

综述 Reviews

黄瓜中硅的生理功能及转运机制研究进展

范培培, 朱祝军, 于超, 王华森*

浙江农林大学农业与食品科学学院, 生物种业研究中心, 浙江省农产品品质改良技术研究重点实验室, 杭州311300

摘要: 硅是植物体的重要组成部分, 尽管硅尚未被列为植物生长的必需元素, 但它在促进植物生长发育、提高作物对非生物逆境(干旱、盐分和重金属等)和生物逆境(病虫害)抗性等方面都具有重要作用。硅不仅能改善植株对矿质营养的吸收, 提高作物产量和品质, 而且能沉积在叶片及叶鞘表皮细胞, 形成硅化细胞和角质双硅层结构, 增强寄主植物细胞壁的机械强度和稳固性, 从而增强植物对真菌侵入和扩展的抵御能力, 提高植物对金属离子毒害的抗性、缓解盐胁迫、增强抗高温和抗紫外线辐射等。本文在植物硅素营养和转运机制研究的基础上, 对硅素营养在黄瓜中生长发育、抗逆和吸收转运机制等方面的效应做了相关综述, 并展望了黄瓜中硅研究的未来发展。

关键字: 黄瓜; 硅; 生理功能; 转运机制

Progress in Research of Physiological Function and Transport Mechanisms of Silicon in Cucumber

FAN Pei-Pei, ZHU Zhu-Jun, YU Chao, WANG Hua-Seng*

The Key Laboratory for Quality Improvement of Agricultural Products of Zhejiang Province, Biological Seed Industry Research Center, School of Agriculture and Food Sciences, Zhejiang Agriculture & Forestry University, Hangzhou 311300, China

Abstract: Silicon is an important part of the plant. Although it has not yet been listed as an essential element for plant growth and development, its beneficial role in promoting crop resistance to abiotic stresses (drought, salinity and heavy metals, etc.), biotic stresses (pests and diseases) and other aspects has been proved. Silicon can not only improve the absorption of mineral nutrients for plants to increase crop yield and quality, but also can be deposited in the epidermal cells of leaves and leaf sheath, by forming silica cells and double silicon layer structure to increase the mechanical strength and stability of the host plant cell wall, thus enhance the capability of defence against fungal invasion and expansion, metal ion toxicity, salinity, chilling and UV radiation. Based on the study of silicon nutrition and its transport mechanism in higher plant, this paper reviews the effect of silicon for cucumber growth and development, resistance and its uptake and transport mechanism. And we prospect the future of silicon study in cucumber.

Key words: cucumber; silicon; physiological functions; transport mechanism

硅是地壳中和土壤中含量仅次于氧的第二大富集元素, 是动物、硅藻属和木贼纲植物生长发育所必需的营养元素(Miwa等2009)。在植物生长的土壤环境中, 硅是含量最丰富的矿质元素, 绝大多数植物组织中都含有硅(侯彦林等2005)。虽然对大多数植物来说, 硅不是必需元素, 但近几年来大量研究发现, 硅对作物生长发育、抗病抗逆、产量及品质形成等多方面都有重要促进作用。硅含量越高, 对促进植物生长发育和提高植物抗逆性方面的作用越明显(Ma等2001)。Ma和Yamaji (2008)研究表明, 硅能增强植物对外界生物和非生物因子胁迫的抗逆能力, 这种有利影响在胁迫条

件下表现尤为突出, 而在非逆境条件下通常不显现, 但在非逆境条件下硅缺乏可导致植物出现多种缺陷或畸形, 因此, 硅是高等植物生长所“准-必需(quasi-essential)”的(Ma等2007)。

黄瓜(*Cucumis sativus*)原产于温暖湿润的喜马拉雅山南麓热带雨林及印度北部地区, 是富硅植

收稿 2013-09-13 修定 2013-12-09

资助 国家自然科学基金(31101554)、浙江省自然科学基金(LQ12C15002)、2012年浙江省“三农六方”农业科技协作计划项目(113-2045210160)、浙江省公益性行业科研项目(2012C22019)和2012年浙江农林大学农业与食品科学学院创新训练计划项目(20120101、20120102和20120103)。

* 通讯作者(E-mail: whsych66@163.com; Tel: 0571-63741277)。

物之一(Liang等2005), 现栽培遍布世界各地, 在蔬菜生产和市场供应上占有重要地位。硅在黄瓜生长发育中具有重要作用, 能够增强黄瓜对霜霉病和白粉病的抗性(Yu等2011; Samuels等1991), 提高黄瓜的耐盐性(Zhu等2004), 并对黄瓜产量和品质的形成具有重要的促进作用。尽管硅在黄瓜生理功能方面的研究已经较为深入, 但硅在黄瓜内的吸收转运、分配以及积累的分子机理尚不清楚。本文就国内外近年来有关黄瓜中硅的生理功能、吸收转运机制研究做了相关综述, 并展望了黄瓜中硅研究的未来发展。

1 硅对黄瓜品质和产量的影响

1.1 硅对黄瓜产量的影响

施用硅肥能够增强水稻(*Oryza sativa*)的抗病能力, 减少叶和茎的机械损伤, 从而使其产量得以增加(Kim等2002; Seebold等2000), 同样硅肥对于黄瓜的生长发育也有一定的促进作用, 但其效用与黄瓜品种、硅肥种类、环境状况、土壤条件、栽培方法等因素有关, 施硅肥一般能增产25%~29%。关于施硅提高黄瓜产量的机理和途径, 主要存在以下几个观点: (1)硅肥可以通过提高种子活力和种子萌发率来提高黄瓜产量, 但土壤有效硅含量应在55.1~202.8 mg·kg⁻¹范围内(李清芳和马成仓2002; 孙涌栋等2009); (2)硅肥在幼苗生长过程中可以增强其光合强度, 提高其根系活力和硝酸还原酶活力, 减弱蒸腾强度, 提高叶片含水量(李清芳和马成仓2002); (3)硅肥可以通过提高黄瓜叶片的叶绿素相对含量提高光合速率, 继而提高黄瓜产量; (4)硅肥不仅可以使黄瓜的茎粗、株高、秧节数、叶面积增加, 而且可以提高茎蔓的抗折能力, 从而达到提高产量的目的(李卫等2012); (5)硅肥能减少黄瓜的病虫害, 使植物生长状态得以改善(徐呈祥等2004)。由此可见, 硅对于黄瓜无论是外观形态还是内在物质都起到了十分有利的作用, 在黄瓜增产这一方面具有显而易见的效果。

1.2 硅对黄瓜品质的影响

黄瓜的风味品质和营养品质取决于多方面的因素, 糖、维生素C、有机酸等非挥发性物质和醛类、酚类等黄瓜自身含有的挥发性芳香物质都对黄瓜品质存在影响, 其中可溶性糖含量对黄瓜的风味品质和营养品质的影响较大(刘春香2005)。

在黄瓜的保护地栽培过程中大量的施用氮肥, 以至于造成磷、钾、硅、钙等营养元素之间的失衡, 黄瓜糖含量降低, 这可能是黄瓜品质降低的原因之一(李丽春2011)。在土壤施用硅肥后, 可以抑制黄瓜对氮的吸收, 积累糖分, 从而改善黄瓜品质; 而且施用硅肥后果形整齐度、单果质量得到提高(陈翕兰等2003), 可溶性糖、粗蛋白、维生素的含量也有不同程度的提高(张建玲等2006), 这些变化不仅都能使黄瓜的风味口感得以改善, 而且营养价值和商品价值也得到了提升。

2 硅对黄瓜生物胁迫响应的影响

硅能够提高高等植物抗病性的研究已经有许多报道, 如硅对水稻稻瘟病(Rodrigues等2004)、香蕉(*Musa paradisiaca*)根腐病(Vermeire等2011)、番茄(*Solanum lycopersicum*)青枯病(Ghareeb等2011)等真菌性病害都有一定的抗性(Fauteux等2005)。硅对黄瓜的疫霉病(Khoshgofarmanesh等2012)、白粉病等病害也有一定的抑制作用, 其主要是通过增强结构抗性, 同时通过参与调节多种代谢以及相关酶活性来增强生理生化抗性, 从而提高黄瓜对病害的耐受能力。硅增强黄瓜抗病性的作用机理有两种观点: 一种观点认为硅沉积在乳突体、表皮层或受真菌侵染部位、伤口处并具有天然“机械或物理屏障”的作用, 增加了植物细胞壁的机械强度, 即物理机械途径(Datnoff等2001; Cai等2009)。通过电镜扫描显示, 硅肥对黄瓜霜霉病具有较好的抑制作用。主要是因为硅聚集在细胞间隙和气孔部位, 且硅浓度越高, 聚集度越高, 抗病性越好。另一种观点认为硅的作用是一种系统性作用, 硅在寄主和病原菌的相互作用中能诱发植物产生一系列针对病原菌的抗性反应, 即生理生化途径(Mohaghegh等2011)。早在1991年, Menzies等就研究发现加硅能显著减少黄瓜叶片上白粉病斑的数目、面积及分生孢子萌发数, 但当时对硅的特性及其在植物中的作用方式尚不明确。近年来, 大量研究表明, 在接种白粉菌的黄瓜植株中, 土壤基施中性硅酸钠和在黄瓜生长期叶面喷施水溶性多效硅肥对抗坏血酸过氧化物酶(AsA-POD)、脱氢抗坏血酸还原酶(DR)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、多酚氧化酶(PPO)的活性和酚类物质含量明显提高, 从而增强黄瓜对白粉病菌的抗性(魏

国强等2004)。加入可溶性硅可显著快速提高感染过腐霉菌(*Pythium spp.*)的黄瓜根系中几丁质酶、过氧化物酶和多酚氧化酶的活性, 并且减轻黄瓜受真菌的危害(Menzies等1991; Cherif等1994)。黄瓜接种霜霉病菌后, 在营养液中加入不同浓度硅, 过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、 β -1,3葡聚糖酶(β -1,3-glucanase)、超氧化物歧化酶(SOD) 5种抗霜霉病相关酶活性变化明显且差异达显著水平, 黄瓜霜霉病病情指数降低, 防治效果明显, 且营养液中硅浓度与黄瓜叶片内硅元素含量呈正相关(余晔等2010)。这些证据显示硅可能是通过参与代谢作用, 诱导植株获得系统抗病性。但也有研究表明, 施硅处理对接种炭疽菌后的黄瓜叶片PAL和PPO活性没有显著影响, 对炭疽病效果也不显著(孙万春等2002)。由此可见, 硅对不同作物、不同真菌引起病害的抗病效果和机理可能各不相同, 要完全弄清其抗病机理有待于进一步研究(魏国强等2004)。

3 硅对黄瓜非生物胁迫响应的影响

黄瓜是我国最重要的设施蔬菜作物之一, 但黄瓜设施栽培过程中, 由于化学肥料施用不当及土壤盐分积累引起的土壤次生盐渍化现象严重, 对黄瓜的产量和品质造成严重影响。当土壤中NaCl浓度高于 $25 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时就会对植株幼苗生长产生抑制作用, 在盐胁迫下, 黄瓜幼苗根系活力呈现先升高后下降的趋势, 叶绿素含量呈现下降趋势(张润花等2006), 硅能提高小麦的耐盐胁迫能力(Ahmad等1992), 适当浓度的外源硅对增强黄瓜种子萌芽期及幼苗期的抗盐性有一定的作用, 可以提高盐胁迫下黄瓜种子的发芽率、发芽指数和活力指数, 提高盐胁迫下黄瓜种子萌芽期胚乳淀粉酶、蛋白酶活力, 有利于幼苗的生长(侯玉慧等2007)。外源硅缓解盐胁迫对黄瓜幼苗生长的抑制作用主要是通过有效调节黄瓜根系对 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 K^+ 的吸收以及向地上部的转运过程。适量的硅能够降低黄瓜从介质中吸收 Na^+ 量, 并减少其向地上部的运输, 增加植株对 K^+ 、 Ca^{2+} 的吸收和转运量, 有效缓解了 Na^+ 对黄瓜植株造成的盐胁迫伤害, 保证黄瓜幼苗的正常生长(韩晓日等2006), 外源硅还可以降低黄瓜叶片中丙二醛(MDA)含量, 减轻黄瓜叶片的膜脂过氧化程度, 降低叶片的电解质渗

透率, 使黄瓜幼苗叶片保护酶(SOD、POD和PPO)活性显著升高, 而吲哚乙酸(IAA)氧化酶活性显著下降。加硅也能使黄瓜叶片中的脯氨酸含量得到明显降低, 而绿原酸的含量则明显增加。Senadheera (2009)报道了在水稻中硅的积累会影响与阳离子运输有关的转运蛋白, 从而协调植物对 Na^+ 、 K^+ 的吸收, 以缓解盐胁迫的伤害。由此可见, 硅参与了植物体内的一系列代谢或生理活动, 从而减轻盐胁迫对黄瓜幼苗的伤害。同时, 硅还能提高盐胁迫下黄瓜植株的干物质和含水量, 以改善此环境下黄瓜植株的养分平衡。此外, 硅不仅是植物细胞结构成分和组成物质, 还可通过调节植物各种生理生化代谢过程来缓解镉(Tripathi等2012)、铅、锰(Tsugoshi 1988; Iwasaki和Matsumura 1999)等重金属的毒害作用(Neumann和Nieden 2001), 而且在紫外线过强的情况下, 施硅对植物的生长也有一定作用(Goto等2003)。

4 黄瓜对硅的吸收转运机制

硅能影响高等植物的生长发育, 然而在不同物种间甚至同一物种的不同品种间, 对硅的吸收和积累效率差异显著(Ma等2007; Deren等1992), 这种差异主要是由于不同植物根系对硅吸收能力的差异引起的(Ma等2001)。如: 禾本科和莎草科植物能够对硅高效积累, 而其他被子植物相对较差(Epstein 1999); 粳稻比籼稻吸收硅的能力更强等。Hildebrand等(1993)在硅藻属植物(*Cylindrotheca fusiformis*)中鉴定出一个硅转运基因家族, 但该家族成员在水稻等高等植物中并不存在相应同源序列, 将其中一个*C. fusiformis*硅转运子导入烟草中并未增强烟草对硅的吸收能力, 表明高等植物的硅吸收体系应有别于低等硅藻属植物。Mitani和Ma (2005)认为植物对硅的吸收包括从外部溶液向皮层细胞的径向运输和从皮层细胞进入木质部两个过程。Ma等(2004)证实水稻中硅的径向运输是由一个 K_m 值为 $0.15 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的转运蛋白介导的。Ma等(2006)通过对比水稻硅吸收缺陷突变株与正常水稻, 从水稻中分离到高等植物第一个硅转运相关基因——*Lsi1*, 并在《Nature》上报道, 该基因调控水稻这一典型硅积累植物的硅积累量。*Lsi1*基因属于水通道蛋白家族(Luu和Maurel 2005), 主要存在于具有凯氏带(Casparian strip)的内皮层、

外皮层远侧细胞的质膜上,其在根尖10~20 mm处表达较多,并受硅浓度的调节。*Lsi1*基因在爪蟾卵母细胞(*Xenopus oocytes*)中的表达显示它对硅的吸收转运具有特异性,它编码的蛋白只对硅的吸收转运具有作用,且负责从外部溶液中运输到根细胞中。随后Ma等(2006)又在水稻中发现了*Lsi2*和*Lsi6*两个硅转运基因,其中*Lsi2*基因在根中特异性表达,在根成熟部位表达量高,但在根尖(0~10 mm)表达量非常低,这个基因编码的蛋白和*Lsi1*一样,在外皮层和内皮层的细胞质膜上,但与*Lsi1*在细胞的远端不同,*Lsi2*在同一细胞的近端(Ma等2006)。Ma等(2007)研究表明,*Lsi2*在爪蟾卵母细胞中的表达并没有向内吸收硅的作用,而是导致已经加载硅的卵母细胞中硅的排放,这表明*Lsi2*主要是一个主动排出硅酸的转运基因,和*Lsi1*的硅吸收转运体(SIIT1)相比,*Lsi2*是将硅排出细胞的流出转运体(SIET1)。实际上,大量的硅沉积在外皮层和内皮层上(Gong等2006),SIIT1和SIET1都是硅运输到中柱(细胞)的跨细胞运输过程所需要的。水稻根中除了内皮层和外皮层以外的所有皮层细胞都因为形成了通气组织而遭到破坏,因此,SIIT1转运到外皮层细胞中的硅被SIET1通过通气组织释放到了质外体中,然后硅被SIIT1转运到内皮层细胞随后被SIET1释放到中柱(细胞),凯氏带细胞中的一对SIIT1和SIET1对硅高效率的跨细胞运输到中柱(细胞)是必需的。除了根部,水稻茎中也积累了高浓度的硅,以非定型晶体形式沉积(Prychid等2004),帮助植物克服生物、非生物胁迫。*Lsi6*就是一个与硅在茎中分布有关的基因,它是一个对硅酸有可渗透性的基因,在叶鞘、叶片和根茎中都有表达,但主要在叶鞘和叶片的木质部薄壁组织细胞中表达。Yamaji等(2008)的研究表明,*Lsi6*的抑制改变了硅从木质部汁液到叶片细胞的途径,导致茎内硅沉积的无序和流出液体中硅的加速排出,但不影响根对硅的吸收,这说明虽然*Lsi6*具有硅吸收转运的功能,但它对整个根的吸硅能力并没有很大的贡献。*Lsi6*是被作为硅的转运体分离出来,主要负责硅从木质部到叶片组织的运输。

硅在黄瓜、冬瓜和向日葵等双子叶植物中一直被认为是被动吸收(Ma等2001),而Liang等(2005)首次报道了黄瓜对硅的吸收与运输同时存

在逆浓度梯度的主动过程且受低温和代谢抑制剂的显著影响。黄瓜根的硅运输与水稻类似也包括径向运输和木质部装载两个过程(Mitani和Ma 2005),2种植物径向运输由同一个转动体(SIT1)转运, K_m 值在2种植物中相同,但 V_{max} 的比较为水稻>黄瓜,说明根细胞膜处硅运载体密度在不同物种中有差别。但黄瓜体内是否存在*Lsi1*和*Lsi2*仍有待研究。木质部装载过程中,发现水稻木质部汁液中硅浓度分别是黄瓜、番茄的20倍和100倍(Ma和Yamaji 2006)。与水稻相比,黄瓜、番茄木质部汁液中硅浓度较外界溶液低。酶促动力学分析显示,在水稻中木质部装载由运载体SIT2介导,而在黄瓜、番茄中是被动扩散。因此水稻中高的硅含量是由于径向运输的运载体SIT1的增多和具有特有的用于木质部装载的转运体SIT2 (Mitani和Ma 2005; Mitani等2011)。Liang等(2005)发现黄瓜硅吸收中被代谢抑制剂、低温强烈抑制,认为黄瓜的硅吸收和木质部装载为主动运输,与外界硅浓度无关。但Ma等(2001)的试验中黄瓜木质部中硅浓度较外界溶液低,说明黄瓜木质部中装载是一个被动的扩散机制。Liang等(2005)认为结果差别可能来自采集木质部汁液方法不同,以及处理方法差别和品种差异。因此,硅吸收运输的研究仍处于基础阶段,对不少问题如对黄瓜、水稻的硅吸收方式研究存在分歧。

5 黄瓜中硅的研究展望

硅肥对于黄瓜在逆境胁迫下的调节机制可概括为两种,一种是物理效应,硅肥可使植物形成硅化细胞和角质双硅层结构,增强植物的物理抗性;另一种是生化效应,硅参与调节黄瓜生长的一系列生理生化活动,增强逆境环境下相关保护酶的活性并能够合成分泌一些抵制病原物入侵的次生代谢产物。尽管土壤中存在大量的硅,但是植物能够很好的吸收才是关键。随着对硅研究的深入和进展,利用基因工程和分子生物学技术探讨硅等矿质元素的作用规律的工作已逐渐开展。但硅吸收、转运的分子生物学研究仍处于基础阶段,对不少问题如对黄瓜、水稻的硅吸收方式研究存在分歧,因此,我们不但要大力推广施用硅肥的技术,同时还要不断研究植物吸硅机制,从根本上解决问题,使硅肥得到充分利用。

参考文献

- 陈翕兰, 夏圣益, 黄胜海, 王岐山(2003). 根外喷施水溶硅肥对蔬菜的影响. 蔬菜, (1): 26~29
- 韩晓日, 候玉慧, 姜琳琳, 战秀梅, 王玲莉(2006). 硅对盐胁迫下黄瓜幼苗生长和矿质元素吸收的影响. 土壤通报, 37 (6): 1161~1165
- 侯彦林, 郭伟, 朱永官(2005). 非生物胁迫下硅素营养对植物的作用及其机理. 土壤通报, 36 (3): 426~429
- 侯玉慧, 韩晓日, 杨家佳, 王晶(2007). 硅对盐胁迫下黄瓜种子萌发及幼苗生长的影响. 中国生态农业学报, 15 (6): 206~207
- 李丽春(2011). 硅钙肥在黄瓜上的应用试验初探. 农业科技通讯, (6): 103~104
- 李清芳, 马成仓(2002). 土壤有效硅对黄瓜种子萌发和幼苗生长代谢的影响. 园艺学报, 29 (5): 433~437
- 李卫, 徐福利, 于钦民, 孙富强(2012). 施用硅钙钾肥对日光温室黄瓜生长与产量的影响. 北方园艺, (6): 41~43
- 刘春香, 何启伟, 孟静静(2005). 黄瓜感观检验与主要芳香物质、可溶性糖的相关关系. 中国蔬菜, (1): 8~10
- 孙万春, 梁永超, 杨艳芳(2002). 硅和接种黄瓜炭疽菌对黄瓜过氧化物酶活性的影响及其与抗病性的关系. 中国农业科学, 35 (12): 1560~1564
- 孙涌栋, 周建, 罗未蓉(2009). 硅对黄瓜种子萌发特性的影响. 广东农业科学, (9): 50~52
- 魏国强, 朱祝军, 钱琼秋, 李娟(2004). 硅对黄瓜白粉病抗性的影响及其生理机制. 植物营养与肥料学报, 10 (2): 202~205
- 徐呈祥, 刘兆普, 刘友良(2004). 硅在植物中的生理功能. 植物生理学报, 40 (6): 753~757
- 余晖, 杜金萍, 杜相革(2010). 硅对黄瓜霜霉病抑制效果和抗性相关酶活性的影响. 植物保护学报, 37 (1): 37~41
- 张建玲, 刘建英, 赵宏儒(2006). 硅在蔬菜上的肥效研究初探. 内蒙古农业科技, (6): 51~53
- 张润花, 郭世荣, 李娟(2006). 盐胁迫对黄瓜根系活力、叶绿素含量的影响. 长江蔬菜, (2): 47~49
- Ahmad R, Zaheer SH, Ismail S (1992). Role of silicon in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Sci, 85: 43~50
- Cai KZ, Gao D, Chen JN, Luo SM (2009). Probing the mechanisms of silicon-mediated pathogen resistance. Plant Signal Behav, 4 (1): 1~3
- Cherif M, Asselin A, Belanger RR (1994). Defense responses induced by soluble silicon in cucumber roots infected by *Pythium* spp. Phytopathology, 4: 236~242
- Datnoff LE, Snyder GH, Korndörfer GH (2001). Silicon in Agriculture. Amsterdam: Elsevier Science Publishing, 8: 17~39
- Deren CW, Datnoff LE, Snyder GN (1992). Variable silicon content of rice cultivars grown on everglades histosols. J Plant Nutr, 15: 2363~2368
- Epstein E (1999). Silicon. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 50: 641~664
- Fauteux F, Rémus-Borel W, Menzies JG, Bélanger RR (2005). Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. FEMS Microbiol Lett, 249: 1~6
- Gharaeb H, Bozsó Z, Ott PG, Wydra K (2011). Silicon and *Ralstonia solanacearum* modulate expression stability of housekeeping genes in tomato. Physiol Mol Plant Pathol, 75: 176~179
- Gong HJ, Randall DP, Flowers TJ (2006). Silicon deposition in the root reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reducing bypass flow. Plant Cell Environ, 29: 1970~1979
- Goto M, Ehara H, Karita S, Takabe K, Ogawa N, Yamada Y, Ogawa S, Yahaya MS, Morita O (2003). Protective effect of silicon on phenolic biosynthesis and ultraviolet spectral stress in rice crop. Plant Sci, 164: 349~356
- Hildebrand M, Higgins DR, Busser K, Volcani BE (1993). Silicon-responsive cDNA clones isolated from the marine diatom *Cylindrotheca fusiformis*. Gene, 132: 213~218
- Iwasaki K, Matsumura A (1999). Effect of silicon on alleviation of manganese toxicity in pumpkin (*Cucurbita moschata* Duch cv. Shintosa). Soil Sci Plant Nutr, 45 (4): 909~920
- Khoshgofartmanesh AH, Mohaghegh P, Sharifnabi B, Shirvani M, Khalili B (2012). Silicon nutrition and *Phytophthora drechsleri* infection effects on growth and mineral nutrients concentration, uptake, and relative translocation in hydroponic-grown cucumber. J Plant Nutr, 35: 1168~1179
- Kim SG, Kim KW, Park EW, Choi D (2002). Silicon-induced cell wall fortification of rice leaves: a possible cellular mechanism of enhanced host resistance to blast. Genet Resist, 10: 1095~1102
- Liang YC, Si J, Römheld V (2005). Silicon uptake and transport is an active process in *Cucumis sativus*. New Phytol, 167: 797~804
- Luu DT, Maurel C (2005). Aquaporins in a challenging environment: molecular gears for adjusting plant water status. Plant Cell Environ, 28: 85~96
- Ma JF, Goto S, Tamai K, Ichii M (2001). Role of root hairs and lateral roots in silicon uptake by rice. Plant Physiol, 127 (4): 1773~1780
- Ma JF, Mitani N, Nagao S, Konishi S, Tamai K, Iwashita T, Yano M (2004). Characterization of the silicon uptake system and molecular mapping of the silicon transporter gene in rice. Plant Physiol, 136: 3284~3289
- Ma JF, Tamai K, Yamaji N, Mitani N, Konishi S, Katsuhara M, Ishiguro M, Murata Y, Yano M (2006). A silicon transporter in rice. Nature, 440: 688~691
- Ma JF, Yamaji N (2006). Silicon uptake and accumulation in higher plants. Trends Plant Sci, 11: 392~397
- Ma JF, Yamaji N (2008). Functions and transport of silicon in plants. Cell Mol Life Sci, 65: 3049~3057
- Ma JF, Yamaji N, Mitani N, Tamai K, Konishi S, Fujiwara T, Katsuhara M, Yano M (2007). An efflux transporter of silicon in rice. Nature, 448: 209~212
- Menzies JG, Ehret DL, Glass ADM, Helmer T, Koch C, Seywerd F (1991). Effects of soluble silicon on the parasitic fitness of *Spherotheca fuliginea* on *Cucumis sativus*. Phytopathology, 81: 84~88
- Mitani N, Ma JF (2005). Uptake system of silicon in different plant species. J Exp Bot, 56 (414): 1255~1261
- Mitani N, Yamaji N, Ago Y, Iwasaki K, Ma JF (2011). Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation. Plant J, 66: 231~240
- Miwa K, Kamiya T, Fujiwara T (2009). Homeostasis of the structurally important micronutrients, B and Si. Curr Opin Plant

- Biol, 12: 307~311
- Mohaghegh P, Khoshgoftarmanesh AH, Shirvani M, Sharifnabi B, Nili N (2011). Effect of silicon nutrition on oxidative stress induced by *Phytophthora melonis* infection in cucumber. *Plant Dis*, 95: 455~460
- Neumann D, Nieden UZ (2001). Silicon and heavy metal tolerance of higher plants. *Phytochemistry*, 56: 685~692
- Prychid CJ, Rudall PJ, Gregory M (2004). Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. *Bot Rev*, 69: 377~440
- Rodrigues FÁ, McNally DJ, Datnoff LE, Jones JB, Labbé C, Benhamou N, Menzies JG, Bélanger RR (2004). Silicon enhances the accumulation of diterpenoid phytoalexins in rice: A potential mechanism for blast resistance. *Biochem Cell Biol*, 94: 177~183
- Samuels AL, Glass ADM, Ehret DL, Menzies JG (1991). Distribution of silicon in cucumber leaves during infection by powdery mildew fungus (*Sphaerotheca fuliginea*). *Can J Bot*, 69: 140~146
- Seebold KW, Datnoff LE, Correa-Victoria FJ, Kucharek TA, Snyder GH (2000). Effect of silicon rate and host resistance on blast, scald, and yield of upland rice. *Plant Dis*, 84: 871~876
- Senadheera P, Singh RK, Maathuis FJM (2009). Differentially expressed membrane transporters in rice roots may contribute to cultivar dependent salt tolerance. *J Exp Bot*, 60 (9): 2553~2563
- Tripathi DK, Singh VP, Kumar D, Chauhan DK (2012). Impact of exogenous silicon addition on chromium uptake, growth, mineral elements, oxidative stress, antioxidant capacity, and leaf and root structures in rice seedlings exposed to hexavalent chromium. *Acta Physiol Plant*, 34: 279~289
- Tsugoshi H (1988). Mechanism of manganese toxicity and tolerance of plants: IV. Effect of silicon on alleviation of manganese toxicity of rice plants. *Soil Sci Plant Nutr*, 34 (1): 65~73
- Vermeire ML, Kablan L, Dorel M, Delvaux B, Risède JM, Legrève A (2011). Protective role of silicon in the banana-*Cylindrocladium spathiphylli* pathosystem. *Eur J Plant Pathol*, 131: 621~630
- Yamaji N, Mitatni N, Ma JF (2008). A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *Plant Cell*, 20: 1381~1389
- Yu Y, Schjoerring JK, Du XG (2011). Effects of silicon on the activities of defenses of defense-related enzymes in cucumber inoculated with *Pseudoperonospora cubensis*. *J Plant Nutr*, 34: 243~257
- Zhu ZJ, Wei GQ, Li J, Qian QJ, Yu JQ (2004). Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Sci*, 167 (3): 527~533