

# 植硅体重金属元素富集的植物影响因素

张颖

桂林理工大学地球科学学院, 广西 桂林

收稿日期: 2026年4月21日; 录用日期: 2026年5月17日; 发布日期: 2026年5月28日

## 摘要

植硅体作为高等植物生物硅化作用的产物, 具有稳定的硅氧结构, 能有效封存环境中的重金属元素。这一过程不仅是植物应对重金属元素胁迫的重要解毒机制, 也为环境污染的长期固持与生态修复提供了新途径。植硅体对重金属元素的富集受物种遗传特性、组织空间分布、基因表达调控等植物因子的显著驱动。文章首先叙述了植硅体的形成机理, 总结了“植物-植硅体”系统的重金属元素富集评价方法, 随后详细梳理了已发现的富集植物种类与目标元素, 并从生理与分子层面深层解析了植物因子的调控机制, 旨在为筛选高效植物修复物种及理解重金属生物地球化学循环提供理论支持。

## 关键词

植硅体, 重金属元素, 封存, 植物因子

# Plant Factors Influencing Heavy Metal Accumulation in Phytoliths

Ying Zhang

College of Earth Sciences, Guilin University of Technology, Guilin Guangxi

Received: April 21, 2026; accepted: May 17, 2026; published: May 28, 2026

## Abstract

Phytoliths, as products of biosilicification in higher plants, possess stable silicon-oxygen structures and can effectively sequester heavy metals from the environment. This process is not only an important detoxification mechanism for plants to cope with heavy metal stress, but also provides a new pathway for long-term environmental pollution retention and ecological restoration. The accumulation of heavy metals in phytoliths is significantly driven by plant factors such as species genetic characteristics, tissue spatial distribution, and gene expression regulation. This paper first elucidates the formation mechanism of phytoliths, summarizes the evaluation methods for heavy

metal accumulation in the “plant-phytolith” system, then details the discovered accumulating plant species and target elements, and deeply analyzes the regulatory mechanisms of plant factors at the physiological and molecular levels, aiming to provide theoretical support for screening efficient plant remediation species and understanding the biogeochemical cycle of heavy metals.

## Keywords

Phytolith, Heavy Metal, Sequestration, Plant Factor

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

作为生态系统的基石,土壤环境的质量极易受到重金属元素的负面影响[1]-[3]。由于重金属元素具备毒性强、难自然降解的特性,加之其污染过程往往表现出隐蔽性、迟滞性与空间分布的不均匀性,导致土壤一旦受损,其修复过程不仅极为艰难,且多为不可逆的损伤[4] [5]。采矿与冶炼产业是造成这一问题的核心源头[6]。特别是考虑到我国矿产资源常伴随品位低、成分复杂及共伴生现象普遍等特点,开采活动极易将海量有毒重金属元素释放至自然环境中[7]。这不仅会导致矿区及周边生态环境的急剧恶化,而且一旦污染物进一步渗入地下水和土壤深层,还会顺着生态系统的物质循环链条,对人类生命健康构成严重威胁。针对矿区土壤的治理,必须因地制宜地采取科学策略。传统的物理手段(如客土法、深翻法)和化学手段(如淋洗法、固化稳定法)虽然能暂时削减土壤中的重金属元素指标,但普遍面临着经济成本高昂、实操难度大等瓶颈[6] [8] [9];更棘手的是,这些粗放式干预容易引发二次污染,并对原有的土壤理化性质和微生态造成严重破坏[6]。相比之下,以植物修复为代表的生物治理技术正展现出巨大的应用潜力。该技术凭借低成本、环境友好、可原位作业以及能同步改善土壤结构等优势,已成为当前的研究热点[8] [9]。目前,学术界的核心方向在于发掘具备超富集能力的优势植物种质,并结合微生物群落、化学诱变剂、基因工程改造、纳米材料及电动力学等多种前沿强化手段,以全面优化修复效能[9]。在植物修复的过程中,不同物种对重金属元素的吸收与转运能力差异显著,部分植物演化出了独特的耐受机制。其中,植物细胞内生成的硅质矿物——植硅体(Phytolith),发挥着至关重要的作用。它像一个微型的“储存库”,将碳、铝、铁以及铅、砷、锌、铜等多余或有毒的元素牢牢封存。这种“物理隔离”手段有效阻断了重金属元素对植物生理机能的毒害[10]。同时,由于植硅体化学性质极为稳定,在落入土壤后不易受外界环境侵蚀,堪称重金属元素的天然“捕获器” [11]。基于这一生理特征,科研人员可以更精准地筛选出高度耐受金属胁迫的植物用于矿区治理。此外,植硅体也参与了金属元素的生物地球化学循环:植物吸收重金属元素并在体内形成植硅体;当植物体凋零腐烂并回归土壤后,随着漫长的理化及生物作用,这些被锁定的金属元素又会被缓慢释放。因此,探究植硅体固定重金属元素的内在机理,对于全面解析重金属元素在生态系统中的宏观流转过程具有深远的科学价值。

尽管学界已认识到植硅体对重金属元素的固持作用,但不同植物物种、不同组织部位以及复杂的生理调控过程,使得这种富集效应表现出巨大的差异。以往研究表明,植硅体内部检测出的元素种类多达24种,涵盖了从常见有毒微量元素到轻稀土元素的广泛谱系,且这种富集能力受植物遗传背景与受污染生境的交互影响。然而,目前关于“植物因子如何驱动植硅体富集重金属元素”的系统性综述仍较少,且针对植硅体富集系数(EF)的标准化等级划分尚未达成共识。鉴于此,本文系统梳理国内外相关研究进

展, 首先阐述了植硅体对重金属元素的封存机理, 随后详细介绍了目前主流的重金属元素富集定量计算方法及分级现状。在此基础上, 重点探讨了植物物种多样性、组织器官空间分布、细胞特异性沉积及基因分子调控等植物因子对重金属元素富集效能的影响。通过深入剖析这些影响机制, 旨在为筛选具备高封存潜力的修复植物、预测重金属元素的长期演变趋势以及优化污染治理策略提供科学的理论指导。

## 2. 植硅体与重金属元素封存机理

植硅体是高等植物通过根系主动或被动吸收土壤中的单硅酸( $\text{Si}(\text{OH})_4$ ), 经由木质部运输至地上部各器官, 最终在细胞壁、细胞内腔或细胞间隙沉淀形成的非晶质二氧化硅( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ )颗粒[12]-[15]。其形成过程与植物的蒸腾流密切相关, 在水分蒸发的驱动下, 硅酸浓度超过饱和阈值发生聚合。植硅体具有极强的抗氧化、耐风化和耐高温特性, 使其封存的物质能在土壤中稳定保存数千年乃至更久[16]-[18]。其微观形态多样, 包括哑铃型、鞍型、扇型、棒型等[19] [20]。

当植物暴露于高浓度重金属元素环境时, 植硅体通过“组织内区隔化”作用发挥解毒功能。重金属离子(如  $\text{Cd}^{2+}$ 、 $\text{Pb}^{2+}$ 、 $\text{Cu}^{2+}$ 等)在硅化过程中被圈闭在硅氧四面体结构中, 或通过与硅酸基团形成稳定的络合物实现固定[7] [21]。这种机制降低了细胞质内游离重金属元素的浓度, 减轻了其对酶活性和光合系统的毒害。

## 3. 植硅体富集重金属元素的评价方法

为了科学评价植硅体对重金属元素的捕获效能, 研究中通常采用富集系数模型进行定量分析。在评估“土壤-植物-植硅体”系统的元素迁移特征时, 通常采用富集系数作为定量指标(如公式(1)或公式(2)所示)。具体而言,  $EF_{ph/pl}$ 代表元素在植硅体与植物组织间的分配比例, 而  $EF_{ph/s}$ 则衡量了植硅体相对于土壤背景值的累积程度。其计算涉及三个核心参数: 植硅体元素丰度( $HM_{ph}$ )、植物组织元素浓度( $HM_{pl}$ )及土壤背景浓度( $HM_s$ ) [7] [22]。一般认为, 当比值大于1时, 表明HM在植硅体中有显著的生物累积[7]。尽管在植物生理学研究中, 富集系数已建立起成熟的分级体系——即以1.0、0.1和0.01为阈值, 将富集水平由高至低划分为高富集、中度富集、低富集及排斥型四个维度[23] [24], 但针对植硅体这一微区结构的重金属元素富集标准, 受限于现有样本量及实测数据的匮乏, 尚未形成统一的等级划分规范。

$$EF_{ph/pl} = \frac{HM_{ph}}{HM_{pl}} \quad (1)$$

$$EF_{ph/s} = \frac{HM_{ph}}{HM_s} \quad (2)$$

## 4. 植物因子对植硅体重金属元素富集的影响

现有文献揭示了植硅体化学组分的复杂性, 其内部已检测到的矿质元素种类多达24种[25]。在这一过程中, 植硅体不仅圈闭了包括有毒微量元素(如Pb、Mn、Cu、Cr、Zn、Cd、As、Ni等)在内的多种重金属元素(密度  $>4.5 \text{ g/cm}^3$ ) [7] [21] [22] [26]-[29], 还展现出对稀土元素的特殊亲和力[30]。在植物类群方面, 根据目前的文献与实验数据, 能够在其植硅体中显著富集重金属元素的植物绝大部分属于禾本科。例如五节芒、芦苇、水稻、小麦、毛竹和高粱等禾本科植物均具有突出的富集表现[31] [32]。除了禾本科外, 也有少量其他科属的植物被证实具备这一能力, 如松科的落叶松、榆科的欧洲白榆、木贼科的问荆以及蚌壳蕨科的树蕨等[7] [22] [25] [27] [28]。植物中的重金属元素含量深刻影响植硅体重金属元素富集系数的计算, 因此植物因子是植硅体重金属元素富集的核心影响因子。不同植物中表现出的重金属元素富集差异, 本质上是由一系列复杂的植物内生因子共同驱动的。这些影响因子自然而然地决定了植硅体

封存重金属元素的能力上限与空间分布。

#### 4.1. 植物物种差异

植硅体的重金属元素封存能力受植物种类的影响。植物的硅吸收和累积能力直接决定植硅体产量，进而可能影响重金属元素封存总量。如禾本科作物(水稻、小麦、玉米)、莎草科植物属于高积硅植物，可淀积形成较高产量的植硅体。这类植物的植硅体产量高，与重金属元素接触的位点更多[33]，封存潜力显著高于非硅积累型植物。在污染情况下，植物组织中存在硅替代碳基结构化合物的防御权衡策略[34]。相较于木质素、酚类等碳基化合物，大量硅能快速沉积并生物合成植物细胞的壁结构组分，一方面会同步封存细胞壁的重金属元素，另一方面也能减少植物能量消耗——节省的能量可支撑植物吸收更多矿物质(包括重金属元素)，这会增强植硅体对重金属元素的封存能力[35]，尤其是在环境胁迫条件下的富硅植物中，这种影响更为显著[36] [37]。

#### 4.2. 组织部位与形态效应

植物不同组织(根、茎、叶等)会影响植硅体对重金属元素的封存。Kumar 等[38]综述了在草本植物中硅的沉积发生在所有组织中，包括根、茎、叶、花序和种子。目前针对禾本科及谷类作物以外物种的相关研究较为匮乏，但总体而言，叶片表皮是大多数植物硅沉积的优先及主要部位[39] [40]。其中，蒸发在二氧化硅沉淀中起着重要作用[41]，植物维管系统中相对活跃的蒸腾流位置是在叶或茎中[42]-[44]，这也是叶片植硅体产量较多的原因。不同组织的蒸腾位点，会对硅的沉淀过程产生影响，促使在不同组织内形成形态、结构各异的植硅体；而这些形态有别的植硅体，又会对其自身的元素组成产生影响[43]。进一步而言，植硅体通过物理吸附或化学离子交换反应封存重金属元素的能力，会受其形态结构特征(如形状、孔隙度及比表面积)的调控[21] [43] [45]。

#### 4.3. 细胞类型与沉积位点

事实上，有些细胞专门用于二氧化硅的主动积累，比如像叶表皮中与木栓细胞配对的硅质细胞，或是所谓的短细胞(对应哑铃形、鞍形、十字形等植硅体类型) [46]，而表皮长细胞中二氧化硅的沉积不受遗传控制，其沉积机制与植物体内的水流及单硅酸过量有关[47]。因此短细胞中的植硅体产量更多，封存的重金属元素往往也更多。进一步而言，植物中硅的沉积主要有三种类型：一是硅沉积在碳水化合物基质上，如细胞壁；二是硅沉积时无明显附着基质，主要发生在细胞腔中；三是沉积在细胞间隙[48]。在代谢活性较低的细胞壁等细胞区间内，金属元素与 Si 会发生络合或共沉淀反应，降低重金属元素的游离浓度 [35] [49]-[51]。由于细胞壁型植硅体与碳水化合物基质紧密结合，而细胞腔型植硅体的蛋白质及糖蛋白含量显著高于细胞壁源植硅体；这种组分差异对植硅体的溶解动力学特征与碳封存效应具有重要意义[48] [52]。这两种植硅体封存的碳浓度差异很大[53]，推测这二者重金属元素的封存能力也存在差异。如果单个细胞壁型植硅体和细胞腔型植硅体积累到不同含量的重金属元素，那它们的比例将对重金属元素的储存产生极大的影响[48] [51]，例如细胞腔沉积(尤其是表皮中的)在禾本科植物和谷物中显然比植物界的其他类群更为常见[52]。

#### 4.4. 基因表达与生理调控

已有研究证实部分基因的表达与植硅体的形成存在直接关联。例如，南瓜属植物果皮中植硅体的沉积过程与 Hr 基因位点密切相关[51]；而 tga1 基因位点则被证实调控着大刍草叶片中硅的沉积[54]。植物中存在硅转运基因，通过调控该基因，增加植物体内硅的总量，一方面能缓解重金属元素胁迫[55] [56]，另一方面可能会影响植硅体的数量、形态及分布。文献[57] [58]发现水稻根系中多种硅转运蛋白，它们在

水稻根系中的位置有助于水稻根系对硅的有效吸收和跨细胞运输，并影响水稻地上部分叶片中硅的分布[59]。以上种种都会间接性关联到植硅体的产量、分布等，进而影响到对重金属元素的封闭。硅还诱导膜转运相关基因表达发生改变，也可能在减轻植物的重金属元素毒性中发挥作用[55][56][60]。然而，由于目前对植物在分子水平上的硅积累的了解仍处于起步阶段，因此需要进一步的研究来揭示潜在的机制[51]。另外，在受到污染时，植物能够通过表达与防御机制有关的基因缓解重金属元素胁迫，影响重金属元素在植物中的封存[61][62]，进而可能会影响植硅体对重金属元素的封存。

## 5. 结论与展望

植物因子是决定植硅体重金属元素富集效能的核心。物种的积硅特性决定了富集的“上限”，而组织蒸腾差异与细胞特异性沉积则决定了富集的“空间布局”。亟需深入探讨重金属元素进入植硅体内部的分子驱动力，揭示硅转运蛋白与金属离子结合的具体生化路径，并评估植硅体在长期埋藏过程中重金属元素的释放风险，以完善重金属元素全球生物地球化学循环理论体系。

## 参考文献

- [1] 冀宏伟, 徐晓航, 许志东, 等. 贵州省岩溶地质高背景地区稻田土壤-水稻系统重金属污染及健康风险评估[J]. 生态学杂志, 2025, 44(1): 185-195.
- [2] 唐文杰. 广西三锰矿区土壤污染与优势植物重金属富集研究[D]: [硕士学位论文]. 南宁: 广西师范大学, 2008.
- [3] 何明江, 李章涛, 上官宇先, 等. 农田土壤重金属外源识别及安全利用技术筛选研究-以宜宾市筠连县部分区域为例[J]. 西南农业学报, 2024, 37(6): 1340-1348.
- [4] 王玉军, 吴同亮, 周东美, 等. 农田土壤重金属污染评价研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(12): 2365-2378.
- [5] 黄春霞, 黄立幸. 广西废弃矿区土壤中 Cd、Pb、As 污染特征及环境质量评价研究[J]. 矿产与地质, 2024, 38(1): 168-173.
- [6] 赵鑫娜, 杨忠芳, 余涛. 矿区土壤重金属污染及修复技术研究进展[J]. 中国地质, 2023, 50(1): 84-101.
- [7] Delplace, G., Schreck, E., Pokrovsky, O.S., Zouiten, C., Blondet, I., Darrozes, J., *et al.* (2020) Accumulation of Heavy Metals in Phytoliths from Reeds Growing on Mining Environments in Southern Europe. *Science of the Total Environment*, **712**, Article 135595. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135595>
- [8] 郭军康, 赵隽隽, 李怡凡, 等. 矿区土壤重金属污染修复技术研究进展[J]. 农业资源与环境学报, 2023, 40(2): 249-260.
- [9] 陈郑榕, 沈开和, 林晓晖, 等. 重金属污染土壤生物修复技术探讨[J]. 冶金管理, 2021(17): 33-34+38.
- [10] Alexandre, A., Crespin, J., Sylvestre, F., Sonzogni, C. and Hilbert, D.W. (2012) The Oxygen Isotopic Composition of Phytolith Assemblages from Tropical Rainforest Soil Tops (Queensland, Australia): Validation of a New Paleoenvironmental Tool. *Climate of the Past*, **8**, 307-324. <https://doi.org/10.5194/cp-8-307-2012>
- [11] Nguyen, T.N., Nguyen, M.N., McNamara, M., Dultz, S., Meharg, A. and Nguyen, V.T. (2019) Encapsulation of Lead in Rice Phytoliths as a Possible Pollutant Source in Paddy Soils. *Environmental and Experimental Botany*, **162**, 58-66. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.02.009>
- [12] Piperno, D.R. (2014) *Phytolith Analysis: An Archaeological and Geological Perspective*. Elsevier.
- [13] 王永吉, 吕厚远. 植物硅酸体研究及应用[M]. 北京: 海洋出版社, 1993: 1-32.
- [14] 吕厚远, 贾继伟, 王伟铭, 等. “植硅体”含义和禾本科植硅体的分类[J]. 微体古生物学报, 2002, 19(4): 389-396.
- [15] 李仁成, 温梦丹, 陶欣悦, 等. 植硅体化学组成研究进展[J]. 第四纪研究, 2020, 40(1): 283-293.
- [16] Chen, N., Zhong, L., Jie, D., Wang, J., Li, D., Gao, G., *et al.* (2021) Characteristics of Phytolith-Occluded Organic Carbon Sequestration in Typical Plant Communities in the Songnen Grassland, China. *Ecological Engineering*, **173**, Article 106442. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106442>
- [17] Song, Z., McGrouther, K. and Wang, H. (2016) Occurrence, Turnover and Carbon Sequestration Potential of Phytoliths in Terrestrial Ecosystems. *Earth-Science Reviews*, **158**, 19-30. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.04.007>
- [18] Song, Z., Wang, H., Strong, P.J. and Guo, F. (2014) Phytolith Carbon Sequestration in China's Croplands. *European*

- Journal of Agronomy*, **53**, 10-15. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.11.004>
- [19] 温昌辉, 吕厚远, 左昕昕, 等. 表土植硅体研究进展[J]. 中国科学: 地球科学, 2018, 48(9): 1125-1140.
- [20] 刘恒宇, 刘利丹, 刘洪妍. 中亚热带典型植物群落下表土植硅体组合及其保存特征[J]. 第四纪研究, 2024, 44(2): 563-578.
- [21] Liu, L., Song, Z., Li, Q., Ellam, R.M., Tang, J., Wang, Y., *et al.* (2022) Accumulation and Partitioning of Toxic Trace Metal(loid)s in Phytoliths of Wheat Grown in a Multi-Element Contaminated Soil. *Environmental Pollution*, **294**, Article 118645. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118645>
- [22] Min, H.G., Kim, M.S. and Kim, J.G. (2021) Effect of Soil Characteristics on Arsenic Accumulation in Phytolith of Gramineae (*Phragmites japonica*) and Fern (*Thelypteris palustris*) near the Gilgok Gold Mine. *Sustainability*, **13**, Article 3421. <https://doi.org/10.3390/su13063421>
- [23] Yang, Y., Zhou, X., Tie, B., Peng, L., Li, H., Wang, K., *et al.* (2017) Comparison of Three Types of Oil Crop Rotation Systems for Effective Use and Remediation of Heavy Metal Contaminated Agricultural Soil. *Chemosphere*, **188**, 148-156. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.08.140>
- [24] Midhat, L., Ouazzani, N., Hejjaj, A., Ouhammou, A. and Mandi, L. (2019) Accumulation of Heavy Metals in Metallophytes from Three Mining Sites (Southern Centre Morocco) and Evaluation of Their Phytoremediation Potential. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **169**, 150-160. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.11.009>
- [25] Buján, E. (2013) Elemental Composition of Phytoliths in Modern Plants (Ericaceae). *Quaternary International*, **287**, 114-120. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.02.046>
- [26] Kameník, J., Mizera, J. and Řanda, Z. (2013) Chemical Composition of Plant Silica Phytoliths. *Environmental Chemistry Letters*, **11**, 189-195. <https://doi.org/10.1007/s10311-012-0396-9>
- [27] Min, H.G., Kim, M.S. and Kim, J.G. (2022) Effect of Soil Water Contents on Arsenic Accumulation in Phytoliths of *Pteris multifida* and *Phragmites australis*. *Applied Sciences*, **12**, Article 12518. <https://doi.org/10.3390/app122412518>
- [28] Sarret, G., Schreck, E., Findling, N., Daval, D., Viers, J., Delplace, G., *et al.* (2022) Chemical Status of Zinc in Plant Phytoliths: Impact of Burning and (Paleo)environmental Implications. *Science of the Total Environment*, **852**, Article 158460. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158460>
- [29] Pokrovsky, O.S., Akerman, A., Fraysse, F., Olonova, M.V., Kuznetsov, A.A., Loiko, S.V., *et al.* (2024) Elemental Composition of Grass Phytoliths: Environmental Control and Effect on Dissolution. *Science of the Total Environment*, **913**, Article 169764. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.169764>
- [30] Wang, B., Liu, Y., Wang, Z. and Zhang, Q. (2024) Rare Earth Elements Sequestration in Phytoliths: Partitioning Patterns and Influencing Mechanism. *Science of the Total Environment*, **950**, Article 175287. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.175287>
- [31] 古智涛. 阳朔老厂铅锌矿常见禾本科植物植硅体重金属富集研究[D]: [硕士学位论文]. 桂林: 桂林理工大学, 2024.
- [32] 孙运武. 来宾市金秀利来矿业加工厂常见禾本科植物植硅体重金属富集研究[D]: [硕士学位论文]. 桂林: 桂林理工大学, 2025.
- [33] Ma, J.F. and Yamaji, N. (2006) Silicon Uptake and Accumulation in Higher Plants. *Trends in Plant Science*, **11**, 392-397. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.06.007>
- [34] Neu, S., Schaller, J. and Dudel, E.G. (2017) Silicon Availability Modifies Nutrient Use Efficiency and Content, C:N:P Stoichiometry, and Productivity of Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*, **7**, Article No. 40829. <https://doi.org/10.1038/srep40829>
- [35] Ma, J., Cai, H., He, C., Zhang, W. and Wang, L. (2015) A Hemicellulose-Bound Form of Silicon Inhibits Cadmium Ion Uptake in Rice (*Oryza sativa*) Cells. *New Phytologist*, **206**, 1063-1074. <https://doi.org/10.1111/nph.13276>
- [36] Liu, L., Song, Z., Yu, C., Yu, G., Ellam, R.M., Liu, H., *et al.* (2020) Silicon Effects on Biomass Carbon and Phytolith-Occcluded Carbon in Grasslands under High-Salinity Conditions. *Frontiers in Plant Science*, **11**, Article 657. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00657>
- [37] Schaller, J., Brackhage, C. and Dudel, E.G. (2012) Silicon Availability Changes Structural Carbon Ratio and Phenol Content of Grasses. *Environmental and Experimental Botany*, **77**, 283-287. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.12.009>
- [38] Kumar, S., Soukup, M. and Elbaum, R. (2017) Silicification in Grasses: Variation between Different Cell Types. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article 438. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00438>
- [39] Piperno, D.R. (2006) Phytoliths: A Comprehensive Guide for Archaeologists and Paleocologists. Rowman Altamira.
- [40] Vigliaturo, R., Kehrlí, D., Garra, P., Dieterlen, A., Trouvé, G., Dietze, V., *et al.* (2019) Opaline Phytoliths in Miscanthus Sinensis and Its Cyclone Ash from a Biomass-Combustion Facility. *Industrial Crops and Products*, **139**, Article 111539.

- <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111539>
- [41] Wang, M., Wang, R., Mur, L.A.J., Ruan, J., Shen, Q. and Guo, S. (2021) Functions of Silicon in Plant Drought Stress Responses. *Horticulture Research*, **8**, 254. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00681-1>
- [42] Madella, M., Jones, M.K., Echlin, P., Powers-Jones, A. and Moore, M. (2009) Plant Water Availability and Analytical Microscopy of Phytoliths: Implications for Ancient Irrigation in Arid Zones. *Quaternary International*, **193**, 32-40. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2007.06.012>
- [43] Li, Z., Song, Z. and Cornelis, J. (2014) Impact of Rice Cultivar and Organ on Elemental Composition of Phytoliths and the Release of Bio-Available Silicon. *Frontiers in Plant Science*, **5**, Article 529. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00529>
- [44] Nguyen, N.T., Nguyen, A.T.Q., Dinh, V.M., Dao, H.T., Halpert, E. and Nguyen, M.N. (2026) Corn Phytoliths: Properties and Potential for Silicon Recycling. *Resources, Conservation and Recycling*, **225**, Article 108593. <https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2025.108593>
- [45] Meharg, C. and Meharg, A.A. (2015) Silicon, the Silver Bullet for Mitigating Biotic and Abiotic Stress, and Improving Grain Quality, in Rice. *Environmental and Experimental Botany*, **120**, 8-17. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.07.001>
- [46] Blackman, E. and Parry, D.W. (1968) Opaline Silica Deposition in Rye (*Secale cereale* L.). *Annals of Botany*, **32**, 199-206. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084193>
- [47] Richmond, K.E. and Sussman, M. (2003) Got Silicon? The Non-Essential Beneficial Plant Nutrient. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**, 268-272. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(03\)00041-4](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(03)00041-4)
- [48] Hodson, M.J. (2016) The Development of Phytoliths in Plants and Its Influence on Their Chemistry and Isotopic Composition. Implications for Palaeoecology and Archaeology. *Journal of Archaeological Science*, **68**, 62-69. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2015.09.002>
- [49] Liu, C., Li, F., Luo, C., Liu, X., Wang, S., Liu, T., *et al.* (2009) Foliar Application of Two Silica Sols Reduced Cadmium Accumulation in Rice Grains. *Journal of Hazardous Materials*, **161**, 1466-1472. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2008.04.116>
- [50] da Cunha, K.P.V. and do Nascimento, C.W.A. (2008) Silicon Effects on Metal Tolerance and Structural Changes in Maize (*Zea mays* L.) Grown on a Cadmium and Zinc Enriched Soil. *Water, Air, and Soil Pollution*, **197**, 323-330. <https://doi.org/10.1007/s11270-008-9814-9>
- [51] Puppe, D., Kaczorek, D., Stein, M. and Schaller, J. (2023) Silicon in Plants: Alleviation of Metal(loid) Toxicity and Consequential Perspectives for Phytoremediation. *Plants*, **12**, Article 2407. <https://doi.org/10.3390/plants12132407>
- [52] Hodson, M.J. (2019) The Relative Importance of Cell Wall and Lumen Phytoliths in Carbon Sequestration in Soil: A Hypothesis. *Frontiers in Earth Science*, **7**, Article 167. <https://doi.org/10.3389/feart.2019.00167>
- [53] Yin, J., Yang, X. and Zheng, Y. (2014) Influence of Increasing Combustion Temperature on the AMS <sup>14</sup>C Dating of Modern Crop Phytoliths. *Scientific Reports*, **4**, Article No. 6511. <https://doi.org/10.1038/srep06511>
- [54] Dorweiler, J.E. and Doebley, J. (1997) Developmental Analysis of *Teosinte Glume Architecture1*: A Key Locus in the Evolution of Maize (Poaceae). *American Journal of Botany*, **84**, 1313-1322. <https://doi.org/10.2307/2446130>
- [55] Kim, Y.H., Khan, A.L., Kim, D.H., *et al.* (2014) Silicon Mitigates Heavy Metal Stress by Regulating P-Type Heavy Metal ATPases, *Oryza Sativalow* Silicon Genes, and Endogenous Phytohormones. *BMC Plant Biology*, **14**, Article No. 13. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-13>
- [56] Khandekar, S. and Leisner, S. (2011) Soluble Silicon Modulates Expression of Arabidopsis Thaliana Genes Involved in Copper Stress. *Journal of Plant Physiology*, **168**, 699-705. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.09.009>
- [57] Ma, J.F., Yamaji, N., Mitani, N., Tamai, K., Konishi, S., Fujiwara, T., *et al.* (2007) An Efflux Transporter of Silicon in Rice. *Nature*, **448**, 209-212. <https://doi.org/10.1038/nature05964>
- [58] Ma, J.F., Tamai, K., Yamaji, N., Mitani, N., Konishi, S., Katsuhara, M., *et al.* (2006) A Silicon Transporter in Rice. *Nature*, **440**, 688-691. <https://doi.org/10.1038/nature04590>
- [59] Yamaji, N., Mitani, N. and Ma, J.F. (2008) A Transporter Regulating Silicon Distribution in Rice Shoots. *The Plant Cell*, **20**, 1381-1389. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.059311>
- [60] Li, J., Leisner, S.M. and Frantz, J. (2008) Alleviation of Copper Toxicity in Arabidopsis Thaliana by Silicon Addition to Hydroponic Solutions. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **133**, 670-677. <https://doi.org/10.21273/jashs.133.5.670>
- [61] 谭九洲, 黄迎波. 植物重金属耐受分子机理的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2014, 42(35): 12782-12785.
- [62] 袁巧玲, 陈银萍, 李倩, 等. 超累积植物富集镉的生理生化及分子机制[J]. 工程科学学报, 2025, 47(8): 1753-1762.