

## EL SILICIO Y LA TOLERANCIA AL ESTRÉS SALINO EN PLANTAS

### SILICON AND SALT STRESS TOLERANCE IN PLANTS

Adriana Basilio-Apolinar<sup>1</sup>; Luis Eugenio González de la Vara<sup>2</sup>; J. Gabriel Ramírez-Pimentel<sup>1</sup>; Cesar L. Aguirre-Mancilla<sup>1</sup>; Gabriel Iturriaga<sup>1</sup>; Jorge Covarrubias-Prieto<sup>1</sup>; Juan Carlos Raya-Pérez<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Tecnológico Nacional de México/IT Roque, División de Estudios de Posgrado e Investigación. Celaya, Gto. <sup>2</sup>Departamento de Biotecnología y Bioquímica. Cinvestav, Unidad Irapuato. Irapuato, Gto.

e-mail: \*juraya@itroque.edu.mx

Recibido: 19 agosto 2020, aceptado: 9 noviembre de 2020.

Artículo de revisión

#### Resumen

La condición sódico-salino en el suelo delinea una situación de emergencia en la agricultura, debido a sus efectos negativos, que incide directamente en el desarrollo y rendimiento de los cultivos. En este contexto, el uso de silicio (Si) en la nutrición de las plantas ha despertado interés en los últimos años. La mayoría de los resultados indican que el Si mejora la capacidad de la planta para crecer en ambientes salinos, a través de la estimulación las características fisiológicas y del sistema antioxidante, y una mejor absorción y redistribución

de los nutrimentos minerales. El Si se puede considerar una alternativa que permite a los cultivos crecer en ambientes no favorables y lograr un rendimiento final aceptable. En esta revisión se analizarán los datos más actuales sobre los posibles mecanismos de internalización y acción del silicio en el sistema celular.

**Palabras clave:** *Salinidad; nutrientes; sistema antioxidante*

#### Abstract

The sodium-saline condition delineates an emergency situation in agriculture, due to its negative effects, which directly affects the development and yield of crops. In this context, the use of silicon (Si) in plant nutrition has attracted interest in recent years. Most of the results indicate that Si stimulates the plant's ability to grow in saline environments, through improved physiological characteristics, stimulation of the antioxidant

system, and better absorption and redistribution of mineral nutrients. The Si can be considered an alternative that allows crops to grow in unfavorable environments and achieve an acceptable final yield. In this review, the most current data on the possible mechanisms of internalization and action of silicon in the cellular system will be analyzed.

**Keywords:** *Salinity; nutrients; antioxidant system*

#### Introducción

El deterioro de los suelos es una situación cada vez más preocupante para la producción agrícola; casi un billón de hectáreas del recurso mundial de suelos presenta condiciones sódico-salinos. La mayoría de los cultivos agrícolas son sensibles a los iones de sodio (Na<sup>+</sup>) y cloruro (Cl<sup>-</sup>); el mijo (*Eleusine coracana* L.) es afectado negativamente en concentraciones de 125 milimolar (mM) de cloruro de sodio (NaCl, 4 % de salinidad)

(Krishnamurthy et al., 2014). El estrés salino conduce a tres estreses fisiológicos; primero la toxicidad iónica, que daña las moléculas en los diferentes organelos y altera los procesos metabólicos como la fotosíntesis. Segundo, el efecto osmótico induce una sequía fisiológica y por último el desbalance de nutrientes, el Na<sup>+</sup> compete con iones de potasio (K<sup>+</sup>) por la entrada al sistema (Ahmad et al., 2016).

La capacidad de las plantas para acumular Si se ha conservado a través de la evolución como una característica que contribuye a sus defensas naturales (Ma y Yamaji, 2015). La concentración del ácido monosilícico en el suelo oscila entre 0.1 y 0.6 mM (Zhang et al., 2018). Estudios múltiples han demostrado el rol del Si en la tolerancia de los cultivos al estrés salino; en arroz (*Oryza sativa* L.), este mejoró el crecimiento, la biomasa de brote y raíz, la relación  $K^+/Na^+$  y  $K^+/Cl^-$ , al mismo tiempo disminuyó los niveles de  $Na^+$  y  $Cl^-$  (Shi et al., 2013). El Si favorece el desarrollo y actividad de las barreras de difusión, exodermis, endodermis y banda de Caspari, a través de una mayor

deposición de lignina y suberina (Mehrabanjoubani et al., 2015). Los esfuerzos por dilucidar el mecanismo de acción de Si como un agente exógeno que refuerza el sistema de defensa de las plantas frente al estrés (Hasanuzzaman et al., 2018), es un reto que podría contribuir a la resolución de los problemas actuales sobre la producción de alimentos, es decir, los bajos rendimientos como resultado de las condiciones de sequía, salinidad y demás factores desfavorables (Tuteja, 2007). En esta revisión se exponen algunas de las alteraciones que causa el estrés salino en las plantas y los posibles mecanismos por las que el Si mejora la capacidad de tolerancia en varios cultivos.

### Alteraciones fisiológicas causadas por el estrés salino

Las raíces tienen la capacidad de monitorear constantemente el estado del suelo donde crecen; las raíces secundarias responden al estrés salino, retrasando su crecimiento (Krishnamurthy et al., 2014); hay indicios de que hay un exceso en la biosíntesis de ácido abscísico (ABA) o que las raíces sean hipersensibles al ABA, que llega a inhibir el crecimiento; consecuentemente, termina por afectar la absorción de nutrientes (Duan et al., 2013). Aunado al estrés osmótico inducido que abate el potencial hídrico del medio, reduce la capacidad de la planta para absorber el agua; a su vez, provoca una pérdida de la turgencia celular y reducción de la tasa de expansión celular (Ahmad et al., 2016), lo que finalmente puede culminar con un pobre desarrollo o la muerte de la planta.

Los daños fisiológicos causados por la salinidad afectan los procesos bioquímicos, como el metabolismo del carbono y la fotosíntesis. La

actividad de la clorofila disminuyó el contenido de clorofila *a* y *b* en plantas de tomillo (*Thymus vulgaris* L.) y una consiguiente tasa fotosintética baja se correlacionó con el desequilibrio de nutrientes, altas concentraciones de  $Na^+$  y bajos niveles de  $K^+$  y calcio ( $Ca^{2+}$ ) (Emami et al., 2019); resultados similares fueron observados en sorgo (*Sorghum bicolor* L.) y en caña de castilla (*Arundo donax* L.) (Nxele et al., 2017; Sicilia et al., 2019). Estas alteraciones se reflejan en el deficiente desarrollo y rendimiento de los cultivos; la biomasa seca de *T. vulgaris* L. y *T. daenensis* Celak disminuyeron significativamente 16% y 29% desde los 30 mM; cuando la concentración subió a los 90 mM de NaCl las pérdidas llegaron a ser del 40% y 39% (Emami et al., 2019). Nxele et al. (2017) reportaron reducciones significativas en longitud de brote y raíz, peso fresco y seco de brote de sorgo. En *E. coracana*, la salinidad disminuyó 30% el rendimiento de biomasa y 27% el rendimiento de grano por maceta (Krishnamurthy et al., 2014).

### El silicio y el desarrollo de brote y raíz

El Si refuerza la capacidad de las plantas para tolerar la salinidad manteniendo las actividades de la zona radicular, en la absorción de agua y nutrientes (Sahebi et al., 2015). La palma datilera (*Phoenix dactylifera* L.) mostró resultados positivos en el desarrollo de brote con la aplicación de Si

cuando este creció bajo estrés salino (Khan et al., 2020). La actividad interactiva de Si y NaCl mejoró significativamente la producción de raíz y peso seco total de trigo (*Triticum aestivum* L.); estos efectos fueron más notorios en la fertilización por vía radicular, mientras que en girasol (*Helianthus*

*annuus* L.) se obtuvieron mejores resultados con aplicaciones foliares (Calero et al., 2019). Alzahrani et al. (2018) también reportaron resultados favorables cuando se aplicó 4 mM de silicio al trigo hubo una disminución en las pérdidas de longitud de brote de 54% a 31%, área total de las hojas de 57% a 33%, peso fresco de 61% a 35% y peso seco de 64% a 37% comparado con el testigo. Bosnic et

al. (2018) reiteran que con 1.5 mM de Si en maíz (*Zea mays* L.) y con un tratamiento moderado de salinidad (40 mM de NaCl) se mejoró considerablemente el desarrollo de brote. En plantas de cebolla (*Allium cepa* L.), el Si restauró las pérdidas de contenido relativo de agua (CRA), índice de estabilidad de la hoja y la integridad de la membrana (Rady et al., 2018).

### Mantenimiento del sistema fotosintético

El Si influye desde el mantenimiento del sistema fotosintético; el contenido de clorofila y la tasa fotosintética de trigo aumentó hasta el 50% cuando se le aplicó Si en comparación con el testigo (Javaid et al., 2019); en cebolla (*Allium cepa* L.) y tomate (*Solanum lycopersicum* L.), el contenido de clorofila *a*, *b* y carotenoides aumentaron con la aplicación de Si, así como la tasa fotosintética y la tasa de transpiración (Ali et al., 2018; Rady et al., 2018). La aplicación de 0.3 mM de Si en plantas de pepino (*Cucumis sativus* L.) fue suficiente para revertir los daños ocasionados por la salinidad, específicamente el contenido de clorofila y el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II (PSII) ( $F_v/F_m$ ) (Zhu et al., 2019). En plantas de chile (*Capsicum annuum* L.), la RuBisCo y la proteína OEE (proteína liberadora de oxígeno) mejoraron su expresión con una dosis de 1.8 mM de Si (Manivannan et al., 2016). En arroz, el Si favoreció

la abundancia de super complejos proteicos, es decir, el complejo cosechador de luz I (LHCI) de unión al núcleo de PSI (fotosistema I), complejo Cytb  $6/f$ , la  $F_1$ -ATPasa, el núcleo de PSII, el LHCII trimérico y LHCII monomérico (Wang et al., 2019). Es claro que el Si juega un papel importante en la estabilización de la maquinaria fotosintética, manteniendo el contenido de pigmentos y el rendimiento fotosintético. El rol del Si para mantener estos procesos bioquímicos puede estar coordinado con el ciclo de los ácidos tricarbóxicos (TCA); el TCA cumple roles de provisión de energía reductora, adenosín trifosfato (ATP) y esqueletos de carbono para la biosíntesis de varios metabolitos. El aumento en el contenido de ácido cítrico, succínico y málico y la estimulación de la actividad de piruvato deshidrogenasa en arroz confirma el papel protector de Si en la vía de los TCA (Das et al., 2019).

### Estimulación del sistema antioxidante

La producción de enzimas antioxidantes como superóxido dismutasa (SOD), catalasa (CAT), glutatión peroxidasa (GPX), ascorbato peroxidasa (APX) y glutatión transferasa (GST) comprende una de las primeras respuestas a la generación excesiva de especies reactivas de oxígeno (EROs) (Hassanuzzaman et al., 2018). Pero muchas veces, la salinidad llega a inhibir parcial o totalmente este sistema, lo que favorece la peroxidación lipídica (Alzahrani et al., 2018). Sin embargo, la aplicación de Si en trigo estimuló la actividad del ácido ascórbico (AsA) y glutatión (GSH), 93% y 71%, respectivamente, así como la actividad de la peroxidasa (POD) aumentó 79%, CAT 85% y SOD 68% (Alzahrani et al., 2018). Hasanuzzaman et al. (2018) mencionan que la aplicación de Si en *Brassica napus* L. aumentó la actividad de APX en un 13%, glutatión reductasa

(GR) 56%, GST 31%, monodehidroascorbato reductasa 71% y deshidroascorbato reductasa 32%. Las dos últimas reciclan el AsA mejorando su contenido, que seguramente aumentó su actividad para la eliminación de EROs.

Khan et al. (2020) mencionan que el Si limita la peroxidación lipídica a través de dos posibles vías; la primera se basa en la menor generación de peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ) y segundo, que podría estar neutralizando la actividad de las EROs a través del sistema antioxidante. Los resultados de Manivannan et al. (2016) concuerdan en que el Si actúa controlando los niveles  $H_2O_2$  en lugar de promover el sistema antioxidante. La aplicación conjunta de Si y prolina en cebolla reguló positivamente la biosíntesis de prolina, azúcares,

GSH y estimuló la actividad de SOD, CAT, POX, APX y GR, mientras que limitó la fuga de electrolitos y la peroxidación lipídica; esta última fue cuantificada por el contenido de malondialdehído (MDA) (Rady et al., 2018). La alta acumulación de prolina estimulada por el Si se ha observado en diferentes cultivos, como trigo (Alzahrani et al., 2018), garbanzo (*Cicer arietinum* L.), girasol y mango (*Mangifera indica* L.) (Helaly et al., 2017). La acumulación de prolina permite a las plantas mantener el equilibrio osmótico, o bien puede

actuar como una molécula de señalización, fuente de nitrógeno y carbono (Ali et al., 2018; Rady et al., 2018), y como neutralizador de EROs (Sicilia et al., 2019). El papel de Si incide en la mejora de los niveles de osmolitos para el ajuste osmótico y del sistema antioxidante enzimático y no enzimático que en última instancia inhibe el exceso de EROs y, por lo tanto, reduce la peroxidación lipídica (Hasanuzzaman et al., 2018; Rady et al., 2019).

### Metabolismo de las poliaminas

El Si parece atenuar el estrés oxidativo a través de la estimulación de la biosíntesis de poliaminas; la arginina descarboxilasa (ADC) y S-adenosilmetionina descarboxilasa (SAMDC) son enzimas involucrados en la biosíntesis de poliamina y la poliamina oxidasa (PAO) está involucrada en el catabolismo; la actividad aumentada de ADC, SAMDC y PAO en condiciones salinas señala que, la putrescina va directo a la vía de conversión de espermidina y espermina, la actividad de estas moléculas explicaría la menor fuga de electrolitos, el bajo contenido de MDA y H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> en plantas de pepino fertilizado con Si (Yin et al., 2019). Ali et al. (2018) y Zhu et al. (2019), concuerdan que el Si regula una mayor síntesis de arginina y metionina a nivel transcripcional; con ello se justifica los altos niveles de putrescina y espermidina en una línea tolerante de tomate (Zhang et al., 2015). Las poliaminas

participan en diferentes procesos, desde la regulación de ciertos canales iónicos y transportadores de la membrana plasmática, regulan la homeostasis de K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>, pueden actuar directamente como antioxidantes o bien activar las enzimas antioxidantes; tal respuesta puede ser dependiente del genotipo (Yin et al., 2019). También interactúan con los ácidos nucleicos, fosfolípidos de membrana y componentes de la pared celular activando o estabilizando estas moléculas (Sicilia et al., 2019). Pueden funcionar como mensajeros secundarios; la espermidina induce las respuestas de defensa de tomate al estrés salino-alcalino, a través de la estimulación de enzimas que participan en diferentes vías, como de energía, metabolismo de proteínas y aminoácidos y traducción de señales (Zhang et al., 2015).

### Disponibilidad de nutrientes

Desde el exterior de la planta, el Na<sup>+</sup> dificulta la entrada de K<sup>+</sup> e internamente reduce el potencial de la membrana celular para luego facilitar la entrada del Cl<sup>-</sup> (Tuteja, 2007). La alta concentración de Na<sup>+</sup> induce una competencia con el Ca<sup>2+</sup>, estableciendo un punto crítico para las vías de señalización y las diversas funciones celulares dependientes de Ca<sup>2+</sup> (Emami et al., 2019). La disponibilidad de los iones de Ca<sup>2+</sup> es crítica para la restauración de la integridad de la pared celular; de ello depende el establecimiento de enlaces cruzados de pectina (Feng et al., 2018). Las altas concentraciones de Na<sup>+</sup> en raíces (362%) y brotes (286%) de arroz causaron una reducción del contenido de K<sup>+</sup> en raíces (54%) y brotes (49%), estableciendo una correlación positiva con el

reducido crecimiento de las plantas (Das et al., 2019). La falta de K<sup>+</sup> incide negativamente en diferentes procesos, como el funcionamiento de los estomas, el equilibrio osmótico y la actividad catalítica de algunas enzimas (Tuteja, 2007).

El mantenimiento de la homeostasis de K<sup>+</sup> y Na<sup>+</sup> mediada por la vía SOS (del inglés Salt Overly Sensitive) se correlaciona con la tolerancia al estrés salino (Nutan et al., 2018); esta vía consta de tres componentes, SOS3, una proteína similar a calcineurina B (CBL, sensor de calcio), detecta los cambios en los niveles de Ca<sup>2+</sup> citosólico y traduce las señales aguas abajo; SOS2 (proteína cinasa serina/treonina o cinasa que interactúa con CBL

(CIPK) y SOS1 (antiportador de  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ ). SOS3-SOS2 forman un complejo para fosforilar directamente en el extremo C-terminal de SOS1 e iniciar su actividad antiportador excluyendo el  $\text{Na}^+$  hacia las vacuolas (Yang et al., 2019). El papel del Si en la absorción y biodisponibilidad de micronutrientes permite el mantenimiento de tal vía.

Rady et al. (2018) mencionan que el Si aplicado de forma foliar en plantas de cebolla revirtió el desequilibrio de nutrientes de N, P, K y la baja relación de  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  causado por la salinidad. Recientemente, Khan et al. (2020) también reportaron resultados similares en *P. dactylifera*; los niveles de K, Ca y magnesio (Mg) aumentaron en raíces y brotes; al igual que en trigo, el Si propició un mayor contenido de K, Ca y Mg (Javaid et al., 2019). El complemento de Si en los nutrientes también puede aprovecharse para mejorar la calidad de los cultivos, como lo mencionan D'Imperio et al. (2018); la aplicación de 50 mM de NaCl y 3.6 mM de Si mejoró

significativamente los niveles de K, hierro (Fe), cobre (Cu) y manganeso (Mn) y la calidad visual de la planta de achicoria (*Cichorium intybus*), que bien podría explotarse para la comercialización de cultivos biofortificados. Sin embargo, es importante resaltar que la respuesta de las plantas al Si varía incluso entre especies; el pretratamiento de Si en espárrago (*Asparagus officinalis* L.) sometido a salinidad mostró una relación negativa con la absorción de fósforo y una relación positiva con Ca, pero curiosamente aumentó los niveles de  $\text{Na}^+$  y no mostró ningún efecto en los niveles de  $\text{Cl}^-$  en el follaje; la producción de materia seca en follaje no fue afectada negativamente (Jáuregui, 2018); en tomate (*Solanum lycopersicum*, Mill. Cv. Moneymaker) se observaron resultados similares; las plantas tratadas con Si acumularon mayor cantidad de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$ , pero estas presentaron mayor contenido de agua en comparación con las plantas sin Si; con estos resultados se atribuye que el Si actúa manteniendo el contenido de agua y una dilución de las sales, de esta manera protege los tejidos del estrés osmótico (Romero-Aranda et al., 2006).

### Internalización y distribución de silicio en las células

Una posible explicación del papel de Si para limitar el movimiento de los iones salinos se basa en la suberización de la exodermis y la lignificación que posiblemente obstruye el paso de estos iones; el Si induce una competencia con la lignificación en trigo, lo que contribuye a la fuerza e hidrofobicidad en las paredes celulares (Shi et al., 2013). También se sabe que el Si induce cambios en las barreras de difusión; el Si aumentó el espesor de la pared celular de la endodermis, exodermis y metaxilema de arroz; la endodermis fortificada causa un cuello de botella para la difusión de iones de  $\text{Na}^+$ , el periciclo y los vasos del xilema pueden contribuir a esta función (Duan et al., 2013; Krishnamurthy et al., 2014). Javaid et al. (2019) mencionan que la deposición de silicio en trigo sucede principalmente en las células epidérmicas de las raíces y en hojas en las células epidérmicas, corticales y vasculares.

La entrada del Si en las células de la raíz depende de transportadores específicos; en el subgrupo NIP-III (proteínas intrínsecas similares a nodulina

26) de las acuaporinas, en cultivos como arroz (OsLsi1, OsLsi2, OsLsi6), soya (*Glycine max* L.), pepino, entre otros, es donde se han encontrado dichos transportadores. Estas proteínas conservan dos motivos NPA (asparagina, prolina y alanina) espaciados con 108 aminoácidos y los filtros de selectividad ar/R (aromático/arginina) con residuos de GSGR, característicos y necesarios para la permeabilidad a Si (Deshmukh et al., 2015; Feng et al., 2007). Los transportadores de Si en cebada (HvLsi1) y maíz (ZmLsi1) se encuentran en las células epidérmicas, hipodérmicas y corticales de la raíz (Feng et al., 2007; Sahebi et al., 2015; Mitani et al., 2009). OsLsi1 se localiza en la membrana plasmática, tanto de la exodermis como de la endodermis de la raíz con una polaridad hacia el lado distal de ambas, al igual que OsLsi2, pero con una polaridad hacia el lado proximal (Feng et al., 2007). Se sugiere que las plantas que tienen al menos un transportador putativo deberían acumular al menos el 1% de Si con base a peso seco (Deshmukh et al., 2015). Sin embargo, la alta variación del número de intrones de los NIP se

correlaciona con su alta vulnerabilidad a las fuerzas evolutivas (Shivaraj et al., 2019), lo que ha dado lugar a la clasificación de las plantas en acumuladoras y no acumuladoras de Si.

Aproximadamente el 90% de Si absorbido por las raíces de arroz es traslocado a los brotes; la distribución hacia la panícula, espiguillas, raquis y pedúnculo depende de tres transportadores de eflujo, Lsi6, Lsi2 y Lsi3, que se expresan altamente en el nodo 1, misma que conecta con la hoja bandera y la panícula (Yamaji et al., 2015; Yamaji and Feng, 2009). El Si conducido en las EVB (haces vasculares agrandados) del xilema es absorbido por Lsi6 y movilizado hacia la siguiente

capa celular, donde posteriormente es liberado en los espacios apoplásticos del parénquima por Lsi2; una parte de este Si es transferida a DVB (haces vasculares difusos) por vía apoplástica y el resto es movido al parénquima a través de los plasmodesmos y liberado a DVB por Lsi3. La cooperación de estos tres transportadores es necesaria para la distribución hacia las panículas y posteriormente hacia la cascarilla de arroz (Yamaji et al., 2015; Yamaji and Feng, 2009). La acumulación de Si en las cascarillas del grano otorga ventajas en la protección de las panículas, previene la pérdida de agua en exceso y reduce la infección por hongos (Yamaji and Feng, 2009).

### Observaciones finales

A pesar de que el Si no es considerado como un nutriente esencial, su presencia estimula la capacidad de las plantas para crecer en condiciones de estrés a través de la mejora de las actividades fisiológicas, bioquímicas y componentes estructurales (Khan et al., 2020). El Si actúa protegiendo el PSII y los pigmentos fotosintéticos que finalmente mejoran la tasa fotosintética y la producción de foto asimilados para la acumulación de biomasa (Zhang et al., 2018). Se le atribuye el rol de mejorar la capacidad de tolerancia a salinidad al estimular la actividad de los antioxidantes enzimáticos y no enzimáticos. La coordinación eficiente de todas las actividades metabólicas es la base para el correcto funcionamiento de las células. La variación en la localización y expresión de los diferentes transportadores de Si, así como la estructura misma de las proteínas puede limitar la

permeabilidad de las células al Si, así como las respuestas variables de cada cultivo al Si; el vasto análisis de estos transportadores en arroz, es un punto de partida para el estudio y mejoramiento de otros cultivos de interés agrícola. Existe suficiente evidencia en cultivos como el arroz, trigo, tomate, cebolla, chile, etc. para considerar el Si como una alternativa complementaria en los sistemas agrícolas, donde el Si, a través de la estimulación del sistema antioxidante, la vía fotosintética, la estimulación de síntesis de poliaminas y su papel para mantener la homeostasis iónica, absorción y micro distribución de los nutrientes permite a estos cultivos mantener rendimientos aceptables cuando las condiciones desfavorables muchas veces merman la producción.

### Literatura citada

- Ahmad, P., Abdel, L. AA., Hashem, A., Abd\_Allah, E.F., Ali, N., Schwarzenberg, A., Yvin, J.C. and Hosseini, S. A. (2018). Regulatory role of silicon in mediating differential stress tolerance responses in two contrasting tomato genotypes under osmotic stress. *Plant Sci*, 9, 1475. doi: 10.3389/fpls.2018.01475
- Gucel, S. and Lam-Son P. T. (2016). Nitric oxide mitigates salt stress by regulating levels of osmolytes and antioxidant enzymes in chickpea. *Frontiers in Plant Science*, 7, 347. doi: 10.3389/fpls.2016.00347

- Alzahrani, Y., Kuşvuran, A., Alharby, H. F., Kuşvuran, S. and Feng, M. J., Yamaji, N., Mitani, N., Tamai, K., Konishi, S., Rady, M. M. (2018). The defensive role of silicon in wheat against stress conditions induced by drought, salinity or cadmium. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 154, 187-96. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.02.057>
- Bosnic, P., Bosnic, D., Jasic, J. and Nikolic, M. (2018). Silicon mediates sodium transport and partitioning in maize under moderate salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 155, 681-687. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.018>
- Calero, H. A., Aparecida, C. D., de Mello, P. R., da Silveira, S. G. J. and Felisberto, G. (2019). Silicon attenuates sodium toxicity by improving nutritional efficiency in sorghum and sunflower plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 142, 224-233. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.07.010>
- D'Imperio, M., Fabiano, M. F., Renna, M., Leoni, B., Buttaro, D., Parent, A. and Serio, F. (2018) NaCl stress enhances silicon tissue enrichment of hydroponic "baby leaf" chicory under biofortification process. *Scientia Horticulturae*, 235, 258-263. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.03.001>
- Das, P., Manna, I, Sil, P, Bandyopadhyay, M. and Biswas, A. K. (2019). Exogenous silicon alters organic acid production and enzymatic activity of TCA cycle in two NaCl stressed indica rice cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 136, 76-91. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.12.026>
- Deshmukh, K. R., Vivancos, J., Ramakrishnan, G., Guérin, V., Carpentier, G., Sonah, H., Labbé, C., Isenring, P., Belzile, F. J. and Bélanger, R. R. (2015). AKhan, A., Bilal, S., Latif, K. A., Imran, M. Al-Harrasi, A., Al-Rawahi, A. nad Lee, I-J. (2020). Silicon-mediated alleviation of combined salinity and cadmium stress in date palm (*Phoenix dactylifera* L.) by regulating physio-hormonal alteration. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 188, 109885. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109885>
- Duan, L., Dietrich, D., Han, N. C., Yeen, C. PM., Bhalerao, R., Bennett J. M. and Dinneny R.J. (2013). Endodermal ABA signaling promotes lateral root quiescence during salt stress in *Arabidopsis* seedlings. *The Plant Cell*, 25(1), 324-341. <http://www.plantcell.org/lookup/doi/10.1105/tpc.112.107227>
- Emami, B. Z., Hshemi, M., DaCosta, M., Craker, L. Maggi, F. and Reza, M. M. (2019). Effect of salinity stress on the physiological characteristics, phenolic compounds and antioxidant activity of *Thymus vulgaris* L. and *Thymus daenensis* Celak. *Industrial Crops and Products*, 135, 311-320. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.04.055>
- Feng, W., Kita, D., Peaucelle, A., Wu, H-M., Cheung, A. Y. and Dinneny, J. R. (2018). The FERONIA receptor kinase maintains cell-wall integrity during salt stress through Ca<sup>2+</sup> signaling. *Current Biology*, 28, 666-675. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.023>
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Anee, T. I., Khanc, M. I. R. and Fujita, M. (2018). Silicon-mediated regulation of antioxidant defense and glyoxalase systems confers drought stress tolerance in *Brassica napus* L. *South African Journal of Botany*, 115, 50-57. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2017.12.006>
- Helaly, M. N., El-Hoseiny, H., El-Sheery, N. I., Rastogi, A., y Kalaji, H. M. (2017). Regulation and physiological role of silicon in alleviating drought stress of mango. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118, 31-44. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.05.021>
- Jáuregui, D. L. (2018). *Aplicación de fuentes de silicio activo para la mitigación del estrés salino en espárrago (Asparagus officinalis L.)* (tesis de licenciatura). Universidad Nacional Agraria La Molina-Facultad de Agronomía, Lima-Peru
- Javaid, T., Ansar, F. M., Akhtar, J., Ahmad, S. Z. and Anwar-ul-Haq, M. (2019). Silicon nutrition improves growth of salt-stressed wheat by modulating flows and partitioning of Na<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> and mineral ions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 141, 291-299. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.06.010>
- Krishnamurthy, L., Deo, U. H., Purushothaman, R., Lakkegowda, L. G. C., Kashiwagi, J., Lal, D. S., Singh, S. and Vadez, V. (2014). The extent of variation in salinity tolerance of the minicore collection of finger millet (*Eleusine coracana* L. Gaertn.) germplasm. *Plant Science*, 227, 51-59. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.07.001>
- Ma, J. F. and Yamaji, N. (2015). "A Cooperative System of Silicon Transport in Plants." *Trends in Plant Science*, 20(7), 435-442. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2015.04.007>
- Manivannan, A., Soundararajan, P., Muneer, S., Ho, K. C. and Ryong, J. B. (2016). Silicon mitigates salinity

- stress by regulating the physiology, antioxidant enzyme activities, and protein expression in *Capsicum annuum* "Bugwang". *BioMed Research International*, 1-14. <http://dx.doi.org/10.1155/2016/3076357>
- Mehrabanjoubani, P., Abdolzadeh, A., Sadeghipour, H. R. Shivaraj, S. M., Desmukh, R., Sonah, H. and Belanger, R. R. (2015). Silicon effects transcellular and apoplastic uptake of some nutrients in plants. *Pedosphere*, 25(2), 192-201. ISSN 1002-0160/CN 32-1315/P
- Mitani, N., Chiba, Y., Yamaji, N. and Feng, M. J. (2009) Identification and characterization of maize and barley Lsi2-like silicon efflux transporters reveals Silicon uptake system from that in rice. *The Plant Cell*, 21, 2133-2142. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.067884>
- Nutan, K. K., Kumar, G., Singla-Pareek, S. L., and Pareek, A. (2018). A Salt Overly Sensitive Pathway Member from *Brassica juncea* BJSOS3 Can Functionally Complement  $\Delta$ Atsos3 in Arabidopsis. *Current Genomics*, 19(1), 60-69. <https://doi.org/10.2174/1389202918666170228133621>
- Nxele, X., Klein, A., Ndimba, B. K. (2017). Drought and salinity stress alters ROS accumulation, water retention, and osmolyte content in sorghum plants. *South African Journal of Botany*, 108, 261-266. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2016.11.003>
- Rady, M. M., Elrys, A. S., El-Maati, A. M. F. and Desoky, E-S. M. (2019). Interplaying roles of silicon and proline effectively improve salt and cadmium stress tolerance in *Phaseolus vulgaris* plant. *Plant Physiology and Biochemistry*, 139, 558-568. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.04.025>
- Rady, M. O. A., Semida, W. M., Abdm E-M. T. A., Hemida, K. A. and Rady, M. (2018). Up-regulation of antioxidative defense systems by glycine betaine foliar application in onion plants confer tolerance to salinity stress. *Scientia Horticulturae*, 240, 614-622. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.06.069>
- Romero-Aranda, M. R., Jurado, O. and Cuartero, J. (2006). Silicon alleviates the deleterious salt effect on tomato plant growth by improving plant water status. *Journal of Plant Physiology*, 163:847-855. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.05.010>
- Sahebi, M., Hanafi, M. M., Siti Nor Akmar, A., Rafii, M. Y., Azizi, P., Tengoua, F. F. and Shabanimofrad, M. (2015). Importance of silicon and mechanisms of biosilica formation in plants. *BioMed Research International*, 1-16. <https://doi.org/10.1155/2015/396010>
- Shi, Y., Wang, Y., Flowers, T. J. and Gong, H. (2013). Silicon decreases chloride transport in rice (*Oriza sativa* L.) in saline conditions. *Journal of Plant Physiology*, 170, 847-853. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2013.01.018>
- Sicilia, A., Testa, G., Santoro, D. F., Cosentino, S. L. and Lo Piero, A. R. (2019). RNASeq analysis of giant can reveals the leaf transcriptome dynamics under long-term salt stress. *BMC Plant Biology*, 19, 355. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1964-y>
- Tuteja, N. (2007). Mechanisms of high salinity tolerance in plants. Plant Molecular Biology, International Centre for Genetic Engineering and Biotechnology. Aruna Asaf Ali Marg, New Delhi, India. Elsevier Inc. 419-438. DOI: 10.1016/S0076-6879(07)28024-3
- Wang, Y., Zhang, B., Jiang, D. and Chen, G. (2019). Silicon improves photosynthetic performance by optimizing thylakoid membrane protein components in rice under drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 117-124. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.022>
- Yamaji, N. and Feng, M. J. (2009). A transporter at the node responsible for intervascular transfer of silicon rice. *The Plant Cell*, 21, 2878-2883. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.069831>
- Yamaji, N., Sakurai, G., Mitani-Ueno, N. and Feng, M. J. (2015). Orchestration of three transporters and distinct vascular structures in node for intervascular transfer of silicon in rice. *PNAS*, 112 (36), 11401-11406. [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1508987112](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1508987112)
- Yang, Z., Wang, C., Xue, Y., Liu, X., Chen, S., Song, CP., Yang, Y. and Guo, Y. (2019). Calcium-activated 14-3-3 proteins as a molecular switch in salt stress tolerance. *Nature Communications*, 10, 1199. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09181-2>
- Yin, J., Jia, J., Lian, Z., Hu, Y., Guo, J., Huo, H., Zhu, Y. and Gong H. (2019). Silicon enhances the salt tolerance of cucumber through increasing polyamine accumulation and decreasing oxidative damage. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 169, 8-17. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.10.105>
- Zhang, F., Yu J, Johnston, CR., Wang, Y., Zhu, K., Lu, F., Zhang, A. and Zoe, J. (2015) Seed priming with polyethylene glycol induces physiological changes



- in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) seedlingsZhu, Y., Yin, J., Liang, Y., Liu, J. Jia, J., Hou, H. Wu, Z., Yang, R. and Gong, H. (2019). Transcriptomic dynamics provide and insight into the mechanism for silicon-mediated alleviation of salt stress in cucumber plants. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 174, 245-254. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.02.075>
- Zhang, Y., Shi, Y., Gong, H-J., Li, H-L., Hu, Y-h. and Wang, Y-c. (2018). Beneficial effects of silicon on photosynthesis of tomato seedlings under water stress. *Journal of Integrative Agriculture*, 17 (10), 2151-2159. doi: 10.1016/S2095-3119(18)62038-6