

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE FITOMEJORAMIENTO



Interacción entre Nanopartículas y Plantas; la Fitotoxicidad y Mecanismo de Defensa

Por:

JOSÉ IGNACIO VÁZQUEZ FONSECA

MONOGRAFÍA

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO AGRÓNOMO EN PRODUCCIÓN

Saltillo, Coahuila, México

Enero, 2023

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE FITOMEJORAMIENTO

Interacción entre Nanopartículas y Plantas; la Fitotoxicidad y Mecanismo de Defensa

Por:

JOSÉ IGNACIO VÁZQUEZ FONSECA

MONOGRAFÍA

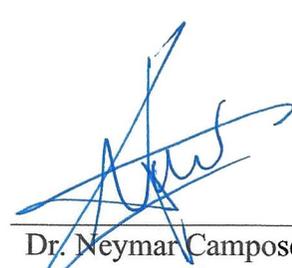
Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO AGRÓNOMO EN PRODUCCIÓN

Aprobada por el Comité de Asesoría:



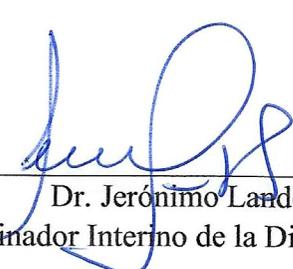
Dr. Josué Israel García López
Asesor Principal



Dr. Neymar Camposeco Montejo
Coasesor



Dra. Sonia Noemi Ramírez Barrón
Coasesor



Dr. Jerónimo Landeros Flores
Coordinador Interino de la División de Agronomía



Saltillo, Coahuila, México

Enero, 2023

DECLARACIÓN DE NO PLAGIO

El autor quien es el responsable directo, jura bajo protesta de decir verdad que no se incurrió en plagio o conducta académica incorrecta en los siguientes aspectos:

Reproducción de fragmentos o textos sin citar la fuente o autor original (corta y pega); reproducir un texto propio publicado anteriormente sin hacer referencia al documento original (auto plagio); comprar, robar o pedir prestados los datos o la tesis para presentarla como propia; omitir referencias bibliográficas o citar textualmente sin usar comillas; utilizar ideas o razonamientos de un autor sin citarlo; utilizar material digital como imágenes, videos, ilustraciones, graficas, mapas o datos sin citar al autor original y/o fuente, así mismo tengo conocimiento de que cualquier uso distinto de estos materiales como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por las autoridades correspondientes.

Por lo anterior me responsabilizo de las consecuencias de cualquier tipo de plagio en caso de existir y declaro que este trabajo es original.

Pasante



José Ignacio Vázquez Fonseca

AGRADECIMIENTOS

A mi queridísima “**Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro**” en donde pase estos largos años, los mejores años para formarme como un profesionalista, por darme y brindarme los conocimientos necesarios para poder desarrollarme.

Al Dr. Josue García López por confiar en mí para poder realizar este trabajo, por su tiempo, por los consejos, el apoyo, la amistad brindada y los conocimientos durante la carrera, estaré siempre agradecido con usted.

DEDICATORIA

A DIOS por darme las fuerzas necesarias y la fortaleza de querer superarme y ser alguien más en la vida, por cuidarme, protegerme y permitir la llegada de cosas buenas y muchas bendiciones.

A mis PADRES: María Eugenia Fonseca López y Martin Vázquez Jiménez, por darme la vida, por brindarme su amor día tras día e incondicionalmente, por todos los esfuerzos que hicieron para que llegara a convertirme en lo que ahora soy, por darme el apoyo para lograr una meta más, me enorgullece ser el hijo de estas dos grandes personas a los cuales les debo todo, los amo. Me han enseñado muchas cosas y la mejor herencia que me pudieron dar es el estudio, aparte de la felicidad que siempre me ha rodeado al tenerlos a mi lado. Gracias a ustedes, he llegado tan lejos y he aprendido afrontar la vida, gracias por sus consejos, son las personas que más valoro en el mundo.

A mi HERMANO: Luis Alejandro Vázquez Fonseca, gracias por estar siempre a mi lado, por los maravillosos momentos que hemos pasado, por estar en las buenas y en las malas, siempre ha estado cuando más lo necesité, lo quiero mucho y recordarle que en la vida hay que soñar en grande, y que hay que luchar para cumplir todos nuestros sueños.

A mis ABUELOS: por darme a los mejores padres, por los buenos consejos y fuerza para seguir adelante, por el amor brindado y la confianza, gracias por estar conmigo, gracias por ser parte importante en mi vida. Aunque dos de ellos estén con Dios, sé que me cuidan desde el cielo.

A mi ESPOSA: Lessly Yamilet Yado Hernández, por motivarme a ser una mejor persona, has estado en los mejores y en los peores momentos. Esta etapa no fue fácil, pero estuviste tu ahí para motivarme y ayudarme a alcanzar mis metas. Te amo.

¡Con amor y cariño, Ignacio Vázquez!

ÍNDICE DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	i
DEDICATORIA	ii
ÍNDICE DE CONTENIDO	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN	v
1. INTRODUCCIÓN	1
2. JUSTIFICACIÓN	2
3. OBJETIVOS	2
4. DESARROLLO	3
4.1 Interacción entre las nanopartículas (NPs) y plantas	3
4.2 Absorción de nanopartículas metálicas en las plantas	6
4.3 Agentes no enzimáticos del sistema de defensa antioxidante	11
4.4 Sistema de defensa antioxidante ante la absorción de nanopartículas metálicas	12
5. CONCLUSIONES	14
6. REFERENCIAS	15

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Categorización de los distintos mecanismos de toxicidad que pueden generar las NPs (Karl-Josef y Simone, 2011).....	4
Figura 2. Descripción general de la vía de captación, translocación y biotransformación de las NPs ZnO en un sistema vegetal; (A) sección transversal de la hoja que muestra la entrada de NPs a través de los estomas, la penetración de la cutícula y heridas; (B) corte transversal de la raíz que muestra la entrada de NPs a través de lesiones o biotransformación en iones de Zn y siguen vías apoplásticas y simplásticas (Singh <i>et al.</i> , 2017).....	10
Figura 3. Los mecanismos de toxicidad de NPs Zn y Cu a través de la producción de ROS.	11

RESUMEN

En la última década, el uso de nanomateriales en prácticas agrícolas como nanofertilizantes y los nanoplaguicidas, ha ganado interés por parte de los involucrados en los sistemas de producción agrícola, debido a que la aplicación de fertilizantes como nanopartículas (NPs) son una de las opciones más efectivas para una mejora considerable del rendimiento agrícola. Por ello, en este trabajo se documentan las principales interacciones entre nanofertilizantes y las respuestas fisiológicas y bioquímicas de las plantas.

Dentro de las nanopartículas metálicas, las nanopartículas de óxido de zinc (NPs ZnO) se consideran un material bioseguro para las especies biológicas, esto por qué el Zn es un micronutriente esencial para los humanos, animales y plantas. En las plantas, generalmente se absorbe como un catión divalente (Zn^{++}), que es requerido en la biosíntesis de proteínas y el metabolismo de los carbohidratos, además desempeña un papel importante en la expresión de genes relacionados con el estrés ambiental. Aunque el Zn es un micro elemento esencial, la eficiencia de absorción dentro de los tejidos de la planta depende de la fuente de fertilización y las condiciones del suelo dónde se cultiva.

Este documento, presenta de manera detallada como se lleva a cabo la absorción de nanopartículas en las plantas, y sus implicaciones en cuanto a los mecanismos de defensa antioxidantes para contrarrestar la toxicidad.

Palabras clave: Nanofertilizantes, zinc; absorción, estrés oxidativo, respuestas antioxidantes.

1. INTRODUCCIÓN

Este documento, presenta información relacionada con las características de las NPs ZnO, las condiciones de exposición y los principales resultados sobre la captación y translocación de hacia los tejidos vegetales. El efecto y la toxicidad que pueden causar las NPs ZnO depende de la cantidad de Zn disuelto en la solución (Franklin et al., 2007). Es cierto que solo una fracción del Zn disuelto esta biodisponible y puede ser absorbida y translocada en las diferentes partes de las plantas; sin embargo, la solubilidad del óxido del Zn depende del pH, por qué es de naturaleza anfótera, y se disuelve tanto en el ácido como en medios alcalinos.

Las NPs ZnO se difunden en las células vegetales si el tamaño es relativamente más pequeño que los poros de las células. La fitotoxicidad de las NPs ZnO ha sido investigada por Watson *et al.* (2015) tanto en suelos ácidos, como en suelos alcalinos. En los suelos ácidos, se observó una inhibición de la elongación en las raíces de trigo (*T. aestivum*), mientras que la fitotoxicidad se mitigó en el suelo alcalino, aunque la absorción de las NPs ZnO se duplicó cuando la concentración de Zn en el suelo era baja. El Zn soluble en el suelo ácido fue 200 veces más alto y las cantidades de Zn en los brotes fueron diez veces más altas que en los del suelos alcalinos. Bajo condiciones de estrés, la planta promueve el crecimiento de raíz como una alternativa al daño por las NPs ZnO/Zn⁺⁺. Las nanopartículas de ZnO promueven la producción de ROS en raíces expuestas (Nel *et al.*, 2006). La presencia de iones Zn⁺⁺ se debe a la presencia de sal de Zn en las NPs ZnO, debido a la conversión de NPs ZnO en iones de Zn⁺⁺. Por lo tanto, se propone que las respuestas de estrés y defensa de las plantas se deben a un efecto combinado de las NPs ZnO y los iones Zn⁺⁺.

A continuación, se presentan los principales mecanismos de absorción y las respuestas fisiológicas, bioquímicas, y mecanismos de defensa que se activan al interactuar nanopartículas y plantas.

2. JUSTIFICACIÓN

A nivel de campo e invernadero, se ha demostrado que la aplicación de nanomateriales a base de zinc (NPs ZnO) para la fertilización de cultivos puede ayudar a mejorar parámetros fisiológicos, bioquímicos y de rendimiento. Sin embargo, también se han documentado efectos de fitotoxicidad que aún se tienen que documentar, por ello, este trabajo enfocó sus esfuerzos en presentar las implicaciones que tiene el uso de nanofertilizantes de zinc en los mecanismos de absorción, estrés oxidativo y respuestas antioxidantes, a fin de tener un mayor entendimiento.

3. OBJETIVOS

Documentar la interacción entre las nanopartículas NPs ZnO y las plantas.

Informar sobre los mecanismos de absorción de nanopartículas metálicas en las plantas.

Documentar acerca del estrés oxidativo que generan las NPs ZnO en los tejidos de las plantas, y los mecanismos de defensa para contrarrestar la fitotoxicidad.

4. DESARROLLO

4.1 Interacción entre las nanopartículas (NPs) y plantas

En la última década, el uso de nanomateriales en prácticas agrícolas como nanofertilizantes y los nanoplaguicidas ha ganado mucha atención. El desarrollo y la aplicación de fertilizantes como nanopartículas (NPs) son una de las opciones más efectivas para una mejora considerable del rendimiento agrícola. Las nanopartículas de óxido de zinc (NPs ZnO) y óxido de cobre (NPs Cu) se consideran un material bioseguro para las especies biológicas. Estudios anteriores han demostrado efectos positivos de las NPs ZnO durante la germinación de semillas y el crecimiento de las plantas, así como la mejora en el rendimiento y la calidad de los frutos (Rossi *et al.*, 2018). Sin embargo, en la literatura actual existe controversia ya que se han reportado efectos positivos y/o negativos sobre el crecimiento y el metabolismo de las plantas en diferentes estados fenológicos (López-Moreno *et al.*, 2010).

La agricultura tradicional ha utilizado fertilizantes convencionales o quelatos de EDTA-Zn para aplicaciones foliares y dirigidas al suelo, sin embargo, la eficacia es baja, debido a que son lixiviados, degradados por fotólisis, hidrólisis y descomposición (Fageria *et al.*, 2009). Por lo tanto, la absorción de los nutrimentos por las plantas parece estar determinada por la fuente de micronutrientes, para afrontar este problema se requiere reducir las pérdidas de nutrientes en la fertilización y mejorar el rendimiento del cultivo con el uso de nuevas técnicas y sus aplicaciones en mejoras a la fertilización.

La nanotecnología, con el uso de NPs está proporcionando avances en las estrategias de nutrición de las plantas (Liu y Lal, 2015). Las principales ventajas de los fertilizantes a escala nanométrica (1-100 nm) son los puntos de impacto debido a su pequeño tamaño, que podrían mejorar la interacción y la captación de micronutrientes en la fertilización de cultivos (Desai *et al.*, 2015). Las aplicaciones foliares con nanofertilizantes han demostrado ser convenientes porque pueden suministrar nutrimentos a las plantas de manera gradual y más controlada que los fertilizantes convencionales (Prasad *et al.*, 2012). Otra ventaja de usar nanofertilizantes

es que la aplicación se puede hacer en cantidades más pequeñas que los fertilizantes convencionales (Davaranah *et al.*, 2016).

El impacto de las NPs ZnO se ha evaluado en diversos cultivos. Un estudio realizado por Rossi *et al.* (2018) demostró que la aplicación foliar de NPs ZnO influyó positivamente en el crecimiento y la fisiología de plantas de café (*Coffea arabica* L.), con efectos más favorables que las sales de Zn ($ZnSO_4$), principalmente debido a su mayor capacidad para penetrar en la hoja. Otra investigación realizada en arboles de granada (*Punica granatum* cv. Ardestani) mostró que la fertilización foliar con cantidades relativamente bajas de nanofertilizantes de Zn y B incrementó el rendimiento y la calidad de los frutos, incluyendo aumentos en los azúcares del jugo e incrementos en el índice de madurez (Davaranah *et al.*, 2016).

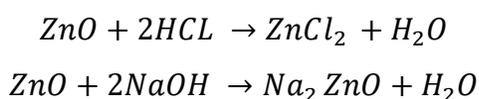
Los efectos de las NPs en las plantas son el resultado del hecho de que los materiales aplicados como nanofertilizantes cambian sus características físicas, químicas y biológicas, así como sus propiedades catalíticas, que a su vez, afectan las actividades químicas que pueden inducir estrés oxidativo y toxicidad en plantas, junto con la estimulación de los sistemas antioxidantes (Qados, 2015). Un estudio reciente concluyó que la nanotoxicidad depende tanto de la composición y concentración de las NPs, así como la especie evaluada (Figura 1) (Nhan *et al.*, 2015).



Figura 1. Categorización de los distintos mecanismos de toxicidad que pueden generar las NPs (Karl-Josef y Simone, 2011).

Las NPs ZnO mejoraron la germinación, los pigmentos, el azúcar y los contenidos de proteínas con un aumento de las actividades de las enzimas antioxidantes en diversos cultivos de vegetales (Singh *et al.*, 2013). Las NPs ZnO tienen un efecto significativo en la epidermis de la raíz y la corteza de *Lolium perenne* con la internalización de las NPs en los tejidos endodérmicos y vasculares (Lin y Xing, 2008). Además, las NPs ZnO poseen actividad antimicrobiana contra muchos organismos patógenos como *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Campylobacter jejuni* (Xie *et al.*, 2011). El aumento en el rendimiento está directamente relacionado con la disminución en el número de microorganismos patógenos y también con el valor nutricional del tipo de NPs, principalmente de micronutrientes esenciales para la planta, como el Zn y Cu (Servin *et al.*, 2015).

Kopittke *et al.* (2011) evaluaron el efecto de las NPs ZnO en plantas de *Phaseolus vulgaris* y encontraron que entre el 65-85% del zinc se regulaba como un complejo de zinc-fitato. Los iones de Zn^{++} activan la enzima fitasa, que puede estar unida al ácido fítico para generar fitato de Zn. El ácido fítico es altamente inestable y, por lo tanto, se estabiliza en forma de una sal metálica. En este caso, los iones de Zn libres se unen al ácido fítico a través del oxígeno que da como resultado complejo de zinc-fitato. Considerando, que solo una fracción del Zn disuelto esta biodisponible y puede ser absorbido y translocado en las diferentes partes de las plantas, la solubilidad del óxido de Zn depende del pH, por qué es de naturaleza anfótera y se disuelve tanto en el ácido como en medios alcalinos como se muestra a continuación.



Por el contrario, Shaw *et al.* (2014) demostraron que las NPs CuO redujeron el crecimiento de brotes y raíces de las plántulas de *Hordeum vulgare*, con el paso del tiempo de manera dependiente de la dosis. También informaron, que las NPs CuO indujeron la producción de ROS, el daño a la membrana y incrementaron la actividad enzimática en general. La biotransformación de las NPs puede aumentar la toxicidad o desintoxicar el sistema dentro de las plantas (Marslin *et al.*, 2017). Dichas transformaciones están relacionadas con la reacción redox, la sulfuración, la fosforilación y la modificación molecular (Lowry *et al.*, 2012). La sulfuración de las NPs Ag disminuyó la toxicidad en *E. coli* debido a la menor

solubilidad del Ag₂S, del mismo modo, la formación de AgCl a partir de AgNO₃ en presencia de iones cloruro también tiene el mismo efecto. Las plantas que son expuestas a NPs pueden absorberlas y translocarlas en diferentes tejidos. Se ha demostrado que la aplicación de NPs CuO a plantas de maíz, se redujeron a Cu₂O y Cu₂S (Wang *et al.*, 2012).

4.2 Absorción de nanopartículas metálicas en las plantas

En el medio ambiente, el transporte de las NPs en las plantas es el factor más crítico para estimar el impacto de estos materiales en el metabolismo de las plantas. La captación de las NPs depende del desplazamiento, el tamaño de partícula, la composición química, la estabilidad y la concentración (Pérez-de-Luque, 2017). Una de las propiedades más importantes que impactan la absorción de las NPs a través de las raíces y hojas de las plantas, es el tamaño de las partículas.

Algunos estudios han determinado que existe una selección de tamaño en la absorción de las NPs por parte de las plantas. Los iones y el agua pueden moverse fácilmente a través de canales iónicos y acuaporinas, porque el tamaño de los iones y las moléculas de agua están alrededor 0.28 nm, mientras que el tamaño de los poros de la pared celular fluctúa entre 2 y 20 nm (Nair *et al.*, 2010). Por lo tanto, el efecto de las NPs no solo puede atribuirse a la disolución del elemento en la superficie de la raíz o de la hoja, sino también a la captación de NPs (eficiencia externa) o la utilización de mineral activo de las NPs (eficiencia interna) en las células (Lough y Lucas, 2006).

Según Klaine *et al.* (2008), las características superficiales de las NPs también son importantes por su patrón de agregación, movimiento en los ecosistemas acuáticos y terrestres e interacciones con algas, plantas y hongos. Sabo-Attwood *et al.* (2012) utilizaron la tecnología de μ -XRF y TEM, y observaron que las NPs Au de 3.5 nm fueron absorbidas por las raíces de plantas de tabaco, pero las NPs de 18 nm permanecieron aglomeradas en las superficies externas de la raíz. Por su parte, Taylor *et al.* (2014) al utilizar TEM encontraron que las NPs Ag de 108 nm no fueron absorbidas directamente por las raíces de *Arabidopsis thaliana*. Asimismo, Slomberg y Schoenfisch (2012) mencionaron que al utilizar TEM

observaron que las NP SiO₂ de 200 nm podían ser absorbidas por las raíces de *Arabidopsis thaliana*, aunque se observaron menos partículas a medida que aumentaba el tamaño de partícula (14, 50, 200 nm).

La absorción y acumulación de las NPs ZnO (8 nm) en plántulas de *Glycine max* fueron examinadas por López-Moreno *et al.* (2010). La captación de Zn por las plántulas de soja fue mayor a 500 mg L⁻¹ debido a una menor agregación, mientras que en concentraciones altas (1000-4000 mg L⁻¹), se formaron aglomerados de NPs, lo que dificultó el paso a través de del poro en la pared celular, en consecuencia se redujó la absorción y acumulación de Zn. En un experimento con el uso de TEM y μ -XRF se evaluó la captación y el transporte dependientes del tamaño de las NPs TiO₂ en plantas de trigo (*Triticum aestivum*), los resultados de esta investigación evidenciaron que las NPs con diámetros de 36 nm se acumularon en las raíces y se distribuyeron por todo el tejido de la planta sin disolución o transformación, mientras que las NPs con diámetros en el rango de 36 a 140 nm se acumularon en la parénquima de la raíz de las plantas de trigo, lo cual no les permito alcanzar las haces vasculares y por lo tanto no se translocaron a los brotes (Larue *et al.*, 2012).

Los resultados del estudio de Wang *et al.* (2013) demostraron que las NPs ZnO no se translocaron desde la raíz hasta los brotes de la planta de *Vigna unguiculata*, a pesar de la gran cantidad de NPs alrededor de la superficie de la raíz. Por lo tanto, el coeficiente de transferencia de Zn, que es la fracción de Zn en la hoja en comparación con la raíz, fue bastante bajo. La NPs ZnO en el medio ambiente se adhieren o disuelven rápidamente en las partículas del suelo, esto explica la ausencia de NPs ZnO en brotes (Scheckel *et al.*, 2010). Las raíces de las plantas tienen una superficie rugosa debido a la presencia de pelos radicales que pueden segregar mucílago o moléculas pequeñas como los ácidos orgánicos, y por lo tanto la superficie de la raíz generalmente muestra una carga negativa. Estas características hacen que las NPs con una carga superficial positiva sean más propensas a ser adsorbidas y se acumulen en la superficie de la raíz (Zhou *et al.*, 2011).

A pesar, de que se han realizado investigaciones relacionadas con la absorción de las NPs a través de las raíces y hojas, todavía es imposible estimar el tamaño idóneo para la asimilación

de nutrimentos en forma de NPs por la planta. Otro factor a considerar, es que los tamaños de las NPs en la rizosfera son completamente diferentes de los originales.

Para que se produzca la captación y la translocación, estos materiales deben atravesar una serie de barreras fisiológicas desde la superficie hasta los vasos del xilema, incluida la cutícula de la superficie de la raíz, la epidermis, la corteza, la endodermis, la banda caspariana y finalmente el transporte hacia arriba hasta los brotes a través del xilema (Singh *et al.*, 2017). El papel y la composición de la cutícula de la superficie de la raíz son similares a los de la cutícula de la superficie de la hoja.

Aún se desconoce si los NPs pueden penetrar en la superficie de la raíz. Sin embargo, la cutícula está subdesarrollada en la superficie de los pelos radiculares y desarrolla puntas radiculares de las raíces principales y secundarias, por lo que las NPs pueden estar directamente en contacto con la epidermis en estas regiones (Schwab *et al.*, 2016). Al acercarse a la epidermis de la raíz, existen dos vías básicas para la absorción de las NPs en las raíces de las plantas. La mayoría de los estudios han propuesto la vía apoplástica, en la que las NPs primero penetran en los poros de la pared celular y luego se difunden en el espacio entre la pared celular y la membrana plasmática o pasan a través del espacio intercelular sin cruzar la membrana celular (Pérez-de-Luque, 2017).

Para entender el transporte de NPs a través del plasmodesma, es importante entender que los plasmodesmos no son estructuras huecas, la estructura básica de los plasmodesmos es un canal lineal o ramificado a través de la pared celular, revestido por la membrana celular. El canal contiene una hebra denominada desmotúbulo del retículo endoplasmático (ER) que conecta los ER de dos células. El espacio entre la membrana celular y el desmotúbulo en el que se transporta la mayoría de los solutos, se denomina manga citoplásmica (Roberts y Oparka, 2003). El desmotúbulo y la membrana celular están conectados por proteínas, que subdividen el cilindro citoplásmico en varios microcanales de 3 a 4 nm de diámetro (Lucas y Jung-Youn, 2004; Roberts y Oparka, 2003). Los plasmodesmos, debido al tamaño de los microcanales tienen un límite de exclusión de tamaño basal (SEL) en tejidos adultos de 3-4 nm, o 580–900 Da (Dietz y Herth, 2011; Roberts y Oparka, 2003).

Las moléculas más grandes que el SEL basal, incluyendo al ARN, proteínas, factores de transcripción y virus de plantas, experimentan cambios conformacionales en el canal plasmodésmico (Roberts y Oparka, 2003). Dada la incapacidad de la mayoría de las NPs para sufrir cambios conformacionales, esto significa que los plasmodesmas, en circunstancias normales, no transportan las NPs con tamaños mayores de 4 a 43 nm (Dietz y Herth, 2011). Sólo los solutos más pequeños que el SEL basal, como los azúcares, aminoácidos y/o iones se difunden directamente a través de los microcanales en el plasmodesma. Los plasmodesmos en células maduras tienen un diámetro de 20 a 40 nm en la región del cuello del cilindro citoplasmático y 50 a 60 nm de diámetro en el punto medio más ancho (Lin *et al.*, 2008).

Sin embargo, recientemente se ha mencionado un cambio en el paradigma del plasmodesmo rígido a fluido, dinámico y flexible que subraya la flexibilidad del SEL. La apertura del plasmodesmo puede ser modificada por calcio (Roberts y Oparka, 2003), proteínas o virus (Scholthof, 2005) y estrés ambiental (Dietz y Herth, 2011). Por ejemplo, todos los virus de las plantas se translocan a través de plasmodesmos, a través de proteínas de movimiento, estas proteínas dilatan las aberturas de los plasmodesmas en la región del cuello para permitir el paso de complejos de ácidos nucleicos de proteína virales (Scholthof, 2005). Por los factores antes mencionados y otros mecanismos, el SEL del plasmodesmo se puede expandir de 30-40 kDa. Las macromoléculas que poseen un diámetro de 10 nm pueden transitar a través de plasmodesmos (Larue *et al.*, 2012).

Para las NPs, el valor es menor porque a diferencia de las macromoléculas la mayoría de las NPs no pueden sufrir cambios conformacionales (Dietz y Herth, 2011). Además, las NPs en sí pueden dilatar las SEL de los plasmodesmos, ya sea directamente o mediante cambios estructurales inducidos por NPs (Larue *et al.*, 2012). Por ejemplo, las NPs TiO₂ rompió los microfilamentos en las raíces del trigo, lo cual permitió el tránsito de NPs de una célula a otra con diámetros superiores a 420 nm (Larue *et al.*, 2012). En la Figura 2, se muestra un esquema que representa la vía de captación, translocación y la acumulación de NPs en la planta; para una comprensión más detallada se muestra que la hoja y la raíz tienen vías y mecanismos de absorción y translocación de las NPs (Singh *et al.*, 2017).

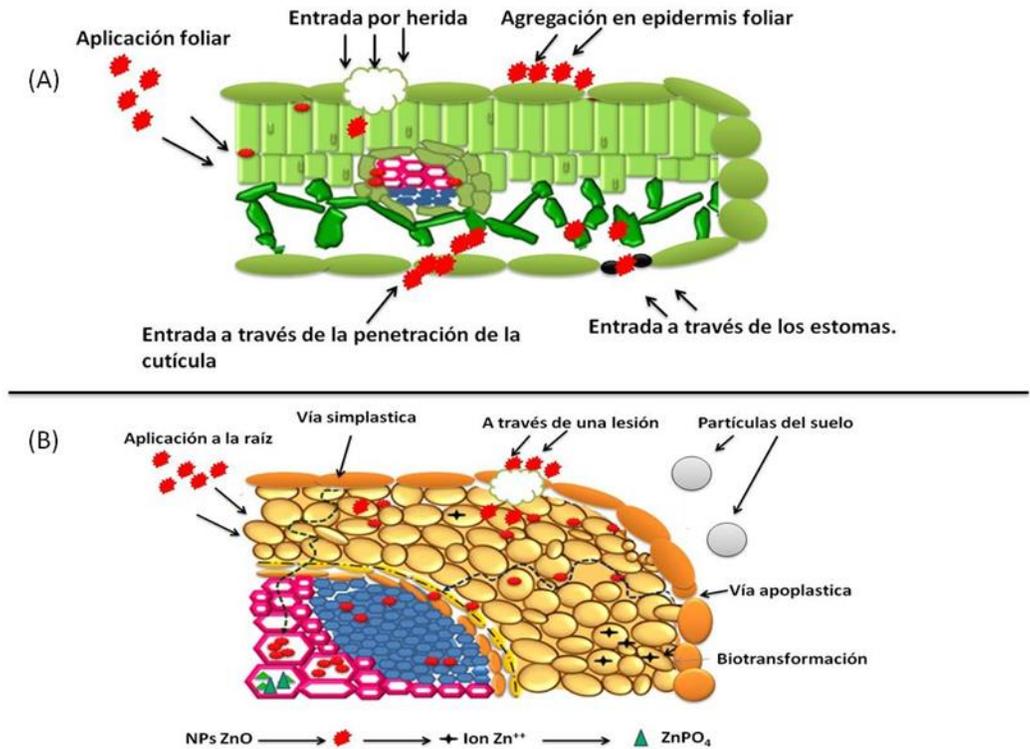


Figura 2. Descripción general de la vía de captación, translocación y biotransformación de las NPs ZnO en un sistema vegetal; (A) sección transversal de la hoja que muestra la entrada de NPs a través de los estomas, la penetración de la cutícula y heridas; (B) corte transversal de la raíz que muestra la entrada de NPs a través de lesiones o biotransformación en iones de Zn y siguen vías apoplásticas y simplásticas (Singh *et al.*, 2017).

La entrada de NPs como resultado de la fuerza motriz de protones y la captación de iones de zinc disueltos causa estrés oxidativo dentro de las células y genera especies reactivas de oxígeno (ROS). La toxicidad de ROS está acreditada por su alta reactividad y propiedades oxidantes, las especies reactivas, incluido el peróxido de hidrogeno (H₂O₂), radicales hidróxido (OH⁻) y súper oxido (O₂⁻) (Yang *et al.*, 2017). La toxicidad de estas especies incluye el daño de componentes celulares como los lípidos, el ADN y las proteínas, como resultado de su incorporación a la membrana de la célula.

Las ROS son el producto del metabolismo aeróbico en una planta común, que actúa como moléculas de señalización (Thannickal y Fanburg 2000), mientras que el exceso de ROS causaría efectos adversos (estrés oxidativo), que aparecen cuando el nivel de ROS supera los mecanismos de defensa, y es capaz de representar una amenaza para las células al inducir

daño en el ADN, oxidación de proteínas, pérdida de electrolitos, peroxidación de lípidos y daño a la membrana, lo que finalmente causa la muerte celular (Figura 3) (Meriga *et al.*, 2004; Sharma *et al.*, 2012).

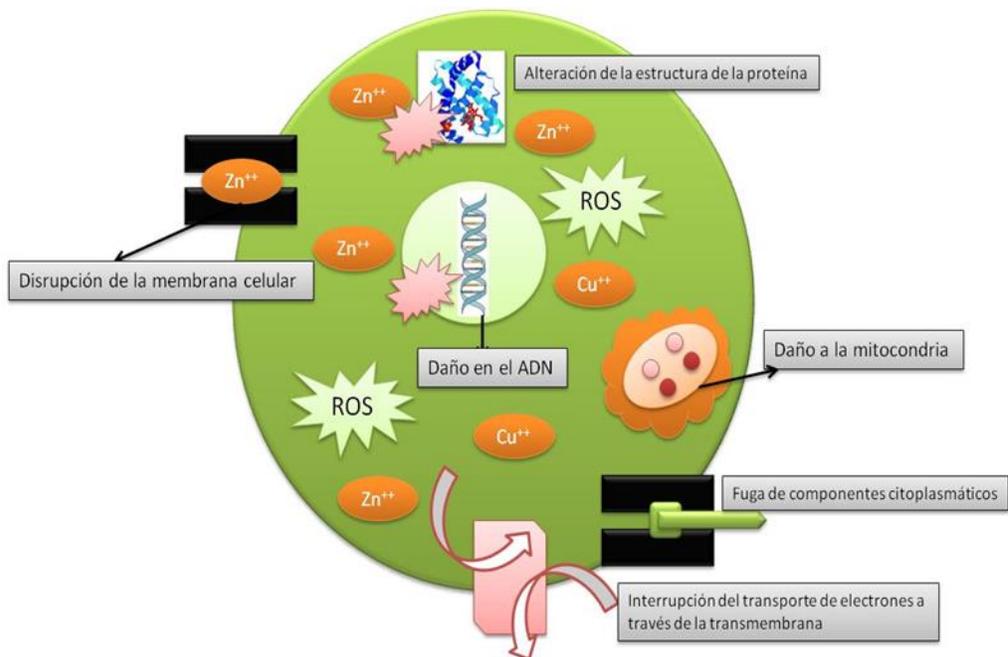


Figura 3. Los mecanismos de toxicidad de NPs Zn y Cu a través de la producción de ROS.

Frente al estrés oxidativo causado por la acumulación de ROS, los sistemas de defensa antioxidante de las plantas se activan, entre los principales se encuentran los antioxidantes no enzimáticos, incluidos los tioles, glutatión (GSH), compuestos fenólicos, ascorbato (AA) y componentes enzimáticos como catalasas (CAT), superóxido dismutasa (SOD), peroxidasa de guaiacol (GPOX), ascorbato peroxidasa (APX) y peroxidasa (POD) (Singh *et al.*, 2015).

4.3 Agentes no enzimáticos del sistema de defensa antioxidante

Los tioles y AA son los antioxidantes de peso molecular significativamente más bajo. AA es un antioxidante crucial que puede resistir el estrés oxidativo inducido por el nivel promovido de la generación de ROS. Debido a que tiene la capacidad de donar electrones de AA en diversas reacciones no enzimáticas y enzimáticas, puede eliminar O₂⁻ y OH y regeneran el α-tocoferol a partir del radical tocopheroxyl para proteger las membranas directamente (Noctor y Foyer, 1998).

El GSH, es uno de los metabolitos fundamentales (un tiol no proteico con bajo peso molecular) en las plantas, desempeña un papel clave en la defensa antioxidante intercelular contra el estrés oxidativo inducido por ROS. En tejidos vegetales, el GSH se encuentra comúnmente en todos los compartimentos celulares, incluidos los cloroplastos, mitocondrias, vacuola, citosol, así como en los peroxisomas (Foyer y Noctor, 2003). Para preservar el estado normal de las células, el GSH desempeña un papel esencial para enfrentar el daño oxidativo inducido por las ROS. Como antioxidante, GSH actúa como donador de protones en los radicales libres orgánicos y/o en presencia de ROS, eliminando ROS y reduciendo a una forma de disulfuro, glutatión oxidado (GSSG) (Foyer y Halliwell, 1976).

Los compuestos fenólicos, por poseer propiedades antioxidantes pueden eliminar las especies ROS, al quelar los iones de los metales en transición e inhibir la peroxidación de lípidos mediante la captura de los polifenoles del alcoxi lipídico (-OCH₃) (García-López *et al.*, 2019). Los carotenoides, en particular son miembros de los antioxidantes lipofílicos y pueden desintoxicar muchas formas de ROS (Young, 1991). Sin embargo, la investigación de compuestos fenólicos, carotenoides y tocoferoles en respuesta a la exposición de NPs es muy escasa.

4.4 Sistema de defensa antioxidante ante la absorción de nanopartículas metálicas

SOD, es la metaloenzima intracelular más efectiva, juega un papel fundamental en el sistema de defensa antioxidante contra el estrés oxidativo al catalizar ROS altamente tóxicos ($O_2^{\cdot-}$) a H_2O_2 y O_2 que son menos tóxicos. Contiene tres isozimas, incluyendo SOD de hierro (Fe-SOD), SOD de manganeso (Mn-SOD) y SOD de cobre/zinc (Cu/Zn-SOD) (Fridovich, 1989). Al sobre producirse el H_2O_2 , ya sea por el estrés abiótico o biótico, la inducción de SOD en el sistema de defensa es capaz de evitar el estrés oxidativo como la peroxidación de lípidos. CAT, desempeña un papel indispensable en la desintoxicación de ROS bajo estrés (Garg y Manchanda, 2009). Se encuentra ampliamente en enzimas que contienen hemo tetramérico y convierte el H_2O_2 en O_2 y H_2O . APX, también es considerado como el eliminador de ROS más importante para proteger plantas superiores, evita el estrés oxidativo y desempeña un papel central en la regulación del ciclo AA-GSH. En comparación con CAT y POD, APX

tiene una mayor afinidad por el H_2O_2 , por lo tanto, puede convertir el H_2O_2 en H_2O molécula no tóxica por oxidación de AA en deshidroascorbato y MDA. Es una enzima dependiente de NADPH que cataliza la oxidación de GSH a GSSG, que puede mantener una alta proporción de GSH/GSSG en las células (Rao *et al.* 2006).

Las investigaciones recientes se están enfocando en identificar los mecanismos de defensa de las plantas contra el estrés oxidativo inducido por las NPs. Es importante entender la fitotoxicidad de las NPs en las plantas y comprender como el sistema antioxidante enzimático y no enzimático se regula frente a altas concentraciones de ROS.

5. CONCLUSIONES

En la actualidad, el uso de nanopartículas en la agricultura como nanofertilizantes, nanopesticidas y nanofungicidas permiten una mayor eficiencia del ingrediente activo, sin embargo, el impacto está en función de la concentración aplicada, la especie y las condiciones de crecimiento del cultivo.

Los principales mecanismos de defensa en las plantas sometidas a nanofertilizantes, depende de enzimas antioxidantes (proteínas) y metabolitos secundarios como los polifenoles, a fin de contrarrestar el estrés oxidativo.

Se recomienda seguir con estudios de campo e invernadero, para verificar que tan viable es continuar con la aplicación de nanomateriales en la agricultura, y verificar si verdaderamente los nanofertilizantes son más eficientes que los fertilizantes convencionales.

6. REFERENCIAS

- Asgari-Targhia, G., Iranbakhsha, A. and Ardebilib, Z.O. 2018. Potential benefits and phytotoxicity of bulk and nano-chitosan on the growth, morphogenesis, physiology, and micropropagation of *Capsicum annuum*. *Plant Physiology and Biochemistry* 127:393-402.
- Bandyopadhyay, S., Plascencia-Villa, G. Mukherjee, A. Rico, C.M. Jose-Yacaman, M. Peralta-Videa, J.R. and Gardea-Torresdey, J.L. 2015. Comparative phytotoxicity of ZnO NPs, bulk ZnO, and ionic zinc onto the alfalfa plants symbiotically associated with *Sinorhizobium meliloti* in soil. *Sci. Total Environ* 515-516, 60-69.
- Barrios, A.C., Rico, C.M. Trujillo-Reyes, J. Medina-Velo, I.A. Peralta-Videa, J.R. and Gardea-Torresdey, J.L. 2015. Effects of uncoated and citric acid coated cerium oxide nanoparticles, bulk cerium oxide, cerium acetate, and citric acid on tomato plants. *Sci. Total Environ* 11, 143.
- Bhat, P. Bhat, A. 2016. Silver nanoparticles for the enhancement of accumulation of capsaicin in suspension culture of *Capsicum* sp. *Journal of Experimental Sciences* 2016 7(2):1-6.
- Corral-Díaz, B., J. R. Peralta-Videa, E. Alvarez-Parrilla, J. Rodrigo-García, M. I. Morales, P. Osuna-Avila, G. Niu, J. A. Hernandez-Viezcás, and J. L. Gardea-Torresdey. 2014. "Cerium oxide nanoparticles alter the antioxidant capacity but do not impact tuber Ionome in *Raphanus sativus* (L)." *Plant Physiology and Biochemistry* 84:277-85.
- Corral-Díaz, B., J. R. Peralta-Videa, E. Alvarez-Parrilla, J. Rodrigo-García, M. I. Morales, P. Osuna-Avila, G. Niu, J. A. Hernandez-Viezcás, and J. L. Gardea-Torresdey. 2014. "Cerium oxide nanoparticles alter the antioxidant capacity but do not impact tuber Ionome in *Raphanus sativus* (L)." *Plant Physiology and Biochemistry* 84:277-85.
- Dapkekar, A., Deshpande, P. Oak, M.D. Paknikar, K.M. and Rajwade, J.M. 2018. Zinc use efficiency is enhanced in wheat through nanofertilization. *Sci Rep* 1;8(1):6832.
- Davarpanah, S., Tehranifar, A. Davarynejad, G. Abadía, J. and Khorasani, R. 2016. Effects of foliar applications of zinc and boron nano-fertilizers on pomegranate (*Punica granatum* cv. Ardestani) fruit yield and quality. *Scientia Horticulturae* 210:57-64.
- Davarpanah, S., Tehranifar, A. Davarynejad, G. Abadía, J. and Khorasani, R. 2016. Effects of foliar applications of zinc and boron nano-fertilizers on pomegranate (*Punica granatum* cv. Ardestani) fruit yield and quality. *Scientia Horticulturae* 210:57-64.
- Fageria, N., Filho, M.B. Moreira, A. and Guimaraes, C. 2009. Foliar fertilization of crop plants. *J Plant Nutr* 32:1044-1064.

- Foyer, C.H. and Halliwell, B. 1976. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism. *Planta*. 133:21-25.
- Foyer, C.H. and Noctor, G. 2003. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiol Plant* 119:355-364.
- Fridovich, I. 1989. Superoxide dismutases. An adaptation to a paramagnetic gas. *J Biol Chem* 264:7761-7764.
- García López, J.I., Ruiz-Torres, N.A. Lira-Saldivar, R.H. Vera-Reyes, I. Méndez-Argüello. 2016. 2017. Técnicas para evaluar germinación, vigor y calidad fisiológica de semillas sometidas a dosis de nanopartículas. *Agronotecnología*, Centro de Investigación en Química Aplicada, Saltillo, Coah. pp 129-140.
- García López, J.I., Ruiz-Torres, N.A. Lira-Saldivar, R.H. Vera-Reyes, I. Méndez-Argüello. 2016. 2017. Técnicas para evaluar germinación, vigor y calidad fisiológica de semillas sometidas a dosis de nanopartículas. *Agronotecnología*, Centro de Investigación en Química Aplicada, Saltillo, Coah. pp 129-140.
- García-Gómez, C., Obrador, A. González, D. Babín, M. and Fernández, M.D. 2018. Comparative study of the phytotoxicity of ZnO nanoparticles and Zn accumulation in nine crops grown in a calcareous soil and an acidic soil. *Science of The Total Environment* 644:770-780.
- García-López, J., Zavala-García, F., Olivares-Sáenz, E., Lira-Saldivar, R., Díaz Barriga-Castro, E., Ruiz-Torres, N.A. Ramos-Cortez, E. Vázquez-Alvarado, R. and Niño-Medina, G. 2018. Zinc Oxide nanoparticles boosts phenolic compounds and antioxidant activity of *Capsicum annuum* L. during germination. *Agronomy* 8(10):215.
- García-López, J.I., Lira-Saldivar, R.H. Zavala-García, F. Olivares-Sáenz, E. Niño-Medina, G. Ruiz-Torres, N.A. Méndez-Argüello, B. and Díaz-Barriga, E. 2018. Effects of zinc oxide nanoparticles on growth and antioxidant enzymes of *Capsicum chinense*. *Toxicological & Environmental Chemistry* 100:5-7, 560-572.
- García-López, J.I., Lira-Saldivar, R.H. Zavala-García, F. Olivares-Sáenz, E. Niño-Medina, G. Ruiz-Torres, N.A. Méndez-Argüello, B. and Díaz-Barriga, E. 2018. Effects of zinc oxide nanoparticles on growth and antioxidant enzymes of *Capsicum chinense*. *Toxicological & Environmental Chemistry* 100:5-7, 560-572.
- García-López, J.I., Zavala-García, F. Olivares-Sáenz, E. Lira-Saldivar, R. Barriga-Castro, E. Ruiz-Torres, N.A. Ramos-Cortez, E. Vázquez-Alvarado, R. and Niño-Medina, G. 2018. Zinc oxide nanoparticles boosts Phenolic compounds and antioxidant activity of *Capsicum annuum* L. during germination. *Agronomy* 8, 215.
- García-López, J.I., Lira-Saldivar, R.H. Zavala-García, F. Olivares-Sáenz, E. Niño-Medina, G. Ruiz-Torres, N.A. Méndez-Argüello, B. and Díaz-Barriga, E. 2018. Effects of zinc

- oxide nanoparticles on growth and antioxidant enzymes of *Capsicum chinense*. *Toxicological & Environmental Chemistry* 100(5-7):560-572.
- Garg, N. and Manchanda, G. 2009. ROS generation in plants: boon or bane? *Plant Biosyst* 143:81-96.
- Ghosh, M., Jana, A. Sinha, S. Jothiramajayam, M. Nag, A. Chakraborty, A. 2016. Effects of ZnO nanoparticles in plants: cytotoxicity, genotoxicity, deregulation of antioxidant defenses, and cell-cycle arrest. *Mutat Res Genet Toxicol Environ Mutagen* 807:25-32.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2004. "International Rules for Seed Testing." 243 p. By Michael Muschick, Zurichstrasse 50 P.O. Box 308 8303 Bassersdorf CH, Switzerland.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2004. "International Rules for Seed Testing." 243 p. By Michael Muschick, Zurichstrasse 50 P.O. Box 308 8303 Bassersdorf CH, Switzerland.
- Juárez-Maldonado, A., Ortega-Ortíz, H. Cadenas-Pliego, G. Valdés-Reyna, J. Pinedo-Espinoza, J. López-Palestina, C. and Hernández-Fuentes, A. 2018. Foliar application of cu nanoparticles modified the content of bioactive compounds in *Moringa oleifera* Lam. *Agronomy* 8(9):167.
- Juárez-Maldonado, A., Ortega-Ortíz, H. Pérez-Labrada, F. Cadenas-Pliego, G. and Benavides-Mendoza, A. 2016. Cu nanoparticles absorbed on chitosan hydrogels positively alter morphological, production, and quality characteristics of tomato. *Journal of Applied Botany and Food Quality* 89:183-189.
- Khanm, H., Vaishnavi, B.A. Namratha. M.R. and Shankar. A.G. 2017. Nano zinc oxide boosting growth and yield in tomato: the rise of nano fertilizer era. *International Journal of Agricultural* 7(3):197-206.
- Khodakovskaya, M., M. Mahmood, Y. Xu, Z. Li, F. Watanabe, and A.S. Biris. 2009. Carbon nanotubes are able to penetrate plant seed coat and dramatically affect seed germination and plant growth *ACS Nano* 3(10):3221-3227.
- Khodakovskaya, M., M. Mahmood, Y. Xu, Z. Li, F. Watanabe, and A.S. Biris. 2009. Carbon nanotubes are able to penetrate plant seed coat and dramatically affect seed germination and plant growth *ACS Nano* 3(10):3221-3227.
- Klaine, S.J., Alvarez, P.J. Batley, G.E. Teresa, F. F. Richard, D. Delina, Y. Mahendra, S.L. Michael, J. and Jamie R.L. 2008. Nanomaterials in the environment: behaviour, fate, bioavailability, and effects. *Environ Toxicol Chem* 27(9): 1825-1851.
- Kopittke, P.M., Menzies, N.W. De Jonge, M.D. McKenna, B.A. Donner, E. Webb, R.I. Paterson, D.J. Howard, D.L. Ryan, C.G. Glover, C.J. Scheckel, K.G. and Lombi, E.

2011. In situ distribution and speciation of toxic copper, nickel and zinc in hydrated roots of cowpea. *J Plant Physiol* 156:663-673.
- Larue, C., Laurette, J. Herlin-Boime, N. Khodja, H. Fayard, B. Flank, A. Brisset M.F. and Carriere, M. 2012. Accumulation, translocation and impact of TiO₂ nanoparticles in wheat (*Triticum aestivum* spp.): Influence of diameter and crystal phase, *Sci Total Environ* 431:197-208.
- Li, J., Hu, J. Ma, C. Wang, Y. Wu, C. Huang, J. 2016. Uptake, translocation and physiological effects of magnetic iron oxide (γ Fe₂O₃) nanoparticles in corn (*Zea mays* L.). *Chemosphere* 159:326-334.
- Lin, D. and Xing, B. 2008. Root uptake and phytotoxicity of ZnO nanoparticles. *Environ Sci Technol* 42:5580-5585.
- Lin, S.H., Kuo, H.F. Canivenc, G. Lin, C.S. Lepetit, M. Hsu, P.K. Tillard, P. Lin, H.L. Wang, Y.Y. Tsai, C.B. Gojon, A. and Tsay, Y.F. 2008. Mutation of the arabidopsis NRT1.5 nitrate transporter causes defective root-to-shoot nitrate transport. *Plant Cell* 20:2514-2528.
- Liu, R. and Lal, R. 2015. Potentials of engineered nanoparticles as fertilizers for increasing agronomic productions. *Sci Total Environ* 514:131-139.
- Lopez-Moreno, M.L., De La Rosa, G. Hernandez-Viezcas, J.A. Castillo-Michel, H. Botez, C.E. Peralta-Videa, J.R. and GardeaTorresdey, J.L. 2010. Evidence of the differential biotransformation and genotoxicity of ZnO and CeO₂ NPs on soybean (*Glycine max*) plants. *Environ Sci Technol* 44:7315-7320.
- Lough, T.J. and Lucas, W.J. 2006. Integrative plant biology: role of phloem long-distance macromolecular trafficking. *Annu Rev Plant Biol* 57:203-232.
- Lowry, G.V., Gregory, K.B. Apte, S.C. and Lead, J.R. 2012. Transformations of nanomaterials in the environment. *Environ Sci Technol* 46:6893-6899.
- Lucas, W.J. and Lee, J.Y. 2004. Plasmodesmata as a supracellular control network in plants. *Nat Rev Molec Cell Biol* 5:712-726.
- Maguire, J.D. 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for Seedling Emergences and Vigor. *Crop Science* 2:176-177.
- Maguire, J.D. 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for Seedling Emergences and Vigor. *Crop Science* 2:176-177.
- Majumdar, S., Peralta-Videa, J.R. Bandyopadhyay, S. Castillo-Michel, H. Hernandez-Viezcas, J.A. Sahi, S. and Gardea-Torresdey, J.L. 2014. Exposure of cerium oxide nanoparticles to kidney bean shows disturbance in the plant defense mechanisms. *J Hazard Mater* 278:279-287.

- Marchiol, L., Filippi, A. Adamiano, A. Degli Esposti, L. Lafisco, M. Mattiello, A. and Braidot, E. 2019. Influence of hydroxyapatite nanoparticles on germination and plant metabolism of tomato (*Solanum lycopersicum* L.): Preliminary evidence. *Agronomy*, 9(4):161.
- Marslin, G., Sheeba, C.J. and Franklin, G. 2017. Nanoparticles alter secondary metabolism in plants via ROS burst. *Frontiers in Plant Science*, 8,832.
- McDonald, M.B. 1980. Assessment of seed quality. *HortScience* 15(6):784-788.
- McDonald, M.B. 1980. Assessment of seed quality. *HortScience* 15(6):784-788.
- Meriga, B., Reddy, B.K. Rao, K.R. Reddy, L.A. and Kishor, P.B.K. 2004. Aluminium-induced production of oxygen radicals, lipid peroxidation and DNA damage in seedlings of rice (*Oryza sativa*). *J Plant Physiol* 161:63-68.
- Mukherjee, A., Sun, Y. Morelius, E. Tamez, C. Bandyopadhyay, S. Niu, G. White, J.C. Peralta-Videa, J.R. and Gardea-Torresdey, J.L. 2016. Differential toxicity of bare and hybrid ZnO nanoparticles in green pea (*Pisum sativum* L.): A life cycle study. *Frontiers in Plant Science* 6, 1242.
- Nair, R., Varghese, S.H. Nair, B.G. Maekawa, T. Yoshida, Y. and Kumar, D.S. 2010. Nanoparticulate material delivery to plants. *Plant Sci* 179:154-163.
- Nhan, L.V., Ma, C. Rui, Y. Liu, S. Li, X. Xing, B. 2015. Phytotoxic mechanism of nanoparticles: destruction of chloroplasts and vascular bundles and alteration of nutrient absorption. *Sci Rep* 5:11618.
- Noctor, G. and Foyer, C.H. 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annu Rev Plant Biol* 49:249-279.
- Okupnik, A. and Pflugmacher, S. 2016. Oxidative stress response of the aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* exposed to TiO₂ nanoparticles. *Environ Toxicol Chem* 35:2859-2866.
- Pérez-de-Luque, A. 2017. Interaction of nanomaterials with plants: what do we need for real applications in agriculture? *Frontiers in Environmental Science* 5:12.
- Pinedo-Guerrero, A.H., Hernández-Fuentes A.D. Ortega-Ortiz, H. Benavides-Mendoza, A. Cadenas-Pliego G and Juárez-Maldonado, A. 2017. Cu nanoparticles in hydrogels of chitosan-PVA affects the characteristics of post-harvest and bioactive compounds of jalapeño pepper. *Molecules* 22(6):926.
- Ponce-García, C., Soto-Parra, J. Sánchez, E. Muñoz-Márquez, E. Piña-Ramírez, F. Flores-Córdova, M. and Muñoz, R. 2019. Efficiency of nanoparticle, sulfate and zinc-chelate use on biomass, yield, and nitrogen assimilation in green beans. *Agronomy*, 9(3):128.

- Prasad, T. N. V. K. V., Sudhakar, P. Sreenivasulu, Y. Latha, P. Munaswamy, V. Reddy, K.R. and Pradeep, T. 2012. Effect of nanoscale zinc oxide particles on the germination, growth and yield of peanut. *Journal of Plant Nutrition* 35(6):905-927.
- Qados, A. M. S. 2015. Mechanism of nanosilicon-mediated alleviation of salinity stress in faba bean (*Vicia faba* L.) plants. *American Journal of Experimental Agriculture* 7(2):78-95.
- Raliya, R., Nair, R. Chavalmane, S. Wang, W.N. and Biswas, P. 2015. Mechanistic evaluation of translocation and physiological impact of titanium dioxide and zinc oxide nanoparticles on the tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plant. *Metallomics*, 7(12):1584-1594.
- Rao, K., Raghavendra, A. Reddy, K. 2006. *Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants*. Netherlands: Springer.
- Rawat, S., Pullagurala, V.L.R. Hernandez-Molina, M. Sun, Y. Niu, G. Hernandez-Viezcas, J.A. and Gardea-Torresdey, J.L. 2018. Impacts of copper oxide nanoparticles on bell pepper (*Capsicum annum* L.) plants: a full life cycle study. *Environmental Science: Nano* 5(1):83-95.
- Rico, C.M., Barrios, A.C. Tan, W.J. Rubenecia, R. Lee, S.C. Varela-Ramirez, A. Peralta-Videa, J.R. and Gardea-Torresdey, J.L. 2015. Physiological and biochemical response of soil-grown barley (*Hordeum vulgare* L.) to cerium oxide nanoparticles. *Environ Sci Pollut Res* 22:10551-10558.
- Roberts, A.G. and Oparka, K.J. 2003. Plasmodesmata and the control of symplastic transport. *Plant Cell Environ* 26:103-24.
- Rossi, L., Fedenia, L.N. Sharifan, H. Ma, X. and Lombardini, L. 2018. Effects of foliar application of zinc sulfate and zinc nanoparticles in coffee (*Coffea arabica* L.) plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 135:160-166.
- Rossi, L., Fedenia, L.N. Sharifan, H. Ma, X. and Lombardini, L. 2018. Effects of foliar application of zinc sulfate and zinc nanoparticles in coffee (*Coffea arabica* L.) plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 135:160-166.
- Sabo-Attwood, T., Unrine, J.M. Stone, J.W. Murphy, C. J. Ghoshroy, S. Blom, D. Bertsch P.M. and Newman, L.A. 2012. Uptake, distribution and toxicity of gold nanoparticles in tobacco (*Nicotiana xanthi*) seedlings. *Nanotoxicology* 6:353-360.
- Scheckel, K.G., Luxton, T.P. El Badawy, A.M. Impellitteri, C.A. and Tolaymat, T.M. 2010. Synchrotron speciation of silver and zinc oxide nanoparticles aged in a kaolin suspension. *Environ Sci Technol* 44(4):1307-1312.
- Scholthof, H.B. 2005. Plant virus transport: motions of functional equivalence. *Trends Plant Sci* 10:376-82.

- Schwab, F., Zhai, G.S. Kern, M. Turner, A. Schnoor, J.L. and Wiesner, M.R. 2016. Barriers, pathways and processes for uptake, translocation and accumulation of nanomaterials in plants-Critical review. *Nanotoxicology* 10:257-278.
- Servin, A., Elmer, W. Mukherjee, A. Torre-Roche, R.D. Hamdi, H. White, J.C. Bindraban, P. and Dimkpa, C. 2015. A review of the use of engineered nanomaterials to suppress plant disease and enhance crop yield. *J Nanoparticle Res* 17:92.
- Sharma, P., Jha, A.B. Dubey, R.S. and Pessarakli, M. 2012. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *J Bot* 1-26.
- Shaw, A.K., Ghosh, S. Kalaji, H.M. Bosa, K. Brestic, M. Zivcak, M. and Hossain, Z. 2014. Nano-CuO stress induced modulation of antioxidative defense and photosynthetic performance of Syrian barley (*Hordeum vulgare* L.). *Environ Exp Bot* 102:37-47.
- Singh, A., Singh, N.B. Afzal, S. Singh, T. and Hussain, I. 2017. Zinc oxide nanoparticles: a review of their biological synthesis, antimicrobial activity, uptake, translocation and biotransformation in plants. *Journal of Materials Science* 53(1): 185-201.
- Singh, N.B., Amist, N. Yadav, K. Singh, D. Pandey, J.K. Singh, S.C. 2013. Zinc oxide nanoparticles as fertilizer for the germination, growth and metabolism of vegetable crops. *J Nanoeng Nanomanufacturing* 3:1-12.
- Singh, V.P., Singh, S. Kumar, J. Prasad, S.M. 2015. Investigating the roles of ascorbate-glutathione cycle and thiol metabolism in arsenate tolerance in ridged luffa seedlings. *Protoplasma* 252:1217-1229.
- Slomberg, D.L. and Schoenfisch, M.H. 2012. Silica nanoparticle phytotoxicity to *Arabidopsis thaliana*. *Environ Sci Technol* 46:10247-10254.
- Soares, C., Branco-Neves, S. De-Sousa, A. Pereira, R. and Fidalgo, F. 2016. Ecotoxicological relevance of nano-NiO and acetaminophen to *Hordeum vulgare* L.: combining standardized procedures and physiological endpoints. *Chemosphere* 165:442-452.
- Taheri, M., Qarache, H.A. Qarache, A.A. and Yoosefi, M. 2015. The effects of zinc-oxide nanoparticles on growth parameters of corn (SC704). *STEM Fellowship Journal*, 1(2):17-20.
- Taylor, A.F., Rylott, E.L. Anderson, C.W. and Bruce, N.C. 2014. Investigating the toxicity, uptake, nanoparticle formation and genetic response of plants to gold, *PLoS One* 9, e93793.
- Thannickal, V.J. and Fanburg, B.L. 2000. Reactive oxygen species in cell signaling. *Am J Physiol Lung Cell Mol Physiol*. 279:1005-1028.

- Torabian, S., Zahedi, M. and Khoshgoftar, A.H. 2016. Effects of foliar spray of two kinds of zinc oxide on the growth and ion concentration of sunflower cultivars under salt stress. *Journal of Plant Nutrition*, 39(2):172-180.
- Tripathi, D.K. Singh, S. Singh, S. Srivastava, P.K. Singh, V.P. Singh, S. 2017. Nitric oxide alleviates silver nanoparticles (AgNps)-induced phytotoxicity in *Pisum sativum* seedlings. *Plant Physiol. Biochem* 110:167-177.
- Vinković, T., Novák, O. Strnad, M. Goessler, W. Jurašin, D.D. Parađiković, N. and Vrček, I.V. 2017. Cytokinin response in pepper plants (*Capsicum annuum* L.) exposed to silver nanoparticles. *Environmental Research* 156, 10-18.
- Wang, P., Menzies, N.W. Lombi, E. McKenna, B.A. Johannessen, B. Glover, C.J. Kappen, P. and Kopittke, P.M. 2013. Fate of ZnO nanoparticles in soils and cowpea (*Vigna unguiculata*). *Environ Sci Technol* 47:13822-13830.
- Wang, Z., Xie, X. Zhao, J. Liu, X. Feng, W. White, J.C. and Xing, B. 2012. Xylem- and phloem-based transport of CuO nanoparticles in maize (*Zea mays* L.). *Environ Sci Technol* 46:4434-4441.
- Xie, Y., He, Y. Irwin, P.L.I. Jin, T. Shi, X. 2011. Antibacterial activity and mechanism of action against *Campylobacter jejuni*. *Appl Environ Microbiol* 77(7):2325-2331.
- Yang, J., Cao, W. and Rui, Y. 2017. Interactions between nanoparticles and plants: phytotoxicity and defense mechanisms. *Journal of Plant Interactions* 12(1):158-169.
- Young, A.J. 1991. The photoprotective role of carotenoids in higher plants. *Physiol Plant* 83:702-708.
- Zhang, T., Sun, H. Lv, Z. Cui, L. Mao, H. and Peter, M. 2017. Using synchrotron-based approaches to examine the foliar application of ZnSO₄ and ZnO nanoparticles for field-grown winter wheat: *J Agric Food Chem* 66:2572-2579.
- Zhou, D.M., Jin, S.Y. Li, L.Z. Wang, Y. and Weng, N.Y. 2011. Quantifying the adsorption and uptake of CuO nanoparticles by wheat root based on chemical extractions. *J Environ Sci* 23:1852-1857.