

植物对硒的吸收转运和形态转化机制

王晓芳¹, 陈思杨¹, 罗章¹, 黄青青¹, 乔玉辉¹, 孙宏杰², 李花粉^{1*}

(1.中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193; 2.山东省淄博市博山区农业综合开发办公室, 山东 淄博 255200)

摘要:阐述了植物对不同形态硒的吸收、转运和形态转化机制。植物主要吸收水溶性硒,包括部分有机硒、硒酸盐和亚硒酸盐。多数研究表明植物对硒酸盐的主动吸收是通过高亲和力的硫酸盐转运子完成,最近的研究表明磷酸盐可以调节亚硒酸盐的吸收,磷酸盐转运子在亚硒酸盐的主动吸收过程中有重要作用;植物吸收的硒酸盐很快从根部转移到地上部,在叶片中被还原成亚硒酸盐,进而转化为有机硒化物进入其他组织;而亚硒酸盐及其代谢产物主要积累在根部,极少转移到地上部。进入植物体中的硒转化为含硒氨基酸和硒蛋白参与植物的代谢。

关键词:硒;植物;吸收;转运;形态

中图分类号:S154.4

文献标志码:A

文章编号:2095-6819(2014)06-0539-06

doi: 10.13254/j.jare.2014.0250

Mechanisms of Selenium Uptake, Translocation and Chemical Speciation Transformation in Plants

WANG Xiao-fang¹, CHEN Si-yang¹, LUO Zhang¹, HUANG Qing-qing¹, QIAO Yu-hui¹, SUN Hong-jie², LI Hua-fen^{1*}

(1.College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2.Agricultural Comprehensive Development Office of Boshan, Zibo 255200, China)

Abstract: In this review, we summarized the uptake, translocation and metabolism mechanisms of selenium (Se) in plants. Water-soluble Se, including selenate, selenite and some organic selenium, was the predominant form taken up by plants. The active uptake of selenate in plant could be mediated by high affinity sulfate transporters. The mechanism of selenite uptake was not well understood, however, recent studies suggested that selenite uptake was probably mediated by Pi transporters. The translocation of Se from root to shoot was dependent on the form of Se supplied. The selenate taken up by plants was readily translocated to the shoots and reduced to selenite in leaves, then converted to organic Se compound. By contrast, most of the selenite taken up by plants in the roots and only a small fraction was translocated to the shoots. Se could be assimilated to seleno amino acids or selenoprotein after plant uptake, and then involved in the metabolism of plants.

Keywords: selenium; plant; uptake; translocation; chemical speciation

硒是人体和动物必需的微量元素,是谷胱甘肽过氧化物酶(GPx)的组成元素和维持酶活性的重要成分^[1],参与了免疫与抗癌的重要生理过程^[2]。研究发现人体的40多种疾病与缺硒有关,如贫血、癌症、肝炎、脑血管疾病、心肌变性、肌营养不良、白内障等^[2]。然而,硒是一把双刃剑,过量的硒也会对人 and 动物产生危害,使人和动物患上“碱性病”或“盲珊症”等慢性中

毒症。硒的丰缺与人和动物的健康都有着密切的关系,缺硒或硒过量都会对机体产生影响。

摄取适量的微量元素硒对保持人体健康是非常必要的,据估计全球约有10亿人口硒摄入量不足^[3]。然而,硒从有益作用到有害作用的浓度范围非常窄,在有益和有害水平的狭窄范围内硒对于人类的健康意义重大,植物担任着这方面的关键角色。硒虽然不是植物生长的必需元素,但是硒可以影响植物的生长发育,参与调控植物的光合和呼吸作用,抵御植物体内自由基伤害,提高植物抗逆能力,与重金属拮抗作用等^[4-7]。人体中有生理功能作用的主要是有机形态的硒,因此植物体中硒的形态对于人类健康也意义重大。植物作为自然硒生态循环过程中的重要中间环

收稿日期:2014-09-26

基金项目:国家自然科学基金项目(41073094,41471271);公益性行业(农业)科研专项(201303106)

作者简介:王晓芳(1991—),女,硕士,主要从事环境化学方面的研究。
E-mail: wangxiaofang@cau.edu.cn

* 通信作者:李花粉 E-mail: lihuafe@cau.edu.cn

节,是人和动物摄入硒的直接来源。植物源有机硒安全、有效,是人和动物摄入硒的最有益途径。因此,了解植物对硒的吸收、转运和形态转化机制,对于科学调控植物硒的生物强化,使其保持在有益范围内对于保障人类健康非常重要。

1 植物对不同形态硒的吸收机制

1.1 植物根系吸收硒的形态

植物体内的硒主要是通过根系从土壤中吸收进入的,土壤中的硒是植物硒的主要来源,可被植物吸收和富集的硒与土壤中硒的丰缺和形态有直接关系。硒在土壤中主要以硒酸盐、亚硒酸盐、元素态硒和有机硒化合物等多种形态存在。不同形态的硒具有不同的化学和生物学特性,对植物的有效性也有很大的差异。植物主要吸收土壤中的水溶性硒,包括部分有机硒、硒酸盐和亚硒酸盐,因此,常把测定水溶性硒作为测定土壤有效硒的一种方法^[8]。在土壤中硒酸盐比亚硒酸盐更易溶于水,且不与 Fe_2O_3 等形成稳定的配合物或复合沉淀,而亚硒酸盐易与铁形成水溶性极低的氧化物和水合氧化物,不易被植物吸收利用^[9]。土壤中水溶性硒含量和形态主要取决于土壤的氧化还原电位、pH 值等因素^[10]。土壤热力学计算结果表明,在碱性好氧的土壤上($\text{pe}+\text{pH}>15$)硒酸盐是主要的形态,在酸性和中性的矿物土壤中($7.5<\text{pe}+\text{pH}<15$)亚硒酸盐是主要形态^[11]。因此,pH 值高的土壤硒溶解度大,可溶态硒含量增高,易于被植物吸收利用,反之在酸性土壤中由于 pH 值低,可溶态硒含量低,植物对硒的吸收利用率也随之降低^[12]。

硒是以硒酸盐、亚硒酸盐或有机态被植物吸收,植物吸收不同形态硒是以不同的模式进行的。对许多陆生植物的相关研究表明,植物对水溶性硒中不同形态无机硒的吸收率比大致为 $\text{Se}^{6+}:\text{Se}^{4+}:\text{Se}=30\ 000:400:1$,其中 Se^{6+} 的有效性最高,且研究证实了土壤 pH 值越接近中性,硒对植物的有效性越高^[8]。但在稻田淹水条件下,土壤溶液中的硒酸盐可被还原为亚硒酸盐,这是水稻可以吸收利用的主要硒形态^[13]。植物也能够吸收有机态的硒,例如硒代蛋氨酸(SeMet)^[14]。Kikkert 等^[15]的水培试验表明小麦幼苗和油菜幼苗对硒代蛋氨酸的吸收比硒酸盐快 100 多倍。

1.2 植物根系对硒酸盐的吸收机制

硒和硫在元素周期表中同属一个主族,离子半径、共价半径及负电性非常相似,生物化学性质也具有相似性,因此许多含硒及含硫的化合物在生物细胞

内不易区分,一部分硒可通过这一途径被植物吸收转化^[16]。许多研究表明植物体内的硒含量与硫水平有着密切关系,同一种植物中有机硒含量高的植株硫含量相对较低。施和平等^[17]研究证实了缺硫处理番茄对硒的吸收运输和转化有促进作用,番茄在经过 3 d 缺硫培养后各部位的有机硒和无机硒均高于对照。Arvy^[18]在对菜豆的研究中也证实了这一点。大蒜是一种含硫高的蔬菜,其对硒也有很强的富集作用。王卫真等^[19]通过柱层析和聚丙烯酰胺梯度凝胶电泳从大蒜中分离出了 2 种分子量为 30 kD 和 33 kD 的硒蛋白,经 HCl 水解后均可检出 Se-蛋氨酸及 Se-胱氨酸(或 Se-半胱氨酸),由此可见,硒是通过取代含硫氨基酸中的硫原子而进入蛋白质的,这两种元素在吸附和吸收过程中发生激烈竞争,硫酸盐通过竞争作用影响硒酸盐的吸收。

虽然不同种类的植物对硒酸盐的选择吸收不尽相同,但是多数研究表明植物对硒酸盐的吸收是通过高亲和力的硫酸盐转运子完成的^[20-22],其在硒酸盐的吸收过程中发挥着重要的作用。吸收动力学与基因表达的研究结果已经表明,硫酸盐转运子有高亲和力和低亲和力 2 种。高亲和力的转运子主要表现在根部对硫酸盐的吸收,米氏常数 K_m 为 $7\sim 10\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$;低亲和力的转运子表现在根部与细胞间的转运,米氏常数 K_m 为 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ^[23-24],这类转运子也可对硫酸盐在细胞间的转运发挥作用。有研究表明硒酸盐是以主动耗能的形式吸收的,即根系吸收土壤中硒酸盐时需要能量^[25]。

1.3 植物对亚硒酸盐的吸收机制

与硒酸盐的吸收不同,对于亚硒酸盐的吸收机制研究较少。早期的研究发现呼吸抑制剂对亚硒酸盐吸收的抑制只有 20%或 30%,表明亚硒酸盐可能是通过被动扩散进入植物根系的^[25]。然而,另一研究发现在 pH 值为 4.0 时,羟胺和 2,4-二硝基苯胍(DNP)的添加使亚硒酸盐的吸收分别降低 72%和 86%^[26]。这种差异主要是由于 pH 值对亚硒酸盐形态的影响^[27]。亚硒酸是一种双质子的弱酸, $\text{pK}_{\text{a}1}$ 和 $\text{pK}_{\text{a}2}$ 分别为 2.57 和 6.60,在不同 pH 值条件下,亚硒酸盐会以 H_2SeO_3 、 SeO_3^{2-} 和 HSeO_3^- 的形式存在,这些水溶态硒随 pH 值变化很大^[27-29]。亚硒酸盐可以以中性分子 H_2SeO_3 的形式通过水通道被水稻根系吸收^[28],并且可以通过硅的吸收转运子 OsNIP2;1(Lsi1) 水通道蛋白转运吸收^[29]。然而,亚硒酸盐以 HSeO_3^- 形式进入植物根系的吸收机制还不是很清楚。

此外,有研究表明供给亚硒酸盐的植物,随着硫浓度水平的增加,植物体内的硒浓度没有显著变化^[30]。然而,有研究发现亚硒酸盐很容易被植物吸收,并且其吸收速率与硒酸盐的吸收速率相似^[31],甚至有时候吸收速率更快,一系列时间梯度下大豆对硒酸盐和亚硒酸盐的吸收研究表明,与硒酸盐相比,植株对亚硒酸盐的吸收速率更快^[32]。有研究表明 SeO_3^{2-} 与 PO_4^{3-} 可能存在相互拮抗的作用,在长期的水培试验中亚硒酸盐的吸收受到磷酸盐的抑制,当磷酸盐浓度增大 10 倍,黑麦草对亚硒酸盐的吸收降低 30%~50%^[31]。最近有研究表明植物对亚硒酸盐的吸收机制和磷酸盐十分相似,可能是由磷的转运子调控的^[33],水稻根系的磷酸盐转运子 OsPT2 在亚硒酸盐的主动吸收过程中有重要作用,OsPT2 过量表达或者缺失都能显著增加或减少水稻对亚硒酸盐的吸收^[34]。

1.4 植物叶片对硒的吸收

植物叶片具有直接快速吸收营养物质并运往其他组织器官的能力,而且由于所施营养物质不接触土壤或接触土壤很少而减少了土壤固定,有利于提高营养物质的利用率,所以叶面喷施是及时调控植株营养状况及施用微量元素普遍采用的有效方法^[35]。研究表明,亚硒酸钠叶面喷施质量浓度不超过 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,叶面施硒可以显著提高青花菜、胡萝卜和大蒜的全硒、有机硒和无机硒的含量,并且有机硒转化率随施硒质量浓度的增加而增加^[36]。对花生的研究表明叶片对硒酸盐和亚硒酸盐两种形态的硒化合物均能吸收利用并转移至植物体的其他部位,但对两种价态硒的吸收富集能力是不同的,这与植物对两种价态硒的吸收机制不同有关。叶面对硒酸盐的吸收能力比亚硒酸盐强,叶面喷施硒酸盐时对提高植物体各部位的含硒量较之亚硒酸盐要高,平均高 2 倍左右^[37]。用亚硒酸钠和硒酸钠富硒肥料对水稻进行叶面喷施,结果表明,籽粒含硒量显著提高,达到 $0.471 \sim 0.640 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,且喷施硒酸钠的籽粒硒含量比喷施亚硒酸钠的高出 35.9%^[38],这也证实了施用添加硒酸盐的肥料对增加作物含硒量具有更高的有效性。

2 植物对不同形态硒的转运机制

植物对不同形态硒的吸收有显著差异,而硒从根向地上部的转移与运输也主要取决于硒的形态。植物吸收的硒酸盐很容易从根部转移到地上部,且在植物中输送时成分不会发生变化,在植物叶片中被还原为亚硒酸盐,进而转化为有机硒化合物,再分配到植物

的其他组织;然而亚硒酸盐被植物根部吸收后很容易转化成其他形态,包括硒代蛋氨酸及其氧化物、硒甲基半胱氨酸等,这些物质主要累积在根部,极小部分转运到地上部^[33]。

Arvy^[25]的研究显示,试验 3 h 内,供给硒酸盐的豆科植物中 50% 的硒酸盐由根部转移到地上部,而供给亚硒酸盐的植株中,大部分硒停留在根部,只有极少部分的硒在在地上部测得。Zayed 等^[30]的试验也证实了这个观点,在比较供给不同形态硒后植物地上部与地下部吸硒量的比值中发现,供给花椰菜、印度芥菜、甜菜和水稻硒酸盐的植株,地上部与地下部硒含量比值为 1.4~17.2,而供给亚硒酸盐时只有 0.2~0.5,供给有机硒的比值也相对较小,在 0.6~1 之间。Hopper 等^[31]的研究发现硒酸盐的迁移比例($\geq 84\%$)远大于亚硒酸盐的迁移比例($\leq 47\%$)。Asher 等^[39]的研究结果表明,当植物供给亚硒酸盐时,亚硒酸盐在根部被植物吸收后,可转化为硒酸盐和其他硒化物向地上部运输至叶片,再由无机硒转化为有机硒。这证实了植物体内转移的硒是以硒酸根形态存在的,但这一转化过程较之根吸收过程慢,在时间梯度下印度芥菜的硒吸收动力学研究中发现,只有 10% 的亚硒酸盐从地下部向地上部迁移,与亚硒酸盐相比,硒酸盐向地上部转移的速率大 2 倍^[40],因此,在根中常积累大量的硒。图 1 是植物对不同形态硒主要是硒酸盐和亚硒酸盐的吸收转运和形态转化机制。

在植物的不同生长阶段,其对硒的吸收和累积能力是有差异的。对于硒累积植物而言,在植物生长初期,硒主要累积在新叶中,随后生长阶段,籽粒中硒含量达到一定高浓度水平,叶片中硒含量急剧减少。对于硒非累积植物,如谷物类作物,待其长成熟后,籽粒与地下部的硒浓度水平基本一致,茎和叶中的硒含量很低。

3 植物体中硒的形态转化

3.1 植物体中的硒形态

硒以硒酸盐、亚硒酸盐或有机态被植物所吸收,进入植物体中的硒通过代谢作用主要转化为各种有机形态。植物体内有机硒分为低分子量化合物和高分子量化合物 2 类,硒的生物大分子主要以含硒蛋白和含硒多糖形式存在,无机硒主要以硒酸盐的形式存在^[41-42]。被植物吸收的硒大部分以有机硒存在,约占总量的 80% 以上,其中又以硒蛋白为主;除硒蛋白外,植物中的部分有机硒还能以蛋氨酸、RNA、多糖果胶、多

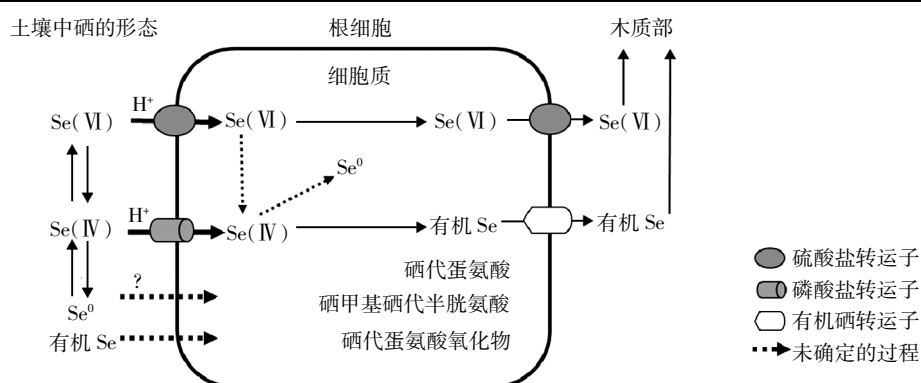


图 1 植物根系对不同形态硒的吸收转运和形态转化示意图

Figure 1 Overview of Se uptake, translocation and speciation in plants

酚结合态存在。赵萍等^[43]研究发现富硒小麦中硒的主要赋存形态是有机态,占总硒的 84.36%,其中硒蛋白占 54.46%,硒多糖次之,少量为硒核酸和其他有机态硒。杨玉玲等^[44]对富硒大豆的研究发现大豆中硒的主要存在形式是有机硒,约占总硒含量的 84%~91%,无机硒的含量较少,仅占 8.9%~16.0%。高柱等^[45]对富硒茶叶的研究也表明茶叶中的硒主要以有机结合态形式存在,含量占总硒的 83.66%,其中硒蛋白含量最高,占有机硒含量的 76.35%。

植物中的硒主要以硒代氨基酸的形式结合于蛋白质上。其在植物体内的小分子形式主要为硒代氨基酸及其衍生物,如硒代胱氨酸[(SeCH₂CH(NH₂)COOH)₂]、硒代半胱氨酸[HSeCH₂CH(NH₂)COOH]、硒代半胱氨酸亚硒酸[HO-SeOCH₂CH(NH₂)COOH]、硒-甲基硒代半胱氨酸[CH₃SeCH₂CH(NH₂)COOH]、硒-丙烯基硒代半胱氨酸氧化硒[CH₃CH=CHSeOCH₂CH(NH₂)COOH]、 γ -谷氨酰基-硒甲基硒代半胱氨酸[HOOCCCH₂CH₂CONHCH(COOH)CH₂SeCH₃]、硒代高胱氨酸[(SeCH₂CH₂CH(NH₂)COOH)₂]、硒代蛋氨酸[CH₃SeCH₂CH₂CH(NH₂)COOH]、硒甲基硒代蛋氨酸[(CH₃)₂-Se⁺-CH₂CH₂CH(NH₂)COOH]、硒代蛋氨酸氧化硒[CH₃SeOCH₂CH₂CH(NH₂)COOH]等^[46]。硒代氨基酸形式在硒累积和硒非累积植物间有明显差异,前者以硒-甲基硒代半胱氨酸为主,同时存在硒代高胱氨酸;后者则以硒蛋氨酸为主,同时含有硒肽,还有的以多糖、果胶、多酚结合态存在^[47]。

3.2 植物体内硒的代谢

植物体内硒与硫具有相同的代谢途径。根系吸收的硒通过木质部运输到叶片的叶绿体中,首先氧化态的 Se⁶⁺被 ATP 硫酸化酶激活形成 5'-磷酸硒的腺苷(APSe);然后在谷胱甘肽和 5'-磷硫酸腺苷(APS)还

原酶的作用下,APSe 还原生成还原态的 Se⁴⁺;在叶绿体内在亚硫酸还原酶的作用下进一步还原为 Se²⁺^[48];接着在半胱氨酸合成酶的作用下与乙酰丝氨酸(OAS)反应生成硒代半胱氨酸^[49];硒代半胱氨酸分别经过胱硫醚- γ -合成酶、胱硫醚- β -裂解酶的作用后最后形成硒代蛋氨酸;然后硒代半胱氨酸和硒代蛋氨酸在其他酶的作用下在叶绿体和细胞液中生成其他含硒氨基酸及硒蛋白。

4 小结

同种作物对不同形态硒的吸收及转运机制有所不同,不同作物对同形态硒的吸收能力及转运亦有差异。植物根系对硒酸盐的吸收主要是通过硫酸盐转运子完成的,对亚硒酸盐的吸收主要是通过磷酸盐转运子完成的,然而关于植物根系对元素态硒、有机态硒的吸收转运机制以及植物叶片对不同形态硒的吸收转运还有待更多的研究。

随着硒对动植物及人体的生物学效应研究日渐深入,富硒作物的研究也引起了广泛的关注。研究并利用不同植物及植物不同器官对不同形态硒的富集特点,以及不同形态硒在植物体内的迁移机制,通过土壤施硒或者叶面喷施硒等方法提高植物的硒含量,有助于指导人们进行富硒作物的生产,这对缺硒地区人民补硒、防治硒缺乏症具有重要意义。

参考文献:

- [1] Rotruck J T, Pope A L, Ganther H E, et al. Selenium: biochemical role as a component of glutathione peroxidase[J]. *Science*, 1973, 179: 588-590.
- [2] Rayman M P. Selenium and human health[J]. *Lancet*, 2012, 379: 1256-1268.
- [3] Williams P N, Lombi E, Sun G X, et al. Selenium characterization in the global rice supply chain[J]. *Environmental Science and Technology*, 2009,

- 43: 6024–6030.
- [4] 王丽霞. 硒元素的植物生理作用及生理机制研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2010(1): 31–32.
WANG Li-xia. Research progress on physiological function and mechanism of selenium for plants[J]. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2010(1): 31–32. (in Chinese)
- [5] Malik J A, Goel S, Kaur N, et al. Selenium antagonises the toxic effects of arsenic on mungbean (*Phaseolus aureus* Roxb.) plants by restricting its uptake and enhancing the antioxidative and detoxification mechanisms[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 77: 242–248.
- [6] Lin L, Zhou W, Dai H, et al. Selenium reduces cadmium uptake and mitigates cadmium toxicity in rice[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2012, 235: 343–351.
- [7] Zhang H, Feng X, Zhu J, et al. Selenium in soil inhibits mercury uptake and translocation in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(18): 10040–10046.
- [8] Fordyce F M, Guangdi Z, Green K, et al. Soil, grain and water chemistry in relation to human selenium-responsive diseases in Enshi district[J]. *Applied Geochemistry*, 2000, 15: 117–132.
- [9] Hamdy A A, Gissel-Nielsen G. Fixation of selenium by clay minerals and iron oxides[J]. *Z Pflanzenernahr Bodenkd*, 1977, 140: 63–70.
- [10] Zhao C, Ren J, Xue C, et al. Study on the relationship between soil selenium and plant selenium uptake[J]. *Plant Soil*, 2005, 277: 197–206.
- [11] Elrashidi M A, Adriano D C, Workman S M, et al. Chemical equilibria of selenite in soils: a theoretical development[J]. *Soil Science*, 1987, 144: 141–152.
- [12] 兰叶青, 毛景东, 计维浓. 土壤中硒的形态[J]. 环境科学, 1994(4): 56–59.
LAN Ye-qing, MAO Jing-dong, JI Wei-nong. Chemical speciation of selenium in soils[J]. *Environmental Sciences*, 1994(4): 56–59. (in Chinese)
- [13] Wang Z J, Gao Y X. Biogeochemical cycling of selenium in Chinese environments[J]. *Applied Geochemistry*, 2001, 16: 1345–1351.
- [14] Abrams M M, Shennan C, Zazoski J, et al. Selenomethionine uptake by wheat seedlings[J]. *Agronomy Journal*, 1990, 82: 1127–1130.
- [15] Kikkert J, Berkelaar E. Plant uptake and translocation of inorganic and organic forms of selenium[J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2013, 65: 458–465.
- [16] White P J, Brown H C, Parmaguru P, et al. Interactions between selenium and sulphur nutrition in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55: 1927–1937.
- [17] 施和平, 刘振声, 张英聚. 番茄幼苗对硒的吸收与硫营养的关系[J]. 核农学报, 1993(1): 61–64.
SHI He-ping, LIU Zhen-sheng, ZHANG Ying-ju. Relation between absorption selenium of tomato seedlings and sulfur nutrition[J]. *Acta Agriculture Nucleatae Sinica*, 1993(1): 61–64. (in Chinese)
- [18] Arvy M P. Translocation of selenium in the bean plant (*Phaseolus vulgaris*) and the field bean (*Vicia faba*)[J]. *Physiologia Plantarum*, 1982, 56(3): 299–302.
- [19] 王卫真, 唐家俊, 彭安. 富硒大蒜含硒蛋白的分离、鉴定和生物活性研究[J]. 生物化学杂志, 1989(3): 229–234.
WANG Wei-zhen, TANG Jia-jun, PENG An. The isolation, identification and the bioactivities of Se-proteins in the selenium rich garlic[J]. *Chinese Biochemical Journal*, 1989(3): 229–234. (in Chinese)
- [20] Terry N, Zayed A M, de Souza M P, et al. Selenium in higher plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2000, 51: 401–432.
- [21] 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: 1927–1937.
- [22] Sors T G, Ellis D R, Salt D E. Selenium uptake, translocation, assimilation and metabolic fate in plants[J]. *Photosynthesis Research*, 2005, 86: 373–389.
- [23] Smith F W, Hawkesford M J, Ealing P M, et al. Regulation of expression of a cDNA from barley roots encoding a high affinity sulphate transporter[J]. *Plant Journal*, 1997, 12: 875–884.
- [24] Shibagaki N, Rose A, McDermott J P, et al. Selenate-resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* identify Sultr1; 2, a sulfate transporter required for efficient transport of sulfate into roots[J]. *Plant Journal*, 2002, 29: 475–486.
- [25] Arvy M P. Selenate and selenite uptake and translocation in bean plants (*Phaseolus vulgaris*)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44: 1083–1087.
- [26] Ulrich J M, Shrift A. Selenium absorption by excised astragalus roots[J]. *Plant Physiology*, 1968, 43: 14–20.
- [27] Zhang L H, Yu F Y, Shi W M, et al. Physiological characteristics of selenite uptake by maize roots in response to different pH levels[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2010, 173: 412–422.
- [28] Zhang L H, Shi W M, Wang X C. Difference in selenite absorption between high and low-selenium rice cultivars and its mechanism[J]. *Plant and Soil*, 2006, 282: 183–193.
- [29] Zhao X Q, Mitani N, Yamaji N, et al. Involvement of silicon influx transporter OsNIP2;1 in selenite uptake in rice[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153: 1871–1877.
- [30] Zayed A, Lytle C M, Terry N. Accumulation and volatilization of different chemical species of selenium by plants[J]. *Planta*, 1998, 206: 284–292.
- [31] Hopper J L, Parker D R. Plant availability of selenite and selenate as influenced by the competing ions phosphate and sulfate[J]. *Plant and Soil*, 1999, 210: 199–207.
- [32] Zhang Y L, Pan G X, Chen J, et al. Uptake and transport of selenite and selenate by soybean seedlings of two genotypes[J]. *Plant and Soil*, 2003, 253: 437–443.
- [33] 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: 92–102.
- [34] Zhang L H, Hu B, Li W, et al. OsPT2, a phosphate transporter, is involved in the active uptake of selenite in rice[J]. *New Phytologist*, 2013, 201: 1183–1191.
- [35] Gupta D C, McRae K B, Winter K A. Selenium enrichment of crops through foliar application[J]. *Canadian Journal of Soil Science*, 1988, 68: 519–526.

- [36] 王晋民, 赵之重, 段 冰. 叶面施硒对不同蔬菜硒富集和产量的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2007(7): 103–106.
WANG Jin-min, ZHAO Zhi-zhong, DUAN Bing. Effect of selenium applications on the selenium accumulation and yield on several kinds of vegetables[J]. *Journal of Northwest A&F University*, 2007(7): 103–106. (in Chinese)
- [37] 王其兵, 李凌浩, 邢雪荣. 植物叶片对硒的吸收与转运[J]. 植物学通报, 1995, 12: 149–155.
WANG Qi-bing, LI Ling-hao, XING Xue-rong. Selenium uptake and transporting by plant leaves[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1995, 12: 149–155. (in Chinese)
- [38] Chen L C, Yang F M, Xu J, et al. Determination of selenium concentration of rice in China and effect of fertilization of selenite and selenate on selenium content of rice[J]. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 2002, 50: 5128–5130.
- [39] Asher C J, Butler G W, Peterson P J. Selenium transport in root systems of tomato[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1977, 28: 279–291.
- [40] De Souza M P, Pilon-Smits E A H, Lytle C M, et al. Rate-limiting steps in selenium assimilation and volatilization by Indian mustard[J]. *Plant Physiology*, 1998, 117: 1487–1494.
- [41] Sathe S K, Mason A C, Rodibaugh R, et al. Chemical form of selenium in soybean lectin[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1992, 40(11): 2084–2091.
- [42] 胡秋辉, 潘根兴, 丁瑞兴, 等. 富硒茶硒的浸出率及其化学性质的研究[J]. 中国农业科学, 1999, 32(5): 69–72.
HU Qiu-hui, PAN Gen-xing, DING Rui-xing, et al. Study on extracting rate of selenium and property of selenium of Se-enriched tea[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1999, 32(5): 69–72. (in Chinese)
- [43] 赵 萍, 刘笑笑, 王 雅, 等. 富硒小麦提取物中硒含量及其抗氧化特性[J]. 食品科学, 2014(15): 94–98.
ZHAO Ping, LIU Xiao-xiao, WANG Ya, et al. Selenium content and antioxidant activity of selenium-enriched wheat[J]. *Food Science*, 2014(15): 94–98. (in Chinese)
- [44] 杨玉玲, 刘元英. 富硒大豆中硒的分布研究[J]. 大豆科学, 2014(4): 610–612.
YANG Yu-ling, LIU Yuan-ying. Study on the distribution of selenium in selenite-enrich soybean[J]. *Soybean Science*, 2014(4): 610–612. (in Chinese)
- [45] 高 柱, 蔡荟梅, 彭传燚, 等. 富硒茶叶中硒的赋存形态研究[J]. 中国食物与营养, 2014(1): 31–33.
GAO Zhu, CAI Hui-mei, PENG Chuan-yi, et al. Distribution rule and combined forms of selenium in selenium-enriched tea[J]. *Food and Nutrition in China*, 2014(1): 31–33. (in Chinese)
- [46] Wanger P D. Selenocompounds in plants and animals and their biological significance[J]. *Journal of the American College of Nutrition*, 2002, 21(3): 223–232.
- [47] 吴 军, 刘秀芳, 徐汉生. 硒在植物生命活动中的作用[J]. 植物生理学通讯, 1999(5): 417–422.
WU Jun, LIU Xiu-fang, XU Han-sheng. Functions of selenium in plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 1999(5): 417–422. (in Chinese)
- [48] Pilon-Smits E A H, Hwang S, Lytle C M, et al. Overexpression of ATP sulfurylase in Indian mustard leads to increased selenate uptake, reduction and tolerance[J]. *Plant Physiology*, 1999, 119: 123–132.
- [49] De Souza M P, Lytle C M, Mulholland M M, et al. Selenium assimilation and volatilization from dimethylselenoniopropionate by Indian mustard[J]. *Plant Physiology*, 2000, 122: 1281–1288.