

硒对水稻碳氮代谢及产量的影响

张 木, 唐拴虎*, 张发宝, 黄 旭, 黄巧义, 逢玉万, 易 琼

(广东省农业科学院农业资源与环境研究所, 广东 广州 510640)

摘 要: 通过盆栽模拟试验研究了硒对水稻生长、碳氮代谢以及产量的影响。结果表明, 施硒显著提高了水稻叶片、根及大米中硒的含量, 硒对水稻株高影响不大, 但显著提高了水稻的秸秆鲜重以及籽粒产量; 施硒能提高水稻叶片的叶绿素含量, 对光合速率具有提升作用, 增强了水稻对光合碳的同化能力, 从而提升了植株根及叶片的可溶性糖含量; 施硒显著提高了水稻叶片及根中谷氨酸脱氢酶、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶以及硝酸还原酶的活性, 增强了水稻对氮素的同化代谢能力; 硒对碳氮代谢产物可溶性蛋白影响不大, 但是在显著提高水稻叶片氮含量的基础上降低了中间代谢产物游离氨基酸的含量, 说明硒促进了碳氮代谢中间产物游离氨基酸向大分子有机含氮化合物的转化。试验结果说明, 硒对产量的提升作用可能是通过影响碳氮代谢过程来实现的。

关键词: 硒; 光合速率; 碳氮代谢; 水稻

中图分类号: Q945.1

文献标识码: A

文章编号: 1673-6257 (2016) 05-0079-06

硒是人体所必需的营养元素, 人体缺硒会导致多种疾病, 人体所获得的硒主要来源于粮食作物, 而土壤缺硒常常导致粮食作物中硒含量不足, 因此十分有必要通过外源施硒来提高粮食作物中硒的含量, 在众多粮食作物中水稻食用人口最多, 并且加工、存储较为方便, 因此它是富硒首选的粮食作物^[1-2]。在生产富硒稻米过程中, 研究人员发现硒对水稻生长及产量提升效果明显, 多认为是有益元素的生长刺激效应所致, 但是对其具体代谢机制并不清楚。研究表明, 硒在适当的浓度下对植物生长具有显著地促进作用, 而且认为硒对生长的促进作用主要是通过提高植物抗逆性, 增加叶绿素含量等来实现, 大多研究并未深入硒对植物生长的具体促进机制^[3-4]。虽有研究指出硒对植物的促进作用可能与植物体内的两大系统如碳的代谢及氮的代谢有关, 但是并未指明硒与它们之间内在的关系^[5]。植物生长发育过程及形态建成主要是基于碳氮代谢,

碳的代谢依赖于光合作用的碳同化, 而氮的代谢不但依赖于光合过程中的能量及碳架供应, 而且还受限于外界氮素供应水平以及体内相关酶的代谢活性, 研究表明水稻是喜铵作物, 水稻对氮代谢的过程也主要是氨同化过程^[6]。水稻籽粒的形成需要累积大量的碳水化合物及有机氮代谢产物, 因此本研究从与水稻产量形成息息相关的碳氮代谢过程入手, 研究硒对水稻光合碳代谢及氮代谢的影响, 旨在从最关键的要素着手来揭示硒对提升水稻产量的作用机制, 从而为富硒水稻的开发提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验设计

本研究采用盆栽模拟试验, 供试水稻品种为合丰占, 试验地点为广东省农业科学院农业资源与环境研究所盆栽场。供试土壤采自广东省台山市都斛镇, 土壤质地为粘壤土, 基本理化性状为有机质 41.0 g/kg, 碱解氮 168.6 mg/kg, 有效磷 (P) 18.7 mg/kg, 速效钾 (K) 148.5 mg/kg, pH 值 5.0, 总硒 0.34 mg/kg, 有效硒 0.06 mg/kg。本试验每盆盛土 2 kg, 设 4 个硒水平 (0、0.5、1.0、5.0 mg/kg), 硒源为亚硒酸钠 (Na_2SeO_3), 每个处理重复 8 次。大量元素肥料用量为 N 0.2 g/kg、 P_2O_5 0.15 g/kg、 K_2O 0.2 g/kg, 肥源分别为尿素、磷酸二铵和氯化钾; 微量元素肥料为每千克土加入 1 mL 不含铁锰元素的阿农 (Arnon) 营养液 (1 000 倍), 所有肥料在

收稿日期: 2015-09-07; 最后修订日期: 2015-11-22

基金项目: 广东省农业科学院院长基金项目 (201435); 公益性行业 (农业) 科研专项 (201303103); “三熟区耕地培肥与合理轮作制” (201503123); 广东省科技计划项目 (2012A020100004); 新型肥料与高效施肥科技创新研发与服务平台建设 (2014B090904068)。
作者简介: 张木 (1984-), 男, 河南信阳人, 博士, 助理研究员, 主要从事植物微量元素营养机理研究, E-mail: zhangmu1123@126.com。

通讯作者: 唐拴虎, 1006339502@qq.com。

播种前均配成溶液一次性施入土壤, 在水稻生长过程中有玻璃钢棚防止雨水淋洗。水稻采用直播的方式, 于2014年3月26日施肥及播种, 定苗2株, 7月21日收获。

1.2 样品采集

在水稻拔节期取各处理4个重复的水稻植株, 迅速用蒸馏水洗净, 按测定指标个数快速分装后放入盛有液氮的取样盒中, 然后转存于 -80°C 超低温冰箱保存, 另外4个重复待成熟测定产量后, 先经自来水洗净再用去离子水冲洗, 在 105°C 杀青0.5 h, 而后在 65°C 烘干至恒重, 粉碎过0.25 mm筛后测定养分含量。

1.3 光合速率及SPAD值的测定

光合参数于灌浆初期选取晴朗天气(6月27日)的9:30~11:30采用CI-340手持便携式光合速率仪测定, 测定时各处理均选取剑叶的相同位置, 以自然光源提供光合有效辐射, 进气 CO_2 浓度约为200 mg/L。采用叶绿素仪测定剑叶相同位置的SPAD值。

1.4 碳氮代谢酶活性的测定

硝酸还原酶(NR)采用离体法测定^[7]: 称约0.5 g水稻样品于4 mL pH值8.7内含10 mmol/L半胱氨酸及1.3 mmol/L乙二胺四乙酸(EDTA)的磷酸缓冲液中, 在冰浴中研磨匀浆, 而后于 4°C 离心20 min。取0.4 mL上清液, 分别加入1 mL 0.1 mol/L的 KNO_3 和0.6 mL 2.7 mmol/L腺嘌呤二核苷酸(NADH), 最后以生成的 NO_2^- 量来计算NR的活性。

谷氨酰胺合成酶(GS)活性可用 γ -谷氨酰基异羟肟酸与铁络合物的生成量来表示^[8]: 称约1 g水稻样品于4 mL 0.05 mol/L pH=8.0且内含2 mmol/L MgSO_4 、0.4 mol/L蔗糖以及0.2 mmol/L二硫苏糖醇(DTT)的Tris-HCl缓冲液中, 在冰浴中研磨匀浆, 而后于 4°C 离心20 min。反应液包含1.6 mL pH=7.4的Tris-HCl缓冲液(80 mmol/L MgSO_4 、20 mmol/L谷氨酸钠、20 mmol/L半胱氨酸、2 mmol/L乙二醇双四乙酸、80 mmol/L盐酸羟胺)、0.7 mL粗酶液、0.7 mL腺嘌呤核苷三磷酸(ATP), 而后于 37°C 反应30 min。反应结束后, 加1 mL显色液[0.2 mol/L三氯乙酸(TCA)、0.37 mol/L FeCl_3 、0.6 mol/L HCl], 显色后在540 nm处比色测定。

谷氨酸脱氢酶(GDH)的测定^[9]: 称约1 g水稻样品于3 mL 0.2 mol/L pH=8.2的预冷的Tris-HCl缓冲液中研磨匀浆, 而后 4°C 离心20 min。反应体系包含2.8 mL的反应液(60 mmol/L谷氨酸、

1.6 mmol/L NAD^+ 、360 mmol/L pH=8.2 Tris-HCl)和0.2 mL的粗酶液, 在340 nm处每隔1 min记录吸光值的变化。

谷氨酸合成酶(GOGAT)的测定^[10]: 称约1 g水稻样品于4 mL内含1.0 mmol/L DTT和1.0 mmol/L EDTA- Na_2 的0.05 mol/L pH=7.6 Tris-HCl缓冲液中研磨匀浆, 而后于 4°C 离心20 min。反应体系包含0.4 mL 20 mmol/L L-谷氨酸、0.5 mL 20 mmol/L α -酮戊二酸、0.1 mL 10 mmol/L KCl、0.2 mL 3 mmol/L NADH、1.5 mL 25 mmol/L pH=7.6 Tris-HCl以及0.3 mL的粗酶液。在340 nm处每隔1 min记录吸光值的变化。

1.5 植株全氮及碳氮代谢产物的测定

碳氮代谢产物均采用高俊凤的方法^[11]测定: 水稻根及叶片可溶性糖采用蒽酮比色法测定, 可溶性蛋白采用考马斯亮兰比色法测定, 游离氨基酸采用茚三酮比色法测定。植株全氮: 采用硫酸-过氧化氢消解, 凯氏定氮法^[12]测定。

1.6 数据处理

使用Excel 2003进行数据处理, 采用DPS 3.01进行方差分析, 处理平均值的多重比较采用LSD-test ($P < 0.05$)法。

2 结果与分析

2.1 硒对水稻农艺性状及植株硒含量的影响

播种后随着水稻生长期的延长, 水稻株高呈现出“S型”增加的趋势, 但是施硒对水稻株高的影响并未达到显著性差异(图1)。施硒显著地($P < 0.05$)提高了水稻地上部秸秆的鲜重, 在5.0 mg/kg硒水平时达到最大值; 施硒还显著地($P < 0.05$)提高了水稻产量, 与对照比在1.0及5.0 mg/kg硒水平达到了显著性差异(表1)。

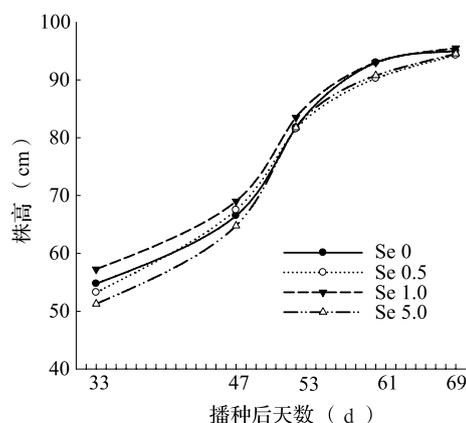


图1 硒对水稻株高的影响

表1 硒对水稻地上部秸秆鲜重及产量的影响

处理	(g/盆)	
	地上部鲜重	产量
Se 0	66.3 ± 2.7 b	19.2 ± 1.4 b
Se 0.5	82.2 ± 4.2 ab	21.4 ± 1.4 ab
Se 1.0	81.7 ± 4.4 ab	23.2 ± 1.4 a
Se 5.0	85.4 ± 4.7 a	24.1 ± 1.5 a

注：不同小写字母表示差异显著性 $P < 0.05$ 。下同。

施硒显著地提高了水稻植株叶片、根及大米中硒的含量，且与施硒量呈线性正相关，均在 5.0 mg/kg 硒水平达到最高值（表2）。在低于 5.0 mg/kg 硒水平时根中硒含量高于地上部，而在 5.0 mg/kg 硒水平时根中硒含量小于地上部硒含量。除了在 5.0 mg/kg 硒水平时，叶片硒含量高于根外，总体来看，各部位硒含量以根中最高，叶片次之，而大米中硒含量最低。

表2 施硒对水稻植株硒含量的影响

处理	(mg/kg)		
	叶片硒含量	根硒含量	大米硒含量
Se 0	0.12 ± 0.01 c	0.66 ± 0.09 d	0.02 ± 0.00 d
Se 0.5	0.99 ± 0.01 bc	2.05 ± 0.10 c	0.27 ± 0.02 c
Se 1.0	1.75 ± 0.05 b	3.28 ± 0.17 b	0.40 ± 0.05 b
Se 5.0	7.49 ± 0.38 a	6.33 ± 0.10 a	3.69 ± 0.00 a

2.2 硒对水稻光合特性的影响

施硒显著地提高了水稻叶片的 SPAD 值，但 0.5、1.0 及 5.0 mg/kg 3 个施硒处理之间并没有显著差异（表3）。施硒还显著地提高了水稻的光合速率，且在 5.0 mg/kg 硒水平上达到了最大值；随着施硒量的增加，水稻叶片胞间二氧化碳浓度表现出了先增加而后降低的趋势，且在 0.5 mg/kg 硒水平上达到了最大；蒸腾速率则随着施硒量的增加而增加，在 5.0 mg/kg 硒水平上达到了最大值。

表3 硒对水稻叶片 SPAD 值及光合参数的影响

处理	SPAD 值	光合速率	胞间 CO ₂ 浓度	蒸腾速率
		[$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	[$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	[$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]
Se 0	37.0 ± 0.4 b	11.2 ± 0.4 b	324.0 ± 27.8 b	4.6 ± 0.2 b
Se 0.5	40.3 ± 0.3 a	11.8 ± 0.5 ab	416.0 ± 3.6 a	5.3 ± 0.1 a
Se 1.0	40.4 ± 0.2 a	13.1 ± 0.9 ab	404.8 ± 5.1 a	5.5 ± 0.1 a
Se 5.0	40.1 ± 0.3 a	14.0 ± 0.5 a	350.7 ± 9.0 b	5.8 ± 0.3 a

2.3 硒对水稻碳氮代谢酶活性的影响

如表4所示，施硒显著地提高水稻叶片及根中谷氨酰胺合成酶的活性，均在 5.0 mg/kg 硒水平上取得最大值。施硒显著地提高了叶片中谷氨酸合成酶的活性，但是对根中谷氨酸合成酶活性影响不大。随着施硒量的提高，叶片中谷氨酸脱氢酶活性表现出先增加而后降低的趋势，在 1.0

mg/kg 硒水平上达到了最高；施硒还显著地增加了根中谷氨酸脱氢酶的活性，但施硒处理之间并没有显著性差异。施硒同时还显著地提高了水稻叶片和根中硝酸还原酶的活性，叶片中硝酸还原酶活性最高值出现在 5.0 mg/kg 硒水平上，根中硝酸还原酶活性最高值出现在 1.0 mg/kg 硒水平。

表4 硒对水稻碳氮代谢酶活性的影响

处理	谷氨酰胺合成酶		谷氨酸合成酶		谷氨酸脱氢酶		硝酸还原酶	
	[$A_{540}/(\text{g FW} \cdot \text{h})$]		[$A_{340}/(\text{g FW} \cdot \text{min})$]		[$A_{340}/(\text{g FW} \cdot \text{min})$]		[$\mu\text{g NO}_2^-/(\text{g FW} \cdot \text{h})$]	
	叶	根	叶	根	叶	根	叶	根
Se 0	4.57 ± 0.04 b	1.30 ± 0.04 b	0.38 ± 0.04 c	0.27 ± 0.02 a	0.18 ± 0.01 c	0.05 ± 0.01 b	20.2 ± 1.0 b	4.1 ± 0.2 b
Se 0.5	4.62 ± 0.08 b	1.47 ± 0.12 ab	0.60 ± 0.04 b	0.29 ± 0.01 a	0.25 ± 0.01 ab	0.08 ± 0.01 a	27.5 ± 0.8 a	4.5 ± 0.2 ab
Se 1.0	5.15 ± 0.18 a	1.48 ± 0.04 ab	0.67 ± 0.06 ab	0.30 ± 0.04 a	0.26 ± 0.02 a	0.08 ± 0.01 a	26.8 ± 2.3 a	4.9 ± 0.3 a
Se 5.0	5.23 ± 0.31 a	1.56 ± 0.04 a	0.79 ± 0.05 a	0.34 ± 0.01 a	0.21 ± 0.01 bc	0.08 ± 0.00 a	28.8 ± 1.5 a	4.5 ± 0.1 ab

施硒显著提高了水稻叶片全氮含量,但是施硒对水稻根中氮含量影响不大(表5)。施硒显著地提高了水稻叶片及根中可溶性糖含量,且最大值均出现在5.0 mg/kg 硒水平上;施硒对水稻叶

片及根中可溶性蛋白影响不大,各处理间并没有表现出显著性差异;施硒显著地降低了水稻叶片及根中游离氨基酸的含量,且与施硒量呈线性负相关。

表5 硒对水稻氮含量及碳氮代谢产物的影响

处理	氮含量 (%)		可溶性糖 (mg/g)		可溶性蛋白 (mg/g)		游离氨基酸 (mg/kg)	
	叶	根	叶	根	叶	根	叶	根
Se 0	3.36 ± 0.22 b	1.40 ± 0.10 a	18.0 ± 0.61 c	1.6 ± 0.12 c	5.97 ± 0.36 a	0.86 ± 0.12 a	330.9 ± 26.0 a	267.9 ± 13.2 a
Se 0.5	3.79 ± 0.10 a	1.43 ± 0.03 a	19.0 ± 0.61 bc	1.8 ± 0.35 bc	6.00 ± 0.09 a	0.95 ± 0.16 a	273.9 ± 22.8 ab	210.2 ± 7.6 b
Se 1.0	3.74 ± 0.07 ab	1.40 ± 0.01 a	20.3 ± 0.59 b	2.4 ± 0.17 ab	6.31 ± 0.26 a	0.95 ± 0.06 a	262.5 ± 21.3 b	132.6 ± 12.7 c
Se 5.0	3.61 ± 0.04 ab	1.53 ± 0.05 a	24.2 ± 0.64 a	3.0 ± 0.06 a	6.00 ± 0.11 a	0.92 ± 0.08 a	242.1 ± 15.5 b	117.3 ± 11.7 c

3 小结与讨论

迄今,尚未证明硒是植物所必需的营养元素,但是众多的研究均表明适量的硒对植物生长具有促进作用,施硒能提高小麦、玉米、大豆等作物的产量^[13-15],本试验中施硒对水稻的产量也有着提升作用。随着施硒量的增加,水稻叶片、根及大米中硒的含量均表现出了显著增加的趋势,说明通过外源施硒可以极大地促进水稻对硒的吸收,可以生产出富硒的大米。硒在植物体内不只是吸收累积的过程,硒还参与到植物体的代谢过程之中,植物吸收的亚硒酸根大多在根中同化为有机硒后向地上部运输,因此这个过程是植物转运四价硒的限速因子,而且根中硒含量还具有一定的饱和性^[16]。本试验中在低于5.0 mg/kg 硒水平时,叶片中硒含量显著低于根中硒含量,而在5.0 mg/kg 硒水平时,叶片中硒的含量高于根中硒的含量,这印证了根中硒含量具有一定的饱和性,说明了硒参与到了水稻的生长代谢过程之中。先前有关硒参与植物体的代谢过程的研究,主要是认为硒是谷胱甘肽过氧化物酶的组成元素,对谷胱甘肽抗氧化体系具有重要的作用,而且不同价态的硒相互转换也具有抗氧化作用,因此硒对植物生长起到促进作用^[17-19]。水稻在产量形成过程中需要累积大量的碳水化合物,涉及到碳氮两大代谢系统,本研究发现,硒对水稻生长及产量的提升作用可能还来自于对碳氮代谢系统的促进作用。

碳氮代谢是高等植物体内最重要的物质和能量代谢过程,它从根本上影响水稻的生长发育及产量形成。光合作用则决定着植物的碳代谢能力,它为

氮代谢提供碳架和能量,进而影响到含氮有机物的合成^[20]。研究发现,施用硒肥能提高小麦、油菜、玉米等作物叶绿素的含量^[21-23],本试验中也发现施用硒肥显著提高了水稻叶片 SPAD 值,增加了水稻叶片光合速率。值得注意的是,施硒虽然显著增加水稻叶片 SPAD 值,但是各施硒处理间并没有表现出显著性差异,这说明叶绿素对硒比较敏感,较低的施硒量就能对叶绿素起到提升作用。先前有报道指出硒能增强植物的光合作用^[24],本试验中施硒也显著地增加了水稻叶片的光合速率。本试验中最大的光合速率及蒸腾速率均出现在5.0 mg/kg 硒水平上,而最大的胞间二氧化碳浓度出现在1.0 mg/kg 硒水平上,说明胞间二氧化碳浓度是限制光合速率进一步增加的因素。硒对光合速率的增强作用可能与硒能提高光反应系统 PSII 的潜在活性及原初光能转化效率有关,而且对光反应系统 PSII 还具有保护作用^[25]。光反应系统 PSII 的活性与外界环境息息相关,被认为是衡量外界环境变化的一个内在尺度^[26]。水稻生长期中,高温天气较为频繁,而且灌水不及时还会遭遇干旱,因此光合能力还从另外一个层面反映出了硒对增强水稻抵御逆境伤害的作用。增强光合作用不但能补充抵御有害胁迫所消耗的能量,而且还有剩余的光合产物去维持正常的生长发育。此外,灌浆期水稻叶片维持较高的光合速率是水稻获得较高产量的保证,但是随着灌浆期的延长,叶片 SPAD 值逐渐降低。

氮的代谢也是碳氮代谢链上的重要组成部分,水稻是典型喜铵作物,在氮代谢过程中谷氨酸脱氢酶催化的还原性胺化作用以及由谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合成酶起催化作用的连续反应途径是水稻将

铵同化为有机含氮化合物的主要方式,而且还避免了 NH_3 浓度过高对植物组织产生毒害作用^[27]。本试验中,施硒显著提高了水稻组织内谷氨酸脱氢酶、谷氨酰胺合成酶以及谷氨酸合成酶活性,增强了水稻对铵态氮的代谢能力,有利于含氮化合物的合成。水稻根内硝酸还原酶较少,因此水稻对硝态氮不能很好地利用,只有经过诱导才会使硝酸还原酶逐渐增多,但是本试验中施硒提高了水稻叶片及根中硝酸还原酶的活性,从而增强了水稻对硝态氮的利用能力。碳氮代谢能力的增强,通常会反映在代谢产物上,本试验中施硒显著地提高了水稻叶片及根中可溶性糖含量,从而为其它代谢过程提供基础构建物质。可溶性蛋白在植物体内主要是参与代谢的一些酶类,在本试验中施硒虽对可溶性蛋白影响不大,但却表现出了增强的趋势。游离氨基酸则主要是合成其它代谢物质的中间物质,在逆境环境中代谢过程受阻,为了调节细胞渗透压植物通常会累积大量的游离氨基酸,因此它还是植物遭受环境胁迫的一个内在反应^[28]。研究中发现,施硒显著降低了水稻叶片及根中游离氨基酸的含量,而提高了水稻叶片中氮的含量,这说明游离氨基酸的降低不是氮素缺乏所致,而是施硒促进游离氨基酸转化成其它的含氮化合物如蛋白质等。碳氮代谢密切相关,它影响着水稻的生长发育进程和产量的形成,还关系着大米品质的好坏,硒正是通过协调碳氮代谢的关系来促进水稻的生长和产量的提高。

本试验中施硒提高了水稻的产量、硒含量、叶绿素含量、光合速率、蒸腾速率,增强了氮代谢GDH、GS、GOGAT、NR的活性,加快碳氮代谢产物的合成与代谢。因此,施硒对水稻产量的提升作用可能是因为提高了水稻的碳氮代谢能力,加快了有机物质的合成与累积所致。

参考文献:

- [1] Zhang M, Hu C X, Zhao X H, et al. Impact of molybdenum on Chinese cabbage response to selenium in solution culture [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2012, 58 (5): 595-603.
- [2] Arinola O G, Charles - davies M A. Micronutrient levels in the plasma of nigerian females with breast cancer [J]. African Journal of Biotechnology, 2008, 7: 1620-1623.
- [3] 李彦, 史衍玺, 张英鹏, 等. 盐胁迫条件下硒对小白菜抗氧化活性及膜脂过氧化作用的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2008, 14 (4): 749-753.
- [4] Han D, Li X H, Xiong S L, et al. Selenium uptake, speciation and stressed response of *Nicotiana tabacum* L. [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 95: 6-14.
- [5] Banuelos G S, Lin Z Q, Yin X B. Selenium in the environment and human health [M]. Leiden: CRC Press, 2013.
- [6] 陆景陵. 植物营养学 (上册) 第2版 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1994. 18-20.
- [7] Wang L, Zhou Q, Sun D Y. Effect of cadmium toxicity on nitrogen metabolism in leaves of *Solanum nigrum* L. as a newly found cadmium hyperaccumulator [J]. Journal of Hazardous Materials, 2008, 154: 818-825.
- [8] Tang Y F, Sun X C, Hu C X, et al. Genotypic differences in nitrate uptake, translocation and assimilation of two Chinese cabbage cultivars [*Brassica campestris* L. ssp. *Chinensis* (L.)] [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 70 (1): 14-20.
- [9] Zhang J L, Gao F, Lin Y J, et al. Differences in seed kernel quality and related enzyme activities of different quality type peanut cultivars [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24 (2): 481-487.
- [10] Lin C C, Kao C H. Disturbed ammonium assimilation is associated with growth inhibition of roots in rice seedlings caused by NaCl [J]. Plant Growth Regulation, 1996, 18: 233-238.
- [11] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2005.
- [12] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [13] 张睿, 刘曼双, 王荣成, 等. 叶面喷施富硒植物营养素对小麦产量及品质的效应 [J]. 麦类作物学报, 2015, 35 (6): 856-859.
- [14] 郝玉波, 刘华琳, 慈晓科, 等. 施硒对两种类型玉米硒元素分配及产量、品质的影响 [J]. 应用生态学报, 2012, 23 (2): 411-418.
- [15] 董广辉, 陈利军, 武志杰, 等. 外源硒对大豆产量、植株氮磷含量及土壤酶活性的影响 [J]. 应用生态学报, 2003, 14 (5): 776-780.
- [16] 张木, 胡承孝, 孙学成, 等. 钼硒配施对小白菜钼硒形态及硒价态的影响 [J]. 土壤, 2014, 46 (5): 894-900.
- [17] Cartes P, Gianfreda L, Paredes C, et al. Selenium uptake and its antioxidant role in ryegrass cultivars as affected by selenite seed pelletization [J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2011, 11 (4): 1-14.
- [18] Cartes P, Jara A A, Pinilla L, et al. Selenium improves the antioxidant ability against aluminium-induced oxidative stress in ryegrass roots [J]. Annals of Applied Biology, 2010, 156 (2): 297-307.
- [19] Feng R W, Wei C Y, Tu S X. The role of selenium in protecting plants against abiotic stresses [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 87 (2): 58-68.
- [20] 刘冉, 石峰, 刘伟成, 等. 不同形态氮素对盐胁迫下番茄细胞超微结构与光合作用的影响 [J]. 园艺学报, 2015, 42 (3): 471-479.
- [21] 李瑞平, 李光德, 袁宇飞, 等. 硒对汞胁迫小麦幼苗生理特

- 性的影响 [J]. 生态环境学报, 2011, 20 (5): 975-979.
- [22] 殷丽琴, 钟成, 陈伟, 等. 湿害胁迫下硒对油菜出苗率及叶绿素含量的影响 [J]. 西南农业学报, 2013, 26 (4): 1398-1401.
- [23] 唐巧玉, 吴永尧, 周大寨. 硒对大豆苗期生长的影响 [J]. 湖北民族学院学报 (自然科学版), 2005, 23 (2): 124-126.
- [24] 郝晓杰, 朱世东, 李进成, 等. 硒对高温胁迫下西瓜幼苗叶片光合特性和抗氧化系统的影响 [J]. 现代园艺, 2012, (13): 3-4.
- [25] 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 & Experimental Botany, 2014, 107 (22): 39-45.
- [26] Percival G C, Fraser G A. Measurement of the salinity and freezing tolerance of *Crataegus* genotypes using chlorophyll fluorescence [J]. Journal of Arboriculture, 2001, 27: 233-244.
- [27] 宁书菊, 陈晓飞, 张国英, 等. 水稻生育后期剑叶氮代谢相关酶活性及动力学变化 [J]. 中国生态农业学报, 2012, 20 (12): 1606-1613.
- [28] 施晟璐, 叶冰竹, 张润枝, 等. 缺氮和复氮对菘蓝幼苗生长及氮代谢的影响 [J]. 西北植物学报, 2015, 35 (3): 523-529.

Effects of selenium on carbon-nitrogen metabolism and yield of rice

ZHANG Mu, TANG Shuan-hu*, ZHANG Fa-bao, HUANG Xu, HUANG Qiao-yi, PANG Yu-wan, YI Qiong (Institute of Agricultural Resources and Environment, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou Guangdong 510640)

Abstract: A pot experiment was conducted to determine the effects of application of Se on growth, carbon-nitrogen metabolism and yield of rice. The results showed that application of Se increased leaf, root and rice grain Se contents, straw fresh weight and grain yield, but application of Se had no significant effect on plant height of rice. Application of Se increased SPAD, photosynthetic rate and capacity of photosynthetic carbon assimilation, and then enhanced root and shoot soluble sugar contents. Application of Se increased activities of glutamate dehydrogenase, glutamine synthetase, glutamate synthase and nitrate reductase, and then enhanced the assimilation of nitrogen in rice. Application of Se had no significant effect on soluble protein content, but application of Se increased leaf nitrogen content and decreased intermediate metabolite free amino acid content, which showed that application of Se promoted free amino acid to convert into macromolecular organic nitrogen compounds. This study suggested that the application of Se increase grain yield of rice might be due to the reason of increasing the carbon-nitrogen metabolism ability.

Key words: selenium; photosynthetic rate; carbon-nitrogen metabolism; rice