

植物在硅生物地球化学循环过程中的作用*

汪秀芳¹ 陈圣宾² 宋爱琴¹ 叶文¹ 李振基^{1**}

(¹ 厦门大学生命科学学院, 福建厦门 361005; ² 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要 硅是地球上重要的矿质元素,在许多生物地球化学过程中起着重要作用。传统认为硅的循环主要受岩石风化、矿物溶解和水体沉积的影响。实际上,植物在硅的生物地球化学循环中起着重要作用。植物体本身就是一个相当大的硅库,它们能以无定型硅($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$)的形式积累硅,称作生物硅(BSi)、植硅石或蛋白石。陆地植物每年以BSi的形式固定约 $1.68 \times 10^9 \sim 5.60 \times 10^9$ t的硅,通过枯枝落叶返回到土壤中的BSi有92.5%被植物再吸收,7.5%进入土壤库。陆地植物从土壤BSi库吸收的硅量远超过从岩石风化释放吸收的硅量,植物土壤内循环的有效性强烈地影响着陆地生态系统中的硅向河流和海洋的输送。在海洋中,硅藻通过吸收、溶解和沉积在很大程度上影响着海洋里的硅循环,硅藻每年固定的硅约为 $5.60 \times 10^9 \sim 7.84 \times 10^9$ t,同样,在向海底沉积的过程中,97%的BSi重新被硅藻吸收,每年只有 $1.43 \times 10^8 \sim 2.55 \times 10^8$ t(约3%)沉积到海底。可见,植物在陆地生态系统和水生生态系统硅的循环中均起着非常重要的作用,研究硅的全球生物地球化学循环时必须考虑到植物的作用。

关键词 硅; 植物; 硅藻; 生物硅(BSi); 生物地球化学循环

中图分类号 Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000 - 4890(2007)04 - 0595 - 06

Roles of plants in biogeochemical cycling of silicon. WANG Xiu-fang¹, CHEN Sheng-bin², SONG Ai-qin¹, YE Wen¹, LI Zhen-ji¹ (¹ College of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China; ² Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(4): 595 - 600.

Abstract: Silicon is an important mineral element on the earth, because of its crucial role in many biogeochemical processes. Traditionally, silicon cycling is thought to be mainly controlled by rock weathering, subsequent mineral dissolution, and final aggradation in waters. Actually, plants react on the biogeochemical cycling of silicon. A great pool of silicon is contained as the accumulations of amorphous silica ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) in living plant tissues, known as biogenic silica (BSi), phytolith or opal. The annual fixation of BSi by terrestrial plants ranges from 1.68×10^9 to 5.60×10^9 t. After decomposition, about 92.5% of the BSi from litterfall is absorbed by plants again, and the rest 7.5% remains in soil. Because the silicon absorbed by plants from soil BSi pool is far more than that released by weathering, plant-soil internal cycling can greatly affect the dissolved silicate fluxes from terrestrial ecosystem to rivers and oceans. The annual fixation of BSi by diatom in ocean is from 5.60×10^9 to 7.84×10^9 t, about 97% of which is absorbed by diatom again before reaching seabed, and only 1.43×10^8 — 2.55×10^8 t (about 3%) is buried in sediment yearly. In this way, diatom plays an important role in the aquatic cycling of silicon. In conclusion, plants are very important in both terrestrial and aquatic biogeochemical cycling of silicon, and thus, the effects of plants must be considered in the study of global biogeochemical cycling of silicon.

Key words: silicon; plant; diatom; biogenic silica (BSi); biogeochemical cycling

*福建省自然科学基金资助项目(C0310004)。

**通讯作者 E-mail: zhenji@163.com

收稿日期: 2006-05-16 接受日期: 2006-11-11

1 引言

硅是地球表面含量仅次于氧的大量元素,在许多生物地球化学过程中起着非常重要的作用,如作为陆地 (Alexandre *et al*, 1997) 和海洋 (Norris & Hackney, 1999) 生物的营养,可缓冲土壤 pH 值,调节大气 CO₂ 和全球气候 (DeMaster, 1981; Bartoli, 1983),因此近年来逐渐成为研究的热点 (Basile-Doelsch *et al*, 2005)。以往有关硅的全球循环研究主要集中在岩石风化过程 (Alexandre *et al*, 1997) 和海洋中硅的循环过程 (Tréguer *et al*, 1995) 2 个方面。长期以来,岩石风化过程一直被当作一个快速独立的过程,实际上,风化过程是非生物和生物共同作用的结果。植物以多种方式加速风化过程 (Bartoli, 1983),而且植物的光合作用能将大气中的 CO₂ 转变成土壤中的 HCO₃⁻,减少大气中的 CO₂,从而影响全球气候 (Bemer, 1997)。

植物在其生长过程中不断吸收硅,并以生物硅 (BSi) 的形式贮存。生长季节结束后,植物残体逐渐分解,其体内的 BSi 释放到土壤中,其中大部分被植物再吸收,少量保留在土壤中 (Alexandre *et al*, 1997; Moulton *et al*, 2000; Li *et al*, 2006)。植物与土壤之间强烈的硅循环,不仅对陆地生态系统硅养分平衡至关重要,还能阻止溶解硅经过河流向海洋转移 (Lucas *et al*, 1993; De La Rocha *et al*, 2000; Li *et al*, 2006),因此,陆地植物硅库对硅的生物地球化学循环有重要影响。在海洋生态系统中以硅藻为主的浮游植物可以吸收大量的硅,其残体在下降的过程中大部分溶解,释放的硅又被其它硅藻吸收,虽然最终只有很少一部分沉积到海底,但仍对海洋中硅循环产生巨大作用 (Tréguer *et al*, 1995)。

2 陆地植物在硅陆地循环中的作用

2.1 植物加快岩石的风化

构成地壳的岩石大部分是硅酸盐类矿物,硅在风化过程中逐步释放并参与生物地球化学循环 (周启星和黄国宏, 2001)。植物能加快这一进程,若以离子向河流输出风化指标,则植物出现后的风化速率是裸地的 4 倍 (Moulton *et al*, 2000)。植物在岩石风化中同时起着物理作用和化学作用:物理作用表现在植物根系和岩石内生藻类在岩隙中生长,引起岩石破裂和矿物颗粒分解,使矿物表面暴露并延

长雨水滞留时间,加速硅矿物风化 (Friedmen, 1971; 韩兴国等, 1999);其化学作用表现在陆地植物及其根际微生物通过产生 CO₂ 和有机酸降低了土壤的 pH 值,进而使岩石风化更强烈 (Hinsinger *et al*, 2001)。

陆地植物根系呼吸和土壤有机质分解都能释放 CO₂ 到土壤空气中,高浓度的 CO₂ 在土壤剖面中可以扩展到相当深的部位 (Buyanovsky & Wagner, 1983),这导致了土壤水中的 H₂CO₃ 浓度比大气中高得多 (Castelle & Galloway, 1990),使浸没其中的土壤矿物风化速率加快。

Siever (1991) 将岩石的风化过程概括为:火成岩 + 酸性物质 = 沉积岩 + 含盐海洋。因此,植物产生的 CO₂ 与土壤水作用形成的碳酸决定了很多生态系统中岩石风化的速率。

2.2 植物对硅的吸收和累积

de Saussure (1804) 就发现植物体内含有硅, Takahashi 和 Miyaka (1976) 发现了黄瓜 (*Cucumis sativa*) 和番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 缺硅的症状,而且观察到缺硅对大豆 (*Glycine max*) 和草莓 (*Fragaria ananassa*) 的生长有明显负作用。研究表明,硅对木贼科植物和水稻 (*Oryza sativa*) 也是必需的,由此推断硅可作为高等植物的 1 种必需元素 (邹邦基, 1980; Epstein, 1994)。硅能促进植物生长 (Hammer-schmidt, 2005),提高作物产量 (郭彬等, 2004),增加细胞壁的延展性 (Hossain *et al*, 2002),缓解金属离子对植物体的毒害 (Shi *et al*, 2005),增强植物对盐胁迫的抵抗力 (梁永超等, 1999),促进植物的营养均衡 (邹邦基, 1993),还能增强植物抵抗真菌感染的能力 (Fauteux *et al*, 2005) 和减少草食动物对植物的采食 (Epstein, 1999)。缺硅的植株纤弱,在生长、发育、繁殖方面常有异常表现,对生物和非生物干扰更敏感 (Datnoff *et al*, 1997; Epstein 1999)。

植物以溶解态 H₄SiO₄ 的形式吸收硅,以 BSi 的形式沉积到特殊的硅细胞和某些器官的表皮细胞中 (Meunier *et al*, 1999),BSi 以毛状结构存在,大小从 1 到几十毫米不等 (Kaufman *et al*, 1981)。

硅存在于所有植物体内,但在不同植物类群中分布极不均匀,苔藓植物、蕨类植物中的硅含量比被子植物中高,单子叶植物中又比双子叶植物中高 (Takahashi & Miyake, 1976)。陆生植物干质量中硅 (SiO₂) 含量一般在 0.1% ~ 10%,甚至更高 (Ep-

stein, 1994)。莎草科和禾本科植物中硅 (SiO₂) 含量可达 10% ~ 15%, 在大部分双子叶植物中低于 0.5% (SiO₂) (Lanning & Eleuterius, 1989; Houghton & Skole, 1990)。

由于硅在植物体内广泛存在, 全球陆地植物储存的硅构成了一个大硅库。Li等 (2006)估计中国亚热带地区的毛竹林生态系统储存了约 1.26 × 10⁷ t的硅。Houghton和 Skole(1990)根据陆地植物 Si C的原子比和全球植物碳年净产量推算, 全球植物每年能吸收大约 1.68 × 10⁹ ~ 5.60 × 10⁹ t的硅 (Conley, 2002)。从单位面积含量来看, 生物圈平均生物量为 200 t · hm⁻², 其中硅含量达 0.241 t · hm⁻² (Hutchinson, 1970)。

2.3 植物对硅的释放

生长季节结束后, 植物残体内 BSi释放到土壤, 因此土壤中的 BSi非常普遍, 热带雨林 (Alexandre et al, 1997)、温带落叶阔叶林和温带针叶林 (Bartoli, 1983)、热带草原 (Runge, 1999)、湿地 (Norris & Hackney, 1999)土壤中都存在。大部分土壤含 3% 的 BSi, 有的可达 20%, 局部可高达 43% (Meunier et al, 1999)。由此可见, BSi是许多土壤的重要组分。一般热带雨林、热带岛屿、半干旱草原的土壤中 BSi含量都较高 (Clarke, 2003)。

2.4 植物和土壤之间硅的内循环

Bartoli(1983)阐明了植物和土壤之间内循环的重要性。对温带落叶阔叶林和针叶林 (Bartoli, 1983)、热带雨林 (Alexandre et al, 1997)、竹林 (李振基等, 1998; Li et al, 2006)硅循环的研究, 表明这些生态系统中都存在强烈的硅的生物地球化学循环, 溶解硅输出量与内部生物地球化学循环通量相比是较少的, 这种植物-土壤内循环减缓了硅向河流的输出, 而将大量硅储存于土壤中, 因此土壤贮存的 BSi是硅循环的一个重要组成部分。由热带雨林释放到土壤中的 92.5% 的 BSi溶解后又被植物吸收, 仅 7.5% 作为亚稳定成分保留在林地土壤中 (Alexandre et al, 1997), 其它生态系统情况也类似 (Conley et al, 2002)。在热带雨林中, 由 BSi释放的硅每年可以达 0.054 ~ 0.07 kg · hm⁻², 约为硅酸岩矿物风化释放量的 2倍 (Alexandre et al, 1997)。在夏威夷火山地区生态系统的河流中大部分硅来自 BSi库, 而来自矿物与水反应的硅量只有小部分 (Dery et al, 2005)。这些都表明植物在硅循环中起着重要作用 (图 1)。

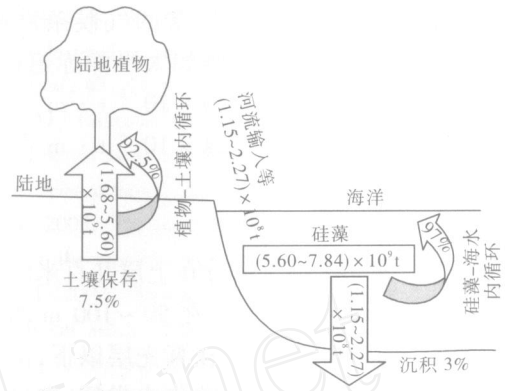


图 1 硅的生物地球化学循环

Fig 1 Biogeochemical cycle of silicon

92.5%和 7.5%分别为植物-土壤内循环的 BSi量和土壤库中保存的 BSi量占植物释放 BSi总量的比例; 97%和 3%分别为硅藻-海洋内循环的 BSi量和沉积物中的 BSi量占硅藻固定的 BSi总量的比例 (Nelson et al, 1995; Alexandre et al, 1997; Conley, 2002)。

3 硅藻在硅水体循环中的作用

3.1 硅藻对硅的吸收和累积

海洋中硅的浓度很低, 开阔海洋表层水中 < 1 × 10⁻⁶ mol · L⁻¹, 底层可达表层的几百倍 (Siever, 1991)。硅藻是一种单细胞或链状的以硅构成细胞壁的浮游植物, 种类繁多, 是海洋生态系统中生产者的重要组分 (李捷等, 2005), 占据了富营养海域和海岸带 75% 的初级生产力 (Siever, 1991)。海洋表层硅藻等生物的吸收会导致表层水中硅酸浓度越靠近海面越低。不同种类硅藻细胞中 BSi的含量范围很宽, 从低于 1% 到高于 40% (Wemer & Roth, 1983)。硅藻繁殖能力很强, 是发生赤潮时浮游植物的主要成分, 当硅营养耗竭时会大规模向海底沉积 (Allen et al, 2005), 在此过程中硅藻不断被分解, 最终沉降到海底的只有很少一部分, 但沉积到海底的绝对数量还是相当可观的 (De La Rocha et al, 2000)。据估计全球海洋 BSi平均初级生产力为 5.60 × 10⁹ ~ 7.84 × 10⁹ t · a⁻¹ (Siever, 1991), 并且 BSi产量随海洋营养丰富度提高而增加, 如太平洋贫营养区 BSi产量最低约 1.01 × 10⁻⁶ t · m⁻² · a⁻¹ (Brzezinski et al, 1998), 而蒙特里湾海岸上升流区 BSi产量最高可达约 1.12 × 10⁻² t · m⁻² · a⁻¹ (Brzezinski et al, 1997); 大西洋的藻海西部 BSi生产速率约为 5.60 × 10⁻⁶ t · m⁻² · a⁻¹ (全球平均值的 25% ~ 33%), 而远离秘鲁海岸的海洋为 2.32 × 10⁻⁴ t · m⁻² · a⁻¹ (全球平均值的 10 ~ 15倍), 相差约 40倍 (Nelson et al, 1981)。海洋里 BSi的通量

存在地域和年间差异,一些反常的气候条件如 El Niño 也会引起异常的沉积,例如太平洋赤道区 BSi 通量从 1982—1983 年的 $4.20 \times 10^{-6} \text{ t} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 增加到 1983—1984 年的 $9.24 \times 10^{-6} \text{ t} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Dymond & Collier, 1998)。

3.2 BSi 在海洋中的再循环

硅藻生产的 BSi 绝大部分在上层几百米的海水中再循环,其中约 60% 的 BSi 在 50 ~ 100 m 的真光层 (euphotic zone) 中溶解,而在真光层以下,由于硅藻产生聚合或被动物取食后转化为粪便,直接沉入海底 (Ragueneau *et al*, 2000)。每年由表层水体中硅质浮游生物固定的 $5.60 \times 10^9 \sim 7.84 \times 10^9 \text{ t BSi}$, 在沉降过程中表层水体和深层水体分别溶解了 2.52×10^9 和 $1.89 \times 10^9 \text{ t}$ (Tréguer *et al*, 1995)。

BSi 生产速率和溶解速率共同决定了 BSi 的沉积速度,富含 BSi 的沉积物在不同深度、纬度和气候区的所有海洋都有发现。深海硅循环和沉积对比研究显示,在到达沉积物和水交界面被埋藏之前有 95% 的 BSi 会被溶解,但当 BSi 沉降速率很大时,如在白令海峡和南极附近海域等高纬度地区这一比率降到 70%。因此,被保存的 BSi 只是很小的部分,大部分深海中是 5%,高纬度地区是 30%。Nelson 等 (1995) 估计每年表层水产生的 BSi 平均只有大约 3% 沉积到海底,表明再循环在海洋硅循环中是非常显著的。Tréguer 等 (1995) 对全球硅收支平衡计算表明,在表层沉积物中以 BSi 形式沉积的硅量是 $1.43 \times 10^8 \sim 2.55 \times 10^8 \text{ t} \cdot \text{a}^{-1}$, 接近由陆地进入全球海洋的溶解硅的量 ($1.15 \times 10^8 \sim 2.27 \times 10^8 \text{ t} \cdot \text{a}^{-1}$)。全球大部分 BSi 的沉积发生在南极附近海洋 (Ledford-Hoffman *et al*, 1986; Leinen *et al*, 1986), 而且该地至今还在发生硅沉积物的累积 (Nelson *et al*, 1995)。

3.3 硅藻在淡水硅循环中的作用

在淡水生态系统中,硅藻是大多数湖泊浮游生物的多年生优势种,也是各种污水生物区域内的重要成员 (Wemer & Roth, 1983)。硅藻生长、繁殖需要大量的硅,它们的吸收对湖泊硅浓度有很大的影响:一方面湖泊中可溶性硅的浓度季节变化大,在硅藻生长季节可溶性硅浓度降低,在发生水华时急剧下降;另一方面导致湖泊水中可溶性硅的垂直分异,往往表现为表层水中耗竭、深层水中富集,湖底也会沉积大量的 BSi (周启星和黄国宏, 2001)。如在北美的 Michigan 湖中每年硅藻吸收硅的总量约 $53 \text{ g} \cdot$

m^{-2} , 最后沉降到湖底的硅量为 $1.33 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 大约 76% ~ 98% 的硅藻在到达底部前溶解了,湖底沉积物干质量中硅藻细胞数平均可达 $3.14 \times 10^8 \text{ 个} \cdot \text{g}^{-1}$ (Parker *et al*, 1978)。湖中硅被硅藻的吸收及向沉积物的输出,可由硅藻细胞膜的溶解和陆地风化输入补偿。

3.4 全球水体硅藻的硅通量

目前对硅的生物地球化学循环的研究落后于其它元素,水体中 BSi 的总产量也只能用浮游植物碳产量和硅藻 C:Si 的原子比来推算,一些地区推算的结果如表 1 (周启星和黄国宏, 2001) 所示,可见硅藻在硅的水体循环中起着重要作用。

表 1 全球通过硅藻以生物硅形式迁移的 Si 年通量

Tab 1 Annual flux of Si transported by diatom in the form of BSi throughout the world

区域	藻类碳通量 ($\text{g} \cdot \text{a}^{-1}$)	C:Si (原子比)	藻类 Si 通量 ($\text{g} \cdot \text{a}^{-1}$)
贫营养湖	3.3×10^7	0.02	5.13×10^9
过渡区	1.7×10^8	0.20	1.98×10^9
海洋	4.8×10^9	0.30	3.73×10^9
大陆架地区	5.2×10^9	0.45	2.70×10^9
合计	1.2×10^{10}	-	1.35×10^{10}

4 展望

植物在水生生态系统和陆地生态系统的硅循环中都起了重要作用,但在陆地生态系统中,目前仅对少数地区硅的生物地球化学循环有研究,要完全认识硅的全球生物地球化学循环过程,还需要进一步研究其它类型和其它地区的不同生态系统,特别是累积了大量硅的草原 (Kelly *et al*, 1998) 和潮间带沼泽 (Norris & Hackney, 1999) 等生态系统中硅的生物地球化学循环;由于缺乏直接测定陆地植物 BSi 生产速率 (Clarke, 2003)、水体中 BSi 的溶解速率和颗粒物沉降速率 (Parker *et al*, 1977) 的合适方法,以及缺少直接演示 BSi 从水体中转运的模型,有关硅循环的数据只能通过碳的产量估算,而 Si:C 原子比又受多方面的因素影响,从而增大了误差,因此找到直接测定硅通量的方法是提高准确性的关键。植物的吸收影响了硅的循环,而植物吸收硅的机制,是主动、被动还是抵制尚存争议;禾本科植物和硅藻属于陆地和海洋环境积累高浓度硅的代表 (Tréguer *et al*, 1995), 硅对它们在生态上取得成功的作用还有待继续探讨。

为了进一步深入研究,改进检测技术和研究方

法是有必要的。为了确定硅是否为植物的必需元素,水培植物时需要高精度的除杂防污技术,才能使硅含量低到能出现缺硅症状的程度(邹邦基, 1980);用等离子质谱、原子吸收光谱等先进方法测定硅含量时,样品前期处理的各种方法各有利弊,至今还没有一种成熟适用的方法,都有待继续研究探索。研究硅循环时同位素示踪(Bartoli, 1983)是非常有价值的方法;而在研究植物吸收硅的机制时,应更多地应用生理和分子生物学等方法。

参考文献

- 郭彬, 姜运生, 梁永超, 等. 2004. 氮硅肥配施对水稻生长、产量及土壤肥力的影响. *生态学杂志*, **23**(6): 33 - 36
- 韩兴国, 李凌浩, 黄建辉. 1999. 生物地球化学概论. 北京: 高等教育出版社: 52 - 64
- 李捷, 李超伦, 张展, 等. 2005. 桡足类与硅藻相互作用的研究进展. *生态学杂志*, **24**(9): 1085 - 1089
- 李振基, 何建源, 方燕鸿, 等. 1998. 武夷山毛竹群落硅的生物循环研究 // 林鹏. 武夷山研究: 森林生态系统(). 厦门: 厦门大学出版社: 153 - 157
- 梁永超, 丁瑞兴, 刘谦. 1999. 硅对大麦耐盐性的影响及其机制. *中国农业科学*, **32**(6): 75 - 83
- 周启星, 黄国宏. 2001. 环境生物地球化学和全球环境变化. 北京: 科学出版社: 113 - 127
- 邹邦基. 1980. 植物的硅素营养. *土壤通报*, (3): 44 - 46
- 邹邦基. 1993. 土壤供Si能力及Si与N、P的相互作用. *应用生态学报*, **4**(2): 150 - 155
- Alexandre A, Meunier JD, Colin F, *et al* 1997. Plant impact on the biogeochemical cycle of silicon and related weathering processes *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **61**: 677 - 682
- Allen JT, Brown L, Sanders R, *et al* 2005. Diatom carbon export enhanced by silicate upwelling in the northeast Atlantic. *Nature*, **437**: 728 - 732
- Bartoli F. 1983. The biogeochemical cycle of silicon in two temperate forest ecosystems *Ecological Bulletin*, **35**: 469 - 476
- Basile-Doelsch I, Meunier JD, Parron C. 2005. Another continental pool in the terrestrial silicon cycle *Nature*, **433**: 399 - 402
- Bemer RA. 1997. The rise of plants and their effect on weathering and atmospheric CO₂. *Science*, **276**: 544 - 546
- Brzezinski MA, Phillips DR, Chavez FP, *et al* 1997. Silica production in the Monterey, California, upwelling system. *Limnology and Oceanography*, **42**: 1694 - 1705
- Brzezinski MA, Villareal TA, Lipschultz F. 1998. Silica production and the contribution of diatoms to new and primary production in the Central North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **167**: 89 - 104
- Buyanovsky GA, Wagner GH. 1983. Annual cycles of carbon dioxide level in soil air *Soil Science Society of America Journal*, **47**: 1139 - 1145
- Castelle AJ, Galloway JN. 1990. Carbon dioxide dynamics in acid forest soils in Shenandoah National Park, Virginia *Soil Science Society of America Journal*, **54**: 252 - 257
- Clarke J. 2003. The occurrence and significance of biogenic opal in the regolith *Earth-Science Review*, **60**: 175 - 194
- Conley DJ. 2002. Terrestrial ecosystems and the global biogeochemical silica cycle *Global Biogeochemical Cycles*, **16**(4): 1121, doi: 10.1029/2002GB001894
- Datnoff LE, Deren CW, Snyder GH. 1997. Silicon fertilization for disease management of rice in Florida *Crop Protection*, **16**: 525 - 531
- De La Rocha CL, Brzezinski MA, DeNiro MJ. 2000. A first look at the distribution of the stable isotopes of silicon in natural waters *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **64**: 2467 - 2477
- de Saussure T. 1804. *Recherches Chimiques sur la Végétation*. Paris: Nyon: 336
- DeMaster DJ. 1981. The supply and accumulation of silica in the marine environment *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **45**: 1715 - 1732
- Derry LA, Kurtz AC, Ziegler K, *et al* 2005. Biological control of terrestrial silica cycling and export fluxes to watersheds *Nature*, **433**: 728 - 731
- Dymond J, Collier R. 1988. Biogenic particle fluxes in the equatorial Pacific: Evidence for both high and low productivity during the 1982 - 1983 El Niño *Global Biogeochemical Cycles*, **2**: 129 - 137
- Epstein E. 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **91**: 11 - 17
- Epstein E. 1999. Silicon *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **50**: 641 - 664
- Fauteux F, Rous-Borel W, Menzies JG, *et al* 2005. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi *FEMS Microbiology Letters*, **249**: 1 - 6
- Friedman EL. 1971. Light and scanning electron microscopy of the endolithic desert algal habitat *Phycologia*, **10**: 411 - 428
- Hammerschmidt R. 2005. Silicon and plant defense: The evidence continues to mount *Physiological and Molecular Plant Pathology*, **66**: 117 - 118
- Hinsinger P, Barros ON, Benedetti MF, *et al* 2001. Plant-induced weathering of a basaltic rock: Experimental evidence *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **65**: 137 - 152
- Hossain MT, Mori R, Soga K, *et al* 2002. Growth promotion and an increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some other Poaceae seedlings *Journal of Plant Research*, **115**: 23 - 27
- Houghton RA, Skole DL. 1990. Carbon // Turner BL, Clark WC, Kates RW, eds. *The Earth as Transformed by Human*

- Action New York: Cambridge University Press: 393 - 408.
- Hutchinson GE. 1970. The Biosphere Scientific American New York: W. H. Freeman and Co : 84 - 85.
- Kaufman PB, Dayanandan P, Takeoka Y, *et al*. 1981. Silica in shoots of higher plants// Simpson TL, Volcani BE, eds Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems Berlin: Springer-Verlag: 409 - 449.
- Kelly EF, Chadwick OA, Hilinski TE. 1998. The effect of plants on mineral weathering *Biogeochemistry*, **42**: 21 - 53.
- Lanning FC, Eleuterius LN. 1989. Silica deposition in some C₃ and C₄ species of grasses, sedges and composites in the USA. *Annals of Botany*, **63**: 395 - 410.
- Ledford-Hoffman PA, DeMaster DJ, Nittrouer CA. 1986. Biogenic silica accumulation in the Ross Sea and the importance of Antarctic continental shelf deposits in the marine silica budget *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **50**: 2099 - 2110.
- Leinen M, Cwienk D, Heath GR, *et al*. 1986. Distribution of biogenic silica and quartz in recent deep-sea sediments *Geology*, **14**: 199 - 203.
- Li ZJ, Lin P, He JY, *et al*. 2006. The organic pool and biological cycle of silicon in moso bamboo community in Wuyishan Biosphere Reserve. *Journal of Zhejiang University (Science B)*, **7**: 849 - 857.
- Lucas Y, Luizao FJ, Chauvel A, *et al*. 1993. The relation between biological activity of the rain forest and mineral composition *Science*, **260**: 521 - 523.
- Meunier JD, Colin F, Alarcon C. 1999. Biogenic silica storage in soils *Geology*, **27**: 835 - 838.
- Moulton KL, West J, Berner RA. 2000. Solute flux and mineral mass balance approaches to the quantification of plant effects on silicate weathering *American Journal of Science*, **300**: 539 - 570.
- Nelson DM, Goering JJ, Boisseau DW. 1981. Consumption and regeneration of silicon acid in three coastal upwelling systems// Richards FA, ed Coastal Upwelling Washington DC: American Geophysical Union: 242 - 256.
- Nelson DM, Tréguer P, Brzezinski MA, *et al*. 1995. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation *Global Biogeochemical Cycles*, **9**: 359 - 372.
- Norris AR, Hackney CT. 1999. Silica content of a mesohaline tidal marsh in North Carolina *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **49**: 597 - 605.
- Parker JJ, Conway HL, Yaguchi EM, *et al*. 1977. Dissolution of diatom frustules and silicon cycling in Lake Michigan *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **34**: 545 - 551.
- Ragueneau O, Tréguer P, Leynaert A, *et al*. 2000. A review of the Si cycle in the modern ocean: Recent progress and missing gaps in the application of biogenic opal as a paleoproductivity proxy *Global and Planetary Change*, **26**: 317 - 365.
- Runge F. 1999. The opal phytolith inventory of soils in central Africa-quantities, shapes, classification, and spectra *Review of Palaeobotany and Palynology*, **107**: 23 - 53.
- Shi Q, Bao Z, Zhu Z, *et al*. 2005. Silicon-mediated alleviation of Mn toxicity in *Cucumis sativus* in relation to activities of superoxide dismutase and ascorbate peroxidase *Phytochemistry*, **66**: 1551 - 1559.
- Siever R. 1991. Silica in the oceans: Biological-geochemical interplay// Schneider SH, Boston PJ, eds Scientists on Gaia: Cambridge Massachusetts: MIT Press: 287 - 295.
- Takahashi E, Miyake Y. 1976. Distribution of silica accumulator in plant kingdom (1, 2). *Journal of the Science of Soil and Manure*, **47**: 296 - 300, 301 - 306.
- Tréguer P, Nelson DM, van Bennekom AJ, *et al*. 1995. The silica balance in the world ocean: A reestimate *Science*, **268**: 375 - 379.
- Werner D, Roth R. 1983. Silicon metabolism// Lauchi A, Bielecki RL, eds Inorganic Plant Nutrition Berlin: Springer-Verlag: 683 - 694.

作者简介 汪秀芳,女,1980年生,硕士研究生。主要从事群落与生态系统研究。E-mail: wxfhongan@126.com
责任编辑 王伟
