یافته های نوین کشاورزی
سال دهم- شماره۲- زمستان ۱۳۹٤

مروری بر اهمیت سیلیس در گیاهان
" جذب، انتقال و تأثیر آن بر تنش مواد معدنی در شرایط اسیدی"

پیمان زندی،* مؤسسه علوم گیاهی ،آکادمی علوم کشاورزی چین، پکن، جمهوری خلق چین
سایکات کومار باسو، گروه علوم زیستی، دانشگاه لتبریج، لتبریج، کانادا
ریلیان جینگ، مؤسسه علوم گیاهی ،آکادمی علوم کشاورزی چین، پکن، جمهوری خلق چین

چکیده

سیلیس (Si) به عنوان یک عنصر سودمند برای بسیاری از گونه های گیاهی بویژه در شرایط تنش شناخته شده است. در گذشته تحقیقات زیادی در جهت تعیین مکانیزم های درگیر در جذب و انتقال سیلیس توسط گیاهان آوندی صورت پذیرفته است. تحقیقات گسترده نشان داده اند سیلیس می تواند تنش های معدنی مختلفی را در گیاهان رشد یافته در شرایط اسیدی شامل سمیت منگنز و آلومینیوم به همراه کمبود فسفر کاهش دهد. همچنین در شرایط خاک های قلیایی، سیلیس از طریق رسوب گذاری در آندودرم واگزودرم ریشه گیاهان جذب آپوپلاستی سدیم راکاهش داده و منتج به افزایش نسبت پتاسیم به سدیم (برقراری یک حالت تعادل) و در نهایت کاهش فشار تنش قلیایی می شود. تا به حال ٤ ناقل سیلیس شناسایی شده و اطلاعات بسیار اندکی در خصوص واکنش این ناقلین در شرایط تنش موجود می باشد. لذا تحقیقات در این زمینه جهت روشن نمودن ارتباط بین این ناقلین و فواید سیلیس برای گیاهانی که در معرض تنش مواد معدنی قرار گرفته اند لازم و ضروری به نظر می رسد. شواهد و قرائن ارائه شده نشان می دهند فراهمی سیلیس و انباشت بعدی آن بر بافت های گیاهی می تواند به عنوان یک استراتژی جهت ارتقای بهره وری زراعی در خاک های اسیدی بکار گرفته شود. این مقاله یافته های اخیر را در مورد تأثیر جذب و انتقال سیلیس (Si) بر روی تنش معدنی در شرایط اسیدی به طور خلاصه بررسی می کند.

واژه های کلیدی: سیلیس، ناقلین، محدودیت فسفر، سمیت آلومینیوم و منگنز، اسیدیته خاک

---

* نویسنده مسئول: E-mail: z_rice_b@yahoo.com

تاریخ دریافت مقاله: ۹٤/۱۱/۱۵ تاریخ پذیرش مقاله: ۹۵/۵/۱۷

مقدمه

در سال های اخیر نقش سودمند سیلیس (Si) در سیستم های زراعی به طور فزاینده ای تشخیص داده شده است. سیلیس یک عنصر غذایی ضروری برای گیاه محسوب نمی شود (۱). چرا که عدم حضور آن مانع از تکمیل چرخه حیاتی گیاهان، بجز در مواردی همچون جلبک ها و خانواده دم اسبیان (Equisetaceae) نمی شود (۹ و ۵۹). با این وجود، مدارک زیادی وجود دارد که نشان می دهد سیلیس در بهبود عملکرد زراعی بویژه در شرایط تنش بسیار سودمند است.

تحقیقات متعدد نشان داده اند افزایش جذب سیلیس نوعی اثر سودمند بر روی رشد و نمو گیاه به واسطه کاهش تنش‌های زیستی و غیرزیستی متعدد بر جای می گذارد. این موارد شامل تنش شوری، تنش خشکی، سمیت فلزی، عدم تعادل عناصر غذایی، خسارت تشعشع، دمای بالا و یخ زدگی، همچنین افزایش تحمل به بیماری های گیاهی و حمله آفات می باشند (۳۲، ۵۵، ۹۳ و ۱۰۷). بسیاری از اثرات مفید سیلیس بر روی گیاهان آوندی مرتبط با انباشت این عنصر در بافت های مختلف می باشد، اگرچه این دست افزایش ها ممکن است به راحتی قابل توجیه نباشد زیرا میزان تجمع سیلیس به طور گسترده ای در داخل سلسله گیاهی متغیر است (غلظت سیلیس در میان گونه های گیاهی از ۱ تا ۱۰۰ گرم بر کیلوگرم وزن خشک در نوسان است) (٦۲).

متعاقباً، تحقیقات زیادی انجام شده تا دریابیم چطور گیاهان سیلیس را از خاک جذب کرده و آن را به بافت های مختلف خود منتقل می نمایند. در خصوص قابلیت تجمع سیلیس در بافت های گیاهی، گیاهان به گونه های تجمع دهندگان سیلیس، گونه های حد واسط و گونه هایی که سیلیس را انباشت نمی کنند تقسیم بندی شده اند (۱۰۱). بر همین اساس، خانواده های دم اسبیان، غلات و جگنی می توانند تا ۱۰۰ گرم بر کیلوگرم سیلیس بر پایه وزن خشک گردآوری نمایند، در حالی که بسیاری از گونه های دولپه‌ای معمولاً کمتر از ۱ گرم بر کیلوگرم سیلیس بر پایه وزن خشک جمع آوری می نمایند. غلظت سیلیس در میان ژنوتیپ های گونه های مشابه همچنان که در برنج (*Oryza sativa*)، نیشکر (*officinarum Saccharum*) و جو (*Hordeum vulgare*) نیز نشان داده شده است می تواند به طور اساسی تفاوت داشته باشد (۲۰، ٦۰ و ٦۷).

مطالعات اخیر بر روی مکانیزم های مولکولی درگیر در جذب و انتقال سیلیس در گیاهان نشان داده اند این فرآیند ها توسط ناقلین متفاوتی هدایت می شوند که با هم تفاوت‌هایی از نظر کارکرد، بیان و موقعیت مکانی در سلول های گیاهی دارند (۲۱). این ناقلین سیلیس صرفاً در گیاهانی شناسایی شده‌اند که معروف به تجمع (گردآوری) نسبتاً بالایی از غلظت های سیلیس در بافت های خود می‌باشند شامل برنج (۱۱۱)، جو (۱۰۸)، ذرت (*Zea mays*) (۷۵) و همین اواخر گندم (*Triticum aestivum*) (۷۸) و دم اسب (*Equisetum arvense*) (۳٤).

همچنین، ناقلین سیلیس در ۲ گونه دو لپه ای، کدو (*Cucurbita moschata*) (۷۳) و سویا (*Glycine max*) (۲۱) نیز شناسایی شده اند. به رغم پیشرفت در تحقیقات در این حوزه، صرفاً چهار نوع ناقل سیلیس در گونه های فوق الذکر شناسایی شده اند و مکانیزم هایی که در جذب و انتقال سیلیس در گونه های دیگر نقش دارند همچنان ناشناخته باقی مانده اند. بسیار مهم است که به این اشاره شود هیچ نوع تشابه یا همسانی در بین ژن های درگیر در انتقال سیلیس در گیاهان آوندی و سایر اعضای سلسله یوکاریوتی شامل دیاتومه ها (٦٨)، اسفنج ها (۹۷) و جلبک های طلائی (۵۹) وجود ندارد.

سیلیس می تواند دسترسی سایر عناصر معدنی را از طریق تراکنش های پیچیده ای که می تواند در داخل و خارج سلول های گیاهی روی دهند، متأثر نماید. به طور حیرت انگیزی گزارش شده است برخی از تراکنش های مرتبط با سیلیس می تواند اثرات سودمندی را بر روی رشد و نمو گیاهی در شرایط اسیدی به ارمغان بیاورد. از آنجائی که اسیدیته خاک یکی از مشکلاتی است که تولید کشاورزی را در بسیاری از نواحی دنیا محدود می کند، این اثر مثبت از اهمیت بالایی برخوردار است. در pH (آب) زیر ۵/۵ ، فرآیند اسیدی شدن، دسترسی افزایش یافته سموم گیاهی آلومینیوم (Al) و منگنز (Mn) را به همراه کمبود برخی از عناصر غذایی مثل فسفر (P)، کلسیم (Ca)، منیزیم (Mg) و پتاسیم (K) همزمان با اثر مخرب بر روی رشد گیاهی را به دنبال دارد. در هر صورت، نشان داده شده است سیلیس می تواند سمیت فلزی (٤٨) ناشی از منگنز (٥٤) و آلومینیوم (٤٧) و همچنین اثرات منفی کمبود فسفر (٨٤) را کاهش دهد.

دسترسی زیستی سیلیس در خاک

سیلیس دومین عنصر معدنی فراوان در پوسته زمین بعد از اکسیژن می باشد (٢٦) و یکی از مهمترین عناصر تشکیل دهنده اغلب خاک‌ها می باشد. سیلیس به صورت ماده معدنی سیلیکا (SiO_2) درفرم سیلیکات های اولیه و ثانویه موجود می باشد. سیلیکات های اولیه عمدتاً در بخش های شنی و سیلتی وجود دارند در حالی که سیلیکات های ثانویه به واسطه فرآیند های خاک‌زائی در بخش رسی تمرکز یافته اند. به علاوه، فرم های غیرکریستالی متفاوتی از سیلیکای غیر آلی و بیوژنی[1] نیز در خاک ها یافت می شوند (١٤).

کلیه این فرم های سیلیس در معرض هوازدگی فیزیکی و شیمیایی قرار می گیرند که منجر به آزاد شدن سیلیس در محلول خاک شده که بعداً به رودخانه ها و اقیانوس ها منتقل می شوند (۳۵).

اسید مونوسیلیسیک (یا سیلیکون محلول) نسبتاً اسیدی بوده (۱۳/۱۷: pKa_2 و ۹/۸۳ :pKa_1) و معرف فرم سیلیس محلول در محلول خاک می باشد[2]. این ترکیب معمولاً به صورت یک مولکول مونومر احیا نشده

۱: یعنی ایجاد شده توسط موجودات زنده مثل فیتولیت ها

pKa به ما می گوید که چقدر یک اتم هیدروژن در یک مولکول اسیدی است و هرچه این مقدار کمتر باشد اسیدیته بیشتر است

($H_4SiO_4^0$) در محدودهpH بین ۲ تا ۹ یا در فرم یونیزه شده ($H_3SiO_4^-$/ $H_2SiO_4^{-2}$) در مقادیر pH بالاتر از ۹ یافت می شوند (٤۹).

لذا با در نظر گرفتن این نکته که pH اغلب خاک ها زیر ۹ است، اسیدسیلیسیک جداسازی (تفکیک) نشده، عمده ترین فرم سیلیس موجود در خاک ها با غلظت های متغیر بین ۰/۱ تا ۰/٦ میلی مولار می باشد (۲٦). غلظت سیلیس در محلول خاک به طور عمده با حل شدن ترکیبات سیلیکونی و همچنین با واکنش های جذبی بین سیلیکای محلول و اجزای خاک در تأثیر قرار می گیرد (۱۰٦).

سیلیکات می تواند به وسیله تبادل مولکولی با اکسیدهای آهن (Fe) و آلومینیوم (Al) و هیدروکسیدها جذب سطحی شود و همچنین می تواند برای نقاط جذبی با سایر آنیون ها در سطوح معدنی رقابت نماید. مضافاً این که، سیلیس می تواند با فلزات سنگین کمپلکس شود، اما به ندرت با مواد آلی محلول کمپلکس تشکیل می دهد (۱٤). بر همین اساس، به‌رغم فراوانی سیلیس در خاک‌ها، مقدار سیلیس محلول قابل دسترسی برای جذب گیاهی ممکن است محدود شود. معمولاً خاک های معدنی جوان تر (از لحاظ زمین شناسی) و کمتر هوادیده تمایل به تأمین سیلیس بیشتری برای گیاهان در مقایسه با خاک‌های اسیدی، هوازده شده، آبشویی شده و اشباع بازی کم (خاک های با کاتیون های بازی پایین) از خود نشان می دهند.

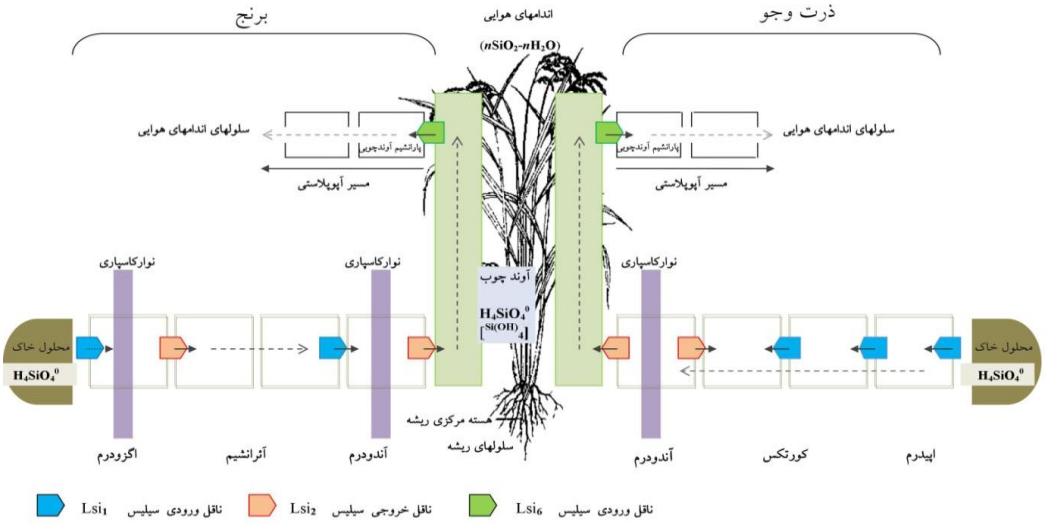
برای نمونه، اکسی سول‌ها، التی سول‌ها تمایل زیادی به هوازدگی شدید داشته و دسترسی سیلیس کمتری را برای گیاهان فراهم می نمایند (۲۹). همچنین به دلیل محتوای بالای موادآلی و محتوای کم مواد معدنی، هیستوسول ها نیز از نظر محتوی سیلیس در دسترس محدودیت دارند (۱۰۰). مضافاً این که، صرف نظر از محتوای بالای کوارتز در آنتی‌سول ها سیلیس فقط در مقادیر بسیار محدودی محلول بوده و از این جهت تقریباً برای گیاهان غیرقابل دسترس می باشد (۱۷).

جذب و انتقال سیلیس

جذب سیلیس توسط گیاهان آوندی بسیار پیچیده است که با جذب و انتقال انتخابی سیلیس در بافت های خاص شناسایی می شود. البته در بین گونه های مختلف و یا در داخل هر گونه گیاهی تفاوت‌هایی دارد (شکل ۱). به طور خلاصه، به محض این که اسید سیلیسیک توسط ریشه ها جذب می شود از سلول های کوتیکول به سمت هسته مرکزی ریشه منتقل می شود. سپس، سیلیس در داخل آوند چوبی رها می شود و از طریق جریان تعرقی به سمت اندام های هوایی منتقل می گردد (٦٥). در این جا سیلیس در خلال از دست دادن آب که در تناسب با روند تعرقی است تغلیظ شده (متراکم می شود) و از طریق پلیمریزاسیون سیلیس به سیلیکای غیرکریستالی ($SiO_2–nH_2O$) تغییر شکل می یابد (٦٥).

در مراحل بعدی، سیلیکای غیرکریستالی به طور عمده در دیوارهسلولی برگ ها، ساقه ها و پوشش خارجی بذرها تجمع می یابد (٦٥). سیلیکا (دی اکسید سیلیس) همچنین می تواند در سلول های ریشه، غده ها و گلآذین های واریته هایی از گونه های گیاهی رسوب نماید (۸). پیشنهاد شده است سیلیکا می تواند با اجزای دیواره سلولی شامل پلی ساکاریدها، لیگنین ها یا پروتئین ها واکنش هایی داشته باشد اما طبیعت این نوع ارتباط هنوز کاملاً روشن نشده است (١٦).

به طور گسترده مشخص شده است عناصر معدنی می توانند از طریق ریشه ها به واسطه فرآیند های فعال (وابسته به انرژی) و غیر فعال (مستقل از انرژی) که به ترتیب در جهت یا خلاف جهت شیب پتانسیل الکتروشیمیایی روی می دهد، منتقل شوند. همان‌طور که در بالا ذکر شد، سه راه متفاوت جذب سیلیس در گونه های مختلف گیاهی مسئول مستقیم غلظت پایین، متوسط و بالای سیلیس می باشند (۱۰۱). گیاهان دارای مکانیزم جذب فعال (انرژی خواه) سیلیس یک کاهش معنی داری را در غلظت سیلیس در محلول جذبی نشان می‌دهند در حالی که در گیاهانی که در آن ها سیلیس توسط یک سیستم انتقال غیرفعال (مستقل از انرژی) جذب می شود هیچ نوع تغییر معنی داری مشاهده نمی شود. در عوض، گیاهان دفع کننده سیلیس متمایل به افزایش غلظت سیلیس در محلول جذبی هستند.



شکل ۱- مدلی از جذب و انتقال سیلیس توسط ناقلین سیلیس در گونه های مختلف غلات

برنج، ذرت وجو از جمله گونه های جذب کننده سیلیس می باشند که سیستم های جذب سیلیس ویژه ای را ارایه می دهند. در برنج سیلیس(به صورت اسید مونوسیلیسیلیک) از محلول خاک به سمت اگزودرم به وسیله ناقل ورودی $OsLSi_1$ جذب شده و سپس توسط یک ناقل خروجی بنام $OsLSi_2$ رهاسازی می شود تا از مسیر آپوپلاستی آئرانشیم انتشار یابد. خوشبختانه، هردوناقل $OsLSi_1$ و$OsLSi_2$، سیلیس را از آندودرم به سمت هسته سلول های ریشه منتقل می نمایند. در جو وذرت، سیلیس می تواند از محلول خارجی از مسیر سلول های اپیدرم و کوتیکول به کمک ناقلین ورودی ($ZmLSi_1$ و$HvLSi_1$) جذب شود. سپس، سیلیس از مسیر سیمپلاستی به سمت اندودرم (فلش ردیف چین دار ممتد سمت راست) منتقل شده و باموفقیت در هسته سلول‌های ریشه به کمک ناقلین خروجی مربوطه ($ZmLSi_2$ در ذرت؛ $HvLSi_2$ در جو) رهاسازی می شود. در هر سه گونه گیاهی سیلیس به وسیله جریان تعرقی به سمت اندام های هوایی از مسیر آوند چوبی جابجا شده و در سیمپلاست سلول های پارانشیم چوب به کمک یک ناقل ورودی دیگر به‌نام $OsLSi_6$ تخلیه می گردد. در اندام های هوایی، اسید سیلیسیک به فرم غیرکریستالی (SiO_2-nH_2O) تغییرشکل یافته و به طور عمده در دیواره سلولی بافت های گیاهی تجمع می یابد. تفاوت های ساختارهای ریشه ای در میان گونه ها در این شکل نشان داده شده است.

بسیاری از تک لپه ای ها مثل برنج (۱۰۲)، گندم (۸۷)، جو (۸۳)، چچم چندساله (*Lolium perene*) (۸۱) و برخی گیاهان از خانواده جگن ها (Cyperaceae) مقادیر زیادی از سیلیس را در مقایسه با سایر گونه ها جذب می نمایند که این امر معرف وجود یک سیستم انتقال فعال (انرژی خواه یا وابسته به انرژی) در این دسته از گیاهان می باشد.

در عوض، اغلب دو لپه ای ها سیلیس کمتری را در جهت شیب غلظت جذب می کنند (۱۰۱). به هر حال، برخی گونه های دو لپه ای مثل خیار (*Cucumis sativus*) هستند که سیلیس را به طور کارآمدتری جذب می نمایند (۵۷)، در حالی که سیب زمینی (*Solanum lycopersicum*) (۸۳) و لوبیا (*Phaseolus vulgaris*) (۵۷) سیلیس را از جذب خارج کرده اند یا مانع از ورود سیلیس می شوند. فرآیند های جذب فعال و غیرفعال سیلیس می توانند به طور همزمان در گونه های جذب کننده سیلیس مثل برنج، ذرت و گونه های حد واسط مثل آفتابگردان (*Helianthus annuus*) و خربزه (*Benincasa hispida*)، وجود داشته باشند (۵۵) البته مشارکت نسبی آنها بسته به نوع گونه گیاهی و غلظت های خارجی سیلیس دارد. دراین رابطه، وان در ورم (۱۹۸۰) پیشنهاد نمود گیاهان ممکن است همچنان که غلظت سیلیس خارجی (در محلول خاک) افزایش می یابد یک فرآیند تغییر تدریجی را از یک جذب تماماً وابسته به انرژی (فعال) تا ممانعت از ورود سیلیس نشان دهند. به طور مشابهی یک تحقیق در مورد جذب سیلیس در موز (*Musa spp*) نشان داد فرایند جذب به طور اساسی به‌وسیله یک سیستم انتقال مستقل از انرژی (غیرفعال) در شرایط فراهمی بالای سیلیس در محلول خاک صورت پذیرفت با این حال در غلظت های پایین

سیلیس مصرف سیلیس در محلول غذایی تأیید شد که نشان دهنده وجود یک فرآیند انرژی خواه (جذب فعال) برای انتقال سیلیس می باشد (۳۸). نیومن و فیگوارید (۲۰۰۲) مکانیزم دیگری از جذب مستقیم سیلیس را در واکوئل برگی با یک فرایند اندوسیتوزی پیشنهاد نمودند. اگرچه این محققین سیلیس را در داخل پیچ خوردگی های غشایی و وزیکول های واکوئلی در سلول های برگی گیاهان تجمع دهنده سیلیس یافتند، با این حال مدارک بیشتری برای تأیید این فرضیه مورد نیاز می باشد. سایر تحقیقات تأیید نمودند که جذب سیلیسیک اسید به یک فرآیند انرژی خواه وابسته است (۷۲). نتایج تحقیقات راون (۲۰۰۱) یافته هایی را که با وجود نفوذپذیری پایین غشای پلاسمایی نسبت به اسید سیلیسیک، غلظت بالای سیلیس یافت شده در اندام های هوایی برنج را نمی توانند توضیح دهند را تقویت و حمایت می کند. از این رو، این مسئله نشان می دهد جذب سیلیس در این گونه نیازمند یک کنترل متابولیکی است. به علاوه، ثابت شده است جذب سیلیس به‌طور معنی داری توسط بازدارنده های متابولیکی مثل NaCN،2,4-DNP (۲ و٤ دی نیتروفنل) و همچنین توسط $HgCl_2$،که یک بازدارنده تخصصی کانال های آبی است، کاهش می یابد (۸۳) . برای نمونه، $HgCl_2$ و2,4- DNP بشدت جذب و انتقال مجدد سیلیس را در برنج، جو و خیار محدود نمودند اما در سیب زمینی هر دوی این بازدارنده ها اثر معکوسی را ایجاد نمودند (۸۳). نتایج آزمایش‌ها به این فرضیه منتهی شدند که جذب سیلیس دو مؤلفه را در بر می گیرد: مؤلفه ناقل و انتشار (۷۲).

در ادامه، یک مطالعه برروی سرعت واکنش شیمیایی در برنج نشان داد جذب سیلیس توسط ناقلی صورت گرفته است که تمایل کمی نسبت به جذب اسیدسیلیسیک از خود نشان می دهد (۱۰۲). همچنین سایر مطالعات آشکار نمودند که انتقال سیلیس از محلول خارجی (محلول خاک) به سلول های کوتیکول در سه گونه برنج، خیار و سیب زمینی با قابلیت های تجمیع متفاوت سیلیس با ناقلی صورت گرفت که تمایل به جذب مشابهی نسبت به اسید سیلیسیک در تمام این گونه ها نشان داد. در هر صورت تفاوت ها در مقادیر حداکثر سرعت (Vmax) برای انتقال سیلیس پیشنهاد می دهد تراکم ناقل سیلیس در غشاهای سلولی ریشه در میان گونه های گیاهی متفاوت باشد (۸۳). همچنین، سرعت های واکنش جذب سیلیس در دو رقم برنج نیپون بار (Nipponbare) و کاسالات (Kasalath) آشکار نمود که یک مقدار مشابهی از ثابت میکائیل (Km) در هر دو رقم وجود دارد که نشان دهنده این موضوع است که ناقلین سیلیس مشابهی که در جذب سیلیس دخالت دارند، در ریشه های هر دو واریته حاضر هستند.

به هر حال، مقدار حداکثر سرعت واکنش (Vmax) در رقم نیپون بار در مقایسه با رقم کاسالات بالاتر بود که حاکی از فراوانی بیشتر ناقلین در رقم نیپون بار می باشد (٦٦). همه این یافته ها این دیدگاه را تقویت می نمایند که جذب سیلیس با هر دو فرآیند انرژی خواه و مستقل از انرژی همراه بوده و ظاهراً حضور ناقلین سیلیس را نیز در بر می گیرد. در برخی از گونه ها انتقال سیلیس به طور حتم غیرفعال (غیر وابسته

به انرژی) بوده در حالی که در سایر گونه ها انتقال آن عمدتاً فعال (انرژی خواه) می باشد اما صرف نظر از این مسأله هر دو فرآیند می توانند به طور همزمان در گیاهان روی دهند.

ناقلین سیلیس

اگرچه فرآیند جذب سیلیس در گیاهان کاملاً شناخته شده نیست، شفاف سازی با کشف ژن های ویژه در گونه های گرامینه به این موضوع کمک نموده است (شکل۱). از این رو مطالعات اخیر نشان داده اند تجمع سیلیس گیاهی به یک سیستم جذبی کارا که توسط ناقلین ورودی و خروجی هدایت می شود نسبت داده می شود. بر همین اساس چهار پروتئین غشایی که اسید سیلیسیک را انتقال می دهند تا به حال شناسایی شده اند که معروفند به LSi_1 (یا NIP2;1)، LSi_2، LSi_3وLSi_6 (یا NIP2;2) (۲۱).

اولین شیوه برای شناسایی ناقلین سیلیس بر روی موتانت های برنج (برنج های جهش یافته) که در جذب سیلیس ناکارا بودند با استفاده از کلونینگ نقشه-پایه اجرا شد. بر همین اساس کشف شد که جذب اسید سیلیسیک از محلول خارجی(محلول خاک) به سمت سلول‌های کوتیکول ریشه یک فرآیند است که توسط یک ناقل ورودی سیلیس تحت عنوان ($OsLSi_1$) (ژن برنج کم سیلیس ۱) اجرا می شود. ژن برنج کم سیلیس ۱ پیش بینی شده بود که یک کانال غشایی را کد کند که تشابه زیادی با پروتئین اختصاصی نودولین-۲٦ (NIP) که یک زیرگروه از آکوآپورین های گیاهی هستند، نشان می‌دهد. توالی اسید آمینه مورد انتظار $OsLSi_1$، ٦ دامنه تراغشایی و ۲ الگوی NPA(Asn-Pro-Ala) دارد که شدیداً در میان آکوآپورین ها حفاظت می‌شوند (٦٥).

زیر خانواده‌های NIP آکوآپورین ها، صرفاً منحصر به گیاهان هستند و به ۳ زیرگروه مجدد (NIPI,II,III) بر اساس تشابه توالی فیلتر انتخابی آروماتیک / آرژنین (ar/R) که تأثیر زیادی را بر اختصاصی بودن سوبترا اعمال می‌کند (۷٤)، تقسیم می گردند. زیرگروه NIP III که شامل ناقلین ورودی سیلیس می باشند یک فیلتر انتخابی ویژه ar/R دارند که مشتمل بر گلایسین (G) سرین (S) گلایسین (G) و آرژنین (R) بوده و یک منفذ باریک بزرگتری را در مقایسه با سایر زیر گروه های NIP ایجاد می نمایند. این ویژگی اجازه می دهد مولکول های نسبتاً بزرگتری مثل اسید سیلیسیک قابلیت نفوذ به کانال را پیدا نماید (۷۷).

انتقال بعدی اسید سیلیسیک به سمت هسته مرکزی ریشه ها با واسطه گری یک ناقل خروجی با تمایل بالا در جذب اسید سیلیسیک تحت عنوان LSi_2 در برنج صورت می گیرد ($OsLSi_2$) (شکل ۱) و توسط شیب پروتونی کنترل می شود (٦٦).LSi_2 به یک خانواده ناقل آنیونی فرضی که محتوی یازده محدوده تراغشایی است تعلق دارد (٦٦). ترکیب مشابه $OsLSi_1$ که تحت عنوان $OsLSi_6$ شناخته می شود، در برنج شناسایی شده است. به رغم اینکه هر دو ژن LSi_1 و LSi_6کانال های نفوذپذیر نسبت به سیلیس را کد می کنند با این حال نقش های متفاوتی را در جذب سیلیس ایفا می نمایند. از این رو $OsLsi_6$

مسئولیت خروج سیلیس از آوند چوبی و توزیع بعدی آن در اندام های هوایی برنج را به‌عهده دارد (شکل۱) (۱۱۱). علاوه بر این، یافت شده است که $OsLSi_6$ انتقال داخل آوندی سیلیس را در محل گره ها (برای اختصاص ترجیحی سیلیس به خوشه ها ضروری اند) کنترل می کند. همچنین LSi_2 و LSi_3 (ناقلین خروجی سیلیس که جدیداً کشف شده اند) نیز در انتقال سیلیس به خوشه ها در برنج دخالت دارند (۱۱۲). به هرحال، اطلاعات بیشتری در مورد کارائی Lsi_3 در گیاهان هنوز در دسترس نمی باشد.

تجزیه و تحلیل های بیان ژنی نشان داده اند ژن های $OsLSi_1$ و $OsLSi_2$عمدتاً در ریشه های برنج بیان شده و توقف بیان آن‌ها یک کاهش معنی داری را در جذب سیلیس توسط ریشه های برنج سبب می شود (جدول ۱). به طور مشابهی، $OsLSi_1$ و $OsLsi_2$ نشان داده اند از نظر نسخه برداری در صورت تأمین سیلیس بیان آن ها کاهش می یابد، با این حال یک افزایش در سطح بیان ژن $OsLSi_1$ در گیاهان تیمار شده با سیلیس توسط کیم و همکاران (۲۰۱٤) گزارش شده است. به علاوه، تفاوت‌های ژنوتیپی در تجمع سیلیس از تفاوت های موجود در سطوح بیان ژن های $OsLSi_1$ و$OsLSi_2$ در ریشه های برنج حاصل شده است (٦٦).

ژن $OsLSi_6$ در غلاف های برگی، کناره های برگ‌ها و رئوس ریشه ها همچنین در محل گره ها در خلال مرحله رشد زایشی بیان می شود (۱۰۹). درست مانند ژن های $OsLSi_1$ و $OsLSi_2$، بیان ژنی $OsLsi_6$ به مصابح تأمین سیلیس، در ریشه ها و کناره‌های برگی محدود می‌شود، اما در غلاف های برگ این محدودیت در بیان روی نمی‌دهد (۱۱۱). به علاوه از بین رفتن (یا ناکارآمد شدن) $OsLsi_6$، جذب سیلیس را در برگ‌ها متأثر نمی کند اما میزان رسوبش را در برگ ها تغییر می‌دهد (۱۱۱). جدول یک مکان (موقعیت) سلولی ناقلین سیلیس را نشان می‌دهد.

ژن های $OsLsi_1$و $OsLsi_2$ از لحاظ قطبی در غشای پلاسمایی سلول های اندودرمی و اگزودرمی قرار گرفته اند، جایی که نوارهای کاسپاری تشکیل می شوند. در حالی که$OsLsi_1$ در سمت دورتر(بیرونی) این دو لایه سلولی جای گرفته،$OsLsi_2$ در سمت نزدیک‌تر آن ها جای گرفته است (۱۱۰). در عوض، $OsLsi_6$به طور عمده در سمت رویی (بالایی) سلول‌های پارانشیم آوند چوبی برگ ها، همچنین در سلول های ناقل که آوند را در گره اول (I) در زیر خوشه می پوشاند به صورت متقارن قرار گرفته است (۱۰۹).

جدول ۱: ویژگی های ناقلین سیلیس در گونه های گیاهی مختلف

ناقل	گونه گیاهی	ژن	محل / الگوی بیان	مکان سلولی	نقش (کارکرد)	منابع
Lsi_1	*Oryza sativa*	$OsLsi_1$	ریشه ها / کاهش سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی با جایگیری متقارن در سمت بیرونی سلول های اندودرم واگزودرم ریشه	انتقال سیلیس از محلول خارجی به سمت سلول های کوتیکول	(Ma et al. 2006)
	Hordeum vulgare	$HvLsi_1$	ریشه ها/ عدم تأثیرپذیری سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی با جایگیری متقارن در سمت بیرونی سلول های اپیدرم، هیپودرم وکوتیکول	انتقال سیلیس از محلول خارجی به سمت سلول های کوتیکول	(Chiba et al.2009)
	Zea mays	$ZmLsi_1$	ریشه ها/ عدم تأثیرپذیری سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی با جایگیری متقارن در سمت بیرونی سلول های اپیدرم، هیپودرم وکوتیکول	انتقال سیلیس از محلول خارجی به سمت سلول های کوتیکول	(Mitani et al.2009a)
	Triticum aestivum	$TaLsi_1$	ریشه ها/ عدم تأثیرپذیری سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی	انتقال سیلیس از محلول خارجی به سمت سلول های کوتیکول	(Montpetit et al.2012)
	Cucurbita moschata	$CmLsi_1$	ریشه ها واندام های هوایی	غشای پلاسمایی کلیه سلول های ریشه بدون بدون جایگیری متقارن	انتقال سیلیس از محلول خارجی به سمت سلول های کوتیکول	(Mitani et al.2011a)
	Glycine max	$GmLsi_1$ ($GmNIP2;1$)	ریشه ها واندام های هوایی/کاهش سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی	انتقال سیلیس از محلول خارجی به سمت سلول های کوتیکول	(Deshmukh et al.2013)
Lsi_2	*Oryza sativa*	$OsLsi_2$	ریشه ها /کاهش سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی با موقعیت متقارن (قطبی) درسمت درونی اگزودرم واندودرم سلول های ریشه	انتقال سیلیس از سلول های ریشه به سمت هسته مرکزی	(Ma et al.2007b)
	Hordeum vulgare	$HvLsi_2$	ریشه ها /کاهش سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی سلول های اندودرم ریشه بدون جایگیری متقارن	انتقال سیلیس از سلول های ریشه به سمت هسته مرکزی	(Mitani et al.2009b)
	Zea mays	$ZmLsi_2$	ریشه ها /کاهش سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی سلول های اندودرم ریشه بدون جایگیری متقارن	انتقال سیلیس از سلول های ریشه به سمت هسته مرکزی	(Mitani et al.2009b)
	Cucurbita moschata	$CmLsi_2$	ریشه ها واندام های هوایی	نامعلوم	انتقال سیلیس از سلول های ریشه به سمت هسته مرکزی	(Mitani et al.2011b)
LsI_6	*Oryza sativa*	$OsLsi_6$	ریشه ها، اندام های هوایی و گره اول /کاهش سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی با موقعیت متقارن (قطبی) درسمت بیرونی سلول های ریشه، سلول های پارانشیم با موقعیت مفقارن (قطبی) درسمت مجاور آوند های چوبی در برگ ها، سلول های ناقل یاانتقالی چوب با پوشش متقارن در سمت آوندچوب	انتقال سیلیس از آوند چوب به سمت بافت های برگ، انتقال داخل آوندی سیلیس در محل گره اول (از محل دستجات آوندی حجیم شده که از سمت ریشه آمده تا دستجات آوندی گسترده شده ای که در اتصال با خوشه در برنج می باشند.	(Yamaji et al.2009)
	Hordeum vulgare	$HvLsi_6$	ریشه ها، اندام های هوایی وگره اول/ عدم تأثیرپذیری سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی با موقعیت قطبی(متقارن) در سمت بیرونی سلول های ریشه، سلول های پارانشیم با موقعیت قطبی در سمت مجاور آوند های چوبی در برگ ها وهمچنین در سلول های پارانشیم خارجی که آبکش رادربرگرفته اند، سلول های ناقل یاانتقالی چوب با پوشش متقارن در سمت آوندچوب	انتقال سیلیس از آوند چوب به سمت بافت های برگ، انتقال داخل آوندی سیلیس در محل گره اول(از محل دستجات آوندی حجیم شده که از سمت ریشه آمده تا دستجات آوندی گسترده شده ای که در اتصال با خوشه در جو می باشند.	(Yamaji et al.2012)
	Zea mays	$ZmLsi_6$	ریشه ها واندام های هوایی/ عدم تأثیرپذیری سطح بیان با فراهمی سیلیس	سلول های پارانشیم چوب با موقعیت قطبی یا متقارن در سمت مجاور آوند ها در برگ ها	انتقال سیلیس از آوند چوب به سمت بافت های برگ	(Mitani et al.2009a)
	Glycine max	$GmLsi_6$ ($GmNIP2;2$)	ریشه ها واندام های هوایی/ عدم تأثیرپذیری سطح بیان با فراهمی سیلیس	غشای پلاسمایی	انتقال سیلیس از آوند چوب به سمت بافت های برگ	(Deshmukh et al.2013)
پروتئین ویژه اصلی دم اسب	*Equisetum arvense*	*خانواده مولتی ژن*	ریشه ها واندام های هوایی/ سطح بیان بسته به نوع ژن دارد	نامعلوم	نامعلوم	(Grégoire et al.2012)

فرم های مشابهی از ناقلین سیلیس در برنج در گونه های گیاهی دیگر نیز شناسایی شده اند. آن ها در الگوی بیان و موقعیت مکانی سلولی آن‌ها با هم تفاوت هایی دارند که نشان دهنده این نکته است که وضعیت پایدارسیلیس به طور متفاوتی کنترل می شود. LSi_1 همچنین در ذرت ($ZmLSi_1$) (۷۱)، جو ($HvLsi_1$) (۱۱)، گندم ($TaLsi_1$) (۷۸) و همچنین در ۲ گونه دو لپه ای: کدو ($CmLSi_1$) (۷۳) و سویا (۲۰۱۳) جداسازی و شناسایی شده اند. برخلاف $OsLSi_1$، $ZmLSi_1$ و$HvLSi_1$ جایگیری قطبی را در سمت دورتر سلولهای اپیدرم، هیپودرم و کوتیکول نشان داده اند (۱۱) (جدول ۱). به طور متناقضی، ژن ناقل کدو یا $CmLsi_1$ در تمام سلول‌های ریشه بدون هیچ نوع تقارنی (یا قطبیتی) جای گرفته اند.

به هرحال، وقتی که ژن مشابه $CmLSi_1$در برنج بیان شد، یک نوع جایگیری قطبی ای را در سمت دورتر غشای پلاسمایی اندودرم و اگزودرم نشان داد مشابه جایگیری $OsLsi_1$بود (۷۳). مانند $OsLSi_1$، آنالیز بیان ژنی نشان داد $HvLSi_1$، $ZmLSi_1$و $TaLSi_1$ عمدتاً در ریشه ها شناسایی شدند اما سطح بیانشان با فراهمی سیلیس محدود نگشت (۷۸). با این وجود بوکر و همکاران (۲۰۱٤) اخیراً به دست آورده اند که سطح بیان $ZmLSi_1$ با کاربرد سیلیس محدود گشت. ژن GmNIP2;1 در ریشه ها و اندام های هوایی سویا بیان شد و به طور مشابهی سطح بیان آن با حضور سیلیس کاهش یافت (۲۱). همچنین،$CmLSi_1$ در ریشه ها و اندام های هوایی کدو بیان شد و ویژگی کارایی آن نشان داد یک جهش در یک واحد آمینواسیدی از Lsi_1 احتمالاً دلیل تفاوت در جذب سیلیس بین دو رقم کدو می باشد (۷۳). مضافاً این‌که، یک خانواده مولتی ژن از ناقلین سیلیس آکوآپورین در دم اسب (*Equisetum arvense*) شناسایی شده است که یکی از مهمترین جاذب های سیلیس در سلسله گیاهی بوده و سیلیس را برای بقا نیاز دارد (۳٤). مقایسه ای از محدوده های کاربردی و آنالیز فیلوژنتیکی توالی ها نشان داده است پروتئین های دم اسب به یک گروه متفاوتی از ناقلین سیلیس در گیاهان آوندی تعلق دارند. به طور شگفت انگیزی، برخی از این ناقلین سیلیس در دم اسب فعالیت انتقالی سیلیس بالاتری را در مقایسه با ناقلین سیلیس در برنج از خود بروز می دهند (۳٤). در هر صورت، کارکرد خاص هر ژن یا موقعیت مکانی آن ها در سطح سلولی هنوز بررسی نشده است (جدول ۱).

در تداوم شناسایی هومولوگ های LSi_1، هومولوگ های ناقلین خروجی سیلیس LSi_2نیز، در ذرت ($ZmLSi_2$) (۷۵)، جو ($HvLSi_2$) (۷۵) و کدو ($CmLSi_2$) شناسایی شده اند (۷٦). برخلاف $OsLSi_2$، گزارش شده است ژن LSi_2در ذرت و جو صرفاً در اندودرم ریشه ها بدون هیچ نوع قطبیتی (تقارنی) حضور دارد (جدول ۱).

ژن های کدکننده $ZmLSi_2$و $HvLSi_2$ به طور عمده در ریشه‌ها بیان می شوند. در این گونه های گیاهی سطح بیان ژن LSi_2 در پاسخ به تأمین سیلیس، برخلاف $ZmLSi_1$و $HvLSi_1$محدود شد (۵) (جدول ۱). به علاوه این که Lsi_2 در ریشه ها و اندام‌های هوایی کدو نیز بیان می‌شود (۷۳)، که با الگوی بیان گونه

های تک لپه ای متفاوت است. مضافاً اینکه، یک تحقیق نشان‌داد تنوع ژنتیکی در جذب سیلیس در میان ارقام جو پیامد تفاوت در سطح بیان فقط ژن $HvLSi_2$ می باشد که با آنچه در مورد برنج گزارش شده بود، متفاوت است (۷۵). ژن های کدکننده ناقل LSi_6 در جو ($HvLSi_6$) (۱۰۸)، ذرت ($ZmLSi_6$) (۷۱) و سویا (GmNIP2;2) (۲۱) شناسایی شده اند.

به طور مشابه با LSi_6در برنج، $HvLSi_6$، $ZmLSi_6$و GmNIP2;2در ریشه ها و اندام های هوایی بیان شده‌اند (جدول ۱). همچون برنج، سطح بیان ژن GmNIP2;2با تأمین سیلیس محدود گشت، اما الگوی بیان ژن های $HvLSi_6$ و $ZmLSi_6$ متأثر نشدند (۲۱) (جدول۱).

همچنین، بوکر و همکاران (۲۰۱٤) یافتند افزودن سیلیس سطح بیان $ZmLSi_6$ را در برگ اول گیاهان ذرت متأثر ننمود اما در برگ دوم سطح بیان آن را افزایش داد. مضافاً اینکه، ناقلین $ZmLSi_6$ و$HvLSi_6$ جایگیری متقارنی (قطبی) را در سلول های پارانیشم در مجاورت آوندهای چوبی در برگ‌ها (مشابه $OsLSi_6$) نشان دادند (۱۰۸). با این وجود، صرفاً $HvLSi_6$ در سلول های پارانیشم خارجی که سطح آوند آبکش را احاطه نموده اند شناسایی شد، درست مشابه $OsLSi_6$، $HvLsi_6$ نیز در سلول‌های ناقل (همراه – انتقالی) چوب جایگیری می‌شود، که نشان دهنده دخالت آن در انتقال داخل آوندی سیلیس می باشد (۱۰۸).

اثر تنش غیرزیستی در بیان ژن ناقلین سیلیس نیز مطالعه شده است. برهمین اساس بیان $OsLSi_1$و $OsLSi_2$ با سرعت به واسطه تنش کم آبی و تیمار خارجی ABA (اسیدآبسیزیک) کاهش می یابد (۱۱۰). از طرف دیگر، توقف و بیان بیش از حد $OsLSi_1$، بیان متفاوتی از ژن های مرتبط با تحمل به تشعشع UV-B را تحریک می نماید (۲۷).

اخیراً به دست آمده است که فراهمی سیلیس باعث افزایش بیان ژن های $OsLSi_1$و $OsLSi_2$در شرایط سمیت مس (Cu) و کادمیوم (Cd) در گیاهان برنج شده است (٤۸). در عوض، سطح بیان $ZmLSi_1$و $ZmLSi_2$ در ریشه های ذرتی که در معرض تأمین سیلیس و روی بودند، محدود شد اما یک افزایش در سطح بیان $ZmLSi_6$در اندام های هوایی ذرت مشاهده گردید (۵). اگر این یافته ها اساساً به درک مفهوم جذب و انتقال سیلیس توسط گیاهان کمک نموده اند، صرفاً چهار نوع ناقل سیلیس به طور کامل در تعداد کمی از گونه‌های گیاهی شناسایی شده اند. به علاوه، اطلاعات محدودی در مورد پاسخ (واکنش) این ناقلین در گیاهان مواجه شده با تنش در دسترس می باشد. تنوع در محل جایگیری، بیان ژنی و فعالیت ناقلین سیلیس می تواند غلظت های متفاوت سیلیس را در میان گونه های گیاهی و متعاقباً تفاوت ها در پاسخ هایی که به تحریک سیلیس صورت گرفته اند را در مواجه با فرم های زیستی و غیرزیستی تنش ها توضیح دهد.

نقش مواد معدنی و سیلیس در شرایط اسیدی

جذب عناصر غذایی معدنی توسط گیاهان فقط به حضور مقادیر عناصر غذایی خاک بستگی ندارد بلکه به نوع فرمی که این عناصر در خاک تظاهر می یابند و همچنین دسترسی ریشه گیاهان به آن ها نیز بستگی دارد (۷۰) . عامل های زیادی می توانند جذب عناصر غذایی توسط گیاهان را تحت تأثیر قرار دهند، این عامل ها شامل توسعه ریشه، pH خارجی (محیط خاک)، تراکنش های عناصر غذایی با اجزای خاکی (یعنی جذب سطحی)، همچنین تراکنش های ویژه بین یک عنصر غذایی با عنصر دیگر، می باشند (۹۱). این تراکنش ها که مختص عناصر غذایی است می توانند جذب، توزیع و عملکرد را تحت تأثیر خود قرار دهند. آن ها می توانند هر دو حالت سمیت و کمبود را ایجاد نمایند اما از سوی دیگر دارای اثرات هم افزایی بر روی رشد گیاهی هستند (٦۹).

در این رابطه سیلیس قادر است تا دسترسی عناصر معدنی متعددی را در سیستم خاک-گیاه از طریق تراکنش پیچیده ای که به نوبه خود رشد و نمو گیاهی را کنترل می نماید، افزایش دهند. بسیاری از اثرات مفید سیلیس بر روی گیاهان آوندی به تجمع بالایی از این عناصر در بافت های مختلف نسبت داده شده اند. ما بر این باوریم که مطالعه مکانیزم هایی که منتج به جذب سیلیس و انتقال آن در گیاهان می شوند در واقع یک حوزه بحرانی از تحقیقی است که می تواند به شفاف سازی نقش سیلیس درکاهش تنش معدنی در شرایط اسیدیته خاک منتهی شود. اسیدیته خاک یکی از مهم ترین مشکلاتی است که تولیدات کشاورزی را در یک مقیاس جهانی محدود می نماید (۵۰). فرآیند اسیدی شدن یک روند طبیعی در خاک ها است که عمدتاً به واسطه بارندگی بیش از حد ایجاد شده که منتهی به آبشویی کاتیون های اولیه که در مکان های تبادلی خاک نگهداری می شوند، می شود. این بازها همچنین می توانند از طریق تبادل با (H^+) پروتونی که از ریشه گیاهان در خلال جذب عناصر غذایی ترشح شده است، آزاد شوند (۷۹). این فرآیند اسیدی شدن با برخی اقدامات زراعی مثل استفاده بیش از حد کودهای اسیدی کننده و استفاده از حبوبات به عنوان منبعی از ازت خالص (N) می تواند تسریع شود (٦). در شرایط یک خاک اسیدی، غلظت های عظیم و سمی ای از Al و Mn می توانند به راحتی در دسترس گیاه قرار گیرند. همچنین در این شرایط کاهش دسترسی برخی عناصر ضروری مثل P، Ca، Mg و K نیز رخ می دهد.

همانطور که در پایین اشاره خواهد شد، ثابت شده است که سیلیس می تواند اثرات مخرب کمبود فسفر و همچنین اثرات منفی سمیت فلزی ناشی از منگنز و آلومینیوم را با سازوکارهای داخلی (وابسته به گیاه) و یا خارجی (وابسته به خاک) بهبود دهد. به عنوان یک پیامد، باروری گیاهان کلیدی که در خاک های اسیدی رشد می نمایند احتمالاً ممکن است بدین وسیله بهبود یابد و ناقلین سیلیس می توانند به عنوان یک ابزار استراتژیک برای افزایش تحمل گیاهی نسبت به تنش عناصر معدنی به کار رفته و تحقیقات بیشتری را در این زمینه سبب شود. بنابراین درکل این موارد ضروری به نظر می رسند: ۱- شناسایی و

تشخیص ناقلین سیلیس در گیاهان دیگر به جای گیاهانی که تا به حال مطالعه شده اند ۲- شناسایی و تشخیص ناقلین جدید سیلیس ۳- بررسی سازوکارهای درگیر در تنظیم و تشخیص(کنترل)، انتقال سیگنال و بیان ژن این ناقلین و ٤- شناسایی روابط احتمالی بین ناقلین سیلیس و تأثیر آن بر تنش مواد معدنی گیاهی

کمبود فسفر

فسفر یکی از عناصر مهم مورد نیاز گیاهان می باشد زیرا فسفر جزء کلیدی مولکول هایی همچون اسیدنوکلئیک، فسفولیپیدها و ATP می باشد. از این رو فسفر نقش بسیار مهمی در بسیاری از فرآیند های گیاهی مثل متابولیسم انرژی، فتوسنتز، تنفس، واکنش های آنزیمی و تنظیم مسیرهای متابولیکی، ایفا می نماید (۹٦). در خاک های اسیدی یون های فسفات ممکن است به طور اختصاصی در روی سطح مواد معدنی رسی و اکسیدهای آهن و آلومینیوم جذب سطحی شود (۹۵). این نوع جذب همچنین با آنیون های غیرآلی و مواد آلی در خاک ها کنترل می شود (۸۵). در نتیجه این نوع واکنش های از نوع جذب سطحی، دسترسی گیاهی به فسفر کاهش می یابد (۱۰۳).

تراکنش هایی که بین فسفر و سیلیس در خاک روی می دهد مطالعه شده اند بگونه ای که کاربرد سیلیکات در خاک، جذب سطحی فسفر را کاهش می دهد و از این رو دسترسی آن را افزایش می دهد. این مسأله عمدتاً به رقابت بین یون های فسفات و سیلیکات برای نقاط (محل های) جذب سطحی اجزای متفاوت خاک نسبت داده شده است (۵۳). در نقطه مقابل این یافته ها، برخی مطالعات نشان داده اند که دسترسی به فسفر در خاک با افزودن سیلیس به خاک افزایش نیافته است (٦۳). شرایط آزمایشی متفاوت می تواند یک دلیل مهم برای یک چنین نتایج متناقض و متفاوتی باشد. با این وجود در شرایط اسیدی خاک، یک اثر غیرمستقیم افزایش دسترسی و استفاده از فسفر را با تأمین سیلیس(به دلیل حلالیت پذیری و جذب کمتر فلزاتی همچون منگنز، آهن، آلومینیوم وکادمیوم) می توان انتظار داشت (۵۷).

دسترسی سیلیکات برای رقابت با فسفات عمدتاً به pH خاک وابسته می باشد چرا که اسید سیلیسیک به ندرت در pH زیر ۹ (۲۲) به اجزای تشکیل دهنده اش تفکیک می شود که سودمندی آن را به عنوان یک رقیب در دامنه pH اغلب خاک ها محدود می سازد. بنابراین، جذب سطحی فسفر انتظار می رود خیلی بیشتر از سیلیس در خاک های اسیدی باشد چنانکه مقدار pKa ارتوسیلیک اسید (۹/۸) خیلی بیشتر از ارتوفسفریک(۲/۱) می باشد.

این نظر با نتیاج لی و کیم (۲۰۰۷) همراستا است نشان دادند با افزایش pH جذب سطحی فسفات کاهش می یابد و جذب سطحی اسید سیلیسیک افزایش می یابد. به علاوه این که لی و همکاران (۲۰۰٤) دریافتند افزایش غلظت های سیلیکات، جداسازی سطحی فسفات را در دو نوع خاک با دامنه pH بین ۷

الی ۹ افزایش داد. به هرحال، اواینو– گرو و گاشو (۲۰۰٤) نشان دادند کاربرد سیلیکات سدیم در خاک های اسیدی می تواند جذب سطحی فسفر را در نتیجه افزایش pH خاک، کاهش دهد بگونه ای که فسفر بیشتری در دسترس گیاهان قرار گیرد. این مطالعه همچنین نشان داد سیلیس احتمالاً رشد گیاهی را با افزایش جذب فسفر درست در زمانی که غلظت سیلیس در محلول خاک بالا بود، افزایش داد. د و داتا (۲۰۰۷) نشان داد سیلیس می تواند جذب سطحی فسفر را در خاک های اسیدی کاهش دهد و هارتونو (۲۰۰۸) نشان داد کاربرد سیلیکات کلسیم در خاک های اندی سول می تواند دسترسی فسفر را در خاک افزایش دهد.

اولین گواه اثر مفید کود سیلیس بر وضعیت فسفر در گیاهان به یک آزمایش مزرعه ای ١٤ ساله که در ایستگاه آزمایش روتامستد انجام پذیرفت، برمی گردد؛ وقتی کودهای فسفره بکار نرفتند، عملکرد جو از مزرعه ای که با سیلیس کود دهی شده بود بالاتر از مزرعه ای بود که مکمل سیلیس اضافه نشده بود (۲۸). در سلسله گیاهان اثر مستقیم سیلیس در شرایط کمبود فسفر ابتدائاً به افزایش استفاده از فسفر گیاهی به دلیل افزایش فسفوریلاسیون و توزیع استرهای فسفات نسبت داده می شود (۱۰). در همین اواخر ظرفیت ترشحی افزایش یافته سیترات و مالات برای سیالیت یا تحرک فسفر در ریزوسفر به همراه یک بیان افزایش یافته از رونوشت های TaALMT1و TaMATE1 که مرتبط با انتقال های خروجی آنیون آلی در ریشه های گیاهان گندم تیمار شده با سیلیس بوده و در شرایط کمبود فسفر رشد نموده بودند، گزارش شده است (۵۱).

سمیت های آلومینیوم و منگنز

آلومینیوم و منگنز به عنوان مهترین عامل هایی که رشد را در خاک های اسیدی محدود می نمایند، شناخته می شوند (۵۰). آلومینیوم یک عنصر غذایی گیاهی نیست و هیچ نوع عملکرد شناخته شده ای در متابولیسم ندارد (۲). در هر صورت در برخی از گونه های گیاهی نشان داده شده اثر سودمندی بر روی رشد در غلظت های پایین دارد (۷). به طور عمده اثر غالب آلومینیوم، اثر سمی آن در خاک های با pH پایین می باشد. به طور معکوسی، منگنز یک عنصر ریز مغذی بوده که نقش مهمی در فرآیند های متابولیکی مثل فتوسنتز، تنفس و بیوسنتز پروتئین ها و کربوهیدرات ها در گیاهان آوندی ایفا می کند (۲۵). آلومینیوم در فرم های مختلفی در خاک، بسته به pH خاک، تظاهر می یابد. به طور مشابه، تکامل منگنز نه تنها از pH خاک بلکه از شرایط احیایی نیز تاثیر می پذیرد (۵۰). آلومینیوم اغلب اکسیدهای غیرمحلول و کمپلکس سیلیکات های آلومینیوم (AS) را در مقادیر pH بالاتر از ۵ تشکیل می دهد. در مقادیر پایین تر pH، آلومینیوم به فرم های محلول شده مونومری Al^{3+} درآمده که تقریباً در این وضعیت برای گیاهان سمی می باشد (۹٤). همچنین در خاک های اسیدی مقدار اضافی Mn^{2+} در محلول خاک را

باید انتظار داشت (۸۹). سمیت آلومینیوم موجبات محدودیت (بازدارندگی) سریع رشد ریشه به همراه افزایش اختلال در ساختار یا کارکردهای دیواره سلولی(٤۲)، غشای پلاسمایی (۱۱۳)، مسیرهای انتقال سیگنال های مولکولی(۳۳) و هموستازی عناصر غذایی(۱۸) را فراهم می نماید. سمیت منگنز ممکن است سطح فعالیت فتوسنتزی و همچنین جذب، انتقال مجدد و کاربرد سایر عناصر معدنی را کاهش دهد (۹٤). به علاوه، مطالعات متعدد نشان داده اند سمیت Al و Mn می تواند تشکیل گونه های فعال اکسیژن (ROS) را القا نماید و بدین ترتیب سبب تنش اکسیداتیو در گیاهان شود (۹۰).

اثرات مفید سیلیس بر روی سمیت آلومینیوم در سویا (٤)، جو (۳٦)، سورگوم (۳۹)، ذرت (۱۵)، گندم (۱۱٤)، برنج (۹۹) و همچنین در برخی از مخروطیان (کاج ها وغیره..)(٤۰) یافت شده است. مکانیزم های متفاوتی برای جذب کمتر آلومینیوم توسط ریشه ها در نتیجه اضافه شدن سیلیس به عنوان یک فرضیه مطرح شده اند. در یک ارزیابی مروری جامع در این رابطه، کوکر و همکاران (۱۹۹۸) پیشنهاد نمودند سیلیس می تواند اثرات سمی آلومینیوم را با سه مکانیزم احتمالی که در برگیرنده موارد زیر است، کاهش دهد:

۱- یک افزایش در pHمحلول خاک توسط کاربرد منابع سیلیس

۲- کاهش دسترسی آلومینیوم

۳- سمیت زدایی داخلی گیاهی

کاهش جذب آلومینیوم به دلیل کاربرد سیلیس در واقع به تشکیل کمپلکس های هیدروکسی آلومینوسیلیکات (HAS) در محلول خارجی مرتبط دانسته شده است. بارسلو و همکاران (۱۹۹۳) بیان نمودند سیلیس می تواند اثرات منفی آلومینیوم را در ذرت کاهش دهد (احتمالاً با کاهش معنی دار غلظت Al^{3+} در محیط های رشد). به طور مشابه، ما و همکاران (۱۹۹۷) مشاهده نمودند غلظت Al^{3+}در محلول کشت زمانی که سیلیس بکار رفت قویاً کاهش یافت. به علاوه، تحقیقات بیشمار پیشنهاد می کنند روابط متقابل Al–Si در داخل گیاه می تواند یک نقش بسزایی در کاهش سمیت آلومینیوم ایفا نماید.

اگرچه کوکر و همکاران (۱۹۹۸) یافتند سیلیس به طور معنی داری سمیت آلومینیوم را در دو رقم گندم کاهش داد، با این وجود سیلیس سطوح سمیت گونه های آلومینیوم را محیط کشت خارجی و همچنین مقدار آلومینیوم جذب شده توسط ریشه ها را کاهش نداد. آن ها به همین دلیل پیشنهاد نمودند یک عامل (جزء) گیاهی ممکن است در این مکانیزم دخالت داشته باشد که نهایتاً منتج به چنین بهبود وضعیتی شده است. این عامل بنظر می رسد عمدتاً به تشکیل AS یا HAS در دیواره های سلولی مرتبط باشد.

در این ضمینه، کورالس و همکاران (۱۹۹۷) به این نتیجه رسیدند گیاهان ذرت پیش تیمارشده با سیلیس، جذب کمتری از آلومینیوم به همراه خروج آلومینیوم از ریشه ها را از خود بروز دادند. در این مطالعه کاهش سمیت آلومینیوم در نتیجه و پیامد کاهش دسترسی به آلومینیوم در محلول خاک نبود. همچنین

تیمار سیلیس تاثیری در غلظت آلومینیوم در محلول غذایی نداشت، بلکه منتهی به تشکیل HAS در آپوپلاست ریشه شد و سمیت آلومینیوم را در ذرت کاهش داد (۱۰۵). به علاوه اینکه، زسلدس و همکاران (۲۰۰۳) نشان دادند اثرات متقابل آلومینیوم–سیلیس در داخل ریشه ها، گیاهان گندم را قادر نمود تا بر سمیت آلومینیوم فائق آیند. پراباگار و همکاران (۲۰۱۱) با استفاده از کشت های سوسپانسیونی کاج نروژی غلظت کمتری از آلومینیوم آزاد (مستقل) را در دیواره سلول یافتند که عمدتاً به تشکیل کمپلکس های AS مرتبط می شد. همچنین گزارش شده است افزودن سیلیس، محتویات کلروفیل و کاروتنوئید را در برگ ها افزایش داده است و از این رو علائم سمیت آلومینیوم را در برنج کاهش داده است (۹۹). کوکر و همکاران (۱۹۹۸) در یک ارزیابی عمومی ذکر نمودند که مالات و یا سایر ترکیبات آلی که در توده ها و دیواره های سلولی ریشه ها ترشح شده بودند توانستند تشکیل AS و HAS را بیشتر نمایند. در هر صورت تحقیقات بعدی نقش ترشحات ترکیبات آلی از ریشه را به عنوان یک مکانیزم (سازوکار) إلقایی سیلیس در جهت کاهش سمیت آلومینیوم ارزیابی نموده اند. برای نمونه مشخص شده است سیلیس می تواند غلظت سوکسینات ریشه و غلظت مالات را در ریشه و اندام های هوایی کلیه گیاهان ذرتی که در معرض آلومینیوم قرار گرفته اند، افزایش دهد (۳). از این رو کلات شدن آلومینیوم با مالات یکی از سازوکارهایی است که برای اثرات بهبود دهندگی سیلیس قابل پیشنهاد است. در مقابل، سیلیس ترشح اسیدهای آلی با وزن مولکولی کم توسط ریشه های گندم (۱۳) و ذرت (۱۰۵) را تحت تأثیر قرار نداد، در هر صورت، یک ترشح افزایش یافته ای در ترکیبات فنلی مشاهده شد در نهایت به سمیت زدایی آلومینیوم منتهی گردید (٤۷).

همچنین، سیلیس اثرات منفی آلومینیوم را در بوراگو(*Borago officinalis*) با افزایش ترکیبات فنلی و کاهش پراکسیداسیون لیپیدی مهار نمود (۹۸). گزارش شده است سیلیس در برخی گونه های گیاهی با سازوکارهای متفاوتی شامل اثرات متقابل بین سیلیس ومنگنز در دیواره های سلولی و همچنین تحریک سیستم آنتی اکسیدانی باعث افزایش تحمل نسبت به سمیت منگنز شده است. برای نمونه در برنج و سوگوم (۳۱) تأمین سیلیس جذب منگنز را کاهش داده است. به هرحال، در جو و لوبیا اساساً بر جذب منگنز دخالتی نداشته است، اما مانع توزیع غیریکنواخت منگنز در بافت ها شده است؛ از این جهت علائم سمیت منگنز را در برگ ها بهبود بخشیده است. به علاوه، هورست و همکاران (۱۹۹۹) نشان دادند کاربرد سیلیس غلظت منگنز آپوپلاست را به واسطه اعمال تغییرات القائی سیلیس در خصوصیات پیوندی منگنز در دیواره سلولی کاهش داده است. به طور مشابه، ایواساکی و همکاران (۲۰۰۲) نشان دادند سیلیس تحمل منگنز را به واسطه کاهش غلظت Mn در آپوپلاست برگ نخود، افزایش داد.

بر اساس غلظت منگنز در آپوپلاست و سیم پلاست برگ های خیار، روگالا و روم هلد (۲۰۰۲) گزارش نمودند سیلیس تحمل منگنز را در نتیجه تراکنش های منگنز – سیلیس در آپوپلاست سبب شده است. از

این رو، هم یک پیوند قوی تری بین منگنز با دیواره سلولی برقرار شد و هم غلظت کمتری از منگنز در داخل سیمپلاست بدست آمد. در هر حال پیوند مستحکم منگنز با دیواره سلولی به واسطه کاربرد سیلیس صرفاً در گیاهانی قابل شناسایی بود که در مواجه با تأمین همزمان سیلیس و غلظت های بالای منگنز در محلول غذایی رشد یافته بودند (۹۲)، در حالی که ظرفیت تبادل کاتیونی مواد دیواره سلولی برگ که از گیاهان خیار تیمار شده با غلظت بالای منگنز بدست آمده بودند با وجود تأمین سیلیس ریشه ها تأثیر نپذیرفت (۲٤). به علاوه، مطالعات در مورد گیاه نخود نشان داد کاهش سمیت منگنز صرفاً نمی تواند به کاهش در میزان منگنز آزاد آپوپلاست برگی از طریق ظرفیت پیوندی ارتقاء یافته سلول – دیواره در گیاهان تیمارشده با سیلیس نسبت داده شود (۳۰). همچنین، نشان داده شده است سیلیس قادر است سمیت منگنز را در کدو از طریق اتصال منگنز با سیلیس در اطراف پایه تریکوم ها در سطح برگ کاهش دهد (٤٦). تفرق (جداسازی) منگنز در داخل واکوئل ها ممکن است نقش مهمی در تحمل منگنز به واسطه سیلیس در برخی از گونه های گیاهی مثل لوبیا ایفا نماید (٤۳)، اما مجدداً این سازوکار در سایر گیاهان (برای نمونه نخود) مشاهده نشد (٤۲).

در همین اواخر، نشان داده شد سیلیس دارای نقش مهمی در سیستم آنتی اکسیدانی گیاهی بویژه در شرایط تنش می باشد. کاهش سمیت منگنز به دلیل کاربرد سیلیس، خسارت اکسیداتیو غشاهای زیستی را به وسیله تنظیم فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی و یا غلظت ترکیبات آنتی اکسیدانی در گیاهانی همچون خیار و برنج کاهش داده است (۲٤ و ٥٤) .

افزودن سیلیس به طور غیرمستقیم تجمع رادیکال های هیدروکسیل را در آپوپلاست برگی خیار با منگنز اضافی، از طریق کاهش Mn^{2+} آپوپلاستی آزاد (یک کاتالیست فنتون) کاهش داده است، در حالی که اضافه نمودن اسید مونوسیلیسیک به مخلوط واکنشی (Mn^{2+}/H_2O_2) به طور مستقیم واکنش فنتونی را در شرایط آزمایشگاهی متأثر ننمود (۲٤). معرف فنتون محلولی از پراکسید هیدروژن ویک کاتالیست آهن بوده که برای اکسیده کردن آلوده کننده ها و آب های زائد بکار می رود. دراگیستیک ماکسیموویچ و همکاران (۲۰۰۷) نشان دادند غلظت ترکیبات فنلی مثل الکل کنیفریل کوماریک و اسیدهای فرولیک در گیاهان تیمارشده با سیلیس در شرایط فراهمی بالای منگنز، در عصاره های برگی متمایل به کاهش یافتن بودند. از طرف دیگر کاربرد سیلیس یک افزایش معنی داری را در غلظت اسیدهای کافئیک و کلروژینک در عصاره های برگی گیاهان تیمارشده با منگنز در مقادیر بالا، سبب شد.

فعالیت های پراکسیداز (POD) و پلی فنولوکسیداز (PPO) در شرایط فراهمی بالای منگنز در عصاره های برگی و ریشه، افزایش یافتند، در حالیکه کاربرد ریشه ای سیلیس فعالیت های POD وPPO را هم در برگ ها و هم در ریشه ها کاهش داد. نتایج تحقیقات دراگیستیک ماکسیموویچ و همکاران (۲۰۰۷) در روی خیار و فهرز و همکاران (۲۰۰۹) در روی نخود پیشنهاد نمود تغذیه سیلیس، متابولیسم و استفاده از

فنل ها را عمدتاً در سطح برگی با تحریک تشکیل کمپلکس های سیلیس پلی فنل تنظیم نمود. به طور همزمان، غلظت های پایین ترکیبات فنلی در دسترس جهت فعالیت تحت عنوان سوبسترا (ماده زمینه ای) برای PODو PPOدر گیاهان تحت تنش منگنز تیمارشده با سیلیس ممکن است از این جهت برای محدود کردن تولید ROS نقش داشته باشد.

نتایج

دانش فعلی در مورد جذب، انتقال و تجمع سیلیس مفهوم اثرات سودمند این عنصر را در گیاهان آوندی توسعه داده است. بر همین اساس نشان داده شده است دریافت سیلیس توسط گیاهانی که در خاک رشد می نمایند به یک سیستم جذب مؤثر که نه تنها به انتشار سیلیس از توده خاک تا سطح ریشه نسبت داده می شود بلکه به ناقلینی که در داخل گیاه هستند نیز در ارتباط می باشد. این ناقلین انتقال سیلیس از خاک به سمت ریشه و توزیع آن در داخل گیاه را هماهنگ می نمایند. تاکنون فقط چهار نوع ناقل سیلیس در برخی گونه های گیاهی شناسایی شده اند و اطلاعات اندکی در مورد پاسخ (واکنش) این ناقلین در شرایط تنش موجود است. از این رو اقدامات و کارهای بیشتری بایستی بر روی کلون کردن ژن های درگیر در جذب و انتقال سیلیس از سایر گونه های گیاهی و همچنین شناسایی و تشخیص ناقلین جدید، متمرکز شود. به علاوه، تحقیقات بیشتری در این زمینه باید صورت بگیرد تا مکانیزم های درگیر در تنظیم تشخیص دهی، مسیرهای انتقالی سیگنال های مولکولی و سلولی و بیان ژن، شفاف سازی شوند.

یک درک جامع از جذب و انتقال سیلیس در واقع یک فرصت ایده آلی را برای بهینه نمودن سیستم جذب سیلیس چه از طریق اصلاح گیاهی و با مدیریت زراعی توأم با افزایش متعاقب باروری گیاهان کلیدی که در شرایط تنش مواد معدنی هستند، فراهم می نماید. از این رو، مشارکت سیلیس در خاک های اسیدی و جذب بعدی آن را به عنوان یک استراتژی بالقوه در جهت غلبه بر اثرات منفی ایجاد شده به واسطه حضور بیش از حد آلومینیوم و منگنز به همراه کمبود فسفر که به طور معمول در خاک های اسیدی توأماً دیده شده و باعث محدود کردن تولیدات کشاورزی در یک مقیاس جهانی می شوند، می توان انتظار داشت.

منابع

1- Arnon, D. I. and Stout, P. R. 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plant with special reference to copper. Plant Physiol. 14:371–375

2- Arunakumara, K., Walpol, B. and Yoon, M. H. 2013. Aluminum toxicity and tolerance mechanism in cereals and legumes – A review. J. Korean Soc. Appl. Bi. 56:1–9

3- Barceló, J., Guevara, P. and Poschenrieder, C. H. 1993. Silicon amelioration of aluminium toxicity in teosinte (*Zea mays* L. ssp. Mexicana). Plant Soil. 154:249–255

4- Baylis, A. D., Gragopoulou, C., Davidson, K. J. and J. D. Birchall. 1994. Effects of silicon on the toxicity of aluminum to soybean. Commun. Soil Sci. Plan. 25:537–546

5- Bokor, B., S. Bokorová, S. Ondos, R. Svubová, Z. Lukacova, M. Hyblova, T. Szemes, and A. Lux. 2014. Ionome and expression level of Si transporter genes (Lsi1, Lsi2, and Lsi6) affected by Zn and Si interaction in maize. Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 22(9):6800-6811. doi:10.1007/ s11356-014-3876-6

6- Bolan, N. S., M. J. Hedley, and R. E. White. 1991. Processes of soil acidification during nitrogen cycling with emphasis on legume based pastures. Plant Soil. 134:53–63

7- Broadley, M., P. Brown, I. Cakmak, J. F. Ma, Z. Rengel, and F. Zhao. 2012. Beneficial Elements. Pp 249–269. In: Marschner P (Ed) Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants, 3rd edn. Elsevier, Amsterdam, Netherland

8- Chandler-Ezell, K., D. Pearsall, and J. Zeidler. 2006. Root and tuber phytoliths and starch grains document manioc (*Manihot esculenta*), arrowroot (*Maranta arundinacea*), and llere´n (*Calathea* sp.) at the Real Alto site. Ecuador. Econ. Bot. 60:103–120

9- Chen, C. H. and J. Lewin. 1969. Silicon as a nutrient element for *Equisetum arvense*. Can. J. Botany 47:125–131

10- Cheong, Y. W. Y. and P.Y. Chan. 1973. Incorporation of P32 in phosphate esters of the sugar cane plant and the effect of Si and Al on the distribution of these esters. Plant Soil. 38:113–123

11- Chiba, Y., N. Mitani, Yamaji, N. and J. F. Ma. 2009. HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley. Plant J. 57:810–818

12- Cocker, K. M., D. E. Evans, and M. J. Hodson. 1998a. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in higher plants: solution chemistry or an in plants mechanism? Physiol. Plantarum 104:608–614

13- Cocker, K. M., D. E. Evans, and M. J. Hodson. 1998b. The amelioration of aluminium toxicity by silicon in wheat (*Triticum aestivum* L.): malate exudation as evidence for an in planta mechanism. Planta 204:318–323

14- Cornelis, J. T., B. Delvaux, R. B. Georg, Y. Lucas, J. Ranger, and S. Opfergelt. 2011. Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review. Biogeo-sciences 8:89–112

15- Corrales, I., C. Poschenrieder, and J. Barceló. 1997. Influence of silicon pretreatment on aluminium toxicity in maize roots. Plant Soil 190:203–209

16- Currie, H. A. and C. C. Perry. 2007. Silica in plants: biological, biochemical and chemical studies. Ann. Bot-London 100:1383–1389

17- Datnoff, L. E., Deren, C. W. and G. H. Snyder. 1997. Silicon fertilization for disease management of rice in Florida. Crop Prot. 16:525–531

18- Delhaize, E. and P. R. Ryan. 1995. Aluminium toxicity and tolerance in plants. Plant Physiol. 107:315–321

19- De, N. and S. H. Datta. 2007. Relationship between phosphorus sorption and soil acidity as affected by bicarbonate and silicate ions. Commun. Soil Sci. Plan. 38:679–694

20- Deren, C. W. 2001. Plant genotype, silicon concentration and silicon-related responses. Pp 149–158. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndorfer GH (Eds) Silicon in Agriculture. Elsevier Science BV, Amsterdam, Netherland

21- Deshmukh, R., J. Vivancos, V. Guérin, H. Sonah, C. Labbé, Belzile, F. and R. Bélanger. 2013. Identification and functional characterization of silicon transporters in soybean using comparative genomics of major intrinsic proteins in Arabidopsis and rice. Plant Mol. Biol. 83:303–315

22- Dietzel, M. 2000. Dissolution of silicates and the stability of polysilicic acid. Geochim Cosmochim Ac 64:3275–3281

23- Dragisic Maksimovic, J., J. Bogdanovic, V. Maksimovic, and M. Nikolic. 2007. Silicon modulates the metabolism and utilization of phenolic compounds in cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown at excess manganese. J. Plant Nutr. Soil Sci. 170:739–744

24- Dragisic Maksimovic, J., M. Mojovic, V. Maksimovic, V. Römheld, and M. Nikolic. 2012. Silicon ameliorates manganese toxicity in cucumber by decreasing hydroxyl radical accumulation in the leaf apoplast. J. Exp. Bot. 63:2411–2420

25- El-Jaoual, T. and D. Cox. 1998. Manganese toxicity in plants. J. Plant Nutr. 21:353–386

26- Epstein, E. 1999. Silicon. Annu. Rev. Plant Phys. 50:641–664
27- Fang, C. X., Q. S. Wang, Y. Yu, Q. M. Li, H. L. Zhang, X. C. Wu, T. Chen, and W. X. Lin. 2011. Suppression and over expression of Lsi1 induce differential gene expression in rice under ultraviolet radiation. Plant Growth Regul. 65:1–10
28- Fisher, R. A. 1929. A preliminary note on the effect of sodium silicate in increasing the yield of barley. J. Agr. Sci. 19:132–139
29- Foy, C. D. 1992. Soil chemical factors limiting plant root growth. Adv. Soil Sci. 19: 97–149
30- Führs, H., S. Götze, A. Specht, A. Erban, S. Gallien, D. Heintz, A. Van Dorsselaer, J. Kopka, H. P. Braun, and W. J. Horst. 2009. Characterization of leaf apoplastic peroxidases and metabolites in *Vigna unguiculata* in response to toxic manganese supply and silicon. J. Exp. Bot. 60:1663–1678
31- Galvez, L., R. B. Clar, L. M. Gourley, and J. W. Maranville.1989. Effects of silicon on mineral composition of sorghum grown with excess manganese. J. Plant Nutr. 12:547–561
32- Gong, H., X. Zhu, K. Chen, S. Wang, and C. Zhang. 2005. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. Plant Sci. 169:313–321
33- Goodwin, S. B. and T. R. Sutter. 2009. Microarray analysis of Arabidopsis genome response to aluminium stress. Biol. Plantarum 53:85–99
34- Grégoire, C., W. Rémus-Borel, J. Vivancos, C. Labbé, F. Belzile, and R. R. Bélanger. 2012. Discovery of a multigene family of aquaporin silicon transporters in the primitive plant Equisetum arvense. Plant J. 72:320–330
35- Guntzer, F., Keller, C. and J. D. Meunier. 2012. Benefits of plant silicon for crops: a review. Agron. Sustain. Dev. 32:201–213
36- Hammond, K. E., D. E. Evans, and M. J. Hodson. 1995. Aluminium/silicon interactions in barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings. Plant Soil 173:89–95
37- Hartono, A. 2008. The effect of calcium silicate on the phosphorus sorption characteristics of Andisols Lembang West Java. Jurnal Tanah dan Lingkungan 10:14–19
38- Henriet, C., X. Draye, I. Oppitz, R. Swennen, and B. Delvaux. 2006. Effects, distribution and uptake of silicon in banana (*Musa spp*.) under controlled conditions. Plant Soil 287:359–374
39- Hodson, M. J. and A. G. Sangster. 1993. The interaction between silicon and aluminium in *Sorghum bicolor* (L.) Moench: growth analysis and X-ray microanalysis. Ann Bot-London 72:389–400
40- Hodson, M. J., and A. G. Sangster. 1999. Aluminium/silicon interactions in conifers. J. Inorg. Biochem. 76:89–98
41- Horiguchi, T. and S. Morita. 1987. Mechanism of manganese toxicity and tolerance of plants. VI. Effect of silicon on alleviation of manganese toxicity of barley. J. Plant Nutr. 10: 2299–2310
42- Horst, W. J., M. Fecht, A. Naumann, Wissemeier, A. H. and P. Maier. 1999. Physiology of manganese toxicity and tolerance in *Vigna unguiculata* (L.) Walp. J. Plant Nutr. Soil Sci. 162:263–274
43- Horst, W. J. and H. Marschner. 1978. Effect of silicon on manganese tolerance of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). Plant Soil 50:287–303
44- Horst, W. J., Y. Wang, and D. Eticha. 2010. The role of the apoplast in Al induced inhibition of root elongation and in Al resistance of plants: a review. Ann. Bot-London 106:185–197
45- Iwasaki, K., P. Maier, M. Fecht, and W. J. Horst. 2002. Influence of the apoplastic silicon concentration on the manganese tolerance of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). J. Plant Physiol. 136: 3762–3770
46- Iwasaki, K. and A. Matsumura. 1999. Effect of silicon on alleviation of manganese toxicity in pumpkin (*Cucurbita moschata* Duch cv. Shintosa). Soil Sci. Plant Nutr. 45: 909–920
47- Kidd, P. S., M. Llugany, C. Poschenrider, B. Gunse, and J. Barcelo. 2001. The role of roots exudates in aluminium resistence and silicon-induced amelioration of aluminium toxicity in three varities of maize (*Zea mays* L.). J. Exp. Bot. 52:1339–1352
48- Kim, Y. H., A. L. Khan, D. H. Kim, and S. Y. Lee. 2014. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones. BMC Plant Biol. 14:13
49- Knight, C. T. G. and S. D. Kinrade. 2001. A primer on the aqueous chemistry of silicon. Pp 57–84. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndorfer GH (Eds) Silicon in Agriculture. Elsevier Science BV, Amsterdam, Netherland
50- Kochian, L. V., O. A. Hoekenga, and M. A. Piñeros. 2004. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. Annu. Rev. Plant Biol. 55: 459–493
51- Kostic-Kravljanac, L. M. 2015. Modulation of the processes in wheat rhizosphere in responses to the amendments of soils degraded by mining waste. PhD Thesis, University of Belgrade, (in Serbian, with an abstract in English)
52- Lee, Y. B., C. Hoon, J. Y. Hwang, I. B. Lee, and P. J. Kim. 2004. Enhancement of phosphate desorption by silicate in soils with salt accumulation. Soil Sci. Plant Nutr. 50:493–499

53- Lee, Y. B. and P. J. Kim. 2007. Reduction of phosphate adsorption by ion competition with silicate in soil. Korean J. Environ. Agric. 26:286–293
54- Li, P., A. Song, Z. Li, Fan, F. and Y. Liang. 2012. Silicon ameliorates manganese toxicity by regulating manganese transport and antioxidant reactions in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Soil 354:404–419
55- Liang, Y., H. Hua, Y. G. Zhu, J. Zhang, C. Cheng, and V. Römheld. 2006. Importance of plant species and external silicon concentration to active silicon uptake and transport. New Phytol. 172:63–72
56- Liang, Y., M. Nikolic, R. Bélanger, H. Gong, and A. Song. 2015. Silicon in Agriculture. Springer, Dordrecht
57- Liang, Y., J. Si, and V. Römheld. 2005. Silicon uptake and transport is an active process in *Cucumis sativus* L. New Phytol. 167:797–804
58- Liang, Y., W. Sun, Y.G. Zhu, and P. Christie. 2007. Mechanisms of silicon mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review. Environ. Pollut. 147:422–428
59- Likhoshway, Y. V., Y. A. Masyukova, T. A. Sherbakova, D. P. Petrova, and M. A. Grachev. 2006. Detection of the gene responsible for silicic acid transport in Chrysophycean algae. Dokl Biol. Sci. 408:256–260
60- Ma, J. F., A. Higashitani, K. Sato, and K. Takeda. 2003. Genotypic variation in silicon concentration of barley grain. Plant Soil 249:383–387
61- Ma, J. F., M. Sasaki, and H. Matsumoto. 1997. Al-induced inhibition of root elongation in corn, *Zea mays* L. is overcome by Si addition. Plant Soil 188:171–176
62- Ma, J. F., and E. Takahashi. 1990a. Effect of silicon on the growth and phosphorus uptake of rice. Plant Soil 126:115–119
63- Ma, J. F. and E. Takahashi. 1991. Effect of silicate on phosphate availability for rice in P-deficient soil. Plant Soil 133:151–155
64- Ma, J. F., and E. Takahashi. 2002. Soil, fertilizer, and plant silicon research in Japan. Elsevier Science BV, Amsterdam, Netherland
65- Ma, J. F., K. Tamai, N. Yamaji, N. Mitani, S. Konishi, M. Katsuhara, M. Ishiguro, Y. Murata, and M. Yano. 2006. A silicon transporter in rice. Nature 440: 688–691
66- Ma, J. F., N. Yamaji, N. Mitani, K. Tamai, S. Konishi, T. Fujiwara, M. Katsuhara, and M. Yano. 2007a. An efflux transporter of silicon in rice. Nature 448:209–212
67- Ma, J. F., N. Yamaji, K. Tamai, and N. Mitani. 2007b. Genotypic difference in silicon uptake and expression of silicon transporter genes in rice. Plant Physiol. 145:919–924
68- Marron, A. O., M. J. Alston, D. Heavens, M. Akam, M. Caccamo, P.W. Holland, and G. Walker. 2013. A family of diatom-like silicon transporters in the siliceous loricate choanoflagellates. Proc. Biol. Sci. 280(1756):20122543. doi: 10.1098/rspb.2012.2543.
69- Marschner, H. 1997. Mineral Nutrition of Higher Plants, 2nd edn. Academic Press, London, UK
70- Mengel, K. and E. A. Kirkby. 2001. Principles of Plant Nutrition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
71- Mitani, N., Y. Chiba, Yamaji, N. and J.F. Ma. 2009a. Identification and characterization of maize and barley Lsi2-like silicon efflux transporters reveals a distinct silicon uptake system from that in rice. Plant Cell 21:2133–2142
72- Mitani, N. and J. F. Ma. 2005. Uptake system of silicon in different plant species. J. Exp. Bot. 56:1255–1261
73- Mitani, N., N. Yamaji, Y. Ago, K. Iwasaki, and J. F. Ma. 2011a. Isolation and functional characterization of an influx silicon transporter in two pumpkin cultivars contrasting in silicon accumulation. Plant J. 66:231–240
74- Mitani, N., N. Yamaji, and J. F. Ma. 2008. Characterization of substrate specificity of a rice silicon transporter, Lsi1. Pflügers Archiv. 456:679–686
75- Mitani, N., N. Yamaji, and J. F. Ma. 2009b. Identification of maize silicon influx transporters. Plant Cell Physiol. 50:5–12
76- Mitani, N., N. Yamaji, and J. F. Ma. 2011b. Silicon efflux transporters isolated from two pumpkin cultivars contrasting in Si uptake. Plant Signal. Behav. 6: 991–994
77- Mitani, N., N. Yamaji, Zhao, F. J. and J. F. Ma. 2011c. The aromatic/arginine selectivity filter of NIP aquaporins plays a critical role in substrate selectivity for silicon, boron, and arsenic. J. Exp. Bot. 62:4391–4398
78- Montpetit, J., J. Vivancos, N. Mitani, N. Yamaji, W. Rémus-Borel, F. Belzile, J. F. Ma, and R. R. Bélanger. 2012. Cloning, functional characterization and heterologous expression of TaLsi1, a wheat silicon transporter gene. Plant Mol. Bio. 79:35–46
79- Mora, M. L., M. A. Alfaro, S. C. Jarvis, R. Demanet, and P. Cartes. 2006. Soil aluminium availability in Andisols of Southern Chile and its effect on forage production and animal metabolism. Soil Use Manage. 22:95–101

80- Mora, M. L., G. Baeza, C. Pizarro, and R. Demanet. 1999. Effect of calcitic and dolomitic lime on physicochemical properties of a Chilean Andisol. Commun. Soil Sci. Plan 30:427–439
81- Nanayakkara, U. N., W. Uddin, and L. Datnoff. 2008. Application of silicon sources increases silicon accumulation in perennial ryegrass turf on two soil types. Plant Soil 303:83–94
82- Neumann, D. and C. De Figueiredo. 2002. A novel mechanism of silicon uptake. Protoplasma 220:59–67
83- Nikolic, M., N. Nikolic, Y. Liang, E. A. Kirkby, and V. Römheld. 2007. Germanium-68 as an adequate tracer for silicon transport in plants. Characterization of silicon uptake in different crop species. Plant Physiol. 143:495–503
84- Owino-Gerroh, C. and G. J. Gascho. 2004. Effect of silicon on low pH soil phosphorus sorption and on uptake and growth of maize. Commun. Soil Sci. Plan 35:2369–2378
85- Parfitt, R. L. 1978. Anion adsorption by soils and soil materials. Adv. Agron. 30:1–50
86- Prabagar, S., M. J. Hodson, and D. E. Evans. 2011. Silicon amelioration of aluminium toxicity and cell death in suspension cultures of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). Environ. Exp. Bot. 70: 266–276
87- Rains, D. W., E. Epstein, R. J. Zasoski, and M. Aslam. 2006. Active silicon uptake by wheat. Plant Soil 280:223–228
88- Raven, J. A. 2001. Silicon transport at the cell and tissue level. Pp 41–55. In: Datnoff LE, Snyder GH, Korndorfer GH (Eds) Silicon in Agriculture. Elsevier Science BV, Amsterdam, Netherland
89- Rengel, Z. 2000. Uptake and transport of manganese in plants. Pp 57–87. In: Sigel A, Sigel H (Eds) Metal Ions in Biological Systems. Marcel Dekker, New York, US
90- Ribera, A., C. Inostroza-Blancheteau, P. Cartes, Z. Rengel, and M. L. Mora. 2013. Early induction of Fe-SOD gene expression is involved in tolerance to Mn toxicity in perennial ryegrass. Plant Physiol. Bioch. 73:77–82
91- Robson, A. D. and M. G. Pitman. 1983. Interactions between nutrients in higher plants. 15: 147-180. In: La¨uchli A, Bieleski RL (Eds) Encyclopedia of Plant Physiology. Springer-Verlag, Berlin, Germany
92- Rogalla, H. and V. Römheld. 2002. Role of leaf apoplast in silicon-mediated manganese tolerance of Cucumis sativus L. Plant Cell Environ. 25:549–555
93- Romero, A., F. Munévar, and G. Cayón. 2011. Silicon and plant diseases. A Review. Agron. Colomb. 29:473–480
94- Ryan, P. R. and E. Delhaize. 2010. The convergent evolution of aluminium resistance in plants exploits a convenient currency. Funct. Plant Biol. 37:275–284
95- Ryden, J. C., J. R. McLauchlin, and J. K. Syers. 1977. Mechanisms of phosphate sorption by soils and hydrous ferric oxide gel. J. Soil Sci. 28:72–92
96- Schachtman, D. P., R. J. Reid, and S. M. Ayling. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. Plant Physiol. 116:447–453
97- Schröder, H. C., S. Perović-Ottstadt, M. Wiens, R. Batel, I. M. Müller, and W. E. G. Müller. 2004. Silica transport in the demosponge *Suberites domuncula*: fluorescence emission analysis using the PDMPO probe and cloning of a potential transporter. Cell Tissue Res. 316: 271–280
98- Shahnaz, G., E. Shekoofeh, D. Kourosh, and B. Moohamadbagher. 2011. Interactive effects of silicon and aluminum on the malondialdehyde (MDA), proline, protein and phenolic compounds in *Borago officinalis* L. J. Med. Plant Res. 5:5818–5827
99- Singh, V. P., D. K. Tripathi, D. Kumar, and D. K. Chauhan. 2011. Influence of exogenous silicon addition on aluminium tolerance in rice seedlings. Biol. Trace Elem. Res. 144:1260–1274
100- Snyder, G. H. 1991. Developed of a silicon test for Histosol-grown rice. Belle Glade EREC Research Report EV-1991-2. University of Florida, Belle Glade, USA, pp 29–39
101- Takahashi, E., J. F. Ma, and Y. Miyake. 1990. The possibility of silicon as an essential element for higher plants. J. Agr. Food Chem. 2: 99–122
102- Tamai, K. and J. F. Ma. 2003. Characterization of silicon uptake by rice roots. New Phytol. 158:431–436
103- Vance, C. P., C. Uhde-Stone, and D. L. Allan. 2003. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. New Phytol. 157:423–447
104- Van der Vorm, P. D. J. 1980. Uptake of Si by five plant species, as influenced by variation in Si-supply. Plant Soil 56:153–156
105- Wang, Y., Stass, A. and W. J. Horst. 2004. Apoplastic binding of aluminum is involved in silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in maize. Plant Physiol. 136: 3762–3770
106- Wickramasinghe, D. B. and D. L. Rowell. 2006. The release of silicon from amorphous silica and rice straw in Sri Lankan soils. Biol. Fert. Soils 42:231–240
107- Wu, J. W., Y. Shi, Y. X. Zhu, Y. C. Wang, and H. J. Gong. 2013. Mechanisms of enhanced heavy metal tolerance in plants by silicon: a review. Pedosphere 23:815–825

108- Yamaji, N., Y. Chiba, N. Mitani, and J. F. Ma. 2012. Functional characterization of a silicon transporter gene implicated in silicon distribution in barley. Plant Physiol. 160:1491–1497
109- Yamaji, N. and J. F. Ma. 2009. A transporter at the node responsible for intervascular transfer of silicon in rice. Plant Cell 21: 2878–2883
110- Yamaji, N. and J. F. Ma. 2011. Further characterization of a rice silicon efflux transporter, Lsi2. Soil Sci. Plant Nutr. 57:259–264
111- Yamaji, N., N. Mitani, and J. F. Ma. 2008. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. Plant Cell 20:1381–1389
112- Yamaji, N., A. Sasaki, J. Xia, K. Yokosho, Mitani, N. and J. F. Ma. 2013. Role of node-located transporters in mineral distribution in rice. In: Proceeding of XVII International Plant Nutrition Colloquium: Plant nutrition for nutrient and food security, pp 129-130
113- Yamamoto, Y., Kobayashi, Y. and Matsumoto, H. 2001. Lipid peroxidation is an early symptom triggered by aluminium, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. Plant Physiol. 125:199–208
114- Zsoldos, F., A. Vashegyi, Pecsvaradi, A. and Bona, L. 2003. Influence of silicon on aluminium toxicity in common and durum wheats. Agronomie 23:349–354