

DOI: 10.11766/trxb201701190463

不同形态硒向水稻籽粒转运途径及品种差异*

周鑫斌¹ 赖凡² 张城铭¹ 高阿祥¹ 徐卫红^{1†}

(1 西南大学资源环境学院, 重庆 400716)

(2 西南大学计算机与信息科学学院, 重庆 400716)

摘要 硒是人体必需微量元素, 提高水稻籽粒硒含量对改善人体膳食硒营养有重要意义。以富硒水稻品种 (*Oryza sativa* L.) 秀水48和非富硒品种S. Andrea为材料, 在灌浆期分别供应离体穗亚硒酸盐、硒酸盐、硒代蛋氨酸 (SeMet) 和硒甲基硒代半胱氨酸 (SeMeSeCys), 探讨两品种水稻在灌浆期向籽粒转运不同形态硒的品种差异及转运途径。结果表明: 水稻体内有机硒主要通过韧皮部转运至籽粒, 硒酸钠可能通过木质部和韧皮部共同转运至剑叶, 而亚硒酸钠主要通过木质部转运至剑叶。秀水48从茎至籽粒转运硒酸盐和硒代蛋氨酸能力显著强于S. Andrea, 并且富硒水稻秀水48从剑叶至籽粒转运有机硒 (硒代蛋氨酸) 能力显著高于S. Andrea。与非富硒水稻相比较, 富硒水稻能通过茎和剑叶向籽粒转运较多的硒, 这可能是引起水稻籽粒硒含量差异的直接原因。

关键词 水稻品种; 硒种类; 籽粒; 硒累积

中图分类号 S151.9+3 **文献标识码** A

硒 (Se) 是人体必需的微量营养元素, 对人类健康有非常重要的作用^[1], 比如, 减少人体内过多氧自由基, 保护有机体免受氧化性损伤, 提高机体的免疫力等^[2]。我国土壤缺硒面积较大, 约有72%的地区土壤处于缺硒和低硒状态, 地方流行性病如克山病 (KSD)、大骨节病 (KBD) 和地方性肝癌与硒缺乏密切相关^[3]。水稻是我国主要粮食作物, 提高水稻籽粒硒含量被认为是改善我国人体膳食硒营养的主要途径。最理想的策略是筛选和培育籽粒富硒水稻品种, 增加水稻可食部分硒含量。研究表明, 种植在相同环境的不同水稻品种, 稻米硒含量差异很大, 其变幅为29~103 $\mu\text{g kg}^{-1}$, 富硒水稻品种秀水48籽粒硒含量是非富硒水稻品种S. Andrea的3倍^[4]。在稻田淹水条件下, 水稻主要吸收亚硒酸盐^[5], 由于根系的氧化作用, 亚硒酸盐进入根系前也有可能被植物同化成硒酸

盐, 很快代谢成含硒氨基酸, 如硒代蛋氨酸、硒甲基硒代半胱氨酸和极少量的硒代蛋氨酸氧化物 (SeOMet)^[6]。有机硒是人体较易吸收的硒形态, 硒代蛋氨酸和硒甲基硒代半胱氨酸是最有效的抗癌成分^[7]。因此, 研究水稻硒累积机制时, 必须考虑硒种类。Sun等^[8]收集中国不同地区水稻, 测得水稻籽粒中硒代蛋氨酸是主要的硒种类, 占总硒的82.9%, 其次为硒甲基硒代半胱氨酸, 占总硒的6.2%, 再次为硒代半胱氨酸 (SeCys) 占总硒的2.8%~6.3%。这些信息对于理解硒在植物体内的转移和累积有非常重要的作用。Beilstein等^[9]也得出, 水稻籽粒中主要的硒种类为硒代蛋氨酸。

Bourgis等^[10]在灌浆期, 用³⁵S-Met作为示踪物质供应叶片, 得出植物体内硫最后以S-methyl-Met (SMM) 形式存在, 主要通过韧皮部转运至麦穗。有研究表明, 如果微量元素在颖壳中累积, 可

* 国家自然科学基金项目 (31372141, 31672238), 重庆基础科学与前沿技术研究项目 (CSTC2017jcyjAX0425) 和现代农业产业技术体系建设专项 (Nycytx-25) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 31372141 and 31672238), Chongqing Research Program of Basic Research and Frontier Technology (No.CSTC2017jcyjAX0425) and Construction of Modern Agricultural Industry Technology System of China (No. Nycytx-25)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: 155149536@qq.com

作者简介: 周鑫斌 (1978—), 男, 山西省河曲县人, 博士, 副教授, 主要从事植物硒营养生理研究。E-mail: zxbissas@163.com

收稿日期: 2017-01-19; 收到修改稿日期: 2017-02-18; 优先数字出版日期 (www.cnki.net): 2017-03-24

能是借助于木质部进行转运,如Mn^[11]。但是水稻颖壳中硒含量极少,研究表明,硒代蛋氨酸和硒甲基硒代半胱氨酸通过单一韧皮部向水稻籽粒转运,而无机硒转运至籽粒借助于韧皮部和木质部共同转运^[12]。籽粒富硒的水稻品种秀水48剑叶硒似乎更易再转运至其他部位^[13]。一般来说,硒从茎转运至籽粒可能经过两种途径:硒直接从茎向籽粒的转运过程和从剑叶至籽粒的转运过程^[12]。目前为止,尚无直接的证据证明富硒水稻品种籽粒硒含量较高与其转运能力较强有直接的关系。本研究采用离体穗培养方法,研究两水稻品种成熟期籽粒硒积累差异,以水稻籽粒内硒的代谢产物为研究对象,分别研究硒从茎向籽粒的转运和从剑叶至籽粒的转运过程,目的是探寻籽粒硒含量与硒转运能力之间的直接联系。

1 材料与方法

1.1 水稻离体穗吸收硒试验——茎环割方法

两品种水稻秀水48和S. Andrea种子经10%双氧水消毒10 min后,浸种催芽播种于木村B营养液中。在水稻的整个生育期,pH控制在5.5,所用试剂均为分析纯。试验过程中所用水为去离子水,未检测出硒。水稻开花后10 d,用彩色线标记相同大小、长相健康的稻穗,按照Chen等^[14]的方法在剑叶节以下15 cm处剪取离体穗。离体的稻穗在低红光条件下进行操作,以减少蒸发并限制潜在的切割茎基部导致的木质部空气泡。离体穗立即放入高压灭菌的营养液中,在营养液用刀片在剑叶节下10 cm处再次剪取离体穗,为防止细菌感染,注意所有操作方法均在无菌条件下进行。离体穗固定在50 ml高硅玻璃管中,内含高热压处理过的营养液,营养液组成和pH(6.4±0.05)如Chen等^[14]所述。离体穗转移至生长室(白天光照时间14 h,光强度400 μmol m⁻² s⁻¹,白天/夜晚温度25℃/20℃),24 h后稻穗转移至灭菌的、无磷含硒的营养液中,硒处理为含硒120 μmol L⁻¹的亚硒酸钠、硒酸钠、硒代蛋氨酸或硒甲基硒代半胱氨酸,分别供应1、2、3和4 d,同时,为了评估韧皮部和木质部转运硒的相对贡献,稻穗分为茎环割(阻止了韧皮部的转运)和茎未环割2个处理,茎环割处理是在稻穗头下方1~2 cm用蒸汽喷射该区域,破坏了韧皮部活细胞,进而阻止了韧皮部的转运,木质部转运不

受影响,这样进入籽粒的硒只有通过木质部导管进入^[15],通过茎环割(阻断韧皮部,转运仅有木质部)和对照(韧皮部和木质部均转运)处理达到区分韧皮部和木质部的相对贡献,分析籽粒的硒含量^[4]和硒形态^[8]。试验后分别测定剑叶和籽粒硒含量。

1.2 水稻离体穗吸收硒试验——剑叶供硒方法

在水稻灌浆期,剪取离体穗。选取剑叶,剪去离体穗剑叶叶尖(约2 cm),分别插入装有120 μmol L⁻¹的亚硒酸钠、硒酸钠、硒代蛋氨酸或硒甲基硒代半胱氨酸溶液小瓶,每瓶装入一定量的2-吗啉乙磺酸生物缓冲液(MES),用NaOH调节pH至6.4,用棉花和锡箔纸封口避免蒸发,每天更换硒溶液,测定当天硒残留量和形态,分别处理1、2、3、4 d,4 d后收获,测定籽粒硒含量^[12],每个处理4次重复。

1.3 硒形态及剑叶和籽粒硒含量测定

水稻体内硒形态的测定采用高效液相色谱-电感耦合等离子体质谱仪(HPLC-ICP-MS, NexION300X,美国)联合测定方法^[8]。

处理后的剑叶和籽粒样品,在70℃烘箱中烘干,水稻样品消化和测定采用Zhang等^[4]的方法,消化后样品用原子荧光光谱仪(AF-610A,中国)测定,以国家标准物质茶叶(GWB07605)作为内标,测定回收率为(98.6±5)%。

1.4 数据处理

剑叶至籽粒硒转运系数=籽粒硒含量/剑叶硒含量

用Excel 2003和SPSS 18.0软件进行统计分析及绘图,采用邓肯(Duncan)统计方法进行显著性分析。

2 结果

2.1 茎环割对水稻离体穗籽粒硒累积的影响

分别向水稻离体穗供应四种不同形态的硒,结果显示(图1),供应离体穗硒酸钠时,与未环割相比,茎环割处理降低籽粒硒含量达20.5%~47.4%;供应亚硒酸钠时,茎环割处理降低籽粒硒含量27.7%~50.0%;供应离体穗硒甲基硒代半胱氨酸,茎环割处理降低籽粒硒含量为99.5%~100.0%;供应离体穗硒代蛋氨酸时,茎环割处理降低籽粒硒含量84.6%~93.5%。茎环割显

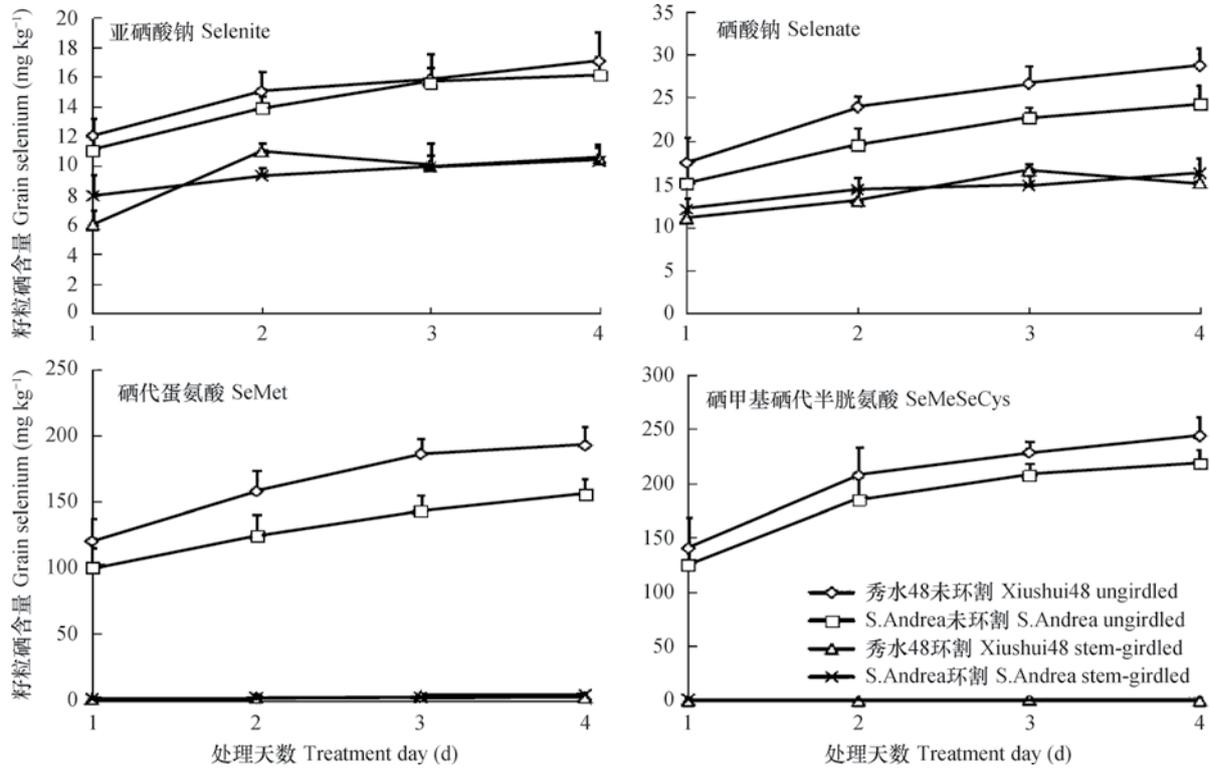


图1 两品种水稻离体穗供应四种形态硒茎环割和未环割处理对籽粒硒含量的影响

Fig 1 Effect of stem-girdling on Se content in grains of excised panicles of two cultivars of rice fed with four forms of Se

著降低了水稻籽粒对四种硒的吸收，有机硒降低幅度远大于无机硒。茎环割阻断了韧皮部转运硒至籽粒，有机硒转运基本被阻断。以上结果说明，有机硒到达籽粒主要通过韧皮部，而一部分无机硒通过木质部向籽粒转移，另一部分无机硒也通过韧皮部向籽粒转移。

对于亚硒酸钠和硒甲基硒代半胱氨酸而言，无论是茎环割还是非环割处理，富硒和非富硒品种水稻籽粒硒差异不显著，说明两品种水稻转运亚硒酸钠和硒甲基硒代半胱氨酸的能力无差异。对于硒酸钠和硒代蛋氨酸而言，在茎未环割条件下，秀水48籽粒累积硒的能力显著强于S. Andrea，而在茎环割条件下，两品种水稻籽粒对硒的累积能力则无差异。这也说明，水稻秀水48通过韧皮部运转硒酸盐和硒代蛋氨酸的能力显著强于S. Andrea。

2.2 茎环割对水稻离体穗剑叶硒含量的影响

如图2所示，无机硒从茎转运至剑叶的量显著大于有机硒，剑叶无机硒含量是有机硒的197倍~773倍，供应有机硒处理剑叶硒浓度显著低于供应无机硒，有机硒单位时间转运至剑叶的量较少。对于非茎环割处理，硒酸钠转运至剑叶的硒远

大于亚硒酸钠处理，茎环割导致硒酸钠转运硒降低了50%左右，对于亚硒酸钠，茎环割对转运硒至剑叶未造成明显影响。说明离体穗从茎转运硒酸钠至剑叶可能通过木质部和韧皮部共同运输，而亚硒酸钠主要通过木质部运输至剑叶，离体穗从茎转运有机硒至剑叶主要通过木质部。

对于亚硒酸盐而言，无论是茎环割还是非环割，秀水48向剑叶转运亚硒酸盐的能力均显著大于S. Andrea ($p < 0.05$)。对于硒酸盐，非茎环割处理，秀水48向剑叶转运硒酸盐能力显著大于S. Andrea ($p < 0.05$)，茎环割后，秀水48向剑叶转运硒能力与S. Andrea则无显著差异。水稻离体穗茎向剑叶转运有机硒的能力较弱，茎环割与非茎环割对水稻转运有机硒的影响不显著。两品种水稻向剑叶转运有机硒能力无显著差异。以上说明，富硒水稻秀水48从茎向剑叶转运亚硒酸盐和硒酸盐能力显著高于S. Andrea，两品种从茎向剑叶转运有机硒的能力差异不显著。

2.3 剑叶供硒对水稻离体穗籽粒硒含量的影响

如图3所示，供应亚硒酸钠、硒酸钠和甲基硒代半胱氨酸处理，两品种水稻籽粒硒含量无显著差

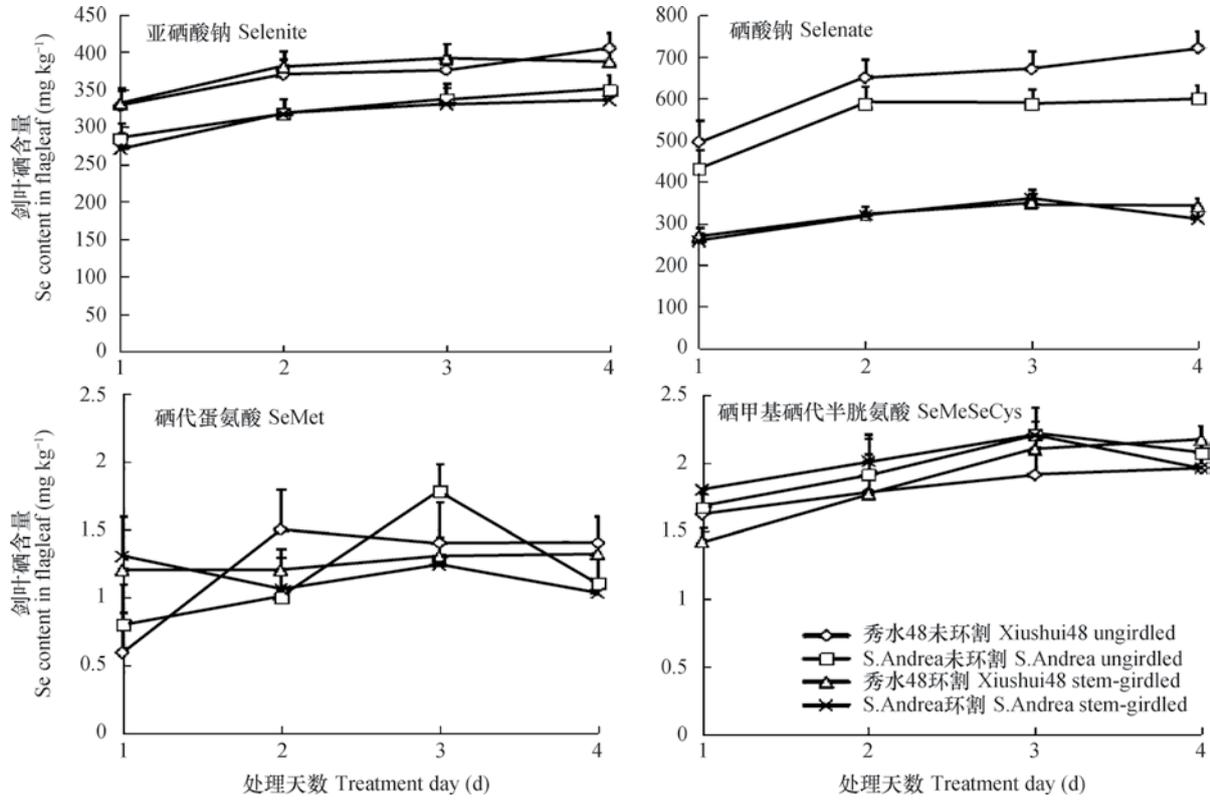


图2 两品种水稻离体穗供应四种形态硒茎环割和未环割处理对剑叶硒含量的影响

Fig. 2 Effect of stem-girdling on Se content in flag leaf of excised panicles of two cultivars of rice fed with four forms of Se

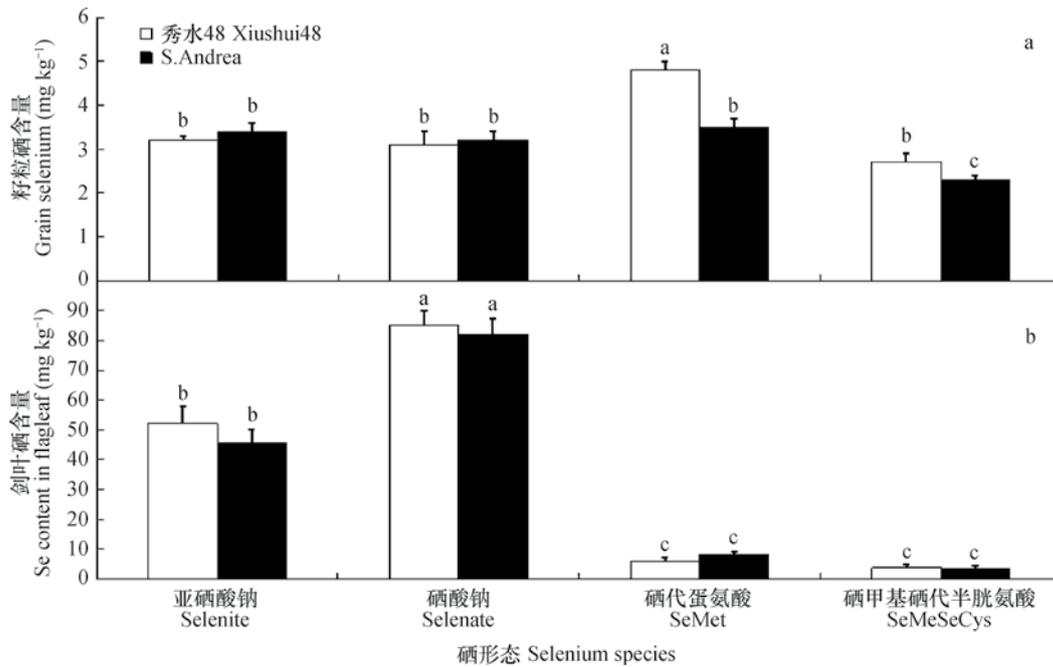


图3 离体穗剑叶吸收四种形态硒对水稻籽粒 (a) 和剑叶硒 (b) 含量的影响

Fig. 3 Effects of excised panicles and flag leaves absorbing four forms of Se on Se concentrations in grains (a) and flag leaves (b) of the two cultivars of rice

异；供应硒代蛋氨酸处理时，籽粒硒含量显著高于其他处理。供应硒代蛋氨酸时，秀水48籽粒硒含量显著高于S. Andrea，说明秀水48能将剑叶硒代蛋氨酸更多地转移至籽粒中，这可能是造成两品种籽粒硒含量差异的直接原因。

供应离体穗剑叶无机硒时，剑叶硒含量显著高于有机硒处理；用有机硒处理时，剑叶向籽粒转运硒是无机硒的10~20倍，说明水稻从剑叶向籽粒转

移的有机硒数量显著高于无机硒，无机硒更多地滞留在剑叶中。

从剑叶吸收的硒主要通过韧皮部转运至籽粒。供应亚硒酸钠和硒酸钠的秀水48剑叶硒浓度显著高于S. Andrea（图3b）。从图4可以看出，两品种水稻从剑叶向籽粒转运有机硒能力显著高于无机硒，并且秀水48转运硒代蛋氨酸的能力显著高于S. Andrea。

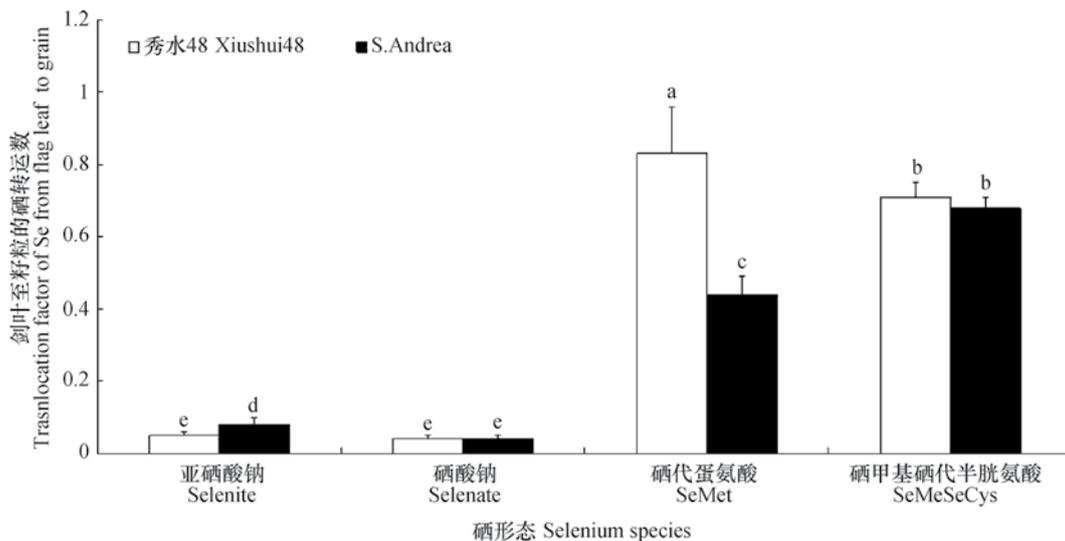


图4 四种形态硒对两品种水稻剑叶至籽粒硒转运系数影响

Fig. 4 Effect of form of Se on translocation factor of Se from flag leaf to grain in the two cultivars of rice

3 讨论

3.1 两品种水稻对不同形态硒从茎向籽粒转运途径差异

阐明水稻籽粒硒积累机制，找到制约稻米硒含量的关键因素，对提高水稻籽粒硒含量具有重要意义。最近研究表明，水稻籽粒胚乳中主要是有机硒形态，而麸皮层则包含无机硒和有机硒^[16]；很多研究已证实，水稻籽粒硒形态主要是有机态^[8]，硒代蛋氨酸是主要的形态，其次是硒甲基硒代半胱氨酸，还有小部分的硒代半胱氨酸。目前为止，关于不同形态硒转运至水稻籽粒的途径尚不清楚。本研究采用离体穗试验研究了四种形态硒从水稻茎向籽粒转运能力及四种不同形态硒进入籽粒的途径。离体穗供应有机硒（硒代蛋氨酸和硒甲基硒代半胱氨酸）处理籽粒硒含量显著高于无机硒处理（图1），表明有机硒从茎至水稻籽粒的转运效率高

于无机硒。并且，茎环割试验证实，有机硒（硒代蛋氨酸和硒甲基硒代半胱氨酸）主要通过韧皮部转运至籽粒，而无机硒从茎转运至籽粒木质部发挥了重要作用，但是，一部分无机硒也通过韧皮部运输。木质部和韧皮部的相对贡献对无机硒向籽粒转运的贡献程度还有待于进一步研究。

在稻田淹水条件下，水稻主要吸收亚硒酸盐，由于根系的氧化作用，也可能吸收部分的硒酸盐。在水稻根内，亚硒酸盐会通过硫代谢途径合成硒代半胱氨酸和硒代蛋氨酸等有机硒^[17]。本试验证实，富硒水稻秀水48通过韧皮部转运硒代蛋氨酸和硒酸盐的能力显著强于S. Andrea，而转运硒甲基硒代半胱氨酸则无显著差异，而两品种水稻通过木质部转运无机硒对籽粒硒含量的影响不显著（图1）。结合籽粒有机硒所占份额较大的情况，稻米中硒代蛋氨酸是主要的硒种类，占总硒的82.9%，其次为硒甲基硒代半胱氨酸，占总硒的6.2%，再

次为硒代半胱氨酸, 占总硒的2.8%~6.3%^[8], 说明, 两品种水稻在籽粒成熟期通过韧皮部转运硒代蛋氨酸能力的差异是引起籽粒硒含量差异的一个重要原因。

3.2 两品种水稻对不同形态硒从剑叶至籽粒的再转运途径差异

从图2也可以得出, 茎环割显著减少了部分硒酸钠进入剑叶, 说明硒酸钠进入剑叶是通过木质部和韧皮部共同运输, 而茎环割对亚硒酸钠进入剑叶的量无显著影响, 说明亚硒酸钠进入剑叶主要通过木质部运输。无机硒从茎至剑叶的转运效率远大于有机硒, 可能与无机硒主要通过木质部向上转运, 而有机硒主要通过韧皮部转运有关, 其具体原因尚有待进一步研究。剑叶供硒试验与茎环割试验的结果相似, 有机硒主要通过韧皮部向籽粒转运, 其效率大于无机硒(图3)。White等^[18]报道, 植物体内硒的再分布, 主要通过韧皮部。本研究证实, 有机硒和部分硒酸盐是通过韧皮部转运至籽粒。当供应离体穗剑叶无机硒, 剑叶硒浓度是供应有机硒时的197倍~773倍(图2), 进入剑叶的有机硒更加容易转运至籽粒或挥发损失(图3)。剑叶是水稻籽粒灌浆充实、成熟期的功能叶, 剑叶与水稻籽粒灌浆充实关系密切。在水稻籽粒充实期, 剑叶是同化作用最活跃的器官, 是籽粒充实的重要“物源”^[19]。剑叶硒可能是籽粒硒的重要“贮藏库”和“给源”, 研究表明, 秀水48剑叶硒大幅转移有助于硒在籽粒中的积累^[20]。本研究证实, 水稻对有机硒(硒甲基硒代半胱氨酸和硒代蛋氨酸)从剑叶至籽粒的转运能力, 显著高于无机硒(图3)。采用剑叶向籽粒硒转移系数来描述水稻剑叶向籽粒转移硒的能力, 可以得出, 有机硒的转移系数是无机硒的10倍~20倍, 特别是秀水48向籽粒转移硒代蛋氨酸的能力显著高于S. Andrea, 这从另一方面佐证了以前的实验结果, 在成熟期, 籽粒富硒水稻秀水48剑叶硒含量下降幅度大于非富硒品种, 剑叶硒特别是有机硒的再转移能力有助于硒在水稻籽粒中的积累^[20]。秀水48转移剑叶硒, 特别是硒代蛋氨酸的能力显著高于S. Andrea, 从剑叶向籽粒的转运差异也是引起籽粒硒含量差异的原因之一。通过叶片供硒可以显著增加籽粒硒含量, Hu等^[21]报道了在水稻孕穗期喷施Se 14~18 g hm⁻²可以达到将水稻籽粒硒含量提高10倍之多。

水稻对硒酸盐和亚硒酸盐的吸收和转运机制

不同。已有的试验结果均是通过整株水稻进行试验的, 比如水稻根系吸收亚硒酸盐已被证实是通过磷转运蛋白完成的, 将编码转运亚硒酸盐特性的磷转运子基因在水稻中过量表达可显著提高大米硒含量^[26]; Zhao等^[27]研究表明, 硅转运蛋白也同样调节着水稻硒吸收和向地上部转运, 这表明, 该磷转运蛋白和硅转运蛋白对水稻积累硒均有非常重要的作用。硒酸盐是通过硫转运蛋白被吸收^[23], 高亲和硫转运蛋白主要负责植物体内硫的转运, Terry等^[24]报道, 过量表达编码高亲和硫转运子增加了印度芥菜2倍的硒酸盐积累, 这暗示着高亲和硫转运蛋白调节着硒酸盐在植物体内的累积。在籽粒成熟过程中, 可能富硒水稻秀水48的茎部和剑叶部位的磷转运蛋白、硅转运蛋白和高亲和硫转运蛋白活性和表达量较非富硒水稻S. Andrea的高, 但该科学假设尚需通过试验进一步验证。无机硒进入植物体内, 在根部大部分无机硒被同化为有机硒, 是否富硒品种体内转运有机硒的蛋白活性和表达量显著高于非富硒品种仍然未知。LeDuc等^[25]证实双转基因植物(转ATP硫脂酶基因和硒半胱氨酸甲基转移酶基因)吸收的硒是野生型吸收硒的9倍。两品种水稻硒累积差异是否与体内的ATP硫脂酶和硒半胱氨酸甲基转移酶的活性存在差异有关, 有待深入研究。总之, 两品种水稻籽粒硒累积差异分子机制是下一步研究重点。

4 结论

有机硒到达籽粒主要通过韧皮部, 与有机硒相比, 大部分无机硒通过木质部向籽粒转移。富硒品种秀水48稻米硒含量高, 一方面在于通过韧皮部转运硒酸盐和硒代蛋氨酸的能力显著高于S. Andrea。此外, 两品种水稻从剑叶向籽粒转移有机硒的能力显著高于无机硒, 且两品种水稻从剑叶向籽粒转移有机硒的能力存在显著差异, 秀水48转运硒代蛋氨酸的能力显著高于S. Andrea。剑叶中的有机硒易于向籽粒中转运, 从而引起两品种稻米硒含量出现显著差异。

参考文献

- [1] Cai X L, Wang C, Yu W Q, et al. Selenium exposure and cancer risk: An updated meta-analysis and meta-regression. *Scientific Reports*, 2016, 6: Article

- number: 19213
- [2] Navarro-Alarcon M, Cabrera-Vique C. Selenium in food and the human body: A review. *Science of Total Environment*, 2008, 400 (1/3): 115—141
- [3] Cao Z H, Wang X C, Yao D H, et al. Selenium geochemistry of paddy soils in Yangtze River Delta. *Environment International*, 2001, 26 (5/6): 335—339
- [4] Zhang L H, Shi W M, Wang X C, et al. Genotypic difference in selenium accumulation in rice seedlings and correlation with selenium content in brown rice. *Journal of Plant Nutrition*, 2006, 29 (9): 1601—1618
- [5] Masschelyen P H, Delaune R D, Patrick Jr W H. Biogeochemical behavior of selenium in anoxic soils and sediments: An equilibrium thermodynamics approach. *Journal of Environment Science and Health*, 1991, 26 (4): 555—573
- [6] Li H F, Mcgrath S P, Zhao F J. Selenium uptake, translocation and speciation in wheat supplied with selenate or selenite. *New Phytologist*, 2008, 178 (1): 92—102
- [7] Combs G F Jr. Selenium in global food systems. *British Journal of Nutrition*, 2001, 85 (5): 517—547
- [8] 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.). *Environmental Science and Technology*, 2010, 44 (17): 6706—6711
- [9] Beilstein M A, Whanger P D, Yang G Q. Chemical forms of selenium in corn and rice grown in a high selenium area of China. *Biomedical and Environmental Science*, 1991, 4 (4): 392—398
- [10] Bourgis F, Roje S, Nuccio M L, et al. S-methylmethionine plays a role in phloem sulfur transport and is synthesized by a novel type of methyltransferase. *Plant Cell*, 1999, 11 (8): 1485—1498
- [11] Pearson J N, Rengel Z. Distribution and remobilization of Zn and Mn during grain development in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 1994, 45 (12): 1829—1835
- [12] Carey A M, Scheckel K G, Lombi E, et al. Grain accumulation of selenium species in rice (*Oryza sativa* L.). *Environmental Science and Technology*, 2012, 46 (10): 5557—5564
- [13] 周鑫斌, 施卫明, 杨林章. 水稻籽粒硒累积机制研究. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14 (3): 503—507
Zhou X B, Shi W M, Yang L Z. Study on mechanisms of selenium accumulation in rice grains (In Chinese). *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2008, 14 (3): 503—507
- [14] Chen F, Wu F, Dong J, et al. Cadmium translocation and accumulation in developing barley grains. *Planta*, 2007, 227 (1): 223—232
- [15] Kuppelwieser H, Feller U. Transport of Rb and Sr to the ear in mature, excised shoots of wheat: Effects of temperature and stem length on Rb removal from the xylem. *Plant and Soil*, 1991, 132 (2): 281—288
- [16] Williams P N, Lombi E, Sun G X, et al. Selenium characterization in the global rice supply chain. *Environmental Science and Technology*, 2009, 43 (15): 6024—6030
- [17] Stadtman T C. Selenium biochemistry. *Annual Review of Biochemistry*, 1990, 59: 111—127
- [18] White P J, Bowen H C, Parmaguru P, et al. Interactions between selenium and sulphur nutrition in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55 (404): 1927—1937
- [19] 王其兵, 吴金绥, 赵义芳, 等. 落花生不同器官对硒元素吸收和累积动态研究. *植物学报*, 1997, 39 (2): 164—168
Wang Q B, Wu J S, Zhao Y F, et al. Research on the dynamics of Se uptake and accumulation in different peanut organs (In Chinese). *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39 (2): 164—168
- [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. *土壤*, 2007, 39 (5): 731—736
Zhou X B, Shi W M, Yang L Z. Genotypical differences and characteristics of Se uptake and accumulation in rice (In Chinese). *Soils*, 2007, 39 (5): 731—736
- [21] Hu Q, Xu J, Chen L. Antimutagenicity of selenium-enriched rice on mice exposure to cyclophosphamide and mitomycin C. *Cancer Letters*, 2005, 220 (1): 29—35
- [22] Li H F, Lombi E, Stroud J L, et al. Selenium speciation in soil and rice: Influence of water management and Se fertilization. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58 (22): 11837—11843
- [23] Schenk D, Feller U. Rubidium export from individual leaves of maturing wheat. *Journal of Plant Physiology*, 1990, 137 (2): 175—179
- [24] Terry N, Zayed A M, de Souza M P, et al. Selenium in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2000, 51: 401—432
- [25] LeDuc D L, Abdelsamie M, Montes-Bayón M, et al. Overexpressing both ATP sulfurylase and selenocysteine

- methyltransferase enhances selenium phyto remediation traits in Indian mustard. *Environmental Pollution*, 2006, 144 (1) : 70—76
- [26] Zhang L H, Hu B, Li W, et al. OsPT2, a phosphate transporter, is involved in the active uptake of selenite in rice. *New Phytologist*, 2014, 201 (4) : 1183—1191
- [27] Zhao X Q, Mitani N, Yamaji N, et al. Involvement of silicon influx transporter OsNIP2; 1 in selenite uptake in rice. *Plant Physiology*, 2010, 153 (4) : 1871—1877

Pathways of Selenium to Grain Relative to Form of Selenium and Variety of Rice (*Oryza sativa* L.)

ZHOU Xinbin¹ LAI Fan² ZHANG Chengming¹ GAO Axiang¹ XU Weihong^{1†}

(1 College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400716, China)

(2 College of Computer and Information Science, Southwest University, Chongqing 400716, China)

Abstract 【Objective】Selenium (Se) is an essential element. About 1 billion people the world over suffer Se deficiency, which may lead to a series of human health disorders. The purpose of this study was to explore pathways of Se transporting to grains at the milking stage of two varieties of rice, Xiushui 48 and S. Andrea, relative to form of Se fed to the crop and to better understand mechanism of the translocation of Se to grains of the plant, so as to improve Se content in rice and breed Se-enriched rice cultivars. 【Method】Two cultivars of rice (*Oryza sativa* L.), Xiushui 48, an Se-enriched cultivar, and S. Andrea, a general one, turn out grains differing sharply or by 3 times in Se content. They were selected for comparison in Se accumulation in grains at the milking stage. Four different species of Se [Selenite, Selenate, Selenomethionine (SeMet) and Se-methyl-selenocysteine (SeMeSeCys)] were supplied, separately, to excised panicles via stems subjected to girdling or none and flag leaves of intact rice plants of the two cultivars during the milking stage. 【Result】Results show that organic selenium could enter into phloem and then be translocated to grains via stem, while only 30% ~ 50% of the inorganic selenium in the phloem was remobilized and transferred into grains via stem, and the remaining transported through xylem. Sodium selenate could be transported to flag leaves via both phloem and xylem, while sodium selenite went mainly through xylem. When fed with sodium selenite or Se-methyl-selenocysteine, excised panicles with or without the stems girdled did not show much difference in Se concentration in grains between the two varieties. But when fed with sodium selenate and selenomethionine, excised panicles of Xiushui 48 with no stem girdled were much higher in grain Se accumulation capacity than those of S. Andrea, and not much difference was found between the excised panicles of the two varieties with stem girdled. It was also found that Xiushui 48 was more capable than S. Andrea of transporting selenate and selenomethionine from stem to grain. Obviously the former is capable of moving more Se from stem and flag leaf to grain than the latter is, which is probably the direct cause of higher Se concentration in grains of Xiushui 48. The finding also indicates that Xiushui 48 is much more capable ($p = 0.05$) than S. Andrea of transporting Se-Met and selenate through phloem from stems to grains, and from flag leaves to grains, too. 【Conclusion】Selenium-enriched Xiushui 48 can transport more Se from stems and flag leaves to grains than Non-Se-enriched variety, S. Andrea, which is probably the direct cause of the difference between the varieties of rice in grain selenium content.

Key words Rice variety; Selenium species; Grains; Se accumulation

(责任编辑: 陈荣府)