

DOI: 10.5846/stxb201610072005

刘彩凤, 史刚荣, 余如刚, 张铮. 硅缓解植物镉毒害的生理生态机制. 生态学报, 2017, 37(23): 7799-7810.

Liu C F, Shi G R, Yu R G, Zhang Z. Eco-physiological mechanisms of silicon-induced alleviation of cadmium toxicity in plants: A review. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(23): 7799-7810.

硅缓解植物镉毒害的生理生态机制

刘彩凤, 史刚荣*, 余如刚, 张 铮

淮北师范大学生命科学学院, 淮北 235000

摘要: 镉是对生物毒性最强的污染物之一。过量的镉能够抑制植物的生长和光合作用, 干扰矿质代谢并诱发氧化胁迫。硅作为一种有益元素, 主要以 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 的形态通过主动或被动方式被植物体吸收并转运到地上部分。硅对植物镉毒害具有缓解作用, 但其缓解机制在不同物种、品种或生态型之间存在显著差异, 并表现出一定的硅/镉浓度依赖性。总体上可概括为避性机制和耐性机制。避性机制包括: (1) 在器官水平, 减少植物根系对镉的吸收及其向地上部的转运; (2) 在细胞水平, 增强细胞壁对镉的吸附能力, 减少共质体中镉的含量。耐性机制包括: (1) 诱导细胞产生小分子螯合剂, 增强对镉的螯合作用, 减少细胞中游离态镉的含量; (2) 增强抗氧化机制, 减轻氧化胁迫; (3) 改善光合作用和无机营养, 促进植物生长。从植物对硅的吸收和转运、镉对植物的毒害作用以及硅对缓解植物镉毒害的生理生态机制 3 个方面进行了综述, 并基于目前的研究现状和薄弱之处, 对今后的研究重点进行了展望。

关键词: 硅; 镉毒害; 镉转运; 避性; 耐性

Eco-physiological mechanisms of silicon-induced alleviation of cadmium toxicity in plants: A review

LIU Caifeng, SHI Gangrong*, YU Rugang, ZHANG Zheng

College of Life Sciences, Huaibei Normal University, Huaibei 235000, China

Abstract: Cadmium is one of the most toxic pollutants, and excessive cadmium can inhibit plant growth and photosynthesis, interfere with mineral metabolism, and induce oxidative stress. Meanwhile, silicon is beneficial to plants and, after being actively or passively absorbed by plant roots and transported to other plant parts, mainly in the form of $\text{Si}(\text{OH})_4$, can alleviate cadmium toxicity. The mechanism underlying silicon-induced cadmium detoxification in plants varies among species, cultivars, and ecotypes, showing a silicon/cadmium concentration-dependent manner. In general, the silicon-induced reversal of cadmium toxicity can be divided into two main mechanisms: avoidance and tolerance. The avoidance mechanism mainly functions (1) at the organ level, by reducing the absorption of cadmium by plant roots and/or its translocation from roots to shoots, and (2) at the cellular level, by enhancing the cadmium adsorption capacity of the cell wall and, therefore, reducing the influx of cadmium into the symplast. The tolerance mechanism also involves a variety of processes, including (1) the induction of low molecular compounds that chelate cadmium ions, thereby reducing free cadmium concentrations; (2) the reduction of oxidative stress by enhancing antioxidant mechanisms; and (3) the improvement of photosynthesis and mineral nutrition, thus promoting plant growth. Here, we review recent advances in the mechanisms underlying cadmium toxicity, the uptake and transport of silicon, and silicon-induced cadmium detoxification in plants. Based on the weakness of previous studies, the need for further research is also discussed.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31370515, 31671599)

收稿日期: 2016-10-07; 网络出版日期: 2017-08-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: swsgr@126.com

Key Words: silicon; cadmium toxicity; cadmium translocation; avoidance; tolerance

镉(Cd)是对生物毒性最强的污染物之一。目前,由于采矿、冶金、垃圾焚烧、污水灌溉以及过量施用化肥和农药,导致区域性的土壤镉污染较为严重^[1]。据中华人民共和国环境保护部和国土资源部联合发布的《全国土壤污染状况调查公报》,我国土壤镉污染点位超标率为 7.0%,其中轻微污染点位为 5.2%,轻度污染点位为 0.8%,中度污染点位为 0.5%,重度污染点位为 0.5%^[2]。镉虽然不是植物的必需元素,但它极易为根系吸收,通过木质部转运并积累到植物的地上部分。镉在植物体内的过量积累,将会抑制植物的生长发育,干扰其正常的生理代谢活动,甚至导致植物体死亡。更为重要的是,作物的可食部分一旦被镉污染,就会通过食物链进入人体,对人类健康造成严重威胁。如何有效地防控镉污染已成为人类共同关注的重要课题。

硅(Si)大量存在于自然界,在地壳中的含量位居第二,仅次于氧。尽管对许多高等植物而言,硅是非必需元素,但它却被认为是一种有益元素。硅不仅能够促进植物正常的生长发育,提高作物产量和改善籽粒品质,而且能够提高植物对生物胁迫和非生物胁迫的抗性^[3-7]。大量研究表明,硅对植物镉毒害具有一定的缓解作用^[8-15]。近年来,关于硅缓解植物镉毒害的生理生态机制的研究取得了一系列重要成果,但相关综述却很少。对这些研究成果进行综述,有助于人们全面了解硅缓解植物镉毒害生理生态机制,从而寻找进一步研究的突破口,研发利用硅肥防控农作物镉污染的实用技术。

1 植物对硅的吸收和转运

硅是土壤中的第二大元素,含量在 50—400 g/kg。土壤中的硅主要以硅酸盐和 SiO₂ 的形态存在,其中 SiO₂ 占土壤组成的 50%—70%^[5]。土壤溶液中的硅主要以不带电的单硅酸[Si(OH)₄]的形式存在,含量在 0.1—0.6 mmol/L,这也是植物唯一能够吸收的硅素形态^[5]。硅在植物体内含量很高,浓度变化范围一般为干重的 0.1%—10%。植物对硅的吸收在不同物种之间以及同一物种的不同品种之间存在很大差异^[16-17]。Takahashi 等^[18]对 147 种被子植物的硅吸收特性进行了研究,并根据地上部硅含量的高低将栽培植物划分三种类型:(1) 硅累积植物(Si accumulator),干物质中 SiO₂ 含量超过 1%,主要包括一些禾本科植物,如水稻、小麦、黑麦草、大麦等,对硅的吸收是一个主动过程,其吸收速度远超过对水分的吸收;(2) 中间类型(Intermediate type),如黄瓜、甜瓜、草莓、大豆等,对硅的吸收是一个被动过程,吸收速度和水分吸收相当;(3) 拒硅植物(Si excluder),硅含量通常小于 0.5%,如番茄、扁豆等,对硅具有排斥作用,吸收速度慢于对水的吸收。

植物根系以 Si(OH)₄ 形式吸收硅,当溶液 pH 值小于 9.0 时, Si(OH)₄ 是一种不带电的单体分子^[5]。侧根在植物吸收硅的过程中起着关键作用,而相比之下,根毛的贡献并不大^[19]。关于高等植物吸收硅的机理目前还不是十分清楚,已有的研究主要集中在硅累积植物。许多研究表明,水稻对硅的吸收是一个由特异性低亲和转运体介导的主动运输过程^[16, 19-20]。Mitani 和 Ma^[17]的研究表明,水稻(硅累积型)、黄瓜(中间型)和番茄(拒硅型)通过同一转运体主动吸收外界的硅($K_m = 0.15$ mmol/L),但 V_{max} 的大小依次是水稻>黄瓜>番茄,可见硅吸收能力的不同可能取决于转运体密度。然而, Liang 等^[21]对水稻、玉米、向日葵和冬瓜硅吸收特性的研究证实,植物对硅的吸收同时包括主动和被动两种机制。Nikolic 等^[22]发现 2,4-DNP 和 HgCl₂ 均能严重抑制硅累积植物水稻、大麦和黄瓜对硅的吸收和转运,但对拒硅植物番茄的作用则相反。说明拒硅植物对硅的吸收是一个被动过程,但其阻止硅向木质部的装载的过程则是一个主动代谢过程。

目前,已在水稻中发现了 3 个控制硅吸收转运的基因(*Lsi1*, *Lsi2* 和 *Lsi6*)^[16, 23-24]。其中, *Lsi1* 基因属于水通道蛋白家族,位于第 2 染色体上,主要在距离根尖 10 mm 以上的根的基底部的内、外皮层细胞的外侧质膜上表达,参与硅的径向运输和木质部装载^[16, 25]。抑制 *Lsi1* 基因的表达可降低植物对硅的吸收,而在爪蟾卵母细胞中表达 *Lsi1* 基因则能提高硅的跨膜运输活性^[20, 26]。*Lsi2* 位于第 3 染色体上,在侧根基部的外皮层和内皮层细胞的内侧质膜上表达,可将硅酸向胞外运输^[23, 27]。*Lsi6* 同样属于水通道蛋白家族,位于第 6 染色体上,主要在叶鞘和叶片的木质部薄壁细胞中表达,与硅在地上部木质部中的卸载有关^[24, 28]。除水稻外,在其

他植物中相继发现类似的硅转运蛋白基因,例如玉米的 *ZmLsi1*、*ZmLsi2* 和 *ZmLsi6* [29-30],大麦的 *HvLsi1*、*HvLsi2* 和 *HvLsi6* [29, 31-32],小麦的 *TaLsi1* [33],南瓜的 *CmLsi1*、*CmLsi2-1* 和 *CmLsi2-2* [34-35] 以及大豆的 *GmLsi1* (*GmNIP2;1*) 和 *GmLsi6* (*GmNIP2;2*) [36]。

$\text{Si}(\text{OH})_4$ 在根的皮肤中既可以通过共质体途径,也可以通过质外体途径进行径向运输 [37]。位于内、外皮层中的两层凯氏带可能在水稻高积累硅的过程中发挥重要作用 [38]。在植物体内, $\text{Si}(\text{OH})_4$ 的羟基可与亲水性物质相互作用形成 $-\text{SiO}(\text{OH})$ 单元,如果发生水解,则形成硅胶而沉淀 [39]。当 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 被装载到木质部后,便随着蒸腾流被迅速转运到地上部。通常情况下,如果浓度超过 2 mmol/L, $\text{Si}(\text{OH})_4$ 自发聚合形成不溶性的硅胶分子 $[\text{SiO}_2 \cdot n(\text{H}_2\text{O})]$ 。然而在水稻和小麦的木质部汁液中,即使浓度超过 2 mmol/L, Si 仍然以 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 形式存在 [40-41]。硅在木质部中的长距离运输以及在地上部各组织内沉积均是被动的物理过程,受蒸腾作用影响。在茎、叶等器官中, $\text{Si}(\text{OH})_4$ 从木质部卸载进入组织的质外体空间,随着水分的蒸腾 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 浓度逐渐升高,当浓度达到过饱和状态时形成不溶性的硅胶分子,沉积在细胞腔、细胞壁、胞间隙或表皮细胞和角质层之间。一般来说,植物叶片和禾本科植物的谷壳硅含量显著高于其他器官,而果实和种子的硅含量则很低 [42]。其原因可能有二:一是叶片是蒸腾作用的主要器官;二是硅沉积后不能移动和再分配,韧皮部的汁液中硅的质量分数极低,几乎可忽略不计 [5]。

2 镉对植物的毒害作用

镉对植物的毒害作用很大,几乎涉及到各种代谢活动 [43-45]。归结起来,主要表现在以下几个方面:

2.1 抑制植物生长

尽管植物对镉的耐性存在很大的种间和种内差异,但在高浓度下,镉几乎对所有植物的生长发育都具有一定的抑制效应。镉抑制植物生长的原因主要包括:(1)降低根尖细胞有丝分裂指数,并伴随着染色体畸变 [46];(2)通过影响细胞壁的化学修饰抑制细胞壁的扩展,进而抑制细胞的伸长生长 [47-48];(3)诱导发生细胞程序性死亡或坏死 [49-50]。此外,镉亦能通过干扰水分和矿质元素的吸收、光合作用和氮代谢间接抑制植物的生长发育。

2.2 抑制光合作用

植物的光合作用比其他生理过程对镉胁迫更为敏感。因此,光合作用是否受到抑制已成为衡量镉胁迫的一个重要指标。镉抑制植物光合作用的机理较为复杂,可能的途径包括:(1)镉胁迫导致叶绿体基粒片层消失,类囊体空泡,基粒垛叠混乱 [13, 51-52]。(2)镉胁迫通过干扰 Fe 代谢、抑制叶绿素合成酶(如原叶绿素酸酯还原酶、 δ -氨基- γ -酮戊酸脱水酶)的活性和增强叶绿素酶活性,导致叶绿素含量减少 [53]。(3)镉胁迫可以作用于光系统电子传递链的许多位点,尤其是光系统 II 电子供体侧的放氧复合体以及电子受体侧的 Q_A 和 Q_B 等位点,抑制光反应过程中的电子传递 [54]。(4)镉胁迫能引起叶片结构和气孔大小和密度的改变 [55-56]、诱导气孔关闭 [57],导致气孔导度下降,从而限制 CO_2 进入叶肉组织。(5)镉胁迫能抑制碳同化过程中的关键酶活性 [53]。

2.3 干扰矿质代谢

高浓度镉能够降低植物对营养元素吸收和转运能力,引起矿质代谢紊乱,导致营养元素缺乏或含量降低。由于吸收机理不同,镉对不同矿质营养元素的影响存在很大差异,并表现出一定的浓度依赖性。即使同一矿质元素,镉的影响也存在种间或品种间差异。例如,袁祖丽等 [52] 发现,低浓度的镉(3 mg/L)可增加烟草叶片中 P、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn 和 Al 的含量,而高浓度的镉(30 mg/L)则降低叶片中 P、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn 和 Al 的含量;随着镉浓度的增高,叶片中 Na 含量增加,而 K 和 Mn 含量则下降。同种植物不同发育时期营养代谢受镉的影响也不同。例如,水稻叶中 Cd 含量在生长前期与 Mn 含量呈显著负相关,但在成熟期与 Mn 含量的相关性不显著;在生长前期,叶中 Cd^{2+} 含量与 Mg 含量的相关性不显著,而在成熟期与 Mg 含量呈显著正相关 [58]。

2.4 诱发氧化胁迫

镉对植物的氧化伤害与活性氧(Reactive oxygen species, ROS)的产生有关。活性氧包括超氧阴离子(O_2^-),单线态氧(1O_2),过氧化氢(H_2O_2)和羟自由基($OH^\cdot$)。ROS 是生物体的正常代谢产物。在正常情况下,由于植物体内存在抗氧化系统,ROS 维持在较低水平,对植物的危害不大。然而,在镉胁迫下,植物细胞内通常会积累大量的 ROS,导致氧化胁迫^[43, 59]。

镉是非氧化还原性金属,不能像 Cu^{2+} 和 Fe^{2+} 那样通过 Fenton 和 Haber-Weiss 反应直接产生 ROS。关于镉导致植物体内 ROS 含量增加的主要原因,可概括为以下几个方面:(1)能使光呼吸功能紊乱,导致 ROS 的产生^[60];(2)诱导 NADPH 氧化酶活性增强,使 NADPH 氧化,导致 O_2^- 生成量的增加^[61];(3)引起抗氧化系统功能失调,造成 O_2^- 和 H_2O_2 的累积^[43]。

活性氧在植物体内的大量积累,可以直接引起膜组分中不饱和脂肪酸的过氧化,从而影响细胞膜的结构和功能,进而引起 DNA 损伤,改变 RNA 从细胞核向细胞质的运输。与此同时,膜脂过氧化的最终产物——丙二醛(MDA),可与质膜内的氨基酸、蛋白质、不饱和脂肪酸等生物大分子发生反应,阻止新脂类的合成,使膜受到损伤,破坏膜的结构。

3 硅缓解植物镉毒害的机制

自从 Wang 等^[62]首次发现施用适量的外源硅能够增强水稻对镉的耐性以来,硅对植物镉毒害的缓解作用已在许多植物中得到证实。这些植物不仅包括水稻^[8, 63-66]、玉米^[13, 67-73]、小麦^[15, 74]、大麦^[75-76]等禾本科植物,而且包括草莓^[77]、黄瓜^[10]、小白菜^[11]、印度芥菜^[78]、油菜^[78]、花生^[9]、棉花^[79]、龙葵^[80]、秋茄^[81]、白骨壤^[82]等双子叶植物。归结起来,硅缓解植物镉毒害的机制主要包括以下几个方面:

3.1 减少植物对镉的吸收、转运和积累

硅缓解植物毒害的一个重要机制是减少植物对镉的吸收和转运。研究表明,施用外源硅可降低小麦^[74, 83]、水稻^[8, 84-85]、草莓^[77]、龙葵^[80]、秋茄^[81]、白骨壤^[82]、棉花^[79]、花生^[9]、苕麻^[86]和小白菜^[11]等植物的镉含量。也有研究表明,硅不仅能减少植物对镉的吸收,而且降低了镉从地上部分向籽粒的运输,从而降低籽粒中的镉含量^[87-90]。

目前,关于硅减少植物对镉的吸收和转运的机制尚不十分清楚。植物对镉的吸收在某种程度上与根中质外体屏障的发育以及维管组织的成熟有关^[70]。硅可以在根的内皮层附近沉积下来,降低了细胞壁的孔隙度,形成物理屏障。这种物理屏障可部分阻断根中质外体旁流,从而减少了根部的镉向地上部分运输^[68]。硅可促进靠近根尖的内皮层细胞形成栓质化屏障,阻止镉进入中柱并向地上部分运输^[70]。硅增加细胞壁对镉的吸附,从而降低镉在质外体的运输^[81]。Wu 等^[91]也认为,硅缓解菜心镉毒害的原因可能是由于降低镉浓度及其在质外体和共质体中的比例,增强了细胞壁对镉的吸附,限制了 Cd 从根系向地上部的迁移。Liu 等^[65]认为硅和镉以[Si-细胞壁基质]Cd 复合体的形式共沉积在细胞壁上,从而抑制了镉的向细胞的净流入。Ma 等^[66]进一步发现硅和镉主要与细胞壁上的半纤维素结合形成[Si-半纤维素基质]Cd 复合体。然而,Rizwan 等^[15]对根的 SEM-EDX 分析表明,Si 主要在内皮层细胞壁,而 Cd 主要分布在皮层薄壁细胞区域,只有少量存在于中柱,在内皮层附近的 Cd 极少。这一结果说明 Si 和 Cd 在根中并不存在共沉积现象,因此他们认为在内皮层附近大量沉积硅可以降低凯氏带细胞壁的孔隙,从而降低 Cd 的质外体运输。同样,在桐花树中,Zhang 等^[92]发现硅能促进 Cd 胁迫下根中质外体屏障的发育并增加了铁/锰膜中镉的含量,并认为这可能是阻止的根吸收镉的重要原因。

硅对植物细胞中参与镉吸收转运的转运体基因的表达具有调节作用,从而影响镉的吸收和转运。Kim 等^[93]研究了水稻中重金属 ATP 酶基因(ATPase/heavy metal transporter, HMA)的表达情况,发现 Si 抑制了与重金属转运有关的 OsHMA2 和 OsHMA3 基因的表达。OsHMA2 是一个外向型转运体基因,主要在根部维管组织的细胞膜上表达,在镉向木质部装载中发挥作用。OsHMA3 基因则在根细胞的液泡膜上表达,具有将胞

质中的镉转运到液泡中的作用。Si 通过对 OsHMA2 和 OsHMA3 的下调,可以减小镉进入液泡或/和木质部装载,从而限制镉的吸收和转运。Greger 等^[83]对小麦细胞的研究表明,硅对低亲和阳离子转运体(low-affinity cation transporter, LCT1)和 HMA2 的表达具有抑制作用,但能促进铁离子转运蛋白(Fe^{2+} transport protein 1, IRT1)和自然抗性相关巨噬细胞蛋白(Natural resistance-associated macrophage protein 1, NRAMP1)基因的表达。Ma 等^[66]的研究表明,增加 Si 浓度可下调水稻悬浮细胞中 Nramp5 基因的表达。在苜蓿中, Kabir 等^[94]也发现硅能诱导苜蓿根中 MsIRT1 和 MsNramp1 基因的表达。

此外,在镉胁迫下,硅诱导植物根系分泌物的增加可能是降低镉吸收转运的重要原因。Zhu 等^[95]的研究表明,耐镉番茄品种积累较少的镉,主要是因为其能增加草酸的分泌,并通过分泌草酸将进入根中的镉排出体外。Wu 等^[14]发现,镉单独处理 14 d 后,小麦根系分泌草酸的量显著减少,然而施硅可提高根系对草酸的分泌,因此他们认为施硅诱导根系分泌草酸的增加可能是其导致镉吸收下降的原因。

需要指出的是,尽管硅对镉吸收转运的限制作用已在大部分植物中得到证实,但在一些植物中却得到相反的结果。例如,在玉米中,施加外源硅能增加镉在植物体中的转运能力^[68-70]。Vatehová 等^[78]对两种芸苔属植物(油菜和印度芥菜)的研究表明,硅能提高镉向地上部分的转运能力。Guo 等^[96]对两种柏属植物(圆柏和侧柏)的研究表明,在土壤中施硅导致圆柏根、茎、叶中的镉浓度降低,但侧柏根、茎、叶中的镉浓度却升高。Wu 等^[97]发现硅降低了黄瓜根中的镉向地上部分运输,而增加了番茄根部镉向地上部分运输的能力。Shi 等^[98]对两个花生品种的研究表明,在低镉条件下($0.2 \mu\text{mol/L CdCl}_2$),硅能增强高镉品种(海花 1 号)镉向地上部分的转运能力,但对低镉品种(奇山 208 号)镉转运的影响不显著。硅对植物镉吸收转运的影响不仅因物种或品种的不同而不同,而且还与施用的硅酸盐种类^[99]和浓度^[100]有关。例如,在土壤中施加低浓度的硅(50 mg/kg SiO_2)可同时增加大蒜地上部和鳞茎中镉的积累以及植株的耐镉性,但高浓度的硅(500 mg/kg SiO_2)则降低植物不同部位镉的积累^[100]。硅可能通过其他更重要的机制来提高植物耐镉性。

3.2 改变镉的亚细胞分布

当镉不可避免地进入植物体时,一些耐镉植物往往通过一定的机制将其区隔在细胞壁或液泡中,以减少对代谢活动的影响。研究发现,外源硅处理能改变镉的亚细胞分布,从而提高植物的耐镉性。Shi 等^[9]发现,在高浓度镉胁迫下,用 1.8 mmol/L 硅酸处理导致镉敏感花生品种(鲁花 11 号)叶片细胞器组分的镉含量降低,但对镉耐性品种(鲁资 101)没有影响。相反,硅酸处理显著降低了鲁资 101 的细胞壁组分的镉含量,而鲁花 11 号却不受影响。Ye 等^[81]研究了 0.5 mg/L 镉胁迫下施加外源硅对秋茄镉的分布的影响,结果表明外源硅使得质外体中镉含量由 79.6% 增加至 92.8% ,而共质体中镉含量相应地由 20.4% 减少至 7.2% 。Zhang 等^[82]对白骨壤的研究也表明,施硅导致根和叶片中共质体的镉含量分别减少了 60% 和 21% 。他们认为,硅之所以对红树科植物镉胁迫具有缓解作用,主要是因为它能诱导植物将镉离子区隔化在细胞壁中。在玉米中, Vaculik 等^[70]发现硅对镉根中共质体和质外体的分布没有影响,然而却导致叶片质外体镉含量显著增加,共质体镉含量显著降低。Wu 等^[97]的研究表明,硅处理导致番茄和黄瓜的叶和根的共质体中镉浓度下降,但硅对质外体镉的比例的影响存在种间差异。在番茄中, Si 增加了镉在根和叶的质外体中的比例,在黄瓜中, Si 减少了质外体镉的比例。前已述及,硅主要沉积在细胞壁上,与半纤维素结合形成[Si-半纤维素基质],并进一步吸附 Cd^{2+} ,形成[Si-半纤维素基质]Cd 复合体,共同沉积在细胞壁上,从而抑制了镉的向细胞的净流入^[65-66],这可能是硅能改变镉的亚细胞分布的重要原因。不过, Wu 等^[14]最近发现,无论是否添加硅,镉在小麦不同组织的各亚细胞组分中的比例均不受影响。Ma 等^[101]基于 ITRAQ 蛋白质组分析,认为硅可能通过两种不同机制缓解镉对水稻的毒害。在短期镉胁迫下,硅能修饰细胞壁从而降低镉离子进入细胞。在长期镉胁迫下,硅促进镉进入液泡从而减少镉在细胞质中的含量^[101]。

3.3 增加镉的螯合作用

植物对镉的另一个解毒机制是螯合作用。植物细胞内富含小分子物质,如植物螯合肽(Phytochelatins, PCs)、谷胱甘肽(GSH)、有机酸等,这些物质能够与镉发生螯合作用,从而减少了细胞质中的 Cd^{2+} ,有效降低

镉的毒性。

PCs 在植物对 Cd 的解毒机制中起重要作用。PCs 是在重金属诱导下,以 GSH 为底物,在 PC 合成酶 (Phytochelatin synthase, PCS) 的催化作用下,经酶促反应合成。细胞内的 Cd 与 PCs 螯合,从而降低了游离镉离子浓度,进而减轻了对植物的毒害。因此,PCS 的上调被认为是植物对镉毒性的一种响应机制。Si 处理能够改变 PCS 基因的表达和细胞内 PCs 的含量,但关于这种改变是否与植物的耐镉性有关目前尚无定论。Greger 等^[83]发现,PCS1 在对照小麦植株中几乎不表达,在镉处理植株中少量表达,但 Si 处理显著增加 PCS1 的表达,而且在硅/镉共同处理植株中表达量更高,Si 对根中 PCS1 表达的影响大于叶片。对 PCs 和 GSH 的分析结果表明,与单独镉处理相比,硅/镉共同处理显著增加原生质体中 PC2 和 PC3 含量,硅处理短期(1 h)增加叶片的 GSH,但长期(4 d)处理效果不显著^[83]。然而,Dresler 等^[102]的研究结果表明,镉诱导玉米植株产生 PC1、PC2 和 PC3,硅处理则导致镉胁迫植株根中的 PCs 含量下降,且与硅浓度之间呈负相关,但对地上部分 PCs 含量却没有影响。在水稻中,Farooq 等^[103]发现镉诱导上调 PCS1 在施硅 36h 后被逆转。Kabir 等^[94]的研究结果表明,硅对镉胁迫下苜蓿的 MsPCS1 和金属硫蛋白 (MsMT2) 基因的表达以及 PCs 的积累没有显著影响,说明硅对苜蓿镉毒害的缓解与螯合作用无关。

同样,硅对镉胁迫下植物有机酸的影响也因植物的不同而不同。在 50 $\mu\text{mol/L}$ Cd 胁迫下,Si 处理可导致小麦根中苹果酸和柠檬酸的浓度下降^[15]。硅诱导镉胁迫下小麦根中有机酸含量下降的原因,可能是由于硅减少了植物对镉的吸收,从而改变了通过产生有机配位体的解毒机制^[15]。在番茄中,Si 对镉胁迫下植物根中总有机酸含量无明显影响,却导致叶中总有机酸含量下降^[97]。在黄瓜中,Si 处理导致根和地上部分中总有机酸含量增加^[97]。这些研究结果表明,硅诱导的植物有机酸含量的变化可能与耐镉性无关,而更可能与镉从根系向地上部分的迁移有关^[15,97]。在小麦中,施硅引起有机酸含量的下降有助于降低镉从根系向地上部分的迁移^[15]。而在黄瓜中,Si 诱导根和地上部分中总有机酸含量的增加可能有利于镉从根部向地上部运输^[97]。

此外,酚类化合物既可作为金属的螯合剂,又可参与 ROS 的清除,同时与木质素合成有关,在植物对镉的解毒过程中发挥重要作用^[104-106]。张琼等^[107]发现,高浓度镉(5 mg/L)胁迫下,100 mg/L Si 显著增加白骨壤各器官中总酚和单宁含量;而低浓度镉(0.5 mg/L)胁迫下,50 mg/L Si 显著增加各器官中总酚含量和茎部单宁含量。硅刺激镉胁迫下白骨壤组织中酚类物质代谢,提高总酚和单宁含量可能是其缓解镉胁迫的机制之一^[107]。然而 Malčovská 等^[104]对玉米的研究表明,硅处理导致根中可溶性酚类化合物的积累下降。由于可溶性酚类化合物参与木质素合成,因此硅诱导根中可溶性酚类化合物意味着细胞壁木质素合成增加,有利于增强对镉的吸附能力。

3.4 改善光合作用和营养代谢

施用硅抑制植物衰老,保护叶绿体结构的完整性,并显著增加色素含量,从而提高镉胁迫植物的光合速率和生物量积累^[10]。Si 增强镉暴露下植物光合作用已在黄瓜^[10]、棉花^[79]和玉米^[104]相继报道。硅处理能增加镉胁迫下小麦叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量^[15]。Farooq 等^[79]发现硅处理能增加镉胁迫下棉花叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量,抑制镉胁迫导致的光合速率、气孔导度、蒸腾速率的下降,同时增加了水分利用效率。Vaculík 等^[13]对玉米的研究表明,Si 处理虽然没有减少叶片中镉浓度,但它能够增加叶绿素和类胡萝卜素含量,提高 ΦPSII 和 P_n ,并能有效缓解镉对维管束鞘细胞叶绿体中类囊体形成的负面影响。因此,他们认为硅增强在维管束鞘细胞的叶绿体中类囊体形成可能是其增加光合作用和植株生长的重要原因^[13]。Feng 等^[10]对黄瓜的研究也表明,硅能有效地保护光合机构免受镉的损伤,从而减轻了镉对光合作用和 F_v/F_m 和 ΦPSII 的抑制。

硅处理能显著抑制镉胁迫引起的硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)等氮代谢相关酶活性的下降^[10]。叶面喷施纳米硅促进镉胁迫下水稻幼苗的生长,改善镁、铁、锌营养,增加叶绿素 a 含量,减少了镉的积累以及向地上部的运输^[85]。Farooq 等^[103]发现镉显著降低水稻对 S、Ca、K、Mg 和 Zn 的吸收和积累,在营养配方中添加硅则大大抑制了这种效应。在小麦中,硅能促进

Zn 进入细胞,并减少质外体中 Zn 的含量^[15]。在受镉胁迫的紫花苜蓿中,Kabir 等^[94]发现硅能降低根中铁还原酶活性,抑制铁相关基因(MsIRT1、MsNramp1 和 MsFRO1)的表达,并减少 Fe 的螯合剂(柠檬酸和苹果酸)含量,从而导致 Fe 和镉吸收的下降。

3.5 增强抗氧化系统

硅缓解植物镉毒害的另一个表现在于减轻了镉诱导产生的氧化胁迫。硅处理能降低镉胁迫下花生^[9]、小白菜^[11]、棉花^[79]、黑种草^[108]、水稻^[85]等植物的丙二醛含量。一些研究也表明,硅处理能降低镉胁迫下植物组织的 H₂O₂ 含量^[79-80,103]以及电子渗漏(EL)程度^[79-80]。同样,硅可以降低镉胁迫下玉米^[104]、水稻^[109]等植物的根和叶片中的 O₂⁻ 和巯基巴比妥酸反应产物(TBARS)含量。

植物体内存在活性氧清除系统,包括抗氧化酶和抗氧化剂。抗氧化酶主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、愈创木酚过氧化物酶(POD)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)、过氧化氢酶(CAT)等,抗氧化剂主要包括还原型谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(ASA)、类胡萝卜素(Car)等。硅缓解镉胁迫的一个重要机制在于它能够增强植物体内的活性氧清除系统,能够有效清除活性氧,从而减少植物伤害。硅对镉胁迫下植物活性氧清除系统的增强作用已在许多植物得到证实,如玉米^[104]、水稻^[109]、花生^[9]、小白菜^[11]、棉花^[79]等。在小白菜中,硅可以逆转镉引起的 SOD、CAT、APX 下降,同时硅也可以增加 ASA、GSH 和非蛋白巯基含量^[11]。在水稻中,叶面施加纳米硅可增强 SOD、POD 和 CAT 活性并导致 GSH 含量升高^[85]。在棉花中,施加外源硅能够增强根和叶中 SOD、APX、POD 和 CAT 的活性^[79]。Tang 等^[86]认为硅之所以缓解镉对苕麻的毒害,主要是因为其能激活抗氧化酶活性(SOD、APX、POD)并提高抗氧化剂(GSH、ASA、维生素 E)含量,从而降低 MDA 和 H₂O₂ 含量。Kabir 等^[94]也认为,硅诱导紫花苜蓿 SOD、CAT、APX 活性的增加,以及蛋氨酸和脯氨酸含量的升高,至少部分降低了过氧化氢含量,从而减轻了氧化胁迫。

值得注意的是,硅处理对不同抗氧化酶活性的效应不同,且因植物种类和组织以及处理方式和时间的不同而不同。Wu 等^[97]对番茄和黄瓜的比较研究表明,在镉胁迫下,施硅导致两种植物根中 SOD、CAT、GR 和 APX 活性均增强,但叶片中抗氧化酶活性对镉的响应存在明显的种间差异:在黄瓜中,硅增强所有抗氧化酶的活性,但在番茄中仅增加了 SOD 活性,其他酶的活性则降低。Liu 等^[80]发现在镉胁迫条件下,硅处理导致龙葵叶片中 SOD、CAT、POD 和 APX 活性下降。在紫花苜蓿中,硅处理导致过氧化氢含量下降,但对 POD 和 GR 活性以及谷胱甘肽和半胱氨酸含量均没有影响^[94]。在水稻中,Srivastava 等^[109]发现硅能够抑制镉引起的 SOD、GPX 和 APX 活性的增强,但能够逆转镉引起的 CAT 活性的降低。Farooq 等^[103]的研究表明,硅能增加镉胁迫水稻植株的根和叶中的 ASA 含量,却导致根和叶中的谷胱甘肽下降,镉胁迫水稻植株非蛋白巯基含量对硅的响应在叶和根中截然不同:在叶片中,硅增加了非蛋白巯基含量,但在根中,硅导致非蛋白巯基含量降低。同样,在花生中,硅增强了根中 SOD、POD 和 CAT 的活性,但对叶片中抗氧化酶活性没有影响^[9]。

4 小结与展望

综上所述,镉在植物体内的过量积累,将会抑制植物的生长发育、造成氧化胁迫、干扰正常的生理代谢活动,而硅则能够逆转镉胁迫引起的各种负面影响,增强植物的耐镉性。近年来,关于硅对植物镉毒害的缓解机制的研究取得了较大的进展,基本框架越来越明晰。总体来看,硅缓解植物镉毒害的生理机制主要包括避性机制和耐性机制。避性机制主要包括:(1)在器官水平,减少植物根系对镉的吸收和转运;(2)在细胞水平,增强细胞壁对镉的吸附能力,减少共质体中镉的含量。耐性机制主要包括:(1)诱导细胞产生小分子螯合剂,增强对镉的螯合作用,减少细胞中游离态镉的含量;(2)增强抗氧化机制,减轻氧化胁迫;(3)改善光合作用和无机营养代谢,促进植物生长。

尽管如此,目前在相关领域的研究还相当薄弱,还有很多研究工作需要开展,主要表现在以下几个方面:(1)用于研究的植物种类很少,局限于不到 20 种植物。有证据表明,硅对镉毒害的缓解机制在不同物种、品种或生态型之间存在显著差异,并表现出一定的硅/镉浓度依赖性。不同的植物硅积累特性和耐镉性也各不

相同。然而,目前关于植物硅积累特性和耐镉性是否存在一定的相关性尚不清楚。同样,硅缓解植物镉毒害生理机制是否与其固有的硅积累特性或耐镉性有关尚不得而知。因此,在今后的研究中,一方面要不断拓宽研究对象,另一方面,选择不同硅积累特性或耐镉性的物种或品种进行比较研究,揭示硅缓解植物镉毒害生理机制的多样性。

(2) 尽管目前已有许多证据表明硅能减少植物根系对镉的吸收及其向地上部的转运,但对于其机制的研究比较零碎。镉的吸收转运涉及一系列复杂的生理过程,包括质膜上与镉跨膜运输相关的转运体、细胞壁对镉的吸附作用、内皮层物理屏障对镉的阻止、镉在细胞中的螯合作用和区室化作用、镉的木质部装载以及蒸腾作用驱动的长距离运输,等等。这些过程几乎无一例外地受到硅的影响。因此,进一步搞清硅减少植物对镉的吸收及其向地上部的转运的生理机制,对于有效地通过施用硅肥控制农作物镉污染风险具有重要意义。

(3) 从研究内容看,目前的研究主要集中在生理生化方面,从分子水平探讨硅缓解镉毒害的机理研究尚不够深入。虽然研究者们已经发现一些与硅缓解作用有关的基因,并对这些基因的功能进行了初步探讨,但是对于这些基因的确切功能以及硅调控镉胁迫的信号转导途径尚不清楚。因此,今后应利用现代分子生物学技术,特别是蛋白质组学和代谢组学技术,挖掘更多的功能基因,揭示硅镉相互作用的分子调控机制与信号转导途径。

(4) 目前的研究大多是针对幼苗的短期试验,而对于硅对不同生育时期植物耐镉性及镉积累特性的动态影响的研究未见报道。尽管有证据显示硅可降低籽粒对镉的积累,但对其生理机制还缺乏了解。因此,很有必要进一步深入研究硅对重要农作物镉积累的途径和再分配规律的影响及其生理机制,以促进我国主要农产品的安全生产。

参考文献 (References):

- [1] Shi G R, Cai Q S. Cadmium tolerance and accumulation in eight potential energy crops. *Biotechnology Advances*, 2009, 27(5): 555-561.
- [2] 中华人民共和国环境保护部, 国土资源部, 全国土壤污染状况调查公报. (2014-04-17). <http://www.mep.gov.cn/gkml/hbb/qt/201404/W020140417558995804588.pdf>.
- [3] Farooq M A, Dietz K J. Silicon as versatile player in plant and human biology: overlooked and poorly understood. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 994.
- [4] Ma J F. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2004, 50(1): 11-18.
- [5] Ma J F, Yamaji N. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(8): 392-397.
- [6] Liang Y C, Sun W C, Zhu Y G, Christie P. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review. *Environmental Pollution*, 2007, 147(2): 422-428.
- [7] Coskun D, Britto D T, Huynh W Q, Kronzucker H J. The role of silicon in higher plants under salinity and drought stress. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1072.
- [8] Zhang C C, Wang L J, Nie Q, Zhang W X, Zhang F S. Long-term effects of exogenous silicon on cadmium translocation and toxicity in rice (*Oryza sativa* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62(3): 300-307.
- [9] Shi G R, Cai Q S, Liu C F, Wu L. Silicon alleviates cadmium toxicity in peanut plants in relation to cadmium distribution and stimulation of antioxidative enzymes. *Plant Growth Regulation*, 2010, 61(1): 45-52.
- [10] Feng J P, Shi Q H, Wang X F, Wei M, Yang F J, Xu H N. Silicon supplementation ameliorated the inhibition of photosynthesis and nitrate metabolism by cadmium (Cd) toxicity in *Cucumis sativus* L. *Scientia Horticulturae*, 2010, 123(4): 521-530.
- [11] Song A L, Li Z J, Zhang J, Xue G F, Fan F, Liang Y C. Silicon-enhanced resistance to cadmium toxicity in *Brassica chinensis* L. is attributed to Si-suppressed cadmium uptake and transport and Si-enhanced antioxidant defense capacity. *Journal of Hazardous materials*, 2009, 172(1): 74-83.
- [12] Pontigo S, Ribera A, Gianfreda L, De La Luz Mora M, Nikolic M, Cartes P. Silicon in vascular plants: uptake, transport and its influence on mineral stress under acidic conditions. *Planta*, 2015, 242(1): 23-37.
- [13] Vaculík M, Pavlovič A, Lux A. Silicon alleviates cadmium toxicity by enhanced photosynthetic rate and modified bundle sheath's cell chloroplasts ultrastructure in maize. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, 120: 66-73.
- [14] Wu J W, Geilfus C M, Pitann B, Mühling K H. Silicon-enhanced oxalate exudation contributes to alleviation of cadmium toxicity in wheat. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 131: 10-18.

- [15] Rizwan M, Meunier J D, Davidian J C, Pokrovsky O S, Bovet N, Keller C. Silicon alleviates Cd stress of wheat seedlings (*Triticum turgidum* L. cv. Claudio) grown in hydroponics. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(2): 1414-1427.
- [16] Ma J F, Mitani N, Nagao S, Konishi S, Tamai K, Iwashita T, Yano M. Characterization of the silicon uptake system and molecular mapping of the silicon transporter gene in rice. *Plant Physiology*, 2004, 136(2): 3284-3289.
- [17] Mitani N, Ma J F. Uptake system of silicon in different plant species. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(414): 1255-1261.
- [18] Takahashi E, Ma J, Miyake Y. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. *Comments on Agricultural and Food Chemistry*, 1990, 2(2): 99-102.
- [19] Ma J F, Goto S, Tamai K, Ichii M. Role of root hairs and lateral roots in silicon uptake by rice. *Plant Physiology*, 2001, 127(4): 1773-1780.
- [20] Ma J F, Tamai K, Yamaji N, Mitani N, Konishi S, Katsuhara M, Ishiguro M, Murata Y, Yano M. A silicon transporter in rice. *Nature*, 2006, 440(7084): 688-691.
- [21] Liang Y C, Hua H X, Zhu Y G, Zhang J, Cheng C M, Römheld V. Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport. *New Phytologist*, 2006, 172(1): 63-72.
- [22] Nikolic M, Nikolic N, Liang Y C, Kirkby E A, Römheld V. Germanium-68 as an adequate tracer for silicon transport in plants. Characterization of silicon uptake in different crop species. *Plant Physiology*, 2007, 143(1): 495-503.
- [23] Ma J F, Yamaji N, Mitani N, Tamai K, Konishi S, Fujiwara T, Katsuhara M, Yano M. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, 2007, 448(7150): 209-212.
- [24] Yamaji N, Mitani N, Ma J F. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *Plant Cell*, 2008, 20(5): 1381-1389.
- [25] Yamaji N, Ma J F. Spatial distribution and temporal variation of the rice silicon transporter Lsi1. *Plant Physiology*, 2007, 143(3): 1306-1313.
- [26] Mitani N, Yamaji N, Ma J F. Characterization of substrate specificity of a rice silicon transporter, Lsi1. *Pflügers Archiv-European Journal of Physiology*, 2008, 456(4): 679-686.
- [27] Yamaji N, Ma J F. Further characterization of a rice silicon efflux transporter, Lsi2. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2011, 57(2): 259-264.
- [28] Yamaji N, Ma J F. A transporter at the node responsible for intervacular transfer of silicon in rice. *Plant Cell*, 2009, 21(9): 2878-2883.
- [29] Mitani N, Chiba Y, Yamaji N, Ma J F. Identification and characterization of maize and barley Lsi2-like silicon efflux transporters reveals a distinct silicon uptake system from that in rice. *Plant Cell*, 2009, 21(7): 2133-2142.
- [30] Mitani N, Yamaji N, Ma J F. Identification of maize silicon influx transporters. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(1): 5-12.
- [31] Yamaji N, Chiba Y, Mitani-Ueno N, Ma J F. Functional characterization of a silicon transporter gene implicated in silicon distribution in barley. *Plant Physiology*, 2012, 160(3): 1491-1497.
- [32] Chiba Y, Mitani N, Yamaji N, Ma J F. HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley. *Plant Journal*, 2009, 57(5): 810-818.
- [33] Montpetit J, Vivancos J, Mitani-Ueno N, Yamaji N, Rémus-Borel W, Belzile F, Ma J F, Bélanger R R. Cloning, functional characterization and heterologous expression of *TaLsi1*, a wheat silicon transporter gene. *Plant Molecular Biology*, 2012, 79(1-2): 35-46.
- [34] Mitani-Ueno N, Yamaji N, Ma J F. Silicon efflux transporters isolated from two pumpkin cultivars contrasting in Si uptake. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, 6(7): 991-994.
- [35] Mitani N, Yamaji N, Ago Y, Iwasaki K, Ma J F. Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation. *Plant Journal*, 2011, 66(2): 231-240.
- [36] Deshmukh R K, Vivancos J, Guérin V, Sonah H, Labbé C, Belzile F, Bélanger R R. Identification and functional characterization of silicon transporters in soybean using comparative genomics of major intrinsic proteins in *Arabidopsis* and rice. *Plant Molecular Biology*, 2013, 83(4-5): 303-315.
- [37] Hodson M J, Sangster A G. X-ray microanalysis of the seminal root of *Sorghum bicolor* with particular reference to silicon. *Annals of Botany*, 1989, 64(6): 659-667.
- [38] Sakurai G, Satake A, Yamaji N, Mitani-Ueno N, Yokozawa M, Feugier F G, Ma J F. In silico simulation modeling reveals the importance of the Casparian strip for efficient silicon uptake in rice roots. *Plant and Cell Physiology*, 2015, 56(4): 631-639.
- [39] 徐呈祥, 刘友良. 植物对 Si 的吸收、运输和沉积. *西北植物学报*, 2006, 26(5): 1071-1078.
- [40] Mitani N, Ma J F, Iwashita T. Identification of the silicon form in xylem sap of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Cell Physiology*, 2005, 46(2): 279-283.
- [41] Casey W H, Kinrade S D, Knight C T G, Rains D W, Epstein E. Aqueous silicate complexes in wheat, *Triticum aestivum* L. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(1): 51-54.
- [42] 李晓艳, 孙立, 吴良欢. 不同吸硅型植物各器官硅素及氮、磷、钾素分布特征. *土壤通报*, 2014, 45(1): 193-198.
- [43] Gallego S M, Pena L B, Barcia R A, Azpilicueta C E, Iannone M F, Rosales E P, Zawoznik M S, Groppa M D, Benavides M P. Unravelling cadmium toxicity and tolerance in plants: Insight into regulatory mechanisms. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 83: 33-46.

- [44] Nazar R, Iqbal N, Masood A, Khan M I R, Syeed S, Khan N A. Cadmium toxicity in plants and role of mineral nutrients in its alleviation. *American Journal of Plant Sciences*, 2012, 3(10): 24162.
- [45] 王晓娟, 王文斌, 杨龙, 金樑, 宋瑜, 姜少俊, 秦兰兰. 重金属镉(Cd)在植物体内的转运途径及其调控机制. *生态学报*, 2015, 35(23): 7921-7929.
- [46] Amirthalingam T, Velusamy G, Pandian R. Cadmium-induced changes in mitotic index and genotoxicity on *Vigna unguiculata* (Linn.) Walp. *Journal of Environmental Chemistry and Ecotoxicology*, 2013, 5(3): 57-62.
- [47] Krzesłowska M. The cell wall in plant cell response to trace metals: polysaccharide remodeling and its role in defense strategy. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(1): 35-51.
- [48] 郑绍建. 细胞壁在植物抗营养逆境中的作用及其分子生理机制. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(4): 334-341.
- [49] Ye Y, Li Z, Xing D. Nitric oxide promotes MPK6-mediated caspase-3-like activation in cadmium-induced *Arabidopsis thaliana* programmed cell death. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(1): 1-15.
- [50] Zhang L P, Pei Y X, Wang H J, Jin Z P, Liu Z Q, Qiao Z J, Fang H H, Zhang Y J. Hydrogen sulfide alleviates cadmium-induced cell death through restraining ROS accumulation in roots of *Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2015, 2015: 804603.
- [51] Lysenko E A, Klaus A A, Pshybytko N L, Kusnetsov V V. Cadmium accumulation in chloroplasts and its impact on chloroplastic processes in barley and maize. *Photosynthesis Research*, 2015, 125(1-2): 291-303.
- [52] 袁祖丽, 马新明, 韩锦峰, 李春明, 吴葆存. 镉污染对烟草叶片超微结构及部分元素含量的影响. *生态学报*, 2005, 25(11): 2919-2927.
- [53] Rana S. Plant Response towards Cadmium Toxicity: An Overview. *Annals of Plant Sciences*, 2015, 4(7): 1162-1072.
- [54] Ekmekçi Y, Tanyolac D, Ayhan B. Effects of cadmium on antioxidant enzyme and photosynthetic activities in leaves of two maize cultivars. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(6): 600-611.
- [55] Shi G R, Cai Q S. Photosynthetic and anatomic responses of peanut leaves to cadmium stress. *Photosynthetica*, 2008, 46(4): 627-630.
- [56] Shi G R, Sun L, Wang X M, Liu C F. Leaf responses to iron nutrition and low cadmium in peanut: anatomical properties in relation to gas exchange. *Plant and Soil*, 2014, 375(1-2): 99-111.
- [57] Perfus-Barbeoch L, Leonhardt N, Vavasseur A, Forestier C. Heavy metal toxicity: cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status. *Plant Journal*, 2002, 32(4): 539-548.
- [58] Liu J G, Liang J S, Li K Q, Zhang Z J, Yu B Y, Lu X L, Yang J C, Zhu Q S. Correlations between cadmium and mineral nutrients in absorption and accumulation in various genotypes of rice under cadmium stress. *Chemosphere*, 2003, 52(9): 1467-1473.
- [59] 张然然, 张鹏, 都韶婷. 镉毒害下植物氧化胁迫发生及其信号调控机制的研究进展. *应用生态学报*, 2016, 27(3): 981-992.
- [60] Sandalio L M, Dalurzo H C, Gómez M, Romero-Puertas M C, del Río L A. Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(364): 2115-2126.
- [61] Groppa M D, Iannuzzo M P, Rosales E P, Vázquez S C, Benavides M P. Cadmium modulates NADPH oxidase activity and expression in sunflower leaves. *Biologia Plantarum*, 2012, 56(1): 167-171.
- [62] Wang L J, Wang Y H, Chen Q, Cao W D, Li M, Zhang F. Silicon induced cadmium tolerance of rice seedlings. *Journal of Plant Nutrition*, 2000, 23(10): 1397-1406.
- [63] Nwugo C C, Huerta A J. Silicon-induced cadmium resistance in rice (*Oryza sativa*). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(6): 841-848.
- [64] Tripathi D K, Singh V P, Kumar D, Chauhan D K. Rice seedlings under cadmium stress: effect of silicon on growth, cadmium uptake, oxidative stress, antioxidant capacity and root and leaf structures. *Chemistry and Ecology*, 2012, 28(3): 281-291.
- [65] Liu J, Ma J, He C W, Li X L, Zhang W J, Xu F S, Lin Y J, Wang L J. Inhibition of cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells by a wall-bound form of silicon. *New Phytologist*, 2013, 200(3): 691-699.
- [66] Ma J, Cai H M, He C W, Zhang W J, Wang L J. A hemicellulose-bound form of silicon inhibits cadmium ion uptake in rice (*Oryza sativa*) cells. *New Phytologist*, 2015, 206(3): 1063-1074.
- [67] Liang Y, Wong J, Wei L. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. *Chemosphere*, 2005, 58(4): 475-483.
- [68] da Cunha K P V, do Nascimento C W A. Silicon effects on metal tolerance and structural changes in maize (*Zea mays* L.) grown on a cadmium and zinc enriched soil. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2009, 197(1-4): 323-330.
- [69] Vaculík M, Lux A, Luxová M, Tanimoto E, Lichtscheidl I. Silicon mitigates cadmium inhibitory effects in young maize plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 67(1): 52-58.
- [70] Vaculík M, Landberg T, Greger M, Luxová M, Stoláriková M, Lux A. Silicon modifies root anatomy, and uptake and subcellular distribution of cadmium in young maize plants. *Annals of Botany*, 2012, 110(2): 433-443.

- [71] da Cunha K P V, do Nascimento C W A, da Silva A J. Silicon alleviates the toxicity of cadmium and zinc for maize (*Zea mays* L.) grown on a contaminated soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(6): 849-853.
- [72] Kulíková Z L, Lux A. Silicon influence on maize, *Zea mays* L., hybrids exposed to cadmium treatment. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2010, 85(3): 243-250.
- [73] Lukačová Z, Švubová R, Kohanová J, Lux A. Silicon mitigates the Cd toxicity in maize in relation to cadmium translocation, cell distribution, antioxidant enzymes stimulation and enhanced endodermal apoplastic barrier development. *Plant Growth Regulation*, 2013, 70(1): 89-103.
- [74] Rizwan M, Meunier J D, Miche H, Keller C. Effect of silicon on reducing cadmium toxicity in durum wheat (*Triticum turgidum* L. cv. Claudio W.) grown in a soil with aged contamination. *Journal of Hazardous Materials*, 2012, 209-210: 326-334.
- [75] Aery N C, Rana D K. Growth and cadmium uptake in barley under cadmium stress. *Journal of Environmental Biology*, 2003, 24(2): 117-123.
- [76] Guo T R, Zhang G P, Zhou M X, Wu F B, Chen J X. Influence of aluminum and cadmium stresses on mineral nutrition and root exudates in two barley cultivars. *Pedosphere*, 2007, 17(4): 505-512.
- [77] Treder W, Cieslinski G. Effect of silicon application on cadmium uptake and distribution in strawberry plants grown on contaminated soils. *Journal of Plant Nutrition*, 2005, 28(6): 917-929.
- [78] Vatehová Z, Kollárová K, Zelko I, Richterová-Kučerová D, Bujdoš M, Lišková D. Interaction of silicon and cadmium in *Brassica juncea* and *Brassica napus*. *Biologia*, 2012, 67(3): 498-504.
- [79] Farooq M A, Ali S, Hameed A, Ishaque W, Mahmood K, Iqbal Z. Alleviation of cadmium toxicity by silicon is related to elevated photosynthesis, antioxidant enzymes; suppressed cadmium uptake and oxidative stress in cotton. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2013, 96: 242-249.
- [80] Liu J G, Zhang H M, Zhang Y X, Chai T Y. Silicon attenuates cadmium toxicity in *Solanum nigrum* L. by reducing cadmium uptake and oxidative stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 68: 1-7.
- [81] Ye J, Yan C L, Liu J C, Lu H L, Liu T, Song Z F. Effects of silicon on the distribution of cadmium compartmentation in root tips of *Kandelia obovata* (S., L.) Yong. *Environmental Pollution*, 2012, 162: 369-373.
- [82] Zhang Q, Yan C L, Liu J C, Lu H L, Duan H H, Du J N, Wang W Y. Silicon alleviation of cadmium toxicity in mangrove (*Avicennia marina*) in relation to cadmium compartmentation. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33(2): 233-242.
- [83] Greger M, Kabir A H, Landberg T, Maity P J, Lindberg S. Silicate reduces cadmium uptake into cells of wheat. *Environmental Pollution*, 2016, 211: 90-97.
- [84] Nwugo C C, Huerta A J. Effects of silicon nutrition on cadmium uptake, growth and photosynthesis of rice plants exposed to low-level cadmium. *Plant and Soil*, 2008, 311(1-2): 73-86.
- [85] Wang S H, Wang F Y, Gao S C. Foliar application with nano-silicon alleviates Cd toxicity in rice seedlings. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(4): 2837-2845.
- [86] Tang H, Liu Y G, Gong X M, Zeng G M, Zheng B H, Wang D F, Sun Z C, Zhou L, Zeng X X. Effects of selenium and silicon on enhancing antioxidative capacity in ramie (*Boehmeria nivea* (L.) Gaud.) under cadmium stress. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(13): 9999-10008.
- [87] Naeem A, Saifullah, Ghaloor A, Farooq M. Suppression of cadmium concentration in wheat grains by silicon is related to its application rate and cadmium accumulating abilities of cultivars. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2015, 95(12): 2467-2472.
- [88] Hussain I, Ashraf M A, Rasheed R, Asghar A, Sajid M A, Iqbal M. Exogenous application of silicon at the boot stage decreases accumulation of cadmium in wheat (*Triticum aestivum* L.) grains. *Brazilian Journal of Botany*, 2015, 38(2): 223-234.
- [89] Wang H Y, Wen S L, Chen P, Zhang L, Cen K, Sun G X. Mitigation of cadmium and arsenic in rice grain by applying different silicon fertilizers in contaminated fields. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(4): 3781-3788.
- [90] Lin H M, Fang C X, Li Y Z, Lin W W, He J Y, Lin R Y, Lin W X. Effect of silicon on grain yield of rice under cadmium-stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(7): 21-28.
- [91] Wu Z C, Wang F H, Liu S, Du Y Q, Li F R, Du R Y, Wen D, Zhao J. Comparative responses to silicon and selenium in relation to cadmium uptake, compartmentation in roots, and xylem transport in flowering Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *utilis*) under cadmium stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 131: 173-180.
- [92] Zhang Q, Liu J C, Lu H L, Zhao S Z, Wang W Y, Du J N, Yan C L. Effects of silicon on growth, root anatomy, radial oxygen loss (ROL) and Fe/Mn plaque of *Aegiceras corniculatum* (L.) Blanco seedlings exposed to cadmium. *Environmental Nanotechnology, Monitoring & Management*, 2015, 4: 6-11.
- [93] Kim Y H, Khan A L, Kim D H, Lee S Y, Kim K M, Waqas M, Jung H Y, Shin J H, Kim J G, Lee I J. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 13.
- [94] Kabir A H, Hossain M M, Khatun M A, Mandal A, Haider S A. Role of silicon counteracting cadmium toxicity in alfalfa (*Medicago sativa* L.).

Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1117.

- [95] Zhu X F, Zheng C, Hu Y T, Jiang T, Liu Y, Dong N Y, Yang J L, Zheng S J. Cadmium-induced oxalate secretion from root apex is associated with cadmium exclusion and resistance in *Lycopersicon esulentum*. Plant, Cell & Environment, 2011, 34(7): 1055-1064.
- [96] Guo B, Liu C, Ding N F, Fu Q L, Lin Y C, Li H, Li N Y. Silicon alleviates cadmium toxicity in two cypress varieties by strengthening the exodermis tissues and stimulating phenolic exudation of roots. Journal of Plant Growth Regulation, 2016, 35(2): 420-429.
- [97] Wu J W, Guo J, Hu Y H, Gong H J. Distinct physiological responses of tomato and cucumber plants in silicon-mediated alleviation of cadmium stress. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 453.
- [98] Shi G R, Zhang Z, Liu C F. Silicon influences cadmium translocation by altering subcellular distribution and chemical forms of cadmium in peanut roots. Archives of Agronomy and Soil Science, 2017, 63(1): 117-123.
- [99] Lu H P, Zhuang P, Li Z A, Tai Y P, Zou B, Li Y W, McBride M B. Contrasting effects of silicates on cadmium uptake by three dicotyledonous crops grown in contaminated soil. Environmental Science and Pollution Research, 2014, 21(16): 9921-9930.
- [100] Wang Y C, Hu Y H, Duan Y K, Feng R, Gong H J. Silicon reduces long-term cadmium toxicities in potted garlic plants. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(8): 211-211.
- [101] Ma J, Sheng H C, Li X L, Wang L J. iTRAQ-based proteomic analysis reveals the mechanisms of silicon-mediated cadmium tolerance in rice (*Oryza sativa*) cells. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 104: 71-80.
- [102] Dresler S, Wójcik M, Bednarek W, Hanaka A, Tukiendorf A. The effect of silicon on maize growth under cadmium stress. Russian Journal of Plant Physiology, 2015, 62(1): 86-92.
- [103] Farooq M A, Detterbeck A, Clemens S, Dietz K J. Silicon-induced reversibility of cadmium toxicity in rice. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(11): 3573-3585.
- [104] Malčovská S M, Dučaiová Z, Maslaňáková I, Bačkor M. Effect of silicon on growth, photosynthesis, oxidative status and phenolic compounds of maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium excess. Water, Air, & Soil Pollution, 2014, 225(8): 1-11.
- [105] Kováčik J, Bačkor M. Phenylalanine ammonia-lyase and phenolic compounds in chamomile tolerance to cadmium and copper excess. Water, Air, & Soil Pollution, 2007, 185(1-4): 185-193.
- [106] Michalak A. Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal stress. Polish Journal of Environmental Studies, 2006, 15(4): 523-530.
- [107] 张琼, 刘景春, 卢豪良, 段罕慧, 严重玲. 硅对镉胁迫下红树白骨壤酚类代谢的影响. 生态学报, 2015, 34(7): 1892-1897.
- [108] Rad J S, Rad M S, Da Silva J A T. Effects of exogenous silicon on cadmium accumulation and biological responses of *Nigella sativa* L. (black cumin). Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2014, 45(14): 1918-1933.
- [109] Srivastava R K, Pandey P, Rajpoot R, Rani A, Gautam A, Dubey R S. Exogenous application of calcium and silica alleviates cadmium toxicity by suppressing oxidative damage in rice seedlings. Protoplasma, 2015, 252(4): 959-975.