

高等植物硅素营养研究进展*

The Advance in Research of Silicon Nutrition of Higher Plants

唐旭,郑毅**,汤利

Tang Xu, Zheng Yi**, Tang Li

(云南农业大学资源与环境学院,云南昆明 650201)

(College of Resource and Environment, Yunnan Agriculture University, Kunming, Yunnan, 650201, China)

摘要: 硅在地壳中含量为 27.6%, 大部分以二氧化硅 (SiO_2) 的形态存在, 能被植物吸收的有效硅只有 50~250 mg/kg, 植物吸收硅后土壤溶液中硅的浓度仍能保持在一恒定水平。硅在植物内主要以二氧化硅胶 ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) 的形态存在于表皮细胞和细胞壁上, 含量随物种不同而差异很大, 同时还受植株部位、栽培方式及环境条件等因素影响。植物吸收硅主要以单硅酸形式, 不同植物吸收硅的能力不同, 水稻具有主动吸收硅的能力, 大多数植物被动吸收硅。硅素对植物的形态结构和体内其它元素产生影响, 能调节植物的光合作用和蒸腾作用, 能增强植物抗倒性和抗旱性, 高浓度的硅对真菌孢子的萌发和菌丝的生长有抑制作用, 硅素能够提高植物对病虫害的抗性, 降低病虫害的发生。

关键词: 硅素 营养 吸收机理 高等植物

中图分类号: S143.7 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2005)04-0347-06

Abstract The earth's crust contains about 27.6% of silicon, but main form of silicon is silica dioxide (SiO_2). There are only 50~250 mg/kg of available silicon in soil that can be absorbed by plants. The soil can keep the concentration of silicon in soil solution to a constant level even after plants took it up. Silicon mainly deposits in the cuticular cells and cell wall of plants in the form of $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$. Silicon content in plants varies greatly with plant species and plant parts orgasm of the same plant, cultivation methods and environmental factors affect silicon contents. Plants absorb silicon mainly in the form of mono-silicic acid. The ability of silicon absorption varies obviously with plant species. Rice can uptake silicon actively and most of other plants uptake silicon passively. Silicon can affect plant's morphology and uptakes of other elements, and improve photosynthesis and respiration, which contributes to lodging and draught-resistance. Higher silicon contents in plant can control bourgeoning of epiphyte spore and hyphal growth. The application of silicon fertilizer can improve the plants resistance to disease and pest and thus decrease the occurrence of them.

Key words silicon, nutrition, absorption mechanism, higher plants

地壳中硅的含量丰富, 生长在土壤中的植物体内都含有不同数量的硅元素, 然而由于它的广泛存在和缺乏时没有明显的症状, 长期以来, 硅元素对植物生长的影响并没有引起人们的重视。与必需营养元素相

比, 作为有益元素的硅元素, 在过去研究的不多, 硅对病虫害的影响相关报道也很少。随着全球气候的变化, 科学技术的飞速发展, 人们对硅元素的认识发生了转变, 各国科学家对硅元素的研究产生了浓厚兴趣。近 20 年来科学家们对硅的研究取得了很大成就。本文综述硅素营养及其对植物的有益作用。

1 硅在土壤中和植物体内的含量及形态

1.1 硅在土壤中的含量及形态

硅在地壳中含量为 27.6%, 约占土壤组成的四分之一^[1]。但绝大部分为非有效态, 不能被植物直接吸

收稿日期: 2005-04-06

作者简介: 唐旭 (1974-), 男, 辽宁铁岭人, 在读硕士研究生, 主要从事营养元素对病虫害控制的研究。

* 省院省校合作资助项目 (2003FCCFC01A009)、国家自然科学基金资助项目 (30460061) 和云南省自然科学基金 (2003C0040M, 2003C0041M) 联合资助。

** 通讯作者。

收利用,必需经过长期的风化作用和侵蚀之后才能被植物吸收利用。

土壤中硅主要以无机形态存在,有机形态的含硅化合物较少,因为植物吸收的大部分硅残留在质外体中,以非晶态硅的形式沉淀,这种非晶态硅是由硅酸脱水形成的^[1]。无机形态的硅分为水溶态、吸附态和矿物态。水溶态硅存在于土壤溶液中,主要形态为单硅酸 $[\text{Si}(\text{OH})_4]$,是植物硅素的主要来源,硅溶解度为 56mg/L ,平均浓度为 $14\sim 20\text{mg/L}$ ^[2]。吸附态硅是土壤胶体表面吸附的硅酸,许多氧比物和水化物能够吸附硅酸,其中铝氧化物吸附能力最强。矿物态硅中的 SiO_2 的含量很高,占硅总量的 $50\%\sim 70\%$ ^[1]。

虽然土壤中富含硅,但是含硅化合物的溶解度低,且需要大量的水来溶解,所以能被植物利用的有效硅(单硅酸和能转化为单硅酸的盐类)只有 $50\sim 250\text{mg/kg}$ ^[3]。土壤有效硅含量高低是作物是否需要施用硅肥的主要依据。对于我国南方水稻土来说,采用以 pH 值4的醋酸缓冲液浸提的土壤有效硅数值低于 50mg/kg 时,硅肥对水稻的增产效果往往比较显著;若高于 100mg/kg ,除有机质含量很高的泥炭土或其他性质较特殊的土壤外,硅肥效果往往不明显,而0.025M柠檬酸浸提法的对应数值分别为 120mg/kg 和 200mg/kg ^[4]。

土壤有效硅含量虽然受气候条件、土壤 pH 值、成土母质、土壤粘粒、施用有机肥、土壤水分及土壤温度等多种因素的影响,但是土壤能保持土壤溶液中硅浓度在一恒定水平,甚至硅被植物吸收以后仍能保持浓度恒定^[5]。

1.2 硅在植物中的含量、形态及分布

硅在整个植物界的含量与分布极不均匀,不同种类的植物含硅量差异较大。Takahashi等^[5]曾对栽培于同一土壤上的属于4个门10个纲82个科的17种植物进行无机分析,发现硅是种间差异最大的元素。在10种最高含量与10种最低含量的植物之间,硅的差异达19倍。据Thiagaligam等^[6]对包括豆科、谷类等22种植物的研究表明,植物含硅量的顺序是:谷类作物>牧草>蔬菜>果树>豆科。

植物体的含硅量通常以植物体干重中 SiO_2 的百分率来计算。邹邦基等^[7]将一般的栽培植物分为3类群:第一类群是水生禾本科作物,如水稻等,其茎叶干物质中含有 $1\%\sim 20\%$ (SiO_2),这可能与它的水生环境有关系;第二类是旱生禾本科作物,如燕麦、大麦、小麦等,它们的含硅量为干物质的 $2\%\sim 4\%$ (SiO_2);第三类是以豆科植物为代表的低含硅量的双子叶植物,它们的硅含量要比第二类植物还要低1倍

左右。可见硅在栽培植物干物质中的含量一般在 $0.1\%\sim 20\%$ 之间。

除了上述植物物种差异以外,植物体内硅的含量还受植物的部位、生育期、栽培方式、环境条件等多种因素的影响。

同一种植物不同部位,含硅量也有极大的差异。在一些植物中植株地上部分和根部硅的含量大致相等或者地下部含硅量略高,如番茄、小萝卜、绿洋葱和中国甘蓝等植物^[8]。而有些植物根系硅的含量远大于地上部的含量,如三叶草根系中的硅浓度相当于地上部分的8倍,成熟植物老叶中硅的含量一般高于幼苗和嫩叶^[9]。水稻与上述两类植物不同,其根部硅的含量远低于地上部。水稻各器官中 SiO_2 含量大小依次为谷壳 15% ,叶片 12% ,叶鞘 10% ,茎 5% ,根 2% ^[10]。在葫芦科植物冬瓜中根部的含硅量也远低于地上部,但果实和根的含硅量相近^[11]。

高等植物在不同的生育期对硅的吸收是不同的。水稻对硅的吸收主要在中后期,分蘖前很少,分蘖至灌浆期是吸收的高峰期,这可能是生物量的大幅度增加促使水稻对硅的吸收。因此,在这个时期施硅肥有利于提高水稻产量^[12]。

不同的种植方式也影响了植物中硅的含量。水稻品种多样性种植,间作植株中硅含量比单作含量高。水稻品种黄壳糯茎秆、叶片中硅含量间作比单作分别增加 $5.61\%\sim 14.53\%$ 和 $6.43\%\sim 10.16\%$ ^[13]。

即使是同一种植物生活在不同的环境条件下体内硅的含量也不同。如甘蔗,种植在大田中的甘蔗体内的含硅量远高于温室中的^[2],这可能与光照有关。

在大多数植物体内硅的主要形态是二氧化硅胶($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$)和多聚硅酸,其次是胶状硅酸和游离硅酸 $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ 。水稻中 SiO_2 是最普遍的硅存在形态,占整株总硅量的 $90\%\sim 95\%$,硅也以其它形态存在,水稻中硅酸含量为全硅量的 $0.5\%\sim 0.8\%$ 。胶态硅酸为全硅量的 $0\sim 0.33\%$ 。木质部汁液中的硅全部是单硅酸^[14]。植物不同部位硅的形态也有差异,根中离子态硅比重较高,水稻可达 $3.0\%\sim 8.0\%$,而叶片中难溶性硅胶可高达 99% 以上^[15]。而在草莓以及黑木莓等植物中还存在着 α -石英,植物吸收的硅一旦固化并沉淀下来就不再作为硅元素的来源供给植物的其它部位利用^[16]。

在植物细胞内硅主要沉积在细胞腔、细胞壁、胞间隙或细胞外层结构中^[2]。如水稻叶片中硅积累在表皮细胞形成“角质双硅层”一层在表皮细胞壁与角质层之间,另一层在表皮细胞壁内与纤维素相结合^[17-19]。在谷壳中硅主要分布于角质层与表皮细胞

间的空隙及维管束中;叶鞘中分布则以表皮细胞和薄壁组织的细胞壁为主;茎中主要是表皮细胞、厚壁组织、维管束及薄壁组织中的细胞壁上,而硅在根中分布均匀^[19]。

2 植物对硅的吸收机理

当介质 pH 值为 2~9 时,高等植物吸收硅的主要形态是单硅酸 $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ ^[16]。Jones 等^[20]认为,燕麦等植物吸收硅是一种随蒸腾流进入的被动吸收过程。

Yoshida 等^[16]指出,可以把水稻植株看作是一个“蒸发皿”,其中硅酸是通过根系吸收不断提供,硅则是在通气部位,尤其是在表皮细胞积累,水分由蒸腾而损失。Jones 等^[20]将绛三叶草去尖后测定木质部汁液中的 SiO_2 ,也证明植物体内硅的累积是通过植株对蒸腾流内单硅酸的被动吸收来实现的。后来,有人发现硅酸穿过根系进入蒸腾流的移动不能用水分的被动扩散和质流来解释,除了在湿度很低的条件以外,硅酸进入大麦根系的速率比蒸腾损失的水分大 2~3 倍,蚕豆木质部汁液中硅浓度高于外部培养液,木质部渗出液电位比培养液低 50mV ^[21]。Okuda 等^[22]则在水培试验中发现,当水稻植株木质部汁液中硅的浓度比培养液高时,将植株放入培养液中培养,在培养过程中培养液中硅的浓度迅速下降,培养 37h 以后,木质部汁液中硅浓度是外部的几百倍,而番茄经培养以后硅浓度变得与培养液浓度相似或培养液浓度略高,与前者不同的是大麦并不能改变培养液中硅的浓度,将 3 种植物根切除之后,这些差异消失,地上部都表现出被动吸硅现象,说明植物对硅的吸收存在着 3 种不同的模式。水稻、番茄、大麦的根对硅的吸收能力不同,水稻主动吸收硅,番茄拒绝吸收硅,而大麦被动吸收硅。这种差异说明水稻根中有特殊的系统运输硅。Ma J F 等^[23]进一步研究发现有的植物依靠庞大的根系来吸收硅,有的植物靠提高每个根的吸收能力来吸收硅,他们在对水稻缺失诱变体研究中发现在对硅吸收过程中侧根起到重要作用,而根毛似乎并未起作用。

Marschner^[2]认为硅在水稻根部径向运输中有一个共质体运输过程,而且根与木质部之间存在着一种硅主动运输机制,甚至在外部浓度很高时仍表现出主动吸收的现象。高尔明等^[24]证明二硝基酚等 6 种代谢抑制剂对水稻吸收硅有明显的抑制作用,水稻根对硅的吸收与有氧呼吸所产生的能量有关,是一种需能过程。Okuda 等^[22]也早在 1962 年指出,硅的吸收与糖酵解有关,但与糖酵解的第一步无关。此外,水稻吸收硅还与光照有关,一定范围内光照越强,吸收量越大,但

与水稻的蒸腾量无关^[25]。梁永超等^[21]却认为水稻对硅的吸收并不依赖于糖。水稻具有主动吸收硅酸的能力,从各种代谢抑制剂对硅酸吸收的影响也说明水稻吸收硅酸的能力来自体内的代谢活性,而这种代谢活性仅限制于水稻根部,地上部的硅酸吸收是伴随着蒸腾流的被动吸收,对某一特定的器官,如叶片,叶龄是决定性因素^[2]。

硅被水稻吸收后在导管中以硅酸态液流输送到各个组织,尤其是蒸腾能力强的部位,如叶片。到达后向组织细胞壁外侧流动,然后经脱水形成二氧化硅胶,即俗称的蛋白石或生命起源蛋白石,沉积下来^[2]。

3 硅素对植物的有益作用

3.1 硅素对植物的形态结构产生影响

吸硅充足的植株较健壮,叶与茎夹角缩小,叶片挺立^[26,27],叶片及叶鞘表皮细胞上形成“角质-双硅层”增强植物对病原菌和害虫的抵抗能力。植物吸收的硅主要沉积在输导组织及细胞壁等非生理活性部位,可以防止作物根系及输导组织在逆境条件下遭挤压。

3.2 硅素对植物体内其它元素的影响

在旱地施硅能促使土壤磷素解吸,而在水田中施硅并不能提高磷的有效性和水稻根对磷的吸收,但可以抑制对金属元素锰、铁的吸收,从而提高植物体内 P/Mn、P/Fe 比例,提高植物体内磷的有效性^[28,29]。植物含氮量随硅肥的施用量的增加而下降从而减少由氮素过多引起的病虫害^[30,31]。硅还能抑制或缓解铝^[32]、硒^[33]、砷^[34]、铜^[33]、钠、铬^[35]对水稻的毒害作用。可溶性硅酸盐在水溶液中水解生成硅酸,呈凝胶状,可吸附有毒物质,避免过量有毒金属离子破坏蛋白质结构,这可能是硅缓解毒害作用的原因之一^[37]。硅也能抑制植物对放射性尘埃中的铯、钡和镭的吸收,以减少这些物质对植株生长造成不良的影响^[38]。

3.3 硅素能调节植物的光合作用和蒸腾作用

植物吸硅以后使叶细胞中的叶绿体增大、基粒增多,抑制基部叶片活氧化物酶(POD)活性,减轻木质化程度,有利于延缓基部叶片的早衰,增加对光的吸收^[30]。施用硅肥可改善冠层受光姿态,增大最适叶面积,减少由于施氮过多而造成的植株间相互遮荫,从而提高叶片光合速率,并能促进碳水化合物向籽粒中转移,提高作物的产量^[22]。缺硅时,植物水分蒸腾作用加强,缺硅是植物产生凋萎的主要原因之一,充足的硅可以加厚植物细胞壁,降低细胞呼吸速率,减缓植物的凋萎速度^[39]。

3.4 硅素能增强植物抗倒性和抗旱性

水稻施用硅肥后茎基部第1节间茎缩短并明显增粗,抗倒伏性增强^[40,41]。硅还能使冬小麦茎秆坚硬,抗折强度增加^[42]。水稻吸硅之后在叶片及叶鞘表皮细胞上形成的“角质-双硅层”结构可以减少叶面水分消耗,在短期干旱时保证水稻的正常生长^[40]。此外,施用硅肥还能降低小麦细胞膜的相对透性,抑制水分蒸腾,增加冬小麦的抗旱能力^[2]。

3.5 高浓度的硅对真菌孢子的萌发和菌丝的生长有抑制作用

硅在病原菌侵染点周围的寄主细胞积累,可增强寄主细胞的机械强度,从而限制真菌吸器的形成及芽管和菌丝的生长^[43];此外硅在病原菌侵染点周围寄主细胞中的积累与酚类物质或木质素在这些部位的产生或积累有关,硅能显著促进受侵染细胞中酚类物质的积累并可增加积累酚类物质的细胞数量,显著提高几丁质酶的活力,使过氧化物酶和多酚氧化酶在病原物侵染时的反应更迅速、更猛烈^[44]。适量施用硅肥能降低杂交水稻体内丙二醛含量和相对电导率,提高超氧化物歧化酶(SOD)活性^[45]。

3.6 硅素能增强植物的抗病虫害能力

硅与植物抵御病虫害之间的关系首先在单子叶植物中得到了证实。水稻受稻瘟病侵染的叶片中硅的含量低于健康叶片^[22]。水稻施硅后,可提高其对茎腐病、小粘菌核病、白叶枯病^[31]、胡麻叶斑病、稻曲病、穗颈瘟^[47]、叶瘟病、纹枯病、白粉病及稻纵卷叶螟、茎秆钻心虫和稻飞虱^[48]的抵抗力。硅对高粱炭疽病、大麦白粉病和小麦白粉病也有一定的防御作用^[21]。梁永超等^[48]在钙、硅对酸雨胁迫下小麦生长和养分吸收的影响的研究中发现,由于喷施酸雨所带入的 NO_3^- 、 NH_4^+ 使作物氮素营养过剩,植物对病虫害的抵抗能力下降,施入硅酸盐处理的小麦几乎很少受麦蚜危害,而其它处理在试验中后期麦蚜危害严重。显然,硅可显著增强作物抗病虫害的能力。

有关硅在双子叶植物抵御病害中的作用,Wagner^[49]曾报道黄瓜植株吸收硅后可减轻白粉病的发生。Menzies等^[44]用含不同浓度硅酸钠的营养液处理黄瓜植株,并在叶片上接种白粉病菌(*S. fuliginea*),随着硅在营养液中浓度的增加,叶片上白粉病斑的数目、面积和从接种叶片上收集的分生孢子的萌发数都大大减少,而且证明,用硅酸钾代替硅酸钠对病害的抑制作用相同,改变营养液的电导度,用硫酸钾代替硅酸钾或硅酸钠都不能减轻白粉病,说明加入含硅酸钠或硅酸钾的营养液对白粉病起抑制作用的是硅而不是 Na^+ 或 K^+ ,也不是因加入可

溶性硅酸盐导致的电导度改变所致。Menzies等^[44]进一步实验表明,富含硅的黄瓜叶片上,白粉病菌菌落产生吸器的数目也大大减少,而且病原菌分生孢子梗的发展受到抑制,从而使病原菌的繁殖率下降,推迟了病原菌的扩散。Cherif等^[50,51]在1992~1994年研究了硅与黄瓜抵御猝倒病的关系,他们的工作表明,生长于含硅营养液中的黄瓜幼苗,因*Pythium ultimum*所致的烂根、死株率和产量损失都大大降低,并进一步表明,含100mg/kg硅酸钾的营养液还可减轻由*P. aphanidermatum*引起的黄瓜猝倒病,在未被猝倒病菌侵染的植株营养液中加入硅酸钾并不增加产量,证明了被病原菌感染的黄瓜植株施用含硅营养液后增产的原因是由于病害的被控制,而不是由于营养增加的缘故。李发林等^[52]的试验表明,施用硅肥能使烤烟烟株增强对炭疽病、气候性斑点病的抵抗力,病情指数下降。

硅的作用是一种系统性作用,它可以在植物的不同器官中增强其抗病性。如Cherif等^[50]发现经过硅处理的黄瓜植株和对照相比,在被*Pythium ultimum*侵染时,硅处理植株根部的中柱细胞都被一种不定形物质所堵塞,产生的保护性反应速度快、范围广,从而有效地限制了病原菌的发展;而且,这种不定形物质不仅是阻止病原菌侵入的物理障碍,更重要的是这种不定形物质能使真菌的菌丝在通过它时发生大面积受损或死亡,这种不定形物质可能包括多酚类化合物,酚类化合物在其氧化、聚合的过程中形成的自由基可杀死真菌细胞并使真菌的酶失活。Cherif等^[51]进一步研究表明在接种*Pythium spp.*后,硅处理的植株体内过氧化物酶和多酚氧化酶活性强度明显高于对照,这两种酶被认为在植物的抗病中起重要的作用,它们通过将酚类化合物聚合形成坚固的屏障,并形成木质素,而木质素则通过保护植物细胞壁物质不被真菌分解,或通过酚类物质的前体小分子形成木质素过程中诱发产生的植保素而增强植物对病原菌的抵抗能力。

硅元素在抵御病虫害时的作用是多方面的,在胁迫条件下硅的作用更加的明显。由于施用硅肥能提高对病虫害的控制,从而减少杀虫剂和杀菌剂的应用,降低对环境的危害,更加引起人们对硅的重视,但以往所取得的成果大多来源于硅对水稻作用的研究,而硅对其它非累积植物影响的研究很少。随着相关学科的飞速发展,人们对硅素抵御病原菌和虫害的作用方式及抗病机理的研究将会更加深入。

参考文献:

- [1] 王敬国. 植物营养的土壤化学 [M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1995. 177-178.
- [2] Marschner H. 高等植物的矿质营养 [M]. 李春俭, 王震宇, 张福锁, 等译. 北京: 中国农业大学出版社, 2001. 289-306.
- [3] 张国良, 戴其根, 张洪程, 等. 水稻硅素营养研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2003, (3): 8-12.
- [4] 李酉开. 土壤农业化学常规分析方法 [M]. 北京: 科学出版社, 1983. 127-131.
- [5] Takahashi E, Miyake Y. Distribution of silica accumulator plants in the plant kingdom (1) Monocotyledons [J]. Science of Soil and Manure, 1976, (47): 296-300.
- [6] Thialingam K. Effect of calcium silicate on yield and nutrient uptake in plants grown on a humic ferruginous latosol [C]. In: Conference on Chemistry and Fertility of Tropical Soils. Malaysian Society Of Science, Kuala Lumpur, Malaysia, 1977. 149-155.
- [7] 邹邦基, 何雪晖. 植物的营养 [M]. 北京: 农业出版社, 1985.
- [8] Okuda A, Takahashi E. The role of silicon [C]. In: The Mineral Nutrition of the Rice Plant. The Johns Hopking Press, 1965. 123-146.
- [9] 何电源. 土壤和植物中的硅 [J]. 土壤学进展, 1980, 5 (6): 1-10.
- [10] Yoshida S, Ohnishi Y, Kitagishi K. Histochemistry of silicon in rice plant II Localization of silicon within plant tissues [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1962, 8 36-41.
- [11] 邢雪荣, 张 蕾. 植物的硅素营养研究综述 [J]. 植物学通报, 1998, 15(2): 33-40.
- [12] 张翠珍, 邵长泉, 孟 凯, 等. 水稻吸硅特点及硅肥效应研究 [J]. 莱阳农学院学报, 2000, 20(2): 111-113.
- [13] 朱有勇. 生物多样性持续控制作物病害理论与技术 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 2004. 175-184.
- [14] 高井康雄. 植物营养与技术 [M]. 敖光明等译. 北京: 农业出版社, 1988.
- [15] 陆景陵. 植物营养学(上册) [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1994. 80.
- [16] Yoshida S, Ohnishi Y, Kitagishi K. Chemical forms, mobility and deposition of silicon in rice plant [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1962, 8 15-21.
- [17] 饶立华, 覃莲祥, 朱玉贤, 等. 硅对杂交水稻形态结构和生理的效应 [J]. 植物生理学通讯, 1986, 22(3): 20-24.
- [18] 韩 光, 王春荣. 硅对水稻茎叶解剖结构的影响 [J]. 黑龙江农业科学, 1998, (4): 47.
- [19] Yoshida S, Ohnishi Y, Kitagishi K. Histochemistry of silicon in rice plant III: The presence of cuticle-silica double layer in the epidermal tissue [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1962, 8 1-5.
- [20] Jones L H P, Handreck K A. Studies of silica in the oat plant III uptake of silica from soils by the plant [J]. Plant and Soil, 1965, (23): 79-96.
- [21] 梁永超, 张永春, 马同生. 植物的硅素营养 [J]. 土壤学广西科学 2005 年 11 月 第 12 卷第 4 期
- 进展, 1993, 21(3): 7-14.
- [22] Okuda A, Takahashi E. Studies on the physiological role of silicon in crop plant [J]. Science Soil and Manure in Japanese, 1962, 33 1-8.
- [23] Ma J F, Goto S, Tamai. Role of root hairs and lateral roots in silicon uptake by rice [J]. Plant Physiology, 2001, 127 1773-1780.
- [24] 高尔明, 赵全志. 水稻施用硅肥增产的生理效应研究 [J]. 耕作与栽培, 1998, (5): 20-28.
- [25] 叶 春. 土壤可溶性硅与水稻生理及产量的关系 [J]. 农业科技译丛(浙江), 1992, (1): 24-27.
- [26] 管恩太, 蔡德龙. 硅营养 [J]. 磷肥与复肥, 2000, 15(5): 64-66.
- [27] 冯元琦. 硅肥应成为我国农业发展中的新肥料 [J]. 化肥工业, 2000, 27(4): 9-11.
- [28] Ma J F, Takahashi E. The effect of silicic acid on rice in a P-deficient soil [J]. Plant and Soil, 1990, 126 121-125.
- [29] Ma J F, Takahashi E. Effect of silicate on phosphate availability for rice in a P-deficient soil [J]. Plant and Soil, 1991, 133 151-155.
- [30] 孙 曦. 土壤养分、植物营养与合理施肥 [M]. 北京: 农业出版社, 1983.
- [31] 刘 平, 何继英, 贺 宁, 等. 硅浓度对水稻生长、含水量、根冠比和过氧化物酶活性的影响 [J]. 贵州农业科学, 1987, 16(3): 6-9.
- [32] Rahman M J, Kawamura K, Koyama H. Varieties differences in the growth of rice plants in response to aluminum and silicon [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1998, 44(3): 423-443.
- [33] 王永锐, 陈 平. 水稻对硒吸收、分布及硒与硅共施效应 [J]. 植物生理学报, 1999, 30(3): 121-122.
- [34] 王永锐. 王永锐水稻文集 [M]. 广州: 中山大学出版社, 1999. 17-21.
- [35] 王永锐, 成 艺, 胡智群. 硅营养抑制钠盐及铜盐毒害水稻秧苗的研究 [J]. 中山大学学报(自然科学版), 1997, 36(3): 72-75.
- [36] 周健华, 王永锐. 硅营养缓解水稻 Cd, Cr 毒害的生理研究 [J]. 应用与环境生物学报, 1999, 5(1): 11-15.
- [37] 夏石头, 萧浪涛, 彭克勤. 高等植物中硅元素的生理效应及其在农业生产中的作用 [J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(4): 356-360.
- [38] 吴 魏, 张 宽, 王秀芳, 等. 硅对水稻养分吸收及产量的影响 [J]. 吉林农业科学, 1996, 21(3): 61-65.
- [39] 毛知耘. 肥料学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [40] 周 青, 潘国庆, 施作家. 不同时期用硅肥对水稻群体质量及产量的影响 [J]. 耕作与栽培, 2001, (3): 25-27.
- [41] 张翠珍, 邵长泉, 孟 凯, 等. 水稻施用硅肥效果及适宜用量的研究 [J]. 山东农业科学, 1997, (3): 44-45.
- [42] 刘树堂, 韩效国, 东先旺. 硅对冬小麦抗逆性影响的研究 [J]. 莱阳农学院学报, 1997, 14(1): 21-25.
- [43] Bowen P, Menxies J G, Bhret D J. Soluble silica sprays inhibit powdery mildew development on grape leaves [J]. American Society of Horticulture Science, 1992, 117 906-912.
- [44] Samuels A L, Glass A D M, Bhret D L. Mobility and

deposition of silicon in cucumber plants [J]. Plant Cell and Environment, 1991, (14): 485-492.

- [45] 胡瑞芝,方水娇,陈桂秋.硅对杂交水稻生理指标及产量的影响[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2001,27(5): 335-338.
- [46] 冯东昕,李宝栋.可溶性硅在植物抵御病害中的作用[J].植物病理学报,1998,28(4): 293-297.
- [47] 张翠珍,邵长泉,孟凯,等.小麦吸硅特点及效果的研究[J].山东农业科学,1998,(4): 29-31.
- [48] 梁永超,沈其荣,张爱国,等.钙、硅对酸雨胁迫下小麦生长和养分吸收的影响[J].应用生态学报,1999,10(5): 589-592.
- [49] Wagner, Richard R B, Patricia A B. Soluble silicon its

role in crop and disease management of greenhouse crops[J]. Plant Disease, 1995, 4 329-336

- [50] Cherif M, Menxies J G, Bhret D L. Yield of cucumber infected with *Pythium aphanideruatum* when growth with soluble silicon [J]. Horticulture Science, 1994, 29(8): 236-242.
- [51] Cherif M, Masselin A, Belanger R R. Defense responses induced by soluble cucumber roots infects by *Pythium* spp [J]. Phytopathology, 1994, 84(3): 236-242.
- [52] 李发林,张锦元.云南省烟草施用硅肥试验研究[J].云南农业科技,1997,(2): 15-17.

(责任编辑:邓大玉 韦廷宗)

(上接第346页 Continue from page 346)

Umxyn11B与来源于纤维弧菌属的 *Cellvibrio japonicus* 以及 uncultured *Cellvibrio* sp. 的木聚糖酶同处在一组,而且 Blastx 分析 Umxyn11A 和 Umxyn11B 都与来自混合纤维弧菌 (*Cellvibrio mixtus*) 的木聚糖酶 (GenBank索引号 Z48925. 1) 的同源性最高,所以推断 umxyn 11A umxyn 11B 可能是来自未培养的纤维弧菌属的细菌。BLAST 2 SEQUENCES 比较 Umxyn11A 和 Umxyn11B 的氨基酸序列得知二者之间有 45% 的一致性和 59% 的相似性,而且进化树显示两者亲缘关系非常近,推测 umxyn 11A 和 umxyn 11B 可能是来自该属的两个亲缘关系较近的种。

3 结束语

Blastx 分析结果表明本工作获得的两个木聚糖酶基因,都是新的木聚糖酶基因,说明通过构建和筛选堆肥未培养细菌文库的方法可以得到新的木聚糖酶基因,这也是细菌木聚糖酶基因资源开发利用的一条新途径。umxyn 11A 和 umxyn 11B 可能都是来自未培养纤维弧菌属的细菌,二者之间亲缘关系近,但同源性较低。Umxyn 11A 和 Umxyn 11B 的组件结构相似,从 N 末端到 C 末端依次由信号肽和家族 1 糖基水解酶催化功能域组成。Umxyn 11B 与混合纤维弧菌的内切-1,4 β -木聚糖酶的氨基酸序列有较高的同源性,但它们的酶学性质可能不一样,这有待进一步的实验证实。

参考文献:

- [1] Prade R A. Xylanases from biology to biotechnology [J]. Biotechnol Genet Eng Rev, 1995, 13 100-131.
- [2] Kulkarni N, Shendye A, Rao M. Molecular and biotechnological aspects of xylanases [J]. FEMS Microbiol Rev, 1999, 23(4): 411-456.
- [3] Beg Q K, Kapoor M, Mahajan L, et al. Microbial xylanases and their industrial applications a review [J]. Appl

Microbiol Biotechnol, 2001, 56 326-338.

- [4] Liu X, Qu Y, You F, et al. Studies on the key amino acid residues responsible for the alkali-tolerance of the xylanase by site-directed or random mutagenesis [J]. J Mol Catal, B Enzym, 2002, 18 307-313.
- [5] Miranda-Tello E, Fardtau M L, Thomas P, et al. *Petrogoga mexicana* sp nov, a novel thermophilic anaerobic and xylanolytic bacterium isolated from an oil-producing well in the Gulf of Mexico [J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2004, 54(1): 169-174.
- [6] Brennan Y, Callen W N, Christoffersen L, et al. Unusual microbial xylanases from insect guts [J]. Appl Environ Microbiol, 2004, 70 3609-3617.
- [7] Sunna A, Bergquist P L. A gene encoding a novel extremely thermostable 1,4 β -xylanase isolated directly from an environmental DNA sample [J]. Extremophiles, 2003, 7: 63-70.
- [8] Amann R I, Ludwig W, Schleifer K H. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation [J]. Microbiol Rev, 1995, 59 143-169.
- [9] Cowan D A, Arslanoglu A, Burton S G, et al. Metagenomics, gene discovery and the ideal biocatalyst [J]. Biochem Soc Trans, 2004, 32(2): 298-302.
- [10] Rondon M R, August P R, Bettermann A D, et al. Cloning the soil metagenome a strategy for accessing the genetic and functional diversity of uncultured microorganisms [J]. Appl Environ Microbiol, 2000, 66(6): 2541-2547.
- [11] Steit W R, Schmitz R A. Matagenomics—the key to the uncultured Microbes [J]. Curr Opin Microbiol, 2004, 7 492-498.
- [12] 罗宇焯,张甲姚,马瑛.有害废物堆肥技术及堆肥生态系统研究进展 [J].上海环境科学,1999,18(10): 478-480.
- [13] 朴哲.高温堆肥体系的物质降解机理及微生物学特性 [D].武汉:华中农业大学,2001.
- [14] Sambrook J, Russel D W. Molecular Cloning a Laboratory Manual [M]. Third edition. New York: Cold Spring Harbor Laboratory, 2001. 10-12, 25.
- [15] 陈世和.城市生活垃圾堆肥化处理 [J].上海环境科学,1985,7(4): 29-34.

(责任编辑:韦廷宗 邓大玉)