

УДК 549.514.5:581.45:58.032

## УЧАСТЬ КРЕМНІЮ В АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЧИННИКІВ

© 2019 р. О. М. Недуха

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного  
Національної академії наук України  
(Київ, Україна)*

Кремній – один із найпоширеніших хімічних елементів земної кори, який, накопичуючись у рослині, відіграє позитивну роль у рості та розвитку за звичайних умов та за дії несприятливих чинників навколишнього середовища. Наведені дані літератури з досліджень транспорту, локалізації та ролі кремнію у рості і розвитку сільськогосподарських культур та дикорослих видів, проведених цитологічними, фізіологічними і молекулярно-біологічними методами. Виявлено, що кремній у рослинній клітині може перебувати у трьох формах розчинній, зв'язаній із високомолекулярними органічними сполуками, або ж у чистому аморфному чи кристалічному вигляді. Іони кремнію можуть зв'язуватися з білками, амінокислотами, полісахаридами, поліфенолами, ліпідами та іншими речовинами. Показана участь кремнію у механізмах стійкості та пластичності рослин до дії багатьох абіотичних та біотичних факторів. Виявлено, що зростання рослин в умовах посухи та засолення ґрунтів призводить до активного поглинання коренями кремнію з ґрунту і підвищення його вмісту в листках. Це сприяє зниженню транспірації, збереженню оптимального водного балансу рослини, посиленню фотосинтезу, активації синтезу стресових білків за несприятливих умов. Також кремній спричиняє посилення експресії генів ферментів, задіяних в синтезі осмотично активних речовин та різноманітних вторинних метаболітів з протекторними властивостями. Особливе значення для стійкості рослин має участь кремнію у процесах зміцнення клітинних стінок. Полімеризація кремнієвої кислоти в апопласті призводить до утворення аморфного кремнієвого бар'єру, що перешкоджає проникненню токсичних іонів важких металів та алюмінію. Наголошується на необхідності посилення уваги до вивчення ролі цього елемента в адаптації рослин до несприятливих антропогенних та кліматичних чинників.

**Ключові слова:** *кремній, толерантність та пластичність рослин, клітинна стінка, стрес, адаптація, посуха, засолення*

**DOI:** <https://doi.org/10.35550/vbio2019.02.023>

Кремній (Si) – один з найпоширеніших хімічних елементів Земної кори, його вміст становить близько 28,8% сухої маси, і варіює від 50 до 400 грамів на кілограм ґрунту (Kovda, 1973; Epstein, 1999). У природі кремній може бути у твердому, рідкому або ж абсорбованому стані, зокрема у вигляді двоокису кремнію (SiO<sub>2</sub>), кремнезему (SiO<sub>2</sub>·nH<sub>2</sub>O), солей оліго- та полікремнієвих кислот (H<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub>, H<sub>4</sub>SiO<sub>4</sub>) (Sauer et al., 2006). Він входить до складу глинистих мінералів та силікатів, у чистому виді міститься у кварці, опалі та інших структурах. У ґрунті

кремній, перебуваючи в іонній формі, виконує функцію каталізатора у процесах перетворення сполук мікроелементів, сприяючи їх переходу з важкорозчинних форм у доступні для рослин. За таких умов істотно збільшується споживання рослиною необхідних мікроелементів з ґрунту (Farmer et al., 2005; Rezanka, Sigler, 2008).

У рослинах кремній міститься у вигляді кремнієвої кислоти, зв'язаному з органічними сполуками або ж у вигляді кремнеземних включень (так званих фітолітів), різних за розмірами і формою, у тому числі у вигляді кристалів. Усі рослини за здатністю поглинання коренями кремнію поділяють на три класи: високо-, середньо- та слабоакумулюючі кремній. Рослини поглинають Si листками та коренями у

*Адреса для кореспонденції:* Недуха Олена Макарівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ, вул. Терещенківська, 2, 01601, Україна;  
e-mail: o.nedukha@hotmail.com

вигляді кремнієвої кислоти (Knight, Kinrade, 2001; Epstein, 2009). Кремній корисний для росту і розвитку рослин, як в нормальних, так і стресових умовах. У даному огляді наведені результати досліджень структурних, фізіологічних, біохімічних і молекулярних механізмів, що лежать в основі Si-індукованого росту рослин та зменшення негативного впливу зневоднення, засолення та інших абіотичних і біотичних стресів.

#### **Механізми поглинання та транспорту кремнію у рослин**

Після відкриття кремнієвих транспортерів у проотках рису було досліджено понад 500 видів рослин для з'ясування механізмів поглинання та транспортування кремнію. Досліджувані види відрізнялися за вмістом кремнію. Серед них однодольні, такі як рис, пшениця, кукурудза і ячмінь, класифікуються як природні акумулятори Si, вміст якого складає 10-15 % (Hodson et al., 2005; Ma et al., 2006). Інші однодольні, в тому числі види із двох родин *Poales* та *Aricales*, а також дводольні, накопичують кремній у значно меншій кількості, приблизно 0,5% від сухої маси (Neumann, 2003; Ma et al., 2008).

Кремній поглинається коренями рослин у вигляді кремнієвої кислоти, яка розчинена в ґрунтових водах. Кремнієва кислота транспортується до тканин кореня як мономерна молекула. Тканинами кореня кремній транспортується двома шляхами: активно, в енергетично залежному процесі, або ж пасивно енергонезалежним способом за рахунок електрохімічного градієнту. Біологічні мембрани показують базальну проникність для кремнієвої кислоти (коєфіцієнт проникності становить  $10^{-10} \text{ M}\cdot\text{c}^{-1}$ ) (Raven, 2001). Кремнієва кислота рухається через ліпідний шар цитоплазматичної мембрани як на вхід, так і на вихід. Як незаряджена молекула, кремнієва кислота імітує воду при її транспортуванні в середину клітини, чи із клітини (Exley, 2009). Поглинання кремнію може відбуватися і листками при оприскуванні рослин розчинами, які містять кремній (Матыченков, 2008).

Транспорт кремнієвої кислоти тканинами кореня відбувається за участю білків транспортерів – Lsi1 (Low Si 1). Хоча білок Lsi1 є дво-спрямованим пасивним каналом, він функціонує у коренях лише для надходження кремнію у клітину. Білок Lsi1 виявляє високу схожість послідовностей з аквапорином NIP-26 (nodulin-26 like intrinsic protein) із підродини рослинних аквапоринів (Ma et al., 2007b; Ma et al., 2015).

Цей білок в основному локалізується у коренях на дистальному боці екзодерми та ендодерми, де апопластичні бар'єри зменшують потік кремнію через апопласт. Далі кремній з клітин екзодерми та ендодерми проходить до апопласту аеренхіми за допомогою іншого типу білків транспортерів – Lsi2 (efflux transporter, Lsi2), які працюють за наявності градієнту протонів на цитоплазматичній мембрані (Ma et al., 2007a; Ma, Yamaji, 2015). Тобто, транспорт кремнієвої кислоти всередину екзодерми відбувається за участю Lsi1-транспортерів, а вихід із ксилеми та вхід у аеренхіму – за участю іншого виду білків транспортерів – Lsi2. Білок Lsi2 належить до родини аніонних транспортерів, він функціонує тільки на активний вихід Si з клітини, локалізуючись у цитоплазматичній мембрані клітин, розміщених на проксимальному боці екзодерми та ендодерми (Ma et al., 2007b). Згодом Si, у вигляді кремнієвої кислоти, транспортується до пагонів та листків по ксилемі завдяки осмосу та транспірації. Транспорт, відповідальний за ксилемний транспорт Si, ще не ідентифікований.

#### **Вміст кремнію в органах рослини**

У листках та стеблах відбувається перетворення водного розчину кремнієвої кислоти у напівтверду аморфну чи кристалічну форму кремнію в апопласті або внутрішньоклітинно (Ma et al., 2011). Згідно з оцінкою, 90% поглинутого Si осідають у клітинній стінці епідермальних клітин листків, і це становить до 10% сухої маси трав'янистих рослин (Yoshida, 1965; Ma, Takahashi, 2002; Raven, 2003). Кремній відкладається також і у трихомах листків (Epstein, 2009), надаючи цим структурам твердість та жорсткість, що робить листки неістівними для тварин. У коренях рису кремній посилює суберинізацію та лігніфікацію тканин (Suzuki et al., 2012), активує розвиток пояса Коспарі в ендодермі та екзодермі (Fleck et al., 2015).

Кремній надає механічної міцності клітинним стінкам, що запобігає поляганням рослин. Si покращує обмін азоту та фосфору у тканинах. Кремній знижує транспірацію шляхом скручування листкової пластинки. Встановлено, що оптимізація кремнієвого споживання призводить до збільшення площі листків, створює сприятливі умови для фотосинтезу та стимулює розвиток кореневої системи (Кемечева, 2003). Крім того, цей елемент знижує пошкоджуючий вплив УФ-випромінювання (Ma, Yamaji, 2006) та підвищує морозостійкість рослин, зокрема пшениці (Wang et al., 2005). Од-

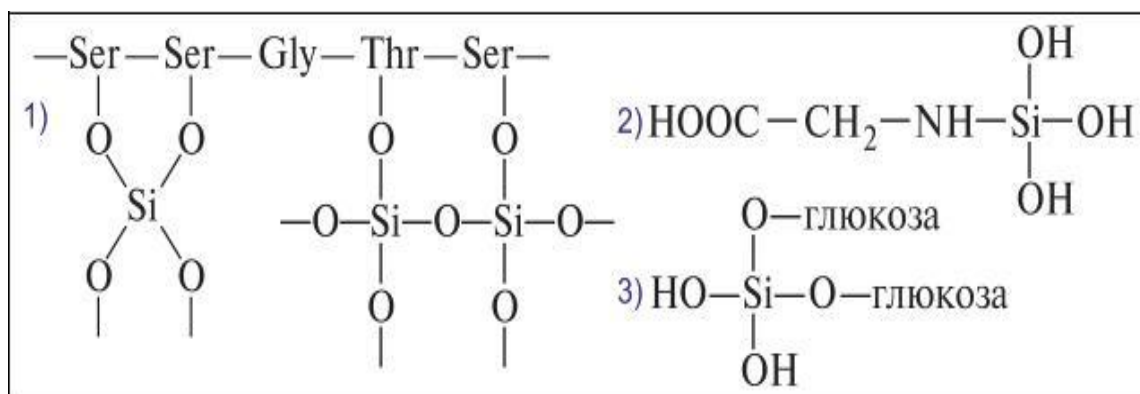


Рис. 1. Форми зв'язування кремнію із органічними речовинами: 1 – зв'язок Si із оксигрупами амінокислот; 2 – зв'язок Si із молекулами азоту аміногрупи амінокислот; 3 – зв'язок Si із киснем та вуглецем гідроксильних груп залишків цукрів (Колесников, 2001).

ним з механізмів всіх цих ефектів може бути здатність кремнію індукувати синтез стресових білків.

Виявлено, що кремній у рослинній клітині може перебувати у трьох формах: розчинній (у вигляді кислоти), зв'язаній із високомолекулярними органічними сполуками, або ж у чистому аморфному чи кристалічному вигляді. Іони кремнію можуть зв'язуватися із білками, амінокислотами, полісахаридами, поліфенолами, ліпідами та іншими речовинами; при зв'язуванні із оксиамінокислотами та оксикарбоновими кислотами кремній формує ортокремнієві ефіри. У клітинних стінках кремній зв'язується із гідроксильними групами полісахаридів, утворюючи Si-O-C зв'язки; у цитоплазмі; зв'язуючись із киснем оксигрупи амінокислот білків, він формує Si-O зв'язок, а з аміногрупами амінокислот – Si-NH зв'язки (рис. 1) (Колесников, 2001).

Вміст та співвідношення у клітинах вказаних трьох форм кремнію залежить від органу, типу тканин, виду, місця та умов зростання, а також від фази росту та розвитку рослини (Колесников, 2001; Fleck et al., 2011; He et al., 2015). Вміст кремнію у клітинних стінках, цитоплазмі та вакуолях, як правило, стабільний навіть після розпаду рослин (Lins et al., 2002).

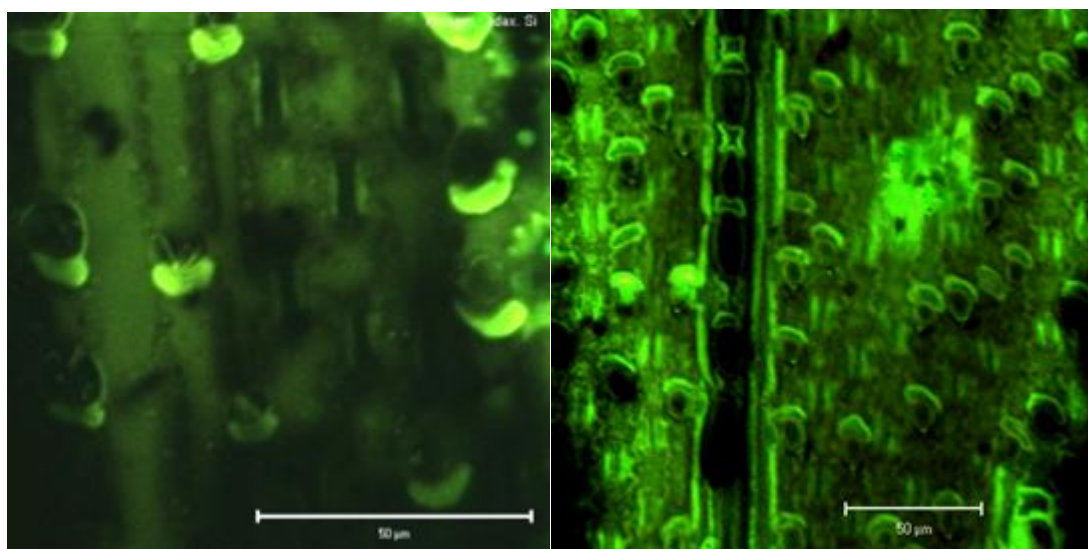
В процесі вегетативного росту вміст кремнію у рослині змінюється (Воронков и др., 1978; Колесников, 2001; Ma et al., 2015). Це показано на рослинах хвощів (*Equisetum sylvaticum*), у надземній частині рослини загальний вміст кремнію збільшувався із 3,1 до 4,2%. Із червня до серпня включно вміст органічно-зв'язаного кремнію знизився на 0,5%, вміст розчинного кремнію також зменшився майже удвічі (із 30,2 до 11,3%), тоді як вміст

полімерного кремнію – збільшився утричі (з 11,8 до 33,3%).

Кремній зв'язується як з білками, так і з ліпідами, фосфоліпідами та лігніном – від 0,4 до 0,7 % (у листках *Melissa officinalis* та *Polygonum patulum*), із пектинами – від 3,5 до 7,1% (від загального вмісту кремнію). Найчастіше вміст кремнію, зв'язаного із органічними речовинами, становить близько 50% від загального вмісту кремнію у рослині; наприклад, у хвощів і конюшини це складає приблизно 0,3-2,3% від абсолютної сухої маси, тоді як частка органічного кремнію варіює від 47,4% (у конюшини) до 89,1% (у молодих листках пирію – *Elytrigia repens*). У інших видів вміст розчинного кремнію також високий і складає від 3,3% (ситник гострий) до 11,2% (хвощ лісовий) від загального вмісту кремнію. Полімерні форми кремнію складають від 6,0% (пирій) до 33,8% (хвощ лісовий) (Колесников, 2001).

Як правило, найбільше кремнію міститься у протопектині, водорозчинній фракції пектину. Протопектин зв'язує 1,9-6,8% кремнію від загального органічно-зв'язаного кремнію, це складає 0,01-0,09% від сухої маси листка (у *Polygonum patulum*). Крім цього встановлено, що кремній, зміцнюючи клітинні стінки і забезпечуючи механічну підтримку рослин, посилює суберинізацію, лігніфікацію та окремнення клітин (Guertiero et al., 2016).

У коренях рису кремній посилює суберинізацію та лігніфікацію клітин ендодерми та ексодерми (Fleck et al., 2015). Встановлено, що загальний вміст мінерального кремнію у коренях більше, ніж у надземних органах. Частка органічно-зв'язаного кремнію складає близько 34,0-36,6% від загального його вмісту (у амаранту, вівсяниці овечої). Тобто, у коренях спостерігається наявність та накопичення мінеральних



А

Б

**Рис. 2.** Мікрофотографії флуоресценції кремнію (зеленого кольору) у клітинах епідермісу листків повітряно-водного (А) та суходільного (Б) екотипів *Phragmites australis* у фазі вегетативного росту. Лазерно конфокальна мікроскопія (Nedukha, 2018).

форм кремнію (Колесников, 2001), тоді як у листках кремній в основному перебуває в аморфному стані (частки розміром менше 10 нм) або ж у формі кристалів (рис. 2). За допомогою рентгено-структурного аналізу та лазерно конфокальної мікроскопії виявлена наявність кристалічних та аморфних форм кремнію у клітинах листків рослин *Phragmites australis*, що зростали у воді та на суходолі. Наші дослідження показали, що трихоми та основні епідермальні клітини над жилками листків очерету, що ріс на суходолі, містили кремнію від 18 до 38% (від сухої маси); вміст кремнію в епідермісі листків водних рослин очерету був достовірно нижчим (Nedukha, 2018).

#### **Функції кремнію у рослинних клітинах**

**Регуляція водного обміну.** У підтриманні оптимального водного балансу клітин беруть участь як продири, так і кутикула епідермальних стінок листків. Швидкість кутикулярної транспірації може суттєво змінюватися залежно від щільності та розміру кутикулярних пор, складу кутикули, фази росту рослини та впливу чинників середовища (Kerstein, 2006; Schönher, 2006).

Встановлено, що кремній впливає на кутикулярну транспірацію надземних органів. Цей хімічний елемент, акумулюючись у клітинах епідермісу листків та стебел, формує подвійну потовщену кутикулярно-кремнієву стінку, яка захищає рослину від надмірних витрат вологи, знижуючи кутикулярну транспірацію. Крім того, в клітинах рослини кремній може

утворювати гідрофільні сілікатно-галактозні комплекси, які зв'язують вільну воду, і тим самим підвищують водоутримуючу здатність клітин і рослини в цілому. За рахунок більш щільних клітинних стінок і здатності утримувати вологу, кремнієві сполуки при достатній їх наявності можуть істотно підвищувати стійкість рослин до посухи, а також захищати рослини від вилягання (Hodson et al., 2005).

Кремній зменшує випаровування води листовою поверхнею, що було показано, наприклад, на проростках рису (Ma, Takahashi, 1993). Аналогічні ефекти були виявлені на інших культурах, зокрема у посухостійкої пшениці (Gong et al., 2005) і сорго (Hattori et al., 2005; Ahmed et al., 2011). У той же час Si не впливає на транспірацію у огірків (Hattori et al., 2008). Такі особливості можуть бути пов'язані з відмінностями в стратегіях між видами. Механізми, що лежать в основі цих відмінностей, потребують подальшого вивчення.

Кремній також може впливати на водний транспорт, регулюючи осмотичний потенціал клітин шляхом збільшення синтезу та накопичення осмолітів (наприклад, проліну, цукрів та неорганічних іонів) (Pei et al., 2010; Ming et al., 2012; Liu et al., 2014).

Крім того, кремній покращує характеристики світлового потоку шляхом утримання згорнутих листових пластинок, що сприяє фотосинтетичному процесу (Ma et al., 2011). Кремній також зменшує теплове навантаження на листки через ефективне далеке інфрачервоне

## УЧАСТЬ КРЕМНІЮ В АДАПТАЦІЇ РОСЛИН

тепловиділення кремнезему, що забезпечує пасивний механізм охолодження в умовах високого сонячного опромінення (Wang et al., 2005). Хоча первинні механізми такої дії кремнію на клітинному та молекулярному рівнях невідомі.

*Участь кремнію у захисті рослини від впливу важких металів та напівметалів.* Відомо, що сучасна індустріалізація та урбанізація призводить до забруднення ґрунтів і водних джерел важкими металами та напівметалами, які можуть бути згубними для екосистеми. Проте рослини виробили певні механізми виживання у таких умовах. Реакція рослин на дію абіотичних стресорів включає в себе активацію систем рецепції та трансдукції сигналів, що забезпечує подальшу активацію протекторних систем, зокрема, антиоксидантної системи та системи синтезу стресових білків, які задіяні в адаптації до стрес-факторів різної природи, тобто є неспецифічними (Колупаєв, 2001; Косаківська, 2003; Колупаєв, Карпец, 2010; Белявская и др., 2018).

Крім участі в процесах активації неспецифічних захисних систем рослин кремній може зменшувати токсичну дію інших хімічних елементів. Зокрема, ґрунтовий Si іммобілізує токсичні іони металів та напівметалів, такі як алюміній (Al), миш'як (As), кадмій (Cd), залізо (Fe), марганець (Mn), цинк (Zn) шляхом комплексоутворення; зрештою виводячи їх з ризосфери як нерозчинні осади (Liang et al., 2005; da Cunha et al., 2008; Naeem et al., 2014). Наприклад, кремній утворює комплекси з Al, що створює інертні гідроксил-алюмосилікати у ґрунтовому розчині і знижує біодоступність токсичних іонів Al (Li et al., 1996; Liang et al., 2007). У кукурудзи кремній стимулює виведення з коренів фенольних сполук, які утворюють комплекси з іонами Al, та знижує їх поглинання корінням (Wang et al., 2004). Підвищений вміст кремнію в ґрунтовому розчині зменшує поглинання і подальше накопичення As в рисових стеблах. Показано, що екзогенне застосування Si підвищує рН ґрунту і знижує розчинність і, отже, доступність токсичних металів для кореневої системи рослин (Ma et al., 2008). Крім того, біосиліфікація рослин, пов'язана з полімеризацією кремнієвої кислоти в апопласті, призводить до утворення аморфного кремнієвого бар'єру (Exley, 2009), який перешкоджає проникненню потенційних токсичних іонів, таких як алюміній, марганець, кадмій та цинк (Fleck et al., 2015).

*Захисна дія кремнію за посухи та засолення.* Ефекти посухи мають багато спільного з впливом засолення на рослини. Посуха ще більш поширена і завдає шкоди сільськогосподарському виробництву, особливо в посушливих і напівпосушливих регіонах (Faroq et al., 2009). Обидві проблеми, за прогнозами, будуть посилюватися у зв'язку з антропогенною зміною клімату (Yeo, 1998). За умов посухи кремній підвищує стійкість рослинного організму до зниження вологості ґрунту та до дії високої температури повітря (Chen et al., 2008; Wang et al., 2008; Khattab et al., 2014).

Механізм толерантності полягає у впливі кремнію на експресію численних генів, у тому числі тих, що кодують транскрипційні фактори, пов'язані із етилен-чутливим елементом стресового сигналіngu (Sun et al., 2008; Lucas et al., 2011; Khattab et al., 2014). Встановлено, що посухостійкі сорти пшениці *Triticum turgidum* ssp. характеризуються посиленням синтезом білка DREBs (dehydration-responsive element-binding proteins) (Lucas et al., 2011). На рослинах рису також показана дія кремнію на експресію генів, що активують саме цей білок-дегідрин (DREB2) за умов впливу посухи та при осмотичному стресі (Khattab et al., 2014). Дегідрини – це високогідрофільні білки, які належать до групи LEA (Late Embryogenesis Abundant) – білків, характерних характерні для пізньої фази ембріогенезу, коли відбувається природне зневоднення дозріваючого насіння. Білки LEA взаємодіють із клітинними структурами, запобігають їх деградації під час зневоднення клітин. Вважають, що синтез цих білків перебуває під контролем фітогормону абсцизової кислоти (АБК). Вони виявлені не лише у насінні, а й у вегетативних органах рослини за дії абіотичних стресорів, їх можна використовувати як стрес-маркери дії несприятливих умов на рослину (Hudertmark et al., 2008; Ling et al., 2016). Функція цих білків – багатогранна: шаперонна, крипротекторна, антифризна, радикалзв'язувальна та іонно-зв'язувальна. Припускають, що білки LEA впливають на зміну термодинаміки взаємодії білка із водою, і тим самим забезпечують стабільність білків та нуклеїнових кислот при зневодненні (Rotat, 2006).

Також виявлено, що кремній зменшує або припиняє окиснювальні процеси, які можуть призвести до пошкоджень клітин (Takasaki et al., 2010; Song et al., 2011), Крім цього, кремній може активувати гени (зокрема, OsRDSP 1), які відповідають за синтез осмоліту гліцин-бетаїну,

що важливо для стійкості до посухи та засолення (Khattab et al., 2014).

Засолення ґрунтів виявляється на площі більше 800 мільйонів гектарів, що складає близько третини всіх сільськогосподарських угідь і майже половину всіх зрошуваних земель, на яких виробляється приблизно третина світового продовольства (Zhu, 2001). Позитивний вплив кремнію на рослини при засоленні ґрунту полягає у посиленні роботи іонних pomp, що беруть участь у транспорті натрію із цитоплазми у вакуолу, шляхом активації  $H^+$ -АТФаз тонопласту та цитоплазматичної мембрани (Rizwan et al., 2015; Namam et al., 2016).

Відомо, що при засоленні підвищується пероксидне окислення ліпідів (ПОЛ) мембран (Gill, Tuteja, 2010b), а кремній знижує вміст малонового діальдегіду, який є кінцевим продуктом ПОЛ. Це, зокрема, пов'язано з активацією під його впливом таких антиоксидантних ферментів, як супероксиддисмутаза, пероксидаза та глутатіонредуктаза, що призводить до підвищення стійкості рослини за умов засолення (Liang et al., 2006; Shi et al., 2016). Обробка насіння перед посівом сполуками кремнію протягом короткого часу (від 6 до 12 год) також впливає на швидкість проростання та сприяє збільшенню вмісту фотосинтетичних пігментів, цукрів і розчинних білків, що призводить до підвищення урожайності в умовах засолення (Ahmed et al., 2016; Latef, Tran, 2016).

Біосіліфікація рослин, яка пов'язана з полімеризацією кремнієвої кислоти в апопласті, призводить до утворення аморфного кремнієвого бар'єру (Exley, 2009), який збільшує зв'язування натрію із клітинною стінкою коренів, одночасно знижуючи транспорт іонів натрію до стебла за умов засолення (Ahmad et al., 1992; Saqib et al., 2008).

Відомо, що кремній також впливає на синтез та акумуляцію поліамінів, таких як путресцин, спермідин і спермін, які виявляють пряму та опосередковану антиоксидантну дію і модифікують осмотичний потенціал, і, таким чином, підвищують стійкість до несприятливих екологічних факторів, у тому числі засолення (Kusano et al., 2008; Yin et al., 2016). Відомо, що підвищена експресія генів, відповідальних за синтез поліамінів, пом'якшує негативні наслідки окиснювального стресу та засолення (Tang et al., 2007). Вплив кремнію на синтез поліамінів досліджували на рослинах сорго (*Sorghum bicolor*) (Yin et al., 2016). Збільшення Si підвищило рівень експресії гена білка – S-аденозинметіонін декарбоксилази (S-adenosyl-L-

methionine decarboxylase, SAMDC), що бере участь у синтезі поліамінів, та в інгібуванні дії етилену, який конкурує з поліамінами за спільний попередник-S-аденозил-L-метіонін (S-adenosyl-L-methionine, SAM) (Pandey et al., 2000). Поліаміни також беруть участь в різних життєво важливих процесах, таких як реплікація, транскрипція і трансляція (Tabor, Tabor, 1984; Roy, Wu, 2001). Таким чином, активація біосинтезу поліамінів за участю кремнію зменшує наслідки впливу стресорів і сприяє росту та розвитку рослин за умов засолення.

*Участь кремнію у захисті рослини від патогенів.* Епідерміс листків, стебел та коренів за наявності кремнію у зовнішніх (периклінальних і антиклінальних) клітинних стінках захищає рослину від проникнення патогенних мікроорганізмів та грибів (Brenchley et al., 2008). Кремній пом'якшує шкідливі ефекти біотичних стресів через низку механізмів, включаючи синтез антибактеріальних і протигрибних сполук, як широку відповідь проти патогенної атаки (Cherif et al., 1994). Наприклад, Si-індукована стійкість до борошнистої роси у пшениці та хвороб рису пояснюється посиленням синтезу протигрибних сполук – фітоалексинів та інших фенольних і флавоноїдних сполук. З участю кремнію відбувається активація білків, що беруть участь у синтезі вторинних метаболітів фенілпропаноїдним шляхом (Cherif et al., 1994; Remus-Borel et al., 2005). Крім того, відкладення кремнію на місці патогенної атаки також знижує пошкодження епідермісу клітин хазяїна грибами чи бактеріями внаслідок збільшення міцності клітинних стінок епідермальних тканин рослини (Rodrigues et al., 2003). Додавання Si до ґрунтів значно знижує спектр біотичних стресових симптомів. Використання силікат-вмістних добрив у системі виробництва сільськогосподарських культур все більше практикується для поліпшення продуктивності рослин шляхом та зменшення негативної дії стресів (Datno et al., 2001).

#### ***Молекулярні механізми участі кремнію у формуванні адаптивних реакцій рослин***

Кремній-залежна експресія генів була вперше досліджена на проростках рису. Згідно з отриманими результатами, додавання Si впливало на експресію гена (*Xa21*) білка – гомолога карбонілгідрази, зв'язаної із синтезом хлорофілів *a* та *b* (Watanabe et al., 2004). Пізніше Сонг із співавторами (Song et al., 2014) показали участь кремнію в регуляції експресії генів, пов'язаних з фотосинтезом за умов токсичної дії цинку. Додавання Si збільшило рівень

## УЧАСТЬ КРЕМНІЮ В АДАПТАЦІЇ РОСЛИН

транскрипту PsbY(Os08g02630), життєво важливого поліпептиду, залученого до функціонування фотосистеми II (ФС II), в той час як Zn у високій концентрації уповільнював експресію цього гена (Kawakami et al., 2007). Окрім цього, кремній впливає на експресію гена *PetC* (Song et al., 2014), який відповідає за кодування та синтез поліпептиду (Rieske Fe-S center), зв'язаного із функціонуванням цитохрому в хлоропластах (Breyton et al., 1994). Відомо, що продуктом експресії *PetC* є феродоксин НАДН<sup>+</sup>-редуктаза – головний фермент синтезу НАДН у фотосинтетичному електронному транспорті хлоропластів. Кремній також активує й інші гени хлоропластів, а саме *Os03g57120* та *Os09g26810*, які залучені у світлозбиральний комплекс, зв'язаний із ФС I та ФС II, тобто дія кремнію зменшує деградацію хлорофілів за умов абіотичних стресів (Song et al., 2014).

Відомо, що у формуванні захисних реакцій рослин беруть участь певні транскрипційні фактори (ТФ), які є основними регуляторами генів (Gao et al., 2007). Встановлено, що навіть один ТФ може контролювати експресію генів-мішеней за допомогою специфічного зв'язування ТФ із *cis*-діючим елементом у промоторах відповідних генів при дії абіотичного стресу (Umezawa et al., 2006; Nakashima et al., 2009). Така експресія генів-мішеней істотно посилюється за участю іонів кремнію (Wang et al., 2008; Mizoi et al., 2012). Хетеб і співавт. (Khattab et al., 2014) на рослинах рису показали, що кремній підвищує експресію генів білка DREB2A (dehydration-responsive element binding protein, DREB2), холін-монооксидази (OsCMO) та білків дегідринів (OsRAB16b), які забезпечують посухостійкість рису (Chen et al., 2008; Wang et al., 2008) та стійкість рослини до окиснювального стресу, і як результат ці білки в цілому захищають рослину за посухи. На рослинах рису також показано, що кремній впливав на експресію стресових генів, які відповідають за синтез білків LEA3 (Takasaki et al., 2010). Як уже зазначалося, ці білки захищають клітинні структури при дегідратації, яку спричиняють стресори різної природи (Lenka et al., 2011).

За даними молекулярно-біологічних досліджень ген, який відповідає за синтез білка – транспортера Lsi1, що переносить кремній всередину клітин ендодерми та ексодерми коренів, містить п'ять екзонів та чотири інтрони і кодує білок, що складається з 298 амінокислотних залишків. Цей білок дуже нагадує гомологію із аквапоринами, у тому числі і за шістьма трансмембранними доменами та двома доменами із

arg – pro – ala мотивами. Білок Lsi1 є конститутивним (Ma, Yamaji, 2006).

Також встановлено посилення з участю кремнію експресії генів, що відповідають за синтез лігаз типу E1, E2 та E3, задіяних в адаптації до посухи (Manivannan, Ahn, 2017).

Фермент холінмонооксигеназа є первинним ферментом, який бере участь в біосинтезі осмоліту гліцин-бетаїну. Таким чином, Si-посередковане посилення експресії генів *OsCMO* підвищує стійкість рису до зневоднення (Burnet et al., 1995). Кремній причетний до регуляції експресії генів білків, що беруть участь у фенілпропановидному синтетичному шляху (Manivannan, Ahn, 2017).

Встановлено молекулярні механізми посилення кремнієм відповіді рослин на ураження патогенами. Кремній активує гени халконсинтази, фенілаланінамонійліази, пероксидаз, калозисинтетази ( $\beta$ -1,3-glucanase) та хітинази (Fauteux et al., 2005). Таким чином активуються механізми, що забезпечують пошкодження патогенів і водночас зміцнюють клітинні стінки рослини-хазяїна. Крім активації фенілпропановидного шляху, Si може впливати на резистентність рослин до патогенів шляхом регуляції генів, що беруть участь в реакції гіперчутливості та процесах, залежних від жасмонової кислоти (Rodrigues et al., 2003; Watanabe et al., 2004).

### Висновки

Дослідження ролі кремнію у рості та розвитку рослин як за звичайних умов, так і за дії абіотичних та біотичних стресорів набуло особливого значення, у зв'язку із накопиченням даних про позитивний вплив екзогенних сполук кремнію на рослини. Хоча цей елемент, як правило, все ще виключається з більшості рослинних поживних середовищ, в даний час визнається, що він є корисним для багатьох видів рослин, включаючи відомі сільськогосподарські культури. Такі ефекти можуть бути особливо виражені в таких стресових умовах (посуха, засолення ґрунтів, дія патогенів). Експериментальні дані вказують на те, що Si може також сприяти зростанню рослини навіть у дуже несприятливих умовах. На сільськогосподарських культурах та диких видах встановлено клітинні та молекулярні механізми дії цього елемента, який активує експресію генів стресових білків, ферментів, задіяних в синтезі осмотично активних речовин та різноманітних вторинних метаболітів. Особливе значення для стійкості рослин має участь кремнію у процесах зміцнення клітинних стінок. Дані літератури вказують на перспективність подальших досліджень участі

кремнію в адаптації рослин у природних угрупованнях та агроценозах у сучасних умовах збільшення антропогенного навантаження та прогнозу глобальних змін клімату.

### **ЛІТЕРАТУРА**

- Белявская Н.А., Федюк О.М., Золотарева Е.К. 2018. Растения и тяжелые металлы: рецепция и сигналинг. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 3 (45) : 10-30.
- Воронков М.Г., Зелчан Г.И., Лукевиц Э.Я. 1978. Кремний и жизнь. Рига: Зинатне : 587 с.
- Кемечева М.Х. 2003. Роль кремниевых удобрений в повышении продуктивности риса на луговых почвах левобережья р. Кубани : Дисс. ... канд. с.-х. наук. Майкоп : 132 с.
- Колесников М.П. 2001. Формы кремния в растениях. Успехи биол. химии. 41 : 301-332.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. 2010. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев : 352 с.
- Колупаев Ю.С. 2001. Стресові реакції рослин: молекулярно-клітинний рівень. Харків : 171 с.
- Косаківська І.В. 2003. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. Київ : Сталь : 192 с.
- Матыченков В. В. 2008. Роль подвижных соединений кремния в растениях и системе почва-растение. Дисс. ... докт. с.-х. наук. Пушино.
- Ahmad R., Zaheer S. H., Ismail S. 1992. Role of silicon in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Sci.* 85 : 43-50. doi: org/10.1016/0168-9452(92)90092-Z
- Ahmed M., Fayyaz U.H., Qadeer U., Aslam M.A. 2011. Silicon application and drought tolerance mechanism of sorghum. *Afr. J. Agr. Res.* 6 : 594-607. doi: 10.5897/AJAR10.626
- Ahmed M., Qadeer U., Ahmed Z. I., Fayyaz-Ul H. 2016. Improvement of wheat (*Triticum aestivum*) drought tolerance by seed priming with silicon. *Arch. Agron. Soil Sci.* 62 : 299-315. doi: org/10.1080/03650340.2015.1048235
- Brenchley W.E., Maskell E.J., Katherine W. 2008. The inter-relation between silicon and other elements in plant nutrition. *Ann. Appl. Biol.* 14 : 45-82. doi: 10.1111/j.1744-7348.1927.tb07005.x
- Breyton C., de Vitry C., Popot J. L. 1994. Membrane association of cytochrome b6f subunits. The Rieske iron-sulfur protein from *Chlamydomonas reinhardtii* is an extrinsic protein. *J. Biol. Chem.* 269 : 7597-7602.
- Burnet M., Lafontaine P.J., Hanson A.D. 1995. Assay, purification, and partial characterization of choline monoxygenase from spinach. *Plant Physiol.* 108 : 581-588.
- Chen J.Q., Meng X.P., Zhang Y., Xia M., Wang X.P. 2008. Over-expression of OsDREB genes lead to enhanced drought tolerance in rice. *Biotechnol. Lett.* 30: 2191-2198. doi: 10.1007/s10529-008-9811-5
- Cherif M., Asselin A., Belanger R. R. 1994. Defence responses induced by soluble silicon in cucumber roots infected by *Pythium* spp. *Phytopathology.* 84 : 236-242. doi: 10.1094/Phyto-84-236.
- da Cunha K.P.V., do Nascimento C.W.A., da Silva A.J. 2008. Silicon alleviates the toxicity of cadmium and zinc for maize (*Zea mays* L.) grown on a contaminated soil. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 171 : 849-853. doi: org/10.1002/jpln.200800147
- Datno L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H. 2001. Silicon in Agriculture. Amsterdam: Elsevier.
- Epstein E. 1999. Silicon. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50 : 641-664.
- Epstein E. 2009. Silicon : its manifold roles in plants. *Ann. Appl. Biol.* 155 : 155-160. doi: org/10.1111/j.1744-7348.2009.00343.x
- Exley C. 2009. Silicon in life: whither biological silicification? In: *Biosilica in Evolution, Morphogenesis, and Nano-biotechnology.* Eds. Mueller W.E.G., Grachev M.A. Berlin : Springer : 173-184. doi: org/10.1007/978-3-540-88552-8\_7
- Farmer V., Delbos E., Miller J. D. 2005. The role of phytolith formation and dissolution in controlling concentrations of silica in soil solutions and streams. *Geoderma.* 127 : 71-79. doi: org/10.1016/j.geoderma.2004.11.014
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* 29 : 185-212. doi: org/10.1051/agro:2008021
- Fauteux F., Remus-Borel W., Menzies J.B., Belanger R.R. 2005. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiol. Lett.* 249 : 1-6. doi: 10.1016/j.femsle.2005.06.034
- Fleck A. T., Nye T., Repenning C., Stahl F., Zahn M., Schenk M. K. 2011. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). *J. Exp. Bot.* 62 : 2001-2011. doi: 10.1093/jxb/erq392
- Fleck A.T., Schulze S., Hinrichs M., Specht A., Wassmann F., Schreiber L. 2015. Silicon promotes exodermal Casparian band formation in Si-accumulating and Si-excluding species by forming phenol complexes. *PLoS ONE.* 10:e0138555 10.1371. doi: 10.1371/journal.pone.0138555
- Gao J.P., Chao D.Y., Lin H.X. 2007. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms: recent studies on stress response in rice. *J. Integr. Plant Biol.* 49 : 742-750. doi: org/10.1111/j.1744-7909.2007.00495.x
- Gill S. S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48: 909-930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016



## УЧАСТЬ КРЕМНІЮ В АДАПТАЦІЇ РОСЛИН

- Gong H.J., Zhu X.Y., Chen K.M., Wang S.M., Zhang C.L. 2005. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Sci.* 169 : 313-321. doi: org/10.1016/j.plantsci.2005.02.023
- Guerriero G., Hausman J.F., Legay S. 2016. Silicon and the plant extracellular matrix. *Front. Plant Sci.* 7 : 463. doi: 10.3389/fpls.2016.00463
- Hamam A., Britto D., Flam-Shepherd R., Kronzucker H. 2016. Measurement of differential Na<sup>+</sup>-efflux from apical and bulk root zones of intact barley and Arabidopsis plants. *Front Plant Sci.* 7 : 272. doi: 10.3389/fpls.2016.00272
- Hattori T., Sonobe K., Araki H., Inanaga S., An P., Morita S. 2008. Silicon application by sorghum through the alleviation of stress-induced increase in hydraulic resistance. *J. Plant Nutr.* 31 : 1482-1495. doi: org/10.1080/01904160802208477
- He C., Ma J., Wang L. 2015. A hemicellulose-bound form of silicon with potential to improve the mechanical properties and regeneration of the cell wall of rice. *New Phytol.* 206 : 1051-1062. doi: 10.1111/nph.13282
- Hodson M. J., White P. J., Mead A., Broadley M. R. 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Ann. Bot.* 96 : 1027-1046. doi: 10.1093/aob/mci255
- Hundertmark M., Hinch D.K. 2008. LEA (late embryogenesis abundant) proteins and their encoding genes in Arabidopsis thaliana. *BMC Genomics.* 9 : 118-128. doi: 10.1186/1471-2164-9-118
- Kawakami K., Iwai M., Ikeuchi M., Kamiya N., Shen J.R. 2007. Location of PsbY in oxygen-evolving photosystem II revealed by mutagenesis and X-ray crystallography. *FEBS Lett.* 581 : 4983-4987. doi: 10.1016/j.febslet.2007.09.036
- Khattab H.I., Emam M.A., Emam M.M., Helal N.M., Mohamed M.R. 2014. Effect of selenium and silicon on transcription factors NAC5 and DREB2A involved in drought-responsive gene expression in rice. *Biol. Plant.* 58 : 265-273. doi: org/10.1007/s10535-014-0391-z
- Kerstein G. 2006. Cuticular water permeability and its physiological significance. *J. Exp. Bot.* 47 : 1813-1832. doi: org/10.1093/jxb/47.12.1813
- Knight C. T. G., Kinrade S. D. 2001. A primer on the aqueous chemistry of silicon. In: *Silicon in Agriculture*. Eds. Datno L.E. et al. Amsterdam: Elsevier Science : 57-84.
- Kovda V.A. 1973. *The Bases of Learning About Soils*. Moscow : Nayka.
- Kusano T., Berberich T., Tateda C., Takahashi Y. 2008. Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta.* 228 : 367-381. doi: 10.1007/s00425-008-0772-7
- Lenka S.K., Katiyar A., Chinnusamy V., Bansal K.C. 2011. Comparative analysis of drought-responsive transcriptome in Indica rice genotypes with contrasting drought tolerance. *Plant Biotechnol. J.* 9 : 315-327. doi: 10.1111/j.1467-7652.2010.00560.x
- Latef A.A.A., Tran L.S.P. 2016. Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress. *Front. Plant Sci.* 7 : 243. doi: 10.3389/fpls.2016.00243
- Li Y.C., Summer M.E., Miller W.P., Alva A. K. 1996. Mechanism of silicon induced alleviation of aluminum phytotoxicity. *J. Plant Nutr.* 19 : 1075-1087.
- Liang Y.C., Sun W.C., Zhu Y.G., Christie P. 2007. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review. *Environ. Pollut.* 147 : 422-428. doi: 10.1016/j.envpol.2006.06.008
- Liang Y. C., Wong J.W.C., Wei L. 2005. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. *Chemosphere.* 58 : 475-483. doi: 10.1016/j.chemosphere.2004.09.034
- Liang Y., Zhang W., Chen Q., Liu Y., Ding R. 2006. Effect of exogenous silicon (Si) on H<sup>+</sup>-ATPase activity, phospholipids and fluidity of plasma membrane in leaves of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Environ. Exp. Bot.* 57 : 212-219. doi: org/10.1016/j.envexpbot.2005.05.012
- Ling H., Zeng X., Guo S. 2016. Functional insight into the late embryogenesis abundant (LEA) protein family from *Dendrobium officinale* (Orchidaceae) using an *Escherichia coli* system. *Sci. Rep.* 6 : 39693. doi: 10.1038/srep39693
- Lins U., Barros C. F., da Cunha M., Miguens F.C. 2002. Structure, morphology and composition of silicon biocomposites in the palm tree *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. *Protoplasma.* 220. 89-96. doi: 10.1007/s00709-002-0036-5
- Liu P., Yin L., Deng X., Wang S., Tanaka K., Zhang S. 2014. Aquaporin-mediated increase in root hydraulic conductance is involved in silicon-induced improved root water uptake under osmotic stress in *Sorghum bicolor* L. *J. Exp. Bot.* 65 : 4747-4756. doi: 10.1093/jxb/eru220
- Lucas S., Durmaz E., Akpınar B. A., Budak H. 2011. The drought response displayed by a DRE-binding protein from *Triticum dicoccoides*. *Plant Physiol. Biochem.* 49 : 346-351. doi: 10.1016/j.plaphy.2011.01.016
- Ma J.F., Takahashi E. 1993. Interaction between calcium and silicon in water-cultured rice plants. *Plant Soil.* 148 : 107-113. doi: org/10.1007/BF02185390
- Ma J.F., Takahashi E. 2002. *Soil, Fertilizer and Plant Silicon Research in Japan*. Amsterdam : Elsevier Science.
- Ma J.F., Tamai K., Yamaji N., Mitani N., Konishi S., Katsuhara M., Ishiguro M., Murata Y., Yano M.

2006. A silicon transporter in rice. *Nature*. 440 : 688-691. doi: 10.1038/nature04590
- Ma J.F., Yamaji N. 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends Plant Sci.* 11 : 392-397. doi: 10.1016/j.tplants.2006.06.007
- Ma J.F., Yamaji N. 2015. A cooperative system of silicon transport in plants. *Trends Plant Sci.* 20 : 435-442. doi: 10.1016/j.tplants.2015.04.007
- Ma J.F., Yamaji N., Mitani N., Xu X., Su Y., McGrath S.P. 2008. Transporters of arsenite in rice and their role in arsenic accumulation in rice grain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105 : 9931-9935. doi: 10.1073/pnas.0802361105
- Ma J.F., Yamaji N., Mitani-Ueno N. 2011. Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci.* 87 : 377-385.
- Ma J.F., Yamaji N., Tamai K., Mitani N. 2007a. Genotypic difference in silicon uptake and expression of silicon transporter genes in rice. *Plant Physiol.* 145 : 919-924. doi: 10.1104/pp.107.107599
- Ma J.F., Yamaji N., Mitani N., Tamai K., Konishi S., Fujiwara T. 2007b. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*. 448 : 209-212. DOI: 10.1038/nature05964
- Manivannan A., Ahn Yul-Kuyn. 2017. Silicon regulates potential genes involved in major physiological processes in plants to combat stress. *Front. Plant Sci.* 8 : 1346. doi: 10.3389/fpls.2017.01346
- Ming D.F., Pei Z. F., Naeem M. S., Gong H.J., Zho W.J. 2012. Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment. *J. Agron. Crop Sci.* 198 : 14-26. doi: org/10.1111/j.1439-037X.2011.00486
- Mizoi J., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. 2012. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochim. Biophys. Acta.* 1819 : 86-96. doi: 10.1016/j.bbagr.2011.08.004
- Naeem A., Ghafoor A., Farooq M. 2014. Suppression of cadmium concentration in wheat grains by silicon is related to its application rate and cadmium accumulating abilities of cultivars. *J. Sci. Food Agric.* 95 : 2467-2472. doi: 10.1002/jsfa.6976
- Nakashima K., Ito Y., Yamaguchi-Shinozaki K. 2009. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in Arabidopsis and grasses. *Plant Physiol.* 149 : 88-95. doi: 10.1104/pp.108.129791
- Nedukha O.M. 2018. Leaf blade micromorphology and the silicon content in *Phragmites australis* (Poaceae) are correlated with water balance in the environment. *J. Plant Physiol. Pathol.* 6 (2) : 1-11. doi: 10.4172/2329-955X.1000177
- Neumann D. 2003. Silicon in plants. In: *Silicon Biomineralization*. Eds. Müller W.E.G. *Progress in Molecular and Subcellular Biology*, vol 33. Springer, Berlin, Heidelberg : 149-160. doi.org/10.1007/978-3-642-55486-5\_6
- Pandey S., Ranade S. A., Nagar P. K., Kumar N. 2000. Role of polyamines and ethylene as modulators of plant senescence. *J. Biosci.* 25 : 291-299.
- Pei Z.F., Ming D.F., Liu D., Wan G.L., Geng X.X., Gong H.J. 2010. Silicon improves the tolerance to water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticum aestivum*L.) seedlings. *J. Plant Growth Regul.* 29 : 106-115. doi: org/10.1007/s00344-009-9120-9
- Raven J.A. 2001. Silicon transport at the cell and tissue level. In: *Silicon in Agriculture*. Eds. Datno L.E. et al. Amsterdam : Elsevier : 41-51. doi: org/10.1016/S0928-3420(01)80007-0
- Raven J.A. 2003. Cycling silicon – the role of accumulation in plants. *New Phytol.* 158 : 419-421. doi: org/10.1046/j.1469-8137.2003.00778.x
- Remus-Borel W., Menzier J.G., Belanger R.R. 2005. Silicon induces antifungal compounds in powdery mildew-infected wheat. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 66 : 108–115. doi: 10.1016/j.pmpp.2005.05.006
- Rezanka T., Sigler K. 2008. Biologically active compounds of semi metals. *Stud. Nat. Prod. Chem.* 35 : 835-921. doi: org/10.1016/S1572-5995(08)80018-X
- Rizwan M., Ali S., Ibrahim M., Farid M., Adrees M., Bharwana S.A. 2015. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of drought and salt stress in plants: a review. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22 : 15416-15431. doi: org/10.1007/s11356-015-5305-x
- Rodrigues F.A., Benhamou N., Datno L.E., Jones J.B., Belanger R. R. 2003. Ultrastructural and cytochemical aspects of silicon-mediated rice blast resistance. *Phytopathology.* 93 : 535-546. doi: 10.1094/PHYTO.2003.93.5.535
- Rotat T. 2006. Plant dehydrins – tissue location, structure and function. *Cell Mol Biol Lett.* 11 : 536-556. doi: 10.2478/s11658-006-0044-0
- Roy M., Wu R. 2001. Arginine decarboxylase transgene expression and analysis of environmental stress tolerance in transgenic rice. *Plant Sci.* 160 : 869-875. doi: 10.1016/S0168-9452(01)00337-5
- Saqib M., Zoerb C., Schubert S. 2008. Silicon-mediated improvement in the salt resistance of wheat (*Triticum aestivum*) results from increased sodium exclusion and resistance to oxidative stress. *Funct. Plant Biol.* 35 : 633-639. doi: org/10.1071/FP08100
- Sauer D., Saccone, L., Conley D. J., Hermann L., Sommer M. 2006. Review of methodologies for extracting plant-available and amorphous Si from soils and aquatic sediments. *Biogeochemistry.* 80 : 89-108. doi.org/10.1007/s10533-005-5879-3
- Shi Y., Zhang Y., Han W., Feng R., Hu Y., Guo J. 2016. Silicon enhances water stress tolerance by improving root hydraulic conductance in *Solanum lycopersicum* L. *Front. Plant Sci.* 7: 196. doi: 10.3389/fpls.2016.

## УЧАСТЬ КРЕМНІЮ В АДАПТАЦІЇ РОСЛИН

- Schönher J. 2006. Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes. *J. Exp. Bot.* 57 : 2471-2491. doi: 10.1093/jxb/erj217
- Song Z., Zhao S., Zhang Y., Hu G., Cao Z., Wong M. 2011. Plant impact on CO<sub>2</sub> consumption by silicate weathering: the role of bamboo. *Bot. Rev.* 77 : 208-213. doi: org/10.1007/s12229-011-9077-9
- Song A., Li P., Fan F., Li Z., Liang Y. 2014. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress. *PLoS ONE.* 9: e113782. doi: 10.1371/journal.pone.0113782/
- Sun S., Yu J.P., Chen F., Zhao T., Fang X., Li Y., Sui S. 2008. TINY, a dehydration-responsive element (DRE)-binding protein-like transcription factor – connecting the DRE- and ethylene-responsive element-mediated signaling pathways in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 283 : 6261-6271. doi: 10.1074/jbc.M706800200
- Suzuki S., Ma J.F., Yamamoto N., Hattori T., Sakamoto M., Umezawa T. 2012. Silicon deficiency promotes lignin accumulation in rice. *Plant Biotechnol.* 29 : 391-394. doi: org/10.5511/plantbiotechnology.12.0416a
- Tabor C.W., Tabor H. 1984. Polyamines. *Ann. Rev. Biochem.* 53 : 749-790. doi: 10.1146/annurev.bi.53.070184.003533
- Takasaki H., Maruyama K., Kidokoro S., Ito Y., Fujita Y., Shinozaki K. 2010. The abiotic stress-responsive NAC-type transcription factor OsNAC5 regulates stress-inducible genes and stress tolerance in rice. *Mol. Genet. Genomics.* 284 : 173-183. doi: 10.1007/s00438-010-0557-0
- Tang W., Newton R. J., Li C., Charles T. M. 2007. Enhanced stress tolerance in transgenic pine expressing the pepper CaPF1 gene is associated with the polyamine biosynthesis. *Plant Cell Rep.* 26 : 115-124. doi: 10.1007/s00299-006-0228-0
- Wang Q., Guan Y., Wu Y., Chen H., Chen F., Chu C. 2008. Overexpression of a rice OsDREB1F gene increases salt, drought, and low temperature tolerance in both *Arabidopsis* and rice. *Plant Mol. Biol.* 67 : 589-602. doi: 10.1007/s11103-008-9340-6
- Wang L., Nie Q., Li M., Zhang F., Zhuang J., Yang W. 2005. Biosilicified structures for cooling plant leaves: a mechanism of highly efficient midinfrared thermal emission. *Appl. Phys. Lett.* 87 : 194105. doi: org/10.1063/1.2126115
- Wang Y., Stass A., Horst W.J. 2004. Apoplastic binding of aluminum is involved in silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in maize. *Plant Physiol.* 136 : 3762-3770. doi: 10.1104/pp.104.045005
- Watanabe S., Shimoi E., Ohkama N., Hayashi H., Yoneyama T., Yazaki J., Fujii F., Shinbo K., Yamamoto K., Sakata K., Sasaki T., Kishimoto N., Kikuchi S., Fujiwara T. 2004. Identification of several rice genes regulated by Si nutrition. *Soil. Sci. Plant Nutrition.* 50 : 1273-1276. doi: org/10.1080/00380768.2004.10408603
- Umezawa T., Fujita M., Fujita Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. 2006. Engineering drought tolerance in plants: discovering and tailoring genes to unlock the future. *Curr. Opin. Biotechnol.* 17 : 113-122. doi: 10.1016/j.copbio.2006.02.002
- Yeo A. 1998. Predicting the interaction between the effects of salinity and climate change on crop plants. *Sci. Hortic.* 78 : 159-174. doi: org/10.1016/S0304-4238(98)00193-9
- Yin L., Wang S., Tanaka K., Fujihara S., Itai A., Den X., Zhang S. 2016. Silicon-mediated changes in polyamines participate in silicon-induced salt tolerance in *Sorghum bicolor* L. *Plant Cell Environ.* 39 : 245-258. doi: 10.1111/pce.12521
- Yoshida S. 1965. Chemical aspects of the role of silicon in physiology of the rice plant. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci. Ser. B.* 15 : 1-58.
- Zhu J.K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.* 6 : 66-71.

## REFERENCES

- Belyavskaya N.A., Fedyuk O.M., Zoltareva E.K. Plants and heavy metals: perception and signaling. *Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology. (Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.).* 3 (45) : 10-30.
- Voronkov M.G., Zelchan G.I., Lukevitz E.Ya. 1978. *Riga : Zinatne : 587 p.*
- Kemecheva M.Kh. 2003. The Role of Silicon Fertilizers in Increasing Rice Productivity on Meadow Soils on the Left Bank of the r. Kuban: Thesis ... *Cand. Agricult. Sci. Maykop : 132 p.*
- Kolesnikov M.P. 2001. Silicon forms in plants. *Successes of Biological Chemistry.* 41 : 301-332.
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2010. Formation of plants adaptive reactions to abiotic stressors influence. *Kyiv : Osnova : 352 p.*
- Kolupaev Yu. E. 2001. *Stress Reactions of Plants: Molecular-Cellular Level. Kharkiv : 171 p.*
- Kosakovskaya I.V. 2003. Physiological and biochemical bases of adaptation of plants to stress. *Kyiv : Steel : 192 p.*
- Matichenkov V.V. 2008. The role of mobile silicon compounds in plants and the soil-plant system. *Thesis ... Doctor Agricult. Sci. Pushchino.*
- Ahmad R., Zaheer S. H., Ismail S. 1992. Role of silicon in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Sci.* 85 : 43-50. doi: org/10.1016/0168-9452(92)90092-Z
- Ahmed M., Fayyaz U.H., Qadeer U., Aslam M.A. 2011. Silicon application and drought tolerance mechanism of sorghum. *Afr. J. Agr. Res.* 6 : 594-607. doi: 10.5897/AJAR10.626
- Ahmed M., Qadeer U., Ahmed Z. I., Fayyaz-Ul H. 2016. Improvement of wheat (*Triticum aestivum*)

- drought tolerance by seed priming with silicon. *Arch. Agron. Soil Sci.* 62 : 299-315. doi: org/10.1080/03650340.2015.1048235
- Brenchley W.E., Maskell E.J., Katherine W. 2008. The inter-relation between silicon and other elements in plant nutrition. *Ann. Appl. Biol.* 14 : 45-82. doi: 10.1111/j.1744-7348.1927.tb07005.x
- Breyton C., de Vitry C., Popot J. L. 1994. Membrane association of cytochrome b6f subunits. The Rieske iron-sulfur protein from *Chlamydomonas reinhardtii* is an extrinsic protein. *J. Biol. Chem.* 269 : 7597-7602.
- Burnet M., Lafontaine P.J., Hanson A.D. 1995. Assay, purification, and partial characterization of choline monooxygenase from spinach. *Plant Physiol.* 108 : 581-588.
- Chen J.Q., Meng X.P., Zhang Y., Xia M., Wang X.P. 2008. Over-expression of OsDREB genes lead to enhanced drought tolerance in rice. *Biotechnol. Lett.* 30: 2191-2198. doi: 10.1007/s10529-008-9811-5
- Cherif M., Asselin A., Belanger R. R. 1994. Defence responses induced by soluble silicon in cucumber roots infected by *Pythium* spp. *Phytopathology.* 84 : 236-242. doi: 10.1094/Phyto-84-236.
- da Cunha K.P.V., do Nascimento C.W.A., da Silva A.J. 2008. Silicon alleviates the toxicity of cadmium and zinc for maize (*Zea mays* L.) grown on a contaminated soil. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 171 : 849-853. doi: org/10.1002/jpln.200800147
- Datno L.E., Snyder G.H., Korndörfer G.H. 2001. Silicon in Agriculture. Amsterdam: Elsevier.
- Epstein E. 1999. Silicon. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50 : 641-664.
- Epstein E. 2009. Silicon : its manifold roles in plants. *Ann. Appl. Biol.* 155 : 155-160. doi: org/10.1111/j.1744-7348.2009.00343.x
- Exley C. 2009. Silicon in life: whither biological silicification? In: *Biosilica in Evolution, Morphogenesis, and Nano-biotechnology.* Eds. Mueller W.E.G., Grachev M.A. Berlin : Springer : 173-184. doi: org/10.1007/978-3-540-88552-8\_7
- Farmer V., Delbos E., Miller J. D. 2005. The role of phytolith formation and dissolution in controlling concentrations of silica in soil solutions and streams. *Geoderma.* 127 : 71-79. doi: org/10.1016/j.geoderma.2004.11.014
- Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.* 29 : 185-212. doi: org/10.1051/agro:2008021
- Fauteux F., Remus-Borel W., Menzies J.B., Belanger R.R. 2005. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiol. Lett.* 249 : 1-6. doi: 10.1016/j.femsle.2005.06.034
- Fleck A. T., Nye T., Repenning C., Stahl F., Zahn M., Schenk M. K. 2011. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). *J. Exp. Bot.* 62 : 2001-2011. doi: 10.1093/jxb/erq392
- Fleck A.T., Schulze S., Hinrichs M., Specht A., Wassmann F., Schreiber L. 2015. Silicon promotes exodermal Casparian band formation in Si-accumulating and Si-excluding species by forming phenol complexes. *PLoS ONE.* 10:e0138555 10.1371. doi: 10.1371/journal.pone.0138555
- Gao J.P., Chao D.Y., Lin H.X. 2007. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms: recent studies on stress response in rice. *J. Integr. Plant Biol.* 49 : 742-750. doi: org/10.1111/j.1744-7909.2007.00495.x
- Gill S. S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48: 909-930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Gong H.J., Zhu X.Y., Chen K.M., Wang S.M., Zhang C.L. 2005. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Sci.* 169 : 313-321. doi: org/10.1016/j.plantsci.2005.02.023
- Guerriero G., Hausman J.F., Legay S. 2016. Silicon and the plant extracellular matrix. *Front. Plant Sci.* 7 : 463. doi: 10.3389/fpls.2016.00463
- Hamam A., Britto D., Flam-Shepherd R., Kronzucker H. 2016. Measurement of differential Na<sup>+</sup>-efflux from apical and bulk root zones of intact barley and Arabidopsis plants. *Front Plant Sci.* 7 : 272. doi: 10.3389/fpls.2016.00272
- Hattori T., Sonobe K., Araki H., Inanaga S., An P., Morita S. 2008. Silicon application by sorghum through the alleviation of stress-induced increase in hydraulic resistance. *J. Plant Nutr.* 31 : 1482-1495. doi: org/10.1080/01904160802208477
- He C., Ma J., Wang L. 2015. A hemicellulose-bound form of silicon with potential to improve the mechanical properties and regeneration of the cell wall of rice. *New Phytol.* 206 : 1051-1062. doi: 10.1111/nph.13282
- Hodson M. J., White P. J., Mead A., Broadley M. R. 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Ann. Bot.* 96 : 1027-1046. doi: 10.1093/aob/mci255
- Hundertmark M., Hinch D.K. 2008. LEA (late embryogenesis abundant) proteins and their encoding genes in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics.* 9 : 118-128. doi: 10.1186/1471-2164-9-118
- Kawakami K., Iwai M., Ikeuchi M., Kamiya N., Shen J.R. 2007. Location of PsbY in oxygen-evolving photosystem II revealed by mutagenesis and X-ray crystallography. *FEBS Lett.* 581 : 4983-4987. doi: 10.1016/j.febslet.2007.09.036
- Khattab H.I., Emam M.A., Emam M.M., Helal N.M., Mohamed M.R. 2014. Effect of selenium and silicon on transcription factors NAC5 and DREB2A involved in drought-responsive gene expression in

## УЧАСТЬ КРЕМНІЮ В АДАПТАЦІЇ РОСЛИН

- rice. *Biol. Plant.* 58 : 265-273. doi: org/10.1007/s10535-014-0391-z
- Kerstein G. 2006. Cuticular water permeability and its physiological significance. *J. Exp. Bot.* 47 : 1813-1832. doi: org/10.1093/jxb/47.12.1813
- Knight C. T. G., Kinrade S. D. 2001. A primer on the aqueous chemistry of silicon. In: *Silicon in Agriculture*. Eds. Datno L.E. et al. Amsterdam: Elsevier Science : 57-84.
- Kovda V.A. 1973. *The Bases of Learning About Soils*. Moscow : Nayka.
- Kusano T., Berberich T., Tateda C., Takahashi Y. 2008. Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta.* 228 : 367-381. doi: 10.1007/s00425-008-0772-7
- Lenka S.K., Katiyar A., Chinnusamy V., Bansal K.C. 2011. Comparative analysis of drought-responsive transcriptome in Indica rice genotypes with contrasting drought tolerance. *Plant Biotechnol. J.* 9 : 315-327. doi: 10.1111/j.1467-7652.2010.00560.x
- Latef A.A.A., Tran L.S.P. 2016. Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress. *Front. Plant Sci.* 7 : 243. doi: 10.3389/fpls.2016.00243
- Li Y.C., Summer M.E., Miller W.P., Alva A K. 1996. Mechanism of silicon induced alleviation of aluminum phytotoxicity. *J. Plant Nutr.* 19 : 1075-1087.
- Liang Y.C., Sun W.C., Zhu Y.G., Christie P. 2007. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review. *Environ. Pollut.* 147 : 422-428. doi: 10.1016/j.envpol.2006.06.008
- Liang Y. C., Wong J.W.C., Wei L. 2005. Silicon-mediated enhancement of cadmium tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in cadmium contaminated soil. *Chemosphere.* 58 : 475-483. doi: 10.1016/j.chemosphere.2004.09.034
- Liang Y., Zhang W., Chen Q., Liu Y., Ding R. 2006. Effect of exogenous silicon (Si) on H<sup>+</sup>-ATPase activity, phospholipids and fluidity of plasma membrane in leaves of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Environ. Exp. Bot.* 57 : 212-219. doi: org/10.1016/j.envexpbot.2005.05.012
- Ling H., Zeng X., Guo S. 2016. Functional insight into the late embryogenesis abundant (LEA) protein family from *Dendrobium officinale* (Orchidaceae) using an *Escherichia coli* system. *Sci. Rep.* 6 : 39693. doi: 10.1038/srep39693
- Lins U., Barros C. F., da Cunha M., Miguens F.C. 2002. Structure, morphology and composition of silicon biocomposites in the palm tree *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. *Protoplasma.* 220. 89-96. doi: 10.1007/s00709-002-0036-5
- Liu P., Yin L., Deng X., Wang S., Tanaka K., Zhang S. 2014. Aquaporin-mediated increase in root hydraulic conductance is involved in silicon-induced improved root water uptake under osmotic stress in *Sorghum bicolor* L. *J. Exp. Bot.* 65 : 4747-4756. doi: 10.1093/jxb/eru220
- Lucas S., Durmaz E., Akpınar B. A., Budak H. 2011. The drought response displayed by a DRE-binding protein from *Triticum dicoccoides*. *Plant Physiol. Biochem.* 49 : 346-351. doi: 10.1016/j.plaphy.2011.01.016
- Ma J.F., Takahashi E. 1993. Interaction between calcium and silicon in water-cultured rice plants. *Plant Soil.* 148 : 107-113. doi: org/10.1007/BF02185390
- Ma J.F., Takahashi E. 2002. *Soil, Fertilizer and Plant Silicon Research in Japan*. Amsterdam : Elsevier Science.
- Ma J.F., Tamai K., Yamaji N., Mitani N., Konishi S., Katsuhara M., Ishiguro M., Murata Y., Yano M. 2006. A silicon transporter in rice. *Nature.* 440 : 688-691. doi: 10.1038/nature04590
- Ma J.F., Yamaji N. 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends Plant Sci.* 11 : 392-397. doi: 10.1016/j.tplants.2006.06.007
- Ma J.F., Yamaji N. 2015. A cooperative system of silicon transport in plants. *Trends Plant Sci.* 20 : 435-442. doi: 10.1016/j.tplants.2015.04.007
- Ma J.F., Yamaji N., Mitani N., Xu X., Su Y., McGrath S.P. 2008. Transporters of arsenite in rice and their role in arsenic accumulation in rice grain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105 : 9931-9935. doi: 10.1073/pnas.0802361105
- Ma J.F., Yamaji N., Mitani-Ueno N. 2011. Transport of silicon from roots to panicles in plants. *Proc. Jpn. Acad. Ser. B Phys. Biol. Sci.* 87 : 377-385.
- Ma J.F., Yamaji N., Tamai K., Mitani N. 2007a. Genotypic difference in silicon uptake and expression of silicon transporter genes in rice. *Plant Physiol.* 145 : 919-924. doi: 10.1104/pp.107.107599
- Ma J.F., Yamaji N., Mitani N., Tamai K., Konishi S., Fujiwara T. 2007b. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature.* 448 : 209-212. DOI: 10.1038/nature05964
- Manivannan A., Ahn Yul-Kuyn. 2017. Silicon regulates potential genes involved in major physiological processes in plants to combat stress. *Front. Plant Sci.* 8 : 1346. doi: 10.3389/fpls.2017.01346
- Ming D.F., Pei Z. F., Naeem M. S., Gong H.J., Zho W.J. 2012. Silicon alleviates PEG-induced water-deficit stress in upland rice seedlings by enhancing osmotic adjustment. *J. Agron. Crop Sci.* 198 : 14-26. doi: org/10.1111/j.1439-037X.2011.00486
- Mizoi J., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. 2012. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochim. Biophys. Acta.* 1819 : 86-96. doi: 10.1016/j.bbagr.2011.08.004
- Naeem A., Ghafoor A., Farooq M. 2014. Suppression of cadmium concentration in wheat grains by silicon is

- related to its application rate and cadmium accumulating abilities of cultivars. *J. Sci. Food Agric.* 95 : 2467-2472. doi: 10.1002/jsfa.6976
- Nakashima K., Ito Y., Yamaguchi-Shinozaki K. 2009. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses. *Plant Physiol.* 149 : 88-95. doi: 10.1104/pp.108.129791
- Nedukha O.M. 2018. Leaf blade micromorphology and the silicon content in *Phragmites australis* (Poaceae) are correlated with water balance in the environment. *J. Plant Physiol. Pathol.* 6 (2) : 1-11. doi: 10.4172/2329-955X.1000177
- Neumann D. 2003. Silicon in plants. In: *Silicon Biomineralization*. Eds. Müller W.E.G. Progress in Molecular and Subcellular Biology, vol 33. Springer, Berlin, Heidelberg : 149-160. doi:10.1007/978-3-642-55486-5\_6
- Pandey S., Ranade S. A., Nagar P. K., Kumar N. 2000. Role of polyamines and ethylene as modulators of plant senescence. *J. Biosci.* 25 : 291-299.
- Pei Z.F., Ming D.F., Liu D., Wan G.L., Geng X.X., Gong H.J. 2010. Silicon improves the tolerance to water-deficit stress induced by polyethylene glycol in wheat (*Triticum aestivum*L.) seedlings. *J. Plant Growth Regul.* 29 : 106-115. doi: org/10.1007/s00344-009-9120-9
- Raven J.A. 2001. Silicon transport at the cell and tissue level. In: *Silicon in Agriculture*. Eds. Datno L.E. et al. Amsterdam : Elsevier : 41-51. doi: org/10.1016/S0928-3420(01)80007-0
- Raven J.A. 2003. Cycling silicon – the role of accumulation in plants. *New Phytol.* 158 : 419-421. doi: org/10.1046/j.1469-8137.2003.00778.x
- Remus-Borel W., Menzier J.G., Belanger R.R. 2005. Silicon induces antifungal compounds in powdery mildew-infected wheat. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 66 : 108–115. doi: 10.1016/j.pmp.2005.05.006
- Rezanka T., Sigler K. 2008. Biologically active compounds of semi metals. *Stud. Nat. Prod. Chem.* 35 : 835-921. doi: org/10.1016/S1572-5995(08)80018-X
- Rizwan M., Ali S., Ibrahim M., Farid M., Adrees M., Bharwana S.A. 2015. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of drought and salt stress in plants: a review. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22 : 15416-15431. doi: org/10.1007/s11356-015-5305-x
- Rodrigues F.A., Benhamou N., Datno L.E., Jones J.B., Belanger R. R. 2003. Ultrastructural and cytochemical aspects of silicon-mediated rice blast resistance. *Phytopathology.* 93 : 535-546. doi: 10.1094/PHYTO.2003.93.5.535
- Rotat T. 2006. Plant dehydrins – tissue location, structure and function. *Cell Mol Biol Lett.* 11 : 536-556. doi: 10.2478/s11658-006-0044-0
- Roy M., Wu R. 2001. Arginine decarboxylase transgene expression and analysis of environmental stress tolerance in transgenic rice. *Plant Sci.* 160 : 869-875. doi: 10.1016/S0168-9452(01)00337-5
- Saqib M., Zoerb C., Schubert S. 2008. Silicon-mediated improvement in the salt resistance of wheat (*Triticum aestivum*) results from increased sodium exclusion and resistance to oxidative stress. *Funct. Plant Biol.* 35 : 633-639. doi: org/10.1071/FP08100
- Sauer D., Saccone L., Conley D. J., Hermann L., Sommer M. 2006. Review of methodologies for extracting plant-available and amorphous Si from soils and aquatic sediments. *Biogeochemistry.* 80 : 89-108. doi:org/10.1007/s10533-005-5879-3
- Shi Y., Zhang Y., Han W., Feng R., Hu Y., Guo J. 2016. Silicon enhances water stress tolerance by improving root hydraulic conductance in *Solanum lycopersicum* L. *Front. Plant Sci.* 7: 196. doi: 10.3389/fpls.2016.
- Schönherr J. 2006. Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes. *J. Exp. Bot.* 57 : 2471-2491. doi: 10.1093/jxb/erj217
- Song Z., Zhao S., Zhang Y., Hu G., Cao Z., Wong M. 2011. Plant impact on CO<sub>2</sub> consumption by silicate weathering: the role of bamboo. *Bot. Rev.* 77 : 208-213. doi: org/10.1007/s12229-011-9077-9
- Song A., Li P., Fan F., Li Z., Liang Y. 2014. The effect of silicon on photosynthesis and expression of its relevant genes in rice (*Oryza sativa* L.) under high-zinc stress. *PLoS ONE.* 9: e113782. doi: 10.1371/journal.pone.0113782/
- Sun S., Yu J.P., Chen F., Zhao T., Fang X., Li Y., Sui S. 2008. TINY, a dehydration-responsive element (DRE)-binding protein-like transcription factor – connecting the DRE- and ethylene-responsive element-mediated signaling pathways in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* 283 : 6261-6271. doi: 10.1074/jbc.M706800200
- Suzuki S., Ma J.F., Yamamoto N., Hattori T., Sakamoto M., Umezawa T. 2012. Silicon deficiency promotes lignin accumulation in rice. *Plant Biotechnol.* 29 : 391-394. doi: org/10.5511/plantbiotechnology.12.0416a
- Tabor C.W., Tabor H. 1984. Polyamines. *Ann. Rev. Biochem.* 53 : 749-790. doi: 10.1146/annurev.bi.53.070184.003533
- Takasaki H., Maruyama K., Kidokoro S., Ito Y., Fujita Y., Shinozaki K. 2010. The abiotic stress-responsive NAC-type transcription factor OsNAC5 regulates stress-inducible genes and stress tolerance in rice. *Mol. Genet. Genomics.* 284 : 173-183. doi: 10.1007/s00438-010-0557-0
- Tang W., Newton R. J., Li C., Charles T. M. 2007. Enhanced stress tolerance in transgenic pine expressing the pepper CaPF1 gene is associated with the polyamine biosynthesis. *Plant Cell Rep.* 26 : 115-124. doi: 10.1007/s00299-006-0228-0
- Wang Q., Guan Y., Wu Y., Chen H., Chen F., Chu C. 2008. Overexpression of a rice OsDREB1F gene

## УЧАСТЬ КРЕМНІЮ В АДАПТАЦІЇ РОСЛИН

- increases salt, drought, and low temperature tolerance in both *Arabidopsis* and rice. *Plant Mol. Biol.* 67 : 589-602. doi: 10.1007/s11103-008-9340-6
- Wang L, Nie Q, Li M, Zhang F, Zhuang J, Yang W. 2005. Biosilicified structures for cooling plant leaves: a mechanism of highly efficient midinfrared thermal emission. *Appl. Phys. Lett.* 87 : 194105. doi: org/10.1063/1.2126115
- Wang Y., Stass A., Horst W.J. 2004. Apoplastic binding of aluminum is involved in silicon-induced amelioration of aluminum toxicity in maize. *Plant Physiol.* 136 : 3762-3770. doi: 10.1104/pp.104.045005
- Watanabe S., Shimoi E., Ohkama N., Hayashi H., Yoneyama T., Yazaki J., Fujii F., Shinbo K., Yamamoto K., Sakata K., Sasaki T., Kishimoto N., Kikuchi S., Fujiwara T. 2004. Identification of several rice genes regulated by Si nutrition. *Soil. Sci. Plant Nutrition.* 50 : 1273-1276. doi: org/10.1080/00380768.2004.10408603
- Umezawa T., Fujita M., Fujita Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. 2006. Engineering drought tolerance in plants: discovering and tailoring genes to unlock the future. *Curr. Opin. Biotechnol.* 17 : 113-122. doi: 10.1016/j.copbio.2006.02.002
- Yeo A. 1998. Predicting the interaction between the effects of salinity and climate change on crop plants. *Sci. Hortic.* 78 : 159-174. doi: org/10.1016/S0304-4238(98)00193-9
- Yin L., Wang S., Tanaka K., Fujihara S., Itai A., Den X., Zhang S. 2016. Silicon-mediated changes in polyamines participate in silicon-induced salt tolerance in *Sorghum bicolor* L. *Plant Cell Environ.* 39 : 245-258. doi: 10.1111/pce.12521
- Yoshida S. 1965. Chemical aspects of the role of silicon in physiology of the rice plant. *Bull. Natl. Inst. Agric. Sci. Ser. B.* 15 : 1-58.
- Zhu J.K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.* 6 : 66-71.

Надійшла до редакції  
30.03.2019р.

## PARTICIPATION OF IONS OF SILICON IN ADAPTATION OF PLANTS TO ADVERSE FACTORS

O. M. Nedukha

*Kholodny Institute of Botany  
of National Academy of Sciences of Ukraine  
(Kyiv, Ukraine)  
E-mail: o.nedukha@hotmail.com*

Silicon is one of the most common chemical elements of the Earth's crust, which accumulates in the plant, plays a positive role in its growth and development under normal conditions, as well as under the influence of unfavorable environment. Literature data on transport, localization, and role of silicon in growth and development of agricultural crops and wild species, obtained by cytological, physiological, and molecular methods, are presented. It is shown that silicon in plant cells can be in three forms: soluble, associated with high-molecular organic compounds, or in pure amorphous or crystalline form. Silicon ions can bind to proteins, amino acids, polysaccharides, polyphenols, lipids and other substances. The role of silicon in mechanisms of plant resistance and plasticity to the action of many abiotic and biotic factors was shown. It has been established that plant growth under conditions of drought and soil salinity leads to active absorption of silicon from soil by roots and an increase in its content in leaves. This helps to reduce transpiration, maintain optimal water balance in plant, enhance photosynthesis, and activate the synthesis of stress proteins under adverse conditions. Silicon also leads to increased expression of genes of enzymes involved in synthesis of osmotically active substances and various secondary metabolites with protective properties. Of particular importance for resistance of plants is the participation of silicon in processes of strengthening cell walls. Polymerization of silicic acid in apoplast leads to the formation of an amorphous silicon barrier, which prevents penetration of toxic heavy metal ions and aluminum. It is emphasized the need for greater attention to the study of this element's role in adaptation of plants to adverse anthropogenic and climatic influences.

**Key words:** *silicon, tolerance and plasticity of plant, drought, salinization, biotic stress*

**НЕДУХА**

**УЧАСТИЕ ИОНОВ КРЕМНИЯ В АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ  
К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ**

Е. М. Недуха

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного  
Национальной академии наук Украины  
(Киев, Украина)  
E-mail: o.nedukha@hotmail.com*

Кремний – один из самых распространенных химических элементов земной коры, который, накапливаясь в растении, играет положительную роль в росте и развитии при обычных условиях и при воздействии неблагоприятных факторов окружающей среды. Приведенные данные литературы по исследованиям транспорта, локализации и роли кремния в росте и развитии сельскохозяйственных культур и дикорастущих видов, проведенных цитологическими, физиологическими и молекулярно-биологическими методами. Показано, что кремний в растении клетке может находиться в трех формах: растворимой, связанной с высокомолекулярными органическими соединениями, или же в чистом аморфном или кристаллическом виде. Ионы кремния могут связываться с белками, аминокислотами, полисахаридами, полифенолами, липидами и другими веществами. Показана роль кремния в механизмах устойчивости и пластичности растений к действию многих абиотических и биотических факторов. Установлено, что рост растений в условиях засухи и засоления почв приводит к активному поглощению корнями кремния из почвы и повышению его содержания в листьях. Это способствует снижению транспирации, сохранению оптимального водного баланса растения, усилению фотосинтеза, активации синтеза стрессовых белков при неблагоприятных условиях. Также кремний приводит к усилению экспрессии генов ферментов, задействованных в синтезе осмотически активных веществ и различных вторичных метаболитов с протекторными свойствами. Особое значение для устойчивости растений имеет участие кремния в процессах укрепления клеточных стенок. Полимеризация кремниевой кислоты в апопласта приводит к образованию аморфного кремниевого барьера, препятствующего проникновению токсичных ионов тяжелых металлов и алюминия. Подчеркивается необходимость усиления внимания к изучению роли этого элемента в адаптации растений к неблагоприятным антропогенным и климатическим воздействиям.

**Ключевые слова:** *кремний, толерантность и пластичность растений, клеточная стенка, стресс, адаптация, засуха, засоление*