m y 4,2 °C a 2000 m. El periodo vegetativo se reduce en altitud a razón de unos 11 días cada 100 m; a 1600 m dura, en promedio, 169 días y a 2200 m, 100 días (Del Barrio *et al.*, 1990). El recubrimiento vegetal ronda el 70% con predominio de pastos mesófilos (*Bromion erecti*) y cervunales (*Nardion strictae*) (Remón y Gómez-García, 1989). El puerto se utiliza por vacas, ovejas y herbívoros silvestres según aumenta su altitud, con una carga ganadera aproximada de 0,94 UGM/ha durante los tres meses de verano (García-González *et al.*, 1991).

Protocolo experimental

Se han estudiado 11 especies muy abundantes en los pastos de la zona de estudio. El área de estudio se clasificó en tres tramos altitudinales en función del tipo de pastoreo utilizado: 1600 m (Quebraza; vacuno), 1900 m (Izagra; ovino) y 2200 m (Las Blancas; herbívoros silvestres). Cada tramo altitudinal fue visitado simultánea y mensualmente durante junio, julio, agosto, septiembre y octubre, recolectando cada mes dos lotes, elegidos al azar, de hojas de cada espe-

cie de acuerdo con la Tabla 1. Además, se recolectaron un total de 3 lotes, con espigas en flor, por especie y tramo altitudinal, en el mes en que se encontraron en dicho estado fenológico. De los lotes en flor se separaron los tallos (tomados desde la cepa hasta la

base de la espiga), hojas y espigas. Cada lote recolectado en el campo, permitió la determinación del porcentaje de sílice en el laboratorio en 0,5 g de materia seca de la parte vegetativa correspondiente, según el método propuesto por Fox *et al.* (1969).

Tabla 1: Especies seleccionadas según tramos altitudinales. Especies cuyo nombre aparece en dos tramos altitudinales han sido recolectadas en ambos tramos.

1600	1900	2200
<i>Brachypodium pinnatum</i> (Bra-pin)	<i>Carex sempervirens</i> (Car-sem)	<i>Festuca eskia</i> (Fes-esk)
<i>Dactylis glomerata</i> (Dac-glo)	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Festuca gautieri</i> (Fes-gau)
<i>Festuca indigesta</i> (Fes-ind)	<i>Festuca rubra</i> (Fes-rub)	<i>Festuca rubra</i>
<i>Festuca paniculata</i> (Fes-pan)	<i>Nardus stricta</i> (Nar-str)	<i>Nardus stricta</i>
	<i>Poa supina</i> (Poa-sup)	<i>Helictotrichon montanum</i> (Hel-mon)

Análisis estadístico

Las posibles diferencias en el contenido de sílice entre especies, partes vegetativas, tramos altitudinales y meses se evaluaron mediante un análisis de varianza de un factor fijo con Modelos Lineales Generales (MLG). Los datos del porcentaje de sílice se transformaron con la raíz cuadrada del arco-seno de dicho contenido en tanto por uno, cuya normalidad se verificó con el test de Shapiro-Wilk y su homocedasticidad con el test de Levene.

Para evaluar las diferencias entre partes vegetativas sólo se utilizaron las observaciones de los lotes espigados en flor, mientras que para evaluar las diferencias entre especies, tramos altitudinales y meses se uti-

lizaron las hojas de todos los lotes.

A las medias mínimo cuadráticas de los factores fijos se les aplicó el test Post Hoc DMS para poner en evidencia las posibles diferencias entre los niveles de cada factor. Todos los análisis han sido realizados con software (SPSS, 2012).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación entre especies

El porcentaje de sílice en las hojas - que constituyen la mayor parte de su biomasa y por tanto de la oferta nutritiva durante el periodo de pastoreo- de las distintas especies varía entre 0,30% y 3,04%, observándose diferencias significativas entre las especies y

distinguiéndose tres agrupaciones en cuanto a su contenido a pesar de la elevada variabilidad observada (Coeficiente Variación = 51%) (Figura 1). Cabe señalar la variación existente

dentro de un mismo género (*Festuca*) y que el intervalo de confianza engloba la variación intraespecífica junto con la acontecida durante el periodo de pastoreo.

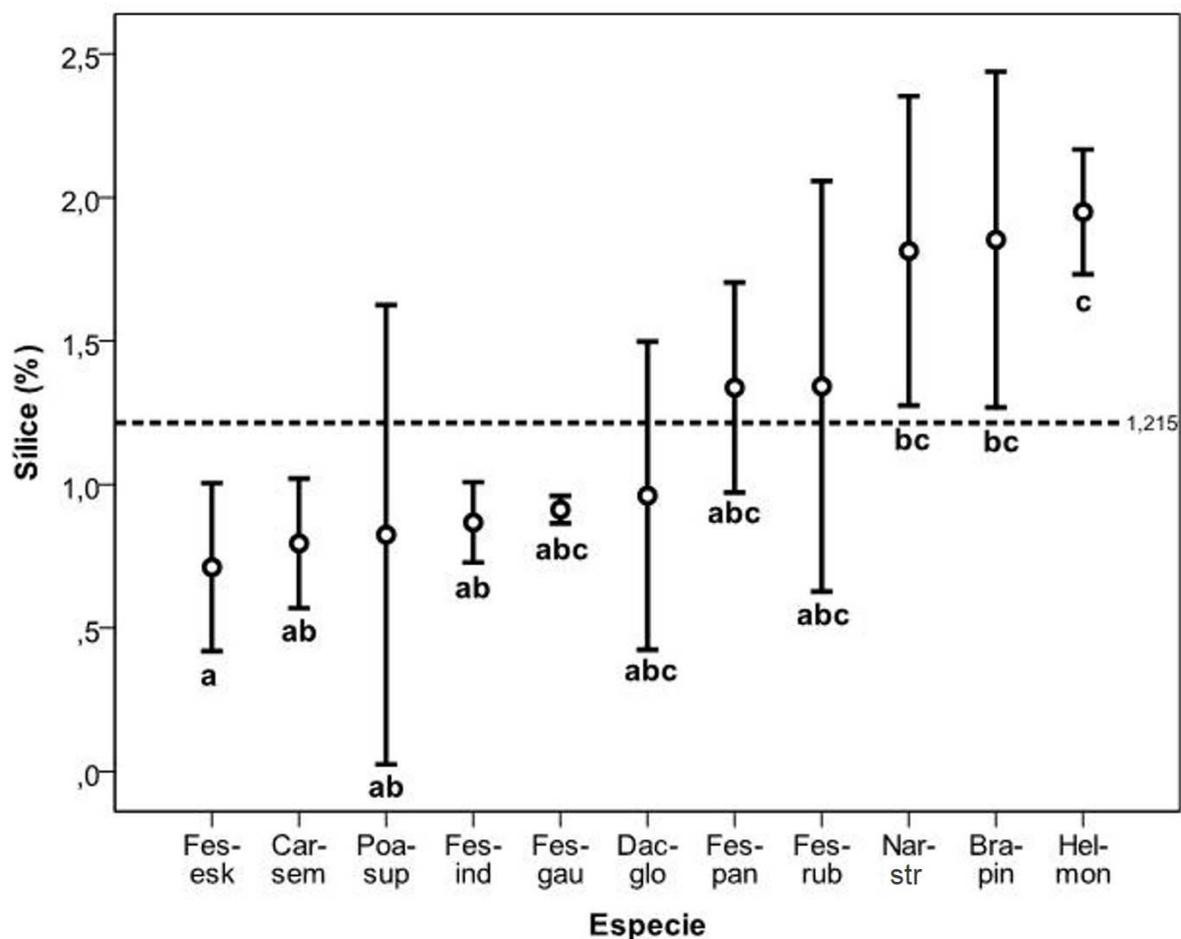


Figura 1: Representación gráfica del intervalo de confianza (95%) de las medias mínimo cuadráticas del contenido en sílice en las hojas de las especies analizadas (véase Tabla 1). Test de comparación de medias ANOVA (MLG) de un factor: especie ($p < 0,001$). R^2_{aj} : 0,442. Error Estándar de la Media: 0,0147. Letras distintas muestran diferencias significativas ($p < 0,05$) del test Post Hoc DMS. Media general en línea discontinua.

Variación entre órganos

El contenido en sílice del tallo ($0,223 \pm 0,064\%$) es significativamente inferior al de las hojas ($1,312 \pm 0,704\%$) y las espigas ($0,941 \pm 0,320\%$), sin apreciarse diferencias

entre estas dos últimas ($p < 0,001$; R^2_{aj} : 0,205). Estos resultados parecen, por un lado, contradecir la argumentada función morfoestructural de la sílice en las gramíneas para dar una mayor rigidez y capacidad de so-

bresalir a las estructuras florales que facilitaría la anemofilia (Ma y Yamaji, 2006), pero por otro avalan su función aversiva frente al consumo por los herbívoros de flores y frutos (McNaughton et al., 1985).

Variación altitudinal

Considerando las especies que resultan más abundantes en cada nivel altitudinal, no se observan diferencias en el contenido de sílice en sus hojas entre los tres tramos estudiados ($p = 0,210$; R^2_{aj} : 0,019; Altitud 1600 m = 1,320% de sílice; 1900 m = 1,086%; y 2200 m = 1,498%; Error estándar de la media = 0,223), lo que no concuerda con un aumento del porcentaje de sílice en altura

(que podría estar relacionado con su papel fotoprotector frente a la radiación UV) que se ha constatado en otros estudios (Carnelli et al., 2001).

Variación estacional

El contenido medio en sílice de las hojas de las especies estudiadas aumenta significativamente a partir del mes de agosto (Tabla 2). Hay que señalar, no obstante, la distinta fenología de las plantas estudiadas que varía entre aquéllas en que la antesis es coetánea con el rebrote foliar (p. ej.: *Festuca paniculata* y *F. eskia*) y las que la floración se pospone al desarrollo de las hojas (p. ej.: *Agrostis capillaris* y *Nardus stricta*).

Tabla 2: Medias mínimo cuadráticas del contenido en sílice (%) en las hojas de las especies seleccionadas en todas las altitudes según los meses. Comparación de medias mediante ANOVA (MLG) de un factor: mes. R^2_{aj} : en tanto por uno la variabilidad explicada por el factor correspondiente. SEM: error estándar de la media. P : significación del test. Letras distintas evidencian diferencias significativas ($p < 0,05$) en el test Post Hoc DMS.

Mes	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	SEM	R^2_{aj}	p
Sílice (%)	1,057a	1,013a	1,064ab	1,625bc	1,817c	0,314	0,123	0,028

CONCLUSIONES

Soslayando la amplia variabilidad intraespecífica, los contenidos de sílice de las plantas estudiadas en su conjunto y, durante todo el periodo de pastoreo, están en rangos similares a los de otros ambientes alpinos (Carnelli et al., 2004).

Dentro de cada especie, la acumulación de sílice es significativamente menor en

los tallos, mientras que no se han encontrado diferencias significativas entre hojas y espigas.

Analizando los tres niveles altitudinales que corresponden, de abajo a arriba, a un predominio de pastoreo por ganado vacuno, ovino y herbívoros silvestres, el contenido en sílice en las hojas no muestra, para el conjunto de las especies, diferencias significativas.

Por último, como se ha descrito para otros territorios, el contenido en sílice varía a lo largo del verano -y según transcurre el periodo de pastoreo-, mostrando un aumento significativo a partir del mes de agosto que parece responder al efecto acumulativo de un compuesto que es refractario al metabolismo.

AGRADECIMIENTOS

Los datos de este trabajo se obtuvieron para el trabajo de fin de carrera de C. Gabás.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BELL A.D. Y BRYAN A. (1991) *Plant Form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. New York, USA: Oxford University Press Inc.

BLACKMAN, E. Y PARRY, D.W. (1968) Opaline silica deposition in rye (*Secale cereal L.*). *Annals of Botany* 32, 199-206.

BRADY N.C. (1974) *The nature and properties of soils*. New York, USA: MacMillan.

CARNELLI A.L., MADELLA M. Y THEURILLAT J.-P. (2001) Biogenic silica production in selected alpine plant species and plant communities. *Annals of Botany*, 87, 425-434.

CARNELLI A.L., THEURILLAT J.-P. Y MADELLA M. (2004) Phytolith types and

type-frequencies in subalpine-alpine plant species of the European Alps. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129(1-2), 39-65.

CREUS J. (1983) *El clima del Alto Aragón Occidental*. Monografías del Instituto Pirineico de Ecología, 109, 233 pp. Jaca, Huesca, España: CSIC.

CURRIE H.A. Y PERRY C.C. (2007) Silica in plants: Biological, biochemical and chemical studies. *Annals of Botany*, 100, 1383-1389.

DEL BARRIO G., CREUS J. Y PUIG-DEFÁBREGAS J. (1990) Thermal Seasonality of the High Mountain Belts of the Pyrenees. *Mountain Research and Development*, 10(3), 227-233.

EPSTEIN E. (2009) Silicon: its manifold roles in plants. *Annals of Applied Biology*, 155, 155-160.

FOX R.L., SILVA J.A., PLUCKNETT D.L. Y TERANISHI D.Y. (1969) Soluble and total silicon in sugar cane. *Plant and Soil*, 30 (1), 81-92.

GARCÍA-GONZÁLEZ R., GÓMEZ-GARCÍA D. Y REMON J.L. (1991) Application of vegetation maps to the study of grazing utilization: a case in the western Pyrenees. *Phytocoenosis*, 3, 251-257.

HODSON M. J., WHITE P.J., MEAD A. Y BROADLEY M.R. (2005) Phylogenetic variation in the silicon composition of plants.

Annals of Botany, 96, 1027-1046.

MA J.F. (2004) Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science and Plant Nutrition*, 50(1), 11-18.

MA J.F. Y YAMAJI N. (2006) Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science*, 11(8), 392-397.

MASSEY F.P. Y HARTLEY S.E. (2006) Experimental demonstration of the antiherbivore effects of silica in grasses: impacts on foliage digestibility and vole growth rates. *Proc. R. Soc. B.*, 273, 2299-2304.

McNAUGHTON S.J. Y TARRANTS J.L. (1983) Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 80, 790-791.

McNAUGHTON S.J., TARRANTS J.L., McNAUGHTON M.M. Y DAVIS R.H. (1985) Silica as a defense against herbivory and a growth promoter in African grasses. *Ecology*, 66(2), 528-535.

REMON J.L. Y GÓMEZ-GARCÍA D. (1989) Comunidades vegetales del Puerto de Aísa y su distribución altitudinal. *Acta Biologica Montana*, 9, 283-290.

SOLER M. Y PUIGDEFÁBREGAS C. (1970) Líneas generales de la geología del Alto Aragón Occidental. *Pirineos*, 96, 5-20.

SPSS (2012) *IBM SPSS Advanced Statis-*

tics 21. New York (USA): IBM Corporation, Inc.