



## 植物硅转运蛋白研究进展

葛博浩, 耿新, 刘艳晶, 刘倩茹, 卢存福

引用本文:

葛博浩,耿新,刘艳晶,刘倩茹,卢存福. 植物硅转运蛋白研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(4): 562–570.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4799>

---

## 您可能感兴趣的其他文章

### Articles you may be interested in

#### PPR蛋白在植物生长发育中的作用

Roles of PPR Proteins in Plant Growth and Development

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 225–234 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3956>

#### 植物营养体胎生研究进展

Research Progress of Vegetative Vivipary in Plants

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 209–216 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4124>

#### 硅对低温胁迫后檀香紫檀苗木生长和光合生理的影响

Effects of Silicon on Growth and Photosynthetic Physiology of Red Sandalwood Seedlings after Cold Stress

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 139–148 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3987>

#### 链霉菌的功能及其在农业上的应用

Function of Streptomyces and Their Application in Agriculture

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 580–590 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4095>

#### 附生植物生理生态适应性研究进展

Advance in Researches on Eco-physiological Adaptability of Epiphytes

热带亚热带植物学报. 2018, 26(1): 92–106 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3752>

向下翻页，浏览PDF全文

# 植物硅转运蛋白研究进展

葛博浩<sup>1</sup>, 耿新<sup>2</sup>, 刘艳晶<sup>1</sup>, 刘倩茹<sup>1</sup>, 卢存福<sup>1\*</sup>

(1. 北京林业大学生物科学与技术学院, 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083; 2. 中国农业大学生物学院, 北京 100193)

**摘要:** 硅作为一种非金属元素, 不仅在植物的生长发育过程中发挥重要的功能, 同时在植物抵御生物和非生物胁迫中也发挥着重要的作用。研究表明硅的吸收与转运由硅转运蛋白参与完成, 根据对硅酸的转运特性主要分为硅内流转运蛋白和硅外流转运蛋白。该文对已鉴定出的硅转运蛋白的结构特点、功能、调控方式进行了总结, 对植物吸收与转运硅的过程进行了系统性解析, 提出了存在的问题, 并对未来的研究方向进行了展望。

**关键词:** 硅; 硅转运蛋白; 硅吸收转运机制

doi: 10.11926/jtsb.4799

## Research Advances on Silicon Transporters in Plants

GE Bohao<sup>1</sup>, GENG Xin<sup>2</sup>, LIU Yanjing<sup>1</sup>, LIU Qianru<sup>1</sup>, LU Cunfu<sup>1\*</sup>

(1. College of Biological Sciences and Biotechnology, State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

**Abstract:** Silicon, as a non-metallic element, not only plays an important role in plant growth and development, but also involves in biotic and abiotic resistance. Silicon transporters are directly responsible for the absorption and transportation of silicon, which could be mainly classified into silicon influx transporters and silicon efflux transporters according to their transport properties. In this review, the structural characteristics, functions, and regulatory modes of the reported silicon transporters are summarized, the process of silicon uptake and transport in plants are described, the existing problems are put forward, and the future research directions is also prospected.

**Key words:** Silicon; Silicon transporter; Silicon uptake and transport mechanism

硅(Si)作为土壤中较为丰富的非金属元素, 在 pH<9.0 的土壤中主要以单硅酸[Si(OH)<sub>4</sub>]的形式被植物的根系吸收<sup>[1-2]</sup>。虽然 Si 一直未被列为植物的必须元素, 但其在植物生长发育过程中发挥的作用引起了科研工作者的关注。已有研究表明施加 Si 肥能够促进植物的生长和增强光合作用, 从而提高作物的产量和品质<sup>[3-4]</sup>。此外, Si 还能够提高植物对生物和非生物胁迫的耐受能力, 已有文献报道 Si 能提高植物对病原体(如真菌)、盐、干旱、高温与低温、重金属等胁迫的抗性<sup>[5-10]</sup>。

Si 在植物体中的含量约占植物干重的 0.1%~10%<sup>[11]</sup>, 基于不同植物的 Si 积累差异最初提出了 3 个 Si 吸收的生理模型: 外排、被动吸收和主动吸收<sup>[12]</sup>。Si 如何穿越根系中的特化组织并转移到地上部一直是个有趣的问题, 直到在高等植物水稻中鉴定到硅转运蛋白 Lsi1 和 Lsi2<sup>[13-15]</sup>, 才逐渐解开植物 Si 转运机制和 Si 积累差异的原因。本文主要综述了近年来高等植物硅转运蛋白的研究成果和植物对 Si 的吸收转运机制, 希望对后续植物硅转运蛋白的研究提供参考。

收稿日期: 2023-04-21 接受日期: 2023-06-15

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0600101); 北京林业大学优秀研究生导师团队建设基金项目(YJSY-DSTD2022005)资助

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (Grant No. 2018 YFD0600101), and the Project for Outstanding Postgraduate Mentoring Team Building in Beijing Forestry University (Grant No. YJSY- DSTD2022005).

作者简介: 葛博浩(1998 年生), 男, 硕士研究生, 主要从事植物细胞生物学研究。E-mail: 1020421013@qq.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lucunfu@bjfu.edu.cn

## 1 硅与植物

Si 作为一种有益元素, 在植物中表现出的正效应已经被广泛证实。根据已有的报道, 可将 Si 对植物的作用概括为植物生长发育、植物激素与相关信号通路、生物胁迫和非生物胁迫 4 个主要的方面<sup>[1,16-23]</sup>。Si 在植物生长发育过程中的作用: (1) 改善各种养分的吸收, 提高 N、P、K 等元素的吸收, 抑制 Cl<sup>-</sup> 的吸收; (2) 提高植物的光合作用; (3) 提高作物的产量与品质。Si 在植物激素与相关信号通路中的作用, 如 SA 信号通路、JA 信号通路、ET 信号通路、ROS 信号通路、NO 信号通路。Si 在生物胁迫中的作用: (1) 抗真菌造成的病害, 如雀斑病、锈病、白粉病等; (2) 抗虫害, 如蛀虫、大螟、根结线虫等。Si 在非生物胁迫中的作用: (1) 减轻有毒元素的毒害, 如减轻 Al、Cd、Pb 等重金属元素以及 As 和 B 等非金属元素的毒害; (2) 提高植物的抗盐胁迫能力; (3) 提高植物的干旱胁迫能力; (4) 减轻 UV 辐射的伤害; (5) 提高植物应对温度胁迫的能力。

不同物种间 Si 含量存在差异, Si 含量占植物干重的 0.1%~10%。同种植物不同器官中 Si 含量也存在明显的差异, 通常地上部>根系<sup>[24]</sup>。随着研究的深入, 转运蛋白在 Si 的吸收转运过程中发挥重要作用, 硅转运蛋白的分布、数量和功能影响植物 Si 的积累<sup>[25]</sup>。

## 2 植物硅转运蛋白

最早在硅藻中发现具有 Si 吸收转运功能的蛋白 SIT<sup>[26]</sup>, 这类蛋白具有 10 个跨膜结构域, 有 2 个保守的 Gly-Arg-Gln 模体分布在跨膜结构域 2 和 3、7 和 8 之间<sup>[27]</sup>。然而后续的研究表明高等植物存在与硅藻不同的硅吸收转运系统, 水稻(*Oryza sativa*)中鉴定出的硅转运蛋白 OsLsi1 和 OsLsi2 为后续的研究提供了参考, 已经在多种植物中鉴定出硅转运蛋白<sup>[25]</sup>。根据硅转运蛋白对 Si 的转运功能主要分为 2 类, 一类是硅内流转运蛋白, 另一类是硅外流转运蛋白。下面将从硅转运蛋白的分子特征、分布特征和表达调控机制 3 个方面进行综述。

### 2.1 硅转运蛋白的分子特征

#### 2.1.1 硅内流转运蛋白的分子特征

硅内流转运蛋白均属于 NOD26 膜内在蛋白

(nodulin-26-like intrinsic proteins, NIPs)家族的成员, 这是一类由 5 个环(LoopA~LoopE)连接的 6 次跨膜蛋白, 在 Loop B 和 LoopE 上分别存在 1 个 Asn-Pro-Ala(NPA)模体, 在 2 个 NPA 模体之间存在数量恒定的 108 个氨基酸<sup>[28]</sup>。

目前在水稻(OsLsi1、OsLsi6)<sup>[13,29]</sup>、大麦(*Hordeum vulgare*, HvLsi1 和 HvLsi6)<sup>[30-31]</sup>、玉米(*Zea mays*, ZmLsi1 和 ZmLsi6)<sup>[32]</sup>、小麦(*Triticum aestivum*, TaLsi1)<sup>[33]</sup>、黑麦草(*Lolium perenne*, LpLsi1)<sup>[34]</sup>、毛竹(*Phyllostachys edulis*, PhLsi1、PeLsi1-1、PeLsi1-2、PeLsi6-1 和 PeLsi6-2)<sup>[35-36]</sup>、南瓜(*Cucurbita moschata*, CmLsi1)<sup>[37]</sup>、黄瓜(*Cucumis sativus*, CsLsi1)<sup>[38]</sup>、番茄(*Lycopersicon esculentum*, SiLsi1)<sup>[39]</sup>、烟草(*Nicotiana tabacum*, NtLsi1)<sup>[40]</sup>、苹果(*Malus domestica*, MdLsi1)<sup>[41]</sup>、土豆(*Solanum tuberosum*, StLsi1)<sup>[42]</sup>、草莓(*Fragaria × ananassa*, FaLsi1)<sup>[43]</sup>、大豆(*Glycine max*, GmNIP2-1、GmNIP2-2)<sup>[44]</sup>、葡萄(*Vitis vinifera*, VvNIP2-1)<sup>[45]</sup>、甘蔗(*Saccharum officinarum*, SbLsi6)<sup>[46]</sup>、穆(*Eleusine coracana*, EcLsi1、EcLsi6)<sup>[47]</sup>中鉴定出硅内流转运蛋白, 这些硅内流转运蛋白主要分为 2 类: Lsi1 和 Lsi6, 均为同源蛋白, 依据 ar/R 选择性过滤器是由 Gly、Ser、Gly、Arg (G、S、G、R)组成被归为 NIPIII 亚族<sup>[48]</sup>。其中 *Lsi1* 基因的 CDS 序列长度为 849~894 bp, 编码 283~298 个氨基酸, *Lsi6* 基因编码 295~300 个氨基酸。Saitoh 等<sup>[49]</sup>在 2021 年成功解析了水稻 OsLsi1 的三维结构, OsLsi1 与水通道蛋白一样为四聚体结构, 但具有不同的跨膜螺旋方向, 并且由 5 个特定的氨基酸(Thr65、Gly88、Ser207、Gly216、Arg222)构成的选择性过滤器使得 Lsi1 对硅酸具有较高的亲和性。同年, Vanden 等<sup>[50]</sup>也通过 X-ray 晶体衍射技术解析了 OsLsi1 的晶体结构, 并通过分子模拟技术模拟硅酸在跨膜扩散前与选择性过滤器相互作用的过程, 结果与 Saitoh 等<sup>[49]</sup>的具有很高的一致性, 表明 NIPIII 家族独特的选择性过滤器三维空间结构使硅酸能够顺利通过。

然而, 并非所有高等植物的硅内流转运蛋白均属于 NIPIII 亚族成员。蕨类植物木贼(*Equisetum hyemale*)的硅内流转运蛋白(EaNIP3;1、EaNIP3;3、EaNIP3;4)属于 NIPII 成员, 选择性过滤器由 Ser、Thr、Ala、Arg 组成。此前还未曾报道过植物 NIP II 家族成员具有运输硅的能力, 对其选择性过滤器的氨基酸组成分析表明最后 1 个氨基酸 Arg 在几乎所有植物的水通道蛋白中高度保守<sup>[51]</sup>。

### 2.1.2 硅外流转运蛋白的分子特征

硅外流转运蛋白均具有 Citrate transporter-like 结构域, 是一类需要能量驱动的转运蛋白<sup>[14]</sup>, 与硅内流转运蛋白没有任何相似性, 属于未知的离子通道转运蛋白家族。硅外流转运蛋白也存在 2 类: Lsi2 和 Lsi3, 目前已经在水稻 (OsLsi2、OsLsi3)<sup>[14,52-53]</sup>、大麦 (HvLsi2)<sup>[31,54]</sup>、玉米 (ZmLsi2)<sup>[54]</sup>、南瓜 (CmLsi2s)<sup>[55]</sup>、黄瓜 (CmLsi2)<sup>[56]</sup>、土豆 (StLsi2)<sup>[42]</sup>、草莓 (FaLsi2)<sup>[43]</sup>、木贼 (EaLsi2s)<sup>[57]</sup>、番茄 (SILsi2s)<sup>[39]</sup>、穆 (EcLsi2、EcLsi3)<sup>[47]</sup>、毛竹 (PeLsi2、PeLsi3-1、PeLsi3-2)<sup>[36]</sup> 中鉴定出硅外流转运蛋白, 均为跨膜蛋白, 具有 8~12 个跨膜结构域, 由 472~547 个氨基酸组成。

Lsi2 的跨膜结构域在植物中也高度保守, 尤其是在 TM6 和 TM7 之间最大的细胞内环。在单子叶植物的 TM6-TM7 环相较于双子叶植物较短和较疏水, 这种差异是否会影响 Lsi2 对 Si 的转运能力还有待验证<sup>[58]</sup>。目前对 Lsi2 和 Lsi3 的报道也仅仅是通过生物信息学的方法预测了蛋白的信息, 蛋白的晶体结构还未曾报道, 还需要研究者深入研究其结构特征。

### 2.2 硅转运蛋白的分布特征

**Lsi1** 单子叶植物水稻、大麦、黑麦草中 *Lsi1* 基因只在根系中表达<sup>[13,27,31]</sup>, 而玉米、毛竹和双子叶植物南瓜、黄瓜、烟草中虽然在地上部也检测到 *Lsi1* 的表达, 但根系中的表达水平要高于地上部<sup>[32,36-38,40]</sup>。*OsLsi1* 在根的基部区域 (距根尖 > 10 mm) 的表达量要高于根尖区, *HvLsi1* 在根的基部区域 (距根尖 > 15 mm) 的表达量也要高于根尖区域, 证实了 *Lsi1* 主要在根的成熟区发挥功能<sup>[30,59]</sup>。借助免疫染色技术和 GFP 荧光技术, 水稻 *Lsi1* 分布在根的外皮层和内皮层的远轴端; 大麦和玉米 *Lsi1* 分布在根的外表皮和皮层细胞中远轴端<sup>[13,30,32]</sup>; 而黄瓜和番茄的 *Lsi1* 在根外表皮和皮层细胞中无极性分布, 在黄瓜内表皮中 *Lsi1* 也分布在远轴端<sup>[38-39]</sup>, 这种 *Lsi1* 在根系中的分布差异可能与植物硅积累能力相关。从南瓜 'Shintosa' 和 'Super-unryu' 品种中均克隆出 *Lsi1* 基因, 但 2 个 *Lsi1* 基因编码的蛋白质在第 75 位和 242 位的氨基酸存在差异, 第 242 位的氨基酸由脯氨酸变成缬氨酸会使蛋白定位在内质网上而不是细胞膜上, 从而使得 *Lsi1* 不能正常发挥功能, 因此推断不同植物的 *Lsi1* 主要在根系中发挥硅内流的功能, 其作为植物中最先接触到土壤中  $\text{Si}(\text{OH})_4$  的硅内流转运蛋白, 在植物根系对硅的吸收中发挥重要的功能。

**Lsi2** 玉米、大麦、毛竹、水稻中 *Lsi2* 主要在根系中表达<sup>[14,31,36,54]</sup>, 而黄瓜和南瓜的 *Lsi2* 基因则在根和茎中表达<sup>[55-56]</sup>, 大麦的 *Lsi2* 基因在生殖期的节点处也有表达<sup>[31]</sup>。与 *OsLsi1* 相似, *OsLsi2* 也在根的成熟区有较高水平的表达<sup>[60]</sup>。水稻 *Lsi2* 定位在根的外表皮和内表皮细胞的近轴端<sup>[14]</sup>, 与 *OsLsi1* 的分布不同, 而大麦、玉米、黄瓜和番茄的 *Lsi2* 均无极性分布的定位在内皮层细胞<sup>[36,39,56]</sup>, 推断 *Lsi2* 主要在根系中发挥硅外流的功能, 其能够协助皮层细胞中的  $\text{Si}(\text{OH})_4$  穿越凯氏带, 负责  $\text{Si}(\text{OH})_4$  在木质部的装载。

**Lsi3** 目前仅见水稻和毛竹中有 *Lsi3* 的报道, 其中水稻 *Lsi3* 的研究较为深入。在营养生长阶段, *OsLsi3* 主要在根系中表达; 在生殖阶段 *OsLsi3* 在 Node I 表达量较高; 在根系中 *OsLsi3* 主要在根的成熟区域表达量较高<sup>[52-53]</sup>。Node I 处的定位结果表明, *OsLsi3* 分布在伸长维管束鞘和弥散维管束的薄壁细胞之间<sup>[52]</sup>。水稻根的组织 and 细胞定位结果表明, *OsLsi3* 主要分布在中柱鞘中, 不具有 *OsLsi2* 相似的极性分布特点, 表明 *OsLsi3* 在中柱鞘中发挥对硅酸的外排作用<sup>[53]</sup>。我们在毛竹中也鉴定出与 *OsLsi3* 同源的蛋白 *PeLsi3-1* 和 *PeLsi3-2*, 其编码基因在根系和茎中均有表达<sup>[36]</sup>。而水稻根系中 *OsLsi3* 能使  $\text{Si}(\text{OH})_4$  高效在木质部装载, 缺失该蛋白会导致水稻硅含量约下降 30%<sup>[53]</sup>, 足以证明 *Lsi3* 在根系硅的转运过程中发挥不可忽视的作用。

**Lsi6** 目前仅对水稻、玉米、大麦、毛竹 *Lsi6* 基因的功能进行了研究。水稻 *OsLsi6*、*ZmLsi6*、*HvLsi6*、*PeLsi6-1* 和 *PeLsi6-2* 在根、茎、叶中均有表达, 在生长阶段 *OsLsi6* 和 *HvLsi6* 主要在 Node I 有较高的表达<sup>[29,31-32,36]</sup>。*OsLsi6* 和 *HvLsi6* 均在根尖区域有较高水平的表达, 与 *Lsi1* 在根成熟区的表达情况相反<sup>[29,31]</sup>。*HvLsi6* 分布在根系中外皮层和内皮层细胞的远轴端, 而 *OsLsi6* 和 *ZmLsi6* 在根系中均无极性分布, 但在地上部的叶片和叶鞘中 *Lsi6* 均分布在木质部的薄壁细胞中<sup>[29,31]</sup>。*Lsi1* 和 *Lsi6* 虽然同为硅内流转运蛋白, 但它们在根系中不同区域的表达情况不同, 这种差异表达特点使得硅转运蛋白对 Si 的吸收分工更加明确和高效。敲除 *OsLsi6* 导致水稻圆锥花序硅的含量明显减少, 证明 *Lsi6* 主要在地上部负责 Si 的卸载和分配<sup>[29]</sup>。

### 2.3 硅转运蛋白基因的表达调控机制

近年来大多数的研究致力于植物全基因组层

面鉴定硅转运蛋白并对相应蛋白的功能进行验证, 仅少数研究涉及硅转运蛋白基因的表达调控机制, 我们按照硅转运蛋白的类别对已有研究成果进行归纳。

**Lsi1** 外源 Si 对不同植物 *Lsi1* 基因的调控方式主要有 3 种: 水稻、毛竹和黑麦草 *Lsi1* 基因的表达水平受到 Si 的下调<sup>[13,34,36]</sup>; 玉米、大麦和番茄 *Lsi1* 基因的表达水平并不受 Si 的调控<sup>[30,32,39]</sup>; *CsLsi1* 基因受到 Si 的上调<sup>[38]</sup>。抑制剂 K252a 和冈田酸并不能影响 OsLsi1 的转运能力, 说明其不受磷酸化的调控, HgCl 处理 15 min 能够显著的影响 Lsi1 的转运活性<sup>[13,61]</sup>。运用氨基酸突变技术将烟草 Lsi1 第 125 位的脯氨酸突变成苯丙氨酸后, Si 的转运活性有显著提升。我们通过单颗粒示踪技术研究了毛竹 PeLsi1-1 在质膜上的运动情况, K<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub> 的处理能够降低蛋白在质膜上的运动能力<sup>[36]</sup>。此外, 对 *Lsi1* 基因表达的时间变化分析表明, *OsLsi1* 和 *CSiT1*、*CSiT2* 的表达均具有很明显的生物节律, 根系 *OsLsi1* 的表达水平在抽穗期表达量达到峰值, 这与水稻硅高效吸收的阶段一致<sup>[59,62]</sup>。研究表明 ABA 能够下调 *OsLsi1* 的表达, 在对其启动子区域分析发现存在 ABA 响应元件, 但是 ABA 如何调控基因的表达还不清楚<sup>[59]</sup>。通过启动子序列缺失分析的方法确定在 *OsLsi1* 基因上游-327~-292 bp 区域能够响应 Si, 还发现在基因上游-1 082~-886 bp 区域存在未知功能元件能抑制基因在距离根尖 3 mm 处的表达<sup>[63]</sup>。研究表明 HMG1 蛋白能够与 *OsLsi1* 启动子结合, 正向调控该基因的表达使 OsLsi1 蛋白与 ATP 合成酶的亚基互作进一步调控 SHMT 来提高植物的抗寒能力, 同时 OsLsi1 还通过下调 *14-3-3f* 的表达进一步调控相应途径提高植物的抗寒性<sup>[64]</sup>。

**Lsi2** Lsi2 是阴离子转运蛋白, 其活性很大程度受到质子梯度的影响, 使用 DNP、CCCP、FCCP 等解偶联剂和低温处理, Lsi2 的活性均受到抑制<sup>[14]</sup>。除了番茄 *Lsi2s* 蛋白不具有功能并且表达不受外源硅的调控, 其他物种 *Lsi2* 基因均受到外源硅的下调。*OsLsi2* 同样受到 ABA 的下调, 并且根系中的表达量在抽穗期达到峰值, 与 OsLsi1 一同在根系中完成该时期硅的高效吸收<sup>[60]</sup>。对 OsLsi2 和 OsLsi1 的启动子区域进行分析发现有许多相同的顺式元件, 2 个基因是否共享相同的调控方式仍需要进一步去验证<sup>[63]</sup>。Lsi2 起初作为硅外流转运蛋白从水稻中被鉴定出来, 后续的研究表明 OsLsi2 还能将亚砷酸盐

从外皮层转运中柱, 可能亚砷酸盐和硅酸共享相似的转运途径<sup>[65]</sup>。最新的研究表明, 一种 R2R3 型 MYB 转录因子 OsARM1 能够结合在 OsLsi1 和 OsLsi2 的 AC-I 元件, 进而调节根系对 AS 的吸收, 至于 OsARM1 能否调节根系对 Si 的吸收还有待验证<sup>[66]</sup>。

**Lsi3** 目前仅在高硅积累型植物水稻和毛竹中有 Lsi3 的研究。作为 Lsi2 的同源蛋白 Lsi3 对硅的外流能力同样与 pH 有关, 低 pH 下 OsLsi3 的转运活力显著增强<sup>[53]</sup>。水稻和毛竹的 Lsi3 均受到 Si 的下调<sup>[36,52]</sup>, OsLsi3 的启动子区域与 OsLsi2 没有任何相似性<sup>[53]</sup>, 说明 Lsi3 的调控机制与 Lsi2 不同。

**Lsi6** 目前仅在禾本科植物中有 Lsi6 的相关报道, *OsLsi6*、*HvLsi6*、*ZmLsi6* 并不受 Si 的调控<sup>[29,31-32]</sup>, 而 *PeLsi6-1* 和 *PeLsi6-2* 受到 Si 的上调<sup>[36]</sup>。Lsi6 是否还受到其他因素的调控, 作为 Lsi1 的同源蛋白是否与 Lsi1 的调控方式存在相似之处, 还有待研究。

### 3 硅转运蛋白介导的植物 Si 吸收转运系统

Takahashi 等<sup>[12]</sup>最早提出了植物对 Si 吸收的 3 个模型: 主动吸收、被动吸收和外排, 但当时并未发现硅转运蛋白在硅积累中的作用。2015 年 Ma 等<sup>[25]</sup>描绘出禾本科植物水稻、大麦和玉米根系和地上部的 Si 吸收转运模式图。Kaur 等<sup>[67]</sup>将双子叶植物和蕨类植物硅转运蛋白的研究进行了归纳, 绘制了黄瓜根系的硅吸收转运模式图, 综述了不同类型植物根系的 Si 吸收转运系统, 但未提及地上部 Si 的吸收转运过程。Mandlik 等<sup>[68]</sup>在 2020 年同样综述了水稻的硅吸收转运系统, 并详细介绍了 Si 在植物不同部位的沉积, 然而却没有将 Si 的沉积和 Si 的吸收转运过程联系起来。同年, Guar 等<sup>[69]</sup>综述了 Si 参与植物的抗逆性和硅转运蛋白的研究结果, 并未过多涉及植物 Si 的吸收转运系统。2021 年, Mitani 等<sup>[70]</sup>根据植物硅转运蛋白的研究结果, 将根系中硅转运蛋白的分布和 Takahashi 等<sup>[12]</sup>提出的 3 个吸收模型相互关联, 很好解释了高硅积累型植物、中等硅积累型植物和低硅积累型植物根系对 Si 的吸收差异。下文对已有的综述内容和最新的研究结果进行分析、整理归纳, 并将植物地下部和地上部的 Si 吸收转运系统进行概述, 希望能够完善植物硅转运蛋白参与的 Si 吸收机理模型。

### 3.1 根系 Si 吸收转运系统

研究表明,硅转运蛋白 Lsi1 和 Lsi2 共同参与根系对土壤中 Si 的吸收转运过程,其中 Lsi1 具有双向转运功能,Lsi2 受到能量的调控只具有单向转运的功能。然而,一些学者认为 Lsi2 作为“黑匣子”对根系中单硅酸的转运发挥关键的功能<sup>[58]</sup>。拟南芥作为典型的非硅积累型植物,其水通道蛋白家族中并未出现与 Lsi1 同源的蛋白,但却具有 Lsi2 同源的蛋白,将小麦 *Lsi1* 基因在拟南芥异源表达,硅积累能力有了明显的提升<sup>[33]</sup>;将毛竹 *PeLsi1-1*、*PeLsi1-2*、*PeLsi2* 基因转化拟南芥,其中转 *PeLsi1-1* 和 *PeLsi1-2* 基因的拟南芥具有明显的硅积累能力,而转 *PeLsi2* 基因的拟南芥的硅积累能力并未有明显变化<sup>[36]</sup>;水稻缺少 OsLsi1 和 OsLsi2 任何一个硅转运蛋白,硅的积累能力均受到严重的影响,进而影响水稻的正常发育<sup>[13-14]</sup>。所以 Lsi1 和 Lsi2 在硅积累型植物的根系中必不可少,两者协同完成根系对土壤中硅素的吸收。此外,凯氏带结构也在  $\text{Si}(\text{OH})_4$  的吸收转运中起到一定的作用,已有研究表明,凯氏带的结构缺失会导致内皮层上的硅转运蛋白的数量减少,从而导致 Si 等元素的吸收受到严重的抑制<sup>[71]</sup>。

综合分析已发表的文献,我们对硅积累型植物根系对  $\text{Si}(\text{OH})_4$  的吸收过程总结如下:(1) 土壤中的  $\text{Si}(\text{OH})_4$  可以与水分一样自由的穿越根系的表皮;(2) 进入表皮的  $\text{Si}(\text{OH})_4$  可以通过质外体途径沿皮层细胞横向运输到内皮层,或者通过硅转运蛋白 Lsi1 介导的共质体途径从表皮运输到内皮层;(3) 内皮层具有凯氏带结构, $\text{Si}(\text{OH})_4$  不能通过质外体途径穿越凯氏带, $\text{Si}(\text{OH})_4$  只能通过跨细胞质膜的方式进入到内皮层细胞并被内皮层上分布的 Lsi2 外排出细胞顺利通过内皮层;(4) 从内皮层释放的  $\text{Si}(\text{OH})_4$  便可通过质外体途径运输到中柱鞘,进一步装载到木质部,并通过蒸腾作用转运到地上部。

鉴于单子叶植物和双子叶植物根系结构存在明显差异,融合现有文献资料和我们毛竹的研究结果,构建了禾本科植物(图 1: A 左侧)和双子叶植物(图 1: B 左侧)根系 Si 吸收转运系统模型。图中 3 种模型代表 3 类 Si 积累型植物,其中 Lsi1 和 Lsi2 在根系不同组织的分布差异显著影响植物根对  $\text{Si}(\text{OH})_4$  的吸收与转运能力。值得注意的是,2022 年 Huang 等<sup>[53]</sup>报道 OsLsi3 在木质部能高效装载  $\text{Si}(\text{OH})_4$ ,

我们的研究表明,Lsi3 在毛竹根系中有较高水平的表达,这导致水稻和毛竹根系的硅吸收能力要强于目前已知的硅积累型植物。

### 3.2 地上部 Si 的转运系统

目前仅对禾本科植物地上部硅转运蛋白进行了较深入研究,我们总结出禾本科植物地上部硅转运系统工作模型(图 1: A 右侧)。木质部装载的  $\text{Si}(\text{OH})_4$  会在禾本科植物的节处进行分配,大部分  $\text{Si}(\text{OH})_4$  会在硅转运蛋白的协助下或通过质外体途径优先转运到花序中。硅转运蛋白参与  $\text{Si}(\text{OH})_4$  从木质部大维管束到花序的运输过程:(1) 木质部大维管束的  $\text{Si}(\text{OH})_4$  被木质部转移细胞的 Lsi6 卸载并进入木质部转移细胞;(2) 通过薄壁细胞间的胞间连丝运输到木质部分散维管束;(3)  $\text{Si}(\text{OH})_4$  在木质部分散维管束重新装载并向上转运到花序。小部分  $\text{Si}(\text{OH})_4$  可以直接通过木质部大维管束转运到旗叶并在叶片中沉积:(1)  $\text{Si}(\text{OH})_4$  通过 Lsi6 的卸载进入薄壁细胞;(2) 薄壁细胞中  $\text{Si}(\text{OH})_4$  通过胞间连丝在细胞中运输并通过未知的转运途径转运到硅化细胞中。除水稻和大麦外,其他已经鉴定出硅转运蛋白的禾本科植物在地上部只检测到 Lsi6,缺乏单向运输的 Lsi2 和高效  $\text{Si}(\text{OH})_4$  装载的转运蛋白 Lsi3,这可能是影响地上部硅积累能力的重要原因。

而双子叶植物地上部硅转运蛋白的研究比较少,仅见硅转运蛋白基因 *Lsi1* 和 *Lsi2* 在地上部表达的报道,但这 2 个转运蛋白是否参与  $\text{Si}(\text{OH})_4$  在地上部的转运过程还不清楚。我们同样构建了双子叶植物叶片 Si 转运模型(图 1: B 右侧),具体发挥转运功能的蛋白还未知,需要科研工作者来填补这一空白。

通过硅转运蛋白介导对  $\text{Si}(\text{OH})_4$  的转运, $\text{Si}(\text{OH})_4$  被分配到地上部不同的组织和器官中。研究表明,禾本科植物和木贼均具有硅化结构,其细胞壁上均具有一种混合交联的葡聚糖,推测细胞壁可能作为  $\text{SiO}_2$  沉积的模板<sup>[72]</sup>。富含脯氨酸的蛋白(如 SBP117)能够诱导硅酸的沉淀<sup>[73]</sup>,在植硅体中释放的赖氨酸和酸性氨基酸加强了  $\text{SiO}_2$  的沉积<sup>[74]</sup>。硅酸可以在细胞间隙中沉积,也可在特定的细胞中完成生物硅化作用,在叶片中硅的沉积可以形成哑铃型和泡状等形式的植硅体。此外,在植物体中还存在有机硅,有机硅可以与细胞壁上的半纤维素交联,这样的有机结构提高了细胞壁的机械性能并且有利于细胞膜的稳定<sup>[75-76]</sup>。

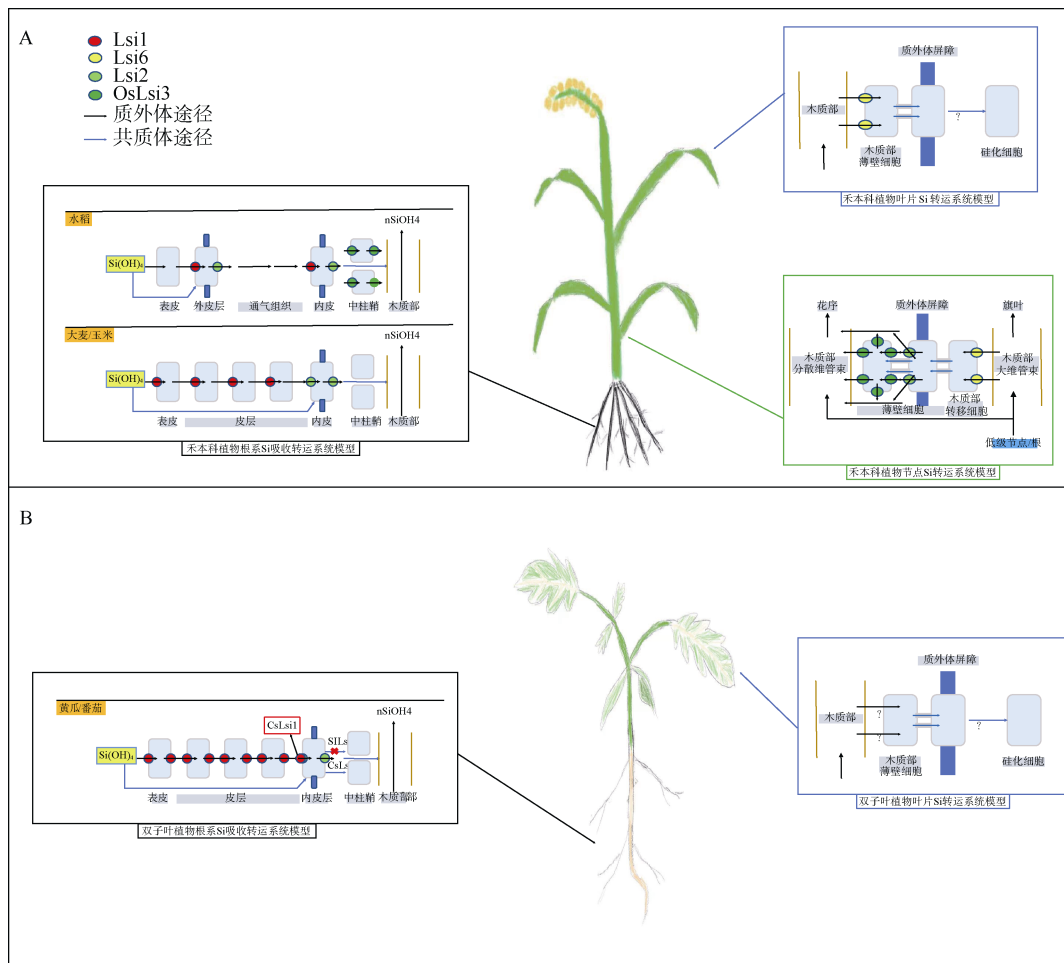


图 1 硅转运蛋白介导的植物硅吸收转运系统工作模型。A: 禾本科植物; B: 双子叶植物。

Fig. 1 Working model of Si transporter-mediated Si transport systems in plants. A: Gramineae; B: Dicotyledon.

### 4 展望

Si 作为土壤中含量丰富的非金属元素，其是否作为植物的必需元素一直饱受争议。然而，Si 在植物生长发育及应答各种生物及非生物胁迫中发挥着重要的作用，尤其是对禾本科植物的产量至关重要<sup>[3-10,16-23]</sup>。Si 的吸收转运过程与硅转运蛋白的功能密切相关，各种前沿生物技术的快速发展及应用，可以更好地帮助科研工作者鉴定并阐明硅转运蛋白的功能。尽管如此，目前对植物硅转运蛋白的研究还存在许多困惑，需要进行更多的探索。提出该研究领域一些值得深入思考的问题供研究者参考：(1) 目前仅是简单的分析了 Si 对转运蛋白基因的调控方式，是否存在多种因素共同参与调控硅转运蛋白基因的表达？(2) 单子叶植物和双子叶植物中的硅吸收转运蛋白均属于 NIPIII 亚族成员，但蕨类植物中 NIPII 亚族的部分成员也具有硅吸收

能力，是否在植物体中还存在其他具有硅吸收或外排功能的蛋白？(3) 目前仅研究了水稻中地上部的硅转运系统，其他硅积累型植物地上部的硅转运系统又是怎样的？(4) 在不同硅积累型植物根系中硅转运蛋白的分布具有明显差异，这样的分布特点是由什么因素决定的？(5) 仍有硅积累型植物还未获得全基因组数据，硅转运蛋白的数量和功能还需要进一步研究。

### 参考文献

[1] TAYADE R, GHIMIRE A, KHAN W, et al. Silicon as a smart fertilizer for sustainability and crop improvement [J]. *Biomolecules*, 2022, 12(8): 1027. doi: 10.3390/biom12081027.

[2] EPSTEIN E. The anomaly of silicon in plant biology [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91(1): 11-17. doi: 10.1073/pnas.91.1.11.

[3] XU C X, LIU Z P, LIU Y L. The physiological function of silicon in plants [J]. *Plant Physiol Commun*, 2004, 40(6): 753-757. [徐呈祥, 刘

- 兆普, 刘友良. 硅在植物中的生理功能 [J]. 植物生理学通讯, 2004, 40(6): 753–757. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2004.06.036.]
- [4] GAO D, CAI K Z, CHEN J N, et al. Silicon enhances photochemical efficiency and adjusts mineral nutrient absorption in *Magnaporthe oryzae* infected rice plants [J]. Acta Physiol Plant, 2011, 33(3): 675–682. doi: 10.1007/s11738-010-0588-5.
- [5] CAI K Z, GAO D, CHEN J N, et al. Probing the mechanisms of silicon-mediated pathogen resistance [J]. Plant Signal Behav, 2009, 4(1): 1–3. doi: 10.4161/psb.4.1.7280.
- [6] 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 Physiol Biochem, 2014, 78: 27–36. doi: 10.1016/j.plaphy.2014.02.009.
- [7] ZHU Y X, XU X B, HU Y H, et al. Silicon improves salt tolerance by increasing root water uptake in *Cucumis sativus* L. [J]. Plant Cell Rep, 2015, 34(9): 1629–1646. doi: 10.1007/s00299-015-1814-9.
- [8] AZEEM S, LI Z, ZHENG H P, et al. Quantitative proteomics study on *Lsi1* in regulation of rice (*Oryza sativa* L.) cold resistance [J]. Plant Growth Regul, 2016, 78(3): 307–323. doi: 10.1007/s10725-015-0094-2.
- [9] SOUNDARARAJAN P, SIVANESAN I, JANA S, et al. Influence of silicon supplementation on the growth and tolerance to high temperature in *Salvia splendens* [J]. Hort Environ Biotechnol, 2014, 55(4): 271–279.
- [10] KIM Y H, KHAN A L, KIM D H, et al. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating p-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones [J]. BMC Plant Biol, 2014, 14(1): 13. doi: 10.1186/1471-2229-14-13.
- [11] MA J F, TAKAHASHI E. Soil, Fertilizer and Plant Silicon Research in Japan [M]. Amsterdam: Elsevier Science, 2002, 12: 257–274.
- [12] TAKAHASHI E, MA J F, MIYAKE Y. The possibility of silicon as an essential element for higher plants [J]. Comments Agric Food Chem, 1990, 2(2): 99–122.
- [13] MA J F, TAMAI K, YAMAJI N, et al. A silicon transporter in rice [J]. Nature, 2006, 440(7084): 688–691. doi: 10.1038/nature04590.
- [14] MA J F, YAMAJI N, MITANI N, et al. An efflux transporter of silicon in rice [J]. Nature, 2007, 448(7150): 209–212. doi: 10.1038/nature05964.
- [15] MA J F, YAMAJI N. Silicon uptake and accumulation in higher plants [J]. Trends Plant Sci, 2006, 11(8): 392–397. doi: 10.1016/j.tplants.2006.06.007.
- [16] LUYCKX M, HAUSMAN J F, LUTTS S, et al. Silicon and plants: Current knowledge and technological perspectives [J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 411. doi: 10.3389/fpls.2017.00411.
- [17] MUKARRAM M, PETRIK P, MUSHTAQ Z, et al. Silicon nanoparticles in higher plants: Uptake, action, stress tolerance, and crosstalk with phytohormones, antioxidants, and other signaling molecules [J]. Environ Pollut, 2022, 310: 119855. doi: 10.1016/j.envpol.2022.119855.
- [18] COSKUN D, DESHMUKH R, SONAH H, et al. The controversies of silicon's role in plant biology [J]. New Phytol, 2019, 221(1): 67–85. doi: 10.1111/nph.15343.
- [19] AHIRE M L, MUNDADA P S, NIKAM T D, et al. Multifaceted roles of silicon in mitigating environmental stresses in plants [J]. Plant Physiol Biochem, 2021, 169: 291–310. doi: 10.1016/j.plaphy.2021.11.010.
- [20] DEBONA D, RODRIGUES F A, DATNOFF L E. Silicon's role in abiotic and biotic plant stresses [J]. Annu Rev Phytopathol, 2017, 55(1): 85–107. doi: 10.1146/annurev-phyto-080516-035312.
- [21] SHANMUGAIAH V, GAUBA A, HARI S K, et al. Effect of silicon micronutrient on plant's cellular signaling cascades in stimulating plant growth by mitigating the environmental stressors [J]. Plant Growth Regul, 2023, 100(2): 391–408. doi: 10.1007/s10725-023-00982-6.
- [22] KHAN I, AWAN S A, RIZWAN M, et al. Silicon: An essential element for plant nutrition and phytohormones signaling mechanism under stressful conditions [J]. Plant Growth Regul, 2023, 100(2): 301–319. doi: 10.1007/s10725-022-00872-3.
- [23] SIDDIQUI M H, MUKHERJEE S, AL-MUNQEDHI B M A, et al. Salicylic acid and silicon impart resilience to lanthanum toxicity in *Brassica juncea* L. seedlings [J]. Plant Growth Regul, 2023, 100(2): 453–466. doi: 10.1007/s10725-021-00787-5.
- [24] GONG H J, CHEN K M, WANG S M, et al. Advances in silicon nutrition of plants [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2004, 24(12): 2385–2392. [宫海军, 陈坤明, 王锁民, 等. 植物硅营养的研究进展 [J]. 西北植物学报, 2004, 24(12): 2385–2392. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2004.12.034.]
- [25] MA J F, YAMAJI N. A cooperative system of silicon transport in plants [J]. Trends Plant Sci, 2015, 20(7): 435–442. doi: 10.1016/j.tplants.2015.04.007.
- [26] HILDEBRAND M, VOLCANI B E, GASSMANN W, et al. A gene family of silicon transporters [J]. Nature, 1997, 385(6618): 688–689. doi: 10.1038/385688b0.
- [27] MARRON A O, ALSTON M J, HEAVENS D, et al. A family of diatom-like silicon transporters in the siliceous loricate choanoflagellates [J]. Proc R Soc B Biol Sci, 2013, 280(1756): 20122543. doi: 10.1098/rspb.2012.2543.
- [28] POMMERENIG B, DIEHN T A, BIENERT G P. Metalloido-porins: Essentiality of nodulin 26-like intrinsic proteins in metalloid transport [J]. Plant Sci, 2015, 238: 212–227. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.06.002.
- [29] YAMAJI N, MITATNI N, MA J F. A transporter regulating silicon



- distribution in rice shoots [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(5): 1381–1389. doi: 10.1105/tpc.108.059311.
- [30] CHIBA Y, MITANI N, YAMAJI N, et al. HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley [J]. *Plant J*, 2009, 57(5): 810–818. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2008.03728.x.
- [31] YAMAJI N, CHIBA Y, MITANI-UENO N, et al. Functional characterization of a silicon transporter gene implicated in silicon distribution in barley [J]. *Plant Physiol*, 2012, 160(3): 1491–1497. doi: 10.1104/pp.112.204578.
- [32] MITANI N, YAMAJI N, MA J F. Identification of maize silicon influx transporters [J]. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(1): 5–12. doi: 10.1093/pcp/pcn110.
- [33] MONTPETIT J, VIVANCOS J, MITANI-UENO N, et al. Cloning, functional characterization and heterologous expression of *TaLsi1*, a wheat silicon transporter gene [J]. *Plant Mol Biol*, 2012, 79(1/2): 35–46. doi: 10.1007/s11103-012-9892-3.
- [34] PONTIGO S, LARAMA G, PARRA-ALMUNA L, et al. Physiological and molecular insights involved in silicon uptake and transport in ryegrass [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 163: 308–316. doi: 10.1016/j.plaphy.2021.04.013.
- [35] MA H, WANG K, WU M D, et al. ORF cloning and bioinformatics analysis of silicon transporter *PhLsi1* in *Phyllostachys edulis* [J]. *J Hebei Norm Univ (Nat Sci)*, 2015, 39(4): 345–351. [马欢, 王凯, 吴妙丹, 等. 毛竹硅转运基因 *PhLsi1* 的 ORF 克隆及生物信息学分析 [J]. 河北师范大学学报(自然科学版), 2015, 39(4): 345–351. doi: 10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.2015.04.012.]
- [36] GENG X, GE B H, LIU Y J, et al. Genome-wide identification and functional analysis of silicon transporter family genes in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. *Int J Biol Macromol*, 2022, 223: 1705–1719. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2022.10.099.
- [37] 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 J*, 2011, 66(2): 231–240. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2011.04483.x.
- [38] SUN H, GUO J, DUAN Y K, et al. Isolation and functional characterization of *CsLsi1*, a silicon transporter gene in *Cucumis sativus* [J]. *Physiol Plant*, 2017, 159(2): 201–214. doi: 10.1111/pp.12515.
- [39] SUN H, DUAN Y K, MITANI-UENO N, et al. Tomato roots have a functional silicon influx transporter but not a functional silicon efflux transporter [J]. *Plant Cell Environ*, 2020, 43(3): 732–744. doi: 10.1111/pce.13679.
- [40] COSKUN D, DESHMUKH R, SONAH H, et al. Si permeability of a deficient Lsi1 aquaporin in tobacco can be enhanced through a conserved residue substitution [J]. *Plant Direct*, 2019, 3(8): e00163. doi: 10.1002/pld3.163.
- [41] LIU H L, YANG L L, XIN M M. Cloning and bioinformatic analysis of *MdLsi1* gene in apple (*Malus domestica* Borkh.) [J]. *N Hort*, 2019(9): 27–33. [刘海莉, 杨蕾蕾, 辛苗苗, 等. 苹果 *MdLsi1* 基因的克隆及生物信息学分析 [J]. 北方园艺, 2019(9): 27–33. doi: 10.11937/bfy.20183232.]
- [42] VULAVALA V K R, ELBAUM R, YERMIYAHU U, et al. Silicon fertilization of potato: Expression of putative transporters and tuber skin quality [J]. *Planta*, 2016, 243(1): 217–229. doi: 10.1007/s00425-015-2401-6.
- [43] OUELLETTE S, GOYETTE M H, LABBÉ C, et al. Silicon transporters and effects of silicon amendments in strawberry under high tunnel and field conditions [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 949. doi: 10.3389/fpls.2017.00949.
- [44] DESHMUKH R K, VIVANCOS J, GUÉRIN V, et al. Identification and functional characterization of silicon transporters in soybean using comparative genomics of major intrinsic proteins in *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Mol Biol*, 2013, 83(4/5): 303–315. doi: 10.1007/s11103-013-0087-3.
- [45] NORONHA H, SILVA A, MITANI-UENO N, et al. The grapevine NIP2;1 aquaporin is a silicon channel [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(21): 6789–6798. doi: 10.1093/jxb/eraa294.
- [46] CEN G L, SUN T T, CHEN Y L, et al. Characterization of silicon transporter gene family in *Saccharum* and functional analysis of the *ShLsi6* gene in biotic stress [J]. *Gene*, 2022, 822: 146331. doi: 10.1016/j.gene.2022.146331.
- [47] MUNDADA P S, AHIRE M L, UMDALE S D, et al. Characterization of influx and efflux silicon transporters and understanding their role in the osmotic stress tolerance in finger millet [*Eleusine coracana* (L.) Gaertn.] [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 162: 677–689. doi: 10.1016/j.plaphy.2021.03.033.
- [48] YAMAJI N, MA J F. Metalloid transporters and their regulation in plants [J]. *Plant Physiol*, 2021, 187(4): 1929–1939. doi: 10.1093/plphys/kiab326.
- [49] SAITOH Y, MITANI-UENO N, SAITO K, et al. Structural basis for high selectivity of a rice silicon channel Lsi1 [J]. *Nat Commun*, 2021, 12(1): 6236. doi: 10.1038/s41467-021-26535-x.
- [50] VAN DEN BERG B, PEDEBOS C, BOLLA J R, et al. Structural basis for silicic acid uptake by higher plants [J]. *J Mol Biol*, 2021, 433(21): 167226. doi: 10.1016/j.jmb.2021.167226.
- [51] GRÉGOIRE C, RÉMUS-BOREL W, VIVANCOS J, et al. Discovery of a multigene family of aquaporin silicon transporters in the primitive

- plant *Equisetum arvense* [J]. *Plant J*, 2012, 72(2): 320–330. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2012.05082.x.
- [52] YAMAJI N, SAKURAI G, MITANI-UENO N, et al. Orchestration of three transporters and distinct vascular structures in node for intervascular transfer of silicon in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(36): 11401–11406. doi: 10.1073/pnas.1508987112.
- [53] HUANG S, YAMAJI N, SAKURAI G, et al. A pericycle-localized silicon transporter for efficient xylem loading in rice [J]. *New Phytol*, 2022, 234(1): 197–208. doi: 10.1111/nph.17959.
- [54] 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. doi: 10.1105/tpc.109.067884.
- [55] MITANI-UENO N, YAMAJI N, MA J F. Silicon efflux transporters isolated from two pumpkin cultivars contrasting in Si uptake [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6(7): 991–994. doi: 10.4161/psb.6.7.15462.
- [56] SUN H, DUAN Y K, QI X C, et al. Isolation and functional characterization of *CsLsi2*, a cucumber silicon efflux transporter gene [J]. *Ann Bot*, 2018, 122(4): 641–648. doi: 10.1093/aob/mcy103.
- [57] VIVANCOS J, DESHMUKH R, GRÉGOIRE C, et al. Identification and characterization of silicon efflux transporters in horsetail (*Equisetum arvense*) [J]. *J Plant Physiol*, 2016, 200: 82–89. doi: 10.1016/j.jplph.2016.06.011.
- [58] COSKUN D, DESHMUKH R, SHIVARAJ S M, et al. *Lsi2*: A black box in plant silicon transport [J]. *Plant Soil*, 2021, 466(1/2): 1–20. doi: 10.1007/s11104-021-05061-1.
- [59] YAMAJI N, MA J F. Spatial distribution and temporal variation of the rice silicon transporter *Lsi1* [J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(3): 1306–1313. doi: 10.1104/pp.106.093005.
- [60] YAMAJI N, MA J F. Further characterization of a rice silicon efflux transporter, *Lsi2* [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2011, 57(2): 259–264. doi: 10.1080/00380768.2011.565480.
- [61] MITANI N, YAMAJI N, MA J F. Characterization of substrate specificity of a rice silicon transporter, *Lsi1* [J]. *Pflugers Arch Europ J Physiol*, 2008, 456(4): 679–686. doi: 10.1007/s00424-007-0408-y.
- [62] WANG H S, YU C, FAN P P, et al. Identification of two cucumber putative silicon transporter genes in *Cucumis sativus* [J]. *J Plant Growth Regul*, 2015, 34(2): 332–338. doi: 10.1007/s00344-014-9466-5.
- [63] MITANI-UENO N, YAMAJI N, MA J F. High silicon accumulation in the shoot is required for down-regulating the expression of Si transporter genes in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2016, 57(12): 2510–2518. doi: 10.1093/pcp/pcw163.
- [64] LI Z, KHAN M U, YAN X, et al. Deciphering the molecular mechanisms of chilling tolerance in *Lsi1*-overexpressing rice [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(9): 4667. doi: 10.3390/ijms23094667.
- [65] MA J F, YAMAJI N, MITANI N, et al. Transporters of arsenite in rice and their role in arsenic accumulation in rice grain [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(29): 9931–9935. doi: 10.1073/pnas.0802361105.
- [66] WANG F Z, CHEN M X, YU L J, et al. OsARM1, an R2R3 MYB transcription factor, is involved in regulation of the response to arsenic stress in rice [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1868. doi: 10.3389/fpls.2017.01868.
- [67] KAUR H, GREGER M. A review on Si uptake and transport system [J]. *Plants (Basel)*, 2019, 8(4): 81. doi: 10.3390/plants8040081.
- [68] MANDLIK R, THAKRAL V, RATURI G, et al. Significance of silicon uptake, transport, and deposition in plants [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(21): 6703–6718. doi: 10.1093/jxb/eraa301.
- [69] GAUR S, KUMAR J, KUMAR D, et al. Fascinating impact of silicon and silicon transporters in plants: A review [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 202: 110885. doi: 10.1016/j.ecoenv.2020.110885.
- [70] MITANI-UENO N, MA J F. Linking transport system of silicon with its accumulation in different plant species [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2021, 67(1): 10–17. doi: 10.1080/00380768.2020.1845972.
- [71] WANG Z G, ZHANG B L, CHEN Z W, et al. Three OsMYB36 members redundantly regulate Casparian strip formation at the root endodermis [J]. *Plant Cell*, 2022, 34(8): 2948–2968. doi: 10.1093/plcell/koac140.
- [72] FRY S C, NESSELRODE B H W A, MILLER J G, et al. Mixed-linkage (1→3, 1→4)- $\beta$ -D-glucan is a major hemicellulose of *Equisetum* (horsetail) cell walls [J]. *New Phytol*, 2008, 179(1): 104–115. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02435.x.
- [73] ELBAUM R, MELAMED-BESSUDO C, TUROSS N, et al. New methods to isolate organic materials from silicified phytoliths reveal fragmented glycoproteins but no DNA [J]. *Quat Int*, 2009, 193(1/2): 11–19. doi: 10.1016/j.quaint.2007.07.006.
- [74] HARRISON C C. Evidence for intramineral macromolecules containing protein from plant silicas [J]. *Phytochemistry*, 1996, 41(1): 37–42. doi: 10.1016/0031-9422(95)00576-5.
- [75] GŁAZOWSKA S, BALDWIN L, MRAVEC J, et al. The impact of silicon on cell wall composition and enzymatic saccharification of *Brachypodium distachyon* [J]. *Biotechnol Biofuels*, 2018, 11(1): 171. doi: 10.1186/s13068-018-1166-0.
- [76] PU J B, WANG L J, ZHANG W J, et al. Organically-bound silicon enhances resistance to enzymatic degradation and nanomechanical properties of rice plant cell walls [J]. *Carbohydr Polym*, 2021, 266: 118057. doi: 10.1016/j.carbpol.2021.118057.