

野生型水稻及其低硅突变体中植硅体和植硅体碳的含量与分布特征

张楠, 闫国超, 叶木军, 樊小平, 肖卓熙, 陈好, 彭苗, 梁永超*
(教育部污染环境修复与生态健康重点实验室/浙江大学环境与资源学院, 杭州 310058)

摘要: 【目的】水稻是典型的富硅植物, 植硅体沉积在水稻体内可封存有机碳。本文分析不同吸硅能力基因型水稻植硅体含量、形态、分布及其固碳特征, 探究水稻植硅体固碳机理。【方法】盆栽试验在浙江大学玻璃房内进行。供试材料为水稻低硅突变体 *Lsi1* 和 *Lsi2* 及其野生型, 所有施肥和管理措施一致。于成熟期, 取水稻地上部茎、叶、鞘样品, 常规方法测定硅、植硅体、植硅体碳含量。【结果】1) 不同基因型水稻体内硅含量、植硅体含量、生物量干物质植硅体碳含量存在显著差异, 均表现为突变体显著低于其野生型, 大小依次为 *Lsi1* 野生型 > *Lsi2* 野生型 > *Lsi2* 突变体 > *Lsi1* 突变体, *Lsi1* 和 *Lsi2* 突变体水稻植硅体碳含量显著高于其野生型, 大小依次为 *Lsi1* 突变体 > *Lsi2* 突变体 > *Lsi2* 野生型 > *Lsi1* 野生型。2) 野生型水稻硅与植硅体含量为鞘 > 叶 > 茎, 而突变体水稻硅与植硅体含量为叶 > 鞘 > 茎, 水稻叶片中的植硅体碳与生物量干物质植硅体碳含量最高, 植硅体碳含量整体分布趋势为叶 > 茎 > 鞘, 生物量干物质植硅体碳含量整体变化趋势为叶 > 鞘 > 茎。3) 水稻植硅体含量与硅含量之间呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 高吸硅的水稻植硅体含量高, 且形成的植硅体比表面积小, 表明植硅体含量及其形态受其遗传特性的影响。植硅体含量与生物量干物质植硅体碳含量之间呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 植硅体碳含量与生物量干物质植硅体碳含量之间呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 表明生物量干物质植硅体碳含量除了受植硅体含量影响, 还受植硅体所包裹的有机碳浓度影响。4) *Lsi1* 及 *Lsi2* 野生型水稻生物量、植硅体储量、植硅体碳储量显著高于其突变体。【结论】具有高吸硅能力的野生型水稻与其突变体相比, 生物量、硅、植硅体、生物量干物质植硅体碳含量增加, 分布不同, 虽然植硅体碳含量降低, 但植硅体碳储量增加。*Lsi1* 及 *Lsi2* 野生型水稻比低硅突变体水稻具有更高的固碳潜力。

关键词: 水稻突变体; 植硅体; 植硅体碳; 植硅体碳储量

The contents and distributions of phytolith and phytolith-occluded carbon in different rice genotypes

ZHANG Nan, YAN Guo-chao, YE Mu-jun, FAN Xiao-ping, XIAO Zhuo-xi, CHEN Hao, PENG Miao, LIANG Yong-chao*
(Key laboratory of Environment Remediation and Ecological Health, Ministry of Education/College of Environmental&Resource Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: 【Objectives】Rice is a well-known silicon (Si) accumulator. The phytolith enriched with Si in rice plant is able to occlude organic carbon. In order to explore the effect of Si-uptake ability on the content, distribution and carbon sequestration characteristic of phytoliths in rice, we selected four rice genotypes for investigation, different for illuminating the mechanism of phytolith carbon sequestration in rice. 【Methods】A pot experiment was conducted in the glass room of Zhejiang University using two rice mutants and their wild types, i.e. *Lsi1*, a mutant defective in Si-uptake (low silicon rice 1) and *Lsi2*, a mutant defective in Si-uptake (low silicon rice 2). Si-uptake ability on the contents of SiO_2 , phytolith and phytolith-occluded carbon (PhytOC) were measured in different aboveground organs (stem, leaf and sheath). All treatments were under the same fertilization and management conditions. 【Results】1) Different rice genotypes had significant differences in contents of

收稿日期: 2018-02-14 接受日期: 2018-08-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(31572191)资助。

联系方式: 张楠 E-mail: zhangnan9261@163.com; *通信作者 梁永超 E-mail: ycliang@zju.edu.cn

SiO₂, phytolith and PhytOC per gram of dry biomass with the following decreased order: *Lsi1* wild type > *Lsi2* wild type > *Lsi2* mutant > *Lsi1* mutant. The PhytOC contents were in the order of *Lsi1* mutant > *Lsi2* mutant > *Lsi2* wild type > *Lsi1* wild type. The contents of SiO₂, phytolith and PhytOC in *Lsi1* and *Lsi2* wild type were significantly higher than in its corresponding mutant, while the PhytOC contents showed an opposite trend. 2) The contents of SiO₂ and phytolith in the rice mutants were the highest in leaf, followed by sheath and stem, while in the rice wide types, their contents were the highest in sheath, followed by leaf and stem. The PhytOC contents and PhytOC per gram of dry biomass of rice were the highest in leaf of the four rice genotypes. The distribution trend of PhytOC content was in the order of leaf > stem > sheath, while that of PhytOC per gram of dry biomass of rice was in the order of leaf > sheath > stem. 3) There existed a positive correlation between phytolith contents and SiO₂ contents ($P < 0.01$). Higher contents and smaller specific surface area of phytolith were observed in the rice genotypes with higher Si-uptake ability, indicating that both of the content and form of phytolith were affected by the genetic characteristics. A positive correlation was also found between phytolith contents and PhytOC ($P < 0.01$), while negative correlation was observed between PhytOC contents and PhytOC ($P < 0.01$), suggesting that the PhytOC per gram of dry biomass of rice was closely related to not only the phytolith content but the content of PhytOC. 4) The storages of phytolith and PhytOC, dry biomasses of the wild types of rice were significantly higher compared with their mutants. 【 **Conclusions** 】 Compared with the mutants, the wild types of rice has the higher contents of SiO₂ and phytolith, dry biomasses and PhytOC per gram of dry biomass of rice, although the distributions are different. The wild types has lower PhytOC contents, but higher PhytOC storages than the mutants. Therefore, *Lsi1* and *Lsi2* wild type rice with higher Si-uptake ability have higher carbon sequestration potential than their corresponding mutants.

Key words: rice mutant; phytolith; phytolith-occluded carbon; phytolith-occluded carbon storage

CO₂ 是引起全球气候变暖的主要温室气体，人类活动和工业化增加了大气中 CO₂ 的排放，全球变暖日益加剧^[1]。自工业革命以来全球 CO₂ 浓度已从 281 mg/L 上升到 400 mg/L，预计到 2100 年可能达到 936 mg/L^[2]。陆地生态系统对全球变暖的正负反馈作用已成为现阶段生态学关注的热点^[3]，陆地生态系统的碳固定很可能会影响气候变化以及全球碳循环^[4]，因此研究 CO₂ 的封存具有重要的理论与实际意义。

植硅体是植物根系吸收的无定型硅酸通过聚合作用在植物细胞壁、细胞内腔、细胞间隙沉积^[5-6]。植硅体碳是植硅体形成过程中封存在植物细胞内的有机碳，大部分来自于光合作用固定大气中的 CO₂^[7-8]。尽管与硅酸盐矿物相比，植硅体的溶解度更高，但在特定的物理化学条件下，植硅体具有很强的抗分解能力，可以在土壤中保存数千年。植株还到土壤中降解后植硅体将被释放出来，经过 2000 年的分解，植硅体碳占土壤总有机碳的 82%，相比其它有机碳组分来说更稳定，并且植硅体碳在土壤中的积累随着时间推移而增加^[9]。从长远来看，植硅体碳贡献了陆地生态系统总碳汇的 15%~37%^[10]，植硅体对碳的固定是陆地土壤长期封存有机碳的重要机制之

一^[11]。通过建立植物体内硅与植硅体之间的估算模型，根据植物硅含量可直接换算出植硅体含量，且通过估算植硅体中所包含有机碳的含量以及对植物的现存生物量，可以估算如森林^[11]、草原^[12]、农作物^[13]等的潜在碳封存能力。因此，陆地生态系统的硅 (Si) 与碳 (C) 耦合对全球气候变化起着重要的调控作用。

虽然硅还不是公认的植物必需元素，但硅对许多植物健康生长发育有益^[14]。植硅体是硅在植物中的主要存在形态，几乎存在于所有种类的植物中，尤其是富硅植物^[15]。水稻是对硅有很强富集能力的禾本科植物，其干物质含硅 (SiO₂) 量高达 10%^[16]，水稻鞘叶中可高达 20%^[17]。研究表明，水稻根部的硅转运体以硅酸的形态吸收硅^[18]，然后以单硅酸的形态转运到植物器官^[19]，并且最终通过脱水絮凝，以水合聚合物 (SiO₂·nH₂O) 的形态，即植硅体，沉积在植物的质外体，可以提高植物的抗倒伏、抗病虫害与抗逆能力^[20-21]。

本文选取吸硅能力不同的水稻基因型 *Lsi1* 及 *Lsi2* 突变体及其野生型，研究其不同器官中硅含量、植硅体含量、植硅体碳含量、生物量干物质植

硅体碳含量以及植硅体形态等, 阐明吸硅能力截然不同的水稻植硅体分布及其固碳特征; 观察不同植硅体形态特征; 探讨水稻吸硅能力对植硅体形成及其固碳的机理, 为今后大田水稻植硅体碳汇研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验于 2016 年 4—10 月在杭州市浙江大学紫金港校区玻璃房 (30°17'56"N、120°5'13"E) 进行, 气温变幅在 10~35℃ 之间, 平均相对湿度 70.3%。盆栽土壤取自浙江大学紫金港校区农业试验站的水稻土 (0—20 cm), 经去除石块杂物、混匀等处理后装入规格一致的塑料桶中, 每桶 8 kg 土。盆栽土壤理化性质: pH 7.33、全氮含量 0.30 g/kg、全磷含量 0.52 g/kg、全碳含量 0.39 g/kg、有机质含量 6.72 g/kg、有效磷含量 22.7 mg/kg、有效钾含量 25.2 mg/kg、有效硅含量 174.4 mg/kg、铵态氮含量 7.72 mg/kg、硝态氮含量 72.3 mg/kg。试验采用单因素随机区组设计, 共设 4 个处理: 水稻 *Lsi1* 突变体、*Lsi1* 野生型、*Lsi2* 突变体、*Lsi2* 野生型。每个处理设 3 个重复。施肥条件一致, 确保原本土壤中有有效硅含量相同, 每桶氮磷钾肥按推荐量加入 (按风干土计算), 氮肥为尿素, 施用量为 180 mg/kg, 其中 50% 作为底肥, 50% 在分蘖期作为追肥; 磷肥为过磷酸钙, 施用量为 60 mg/kg; 钾肥为氯化钾, 施用量为 100 mg/kg。本盆栽试验管理参照当地水稻种植方式。作物生育初期按容积浇水, 保持每盆浇水量一致, 按照作物生长发育过程中对水分需要量的增加, 定期浇水确保水稻处于淹水状态 (保持 5 cm 水层)。

1.2 样品采集和处理

水稻播种前, 采集基础土壤样品, 自然风干后, 去除砾石并挑根, 研磨后分别过 2.0、0.85、0.15 mm 筛, 其中过 2.0 mm 筛土供 pH、有效硅、铵态氮、硝态氮的测定, 过 0.85 mm 筛土供有效磷、有效钾测定, 过 0.15 mm 筛土测定有机质、全磷、全碳、全氮等指标。

植物样品选在水稻成熟期采集, 此时水稻的植硅体含量最大^[22-23]。采集每个处理水稻的地上部植株, 将植株样品分为茎、叶、鞘, 先用流动的自来水冲洗, 再用去离子水反复冲洗; 然后将各器官样品放置在鼓风烘箱中, 先在 105℃ 杀青 30 min, 然后将烘箱调至 75℃ 烘干至恒重; 称取各器官样品干

重, 分别用不锈钢植物粉碎机粉碎过 0.15 mm 筛用于测定硅、植硅体及植硅体碳含量。

1.3 测定方法

土壤 pH 采用 pH 计测定, 土液比为 1 : 2.5; 土壤有效钾的测定采用醋酸铵浸提—火焰光度法测定; 有效磷采用 NaHCO₃ 浸提—钼锑抗比色法测定^[24]; 全磷含量按文献方法测定^[25]; 土壤铵态氮的测定用氯化钾浸提—靛酚蓝比色法; 土壤硝态氮的测定用氯化钾浸提—双波长比色法; 土壤有机碳的测定用浓硫酸—重铬酸钾氧化法^[26]; 土壤有效硅用柠檬酸缓冲液提取—钼蓝比色法测定^[24]; 全碳、全氮用元素分析仪测定 (Elementarvario EL CUBE, Germany)。

植株样品中硅含量用微波消解提取—钼蓝比色法测定; 在测定同时加入植物标准样 (GBW07602), 以检验测定样品的准确性^[27]。植物样品植硅体的提取采用微波消解方法来提取^[28], 同时用 Walkley-Black 方法确保植硅体外的有机物质被彻底去除^[29], 将提取的植硅体放于已称重的干燥离心管内, 在 75℃ 鼓风烘箱中放置干燥 24 h, 冷却后通过称重得到植硅体质量^[23]。植硅体碳用碱溶分光光度法测定^[30], 使用强碱溶解植硅体, 既无污染又能定量测定植硅体中的有机碳含量^[31]。

计算方法如下^[11-12]:

植硅体含量 (mg/g) = 植硅体量 (mg)/样品干重 (g);

植硅体碳含量 (mg/g) = 植硅体封存的有机碳量 (mg)/植硅体量 (g);

生物量干物质植硅体碳含量 (mg/g) = 植硅体封存的有机碳量 (mg)/样品干重 (g)

式中: 植硅体含量是指水稻植株植硅体的含量; 植硅体碳含量是植硅体中封存的有机碳含量; 生物量干物质植硅体碳含量是水稻植株中封存的有机碳含量。

1.4 数据处理与统计分析

用 Microsoft Excel、SPSS18.0 进行统计分析, 数据结果为 3 次重复的平均值, 进行单因素方差分析; 用 Duncan 新复极差法进行多重比较; 用 Origin 8.5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同基因型水稻硅含量、植硅体含量及形态

图 1 结果表明, 不同基因型水稻硅含量存在显著差异, 为 *Lsi1* 野生型 > *Lsi2* 野生型 > *Lsi2* 突变体 > *Lsi1* 突变体, 变幅为 21.41~81.16 mg/g, 平均 51.84 mg/g。 *Lsi1* 和 *Lsi2* 野生型水稻中硅含量显著高于其

突变体, 分别相应高出 60.75 mg/g 和 38.07 mg/g。

水稻植硅体含量变化趋势与硅含量的变化趋势, 为 *Lsi1* 野生型 > *Lsi2* 野生型 > *Lsi2* 突变体 >

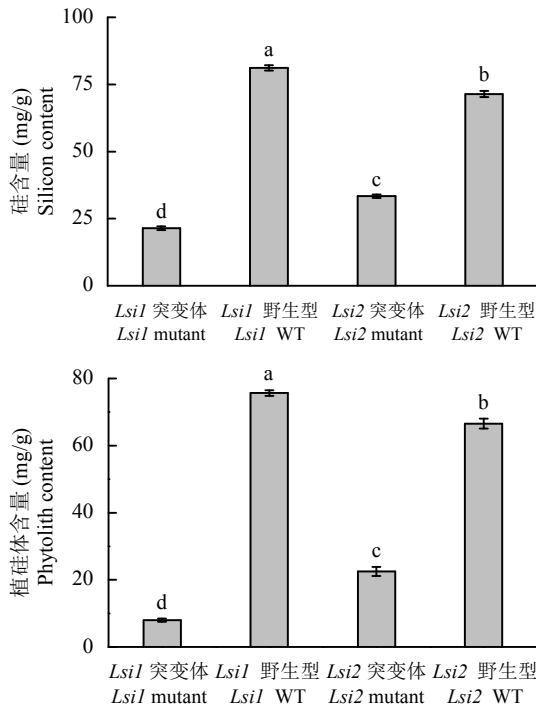


图 1 突变体及其野生型水稻硅含量和植硅体含量

Fig. 1 Contents of SiO₂ and phytolith in rice mutants and their wide types

[注 (Note): 柱上不同字母表示水稻不同基因型间差异达 $P < 0.05$ 显著水平 Values followed by different letters above the column indicate significant differences among genotypes at 5% level.]

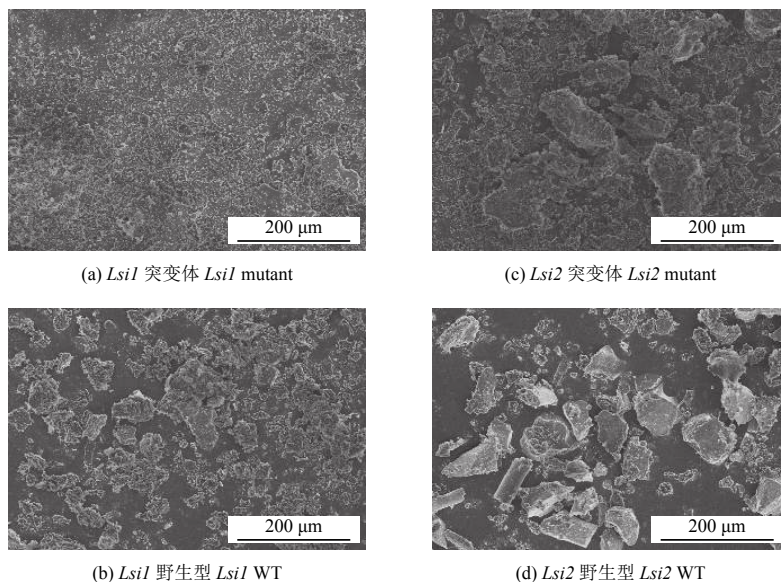


图 2 突变体及其野生型水稻中提取的植硅体电子显微镜扫描图像

Fig. 2 Representative scanning electron microscope (SEM) images of phytoliths isolated from rice mutants and their wide types

Lsi1 突变体, 不同基因型间植硅体含量存在显著差异, 含量变化范围为 8.00~75.66 mg/g, 平均 43.17 mg/g。 *Lsi1* 野生型水稻中植硅体含量显著高于其突变体, 分别为 75.66 mg/g 和 8.00 mg/g; *Lsi2* 野生型水稻中植硅体含量显著高于其突变体, 分别为 66.53 mg/g 和 22.50 mg/g (图 1)。

对不同基因型水稻体内提取出的植硅体进行电镜扫描看出, 突变体与其野生型中植硅体的电镜扫描形态存在差异, 突变体中的植硅体比表面积大于其野生型 (图 2)。

2.2 不同基因型水稻植硅体碳及生物量干物质植硅体碳含量比较

从图 3 看出, 不同基因型水稻植硅体碳含量为 *Lsi1* 突变体 > *Lsi2* 突变体 > *Lsi2* 野生型 > *Lsi1* 野生型, 平均 32.59 mg/g, 突变体及其野生型间存在显著差异。 *Lsi1* 突变体水稻中植硅体碳含量高于其野生型, 分别为 42.37 mg/g 和 24.79 mg/g; *Lsi2* 突变体水稻中植硅体碳含量也显著高于其野生型, 分别为 38.01 mg/g 和 25.19 mg/g。

生物量干物质植硅体碳含量在不同基因型间差异显著, 表现为 *Lsi1* 野生型 > *Lsi2* 野生型 > *Lsi2* 突变体 > *Lsi1* 突变体, 变化范围在 0.34~1.88 mg/g 之间, 平均 1.19 mg/g。 *Lsi1* 野生型含量显著高于其突变体, 分别为 1.88 mg/g 和 0.34 mg/g; *Lsi2* 野生型也显著高于其突变体, 含量分别为 1.68 mg/g 和 0.86 mg/g。

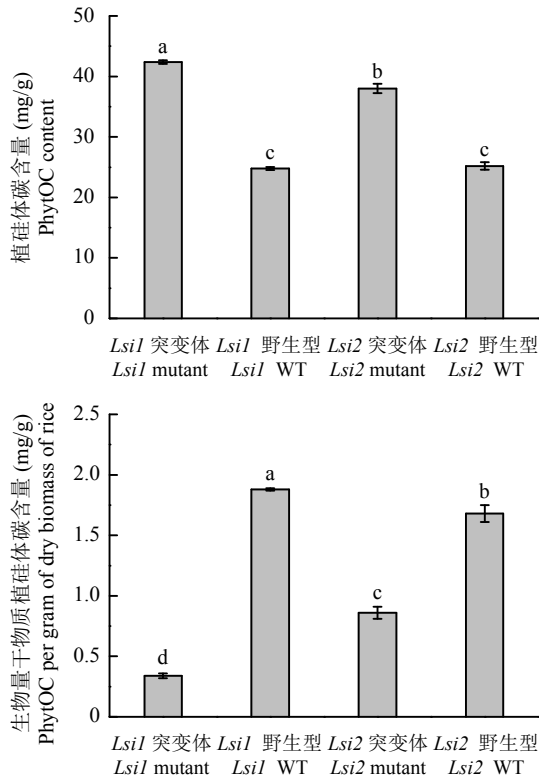


图3 突变体及其野生型水稻植硅体碳和生物量干物质植硅体碳含量

Fig. 3 The PhytOC contents and PhytOC in the dry biomass of rice mutants and their wide types

[注 (Note): 柱上不同字母表示水稻不同基因型间差异达 $P < 0.05$ 显著水平 Values followed by different letters above the column indicate significant differences among rice genotypes at 5% level.]

2.3 水稻不同器官硅、植硅体、植硅体碳、生物量干物质植硅体碳含量分布特征

从表1看出, *Lsi1* 及 *Lsi2* 突变体水稻硅含量为叶 > 鞘 > 茎, 而野生型硅含量为鞘 > 叶 > 茎。四个基因型水稻茎、叶、鞘之间硅含量存在显著差异, 茎中硅含量变化范围为 18.62~46.37 mg/g, 平均 30.45 mg/g; 叶片中硅含量变化范围为 24.85~87.05 mg/g, 平均 56.89 mg/g; 鞘中硅含量变化在 20.16~97.29 mg/g 之间, 平均 60.93 mg/g。

Lsi1 突变体水稻植硅体在叶片中的含量显著高于鞘, 鞘又显著高于茎。*Lsi1* 野生型和 *Lsi2* 突变体水稻叶与鞘中植硅体含量差异均不显著, 但均显著高于茎。总的来说, *Lsi1* 及 *Lsi2* 突变体植硅体含量为叶 > 鞘 > 茎, 其野生型为鞘 > 叶 > 茎。四个基因型水稻茎中植硅体含量变化范围为 4.22~41.44 mg/g, 平均 21.97 mg/g; 叶中变化范围在 11.67~83.67 mg/g 之间, 平均 48.86 mg/g; 鞘中变化范围为

7.2~89.44 mg/g, 平均 51.58 mg/g (表1)。

除了 *Lsi1* 野生型水稻植硅体碳含量为茎 > 鞘 > 叶以外, 其它基因型植硅体碳含量为叶 > 茎 > 鞘, 不同器官间植硅体碳含量差异显著。茎中植硅体碳含量变化范围为 29.72~39.21 mg/g, 平均 34.86 mg/g; 叶中含量范围为 21.68~47.02 mg/g, 平均 37.35 mg/g; 鞘中植硅体碳含量存在较大差异, 变化范围在 16.28~36.52 mg/g 之间, 平均 26.93 mg/g。

生物量干物质植硅体碳含量整体变化趋势为叶 > 鞘 > 茎, 其中 *Lsi1* 野生型含量为鞘 > 叶 > 茎。水稻茎中生物量干物质植硅体碳含量变化范围在 0.17~1.23 mg/g 之间, 平均 0.70 mg/g; 叶中含量范围在 0.55~2.42 mg/g 之间, 平均 1.53 mg/g; 鞘中含量变幅在 0.26~2.34 mg/g 之间, 平均 1.18 mg/g。

2.4 不同基因型水稻植硅体及植硅体碳储量

由表2可知, 不同基因型水稻地上部生物量差异较大, 野生型高于其突变体, *Lsi2* 野生型生物量最高, 为 225.28 g/pot, 其突变体水稻生物量为 177.03 g/pot; *Lsi1* 野生型水稻生物量为 166.01 g/pot, 其突变体生物量最小, 为 156.27 g/pot。

Lsi1 及 *Lsi2* 野生型水稻茎、叶、鞘中植硅体储量显著高于其突变体, 植硅体积累量为 *Lsi2* 野生型 > *Lsi1* 野生型 > *Lsi2* 突变体 > *Lsi1* 突变体。*Lsi1* 野生型水稻植硅体储量为 12.57 g/pot, 显著高于其突变体的 1.25 g/pot, *Lsi2* 野生型植硅体储量为 14.98 g/pot, 显著高于其突变体的 3.99 g/pot。

野生型水稻茎、叶、鞘中植硅体碳储量显著高于其突变体, 地上部植硅体碳储量 *Lsi2* 野生型 > *Lsi1* 野生型 > *Lsi2* 突变体 > *Lsi1* 突变体。*Lsi1* 野生型水稻植硅体碳储量为 311.35 mg/pot, 显著高于其突变体的 52.96 mg/pot。*Lsi2* 野生型水稻植硅体碳储量也显著高于其突变体, 分别为 377.39 mg/pot 和 151.45 mg/pot。

2.5 相关性分析

从图4相关性分析可以看出, 不同基因型水稻植硅体与硅含量呈极显著的正相关 ($R^2=0.98$, $P < 0.01$), 表明水稻植株富硅能力对植硅体含量具有显著的影响。植硅体含量和植硅体碳含量呈极显著负相关 ($R^2=0.57$, $P < 0.01$), 植硅体含量和生物量干物质植硅体碳含量呈极显著正相关 ($R^2=0.81$, $P < 0.01$), 植硅体碳含量与生物量干物质植硅体碳含量之间呈极显著的负相关 ($R^2=0.21$, $P < 0.01$)。

表 1 其野生型水稻及突变体各器官硅、植硅体、植硅体碳、生物量干物质植硅体碳含量

Table 1 The contents of phytolithSiO₂, PhytOC and PhytOC in dry biomass of stemleaf and sheath of rice mutants and their wide types

基因型 Genotype	器官 Organ	硅含量 SiO ₂ content (mg/g)	植硅体含量 Phytolith content (mg/g)	植硅体碳含量 PhytOC content (mg/g)	生物量干物质植硅体碳含量 PhytOC content (mg/g, dry biomass)
<i>Lsi1</i> 突变体 <i>Lsi1</i> mutant	茎 Stem	18.62 ± 0.30 c	4.22 ± 0.38 c	39.21 ± 0.86 b	0.17 ± 0.01 c
	叶 Leaf	24.85 ± 0.94 a	11.67 ± 0.88 a	46.99 ± 0.41 a	0.55 ± 0.04 a
	鞘 Sheath	20.16 ± 0.71 b	7.22 ± 0.19 b	36.52 ± 1.04 c	0.26 ± 0.01 b
<i>Lsi1</i> 野生型 <i>Lsi1</i> WT	茎 Stem	46.37 ± 0.42 c	41.44 ± 2.78 b	29.72 ± 1.39 a	1.23 ± 0.10 c
	叶 Leaf	87.05 ± 1.08 b	83.67 ± 2.91 a	21.68 ± 0.57 c	1.81 ± 0.11 b
	鞘 Sheath	97.29 ± 3.47 a	89.44 ± 5.40 a	26.17 ± 0.31 b	2.34 ± 0.15 a
<i>Lsi2</i> 突变体 <i>Lsi2</i> mutant	茎 Stem	18.56 ± 0.26 c	8.00 ± 0.58 b	38.94 ± 0.72 b	0.31 ± 0.03 c
	叶 Leaf	40.63 ± 1.15 a	28.33 ± 1.20 a	47.02 ± 0.63 a	1.33 ± 0.06 a
	鞘 Sheath	37.23 ± 1.06 b	27.56 ± 1.02 a	28.77 ± 0.73 c	0.79 ± 0.05 b
<i>Lsi2</i> 野生型 <i>Lsi2</i> WT	茎 Stem	38.24 ± 0.50 c	34.22 ± 0.51 c	31.56 ± 0.91 b	1.08 ± 0.05 c
	叶 Leaf	75.01 ± 1.14 b	71.78 ± 2.8 b	33.72 ± 0.06 a	2.42 ± 0.09 a
	鞘 Sheath	89.05 ± 0.50 a	82.11 ± 3.83 a	16.28 ± 0.40 c	1.34 ± 0.09 b

注 (Note): 数值后不同字母表示同一基因型水稻不同器官之间差异达 $P < 0.05$ 显著水平 Values followed by different letters indicate significant differences among different organs for the same genotype at 5% level.

表 2 突变体及其野生型水稻生物量、植硅体储量及植硅体碳储量

Table 2 Dry biomass, phytolith storage and PhytOC storage in mutants and their wide types of rice

基因型 Genotype	器官 Organ	生物量 (g/pot) Dry biomass	植硅体储量 (g/pot) Phytolith storage	植硅体碳储量 (mg/pot) PhytOC storage
<i>Lsi1</i> 突变体 <i>Lsi1</i> mutant	茎 Stem	42.82 ± 4.17 b	0.18 ± 0.03 b	7.11 ± 1.17 d
	叶 Leaf	55.69 ± 4.06 b	0.65 ± 0.08 d	30.58 ± 3.87 d
	鞘 Sheath	57.76 ± 6.30 b	0.42 ± 0.05 d	15.28 ± 2.24 d
	合计 Subtotal		1.25 ± 0.11 D	52.96 ± 4.69 D
<i>Lsi1</i> 野生型 <i>Lsi1</i> WT	茎 Stem	40.15 ± 3.80 b	1.66 ± 0.17 a	49.26 ± 3.20 b
	叶 Leaf	62.30 ± 6.05 b	5.22 ± 0.69 b	113.46 ± 17.86 b
	鞘 Sheath	63.56 ± 3.52 b	5.68 ± 0.40 b	148.63 ± 9.41 a
	合计 Subtotal		12.57 ± 1.09 B	311.35 ± 24.73 B
<i>Lsi2</i> 突变体 <i>Lsi2</i> mutant	茎 Stem	48.07 ± 4.95 ab	0.38 ± 0.02 b	14.91 ± 0.95 c
	叶 Leaf	63.60 ± 3.86 b	1.80 ± 0.17 c	84.80 ± 7.34 c
	鞘 Sheath	65.36 ± 7.58 b	1.80 ± 0.21 c	51.73 ± 5.13 c
	合计 Subtotal		3.99 ± 0.35 C	151.45 ± 11.51 C
<i>Lsi2</i> 野生型 <i>Lsi2</i> WT	茎 Stem	54.92 ± 4.52 a	1.88 ± 0.17 a	59.43 ± 6.70 a
	叶 Leaf	83.72 ± 1.73 a	6.01 ± 0.11 a	202.52 ± 3.81 a
	鞘 Sheath	86.64 ± 8.52 a	7.10 ± 0.49 a	115.44 ± 5.72 b
	合计 Subtotal		14.98 ± 0.20 A	377.39 ± 4.33 A

注 (Note): 数值后不同小写字母表示水稻不同基因型间差异达 $P < 0.05$ 显著水平; 数值后不同大写字母表示不同基因型间水稻地上部储量差异达 $P < 0.05$ 显著水平 Values followed by different small letters indicate significant differences among treatments at 5% level; Values followed by different capital letters indicate significant differences among the above ground storage of different rice genotypes at 5% level.

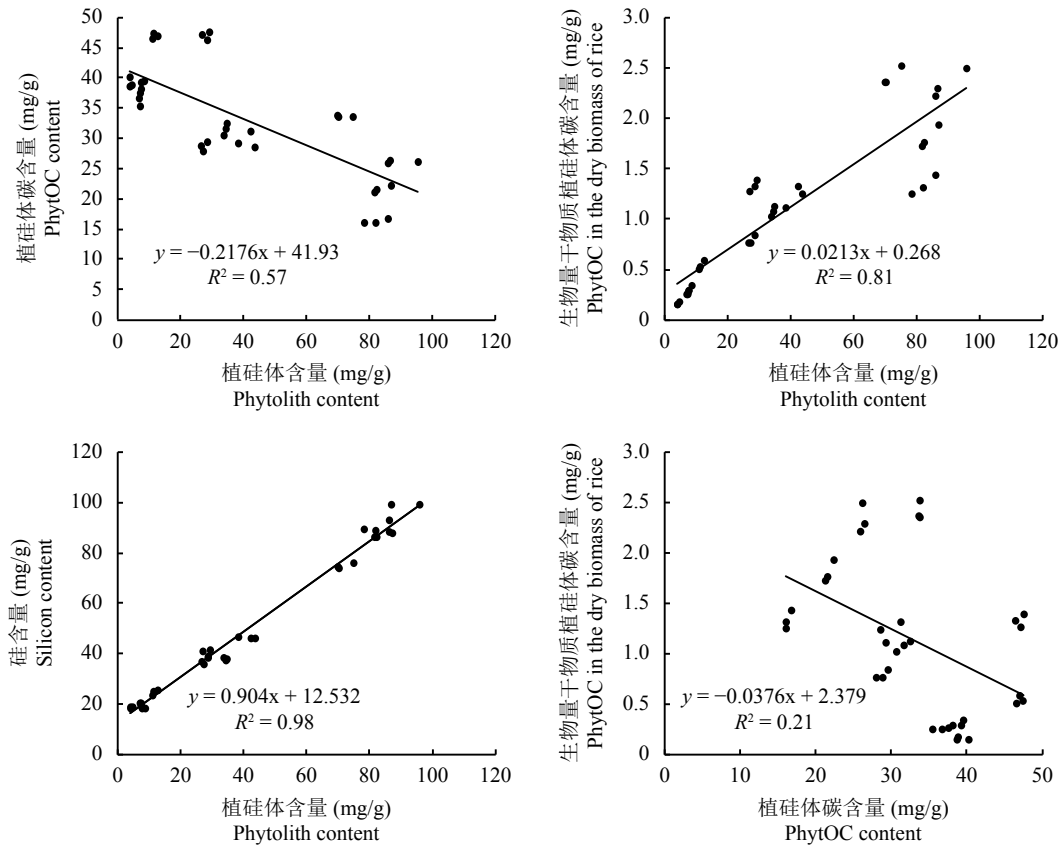


图 4 突变体及其野生型水稻植硅体含量、植硅体碳含量、生物量干物质植硅体碳含量之间的相关性分析

Fig. 4 Correlations among Si content phytolith content, PhytOC content and PhytOC in the dry biomass of mutants and wide types of rice

3 讨论

3.1 不同吸硅能力基因型水稻硅含量及植硅体产生影响因素

水稻在积累硅的能力上有很大的差异^[32], 这种差异与水稻根部吸收 $[\text{Si}(\text{OH})_4]$ 能力紧密相关^[23]。研究发现, 水稻吸硅存在特殊的转运蛋白^[33], 不同基因型水稻吸收硅的能力不同。Ma 等^[34]研究表明 *Lsi1* 突变体水稻与其野生型相比, 在整个生长周期积累少量的硅。*Lsi2* 突变体的吸硅能力和生物量比其野生型水稻低很多^[35]。本试验表明, *Lsi1* 及 *Lsi2* 野生型水稻中硅的含量显著高于其突变体 (图 1), 与李莉等^[36]和刘俊霞等^[37]的研究结果一致。

本研究中硅与植硅体含量在不同基因型水稻中呈现一致的变化趋势, 野生型水稻硅与植硅体含量显著高于其突变体, 进一步对水稻体内硅与植硅体含量进行相关性分析, 结果显示两者存在极显著的正相关关系 (图 4)。植硅体中绝大部分都是硅, 而植物中有 90% 以上的硅以植硅体的形态存在^[37], 因此, 植物体内硅与植硅体含量常呈现显著的正相关

关系 ($R^2=0.98$, $P < 0.01$)。Song 等^[11-12, 23]在对中国森林和草原的研究及水稻对施硅响应的研究, 杨杰等^[38]对绿竹和麻竹的研究以及刘俊霞等^[37]对毛竹的研究也表明了这一点。野生型与突变体水稻相比, 其植株富硅能力较强, 植硅体含量也较高。

此外, 本研究发现植硅体的形成除了受吸硅能力影响, 还受植物本身遗传特性和环境因子的共同影响。Li 等^[39]研究表明, 水稻植硅体的稳定性受其形态的影响。本试验对吸硅能力不同的水稻进行电镜扫描 (图 2) 发现, 突变体的比表面积大于其野生型, 可能影响植硅体的稳定性。

3.2 不同吸硅能力基因型水稻对植硅体碳和生物量干物质植硅体碳含量的影响

不同植物植硅体封存有机碳的能力不同^[11]。本研究表明, 野生型水稻中植硅体碳含量低于其突变体, 而生物量干物质植硅体碳含量显著高于其突变体。植硅体碳的产生受很多因素影响, 植硅体碳含量与植物吸收利用 CO_2 速率有直接关系^[8]。此外, 植硅体碳还可能受植硅体含量、植硅体固碳效率、生长环境、植物基因型的影响。Song 等^[23]研究表明,

施硅肥可以提高水稻中植硅体含量以及生物量干物质植硅体碳含量。本研究提供最直接的证据证明了高吸硅能力的水稻的生物量干物质植硅体碳显著高于低吸硅能力的水稻, 进而表明高吸硅能力的水稻可以对大气中的 CO₂ 产生间接影响。

在对湿地芦苇^[40]和竹子^[41]的研究中发现, 植硅体与植硅体碳含量之间没有显著的相关性。而本研究表明, 植硅体与植硅体碳含量之间呈显著负相关(图 4, $R^2=0.57$, $P < 0.01$), 这与 Li 等^[42]对水稻的研究结果相一致。分析其原因, 可能是由于不同水稻基因型的遗传特性不同, 且本研究选择吸硅能力显著不同的水稻突变体及其野生型进行盆栽试验, 减少了环境因子的影响。研究还显示, 生物量干物质植硅体碳含量与植硅体碳含量之间呈极显著负相关(图 4, $R^2=0.21$, $P < 0.01$), 生物量干物质植硅体碳含量和植硅体含量呈极显著正相关(图 4, $R^2=0.81$, $P < 0.01$), 此结果与 Song 等^[23]对水稻, Li 等^[15]对竹子及 Li 等^[42]对水稻的研究结果相一致。这表明生物量干物质植硅体碳含量除了受植硅体含量影响以外, 还受植硅体所包裹的有机碳浓度影响。

3.3 不同吸硅能力基因型水稻硅、植硅体、植硅体碳及生物量干物质植硅体碳含量的分布特征

蒸腾作用是影响作物植硅体分布的因素之一^[43], 在蒸腾作用的影响下, 植物不同器官内的植硅体及硅含量会有明显差异。Li 等^[42]选取五种水稻品种分析得出, 水稻不同器官硅与植硅体的分布规律为鞘 > 叶 > 茎。Li 等^[44]对芦苇不同器官植硅体分析得出其分布规律为叶 > 鞘 > 根 > 茎。杨杰等^[38]对绿竹研究表明, 硅与植硅体不同器官的分布趋势一致, 不同器官硅与植硅体含量分布为叶 > 枝 > 秆。本研究发现, 不同吸硅能力突变体与其野生型水稻各器官植硅体含量与硅含量具有高度一致的变化趋势, 野生型及其突变体水稻不同器官植硅体与硅含量之间差异显著, 野生型分布规律为鞘 > 叶 > 茎, 突变体为叶 > 鞘 > 茎。推测可能由于突变体水稻吸硅能力低于其野生型, 当水稻处于缺硅状态时, 会优先向叶中提供硅以有利于植物生长。

有研究表明, 植硅体碳封存能力在相同植物的不同器官中差别很大^[45]。四种基因型水稻中, 不同器官植硅体碳含量差异显著, 整体分布趋势为叶 > 茎 > 鞘; 不同器官生物量干物质植硅体碳含量存在显著差异, 整体分布趋势为叶 > 鞘 > 茎。由此可见, 植硅体碳主要存在于植物的蒸腾位置, 在叶片中居多。

3.4 不同吸硅能力基因型水稻植硅体碳封存潜力比较

植硅体碳汇是植物凋落物释放出植硅体碳累积的结果, 植物中植硅体闭蓄有机碳的封存能力主要体现在植硅体碳储量上^[46]。本研究中, *Lsi1* 及 *Lsi2* 的野生型水稻植硅体储量显著高于其突变体。虽然突变体的植硅体碳显著高于其野生型, 但水稻植硅体含量、生物量、生物量干物质植硅体碳含量均为野生型水稻显著高于其突变体, 野生型水稻植硅体碳储量显著高于其突变体。这表明, 野生型水稻的植硅体闭蓄有机碳的封存潜力显著高于其突变体, 推广高吸硅水稻品种或增施硅肥, 对于提高水稻植硅体固碳潜力、增加碳汇具有重要的生物地球化学意义。

4 结论

1) 低吸硅能力突变体水稻植硅体碳含量显著高于其野生型, 但高吸硅能力野生型水稻不仅增加了硅与植硅体含量, 还增加了生物量与生物量干物质植硅体碳含量, 野生型水稻的固碳潜力高于其突变体。

2) 不同吸硅能力基因型水稻不同器官硅含量、植硅体含量、植硅体碳含量及生物量干物质植硅体碳含量分布存在显著差异, 高吸硅野生型水稻硅与植硅体分布与低吸硅突变体不同, 推测水稻缺硅时会优先向叶中转运分布。野生型及其突变体水稻叶中植硅体碳及生物量干物质植硅体碳含量最高。

3) 与低吸硅能力的水稻相比, 高吸硅能力的水稻植硅体形态比表面积较小, 可能影响植硅体的稳定性。

致谢: 日本冈山大学马建锋教授为本研究提供突变体和野生型水稻种子, 特此致谢。

参考文献:

- [1] 苏京志, 温敏, 丁一汇, 等. 全球变暖趋缓研究进展[J]. 大气科学, 2016, 40(6): 1143-1153.
Su J Z, Wen M, Ding Y H, *et al.* Hiatus of global warming: A Review[J]. Chinese Journal of Atmospheric Sciences, 2016, 40(6): 1143-1153.
- [2] Flato G, Marotzke J, Abiodun B, *et al.* Contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change, summary for policymakers[A]. IPCC. Climate change 2013[C]. Cambridge: Cambridge University Press, 2013, 5: 741-866.
- [3] Tang J Y, Riley W J. Weaker soil carbon-climate feedbacks resulting from microbial and abiotic interactions[J]. Nature Climate Change, 2015, 5(1): 56-60.

- [4] Lackner K S. A guide to CO₂ sequestration[J]. Science, 2003, 300(5626): 1677–1678.
- [5] Piperno D R. Phytoliths: Tracking environmental change using lake sediments[M]. Dordrecht: Springer, 2002. 235–251.
- [6] Sangster A G, Hodson M J. Silicon and aluminium codeposition in the cell wall phytoliths of gymnosperm leaves[A]. Meunier J D, Colin F. Phytoliths-applications in earth science and history[M]. Lisse, The Netherlands: A.A. Balkema, 2001. 343–355.
- [7] Hodson M J. The development of phytoliths in plants and its influence on their chemistry and isotopic composition. Implications for palaeoecology and archaeology[J]. Journal of Archaeological Science, 2016, 68: 62–69.
- [8] Song Z L, McGrouther K, Wang H L. Occurrence, turnover and carbon sequestration potential of phytoliths in terrestrial ecosystems[J]. Earth-Science Reviews, 2016, 158: 19–30.
- [9] Dordas C. Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture: a review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2008, 28(1): 33–46.
- [10] Parr J F, Sullivan L A. Soil carbon sequestration in phytoliths[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2005, 37(1): 117–124.
- [11] Song Z L, Liu H Y, Li B L, *et al.* The production of phytolith-occluded carbon in China's forests: implications to biogeochemical carbon sequestration[J]. Global Change Biology, 2013, 19(9): 2907–2915.
- [12] Song Z L, Liu H Y, Si Y, *et al.* The production of phytoliths in China's grasslands: implications to the biogeochemical sequestration of atmospheric CO₂[J]. Global Change Biology, 2012, 18(12): 3647–3653.
- [13] Song Z L, Wang H L, Strong P J, *et al.* Phytolith carbon sequestration in China's croplands[J]. European Journal of Agronomy, 2014, 53: 10–15.
- [14] Hohn A, Sommer M, Kaczorek D, *et al.* Silicon fractions in histosols and gleysols of a temperate grassland site[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2008, 171(3): 409–418.
- [15] Li B L, Song Z L, Li Z M, *et al.* Phylogenetic variation of phytolith carbon sequestration in bamboos[J]. Scientific Reports, 2014, 4: 4710.
- [16] Savant N K, Snyder G H, Datnoff L E. Silicon management and sustainable rice production[M]. Advances in Agronomy, 1996, 58: 151–199.
- [17] Ma J F, Yamaji N. Silicon uptake and accumulation in higher plants[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(8): 392–397.
- [18] Tamai K, Ma J F. Characterization of silicon uptake by rice roots[J]. New Phytologist, 2003, 158(3): 431–436.
- [19] Mitani N, Ma J F, Iwashita T. Identification of the silicon form in xylem sap of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant and cell physiology, 2005, 46(2): 279–283.
- [20] Song A L, Li P, Fan F L, *et al.* The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress[J]. PLoS One, 2014, 9(11): e113782.
- [21] Mohseni V G, Sabbagh S K. The ameliorative effects of silicon element on improvement of plants tolerance to diseases[J]. Scientia Agriculturae, 2014, 8: 80–85.
- [22] 李自民, 宋照亮, 姜培坤. 稻田生态系统中植硅体的产生与积累—以嘉兴稻田为例[J]. 生态学报, 2013, 33(22): 7197–7203.
- Li Z M, Song Z L, Jiang P K. The production and accumulation of phytoliths in rice ecosystems: a case study to Jiaxing Paddy Field[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(22): 7197–7203.
- [23] Song A L, Ning D F, Fan F L, *et al.* The potential for carbon bio-sequestration in China's paddy rice (*Oryza sativa* L.) as impacted by slag-based silicate fertilizer[J]. Scientific Reports, 2015, 5: 17354.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- Bao S D. Soil and agrochemistry analysis[M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2002.
- [25] 鲁如坤. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- Lu R K. Soil agricultural chemical analysis method[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press. 2000.
- [26] Pan G X, Li L Q, Zhang X H, *et al.* Soil organic carbon storage of China and the sequestration dynamics in agricultural lands[J]. Advances in Earth Science, 2003, 18(4): 609–618.
- [27] Dai W M, Zhang K Q, Duan B W, *et al.* Rapid determination of silicon content in rice[J]. Rice Science, 2005, 12(2): 145–147.
- [28] Parr J F, Dolic V, Lancaster G, *et al.* A microwave digestion method for the extraction of phytoliths from herbarium specimens[J]. Review of Palaeobotany and Palynology, 2001, 116(3–4): 203–212.
- [29] Walkley A, Black I A. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method[J]. Soil Science, 1934, 37(1): 29–38.
- [30] 杨杰, 李永夫, 黄张婷, 等. 碱溶分光光度法测定植硅体碳含量[J]. 分析化学, 2014, 42(9): 1389–1390.
- Yang J, Li Y F, Huang Z T, *et al.* Determination of phytolith-occluded carbon content using alkali dissolution-spectrophotometry[J]. Chinese Journal of Analytical Chemistry, 2014, 42(9): 1389–1390.
- [31] 王丹, 王奥博, 龙高飞, 等. 湿地生态系统中植硅体与植硅体碳的研究进展[J]. 生态学杂志, 2017, 36(12): 3602–3609.
- Wang D, Wang A B, Long G F, *et al.* Research advances of phytolith and phytolith-occluded-carbon in wetland ecosystems[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(12): 3602–3609.
- [32] 孟建, 崔粟, 韩江伟, 等. 植物硅素营养研究进展[J]. 安徽农学通报, 2013, 19(17): 26–28.
- Meng J, Cui L, Han J W, *et al.* Research Progress of Silicon Nutrition in Plants[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2013, 19(17): 26–28.
- [33] Swain R, Rout G R. Silicon in agriculture[J]. Sustainable Agriculture Reviews, 2017, 8: 233–260.
- [34] Ma J F, Tamai K, Yamaji N, *et al.* A silicon transporter in rice[J]. Nature, 2006, 440(7084): 688–691.
- [35] Ma J F, Yamaji N, Mitani N, *et al.* An efflux transporter of silicon in rice[J]. Nature, 2007, 448(7150): 209–212.
- [36] 李莉, 徐慧妮, 李昆志. 水稻硅转运蛋白研究进展[J]. 生物技术通报, 2010, (2): 11–13.
- Li L, Xu H N, Li K Z. Advances in research of silicon transporters in rice[J]. Biotechnology Bulletin, 2010, (2): 11–13.
- [37] 刘俊霞, 黄张婷, 姜培坤, 等. 母岩与竹龄对毛竹竹叶中硅和植硅体碳含量的影响[J]. 应用生态学报, 2017, 28(9): 2917–2922.

- Liu J X, Huang Z T, Jiang P K, *et al.* Effects of parent rock and bamboo age on silicon and phytolith-occluded carbon in the leaves of Moso bamboo[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(9): 2917–2922.
- [38] 杨杰, 项婷婷, 姜培坤, 等. 绿竹生态系统植硅体碳积累与分布特征[J]. 浙江农林大学学报, 2016, 33(2): 225–231.
- Yang J, Xiang T T, Jiang P K, *et al.* Phytolith-occluded organic carbon accumulation and distribution in a *Dendrocalamopsis oldhami* bamboo stand ecosystem[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2016, 33(2): 225–231.
- [39] Li Z M, Song Z L, Cornelis J T Impact of rice cultivar and organ on elemental composition of phytoliths and the release of bio-available silicon[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 529.
- [40] Li Z L, Song Z L, Jiang P K. Biogeochemical sequestration of carbon within phytoliths of wetland[J]. Chinese Science Bulletin, 2013, 58(20): 2480–2487.
- [41] 尹帅, 姜培坤, 孟赐福, 等. 绿竹和麻竹地上部植硅体碳封存潜力[J]. 生态学报, 2017, 37(20): 6827–6835.
- Yin S, Jiang P K, Meng C F, *et al.* Comparison of PhytOC sequestration rates in aboveground part of *Dendrocalamopsis oldhami* (Munro) Keng f. and *Dendrocalamus latiflorus* Munro[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(20): 6827–6835.
- [42] Li Z M, Song Z L, Parr J F, *et al.* Occluded C in rice phytoliths: implications to biogeochemical carbon sequestration[J]. Plant and Soil, 2013, 370(1–2): 615–623.
- [43] 龚金龙, 张洪程, 龙厚元, 等. 水稻中硅的营养功能及生理机制的研究进展[J]. 植物生理学报, 2012, 48(1): 1–10.
- Gong J L, Zhang H C, Long H Y, *et al.* Progress in research of nutrition functions and physiological mechanisms of silicon in rice[J]. Plant Physiology Journal, 2012, 48(1): 1–10.
- [44] Li Z M, Song Z L, Li B L. The production and accumulation of phytolith-occluded carbon in Baiyangdian reed wetland of China[J]. Applied Geochemistry, 2013, 37: 117–124.
- [45] 王永吉, 吕厚远. 植物硅酸体的研究及应用[M]. 北京: 海洋出版社, 1993.
- Wang Y J, Lv H Y. Phytolith study and its application[M]. Beijing: China Ocean Press, 1993.
- [46] Parr J, Sullivan L, Chen B, *et al.* Carbon bio-sequestration within the phytoliths of economic bamboo species[J]. Global Change Biology, 2010, 16(10): 2661–2667.