

DOI: 10.5846/stxb201910142141

徐当会, 高天鹏, 李秋霞, 牟静. 硅的生物学功能及在草地生态系统中的应用研究进展. 生态学报, 2020, 40(22): 8347-8353.

Xu D H, Gao T P, Li Q X, Mou J. Research advances on biological function of silicon and its application in grassland ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(22): 8347-8353.

硅的生物学功能及在草地生态系统中的应用研究进展

徐当会^{1,*}, 高天鹏^{2,3}, 李秋霞¹, 牟静¹

1 兰州大学生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

2 西安文理学院生物与环境工程学院, 西安 710065

3 甘肃省矿区污染治理与生态修复工程研究中心, 兰州 730070

摘要: 硅能增强农作物对于旱和重金属如铝、镉、锰等的抗性已得到大量的证实, 但硅在草地生态系统中的作用及作用机理至今没有明确。将国内外有关硅对土壤质地、植物个体生长以及植物群落结构影响的最新研究进行归纳, 以期对硅在草地生态系统中的应用提供理论支持。通过总结发现, 硅能够提高土壤有机碳、硝态氮、铵态氮和速效磷含量; 在施氮肥情况下, 硅肥添加通过改善植物群落的光照条件, 提高杂类草的生长高度, 从而缓解因氮肥添加导致的物种丰富度降低, 提高植物群落的地上生产力。因此, 硅在草地生态系统中具有非常重要的作用, 今后应加强硅对植物生物量碳氮和土壤有机碳积累的调控作用、硅对草地生态系统中碳、氮、磷元素的生物地球化学循环规律和生产力形成机制方面的研究工作。

关键词: 硅; 土壤有机碳; 物种丰富度; 生物学功能; 草地生态系统

Research advances on biological function of silicon and its application in grassland ecosystem

XU Danghui^{1,*}, GAO Tianpeng^{2,3}, LI Qiuxia¹, MOU Jing¹

1 School of Life Science, Lanzhou University, State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, Lanzhou 730000, China

2 College of Biological and Environmental Engineering, Xi'an University, Xi'an 710065, China

3 The Engineering Research Center of Mining Pollution Treatment and Ecological Restoration of Gansu Province, Lanzhou City University, Lanzhou 730070, China

Abstract: It has been widely confirmed that silicon can enhance the resistance of crops to droughts and heavy metals such as aluminum, cadmium, manganese, etc. However, the role and mechanism of silicon in grassland ecosystems have not yet been clarified. In this paper, the latest research about the effects of silicon on soil texture, plant individual growth and plant community structure were summarized in order to provide theoretical support for future application of silicon in grassland ecosystem. It was found that silicon can increase the content of soil organic carbon, nitrate nitrogen, ammonia nitrogen and available phosphorus. Under the condition of nitrogen application, the light condition of plant community can be improved to increase the growth height of forbs, so as to mitigate the loss of plant species richness due to the addition of nitrogen fertilizer, and increase the above-ground productivity of plant community. Therefore, silicon plays a very important role in grassland ecosystem. The research on the application of silicon in grassland ecosystem should be focus on the regulation of silicon on phytomass carbon and nitrogen as well as the accumulation of soil organic carbon, along with the effects of silicon on the regularity of carbon, nitrogen and phosphorus biogeochemical cycles and the formation mechanism of plant productivity in the future.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0501906); 国家自然科学基金项目(31860176, 31370423)

收稿日期: 2019-10-14; **修订日期:** 2020-06-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dhxu@lzu.edu.cn

Key Words: silicon; soil organic carbon; species richness; biological function; grassland ecosystem

硅是地壳中含量仅次于氧的元素^[1-2], 占地壳干重的 28.8%, 广泛存在于岩石、砂砾、尘土之中。在不同土壤中硅的含量差异很大, 例如: 在有机土质中, 硅所占的干重比例不足 1%^[3], 在由石英质构成的沙质土壤中, 其干重所占比例则高达 45%^[4]。在不同草地生态系统中, 硅在植物中含量差异也很大。例如, 在典型草原, 其地上部分硅含量为(6.53±2.88) g/kg, 在草甸草原, 其地上部分硅含量为(2.15±0.92) g/kg^[5]。另外, 草地的退化状况也影响着土壤中硅的含量。硅含量不但影响草地土壤有机碳含量和碳氮循环, 而且对草地生产力和植物群落结构也有深远的影响^[6-7]。因此, 硅在草地生态系统中碳氮循环和草地生产力中扮演着非常重要的角色。但大多数研究及综述性的文章都集中在硅增强植物对害虫与疾病的抵抗能力、降低金属毒性、增强植物的耐寒性与耐旱性方面^[7-8], 对于硅在土壤—植物—草地生态系统中的生物学功能研究甚少。因此本文在总结国内外相关研究成果的基础上, 综述了硅的转运机理以及其在草地生态系统中的作用, 为今后硅在该系统中的应用提供理论依据。

1 硅的转运机理

植物对硅的吸收与钾元素类似, 属于主动运输, 吸收的动力学过程符合米氏方程曲线。硅在土壤中先以不带电荷的原硅酸[Si(OH)₄]形式被植物根部吸收, 并随着植物的蒸腾作用运输到地上部分^[8]。在此过程, 植物体内硅的吸收量与体内转移蛋白对硅的亲合力和转运蛋白的数量有关^[9-10]。同时, 植物对硅的吸收也受基因的调控。在对水稻研究中表明, 硅的转移蛋白基因 LSi1 与 LSi2 是控制植物侧根高效吸收硅的两个重要因子。其中 LSi1 编码的转移蛋白负责从土壤向植物体内转运硅酸, 而 LSi2 负责向体外转移硅酸, 这两种转移蛋白都属于膜蛋白, 定位于植物根部的外皮层与内皮层^[11]。

植物将土壤中的硅转移到皮层细胞并运输到木质部, 该运输过程在不同植物中有不同的转运机制。例如在水稻体内, 硅从皮层细胞到木质部的运输属于主动运输, 即由一个特定的转运蛋白负责转运; 在黄瓜与西红柿体内, 其运输属于被动运输, 即是一个简单的扩散行为。这也从另一方面解释为何水稻芽中会有更高浓度的硅^[12]。

木质部的硅最终通过蒸腾作用运输到植物的叶和芽中, 在外界硅浓度较低和蒸腾作用不明显时, 吸收到植物体内的硅会转移到新叶片。而在硅浓度充沛和蒸腾作用较高时, 硅则会转移到老叶中^[13]。转运到叶片中的硅, 最终发生硅化作用形成胶状硅, 胶状硅在植物抗胁迫时发挥着重要的作用^[14]。

2 硅与草地土壤养分含量

2.1 硅在草地中的含量及与土壤有机碳

草地生态系统中土壤硅的含量差异很大, 例如在中国的草甸草原, 土壤中硅含量在 0.18—57.7 g/kg 之间, 在典型草原其含量在 0.12—36.8 g/kg 之间^[5]。而在欧洲温带大草原, 土壤中硅含量变化在 1.96—24.9 g/kg^[15]。另外, 草地的退化程度也影响着土壤中硅的含量, 例如 Pan 等^[6]研究发现, 在未退化草地、轻度退化草地、中度退化草地和重度退化草地, 其 0—10 cm 土壤中生物可利用性硅含量分别为 95.5、117.4、115.23、107.3 mg/kg, 说明生物可利用性硅在轻度退化草地中最高。造成土壤中硅含量差异大的原因主要是由于植物群落物种组成的不同和环境条件的差异引起的。植物群落中有些植物是硅积累者如木贼类植物和禾本科植物、有些植物是硅调节者如甘蔗、而有些植物是硅排斥者如大多数双子叶植物。以硅积累者为优势种的草地其土壤中硅含量较高, 反之亦然^[15]。

硅添加显著增加了土壤有机碳含量以及植硅体碳稳定性。植物性硅和土壤有机碳含量随着土壤深度的增加而减少, 且植物性硅与土壤有机碳之间有显著的正相关关系。说明土壤有机碳的稳定性和分布与植物性硅的转化有密切的相关性^[5, 15-18]。在青藏高原高寒草甸中, 硅单独添加、硅与氮肥或者硅与磷肥同时添加, 对

土壤有机碳含量没有显著的影响^[18-19]。研究结果的不一致可能与草地类型和施肥年限有关,因为土壤碳含量是相当稳定的,1—2年的硅添加对土壤碳含量的影响不大^[19-20]。长期的监测发现,硅可以通过影响土壤有机碳的稳定性直接影响土壤有机碳含量^[21],或者通过调节土壤中铁的行为^[15]和控制土壤团聚体的稳定性间接地影响土壤有机碳的稳定性和含量^[21]。

2.2 土壤氮含量与氮矿化速率

氮肥是限制植物生长的最主要的元素,尤其在草地生态系统中^[22-24]。宾振钧等^[18,19]研究发现,与单独添加200、400、600 kg/hm²硝酸铵相比,200、400和600 kg/hm²硝酸铵与40 kg/hm²硅酸同时添加,其土壤铵态氮和硝态氮含量分别提高了10.71%和21.65%、17.10%和29.43%以及17.95%和23.94%。磷硅配施能提高土壤中硝态氮含量,例如与单独添加400、800、1200 kg/hm²磷酸二氢钙相比,400、800、1200 kg/hm²磷酸二氢钙与40 kg/hm²硅酸同时添加,其土壤硝态氮分别提高了6.91%、9.98%和12.79%^[18]。另外,氮硅配施能促进土壤氮矿化速率,例如牟静等^[25]研究发现,与单独添加600 kg/hm²硝酸铵相比,600 kg/hm²硝酸铵与40 kg/hm²硅酸同时添加,在0—20 cm土壤净硝化速率和净氨化速率分别增加35.88%和27.41%。这说明氮硅配施不但能提高土壤氮含量,而且能提高土壤氮矿化速率,对大气氮沉降有一定的缓解作用。Reithmaier^[26]等研究发现,硅添加后可溶性的硅通过与其他元素竞争有机质和矿物质表面的结合点位,把氮元素从束缚状态转变成植物可利用的状态,从而提高土壤中氮素含量和氮矿化速率。

2.3 土壤磷素

磷是植物生长所必需的三大营养元素之一,不仅以多种途径参与植物体内的各种代谢过程,而且是植物体内许多重要化合物的组成成分。青藏高原草地生产力不但受氮元素限制,同时也受磷元素的限制,但过多的磷肥输入会改变群落结构,降低草地植物群落生物多样性,引起土壤非点源污染^[27]。硅和磷分子结构相似^[28],不仅能够促进土壤中磷^[29]的活化和植物对磷的吸收,而且能避免氮磷过量使用引起的土壤污染问题。例如,宾振钧等^[18-19]发现,与单独添加400、800、1200 kg/hm²磷酸二氢钙相比,400、800、1200 kg/hm²磷酸二氢钙与40 kg/hm²硅酸同时添加,其土壤全磷和速效磷分别提高了12.05%和13.81%、9.37%和18.39%以及18.39%和25.60%。不同水平的硅磷配施对水稻土中磷组分的含量产生不同影响。中磷水平下(0.4 g/kg的磷酸二氢钙)增施硅肥可提高磷肥的有效性,减少土壤中磷的固定,但在高磷高硅水平下(0.8 g/kg的磷酸二氢钙和2 g/kg的硅酸钠),可能会降低土壤磷的有效性和土壤中有效磷含量,并抑制水稻植株对水稻土中有效磷的吸收,降低其他形态的磷向有效态磷的转换^[30]。这主要是因为硅酸的亲和力比磷小,硅通过与磷元素竞争有机质和矿物质表面的结合点位,从而将磷从不可利用的状态置换成可利用的状态,从而提高土壤中有效磷的含量,促进植物对磷的吸收^[31]。

3 硅与草地植物个体的生长和植物群落结构

3.1 叶片中氮磷元素含量及摄取

硅添加能提高植物叶片中氮含量。例如,司晓林等^[32]发现,硅单独添加或者硅氮同时添加都能提高高寒草地垂穗披碱草(*Elymus nutans*)叶片氮含量^[7]。陈进红等^[33]认为硅添加使杂交粳稻全株氮含量增加了3.73%。Detmann等发现施硅能提高水稻对氮的利用效率^[34]。氮肥不足容易引起作物减产,硅添加能提高植物对氮的利用,从而促进植物生长^[35]。氮过量添加会引起植物叶片下垂和植物倒伏,添加硅能抑制植物对氮的过量吸收,降低叶片和茎中氮化合物的含量,使植物叶片直立从而提高植物的抗倒伏能力^[36]。这就充分说明,土壤氮供应充分时,硅添加能抑制植物对氮的过量摄取。而在土壤氮匮乏情况下,硅添加能提高植物对氮的吸收。总而言之,对大量的数据总结发现,硅能提高植物叶片氮含量的报道大约占硅对植物有益影响报道的70%,硅能提高植物叶片对氮吸收的报道大约占硅对植物有益影响报道的90%^[37]。Song等^[38]最近研究表明,大量硅添加能促进植物对硝酸盐的吸收,从而减少一氧化二氮的释放和土壤潜在的反硝化作用,促进氮的生物地球化学循环,主要是因为硅能促进氮从土壤向植物中转化。

硅在植物中的积累能抑制植物对磷的过量摄取,从而降低枝条中磷的浓度^[39-42]。也有研究发现硅添加能提高植物对磷的吸收,特别是在土壤缺磷的情况下^[7,43]。例如,宾振钧等研究发现,在青藏高原无论是硅单独添加还是与磷同时添加,都可以提高垂穗披碱草(*E. nutans*)叶片中磷的含量,促进植物对磷元素的吸收^[18-19]。可以预言,土壤磷含量丰富时,硅添加能抑制植物对磷的过量摄取,从而降低植物叶片中磷元素的含量。而在土壤缺磷的情况下,硅添加能提高植物对磷的吸收,提高植物叶片中磷元素的含量^[37]。这主要是因为从禾本科植物到双子叶植物,植物对磷的需求量变化很大,植物地上部分磷含量在低水平和中等水平下,使硅能抑制和提高植物对磷吸收作用同时存在^[43-44]。其调节机理主要如下:在磷供给充分的条件下,水稻通过在嫩枝积累大量的硅来下调根系中无机磷的载运基因,从而抑制水稻对磷元素的过量吸收^[37,42]。在土壤磷缺乏的情况下,硅通过提高根系有机酸分泌物来激活根际周围的无机磷和上调根系中无机磷的载运基因,从而提高植物对磷元素的吸收^[42]。因此,硅通过调节磷在植物中的含量、植物磷元素的摄取和吸收、植物生理代谢,从而影响磷元素的生物地球化学循环。

3.2 植物的光合作用和碳水化合物的代谢

植物生长和生物量的积累主要取决于光合速率和碳水化合物同化速率。大量的研究证实硅添加能提高植物的净光合速率^[7,31],例如 Xu 等^[7]发现,与单独氮添加相比,硅氮同时添加使青藏高原高寒草甸植物垂穗披碱草(*E. nutans*)、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)和甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)叶片的净光合速率分别提高了 16.7%、10.4%和 42%。植物主要是通过其叶片中磷的含量来提高叶片净光合速率,因为植物叶片中磷含量与叶片净光合速率呈显著的正相关。另外,硅添加能提高植物的水分利用效率^[45],例如在土壤含水量为田间最大持水量的 50%和 65%的条件下,硅添加使紫花苜蓿的水分利用效率分别提高了 35%和 20%。主要途径是通过降低叶片蒸腾速率提高水分利用效率^[45]。研究认为,硅对植物光合速率和水分利用效率的提高主要机制如下:(1)硅通过保护光合系统酶活性,同时清除自由基来提高净光合速率;(2)硅改善了叶片着生姿态,提高了植物的抗倒伏性,从而进一步改善了植物在群落中对光照资源的利用和竞争能力^[7];(3)硅可使叶表皮细胞硅质化提高透光性,同时提高光合系统酶活性来促进植物的光合作用^[37];(4)外源硅添加促进了一些有关植物净光合速率(如光合色素)的关键基因的表达^[39-40];(5)硅对植物净二氧化碳同化速率的正反馈刺激作用与叶片叶肉导度提高有关,叶肉细胞导度的提高致使叶绿体二氧化碳的浓度和羧化作用的速率达到最大^[41-42]。

另外,硅添加能使植物中碳水化合物和氨基酸在根系和枝条之间再活化,如硅添加使干旱和盐胁迫下黄瓜和水稻叶片中可溶性碳水化合物含量增加^[43-44]。Detmann 等^[34]发现,硅添加使水稻旗叶中蔗糖、果糖和葡萄糖的含量下降的同时,而叶片中其中几个氨基酸含量也相应的下降。在稻秆和湿地植物物种中,硅含量与木质素的衍生物-酚类化合物的含量呈显著的负相关关系。因此,硅添加能降低植物组织的木质化速度,减轻植物由于过量的木质素生物合成而造成的矮小化。如硅对植物机械应力的调节能减少木质素在烟草中的积累,同时硅缺乏能刺激木质素在水稻叶片中的积累^[45-48]。硅可以加速低分子量的碳水化合物和有机氮化合物合成高分子的化合物(如蛋白质、淀粉和纤维素),促进枝条和根系中碳水化合物结合和氨基酸再活化^[39,45],减少植物叶片中可溶性碳水化合物的含量,增加结构性碳水化合物如纤维素的含量,从而提高植物结构完整性^[46]。因此,硅添加及在植物中的积累能刺激植物保持较高的光合同化和转移速率,在生物量碳固定和积累上发挥正反馈作用^[47-48]。

3.3 群落生物量和群落结构

硅添加能提高植物群落生物量的积累,包括地上和地下生物量^[7,49-52]。例如,Li 等^[51]发现,与对照相比,硅添加分别提高整株植物生物量、地上生物量、根系生物量以及群落生物量的 36%、34%、35%和 21%。Xu 等^[7,52]对高寒草甸研究发现,与单独添加 200、400、600 kg/hm²硝酸铵相比,200、400、600 kg/hm²硝酸铵与 40 kg/hm²硅酸同时添加,其群落地上生物量分别提高了 13.79%、16.13%、20.08%;与单独添加 400 kg/hm²和 800 kg/hm²磷酸二氢钙相比,400 kg/hm²和 800 kg/hm²磷酸二氢钙与 40 kg/hm²硅酸同时添加,其群落地上生物量

分别提高了 14.46% 和 5.59%。硅主要通过提高一些杂类草的生长高度和丰富度来提高植物群落的地上生物量。刘慧霞等^[45]研究表明施硅能促进紫花苜蓿株高生长和分枝数的增加,从而促进地上生物量的积累。硅添加使植物生物量中的硅含量增加。对生物量碳减少与硅积累权衡方面的研究表明,植物硅含量平均增加 1%,生物量碳则减少量小于 1%。硅添加能使植物生物量碳、地上生物量碳和地下生物量碳分别提高了 35%、33% 和 34%^[52]。总之,硅不仅能提高植物植物群落地上生物量,而且能促进地下生物量碳的固定,特别是促进根系碳储量进入土壤有机碳库^[19]。未来应在大田和草地中加强硅在生物量调节、增加幅度与生物碳积累中的贡献研究^[53]。

氮肥和磷肥的添加能够短时间内提高草地生产力,但过多地氮磷肥输入改变了土壤的营养状况,降低了物种丰富度,改变了植物群落结构。硅单独添加在提高高寒草地植物群落生物量的同时,对植物群落结构没有显著的影响;硅氮同时添加能减缓大量氮添加引起的物种丰富度的下降^[7,52,54]。Kaufman 等^[55]认为硅主要是通过提高植物的光合作用来维持植物群落结构的稳定性,而且对硅增强植物光合能力提出了“窗户假说”,即在叶片角质层下方沉淀的硅酸,有效提高细胞壁的机械性,就像“窗户”一样通过增加光的通透性来增强植物对光的利用能力。另外,硅在茎秆细胞壁上的沉淀可以增加其机械强度,增强植物抗倒伏能力,改变植物叶片的着生角度,增加一些低矮植物的高度,改善植物群落的光照条件,从而提高物种的竞争能力和生存能力^[7]。

4 研究展望

关于硅添加在草地生态系统中的作用及作用机理方面的研究虽然取得了一定成果,但仍存在一些亟待解决的问题。如不同浓度氮-硅/磷添加下,植物群落结构的变化特点、土壤质地和养分的变化特点及二者之间的关系仍不明确;硅在土壤和植物中是否可能存在着尚未发现的其他有益作用及作用机制等,都有待于进一步探讨。因此,未来的研究工作可以从以下几个方面展开:(1) 硅添加对土壤质地、营养元素的影响机制复杂多样,其中最主要的机制之一就是可溶性的硅通过与其他元素竞争有机质和矿物质表面的结合点位来提高营养元素的可利用性。该过程与土壤中的其他微量元素含量有关,如铁、锰等,而有关硅添加与土壤中微量元素含量、土壤质地之间的关系有待于进一步研究;(2) 研究硅在植物群落不同功能群(豆科、杂类草和禾草)植物不同部位(如根系、叶片、茎等)的含量和存在形式,能够为进一步揭示植物积累硅的生理生态作用提供强有力的证据;(3) 研究长期硅添加对土壤碳氮含量、植物群落碳氮含量以及植物群落枯落物分解速率的影响。不仅能揭示硅对植物生物量碳氮和土壤有机碳积累的调控作用,而且对了解草地生态系统中元素的生物地球化学循环规律和生产力的形成机制等具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] Epstein E. Silicon. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 641-664.
- [2] Richmond K E, Sussman M. Got silicon? The non-essential beneficial plant nutrient. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6: 268-272.
- [3] Komor S C. Geochemistry and hydrology of a calcareous fen within the Savage Fen wetlands complex, Minnesota, USA. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1994, 58(16): 3353-3367.
- [4] Skjemstad J O, Fitzpatrick R W, Zarcinas B A, Thompson C. Genesis of podzols on coastal dunes in southern Queensland: II. Geochemistry and forms of elements as deduced from various soil extraction procedures. *Australian Journal of Soil Research*, 1992, 30(5): 615-644.
- [5] Ji Z, Yang X, Song Z, Liu H, Liu X, Qiu S, Li J, Guo F, Wu Y, Zhang X. Silicon distribution in meadow steppe and typical steppe of northern China and its implications for phytolith carbon sequestration. *Grass and Forage Science*, 2017, 73: 482-492.
- [6] Pan W, Song Z, Liu H, Müeller K, Yang X, Zhang X, Li Z, Liu X, Qiu S, Hao Q, Wang H. Impact of grassland degradation on soil phytolith carbon sequestration in Inner Mongolian steppe of China. *Geoderma*, 2017, 308: 86-92.
- [7] Xu D H, Gao X G, Gao T P, Mou J, Li J H, Bu H Y, Zhang R Y, Li Q X. Interactive effects of nitrogen and silicon addition on growth of five common plant species and structure of plant community in alpine meadow. *Catena*, 2018, 169: 80-89.
- [8] 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.

- [9] Hodson M J, White P J, Mead A, Broadley M R. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Annals of Botany*, 2005, 96(6): 1027-1046.
- [10] Rains D W, Epstein E, Zasoski R J, Aslam M. Active silicon uptake by wheat. *Plant and Soil*, 2006, 280: 223-228.
- [11] Ma J F, Yamaji N. Functions and transport of silicon in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2008, 65(19): 3049-3057.
- [12] Ma J F, Yamaji N. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(8): 392-397.
- [13] Tanaka A, Park Y D. Significance of the absorption and distribution of silica in the growth of the rice plant. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1996, 12: 191-196.
- [14] Ma J F, Tamai K, Ichii M, Wu G F. A rice mutant defective in Si uptake. *Plant Physiology*, 2002, 130(4): 2111-2117.
- [15] Schaller J, Roscher C, Hillebrand H, Weigelt A, Oelmann Y, Wilcke W, Ebeling A, Weisser W W. Plant diversity and functional groups affect Si and Ca pools in aboveground biomass of grassland systems. *Oecologia*, 2016, 182: 277-286.
- [16] Song Z L, Müller K, Wang H L. Biogeochemical silicon cycle and carbon sequestration in agricultural ecosystems. *Earth-Science Reviews*, 2014, 139: 268-278.
- [17] Song Z L, Liu C Q, Müller K, Yang X M, Wu Y T, Wang H L. Silicon regulation of soil organic carbon stabilization and its potential to mitigate climate change. *Earth-Science Reviews*, 2018, 185: 463-475.
- [18] 宾振钧, 王静静, 张文鹏, 徐当会, 程雪寒, 李柯杰, 曹德昊. 氮肥添加对青藏高原高寒草甸 6 个群落优势种生态化学计量学特征的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 231-237.
- [19] 宾振钧, 张仁懿, 张文鹏, 徐当会. 氮磷硅添加对青藏高原高寒草甸垂穗披碱草叶片碳氮磷的影响. *生态学报*, 2015, 35(14): 4699-4706.
- [20] Song Z L, Wang H L, Strong P, Li Z M, Jiang P K. Plant impact on the coupled terrestrial biogeochemical cycles of silicon and carbon: Implications for biogeochemical carbon sequestration. *Earth-Science Reviews*, 2012, 115: 319-331.
- [21] Toma Y, Clifton-Brown J, Sugiyama S, Nakaboh M, Hatano R, Fernández F G, Stewart J R, Nishiwaki A, Yamada T. Soil carbon stocks and carbon sequestration rates in seminatural grassland in Aso region, Kumamoto, southern Japan. *Global Change Biology*, 2013, 19: 1676-1687.
- [22] Matus F, Rumpel C, Neculman R, Panichini M, Mora M L. Soil carbon storage and stabilization in Andisols: a review. *Catena*, 2014, 120: 102-110.
- [23] Craine J M, Froehle J, Tilman D G, Wedin D A, Chapin F S. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 2001, 93: 274-285.
- [24] Zhou X. *Alpine Kobresia Meadows in China*. Beijing: Science Press, 2001.
- [25] 牟静, 宾振钧, 李秋霞, 卜海燕, 张仁懿, 徐当会. 氮硅添加对青藏高原高寒草甸土壤氮矿化的影响. *植物生态学报*, 2019, 43(1): 77-84.
- [26] Reithmaier G M S, Knorr K H, Arnhold S, Planer-Friedrich B, Schaller J. Enhanced silicon availability leads to increased methane production, nutrient and toxicant mobility in peatlands. *Scientific Reports*, 2017, 8728.
- [27] Sala O E, Chapin F S, Armesto J J, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke L F, Jackson R B, Kinzig A, Leemans R, Lodge D M, Mooney H A, Oesterheld M, Poff N L, Sykes M T, Walker B H, Walker M, Wall D H. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 2000, 287(5459): 1770-1774.
- [28] Epstein E. The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1994, 91: 11-17.
- [29] Ma J F, Yamaji N. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plant Science*, 2006, 11: 392-397.
- [30] 屠雯雯, 宋照亮, 王旭东, 叶正钱, 李自民, 孙颖. 硅磷施肥对水稻土中不同磷组分含量及有效性的影响. *浙江农业学报*, 2014, 26(6): 1596-1601.
- [31] Schaller J, Faucherre S, Joss H, Obst M, Goeckede M, Planer-Friedrich B, Peiffer S, Gilfedder B, Elberling B. Silicon increases the phosphorus availability of Arctic soils. *Scientific Reports*, 2019, 9: 449.
- [32] 司晓林, 王文银, 高小刚, 徐当会. 氮硅添加对高寒草甸垂穗披碱草叶片全氮含量及净光合速率的影响. *植物生态学报*, 2016, 40(12): 1238-1244.
- [33] 陈进红, 毛国娟, 张国平, 郭恒德. 硅对杂交粳稻干物质与养分积累及产量的影响. *浙江大学学报*, 2002, 28(1): 22-26.
- [34] Detmann K C, Araújo W L, Martins S C V, Sanglard L M V P, Reis J V, Detmann E, Rodrigues F, Nunes-Nesi A, Fernie A R, DaMatta F M. Silicon nutrition increases grain yield, which, in turn, exerts a feed-forward stimulation of photosynthetic rates via enhanced mesophyll conductance and alters primary metabolism in rice. *New Phytologist*, 2012, 196: 752-762.
- [35] 任学坤, 殷微微, 徐文平, 高凤文, 赵姝. 白浆土上不同施硅水平对水稻植株体内氮、磷、钾和硅养分累积动态的影响. *天津农业科学*, 2012, 18(5): 64-65.

- [36] Broadley M, Brown P, Cakmak I, Ma J F, Rengel Z, Zhao F J. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. Beijing: Science Press, 2012.
- [37] Li Z C, Song Z L, Yang X M, Song A L, Yu C X, Wang T, Xia S P, Liang Y C. Impacts of silicon on biogeochemical cycles of carbon and nutrients in croplands. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(10): 2182-2195.
- [38] Song A L, Fan F L, Yin C, Wen S L, Zhang Y L, Fan X P, Liang Y C. The effects of silicon fertilizer on denitrification potential and associated genes abundance in paddy soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53: 627-638.
- [39] Ma J F, Takahashi E. Effect of silicon on the growth and phosphorus uptake of rice. *Plant and Soil*, 1990, 126: 115-119.
- [40] 张嘉莉, 朱从桦, 豆攀, 马晓君, 王兴龙, 孔凡磊, 袁继超. 硅、磷配施对玉米苗期生长及氮磷钾积累的影响. *中国生态农业学报*, 2017, 25(5): 677-688
- [41] Kostic L, Nikolic N, Bosnic D, Samardzic J, Nikolic M. Silicon increases phosphorus (P) uptake by wheat under low P acid soil conditions. *Plant and Soil*, 2017, 419: 447-455.
- [42] Hu A Y, Che J, Shao J F, Yokosho K, Zhao X Q, Shen R F, Ma J F. Silicon accumulated in the shoots results in down-regulation of phosphorus transporter gene expression and decrease of phosphorus uptake in rice. *Plant and Soil*, 2017, 423: 317-325.
- [43] Ouzounidou G, Giannakoula A, Ilias I, Zamanidis P. Alleviation of drought and salinity stresses on growth, physiology, biochemistry and quality of two *Cucumis sativus* L. cultivars by Si application. *Brazilian Journal of Botany*, 2016, 39: 531-539.
- [44] Song A L, Li P, Fan F L, Li Z J, Liang Y C. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-Zn stress. *PLoS ONE*, 2014, 9(11): e113782.
- [45] 刘慧霞, 郭正刚, 郭兴华, 周雪荣, 惠文森, 王康英. 不同土壤水分条件下硅对紫花苜蓿水分利用效率及产量构成要素的影响. *生态学报*, 2009, 29(6): 3075-3080.
- [46] Ashfaque F, Inam A, Iqbal S, Sahay S. Response of silicon on metal accumulation, photosynthetic inhibition and oxidative stress in chromium-induced mustard (*Brassica juncea* L.). *South African Journal of Botany*, 2017, 111: 153-160.
- [47] Zhu Y X, Guo J, Feng R, Jia J H, Han W H, Gong H J. The regulatory role of silicon on carbohydrate metabolism in *Cucumis sativus* L. under salt stress. *Plant and Soil*, 2016, 406: 231-249.
- [48] Klotzbücher T, Klotzbücher A, Kaiser K, Vetterlein D, Jahn R, Mikutta R. 2018. Variable silicon accumulation in plants affects terrestrial carbon cycling by controlling lignin synthesis. *Global Change Biology*, 24, 183-189.
- [49] Tuna A L, Kaya C, Higgs D, Murillo-Amador B, Aydemir S, Girgin R A. Silicon improves salinity tolerance in wheat plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62: 10-16.
- [50] Song Z L, McGrouther K, Wang H L. Occurrence, turnover and carbon sequestration potential of phytoliths in terrestrial ecosystems. *Earth-Science Reviews*, 2016, 158: 19-30.
- [51] Li Z C, Song Z L, Yan Z F, Hao Q, Song A L, Liu L N, Yang X M, Xia S P, Liang Y C. Silicon enhancement of estimated plant biomass carbon accumulation under abiotic and biotic stresses. A meta-analysis. *Agronomy for Sustainable Development*, 2018, 38: 26.
- [52] Xu D H, Fang X W, Zhang R Y, Gao T P, Bu H Y, Du G Z. Influences of nitrogen, phosphorus and silicon addition on plant productivity and species richness in an alpine meadow. *AoB Plants*, 2015, 7: plv125.
- [53] Neu S, Schaller J, Dudel E T. Silicon availability modifies nutrient use efficiency and content, C:N:P stoichiometry, and productivity of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*, 2017, 7: 40829.
- [54] 张文鹏, 司晓林, 王文银, 高天鹏, 徐当会. 氮硅添加对高寒草甸生物量和多样性的影响——以青藏高原为例. *草业科学*, 2016, 33(1): 38-45.
- [55] Kaufman P B, Takeoka Y, Carlson T J, Bigelow W C, Jones J D, Moore P H, Ghosheh N S. Studies on silica deposition in sugarcane (*Saccharum* spp.) using scanning electron microscopy, energy-dispersive X-ray analysis, neutron activation analysis and light microscopy. *Phytomorphology*, 1979, 29: 185-193.