

水稻硒营养研究进展

孙星, 易琼, 唐拴虎, 李苹, 付弘婷, 吴永沛, 张木*

(广东省农业科学院农业资源与环境研究所/广东省养分资源循环利用与耕地保育重点实验室, 广东广州 510640)

摘要: 硒是人类和动物必需的微量营养元素。目前我国居民的膳食普遍存在硒摄入量不足的现象, 因此提高粮食作物中硒的含量, 研究水稻硒营养吸收对改善我国居民硒营养状况具有重要意义。在总结相关文献的基础上, 概要介绍了稻田土壤硒的赋存形态、有效性及其影响因素, 并从水稻体内硒的含量、吸收积累和代谢途径等方面总结水稻体内硒的吸收特性和代谢机制。施硒能促进水稻产量的增加, 提升水稻的品质, 并能够调节水稻的光合作用, 增强其抗氧化能力和抗逆性, 从而保护水稻的正常生长发育。虽然目前已有研究在水稻体内硒的吸收、转运及代谢机制等方面取得一定的进展, 但有关富硒的调控机制、遗传机制以及硒与其他植物营养元素的互作协同机制同样也值得深入研究, 为生产富硒水稻和植物硒资源的开发利用提供理论依据。

关键词: 硒; 水稻; 土壤; 吸收转运; 代谢

中图分类号: S143.7 **文献标识码:** A **文章编号:** 0564-3945(2023)01-0223-09

DOI: 10.19336/j.cnki.trtb.2021111701

孙星, 易琼, 唐拴虎, 李苹, 付弘婷, 吴永沛, 张木. 水稻硒营养研究进展 [J]. 土壤通报, 2023, 54(1): 223-231

SUN Xing, YI Qiong, TANG Shuan-hu, LI Ping, FU Hong-ting, WU Yong-pei, ZHANG Mu. Review on Selenium Nutrition Research in Rice[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2023, 54(1): 223-231

硒 (Se) 是人类必需的重要微量元素^[1]。缺硒会引起克山病、大骨节病以及各种癌症, 严重危害人体健康, 而适当补硒可以提高免疫力、延缓衰老和预防心血管疾病等^[2]。我国是一个缺硒大国, 有超过三分之二的土壤处于不同程度的缺硒状态, 土壤含硒量远低于国际公布的正常临界值 (0.1 mg kg^{-1}), 导致多数地区生产的粮食作物硒含量严重不足^[3]。研究表明, 我国居民日常饮食中平均硒摄入量为 $26 \sim 32 \mu\text{g d}^{-1}$, 距中国营养学会推荐的最低限度 $50 \mu\text{g}$ 相距甚远^[4]。因此, 如何安全有效地提高缺硒地区人们的硒摄入量是当前亟待解决的问题。

通过作物转化富集的有机硒是最易被人体吸收利用硒的形态。水稻作为我国重要的粮食作物之一, 其食用人口多, 种植面积广, 而且生产、运输、储存等环节相对方便, 是首选的富硒作物品种。因此, 通过外源施硒、人工筛选和培育富硒水稻品种提高大米中硒的含量, 是人类科学补硒的一个有效途径, 也是功能农业领域最活跃的实践之一。基于此, 本文对水稻硒营养吸收积累特性进行了综述, 在概述

硒在土壤中的形态及其有效性的基础上, 重点阐述了水稻体内硒的吸收特性和代谢途径, 并系统介绍了施硒对水稻影响的研究进展, 最后对下一步的研究和应用进行了展望。

1 稻田土壤中硒的存在形态及其有效性

1.1 土壤中硒的形态

硒在稻田土壤中主要通过“土壤—水稻”系统进入食物链, 从而对人体健康和生态环境产生影响。但水稻可直接利用的硒往往只有极少的一部分, 主要是因为硒的有效性与土壤中硒的形态直接相关, 并且取决于土壤中硒含量和土壤条件。硒在土壤中以多种形式存在, 按照原子价态将其分为元素态硒 (Se^0)、硒化物 (Se^{2-})、亚硒酸盐 (Se^{4+})、硒酸盐 (Se^{6+})、挥发态硒以及有机态硒等 6 级^[5]。

元素态硒在土壤中含量较少, 能在还原状态的土壤中稳定存在, 且一定条件下可氧化为硒酸盐或亚硒酸盐; 硒化物主要存在于半干旱地区的土壤中; 而亚硒酸盐主要存在于土壤黏重、酸性厌氧的条件

收稿日期: 2021-11-22; 修订日期: 2022-05-16

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31872176)、广东省自然科学基金项目 (2021A1515010943)、广东省农业科学院人才培养项目 (201938、R2020PY-JX013) 和广东省农业资源环境共性关键技术创新团队建设任务 (2021KJ118)

作者简介: 孙星 (1994-), 男, 安徽省铜陵市人, 硕士, 主要从事植物微量元素营养机理研究。E-mail: sunxing0115@163.com

*通讯作者: E-mail: 344387319@qq.com

下,是稻田土壤中硒的主要赋存形态,也是水稻吸收的主要无机硒形态,但这些硒易被土壤颗粒所吸附与固定,硒的有效性较低;硒酸盐普遍存在于氧化性和碱性的土壤环境中,其迁移转化能力强,硒有效性较高^[6]。挥发态硒是部分有机硒和无机态硒化合物经土壤微生物的分解作用产生可挥发的烷基硒化合物;而有机态硒是土壤有效硒的重要来源,是含硒植物体及其有机化合物在土壤中形成的有机—矿质复合体,分为富啡酸结合态硒和胡敏酸结合态硒两类,分别占有有机硒的 66% 和 34%^[7]。

1.2 土壤中硒的有效性及其影响因素

研究表明,水稻对硒的吸收与土壤全硒量和形态有着直接的关系。根据硒在土壤中的赋存形态可将硒分为有效硒与无效硒。其中能被水稻直接吸收利用的属于有效硒,有效硒的含量很低,主要取决于土壤中水溶性硒的含量,包括硒酸盐、亚硒酸盐和可溶性有机硒^[8]。硒在土壤中的有效性是水稻吸收硒的重要因素。而影响土壤有效硒的含量的因素众多,包括土壤全硒量、土壤有机质、土壤氧化还原条件、土壤 pH 和土壤质地等。

1.2.1 土壤全硒量 土壤全硒量是有效硒的基础和来源。研究表明,在一定条件下,土壤全硒量与水溶性硒含量表现出正相关的关系^[9]。这意味着土壤全硒量和有效硒表现出一致的趋势。马迅等^[10]研究表明,土壤全硒量与土壤有效硒的含量呈极显著正相关水平 ($R = 0.487, P < 0.01$),在一定的条件下,土壤中全硒量越高,硒在土壤中的有效性越高。但也有研究表明生长在全硒量差异不明显的两种土壤上的作物其体内的含硒量相差较大。总体而言,土壤全硒量反映土壤硒水平的高低,是土壤有效硒的重要来源,在某种程度上,土壤中不同形态含量的变化直接影响土壤中硒的有效性水平。

1.2.2 土壤有机质 土壤有机质对硒的生物有效性影响具有双重性。研究表明,硒元素在土壤的迁移过程中,有机质会通过降解作用将固定在其表面的硒释放出来,促进硒在土壤中的循环,从而增加了土壤有效硒的含量^[11]。另一方面,土壤有机质的增加导致土壤胶体数量的增加,致使硒元素被胶体的阴离子所吸附固定,从而影响硒在土壤中的有效性。因此会出现高有机质土壤中硒有效性小于低有机质土壤的现象。土壤有机质的主要成分包括富啡酸、敏酸和腐殖酸等。研究发现,当富啡酸比例越高,

土壤有效硒的含量越高;当胡敏酸比例提高时,有效硒的含量则降低^[12]。由此可见,土壤有机质的组成也影响着土壤硒的有效性。

1.2.3 土壤氧化还原条件 土壤的氧化还原条件能直接影响硒元素在土壤中的价态变化^[13]。而硒的价态变化直接影响水稻对硒的吸收富集。在氧化条件下,硒酸盐是土壤中主要的存在形式;在还原状态下,土壤中的厌氧微生物在氧化还原反应下,将硒酸盐还原成 Se^0 和 Se^{2-} ,其硒的有效性降低。因此土壤硒的有效性随着 pH 的升高而升高。

1.2.4 土壤 pH 土壤硒的有效性很大程度上取决于土壤 pH 值。研究表明,在碱性土壤中,硒主要以硒酸盐形态存在,硒的有效性较高。而在中性和酸性土壤中,亚硒酸盐是主要的赋存形态,由于硒与土壤中的铁形成溶解度较低的氧化物和水合氧化物,大大降低了硒的有效性。张艳玲等^[14]研究稻田土壤硒的迁移转化时发现,一定条件下土壤 pH 值越大,土壤中有效硒含量越多,且两者呈显著正相关。此外,土壤 pH 也可以通过影响土壤粘粒对土壤硒的吸附,间接影响硒在土壤中的有效性。

1.2.5 土壤质地 土壤质地对硒的有效性影响主要表现在土壤黏土矿物对硒的吸附,从而降低硒的生物有效性。研究表明,当土壤黏粒含量越高,土壤有效硒含量越低,这是由于土壤中水溶性硒被黏粒表面的离子所吸附,导致土壤硒的生物有效性降低。因此,土壤质地变黏,硒的有效性反而会降低。黄青青等^[15]研究水稻在不同类型和质地的土壤上施用不同价态的硒肥,结果发现,硒酸盐在红壤中的有效性高;而亚硒酸盐在黑土和灰钙土中的有效性较高。

2 水稻体内硒的含量、吸收转运及代谢过程

2.1 水稻体内硒的含量及分布

植物对硒的吸收不仅与土壤中硒的形态和含量有关,也取决于植物自身的种类。即使在相同的环 境背景下,也存在较大的差异^[16]。一般来说,十字花科植物对硒的富集能力最强,其次是黑麦草和豆科,谷类的硒含量最低。根据植物累积硒的能力,水稻被列为硒非累积型植物,其含硒量低于 30 mg kg^{-1} 。

研究表明,不同基因型的同种植物对硒的吸收也有着很大的差异。周鑫斌等^[17]研究发现,不同水稻品种的硒转运能力存在显著差异,富硒水稻地上

部各器官的含硒量均高于非富硒水稻, 但根部中硒的含量低于非富硒水稻, 说明富硒水稻更容易将根部的硒向地上部迁移和籽粒富集, 其根部木质部具有更高的装载硒的能力。因此, 水稻存在着硒高、低效的基因型差异, 而基因型的差异又从根本上决定了不同水稻品种硒含量和分布的差异。此外, 不同生育期的水稻累积硒的特性也明显不同^[18]。在蘖前期, 水稻根、茎、叶硒吸收速率较快, 此时硒主要分配在叶片中, 随着生育期进程, 硒在水稻体内发生转移和再分配, 逐渐由根到茎、叶鞘转移, 最后在籽粒中富集。Song 等^[19]研究表明, 水稻各器官的含硒量与发育周期呈正相关, 分蘖期各部位硒的含量为叶 > 根 > 茎, 而在 16 周至 19 周生长期, 其大小顺序为根 > 叶 > 茎 > 籽粒。但也有研究发现, 水稻拔节期至灌浆期对硒的吸收和累积占整个生育期的 65% ~ 77%^[20]。因此拔节期是水稻硒的生物富集关键时期。

2.2 水稻体内硒的赋存形态

硒在水稻体内的形态主要以无机硒和有机硒的形式存在。其中无机硒 (如 Se^{2-} 和 HSe^-) 所占比例较小, 约为全硒量的 8%, 而有机硒占总硒量的 80% 以上^[21]。有机硒的形式复杂多样, 主要是蛋氨酸代谢途径中产生的小分子硒化物, 如硒代蛋氨酸 (Selenomethionine, SeMet)、硒代半胱氨酸 (Selenocystine, SeCys) 和硒甲基硒代半胱氨酸 (Methylselenocysteine, MeSeCys), 以及硒蛋白、硒多糖、硒核酸和硒酶等大分子硒化合物^[22]。Sun 等^[23] 研究表明, SeMet 是水稻中硒的主要形态, 占总硒量的 82.9%, 其次是 MeSeCys 和 SeCys, 分别为 6.2% 和 3.9%, 还存在 4.7% 的无机硒。Dai 等^[24] 研究发现, 硒在水稻体内的主要存在形态是 SeMet 和 SeCys。其中在穗和叶片中 SeMet 的含量占 65.5% ~ 100%, 在糙米中 SeCys 的含量为 61.4% ~ 75.6%。因此, 水稻体内硒的赋存形态主要以含硒氨基酸的形式存在, 如 SeMet 和 SeCys, 通常会参与到相关蛋白的合成。

2.3 水稻对硒的吸收转运

水稻对硒的吸收累积与土壤氧化还原电位 (Eh)、pH 和土壤硒含量等有关, 其中硒的形态是影响水稻吸收硒的重要因素。土壤中的硒是水稻硒的主要来源, 通常以硒酸盐、亚硒酸盐和部分有机硒的形式被水稻根系吸收利用。

2.3.1 水稻对硒酸盐的吸收转运 研究表明, 同一主族的硒与硫具有相似的化学结构和性质, 因此硒与硫共用代谢途径^[25]。水稻对硒酸盐的吸收通过硫的代谢路径, 由高亲和力硫酸盐转运蛋白 (High-affinity sulphate transporters, HASTs) 进行介导。在硒酸盐和硫酸盐被水稻根细胞吸收后, 由木质部迅速向地上部迁移, 随后在水稻不同部位和细胞内转运、同化代谢^[26]。研究发现, 硒酸盐主要通过主动方式被水稻吸收利用, 这一过程需要能量进行驱动^[27]。据报道, 水稻体内有高亲和力和低亲和力两种硫酸盐转运子, 它们均是 H^+ /硫酸盐同向转运子。低亲和力转运子表现在硫酸盐在根部与细胞之间的运输。而高亲和力转运子 SULTR1;1 和 SULTR1;2 主要作用在根部对硒酸盐的吸收, 虽然 SULTR1;1 和 SULTR1;2 部分功能相同, 但两者之间的关系和调节机制尚不明确。由于 SULTR1;1 吸收能力相对较弱, 大部分人认为 SULTR1;2 是水稻体内主要的硫酸盐转运子^[28]。此外, 硒酸盐和硫酸盐在被水稻吸收过程中也存在激烈的竞争关系。

2.3.2 水稻对亚硒酸盐的吸收转运 目前关于水稻吸收亚硒酸盐的分子机制尚不明确。由于淹水条件下, 土壤溶液中的氧化还原电位较低, 硒酸盐易被还原为亚硒酸盐, 因此亚硒酸盐是水稻可利用的主要形式。长期以来, 人们普遍认为植物吸收亚硒酸盐是通过被动扩散方式。但有研究报道, 呼吸抑制剂能够显著抑制植物根系对亚硒酸盐的吸收, 这表明了亚硒酸盐的吸收是一种主动吸收过程^[29]。

值得注意的是, 在不同 pH 条件下, 亚硒酸盐存在着不同的形式, 包括 H_2SeO_3 、 HSeO_3^- 和 SeO_3^{2-} , 并且不同形式的亚硒酸盐具有不同吸收机制。当 pH = 5.0 时, 亚硒酸盐主要是 H_2SeO_3 的形式, 水稻根部通过水通道以主动吸收方式吸收。当 pH = 3.0 和 pH = 8.0 时, 亚硒酸盐通过扩散作用被水稻根吸收, 其中 pH = 3.0 时亚硒酸盐主要利用水通道进入根细胞; 在 pH = 8.0 时亚硒酸盐可能不会经过阴离子通道进入, 而是通过其他的被动方式^[30]。李勇辉^[31] 研究发现, 当 pH = 0.00 ~ 2.57 时, 亚硒酸盐主要以 H_2SeO_3 形式存在, pH 为 2.57 ~ 6.60 主要是 HSeO_3^- 的形式, 而 pH = 6.60 ~ 14.00 时, 主要以 SeO_3^{2-} 形式存在。可见, 不同 pH 值条件下亚硒酸盐的存在形态是不同的。

有研究报道亚硒酸盐被水稻吸收可能是借助细胞膜上的磷转运蛋白进入细胞^[32]。Zhang 等^[33] 利用遗

传和分子等技术鉴定了水稻的磷酸盐转运蛋白 OsPT2, 结果发现, 该磷转运子具有转运亚硒酸盐的特性, 并且能够参与调控水稻根系吸收亚硒酸盐的过程。通过编码该转运子的基因能够明显增加或减少水稻根系对亚硒酸盐的吸收。这表明了水稻对亚硒酸盐的吸收过程是通过磷转运子来转运。此外, 亚硒酸盐与磷酸盐共用一个相似的吸收通道, 因此, 两者之间会受到离子间竞争作用的影响。吸收动力学结果显示, 水稻根系对亚硒酸盐的吸收速率大于硒酸盐, 且吸收的亚硒酸盐多累积于根部^[34], 说明水稻根系更倾向于吸收亚硒酸盐而非硒酸盐。目前水稻对亚硒酸盐的转化途径还不清楚, 但多数学者认为其代谢转化过程与硒酸盐相同, 但不同的是亚硒酸盐是通过磷转运子进入细胞。

2.3.3 水稻对有机硒的吸收转运 与无机硒不同, 水稻吸收利用有机硒的研究相对较少。总的来说, 水稻对不同形态硒的吸收差异明显, 但土壤中的硒都是由根部转移到地上部, 其承载能力也主要取决于硒的形态。研究发现, 水稻根系不仅能吸收硒酸盐和亚硒酸盐, 也吸收低分子的有机态硒, 如 SeMet 和 SeCys 等。营养学研究表明, SeMet 是谷物籽粒中主要的存在形态, 具有较高的生物利用率, 被认为是人体硒补充剂的最佳形式^[35], SeCys 与谷胱甘肽过氧化物酶 (Glutathione peroxidase, GSH-Px) 的活跃区域相连, 作为机体自由基清除系统的一部分, 在抵抗细胞膜脂质氧化中发挥重要作用。而硒代蛋氨酸氧化物 (Selenomethionine, SeOMet) 是 SeMet 转化得到的一种衍生产物。有研究提出水稻可能是利用水通道途径被动吸收 SeMet, 其衍生物 SeOMet 是通过水通道和钾离子通道共同参与, 是主动吸收的过程^[36]。也有推测水稻利用根系的氨基酸转运蛋白或肽转运蛋白从土壤中吸收有机硒^[37]。目前有关水稻根系对有机硒的吸收机制尚无定论, 还需进一步研究。

2.4 水稻体内硒的代谢

研究表明, 硒在水稻体内的代谢过程是通过硫的同化途径, 进而转化为各种形态的硒^[38-39], 如硒代氨基酸, 见图 1。水稻根系转运四价态硒和六价态硒的效率不同: 亚硒酸盐一般被根系吸收后, 首先会在根部直接进行同化, 随后转化成有机硒形态向地上部转移。这说明根系吸收四价态硒的转运效率受到亚硒酸盐有机化程度的影响, 而根系吸收的硒酸

盐会直接通过木质部向地上部运输, 因此六价态硒的转运效率更高。与根部吸收硒不同, 叶片吸收硒不经过根到地上部的途径, 这也是叶面喷施能被水稻高效同化的原因。硒同化的第一个阶段是完成由硒酸盐向亚硒酸盐的转化。硒酸盐在进入水稻体内后, 经过限速酶 ATP 硫酸化酶的催化作用, 在叶绿体内激活形成 5'-磷酸腺苷 (APSe), 然后 APSe 在谷胱甘肽 (GSH) 和三磷酸腺苷磺酰化酶 (APS) 的联合作用下, 被还原生成亚硒酸盐。接着在亚硫酸还原酶 (SiR) 的协助下, 亚硒酸盐进一步转化为硒化物 (Se^{2-}), 随后还原态的 Se^{2-} 经过丝氨酸乙酰基转移酶 (SAT) 和 O-乙酰丝氨酸 (硫醇) 裂解酶 (OAS-TL) 的偶联作用催化形成 SeCys^[40]。此后 SeCys 的代谢途径在硒积累型植物和硒非积累型植物中有所不同。在硒积累型植物中硒代氨基酸经过甲基化过程会转变为 MeSeCys 等非蛋白氨基酸, 而在硒非积累型植物中硒代氨基酸会合成大量的蛋白质以充作酶蛋白。

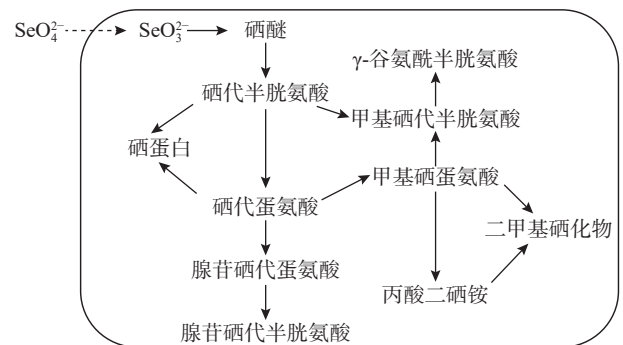


图 1 水稻硒代谢示意图(改自文献^[35])

Fig.1 Schematic overview of selenium metabolism in rice

此外, 在胱硫醚 β -裂解酶 (CBL) 和胱硫醚 γ -合成酶 (CGS) 的作用下, SeCys 还会转化形成 SeMet。最后 SeMet 和 SeCys 分别经过蛋氨酸合成酶 (MTR) 和半胱氨酸-RNA 合成酶的催化, 在细胞液和叶绿体中转化为含硒蛋白质, 这类含硒蛋白是可以被人体吸收利用的有机态硒^[41]。但目前硒蛋白的合成及其代谢功能还不清楚, 有待下一步的研究。值得注意的是, SeMet 或 SeCys 在蛋白质结构的形成中可能会被偶然掺入到其中, 某些蛋白偶然掺入到 SeMet 或 SeCys 的合成中, 导致蛋白质发生畸变。畸形蛋白会破坏植物细胞的结构和功能, 从而对植物造成毒害。另外, 硒代氨基酸经过甲基化的修饰过程会进一步形成具有挥发性的二甲基二硒化物

(DMDSe), 并通过气孔释放到水稻体外。综上所述, 硒的同化途径与硫相似, 先被还原, 再被同化为 SeCys。此外, 不同种类硒高效和硒低效型植物中硒的代谢途径和同化效率不同, 从而影响无机硒向有机硒的同化能力, 最终影响有机硒和无机硒在植物根系库中的运输比例。因此, 不同基因型的水稻品种之间也可能存在不同的硒蛋白代谢途径和同化效率。

3 施硒对水稻的影响

3.1 施硒对水稻生长发育的影响

外源硒浓度是影响水稻含硒量的重要因素。研究发现, 适量施硒对水稻的生长有促进作用。通常, 硒对水稻生长发育表现为两重性: 即低浓度促进水稻生长, 高浓度抑制水稻生长。Dos Reis 等^[42]对水稻喷施不同浓度的硒酸钠溶液, 结果发现, 高浓度硒在一定程度上抑制了水稻的生长和增重。Du 等^[43]的研究也证实了这一点, 通过不同浓度的硒酸钠处理水稻幼苗, 发现低浓度硒 ($15 \sim 75 \text{ mg kg}^{-1}$) 促进水稻幼苗的发芽和生长, 但高浓度硒 ($90 \sim 105 \text{ mg kg}^{-1}$) 抑制了水稻幼苗的生长。因此, 外源添加适量硒有利于水稻的生长发育, 这意味着适量施硒能提高水稻的新陈代谢。

3.2 施硒对水稻产量及品质的影响

硒主要富集在土壤表层, 其含量较少, 我国不少地区属于低硒或缺硒地区, 因此向土壤中施入适量的硒肥不仅可以增加作物产量, 也可以改善土壤硒资源状况。管文文等^[44]探究施用硒肥对水稻生长和重金属累积的影响, 结果发现, 施硒能增加水稻的产量, 促进稻米中有机硒的合成, 同时有效抑制大米中铬、镉等重金属的含量, 并提升大米品质。段门俊等^[45]研究发现, 施用亚硒酸钠能提高水稻产量, 对大米的整精米率和垩白率具有一定的提升和改善。其中在水稻始穗期与齐穗期叶面喷施 11.25 g hm^{-2} 亚硒酸钠, 水稻产量达到最高。然而也有研究指出, 施硒并不能提高水稻的产量。Yan 等^[46]研究表明, 施用硒肥对三种基因型水稻的产量没有显著作用。Shen 等^[47]报道了相似的结果, 他们发现叶面喷施亚硒酸钠 (0 和 15 mg L^{-1}) 几乎不会改变水稻产量。因此, 施硒对水稻增产的作用可能与水稻的品种、基因型和生育期有关。此外, 土壤中氮、磷、钾的含量、试验地的基本条件以及施肥类型和管理

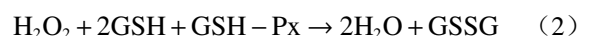
措施都会影响水稻的产量和品质。

3.3 施硒对水稻生理功能的影响

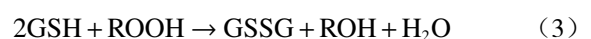
在研究施硒对水稻生长和产量影响的同时, 有学者对硒的生理生化作用进行了研究, 结果表明, 硒具有调节光合作用、参与抗氧化和增强水稻抵御逆境等能力, 从而保护水稻的正常生长发育^[48]。

3.3.1 促进光合作用 叶绿体是植物细胞中最重要能量转换器, 也是光合作用的主要场所。研究发现, 水稻的根或叶片吸收无机硒后, 会在叶绿体中转化为 SeCys 和 SeMet 等形式的有机硒, 这表明硒的代谢途径与叶绿体密切相关。研究表明, 施硒能使受损的叶绿体快速恢复正常的结构和功能, 而过量的硒会破坏叶绿体的结构, 影响植物光合色素的合成^[49]。因此, 适当浓度的硒直接影响到水稻的光合作用, 这可能与活性氧自由基 (reactive oxygen species, ROS) 的含量以及抗氧化酶等代谢物质有关。林匡飞等^[50]研究发现, 低浓度硒 ($< 8 \text{ mg kg}^{-1}$) 对水稻生物量和叶绿素含量有促进作用, 而高浓度硒 ($> 16 \text{ mg kg}^{-1}$) 造成水稻叶绿素 a 和叶绿素 a/b 含量的降低, 并进一步抑制抗氧化物质的活化。另外有研究发现, 施硒能降低水稻的气孔阻力, 增加气孔 CO_2 通量, 从而提高水稻的净光合作用^[51]。

3.3.2 增强抗氧化作用 GSH-Px 能降低细胞中的过氧化氢和有机过氧化物浓度, 硒的抗氧化性主要是利用该酶的抗氧化机制来发挥作用。在水稻受到外界环境胁迫以及代谢和次生代谢的过程中, 其体内产生大量的 ROS。为了清除这些自由基, 水稻不仅依靠低分子物质 (如 GSH、抗坏血酸和胡萝卜素) 在体内参与反应, 而且能调控各种酶的活性来控制 ROS 的含量, 例如 GSH-Px、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 等。作为 GSH-Px 的组成成分清除 ROS 的过程如下^[52]:



或者



研究表明, 硒能增加水稻抗氧化酶的活性, 并减少细胞组织中 ROS 的产生和脂质过氧化速率^[53]。此外, 适量施硒能明显抑制水稻丙二醛 (MDA) 含量的升高, 促进抗氧化作用。吴永尧等^[54]研究发现,

低浓度硒能减少水稻 MDA 和 ROS 的生成量以及降低 O_2^- 的产生速率, 而高浓度硒使水稻体内 ROS 的含量显著上升, 也加剧了膜系统的损伤程度。Luo 等^[55] 研究表明, 叶面喷施硒酸钠可以显著提高水稻 POD、SOD 和 CAT 的活性, 并显著抑制 MDA 的积累, 从而增强水稻的抗氧化酶系统。因此, 施硒能提高水稻抗氧化作用, 在自由基清除和细胞膜结构方面发挥重要作用。

3.3.3 提高抗逆性 硒不仅能促进水稻生长, 而且能协助水稻抵御逆境胁迫。研究表明, 硒在水稻抵抗生物和非生物胁迫中起着关键作用。适当施硒能增强植物根系活力, 促进根系对养分的吸收, 从而提高植物抵御逆境的胁迫能力。目前关于硒对水稻抗逆性的研究已较为深入, 如温度胁迫、干旱胁迫、盐胁迫以及重金属胁迫等。

研究表明, 硒能恢复植物在低温胁迫下的光反应和电子传递链中酶的活性, 从而提高叶片的净光合速率^[56]。Andrade 等^[57] 探究不同土壤水分条件下硒的施用量对水稻的影响, 结果发现, 缺水严重降低了水稻的质量和产量, 而施硒能明显提高水稻的光合作用和水分利用率, 且随着施硒量的增加, 其水分利用率越强, 因此硒在保护水稻免受水分胁迫方面至关重要。土壤盐分是影响水稻产量的主要非生物胁迫因素。Subramanyam 等^[58] 研究了硒酸钠对水稻盐胁迫的影响, 结果发现, 施硒能明显促进水稻产量的提高, 显著提升籽粒硒的含量, 并提高 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白 (OsNHX1) 的转录水平, 有效缓解盐胁迫造成的氧化损伤。

此外, 硒对镉、铬、汞、砷和铅等众多重金属胁迫均具有缓解作用。代邹等^[59] 通过水培试验发现, 硒能降低镉对水稻的危害, 减缓镉胁迫对水稻根系活力的抑制, 并显著提高叶片叶绿素的含量。Pokhrel 等^[60] 研究指出, 施硒能够抑制水稻根系对砷的吸收, 可能与其竞争相同的转运蛋白有关。Xu 等^[61] 的试验结果表明, 施硒能够改变汞在土壤中的形态, 有效降低土壤中甲基汞 (MeHg) 的含量。综上所述, 硒可能是通过促进各种酶促和非酶促抗氧化酶的活性, 增强根系的活力, 从而清除水稻体内因重金属胁迫产生的自由基, 以缓解重金属胁迫的毒害作用。

4 总结与展望

与硒是人体和动物健康的必需元素不同, 硒是

否为植物的必需元素目前尚无定论。但硒作为水稻有益的微量元素, 在促进水稻生长发育、新陈代谢、抗氧化作用以及环境胁迫抗性等方面发挥重要作用。近年来, 关于水稻硒营养的研究取得了一定的进展, 特别是在硒的吸收转化、代谢机制以及对水稻的生长和栽培技术等方面。但仍有不少问题需要解决和深入的研究。今后还需加强的研究方面包括:

(1) 富硒水稻大多是通过外源喷施硒肥获得的。外源喷施硒肥除了生产成本高, 也给环境带来一定的危害, 因此不仅要科学合理地施用硒肥, 加强生物强化手段, 而且更重要的是积极开展新型硒肥的研究, 可以增加土壤有效硒或者提高作物可食用部分的硒含量, 从而改善土壤环境和保障粮食安全。

(2) 食物链中硒的含量取决于土壤硒的形态而非土壤全硒量。在当前人体硒摄入普遍不足的情况下, 研究应着重于土壤硒形态及价态转化方面, 例如富硒秸秆还田能够促进土壤硒形态和价态的转化, 提高土壤硒的有效性, 从而提升水稻对硒的吸收利用效率, 以解决人体普遍缺硒的问题。

(3) 目前多数研究主要集中在硒对水稻的营养等描述性层面, 而对其遗传机制和分子生物学的研究相对较少, 尤其是水稻籽粒富集硒元素遗传方面的研究。因此, 积极开展水稻籽粒微量元素含量的遗传研究, 包括微量元素含量的基因 QTL 定位、基因克隆以及其作用机理等, 以提高籽粒微量元素的生物有效性, 将对功能性水稻新品种的遗传改良和育种具有重要的现实意义。

(4) 尽管水稻硒转运相关蛋白、硒同化关键代谢酶的生物功能得到一些解析, 但其体内硒的生理生化机制尚不明确。例如, 硒酸盐能被还原成亚硒酸盐, 但仍不清楚这种还原是如何与转化为有机硒竞争的, 在叶绿体内亚硒酸盐又是如何转化为有机硒的。此外, 硒与其他植物营养元素、微生物以及重金属之间的交互作用对水稻的影响也值得深入研究。因此, 今后对上述问题进行研究和探索, 将为富硒水稻和硒资源的开发利用奠定理论基础。

参考文献:

- [1] Ekumah J N, Ma Y, Akpali-Tsigbe N D K, et al. Global Soil distribution, dietary access routes, bioconversion mechanisms and the human health significance of selenium: A Review[J]. *Food Bioscience*, 2021, 41: 100960.
- [2] Mombo S, Schreck E, Dumat C, et al. Bioaccessibility of selenium

- after human ingestion in relation to its chemical species and compartmentalization in maize[J]. *Environmental Geochemistry and Health*, 2016, 38(3): 869 – 883.
- [3] Yang C, Yao H, Wu Y, et al. Status and risks of selenium deficiency in a traditional selenium-deficient area in Northeast China[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 762: 144103.
- [4] 郑建仙, 李 璇. 硒的天然有机化及富硒谷物食品[J]. *食品工业*, 1997, (3): 25 – 27.
- [5] 骆永明. 土壤环境与生态安全[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
- [6] 薛瑞玲, 梁东丽, 王松山, 等. 外源亚硒酸盐和硒酸盐在土壤中的价态转化及其生物有效性[J]. *环境科学*, 2011, 32(6): 1726 – 1733.
- [7] 何振立, 杨肖娥, 祝 军, 等. 中国几种土壤中的有机态硒及其分布特征[J]. *环境科学学报*, 1993, (3): 281 – 287.
- [8] Zhong X, Gan Y, Deng Y. Distribution, origin and speciation of soil selenium in the black soil region of Northeast China[J]. *Environmental Geochemistry and Health*, 2021, 43(3): 1257 – 1271.
- [9] 龚河阳, 李月芬, 汤 洁, 等. 吉林省西部土壤硒含量、形态分布及影响因素[J]. *吉林农业大学学报*, 2015, 37(2): 177 – 184, 190.
- [10] 马 迅, 宗良纲, 诸旭东, 等. 江西丰城生态硒谷土壤硒有效性及其影响因素[J]. *安全与环境学报*, 2017, 17(4): 1588 – 1593.
- [11] Gustafsson J P, Johnsson L. Selenium retention in the organic matter of Swedish forest soils[J]. *Journal of Soil Science*, 1992, 43(3): 461 – 472.
- [12] 殷金岩, 耿增超, 李致颖, 等. 硒肥对马铃薯硒素吸收、转化及产量、品质的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(3): 823 – 829.
- [13] 熊远福, 李辉勇, 刘军鸽, 等. 水稻土壤中硒的价态转化及溶解性研究[J]. *环境化学*, 1999, (04): 338 – 343.
- [14] 张艳玲, 潘根兴, 李正文, 等. 土壤-植物系统中硒的迁移转化及低硒地区食物链中硒的调节[J]. *土壤与环境*, 2002, (4): 388 – 391.
- [15] 黄青青, 杜 威, 王 琪, 等. 水稻对不同土壤中硒酸盐/亚硒酸盐的吸收和富集[J]. *环境科学学报*, 2013, 33(5): 1423 – 1429.
- [16] 彭 琴, 李 哲, 梁东丽, 等. 不同作物对外源硒动态吸收、转运的差异及其机制[J]. *环境科学*, 2017, 38(4): 1667 – 1674.
- [17] 周鑫斌, 于淑惠, 赖 凡. 水稻品种间吸收和转运硒特性差异机制研究[J]. *土壤学报*, 2014, 51(3): 594 – 599.
- [18] Zhang M, Tang S, Huang X, et al. Selenium uptake, dynamic changes in selenium content and its influence on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 107: 39 – 45.
- [19] Song T J, Su X S, He J, et al. Selenium (Se) uptake and dynamic changes of Se content in soil-plant systems[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(34): 34343 – 34350.
- [20] 周鑫斌, 施卫明, 杨林章. 富硒与非富硒水稻品种对硒的吸收分配的差异及机理[J]. *土壤*, 2007, 39(5): 731 – 736.
- [21] Marques A C, Lidon F C, Coelho A R F, et al. Quantification and tissue localization of selenium in rice (*Oryza sativa* L., poaceae) grains: a perspective of agronomic biofortification[J]. *Plants*, 2020, 9(12): 1670.
- [22] Pyrzynska K, Sentkowska A. Selenium in plant foods: speciation analysis, bioavailability, and factors affecting composition[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2020, (4): 1 – 13.
- [23] Sun G X, Liu X, Williams P N, et al. Distribution and translocation of selenium from soil to grain and its speciation in paddy rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Environmental science & technology*, 2010, 44(17): 6706 – 6711.
- [24] Dai Z, Imtiaz M, Rizwan M, et al. Dynamics of Selenium uptake, speciation, and antioxidant response in rice at different panicle initiation stages[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 691: 827 – 834.
- [25] Sun S K, Xu X, Tang Z, et al. A molecular switch in sulfur metabolism to reduce arsenic and enrich selenium in rice grain[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 1 – 14.
- [26] Wang J, Cappa J J, Harris J P, et al. Transcriptome-wide comparison of selenium hyperaccumulator and nonaccumulator *Stanleya* species provides new insight into key processes mediating the hyperaccumulation syndrome[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(9): 1582 – 1594.
- [27] Huang Q Q, Wang Q, Wan Y N, et al. Application of X-ray absorption near edge spectroscopy to the study of the effect of sulphur on selenium uptake and assimilation in wheat seedlings[J]. *Biologia plantarum*, 2017, 61(4): 726 – 732.
- [28] Wan Y, Camara A Y, Yu Y, et al. Cadmium dynamics in soil pore water and uptake by rice: Influences of soil-applied selenite with different water managements[J]. *Environmental Pollution*, 2018, 240: 523 – 533.
- [29] Li H F, Mcgrath S P, Zhao F J. Selenium uptake, translocation and speciation in wheat supplied with selenate or selenite[J]. *New Phytologist*, 2008, 178(1): 92 – 102.
- [30] 张联合, 李友军, 苗艳芳, 等. pH 对水稻离体根系吸收亚硒酸盐生理机制的影响[J]. *土壤学报*, 2010, (3): 523 – 528.
- [31] 李辉勇. 土壤溶液中硒的价态变换及其影响因素[J]. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2001, 27(2): 139 – 142.
- [32] Song Z, Shao H, Huang H, et al. Overexpression of the phosphate transporter gene *OsPT8* improves the Pi and selenium contents in *Nicotiana tabacum* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 137: 158 – 165.
- [33] Zhang L H, Hu B, Li W, et al. OsPT 2, a phosphate transporter, is involved in the active uptake of selenite in rice[J]. *New Phytologist*, 2014, 201(4): 1183 – 1191.
- [34] Zhang M, Wilson L, Xing G, et al. Optimizing root architecture and increasing transporter gene expression are strategies to promote selenium uptake by high-se accumulating rice cultivar[J]. *Plant and Soil*, 2020, 447(1): 319 – 332.
- [35] Wang M, Ali F, Wang M, et al. Understanding boosting selenium accumulation in wheat (*Triticum aestivum* L.) following foliar selenium application at different stages, forms, and doses[J].

- Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27(1): 717 – 728.
- [36] 王 琪. 水稻和小麦对有机硒的吸收、转运及形态转化机制[D]. 北京: 中国农业大学, 2017.
- [37] Kikkert J, Berkelaar E. Plant uptake and translocation of inorganic and organic forms of selenium[J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2013, 65(3): 458 – 465.
- [38] Zhang L H, Hu B, Deng K, et al. NRT1.1B improves selenium concentrations in rice grains by facilitating selenomethionine translocation[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(6): 1058 – 1068.
- [39] Xie M, Sun X, Li P, et al. Selenium in cereals: Insight into species of the element from total amount[J]. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2021, 20(3): 2914 – 2940.
- [40] White P J. Selenium metabolism in plants[J]. *Biochimica et Biophysica Acta-General Subjects*, 2018, 1862(11): 2333 – 2342.
- [41] Zhu Y G, Pilon-Smits E A H, Zhao F J, et al. Selenium in higher plants: understanding mechanisms for biofortification and phytoremediation[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(8): 436 – 442.
- [42] Dos Reis A R, Boleta E H M, Alves C Z, et al. Selenium toxicity in upland field-grown rice: Seed physiology responses and nutrient distribution using the μ -XRF technique[J]. *Ecotoxicology and environmental safety*, 2020, 190: 110147.
- [43] Du B, Luo H, He L, et al. Rice seed priming with sodium selenate: Effects on germination, seedling growth, and biochemical attributes[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 1 – 9.
- [44] 管文文, 戴其根, 张洪程, 等. 硒肥对水稻生长及其重金属累积的影响[J]. *土壤*, 2018, 50(6): 1165 – 1169.
- [45] 段门俊, 田玉聪, 吴芸紫, 等. 叶面喷施亚硒酸钠对再生稻产量及品质的影响[J]. *中国水稻科学*, 2018, 32(1): 96 – 102.
- [46] Yan J, Chen X, Zhu T, et al. Effects of selenium fertilizer application on yield and selenium accumulation characteristics of different japonica rice varieties[J]. *Sustainability*, 2021, 13(18): 10284.
- [47] Shen J, Jiang C, Yan Y, et al. Selenium distribution and translocation in rice (*Oryza sativa* L.) under different naturally seleniferous soils[J]. *Sustainability*, 2019, 11(2): 520.
- [48] Schiavon M, Pilon-Smits E A H. Selenium biofortification and phytoremediation phytotechnologies: a review[J]. *Journal of Environmental Quality*, 2017, 46(1): 10 – 19.
- [49] 金小璇, 朱 茜, 黄 进, 等. 硒对叶绿体及光合作用的影响[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(1): 288 – 294.
- [50] 林匡飞, 徐小清, 金 霞, 等. 硒对水稻的生态毒理效应及临界指标研究[J]. *应用生态学报*, 2005, (04): 678 – 682.
- [51] Ding Y, Di X, Norton G J, et al. Selenite foliar application alleviates arsenic uptake, accumulation, migration and increases photosynthesis of different upland rice varieties[J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2020, 17(10): 3621.
- [52] 陈 铭, 刘更另. 高等植物的硒营养及在食物链中的作用(二)[J]. *土壤通报*, 1996, (4): 185 – 188.
- [53] Yin H Q, Qi Z Y, Li M Q, et al. Selenium forms and methods of application differentially modulate plant growth, photosynthesis, stress tolerance, selenium content and speciation in *Oryza sativa* L[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 169: 911 – 917.
- [54] 吴永尧, 卢向阳, 彭振坤, 等. 硒在水稻中的生理生化作用探讨[J]. *中国农业科学*, 2000, (1): 100 – 103.
- [55] Luo H, Du B, He L, et al. Foliar application of sodium selenate induces regulation in yield formation, grain quality characters and 2-acetyl-1-pyrroline biosynthesis in fragrant rice[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 1 – 12.
- [56] Diao M, Ma L, Wang J, et al. Selenium promotes the growth and photosynthesis of tomato seedlings under salt stress by enhancing chloroplast antioxidant defense system[J]. *Journal of plant growth regulation*, 2014, 33(3): 671 – 682.
- [57] Andrade F R, Da Silva G N, Guimaraes K C, et al. Selenium protects rice plants from water deficit stress[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 164: 562 – 570.
- [58] Subramanyam K, Du Laing G, Van Damme E J M. Sodium selenate treatment using a combination of seed priming and foliar spray alleviates salinity stress in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 116.
- [59] 代 邹, 王春雨, 李 娜, 等. 硒对不同水稻幼苗镉胁迫的缓解作用及其对矿质营养的影响[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2016, 42(6): 720 – 730.
- [60] Pokhrel G R, Wang K T, Zhuang H M, et al. Effect of selenium in soil on the toxicity and uptake of arsenic in rice plant[J]. *Chemosphere*, 2020, 239: 124712.
- [61] Xu X, Yan M, Liang L, et al. Impacts of selenium supplementation on soil mercury speciation, and inorganic mercury and methylmercury uptake in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Environmental Pollution*, 2019, 249: 647 – 654.

Review on Selenium Nutrition Research in Rice

SUN Xing, YI Qiong, TANG Shuan-hu, LI Ping, FU Hong-ting, WU Yong-pei, ZHANG Mu*
(*Institute of Agricultural Resources and Environment, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 210044, China*)

Abstract: Selenium (Se) is an essential micronutrient for humans and animals. At present, the dietary Se intake is generally inadequate in China. Therefore, it is important to improve the Se content in food crops and to study the nutrient absorption of Se in rice to improve the nutritional status of Se in Chinese residents. Based on the summary of relevant literature, the Se fugacity and effectiveness of soil Se in rice fields and its influencing factors were outlined, and the Se uptake characteristics, and metabolic mechanisms in rice were summarized in terms of Se content, uptake and accumulation and metabolic pathways in rice. The application of Se can promote the increase of rice yield, improve the quality of rice, and regulate photosynthesis, enhance its antioxidant capacity and resistance to stress, thus protecting the normal growth and development of rice. Although some progress has been made in the uptake, transport and metabolic mechanisms of Se in rice, the regulatory mechanisms, genetic mechanisms and synergistic mechanisms between Se and other plant nutrients are also worthy of further study to provide a theoretical basis for the production of Se-rich rice and the exploitation of plant Se resources.

Key words: Selenium; Rice; Soil; Uptake and transportation; Metabolism

[责任编辑: 刘轶飞]