

刘海莉, 杨蕾蕾, 辛苗苗, 等. 硅对平邑甜茶幼苗干旱胁迫伤害的缓解[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(4): 904-910.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.04.022

硅对平邑甜茶幼苗干旱胁迫伤害的缓解

刘海莉¹, 杨蕾蕾¹, 辛苗苗¹, 师雪艳², 刘晶莹¹

(1.西北农林科技大学生命科学院/陕西省苹果重点实验室, 陕西 杨凌 712100; 2.西北农林科技大学园艺学院/陕西省苹果重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 以 15% 聚乙二醇 (PEG) 6000 模拟干旱胁迫, 水培平邑甜茶 (*Malus hupehensis* Rhed.) 幼苗为试验材料, 硅酸钠 ($2 \text{ mmol/L Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$) 作为硅源, 研究硅对苹果幼苗干旱胁迫伤害缓解及促进植株生长的影响。结果显示, 在 PEG 模拟干旱胁迫下, 与不施硅相比, 施硅处理的平邑甜茶幼苗硅转运蛋白转录水平升高、硅含量升高、生物量提高、叶片相对含水量提高; 叶片中 H_2O_2 含量、丙二醛含量及相对电渗率维持在较低水平, 叶绿体结构较完整且光合作用较强。表明施硅能够通过提高 *Lsi1* 基因转录进而提高平邑甜茶幼苗体内硅的含量, 缓解干旱胁迫对苹果幼苗的氧化伤害, 促进植株的生长。

关键词: 硅转运蛋白; 活性氧; 叶绿体; 聚乙二醇

中图分类号: S145.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2019)04-0904-07

Mitigative effect of silicon on drought stress-induced injuries in *Malus hupehensis* Rhed. seedling

LIU Hai-li¹, YANG Lei-lei¹, XIN Miao-miao¹, SHI Xue-yan², LIU Jing-ying¹

(1. College of Life Sciences / Shaanxi Key Laboratory of Apple, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 2. College of Horticulture / Shaanxi Key Laboratory of Apple, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The study was conducted to determine the effect and mechanism of exogenous silicon (Si) on apple seedling under drought stress. Drought stress imposed by 15% (W/V) polyethylene glycol (PEG) 6000 and Si was supplied as $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ at 2 mmol/L . The results shown Si application increased expression level of silicon transporter gene *Lsi1* and silicon content in apple seedling under PEG stress, which was contributing to maintain H_2O_2 accumulation, malondialdehyde content and the relative electrolyte leakage at lower levels, and increased photosynthesis by protecting the chloroplast structure. In conclusion, exogenous silicon could increase silicon content in plant by enhance the expression level of *Lsi1*, and then alleviate oxidative damage of drought stress and improve the growth of apple seedlings.

Key words: silicon transporter; reactive oxygen species; chloroplast; polyethylene glycol

随着气候变暖, 全球干旱问题日益严重, 干旱已成为世界最主要自然灾害之一, 严重影响农业生产。植物细胞能够敏锐感知外界环境的变化, 及时做出调整以适应环境的变化。活性氧 (Reactive oxygen

species, ROS) 包括超氧阴离子自由基 (O_2^-)、过氧化氢 (H_2O_2)、羟自由基 (OH^\cdot) 和单线态氧等都是植物体内正常代谢的产物, 参与机体众多代谢环节, 其产生和消除受机体抗氧化系统动态调控^[1-2]。环境变化诱发活性氧的产生和清除失衡^[3], 继而活性氧积累引发机体毒害, 导致最终细胞死亡^[4]。有机体的抗氧化系统包括酶类抗氧化剂 [如超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT) 等^[5]] 和非酶类抗氧化剂 [如抗坏血酸 (AsA) 和还

收稿日期: 2018-10-11

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31401839)

作者简介: 刘海莉 (1992-), 女, 陕西渭南人, 硕士研究生, 主要从事果树逆境生物学研究。 (E-mail) liuhaili92612@163.com

通讯作者: 刘晶莹, (E-mail) jingying8233@163.com

原型谷胱甘肽(GSH)等^[6-7]。

在全球干旱问题日益凸显的大背景下,如何在缺水条件下促进植物生长提高农作物产量是科学研究工作的热点^[8]。硅大量存在于土壤中,长期以来,硅对植物生长发育的影响一直不被重视,近年来,随着相关研究的深入,硅作为植物生长的有益元素才逐渐被认可^[9-10]。施硅能够缓解干旱对植物造成伤害这一结论已在多种作物中报道。如小麦^[11]、高粱^[12]、大豆^[13]、黄瓜^[14]、辣椒^[15]、芒果树^[16]、酸枣^[17]等。

苹果(*Malus domestica* Borkh.)是世界也是中国重要的经济作物。黄土高原以其日照充足、昼夜温差大等独特的自然特点成为中国种植面积最大,品质最佳的苹果主产区^[18]。然而,气候的变迁,经济的发展带来日益凸显的干旱问题严重威胁着苹果产业的可持续性发展^[19]。硅作为近年来逐步被重视起来的对植物生长有益的元素,其对苹果生长发育及其抗旱性的影响也时有报道。追加硅肥可以提高富士苹果植株体内硅的含量,同时促进植株对其他中微量元素的吸收,进而提高苹果产量^[20];以苹果组培苗为材料,培养基加硅可提高组培苗的生长及缓解渗透胁迫造成的伤害^[21-22];对3年生烟富3盆栽苹果幼树进行喷施硅处理,能有效缓解轻度胁迫造成的叶片相对含水量的减少,降低丙二醛含量、增加脯氨酸含量、提高抗氧化酶活性^[23];以2年生平邑甜茶为材料,施硅可显著缓解干旱胁迫对光合系统的伤害^[24-25]。本研究在相关文献的基础上,以平邑甜茶(*Malus hupehensis* Rhed.)水培幼苗为试验材料,以PEG 6000(聚乙二醇)模拟干旱胁迫,通过检测施硅对于干旱胁迫下平邑甜茶幼苗的生理生化及硅转运蛋白基因*Lsi1*表达情况的影响,进一步揭示硅缓解干旱胁迫对苹果幼苗的伤害及促进植株生长的机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2017年1月将平邑甜茶种子沙藏至种子露白后播种于培养钵(0.12 m×0.12 m)中。待幼苗长至3~4片真叶时,取长势基本一致的幼苗移栽至1/2 Hongland 营养液中,根系经泡沫塑料板固定并深入营养液,用空气泵保障根系通气,每盆定植50株幼苗,预培养10 d后进行处理,定期换水管理。试验在西北农林科技大学陕西省苹果重点实验室水培室进行。

1.2 试验处理

参照文献^[26]及前期预试验结果,本研究采用2 mmol/L $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ 及15% PEG 对平邑甜茶幼苗进行处理。具体方案如下:-Si/-PEG(对照组):1/2 Hongland 营养液,-Si/+PEG组:1/2 Hongland 营养液+15% PEG,+Si/+PEG组:1/2 Hongland 营养液+15% PEG+2 mmol/L $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$,+Si/-PEG组:1/2 Hongland 营养液+2 mmol/L $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ 。在-Si/-PEG组和-Si/+PEG组中加入相应的 NaH_2PO_4 以调节因加入 $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ 引起的不同处理间的离子差异。分别在处理后10 d和20 d进行样品采样及相关分析,所有检测分析均设置3次生物学重复。

1.3 测定指标及方法

采集处理10 d和20 d的幼苗,整株用于测定生物量、硅含量,顶部成熟叶片用于测定相对含水量和RNA提取,中部成熟叶片用于测定 H_2O_2 和MDA的含量、相对电渗率、SOD酶活性、CAT酶活性、光合作用指标等。生物量为植物整株干质量,用天平称量获得。硅在植株叶片和根中的含量测定参考Elliot等^[27]的方法,叶片相对含水量测定参考Barrs等^[28]的方法,丙二醛(MDA)含量测定参考Heath等^[29]的方法,植株叶片相对电渗率测定参考Lutts等^[30]的方法,DAB染色法^[31]观察叶片 H_2O_2 的积累,试剂盒(南京建成生物科技有限公司产品)羟胺法检测SOD活性。试剂盒(南京建成生物科技有限公司产品)钼酸铵法检测CAT活性,利用CIRA S-3型便携式光合仪(PP-Systems,英国)测定叶片光合参数,包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r);叶绿体超微结构采用树脂包埋制备超薄切片,利用日立HT7700型透射电镜(日本)观察并拍照^[32]。

利用植物总RNA提取试剂盒(Wolact[®],香港)提取叶片总RNA,经反转录获得cDNA。以Actin(GenBank登录号:XM_008393049,上游引物:5'-TTCGTTTTTCGTTTTTCGTTTT-3';下游引物:5'-TGT-TCCATTGTTCGCATAC-3')为内参,半定量PCR分析平邑甜茶幼苗*Lsi1*(GenBank登录号:XM_008393049,上游引物:5'-TGATACCAAAGCTGTAG-GAGAAC-3';下游引物:5'-GGGTTTCATTGATCCAC-CTGATA-3')的表达情况。

1.4 数据处理

数据整理应用Microsoft Excel 2003,方差分析应

用 SPSS 17.0 软件,显著性验证采用 Turkey 法进行。

2 结果与分析

2.1 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗硅含量的影响

检测处理 20 d 的平邑甜茶幼苗体内硅含量。结果(表 1)表明,PEG 模拟干旱胁迫可引起植株叶片中硅含量的显著降低。无论是在无胁迫条件下还是 PEG 模拟干旱胁迫条件下,营养液中加硅可显著提高植株叶片及根系中硅的含量。其中 PEG 模拟干旱胁迫条件下,营养液中加硅引起植株叶片及根系中硅含量提高最多,达 130.74%。

2.2 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗生物量及叶片相对含水量的影响

与对照组相比,PEG 模拟干旱胁迫导致平邑甜茶幼苗生物量在第 10 d 和第 20 d 均显著减少;而营养液中加硅后,PEG 模拟干旱胁迫下幼苗的生物量与对照无显著差异;在无胁迫处理条件下,营养液中加硅后的第 10 d 和第 20 d,幼苗干物质质量均有显

著提高(图 1A)。

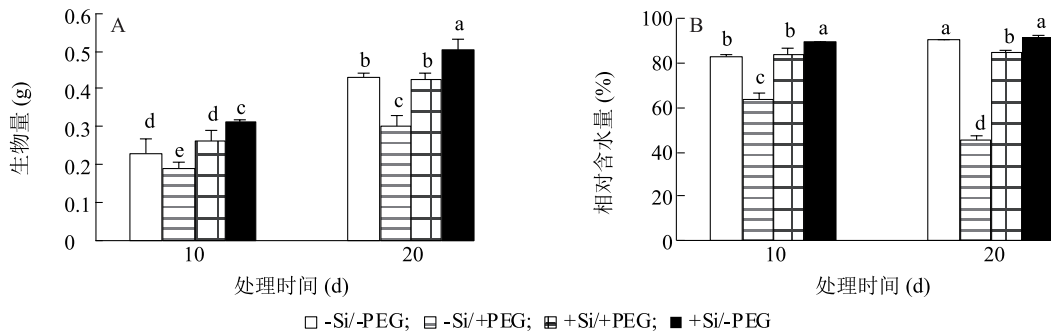
表 1 外源施硅对平邑甜茶幼苗体内硅含量的影响

Table 1 Effects of the exogenous silicon on silicon content of the *Malus hupehensis* Rhed. seedling

处理	叶片 (mg/g)	根 (mg/g)
-Si/-PEG	0.545 5±0.009 9c	0.148 1±0.012 0b
-Si/+PEG	0.350 7±0.025 3d	0.142 1±0.012 4b
+Si/+PEG	0.809 2±0.024 0b	0.243 2±0.026 1a
+Si/-PEG	0.936 9±0.039 1a	0.277 7±0.016 1a

-Si/-PEG(对照组):1/2 Hongland 营养液,-Si/+PEG组:1/2 Hongland 营养液+15% PEG,+Si/+PEG组:1/2 Hongland 营养液+15% PEG+2 mmol/L $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$,+Si/-PEG组:1/2 Hongland 营养液+2 mmol/L $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ 。同一列数据后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

PEG 模拟干旱胁迫导致幼苗叶片相对含水量在第 10 d 和第 20 d 均显著减少,而营养液中加硅可显著缓解这一情况,其第 10 d 时叶片相对含水量保持在对照组水平,第 20 d 时叶片相对含水量是对照的 93.65%,差异显著(图 1B)。



-Si/-PEG、-Si/+PEG、+Si/+PEG、+Si/-PEG处理见表 1 注。不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

图 1 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗生物量(A)及叶片相对含水量(B)的影响

Fig.1 Effects of silicon on biomass(A) and leaf relative water content(B) in *Malus hupehensis* Rhed. seedling under drought stress

2.3 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗氧化伤害的缓解

处理组叶片离体 DAB 染色后与对照相比,PEG 模拟干旱胁迫下生长 20 d 的平邑甜茶幼苗中部成熟叶片大片区域呈现较深的黄褐色;而营养液中加硅后,PEG 模拟干旱胁迫下生长的叶片其黄褐色区域明显减小(图 2A)。

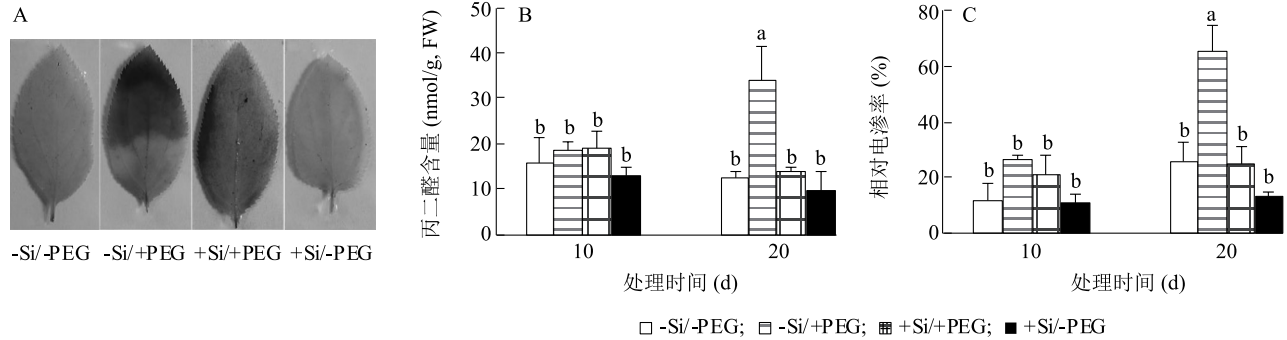
平邑甜茶幼苗叶片 MDA 的积累和叶片相对电渗率在处理持续 10 d 时,2 个参数在不同处理间无显著差异;而处理 20 d 时,与对照相比,PEG 模拟干旱胁迫下生长的幼苗,其叶片 MDA 含量和叶片相对电渗率均显著升高,而营养液中加硅后,PEG 模

拟干旱胁迫则不能引起幼苗叶片 MDA 含量和叶片相对电渗率的升高(图 2B,图 2C)。

2.4 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗抗氧化酶活性的影响

PEG 模拟干旱胁迫引起平邑甜茶幼苗叶片 SOD 酶活性在第 10 d 和第 20 d 与对照组相比均显著增加;而营养液中加硅后,PEG 模拟干旱胁迫引起幼苗叶片 SOD 酶活性的增加量减少,在 10 d 时减少不显著,在第 20 d 时减少显著。相似的趋势也表现在 CAT 酶活性的变化上。PEG 模拟干旱胁迫引起幼苗叶片 CAT 酶活性在第 10 d 和第 20 d 显著增加;而营养液中加硅后,PEG 模拟干旱胁迫引起幼

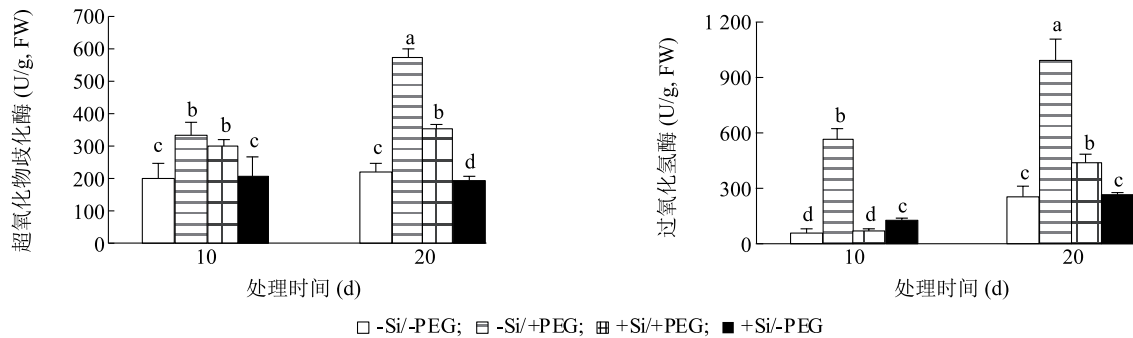
苗叶片 *CAT* 酶活性的增加量在第 10 d 和第 20 d 均显著减少(图 3)。



A:处理 20 d 时叶片 H_2O_2 原位染色;B:处理 10 d 和 20 d 时叶片 MDA 含量;C:处理 10 d 和 20 d 时相对电渗率。-Si/-PEG、-Si/+PEG、+Si/+PEG、+Si/-PEG 处理见表 1 注。

图 2 硅缓解干旱胁迫对平邑甜茶幼苗的氧化伤害

Fig.2 Effects of silicon on oxidant damage in *Malus hupehensis* Rhed. seedling under drought stress



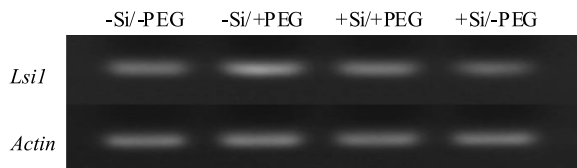
-Si/-PEG、-Si/+PEG、+Si/+PEG、+Si/-PEG、见表 1 注。

图 3 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗抗氧化酶活性的影响

Fig.3 Effects of silicon on antioxidant enzyme activity in *Malus hupehensis* Rhed. seedling under drought stress

2.5 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗硅转运蛋白转录水平的影响

PEG 模拟干旱胁迫引起平邑甜茶幼苗叶片中硅转运蛋白基因 *Lsi1* 转录水平下降,而营养液中加硅后,硅转运蛋白基因 *Lsi1* 转录水平升高。此外,单独加硅处理并未看到该基因转录水平的明显改变(图 4)。



-Si/-PEG、-Si/+PEG、+Si/+PEG、+Si/-PEG 处理见表 1 注。

图 4 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗硅转运蛋白基因 *Lsi1* 转录水平的影响

Fig.4 Effects of silicon on the expression of *Lsi1* in *Malus hupehensis* Rhed. seedling under drought stress

2.6 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗光合作用的影响

PEG 模拟干旱胁迫引起幼苗净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度显著降低;而加硅处理可部分缓解 PEG 模拟干旱胁迫引起的上述参数的降低,其中净光合速率显著提高(表 2)。此外,我们比较了处理 20 d 的幼苗叶绿体超微结构,结果(图 5)显示:与 PEG 模拟干旱处理下的叶片叶绿体相比,加硅后的幼苗叶片,其叶绿体结构更清晰完整,脂肪粒较小,典型的基粒中有排列规整的基粒片层结构。

3 讨论

本研究以水培平邑甜茶幼苗为试验材料,探讨硅缓解干旱胁迫对苹果幼苗伤害及促进植株生长的机制。依据试验结果可知,在干旱胁迫下,当环境中硅含量充足时,苹果幼苗可能通过提高硅转运蛋白基因 *Lsi1* 的表达促进植株对硅

的吸收,进而提高体内硅含量,硅含量高的植株具有较强的耐旱性,与单一干旱胁迫处理相比其

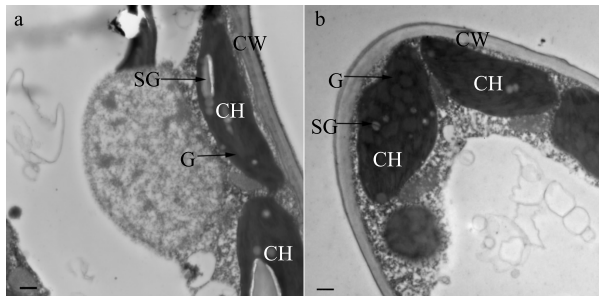
生物量较高,叶片含水量较高,受到的氧化伤害较小,光合作用较强。

表 2 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗光合作用参数的影响

Table 2 Effects of silicon on net Photosynthesis (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (g_s) and intercellular CO_2 (C_i) in the *Malus hupehensis* Rhed. seedling under drought stress

处理	光合速率(P_n) [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	蒸腾速率(T_r) [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	气孔导度(g_s) [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	胞间 CO_2 浓度(C_i) ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)
-Si/-PEG	13.83±3.75a	2.90±0.92a	181.00±62.51a	404.67±53.61a
-Si/+PEG	3.87±1.10c	0.61±0.20b	19.67±6.66b	201.67±67.86b
+Si/+PEG	8.53±1.12b	1.44±0.28b	59.00±8.72b	238.67±31.39b
+Si/-PEG	17.37±0.70a	4.19±1.04a	131.67±19.73a	408.67±40.53a

同一列数据后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。



a 和 b 分别为不加硅与加硅干旱胁迫下叶肉细胞叶绿体结构。CW:细胞壁;SG:脂肪粒;CH:叶绿体;G:基粒。标尺:500 nm。

图 5 硅对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗叶肉细胞中叶绿体超微结构的影响

Fig.5 Effects of silicon on chloroplast ultrastructure of *Malus hupehensis* Rhed. leaf mesophyll cell under drought stress

依据 Arnon 和 Stout 提出的关于植物必需营养元素的理论,硅并未被列入必需元素之列。其中部分原因在于,硅元素广泛存在于自然界,目前尚难提供一个无硅环境以评价硅的必需性。然而,不断有研究结果表明充足的硅有益于植物生长。在 2005-2006 年 Liang 等在中国东北部地区进行试验,施加硅肥使得水稻、玉米、黄瓜、番茄和大豆的产量提高了 10.3%、7.7%、13.7%、12.0% 和 11.0%^[33]。此外,在多个物种的研究中,施硅均表现出提高植株抵御逆境胁迫能力的作用^[34-36]。在我们的研究中,施硅在无胁迫条件下促进平邑甜茶幼苗的生长,在 PEG 模拟干旱胁迫条件下,缓解了胁迫对其生长的抑制,其在生长第 10 d 和第 20 d 时生物量与对照相当。

不同植物体内硅的含量存在差异,这与其对硅吸收能力的差异有关。调查显示通常单子叶植物体

内的硅含量高于双子叶植物^[37]。富含硅的植物多为单子叶植物,因此目前关于植物对硅的吸收与体内转运的研究多来自于单子叶植物,特别是水稻。水稻中硅的吸收主要与硅转运蛋白 Lsi1 相关^[38]。在印度水稻中过表达 *Lsi1* 使得植株对硅的吸收明显加强^[39]。然而,近年来多个双子叶植物如黄瓜、南瓜、大豆和番茄中的硅转运蛋白也被鉴定,认为其也具有硅转运的能力。前期,我们克隆获得了苹果硅转运蛋白基因 *MdLsi1* 碱基序列信息,与已知其他物种中的硅转运蛋白基因进行序列比对分析,认为其可能参与苹果植株体内硅的转运。我们的研究结果显示,处理 20 d 后,无胁迫条件下,单纯施硅引起平邑甜茶幼苗体内硅含量的显著上升,但没有引起硅转运蛋白基因的高表达,结合文献分析认为外源施硅,并不一定会引起硅转运蛋白基因转录水平的改变,是否改变,上调还是下调在不同物种上不同,在同一物种的不同器官中不同^[40-41]。本研究结果显示干旱胁迫下,不施硅的平邑甜茶幼苗其硅转运蛋白基因转录水平较对照略低,而施硅的幼苗叶片该基因转录水平明显上调,这一结果与其他物种中的报道相同^[42]。Yamaji 等^[43]在水稻中研究认为,干旱引起基因下调可能与 ABA 水平的上升有关。ABA 显著抑制该基因的表达,进而影响硅的吸收。Hosseini 等^[44]认为干旱条件下施硅可引起 ABA 下调进而提高植株中该基因表达。据此,我们认为在干旱胁迫下苹果幼苗可能通过提高硅转运蛋白基因 *Lsi1* 的表达促进植株对硅的吸收,进而提高体内硅含量。这一结果与叶片相对较高的硅含量相对应。

干旱是一种严重的逆境胁迫,植株抵御干旱胁迫的机制是一个十分复杂的过程,目前尚未完全解

析。植物遭受干旱胁迫时常伴随体内活性氧的积累及随之引发的氧化伤害,本研究检测了干旱胁迫下活性氧 H_2O_2 在叶片中的积累情况,并通过检测叶片中 MDA 含量反映膜脂过氧化程度及膜电渗率体现膜的完整性。结果显示,处理 20 d 时,干旱胁迫使得叶片中 H_2O_2 含量、MDA 含量及叶片相对电渗率显著提高,而施硅可抑制干旱胁迫下这些参数的改变,使其维持在对照水平。类似的结果在不同的物种中均有报道,如黄瓜^[45]、鹰嘴豆^[46]、向日葵^[47]、番茄^[35]等。抗氧化系统在维持植物体内 ROS 水平中发挥重要作用。本研究中,干旱胁迫引起 SOD 活性、CAT 活性升高,施硅后其活性升高的幅度减小,这一现象可能是由于施硅后植株产生活性氧的量减小,因此所需的抗氧化酶量减小。相似结果在芒果树上被报道^[16]。关于施硅对逆境下植株体内抗氧化酶活性的影响在不同研究中有所不同,但研究者普遍认为,硅的施加有助于植物维持 ROS 在一个较低的水平,避免其对自身的伤害。

目前,研究者普遍认可干旱会对植株的光合作用及细胞的结构产生不利影响。本实验室在之前的研究中,观察到了干旱引起苹果植株细胞超微结构的改变^[32]。这些改变体现在细胞核、细胞器、细胞膜上。叶绿体结构被破坏必然影响光合作用^[48]。本研究中我们着重观察了叶肉细胞叶绿体的变化情况,可以看到施硅可以改善 PEG 模拟干旱引起的叶绿体结构的破坏。这与前人在其他物种中的相关研究结果一致^[34,40]。

参考文献:

- [1] FOYER C H, NOCTOR G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses[J]. *Plant Cell*, 2005, 17(7): 1866-1875.
- [2] 赖金莉,李欣欣,薛磊,等.植物抗旱性研究进展[J].*江苏农业科学*,2018,46(17):23-27.
- [3] ITURBE-ORMETXE I, ESCUREDO P R, ARRESE-LGOR C, et al. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat[J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(1): 173-181.
- [4] YOU J, CHAN Z L. ROS regulation during abiotic stress responses in crop plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6(4): 690-695.
- [5] MITTLER R, VANDERAUWERA S, GOLLERY M, et al. Reactive oxygen gene network of plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(10): 490-498.
- [6] ASADA K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50(1): 601-639.
- [7] FOYER C H, HALLIWELL B. Presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism[J]. *Planta*, 1976, 133(1): 21-25.
- [8] 李佳,刘立云,李艳,等.保水剂对干旱胁迫槟榔幼苗生理特征的影响[J].*南方农业学报*, 2018,49(1):104-108.
- [9] MA J F, YAMAJI N. Silicon uptake and accumulation in higher plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(8): 392-397.
- [10] SAVVAS D, GIOTIS D, CHATZIEUSTRATIOU E, et al. Silicon supply in soilless cultivations of zucchini alleviates stress induced by salinity and powdery mildew infections[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(1): 11-17.
- [11] 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 Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(4): 1589-1594.
- [12] HATTORI T, INANAGA S, ARAKI H, et al. Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2005, 123(4): 459-466.
- [13] SHEN X F, ZHOU Y Y, DUAN L S, et al. Silicon effects on photosynthesis and antioxidant parameters of soybean seedlings under drought and ultraviolet-B radiation [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(15): 1248-1252.
- [14] HATTORI T, SONOBE K, INANAGA S, et al. Effects of silicon on photosynthesis of young cucumber seedlings under osmotic stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2008, 31(6): 1046-1058.
- [15] LOBATO K A S, LUZ L M, COADTO R C L, et al. Relationship between chlorophyll a and total soluble carbohydrates in pepper submitted to water deficiency[J]. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 2009, 5(2): 515-526.
- [16] HELALY M N, EL-HOSEIN H, IBRAHIMEI-SHEERY N, et al. Regulation and physiological role of silicon in alleviating drought stress of mango[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 118: 31-44.
- [17] 麻云霞,李钢铁,张宏武,等.外源硅对酸枣生长和生理生化特征的影响[J].*江苏农业学报*,2018,34(5):1113-1119.
- [18] 杨文杰,吴发启,方丽.陕西省渭北黄土高原苹果发展战略研究[J].*西北农业学报*, 2004, 13(3): 158-161.
- [19] 殷淑燕,黄春长.黄土高原苹果基地土壤干燥化原因及其对策[J].*干旱区资源与环境*, 2005, 19(2): 76-80.
- [20] 张亚建,武阿锋,刘存寿,等.不同硅肥处理对苹果树硅及其他微量元素吸收的影响[J].*西北农业学报*, 2013, 22(10): 126-130.
- [21] AVESTAN S, NASERI L A, HASSANZADE A, et al. Effects of nanosilicon dioxide application on in vitro proliferation of apple rootstock[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2016, 39(6): 850-855.
- [22] AVESTAN S, NASERI L A, BARKER V A. Evaluation of nanosilicon dioxide and chitosan on tissue culture of apple under agar-

- induced osmotic stress[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2017, 40(20): 2797-2807.
- [23] 范春丽, 赵奇. 硅处理对水分胁迫下的苹果幼树生理特征的影响[J]. *北方园艺*, 2016(5): 30-33.
- [24] 张芮. 干旱胁迫及外源施硅对苹果叶片光合机构的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [25] 孙山, 徐秀玉, 程来亮, 等. 干旱胁迫下硅对平邑甜茶光合功能的影响[J]. *植物生理学报*, 2015, 51(12): 2231-2238.
- [26] MICHEL B E, KAUFMANN M R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000 [J]. *Plant physiology*, 1979, 51(5): 914-916.
- [27] ELLIOT C L, SNYDER G H. Autoclave-induced digestion for the colorimetric determination of silicon in rice straw[J]. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 1991, 39(6): 1118-1119.
- [28] BARRS H D, WEATHERLEY P E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves[J]. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1962, 15(3): 413-428.
- [29] HEATH R L, PACKER L. Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1968, 125(1): 189-198.
- [30] LUTTS S, KINER J M, BOUHARMONT J. NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivar differing in salinity resistance[J]. *Annals of Botany*, 1996, 78(3): 389-398.
- [31] THORDAL-CHRISTENSEN H, ZHANG Z, WEI Y, et al. Subcellular localization of H_2O_2 in plants; H_2O_2 accumulation in papillae and hypersensitive response during the barley-powdery mildew interaction[J]. *Plant Journal*, 1997, 11(6): 1187-1194.
- [32] 王顺才, 邹养军, 马锋旺. 干旱胁迫对3中苹果属植物叶片解剖结构、微型态特征及叶绿体超微结构的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2014, 32(3): 15-23.
- [33] LIANG Y, NIKOLIC M, BELANGER R, et al. Silicon in Agriculture: from theory to practice[J]. Ed. Springer Netherlands, 2015, 1-4; 209-210.
- [34] 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]. *Biological Trace Element Research*, 2011, 142(1): 67-76.
- [35] SHI Y, ZHANG Y, YAO H, et al. Silicon improves seed germination and alleviates oxidative stress of bud seedlings in tomato under water deficit stress[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2014, 78(3): 27-36.
- [36] ZHANG W J, XIE Z C, WANG L, et al. Silicon alleviates salt and drought stress of *Glycyrrhiza uralensis* seedling by altering antioxidant metabolism and osmotic adjustment[J]. *Journal of Plant Research*, 2017, 130(3): 611-624.
- [37] JONES L H P, HaANDREC K A. Silica in soils, plants, and animals[J]. *Advances in Agronomy*, 1967, 19: 104-149.
- [38] MA J F, YAMAJI N, MIAANTI N, et al. An efflux transporter of silicon in rice[J]. *Nature*, 2007, 448(7150): 209-212.
- [39] SAHEBI M, HANAFI M M. Screening and expression of a silicon transporter gene (*Lsi1*) in wild-type Indica Rice cultivars[J]. *BioMed Research International*, 2017. doi: 10.1155/2017/906412
- [40] CHIBA Y, MITANI N, YAMAJI N, et al. HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley[J]. *The Plant Journal*, 2009, 57(5): 810-818.
- [41] 刘淑侠. 环境条件对黄瓜硅吸收特征的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- [42] VATANSEVER R, OZYIGIT I I, FILIZ E, et al. Genome-wide exploration of silicon (Si) transporter genes, *Lsi1* and *Lsi2* in plants; insight into Si-accumulation status/capacity of plants[J]. *Biomaterials*, 2017, 30(2): 185-200.
- [43] YAMAJI N, MA J F. Further characterization of a rice silicon efflux transporter, *Lsi2* [J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2011, 57(2): 259-264.
- [44] HOSSEINI S A, MAILLARD A, HAJIREZAEI M R, et al. Induction of barley silicon transporter HvLsi1 and HvLsi2, increased silicon concentration in the shoot and regulated starch and ABA homeostasis under osmotic stress and concomitant potassium deficiency[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017. doi:10.3389/fpls.2017.01359.
- [45] OUZOUNIDOU G, GIANNAKOULA A, ILIAS I, et al. Alleviation of drought and salinity stresses on growth, physiology, biochemistry and quality of two *Cucumis sativus* L. cultivars by Si application[J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2016, 39(2): 531-539.
- [46] GUNES A, PILBEAM D J, INAL A, et al. Influence of silicon on antioxidant mechanisms and lipid peroxidation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars under drought stress[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2007, 2(2): 105-113.
- [47] GUNES A, PILBEAM D J, INAL A, et al. Influence of silicon on sunflower cultivars under drought stress, I: Growth, Antioxidant Mechanisms, and Lipid Peroxidation[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2008, 39(13/14): 1885-1903.
- [48] REHEM B C, ALMEIDA A A F, SANTOS I C, et al. Photosynthesis, chloroplast ultrastructure, chemical composition and oxidative stress in *Theobroma cacao* hybrids with the lethal gene Luteus-Pa mutant[J]. *Photosynthetica*, 2011, 49(1): 127-139.

(责任编辑:陈海霞)