

植物中硒的含量、影响因素及形态转化研究

刘媛媛, 孟凡乔*, 吴文良, 周 越

(中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193)

摘要:综合近年来国内外的研究文献,从硒对植物的生理作用、植物含硒量和影响因素以及植物硒形态分布和转化等方面进行了系统分析。今后应该继续对硒在植物体内的作用进行深入分析,结合分子和基因手段以及硒同位素技术,探索培育富硒作物品种的可能性以及在生产实践中应用的价值。继续在自然土壤条件下加强富硒作物生产技术的开发,为合理利用硒资源提供可持续技术保障。

关键词:植物;硒;基因技术;同位素

中图分类号:S154.4

文献标志码:A

文章编号:2095-6819(2014)06-0533-06

doi: 10.13254/j.jare.2014.0310

Selenium Content, Influential Factors Within the Plant and the Transformation of Different Selenium Specification

LIU Yuan-yuan, MENG Fan-qiao*, WU Wen-liang, ZHOU Yue

(College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: The paper collected relevant literatures on selenium and explored the function to plant, selenium content, influential factors and selenium specification and transformation. We believed that there should be more deep researches on function of selenium to plant. Approaches of molecular, genetic engineering and isotope could be employed to breed selenium rich crops and possibilities in practice. More efforts should be spent on the technologies research for improving selenium level in crops under natural soil conditions to sustainably utilize the selenium resources.

Keywords: plant; selenium; genetic engineering; isotope

硒是植物的有益元素之一,也是人类和动物必需的营养元素,与人类、动植物的健康密切相关。该元素更是一个典型的双功能元素,其生物功能取决于其量的多少和存在形态^[1]。由于硒的有益和有毒作用之间的浓度差异较小^[2],食物包括植物和动物是目前最安全的补硒方式,其中,植物补硒(富硒土壤或外源添加硒肥)是当前研究和生产技术的重点。世界上,从1984年起芬兰是第一个全国范围内给土壤补硒的国家,目前芬兰人口平均硒摄入量增加到 60~80 $\mu\text{g Se}\cdot\text{d}^{-1}$ ^[3]。硒在植物中的含量、形态及其作用机制已成为国内外研究的热点问题。

1 硒对植物的生理作用

植物吸收、转化、富集硒的过程是一个非常复杂

的生物化学过程,植物通过根系从土壤中吸收生物可利用的硒,在植物体内传输、转化,最终主要以硒氨基酸等有机硒、少量无机硒的形式存储于各器官。硒在吸收转化的同时,对植物的整个生命周期都有着重要的生理作用。

1.1 抗氧化作用

谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)和硫氧还蛋白还原酶(TrxR),是两种主要含硒的抗氧化作用的酶^[4]。谷胱甘肽过氧化物酶在体内的主要作用是催化过氧化氢还原为水,并且利用谷胱甘肽(GSH)将过氧化物还原成羟基脂酸,使脂肪酸按正常 β -氧化渠道氧化下去,防止过多的过氧化物损害机体代谢和危及机体的生存^[4]。由于谷胱甘肽过氧化物酶的抗氧化作用,它能使细胞膜中的脂类免受过氧化氢和其他过氧化物的作用,从而保护了细胞膜和细胞。

1.2 提高植物的抗逆性

硒能抗真菌病害、环境胁迫及重金属污染等。从腐烂的香蕉及番茄中分离出的真菌,能够耐受较高剂

收稿日期:2014-11-04

基金项目:公益性行业(农业)科研专项项目(201303106)

作者简介:刘媛媛(1989—),女,硕士研究生,研究方向为生态学。

E-mail: Liuyy728@163.com

*通信作者:孟凡乔 E-mail: mengfq@cau.edu.cn

量的杀菌剂代森-M45,当加入硒后,较少数量的杀菌剂就抑制真菌。硒可预防镉中毒,拮抗汞和砷引起的毒性,从而能够增强植物对重金属、环境污染物和生理逆境的抵抗力^[5]。张志元等^[6]的研究表明,硒对铅、镉、汞在桃和梨果实中的富集有拮抗作用,并且在一定浓度内,随着硒含量的增高,对重金属元素的拮抗作用趋于明显。

1.3 参与植物新陈代谢

硒能增加叶绿素的含量,对叶绿素的合成起到调节作用,这可能与它和巯基的 2 个酶的作用有关。硒有促进蛋白质合成的作用,一方面硒以硒代氨基酸如 SeCys₂、SeMet 等形式直接参与蛋白质合成;另一方面,硒也是植物体内一种核糖核酸链的组成成分,具有转运氨基酸的功能,从而对其他游离氨基酸也有影响。

1.4 影响植物生长发育及农作物品质

硒在低含量时能刺激农作物的生长,但过量则会对植物有毒害作用。薛泰麟等^[7]发现硒在小麦、玉米、大豆和油菜中具有抗氧化作用,且证明硒的抗氧化作用主要是通过谷胱甘肽过氧化物酶的机制实现;而当硒处在较高浓度($\geq 1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)时则导致植物生长速率降低,说明在植物体内硒可能参与了能量代谢过程^[8]。硒对农作物品质的影响主要是通过影响作物体内某些有机化合物的水平来实现的^[9]。我国低硒带克山病、大骨节病区主粮中氨基酸含量总水平与必需氨基酸含量比非病区低,这可能是导致硒不足的原因^[10]。

2 植物中硒的含量及影响因素

植物对硒的吸收受多种因素的影响,主要包括植物种类、土壤中硒的形态和含量、土壤条件(pH 值、Eh、含水量、盐度、质地、有机质)等,另外其他元素(如 S)的吸收也会对植物含硒量产生影响。

2.1 植物种类

植物体的含硒量因植物种类的不同而有很大变异,范围可从几 $\mu\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 到几千 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。按照植物平均硒含量的大小,有如下顺序:乔木>灌木>草本,针叶>阔叶>草本,裸子植物>蕨类植物>双子叶植物>单子叶植物,十字花科>黑麦草>豆类>谷类^[10-11]。根据植物的含硒量可将植物分为 3 类:一类是高硒累积型植物,此类植物大多数为多年生深根植物,主要包括黄芪属、剑莎草属、金鸡菊属、长药介属中的某些植物种,他们只能生长在富硒地区的土壤上,体内含硒量可达数千 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,牲畜食用后会引发中毒,可作为硒毒区的指示植物;第二类是亚硒累积型植物,主要有

紫菀属、滨藜属、扁蓼花属和黏胶葡属中的一些植物种,这些植物通常生长在硒有效性较高的土壤上;第三类是非硒累积型植物,它们是大多数食用植物、一部分杂草和禾本科植物,含硒量低于 $30 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[12]。

大多数粮食作物和其他食用植物的含硒量一般都比较低,平均含量在 $0.01 \sim 1.00 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,对人类和动物均无毒害。在食用植物中,含硒量变化的大致趋势是油料作物>豆类>粮食>蔬菜>水果,其中低等植物蘑菇含硒量最高,其含量有时可以达到一般高等植物的 1 000 倍。此外,植物的含硒量常因器官、部位、生育时期的不同而有变化。通常植物籽粒含硒量最高,其次是叶、茎、根,而累积型植物新叶的含硒量大于老叶。研究发现粮食作物中籽粒或种子的含硒量大于茎秆,而在蔬菜作物中,非可食性部位中硒含量最高^[12-13]。谷类中,小麦对硒的积聚最多^[14]。小麦和水稻的含硒量,世界范围分别是 15(北欧)~750(北美) $\mu\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 8(中国克山病区)~190(北美) $\mu\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[15-16]。杂交水稻比常规水稻对硒具有更强的硒耐受能力^[17]。不同植物由于体内硒的含量和存在形态不同,对动物的有效性差异很大,如苜蓿粉中硒的可利用程度较高,约为等剂量亚硒酸钠。而小麦、玉米和大豆中的硒生物利用率分别为等剂量亚硒酸钠的 17%、86%和 16%^[18]。

目前,唯一发现的导致植物累积硒的措施是从黄芪属(*Astragalus bisulcatus*)植物中获取的硒代胱氨酸(SeCys)的甲基化转化酶(SMT)。这为从基因层面改变经济作物从而获取富硒农产品提供了可能^[19]。由于化学性质的相似性,植物对硒的吸收会受到硫酸盐转运载体的影响。植物类型和养分特征决定了植物选择运输硫或者硒的载体,在土壤溶液中硫酸盐含量更高时,植物倾向于选择硫的载体^[20]。在某一植物中不同的硫酸盐载体对硫酸盐/硒酸盐有不同的选择性,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)植物缺乏 SULTR1;2,但不缺乏 SULTR1^[21],因此表现出对硒酸盐的抗性。鼠耳芥属的变种缺乏这两种硫酸盐载体,对硒酸盐吸收和抗性的功能效应则表现出不同^[22]。这就说明 SULTR1;2 是植物硒酸盐的载体。

2.2 土壤条件

植物的含硒量与土壤硒含量密切相关。在土壤施硒浓度适宜时,植物的含硒量和硒积累量随土壤有效硒浓度的增加而增加^[23]。因此,可以用定量模型来预测作物中硒的含量^[24]。研究表明,低硒土壤的大豆硒吸收效率高于高硒土壤。硒在供应充分时容易向地上部迁移和向籽粒富集,而在硒供应不足条件下,低

硒品种中硒向生殖器官的转移和积累被抑制^[25]。Gerla 等^[2]认为,在不同 pH 值和氧化还原条件下 Na-硫酸盐、Mg-硫酸盐的溶解和沉淀,决定土壤溶液中硫水溶性硒的分布和活性。张家口克山病病区土壤铁锰氧化物和腐殖质含量高,呈中-微酸性,而非病区正好与之相反。因此,重病区土壤虽然水溶性硒+交换态硒+有机态硒高于非病区,但这三种形态所反映的植物有效性反而低于非病区^[26]。

植物对硒的转运与所吸收硒的形态有关,运转速率是硒酸盐>有机硒>亚硒酸盐^[10]。在碱性和氧化条件较好的土壤中($\text{pe}+\text{pH}>15$),硒酸盐是主要形态,在酸性至中性土壤中($7.5<\text{pe}+\text{pH}<15$)亚硒酸盐则为主要形态的硒。目前人们对于植物吸收亚硒酸盐的机理还了解不多,而在水稻土等还原条件下大部分是亚硒酸盐(70%),硒酸盐低于检测限,这是主要的吸收方式^[23]。在高度还原条件下($\text{pe}+\text{pH}<15$),硒化物则成为主要形态土壤硒^[27]。

一般认为施磷促进植物对硒的吸收且主要发生在低硒环境下,反之亦然,原因可能是(1)磷酸根离子和亚硒酸根离子竞争土壤胶体表面的阴离子吸附位;(2)磷促进根系生长促进对硒的吸收^[10]。虽然土壤硒含量很高,HgSe(容易沉淀,有效性很低)是导致贵州万山水稻硒含量低的主要原因^[28]。

2.3 其他因素

试验证明,采用叶面喷硒以及硒肥拌种和浸种等方法,均能促进植物对硒的吸收,提高植物的含硒量。另外其他元素对硒的吸收也有影响,如低质量浓度时, Se^{6+} 和 SO_4^{2-} 的吸收有协同作用,但在较高质量浓度下硒和硫的吸收则相互拮抗^[5]。自 20 世纪 80 年代以来,英国人硒消费量在逐渐下降,主要原因是英国生产的硒含量较低且在饮食结构中比例越来越大。利用外源硒生产足硒/富硒小麦是一个可行的措施^[29]。

2.4 提高植物硒含量的基因技术

研究发现,硒累积和非硒累积作物对土壤硒的获取程度是相近的,也就是说在低硒土壤上,硒累积植物对硒的吸收程度并不会比非硒累积作物高,根部的快速累积可能是富硒土壤上硒累积的主要原因^[30]。对小麦和黑麦的研究发现,历史上和现代品种硒的浓度没有显著差异,但二倍体小麦和黑麦硒的含量相对更高^[31],而且即使品种间硒含量有差异,很多时候是由于环境因素造成的^[32]。目前发现间接和硒吸收相关的基因是拟南芥属植物染色体 1、3、5 上的数量性状位体(quantitative trait loci, QTLs)^[33],它们可以解释抗性

指数变异的 24%~32%,虽然没有直接证据证明这些基因和硒累积相关,但可以作为识别富硒作物。富硒植物如黄芪,可以用来考虑育种培育富硒作物。基因工程技术可以将富硒基因位点转移到普通作物上。虽然这种思路可以在以后考虑应用,但目前距离成功和实施还有很大差距。

3 植物中硒的形态及转化

3.1 植物中硒的形态

植物中的硒以无机硒、有机硒及挥发态 3 种形态存在。植物体内硒主要以有机硒形态存在,有机硒占硒总量 80%以上,由大分子硒和硒代氨基酸及其衍生物形式存在的小分子硒化物组成^[34]。大分子硒主要包括硒蛋白、硒多糖和硒核酸等;小分子硒化物包括硒甲基硒代半胱氨酸(SeMeCys)、硒代胱氨酸(SeCys)、硒代蛋氨酸(SeMet)和硒肽(Selenium peptide)等^[11,35],其中硒代氨基酸是人日常膳食中获取硒的主要来源^[35-36]。硒蛋白是植物中含量最高的有机硒,有实验发现番茄中硒蛋白占有机硒的 90.89%,大豆种子中的硒主要存在于白蛋白和球蛋白中,占 67.2%,茶叶中占 80%左右,麦芽中占 80%以上^[37]。硒蛋白在自由基清洗方面具有氧化还原功能^[38],大量研究证明改善硒的含量可以降低癌症的风险^[39]。植物体内的无机硒大约占全硒量的 10%~15%。在自然生长条件下,植物体内所有无机态硒几乎完全是 SeO_4^{2-} ,只有少量的 SeO_3^{2-} 和元素硒^[40]。研究表明,低硒土壤的大豆硒吸收效率高于高硒土壤。硒在供应充分时容易向地上部迁移和向籽粒富集,而在硒供应不足条件下,低硒品种中硒向生殖器官的转移和积累被抑制。高硒土壤中,2 个品种大豆的荚、粒中有机硒都占到 80%以上,籽粒中有机硒达 95%以上。相反,低硒土壤下 2 品种大豆荚中无机硒高达 80%以上,硒吸收能力强的品种江蔬白籽粒中有机硒占 70%以上,相反硒吸收能力低的品种宁蔬 60 中只有 30%左右。这种差异意味着土壤硒的供应水平影响了大豆体内硒的转运与生物合成,进而影响所吸收的硒向有机态或蛋白质硒的转化^[25]。植物体内挥发性气态硒化合物所占比例很小,约占植物全硒量的 0.3%~7%,其中累积型植物中挥发态的硒所占比例较大,气态硒化合物主要为二甲基二硒化物(DMDSe)、二甲基硒化物(Dimethyl selenide)、二甲硒代砷和二乙基硒(Diethylselenide)等。在植物农产品的存储过程中,少量的挥发性气态硒(0.3%~7%)会因释放而损失。

不同植物各类形态硒的含量有很宽的变异,硒在植物体内多以含硒氨基酸存在,但在硒积累植物中,含硒氨基酸则以游离状态如胱硒醚、硒甲基半胱氨酸等存在,而非硒积累植物则将硒掺入到蛋白质中去,硒与蛋白质结合^[41],从而改变了蛋白质的性质,使植物耐性降低。植物性产品中硒的生物利用率一般大于动物性产品。茶叶中蛋白质硒占79%,无机硒占硒总量的8%。占总硒量19%的小分子硒物质是水溶性硒的主要来源^[42]。 Se^{4+} 占总硒量的4%~14%, Se^{2+} 占87%~96%。不同植物由于体内硒的含量和存在形态不同,对动物的有效性差异很大,如苜蓿粉中硒的可利用程度较高^[43]。

3.2 植物中硒形态的转化

硒代胱氨酸可以转化为3个类型,即硒甲基硒代半胱氨酸(SeMeSeCys)、硒胱硫醚(SeCystathionine)和 γ -谷氨酰硒甲基硒代半胱氨酸($\gamma\text{-glu-SeMeSeCys}$)^[44]。硒甲基硒代半胱氨酸可以进一步代谢为二甲基二硒化物(DMDSe)并挥发。

以硒酸盐形式供给植物,在植物木质液很容易从根部运输到茎部,被还原成硒化物,谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)参与这个反应。生长在富硒土壤上的黄芪,老叶中主要是无机硒(91%),新叶中主要含有机硒,这是由于硒随着植物老化逐渐氧化成硒酸盐等^[44]。相反,以亚硒酸盐形式供给植物,硒主要在根部停留,很快转化为硒代蛋氨酸,且主要以难溶性形态存在,如大麦籽粒内水溶性硒的组分占21%~25%,黑麦草为30%~60%,而经水解处理后水溶性硒可达80%~90%^[23]。在高硒土壤环境条件下,植物体内硒主要以硒甲基硒代半胱氨酸存在,进而可以被挥发损失^[10]。植物特别是大蒜中,起防癌作用的主要是在 β -裂解酶参与下,硒甲基硒代半胱氨酸能被代谢为甲基硒氨酸^[44]。另外一个原因是能够以 γ -谷氨酰硒甲基硒代半胱氨酸储备。该二肽化合物中,硒氨基酸与谷氨酸的羧基功能团相链接,是大蒜水溶物中的主要成分。

3.3 植物中硒形态的研究方法

同位素稀释分析法(IDA)^[35]也是近年在硒形态分析上应用较多的方法之一,同位素追踪可以有效地解决植物硒形态在样品处理和储藏阶段能够相互转化的问题。IDA的优点是植物样品与稀释剂混合后同位素的比值不变,因此,不必考虑样品处理过程中被测元素的损失。此外,植物样品经色谱分离后,在线加入待测元素同位素稀释剂,再进入质谱检测完成同位素稀释分析(柱后同位素稀释法),可以对色谱分离所得

到的未知结构硒形态准确地定量^[45]。同位素稀释分析法将成为未来形态分析方法的重要研究方向之一,在探索未知结构硒形态方面将发挥重要作用。

4 研究展望

植物中硒的吸收非常复杂,和土壤条件密切相关。从人类营养角度分析,特别需要明确进入主粮(如小麦、玉米)中的硒数量和形态,以及提高适宜于人类摄取形态硒的途径。基于这个前提,今后应该在以下领域继续开展更深入和持久的研究。(1)鉴于不同植物硒对人和动物的有效性差异很大,应该研究硒有效性高的植物,为富硒食品加工等提供合适的原料;(2)从分子和基因水平上,探索植物增加硒吸收和转化的途径和手段,培育富硒作物,探讨在生产实践中应用的可能性;(3)植物体内无机硒含量少,有机硒含量多,其中以硒蛋白为主,还有部分硒以挥发态的形式存在。目前,对植物含硒蛋白研究较多,大分子植物硒蛋白方面的研究将是相关领域内科研工作中的重点,小分子硒代氨基酸的研究是未来植物硒深入性研究的方向之一。

参考文献:

- [1] 邱建华,王秋泉,黄本立. 硒形态分析研究进展[J]. 光谱学与光谱分析, 2006(9): 1692-1701.
QIU Jian-hua, WANG Qiu-quan, HUANG Ben-li. New approaches to selenium speciation[J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2006(9): 1692-1701. (in Chinese)
- [2] Gerla, P J, Sharif M U, Korom S F. Geochemical processes controlling the spatial distribution of selenium in soil and water, west central south Dakota, USA[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2011, 62(7): 1551-1560.
- [3] Keskinen R, Rätty M, Yli-Halla M. Selenium fractions in selenate-fertilized field soils of Finland[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2011, 91(1): 17-29.
- [4] 周玫,陈媛. 谷胱甘肽过氧化物酶[J]. 生命的化学, 1985, 5(4): 16-17.
ZHOU Mei, CHEN Yuan. Glutathione peroxidase[J]. *The Chemistry of Life*, 1985, 5(4): 16-17. (in Chinese)
- [5] 果秀敏,牛君仿,方正,等. 植物中硒的形态及其生理作用[J]. 河北农业大学学报, 2003(S1): 142-143.
GUO Xiu-min, NIU Jun-fang, FANG Zheng, et al. The forms of selenium in plants and their physiological function[J]. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2003(S1): 142-143. (in Chinese)
- [6] 张志元,游勇,郭清泉,等. 关于农产品含硒标准的初步研究[J]. 湖北农业科学, 2012(3): 640-642.
ZHANG Zhi-yuan, YOU Yong, GUO Qing-quan, et al. A preliminary study on agricultural products containing selenium standard[J]. *Journal of Hubei Agricultural Science*, 2012(3): 640-642. (in Chinese)

- [7] 薛泰麟, 侯少范, 谭见安, 等. 硒在高等植物体内的抗氧化作用 I. 硒对过氧化作用的抑制效应及酶促机制的探讨[J]. 科学通报, 1993(3): 274-277.
- XUE Tai-lin, HOU Shao-fan, TAN Jian-an, et al. The antioxidant effect of selenium in higher plants I. Selenium on peroxidation inhibitory effect and mechanism of enzymatic discussion[J]. *Chinese Science Bulletin*, 1993(3): 274-277. (in Chinese)
- [8] 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): 103-106.
- WU Yong-yao, LU Xiang-yang, PENG Zhen-kun, et al. The physiological and biochemical function of selenium in rice study[J]. *Chinese Agricultural Science*, 2000(1): 103-106. (in Chinese)
- [9] 朱金霞, 周文生, 郭生虎. 植物中微量元素硒的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2009(13): 5844-5845.
- ZHU Jin-xia, ZHOU Wen-sheng, GUO Sheng-hu. The research progress of trace element selenium in the plant[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2009(13): 5844-5845. (in Chinese)
- [10] 陈 铭, 谭见安, 王五一. 环境硒与健康关系研究中的土壤化学与植物营养学[J]. 土壤学进展, 1994(4): 1-10.
- CHEN Ming, TAN Jian-an, WANG Wu-yi. Study on the relationship between the environmental selenium and health of soil chemistry and plant nutrition[J]. *Journal of Soil Science Progress*, 1994(4): 1-10. (in Chinese)
- [11] 雷红灵. 植物硒及其含硒蛋白的研究[J]. 生命科学, 2012(2): 123-129.
- LEI Hong-ling. Study of plant selenium and selenium-containing protein[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2012(2): 123-129. (in Chinese)
- [12] 米秀博, 邵树勋. 硒的生物有效性及人体和动物吸收探讨[C]. 昆明: 2013 中国环境科学学会学术年会论文集(第八卷), 2013: 6.
- MI Xiu-bo, HAO Shu-xun. Selenium bioavailability and the absorption of human and animal[C]. Kunming: Academic Annual Conference of Chinese Society of Environmental Sciences, 2013: 6. (in Chinese)
- [13] 李春霞, 曹 慧. 植物硒的营养特点及吸收转化机理研究进展[J]. 农业科学研究, 2006(4): 72-76.
- LI Chun-xia, CAO Hui. The research overview of the nutrition characteristics, absorption and transformation of the plants selenium[J]. *Agricultural Research*, 2006(4): 72-76. (in Chinese)
- [14] 杨 柳, 石卓功. 植物体内硒素的研究进展[J]. 现代农业科技, 2011(2): 37-39.
- YANG Liu, SHI Zhuo-gong. Research progress on selenium in plants [J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2011(2): 37-39. (in Chinese)
- [15] Malcolm J Hawkesford, Zhao F J. Strategies for increasing the selenium content of wheat[J]. *Journal of Cereal Science*, 2007, 46(3): 282-292.
- [16] Williams P N, Lombi Enzo, Sun G X, et al. Selenium characterization in the global rice supply chain[J]. *Environmental Science & Technology*, 2009, 43(15): 6024-6030.
- [17] 杜前进, 张永发, 唐树梅, 等. 水稻不同品种在海南富硒土壤中硒的吸收和分配机理[J]. 中国土壤与肥料, 2009(6): 37-40.
- DU Qian-jin, ZHANG Yong-fa, TANG Shu-mei, et al. The different varieties of rice in Hainan mechanism of absorption and distribution of selenium in selenium-rich soil[J]. *China's Soil and Fertilizer*, 2009(6): 37-40. (in Chinese)
- [18] 吴耀明, 杨玉爱. 硒的土壤化学及其生物有效性[J]. 广东微量元素科学, 1996(7): 14-20.
- WU Yao-ming, YANG Yu-ai. Soil chemical and biological validity of selenium[J]. *Guangdong Science of Trace Element*, 1996(7): 14-20. (in Chinese)
- [19] Ellis D R, Salt D E. Plants selenium and human health[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6(3): 273-279.
- [20] White P J, Bowen H C, Parmaguru P, et al. Interactions between selenium and sulphur nutrition in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(404): 1927-1937.
- [21] Elie E K, Nicole C, Hatem R, et al. Characterization of a selenate-resistant *Arabidopsis mutant*, root growth as a potential target for selenate toxicity[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143(3): 1231-1241.
- [22] Barberon M, Berthomieu P, Clairotte M, et al. Unequal functional redundancy between the two *Arabidopsis thaliana* high-affinity sulphate transporters SULTR1; 1 and SULTR1; 2[J]. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 608-619.
- [23] Zhu Y G, Elizabeth A H, Pilon-Smits, et al. Selenium in higher plants: understanding mechanisms for biofortification and phytoremediation[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(8): 436-442.
- [24] Stroud J L, Broadley M R, Foot L, et al. Soil factors affecting selenium concentration in wheat grain and the fate and speciation of Se fertilizers applied to soil[J]. *Plant and Soil*, 2010, 332(1-2): 19-30.
- [25] 陈 金, 潘根兴, 王雅玲. 土壤硒水平对两种春大豆硒吸收与转化的影响[J]. 中国农业科学, 2005(2): 428-432.
- CHEN Jin, PAN Gen-xing, WANG Ya-ling. The influence of soil selenium levels of selenium absorption and transformation of two spring soybean[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005(2): 428-432. (in Chinese)
- [26] 葛晓立, 张光弟, 张绮玲, 等. 张家口地区土壤硒形态分布及其植物有效性初步研究[J]. 地质地球化, 1998(2): 9-15.
- GE Xiao-li, ZHANG Guang-di, ZHANG Qi-ling, et al. Zhangjiakou region soil selenium morphological distribution and plant availability preliminary study[J]. *Geological and Geochemical*, 1998(2): 9-15. (in Chinese)
- [27] Elrashidi M A. Chemical equilibria of selenium in soils: a theoretical development[J]. *Soil Science*, 1987, 144(2): 141-152.
- [28] Zhang H, Feng X B, Jiang CH X, et al. Understanding the paradox of selenium contamination in mercury mining areas: high soil content and low accumulation in rice[J]. *Environmental Pollution*, 2014, 188: 27-36.
- [29] Broadley M R, Alcock J, Alford J, et al. Selenium biofortification of high-yielding winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by liquid or granular Se fertilization[J]. *Plant and Soil*, 2010, 332(1): 5-18.
- [30] Christopher C G, Parker D R, Christopher A, et al. Soil selenium uptake and root system development in plant taxa differing in Se-accumulating capability[J]. *New Phytologist*, 2003, 159(2): 391-401.
- [31] Lyons G, Ortiz-Monasterio I, Stangoulis J, et al. Selenium concentration in wheat grain: Is there sufficient genotypic variation to use in

- breeding?[J]. *Plant and Soil*, 2005, 269(1-2): 369-380.
- [32] Garvin D F, Welch R M, Finley J W. Historical shifts in the seed mineral micronutrient concentration of US hard red winter wheat germplasm[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2006, 86(13): 2213-2220.
- [33] Zhang L, Byrne P F, Pilon-Smits E A H. Mapping quantitative trait loci associated with selenate tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *New Phytologist*, 2006, 170(1): 33-42.
- [34] 覃爱苗, 唐平, 余卫平. 硒在植物中的生物学效应[J]. 东北农业大学学报, 2011(10): 6-11.
TAN Ai-miao, TANG Ping, YU Wei-ping. Biological effect of selenium in plants[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2011(10): 6-11.(in Chinese)
- [35] 程建中, 杨萍, 桂仁意. 植物硒形态分析的研究综述[J]. 浙江农林大学学报, 2012(2): 288-295.
CHENG Jian-zhong, YANG Ping, GUI Ren-yi. Research progress on speciation of selenium compounds in plants[J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2012(2): 288-295.(in Chinese)
- [36] 秦冰, 谷勋刚, 王雅楠, 等. 外源硒肥对茶叶中硒代氨基酸形态及含量影响的研究[J]. 土壤通报, 2013(4): 956-963.
QIN Bing, GU Xun-gang, WANG Ya-nan, et al. Research on exogenous selenium's influencing of the content and form of Se-amino acids in the tea[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2013(4): 956-963.(in Chinese)
- [37] 左银虎. 环境与植物中硒形态研究进展[J]. 植物学通报, 1999(4): 378-380.
ZUO Yin-hu. Advances in the studies on forms of selenium in environment and in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999(4): 378-380.(in Chinese)
- [38] Lu J, Holmgren A. Selenoproteins[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2009, 284: 723-727.
- [39] Wallace Kristin, Kelsey Karl T, Schned Alan, et al. Selenium and risk of bladder cancer: a population-based case-control study[J]. *Cancer Prevention Research*, 2009, 2(1): 70-73.
- [40] 张木. 小白菜镉硒交互效应及其机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
ZHANG Mu. Study on interaction of molybdenum and selenium and its mechanism of Chinese cabbage[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013.(in Chinese)
- [41] 胡秋辉, 朱建春, 潘根兴. 硒的土壤生态环境、生物地球化学与食物链的研究现状[J]. 农村生态环境, 2000(4): 54-57.
HU Qiu-hui, ZHU Jian-chun, PAN Gen-xing. Selenium soil ecological environment and biological geochemistry, and the research situation of the food chain[J]. *Journal of Rural Ecological Environment*, 2000(4): 54-57.(in Chinese)
- [42] 翁蔚, 白堃元. 中国富硒茶研究现状及其开发利用[J]. 茶叶, 2005(1): 24-27.
WENG Wei, BAI Kuan-yuan. China's rich selenium tea research present situation and its development and utilization[J]. *Journal of Tea*, 2005(1): 24-27.(in Chinese)
- [43] 杜玉潇, 李亚男, 陈大清. 植物硒代谢积累及相关酶的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2007(3): 269-276.
DU Yu-xiao, LI Ya-nan, CHEN Da-qing. Plant research progress of selenium metabolism accumulation and related enzyme[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Plants*, 2007(3): 269-276.(in Chinese)
- [44] Dumont E, Vanhaecke F, Cornelis R. Selenium speciation from food source to metabolites: a critical review[J]. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2006, 385(7): 1304-1323.(in Chinese)
- [45] Mitchell K, Raoul-Marie C, Thomas M J, et al. Selenium sorption and isotope fractionation: iron (III) oxides versus iron (II) sulfides[J]. *Chemical Geology*, 2013, 342(1): 21-28.