

外源硅对植物抗盐性影响的研究进展

朱永兴¹, 夏雨晨¹, 刘乐承¹, 尹军良^{2,3*}, 马东方^{2,3*}

(1 长江大学园艺园林学院/湿地生态与农业利用教育部工程研究中心, 湖北荆州 434000; 2 植物病虫害生物学国家重点实验室/中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; 3 长江大学农学院, 湖北荆州 434000)

摘要: 盐胁迫是世界范围内影响作物产量和品质的主要非生物胁迫之一, 如何提高作物的抗盐性已经引起全世界的关注。硅 (Si) 是地壳中含量仅次于氧的第二大丰富元素。在 pH 值低于 9 的介质中, 硅通常以单硅酸 $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ 的形式被高等植物吸收。尽管目前硅仍然未被认为是植物生长的必需元素, 但是作为植物生长的“有益元素”, 硅可以缓解各种生物胁迫和非生物胁迫对植物生长发育的抑制。大量的研究表明硅可参与调控植物抗盐的生理生化代谢过程, 并与一些信号物质, 如乙烯、水杨酸和多胺等存在互作。主要进展如下: 1) 植物对硅的吸收存在主动、被动和拒绝吸收三种, 硅转运蛋白在硅的吸收和转运中起到非常重要的作用, 但是关于该蛋白的编码基因在更多物种中的克隆和功能研究有待于进一步开展。2) 硅可以调节盐胁迫下植物体内的离子平衡, 降低植物根系对盐离子的吸收和向地上部的转运, 并使盐离子更均匀的分布在根系中; 改善盐胁迫下根系对钙、钾、氮等营养元素的吸收, 缓解盐胁迫造成的营养失调。近期一些研究表明多胺可能参与硅对根系盐离子吸收的调控。3) 硅可以通过调节水通道蛋白的表达和渗透调节物质的积累提高根系对水分的吸收和向地上部的转运, 改善植株的水分状况。4) 硅可通过调节抗氧化酶活性, 降低活性氧的产生和积累, 同时可以缓解盐胁迫对光合器官和光合色素造成的损伤, 保证盐胁迫下植物光合作用的正常进行。5) 植物耐盐的分子机制非常复杂, 涉及大量基因的表达和调控以及信号转导过程, 包括蛋白质组学和转录组学在内的组学研究策略为从分子水平揭示硅缓解胁迫的机理提供了有力的技术手段。转录组和蛋白质组学的研究表明硅可以通过调控转录因子、激素等相关基因的表达及蛋白的翻译和修饰来调控植物对盐胁迫的快速响应, 提高植物的抗盐能力。6) 硅吸收突变体的应用有助于我们更好的了解硅在调控植物生理生化代谢中所发挥的作用。

关键词: 硅; 大数据分析; 盐胁迫; 离子平衡; 氧化损伤; 水分代谢; 光合; 分子机制

Beneficial effects of silicon on salt tolerance in plants

ZHU Yong-xing¹, XIA Yu-chen¹, LIU Le-cheng¹, YIN Jun-liang^{2,3*}, MA Dong-fang^{2,3*}

(1 College of Horticulture and Gardening/Engineering Research Center of Ecology and Agricultural Use of Wetland, Ministry of Education, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434000, China; 2 State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests /Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agriculture Sciences, Beijing 100193, China; 3 College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434000, China)

Abstract: High salinity is one of the major abiotic stressful factors affecting crop growth and productivity in agriculture system of the world. Therefore, improving the salt-tolerance of crops has attracted worldwide attention. Silicon element (Si) is the second most prevalent element in the earth's crust excepting for oxygen. When the pH of a solution is less than 9, silicon is usually absorbed in the form of silicic acid $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ in plants. Although silicon has not been recognized as essential element for higher plants, it is considered to be a 'beneficial element'. Especially, silicon can increase plants resistance to multiple stresses and improve the growth and development of plants under stress conditions. Many studies suggested that silicon actively involves

收稿日期: 2018-03-15 接受日期: 2018-05-08

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31701911); 植物病虫害国家重点实验室 2017 年度开放课题基金项目 (SKLOF201707); 长江大学湿地生态与农业利用教育部工程研究中心开放基金项目 (KF201707) 资助。

联系方式: 朱永兴 E-mail: yongxingzhu@yangtzeu.edu.cn

* 通信作者 尹军良 E-mail: w.yinzi@163.com; 马东方 E-mail: madongfang1984@163.com

the physiological and biochemical processes in plants under salt stress, and silicon has a crosstalk with the signaling molecules that include ethylene (ET), salicylic acid (SA), and polyamines (PAs). In this paper, the silicon accumulation and transportation, the beneficial regulatory role of Si are reviewed when the plants are subjected to the salt stress. Major progresses: 1) Si could be absorbed by plants in active, passive and rejective routes. Silicon transporters play important roles in silicon uptake, but the silicon uptake systems and their functions in different plant species need more investigations. 2) Silicon could alleviate salt damage through mediating ion balance under high salinity. Application of silicon can specifically decrease the uptake and transport of Na from roots to shoots, and make evenly distribute Na⁺ crossing the whole root section. In addition, silicon affects the uptake of some essential nutrients (e.g. Ca, K, N) in plant to alleviate adsorption competition between salt ions and essential nutrients. Recent studies suggested that polyamines play a regulatory role in promoting uptake of silicon-mediated nutrients under salt stress. 3) Both the up-regulation of silicon-mediated aquaporin gene expression and osmotic adjustment play important roles in increasing water uptake. 4) Silicon application alleviates oxidative stress damage to the plants by regulating the antioxidant defense and decreasing the production of reactive oxygen species (ROS). Meanwhile, silicon could alleviate the salt stress damage to the photosynthetic apparatus and prevent salt stress from destroying pigment, and thus improving the photosynthetic process. 5) Omics-based technologies, transcriptomic and proteomic analyses, provide powerful tools for better understanding the responsive mechanisms of silicon-triggered in alleviating environmental stresses at the molecular level. Both the transcriptome and proteome studies reveal that silicon could regulate the plants responses to salt stress through modulating the expressions of transcription factors and hormone-related genes as well as the translation of associated proteins. 6) The utilization of silicon mutant will be helpful to better understand the regulatory role of silicon in the physiological-biochemical metabolic processes in plants.

Key words: silicon; big data analysis; salt stress; ion balance; reactive oxygen species; water metabolism; photosynthesis; molecular mechanism

盐胁迫是世界范围内重要的非生物胁迫之一,严重影响作物的产量和品质。目前,全世界约有 8 亿 hm² 以上的土地受到盐害的威胁,占到全球面积的 6%^[1]。在我国盐碱地和次生盐碱地的面积达 0.3 亿 hm² 以上,占可用耕地面积的 25%,并且呈现逐年增加的趋势^[2]。因此,如何提高作物的抗盐能力已引起全世界科研工作者的关注。硅是地壳中第二大丰富元素,在植物体内广泛存在。尽管硅不是高等植物生长的必需元素,但大量研究表明,硅参与植物对多种逆境胁迫的响应,其中包括盐胁迫^[3-5]、干旱^[6]、高温^[7]、重金属^[8]和病虫害胁迫等^[9](图 1)。此外,硅是环境友好型元素,无腐蚀性且无污染,因此硅肥可以作为发展绿色有机农业的优质肥料,有利于农业的可持续发展^[10]。研究硅缓解植物盐胁迫的机理,可为实际生产中解决农作物盐害问题提供理论基础。

1 硅与逆境胁迫相关研究大数据分析

借助大数据分析的方式,笔者对当前与硅参与

调控逆境胁迫的相关研究进行了收集和汇总,总计检索到研究性论文近 200 篇,这些研究报道了硅对盐胁迫 (salt stress)、干旱胁迫 (drought stress)、重金属和非金属胁迫 (Al、As、Cd、Cu、Mn、Pb、Sb、Zn 胁迫)、生物胁迫 (biotic stress)、冷害胁迫 (freezing stress)、低氧胁迫 (hypoxia stress)、营养缺乏胁迫 (nutrient deficiency)、紫外胁迫 (UV-B stress)、酸雨胁迫 (acid rain stress) 的缓解作用;硅对植物细胞壁 (cell wall) 和营养和吸收 (nutrient and absorbing) 的影响;以及硅转运体 (silicon transporter) 的克隆和在植物抗逆过程中所起的作用。从大数据分析结果 (图 1) 来看,目前硅与逆境胁迫的相关研究主要集中在硅与盐胁迫、重金属和非金属胁迫以及干旱胁迫三个方面,其中以盐胁迫研究最为系统和全面,研究材料涉及单子叶植物,如水稻、小麦、大麦、高粱、玉米,双子叶植物,如黄瓜、番茄、烟草、南瓜、花生,和木本植物,如芒果、苦楝树、香蕉等。研究内容涉及到硅与水分代谢 (water metabolic), 光合 (photosynthesis), 氧化胁迫 (oxidative stress), 离子含量 (ion content), 激素 (hormone), 多胺 (polyamine),

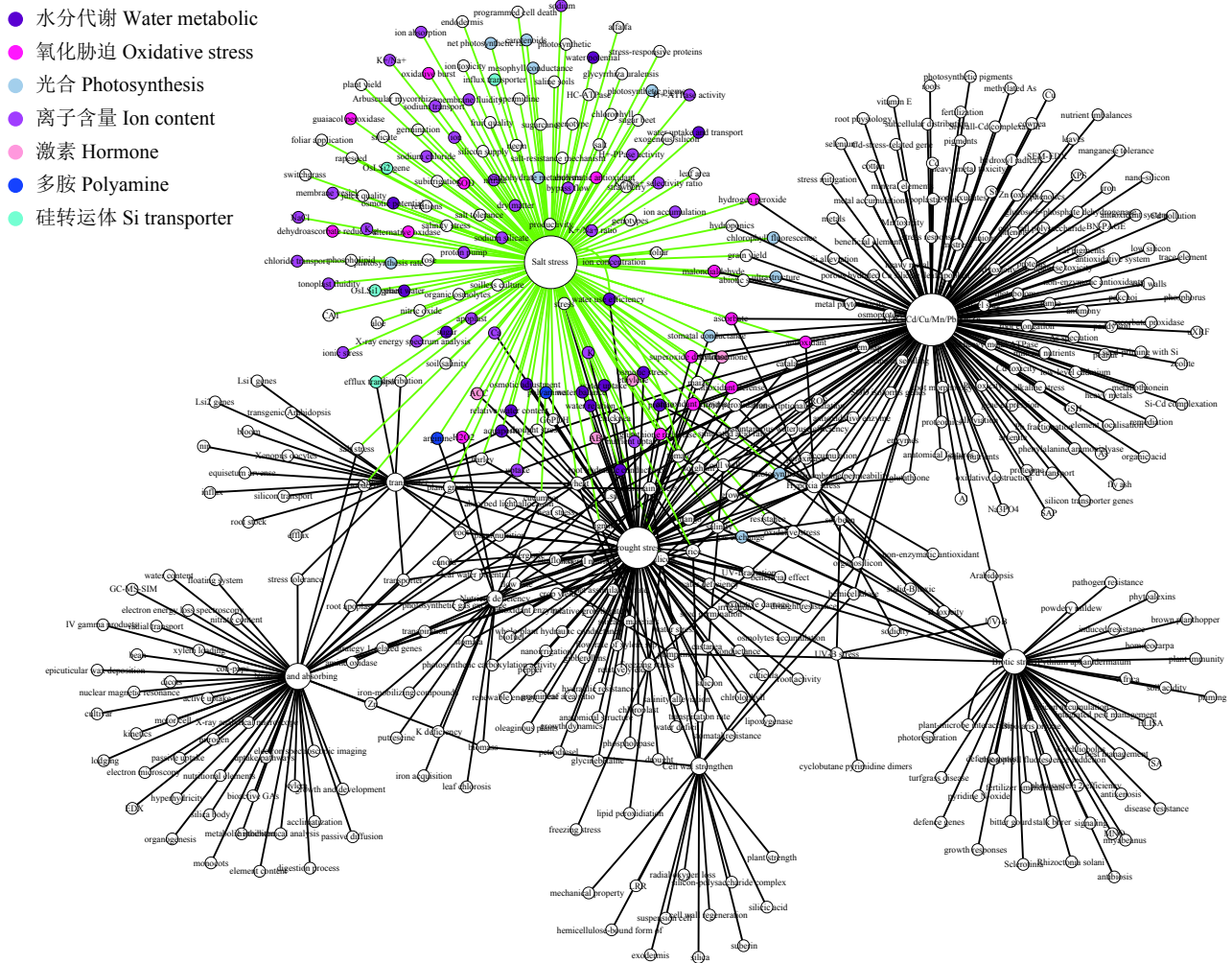


图 1 硅与逆境胁迫相关研究以及硅缓解盐胁迫的主要研究方向

Fig. 1 Researches on the beneficial effects of silicon on abiotic and biotic stress and the main aspects that related to the alleviation effect of silicon on salt stress

以及硅转运体 (Si transporter) 等七个方面。因此, 本综述重点关注与盐胁迫相关研究, 并从目前研究较多的硅的吸收和转运、离子平衡、水分代谢、活性氧和光合、组学研究等方面对有关硅缓解盐胁迫的主要机制进行了综述, 以及针对现有研究的不足提出了亟需进一步深入探索的研究方向, 旨在为后续研究提供参考。

2 植物对硅的吸收及转运

硅 (Si) 在土壤中的含量仅次于氧, 占地壳的 28%。植物主要吸收和利用单分子的硅酸 $\text{Si}(\text{OH})_4$, 但是在土壤中, 硅主要以化合物如氧化物和硅酸盐的形式存在, 单硅酸和可转化为单硅酸的盐类含量甚微, 大部分都无法被植物吸收^[11-12]。此外, 随着各种化学肥料的大量使用和土地的过度种植, 土壤中能被植株所吸收的硅被大量消耗, 造成了许多土壤

的供硅不足。研究植物对土壤中有有效硅的吸收和转运的机理, 可为实际生产中硅肥的合理使用提供理论依据。

尽管所有的植物都含有硅, 但由于不同植物根系对硅吸收能力存在差异, 植物体内硅含量在不同物种之间差异很大^[13]。一般来说, 植物中吸收硅的方式有主动、被动和拒绝三种, 所对应的硅积累植物类型分别是: 1) 高积累型 (Si accumulator) 这类植物对硅的吸收量大于随水分吸收进入植物的硅量, 以干重计, SiO_2 在地上的硅积累量大于 1%, 如水稻 (*Oryza sativa* L.)、高粱 (*Sorghum bicolor* L.) 等; 2) 中间型 (intermediate type) 该类植物对硅的吸收速率和对水分的吸收速率一致, 以干重计, 地上部硅积累量在 0.5%~1%, 如黄瓜 (*Cucumis sativus* L.); 3) 低积累型 (excluder) 这种类型的植物对硅的吸收速率低于对水分的吸收速率, 以干重计, 地上部硅积

累量小于 0.5%, 如番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.)^[14-16]。但是, 植物对硅的吸收方式往往并不是只有一种, 例如水稻、玉米 (*Zea mays* L.)、向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 和冬瓜 (*Benincase hispida*) 中, 硅的主动吸收和被动吸收是同时存在的, 这可能与植物类型和外界环境中硅含量的不同有关^[17]。此外, 植物对硅的积累类型也可以用 Si/Ca 比值来划分, Si/Ca > 1 的植物对硅的吸收为主动吸收类型, 0.5 < Si/Ca < 1 和 Si/Ca < 0.5 分别为被动和拒绝吸收硅的类型, 但是这种分类方法存在的问题, 例如当植株遭受盐胁迫时, 植物对 Ca 的吸收会受到一定影响, 此时用这个标准来划分硅吸收类型则是不合理的^[14, 18]。

通常认为, 硅以单硅酸的形式从土壤溶液中被植物的根系吸收, 通过木质部蒸腾流向地上部运输, 最终经过蒸腾脱水以无定型硅 ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) 或植物蛋白石的形式沉积在植株不同组织的细胞壁和细胞间隙中, 少量则以溶解态单硅酸或可溶性硅酸盐的形式参与植物生理生化过程^[10, 19-20]。近年来, 关于植物对硅吸收和运输的研究取得了一定进展。到目前为止, 已经从单子叶植物水稻^[21-22]、玉米^[23-24]、大麦 (*Hordeum vulgare* L.)^[23, 25-26]、小麦 (*Triticum aestivum* L.)^[27] 和双子叶植物南瓜 (*Cucurbita moschata* Duch.)^[28]、黄瓜^[29] 以及木贼属植物木贼 (*Equisetum arvense*)^[30] 等作物中鉴定到多个硅转运蛋白 (图 2)。水稻中, Ma 等 (2002) 利用锗和硅化学性质类似这一特点, 筛选出了硅吸收量仅为野生型水稻十分之一的硅突变体水稻, 随后 Ma 等^[21-22] 利用该突变株克隆到了两个位于根系的硅转运蛋白 OsLsi1 和 OsLsi2。OsLsi1 及其同源基因编码硅输入蛋白,

属于水通道蛋白家族的 NIP 亚家族 (Nod26-like major intrinsic protein), 定位于根系外皮层和内皮层凯氏带细胞的外侧质膜上, 负责将根系外面的硅转运到根系外皮层细胞。而 OsLsi2 及其同源基因则编码硅输出蛋白, 属于阴离子转运体 (anion transporters), 定位于根系外皮层和内皮层凯氏带细胞的内侧质膜上, 负责将细胞内的硅转运到木质部^[21-22]。

目前, 在不同物种中鉴定到的 Lsi1 和 Lsi2 均定位于细胞质膜上, 但是它们在根系细胞上的定位随着物种的不同而存在一定差异。例如, 大麦中, HvLsi1 定位在胚根表皮细胞和皮层细胞以及侧根下皮细胞的外侧, 而 HvLsi2 仅定位于根系内皮层细胞质膜上, 其分布没有极性^[23, 25-26]。Mitani 等^[28] 在南瓜中鉴定到具有硅输入功能的硅转运蛋白 CmLsi1, 亚细胞定位结果表明 CmLsi1 定位在所有根系细胞的质膜上, 其分布不具有极性。最近, Sun 等^[29] 在黄瓜中鉴定到一个硅转运体 CsLsi1, 该转运体位于根尖和根毛细胞内皮层和外皮层细胞的远轴端, 负责将硅从细胞外转运到细胞内。除了 Lsi1 和 Lsi2 外, Yamaji 等^[31-32] 发现另外一个硅转运蛋白 OsLsi6, 该转运蛋白主要在水稻叶鞘和叶片靠近导管侧的木质部薄壁细胞质膜上表达, 负责将木质部汁液中的硅卸载和分配到叶肉组织中^[31-32]。此外, OsLsi6 也在根尖的细胞质膜中表达, 其功能不是将根系吸收的硅向地上部运输, 而是将其留在根尖, 从而提高根系对水分胁迫的耐受能力。这些硅转运蛋白在细胞定位上的差异可能是影响不同物种的硅吸收能力的主要因素之一, 因此, 更多物种中硅转运体的功能需要进一步的研究。

3 外源硅缓解盐胁迫的机理

盐胁迫是威胁全球农业的重要因素之一。盐胁迫对植物的影响主要体现在以下几个方面: 1) 渗透胁迫。土壤中盐离子的浓度过高, 会降低土壤溶液的渗透势, 降低植株根系对水分吸收的能力, 造成生理干旱。2) 离子毒害。盐胁迫造成的离子毒害主要是 Na^+ 和 Cl^- 毒害, 过多的 Na^+ 和 Cl^- 在细胞内的积累会造成离子不平衡和代谢失调。3) 离子不平衡 (营养失调)。高盐环境中植物吸收过多的 Na^+ 离子, 由于离子间的拮抗作用, 抑制其他一些必需元素如 Ca 和 K 的吸收, 引起生育障碍^[10, 33-34]。大量研究表明, 硅在多种植物响应盐胁迫的过程中起到非常重要的作用^[35-36]。在此, 笔者对目前报道的硅缓解植株盐胁迫的主要机理进行了总结。

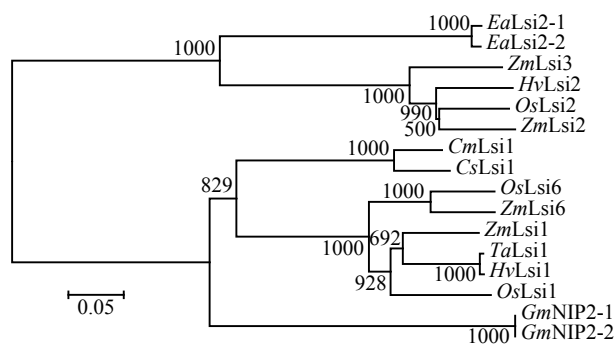


图 2 已克隆植物硅转运体的系统发育分析

Fig. 2 The phylogenetic analysis of cloned Si transporters in plants

[注 (Note): Zm—玉米 Maize; Os—水稻 Rice; Cs—黄瓜 Cucumber; Ta—小麦 Wheat; Hv—大麦 Barley; Cm—南瓜 Pumpkin; Ea—木贼 Equisetum; Lsi—低硅 Low silicon]

3.1 外源硅对盐胁迫下植物离子平衡的影响

高浓度的盐离子,特别是 Na^+ 和 Cl^- 往往会影响到植株对其他营养元素如 K 、 Ca 等的吸收,并且会导致细胞膜透性增加,电解质外渗,引起细胞代谢紊乱和失调^[33-34]。目前,关于硅缓解植物盐胁迫机理的研究多集中在缓解离子毒害上。研究表明,加硅可以显著降低植株地上部和根系 Na^+ 的积累。在盐胁迫处理后的大麦中,加硅可以显著降低根系 Na^+ 和 Cl^- 的水平,同时增加 K^+ 的含量,并且可以使 Na^+ 和 K^+ 更均匀的分布在整個根系中以降低其对根系的伤害,这也被认为是硅缓解大麦盐胁迫的主要机理之一^[37]。在苜蓿中,同单独盐胁迫相比,加硅显著降低根系的 Na^+ 含量,增加地上部 K^+ 的含量,对地上部 Na^+ 积累没有影响^[38]。但是,在水稻中,Gong等^[19]研究表明,加硅没有改变水稻根系和地上部 K^+ 以及根系 Na^+ 含量,而是通过在根系内皮层和外皮层的沉积,降低根系 Na^+ 随木质部蒸腾流向地上部的运输。随后,Yin等^[39]在短期盐胁迫处理后的高粱中也发现硅可以显著降低叶片 Na^+ 含量,但这一降低是否与改变根系结构和/或降低木质部蒸腾流有关尚不清楚。而在小麦中,Tuna等^[40]报道加硅可以同时降低 Na^+ 在小麦地上部和根系的积累,促进盐胁迫下小麦的生长。Garg和Bhandari^[41]发现加硅可以降低鹰嘴豆(*Cicer arietinum* L.)根系对 Na^+ 的吸收以及向叶片的转运,提高 K^+/Na^+ 比值。从这些研究可以看出,加硅可以通过降低根系对 Na^+ 的吸收和/或向地上部的转运来缓解盐胁迫带来的损伤,但是这一机理具有物种和品种间的差异,并且不同物种间硅对 Na^+ 吸收的调控可能受根系硅吸收能力的影响。

在高盐环境中,植物可以通过对离子的选择性吸收、外排和区域化分布来维持细胞正常生理代谢所需要的离子稳态。 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白在 Na^+ 的外排和区域化分布到液泡的过程中起到非常重要的作用。在高等植物中,位于细胞质膜上的 H^+-ATPase 利用ATP水解产生的能量将 H^+ 泵出到细胞外,由此产生一个跨膜的质子梯度,为质膜上的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白提供驱动力,将 H^+ 顺电化学梯度转运至细胞的同时将 Na^+ 逆着其电化学梯度排至细胞外^[42-43]。前人在大麦中的研究表明,同单独盐胁迫相比,加硅显著提高根系质膜 H^+-ATPase ,以及液泡膜 H^+-ATPase 和 H^+-PPase 的活性^[44-45]。硅介导的 H^+-ATPase 活性的升高有利于 Na^+ 的外排,而液泡膜 H^+-ATPase 和 H^+-PPase 活性的升高则有利于根系 Na^+ 区域化分布到液

泡中,从而降低根系盐离子毒害^[44-45]。但是,硅对 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白、质膜 H^+-ATPase 和液泡膜 H^+-ATPase 的活性是否具有直接调控作用仍需进一步研究。此外,土壤中盐离子浓度过高会影响植物对其他元素如 N 、 Ca 、 P 、 Mg 、 Fe 等的吸收,造成植株体内离子平衡失调。加硅可以提高多种植物根系和叶片大量元素如 Ca 、 P 、 Mg 和微量元素如 B 、 Fe 、 Zn 、 Mn 等的含量^[46-49]。

近期,一些研究者提出硅对盐胁迫下离子含量,特别是 Na^+ 和 K^+ 含量的影响可能与硅对多胺代谢的调控有关。多胺是生物中普遍存在的,它是在代谢过程中产生的一类低分子量脂肪族含氮物。在植物中主要以游离态、结合态和束缚态三种形态存在^[50]。盐胁迫下,多胺可以调节植物体内 Na^+ 和 K^+ 经由非选择性离子通道(non-selective cation channels)的运输,降低 Na^+ 毒害^[51]。在高粱中,Yin等^[52]发现加硅可以通过提高游离态和总多胺含量,降低 Na^+ 积累,并且这一结果经过外源施加亚精胺(spermidine, Spd)以及多胺合成抑制剂DCHA(dicyclohexylammonium sulphate)的试验得到了进一步的验证。同加硅一样,外源施加Spd也可促进盐胁迫下高粱的生长,但是外源施加DCHA消除了硅对盐胁迫下高粱生长的促进以及硅对 Na^+ 积累的降低效果。Wang等^[53]在黄瓜中也发现硅对盐胁迫下多胺含量具有一定的调控作用。但是,多胺对 K^+ 的调节作用与植物特别是根系的生长情况有关,在一定条件下,多胺不仅不会降低,反而会促进盐胁迫下 K^+ 的外流^[54]。因此,硅是否通过调节多胺代谢,以及在何种条件下可以通过调节多胺代谢降低 Na^+ 积累需要更多的试验证据来支持。

越来越多的研究表明,降低 Na^+ 含量并不是硅缓解植物盐胁迫的唯一机理。例如在番茄中,Romero-Aranda等^[55]研究发现,加硅并没有降低叶片 Na^+ 和 Cl^- 浓度,而是通过提高组织含水量对已经吸收的盐离子起到稀释作用。Chen等^[56]在小麦中的研究显示,加硅既可以缓解盐胁迫造成的离子毒害,又可以缓解其造成的渗透胁迫,并且对后者的缓解效果更加明显。在黄瓜中,Zhu等^[4]认为,硅对黄瓜地上部和根系 Na^+ 含量的影响具有品种间的差异,并且在两个黄瓜品种中,降低植株 Na^+ 含量均不是硅缓解黄瓜盐胁迫的主要机理。但是,目前关于硅缓解盐胁迫造成的渗透胁迫的研究有限,不利于进一步揭示硅缓解盐胁迫的机理。因此,硅对盐胁迫下植株水分状况的调控机理亟需探讨。

3.2 外源硅对盐胁迫下植物水分状况的影响

盐胁迫下, 外界环境和植物内部之间的渗透差会引起渗透胁迫, 当外界环境的渗透势高于细胞内部的渗透势时, 根系吸水困难, 造成生理干旱。短期盐胁迫下, 由于高浓度盐离子引起的渗透胁迫是影响植物生长的主要胁迫, 但前期关于硅缓解盐胁迫的研究多集中在缓解离子胁迫方面, 硅对盐胁迫下水分代谢的影响仅仅涉及到蒸腾速率、叶片含水量等方面, 而对于硅调控水分吸收和转运调控规律的综合研究较少。早期的研究认为, 硅可通过在植物叶片表面的沉积降低蒸腾速率, 减少植株蒸腾失水, 维持植株内较高的水分含量^[57]。但是也有研究表明, 加硅可提高叶片的蒸腾速率^[19]。近期, 越来越多的研究发现, 盐胁迫下加硅可以促进根系对水分的吸收, 增加植株含水量。Li 等^[47]在番茄中的研究表明, 加硅可以促进根系生长, 同时提高根系水力学导度和叶片水分含量。Liu 等^[58]报道, 高粱中, 硅可以通过调节水通道蛋白的活性缓解盐胁迫造成的根系水导的降低, 促进根系水分吸收, 提高叶片含水量, 而叶片水分含量的升高有利于维持气孔处于开放状态, 提高对 CO_2 的利用效率, 有利于光合作用的正常进行。Zhu 等^[14]在两个黄瓜品种‘津优 1 号’和‘津春 5 号’中的研究发现, 加硅可通过提高根系质膜水通道蛋白的表达提高盐胁迫下根系水力学导度, 同时提高茎水导, 促进根系对水分的吸收以及水分向地上部的转运, 最终增加叶片含水量, 对已经吸收的盐离子起到稀释的作用, 缓解盐离子带来的毒害。此外, 加硅还增加了黄瓜根系的活跃吸收面积和根系的水分吸收速率, 但是硅的这一作用是否与根系结构的改善有关尚不清楚。Wang 等^[53]在另一个黄瓜品种, ‘津春 10 号’中也发现了类似的结果, 但不同的是, 加硅在改善了黄瓜‘津春 10 号’地上部含水量的同时, 还显著降低了叶片 Na^+ 含量, 增加了 K^+ 含量, 这可能和两个研究中所用黄瓜品种、盐胁迫时间和浓度不同有一定关系。在硅改善植株水分状况的研究中, 有研究者认为硅在细胞壁上的沉积提高了木质部导管的亲水性, 从而影响水分在木质部的运输能力^[59]。但是 Liu 等^[60]提出, 在高粱中, 茎水导不是影响水分胁迫条件下水分运输的主要限制因素。因此, 硅对不同植物导管结构的影响需要进一步研究。此外, 在证明硅可以通过提高质膜水通道蛋白的表达来提高根系水导的研究中, 研究者均用到了水通道蛋白抑制剂 HgCl_2 ^[4, 58, 60]。例如, 在高粱中, 盐胁迫下加硅处理可显著提高叶片

的蒸腾速率, 但是经 HgCl_2 处理后, 盐胁迫和盐加硅处理的蒸腾速率均大大降低, 并且差异消失, 但是经恢复剂恢复之后, 蒸腾速率均上升, 且不同处理间蒸腾速率的差异也得到恢复^[60]。但需要注意的是, Hg^{2+} 既可以作为水通道蛋白抑制剂, 也可以抑制 K^+ 的吸收, 而 K^+ 是重要的渗透调节物质, 对根系水分的吸收和运输具有调控作用^[61-62]。硅对水通道蛋白表达和活性的调控机制需要更多的试验证据来揭示和证明。

为保证盐胁迫下水分的正常供应, 细胞内会合成和积累一些分子量低、并且在较高浓度下对细胞没有毒性的有机溶质来提高植株的渗透调节能力。这些渗透调节物质主要包括脯氨酸、甜菜碱和可溶性糖等^[34, 63]。一些研究表明硅参与调控植株内渗透调节物质的积累, 例如在高粱和烟草中, 研究者均发现加硅可显著增加植株可溶性糖的含量, 降低脯氨酸含量^[39, 64]。黄瓜中, 同单独盐胁迫相比, 加硅可以通过增加根系可溶性糖 (主要是蔗糖和葡萄糖) 的积累, 降低根系木质部汁液渗透势, 促进根系对水分的吸收, 但硅的这种调控作用具有品种间的差异^[3-4]。

从这些研究结果可以看出, 加硅可以通过促进根系生长、调节根系水通道蛋白的表达、改善渗透调节能力和提高茎水导等一系列机理促进胁迫条件下植物对水分的吸收和向地上部的转运, 维持胁迫条件下植株水分吸收和散失的平衡, 缓解盐胁迫造成的渗透胁迫。

3.3 外源硅对盐胁迫下抗氧化系统和光合作用的影响

正常生长条件下, 植物细胞内活性氧 (ROS), 如超氧阴离子 (O_2^-)、过氧化氢 (H_2O_2)、羟自由基 ($\cdot\text{OH}$) 等的产生和清除之间会保持一种动态平衡, 而盐胁迫下这种平衡被破坏, 造成活性氧在植物体内大量积累, 引起氧化损伤^[63]。植物中常见的自由基清除系统包括酶促系统和非酶促系统。酶促系统主要包括超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 等。非酶促系统主要包括维生素 E、抗坏血酸、谷胱甘肽还原酶 (GR) 等^[63]。很多研究结果表明硅可调节盐胁迫下植株体内活性氧清除系统的活性以及非酶促抗氧化的能力。大麦中, 硅可以提高 CAT、SOD 和 GR 的活性, 但是对 APX 的活性基本没有影响^[65]。而在黄瓜中, 外源加硅能显著增强 APX、SOD、GPX 和 GR 的活性, 但是对 CAT 的活性基本没有影响^[5]。在番茄中, 加硅可显著提高盐胁迫下 SOD、CAT 活

性,以及抗坏血酸的含量,减少 H_2O_2 产生和质膜氧化损伤^[47]。鹰嘴豆中,无论是单独加硅还是硅和丛枝菌根菌结合使用均可以通过增强抗氧化酶,如 SOD、CAT、愈创木酚氧化酶(GPOX)等的活性,缓解盐胁迫造成的活性氧迸发^[41]。甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)中,Li 等^[66]研究表明,同单独盐胁迫相比,外源施加 1、2、4 和 6 mmol/L 的硅均可以提高 POD 活性,降低丙二醛(MDA)浓度,但是只有在硅浓度为 4 mmol/L 时才显著提高 SOD 的活性。类似的,在秋葵(*Abelmoschus esculentus*)^[67]、葡萄(*Vitis vinifera* L.)^[68]、水稻^[69]等物种中也发现硅可以调节抗氧化酶活性,降低活性氧(如 H_2O_2)和 MDA 的产生和积累,缓解盐胁迫引发的氧化损伤。这些结果表明,尽管硅对盐胁迫下抗氧化系统的调控作用因植物种类、处理时间、处理浓度和生长条件而异,但是总体来说,硅可以通过调节盐胁迫下植株的抗氧化能力降低活性氧的积累。此外,值得注意的是:1) 上述很多结果都是通过水培试验得到的,硅缓解盐胁迫造成的氧化损伤的结果需要通过田间试验进行验证;2) 硅对盐胁迫下植株抗氧化酶系统具有直接的调节作用还是通过改善离子平衡后的间接影响仍需进一步研究。

光合作用是决定作物产量的关键,盐胁迫对植物生长的抑制可归因于胁迫造成的光合能力的降低^[39]。盐胁迫造成植物光合速率降低的原因主要包括:1) 改变负责光反应的细胞器的结构和功能;2) 离子毒害;3) 影响 CO_2 扩散到结合部位;4) 抑制同化产物的转移^[63, 70]。研究表明,加硅可以提高盐胁迫下植株的净光合速率^[3]。并且硅对盐胁迫下植物光合作用的改善机理可以从以下几个方面进行总结:首先,盐胁迫下加硅可通过降低离子毒害和活性氧的积累维持负责光反应的细胞器的结构和功能。叶绿体是进行光合作用的主要场所,叶绿素是光合作用的重要物质,参与光能的吸收、传递、分配和转化,其含量在一定程度上可反映植物光合作用的强弱^[3]。盐胁迫下,活性氧在叶绿体的积累会破坏叶绿体膜结构,影响光合功能。而盐离子如 Na^+ 含量的增加影响叶绿素的生物合成,加剧色素降解^[3, 33]。研究表明,加硅可以通过降低活性氧和 Na^+ 积累来降低盐胁迫对植物叶片叶绿体类囊体结构的破坏,保持叶绿体结构的完整性,同时增加植株叶片叶绿素含量^[71]。其次,盐胁迫会影响 CO_2 扩散到结合部位,降低 CO_2 利用效率。朱永兴等^[72]报道,番茄中,盐胁迫下气孔导度的降低限制了 CO_2 向叶绿体输送,而加硅可在

一定程度上提高气孔导度,降低光合作用的气孔限制,维持叶片较高的光合速率。同样,在抗盐性不同的两个秋葵品种中,Abbas 等^[67]研究发现,加硅可以提高叶片气孔导度、蒸腾速率、气孔数目和体积。这些结果表明,盐胁迫下加硅有利于维持光合器官和光合色素的完整性,同时提高植株的 CO_2 利用率,保证光合的正常进行。最后,盐胁迫会影响光合产物的转运和分配,使光合产物如可溶性糖和淀粉等在叶片中大量积累,导致光合作用的反馈抑制,造成植株生长缓慢甚至停止^[73]。目前,关于硅对碳水化合物代谢的系统研究较少,在黄瓜中,Zhu 等^[3]研究发现加硅可通过调节碳水化合物代谢相关酶的活性,降低可溶性糖和淀粉在叶片中的积累,同时促进同化产物从地上部向地下部的转运,由此缓解光合产物积累对光合作用的反馈抑制,提高净光合速率,并且为盐胁迫下根系的生长提供能量。但是关于硅对碳水化合物代谢的分子机理有待进一步研究。近年来,叶绿素荧光参数已被广泛的用来反映胁迫条件下植株光合作用中各个反应过程^[74-75]。黄瓜中,盐胁迫显著降低 PSII 最大光化学效率 F_v/F_m , PSII 有效光化学效率 F_v'/F_m' , PSII 实际光化学效率 ΦPSII , 以及光化学猝灭系数 qP , 同时提高非光化学猝灭系数(NPQ),而加硅可提高盐胁迫下 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 ΦPSII 和 qP , 降低 NPQ, 这些结果表明外源加硅可增大 PSII 反应中心开放程度和活性,有利于将更多的能量用于 PSII 电子传递,提高光合色素将光能转化成化学能的效率^[3]。类似的,芦荟(*Aloe vera* L.)中,Xu 等^[48]报道,同单独盐胁迫相比,加硅可以降低光下最小荧光 F_o , 增大可变荧光 F_v 和 PSII 潜在活性 (F_v/F_o), 提高盐胁迫下芦荟的光合效率。

总之,硅可以通过降低盐离子含量以及活性氧的产生和积累以及调节碳水化合物代谢来提高植株的光合能力,维持胁迫条件下植株的正常生长。但是硅对活性氧和碳水化合物代谢调控的分子机理,如对相关酶基因表达水平的调控作用,需要进一步深入研究。

3.4 外源硅对盐胁迫下植物蛋白质组和基因表达的影响

尽管关于硅缓解盐胁迫的生理机制已经有较多研究,但是硅缓解盐胁迫的分子机理尚不清楚,在此,本文对已报道的硅对盐胁迫下植物基因表达、蛋白组和转录组的调控机理进行了总结。

Kim 等^[76]研究表明,盐胁迫处理 6 h 和 12 h 后,

加硅显著上调水稻 ABA 合成相关基因 ZEP (zeaxanthin epoxidase)、NCED1 (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 1) 和 NCED4 (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 4) 的表达,但是在处理 24 h 之后显著降低了这些基因的表达。在高粱和黄瓜中,加硅可以通过提高根系质膜水通道蛋白的表达,促进根系导水率,提高根系吸收水分的能力^[4, 58]。在烟草 (*Nicotiana tabacum*) 中, Liang 等^[77]研究认为,硅和乙烯信号途径存在互作,加硅可以迅速上调乙烯合成关键基因 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶 (1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) oxidase, ACO) 和 1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶 (1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) synthase, ACS) 的表达,提高乙烯的含量,调控植株对盐胁迫的响应。但是在没有乙烯存在的情况下,加硅不仅不能提高细胞对盐胁迫的抗性,还会促进 H₂O₂ 的产生,导致细胞死亡。

随着现代分子生物学的迅速发展,对植物耐盐性的研究也深入到基因组学、转录组学、蛋白质组学等组学水平。但是目前关于硅缓解盐胁迫的研究在组学水平的报道较少。在番茄中, Muneer 和 Jeong^[78]研究发现盐/非盐胁迫下加硅处理共检测到 40 个蛋白差异表达,这些差异表达的蛋白大多同响应胁迫、激素和转录调控等通路相关,同时,硅可通过调控响应盐胁迫的转录因子 (*leDREB-1*、*leDREB-2* 和 *leDREB-3*)、抗氧化酶相关基因 (*leSOD*、*leCAT* 和 *leAPX*) 和硅转运体 (*leLsi-1*、*leLsi-2* 和 *leLsi-3*) 等一系列基因的表达,调控激素含量和抗氧化酶活性,缓解盐胁迫带来的伤害。非胁迫条件下, Chain 等^[79]和 Watanabe 等^[80]的研究发现,加硅仅诱导小麦和水稻中少数的基因差异表达 (小麦中 47 个,水稻中 20 个)。同样,在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中,单独加硅仅诱导 2 个基因差异表达^[81]。但是也有一些研究表明,非胁迫条件下,硅也可调控大量基因上/下调表达。Van Bockhaven 等^[82]和 Brunings 等^[83]报道,水稻中,加硅分别可诱导 221 和 1822 个基因差异表达,证明硅对水稻的正常生长代谢起到非常重要的作用^[82-83]。水稻中这些研究的差异可能和研究所用测序平台、水稻品种以及培养条件不同有关。黄瓜中, Holz 等^[84]运用 RNA-seq 技术研究了硅对黄瓜组培苗基因表达的影响,结果显示,加硅分别诱导 572 和 564 个基因上/下调表达,功能分析表明这些差异表达的基因主要参与到植物光合、生物合成和离子转运等初级代谢过程。最近, Zhu 等^[85]利用 RNA-seq 研究了硅对盐胁迫下

黄瓜叶片基因表达的影响,结果表明,盐胁迫诱导大量基因差异表达,而盐胁迫下加硅后,这些差异表达的基因倾向于恢复到对照水平,暗示硅可能起到类似于激发因子 (elicitor) 的作用,使植物为可能的逆境条件做好准备。利用转录组、代谢组和离子组等技术开展硅对植物盐胁迫的研究有助于揭示硅提高植物耐盐性的分子机理,但是目前这方面的研究仍然较少。

3.5 硅突变体水稻在研究硅缓解盐胁迫机理中的应用

锗 (Ge) 和硅具有相似的积累方式,植物对两者的吸收具有一定的竞争作用。利用锗的这一特点, Ma 等^[86]筛选出了硅吸收量远低于野生型的硅突变体水稻,为后续研究硅对水稻生长发育的影响奠定了基础。例如, Isa 等^[87]研究发现,尽管硅突变体水稻叶片中仅仅形成了较少的植硅体,加硅仍然可以显著促进硅突变体水稻的生长,这可能与硅参与改变细胞壁结构有关,证明硅参与到水稻的生理生化代谢过程。张文强等^[88]利用该突变体研究了硅对盐胁迫下野生型和硅突变体水稻种子萌发的影响,结果表明,外源硅对突变体水稻的芽长、芽重和发芽率的提高幅度要显著大于野生型水稻,这可能是由于突变体种子胚和种皮发生了变化,可以更高效地利用硅。但是,关于硅对盐胁迫下突变体和野生型水稻幼苗营养元素吸收和生物量的影响的研究结果表明,盐胁迫下加硅没有显著改善植株干物质积累和各种元素的吸收,这可能是由于突变体对硅的吸收量远远小于野生型导致的^[89]。硅吸收突变体的应用可以帮助研究者更好的揭示植物对硅的吸收、转运以及硅在植株生长发育过程中发挥的作用。

4 结语与展望

硅在地壳中丰富的含量和它对植物生长的有益作用奠定了其在农业生产中的重要地位。目前,关于硅缓解植物盐胁迫的机理已经有大量报道,本文针对已有的研究,从硅调节离子平衡、水分状况、活性氧和光合、组学等四个方面进行了整理和汇总。值得注意的是,在硅缓解盐胁迫的过程中,这些机理并不是独立存在的,相互之间均具有一定的联系,例如,硅可以通过改善离子平衡和水分状况减少活性氧的产生,提高光合效率,最终保证胁迫条件下生长的正常进行。此外,通过已有的研究结果可以看出,硅对植物抗盐能力的调控具有物种和

品种间的差异,这可能主要是由于不同植物吸收硅的能力不同。其次,不同的研究中所用硅浓度、胁迫时间和强度、试验材料培养方式(水培和土培)、硅的施加方式(喷施和根施)以及测试所用的材料(根系、叶片和茎)也会影响到硅的作用效果。再者,由于盐胁迫对植物的伤害包括渗透胁迫和离子毒害,研究表明,硅对盐胁迫造成的渗透胁迫和离子毒害的缓解机理不同,而在实际操作中不容易对两者进行区分,因此这也会导致相同物种在不同的处理时期对外源加硅的响应不同。尽管如此,总体来说,硅可以显著缓解盐胁迫对多种植物的伤害。根据已有的研究进展,笔者认为关于硅缓解盐胁迫的研究在以下四个方面需要深入:1)随着组学研究方法的不断发展,硅缓解植物胁迫的分子机理也深入到了转录组、蛋白质组等水平,但是目前研究多集中在硅缓解生物胁迫方面,利用组学手段研究硅缓解非生物胁迫,包括盐胁迫的报道较少,且不够深入,此外,代谢组和离子组等水平的研究尚未见报道;2)越来越多的研究发现硅可以改善盐胁迫下植株的水分状况,鉴于硅转运体本身也是属于NIPs(nodulin26-like intrinsic proteins)水通道蛋白家族,因此,硅对不同植物水分代谢的调控机理亟需解析,而不同物种中硅转运体的克隆和功能研究可为我们更好的解释硅对水分代谢的调控奠定基础;3)一些研究表明,加硅可以促进胁迫条件下根系的生长^[47]、改变根系结构(如促进凯氏带的形成和木质素的沉积^[88]、调节离子在根系不同部位的分布^[37]),但是目前关于硅对根系结构(包括细胞壁成分)和根系离子吸收调控的分子机理尚不清楚;4)盐胁迫下碳水化合物,如可溶性糖和淀粉的积累可以作为能量储存、渗透调节物质和信号物质发挥重要作用,因此硅对胁迫条件下碳水化合物的调控作用和调控机理值得进一步研究。这些研究有助于增加我们从分子层面对硅缓解盐胁迫的机理的认识,为硅肥在生产实践中的应用奠定理论基础。

参 考 文 献:

- [1] Yadav S, Irfan M, Ahmad A, *et al.* Causes of salinity and plant manifestations to salt stress: a review[J]. *Journal of Environmental Biology*, 2011, 32(5): 667–685.
- [2] 蔡晓锋, 胡体旭, 叶杰, 等. 植物盐胁迫抗性的分子机制研究进展[J]. *华中农业大学学报*, 2015, 34(3): 134–141.
Cai X F, Hu T X, Ye J, *et al.* Advances in molecular mechanism of plant salt stress resistance[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2015, 34(3): 134–141.
- [3] Zhu Y X, Guo J, Feng R, *et al.* The regulatory role of silicon on carbohydrate metabolism in *Cucumis sativus* L. under salt stress[J]. *Plant and Soil*, 2016, 406(1–2): 231–249.
- [4] Zhu Y X, Xu X X, Hu Y H, *et al.* Silicon improves salt tolerance by increasing root water uptake in *Cucumis sativus* L.[J]. *Plant Cell Reports*, 2015, 34(9): 1629–1646.
- [5] Zhu Z J, Wei G Q, Li J, *et al.* Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. *Plant Science*, 2004, 167(3): 527–533.
- [6] Anjos R A R D, Santos L C D S, Oliveira D B D, *et al.* Initial growth of *Jatropha curcas* plants subjected to drought stress and silicon (Si) fertilization[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2017, 11(4): 479–484.
- [7] Muneer S, Park Y G, Kim S, *et al.* Foliar or subirrigation silicon supply mitigates high temperature stress in strawberry by maintaining photosynthetic and stress-responsive proteins[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2017, 36(4): 836–845.
- [8] Wu J W, Guo J, Hu Y H, *et al.* Distinct physiological responses of tomato and cucumber plants in silicon-mediated alleviation of cadmium stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6(4): 453.
- [9] Van Bockhaven J, Spíchal L, Novák O, *et al.* Silicon induces resistance to the brown spot fungus *Cochliobolus miyabeanus* by preventing the pathogen from hijacking the rice ethylene pathway[J]. *New Phytologist*, 2015, 206(2): 761–773.
- [10] Zhu Y X, Gong H J. Beneficial effects of silicon on salt and drought tolerance in plants[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2014, 34(2): 455–472.
- [11] Guntzer F, Keller C, Meunier J. Benefits of plant silicon for crops: a review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(1): 201–213.
- [12] Rizwan M, Ali S, Ibrahim M, *et al.* Mechanisms of silicon-mediated alleviation of drought and salt stress in plants: a review[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(20): 15416–15431.
- [13] Ma J F, Yamaji N. Functions and transport of silicon in plants[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2008, 65(19): 3049–3057.
- [14] Carey J C, Fulweiler R W. Silica uptake by *Spartina*—evidence of multiple modes of accumulation from salt marshes around the world[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 186.
- [15] Liang Y C, Sun W C, Zhu Y G, *et al.* Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: A review[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147(2): 422–428.
- [16] Landi S, Hausman J F, Guerriero G, *et al.* Poaceae vs. Abiotic Stress: focus on drought and salt stress, recent insights and perspectives[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1214.
- [17] Liang Y, Hua H, Zhu Y G, *et al.* Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport[J]. *New Phytologist*, 2006, 172(1): 63–72.
- [18] Rios J J, Martinez-Ballesta M C, Ruiz J M, *et al.* Silicon-mediated improvement in plant salinity tolerance: the role of aquaporins[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 948.
- [19] Gong H J, Randall D P, Flowers T J. Silicon deposition in the root reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reducing

- bypass flow[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(10): 1970–1979.
- [20] Shi Y, Zhang Y, Yao H J, *et al.* Silicon improves seed germination and alleviates oxidative stress of bud seedlings in tomato under water deficit stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 78(3): 27–36.
- [21] Ma J F, Tamai K, Yamaji N, *et al.* A silicon transporter in rice[J]. *Nature*, 2006, 440(7084): 688–691.
- [22] Ma J F, Yamaji N, Tamai K, *et al.* Genotypic difference in silicon uptake and expression of silicon transporter genes in rice[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(3): 919–924.
- [23] Mitani N, Chiba Y, Yamaji N, *et al.* Identification and characterization of maize and barley Lsi2-like silicon efflux transporters reveals a distinct silicon uptake system from that in rice[J]. *Plant Cell*, 2009, 21(7): 2133–2142.
- [24] Mitani N, Yamaji N, Ma J F. Identification of maize silicon influx transporters[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(1): 5–12.
- [25] Chiba Y, Mitani N, Yamaji N, *et al.* HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley[J]. *Plant Journal for Cell & Molecular Biology*, 2010, 57(5): 810–818.
- [26] Yamaji N, Chiba Y, Mitani-Ueno N, *et al.* Functional characterization of a silicon transporter gene implicated in silicon distribution in barley[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(3): 1491–1497.
- [27] Montpetit J, Vivancos J, Mitani-Ueno N, *et al.* Cloning, functional characterization and heterologous expression of *TaLsi1*, a wheat silicon transporter gene[J]. *Plant Molecular Biology*, 2012, 79(1–2): 35–46.
- [28] Mitani N, Yamaji N, Ago Y, *et al.* Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation[J]. *Plant Journal*, 2011, 66(2): 231–240.
- [29] Sun H, Guo J, Duan Y K, *et al.* Isolation and functional characterization of *CsLsi1*, a silicon transporter gene in *Cucumis sativus*[J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, 159(2): 201–214.
- [30] Vivancos J, Deshmukh R, Gregoire C, *et al.* Identification and characterization of silicon efflux transporters in horsetail (*Equisetum arvense*)[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2016, 200: 82–89.
- [31] Yamaji N, Mitani N, Ma J F. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots[J]. *Plant Cell*, 2008, 20(5): 1381–1389.
- [32] Yamaji N, Ma J F. A transporter at the node responsible for intervascular transfer of silicon in rice[J]. *Plant Cell*, 2009, 21(9): 2878–2883.
- [33] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59(1): 651–681.
- [34] Gupta B, Huang B. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization[J]. *International Journal of Genomics*, 2014, 1: 701596.
- [35] Luyckx M, Hausman J F, Lutts S, *et al.* Silicon and plants: current knowledge and technological perspectives[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 411.
- [36] Debona D, Rodrigues F A, Datnoff L E. Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2017, 55(1): 85–107.
- [37] Liang Y C. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barley under salt stress[J]. *Plant and Soil*, 1999, 209(2): 217–224.
- [38] Wang X S, Han J G. Effects of NaCl and silicon on ion distribution in the roots, shoots and leaves of two alfalfa cultivars with different salt tolerance[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2007, 53(3): 278–285.
- [39] Yin L, Wang S, Li J, *et al.* Application of silicon improves salt tolerance through ameliorating osmotic and ionic stresses in the seedling of *Sorghum bicolor*[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(11): 3099–3107.
- [40] Tuna A L, Kaya C, Higgs D, *et al.* Silicon improves salinity tolerance in wheat plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62(1): 10–16.
- [41] Garg N, Bhandari P. Silicon nutrition and mycorrhizal inoculations improve growth, nutrient status, K^+/Na^+ ratio and yield of *Cicer arietinum* L. genotypes under salinity stress[J]. *Plant Growth Regulation*, 2016, 78(3): 371–387.
- [42] Blumwald E. Sodium transport and salt tolerance in plants[J]. *Current Opinion in Cell Biology*, 2000, 12(4): 431–434.
- [43] Zhu J. Plant salt tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(2): 66–71.
- [44] Liang Y, Zhang W, Chen Q, *et al.* Effects of silicon on H^+ -ATPase and H^+ -PPase activity, fatty acid composition and fluidity of tonoplast vesicles from roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 53(1): 29–37.
- [45] Liang Y C, Zhang W H, Chen Q, *et al.* Effect of exogenous silicon (Si) on H^+ -ATPase activity, phospholipids and fluidity of plasma membrane in leaves of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57(3): 212–219.
- [46] Ashraf M, Rahmatullah, Ahmad R, *et al.* Amelioration of salt stress in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) by supplying potassium and silicon in hydroponics[J]. *Pedosphere*, 2010, 20(2): 153–162.
- [47] Li H L, Zhu Y X, Hu Y H, *et al.* Beneficial effects of silicon in alleviating salinity stress of tomato seedlings grown under sand culture[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(4): 71.
- [48] Xu C X, Ma Y P, Liu Y L. Effects of silicon (Si) on growth, quality and ionic homeostasis of aloe under salt stress[J]. *South African Journal of Botany*, 2015, 98: 26–36.
- [49] Farshidi M, Abdolzeh A, Sadeghipour H R. Silicon nutrition alleviates physiological disorders imposed by salinity in hydroponically grown canola (*Brassica napus* L.) plants[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(5): 1779–1788.
- [50] Puyang X, An M, Xu L, *et al.* Protective effect of exogenous spermidine on ion and polyamine metabolism in Kentucky bluegrass under salinity stress[J]. *Horticulture Environment and Biotechnology*, 2016, 57(1): 11–19.
- [51] Zhao F G, Song C P, He J, *et al.* Polyamines improve K^+/Na^+ homeostasis in barley seedlings by regulating root ion channel activities[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(3): 1061–1072.
- [52] Yin L N, Wang S W, Tanaka K, *et al.* Silicon-mediated changes in polyamines participate in silicon-induced salt tolerance in *Sorghum bicolor* L.[J]. *Plant Cell Environment*, 2016, 39(2): 245–258.

- [53] Wang S W, Liu P, Chen D Q, *et al.* Silicon enhanced salt tolerance by improving the root water uptake and decreasing the ion toxicity in cucumber[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 759.
- [54] Pandolfi C, Pottosin I, Cuin T, *et al.* Specificity of polyamine effects on NaCl-induced ion flux kinetics and salt stress amelioration in plants[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(3): 422–434.
- [55] Romero-Aranda M R, Jurado O, Cuartero J. Silicon alleviates the deleterious salt effect on tomato plant growth by improving plant water status[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2006, 163(8): 847–855.
- [56] Chen D Q, Yin L N, Deng X P, *et al.* Silicon increases salt tolerance by influencing the two-phase growth response to salinity in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(9): 2531–2535.
- [57] Matoh T, Kairismee P, Takahashi E. Salt-induced damage to rice plants and alleviation effect of silicate[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1986, 32(2): 295–304.
- [58] Liu P, Yin L N, Wang S W, *et al.* Enhanced root hydraulic conductance by aquaporin regulation accounts for silicon alleviated salt-induced osmotic stress in *Sorghum bicolor* L.[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 111: 42–51.
- [59] Gao X P, Zou C Q, Wang L J, *et al.* Silicon improves water use efficiency in maize plants[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2005, 27(8): 1457–1470.
- [60] Liu P, Yin L N, Deng X P, *et al.* Aquaporin-mediated increase in root hydraulic conductance is involved in silicon-induced improved root water uptake under osmotic stress in *Sorghum bicolor* L.[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(17): 4747–4756.
- [61] Coskun D, Britto D T, Jean Y, *et al.* Silver ions disrupt K^+ homeostasis and cellular integrity in intact barley (*Hordeum vulgare* L.) roots[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(1): 151–162.
- [62] Dolan L, Davies J. Cell expansion in roots[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(1): 33–39.
- [63] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, 60(3): 324–349.
- [64] Hajiboland R, Cheraghvareh L. Influence of Si supplementation on growth and some physiological and biochemical parameters in salt stressed tobacco (*Nicotiana rustica* L.) plants[J]. *Journal of Sciences Islamic Republic of Iran*, 2014, 25(3): 205–217.
- [65] Liang Y C, Chen Q, Liu Q, *et al.* Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160(10): 1157–1164.
- [66] Li Y T, Zhang W J, Cui J J, *et al.* Silicon nutrition alleviates the lipid peroxidation and ion imbalance of *Glycyrrhiza uralensis* seedlings under salt stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(4): 96.
- [67] Abbas T, Balal R M, Shahid M A, *et al.* Silicon-induced alleviation of NaCl toxicity in okra (*Abelmoschus esculentus*) is associated with enhanced photosynthesis, osmoprotectants and antioxidant metabolism[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(2): 6.
- [68] Soylemezoglu G, Demir K, Inal A, *et al.* Effect of silicon on antioxidant and stomatal response of two grapevine (*Vitis vinifera* L.) rootstocks grown in boron toxic, saline and boron toxic-saline soil[J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 123(2): 240–246.
- [69] Abdel-Halim M E F, Hegazy H S, Hassan N S, *et al.* Effect of silica ions and nano silica on rice plants under salinity stress[J]. *Ecological Engineering*, 2017, 99: 282–289.
- [70] 王东明, 贾媛, 崔继哲. 盐胁迫对植物的影响及植物盐适应性研究进展[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(4): 124–128.
- Wang D M, Jia Y, Cui J Z. Advances in research on effects of salt stress on plant and adaptive mechanism of the plant to salinity[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(4): 124–128.
- [71] Liang Y C. Effects of Si on leaf ultrastructure, chlorophyll content and photosynthetic activity in barley under salt stress[J]. *Pedosphere*, 1998, 8(4): 289–296.
- [72] 朱永兴, 李换丽, 胡彦宏, 等. 硅酸盐提高番茄抗盐性的效应与生理机制[J]. *农业环境科学学报*, 2015, 34(2): 213–220.
- Zhu Y X, Li H L, Hu Y H, *et al.* Effect of silicate on salt resistance in tomato and underlying physiological mechanisms[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2015, 34(2): 213–220.
- [73] Wei W, Li Q T, Chu Y N, *et al.* Melatonin enhances plant growth and abiotic stress tolerance in soybean plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(3): 695–707.
- [74] Gorbe E, Calatayud A. Applications of chlorophyll fluorescence imaging technique in horticultural research: A review[J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 138: 24–35.
- [75] 汪保华, 王亚峰, 谢晓玲, 等. 盐胁迫下棉花叶绿素荧光参数的变化[J]. *湖北农业科学*, 2014, (7): 1509–1512.
- Wang B H, Wang Y F, Xie X L, *et al.* Variation of chlorophyll fluorescence parameters of cotton under salt stress[J]. *Hubei Agriculture Sciences*, 2014, (7): 1509–1512.
- [76] Kim Y H, Khan A L, Waqas M, *et al.* Silicon application to rice root zone influenced the phytohormonal and antioxidant responses under salinity stress[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33(2): 137–149.
- [77] Liang X L, Wang H H, Hu Y F, *et al.* Silicon does not mitigate cell death in cultured tobacco BY-2 cells subjected to salinity without ethylene emission[J]. *Plant Cell Reports*, 2015, 34(2): 331–343.
- [78] Muneer S, Jeong B R. Proteomic analysis of salt-stress responsive proteins in roots of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) plants towards silicon efficiency[J]. *Plant Growth Regulation*, 2015, 77(2): 133–146.
- [79] Chain F, Côtébeaulieu C, Belzile F, *et al.* A comprehensive transcriptomic analysis of the effect of silicon on wheat plants under control and pathogen stress conditions[J]. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 2009, 22(11): 1323–1330.
- [80] Watanabe S, Shimoi E, Ohkama N, *et al.* Identification of several rice genes regulated by Si nutrition[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2004, 50(8): 1273–1276.
- [81] Fauteux F, Chain F, Belzile F, *et al.* The protective role of silicon in the Arabidopsis-powdery mildew pathosystem[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(46): 17554–17559.
- [82] Van Bockhaven J, Steppe K, Bauweraerts I, *et al.* Primary metabolism plays a central role in moulding silicon-inducible brown spot resistance in rice[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 16(8): 1033–1044.

- 811–824.
- [83] Brunings A M, Datnoff L E, Ma J F, *et al.* Differential gene expression of rice in response to silicon and rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*[J]. *Annals of Applied Biology*, 2009, 155(2): 161–170.
- [84] Holz S, Kube M, Bartoszewski G, *et al.* Initial studies on cucumber transcriptome analysis under silicon treatment[J]. *Silicon*, 2015. doi:10.1007/s12633-015-9335-2.
- [85] Zhu Y X, Yin J L, Liang Y F, *et al.* Transcriptomic dynamics provide an insight into the mechanism for siliconmediated alleviation of salt stress in cucumber plants[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 174: 245–254.
- [86] Ma J F, Tamai K, Ichii M, *et al.* A rice mutant defective in Si uptake[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(4): 2111–2117.
- [87] Isa M, Bai S, Yokoyama T, *et al.* Silicon enhances growth independent of silica deposition in a low-silica rice mutant, *lsi1*[J]. *Plant and Soil*, 2010, 331(1/2): 361–375.
- [88] 张文强, 黄益宗, 招礼军, 等. 盐胁迫下外源硅对硅突变体与野生型水稻种子萌发的影响[J]. *生态毒理学报*, 2009, 4(6): 867–873.
- Zhang W Q, Huang Y Z, Zhao L J, *et al.* Effect of silicon on the germination of Si mutant rice and wild rice seeds under salt stress[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2009, 4(6): 867–873.
- [89] 张文强, 黄益宗, 招礼军. 盐胁迫下外源硅对硅突变体和野生型水稻生物量与营养元素含量的影响[J]. *现代农业科学*, 2009, 16(3): 24–28.
- Zhang W Q, Huang Y Z, Zhao L J. Effect of silicon on the biomass and nutritional elements uptake of Si mutant rice and wild rice under salt stress[J]. *Modern Agricultural Sciences*, 2009, 16(3): 24–28.