

硅对水稻几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶活性的影响及其与抗纹枯病的关系

张国良¹, 丁原¹, 王清清¹, 戴其根², 黄慧宇¹, 霍中洋², 张洪程²

(1 淮阴工学院生命科学与化学工程学院, 江苏淮安 223003;

2 扬州大学, 江苏省作物遗传生理重点实验室, 江苏扬州 225009)

摘要: 在溶液培养条件下, 以水稻抗病品种 91SP 和感病品种 Lemont 为材料, 研究施硅和接种纹枯病菌对水稻纹枯病发生情况、外切几丁质酶、内切几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶活性的影响。结果表明, 施硅能降低抗病品种 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。在未接种纹枯病菌条件下, 施硅增加了抗病品种几丁质酶活性, 增加了感病品种的几丁质酶活性, 但对 β -1,3-葡聚糖酶活性影响不大。接种纹枯病菌后, 水稻几丁质酶活性被迅速激活后又下降, 施硅通过提高抗病品种 91SP 几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶活性, 以及通过提高感病品种 Lemont 几丁质酶活性来增强对纹枯病的抗性, 但感病品种 Lemont 施硅处理的几丁质酶活性降低幅度小于抗病品种 91SP。

关键词: 水稻; 硅; 纹枯病菌; 几丁质酶; β -1,3-葡聚糖酶

中图分类号: S143.7⁺2; S511.034

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2010)03-0598-07

Effects of silicon on chitinase and β -1, 3-glucanase activities of rice infected by *Rhizoctonia solani* and its relation to resistance

ZHANG Guo-liang¹, DING Yuan¹, WANG Qing-qing¹, DAI Qi-gen²,

HUANG Hui-yu¹, HUO Zhong-yang², ZHANG Hong-cheng²

(1 College of Life Science and Chemistry Engineering, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an, Jiangsu 223003, China;

2 Key Laboratory for Crop Genetics and Physiology of Jiangsu Province, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: In order to understand the mechanism of sodium silicate on enhancing the resistance of rice to sheath blight. We hydroponically cultured two rice cultivars with different resistances to *Rhizoctonia solani* (*R. solani*) infection (resistant cultivar 91SP, susceptible cultivar Lemont) and investigated the impacts of sodium silicate on rice exochitinase, endochitinase and β -1, 3-glucanase activities under *R. solani* infection. The results showed that 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. Uninoculated with *R. solani*, applying sodium silicate could increase chitinase activities of 91SP, and increase or significantly increase chitinase activities of Lemont, but it had little effect on β -1, 3-glucanase activities of 91SP and Lemont. After being inoculated with *R. solani*, chitinase activities were induced to increase firstly, and then decreased. In conclusion, applying sodium silicate could enhance the resistance of 91SP to sheath blight by increasing chitinase and β -1, 3-glucanase activities, and enhance the resistance of Lemont to sheath blight by increasing chiti-

收稿日期: 2009-07-22

接受日期: 2009-12-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(30571090); 江苏省自然科学基金项目(BK2008193); 植物分子遗传国家重点实验室开放课题; 江苏省高校“青蓝工程”优秀青年骨干教师资助项目(2006); 江苏省高校科研成果产业化推进项目(JHZD08-42); 淮安市产学研合作促进计划项目(HAC0823); 淮安市农业科技支撑计划项目(SN0939); 江苏省环洪泽湖生态农业生物技术重点实验室开放课题(HZHL0806)资助。

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

nase activities, but the reduction scale of chitinase activities in Lemont with sodium silicate application were lower than those of 91SP.

Key words: rice; silicon; *Rhizoctonia solani*; chitinase; β -1,3-glucanase

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^[1-2]。施硅可以减轻多种植物病害,如小麦白粉病、拟南芥白粉病、稻瘟病等^[3-6]。纹枯病是一种常见的水稻病害,其病原菌为立枯丝核菌。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^[7]。前期研究表明,施硅肥能提高水稻对纹枯病的抗性^[8-9],增强叶片光合功能^[10],增产和改善稻米品质^[11]。

几丁质酶普遍存在于高等植物中,而几丁质是绝大多数真菌细胞壁的主要成分。几丁质酶可以通过破坏菌丝尖端新合成的几丁质而抑制病原菌的生长。几丁质酶按照水解切口位点为 β -1,4-N-乙酰葡萄糖胺线性同聚物的末端或者内部 β -1,4连键分为外切和内切几丁质酶,几丁质酶对病原菌侵染寄主和扩展生长有抑制作用。体外试验及转基因植株的成功以及发酵生产的几丁质酶的田间试验都表明了几丁质酶在植物抗病反应中有重要地位^[12]。由于成熟的真菌菌丝顶端的几丁质层的外层还有 β -1,3-葡聚糖等,几丁质酶还需要与 β -1,3-葡聚糖酶等防卫蛋白协同作用才可以充分发挥抑菌活性;离体试验也证明了这一点^[13]。因此,几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶是植物防卫途径中重要的病程相关蛋白(PR proteins)。一般来说,病菌入侵后可诱导植物PR蛋白的增加。但有关硅在增强水稻纹枯病抗性中是否诱导了或者进一步增强了几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶的活性,尚未见报道。本试验选用对纹枯病有较高抗性的水稻品种91SP和易感品种Lemont,研究了加硅的营养液培养条件下,接种纹枯病菌后水稻发病情况、外切和内切几丁质酶以及 β -1,3-葡聚糖酶活性的动态变化,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,为前期筛

选出来的代表性品种。种子经水稻浸种剂使百克(Prochloraz)浸种,蒸馏水冲洗后将种子放置在滤纸上于光照培养箱27℃下培养至二叶一心,再移栽至10 L的具有带孔泡沫盖板的塑料桶中进行全生育期培养,营养液选用无硅的Kimura B配方^[14]。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2天调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

试验设4个处理:1)缺硅不接种(-Si-R,即CK);2)缺硅接种(-Si+R);3)施硅不接种(+Si-R);4)施硅接种(+Si+R)。每个处理重复4次。在水稻生长期,施硅是指移栽一周后在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(*Rhizoctonia 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 调查测定项目与方法

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^[15]的方法。

病情指数(DI) = Σ (各病级分蘖数 × 该病级) × 100 / (接种总分蘖数 × 最大病级)。

几丁质酶活性的测定:在接种纹枯病菌前和接种后第1、2、3、4、5、6 d,取接种叶的叶鞘和叶片,用液氮快速冷冻后存放于-80℃冰箱。由于纹枯病菌生长和侵染水稻时本身也会表达几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶,故取叶鞘病健交界处测定酶活性。待全部取完样后,用考马斯亮蓝法测定蛋白质含量,用史益敏的方法^[16]测定外切和内切几丁质酶的活性。以每小时每毫克蛋白质分解胶体几丁质产生1 μ g N-GlcNAc(N-乙酰葡萄糖胺)为一个酶活力单位; β -1,3-葡聚糖酶活性,以每小时每毫克蛋白质还原昆布多糖释放出1 μ g葡萄糖为一个酶活力单位。

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,两个水稻品种施硅与缺硅处理的植株均感染纹枯病,其中抗病品种 91SP 施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,相对防治效果只有 10.02%。而感病品种 Lemont 施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%(表 1)。说明施硅

表 1 硅对水稻纹枯病的防治效果

Table 1 The inhibitive effect of Si on sheath blight of rice				
品种 Variety	处理 Treat.	病级 Rating	病情指数 DI	相对防效 RIE(%)
91SP	- Si + R	3.33 ± 0.46 a	37.04 ± 2.58 a	10.02
	+ Si + R	3.00 ± 0.32ab	33.33 ± 1.96 a	
Lemont	- Si + R	5.17 ± 1.89 a	57.41 ± 5.14 a	27.42
	+ Si + R	3.75 ± 1.02b	41.67 ± 2.78 b	

注 (Note): DI—Disease index; RIE—Relative inhibitive effect; - Si + R—Si rice plants being inoculated with *R. solani*; + Si + R—+ Si rice plants being inoculated with *R. solani*. 同列中不同字母表示差异达 5% 显著水平 Different letters in the same column means significant at 5% level.

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。

2.2 施硅对接种纹枯病菌后水稻外切几丁质酶活性的影响

图 1 看出,未接种纹枯病菌条件下,施硅能增加抗病品种 91SP 叶鞘和叶片外切几丁质酶活性,但与缺硅处理差异不显著;施硅能增加感病品种 Lemont 叶片外切几丁质酶活性,也增加叶鞘外切几丁质酶活性,但与缺硅处理差异不显著。接种纹枯病菌后,抗病品种 91SP 叶鞘和叶片外切几丁质酶活性显著上升,叶鞘在第 2 d 达峰值,叶片在第 3 d 达峰值,到达峰值后酶活性均下降;感病品种 Lemont 在接种纹枯病菌后酶活性也显著上升,缺硅处理叶鞘和叶片酶活性均在第 2 d 达峰值,施硅处理则在第 3 d 达峰值,到达峰值后酶活性均下降,但施硅处理两品种的酶活性均显著高于缺硅处理。说明施硅减缓了外切几丁质酶活性的下降,感病品种施硅处理的酶活性下降幅度要小于抗病品种;Lemont 的酶活性在接种

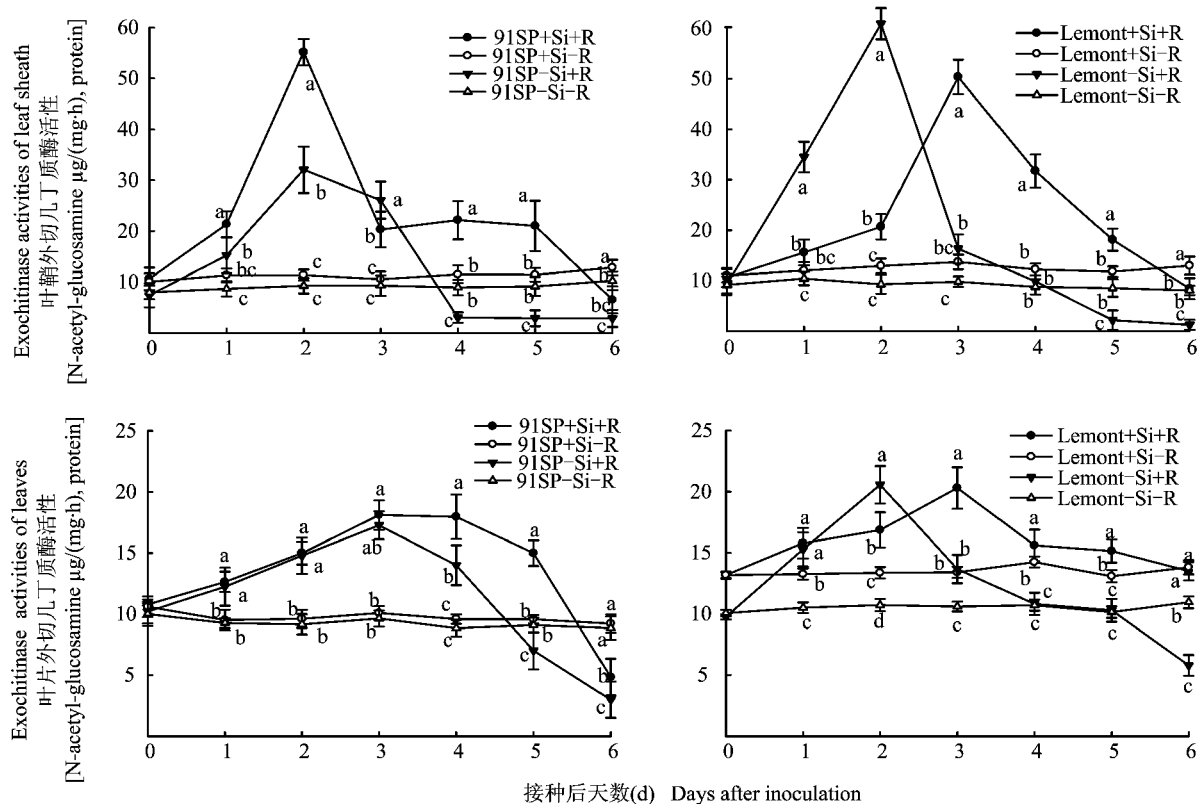


图 1 施硅和接种纹枯病菌对水稻外切几丁质酶活性的影响

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

[注 (Note): 图中同一品种接种后同一天不同字母表示差异达 5% 显著水平 Bars superscripted by different letters within the same cultivar in the same day after being inoculated with *R. solani* are significant at the 5% level.]

后第 6 d 与未接种的差异不大,而 91SP 施硅处理则低于未接种的,反映出硅对感病品种的缓解作用要大于抗病品种。

2.3 施硅对接种纹枯病菌后水稻内切几丁质酶活性的影响

图 2 看出,未接种纹枯病菌条件下,施硅能显著增加感病品种 Lemont 叶鞘和叶片的内切几丁质酶活性;也能增加抗病品种 91SP 叶鞘和叶片内切几丁质酶活性,但与缺硅处理差异不显著。接种纹枯病菌后,抗病品种 91SP 叶鞘和叶片内切几丁质酶活性显著上升,叶鞘在第 2 d 达峰值,叶片在第 3 d 达峰值,到达峰值后酶活性均下降,且施硅处理的酶活性

要高于或显著高于缺硅处理;感病品种 Lemont 在接种纹枯病菌后酶活性也显著上升,缺硅处理叶鞘和叶片酶活性均在第 2 d 达峰值,施硅处理则在第 3 d 达峰值,到达峰值后酶活性也均下降,施硅处理的显著高于缺硅处理。感病品种叶鞘内切几丁质酶活性在接种第 6 d 后与未接种的差异不大,叶片酶活性甚至显著高于未接种处理;而施硅处理抗病品种叶鞘的酶活性则显著低于未接种处理,反映出硅对感病品种的缓解作用要大于抗病品种。感病品种施硅处理的酶活性下降幅度要小于抗病品种施硅处理也说明了这一点。

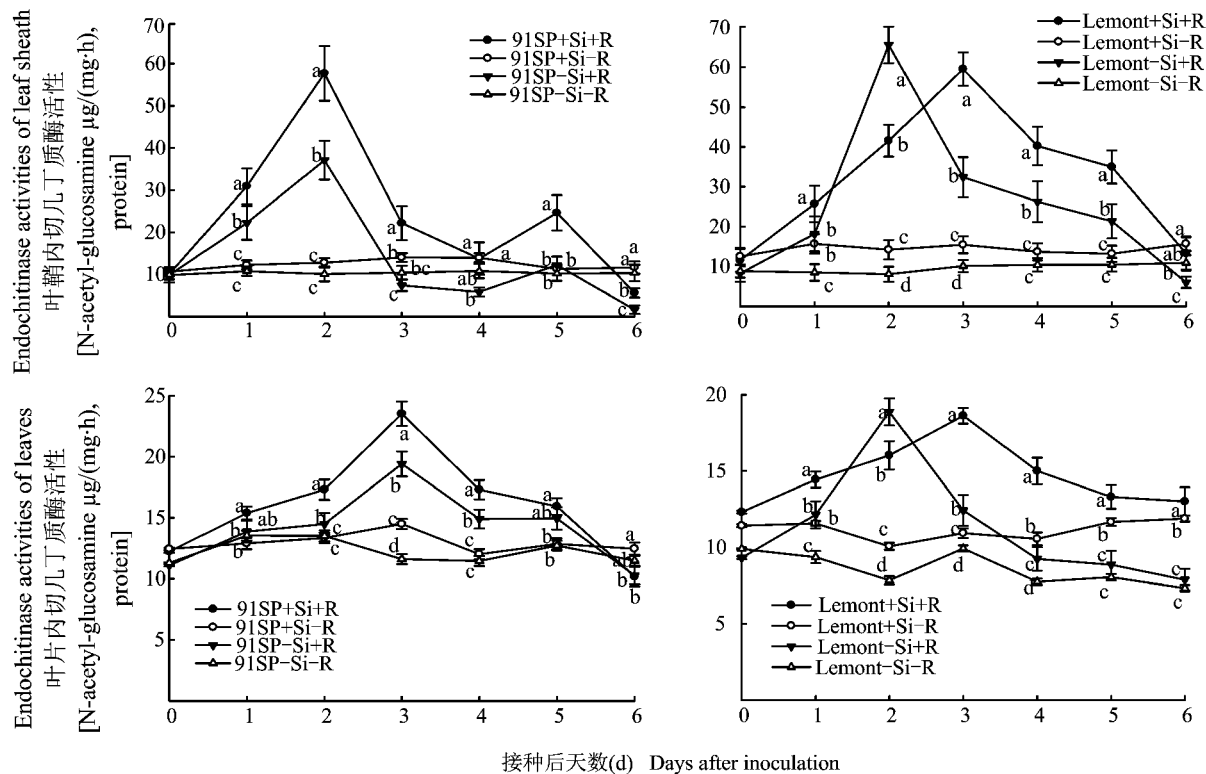


图 2 施硅和接种纹枯病菌对水稻内切几丁质酶活性的影响

Fig.2 Effects of silicon and inoculation with *Rhizoctonia solani* on endochitinase activities in rice leaves

[注(Notes): 图中同一品种接种后同一天不同字母表示差异达 5% 显著水平 Bars superscripted by different letters within the same cultivar in the same day after being inoculated with *R. solani* are significant at the 5% level.]

2.4 施硅对接种纹枯病菌后水稻 β -1,3-葡聚糖酶活性的影响

图 3 可知,接种纹枯病菌后,抗病品种 91SP 施硅处理的叶鞘 β -1,3-葡聚糖酶活性在第 2 d 后一直大于缺硅处理;感病品种 Lemont 接种后叶鞘 β -1,3-葡聚糖酶活性迅速升高,之后下降再上升,且

施硅处理在第 3 d 后酶活性一直低于缺硅处理。接种后抗病品种 91SP 的叶片 β -1,3-葡聚糖酶活性迅速升高,之后下降再上升,施硅处理酶活性在第 3 d 后一直大于缺硅处理;感病品种 Lemont 的施硅处理在接种后第 4 d 高于缺硅处理,但第 5、6 d 又低于缺硅处理。

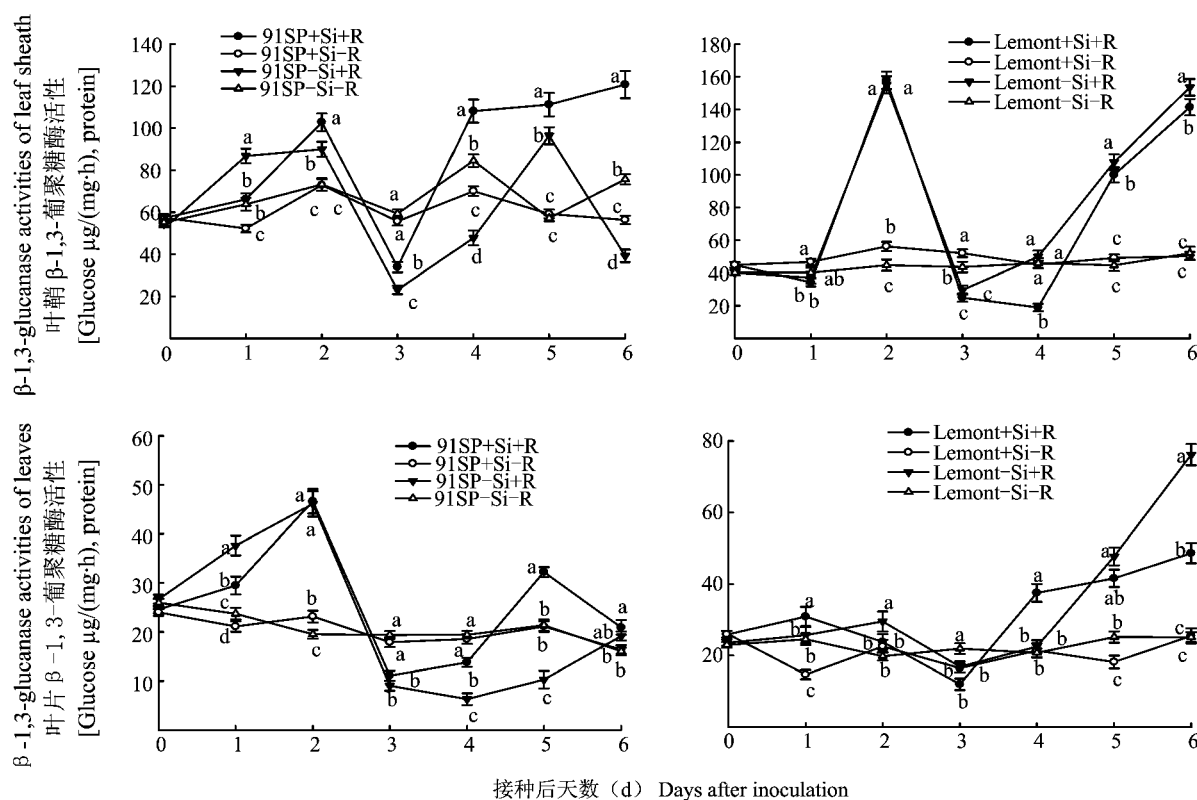


图3 施硅和接种纹枯病菌对水稻 $\beta-1,3$ -葡聚糖酶活性的影响

Fig.3 Effects of silicon and inoculation with *Rhizoctonia solani* on $\beta-1,3$ -glucanase activities in rice leaves

[注(Note): 同一品种接种后同一天不同字母表示差异达5%显著水平 Bars superscripted by different letters within the same cultivar in the same day after being inoculated with *R. solani* are significant at the 5% level.]

3 讨论

国内外已有报道表明^[9,17-18],水稻施硅肥能提高对纹枯病的抗性。我们近几年在江苏沿海和沿湖(白马湖、宝应湖)地区的大田试验结果表明,水稻施用硅肥 150 ~ 360 kg/hm²,对纹枯病的防效达 11.11%~38.89%。本试验中,水稻群体水培接种纹枯病的发病情况进一步证明了施硅增强了水稻对纹枯病的抗性。此外,施硅对感病品种 Lemont 的防效高于抗病品种 91SP,说明施硅显著增强了感病品种的抗性。

Currie 等^[19]认为,硅缓解植物很多生物和非生物逆境的原因是其触发了比较宽广的自然防卫反应,如施硅后黄瓜几丁质酶、过氧化物酶、多酚氧化酶活性增强,类黄酮含量增加,从而增强了对腐霉菌的抗性。杨艳芳等^[20]在施硅增强小麦对白粉病抗性的研究中发现,接种后施硅显著增强了感病小麦叶片的 POD 活性和木质素的含量,并显著降低感病品种的 SOD 活性,以增强局部过氧化伤害,产生过敏坏死从而达到抗白粉病的作用;而小麦抗病品

种,感病后施硅可提高 SOD 活性,增强清除植株中积累的大量的超氧阴离子自由基的能力,减少了活性氧及自由基对生物体的毒害作用,同样起到了增强小麦抗白粉病能力的作用。

对于水稻纹枯病的研究,Bera 等^[21]发现,当给水稻喷施一种系统性杀菌剂 iprobenofos 后,水稻体内几丁质酶和 $\beta-1,3$ -葡聚糖酶活性均升高,且病害严重度明显减轻;而当在喷施杀菌剂的同时,用蛋白抑制剂(细胞分裂素+萘乙酸)处理水稻叶鞘时,则抑制了水稻叶片中几丁质酶和 $\beta-1,3$ -葡聚糖酶的活性,病害的严重度增加。毛碧增等^[22]将水稻几丁质酶基因(*RCH10*)和苜蓿 $\beta-1,3$ -葡聚糖酶基因(*AGLU1*)双价基因表达盒(Z100)转化水稻,提高了水稻纹枯病的抗性。说明几丁质酶和 $\beta-1,3$ -葡聚糖酶在水稻抗纹枯病方面具有重要作用。

本研究中,在未接种纹枯病菌条件下,施硅增加了抗病品种 91SP 几丁质酶活性,增加了感病品种 Lemont 叶鞘外切几丁质酶活性,显著增加了感病品种叶片外切几丁质酶活性和叶鞘及叶片的内切几丁质酶活性;但对 $\beta-1,3$ -葡聚糖酶活性的调控没有

规律性。接种纹枯病菌后,水稻外切和内切几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶活性均显著增强,说明纹枯病菌诱导了几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶活性的增加。纹枯病菌一般不会“主动”从叶鞘转移至叶身(叶片),而是沿叶鞘内侧表面向上扩展蔓延,继续侵染上一叶位的叶鞘^[23]。Liang等^[24]发现,培养液中加硅,抗、感黄瓜白粉病的两个品种,同一植株上接种白粉病菌的叶片和上一张叶片(未接种),其几丁质酶、过氧化物酶、多酚氧化酶活性均增强,从而明显提高了黄瓜对白粉病的抗性。本试验中接种水稻倒3叶叶鞘,叶片也未出现病斑,测定叶片的外切和内切几丁质酶活性,感病品种 Lemont 叶片酶活性和叶鞘同步变化,抗病品种 91SP 酶活性峰值比叶鞘晚1 d,可能是纹枯病菌侵染水稻后诱导产生的抗病信号分子迅速传导侵染信号引起的。

Rodrigues等^[6]研究看出,对稻瘟病感病的品种 M201 在接种稻瘟病菌后,缺硅处理的水稻叶片,由于稻瘟病菌迅速繁殖而快速诱导几丁质酶转录本表达。本研究中感病品种缺硅处理在接种纹枯病菌 2 d后,两种几丁质酶活性就达峰值,比施硅处理快1 d,可能是缺硅导致病原菌在叶鞘生长繁殖更快,几丁质酶活性更快地被激发,迅速达到峰值,但其后又迅速下降,在接种 3 d后一直低于施硅处理。

接种纹枯病菌后,抗病品种 91SP 施硅处理内切几丁质酶活性显著高于缺硅处理,接种 3 d后,外切几丁质酶活性也显著高于缺硅处理;叶鞘和叶片 β -1,3-葡聚糖酶活性分别在接种后第2和第3 d起一直显著高于缺硅处理。这说明对于抗病品种 91SP,施硅能通过提高几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶活性来增强水稻对纹枯病的抗性。这可能是硅对诱导抗性信号起到了放大和增强的功能,更有助于水稻防卫反应基因的激活和大量表达,从而使几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶活性高于缺硅处理。接种纹枯病菌 3 d后,感病品种 Lemont 施硅处理两种几丁质酶活性均显著高于缺硅处理。感病品种施硅处理在接种后第6 d,其几丁质酶活性与未接种处理差异不大,而抗病品种则显著低于未接种处理,这也从一个侧面说明了施硅增强的感病品种 Lemont 的抗性幅度大于抗病品种 91SP。但感病品种 Lemont 施硅处理的叶鞘和叶片 β -1,3-葡聚糖酶分别在接种后第4和第5 d起就一直低于缺硅处理,这和孙万春等^[25]以感稻瘟病水稻为材料,接种稻瘟病菌后,施硅处理的 β -1,3-葡聚糖酶活性显著低于不施硅处理的研究结果相似。我们在另外的研究中发现,

施硅能协同调控感纹枯病水稻品种活性氧代谢反应及其相关酶的活性,起到很好的生理生化抗性作用;同时也使细胞硅含量增加,硅化细胞数目增多,起着物理屏障作用^[9],说明硅有可能调控其它防卫反应,阻止或延缓了纹枯病菌的进一步侵入和扩展,从而使水稻受到侵染的细胞数目相对较少,导致施硅处理中 β -1,3-葡聚糖酶活性相对较低。可见硅对植物本身诱导抗性机制的影响途径可能是多方面的,对于抗、感纹枯病的水稻品种,其诱导抗性机制有所不同。

参考文献:

- [1] Epstein E. Silicon [J]. Annual Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1999, 50: 641-664.
- [2] Ma J F, Yamaji N. Silicon uptake and accumulation in higher plants [J]. Trends Plant Sci., 2006, 11(8): 392-397.
- [3] Fauteux F, Remus-Borel W, Menzies J G, Belanger R R. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi [J]. FEMS Microbiol. Lett, 2005, 249(1): 1-6.
- [4] Remus-Borel W, Menzies J G, Belanger R R. Silicon induces antifungal compounds in powdery mildew-infected wheat [J]. Physiol. Mol. Plant Pathol., 2005, 66(3): 108-115.
- [5] Ghanmi D, McNally D J, Benhamou N. Powdery mildew of Arabidopsis thaliana: a pathosystem for exploring the role of silicon in plant-microbe interactions [J]. Physiol. Mol. Plant Pathol., 2004, 64(4): 189-199.
- [6] Rodrigues F A, Jurick II W M, Datnoff L E *et al.* Silicon influences cytological and molecular events in compatible and incompatible rice-*Magnaporthe grisea* interactions [J]. Physiol. Mol. Plant Pathol., 2005, 66(4): 144-159.
- [7] 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[J]. 世界农业, 2002, (6): 24-25.
The National Agriculture Technique Extension Service Center. Occurrent trends of major diseases and pests of crops in China in 2002 [J]. World Agric., 2002, (6): 24-25.
- [8] Rodrigues F A, Vale F X, Datnoff L E *et al.* Effect of rice growth stages and silicon on sheath blight development [J]. Phytopathology, 2003, 93(3): 256-261.
- [9] 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. Biol., 2006, 32(5): 600-606.
- [10] 张国良,戴其根,霍中洋,等. 外源硅对纹枯病菌侵染下水稻叶片光合功能的改善[J]. 生态学报, 2008, 28(10): 4881-4890.
Zhang G L, Dai Q G, Huo Z Y *et al.* Exogenous application of sodium silicate improves the resistance of rice photosynthesis to *Rhizoctonia solani* infection [J]. Acta Ecol. Sin., 2008, 28(10): 4881-4890.

- [11] 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[J]. 中国水稻科学, 2007, 21(3): 299-303.
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 [J]. Chin. J. Rice Sci., 2007, 21(3): 299-303.
- [12] 高宇,元崇东,谢响明. 植物几丁质酶的基因工程与分子生物学研究进展[J]. 生物技术通讯, 2004, 15(6): 642-645.
Gao Y, Yuan D D, Xie X M. Advances in research on genetic engineering and molecular biology of plant chitinase [J]. Lett. Biotech., 2004, 15(6): 642-645.
- [13] 蒋选利,李振岐,康振生. β -1,3-葡聚糖酶与植物的抗病性[J]. 西北农业学报, 2005, 14(4): 135-139.
Jiang X L, Li Z Z, Kang Z S. β -1,3-glucanase and plant disease resistance[J]. Acta Agric. Bor. - Occid. Sin., 2005, 14(4): 135-139.
- [14] Ma J F, Takahashi E. Effect of silicon on the growth and phosphorus up take of rice[J]. Plant Soil, 1990, 126 (1): 115-119.
- [15] 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* Ktñi) [J]. Chin. Rice Res. Newsl., 1998, 6(2): 7-8.
- [16] 上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1999. 129-130.
Shanghai Plant Physiology Association. Handbook of plant physiology experiment [M]. Shanghai: Shanghai Science Technology Press, 1999. 129-130.
- [17] Datnoff L E, Deren C W, Snyder G H. Silicon fertilization for disease management of rice in Florida [J]. Crop Prot. 1997, 16(6): 525-531.
- [18] Rodrigues F Á, Vale FXR, Korndörfer G H *et al.* Influence of silicon on sheath blight of rice in Brazil [J]. Crop Prot., 2003, 22 (1): 23-29.
- [19] Currie H A, Perry C C. Silica in plants: biological, biochemical and chemical studies [J]. Ann. Bot., 2007, 100 (7): 1383-1389.
- [20] 杨艳芳,梁永超,姜运生,孙万春. 硅对小麦过氧化物酶、超氧化物歧化酶和木质素的影响及与抗白粉病的关系[J]. 中国农业科学, 2003, 36(7): 813-817.
Yang Y F, Liang Y C, Lou Y S, Sun W C. Influence of silicon on peroxidase, superoxide dismutase activity and lignin content in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relation to resistance to powdery mildew [J]. Sci. Agric. Sin., 2003, 36(7): 813-817.
- [21] Bera S, Purkayastha R P. Multicomponent coordinated defense response of rice to *Rhizoctonia solani* causing sheath blight [J]. Cur. Sci., 1999, 76(10): 1376-1384.
- [22] 毛碧增,李德葆,李群,何祖华. 转化双价防卫基因获得抗纹枯病水稻[J]. 植物生理与分子生物学报, 2003, 29(4): 322-326.
Mao B Z, Li D B, Li Q, He Z H. Transgenic rice with double defense genes exhibiting resistance to sheath blight (*Rhizoctonia solani* Ktñi) [J]. J. Plant Physiol. Mol. Biol., 2003, 29(4): 322-326.
- [23] 左示敏,张亚芳,殷跃军,等. 田间水稻纹枯病抗性鉴定体系的确立与完善[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2006, 27(4): 57-61.
Zuo S M, Zhang Y F, Yin Y J *et al.* Establishment and improvement of inoculation technique and rating system in researching rice sheath blight resistance in field [J]. J. Yangzhou Univ. (Agric. & Life Sci.), 2006, 27(4): 57-61.
- [24] Liang Y C, Sun W C, Si J, Römheld V. Effect of foliar- and root-applied silicon on the enhancement of induced resistance in *Cucumis sativus* to powdery mildew [J]. Plant Pathol., 2005, 54(5): 678-685.
- [25] 孙万春,薛高峰,张杰,等. 硅对水稻病程相关蛋白活性和酚类物质含量的影响及其与诱导抗性的关系[J]. 植物营养与肥料学报, 2009, 15(4): 756-762.
Sun W C, Xue G F, Zhang J *et al.* Influences of silicon on activities of pathogenesis-related proteins and contents of total soluble phenolics and lignin in rice leaves infected by *Magnaporthe grisea* and its relation to induced rice blast resistance [J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2009, 15(4): 756-762.