

EL SILICIO EN LOS ORGANISMOS VIVOS

**CÉSAR AGUIRRE, TZTZQUI CHÁVEZ, PEDRO GARCÍA
y JUAN CARLOS RAYA**

RESUMEN

En los últimos años ha aumentado el interés por estudiar el papel del silicio (Si) en los organismos vivos en general. Dada su abundancia sobre la corteza terrestre y la suposición de que su concentración era aún mayor en el tiempo en que la vida hizo su aparición en la Tierra, es de esperarse que este elemento tenga algún papel en los organismos vivos. Esto se ha comprobado en algunos organismos unicelulares como las diatomeas, organismos marinos multicelulares como las esponjas, y en algunas plantas terrestres como las equisetáceas y otras de evidente interés para la humanidad como el arroz, caña de azúcar y calabaza. En ausencia de Si las plantas vasculares son más vulnerables a patógenos,

insectos fitófagos y herbívoros. El Si también les confiere resistencia al estrés biótico y abiótico. Aunque se han encontrado evidencias genéticas de los posibles mecanismos de absorción y acumulación de Si, aún queda mucho por explorar acerca del papel bioquímico y fisiológico de este elemento en las plantas. También, en animales se han reconocido las funciones del Si, principalmente en la formación de huesos y la respuesta inmune. Por todo esto, sería conveniente incluir al Si entre los temas de investigación de los sistemas biológicos, para describir su participación en los procesos metabólicos.

Introducción

El silicio (Si) es el segundo elemento más abundante en la litosfera (27,7%), solo detrás del O₂ (47,4%). Los compuestos de Si constituyen más del 60% de los compuestos del suelo y su concentración en forma soluble, como ácido silícico, está entre 35 y 40mg·l⁻¹ o 0,1 a 0,6mM (Epstein, 1999; Ma *et al.*, 2004; Fauteux *et al.*, 2005).

El átomo de Si, como el C, tiene cuatro electrones de valencia. Debido a su radio atómico los enlaces Si-Si son más débiles que los enlaces C-C y son inestables en presencia de agua. Hasta ahora no se ha demostrado la existencia de enlaces Si-O-C o Si-C (Meunier, 2003). El Si se combina con el O₂ para formar silicatos insolubles en agua o redes de polímeros de dióxido de Si (cuarzo), y tiende a salir de la circulación en un ambiente aeróbico. El ciclo biogeoquímico de cualquier

elemento asegura su recambio rápido, haciéndose asequible en diferentes formas o estados (sólido, líquido, gaseoso) y el ciclo del Si impide su abundancia en la biosfera. La fracción terrestre o de las aguas continentales del ciclo del Si alimentan la parte marina, pero la reposición solo puede proceder por vía del ciclo del sedimento marino. Esto último ocurre cuando hay elevación de montañas o subducción, lo cual puede retrasar decenas o centenares de millones de años el retorno del Si marino

PALABRAS CLAVE / Aluminio / Arroz / Diatomeas / Esponjas / Estrés Abiótico / Estrés Biótico / Nutrición Mineral / Silicio /

Recibido: 14/08/2006. Modificado: 22/06/2007. Aceptado: 29/06/2007.

César Aguirre. Ingeniero Bioquímico, Instituto Tecnológico de Colima, México. M.C. y Doctor en Biotecnología de Plantas, CINVESTAV, Irapuato, México. Profesor Investigador, Instituto Tecnológico Superior de Uruapan (ITESU), México. Dirección: Carretera Uruapan-Carapan N° 5555, Colonia La Basilia, C.P. 60015, Uruapan, Michoacán, México. e-mail: cmancilla@tecuruapan.com.mx

Tztzqui Chávez. Bióloga, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), México. M.C. y Doctora en Biotecnología de Plantas, CINVESTAV, Irapuato, México. Profesora Investigadora, UMSNH, México. e-mail: tztzquichavez@yahoo.com.mx

Pedro García. Biólogo, UMSNH, México. M.C. y Doctor en Biotecnología de Plantas, CINVESTAV, Irapuato, México. Profesor Investigador, UMSNH, México. e-mail: garsapan@hotmail.com

Juan Carlos Raya. Biólogo, Universidad Nacional Autónoma de México. M.C., Colegio de Posgraduados, Montecillo, México. Doctor en Biotecnología de Plantas, CINVESTAV, Irapuato, México. Profesor Investigador, ITESU, México. e-mail: jraya@tecuruapan.com.mx

a los continentes. El cuarzo, la forma más abundante de Si en la corteza terrestre, se intemperiza tan lentamente que no es una fuente apreciable de ácido silícico para la biota (Exley, 1998). Sin embargo, la acumulación de Si en las plantas es suficiente para afectar la intemperización. En la selva del Congo, en África, se encontró que el 74% del Si disuelto se originó a partir de la disolución de fitolitos. En la isla volcánica de Reunión, en el Océano Índico, existe una capa de fitolitos de 15cm de espesor, acumulación que ha sido favorecida por la presencia de bambú y de Si disponible en las cenizas volcánicas (Meunier, 2003).

El Si está presente en plantas en cantidades equivalentes a los macronutrientes, como Ca, Mg y P. Su presencia en los vegetales es ubicua y dada su abundancia es casi imposible eliminarlo de los substratos donde ellas crecen. Incluso cuando las plantas son cultivadas en hidroponía el Si está disponible, pues el ácido silícico, una molécula no cargada, pasa a través de los intercambiadores iónicos usados para purificar el agua con grado laboratorio; además, el Si puede desprenderse de los utensilios de vidrio (Epstein, 1999).

En las gramíneas el Si se acumula en cantidades mayores que cualquier otro elemento inorgánico. Excepto en ciertas algas, diatomeas y equisetáceas (cola de caballo), el Si no es considerado un elemento esencial para las plantas. Como resultado de esto, el Si es omitido en la formulación de soluciones de cultivo de uso rutinario y no es considerado en muchas investigaciones de fisiología vegetal. Sin embargo, las evidencias muestran que las estructuras de las plantas que crecen en ausencia de Si frecuentemente son más débiles y su crecimiento, desarrollo, viabilidad y reproducción es anormal, son más susceptibles al estrés abiótico, como toxicidad por metales, fácilmente invadidas por organismos patógenos, insectos fitófagos y mamíferos herbívoros. La mayoría de estas respuestas se observan en plantas que crecen en suelos pobres en Si (Epstein, 1994).

El Si es uno de los constituyentes inorgánicos más abundantes de las plantas superiores; sin embargo, está ausente, o es incluido en un número limitado de publicaciones. La razón de esta discrepancia entre el contenido de Si en las plantas y el tema del Si en las publicaciones sobre plantas, es debida a la conclusión a la que llegaron los desarrolladores de técnicas de cultivo en los años 80, de

que el Si no necesita ser incluido en la formulación de nutrientes y que, por lo tanto, es dispensable en el crecimiento vegetal (Epstein, 1999). Hay, sin embargo, grupos de botánicos, agrónomos, horticultores y patólogos vegetales que han profundizado y expandido el conocimiento del Si (Piperno *et al.*, 2002; Morikawa y Saigusa, 2004; Wang *et al.*, 2004; Fauteux *et al.*, 2006; Gunes *et al.*, 2007) y en algunos experimentos de fisiología vegetal se muestra que el Si mejora la retención del agua en los tejidos (Romero-Aranda *et al.*, 2006), reduce el daño oxidativo a las membranas ocasionado por exceso de iones (Gunes *et al.*, 2007), lo que refuerza que este elemento sea tomado en consideración en la biología de plantas.

La asimilación de Si por seres vivos ocurre en una amplia variedad de organismos, incluyendo diatomeas, esponjas, moluscos y plantas superiores (Lowenstam, 1981; Simpson y Volcani, 1981). Algunas especies cuentan con gran control sobre las estructuras que generan con Si, que van desde la nanoescala hasta dimensiones macroscópicas. La atención se ha enfocado en los posibles roles de los biopolímeros ocluidos y de las membranas que participan en la formación de estructuras como las frústulas. Sin embargo, los mecanismos biosintéticos que controlan la polimerización del Si en sistemas vivos es aún desconocido (Swift y Wheeler, 1992; Harrison, 1996). La elucidación de este mecanismo podría ayudar a explicar los requerimientos de Si para la formación del esqueleto de mamíferos (Schwarz, 1977) y podría llevar al desarrollo de nuevas rutas de síntesis de compuestos basados en este elemento (Firouzi *et al.*, 1995; Harrison y Loton, 1995; Aksay *et al.*, 1996; Mann, 1996).

Biosilicificación en esponjas

Las esponjas son de dos tipos, calcáreas y silíceas; éstas últimas incorporan Si como componente principal en su esqueleto, que está conformado por espículas cubiertas por una membrana llamada silicalema. Las espículas de sílica constituyen el 75% del peso seco de la esponja *Tethya aurantia*, por lo que este organismo representa un modelo para el análisis de las proteínas íntimamente asociadas con la biosilicificación (Shimizu *et al.*, 1998).

El ácido silícico es incorporado en las esponjas a través de un transportador de membrana sensible a la temperatura. El transportador ha sido clonado y se ha localizado con en-

sayos de hibridación *in situ*, con lo que se demostró que su expresión ocurre en células adyacentes a las espículas o en áreas de formación de espículas (Schroder *et al.*, 2004).

Para entender los mecanismos moleculares que controlan la biosilicificación, es esencial caracterizar las proteínas que están ocluidas en estructuras silicificadas biológicamente. Cada espícula contiene un filamento central de proteína que se sugiere puede servir como molde para la formación de la espícula. Los filamentos de proteína pueden ser disociados para producir tres subunidades similares llamadas silicateínas α , β y γ , las cuales han sido caracterizadas (Shimizu *et al.*, 1998; Krasko *et al.*, 2000). Los pesos moleculares y composición de aminoácidos entre las tres silicateínas son similares, lo que sugiere que son miembros de una misma familia. La clonación y el análisis de secuencias de los cDNA que codifican para las silicateínas mostraron una gran similitud con las proteínas de la superfamilia de la cathepsina L, una superfamilia de cistein-proteasas de tipo papaína, lo que sustenta la posibilidad de que la actividad enzimática de las silicateínas pueda estar relacionada con la síntesis de sílica en esponjas (Cha *et al.*, 1999).

La cisteína presente en el sitio activo de las proteasas es reemplazada por serina en la silicateína α ; sin embargo, las seis cisteínas que forman los puentes disulfuro en las cathepsinas si están en las silicateínas, lo cual sugiere que la estructura terciaria de ambos tipos proteicos son similares. La silicateína α también contiene un arreglo único de múltiples hidroxilos, característica estructural que podría ayudar a explicar los mecanismos de biosilicificación y la actividad de las silicateínas, que promueven la condensación de sílice y polímeros de siloxano modificados orgánicamente (Cha *et al.*, 1999).

Estas evidencias sugieren que las silicateínas intervienen dinámicamente en la silicificación de las espículas de las esponjas y presenta la posible existencia de una nueva ruta de síntesis para polímeros de sílice y siloxano (Shimizu *et al.*, 1998).

La estructura de las espículas silíceas en esponjas marinas fue recientemente corroborada en un estudio multidisciplinario que involucró técnicas que evitan la alteración de la disposición natural, tales como difracción de fibra, microscopía electrónica de barrido (SEM) acoplada a espectrometría de dispersión de rayos X (EDS), análisis

termogravimétricos (TGA), barrido calorimétrico diferencial (DSC), espectrometría infrarroja (FTIR) y simulaciones de modelos moleculares con el programa HYPERCHEM 6.0. Los resultados de estos estudios mostraron similitudes importantes con los modelos propuestos anteriormente y confirmaron la posibilidad de que las moléculas proteicas en los filamentos axiales interactúen con los grupos de Si-OH, de la matriz inorgánica a través de puentes de H₂ para formar ácido ortosilícico a partir de dos moléculas de ácido silícico; además, muestran diferencias estructurales en la dimensión y organización de las unidades de proteínas en los filamentos de las espículas de distintas especies de esponjas, lo cual apoya una relación filogenética de las especies de esponjas analizadas (Croce *et al.*, 2004).

Las diatomeas y el ciclo biogeoquímico del Si

A los protistas acuáticos de la clase Bacillariophyceae, o diatomeas, les es indispensable el Si que depositan en la pared celular, a la cual se le conoce como frústula (Martin-Jézéquel *et al.*, 2000). Por 40 millones de años, las diatomeas han usado el Si en la tierra. Las diatomeas son miembros muy importantes del fitoplancton marino y son también importantes para el ciclo biogeoquímico del Si y en la fijación global de CO₂. Estos organismos unicelulares, fotosintéticos, toman el ácido silícico disuelto en el agua y lo precipitan en forma de Si opalino para formar sus frústulas, o paredes celulares en forma de cápsulas. Las frústulas protegen a los organismos de los factores ambientales. El ácido silícico es incorporado por transportadores específicos (Hildebrand y Wetherbee, 2003) y polimerizado intracelularmente en una vesícula especializada dentro de una matriz orgánica que consiste de polipéptidos catiónicos (Kröger *et al.*, 1999). La concentración intracelular de ácido silícico se regula a través de su condensación y polimerización en un proceso dependiente del pH y la compartimentalización, lo que da como resultado sílice amorfa que es depositado organizadamente para elaborar las frústulas. Después de la polimerización, el Si amorfo, hidratado en forma de Si_nO_{2-x}(OH)_{2x}, donde n y x son números enteros, es movilizado al exterior de la célula (Martin-Jézéquel, *et al.*, 2000). Las frústulas son notablemente resistentes y sobreviven a la muerte de estos organismos unicelulares, por lo que con la eventual muerte de las diatomeas este

proceso representa una pérdida neta de ácido silícico al ambiente. Cuando las frústulas se sedimentan, entran al ciclo, y es probable que reaparezcan en la corteza terrestre después de cientos de millones de años (Exley, 1998). La biosílice de las diatomeas es un amortiguador efectivo del pH que facilita la conversión enzimática de bicarbonato a CO₂, etapa importante en la adquisición de C inorgánico por estos organismos. Debido a que las diatomeas son responsables de un cuarto de la producción global primaria y de una gran fracción del C exportado al fondo del océano, los ciclos globales de Si y C podrían estar relacionados de esta forma (Milligan y Morel, 2002).

Las diatomeas frecuentemente son dominantes en el fitoplancton de regiones de alta productividad, donde los nutrientes, incluyendo al Si, están disponibles. Estos nutrientes son arrastrados a las aguas superficiales del mar por los ríos y permiten a las diatomeas desarrollarse en grandes cantidades, debido a sus altas velocidades de crecimiento. Por ello se ha especulado que la precipitación de Si debe, de alguna manera, representar una ventaja ecológica para las diatomeas. Se ha sugerido que las paredes celulares silicificadas filtran los rayos ultravioleta (Davidson, 1998) y protegen a las diatomeas contra el daño por parte del zooplancton (Smetacek, 1999). Además, es energéticamente más económico construir la pared celular con sílice que con carbono (Raven, 1983). No obstante, no hay demostración experimental de una función fisiológica para la sílice en las diatomeas o de su supuesta ventaja en la formación de la pared celular.

El Si en plantas

El Si constituye entre el 0,1 y el 10% del peso seco de las plantas superiores. En comparación, el Ca está presente en valores que van de 0,1 a 0,6% y el S de 0,1 a 1,5%. El arroz acumula hasta 10% de Si y, en general, las monocotiledóneas acumulan más Si que las dicotiledóneas, aunque las diferencias pueden darse incluso a nivel de variedad (Epstein, 1999; Ma *et al.*, 2002). No obstante, los análisis realizados indican que la concentración de Si, y por lo tanto la presencia de fitolitos, es más influenciada por la posición filogenética (género, especie) que por factores ambientales tales como disponibilidad de agua y del mismo Si, o la temperatura (Hodson *et al.*, 2005).

Nishimura *et al.* (1989) registraron en hojas de varias especies

de plantas valores de 0,01% de Si, incluyendo entre ellas a *Sansevieria trifasciata* (Agavaceae) y *Lycoris radiata* (Amaryllidaceae) y los mayores valores (6,3%) en hojas de arroz, aunque otros reportes indican un contenido hasta del 10% (Nishimura *et al.*, 1989). Las poaceas, ciperáceas y commelináceas están entre las monocotiledóneas que acumulan más Si. Dentro de las dicotiledóneas, las urticáceas y cucurbitáceas son las que presentan niveles más altos de Si (Hodson *et al.*, 2005).

Los fisiólogos vegetales no consideran al Si como un elemento esencial para las plantas; sin embargo, se ha reportado que la presencia de Si beneficia los cultivos, por inducción de resistencia y protección contra diversos factores ambientales bióticos y abióticos (Epstein, 1999).

En el caso de incrementar la resistencia al ataque de patógenos e insectos, el papel del Si ha sido atribuido en parte a su acumulación y polimerización en las paredes celulares, lo cual constituye una barrera mecánica contra el ataque; sin embargo, se ha demostrado que el tratamiento de las plantas con Si trae como consecuencia la acumulación de compuestos fenólicos, lignina y fitoalexinas. En plantas tales como calabacita (*Cucurbita sp.*), avena (*Avena sativa*) y sorgo (*Sorghum bicolor*) se ha observado que la fertilización con Si trae como consecuencia un aumento en la síntesis de peroxidasa, polifenoloxidasas, glucanasas y quitinasas; estas enzimas están relacionadas con un incremento en la producción de quinonas y especies reactivas de O₂ que tienen propiedades antibióticas, favorecen la mayor lignificación de los tejidos, la disminución en la calidad nutricional y la digestibilidad, todo lo cual genera, consecuentemente, un decremento en la preferencia de los insectos por las plantas (Batista *et al.*, 2005).

También se ha demostrado que el Si disminuye la toxicidad de distintos elementos. En plantas de cebada (*Hordeum vulgare*) cultivadas *in vitro* se evaluó el efecto de la adición de Si en la toxicidad del manganeso. Las plantas cuyo medio fue adicionado con 9,1 μM de Mn presentaron manchas necróticas que fueron prevenidas por la adición de Si 357 μM (10 ppm). Las hojas presentaron un contenido similar de Mn, pero al parecer el Si favoreció su distribución a través de toda la hoja y evitó la aparición de las manchas (Epstein, 1999). El Al, con un 8,2% de abundancia en la litosfera, se encuentra en concentraciones elevadas en suelos ácidos, condición en la que resulta tóxi-

co a las plantas. El algodón (*Gossypium hirsutum*) es muy sensible a 200µM de Al en solución, pero la toxicidad es mitigada por la presencia de Si (Epstein, 1999). Experimentos con maíz (*Zea mays*) han mostrado que la presencia de Si no afecta la concentración de Al monomérico en el medio externo; sin embargo, disminuye los efectos inhibitorios del Al sobre el alargamiento de la raíz. Esta respuesta es atribuida a la formación de aluminosilicatos de baja solubilidad en el apoplasto del ápice de la raíz, reduciendo la concentración de iones Al³⁺ en el medio (Epstein, 1999; Wang *et al.*, 2004).

Los beneficios logrados han fomentado la fertilización de los cultivos con silicatos. Actualmente, la aplicación de fertilizantes con Si es común en Corea y Japón, con un consumo anual de 400000 y 1000000 de toneladas, respectivamente, con lo que se logra un incremento y/o sostenimiento en la producción de arroz. La fertilización con Si también se ha documentado en Brasil, Australia, Sudáfrica e India para incrementar la producción de caña de azúcar (Epstein, 1999).

Otro elemento tóxico que ha sido utilizado para estudiar la importancia del Si en plantas es el germanio. Los síntomas de toxicidad por Ge en plantas se observan como manchas castaño en las hojas, así como una reducción en el crecimiento y en el desarrollo de la raíz y las hojas. Sin embargo, las plantas discriminan entre el Ge y el Si. Basados en esta propiedad, investigadores japoneses aislaron mutantes de arroz tolerantes a Ge y deficientes en la absorción de Si, sin diferencias morfológicas en el desarrollo de la raíz, pero con hojas menos erectas que las antecesoras. En las plantas de arroz no modificado la presencia de Ge provocó disminución del crecimiento en un 40%, mientras que en la mutante con mayor tolerancia (GR1) no se observó tal reducción. Al ser cultivadas con 0,15 a 15mM de Si, su absorción llegó a ser de hasta 11% respecto al Si absorbido, en un lapso de 12h, por las no modificadas y acumularon 3,2-4,3 veces menos Si en el vástago, sin disminuir los contenidos de P y K. Aunado a esto, la presencia de inhibidores metabólicos (cianuro y dinitrofenol), así como las temperaturas bajas que inhiben la absorción de Si en plantas sin modificar, no afectaron el nivel de absorción del mutante GR1. Todo esto indica la presencia de un transportador de Si en las raíces de las plantas de arroz (Ma *et al.*, 2002). Otros estudios sugieren que, efectivamente, la absorción, trans-

porte y deposición del Si es controlada genéticamente. En arroz se ha encontrado una asociación genética entre QTLs (*Quantitative Trait Loci*) para el contenido de Si, QTLs para rendimiento y QTLs para tolerancia al acame (Min *et al.*, 2005). En *Zea* y *Cucurbita* la formación de fitolitos está bajo el control de un *locus* genético que también tiene influencia sobre cambios fenotípicos seleccionados durante el proceso de domesticación (Piperno *et al.*, 2002).

El Si en animales

Las evidencias de diferentes estudios muestran que el Si es importante en el proceso de osificación, específicamente en la síntesis de colágeno y tejido óseo (Carlisle, 1986; Hott *et al.*, 1993; Calomme y Vanden Vergel, 1997) y sugieren que es esencial para evitar toxicidad por Al (Birchall *et al.*, 1989; Birchall, 1995; Bellés *et al.*, 1998). Ha habido controversias acerca de los efectos de la participación del Si en la disminución de la toxicidad del Al (Drüeke *et al.*, 1997; King *et al.*, 1997), posiblemente porque los estudios se han realizado con Si monomérico [Si(OH)₄], también llamado ácido ortosilícico o simplemente ácido silícico, que es una forma con baja afinidad por Al³⁺ (Farmer y Lumsdon, 1994). No obstante, Duan y Gregory (1998) mostraron interacción entre Si monomérico y polihidroxi-Al, mientras que Taylor *et al.* (1997) mostraron una marcada interacción entre Si oligomérico, un polímero de Si(OH)₄, y Al monomérico. En otro estudio se encontró que el Si oligomérico redujo la disponibilidad del aluminio en un 67%, mientras que el Si monomérico no lo hizo. La forma soluble de Si, oligomérica, de alta afinidad por Al, reduce la disponibilidad de este metal en el tracto gastrointestinal en humanos, por lo que se ha sugerido que para uniones eficientes de Al y Si es necesario que al menos uno de los componentes esté en forma polimérica (Jugdaohsingh *et al.*, 2002).

Otros efectos del Si en nutrición animal se han evidenciado en experimentos con privación de Si en ratas en crecimiento, desde inicios de los años 70. Esos experimentos mostraron una disminución en el tamaño y defecos marcados en hueso y tejido conectivo de los animales (Carlisle, 1972; Schwarz y Milne, 1972). En mujeres posmenopáusicas con osteoporosis, los suplementos con Si inhibieron la pérdida ósea e incrementaron el volumen de la matriz ósea y la densidad mineral del hueso (Eisinger y Clairret, 1993).

Por otro lado, en estudios realizados en caballos con dieta suplementada con Si se encontró que las concentraciones del elemento en el plasma incrementaron después de 30 días, y su concentración en la leche de las yeguas aumentó significativamente después de 45 días, al igual que en el plasma de las crías alimentadas con esa leche (Lang *et al.*, 2001).

El Si soluble en la dieta humana oscila entre 20 y 50mg/día (Bellia *et al.*, 1996), pero su biodisponibilidad no es clara; de hecho, se asume que el Si disponible como ácido ortosilícico se encuentra únicamente en líquidos (como el agua y la cerveza), pues en los alimentos sólidos existe como polímero o sílice fitolítico (Bellia *et al.*, 1996; Carlisle, 1997; Van Dyck *et al.*, 1999). Sin embargo, se sabe que los líquidos solo aportan 20-30% del total del Si presente en animales (Bowen y Peggs, 1984; Varo y Koivisto, 1990; Pennington, 1991), por lo que se sugiere que cuando forma parte de alimentos sólidos podría ser degradado a ácido ortosilícico en el tracto intestinal (Reffitt *et al.*, 1999). Hace falta estudios para determinar si el Si está disponible en alimentos y en qué cantidades, ya que la mayoría de los datos de biodisponibilidad corresponden a bebidas dietéticas (Bellia *et al.*, 1996; Calomme *et al.*, 1998; Popplewell *et al.*, 1998; Reffitt *et al.*, 1999).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Edson Luiz Zangrando Figueira por la lectura y sugerencias al trabajo y a Carlos Alberto Cárdenas Vázquez, Director General del ITESU por su valioso apoyo.

REFERENCIAS

- Aksay IA, Staley JT, Prud'homme RK (1996) *Ceramics Processing with Biogenic Additives*. En Mann S (Ed.) *Biomimetic Materials Chemistry*. VCH. Nueva York, EEUU. pp. 361-378.
- Batista GF, Campos MJ, Donizete SC, Marcos GM (2005) Resistance induction in wheat plants by silicon and aphids. *Sci. Agric.* 62: 547-551.
- Bellés M, Sánchez DJ, Gómez M, Corbella J, Domingo JL (1998) Silicon reduces aluminum accumulation in rats: relevance to the aluminum hypothesis of Alzheimer Disease. *Alzheimer Dis. Assoc. Disord* 12: 83-87.
- Bellia JP, Birchall JD, Roberts NB (1996) The role of silicic acid in the renal excretion of aluminium. *Ann. Clin. Lab. Sci.* 26: 227-233.

- Birchall JD (1995) The essentiality of silicon in biology. *Chem. Soc. Rev.* 24: 351-357.
- Birchall JD, Exley C, Chappell JS, Phillips MJ (1989) Acute toxicity of aluminium to fish eliminated in silicon-rich acid waters. *Nature* 338:146-148.
- Bowen HJM, Peggs A (1984) Determination of silicon content of food. *J. Sci. Food Agric.* 35: 1225-1229.
- Calomme MR, Vanden BDA (1997) Supplementation of calves with stabilized orthosilicic acid. Effect on the Si, Ca, Mg, and P concentrations in serum and the collagen concentration in skin and cartilage. *Biol. Trace Elem. Res.* 56: 153-165.
- Calomme MR, Cos P, D'Haese PC (1998) Absorption of silicon in healthy subjects. En Coltery P, Brätter P, Negretti de Brätter V, Khassanova L, Etienne JC (Eds) *Metal ions in biology and medicine*. Vol 5. Libbey Eurotext. Paris, Francia. pp 228-232.
- Carlisle EM (1972) Silicon as an essential element for the chick. *Science* 178: 619-621.
- Carlisle EM (1986) Silicon as an essential trace element in animal nutrition. En Evered D, O'Connor M (Eds.) *Silicon biochemistry*. Ciba Foundation Symposium 121. Wiley. Chichester, RU. pp 123-139.
- Carlisle EM (1997) Silicon. En O'Dell BL, Sunde RA (Eds.) *Handbook of nutritionally essential mineral elements*. Dekker. Nueva York, EEUU. pp 603-618.
- Cha JN, Shimizu K, Zhou Y, Christiansen SC, Chmelka BF, Stucky GD, Morse DE (1999) Silicate in filaments and subunits from a marine sponge direct the polymerization of silica and silicenes *in vitro*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96: 361-365.
- Croce G, Frache A, Milanese M, Marchese L, Causà M, Viterbo D, Barbaglia A, Bolis V, Bavestrello G, Cerrano C, Benatti U, Pozzolini M, Giovine M, Amenitsch H (2004) Structural characterization of siliceous spicules from marine sponges. *Biophys. J.* 86: 526-534.
- Davidson AT (1998) The impact of UVB radiation on marine plankton. *Mutat. Res.* 422: 119-129.
- Drüeke TB, Jouhanneau P, Banide H, Lacour B, Yiou F, Raisbeck G (1997) Effects of silicon, citrate and the fasting state on the intestinal absorption of aluminium in rats. *Clin. Sci.* 92: 63-67.
- Duan J, Gregory J (1998) The influence of silicic acid on aluminium hydroxide precipitation and flocculation by aluminium salts. *J. Inorg. Biochem.* 69: 193-201.
- Eisinger J, Clairet D (1993) Effects of silicon, fluoride, etidronate and magnesium on bone mineral density: a retrospective study. *Magnesium Res.* 6: 247-249.
- Epstein E (1994) The anomaly of silicon in plant biology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 11-17
- Epstein E (1999) Silicon. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 641-664.
- Exley C (1998) Silicon in life: a bioinorganic solution to bioorganic essentiality. *J. Biol. Inorg. Chem.* 69: 139-144.
- Farmer VC, Lumsdon DG (1994) An assessment of complex formation between aluminium and silicic acid in acidic solutions. *Geochim. Cosmochim. Acta* 58: 3331-3334.
- Fauteux F, Rémus-Borel W, Menzies JG, Bélanger RR (2005) Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiol. Lett.* 249: 1-6
- Fauteux F, Chain F, Belzile F, Menzies JG, Bélanger RR (2006) The protective role of silicon in the Arabidopsis-powdery mildew pathosystem. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 103: 17554-17559.
- Firouzi A, Kumar D, Bull M, Besier T, Sieger P, Hyo Q, Walker SA, Zasadzinski JA, Glinka C, Nicol J, Margolese D, Stucky GD, Chmelk BF (1995) Cooperative organization of inorganic-surfactant and biomimetic assemblies. *Science* 267: 1138-1143.
- Gunes A, Inal A, Bagci EG, Pilbeam DJ (2007) Silicon-mediated changes of some physiological and enzymatic parameters symptomatic for oxidative stress in spinach and tomato grown in sodic-β toxic soil. *Plant Soil* 290: 103-114.
- Harrison CC (1996) Evidence for intramineral macromolecules containing protein from plant silicas. *Phytochemistry* 41: 37-42.
- Harrison CC, Loton N (1995) Novel routes to designer silicas: studies of the decomposition of (m+)(2)[Si(C₆H₄O₂)(3)]centerdot-xh(2)o - importance of m(+) identity of the kinetics of oligomerization and the structural characteristics of the silicas produced. *J. Chem. Soc. Faraday Trans.* 91: 4287-4297.
- Hildebrand M, Wetherbee R (2003) Components and control of silicification in diatoms. En Müller WEG (Ed.) *Silicon Biomineralization*. Progress in Molecular and Subcellular Biology. Vol. 33. Springer. Heidelberg, Alemania. pp. 11-57.
- Hodson MJ, White PJ, Mead A, Broadley MR (2005) Phylogenetic variation in the silicon composition in plants. *Ann. Bot.* 96: 1027-1046.
- Hott M, de Pollak C, Modrowski D, Marie PJ (1993) Short-term effects of organic silicon on trabecular bone in mature ovariectomized rats. *Calcif. Tissue Int.* 53: 174-179.
- Jugdaohsingh R, Anderson SHC, Tucker KL, Elliott H, Kiel DP, Thompson RPH, Powell JJ (2002) Dietary silicon intake and absorption. *Am. J. Clin. Nutr.* 75: 887-893.
- King SJ, Day JP, Oldham C, Popplewell JF, Ackrill P, Moore PB, Taylor GA, Edwardson JA, Fifield LK, Liu K, Cresswell RG (1997) The influence of dissolved silicate on the physiological chemistry of aluminium, studied in the human using tracer ²⁶Al and accelerator mass spectrometry. *Nucl. Instr. Meth. Phys. Res. B* 123: 254-258.
- Krasko A, Lorenz B, Batel R, Schroder HC, Müller IM, Müller WE (2000) Expression of silicatein and collagen genes in the marine sponge *Suberites domuncula* is controlled by silicate and myotrophin. *Eur. J. Biochem.* 267: 4878-4887.
- Kröger N, Deutzmann R, Sumper M (1999) Polycationic peptides from diatom biosilica that direct silica nanosphere formation. *Science* 286: 1129-1132.
- Lang KJ, Nielsen BD, Waite KL, Hill GM, Orth MW (2001) Supplemental silicon increases plasma and milk silicon concentrations in horses. *J. Anim. Sci.* 79: 2627-2633.
- Lowenstam HA (1981) Minerals formed by organisms. *Science* 211: 1126-1131.
- Ma JF, Tamai K, Ichii M, Wu K (2002) A rice mutant defective in active Si uptake. *Plant Physiol.* 130: 2111-2117.
- Ma JF, Mitani N, Nagao S, Konishi S, Tamai K, Iwashita T, Yano M (2004) Characterization of the silicon uptake system and molecular mapping of the silicon transporter gene in rice. *Plant Physiol.* 136: 3284-3289.
- Mann S (1996) Biomineralization and biomimetics materials chemistry. En Mann S (Ed.) *Biomimetic Materials Chemistry*. Wiley-VCH. Nueva York, EEUU. pp. 1-40.
- Martin-Jézéquel V, Hildebrand M, Brzezinski MA (2000) Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *J. Phycol.* 36: 821-840.
- Meunier JD (2003) Le rôle des plantes dans le transfert du silicium a la surface des continents. *Comp. Rend. Geosci.* 335: 1199-1206.
- Milligan AJ, Morel FMM (2002) A Proton Buffering Role for Silica in Diatoms. *Science* 297: 1848-1850.
- Min DW, Ke-Qin Z, Bin-Wu D, Kang-Le Z, Jie-Yun Z, Cai R (2005) Genetic dissection of silicon content in different organs of rice. *Crop Sci.* 45: 1345-1352.
- Morikawa CK, Saigusa M (2004) Mineral composition and accumulation of silicon in tissues of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Bluecorp) cuttings. *Plant Soil* 258: 1-8.
- Nishimura K, Miyaki Y, Takahashi E (1989) Silicon, aluminium, and zinc accumulators discriminated from 147 species of Angiospermae. *Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ.* 133: 23-43.
- Pennington JA (1991) Silicon in foods and diets. *Food Addit. Contam.* 8: 97-118.
- Piperno DR, Holst I, Weassel-Beaver L, Andrés TC (2002) Evidence for the control of phytolith formation in *Cucurbita* fruits by the hard rind (Hr) genetic locus: archeological and ecological implications. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 99: 10923-10928.
- Popplewell JF, King SJ, Day JP, Ackrill P, Fifield LK, Cresswell RG, di Tada ML, Liu

- K (1998) Kinetics of uptake and elimination of silicic acid by a human subject: a novel application of ^{32}Si and accelerator mass spectrometry. *J. Inorg. Biochem.* 69: 177-180.
- Raven JA (1983) The transport and function of silicon in plants. *Biol. Rev.* 58: 179-207.
- Reffitt DM, Jugdaohsingh R, Thompson RPH, Powell JJ (1999) Silicic acid: its gastrointestinal uptake and urinary excretion in man and effects on aluminium excretion. *J. Inorg. Biochem.* 76: 141-146.
- Romero-Aranda M, 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.
- Schroder H-C, Perovic-Ottstadt S, Rothenberger M, Wiens M, Schwertner H, Batel R, Korzhev M, Müller IM, Müller WEG (2004) Silica transport in the demosponge *Suberites domuncula*: fluorescence emission analysis using the PDMPO probe and cloning of a potential transporter. *Biochem. J.* 381: 665-673.
- Schwarz K (1977) Significance and functions of silicon in warm-blooded animals. Review and outlook. En Bendz G, Lindqvist I (Eds.) *Biochemistry of Silicon and Related Problems*. Plenum. Nueva York, EEUU. pp. 207-230.
- Schwarz K, Milne DB (1972) Growth promoting effects of silicon in rats. *Nature* 239: 333-334.
- Shimizu K, Cha J, Stucky GD, Morse DE (1998) Silicatein α : Cathepsin L-like protein in sponge biosilica. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96: 6234-6238.
- Simpson TL, Volcani BE (1981) Genesis and biochemistry. En Simpson TL, Volcani BE (Eds.) *Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems*. Springer. Nueva York, EEUU. pp. 157-201.
- Smetacek V (1999) Diatoms and the ocean carbon cycle. *Protist* 150: 25-32.
- Swift DM, Wheeler AP (1992) Evidence of an organic matrix from diatom biosilica. *J. Phycol.* 28: 202-209.
- Taylor PD, Jugdaohsingh R, Powell JJ (1997) Soluble silica with high affinity for aluminum under physiological and natural conditions. *J. Am. Chem. Soc.* 119: 8852-8856.
- Van Dyck K, Van Cauwenbergh R, Robberecht H, Deelstra H (1999) Bioavailability of silicon from food and food supplements. *Fresenius J. Anal. Chem.* 363: 541-544.
- Varo P, Koivistoinen P (1990) Mineral element composition of Finnish foods. XII. General discussion and nutritional evaluation. *Acta. Agric. Scand.* 22: 165-171.
- Wang Y, Stass A, Hörst WJ (2004) Apoplastic binding of aluminum is involved in silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in maize. *Plant Physiol.* 136: 3762-3770.

SILICON IN LIVE ORGANISMS

César Aguirre, Tztzqui Chávez, Pedro García and Juan Carlos Raya

SUMMARY

The interest on the study of silicon (Si) effects on living organisms has recently increased. It is expected that this element should have some effect on living organisms, given the abundance of Si on the planet and the fact that it is believed to have existed at even higher concentrations at the beginnings of life. Si presence has proven to be of importance in some unicellular organisms such as diatoms and in other multicellular sea living organisms such as sponges, in addition to some Equisetaceae and other plants of relevance to man, such as rice, sugar cane and pumpkin. In the case of vascular plants, the absence of Si has been shown to in-

crease their vulnerability to pathogens and insects. Si also confers plant resistance to biotic and abiotic stress. Even though a genetic base for absorption and accumulation of Si has been found, there is still much to explore on the role of Si on plants at the biochemical and physiological level. A role of Si has also been observed on animals, especially in some processes like bone formation and immune response. These are important reasons to consider Si among research topics in biology, to describe its participation in metabolic processes.

O SILÍCIO EM OS ORGANISMOS VIVOS

César Aguirre, Tztzqui Chávez, Pedro García e Juan Carlos Raya

RESUMO

Nos últimos anos tem aumentado o interesse por estudar o papel do silício (Si) em organismos vivos em geral. Dada sua abundância sobre a crosta terrestre e a suposição de que sua concentração era ainda maior no tempo em que a vida fez sua aparição na Terra, é de se esperar que este elemento tenha algum papel nos organismos vivos. Isto há sido comprovado em alguns organismos unicelulares como as diatomáceas, organismos marinhos multicelulares como as esponjas, e em algumas plantas terrestres como as equisetáceas e outras de evidente interesse para a humanidade como o arroz, a cana de açúcar e a abóbora. Na ausência do Si, as plantas vasculares são mais

vulneráveis a patógenos, insetos fitófagos e herbívoros. O Si também confere resistência ao estresse biótico e abiótico. Embora tenham sido encontradas evidências genéticas dos possíveis mecanismos de absorção e acumulação de Si, ainda resta muito por explorar a respeito do papel bioquímico e fisiológico de este elemento nas plantas. Também, em animais, têm sido reconhecidas as funções do Si, principalmente na formação de ossos e a resposta imune. Por tudo isto, seria conveniente incluir ao Si entre os temas de investigação dos sistemas biológicos, para descrever sua participação nos processos metabólicos.