



## 硅在植物中抵御生物胁迫机制的研究进展

王琰琰<sup>1</sup>, 王剑<sup>1</sup>, 潘勇<sup>1</sup>, 贾志忠<sup>1</sup>, 汪鹏<sup>1</sup>, 李子玮<sup>1</sup>, 杜甫<sup>1</sup>, 赵泽玉<sup>1</sup>, 谭再钰<sup>1</sup>, 吴英乔<sup>1</sup>,  
方秀<sup>1</sup>, 张兴伟<sup>2</sup>, 施友志<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>湖北中烟工业有限责任公司, 武汉430040

<sup>2</sup>中国农业科学院烟草研究所, 山东青岛266101

\*通信作者(sx\_shiyz@sx.hbtobacco.cn)

**摘要:** 生物胁迫是制约植物正常生长发育的主要因素之一。为揭示硅在植物中抵御生物胁迫的作用机制, 本文从硅在植物中的吸收和运输、硅调节植物抗虫性、硅调节植物抗病性3个方面综述了硅在植物中抵御生物胁迫机制的研究进展, 发现目前的研究存在研究手段较为单一、缺乏纵向深入试验等问题, 并对未来硅信号通路与植物激素的相互作用的探讨、多组学交叉分析技术的集成利用、硅基纳米材料的开发研究等研究前景进行了展望。以期对未来硅在农业生态安全领域的研究及应用提供参考。

**关键词:** 硅; 植物; 生物胁迫; 病虫害

## Mechanism research advances in plant biotic stress resistance regulated by silicon

WANG Yanyan<sup>1</sup>, WANG Jian<sup>1</sup>, PAN Yong<sup>1</sup>, JIA Zhizhong<sup>1</sup>, WANG Peng<sup>1</sup>, LI Ziwei<sup>1</sup>, DU Fu<sup>1</sup>,  
ZHAO Zeyu<sup>1</sup>, TAN Zaiyu<sup>1</sup>, WU Yingqiao<sup>1</sup>, FANG Xiu<sup>1</sup>, ZHANG Xingwei<sup>2</sup>, SHI Youzhi<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Hubei China Tobacco Industry Co., Ltd. Wuhan 430040, China

<sup>2</sup>Tobacco Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao, Shandong 266101, China

\*Corresponding author (sx\_shiyz@sx.hbtobacco.cn)

**Abstract:** Biotic stress is one of the main factors restricting the normal growth and development of plants. In order to reveal the functioning mechanism of silicon in plants against biotic stress, this paper reviews the research progress of silicon in plants against biotic stress from three aspects the absorption and transport of silicon in plants, silicon regulates plant resistance to insect and silicon regulates plant disease resistance. This article finds that there are some problems during current research such as the research means are relatively simple, the lack of longitudinal biological experiments, etc., and carries on the forecast to the future prospect from the discussion on the interaction between silicon signal pathway and plant hormones, the integrated utilization of multi-omics cross analysis technology, research and development of silicon-based nanometer materials, etc. This paper aims to provide some reference for the future research and application of silicon in the field of agricultural ecological security.

**Key words:** silicon; plants; biotic stress; plant diseases and insect pests

收稿 2022-06-29 修定 2023-05-30

资助 中国烟草总公司重大科技项目[110202101011(XJ-03)]。

生物胁迫是世界范围内限制植物生长和作物产量的重要因素。病原菌感染和虫害是导致植物伤害和生产力损失的两个主要生物胁迫因素。如何保证植物在压力条件下的生长和稳产一直是植物/农业科学研究人员面临的一大挑战。植物营养对维持植物的健康生长和增强植物的抗逆性具有重要作用,许多研究已经证实了微量营养素在植物抗生物胁迫方面的作用(Bradacova等2016)。

硅(Si)是土壤中含量仅次于氧的第二丰富元素,目前已被发现存在于370多种岩石形成的矿物中。硅在早期被认为是植物生长的非必需元素(Ma和Yamaji 2006a),但随着对硅素的深入研究,逐步证实了硅在植物生长发育中的重要性,尤其是能够增强植物对生物胁迫和非生物胁迫的耐受性,因此被认为是植物的准必需元素。此外,硅是唯一一种含量过高时对植物也无害的营养物质(Ratcliffe等2017)。最近,国际植物营养研究所(IPNI)宣布硅元素为植物的营养元素(<http://www.ipni.net/nutrifacts-northamerican>),美国作物营养协会(AAPFCO)也正式宣布硅是一种植物“有益物质”(<http://www.aapfco.org/>) (Zargar等2019)。本文概述了目前硅在植物中的吸收、运输及其抵御生物胁迫的研究进展,以期对未来硅在农业生态安全领域的研究及应用提供参考。

## 1 植物对硅的吸收和运输

土壤中的硅元素虽含量丰富,但大多数不能被植物直接吸收。在生理pH下,植物根通常以分子态的硅酸 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 或单硅酸 $\text{H}_4\text{SiO}_4$ 的形式吸收硅(Mitani等2005)。硅酸是一种普遍存在的不带电荷的单体分子,以 $0.1\sim 0.6\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的浓度存在于 $\text{pH}<9$ 的土壤溶液中(Tubana和Heckman 2015)。由于不同植物根系对硅的吸收能力存在差异,导致不同物种和基因型之间硅含量差别很大(Ma和Yamaji 2008),以干重计,不同的植物/物种地上部硅含量差异在 $0.1\%\sim 10\%$ ,物种内部的硅含量变化小于物种之间。根据高等植物的水分吸收关系,根对硅的吸收和转运过程可分为主动吸收、被动吸收和排斥吸收(Cornelis等2011)。所对应的硅积累植物类型有分为三种(图1):叶片中硅积累量高于

1.5%的植物称为高积累型,硅积累量在 $0.5\%\sim 1.5\%$ 之间的为中间型,硅含量低于0.5%的植物称为非积累型(Marafon和Endres 2013)。

水稻具有较强的吸硅能力,其根部可以吸收土壤中90%的硅,是研究硅的吸收机制应用最广泛的作物。通过水稻突变体克隆的途径和同源搜索克隆的途径研究硅吸收机制,已确定了三个控制水稻硅转运与积累的基因,即*Lsi1*、*Lsi2*和*Lsi6* (Ma等2007)。*Lsi1*和*Lsi6*属于水通道蛋白家族中的类结瘤素-26主要内在蛋白III (NIP/III)亚家族成员,调节Si的内流;*Lsi2*起着将硅酸向外运输的作用(Ma等2006b)。*Lsi1*和*Lsi2*分别位于第2和第3染色体上,主要在根部表达;*Lsi6*位于第6染色体上,主要在叶鞘和叶片中表达,在根部表达量较少。在水稻根中,*Lsi1*和*Lsi2*负责运输硅酸通过内外皮层细胞中的凯氏带(图2)。*Lsi1*位于内外皮层根细胞远端的质膜上,硅酸在外皮层根细胞远端*Lsi1*的作用下进入外皮层细胞,然后通过外皮层根细胞近端的*Lsi2*进入根部通气组织(Yamaji和Ma 2011)。*Lsi1*对硅酸的吸收是一个被动的过程,而通过*Lsi2*的运输是由消耗ATP的 $\text{H}^+$ 泵主动驱动的(Ma等2011)。据报道,*Lsi1*基因在根尖区域的表达水平低于根基区域,因此,成熟根比根尖更容易吸收硅(Yamaji和Ma 2007)。硅酸进入根部通气组织后通过质外体进行扩散,内皮层根细胞远端的*Lsi1*从通气组织中摄取硅酸,在内皮层近端的*Lsi2*的作用下装载到中柱中,之后由一种未知的转运体负责装载硅酸运输到木质部。在木质部中硅在蒸腾作用下随着水分运输转运至地上部(Mitani等2005)。到达地上部后,为了防止硅沉积在木质部,硅必须从木质部运输出去转移到不同的组织器官中,而硅从木质部卸载到木质部薄壁组织细胞的过程主要是由*Lsi6*促进的。*Lsi6*在水稻的根尖、叶鞘和叶片中表达,并定位于叶鞘和叶片中木质部薄壁细胞的近轴一侧(Yamaji等2008)。硅进入叶细胞内,会发生一种自然聚合过程,将水溶性硅酸转化为不溶性二氧化硅( $\text{SiO}_2\cdot n\text{H}_2\text{O}$ )。

目前,水稻*Lsi1*和*Lsi2*的同源基因已被证明在玉米、大麦、南瓜和小麦中参与硅的吸收(Chiba等2009; Mitani等2009a, 2011; Montpetit等2012)。

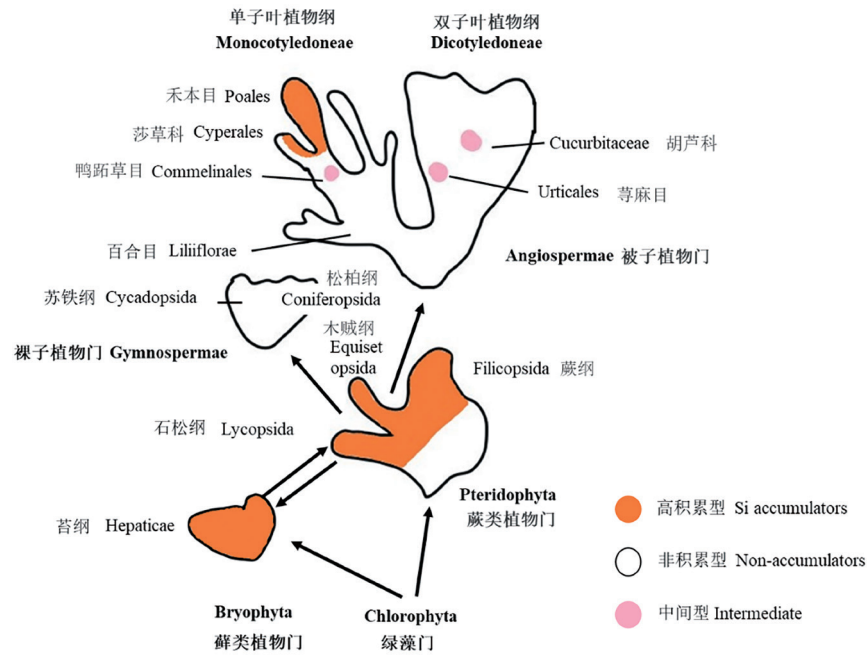


图1 硅在植物中的分布

Fig. 1 Silicon distribution in plant kingdom

根据Bakhat等(2018)改画。

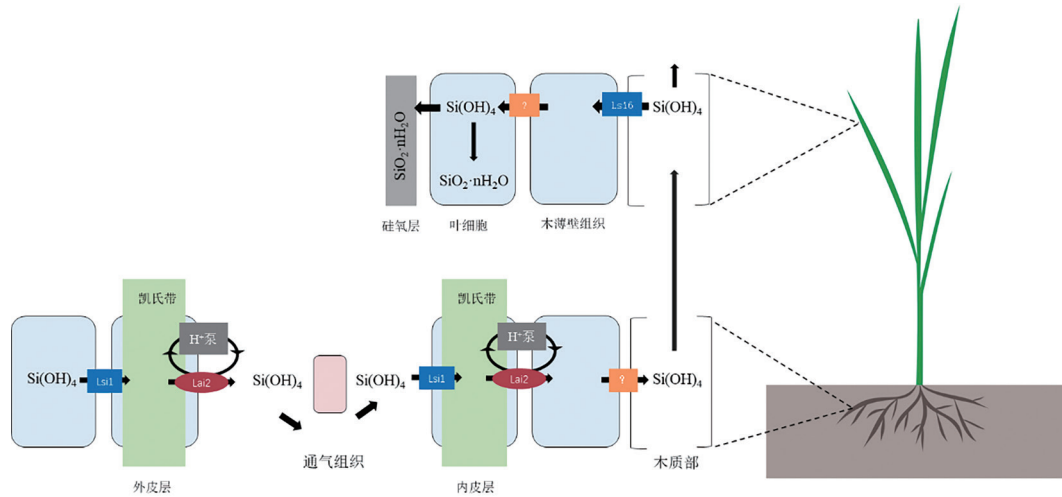


图2 水稻植株从根到冠对硅的吸收

Fig. 2 General uptake of silicon in rice plants from root to shoot

根据Bauer等(2011)改画。

尽管许多植物中的硅转运基因与水稻中的*Lsi1*和*Lsi2*同源,但由于根构型之间存在差异,如大多数植物的根与水稻相比既没有外皮层凯氏带,也没有通气组织,因此水稻对硅的吸收机制与其他植物相比有所不同(Mitani等2009b)。

## 2 硅抵御生物胁迫的机制

植物在整个生命周期中暴露在各种生物胁迫因子中,如真菌、细菌、病毒和食草动物。硅作为一种重金属离子,可以提高植物对病原体和植食

性昆虫的耐受性,用于防治多种植物病虫害,减轻病虫害造成的损失。

## 2.1 硅调节植物抗虫性的机制

植物在进化过程中对植食性昆虫的危害形成了多种防御机制,一般可分为物理性防御和诱导性防御。物理性防御指植物中原本就存在的、能够阻碍植食性昆虫取食为害的物理因子;而诱导性防御是指当植物受到胁迫时被激活的防御机制(Jonas等2013)。

### 2.1.1 物理性防御机制

硅以单硅酸( $\text{H}_4\text{SiO}_4$ )分子形式被植物吸收,并从植物根部转运到地上部,以水化无定形二氧化硅( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ )和多聚硅酸的形式沉积在植物表皮细胞并与细胞壁联合。植物组织中沉积的硅可增加其硬度和耐磨度,削弱植食性昆虫的口器,降低植物可消化性,进而增强植物物理防御,减轻植物受害程度(Reynolds等2009)。Juma等(2015)的研究阐明,随着玉米体内硅不断累积,茎秆机械强度增加,形成阻碍玉米茎蛀褐夜蛾(*Busseola fusca*)幼虫摄食的物理屏障,抗性增强。Kvedaras和Keeping(2007)的研究表明,硅在甘蔗的节间和根带茎表皮组织中的积累,可减少幼虫对茎秆的穿透,增加甘蔗对非洲茎螟(*Eldana charcharina*)的抗性(Keeping等2009)。因此,硅通过延缓昆虫对寄主组织的渗透,从而延长昆虫对天敌、不利环境条件和化学控制的暴露时间,从而间接起到增韧植物组织的作用。

此外,硅会影响植物中其他营养物质的有效性,如通过限制植食性昆虫消化过程中氮和碳水化合物的摄入来降低消化率和适口性,从而延缓昆虫的生长发育、降低繁殖力(Massey和Hartley 2009)。Han等(2015)发现水稻叶片中硅浓度的增加,可以显著提高水稻叶片中的C/N比,降低食物质量和稻纵卷叶螟(*Cnaphalocrocis medinalis*)的食物消化率,延长幼虫发育,降低幼虫存活率和化蛹率,提高感病水稻品种的抗性。

昆虫的中肠上皮在食物消化和消化酶转化成营养物质方面起着重要作用,同时也是杀虫剂解毒的场所(Forkpah等2014)。硅可以破坏中肠上皮的超微结构,主要是通过使昆虫的上皮细胞从基膜上脱落,影响养分吸收和生长速度,还可以防

止昆虫对杀虫剂产生抗药性。Santos等(2015)的研究表明,在硅处理的番茄植株上饲养的南美番茄潜叶蛾(*T. absoluta*)幼虫和蛹的存活率以及体重都有所下降,摄食含硅化合物的幼虫中肠细胞从基膜上脱落,同时下颌形态也有所影响,导致消化困难从而死亡。

硅对昆虫的生理、生物学和行为也会产生影响,可能会影响害虫的发育、种群密度和取食行为。He等(2015)的研究表明,高浓度硅溶液处理后的水稻中褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)的育性、蜜露排泄量和定居昆虫数量均降低。

多数研究表明植物体内硅的沉积位点和排列方式,以及它们在植物组织中的模式和位置,对植食性昆虫取食为害的阻抗作用比植物硅含量本身更为重要。硅处理增加叶鞘中二氧化硅的沉积密度,从而有效地延缓昆虫对植物的侵入,降低植物对植食性昆虫的敏感性。Barker (1989)研究表明植株内的卵数与草鞘背面的肋间硅质沉积物(包括毛状体)的密度呈负相关,黑麦草叶鞘表皮二氧化硅沉积密度高、分布更为均匀,阻止了阿根廷茎象甲(*Listronotus bonariensis*)在叶鞘上产卵。

### 2.1.2 诱导性防御机制

每种植食性昆虫都有自己的信号特征。常见的植物激素水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)和乙烯在协调植物防御反应中起主要作用。JA可调节细胞内容物摄食和组织咀嚼昆虫的防御(Kindt等2003), SA和JA信号可对韧皮部为食的昆虫进行防御(Moran和Thompson 2001)。研究表明,硅和JA对昆虫有很强的相互作用(Liu等2017),且硅诱导的抗性可以通过引发寄主植物防御害虫的攻击来表达(Hartley和DeGabriel 2016)。

在植物-植食性昆虫-天敌三级营养关系中,面对植食性昆虫的侵害,植物通过释放植物挥发性化合物(HIPVs)及其衍生物作为“求救”信号,来吸引天敌对其猎物或寄主进行定位,进而增强捕食或寄生(Oudenhove等2017)。Liu等(2017)发现硅可以改变植物释放的HIPV的组成和浓度,在被稻纵卷叶螟(*C. medinalis*)侵染的野生型水稻植株施用硅肥,气相色谱-质谱分析结果表明,与-Si相比,+Si植物释放的HIPV中 $\alpha$ -佛手柑烯、 $\beta$ -倍半乳香烯、

2-乙基己醛和雪松醇的含量较低, 改变后的HIPV显著增强了对天敌黄眶离缘姬蜂(*Trathala flavo-orbitalis*)和中红侧沟茧蜂(*Microplitis mediator*)成年雌虫的吸引力。

此外, 二氧化硅可诱导防御机制, 如毛状体形态的改变, 木质素的积累以及酚类、几丁质酶和过氧化物酶的产生, 从而增强植物对植食性昆虫的耐受性, 改变昆虫的探测行为。Ranger等(2009)观察到施硅可以提高百日草植株中5-咖啡酰奎宁酸、对香豆酰奎宁酸和芦丁的浓度, 降低桃蚜(*Myzus persicae*)的总累积繁殖力和固有增长率。Han等(2016)发现硅能够增强植物抗氧化代谢和害虫防御机制, 施硅的水稻植株被稻纵卷叶螟侵染时CAT、PAL、POX、PPO和SOD表现出较高的活性, MDA含量较低。在茄子、番茄、黄瓜和绿豆等其他植物上, 也有关于硅增强植物对植食性昆虫耐受性的报道(Laing等2006)。

综上所述, 硅通过两种机制在增强植物对害虫的直接和间接防御中起着核心作用: 增强物理或机械屏障和诱导植物防御反应的生化/分子机制。植物是协同而不是单一地利用两种硅抗性机制, 可依靠物理、化学和生化联合机制来减少害虫的危害。例如, 褐飞虱既受到硅质细胞的物理屏障的影响, 又受到水稻中硅介导的诱导抗性的影响(表1)。

## 2.2 硅调节植物抗病性的机制

硅可以增强植物对病原微生物的抑制作用, 例如: 由不同种类的细菌、真菌、线虫和卵菌以及病毒引起的稻瘟病、叶枯病、叶斑病、白粉病和根腐病等(表2)。

### 2.2.1 物理屏障假说

物理屏障假说首次提出硅在角质层下、细胞壁和泡状细胞内的沉积和聚合可以防止病原真菌的物理渗透, 减轻植物病害。在水稻-稻瘟病菌(*P. oryzae*)的相互作用中, 可以避免真菌穿透(穿透细胞壁的附着体形成的侵染钉的数量减少, 不形成病变)或延迟(延长孵化期和潜伏期以减小病变)(Abed-Ashtiani等2012)。Seebold等(2001)发现硅不只能提高水稻抗瘟性的物理屏障, 在不同抗病水平的水稻品种上, 发育的叶部病斑也会缩小。其他

研究表明, 在拟南芥-白粉病菌(*Erysiphe cichoracearum*)、黄瓜-炭疽病菌(*Colletotrichum lagenarium*)、黄瓜-白粉菌(*Podosphaera xanthii*)、水稻-白纹枯病菌(*Monographella albescens*)、水稻-立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)、小麦-小麦根腐病菌(*Bipolaris sorokiniana*)和小麦-稻瘟病菌的相互作用中, 表皮细胞的硅化延迟了真菌的穿透、定殖和产孢(Araujo等2016; Domiciano等2013; Rodrigues等2015; Sousa等2013)。

### 2.2.2 硅诱导的抗毒素物质

Bélanger等(2003)和Rémus-Borel等(2005)的研究结果表明, 含硅的小麦被白粉病侵染后, 糖基化酚类物质密集地沉积在真菌的吸器外膜上和植株表皮细胞的细胞壁上, 且抗真菌毒素苷元浓度显著增加。Fortunato等的研究表明(2014)硅能促进感染尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*)的香蕉根部的厚壁组织细胞、次生木质部和韧皮部导管中多巴胺、黄酮、木质素和酚类物质的沉积。Whan等(2016)发现施硅棉花根部内胚层细胞和维管束中的棉花枯萎病菌(*F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum*)的菌丝由于电子-密集的抗毒素物质的沉积而被降解。Cruz等(2015)的研究发现, 在小麦与稻瘟病菌的相互作用中, 供硅植株被侵染叶片中的酚类和黄酮类植物抗毒素含量显著增加。

### 2.2.3 硅介导的防御相关酶

应激相关酶与病原菌的耐受性密切相关, 硅已被观察到可以刺激应激相关酶的活性(Gulzar等2021)。许多研究通过激活防御相关酶, 即几丁质酶、过氧化物酶、多酚氧化酶、 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶、苯丙氨酸解氨酶、超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽还原酶、过氧化氢酶、脂氧合酶和葡聚糖酶的活性来评估硅在抗病中的作用。Chen等(2015)发现被青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)侵染的施硅番茄根系中有26个蛋白质发生改变(16个增加, 10个减少), 其中大部分与植物代谢和防御机制有关。受不同病原菌侵染的植物中, 高浓度硅影响抗氧化剂代谢(APX、CAT、GR和SOD活性高), 增强ROS的清除(Debona等2017)。Liu等(2014)的研究表明, 供硅水稻植株被稻瘟病菌侵染后, APX、DHAR和SOD的含量增加。

表1 硅介导的植物对不同害虫的抗性机制  
Table 1 Si-mediated plant resistance mechanisms to different pests

| 植物种类   | 昆虫种类                               | 抗性机制                      | 参考文献              |
|--------|------------------------------------|---------------------------|-------------------|
| 黑麦草和羊茅 | <i>Schistocerca gregaria</i>       | 绿色组织细胞中资源的机械保护            | Kindt等2003        |
| 水稻     | <i>Cnaphalocrocis medinalis</i>    | 昆虫食物质量和食物转化效率降低; 启动防御相关酶  | Han等2015, 2016    |
| 水稻     | <i>Cnaphalocrocis medinalis</i>    | 基于HIPV产生的诱导防御             | Liu等2017          |
| 水稻     | <i>Chilo suppressalis</i>          | 早龄幼虫对茎秆的穿透受阻, 穿透持续时间延长    | Hou和Han 2010      |
| 水稻     | <i>Nilaparvata lugens</i>          | 物理屏障和诱导性防御                | Lang等2017a, 2017b |
| 水稻     | <i>Phyllocnistis ciirella</i>      | 中肠上皮脱离基底膜, 导致昆虫消化能力下降     | dos Santos等2015   |
| 水稻     | <i>Diatraea saccharalis</i>        | 减少摄食伤害, 增加暴露于不利环境条件和天敌的概率 | Sidhu等2013        |
| 玉米     | <i>Busseola fusca</i>              | 内源硅形成阻碍幼虫摄食的物理屏障          | Juma等2015         |
| 玉米     | <i>Spodoptera frugiperda</i>       | 防御相关生物学受到影响(雌性的繁殖力)       | Alvarenga等2017    |
| 向日葵    | <i>Chlosyne lacinia saundersii</i> | 降低适口性影响取食行为               | Assis等2013        |
| 马铃薯    | <i>Diabrotica speciosa</i>         | 影响产卵和取食行为                 | Assis等2012        |
| 大豆     | <i>Euschistus heros</i>            | 增加的非偏好和抗生素耐药性             | de Souza等2016     |
| 小麦     | <i>Sitobion avenae</i>             | 降低繁殖力、内在增长率, 缩短生殖期、寿命     | Dias等2014         |

表2 硅能介导植物抵御的植物病原菌  
Table 2 Genera of plant pathogens causing seedborne, soilborne, and foliar diseases that had their infection process impaired by silica

| 病原菌 | 属                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
|-----|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 真菌  | 链格孢属 <i>Alternaria</i> , 双极霉属 <i>Bipolaris</i> , 白粉病菌属 <i>Blumeria</i> , 葡萄孢属 <i>Botrytis</i> , 霜霉属 <i>Bremia</i> , 帚梗柱孢属 <i>Cylindrocladium</i> , 尾孢属 <i>Cercospora</i> , 炭疽菌属 <i>Colletotrichum</i> , 棒孢属 <i>Corynespora</i> , 间座壳属 <i>Diaporthe</i> , 亚隔孢壳属 <i>Didymella</i> , 内脐蠕孢属 <i>Drechslera</i> , 白粉菌属 <i>Erysiphe</i> , 镰刀菌属 <i>Fusarium</i> , 灵芝属 <i>Ganoderma</i> , 驼孢锈菌属 <i>Hemileia</i> , 小球腔霉属 <i>Leptosphaeria</i> , 稻瘟菌属 <i>Magnaporthe</i> , 微座孢属 <i>Microdochium</i> , 链核盘菌属 <i>Monilinia</i> , 明梭孢属 <i>Monographella</i> , 球腔菌属 <i>Mycosphaerella</i> , 粉孢霉属 <i>Oidiopsis</i> , 粉孢属 <i>Oidium</i> , 青霉菌属 <i>Penicillium</i> , 盘多毛孢属 <i>Pestalotia</i> , 层锈菌 <i>Phakopsora</i> , 拟茎点霉属 <i>Phomopsis</i> , 叉丝单囊壳属 <i>Podosphaera</i> , 假尾孢菌属 <i>Pseudocercospora</i> , 柄锈菌属 <i>Puccinia</i> , 梨孢属 <i>Pyricularia</i> , 柱隔孢属 <i>Ramularia</i> , 丝核菌属 <i>Rhizoctonia</i> , 指梗霉属 <i>Sclerospora</i> , 核盘菌属 <i>Sclerotinia</i> , 壳针孢属 <i>Septoria</i> , 单丝壳属 <i>Sphaerotheca</i> , 单端孢属 <i>Trichothecium</i> , 钩丝壳属 <i>Uncinula</i> , 黑粉菌属 <i>Ustilago</i> |
| 卵菌  | 疫霉属 <i>Phytophthora</i> , 腐霉属 <i>Pythium</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| 细菌  | 食酸菌属 <i>Acidovorax</i> , 假单胞菌 <i>Pseudomonas</i> , 罗尔斯通菌属 <i>Ralstonia</i> , 黄杆菌属 <i>Xanthomonas</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| 病毒  | 线虫传多面体病毒 <i>Nepovirus</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| 线虫  | 根结线虫属 <i>Meloidogyne</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |

2.2.4 硅对基因表达的调控

硅与植物-病原菌相互作用的代谢机制有关, 通过一系列生理生化反应和信号转导触发寄主植物防御基因来增强宿主防御(Vivancos等2015)。硅可以在初级反应中发挥作用, 调节诱导后细胞内信号通路的行为, 这些信号通路控制防御基因的

表达, 这些基因涉及细胞壁结构修改、过敏反应、激素合成、抗菌化合物合成和PR蛋白的形成。且许多与初级和次生代谢有关的抗微生物化合物, 如花青素、黄酮、木质素-巯基乙酸衍生物、纤毛菌酮和酚类化合物在病原菌感染的施硅植物组织中浓度均有所增加(Shetty等2011)。为了阐明硅在

各种病理系统中的保护机制,相关学者进行了转录和蛋白质组学实验。El-Garhy等(2016)发现,编码ET反应因子、多聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白、防御相关磷酸酶和PR-1的基因过表达,有助于油豆抵抗灰霉病(*Botrytis cinerea*)和棉状腐病(*Pythium aphanidermatum*)。Song等(2016)发现,施硅的水稻植株在感染白叶枯病菌(*X. oryzae* pv. *oryzae*)时,基因Os03g0109600(编码175个氨基酸的蛋白质,含有核定位信号)、Prla (PR-1)、Rcht2 (几丁质酶)、LOX2 (脂氧合酶)和PAL (苯丙氨酸解氨酶)的表达水平较高,而基因catA (过氧化氢酶)和Os03g-0126000(编码424个氨基酸的结合蛋白)的表达下调。Fauteux等(2006)利用44-K微阵列芯片研究了未施硅和施硅拟南芥感染白粉病菌(*B. graminis* f. sp. *tritici*)植株的基因表达,发现在病害胁迫时,施硅植株防御相关基因的数量/表达水平增加。Chain等(2009)对55 000个非遗传基因进行了转录分析,结果表明在没有被白粉病菌感染时,施硅对基因表达差异影响较小,但在感染病害时,施硅会显著的减少由真菌侵染引起的基因转录的变化。

### 2.2.5 硅对光合作用的调控

受病原菌侵染的植物生理受到损伤,表现为:叶片气体交换参数值的变化、健康叶面积的减少、光合色素浓度的降低、叶绿体的损伤、叶绿素荧光能量耗散的障碍和较高的叶温。多项研究表明,硅保存了部分受病原菌侵染的植物的光合性能。在菜豆-菜豆炭疽病菌(*Colletotrichum lindemuthianum*)、棉花-斑点落叶炭疽菌(*R. areola*)、棉花-棉花炭疽菌(*C. gossypii* var. *cephalosporioides*)、水稻-稻瘟病菌、水稻-水稻云形病菌*M. albescens*、高粱-炭疽病菌(*C. sublineolum*)和小麦-稻瘟病的相互作用中,施硅除了降低病情严重程度外,还有助于保持光合作用和光合色素的浓度(Polanco等2014)。施硅可显著提高感染稻瘟病或水稻云形病的水稻植株和感染稻瘟菌的小麦植株与叶绿素荧光相关的光化学参数,如光系统II的量子产率( $F_v/F_m$ )、光化学猝灭系数和电子传递速率等(Tatagiba等2016)。Gao等(2011)报道,水稻对稻瘟病抗性的提高与光化学效率的提高有关,特别是通过增加 $F_v/F_m$ 的值和PSII光化学的最大量子产量。Bockhaven等(2015)

的研究发现,被稻平脐蠕孢(*Bipolaris oryzae*)侵染的未施硅水稻叶片中的光合作用和硝酸盐还原受到了抑制;而被侵染的施硅植株中许多光呼吸标记基因的表达上调,病害程度减轻,表明硅通过保护水稻的光合作用机制来抵御稻平脐蠕孢侵染造成的胁迫。Liu等(2014)的研究发现,与未施硅的对照相比,侵染稻瘟菌的供硅水稻光合作用相关蛋白(叶绿素a/b结合蛋白、叶绿体类囊体囊腔蛋白16.5 kDa、景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶和核酮糖二磷酸羧化酶大亚基)以及三羧酸和戊糖磷酸途径均有上调。

## 3 展望

硅是植物生长和发育所需的准必需矿物质营养物质,主要存在植物不易利用的岩石和矿物中。众多研究表明,硅在生物胁迫下对维持植物生长发育、光合作用、细胞结构完整性等方面发挥了重要的作用,同时也是提高植物抗逆性的重要微量元素之一。目前的研究集中于硅在提高植物对生物胁迫的耐受性、调节信号转导途径、激活转录因子响应胁迫中的作用。由此,我们得出结论,硅通过与植物防御系统相关的复杂途径激活转录因子,来提高植物对生物胁迫的抵抗能力来提高植物对生物胁迫的抗性。本文综述了硅在生物胁迫下的调节功能,并利用相关研究解释了硅是如何在各个方面提高抗逆性的。然而,研究还仅局限于数量有限的个体(物理和生化防御)对抵御草食动物和病原菌机制的探讨上,且大多研究仍处于室内研究阶段,并不能进入广泛农业推广状态。因此,未来有关硅与植物抗逆提升方面的研究还需加强。

虽然硅与数以千计的植物基因有关,但目前尚不清楚具体哪些其他转录因子和信号蛋白与硅相互作用,可以提高植物抗逆性。在植物组织水平和细胞水平上探讨硅信号通路的作用、与植物激素的相互作用和串扰将有助于更好地理解植物如何应对环境胁迫,特别是生物胁迫。此外,植物不同器官(地上和地下部分)的蛋白质组学和代谢组学的变化也需要关注。

不同硅吸收能力的植物对病原菌的反应和防

御机制也有所不同,目前仍缺乏硅与不同植物相互作用的比较研究,因此,需从分子生物学的角度,采用多组学交叉分析的手段,对其开展生理学、分析化学、遗传学等多层面的探讨是当下亟需进行的重点研究工作,这将有助于阐明生物的调控机制;

硅在缓解生物胁迫方面的作用是已知的,但关于硅和杀虫剂的联合作用的信息缺乏,仅靠施用硅或杀虫剂几乎不可能完全根除或控制各种害虫。使用硅基纳米材料可能会提供一种更有效和更有前途的防治害虫的替代方法。因此,科学界必须考虑硅基纳米材料与转基因作物和农药的相互作用,以设计出更可持续、更有效的综合管理体系,以控制农田和仓储规模的农业损失。

总体而言,未来的研究应集中于收集更多的证据,以揭示硅在植物耐受生物胁迫中的分子机制和作用、信号转导途径的调控、与植物发育相关的关键化合物、生物合成中的基因表达。深入研究植物与硅相互作用的基础知识将有助于更好地缓解生物胁迫,并有助于预测植物的反应。综上所述,需要精心设计、大规模和长期的田间试验,以评估应用硅缓解生物胁迫的可行性,并研究不同硅源的经济可行性。

### 参考文献(References)

- Abed-Ashtiani F, Kadir JB, Selamat AB, et al (2012). Effect of foliar and root application of silicon against rice blast fungus in MR219 rice variety. *Plant Pathol J*, 28: 164–171
- Alvarenga R, Moraes JC, Auad AM, et al (2017). Induction of resistance of corn plants to *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) by application of silicon and gibberellic acid. *Bull Entomol Res*, 107: 527–533
- Araujo L, Paschoalino RS, Rodrigues FA (2016). Microscopic aspects of silicon-mediated rice resistance to leaf scald. *Phytopathology*, 6: 132–141
- Assis FA, Moraes JC, Auad AM, et al (2013). The effects of foliar spray application of silicon on plant damage levels and components of larval biology of the pest butterfly *Chlosyne lacinia saundersii* (Nymphalidae). *Int J Pest Manag*, 59: 128–134
- Assis FAE, Jair CM, Luis CPS, et al (2012). Inducers of resistance in potato and its effects on defoliators and predatory insects. *Rev Colomb Entomol*, 38: 30–34
- Bakhat HF, Bibi N, Zia Z, et al (2018). Crop Protection Silicon mitigates biotic stresses in crop plants: a review. *Crop Protection*, 104: 21–34
- Barker GM (1989). Grass host preferences of *Listronotus bonariensis* (Coleoptera: Curculionidae). *J Economic Entomol*, 82: 1807–1816
- Bauer P, Elbaum R, Weiss IM (2011). Calcium and silicon mineralization in land plants: transport, structure and function. *Plant Sci*, 180: 746–756
- Bélanger RR, Benhamou N, Menzies JG, et al (2003). Cytological evidence of an active role of silicon in wheat resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*). *Phytopathology*, 93: 402–412
- Bradacova K, Weber NF, Morad-Talab N, et al (2016). Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize. *Chem Biol Technol Agric*, 3: 19
- Chain F, Coté-Beaulieu C, Belzile F, et al (2009). A comprehensive transcriptomic analysis of the effect of silicon on wheat plants under control and pathogen stress conditions. *Mol Plant-Microbe Interact*, 22: 1323–1230
- Chen YT, Liu M, Wang L, et al (2015). Proteomic characterization of silicon-mediated resistance against *Ralstonia solanacearum* in tomato. *Plant Soil*, 387: 425–440
- Chiba Y, Mitani N, Yamaji N, et al (2009). HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley. *Plant J*, 57:810–818
- Cornelis JT, Delvaux B, Georg RB, et al (2011). Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review. *Biogeosciences*, 8: 89–112
- Cruz MFA, Debona D, Rios JA, et al (2015). Potentiation of defense-related gene expression by silicon increases wheat resistance to leaf blast. *Trop Plant Pathol*, 40: 394–400
- de Souza PV, Machado BR, Zanuncio JC, et al (2016). Cultivation of resistant soybean varieties and application of silicon (Si) on biology of '*Euschistus heros*' (Hemiptera: Pentatomidae). *Aust J Crop Sci*, 10: 1404
- Debona D, Fabrício AR, Datnoff LE (2017). Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses. *Annual Rev Phytopath*, 55: 85
- Dias PAS, Sampaio MV, Rodrigues MP, et al (2014). Induction of resistance by silicon in wheat plants to alate and apterous morphs of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae). *Environ Entomol*, 43: 949–956
- Domiciano GP, Rodrigues FA, Guerra AMN, et al (2013). Infection process of *Bipolaris sorokiniana* on wheat leaves is affected by silicon. *Trop Plant Pathol*, 38: 258–263
- dos Santos MC, Junqueira AR, de Sá VM, et al (2015). Effect

- of silicon on the morphology of the midgut and mandible of tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) larvae. *Invertebr Surv*, 12: 158–165
- El-Garhy HAS, Rashid IAS, Abou-Ali RM, et al (2016). Field application of safe chemical elicitors induced the expression of some resistance genes against grey mold and cottony rot diseases during snap bean pods storage. *Gene*, 576: 358–365
- Fauteux F, Chain F, Belzile F, et al (2006). The protective role of silicon in the *Arabidopsis*-powdery mildew pathosystem. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 17554–17559
- Forkpah C, Dixon LR, Fahrbach SE, et al (2014). Xenobiotic effects on intestinal stem cell proliferation in adult honey bee (*Apis mellifera* L) workers. *PLOS One*, 9: e91180
- Fortunato AA, da Silva WL, Rodrigues FA, et al (2014). Phenylpropanoid pathway is potentiated by silicon in the roots of banana plants during the infection process of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. *Phytopathology*, 104: 597–603
- Gao D, Cai KZ, Chen J, et al (2011). Silicon enhances photochemical efficiency and adjusts mineral nutrient absorption in *Magnaporthe oryzae* infected rice plants. *Acta Physiol Plant*, 33: 675–682
- Gulzar N, Ali S, Shah MA, et al (2021). Silicon supplementation improves early blight resistance in *Lycopersicon esculentum* Mill. by modulating the expression of defense-related genes and antioxidant enzymes. *3 Biotech*, 11: 232
- Han Y, Lei W, Wen L, et al (2015). Silicon-mediated resistance in a susceptible rice variety to the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae). *PLOS One*, 10: e0120557
- Han Y, Li P, Gong S, et al (2016). Defense responses in rice induced by silicon amendment against infestation by the leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis*. *PLOS One*, 11: e0153918
- Hartley SE, DeGabriel JL (2016). The ecology of herbivore-induced silicon defences in grasses. *Funct Ecol*, 30: 1311–1322
- He W, Yang M, Li Z, et al (2015). High levels of silicon provided as a nutrient in hydroponic culture enhances rice plant resistance to brown planthopper. *Crop Prot*, 67: 20–25
- Hou ML, Han YQ (2010). Silicon-mediated rice plant resistance to the Asiatic rice borer (Lepidoptera: Crambidae): Effects of silicon amendment and rice varietal resistance. *J Econ Entomol*, 103: 1412–1419
- Jonas VB, David DV, Monica H (2013). Towards establishing broad-spectrum disease resistance in plants: silicon leads the way. *J Exp Bot*, 64: 1281–1293
- Juma G, Ahuya PO, Ongamo G, et al (2015). Influence of plant silicon in *Busseola fusca* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae-Poaceae interactions. *Bull Entomol Res*, 105: 1–6
- Keeping MG, Kvedaras OL, Bruton AG (2009). Epidermal silicon in sugarcane: Cultivar differences and role in resistance to sugarcane borer *Eldana saccharina*. *Environ Exp Bot*, 66: 54–60
- Kindt F, Joosten NN, Peters D, et al (2003). Characterisation of the feeding behaviour of western flower thrips in terms of electrical penetration graph (EPG) waveforms. *J Insect Physiol*, 49: 183–191
- Kvedaras OL, Keeping MG (2007). Silicon impedes stalk penetration by the borer *Eldana saccharina* in sugarcane. *Entomol Exp Appl*, 125: 103–110
- Laing MD, Gatarayiha MC, Adandonon A (2006). Silicon use for pest control in agriculture: a review. *Proc S Afr Sug Technol Ass*, 80: 278–286
- Lang Y, Han Y, Li P, et al (2017b). Silicon amendment to rice plants impairs sucking behaviors and population growth in the phloem feeder *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae). *Sci Rep*, 7: 1101
- Lang Y, Han YQ, Li P, et al (2017a). Silicon amendment is involved in the induction of plant defense responses to a phloem feeder. *Sci Rep*, 7: 4232
- Liu J, Zhu J, Zhang P, et al (2017). Silicon supplementation alters the composition of herbivore induced plant volatiles and enhances attraction of parasitoids to infested rice plants. *Front Plant Sci*, 8: 1265
- Liu M, Cai KZ, Chen YT, et al (2014). Proteomic analysis of silicon-mediated resistance to *Magnaporthe oryzae* in rice (*Oryza sativa* L.). *Eur J Plant Pathol*, 139: 579–592
- Ma JF, Yamaji N (2008). Functions and transport of silicon in plants. *Cell Mol Life Sci*, 65: 3049–3057
- Ma JF, Tamai K, Yamaji N, et al (2006b). A silicon transporter in rice. *Nature*, 440: 688–691
- Ma JF, Yamaji N (2006a). Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends Plant Sci*, 11: 392–397
- Ma JF, Yamaji N, Mitani M, et al (2007). An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, 448: 209–212
- Ma JF, Yamaji N, Mitani-Ueno N (2011). Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Jpn Acad Ser B*, 87: 377–385
- Marafon AC, Endres L (2013). Silicon: fertilization and nutrition in higher plants. *Amer-Eurasian J Agric Environ Sci*, 56: 380–388
- Massey FP, Hartley SE (2009). Physical defences wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. *J AniEcol*, 78: 281–291
- Mitani N, Chiba Y, Yamaji N, et al (2009a). Identification and characterization of maize and barley Lsi2-like silicon efflux transporters reveals a distinct silicon uptake system

- from that in rice. *Plant Cell*, 21: 2133–2142
- Mitani N, Ma JF, Iwashita T (2005a). Identification of the silicon form in xylem sap of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol*, 46: 279–283
- Mitani N, Yamaji N, Ago Y, et al (2011). Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation. *Plant J*, 66: 231–240
- Mitani N, Yamaji N, Ma JF (2009b). Identification of maize silicon influx transporters. *Plant Cell Physiol*, 50: 5–12
- Montpetit J, Vivancos J, Mitani-Ueno N, et al (2012). Cloning, functional characterization and heterologous expression of TaLsi1, a wheat silicon transporter gene. *Plant Mol Biol*, 79: 35–46
- Moran PJ, Thompson GA (2001). Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. *Plant Physiol*, 125: 1074–1085
- Oudenhove VL, Mailleret L, Fauvergue X (2017). Infochemical use and dietary specialization in parasitoids: A meta-analysis. *Ecol Evol*, 7: 4804–4811
- Polanco LR, Rodrigues FA, Nascimento KJT, et al (2014). Photosynthetic gas exchange and antioxidative system in common bean plants infected by *Colletotrichum lindemuthianum* and supplied with silicon. *Trop Plant Pathol*, 39: 35–42
- Ranger CM, Singh AP, Frantz JM, et al (2009). Influence of silicon on resistance of *Zinnia elegans* to *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environ Entomol*, 38: 129–136
- Ratcliffe S, Jugdaohsingh R, Vivancos J, et al (2017). Identification of a mammalian silicon transporter. *AJP Cell Physiol*, 312: 550–561
- Rémus-Borel W, Menzies JG, Bélanger RR (2005). Silicon induces antifungal compounds in powdery mildew-infected wheat. *Physiol. Mol Plant Pathol*, 66: 108–115
- Reynolds OL, Keeping MG, Meyer JH (2009). Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects: a review. *Ann Appl Biol*, 155: 171–186
- Rodrigues FA, Resende S, Dallagnol LJ, et al (2015). Silicon potentiates host defense mechanisms against infection by plant pathogens. *See Ref*, 133: 109–138
- Santos DM, Junqueira AR, de Sá VM, et al (2015). Effect of silicon on the morphology of the midgut and mandible of tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) larvae. *Invertebr Surv*, 12: 158–165
- Seebold KW, Kucharek TA, Datnoff LE, et al (2001). The influence of silicon on components of resistance to blast in susceptible, partially resistance, and resistant cultivars of rice. *Phytopathology*, 91: 63–69
- Shetty R, Fretté X, Jensen B, et al (2011). Silicon-induced changes in antifungal phenolic acids, flavonoids, and key phenylpropanoid pathway genes during the interaction between miniature roses and the biotrophic pathogen *Podosphaera pannosa*. *Plant Physiol*, 157: 2194–2205
- Sidhu JK, Stout MJ, Blouin DC, et al (2013). Effect of silicon soil amendment on performance of sugarcane borer, *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) on rice. *Bull Entomol Res*, 103: 656–664
- Song A, Xue GF, Cui PY, et al (2016). The role of silicon in enhancing resistance to bacterial blight of hydroponic- and soil-cultured rice. *Sci Rep*, 6: 24640
- Sousa RS, Rodrigues FA, Schurt DA, et al (2013). Cytological aspects of the infection process of *Pyricularia oryzae* on leaves of wheat plants supplied with silicon. *Trop Plant Pathol*, 38: 472–477
- Tatagiba SD, DaMatta FM, Rodrigues FA (2016). Silicon partially preserves the photosynthetic performance of rice plants infected by *Monographella albescens*. *Ann Appl Biol*, 168: 111–121
- Tubana BS, Heckman JR (2015). *Silicon in Soils and Plants*. Berlin: Springer International Publishing, 7–51
- Van Bockhaven J, Steppe K, Bauweraerts I, et al (2015). Primary metabolism plays a central role in moulding silicon-inducible brown spot resistance in rice. *Mol Plant Pathol*, 16: 811–824
- Vivancos J, Labbe C, Menzies JG, et al (2015). Silicon-mediated resistance of *Arabidopsis* against powdery mildew involves mechanisms other than the salicylic acid (SA)-dependent defence pathway. *Mol Plant Pathol*, 16: 572–582
- Whan JA, Dann EK, Aitken EAB (2016). Effects of silicon treatment and inoculation with *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* on cellular defences in root tissues of two cotton cultivars. *Ann Bot*, 118: 219–226
- Yamaji N, Ma JF (2007). Spatial distribution and temporal variation of the rice silicon transporter Lsi1. *Plant Physiol*, 143: 1306–1313
- Yamaji N, Ma JF (2011). Further characterization of a rice Si efflux transporter, Lsi2. *Soil Sci Plant Nutr*, 57: 259–264
- Yamaji N, Mitatni N, Ma JF (2008). A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *Plant Cell*, 20: 1381–1389
- Zargar SM, Mahajan R, Bhat JA, et al (2019). Role of silicon in plant stress tolerance: opportunities to achieve a sustainable cropping system. *3 Biotech*, 9: 73