



硅提高植物抗旱性的生理机制研究进展

何静, 朱婷, 黄雪玲, 马玲

引用本文:

何静, 朱婷, 黄雪玲, 马玲. 硅提高植物抗旱性的生理机制研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(6): 813-08-1.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4558>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

水氮处理对岛礁植物假茉莉生理适应性的影响

Effects of Water and Nitrogen Treatment on Physiological Adaptability of Island Reef Plant *Clerodendrum inerme*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 403-410 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4172>

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>

光呼吸研究进展

Research Advances in Photorespiration

热带亚热带植物学报. 2022, 30(6): 782-05-1 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4718>

五唇兰对PEG模拟的干旱胁迫响应研究

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 53-61 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4062>

树木木质部生长动态及其调节机制研究进展

Research Progresses on Xylem Formation Dynamics and Its Regulation Mechanism

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 541-547 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4101>

向下翻页, 浏览PDF全文

硅提高植物抗旱性的生理机制研究进展

何静, 朱婷, 黄雪玲, 马玲*

(华南农业大学, 广州 510642)

摘要: 干旱作为限制作物产量和品质的主要非生物胁迫之一, 对全球社会、经济和生态造成巨大损失。在全球气候变化背景下, 提高植物抗旱性的重要性日益突显。硅能够提高植物的抗旱性: 外源硅的施用可以影响气孔导度, 改变蒸腾速率, 改善植物水分状况; 通过调节气孔动力学、合成光合色素, 促进光化学反应, 从而改善光合作用; 此外硅可通过渗透调节以平衡植物对矿质元素的吸收, 以及调节抗氧化防御系统, 减轻植物在干旱胁迫中的氧化损伤。总结了硅对干旱胁迫下植物水分利用、光合作用、矿质元素吸收、抗氧化系统、植物激素代谢等方面的作用及相关生理机制。建议未来从复合逆境胁迫、低硅积累植物等方面进一步揭示硅提高植物抗旱性的作用机制, 从而为农林生态系统合理利用硅素来提高生产效率提供科学依据和理论基础。

关键词: 干旱胁迫; 植物抗旱性; 硅; 生理机制; 抗氧化

doi: 10.11926/jtsb.4558

Research Progress on Physiological Mechanism of Silicon on Enhancing Plant Drought Resistance

HE Jing, ZHU Ting, HUANG Xueling, MA Ling*

(South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: In the context of global climate change, drought has become one of the major abiotic stresses limiting crop yield and quality worldwide, which causes huge losses to the global society, economy and ecology. Hence, it is increasingly critical to enhance the drought resistance of plants. Numerous studies at domestic and abroad have confirmed that silicon can promote plant drought resistance. For example, the application of exogenous silicon can improve water status of plants by affecting the stomatal conductance and changing the transpiration rate; silicon can also improve photosynthesis by regulating stomatal dynamics, synthesizing photosynthetic pigments and promoting photochemical reactions; in addition, silicon can not only balance the absorption and utilization of minerals by plants through osmotic adjustment but also regulate the antioxidant defense system to reduce the oxidative damage of plants under drought stress. Here, we systematically summarize the effects of silicon on plant water utilization, photosynthesis, mineral absorption, antioxidant systems, plant hormone metabolism and related physiological mechanisms under drought stress. It was suggested that the mechanism by which silicon enhances drought resistance of plants should be revealed from the aspects of combined stress and low silicon accumulating plants in the future, so as to provide a scientific basis and lay a theoretical foundation for the rational use of silicon in agroforestry ecosystems to improve production efficiency.

Key words: Drought stress; Drought resistance of plants; Silicon; Physiological mechanism; Antioxidation

收稿日期: 2021-11-02

接受日期: 2022-03-22

基金项目: 广东省林业科技创新项目(2017KJCX033); 国家自然科学基金项目(31600307)资助

This work was supported by the Project for Forestry Science and Technology Innovation in Guangdong (Grant No. 2017KJCX033), and the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31600307).

作者简介: 何静(1996生), 女, 硕士研究生, 主要从事森林生态研究。E-mail: 1732819617@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: maling@scau.edu.cn

受全球气候变化影响,在过去 50 a 内世界各地遭受的干旱次数、频度和强度都显著增加^[1-2]。同样,中国也长期遭受着严重的干旱。自 1990 年以来,中国西北荒漠地区干旱频发,云南省及其周边地区也遭受了长达 10 a 以上的严重干旱^[3-4]。据预测,在不久的将来,全球气候变化可能会带来更加极端、更加频繁、更加持久的干旱^[4]。干旱是影响植物生长发育的关键胁迫因子,对植物的水分和养分吸收、光合作用、抗氧化系统、物质代谢等产生不利影响^[5-7],从而成为全球粮食安全的主要威胁之一。在此背景下,除了发展节水灌溉技术、兴修水利工程等应对措施外,提高植物抗旱性显得尤为迫切与必要。

硅是地壳中第 2 丰富的元素,约占地壳组成的 28.8%^[8],也普遍存在于植物中^[9]。尽管目前对硅是否为植物生长必需元素仍存在争论,但硅对植物生长的有益作用毋庸置疑。国内外研究表明,硅不仅能够促进植物的生长,改善作物的品质,还能够有效缓解各种生物和非生物胁迫^[10-12]。

随着人们对硅素营养的深入研究,硅在提高植物抗旱性中的优势作用已被充分证实^[13-16]。本文对现有研究成果进行综述,分析硅对干旱胁迫下植物水分利用、光合作用、矿物质吸收、抗氧化系统、植物激素代谢等方面的影响及其分子机制,为利用硅肥提高作物抗旱性的研究提供理论支撑。

1 土壤和植物中的硅

硅主要以不溶性硅酸盐和二氧化硅的形式存在于土壤中,而这些硅不能被植物吸收利用^[8,17]。单硅酸(H_4SiO_4)是土壤溶液中硅的主要存在形式,这是一种未离解的分子,也是植物吸收硅的唯一形态,大多数 $pH < 9$ 的土壤中单硅酸摩尔浓度为 $0.1 \sim 0.6 \text{ mmol/L}$ ^[9]。土壤有效硅表示可以被当季作物吸收利用的硅素^[18],其浓度受土壤母质、pH、水分、温度和伴随离子等因素影响^[19]。其中,土壤母质是内在因素,而后几个因素主要影响硅在土壤中吸附-解吸过程^[19]。不同土壤类型有效硅的含量存在差异,这表明特定土壤类型含硅量低甚至缺硅。我国水稻土缺硅现象较为严重,有效硅含量低于临界值(100 mg/kg)的水稻土占总面积一半以上^[20]。其中,在南方地区,发育于红砂岩、花岗岩、花岗片麻岩和浅海沉积物的水稻土中有效硅含量,均远低于玄

武岩母质发育的赤土田和江河下游三角洲的潮沙泥田^[21]。一般来说,这些低硅土壤具有高度风化、淋溶、酸化和低碱饱和度的特点^[22]。

几乎所有陆生植物组织中都发现了硅,但硅的积累能力较为不同,可能由硅转运蛋白系统的密度和定位的差异所致^[19]。在被子植物中,除了含硅量高的莎草科(Cyperaceae)、禾本科(Poaceae)、凤仙花科(Balsaminaceae)($>4\%$)和中等的葫芦科(Cucurbitaceae)、荨麻科(Urticaceae)、鸭跖草科(Commelinaceae)($2\% \sim 4\%$),大多数物种含硅量很低^[19,23],这 3 类植物对应了 3 种硅吸收模式(主动、被动和拒绝)^[19]。硅被植物根部吸收后,通过木质部运输到植物其他部位,且不同器官硅的积累也存在差异。以水稻(*Oryza sativa*)为例,各器官硅(SiO_2)含量分别为:谷壳(15%)、叶片(12%)、叶鞘(10%)、茎(5%)和根(2%)^[24]。植硅体是植物中硅的主要存在形式^[25],指沉积在植物细胞中的无定形二氧化硅颗粒。植硅体的沉积一方面为植物提供机械屏障以抵御生物和非生物胁迫;另一方面以凋落物的形式返回土壤,是植物潜在可用硅的主要来源。因此,植硅体对植物的生长和生态系统中硅的生物地球化学循环十分重要^[17,25]。

硅在植物生长发育中的有益作用已被广泛认可,可以增强植物的机械强度、光截获以及对各种非生物(干旱、盐碱、冷害、高温或热浪、营养失衡、重金属、紫外线辐射等)和生物胁迫(病虫害、杂草危害等)的抗性,从而保证作物的产量和质量^[10-13]。尽管如此,由于农业土壤中可用性的单硅酸有限、植物有效硅的不足或植物的遗传倾向,大多数植物无法有效吸收利用土壤中的硅^[26]。因此,通过施用硅肥来增加土壤中的有效硅浓度是提高植物抗旱性的潜在措施。

2 硅缓解干旱胁迫的作用及其机制

外源硅可以通过改变根形态、调节气孔运动、平衡养分吸收、促进次生物质代谢、激活渗透调节和抗氧化防御系统等多种途径来提高植物的抗旱性^[6-7,27-28]。

2.1 硅影响植物水分关系

硅通过改变叶片水势、调节蒸腾速率和气孔导度、影响植物根系的水分吸收和运输、参与渗透调

节等途径改善干旱期间植物的水分状况,从而提高植物的抗旱性。研究表明,干旱胁迫下,植物叶片水势及含水量显著降低,而硅的施用可以显著改善这一状况^[29-31]。干旱胁迫期间,施硅处理的高粱(*Sorghum bicolor*)叶片相对含水量高于不施硅处理的^[13],且叶片水势与硅的施用量呈正相关^[32]。甘蔗(*Saccharum officinarum*)也有类似效应^[33]。

蒸腾速率和气孔导度与植物的水分关系密切相关^[29]。研究表明施硅通过降低叶片气孔蒸腾速率来提高干旱胁迫下玉米(*Zea mays*)的水分利用率^[34]。有学者推测,干旱胁迫下施用外源硅的植物通过在叶片表皮组织上形成二氧化硅“角质-双硅层”来抑制蒸腾作用,最大限度的减少水分流失^[35]。这种“角质-双硅层”大多存在于禾本科植物的叶片中。张国芹等^[36]报道施硅降低了生姜(*Zingiber officinale*)叶片的蒸腾速率,提高了其水分利用率,这可能是由于生姜体内硅胶颗粒的沉积加强了其对水分的吸附作用所致。与此相反,不少研究表明一些植物施硅后蒸腾速率和气孔导度增加了^[37-39]。甚至最近的一项研究表明施硅肥对植物叶片含水量和气孔导度影响很小^[40]。这说明调节叶片的蒸腾速率和气孔导度可能是硅提高植物抗旱性的机制之一,且这一过程因植物种类、生长阶段或环境温度而异,需深入研究硅具体通过哪些机制影响蒸腾速率和气孔开放。

外源硅提高植物的抗旱性还与植物根系的水分吸收和运输有关。研究表明,硅通过促进植物的根系生长和活力来增加根系吸水量^[37,41]。在干旱胁迫下,添加硅显著提高根系导水率,增加根茎比以促进植物根系吸水,从而改善植物的水分状况^[27,42]。此外,Cao等^[43]研究表明施硅增加了植物根系中硅的含量,而硅的沉积通过影响木质部导管细胞壁的性质来调节水分运输,从而影响植物的水分关系^[42]。有关硅对植物根系作用和硅在根系中沉积的微观分析需深入研究。

硅还可以通过增加细胞内有机溶质浓度来提高植物的水分含量和抗旱性。Haddad等^[44]指出施硅增加了脯氨酸(proline, Pro)和甜菜碱(glycine betaine, GB)的浓度,提高了干旱胁迫下葡萄(*Vitis vinifera*)的叶片含水率。Ming等^[30]研究表明干旱胁迫下在含硅培养液中的水稻可通过对可溶性糖和氨基酸的主动积累以提高水势,促进根系对周围水分的吸收。同样,施硅处理后总游离氨基酸和可溶性糖含

量增加在花生(*Arachis hypogaea*)中也有报道^[16]。不少学者认为 Pro 的过量积累是植物受损的表现症状,其浓度与过氧化氢(hydrogen peroxide, H₂O₂)、丙二醛(malondialdehyde, MDA)浓度呈正相关,而硅的添加可以降低 Pro 水平^[45-46],这可能与胁迫程度和持续时间存在差异有关,因此,需要用不同胁迫程度和持续时间下的研究来验证。

2.2 硅增强植物光合作用

硅对干旱胁迫下植物光合作用的调节主要表现在气孔和非气孔方面^[47]。大量研究表明,硅通过调节植物的气孔运动以改善其光合作用。Sonobe等^[39]观察到干旱胁迫下无硅处理的高粱幼苗气孔导度极低,而施硅处理的幼苗始终保持着较高的气孔导度,且光合速率的变化与气孔导度高度相似,二者之间呈极显著正相关,表明硅对光合作用的调节在很大程度上取决于气孔导度,这与 Hattori 等^[38]报道的一致。Maghsoudi 等^[48]报道外源硅增加了干旱胁迫下小麦(*Triticum aestivum*)叶片的气孔导度,提高了 CO₂ 固定能力和净光合速率。

硅影响植物光合作用的非气孔因素是多方面的。光合色素是能量代谢的重要组成部分,其中类胡萝卜素是辅助色素,能够抵御单线态氧的有害影响,使叶绿体免受光氧化损伤^[16]。光合色素含量的下降与干旱条件下活性氧(reactive oxygen species, ROS)的过量产生有关,而施硅能够增加光合色素含量^[49-50]。Kaya等^[6]的研究表明,与未施硅处理相比,施硅增加了干旱胁迫下小麦叶片中叶绿素 a、b 含量。Patel 等^[16]的研究表明干旱导致 GG7 基因型花生的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量显著降低,施硅显著增加了这些色素含量,与硅抑制光合色素降解有关。干旱胁迫通常也会导致叶片结构破坏,而施硅可通过沉积在细胞壁周围来抑制膜系统的退化,维持栅栏组织中叶绿体的形态,提高植物的光合速率^[51]。硅还通过维持叶绿体结构的完整性和较高的叶绿素含量,促进干旱胁迫下作物对光的捕获和利用^[10]。张平艳等^[52]认为外源硅能够调节类囊体膜两侧形成的质子梯度,促进有机物质合成,改善植物的光合效率。此外,干旱条件下施硅改变了水稻(*Oryza sativa*)幼苗的类囊体膜蛋白组分,如上调叶绿素 a-b 结合蛋白、光系统 II (photosystem II, PSII) 反应中心核心蛋白等,这些蛋白在光能的吸收、转化和

转移中发挥重要作用,因此叶绿体的光合性能得到改善^[15]。干旱胁迫降低 PSII 最大光化学量子产量 (F_v/F_m),与捕光天线到反应中心的能量转移效率降低或 PSII 反应中心的失活有关,施硅可提高 F_v/F_m ,缓解干旱对光化学反应的不利影响^[5]。硅还能够调节光合酶活性,如干旱胁迫下,硅的施用增强了核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)的活性,促进了卡尔文循环中的羧化反应^[14]。这表明硅通过影响气孔动力学和光化学反应,增强干旱胁迫下植物的光合作用。

2.3 硅平衡植物对矿质元素的吸收

硅能够通过平衡矿质元素吸收来满足干旱条件下植物的养分需求、维持水势和膜稳定性,促进植物生长发育。干旱胁迫下外源硅影响植物吸收和积累的矿质元素种类存在差异。Gunes 等^[53]的研究表明,土壤施硅促进了干旱条件下向日葵(*Helianthus annuus*)对常量营养元素(Ca、K、P、Mg)和微量营养元素(Cu、Fe、Mn)的吸收。Xu 等^[7]的研究表明,干旱胁迫下外源硅的施用通过改善小麦对 Na、Si 和 Mg 的吸收,有效促进生长。Chen 等^[5]的研究表明,干旱导致水稻中 Ca、K、Mg 和 Fe 的含量增加,而施硅减少了这些养分。K、Na 和 Ca 由于参与植物的渗透调节和渗透胁迫相关应答基因的表达^[54-57],而被广泛研究。Ahmad 等^[54]的研究表明小麦施硅可提高籽粒和芽中 K^+ 含量,从而维持细胞水势。Dehghanipooodeh 等^[58]指出轻度干旱胁迫下,施硅增加了根中 K 浓度;而严重干旱胁迫下,却显著降低了 K 浓度。Liang^[56]、Kaya 等^[6]认为植物对 Ca^{2+} 和 K^+ 吸收量的增加是由于施硅后质膜通透性降低和质膜 H^+ -ATPase 活性增加。据报道,干旱胁迫下植物中高浓度的 Na^+ 会损害植物细胞,破坏细胞代谢,施硅可以减少 Na^+ 的吸收(通过质膜和液泡膜中的 Na^+ - H^+ 交换剂)和促进 K^+ 的吸收(通过 K^+ - H^+ 同向转运蛋白)^[10,57]。此外,植硅体充当的机械屏障可以降低膜渗透性,改善根细胞的结构和稳定性,并阻碍 Na^+ 流入^[59]。施硅还有助于改善植物中的缺 P 和 P 过量胁迫^[60]。Gong 等^[31]的研究表明,干旱条件下施硅可提高 P 有效性,增加植物对 P 的吸收,而 P 的增加可促进 CO_2 同化循环中所需 ATP 的合成。当 P 浓度过高时,外源硅通过增加根皮层细胞中的硅沉积形成机械屏障,减少植物对 P 的过度吸收^[60]。此外,Detmann 等^[61]的研究表明外源

硅提高了水稻产量和 N 利用率。不论土壤水分状况如何,硅与植物对 P 和 N 的吸收都有很强的联系^[62],但是其机制尚不明确。因此,不同植物中不同矿质元素与硅互作的调节机制有待进一步研究。

与水分吸收相似,养分大部分是从根部吸收的,因此,根系性状如根表面积、长度的增加可以为扩散离子的吸收提供更多的接触面积^[10],而研究表明施硅能够促进干旱条件下根系的生长和活动。Parveen 等^[63]观察到,干旱胁迫下施硅后 2 个玉米品种的根茎比和根系干物质质量均有不同程度的增加。还有一些研究表明硅在干旱下通过根系活动,增加水分吸收,从而促进植物对养分的吸收^[5,64]。可见,硅的施用可以通过平衡矿质元素吸收来促进干旱胁迫下植物的生长和生物量,但硅对矿质元素吸收和植物根系解剖结构的影响因素(胁迫程度、硅肥形态、硅水平、土壤酸碱度等)尚未完全确定。

2.4 硅缓解植物氧化损伤

干旱胁迫下,植物组织内 ROS 的积累增加,ROS 的产生和积累会引起脂质过氧化、膜降解及核酸和蛋白质降解,损害细胞结构、细胞器、质膜和内膜系统等^[10,65]。硅通过调节植物体内复杂的抗氧化酶系统和非酶系统来清除 ROS,防止 MDA 引起的膜损伤,从而提高植物的抗氧化能力并减轻氧化损伤。

超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)是抗氧化系统中的 3 种主要酶。据报道, SOD 充当清除超氧阴离子自由基并将其转化成 H_2O_2 的第一道防线,而 POD、CAT 及其他酶,如抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)等,进一步将其分解清除^[66]。Parveen 等^[63]观察到,干旱胁迫增加了玉米中的 H_2O_2 含量,并导致 MDA 积累增加,但施硅提高了 CAT、SOD 和 POD 的活性,减少了 H_2O_2 和 MDA 的积累,这表明硅有效缓解了脂质过氧化和氧化损伤。此外, Haddad 等^[44]指出,干旱增加了 APX 活性,施硅进一步增强了酶活性,从而清除 H_2O_2 并减少脂质过氧化。谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(monodehydroascorbate reductase, MDHAR)和脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)是参与抗坏血酸-谷胱甘肽循环(ascorbic acid-glutathione, AsA-GSH)中的 3 种酶^[67]。施硅增强了 GR、MDHAR 和 DHAR 活性,降低了氧化型谷胱甘肽(oxidized glu-

tathione, GSSG)水平, 并促进了 AsA-GSH 循环, 从而减少了油菜幼苗过量的 ROS 和氧化损伤^[45]。

硅的施用还影响了植物中非酶类抗氧化剂的含量。非酶类抗氧化剂主要包括抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)和谷胱甘肽(glutathione, GSH)。AsA 参与 ROS 的解毒, 同时还充当 POD 的底物^[68]。GSH 在植物对氧化应激中起信号转导作用, 它还是 DHAR 的底物^[16]。据报道, 硅的施入增强了干旱胁迫下小麦的 GSH 活性, 这与 GR 活性增强有关^[46,69]。Kim 等^[70]报道干旱胁迫下植物施硅后, 除几种抗氧化酶浓度增加外, GSH 浓度也增加。一些研究还表明外源硅增加了小麦叶片中 AsA 的浓度^[7,46]。这表明干旱胁迫下硅可以协同抗氧化防御系统的酶促成分和非酶促成分来减轻植物的氧化损伤, 这对提高植物的抗旱性至关重要。

然而, 硅对不同植物各抗氧化剂水平的影响不同。与未施硅的植株相比, 干旱胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus*)施硅后 SOD 和 POD 活性降低, CAT 活性增加^[71]。Parveen 等^[63]观察到施硅玉米幼苗的总酚含量相对低于未施硅处理的, 原因是施硅后 ROS 生成量较低。硅对植物抗氧化剂的作用除了在不同植物之间变化外, 同一植物不同生长阶段也存在差异。Gong 等^[72]报道, 干旱期间施用硅对小麦孕穗期的 SOD 和 POD 活性无明显影响, 而在灌浆期却增加了 SOD 活性, 降低了 POD 活性。此外, 硅对抗氧化剂的影响还与胁迫强度有关。Kang 等^[49]的研究表明, SOD 和 CAT 在荒漠植物霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)适应轻度和中度干旱环境中起主要作用, 而在重度干旱胁迫下, POD 起主要作用, 且施硅后 SOD、POD 和 CAT 活性均明显提高, 表明这 3 种酶在清除 ROS 过程中协同作用, 即当某一种酶活性降低时, 其他酶活性随之增强以清除 ROS, 而施硅使 3 种酶的协同能力更强。尽管有上述诸多发现, 但植物抗氧化酶系统与硅之间的联系仍然需要进行更深入的研究, 例如硅是如何引发一系列反应的^[10]。

2.5 硅调节植物激素合成

植物激素参与植物对干旱等非生物胁迫的防御反应, 是与信号转导途径协调的重要成员^[16]。施硅可以通过调节植物激素水平来提高植物的抗旱性^[16,73-74]。脱落酸(abscisic acid, ABA)的积累是植物对干旱等不利环境的响应特征之一。在干旱条件下, ABA 可以诱导气孔关闭等短期反应来最大限度

地减少蒸腾造成的水分流失^[73]。Xu 等^[7]报道施硅显著增加了干旱胁迫下小麦内源 ABA 浓度。类似于 ABA, 茉莉酸(jasmonic acid, JA)是一种内源信号分子, 参与植物的抗逆反应^[75]。水杨酸(salicylic acid, SA)通过改变编码与抗氧化剂、次生代谢物和热休克蛋白(heat shock proteins, HSPs)的基因表达, 以保护植物抵御不利环境^[76]。Hamayun 等^[50]报道, 外源硅降低了干旱和盐胁迫下大豆(*Glycine max*)的 JA 水平, 增加了 SA 的水平。最近 Patel 等^[16]研究表明, 干旱胁迫下施硅降低了花生的 ABA 水平, 提高了 JA 和 SA 水平。此外, 吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、吲哚丁酸(indole-3-butyric acid, IBA)、赤霉素(gibberellic acid, GA)和细胞分裂素(cytokinin, CK)可以改善缺水条件下植物的生长和生产力^[77]。据报道, 施硅提高了干旱胁迫下甘蔗的 ABA、IAA 和 GA 水平^[74], Patel 等^[16]还报道了花生 IAA、IBA 和玉米素(zeatin, ZT)水平的上升。因此, 硅对这些内源激素水平的调节有助于改善植物的生长发育、水分状况、膜的渗透性以及抗氧化防御系统, 进而提高植物的抗旱性。

2.6 硅缓解干旱胁迫的分子机制

硅在干旱胁迫下对植物的调控机制除了生理生化方面, 还包括分子方面。基因组学和转录组学时代的发展为确定与硅缓解植物逆境相关的分子机制提供了新思路。

现有研究表明硅在缓解干旱胁迫过程中涉及的水分吸收、光合作用、渗透调节、ROS 清除相关基因、蛋白、多胺和信号传导途径等。研究表明植物水孔蛋白, 如水稻水孔蛋白 RWC3、玉米质膜内源蛋白(plasma membrane intrinsic protein, ZmPIP)等在调节根系水分吸收和皮层细胞导水率中发挥重要作用, 这些蛋白表达水平的上调可以使得更多水分穿过膜的运动, 促进干旱条件下植物对水分的吸收, 从而利于植物抵御干旱胁迫^[78-79]。在高粱中, 施用硅通过上调编码质膜内源蛋白(SbPIP)基因 *SbPIP1;6*、*SbPIP2;2* 和 *SbPIP2;6* 的表达, 促进水分快速吸收, 进而稀释过量的 Na^+ ^[80]。因此, 硅对水通道蛋白及其相关基因表达水平的调节可以维持水分状态和离子平衡, 以利于植物从干旱胁迫中恢复。据报道, 硅介导的 Rieske 铁硫蛋白 PetC 上调可以维持水分不足时植物叶绿体结构完整性和叶绿素含量^[81-82]。Zhang 等^[83]的研究表明, 干旱胁迫下番茄(*Lycopersicon esculentum*)幼苗光合作用相关基

因,包括 PSII 放氧复合体外周蛋白基因 *PsbP*、*PsbQ*、PSII 反应中心 *psbW* 蛋白基因 *PsbW*、PSII 反应中心 *psb28* 蛋白基因 *Psb28* 和铁氧还蛋白基因 *PetF* 表达下调,而补充外源硅可以部分上调表达,其中 *PsbP*、*PsbQ*、*PsbW*、*Psb28* 与光反应中的水裂解密切相关^[83],*PetF* 在光合电子的运输中起重要作用^[14]。Lhcb1、Lhcb2 和 Lhcb3 蛋白是 PSII 中形成捕光复合物 II (light-harvesting complex II, LHCII) 的 3 种主要捕光蛋白,在确保光合作用转换速率和快速响应环境信号方面起重要作用^[84-86],硅处理表达上调^[14]。因此,硅通过增强光系统中相关蛋白和基因的表达,促进光合作用,从而缓解干旱胁迫。此外,抗性机制还与某些渗透调节物质基因的表达有关。胆碱单加氧酶(choline monooxygenase, CMO)是植物 GB 合成途径中所需的关键酶^[87]。Khattab 等^[88]的研究表明,硅处理增强了干旱胁迫下编码水稻 CMO 的 *OsCMO* 表达。Maghsoudi 等^[89]研究表明,除番茄外,编码 Δ' 吡咯啉-5-羧酸合成酶(Δ' pyrroline-5-carboxylate synthetase, P5CS)的 *P5CS* 表达水平上调与 Pro 积累存在因果关系,且施硅通过增强 *P5CS* 的表达促进 Pro 的积累,同时降低细胞渗透势。Khattab 等^[88]还报道硅显著增强水稻 NAC 家族中 *OsNAC5* 的表达水平,而 *OsNAC5* 的表达能够增加 Pro 和可溶性糖的积累量,降低 MDA 和 H_2O_2 含量。这些基因表达水平的变化促进了渗透调节物质的合成,维持了干旱胁迫下植物细胞膜的完整性和蛋白质的稳定性。一些研究还报道了多种 ROS 清除基因。Ma 等^[67]观察到,与不施硅的植株相比,施硅提高了干旱胁迫下小麦抗氧化酶基因 *TaSOD*、*TaCAT* 和 *TaAPX* 的转录水平,这表明施硅植株的 SOD、CAT 和 APX 活性也更高。他们还鉴定出施硅处理的小麦叶片中编码 ASC-GSH 循环酶的 *TaMDHAR*、*TaDHAR* 和 *TaGR*,以及编码类黄酮生物合成酶,包括苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonialyase, PAL)、查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)、黄酮 3-羟化酶(flavanone 3-hydroxylase, F3H)、二氢黄酮醇 4-还原酶(dihydroflavonol 4-reductase, DFR)和花青素合成酶(anthocyanidin synthase, ANS)的 *TaPAL*、*TaCHS*、*TaF3H*、*TaDFR* 和 *TaANS* 表达水平增加^[67]。此外,多胺(polyamines, PAs)也参与了植物生命活动中的许多重要过程,包括响应逆境胁迫。Yin 等^[13]报道外源硅导致编码精氨酸脱羧酶(arginine decarboxylase, ADC)的 *ADC*、*N*-氨基甲酰腐胺酰胺水解酶(*N*-carbami-

oylputrescine amidohydrolase, CAP)的 *CAP*、鸟氨酸脱羧酶(ornithine decarboxylase, ODC)的 *ODC1*、*ODC2*、*ODC3*、*S*-腺苷-L-蛋氨酸脱羧酶(*S*-adenosyl-L-methioninedecarboxylase, SAMDC)的 *SAMDC04*、*SAMDC06* 和亚精胺合酶(spermidine synthase, SPDS)的 *SPDS* 这 8 种 PA 生物合成相关基因上调,同时,植物组织中的 PA 水平也显著增加,这些基因的表达减轻了氧化损伤。因此,对抗氧化酶、ASC-GSH 循环、类黄酮次生代谢、多胺合成等防御途径的转录调控是硅减轻由干旱胁迫引起的氧化损伤的重要手段。

综上所述,在分子水平上,外源硅通过调控一些蛋白质、转录因子和分子伴侣等在不同的机制中发挥作用,以响应干旱胁迫。然而,对硅缓解干旱胁迫背后的分子机制研究不够系统,大多数基因的生物功能仍不清楚,多种调控路径仍有待于探索^[10,60]。

3 展望

干旱胁迫下,外源硅能有效促进植物的生长和生物量积累。在这一过程中,不同的机制发挥着各自的作用,彼此之间也有一定的交叉和相互作用。这些机制包括通过调节叶片的蒸腾速率、气孔导度和相容性溶质,改善根系对水分的吸收和运输以提高植物的水分利用率;通过调节气孔运动和光化学反应以增强光合作用;通过渗透调节、影响根系形态和活动以平衡矿质元素的吸收和运输;以及通过抗氧化系统之间的协同作用以减少氧化伤害。此外,不少研究者从分子水平探讨了硅影响植物生理生化反应从而提高植物抗旱性的机制。

虽然目前关于硅提高植物抗旱性的研究已有不少理论积累,但仍有许多问题有待解决。本文旨在综述硅介导的植物抗旱机制,以期为实际生产提供一定的理论指导,并对将来的研究提出展望:

(1) 在大多数研究中,硅是在短期干旱胁迫下施用的,但自然界中植物同时长期遭受多种胁迫。因此,硅在植物受复合胁迫下的长期作用机理有待揭示。

(2) 干旱胁迫下,硅对植物激素调控的机制研究较少,硅如何调节这一途径还有待深入研究。此外,涉及的转录机制及多种调控路径仍有待揭示。

(3) 迄今为止对于硅介导的抗旱性研究大多是在富硅禾本科植物上进行的,对低硅积累植物的关注较少。开展更多研究以探索不同作物对硅的需求

量, 能够更利于人们了解外源硅对植物的益处。

(4) 近年来, 植硅体在维持土壤碳库稳定性中的作用越来越受到重视。未来应该更详细地研究干旱胁迫或多种胁迫下植硅体和碳循环之间的互作机制, 量化不同剂量外源硅或不同硅源对硅和碳循环的影响, 以期为农业生产提供更有效的施肥措施。

参考文献

- [1] KESHAVARZ M, MALEKSAEIDI H, KARAMI E. Livelihood vulnerability to drought: A case of rural Iran [J]. *Int J Disaster Risk Reduct*, 2017, 21: 223–230. doi: 10.1016/j.ijdr.2016.12.012.
- [2] VANGELIS H, SPILIOTIS M, TSAKIRIS G. Drought severity assessment based on bivariate probability analysis [J]. *Water Resour Manag*, 2011, 25(1): 357–371. doi: 10.1007/s11269-010-9704-y.
- [3] WANG H J, CHEN Y N, PAN Y P. Characteristics of drought in the arid region of northwestern China [J]. *Climate Res*, 2015, 62(2): 99–113. doi: 10.3354/cr01266.
- [4] YE T, SHI P J, WANG J A, et al. China's drought disaster risk management: Perspective of severe droughts in 2009–2010 [J]. *Int J Disaster Risk Sci*, 2012, 3(2): 84–97. doi: 10.1007/s13753-012-0009-z.
- [5] CHEN W, YAO X Q, CAI K Z, et al. Silicon alleviates drought stress of rice plants by improving plant water status, photosynthesis and mineral nutrient absorption [J]. *Biol Trace Elem Res*, 2011, 142(1): 67–76. doi: 10.1007/s12011-010-8742-x.
- [6] KAYA C, TUNA L, HIGGS D. Effect of silicon on plant growth and mineral nutrition of maize grown under water-stress conditions [J]. *J Plant Nutr*, 2006, 29(8): 1469–1480. doi: 10.1080/01904160600837238.
- [7] XU L, ISLAM F, ALI B, et al. Silicon and water-deficit stress differentially modulate physiology and ultrastructure in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *3 Biotechnol*, 2017, 7(4): 273. doi: 10.1007/s13205-017-0904-5.
- [8] MA J F, YAMAJI N, MITANI-UENO N. Transport of silicon from roots to panicles in plants [J]. *Proc Jpn Acad Ser B Phys Biol Sci*, 2011, 87(7): 377–385. doi: 10.2183/pjab.87.377.
- [9] 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.
- [10] ZHU Y X, GONG H J. Beneficial effects of silicon on salt and drought tolerance in plants [J]. *Agron Sustain Dev*, 2014, 34(2): 455–472. doi: 10.1007/s13593-013-0194-1.
- [11] TEIXEIRA N C, VALIM J O S, OLIVEIRA M G A, et al. Combined effects of soil silicon and drought stress on host plant chemical and ultrastructural quality for leaf-chewing and sap-sucking insects [J]. *J Agron Crop Sci*, 2020, 206(2): 187–201. doi: 10.1111/jac.12386.
- [12] LI Z C, SONG Z L, YAN Z F, et al. Silicon enhancement of estimated plant biomass carbon accumulation under abiotic and biotic stresses: A meta-analysis [J]. *Agron Sustain Dev*, 2018, 38(3): 26. doi: 10.1007/s13593-018-0496-4.
- [13] YIN L N, WANG S W, LIU P, et al. Silicon-mediated changes in polyamine and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid are involved in silicon-induced drought resistance in *Sorghum bicolor* L. [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2014, 80: 268–277. doi: 10.1016/j.plaphy.2014.04.014.
- [14] CAO B L, MA Q, XU K. Silicon restrains drought-induced ROS accumulation by promoting energy dissipation in leaves of tomato [J]. *Protoplasma*, 2020, 257(2): 537–547. doi: 10.1007/s00709-019-01449-0.
- [15] WANG Y W, ZHANG B B, JIANG D X, et al. Silicon improves photosynthetic performance by optimizing thylakoid membrane protein components in rice under drought stress [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 158: 117–124. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.11.022.
- [16] PATEL M, FATNANI D, PARIDA A K. Silicon-induced mitigation of drought stress in peanut genotypes (*Arachis hypogaea* L.) through ion homeostasis, modulations of antioxidative defense system, and metabolic regulations [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 166: 290–313. doi: 10.1016/j.plaphy.2021.06.003.
- [17] SONG X P, VERMA K K, TIAN D D, et al. Exploration of silicon functions to integrate with biotic stress tolerance and crop improvement [J]. *Biol Res*, 2021, 54(1): 19. doi: 10.1186/s40659-021-00344-4.
- [18] LIU M D, ZHANG Y L. Advance in the study of silicon fertility in paddy fields [J]. *Chin J Soil Sci*, 2001, 32(4): 187–192. doi: 10.3321/j.issn:0564-3945.2001.04.013.
刘鸣达, 张玉龙. 水稻土硅素肥力的研究现状与展望 [J]. *土壤通报*, 2001, 32(4): 187–192. doi: 10.3321/j.issn:0564-3945.2001.04.013.
- [19] YAN G C, NIKOLIC M, YE M J, et al. Silicon acquisition and accumulation in plant and its significance for agriculture [J]. *J Integr Agric*, 2018, 17(10): 2138–2150. doi: 10.1016/S2095-3119(18)62037-4.
- [20] LIU L J, HUANG Z T, MENG C F, et al. Research progress on soil silicon in different ecosystems in China [J]. *Acta Pedol Sin*, 2021, 58(1): 31–41. doi: 10.11766/trxb202005310409.
刘丽君, 黄张婷, 孟赐福, 等. 中国不同生态系统土壤硅的研究进展 [J]. *土壤学报*, 2021, 58(1): 31–41. doi: 10.11766/trxb202005310409.
- [21] ZANG H L, ZHANG X P, HE D Y. On the silicon supplying capacity of paddy soils in south China [J]. *Acta Pedol Sin*, 1982, 19(2): 131–140.
臧惠林, 张效朴, 何电源. 我国南方水稻土供硅能力的研究 [J]. *土壤学报*, 1982, 19(2): 131–140.
- [22] NANAYAKKARA U N, UDDIN W, DATNOFF L E. Application of silicon sources increases silicon accumulation in perennial ryegrass turf

- on two soil types [J]. *Plant Soil*, 2008, 303(1/2): 83–94. doi: 10.1007/s11104-007-9488-x.
- [23] HODSON M J, WHITE P J, MEAD A, et al. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants [J]. *Ann Bot*, 2005, 96(6): 1027–1046. doi: 10.1093/aob/mci255.
- [24] LIANG Y C, ZHANG Y C, MA T S. Silicon nutrition in plants [J]. *Soil Sci Res Dev*, 1993, 21(3): 7–14.
梁永超, 张永春, 马同生. 植物的硅营养 [J]. *土壤学进展*, 1993, 21(3): 7–14.
- [25] GUNTZER F, KELLER C, MEUNIER J D. Benefits of plant silicon for crops: A review [J]. *Agron Sustain Dev*, 2012, 32(1): 201–213. doi: 10.1007/s13593-011-0039-8.
- [26] THAKRAL V, BHAT J A, KUMAR N, et al. Role of silicon under contrasting biotic and abiotic stress conditions provides benefits for climate smart cropping [J]. *Environ Exp Bot*, 2021, 189: 104545. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104545.
- [27] CHEN D Q, WANG S W, YIN N, et al. How does silicon mediate plant water uptake and loss under water deficiency? [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 281. doi: 10.3389/fpls.2018.00281.
- [28] SAJA-GARBARZ D, OSTROWSKA A, KACZANOWSKA K, et al. Accumulation of silicon and changes in water balance under drought stress in *Brassica napus* var. *napus* L. [J]. *Plants*, 2021, 10(2): 280–293. doi: 10.3390/plants10020280.
- [29] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management [J]. *Agron Sustain Dev*, 2009, 29(1): 185–212. doi: 10.1051/agro:2008021.
- [30] MING D F, PEI Z F, NAEEM M S, et al. Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment [J]. *J Agron Crop Sci*, 2012, 198(1): 14–26. doi: 10.1111/j.1439-037X.2011.00486.x.
- [31] GONG H J, CHEN K M. The regulatory role of silicon on water relations, photosynthetic gas exchange, and carboxylation activities of wheat leaves in field drought conditions [J]. *Acta Physiol Plant*, 2012, 34(4): 1589–1594. doi: 10.1007/s11738-012-0954-6.
- [32] AHMED M, FAYYAZ-UL-HASSEN, QADEER U, et al. Silicon application and drought tolerance mechanism of *Sorghum* [J]. *Afr J Agric Res*, 2011, 6(3): 594–607. doi: 10.5897/AJAR10.626.
- [33] BEZERRA B K L, LIMA G P P, DOS REIS A R, et al. Physiological and biochemical impacts of silicon against water deficit in sugarcane [J]. *Acta Physiol Plant*, 2019, 41(12): 189–200. doi: 10.1007/s11738-019-2980-0.
- [34] GAO X P, ZOU C Q, WANG L J, et al. Silicon decreases transpiration rate and conductance from stomata of maize plants [J]. *J Plant Nutr*, 2006, 29(9): 1637–1647. doi: 10.1080/01904160600851494.
- [35] KELLER C, RIZWAN M, DAVIDIAN J C, et al. Effect of silicon on wheat seedlings (*Triticum turgidum* L.) grown in hydroponics and exposed to 0 to 30 μM Cu [J]. *Planta*, 2015, 241(4): 847–860. doi: 10.1007/s00425-014-2220-1.
- [36] ZHANG G Q, XU K, WANG X C, et al. Effects of silicon on exchange characteristics of H_2O and CO_2 in ginger leaves [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2008, 19(8): 1702–1707.
张国芹, 徐坤, 王兴翠, 等. 硅对生姜叶片水、二氧化碳交换特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2008, 19(8): 1702–1707.
- [37] AHMED M, ASIF M, HASSAN F U. Augmenting drought tolerance in sorghum by silicon nutrition [J]. *Acta Physiol Plant*, 2014, 36(2): 473–483. doi: 10.1007/s11738-013-1427-2.
- [38] HATTORI T, INANAGA S, ARAKI H, et al. Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor* [J]. *Physiol Plant*, 2005, 123(4): 459–466. doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00481.x.
- [39] SONOBE K, HATTORI T, AN P, et al. Diurnal variations in photosynthesis, stomatal conductance and leaf water relation in sorghum grown with or without silicon under water stress [J]. *J Plant Nutr*, 2009, 32(3): 433–442. doi: 10.1080/01904160802660743.
- [40] KUHLA J, PAUSCH J, SCHALLER J. Effect on soil water availability, rather than silicon uptake by plants, explains the beneficial effect of silicon on rice during drought [J]. *Plant Cell Environ*, 2021, 44(10): 3336–3346. doi: 10.1111/pce.14155.
- [41] ZHANG W J, YU X X, LI M, et al. Silicon promotes growth and root yield of *Glycyrrhiza uralensis* under salt and drought stresses through enhancing osmotic adjustment and regulating antioxidant metabolism [J]. *Crop Prot*, 2018, 107: 1–11. doi: 10.1016/j.cropro.2018.01.005.
- [42] SHI Y, ZHANG Y, HAN W H, et al. Silicon enhances water stress tolerance by improving root hydraulic conductance in *Solanum lycopersicum* L. [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 196. doi: 10.3389/fpls.2016.00196.
- [43] CAO B L, WANG L L, GAO S, et al. Silicon-mediated changes in radial hydraulic conductivity and cell wall stability are involved in silicon-induced drought resistance in tomato [J]. *Protoplasma*, 2017, 254(6): 2295–2304. doi: 10.1007/s00709-017-1115-y.
- [44] HADDAD R, KAMANGAR A. The ameliorative effect of silicon and potassium on drought stressed grape (*Vitis vinifera* L.) leaves [J]. *Iran J Genet Plant Breed*, 2015, 4(2): 48–58.
- [45] HASANUZZAMAN M, NAHAR K, ANEE T I, et al. Silicon-mediated regulation of antioxidant defense and glyoxalase systems confers drought stress tolerance in *Brassica napus* L. [J]. *S Afr J Bot*, 2018, 115: 50–57. doi: 10.1016/j.sajb.2017.12.006.
- [46] PEI Z F, MING D F, LIU D, et al. Silicon improves the tolerance to

- water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings [J]. *J Plant Growth Regul*, 2010, 29(1): 106–115. doi: 10.1007/s00344-009-9120-9.
- [47] CHAVES M M. Effects of water deficits on carbon assimilation [J]. *J Exp Bot*, 1991, 42(1): 1–16. doi: 10.1093/jxb/42.1.1.
- [48] MAGHSOUDI K, EMAM Y, PESSARAKLI M. Effect of silicon on photosynthetic gas exchange, photosynthetic pigments, cell membrane stability and relative water content of different wheat cultivars under drought stress conditions [J]. *J Plant Nutri*, 2016, 39(7): 1001–1015. doi: 10.1080/01904167.2015.1109108.
- [49] KANG J J, ZHAO W Z, ZHU X. Silicon improves photosynthesis and strengthens enzyme activities in the C₃ succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* under drought stress [J]. *J Plant Physiol*, 2016, 199: 76–86. doi: 10.1016/j.jplph.2016.05.009.
- [50] HAMAYUN M, SOHN E Y, KHAN S A, et al. Silicon alleviates the adverse effects of salinity and drought stress on growth and endogenous plant growth hormones of soybean (*Glycine max* L.) [J]. *Pak J Bot*, 2010, 42(3): 1713–1722. doi: 10.3417/2008072.
- [51] ZHANG W J, ZHANG X J, LANG D Y, et al. Silicon alleviates salt and drought stress of *Glycyrrhiza uralensis* plants by improving photosynthesis and water status [J]. *Biol Plant*, 2020, 64(1): 302–313. doi: 10.32615/bp.2019.136.
- [52] ZHANG P Y, GAO R G, YANG F J, et al. Effects of silicon on photosynthetic characteristics and activity of antioxidant enzymes in continuous-cropped cucumber seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, 25(6): 1733–1738. doi: 10.13287/j.1001-9332.20140409.005.
- 张平艳, 高荣广, 杨凤娟, 等. 硅对连作黄瓜幼苗光合特性和抗氧化酶活性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(6): 1733–1738. doi: 10.13287/j.1001-9332.20140409.005.
- [53] GUNES A, KADIOGLU Y K, PILBEAM D J, et al. Influence of silicon on sunflower cultivars under drought stress, II: Essential and nonessential element uptake determined by polarized energy dispersive x-ray fluorescence [J]. *Commun Soil Sci Plant Anal*, 2008, 39(13/14): 1904–1927. doi: 10.1080/00103620802134719.
- [54] AHMAD M, EL-SAEID M H, AKRAM M A, et al. Silicon fertilization: A tool to boost up drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) crop for better yield [J]. *J Plant Nut*, 2016, 39(9): 1283–1291. doi: 10.1080/01904167.2015.1105262.
- [55] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53(1): 247–273. doi: 10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329.
- [56] LIANG Y C. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barley under salt stress [J]. *Plant Soil*, 1999, 209(2): 217–224. doi: 10.1023/A:1004526604913.
- [57] ETESAMI H, JEONG B R. Silicon (Si): Review and future prospects on the action mechanisms in alleviating biotic and abiotic stresses in plants [J]. *Ecotoxicol Environ Safe*, 2018, 147: 881–896. doi: 10.1016/j.ecoenv.2017.09.063.
- [58] DEHGhaniPOODEH S, GHOBADI C, BANINASAB B, et al. Effect of silicon on growth and development of strawberry under water deficit conditions [J]. *Hort Plant J*, 2018, 4(6): 226–232. doi: 10.1016/j.hpj.2018.09.004.
- [59] GUERRIERO G, HAUSMAN J F, LEGAY S. Silicon and the plant extracellular matrix [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 463. doi: 10.3389/fpls.2016.00463.
- [60] HU A Y, XU S N, QIN D N, et al. Role of silicon in mediating phosphorus imbalance in plants [J]. *Plants*, 2021, 10(1): 51. doi: 10.3390/plants10010051.
- [61] DETMANN K C, ARAÚJO W L, MARTINS S C V, et al. Silicon nutrition increases grain yield, which, in turn, exerts a feed-forward stimulation of photosynthetic rates via enhanced mesophyll conductance and alters primary metabolism in rice [J]. *New Phytol*, 2012, 196(3): 752–762. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04299.x.
- [62] ENEJI A E, INANAGA S, MURANAKA S, et al. Growth and nutrient use in four grasses under drought stress as mediated by silicon fertilizers [J]. *J Plant Nutr*, 2008, 31(2): 355–365. doi: 10.1080/01904160801894913.
- [63] PARVEEN A, LIU W, HUSSAIN S, et al. Silicon priming regulates morpho-physiological growth and oxidative metabolism in maize under drought stress [J]. *Plants*, 2019, 8(10): 431. doi: 10.3390/plants8100431.
- [64] SONOBE K, HATTORI T, AN P, et al. Effect of silicon application on sorghum root responses to water stress [J]. *J Plant Nutr*, 2010, 34(1): 71–82. doi: 10.1080/01904167.2011.531360.
- [65] HUSSAIN H A, HUSSAIN S, KHALIQ A, et al. Chilling and drought stresses in crop plants: Implications, cross talk, and potential management opportunities [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 393. doi: 10.3389/fpls.2018.00393.
- [66] MØLLER I M, JENSEN P E, HANSSON A. Oxidative modifications to cellular components in plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58: 459–481. doi: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946.
- [67] MA D Y, SUN D X, WANG C Y, et al. Silicon application alleviates drought stress in wheat through transcriptional regulation of multiple antioxidant defense pathways [J]. *J Plant Growth Regul*, 2016, 35(1): 1–10. doi: 10.1007/s00344-015-9500-2.
- [68] RANGANI J, PANDA A, PATEL M, et al. Regulation of ROS through proficient modulations of antioxidative defense system maintains the

- structural and functional integrity of photosynthetic apparatus and confers drought tolerance in the facultative halophyte *Salvadora persica* L. [J]. *J Photochem Photobiol B Biol*, 2018, 189: 214–233. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2018.10.021.
- [69] GONG H J, ZHU X Y, CHEN K M, et al. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought [J]. *Plant Sci*, 2005, 169(2): 313–321. doi: 10.1016/j.plantsci.2005.02.023.
- [70] KIM Y H, KHAN A L, WAQAS M, et al. Silicon regulates antioxidant activities of crop plants under abiotic-induced oxidative stress: A review [J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 510. doi: 10.3389/fpls.2017.00510.
- [71] MA C C, LI Q F, GAO Y B, et al. Effects of silicon application on drought resistance of cucumber plants [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2004, 50(5): 623–632. doi: 10.1080/00380768.2004.10408520.
- [72] GONG H J, CHEN K M, ZHAO Z G, et al. Effects of silicon on defense of wheat against oxidative stress under drought at different developmental stages [J]. *Biol Plant*, 2008, 52(3): 592–596. doi: 10.1007/s10535-008-0118-0.
- [73] YOSHIDA T, OBATA T, FEIL R, et al. The role of abscisic acid signaling in maintaining the metabolic balance required for *Arabidopsis* growth under nonstress conditions [J]. *Plant Cell*, 2019, 31(1): 84–105. doi: 10.1105/tpc.18.00766
- [74] VERMA K K, SINGH R K, SONG Q Q, et al. Silicon alleviates drought stress of sugarcane plants by improving antioxidant responses [J]. *Biomed J Sci Tech Res*, 2019, 17(1): 12580–12586. doi: 10.26717/BJSTR.2019.17.002957.
- [75] DONG T X, CAI K Z, ZENG R S. Effects of methyl jasmonate (MeJA) on photosynthetic traits of rice seedlings under drought stress [J]. *Ecol Environ Sci*, 2009, 18(5): 1872–1876. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2009.05.051.
- 董桃杏, 蔡昆争, 曾任森. 茉莉酸甲酯(MeJA)对干旱胁迫下水稻幼苗光合作用特性的影响 [J]. *生态环境学报*, 2009, 18(5): 1872–1876. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2009.05.051.
- [76] JAYAKANNAN M, BOSE J, BABOURINA O, et al. Salicylic acid improves salinity tolerance in *Arabidopsis* by restoring membrane potential and preventing salt-induced K⁺ loss via a GORK channel [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(8): 2255–2268. doi: 10.1093/jxb/ert085.
- [77] AKTER N, ISLAM M R, KARIM M A, et al. Alleviation of drought stress in maize by exogenous application of gibberellic acid and cytokinin [J]. *J Crop Sci Biotechnol*, 2014, 17(1): 41–48. doi: 10.1007/s12892-013-0117-3.
- [78] LIAN H L, YU X, YE Q, et al. The role of aquaporin RWC3 in drought avoidance in rice [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45(4): 481–489. doi: 10.1093/pcp/pch058.
- [79] HACHEZ C, VESELOV D, YE Q, et al. Short-term control of maize cell and root water permeability through plasma membrane aquaporin isoforms [J]. *Plant Cell Environ*, 2012, 35(1): 185–198. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02429.x.
- [80] LIU P, YIN L N, WANG S W, et al. Enhanced root hydraulic conductance by aquaporin regulation accounts for silicon alleviated salt-induced osmotic stress in *Sorghum bicolor* L. [J]. *Environ Exp Bot*, 2015, 111: 42–51. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.10.006.
- [81] SONG A L, LI P, FAN F L, et al. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress [J]. *PLoS One*, 2014, 9(11): e113782. doi: 10.1371/journal.pone.0113782.
- [82] SIMKIN A J, MCAUSLAND L, LAWSON T, et al. Overexpression of the rieskeFeS protein increases electron transport rates and biomass yield [J]. *Plant Physiol*, 2017, 175(1): 134–145. doi: 10.1104/pp.17.00622.
- [83] ZHANG Y, SHI Y, GONG H J, et al. Beneficial effects of silicon on photosynthesis of tomato seedlings under water stress [J]. *J Integr Agric*, 2018, 17(10): 2151–2159. doi: 10.1016/S2095-3119(18)62038-6.
- [84] JENNY A, MARK W, ROBIN G W, et al. Absence of the Lhcb1 and Lhcb2 proteins of the light-harvesting complex of photosystem II: Effects on photosynthesis, grana stacking and fitness [J]. *Plant J*, 2003, 35(3): 350–361. doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01811.x.
- [85] LONGONI P, DOUCHI D, CARITI F, et al. Phosphorylation of the light-harvesting complex II isoform Lhcb2 is central to state transitions [J]. *Plant Physiol*, 2015, 169(4): 2874–2883. doi: 10.1104/pp.15.01498.
- [86] ROGOWSKI P, WASILEWSKA-DEBOWSKA W, KRUPNIK T, et al. Photosynthesis and organization of maize mesophyll and bundle sheath thylakoids of plants grown in various light intensities [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 162: 72–86. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.02.006.
- [87] SUN H J, SUN X W, WANG H, et al. Advances in salt tolerance molecular mechanism in tobacco plants [J]. *Hereditas*, 2020, 157(1): 5. doi: 10.1186/s41065-020-00118-0.
- [88] KHATTAB H I, EMAM M A, EMAM M M, et al. Effect of selenium and silicon on transcription factors *NAC5* and *DREB2A* involved in drought-responsive gene expression in rice [J]. *Biol Plant*, 2014, 58(2): 265–273. doi: 10.1007/s10535-014-0391-z.
- [89] MAGHSOUDI K, EMAM Y, NIAZI A, et al. P5CS expression level and proline accumulation in the sensitive and tolerant wheat cultivars under control and drought stress conditions in the presence/absence of silicon and salicylic acid [J]. *J Plant Interact*, 2018, 13(1): 461–471. doi: 10.1080/17429145.2018.1506516.