

硅对水稻叶片抗氧化酶活性的影响及其与白叶枯病抗性的关系

薛高峰¹, 宋阿琳², 孙万春³, 李兆君¹, 范分良¹, 梁永超^{1,4*}

(1 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 农业部作物营养与施肥重点实验室, 北京 100081;

2 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095; 3 浙江省农业科学院环境资源与土壤肥料研究所, 杭州 310021;

4 石河子大学, 新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室, 新疆石河子 832003)

摘要: 以感白叶枯病的水稻品种日本晴 (*Oryza sativa* L. cv. Nipponbare) 为材料, 在溶液培养条件下, 研究了硅对接种白叶枯病菌后的水稻病情指数、叶片丙二醛 (MDA) 和过氧化氢 (H_2O_2) 含量以及超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、脂氧合酶 (LOX)、过氧化物酶 (POD) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性的影响。结果表明, 施硅能显著降低水稻白叶枯病的病情指数, 防治效果达 62.86%。接种白叶枯病菌后 48 h 内, 施硅处理的水稻植株, 叶片中丙二醛 (MDA) 和过氧化氢 (H_2O_2) 含量显著升高; 显著提高感病植株叶片中脂氧合酶 (LOX) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 活性; 降低过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性; 促进过氧化氢 (H_2O_2) 在植物体内积累, 加强膜脂过氧化作用。因此, 硅可通过参与植株体内代谢, 调节抗氧化系统酶活性, 激发机体过敏反应 (HR), 增强植株对白叶枯病抗性。

关键词: 硅; 水稻; 白叶枯病; 酶活性; 抗性

中图分类号: S143.7⁺1; S435.11

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2010)03-0591-07

Influences of silicon on activities of antioxidant enzymes in rice leaves infected by *Xoo* strain in relation to bacterial blight resistance

XUE Gao-feng¹, SONG A-lin², SUN Wan-chun³, LI Zhao-jun¹, FAN Fen-liang¹, LIANG Yong-chao^{1,4*}

(1 Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Ministry of Agriculture Key

Laboratory of Crop Nutrition and Fertilization, Beijing 100081, China; 2 College of Natural Resources and Environmental Sciences,

Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3 Institute of Environment, Resources, Soil and Fertilizer, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; 4 The Key Oasis Eco-Agriculture Laboratory of Xinjiang Production and Construction Group/

College of Agricultural Sciences, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China)

Abstract: Hydroponics experiments were performed with an *Xoo*-susceptible rice cultivar (*Oryza sativa* L. cv. Nipponbare) to study the effects of silicon (Si) on disease development, concentrations of malondialdehyde (MDA) and hydrogen peroxide (H_2O_2), activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), lipoxygenase (LOX), peroxidase (POD) and ascorbate peroxidase (APX) in leaves inoculated with *Xoo* strain. Si addition could significantly decrease the rice severity index of bacterial blight, with the relative immunization efficiency of 62.86%. The concentrations of MDA and H_2O_2 in Si-amended rice plants were increased significantly during a 48-h-period of time after inoculation with *Xoo* strain. Activities of SOD and LOX were significantly higher but those of CAT, POD and APX were lower in Si-amended plants than in Si-deprived plants, resulting in accumulation of H_2O_2 in plants and intensification of membrane lipid peroxidation. It is concluded that Si can enhance rice resistance to bacterial blight through regulating the antioxidant defense system and triggering hypersensitive reaction (HR) and Si is involved in physiological and biochemical metabolisms in plants.

收稿日期: 2009-03-02 接受日期: 2009-11-21

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30971858) 资助。

作者简介: 薛高峰 (1980—), 男, 河南周口人, 博士研究生, 研究方向为植物营养与分子生物学。E-mail: gaofeng8015@163.com

* 通讯作者 Tel: 010-82108657, E-mail: ycliang@caas.net.cn

Key words: Si; rice; *Xoo*; enzyme activity; resistance

水稻在世界粮食生产中占着举足轻重的地位, 占世界粮食作物产量的40%^[1]。多种病害威胁着水稻的生产, 其中由革兰氏阴性菌黄单胞杆菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*)引起的白叶枯病是世界水稻生产中最严重的细菌性病害, 是限制水稻生产的重要生物因素之一。由于白叶枯病是一种维管束病害, 化学药剂防治效果差、成本高, 且易对环境造成诸多负面影响。因此, 寻求新的防治水稻白叶枯病的方法或途径, 有着十分重要的现实意义。

硅作为地壳和土壤中第二个最丰富的元素, 能诱导植物抗病性, 促进植物生长。有关硅在抵御水稻病害中的作用, 前人已做了大量的研究^[2-3]。Seebold等^[4]研究认为, 单施硅和硅与克瘟散结合使用, 相对于不施硅和对照处理而言, 稻瘟病病情指数能减少22%~75%; Rodrigues等^[5]研究表明, 随着施硅量的增加(0~1.92 g/pot), 纹枯病病斑数目、病斑大小、病情指数和最大病斑长度分别减少37%、40%、52%和24%。前人对硅在抵御水稻病害中的研究报道多集中在稻瘟病、纹枯病等由真菌引起的病害, 而有关硅对由细菌引起的水稻白叶枯病抗性的研究, 国内外鲜见报道。本研究以易感白叶枯病的水稻品种日本晴(*Oryza sativa* L. cv. *Nipponbare*)为材料, 研究了硅对水稻叶片中抗氧化系统酶活性的影响及其与抗白叶枯病的关系, 以期揭示硅提高水稻抗白叶枯病的生理机制, 为发展新型病害防治措施提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

感白叶枯病品种日本晴(*Oryza sativa* L. cv. *Nipponbare*)由中国农业科学院作物研究所提供。水稻黄单胞菌 *Xoo*(小种 JXOI)由中国农业科学院植物保护研究所惠赠。硅肥选用分析纯的 $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$, 其它化学试剂及肥料均为分析纯。选用无硅的 Kimura B 营养液^[6], 培养基采用肉汁胨培养基(NA培养基)^[7]。

1.2 试材培养

1.2.1 水稻培养

将水稻种子用0.5%次氯酸钠溶液消毒15 min后, 用蒸馏水彻底冲洗, 浸种48 h, 黑暗30℃下催芽, 然后在人工气候室用育苗盘培养。当长到二叶一心时, 移到8 L的具有带孔盖板的塑料箱中培养,

选用 Kimura B 营养液。第一周使用 1/2 浓度的 Kimura B 营养液, 一周后将幼苗转移到完全营养液中, 作物生长均在人工生长室内, 每天光照时间 14 h, 光照时维持室温 25℃, 光强为 $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 夜晚室温 20℃维持 10 h; 相对湿度为 70%; 全天通气, 每隔 3 d 更换 1 次营养液, 每 2 d 调 1 次 pH 值, pH 值调至 5.6。整个培养试验从育苗、接种到样品采集共进行了 36 d。

1.2.2 菌液制备和接种

取保存于 4℃ 冰箱中的菌株在 NA 斜面培养基上 28℃ 下活化培养 2 d, 然后在液体培养基上于 28℃ 水浴中震荡培养 1 d。小心收集菌体, 用无菌水离心洗涤 2 次, 再添加无菌水配制 $10^9 \text{ cfu}/\text{mL}$ 的细菌悬液, 此菌液供接种用。

1.3 试验设计和处理

1.3.1 抗病效果试验 试验设 2 个处理: 1) 不加硅接种(-Si+P); 2) 加硅接种(+Si+P)。施硅处理的秧苗一直生长在含 1.7 mmol/L Si 的 Kimura B 营养液中, 不施硅处理的秧苗一直生长在无硅的 Kimura B 营养液中, 每个处理重复 3 次。当水稻第 5 片叶露出时, 用 $10^9 \text{ cfu}/\text{mL}$ 的细菌悬液剪叶接种, 接种后室内保持湿度 85% 以上, 接种后第 20 d 调查病情指数。

1.3.2 抗氧化系统酶活性试验 试验设施硅(+Si)和不施硅(-Si)2个处理, 每个处理重复3次。处理之前, 水稻秧苗一直生长在不含硅的 Kimura B 完全营养液中。当水稻第五片叶露出时, 进行施硅和接种处理。施硅处理用含 1.7 mmol/L Si 的 Kimura B 完全营养液代替无硅营养液, 不施硅处理继续使用无硅营养液。立即用 $10^9 \text{ cfu}/\text{mL}$ 的细菌悬液剪叶接种, 接种后室内保持湿度 85% 以上。

为避免叶龄不同造成的影响, 鉴于前人研究经验^[8], 分别在 0 h(接种前)和接种后第 12、24、48、72 和 96 h 采集水稻的第 3、4 片叶, 用液氮冷冻后, 在 -80℃ 下保存, 用于测定丙二醛、过氧化氢的含量和超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、脂氧合酶、过氧化物酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性。

1.4 测定方法

1.4.1 脂氧合酶(LOX)活性和丙二醛(MDA)含量的测定 粗酶液提取参照李云锋等^[9]的方法。称取 0.5 g 样品加液氮研磨, 加入预冷的 50 mmol/L 磷酸缓冲液(pH 7.0, 含 1% PVP)4 mL 匀浆, 4℃ 16000 × g

离心 20 min, 上清液即为粗酶液, 用于脂氧合酶 (LOX) 活性分析和丙二醛 (MDA) 含量测定。

LOX 活性测定按 Sekizawa 等^[10]的方法, 并略有改进。反应液组成为: 2 mL 含 1 mmol/L 亚油酸的 50 mmol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.0) 加酶液 0.1 mL, 反应液于 30℃ 水浴反应 20 min 后加 0.1 mL 0.1 mol/L HCl 终止反应, 然后用 2 mL 乙醚提取反应产物, 取 1.0 mL 乙醚提取液加 2.0 mL 95% 乙醇, 摇匀后测定 240 nm 下的 OD 值。酶活力单位用 $OD_{240}/(mg \cdot min)$, protein 表示。

丙二醛含量测定参照赵世杰等^[11]的方法, MDA 含量用 nmol/g, FW 表示。

1.4.2 过氧化氢 (H_2O_2) 含量的测定 参照 Jaleel 等^[12]的方法, H_2O_2 的含量用 $\mu mol/g$, FW 表示。

1.4.3 超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性测定 粗酶液提取参照 Sato Y 等^[13]的方法。

SOD 活性测定参照李合生等^[14]的方法, SOD 比活力单位为 U/mg , protein;

过氧化氢酶 (CAT) 活性的测定参照 Cakmak 和 Marschner^[15]的方法, 样品中过氧化氢酶活性用 $\Delta A_{240}/(g \cdot min)$, protein 表示;

抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性的测定参照 Nakano 和 Asada^[16]的方法, APX 活性以 $\Delta A_{290}/(g \cdot min)$, protein 表示。

1.4.4 过氧化物酶 (POD) 活性测定 参照 Qin 和 Tian^[17]的方法, POD 酶活性用 $\Delta A_{460}/(mg \cdot min)$, protein 表示。

1.4.5 蛋白质含量的测定 蛋白质含量测定 采用 Bradford^[18]的方法, 用考马斯亮蓝 G-250 法测定蛋白含量, 以牛血清蛋白 (BSA) 为标准蛋白。

1.4.6 病情指数调查 调查按方中达等 1990 年采用的国内统一标准进行^[19], 由于不同接种叶片的长度存在差异, 本实验以病斑的绝对长度为抗性反应参数进行抗性分级。具体分级标准如下: 0 级病斑 ≤ 0.2 cm (剪口处仅出现干枯的剪痕); 1 级 0.2 cm \leq 病斑 ≤ 1.5 cm; 3 级 1.5 cm \leq 病斑 ≤ 3.0 cm; 5 级 3.0 cm \leq 病斑 ≤ 5.0 cm; 7 级 5.0 cm \leq 病斑 ≤ 10 cm; 9 级病斑在 10.0 cm 以上。病情指数和防治效果的计算公式为:

$$\text{病情指数} = \frac{\sum(\text{各病级叶片数} \times \text{病级代表值})}{(\text{叶片总数} \times \text{最高病级的代表值})} \times 100$$

$$\text{防治效果} = \frac{(\text{对照病情指数} - \text{处理病情指数})}{\text{对照病情指数}}$$

试验数据以 3 个重复的平均数 \pm 标准差表示, 并采用 t 检验进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 硅抗水稻白叶枯病的效果

施硅能显著降低水稻白叶枯病的病情指数。施硅处理 (+ Si) 病情指数比不施硅处理 (- Si) 的病情指数低 41.48%, 防治效果达 60% 以上 (表 1)。表明硅能显著增强水稻对白叶枯病的抗性。

表 1 硅对水稻白叶枯病病情指数的影响和防治效果
Table 1 Effects of silicon applied on bacterial blight development in rice leaves

处理 Treatments	最高病级 Highest disease level	病情指数 Severity index	防治效果 Efficiency (%)
- Si + P	9	66.09 \pm 5.69 a	—
+ Si + P	5	24.61 \pm 4.41 b	62.86 \pm 4.82

注 (Note): 数值后不同字母表示处理间差异达 5% 显著水平
Different letters following the values means significant at 5% level.

2.2 施硅和接种白叶枯病菌对水稻叶片丙二醛 (MDA) 和过氧化氢 (H_2O_2) 含量的影响

水稻在感染白叶枯病菌后, 丙二醛 (MDA) 和过氧化氢 (H_2O_2) 含量呈现相似的变化趋势。图 1 表明, 无论加硅与否, 接种白叶枯病菌后, 丙二醛 (MDA) 和过氧化氢 (H_2O_2) 含量均显著升高, 接种 72 h 内, 施硅处理比不施硅处理上升的幅度大, 此后, 不施硅处理的高于施硅处理的。说明, 施硅能显著提高 MDA 和 H_2O_2 在植物体内积累, 诱导膜脂过氧化。

2.3 施硅和接种白叶枯病菌对水稻叶片过氧化氢酶 (CAT) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 活性的影响

由图 2a 可知, 叶片过氧化氢酶 (CAT) 活性在接种病菌后最初 12 h 内快速下降, 12~24 h 内逐渐升高, 并接近于接种前的水平。24 h 以后, 不施硅处理的 CAT 活性迅速增加, 并在 48 h 达到高峰, 是施硅处理的 1.49 倍, 此后保持相对较高水平。施硅处理叶片 CAT 活性在 24~48 h 内稍有下降, 48 h 之后迅速升高, 到 96 h 时活性显著高于不施硅处理。

接种白叶枯病菌后, 施硅和不施硅处理的超氧化物歧化酶 (SOD) 活性变化趋势一致, 均是先快速增加, 后逐渐降低。施硅处理较不施硅处理上升的快, 施硅处理在 24 h 达到峰值, 而不施硅处理在 48 h 达到峰值 (图 2b)。总体看来, 施硅处理的 SOD 活

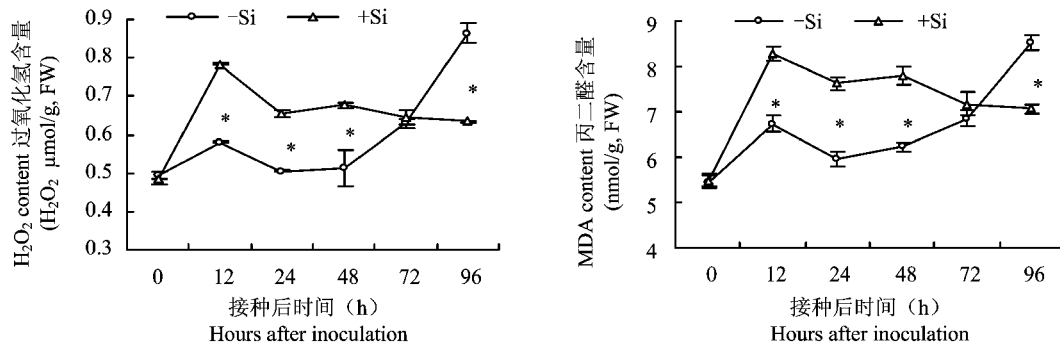


图1 施硅对接种后水稻叶片过氧化氢和丙二醛含量的影响

Fig.1 Change of H₂O₂ and MDA contents in leaves of *Xoo*-infected rice seedlings treated with or without silicon

[注(Note): * 表示在同一时间点下,加硅和不加硅处理在 $P < 0.05$ 水平下差异显著

* denote significant difference at $P < 0.05$ between + Si and - Si treatments at a same time-point.]

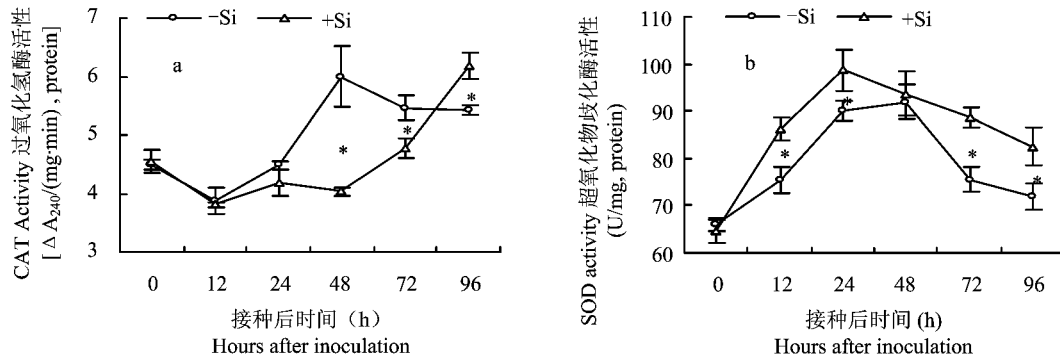


图2 施硅对接种后水稻叶片过氧化氢酶和超氧化物歧化酶活性的影响

Fig.2 Changes of CAT and SOD activities in leaves of *Xoo*-infected rice seedlings treated with or without silicon

[注(Note): * 表示在同一时间点下,加硅和不加硅处理在 $P < 0.05$ 水平下差异显著

* denote significant difference at $P < 0.05$ between + Si and - Si treatments at a same time-point.]

性高于不施硅处理。以上结果显示,硅通过提高SOD的活性,抑制CAT的活性,积累H₂O₂来提高植物的抗病性。

2.4 施硅和接种白叶枯病菌对水稻叶片过氧化物酶(POD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性的影响

水稻叶片接种白叶枯病菌后,施硅和不施硅处理水稻叶片,过氧化物酶(POD)活性均显著上升,且不施硅处理较施硅处理上升的幅度较大(图3a)。

接种白叶枯病菌后,水稻叶片抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性在最初12 h内快速下降,12 h后又快速上升(图3b)。与过氧化物酶(POD)表现类似,不施硅处理较施硅处理上升的快。值得一提的是,施硅处理水稻叶片抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性,直到接种后第72 h才上升到接种前的水平,说明施硅能显著抑制抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性。

2.5 施硅和接种白叶枯病菌对水稻叶片脂氧合酶

(LOX)活性的影响

接种白叶枯病菌后,不同处理水稻叶片脂氧合酶活性变化趋势相似(图4),均在接种后12、72 h出现2个峰。施硅处理的峰值显著高于不施硅处理的,分别为2.11和1.85 OD₂₄₀/(mg·min), protein。接种后12~72 h内,施硅处理的水稻叶片脂氧合酶活性显著高于不施硅处理,72 h后,二者之间差异不显著。

3 讨论

关于硅增强水稻对病害的抵御作用机制有两种不同的观点。一种观点认为,硅在细胞中聚集起到了物理屏障的作用。据Winslow^[20]等报道,水稻不同基因型间病害严重程度与组织含硅量呈负相关。植物体内的硅部分在水稻叶片中沉积,使表皮细胞形成硅化细胞,构成一道物理屏障,不仅防止真菌菌丝的入侵,而且还减轻真菌对细胞壁的酶降解作用^[21]。

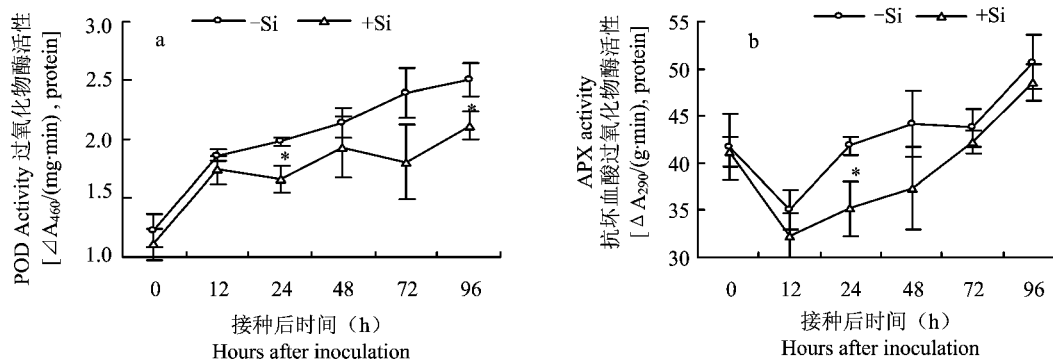


图3 施硅对接种后水稻叶片过氧化物酶和抗坏血酸过氧化物酶活性的影响

Fig.3 Changes of POD and APX activities in leaves of *Xoo*-infected rice seedlings treated with or without silicon

[注(Note): * 表示在同一时间点下,加硅和不加硅处理在 $P < 0.05$ 水平下差异显著

* denote significant difference at $P < 0.05$ between + Si and - Si treatments at a same time-point.]

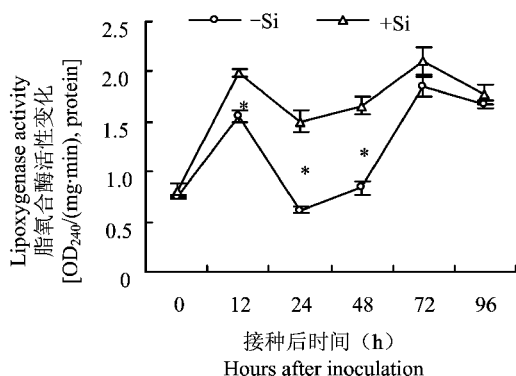


图4 施硅对接种后水稻叶片脂氧合酶活性的影响

Fig.4 Changes of LOX activity in leaves of *Xoo*-infected rice seedlings treated with or without silicon

[注(Note): * 表示在同一时间点下,加硅和不加硅处理在 $P < 0.05$ 水平下差异显著 * denote significant difference at $P < 0.05$ between

+ Si and - Si treatments at a same time-point.]

另一种观点则认为,硅可参与植物寄主和病原物相互作用体系的代谢过程,经过一系列生理生化反应和信号转导,激活寄主防卫基因,诱导植株抗病性的表达而起到了抑制病害的作用^[22-23]。

脂氧合酶(LOX)可通过非酶促方式直接攻击植物膜系统,启动膜脂过氧化作用,此外,其代谢产物还可以作为抗菌或抗虫物质参与植物的抗性反应。丙二醛(MDA)是膜脂过氧化作用的末端产物,其含量可作为膜脂过氧化作用的一个重要指标,能够代表膜脂氧化的程度^[24]。在植物与病原菌互作过程中,过氧化氢(H_2O_2)产生和积累与植物抗病反应有着密切的关系。前人研究结果表明^[25],过氧化氢(H_2O_2)在植物抗病反应中所起的作用是多方面的: 1)直接抑制和毒害病原菌; 2)引发寄主膜脂过氧

化,导致过敏反应(HR); 3)促进寄主细胞壁的木质化和细胞壁结构蛋白的交联,使得细胞壁的结构得以增强,是病原菌侵染后植物产生的主要防御反应之一; 4)诱导植保素的合成。本研究结果表明,接种白叶枯病菌后,水稻叶片中丙二醛(MDA)、过氧化氢(H_2O_2)含量和脂氧合酶(LOX)活性呈现明显的应激响应,施硅能显著提高水稻叶片中丙二醛(MDA)、过氧化氢(H_2O_2)含量和脂氧合酶(LOX)活性,加强膜脂过氧化,引起过敏反应(HR),从而提高水稻对白叶枯病的抗性。

作物被病菌感染时最快速的反应之一是瞬时间活性氧大量产生和积累,是植物抗病反应的早期特征之一,也是寄主植物抵御病菌侵染的重要策略之一。在植物与病原的非亲和互作表现的过敏性反应中,寄主细胞膜脂过氧化在早期即出现,而同期内在亲和互作的寄主中膜脂过氧化水平很低。抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)是清除过氧化氢(H_2O_2)的酶类,水稻、玉米等多种植物受到病原菌感染后,其体内活性氧代谢及防御酶系的活性发生变化,并与植物的抗病性相关^[26-27]。潇洪东等^[28]研究表明,硅能增强感褐斑病的海滨雀稗和狗牙根叶片CAT、POD、SOD酶的活性。李国景等^[29]研究认为,豇豆植株接种锈菌后,施硅可明显提高抗病品种叶片POD、CAT、SOD活性,降低MDA含量。张国良等^[30]试验结果表明,水稻接种纹枯病菌后,加硅处理的MDA含量总体上低于缺硅处理,SOD活性始终高于缺硅处理,接种后第4d加硅处理SOD活性较低时,其POD活性较高,而缺硅处理的POD活性较低,表明硅增强了SOD和POD之间的协调性。接种后硅对CAT没有产生明

显影响。本试验结果表明,水稻接种白叶枯病菌后,施硅能显著提高叶片 SOD 活性,同时降低 CAT、POD 和 APX 活性,这有助于提高 H₂O₂ 在植株内积累,从而提高水稻对白叶枯病菌的抗性。

从本试验结果看,与硅提高对真菌病抗性机制类似,在水稻白叶枯病系统中硅也通过参与寄主与防卫反应有关的代谢过程,起着积极的生理抗病作用,而不仅仅是简单的物理屏障作用。本研究还发现,硅可以显著增强水稻对细菌病害的抗性,这一发现具有非常积极的意义,因为此前的国内外相关研究结论是硅提高对真菌病害的抗性,硅对细菌病害的抗性尚鲜见报道,而且,植物细菌病害在农业生产上危害极大,发生概率大,硅的这种作用对于防治植物细菌病害提供了既经济高效又安全环保的实用技术。由于硅的抗病机制是复杂的,尚需要进一步从生理生化尤其是分子水平上进行深入研究。同时,加强过氧化氢(H₂O₂)与植物抗病反应及其信号转导之间关系的研究无疑将促进植物诱导抗病机制、植物-病原物互作中基因表达和调控的研究,对推动抗病理论和实践的发展具有重要意义。

参考文献:

- [1] Khush G S. Origin, dispersal, cultivation and variation of rice [J]. *Plant Mol. Bio.*, 1997, 35: 25-34.
- [2] Rodrigues F A, Benhamou N, Datnoff L E *et al.* Ultrastructural and cytochemical aspects of silicon-mediated rice blast resistance [J]. *Phytopathology*, 2003, 93: 535-546.
- [3] Rodrigues F Á, Vale F X R, Datnoff L E *et al.* Effects of rice growth stages and silicon on sheath blight development [J]. *Phytopathology*, 2003, 93: 256-261.
- [4] Seebold K W, Datnoff L E, Correa-Victoria F J *et al.* Effects of silicon and fungicides on the control of leaf and neck blast in upland rice [J]. *Plant Dis.*, 2004, 88: 253-258.
- [5] Rodrigues F Á, Vale F X R, Korndörfer G H *et al.* Influence of silicon on sheath blight of rice in Brazil [J]. *Crop Prot.*, 2003, 22: 23-29.
- [6] Liang Y C, Hua H X, Zhu Y G *et al.* Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport [J]. *New Phytol.*, 2006, 172 (1): 63-72.
- [7] 李欣,李红玉,庞新跃,等. 互作对水稻白叶枯病菌 JXO III 和 JXO V 超氧阴离子释放的调控[J]. *生态学报*, 2006, 26 (12): 4192-4197.
Li X, Li H Y, Pang X Y *et al.* Regulation on superoxide anion production in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, JXO III and JXO V by host-pathogen interaction [J]. *Acta Ecol. Sin.*, 2006, 26 (12): 4192-4197.
- [8] 葛秀春,宋凤鸣,郑重. 稻瘟菌侵染后水稻幼苗活性氧的产生与抗病性的关系[J]. *植物生理学报*, 2000, 26 (3): 227-231.
Ge X C, Song F M, Zheng Z. Active oxygen production in rice-seedlings infected by *Magnaporthe grisea* is involved in the blast resistance [J]. *Acta Phytophysiol. Sin.*, 2000, 26 (3): 227-231.
- [9] 李云锋,王振中. 稻瘟菌 GP66 激发子诱导的水稻膜脂过氧化及其保护酶活性变化[J]. *植物病理学报*, 2005, 35 (1): 43-48.
Li Y F, Wang Z Z. Membrane lipid peroxidation and protective enzymes activity induced in rice leaves by GP66 elicitor from *Magnaporthe grisea* [J]. *Acta Phytopathol. Sin.*, 2005, 35 (1): 43-48.
- [10] Sekizawa Y, Haruyama T, Kano H *et al.* Dependence on ethylene of the induction of peroxidase and lipoxygenase activity in rice leaf infected with blast fungus [J]. *Agric. Biol. Chem.*, 1990, 54 (2): 471-478.
- [11] 赵世杰,李德全. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999. 305-306.
Zhao S J, Li D Q. *Experimental manual of modern plant physiology* [M]. Beijing: Science Press, 1999. 305-306.
- [12] Jaleel C A, Manivannan P, Sankar B *et al.* Calcium chloride effects on salinity-induced oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation in *Catharanthus roseus* [J]. *Compt. Rendus Biol.*, 2007, 330: 674-683.
- [13] Sato Y, Murakami T, Funatsuki H *et al.* Heat shock-mediated APX gene expression and protection against chilling injury in rice seedlings [J]. *J. Exp. Bot.*, 2001, 52 (354): 145-151.
- [14] 李合生,孙群,赵世杰,等. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000. 167-169.
Li H S, Sun Q, Zhao S J *et al.* *Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. 167-169.
- [15] Cakmak I, Marschner H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves [J]. *Plant Physiol.*, 1992, 98: 1222-1227.
- [16] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. *Plant Cell Physiol.*, 1981, 22 (5): 867-880.
- [17] Qin G Z, Tian S P. Enhancement of biocontrol activity of *Cryptococcus laurentii* by silicon and the possible mechanisms involved [J]. *Phytopathology*, 2005, 95 (1): 69-75.
- [18] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. *Anal. Biochem.*, 1976, 72: 248-254.
- [19] 方中达,许志刚,过崇俭,等. 中国水稻白叶枯病菌致病型的研究[J]. *植物病理学报*, 1990, 20 (2): 81-88.
Fang Z D, Xu Z G, Guo C J *et al.* Studies on pathotypes of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* in China [J]. *Acta Phytopathol. Sin.*, 1990, 20 (2): 81-88.
- [20] Winslow M D, Okada K, Correa-Victoria F. Silicon deficiency and the adaptation of tropical rice ecotypes [J]. *Plant Soil*, 1997, 188 (2): 239-248.
- [21] Yoshi H. Studies on the nature of rice blast resistance [J]. *Kyusu Imp Univ. Sci. Fakultato Terkultura Bull.*, 1941, 9: 277-307.
- [22] Cherif M, Asselin A, Belanger R R. Defense responses induced by

- soluble silicon in cucumber roots infected by *Pythium* spp [J]. *Phytopathology*, 1994, 84 (3): 236-242.
- [23] Cherif M, Menzies J G, Benhamou N, Belenger R R. Studies of silicon distribution in wounded and *Pythium ultimum* infected cucumber plants [J]. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 1992, 41: 371-385.
- [24] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. *Trends Plant Sci.*, 2002, 7(9): 405-410.
- [25] 饶力群,李劲,官春云,等. 稻白叶枯病菌对水稻悬浮细胞 H_2O_2 含量及其代谢酶活性的影响[J]. 湖南农业大学学报, 1999, 25 (6): 437-442.
- Rao L Q, Li J, Guan C Y *et al.* Effects of *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae* on hydrogen peroxide contents and its metabolizing enzymes in the suspension cells of rice [J]. *J. Hunan Agric. Univ.*, 1999, 25 (6): 437-442.
- [26] 吴岳轩,曾富华,王荣臣. 杂交稻对白叶枯病的诱导抗性与细胞内防御酶系统关系的初步研究[J]. 植物病理学报, 1996, 26 (2): 127-131.
- Wu Y X, Zeng F H, Wang R C. A preliminary study on the relationship between induced resistance to bacterial blight and defense enzymes in hybrid rice seedlings [J]. *Acta Phytopathol. Sin.*, 1996, 26 (2): 127-131.
- [27] 李荣花,陈捷,高增贵,等. 玉米纹枯病抗性与防御酶关系的研究[J]. 天津师范大学学报(自然科学版), 2005, 25 (4): 32-36.
- Li R H, Chen J, Gao Z G *et al.* Relations between resistance to maize Sheath blight and resistant enzymes [J]. *J. Tianjin Norm. Univ. (Nat. Sci.)*, 2005, 25 (4): 32-36.
- [28] 萧洪东,喻敏,王惠珍. 硅对草坪草褐斑病抗性的研究[J]. 湖北农业科学, 2006, 45 (1): 73-75.
- Xiao H D, Yu M, Wang H Z. Effect of silicon on the resistance of seashore paspalum and *Cynodon dactylon* against *Rhizoctonia sotani* [J]. *Hubei Agric. Sci.*, 2006, 45 (1): 73-75.
- [29] 李国景,刘永华,朱祝军,等. 外源硅对长豇豆锈病抗性的影响及其生理机制[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2007, 33 (3): 302-310.
- Li G J, Liu Y H, Zhu Z J *et al.* Effect of exogenous silicon on resistance of asparagus bean rust and its physiological mechanism [J]. *J. Zhejiang Univ. (Agric. & Life Sci.)*, 2007, 33 (3): 302-310.
- [30] 张国良,戴其根,张洪程. 施硅增强水稻对纹枯病的抗性[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32 (5): 600-606.
- Zhang G L, Dai Q G, Zhang H C. Silicon application enhances resistance to sheath blight (*Rhizoctonia solani*) in rice [J]. *J. Plant Physiol. Mol. Bio.*, 2006, 32 (5): 600-606.