

## 硅在植物中的生理功能

徐呈祥 刘兆普 刘友良\*

南京农业大学农业部作物生长调控重点实验室, 南京 210095

## The Physiological Function of Silicon in Plants

XU Cheng-Xiang, LIU Zhao-Pu, LIU You-Liang\*

Key Laboratory of Crop Growth Regulation, Ministry of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095

**提要** 硅参与植物的许多生理活动和代谢作用, 促进植物器官的形成、发育和健壮生长, 改善叶的着生方式和冠层结构, 缓解金属离子毒害和盐胁迫, 增强植物的抗旱性、抗病性和抗虫性, 提高经济产量和质量。该文就这些方面的研究进展作了介绍。

**关键词** 硅; 营养; 生长发育; 产量; 抗逆性

硅在植物体内的生理作用并不像其在土壤中的含量那样引人注目<sup>[1]</sup>。迄今, 只在硅藻门(Bacillariophyta)、禾本科(Gramineae)、木贼科(Equisetaceae)等少部分植物中认定硅是必需的矿质元素。通常认为硅是植物的有益元素, 但也有一些学者认为硅可能是所有植物的必需元素<sup>[2]</sup>。现就硅在植物中的生理功能作一些介绍。

### 1 硅与植物的矿质营养

硅可提高水稻(*Oryza sativa*)的耐氮性。氨态氮下水稻对硅的吸收明显降低, 与硝态氮共处时对硅的吸收不降低。水稻施硅后, 茎和叶中的含氮量略有下降, 而穗中的含氮量上升, 促进淀粉和蛋白质合成, 籽粒饱满<sup>[3]</sup>。硅对冬瓜(*Benicasa hispida*)吸收和积累氮素有显著促进作用, 成熟期间氮素和矿质元素的含量均与施硅量呈正相关<sup>[4]</sup>。

施硅可提高土壤中磷的有效性及植物的含磷量。这是由于施硅可增强硅积累量低的植物对磷的吸收, 对硅积累量高的植物施硅虽然抑制其对磷的吸收, 但明显促进磷从根部向顶部的运输。施硅提高磷在植物体内的有效性可能是由于硅与磷的竞争吸附而使土壤对磷的吸附减少、阻止了磷的化学固定, 或者是由于减少了植物对铁和锰的吸收的缘故<sup>[4,5]</sup>。

硅提高或降低植物含钾量的报道都有。与氮、磷等矿质元素一样, 施硅后钾在植物体内的绝对量多数增加或略有增加<sup>[6]</sup>。施硅有利于防止植物过量地吸收铁、锰、铝、镉等金属离子而

产生毒害作用, 其机制可能是硅同这些元素形成沉淀或取代它们而形成非三元化合物<sup>[4]</sup>。对施硅后植物含钾量的降低, 一般认为是硅促进了植物生长发育、植物干物质质量增加而产生的一种“稀释效应”。

通常认为硅与硼互相竞争。在硼缺乏时, 硅趋向于提高油菜(*Brassica campestris*)对硼的吸收和积累; 但硼含量正常或过量时, 硅则抑制对硼的吸收。硼过量时, 油菜中磷、钾、钙、镁4种元素的含量随着硅浓度的提高而提高; 但在硼含量很低或正常时则保持稳定, 未见有明显影响<sup>[7]</sup>。

### 2 硅与植物的生长发育

施硅可防止和消除植物因缺硅而表现出的生长发育异常。水稻缺硅的典型症状是叶尖坏死, 生长停滞, 叶片萎蔫、下垂, 植株似“垂柳状”。通常认为番茄(*Lycopersicon esculentum*)是“非喜硅植物”, 但它在缺硅时生长发育也表现异常。主要症状是: 叶片变黄, 下部叶出现坏死斑, 并逐渐向上扩展; 新叶退化、畸形, 生长点发育停滞, 开花后不能正常授粉, 果实畸形或不结果, 在长日照下反应更明显。表现“缺硅症状”的番茄植株含硅量只有加硅植株的1/2,

收稿 2004-02-10 修定 2004-10-11

资助 国家“863”项目(2002AA2Z4061)。

\* 通讯作者(E-mail: liuy120041@yahoo.com.cn, Tel: 025-84395347)。

但在其开花前观察不到这些“缺硅症状”。施硅对这些症状的改善极有好处<sup>[1]</sup>。水培木贼科植物问荆(*Equisetum arvense*)时,在营养液中加入硅酸后的生长明显受到促进,不加硅的枝条在短期内即萎蔫、枯死<sup>[8]</sup>。

硅可诱导植物细胞壁的物理特性发生改变。硅可提高叶片细胞壁的伸展性,促进水稻、燕麦(*Avena sativa*)和小麦(*Triticum aestivum*)等禾本科植物叶片的生长。营养液中加入硅,水稻叶片表皮细胞的长度和细胞壁伸展性即显著增大,特别是在叶基部,但加硅并不改变细胞数目。这意味着硅促进植物细胞伸长但不促进细胞分裂<sup>[9]</sup>。

加硅会降低高粱(*Sorghum bicolor*)根基部细胞壁的伸展性,使中柱和内皮层组织的细胞壁硬化,从而起到保护中柱的作用;同时,又能提高根尖端和近尖端细胞壁的弹性和粘性,促进根的伸长生长<sup>[10]</sup>。Lux等<sup>[11]</sup>认为,高粱根的内皮层细胞中内切向壁(inner tangential walls)上硅聚集(aggregation)是其内皮层发育中的一个附加阶段(an additional stage)。不加硅的高粱根中缺少硅聚集,但若将这样的植株移植到加硅的营养液中,2 h后硅即在成熟和加厚的内皮层细胞壁上沉积并形成硅聚集,即使是将根尖端的1/2浸没在含硅的营养液中,根基部的内皮层中仍会形成硅聚集。

施硅后的植物机械强度增大,倒伏显著降低。如施硅的甘蔗(*Saccharum officinarum*)支柱根(prop root)数目增多,茎秆更粗、更长,植株高度与施硅量成二次方关系,直径与施硅量呈线性关系<sup>[6]</sup>。又如火炬松(*Pinus taeda*)幼苗,加硅栽培40周后根量增多,植株更粗壮<sup>[2]</sup>。施硅的水稻“角质-双硅层”发育良好,叶片增厚,维管束加粗,穗轴直径增大,叶细胞内线粒体增多,叶绿体较大,片层结构和基粒增多,根系活力提高,叶片和根中ATP含量增加,根系的通气组织较发达,氧化能力和呼吸速率提高,养分吸收能力和抗逆性均增强<sup>[12]</sup>。

施硅可促进水稻生殖器官的生长发育,尤其是能增加水稻谷粒的重量,对稻谷产量构成的其它因子如花序数、每花序小花数、充分成熟的谷粒数也有良好作用。低硅水平下,水稻由于抽穗前茎秆较短而抽穗较晚,抽穗时的小穗数和及时

成熟的小穗数减少,千粒重小<sup>[13]</sup>。培养杂交水稻花药时加硅可明显提高愈伤组织诱导和分化的频率<sup>[14]</sup>。棉花(*Sypium hirsutum*)纤维伸长阶段的硅浓度较高,次生壁开始形成时达到最大,这暗示硅对其发育的作用是多方面的<sup>[2]</sup>。

### 3 硅与植物的产量和质量

硅提高水稻产量的作用显著。Winslow等<sup>[15]</sup>研究不同生态型水稻对施硅的反应时观察到,有8种生态型在2年期间平均产量几乎翻了一番,旗叶中的SiO<sub>2</sub>含量与稻谷的产量呈正相关关系。施硅的稻米精米率提高3.4%,整精米率提高4.9%,直链淀粉含量降低0.03%,空壳率降低,稻米的食用风味改善<sup>[16]</sup>。

硅在美国佛罗里达州和夏威夷州、澳大利亚、南非、印度等国家和地区的甘蔗生产中应用研究较早、较普遍。众多的田间试验结果表明,以硅酸钙作为硅肥的实验中80%增产效应显著,增产幅度为30%~100%,甘蔗汁液中的含糖量和蔗糖产量也明显提高。硅提高雀麦(*Bromus secalinus*)结实率和种子产量的效果也较明显<sup>[1,2,11]</sup>。

施硅提高植物产量和质量的作用是硅改善植物代谢作用、促进生长发育和增强抗逆性的综合结果。Epstein<sup>[1]</sup>认为硅在能量上是细胞壁经济有效的构成成分。硅结合进细胞壁中后在能量上与细胞壁结合木质素的情况相似,它们都是细胞壁抗压的组成成分,以单位重量为基础的硅结合进细胞壁的能量消耗仅仅是木质素结合进去的3.7%,是细胞壁结合碳水化合物的能量消耗值的6.7%。

水稻叶片中高SiO<sub>2</sub>含量与高光照度有相似的生理功能,施硅植株叶片中硅化细胞对散射光的透射量远大于其它细胞,一般在10倍左右,因而可显著促进光量子从表皮到叶片光合细胞以及在茎秆皮层组织中的传递,使植株冠层上部的光密度及冠层消光系数降低,群体内部的光照状况改善。同时,施硅的水稻植株有较强的直立特性,功能叶(旗叶)片与茎秆之间的夹角较小,因而可增强有效光截获量,改善光合作用<sup>[1,17]</sup>。

硅营养不仅影响植物的碳素营养,而且还影响氮素营养和营养成分的转化。缺乏硅酸(移入无硅酸培养基)0~1 h即可抑制硅藻中小环藻(*Cyclotella cryptica*)细胞的分裂,2~3 h,其体内

最重要的一种氨基酸——谷氨酸的库容量即减少2/3;至4 h时,蛋白质和DNA合成受抑,而脂肪酸合成则成倍增加。移入无硅酸培养基中培养12 h时,小环藻的表观光合作用降低80%。即使是硅化程度相当低的纺锤形细柱藻(*Cylindrotheca fusiformis*),其细胞中的DNA合成在缺硅时显著受抑的时间甚至比抑制蛋白质和RNA合成的时间还要早,而蛋白质和叶绿体合成受到抑制的时间比光合作用中CO<sub>2</sub>固定受到抑制的时间更早。缺硅时硅藻依赖于烟酰胺腺嘌呤磷酸二核苷酸(NADP)的3-磷酸甘油醛脱氢酶的比活性急剧下降,而依赖于NAD的3-磷酸甘油醛脱氢酶和乳酸脱氢酶则不受影响<sup>[8]</sup>。

以<sup>17</sup>Ge示踪技术已经查明植物对Ge的吸收、代谢途径与Si是相同的。锗酸被认为是硅酸吸收和代谢的一种竞争性抑制剂<sup>[1]</sup>。有人发现,水稻植株培养12 h后随即进行聚丙烯酰胺凝胶电泳,<sup>68</sup>GeO<sub>2</sub>即与水稻地上部分浸提物中某些蛋白质相结合,在经过多次(含色谱法)蛋白质分级后放射性仍然保持在一些蛋白质中。这暗示有些蛋白质可能专门与SiO<sub>2</sub>结合,并参与植物中SiO<sub>2</sub>的代谢活动<sup>[8]</sup>。Watanabe等<sup>[18]</sup>的研究结果表明,加硅的水稻植株中氨基酸总量和天冬酰胺的比例提高,韧皮部汁液中谷氨酰胺的比例降低;加硅与否的植株叶片浸出物中蔗糖浓度虽无显著差异,但在加硅的植株韧皮部汁液中其含量下降。

#### 4 硅与植物的生物胁迫

**4.1 增强抗病性** 硅在植物抗病中的特殊“本领”已引起重视,它为有效、无污染防治植物病害提供了一条新思路。在欧洲,60%以上的黄瓜(*Cucumis sativus*)生产者和30%的玫瑰(*Rosa rugosa*)生产者使用硅酸钾以防治植物的白粉病(白粉病属各种*Erysiphe* spp、单丝壳菌*Sphaerotheca fuliginea*)和猝倒病(腐霉属各种*Pythium* spp)<sup>[19]</sup>。

在不同浓度的营养液中栽培黄瓜,以硅酸钾代替硅酸钠,其对单丝壳菌的抵抗作用相同,随着营养液中硅浓度的增加,叶片上的病斑数目、面积以及从接种叶片上收集的分生孢子萌发数目均显著减少,由终极腐霉(*Pythium ultimum*)所引起的烂根率、死苗率和产量损失大幅度降低,而且含有100 mg·L<sup>-1</sup>硅酸钾的营养液还可减轻由瓜果腐

霉(*Pythium aphanidermatum*)所引起的黄瓜猝倒病。硅对减轻西瓜(*Citrullus lanatus*)、甜瓜(*Cucumis melo*)、西葫芦(*Cucurbita pepo*)以及葡萄(*Vitis vinifera*)叶面白粉病害有相似的效果<sup>[20]</sup>。

对硅抵御病原菌的作用方式和防御机制的认识有两种不同的观点。一种观点认为硅提高植物抗病性的原因是由于寄主细胞中聚集的硅可对病原菌形成一种机械障碍(mechanical barrier),从而限制真菌孢子萌发、吸器形成和菌丝生长<sup>[19~21]</sup>。如Kim等<sup>[22]</sup>认为硅诱导的水稻叶细胞壁中防御区的形成可能与水稻抗稻瘟病能力的提高有关。其机制是:稻株角质层下面分布有电子密集的硅层,提高硅水平后增加的硅主要分布在表皮细胞壁向外的区域,即主要分布在细胞壁外层、中胶层及细胞间隙中,而且加硅后植株中的硅是叶表面占优势,而气孔保卫细胞中的沉积则相对较少。易感病品种水稻的硅积累量和表皮细胞壁的厚度大于抗病品种,而抗病品种的硅层厚度与表皮细胞壁的比率则大于易感病品种,加硅后两品种的危害严重程度都显著降低。另一种观点则认为寄主与病原菌相互作用时硅起代谢调节作用,硅诱导植物产生与抗病性相联系的一系列生化反应,从而增强植物的抗病性,如可诱导过氧化物酶和多酚氧化酶、合成木质素和植保素等物质,而且认为只有可溶性硅才有减轻植物病害发展的作用。如施硅的小麦植株对白粉病菌的侵袭有特殊的防卫反应:表皮细胞形成乳突(papilla),产生胼胝质(callose),释放嗜铁物质(osmiophilic material)。酚类物质不仅沿细胞壁积累,而且可改变病原菌吸器的完整性<sup>[23]</sup>。施硅的水稻植株,其厚壁组织、维管束鞘及后生木质部导管细胞的细胞壁中肉桂乙醇脱氢酶(cinnamyl alcohol dehydrogenase)抗血清的免疫反应较低,酚酸的含量也较低<sup>[24]</sup>。

**4.2 增强抗虫性** 硅含量高的植物抵御各种食草性生物(特别是昆虫)的危害能力强于硅含量低的植物。细胞壁的物理特性是影响食草性生物危害程度的因素,这与细胞壁一旦被刺破或侵蚀后的细胞内含物是影响食草性生物食草的关键性因素的机制是一样的。因此,硅含量高的植物便多了一种防护食草性生物危害的方式<sup>[1]</sup>。Elawad等<sup>[6]</sup>发现甘蔗叶中含硅量与蛀虫(*Eldana saccharina*)发生率呈

显著的负相关, 施硅肥可减少蛀虫的发生。

## 5 硅与植物的非生物胁迫

**5.1 缓解金属离子毒害** 硅可缓解多种植物的锰毒害, 其机制源于多个方面。Jucker 等<sup>[25]</sup>以电子顺磁共振谱检测的结果表明, 营养液中加 Si 可降低受 Mn 毒害的嫩荚青刀豆 (*Vigna unguiculate*) 叶片中的 Mn 含量, 减少叶片中氧化产物的生成。Rogalla 和 Römheld<sup>[26]</sup>认为硅提高黄瓜耐锰性是锰与细胞壁强烈结合从而降低共质体中锰浓度的结果。加硅 ( $1.8 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 明显缓解水培黄瓜的锰毒害, 尽管叶片含锰量未降低, 但未加硅的植株胞间洗液 (the intercellular washing fluid, IWF) 中的锰浓度高于加硅处理的。IWF 中的锰浓度与锰毒害的程度呈正相关而与加硅的浓度呈负相关。加硅的植株, 其共质体中的含锰量小于 10%, 90% 的锰与细胞壁结合在一起; 而不加硅的植株中, 硅的相应值则均为 50%。因此, 加硅植株中锰的有效性很低, 毒害比未加硅的植株轻微。

施硅缓解水稻 Mn 毒害、提高植株耐 Mn 性的一个原因可能是硅可提高水稻根的氧化能力, 使 Fe 和 Mn 在根系表面氧化成不溶性的形态而沉积下来; 同时, 由于加硅植株的蒸腾速率下降, 因而减少了水稻对它们的吸收。施硅水稻植株和不施硅植株的 Mn 中毒的临界 Mn 浓度分别为 120 和  $60 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ , Fe 中毒的临界 Fe 浓度则分别是 100 和  $60 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ <sup>[27]</sup>。

铝毒害是  $\text{pH}<5.0$  的强酸性土壤限制植物生长的最重要因素, 施硅可显著缓解铝毒。硅缓解铝毒的机制归纳起来主要有以下几种: (1)  $\text{pH} \geq 4$  时, 加硅后介质中的 Al 和 Si 形成铝硅酸盐或羟基铝硅酸盐而沉淀, 从而降低介质中 Al 的毒害浓度; (2) 受 Al 胁迫的植物体内有机酸代谢发生改变, 苹果酸、甲酸、草酸的浓度升高, 分泌出的有机酸量增加, 加硅可促进这种分泌过程 (这一点对硅在  $\text{pH}<4$  或其附近时缓解 Al 的毒害尤其重要); (3) Al 和 Si 可触发植物根释放邻苯二酚 (catechol) 和类黄酮型酚化合物 (the flavonoid-type phenolics), 如儿茶酸 (catechin)、槲皮酮 (quercetin) 等, 但施 Si 后酚类化合物分泌量成倍增加, 尤其是类黄酮化合物在 Si 缓解铝毒害中可能起更重要的作用; (4) 在根系质外体中形成溶解

度较低的铝硅酸盐或羟基铝硅酸盐, 从而降低游离 Al 离子的浓度<sup>[28~30]</sup>。

硅还能缓解锌、铜、砷、镉、铬、硒等金属离子对植物产生的毒害作用<sup>[31]</sup>。

**5.2 缓解盐胁迫** 硅有助于稳定氯化钠胁迫下大麦 (*Hordeum vulgare*) 植株叶细胞的超微结构, 提高叶绿体膜结构的完整度, 减轻对基粒超微结构的损伤, 提高受盐胁迫植株的叶绿素含量、光合作用速率和根系脱氢酶活性, 降低叶片细胞汁液浓度, 提高大麦体内的  $\text{K}^+$  浓度, 降低  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  浓度, 改善植株的养分平衡状况, 提高受盐胁迫大麦的超氧化物歧化酶 (SOD) 和质膜  $\text{H}^+$ -ATPase 活性, 降低膜脂过氧化作用<sup>[32]</sup>。

**5.3 增强抗旱性** 硅可提高植物吸收水分和矿物质的能力, 降低气孔蒸腾速率, 增强保水抗旱能力, 防止茎叶萎蔫和下垂。水稻叶片有“角质-双硅层”结构, 可有效屏蔽水分或水气渗透, 保持细胞膜结构和功能的稳定性, 从而增强抗旱性<sup>[33]</sup>。不同抗旱性品种高粱的硅化作用不同, 根中的硅主要积累在内皮层细胞的内壁上, 硅聚集体呈单行排列; 叶片表皮中硅聚集体沉积在所有细胞的外壁上, 这些细胞都是长形的 (硅化细胞), 呈哑铃形的硅浓度最高。但无论是根的内皮层还是叶表皮, 抗旱品种的硅化作用均高于不抗旱品种, 单位干重的含硅量也均是地上部分高于地下部分, 抗旱品种高于不抗旱品种<sup>[11]</sup>。

总之, 硅在植物的生命活动中起重要作用。但硅是否是所有植物必需的矿质元素尚无定论, 对其生理功能和机制还缺少较深层次的研究分析。在今后的工作中以下几个问题尚需探讨: (1) 在细胞水平上研究硅的分布大都局限于对细胞壁的观察, 而对硅在细胞质、细胞核及细胞器中的分布所知甚少, 因此对植物中硅的存在作精确定位是必要的; (2) 硅的生理功能也与其在植物中的存在状态密切相关, 但以往研究最多的是硅化细胞和硅酸体 (plant opal) 的形态, 对可溶性硅及硅与有机物质相结合的状态尚未见研究; (3) 硅影响植物代谢的生化功能尚不清楚, 如硅的生理功能与细胞壁密切相关, 但其与细胞壁上含量丰富的活性蛋白质 [过氧化物酶 (POD)、多胺氧化酶 (PAO)、内切木葡聚糖转糖基酶 (EXT)、细胞壁扩张蛋白

(expansins)等]和结构蛋白质[富含羟基脯氨酸蛋白(HRGPs)、富含羟氨酸蛋白(GRPs)、富含脯氨酸蛋白(PRP)]的关系也未见研究;(4)逆境下硅激活植物体内氧化酶的活性、启动植物体内防御体系的分子机制更不清楚,对其在调控植物抗逆性中的分子识别、信号转导和基因表达进行研究将极大地提高人们对硅生理功能的认识;(5)适于生产中使用的优质高效低钠复合硅肥的研发也应得到重视。

### 参考文献

- Epstein E. The anomaly of silicon in plant biology. Proc Natl Acad Sci USA, 1994, 91:11~17
- Epstein E. Silicon. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1999, 50:641~664
- 高井康雄. 敖光明, 梁振英译. 植物营养与技术. 北京: 农业出版社, 1988
- 刑雪荣, 张蕾. 植物的硅素营养研究综述. 植物学通报, 1998, 15(2): 33~40
- 邹邦基. 土壤供硅能力及Si与N、P的相互作用. 应用生态学报, 1993, 4(2): 150~155
- Elawad SH, Street JJ, Gascho GJ et al. Response of sugarcane to silicate: Growth and yield. Agron J, 1982, 74(3): 481~484
- Liang YC, Shen ZG. Interaction of silicon and boron in plants. J Plant Nutr, 1994, 17: 415~425
- Werner D, Roth R. 硅石代谢. 见: Läuchli A, Bielecki RL主编. 张礼忠, 毛知耘译. 植物的无机营养. 北京: 农业出版社, 1992. 378~385
- Hossain MT, Mori R, Soga K et al. Growth promotion and an increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some other Poaceae seedlings. J Plant Res, 2002, 115(1117): 23~27
- Hattori T, Inanaga S, Tanimoto E et al. Silicon induced changes in viscoelastic properties of sorghum root cell walls. Plant Cell Physiol, 2003, 44(7): 743~749
- Lux A, Luxova M, Hattori T et al. Silification in sorghum (*Sorghum bicolor*) cultivars with different drought tolerance. Physiol Plant, 2002, 115(1): 87~92
- 饶立华, 谭莲祥, 朱玉贤等. 硅对杂交水稻形态结构和生理的效应. 植物生理学通讯, 1986, (3): 20~24
- Inaraga S, Higuchi Y, Chishalci N. Effect of silicon application on reproductive growth of rice plant. Soil Sci Plant Nutr, 2002, 48(3): 341~345
- 张跃芳, 张超英. 硅在水稻花药培养中的作用研究. 绵阳高等专科学校学报, 1999, 16(2): 11~13
- Winslow MD, Okada K, Victoria C. Effect of silicon on deficiency and the adaptation of tropical rice ecotypes. Plant Soil, 1997, 188: 239~248
- 吴英, 魏丹, 高洪生. 硅对水稻的营养功能和有效条件的研究. 土壤肥料, 1992, (3): 25~27
- Ando H, KaKuda KI, Fuji H. Growth and canopy structure of rice plants growth under field conditions as affected by Si application. Soil Sci Plant Nutr, 2002, 48(3): 429~423
- Watanabe S, Fujiwara T, Yoneyama T et al. Effects of silicon nutrition on metabolism and translocation of nutrients in rice plants. In: Proceedings of Plant Nutrition: Food Security and Sustainability of Agro-ecosystems through Basic and Applied Research Fourteenth Int. Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2001. 174~175
- 冯东昕, 李宝栋. 可溶性硅在植物抵御病害中的作用. 植物病理学报, 1998, 28(4): 293~297
- Menzies JG, Ehret DL, Glass ADM et al. Effects of soluble silicon on the parasitic fitness of *Sphaerotheca fuliginea* on *Cucumis sativus*. Phytopathology, 1991, 81: 84~88
- Rodrigues FA, Benhamou N, Datnoff LE et al. Ultrastructural and cytochemical aspects of silicon-mediated rice blast resistance. Phytopathology, 2003, 93(5): 535~546
- Kim SG, Kim KW, Park EW et al. Silicon-induced cell wall fortification of rice leaves: a possible cellular mechanism of enhanced host resistance to blast. Phytopathology, 2002, 92(10): 1095~1103
- Belanger RR, Benhamou N, Menzies JG. Cytological evidence of an active role of silicon in wheat resistance to powdery mildew *Blumeria graminis*. Phytopathology, 2003, 93(4): 402~412
- Goto M, Ehara H, Karita S et al. Protective effect of silicon on phenolic biosynthesis and ultraviolet spectral stress in rice crop. Plant Sci, 2003, 164(3): 349~356
- Jucker EM, Foy CD, Paula JC et al. Studies of manganese toxicity tolerance and amelioration with silicon in snapbean. J Plant Nutr, 1999, 22: 769~782
- Rogalla H, Römheld V. Role of leaf apoplast in silicon-mediated manganese tolerance of *Cucumis sativus* L. Plant Cell Environ, 2002, 25: 549~555
- Yamauchi M, Winslow MD. Effect of silicon and magnesium on yield of upland rice in the humid tropics. Plant Soil, 1998, 113: 265~269
- Ma JF, Sask M, Matsumoto H. Al-induced inhibition of root elongation in corn (*Zea mays*) is overcome by Si addition. Plant Soil, 1997, 188: 171~176
- Rocker KM, Evans DE, Hodson MJ. The amelioration of aluminum toxicity by silicon in higher plants: solution chemistry or an in plant mechanism? Plant Physiol, 1998, 104: 608~614
- Kidd PS, Llugany M, Poschenrieder C et al. The role of root exudates in aluminum resistance and silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in three varieties. J Exp Bot, 2001, 52: 1339~1352
- Neumann D, Nieden U. Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. Phytochemistry, 2001, 56(7): 685~692
- 梁永超, 丁瑞兴, 刘谦. 硅对大麦耐盐性的影响及其机制. 中国农业科学, 1999, 32(6): 775~783
- Agarie SHU, Hanaoka N, Ucho O. Effects of silicon on water deficit and heat stress in rice plants monitored by electrolyte leakage. Plant Prod Sci, 1998, 1(2): 96~103