

# 外源硅对纹枯病菌 (*Rhizoctonia solani*) 侵染下 水稻叶片光合功能的改善

张国良<sup>1,2</sup>, 戴其根<sup>1,\*</sup>, 霍中洋<sup>1</sup>, 陈文军<sup>1</sup>, 王 显<sup>1</sup>, 许 轲<sup>1</sup>, 孙国荣<sup>1</sup>,  
张 军<sup>1,2</sup>, 刘 健<sup>2</sup>, 张洪程<sup>1</sup>

(1. 扬州大学 江苏省作物遗传生理重点实验室, 扬州 225009; 2. 淮阴工学院 生命科学与化学工程学院, 淮安 223001)

**摘要:** 为了进一步探讨外源加硅增强水稻对纹枯病的抗性作用, 以抗病品种 91SP 和感病品种 Lemont 为材料, 研究了人工接种纹枯病菌条件下外源硅对水稻叶片叶绿素含量、光合作用、叶绿素荧光特性和 MDA 含量的影响。结果表明: (1) 外源加硅能降低抗病品种 91SP 的纹枯病病级和病情指数, 显著降低感病品种 Lemont 的病级和病情指数; (2) 接种纹枯病菌后, 水稻叶片叶绿素含量、净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 均明显降低, 胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 增大, 而加硅处理的水稻叶片叶绿素含量、 $P_n$ 、 $G_s$  不同程度增加,  $C_i$  有所降低; (3) 接种纹枯病菌后, 两个品种 PS II 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ )、PS II 有效光化学效率 ( $F_v'/F_m'$ )、PS II 实际光化学效率 ( $\Phi PS II$ )、光化学猝灭系数 ( $qP$ ) 和表观光合电子传递速率 ( $ETR$ ) 均降低, 非光化学猝灭系数 ( $qNP$ ) 增大, 而对于加硅处理的水稻叶片, 上述荧光参数在纹枯病菌侵染条件下的变化均受到不同程度的抑制。 (4) 外源硅可不同程度地减缓纹枯病菌侵染引起的丙二醛 (MDA) 含量的增加, 对感病品种 Lemont 的缓解作用要大于抗病品种 91SP。可见, 外源硅处理可以不同程度地缓解纹枯病菌侵染条件下非气孔因素引起的水稻叶片光合速率的下降以及对光合机构的破坏作用, 提高光化学效率, 改善叶片的光合功能, 减轻叶片膜脂过氧化程度, 增强水稻对纹枯病的抗性。

**关键词:** 外源硅; 纹枯病菌 (*Rhizoctonia solani*); 水稻; 光合作用; 荧光参数; MDA 含量

文章编号: 1000-0933(2008)10-4881-10 中图分类号: Q142, Q938, Q945, X171 文献标识码: A

## Exogenous application of sodium silicate improves the resistance of rice photosynthesis to *Rhizoctonia solani* infection

ZHANG Guo-Liang<sup>1,2</sup>, DAI Qi-Gen<sup>1,\*</sup>, HUO Zhong-Yang<sup>1</sup>, CHEN Wen-Jun<sup>1</sup>, WANG Xian<sup>1</sup>, XU Ke<sup>1</sup>, SUN Guo-Rong<sup>1</sup>, ZHANG Jun<sup>1,2</sup>, LIU Jian<sup>2</sup>, ZHANG Hong-Cheng<sup>1</sup>

1 Key Lab for Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China

2 College of Life Science and Chemistry Engineering, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an 223001, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4881 ~ 4890.

**Abstract:** Sheath blight caused by *Rhizoctonia solani* infection is one of the three major pathogen-caused diseases in rice. Sodium silicate has been reported to improve the resistance of rice to sheath blight. In this study, we investigated the impacts

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (30571090); 国家科技支撑计划重大资助项目 (2006BAD02A03); 江苏省高校自然科学基金资助项目 (04KJD210030); 江苏省高校“青蓝工程”优秀青年骨干教师资助项目 (2006); 江苏省自然科学基金项目 (BK2008193)

**收稿日期:** 2008-02-21; **修订日期:** 2008-05-14

**作者简介:** 张国良 (1976 ~), 男, 江苏阜宁人, 博士生, 主要从事作物生理生态研究. E-mail: hgzgl@sina.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qgdai@yzu.edu.cn

**Foundation item:** The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30571090), National Key Technology R&D Program of China (No. 2006BAD02A03), a grant from Guiding Programs of Education Administration of Jiangsu Province for Natural Science Research in Colleges and Universities (No. 04KJD210030), and “Qinglan Project” for Training Young Academic Leaders of Universities of Jiangsu Province

**Received date:** 2008-02-21; **Accepted date:** 2008-05-14

**Biography:** ZHANG Guo-Liang, Ph. D. candidate, mainly engaged in crop physiology and ecology. E-mail: hgzgl@sina.com

of sodium silicate on rice photosynthesis under *Rhizoctonia solani* (*R. solani*) infection. We hydroponically cultured two rice cultivars with different resistances to *R. solani* infection (resistant cultivar 91SP, susceptible cultivar Lemont) and characterized different photosynthetic physiological parameters.

Our experiments showed that: (1) After being inoculated with *R. solani*, the rice with sodium silicate application (the Si + rice) had lower (but not statistically significant) disease rating and disease index compared to the Si- rice plants in resistant cultivar 91SP, but the Si + rice plants of susceptible cultivar Lemont had significantly lower rating and disease index with relative control effect of 27.42% compared to the Si- rice plants. (2) After being inoculated with *R. solani*, chlorophyll content, net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) of rice leaves were decreased significantly, while intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) was increased. After treated with exogenous sodium silicate, chlorophyll content,  $P_n$  and  $G_s$  were increased, while  $C_i$  was decreased. (3) After being inoculated with *R. solani*, PS II maximal quantum efficiency ( $F_v/F_m$ ), PS II effective quantum efficiency ( $F_v'/F_m'$ ), PS II actual photochemical efficiency ( $\Phi\text{PS II}$ ), photochemical quenching ( $qP$ ) and acyclic electron transfer late ( $ETR$ ) were all decreased, but non-photochemical quenching ( $qNP$ ) was increased. The Si + rice plants showed less changes in these fluorescence parameters. (4) Si + rice plants showed less boost in MDA contents upon *R. solani* inoculation in both cultivars. The results suggested that, exogenous sodium silicate application can alleviate the decreases of photosynthetic rate induced by non-stomata factors and the damage of photosynthesis system, increase photochemical efficiency, improve the foliar photosynthetic ability, reduce the degree of leaf lipid peroxidation, and enhance the rice plants resistance to sheath blight.

**Key Words:** silicon; *Rhizoctonia solani*; rice; photosynthesis; fluorescence parameters; MDA content

硅是地球表面含量仅次于氧的大量元素,前人研究表明,硅对黄瓜、番茄、大豆等许多高等植物的生长是有益的,对木贼科植物和禾本科植物如水稻等则是必需的<sup>[1,2]</sup>。研究与生产实践表明,硅能促进水稻生长,有利水稻的营养均衡,缓解有毒离子的毒害,增强植株抗病性、抗虫性、抗倒性、抗旱性和抗紫外线辐射的能力,提高水稻群体质量及产量,改善稻米品质<sup>[2~5]</sup>。已有研究中不少是关于施硅可以减轻多种植物病害的<sup>[6,7]</sup>,尤以减轻植物白粉病方面的研究相对较多,如小麦白粉病<sup>[8]</sup>、黄瓜白粉病<sup>[9]</sup>、草莓白粉病<sup>[10]</sup>、拟南芥白粉病<sup>[11]</sup>,减轻植物其他病害的还有黄瓜炭疽病<sup>[12]</sup>、黄瓜猝倒病<sup>[13]</sup>、甜瓜红粉病<sup>[14]</sup>、稻瘟病<sup>[15,16]</sup>等。

纹枯病是一种常见的水稻病害。20 世纪 60 年代以来,随着矮秆品种的推广、施肥水平的提高和密植程度的增加,该病害的发生及危害日益严重,成为水稻高产、稳产、优质的严重障碍<sup>[17~20]</sup>。据报告,施硅能提高水稻对纹枯病的抗性<sup>[21,22]</sup>。近年来,采用水培的方法,设置缺硅不接种(纹枯病菌(*Rhizoctonia solani*))、缺硅接种、加硅不接种、加硅接种 4 种处理,从细胞学和生理生化方面研究了硅增强水稻对纹枯病的抗性作用,发现硅对纹枯病菌入侵起到一定的物理屏障作用,延缓了发病时间和发病程度,接种纹枯病菌使水稻叶片细胞膜脂过氧化加剧,加硅则可以减轻这种作用<sup>[23]</sup>。

光合作用是植物最重要的生命活动之一,研究光合作用对纹枯病菌侵染的响应及硅营养的调控,对于进一步阐明施硅增强水稻对纹枯病的抗性机制是十分必要的。叶绿素 a 荧光诱导动力学以光合作用理论为基础,是探测和分析植物光合功能的重要手段,为研究 PS II (光系统 II) 及其电子传递过程提供了丰富信息。又由于叶绿素荧光动力学技术在测定叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用,与“表观性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”特点<sup>[24]</sup>。因此,叶绿素荧光动力学技术是研究植物光合生理状况及植物与逆境胁迫关系的理想探针<sup>[25,26]</sup>。目前叶绿素荧光诱导动力学在干旱、高温和盐碱等方面报道的较多<sup>[25~29]</sup>,但对其与植物抗病性的关系<sup>[30~32]</sup>尤其是硅和接种病菌对植物叶绿素荧光参数的影响研究较少<sup>[33]</sup>。本文选用对纹枯病有较高抗性的水稻品种 91SP 和易感品种 Lemont,研究营养液添加硅水培条件下接种纹枯病菌后水稻叶绿素荧光参数的变化,以期进一步揭示施硅增强水稻对纹枯病的抗性机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试水稻培育

供试水稻(*Oryza sativa* L.)品种为对纹枯病有较高抗性的品种 91SP 和感病品种 Lemont,种子经水稻浸种剂使百克(prochloraz)浸种,在光照培养箱 27℃ 下培养至二叶一心,移栽至 10 L 的具有带孔泡沫盖板的塑料桶中水培,水培营养液选用无硅的 Kimura B<sup>[34]</sup> 配方,单位 mmol/L,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  0.37,  $\text{KNO}_3$  0.18,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  0.21,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  0.37,  $\text{MgSO}_4$  0.55,  $\text{EDTA-Fe}$   $9.0 \times 10^{-2}$ ,  $\text{MnSO}_4$   $7.3 \times 10^{-3}$ ,  $\text{HBO}_3$   $9.3 \times 10^{-3}$ ,  $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$   $1.5 \times 10^{-5}$ ,  $\text{ZnSO}_4$   $1.5 \times 10^{-4}$ ,  $\text{CuSO}_4$   $1.6 \times 10^{-4}$ 。第 1 周使用半浓度的 Kimura B 营养液,1 周后再用全浓度营养液。以后每天通气 1 次,每 2d 调 1 次 pH 值,调节 pH 值为 5.5,每隔 1 周换 1 次营养液。

### 1.2 试验设计

设置 4 个处理,①缺硅不接种(Si-R-,即 CK),②缺硅接种(Si-R+),③加硅不接种(Si+R-),④加硅接种(Si+R+)。每个处理重复 4 次。

在水稻生长期,加硅是指 Kimura B 营养液加入硅酸钠,营养液含硅 1.5 mmol/L,加入硅酸钠后用稀硫酸调节 pH 值为 5.5。缺硅是指无硅的 Kimura B 营养液配制所用的蒸馏水含有微量硅,经测定硅含量 <0.1 mmol/L。

接种用的纹枯病菌(*R. solani*)是一种强致病性菌株 RH-9(属于 AG1-IA 菌丝融合群),由扬州大学植物病理教研室提供。将 1.0 cm 长的木质短牙签做无菌处理后,于培养皿中在 PDB 液体培养基上接菌培养 3~5 d,待菌丝密集布满培养皿时用于接种,接种期为水稻分蘖末期,用镊子将牙签嵌入倒 3 叶叶鞘内侧。

### 1.3 纹枯病病级调查

水稻始穗后 30 d 调查纹枯病病级,病级调查方法参见 Pan 等<sup>[35]</sup>的方法。病情指数(DI) =  $\sum$ (各病级分蘖数 × 该病级) × 100 / (接种总分蘖数 × 最大病级)。

### 1.4 MDA 含量和叶绿素含量的测定

在接种纹枯病菌前和接种后第 1、2、3、4、5、6 天,用硫代巴比妥酸法测定接种叶的丙二醛(MDA)含量,用叶绿素计(SPAD-502 型,日本)测定接种叶的叶绿素含量(SPAD),在测量时避开叶脉进行。以上每次取样测定时每个处理做 4 次重复,为便于在图 1、4 中表识,仅对接种后第 6 天的数据进行方差分析结果的标识。

### 1.5 叶片光合指标和叶绿素荧光参数的测定

在接种纹枯病菌前和接种后第 3、6 天,采用 Li-6400 便携式光合仪测定接种叶的叶片的光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ,  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ )。

在接种纹枯病菌前和接种后第 1、2、3、4、5、6 天,采用 FMS2 型便携式调制荧光分析仪(Hansatech 公司)参照冯玉龙等<sup>[36]</sup>的方法测定接种叶的叶绿素荧光,叶片暗适应 5 min 后用弱测量光测定初始荧光( $F_0$ ),随后给一个强闪光( $5000 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 脉冲时间 0.7 s)测得最大荧光( $F_m$ ),当荧光产量从  $F_m$  快降回到  $F_0$  时(5 s),打开作用光( $400 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),当荧光恒定时(150 s),测得稳态荧光( $F_s$ );加上一个强闪光( $5000 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 脉冲时间 0.7 s)后荧光上升到能化类囊体最大荧光( $F_m'$ );关闭作用光使叶片暗适应 3 s 后,打开远红光,5 s 后测得能化类囊体最小荧光( $F_0'$ )。其它荧光参数如下:可变荧光( $F_v$ ) =  $F_m - F_0$ 、最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、PS II 有效光化学量子效率( $F_v'/F_m'$ )、光化学猝灭系数( $qP$ ) =  $(F_m' - F_s)/(F_m' - F_0)$ 、非光化学猝灭系数( $qNP$ ) =  $(F_m - F_m')/(F_m - F_0)$  由仪器自动给出;通过计算<sup>[37]</sup>得出潜在光化学效率( $F_v/F_0$ ),PS II 实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ ) =  $1 - F_s'/F_m'$ 。以上每次取样测定时每个处理做 4 次重复,为便于在图 3 中标识,仅对接种后第 6 天的数据进行方差分析结果的标识。

## 2 结果与分析

### 2.1 施硅对水稻纹枯病的防治作用

接种纹枯病菌 30 d 后(表 1),两个水稻品种加硅与缺硅处理的均感染纹枯病,其中抗病品种 91SP 加硅处理病级和病情指数比缺硅处理略有下降,但差异不显著,相对防治效果约只有 10.02%。而感病品种

Lemont 加硅处理病级和病情指数均显著低于缺硅处理,相对防治效果达 27.42%。以上说明施硅增强了水稻对纹枯病的抗性,特别显著增强了感病品种的抗性,减轻了纹枯病对水稻的危害,具有一定的控病作用。

表 1 硅对水稻纹枯病的防治作用

Table 1 The inhibitive effect of Si on sheath blight of rice

| 品种 Variety | 处理 Treatment | 病级 Rating | 病情指数 Disease index | 相对防效 Relative inhibitive effect (%) |
|------------|--------------|-----------|--------------------|-------------------------------------|
| 91SP       | Si - R +     | 3.33a     | 37.04a             | —                                   |
|            | Si + R +     | 3.00ab    | 33.33a             | 10.02                               |
| Lemont     | Si - R +     | 5.17a     | 57.41a             | —                                   |
|            | Si + R +     | 3.75b     | 41.67b             | 27.42                               |

\* 同列不同小写字母表示数值间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Data followed by different small letters are different at the level of 5%; 下同 the same below; Si - R + means the Si - rice plants being inoculated with *R. solani*, and Si + R + means the Si + rice plants being inoculated with *R. solani*

## 2.2 施硅对接种纹枯病菌后水稻叶片叶绿素含量的影响

无论接种纹枯病菌与否(图 1),加硅均能提高两个水稻品种叶绿素含量。接种纹枯病菌后,两个水稻品种叶绿素含量降低,并随时间的延长而显著下降 ( $P < 0.05$ ),缺硅处理下降幅度明显大于加硅处理,抗病品种 91SP 加硅处理的叶绿素含量下降幅度要小于感病品种 Lemont。

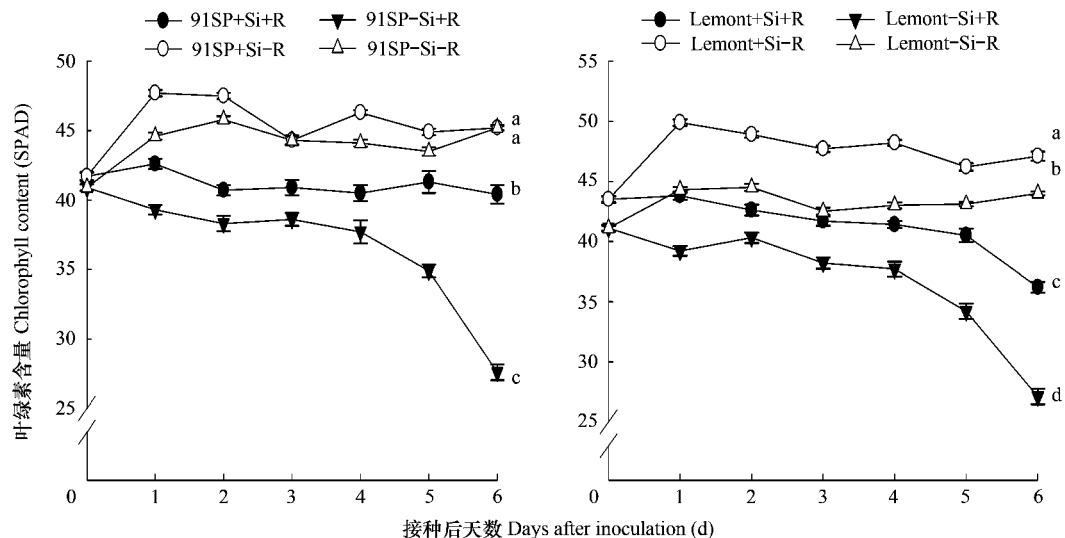


图 1 加硅和接种纹枯病菌对水稻叶片叶绿素含量的影响

Fig. 1 Effects of silicon and inoculation with *Rhizoctonia solani* on Chlorophyll content in rice leaves

## 2.3 施硅对接种纹枯病菌后水稻叶片光合作用的影响

由图 2 可知,接种纹枯病菌后,感病品种 Lemont 的净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 在第 3 天就显著下降,并且随着纹枯病菌胁迫时间的延长而下降更显著,胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 随胁迫时间的延长而显著上升;外源加硅显著提高  $P_n$ 、 $G_s$  值,显著降低  $C_i$  值,说明加硅处理可减小  $P_n$ 、 $G_s$  的下降幅度和  $C_i$  的上升幅度,可减轻气孔对  $CO_2$  向叶绿体输送的限制,维持叶片较高的光合效率。对于抗病品种 91SP,接种纹枯病菌可降低叶片的净光合速率和气孔导度,提高胞间  $CO_2$  浓度,但这 3 个指标在接种后第 3 天变化幅度较小,加硅与否对其影响不大;在第 6 天与不接种的处理间差异才达显著水平,加硅才显著提高  $P_n$ 、 $G_s$  值,显著降低  $C_i$  值。未接种纹枯病菌条件下,加硅与否对 2 个品种的上述 3 个指标无明显影响。

## 2.4 施硅对接种纹枯病菌后水稻叶片叶绿素荧光参数的影响

$F_v/F_m$  值常用于度量植物叶片 PS II 原初光能转化效率,反映 PS II 反应中心内光能转换效率,也称 PS II 最大光化学效率。未接种纹枯病菌情况下(图 3a、b),两个品种加硅和缺硅处理  $F_v/F_m$  值差异不大;接种纹

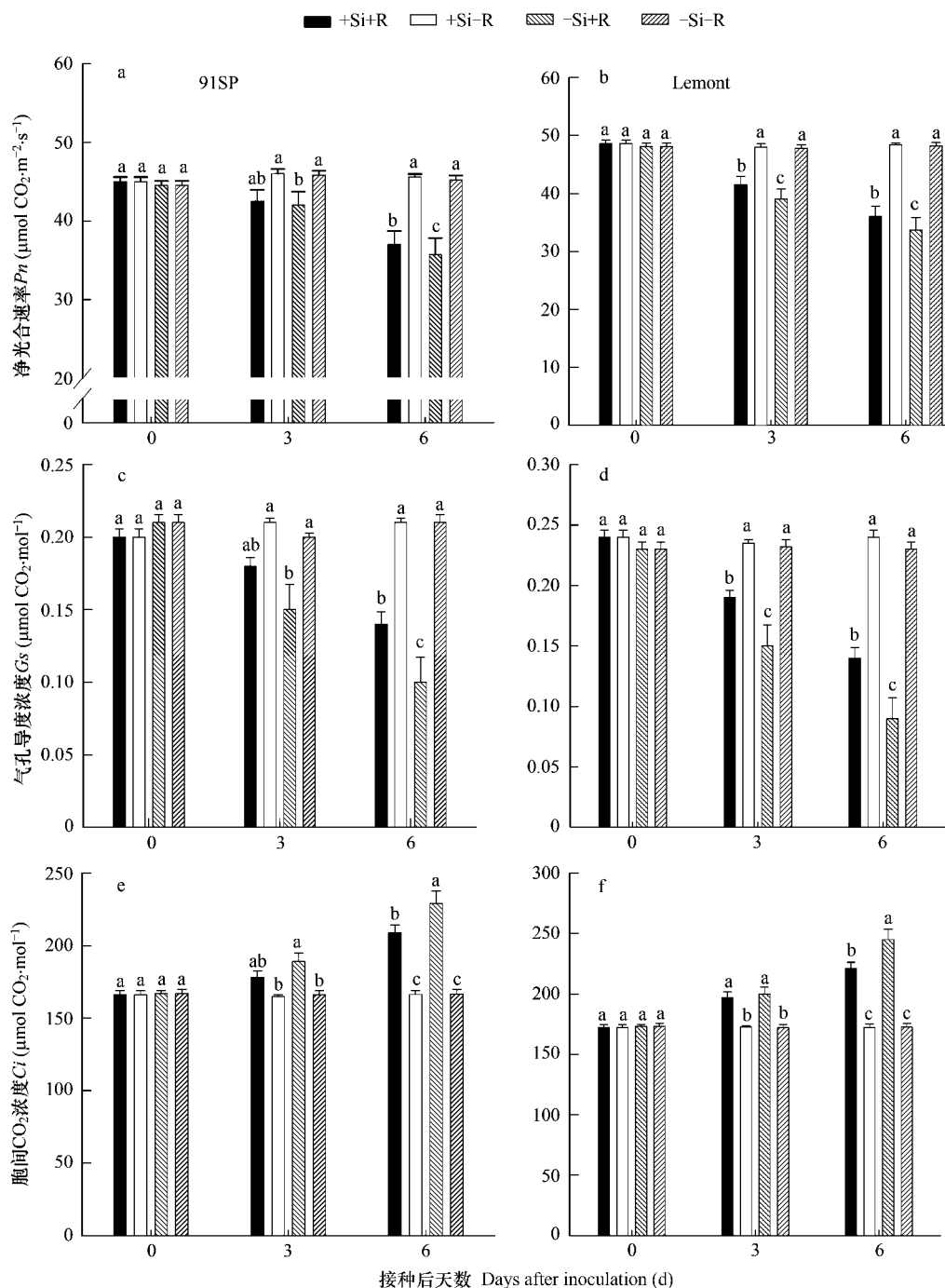


图2 加硅和接种纹枯病菌对水稻叶片净光合速率、气孔导度和胞间  $\text{CO}_2$  浓度的影响

Fig.2 Effects of silicon and inoculation with *Rhizoctonia solani* on net photosynthesis rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) in rice leaves

枯病菌后,水稻叶片受到病菌侵染, $F_v/F_m$  值迅速上升,然后一直保持下降趋势,抗病品种 91SP 在接种后第 5、6 天  $F_v/F_m$  值显著低于未接种纹枯病菌的处理( $P < 0.05$ ),感病品种 Lemont 在接种后第 3 天  $F_v/F_m$  值就一直显著低于未接种处理( $P < 0.05$ );接种纹枯病菌条件下两个品种加硅处理的  $F_v/F_m$  值明显比缺硅处理的大,经方差分析,接种后第 6 天达显著水平,说明硅缓解了纹枯病菌侵染引起的 PS II 最大光化学效率的下降。

$F_v/F_m'$  反映开放的植物叶片 PS II 反应中心原初光能转化效率, $\Phi_{\text{PS II}}$  是 PS II 实际光化学效率,反映的

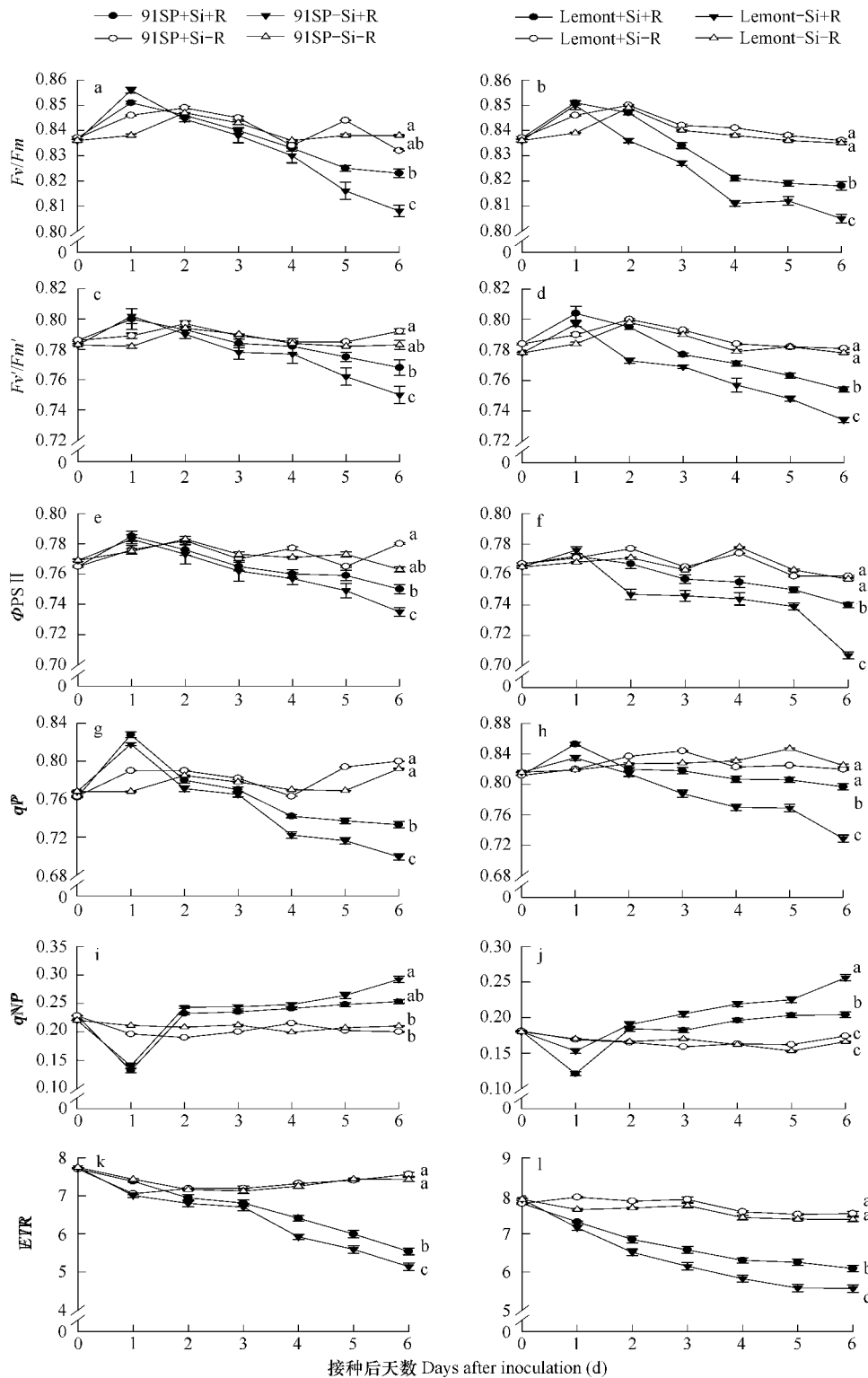


图3 加硅和接种纹枯病菌对水稻叶片荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of silicon and inoculation with *Rhizoctonia solani* on fluorescence parameters in rice leaves

是 PS II 反应中心在受到环境胁迫时,存在部分反应中心关闭情况下的实际光化学效率。 $F_v'/F_m'$ 变化(图 3c、d)以及  $\Phi_{PS II}$ 变化(图 3e、f)与  $F_v/F_m$ 变化趋势相似,这表明接种纹枯病菌后,水稻叶片 PS II 反应中心对激发能捕获效率下降,激发能压力升高,光适应下 PS II 最大光化学效率和 PS II 实际光化学效率下降,而加硅明

显减缓了这种下降趋势。

$qP$  是可变荧光的光化学猝灭系数,主要反映处于激发态的 PS II 反应中心通过电荷分离进行原初光化学反应,产生去激能力的大小,也是对 PS II 原初电子受体 QA 氧化态的一种量度,代表 PS II 反应中心开放部门的比例,而  $qNP$  是可变荧光的非光化学猝灭系数,反映了 PS II 反应中心吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分,ETR 则是表观光合电子传递速率。 $qP$  变化(图 3g、h)和 ETR(图 3i、j)与  $Fv/Fm$  变化趋势也相似, $qNP$ (图 3k、l)与  $Fv/Fm$  变化趋势则相反,这说明接种纹枯病菌后,叶片吸收的光能用于光化学反应的能量降低,电子传递速率下降,非辐射耗散能量增加,而加硅处理比缺硅处理增加了用于光化学反应的能量,减缓了电子传递速率的下降和非辐射耗散能量的增加。

## 2.5 施硅对接种纹枯病菌后水稻叶片 MDA 含量的影响

从图 4 可以看出,接种纹枯病菌后水稻叶片 MDA 含量明显上升,感病品种 Lemont 的 MDA 含量在第 1 天就达一峰值,且接种处理 MDA 含量显著高于未接种处理( $P < 0.05$ );抗病品种 91SP 在第 3 天才达一峰值,其接种处理 MDA 含量也显著高于未接种处理( $P < 0.05$ )。接种纹枯病菌条件下,感病品种加硅处理其叶片 MDA 含量始终低于或缺硅处理( $P < 0.05$ );抗病品种加硅处理的 MDA 含量在第 3 天才达峰值后才显著低于缺硅处理( $P < 0.05$ )。这说明硅缓解了纹枯病菌引起的叶片细胞膜脂过氧化作用,对感病品种的缓解作用要大于抗病品种。

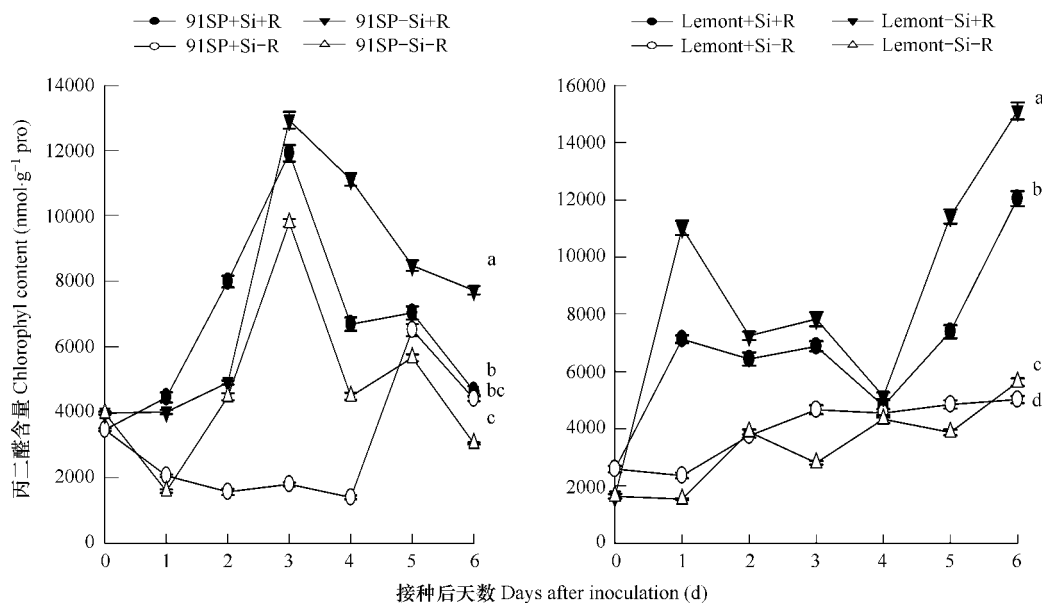


图 4 加硅和接种纹枯病菌对水稻叶片 MDA 含量的影响

Fig. 4 Effects of silicon and inoculation with *Rhizoctonia solani* on MDA content in rice leaves

## 3 结论与讨论

本研究结果表明,施硅减轻了病级和病情指数,增强了水稻对纹枯病的抗性,特别显著增强了感病品种 Lemont 的抗性。纹枯病菌侵染后,水稻叶片叶绿素含量、净光合速率( $Pn$ )和气孔导度( $Gs$ )均下降,胞间  $CO_2$  浓度( $Ci$ )上升。Farquhar 等人认为<sup>[38]</sup>, $Ci$  值的大小是评判气孔限制和非气孔限制的依据, $Pn$ 、 $Gs$  和  $Ci$  值同时下降时, $Pn$  的下降为气孔限制;相反,如果叶片  $Pn$  的降低伴随着  $Ci$  值的提高,说明光合作用的限制因素是非气孔限制。本试验结果说明纹枯病菌侵染后水稻叶片光合作用的限制因素可能是由非气孔限制引起的,这与李燕宏等人<sup>[39]</sup>以蚕豆萎蔫病毒 2 号分离物侵染蚕豆叶片引起的  $Pn$ 、 $Gs$  下降, $Ci$  上升是相似的。而加硅可减缓纹枯病菌侵染引起的叶绿素含量降低, $Pn$ 、 $Gs$  的下降幅度和  $Ci$  的上升幅度,有利于维持叶片较高的光合效率。

叶绿素荧光是研究植物光合生理及各种环境因素对其影响的探针,从叶绿素荧光参数来看,接种纹枯病

菌后,  $F_v/F_m$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $\Phi PS II$  显著比未接种的低 ( $P < 0.05$ ), 说明 PS II 反应中心受到破坏, 光能转化效率下降, 用于光化学反应的能量减少, 为光合碳同化提供的 ATP 和 NADPH 减少, 这可能是导致光合速率下降的重要原因。而接种后加硅处理的  $F_v/F_m$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $\Phi PS II$  高于或显著高于缺硅处理 ( $P < 0.05$ ), 说明硅缓解了光能转化效率的下降。接种纹枯病菌后,  $qP$  和  $ETR$  下降或显著下降 ( $P < 0.05$ ), 而  $qNP$  上升或显著上升 ( $P < 0.05$ )。表明 PS II 反应中心受体 QA 的还原程度更高, PS II 反应中心开放部分比例下降, 关闭部分比例增加, 这些关闭状态的 PS II 反应中心不能进行稳定的电荷分离, 因而不能参与光合电子传递, 引起电子传递速率下降, 同时 PS II 反应中心非辐射性能量耗散增加, 导致用于光合作用的能量减少, 光合作用受到抑制。这与 Lucia Guidi<sup>[40]</sup> 等人的研究结果相似。而接种后加硅处理的  $qP$ 、 $ETR$  高于或显著高于缺硅处理 ( $P < 0.05$ ),  $qNP$  低于或显著低于缺硅处理 ( $P < 0.05$ ), 说明加硅使叶片 PS II 反应中心开放部分比例增加, 关闭部分比例下降, 有利于电子传递, 用于光合作用的能量增加。

以上结果说明纹枯病菌侵染后, 导致 PS II 反应中心受到破坏, 光能转化效率下降, 过剩激发能增加, 光合机构通过天线热耗散和 PS II 反应中心耗散多余的能量, 通过以上两道防线仍未被耗散掉的激发能, 可能在 PSII 中转移给  $O_2$  而形成<sup>1</sup> $O_2$ , 或以激发态电子的形式在 PSI 受体端交给  $O_2$  而形成氧自由基  $O_2^{\cdot -}$ , 导致活性氧代谢动态平衡被打破<sup>[41]</sup>, 引起脂质过氧化, 而 MDA 含量是膜脂过氧化的最终产物。本试验中纹枯病菌侵染导致 MDA 含量增加也证明了这一点, 而加硅可以缓解或显著缓解 MDA 含量的增加 ( $P < 0.05$ ), 说明加硅减轻了膜脂过氧化损伤。硅在叶表一定微区沉积起到物理屏障作用, 并可增强 SOD、POD、CAT 活性氧清除系统的协调性<sup>[23]</sup>, 从而有可能削弱 PS II 反应中心破坏引起的过剩激发能的影响, 清除其产生的活性氧, 提高水稻的抗性。

本研究表明, 未接种纹枯病菌情况下, 两个品种加硅和缺硅处理叶片的光合作用指标和叶绿素荧光参数值差异不大, 未达显著水平 ( $P < 0.05$ )。在纹枯病菌侵染的条件下, 硅对感病品种的抗病效果比抗病品种更为显著。这种差异可能是由于抗病品种自身具有较强的抗病能力, 本身能有效地阻止纹枯病菌的扩展, 维持叶片正常的生理功能, 导致硅对改善光合作用和叶绿素荧光参数等相关参数的作用不如感病品种明显; 感病品种由于本身的抗病能力较差, 易受纹枯病菌的侵染, 使叶片的电子传递速率、光能转化效率等大幅度降低, 造成光能转化为化学能的过程受阻, 进一步减弱其碳同化能力。而外源加硅则可以提高植物的抗病能力, 缓解了纹枯病菌侵染对植株光合机构造成的伤害, 从而改善了叶片的光合性能。

## References:

- [1] Epstein E, Silicon. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 641—664.
- [2] Ma J F, Yamaji N. Silicon uptake and accumulation in higher plants. Trends in Plant Science, 2006, 11(8): 392—397.
- [3] Zhang G L, Dai Q G, Zhang H C, et al. Review of silicon nutrition in rice. Jiangsu Agriculture Science, 2003, (3): 8—12.
- [4] Zhang G L, Dai Q G, Zhou Q, et al. Influences of Silicon Fertilizer on Population Quality and Yield in Rice. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2004, 20(3): 114—117.
- [5] Zhang G L, Dai Q G, Wang J W, et al. Effects of Silicon Fertilizer Rate on Yield and Quality of japonica Rice Wuyujing 3. Chinese Journal Rice Science, 2007, 21 (3): 299—303.
- [6] Feng D X, Li B. The role of soluble silicon in disease management of plant. Acta Phytopathologica Sinica, 1998, 28 (4): 293—297.
- [7] Fauteux F, Rémus-Borel W, Menzies J G. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. FEMS Microbiology Letter, 2005, 249 (1): 1—6.
- [8] Rémus-Borel W, Menzies J G, Bélanger R R. Silicon induces antifungal compounds in powdery mildew-infected wheat. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2005, 66(3): 108—115.
- [9] Menzies J G, Ehret D L, Glass A D M, et al. The influence of silicon on cytological interactions between *Sphaerotheca fuliginea* and *Cucumis sativus*. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1991, 39 (6): 403—414.
- [10] Kanto T, Miyoshi A, Ogawa T, et al. Suppressive effect of liquid potassium silicate on powdery mildew of strawberry in soil. Journal of General Plant Pathology, 2006, 72(3): 137—142.
- [11] Ghanmi D, McNally D J, Benhamou N. Powdery mildew of *Arabidopsis thaliana*: a pathosystem for exploring the role of silicon in plant microbe

- interactions. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2004, 64(4): 189—199.
- [12] Liang Y C, Sun W C. Resistance of cucumber against anthracnose induced by soluble silicon and inoculated *Colletotrichum lagenarium*. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(3): 267—271.
- [13] Cherif M, Asselin A, Belanger R R. Defense responses induced by soluble silicon in cucumber roots infected by *Pythium* spp. *Phytopathology*, 1994, 84(3): 236—242.
- [14] Guo Y R, Bi Y, Cao Z Y. Inhibiting muskmelon pink mold rot of cantaloupe Yujinxiang'treated with silicon agents. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 30(5): 586—588.
- [15] Seebold K W, Kucharek T A, Datnoff L E, *et al.* The influence of silicon on components of resistance to blast in susceptible, partially resistant, and resistant cultivars of rice. *Phytopathology*, 2001(1), 91: 63—69.
- [16] Rodrigues F A, McNally D J, Datnoff L E, *et al.* Silicon enhances the accumulation of diterpenoid phytoalexins in rice: a potential mechanism for blast resistance. *Phytopathology*, 2004, 94(2): 177—183.
- [17] Meng Q Z, Liu ZH, Wang H Y, *et al.* Research progress in rice sheath blight. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2001, 32(5): 376—381.
- [18] The National Agriculture Technique Extension Service Center. Occurrent trends of major diseases and pests of crops in China in 2002. *World Agriculture*, 2002, 6: 24—25.
- [19] Inagaki K. Dispersal of rice sheath blight fungus, *Rhizoctonia solani* AG-1 (IA), and subsequent disease development in paddy fields, from survey of vegetative compatibility groups. *Mycoscience*, 1998, 39(4): 391—397.
- [20] Linde C C, Zalal M, David Paulraj R S, *et al.* Population structure of the rice sheath blight pathogen *Rhizoctonia solani* AG-1 IA from India. *European Journal of Plant Pathology*, 2005, 112(2): 113—121.
- [21] Datnoff L E, Deren C W, Snyder G H. Silicon fertilization for disease management of rice in Florida. *Crop Protection*, 1997, 16(6): 525—531.
- [22] Rodrigues F Á, Vale F X R, Korndörfer G H, *et al.* Influence of silicon on sheath blight of rice in Brazil. *Crop Protection*, 2003, 22(1): 23—29.
- [23] Zhang G L, Dai Q G, Zhang H C. Silicon application enhances resistance to sheath blight (*Rhizoctonia solani*) in rice. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, 32(5): 600—606.
- [24] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444—448.
- [25] Lin S Q, Xu C H, Zhang Q D, *et al.* The application about chlorophyll fluorescence induction kinetics on salt resistance physiology, ecology and modern agriculture. *Chinese Bulletin of Botany*, 1992, 9(1): 1—16.
- [26] Papageogiou G. Chlorophyll fluorescence: an intrinsic probe of photosynthesis. In: Gorindjeeed. *Bioenergetics of Photosynthesis*. New York: Academic Press, 1975. 319—371.
- [27] Zhao M, Ding Z S, Zhang X. The Changes and Components of Non-photochemical Quenching under Drought and Shade Conditions in Maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(1): 59—62.
- [28] Colom M R, Vazzana C. Photosynthesis and PS II functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping love grass plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 49(3): 135—144.
- [29] Wang Y X, Sun G R, Wang J B. Relationships among MDA content, plasma membrane permeability and the chlorophyll fluorescence parameters of *Puccinellia tenuiflora* seedlings under NaCl stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 122—129.
- [30] Wang C M, Shi D J, Zhu S F. Effects of cucumber mosaic virus infection on photosynthetic activities of tobacco leaves and chloroplasts. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(4): 388—392.
- [31] Ke Y Q, Pan T G, Fang S M. Effect of *Pseudomonas solanacearum* infection on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> metabolism and chlorophyll fluorescence parameters and their relations to disease resistance. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2002, 10(2): 36—39.
- [32] Fu D Y, Hong J, Chen J S, *et al.* Accumulation of coat protein of turnip mosaic virus in Host Chloroplasts and its effect on PS II activity. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(1): 34—40.
- [33] Li G J, Liu Y H, Zhu Z J, *et al.* Effects of silicon and powdery mildew on chlorophyll fluorescence characteristics and activities of disease resistance-related enzymes in leaves of asparagus bean. *Acta Phytolacica Sinica*, 2006, 33(1): 109—110.
- [34] Ma J F, Takahashi E. Effect of silicon on the growth and phosphorus uptake of rice. *Plant and soil*, 1990, 126(1): 115—119.
- [35] Pan X B, Chen Z X, Xu J Y. Influence of different inoculation methods on the evaluation of the resistance to sheath blight (*Rhizoctonia solani* K<sub>üni</sub>). *Chin Rice Res Newsl*, 1998, 6(2): 7—8.
- [36] Feng Y L, Feng Z L, Cao K F. The protection against photodamage in *Amomum villosum* Lour. *Acta Phytophysiological Sinica*, 2001, 27(6): 483—488.

- [37] Wang L J, Liu W Q, Sun G R, *et al.* Effects of 5-aminolevulinic acid in photosynthesis and chlorophyll II fluorescence of radish seedlings. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2005, 25(3): 488—496.
- [38] Farquar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1):31—345.
- [39] Li Y H, Hong J, Xie L, *et al.* Effects of Broad bean wilt virus 2 isolate infection on photosynthetic activities and chloroplast ultrastructure in broad bean leaves. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, 32(4): 490—496.
- [40] Guidi L, Mori S, Degl'Innocenti E, *et al.* Effects of ozone exposure or fungal pathogen on while lupin leaves as determined by imaging of chlorophyll a fluorescence. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2007, 45 (10-11): 851—857.
- [41] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching: a response to excess light energy. *Plant Physiology*, 2001, 125 (4): 1558—1566.

#### 参考文献:

- [3] 张国良,戴其根,张洪程,等. 水稻硅素营养研究进展. *江苏农业科学*, 2003, 3:8~12.
- [4] 张国良,戴其根,周青,等. 硅肥对水稻群体质量及产量影响研究. *中国农学通报*, 2004, 20(3):114~117.
- [5] 张国良,戴其根,王建武,等. 施硅量对粳稻品种武育粳3号产量和品质的影响. *中国水稻科学*, 2007, 21(3):299~303.
- [6] 冯东昕,李宝栋. 可溶性硅在植物抵御病害中的作用. *植物病理学报*, 1998, 28(4):293~297.
- [12] 梁永超,孙万春. 硅和诱导接种对黄瓜炭疽病的抗性研究. *中国农业科学*, 2002, 35(3):267~271.
- [14] 郭玉蓉,毕阳,曹夜义. 硅剂处理对‘玉金香’甜瓜红粉病的抑制. *园艺学报*, 2003, 30(5):586~588.
- [17] 孟庆忠,刘志恒,王鹤影. 水稻纹枯病研究进展. *沈阳农业大学学报*, 2001, 32(5):376~381.
- [18] 全国农业技术推广服务中心. 2002年农作物重大病虫害发生趋势. *世界农业*, 2002, 6:24~25.
- [23] 张国良,戴其根,张洪程. 施硅增强水稻对纹枯病的抗性. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(5):600~606.
- [24] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4):444~448.
- [25] 林世青,许春辉,张其德,等. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的作用. *植物学通报*, 1992, 9(1):1~16.
- [29] 汪月霞,孙国荣,王建波. NaCl胁迫下星星草幼苗MDA含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系. *生态学报*, 2006, 26(1):122~129.
- [30] 王春梅,施定基,朱水芳. 黄瓜花叶病毒对烟草叶片和叶绿体光合活性的影响. *植物学报*, 2000, 42(1):388~392.
- [31] 柯玉琴,潘廷国,方树民. 青枯菌侵染对烟草叶片H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>代谢、叶绿素荧光参数的影响及其与抗病性的关系. *中国生态农业学报*, 2002, 10(2):36~39.
- [32] 付东亚,洪健,陈集双,等. 芜菁花叶病毒外壳蛋白在寄主植物叶绿体中的积累及其对光系统II活性的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30(1):34~40.
- [33] 李国景,刘永华,朱祝军,等. 硅和白粉病对长豇豆叶片叶绿素荧光参数和抗病相关酶活性的影响. *植物保护学报*, 2006, 33(1):109~110.
- [36] 冯玉龙,冯志立,曹坤芳. 砂仁叶片光破坏的防御. *植物生理学报*, 2001, 27(6):483~488.
- [37] 汪良驹,刘卫琴,孙国荣,等. ALA对萝卜不同叶位叶片光合作用与叶绿体荧光特性的影响. *西北植物学报*, 2005, 25(6):488~496.
- [39] 李燕宏,洪健,谢礼,等. 蚕豆萎蔫病毒2号分离物侵染对蚕豆叶片光合活性和叶绿体超微结构的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(4):490~496.