

# 硒缓解植物重金属胁迫和累积的机制

袁思莉, 余 焱, 万亚男, 王 琪, 乔玉辉, 李花粉\*

(中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193)

**摘要:** 硒(Se)在提高植物抗逆性、缓解重金属胁迫以及降低植物对重金属吸收方面有着重要的作用。本文综述了 Se 参与缓解植物重金属胁迫和累积的机制, Se 能够缓解重金属的胁迫, 主要是因为植物体内由 Se 转化而来的相关产物的生理生化作用产生的综合效果。Se 是谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)的必需组分, GSH-Px 利用谷胱甘肽(GSH)将有毒的过氧化物还原成无毒的物质, 清除由重金属引起的自由基。Se 可以激活植物螯合肽(PC)合成酶及增加 PC 合成的前体, 使植物产生更多的 PC, 形成更多的重金属-PC 配合物。Se 还可以与重金属形成大分子的复合物, 降低重金属的毒害。Se 能够与多种重金属元素产生拮抗效应, 降低植物对重金属的吸收。

**关键词:** 硒; 重金属; 胁迫; 累积

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

文章编号: 2095-6819(2014)06-0545-06

doi: 10.13254/j.jare.2014.0251

## Mechanisms of Selenium Mitigating Stress and Accumulation of Heavy Metals in Plants

YUAN Si-li, YU Yao, WAN Ya-nan, WANG Qi, QIAO Yu-hui, LI Hua-fen\*

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

**Abstract:** Selenium (Se) plays an important role in improving plant stress resistance, mitigating heavy metal stress and reducing heavy metal uptake. This paper reviewed mechanisms involved with Se for mitigation of heavy metal stress and accumulation. Se could alleviate heavy metals stress because of the combined physiological and biochemical effects of the relevant products, including GSH-Px which could change toxic peroxides to non-toxic substances and remove free radicals induced by heavy metals. Se could activate phytochelatin synthase and increase the amount of precursors to phytochelatin (PC), and make plant produce more PC, and form more heavy metal-PC complexes. The formation of Se-heavy metal complexes reduced the biotoxicity of heavy metals. Se could produce antagonistic effect with a variety of heavy metals, and reduce the uptake of heavy metals.

**Keywords:** selenium; heavy metal; stress; accumulation

随着工业的迅猛发展、人口增长、农业现代化以及城镇化进程的加快, 土壤环境日益恶化, 特别是重金属污染已成为世界性的环境问题。根据 2014 年 4 月 17 日国家环境保护部和国土资源部发布的全国土壤污染状况调查公报, 我国土壤总的点位重金属超标率达到 16.1%, 耕地土壤调查点位重金属超标率为 19.4%, Cd、Hg、As、Cu、Pb、Cr、Zn、Ni 8 种元素点位超标率分别为 7.0%、1.6%、2.7%、2.1%、1.5%、1.1%、0.9% 和 4.8%<sup>[1]</sup>。重金属在环境中长期滞留和累积, 会危害生态环境和人体健康<sup>[2-3]</sup>。重金属对环境、农产品等的

污染具有持久性和强烈的生物毒性等特性, 并通过土壤-作物系统迁移累积, 在食物链中浓缩, 使得农产品的安全问题日益严重。采取有效措施, 抑制作物对土壤中重金属的吸收, 降低农产品中重金属含量, 保障食品安全是目前急需解决的问题之一。

硒是人和动物必需的微量营养元素, 具有抗氧化、抗癌、提高机体免疫力等多种生物学功能<sup>[4-5]</sup>。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<sup>[6]</sup>。近几年来, 越来越多的研究表明, 硒能够与多种重金属元素产生拮抗效应, 降低植物对重金属(如镉、汞、铜、铅、砷等)的吸收。因此, 研究硒对植物吸收重金属的影响机制, 对于降低重金属向食物链转移, 提高植物中硒含量具有重要意义。

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: 袁思莉(1991—), 女, 硕士, 主要从事环境污染化学方面的研究。E-mail: yuan\_sl@163.com

\* 通信作者: 李花粉 E-mail: lihuafen@cau.edu.cn

本文通过分析 Se 对缓解植物重金属胁迫和积累的相关机理,希望能够为土壤重金属污染治理提供相关的理论依据。

## 1 Se 的抗氧化作用

植物在重金属胁迫下,自由基等氧化性物质增多,导致膜脂的过氧化作用,会损害生物膜的结构和功能,影响生物膜的完整性。然而有不少学者的研究表明 Se 具有抗氧化作用,能够缓解重金属对植物的胁迫。例如 Se 可以缓解 Cd 对植物幼苗生长的抑制作用,使得保护性酶(超氧化物歧化酶 SOD、过氧化氢酶 CAT 和过氧化物酶 POD)的活性得到改善,叶片中 Cd 含量降低,缓解植物的氧化胁迫,降低脂质过氧化反应<sup>[7-8]</sup>。Feng 等<sup>[9]</sup>认为 Se 与重金属拮抗作用的机制主要表现在:调节生物体内的活性氧和抗氧化剂、重建细胞膜和叶绿体组织、阻碍重金属的吸收和转运、改变重金属的存在形态等几个方面。有学者用小白菜研究发现适当浓度的外源 Se(IV)和 Se(VI)均提高其抗氧化作用,促进了叶绿素的合成和生长<sup>[10]</sup>,在莴苣菜中也发现这两种形态的 Se 的抗氧化以及促进生长的作用<sup>[11]</sup>。此外,研究发现 Se 的添加提高了绿豆苗中抗氧化酶(SOD、CAT、POD、谷胱甘肽还原酶)的含量,增加了金属硫蛋白、硫醇、谷胱甘肽巯基转移酶的含量,缓解了重金属对绿豆的胁迫作用<sup>[12]</sup>。以水稻作为研究材料也发现,膜质过氧化产物 MDA(丙二醛)的含量、O<sup>2</sup>的产生速率和自由基的生成量会随着 Se 浓度的增加而降低<sup>[13]</sup>。在受 Cd 毒害的水稻幼苗体内进行着剧烈的过氧化作用,POD 的活性显著得到提高,SOD 和 CAT 活性下降,而 Se 抑制了水稻幼苗剧烈的过氧化作用,降低了 POD 活性,提高了 SOD 和 CAT 活性<sup>[14]</sup>,此可知添加 Se 对于抑制植物体内的过氧化作用,发挥着非常重要的作用。

向生长小麦的土壤中喷施硒酸钠,发现小麦叶片中的谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)明显提高了<sup>[15]</sup>,Se 是 GSH-Px 的必需组分,Se-半胱氨酸是该酶活性中心的必需因子,GSH-Px 能够利用谷胱甘肽(GSH)将有害的过氧化物还原成无害的羟基化合物,清除氧化性强的自由基,保护细胞膜的结构及功能的完整性,修复分子损伤部位<sup>[16-18]</sup>。Jamall 等<sup>[19]</sup>在动物体内发现 Se 的这种抗氧化作用是由于 SeO<sub>3</sub><sup>2-</sup>使得 Cd<sup>2+</sup>的作用部位从 GSH-Px 转移到 Se 非特异性结合蛋白所提供的不敏感结合部位,从而使组织有足够活性的 GSH-Px 而发挥抗氧化作用。也有研究表明 Se 可以

通过启动与 GSH-Px 合成有关的特异性基因,使得酶的含量提高以及酶的活性增强,从而能够抵抗逆境因子对植物的胁迫;此外,Se 浓度能够影响过氧化物酶(POD)和多酚氧化酶(PPO)的活性,这两种酶是存在于生物体内的另外两种活性氧防御酶,研究显示低浓度的亚硒酸钠可激活这些酶,从而增加植物的抗氧化作用<sup>[20]</sup>。

在植物体内,Se 可以清除由重金属胁迫产生的有害的氧化性物质,维持机体的氧化还原物质正常含量,保护膜结构和功能的完整性,从而提高植物对重金属胁迫的抗性,Se 在植物体内发挥的抗氧化性是 Se 缓解重金属胁迫的机制之一。

## 2 Se 对叶绿体的修复

植物体内叶绿素含量的降低是重金属对植物毒害作用的普遍现象,很多研究结果表明 Se 可以增加叶绿素含量、修复受损的叶绿体,能够在一定程度上缓解重金属对植物的胁迫作用。如陈平等<sup>[14]</sup>研究发现 Se 可减轻 Cd 对水稻幼苗生长的抑制作用,提高了叶片中叶绿素的含量,增加了叶片的干物质积累量。茶树喷施 Se 肥后,叶绿素含量增加了 48%<sup>[21]</sup>;土壤添加低浓度 Se( $\leq 8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )可以增加烤烟叶片中叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量<sup>[22]</sup>。苗期油菜叶片中叶绿素的含量与施用的 Se 浓度之间呈现显著正相关<sup>[23]</sup>。Na<sub>2</sub>SeO<sub>3</sub> 同样增加了小麦叶片中叶绿素的积累量以及促进了叶绿素前体 5-氨基乙酰丙酸(ALA)的形成<sup>[24]</sup>。

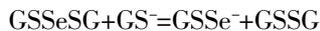
关于 Se 修复叶绿体的机理,可能的原因是 Se 可以通过调控胆色素原脱氨酶(PBGD)和带有-SH 的 5-氨基乙酰丙酸脱水酶(ALAD)这两种酶的相互作用,从而来调控叶绿素的合成<sup>[25]</sup>。谷巍等<sup>[26]</sup>认为重金属会破坏叶绿体的双层膜结构,使得基粒垛叠解体,而加入适量 Se 后可促进植物对 P、K、Ca、Mg、Zn 等的吸收,而这些元素能够促进原叶绿素酸酯还原酶的合成以及修复叶绿体双层膜结构等,从而抑制或补偿了重金属对叶绿素的伤害<sup>[17,27]</sup>,此外有学者分析重金属破坏叶绿素的原因可能是因为重金属与叶绿体中蛋白质的-SH 结合或取代其中的 Fe<sup>2+</sup>和 Mg<sup>2+</sup>等,从而破坏叶绿体的结构和功能,使叶绿素分解<sup>[28]</sup>。同单一 Cd 胁迫相比,添加外源 Se 增加了菠菜中叶绿素的含量,可能是由于 Se 的添加重新活化了细胞膜酶,使叶绿体的代谢运输等功能得到恢复<sup>[29]</sup>。

叶绿体结构和功能的完整对植物有着十分重要

的意义,而 Se 可以增加叶绿素含量,保护叶绿体从而抵抗重金属对植物的危害,这同样是 Se 缓解重金属胁迫的重要机制之一。

### 3 Se-重金属复合物的形成

有学者认为 Se 能够缓解重金属胁迫的另一个机理是因为 Se 可以和重金属形成 Se-重金属复合物,从而减少植物对重金属的吸收,以及降低重金属的生理生化毒性。研究表明  $Cd^{2+}$  可与蛋白质及酶的巯基结合从而改变蛋白质和酶的活性,而 Se 是比 S 更软的碱,根据软硬酸碱规则,理论上 Se 能优先和  $Cd^{2+}$  结合形成 Se-Cd 复合物,使  $Cd^{2+}$  变为稳定无毒的 Se-Cd 大分子配合物。Flora 等<sup>[30]</sup>经研究同样推测 Se 对 Cd 毒性的拮抗作用是因为 Se 和 Cd 的相互作用形成了可逆的 Se-Cd 复合物,从而使生物体内游离态 Cd 的浓度下降,因而大大降低了 Cd 的毒性。但 Nishiyama 等<sup>[31]</sup>的研究发现 Se-Cd 复合物会发生解离,而且解离后的 Cd 会再次表现出毒性效应。目前为止已有研究证实了动物体内 Se 与 Cd 之间的拮抗作用,提出 Se 与 Cd 拮抗作用的机理是<sup>[32]</sup>:



廖琳等<sup>[33]</sup>同样认为 Se 可能与重金属形成了化合物来缓解重金属的胁迫。以大葱为试验材料研究 Se 与 Hg 之间的相互关系,其结果表明增加土壤 Se 的量可以显著抑制无机汞在植物地上部的累积<sup>[34-36]</sup>,而且在水稻的研究中也发现土壤 Se 的增加抑制水稻地上部对无机汞和甲基汞的吸收、转运和富集<sup>[37]</sup>,降低 Hg 对植物的毒害。有学者认为 Se 缓解 Hg 毒害机制是因为土壤中植物根际部位在有机酸的作用,Se 与 Hg 形成了难溶于水的  $HgSe$  ( $pK_{sp}=-645$ ),这样降低了 Hg 的溶解性,因而降低了植物对 Hg 的吸收<sup>[38]</sup>,而且在大葱根部表面检测到  $HgSe$  的存在<sup>[39]</sup>,在 Se 影响大蒜 Hg 吸收的试验中,从大蒜根部和鳞茎部位同样检测到了  $HgSe$  的存在<sup>[36]</sup>。

### 4 Se 与植物螯合肽

植物缓解重金属胁迫的重要物质是植物螯合肽(Phytochelatins, PC),PC 是 Grill 等<sup>[40]</sup>首次 in Cd 胁迫蛇根木的植物细胞中分离得到的物质,是一种由半胱氨酸、谷氨酸和甘氨酸组成的含巯基的螯合多肽,因为它含有大量巯基,对重金属的亲合力大,能够与多

种重金属离子进行配合,使重金属离子失去活性,从而降低重金属对植物的毒性。谷胱甘肽(GSH)是合成 PC 的前体,且在合成 PC 的细胞中发现了 PC 合成酶( $\gamma$ -谷氨酰半胱氨酸二肽酶),这种酶在重金属离子的激发下,能够催化 PC 的形成<sup>[41]</sup>。一般是重金属离子穿过细胞壁和细胞膜进入细胞质,接着激活 PC 合成酶,然后在胞质内以 GSH 为底物酶促使合成 PC,最后 PC 与重金属离子配合形成重金属-PC 螯合物,从而使重金属离子失去活性,重金属-PC 螯合物在 ATP 的作用下穿过液泡膜转运到液泡中储存<sup>[42]</sup>,例如进入细胞中的大部分 Cd 和 Hg 与 PC 结合成复合物,然后进入液泡中隔离来降低其毒性<sup>[43]</sup>。

目前已有研究发现可以通过添加 Se 来促进 PC 的形成,从而缓解重金属的胁迫作用。如一些学者发现 PC 合成酶能被  $SeO_4^{2-}$ 、 $SeO_3^{2-}$  等多种阴离子激活<sup>[44]</sup>,而且添加 Se 能够增加 PC 合成前体 GSH 的形成<sup>[45]</sup>,Cintia 等<sup>[46]</sup>研究发现在  $Cd^{2+}$ 、 $SeO_3^{2-}$ 、 $Ni^{2+}$  存在的介质中,半胱氨酸合成酶基因过量表达的转基因烟草的半胱氨酸和 GSH 含量有所增加,而且该烟草对重金属的耐性明显高于野生型烟草。

综上所述,Se 可以激活 PC 合成酶及增加 PC 的合成前体 GSH,使植物有条件产生更多的 PC,配合更多的重金属离子,形成更多的重金属-PC 螯合物,从而使重金属离子失去活性,最终达到缓解植物重金属的胁迫和累积的作用,因而 Se 可以通过影响植物螯合肽的生成来改变重金属对植物的胁迫作用。

### 5 Se 对重金属吸收的影响

Se 是人和动物所必需的微量营养元素,具有抗氧化、抗癌、提高机体免疫力等多种生物学功能<sup>[47-48]</sup>。自从 1960 年发现  $Na_2SeO_3$  能预防  $CdCl_2$  对大鼠睾丸的损伤后,人们对 Se 与重金属的作用进行了大量的研究。近几年来越来越多的研究证明 Se 能够与多种重金属元素产生拮抗效应,降低植物对多种重金属的吸收,如 Cd、Hg、Cu、Pb、As 等<sup>[12,49-50]</sup>。在田间施用含 Se 营养剂发现可使水蜜桃中 Pb、Cd、Hg 分别减少 83.5%、65.5%、23.9%<sup>[51]</sup>,对其他植物如油菜、水稻的研究也同样发现 Se 的施用降低了重金属元素的吸收<sup>[52]</sup>。另外在大葱的培养中发现 Se 的添加减少了大蒜根、鳞茎、叶片对 Hg 的吸收<sup>[36]</sup>,近期有很多研究也发现 Se 降低了多种植物对 Cd 的吸收<sup>[29,49,53-54]</sup>。

关于 Se 影响 As 的吸收机制,有学者认为 As 多数以阴离子形式存在( $AsO_3^{3-}$ 、 $AsO_4^{2-}$ ),而 Se 也以阴离

子形式存在( $\text{SeO}_3^{2-}$ 、 $\text{SeO}_4^{2-}$ ),它们在结构上具有相似性,因而可能存在相似的吸收机制,存在着相互竞争关系<sup>[55]</sup>。Malik 等<sup>[12]</sup>研究表明 Se 的添加减少了绿豆对 As 的吸收。

目前关于硒与重金属拮抗的分子生物学机制研究较少,主要是毒理学方面的研究,如硒可以通过调节白鼠肝脏内金属硫蛋白基因 MT-1 和 MT-2 的表达来减少镉对有机体的毒害作用<sup>[56]</sup>。Srivastava 等<sup>[57]</sup>曾通过硒砷拮抗对蜈蚣草的影响研究推论硒可能作为一种诱导剂启动植物中抗氧化系统的表达从而减缓了重金属的毒性。也有很多研究发现,加硒可以减轻镉污染对植物吸收其他必需元素的影响,如 Fe、Zn、Mn 等<sup>[9]</sup>,这些增加的元素进而可以通过减少基因 IRT1 的表达来减少植物对镉的吸收转运<sup>[58]</sup>。

此外,土壤中 Se 的增加会减少重金属向地上部的转运,例如已有研究发现 Se 的增加使得 Hg 和 MeHg 从土壤向水稻籽粒的迁移量减少了<sup>[50]</sup>,于淑慧等<sup>[54]</sup>向营养液中添加一定量的 Se,同样发现 Se 的存在使 Cd 从根部向地上部的转移得到了抑制。关于 Se 与 Cd 在水稻中的拮抗作用的研究发现,Se 对 Cd 的效应可通过影响叶片对某些微量元素的吸收来减少 Cd 对水稻的毒性<sup>[9,27]</sup>。关于 Se 影响 Cd 的吸收机理,目前研究只知道 Se 一般是以  $\text{SeO}_4^{2-}$ 、 $\text{SeO}_3^{2-}$  或有机态被植物吸收利用,然而 Cd 在自然环境中一般以阳离子的形式存在,这与以阴离子形式存在的 Se 在理论上至少不存在吸收竞争关系,关于 Se 影响了 Cd 的吸收还是转运以及哪个方面占主导作用的研究还较少。但是植物可能通过吸收 Se 后产生的产物发挥作用,如被植物吸收利用的 Se 大部分以有机 Se 存在,以 Se 蛋白为主,除蛋白 Se 外,植物中的部分有机 Se 还能以蛋氨酸、RNA、多糖果胶、多酚结合态存在,其中某些产物或许能影响植物对重金属的跨细胞壁跨膜吸收,从而表现为 Se 对重金属吸收的抑制效果。因而到底 Se 是怎样影响重金属的吸收有待深入研究。

## 6 结论与展望

Se 能够缓解重金属的胁迫,是因为在植物体内由 Se 转化而来的相关产物的生理生化作用产生的综合效果。Se 可以影响营养物质的吸收从而间接影响植物对重金属的吸收;以 Se 为必需因子的谷胱甘肽过氧化物酶的抗氧化作用;Se 影响 PC 合成酶和谷胱甘肽进而影响植物螯合肽的合成,这些都涉及 Se 缓解植物对重金属的胁迫和积累。已有研究表明 Se 是

通过取代含硫氨基酸中的硫而进入氨基酸或蛋白质中,且 Se 和 S 具有相似的生理生化性质,在以后的工作中可以进一步研究被 Se 取代的 Se 代氨基酸是否与未被取代之前的氨基酸具有相似的生理生化性质,如 Se 代半胱氨酸和半胱氨酸是否具有相同的生理功能和作用;-SH 具有结合重金属的功能,被 Se 取代后是否同样能结合重金属。研究 Se 代蛋白或者 Se 代氨基酸的生理生化作用十分有意义,这样可以进一步确定 Se 影响植物重金属胁迫的机制。

## 参考文献:

- [1] 环境保护部. 环境保护部和国土资源部发布全国土壤污染状况调查公报[R/OL]. [http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/qt/201404/t20140417\\_270670.htm](http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/qt/201404/t20140417_270670.htm) 2014-04-17.
- [2] 郭笑笑,刘从强,朱兆洲,等. 土壤重金属污染评价方法[J]. 生态学杂志, 2011, 30(5): 889-896.  
GUO Xiao-xiao, LIU Cong-qiang, ZHU Zhao-zhou, et al. Evaluation methods for heavy metals contamination[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(5): 889-896. (in Chinese)
- [3] 骆永明,滕应. 我国土壤污染退化状况及防治对策[J]. 土壤, 2006, 38(5): 505-508.  
LUO Yong-ming, TENG Ying. Status of soil pollution degradation and countermeasures in China[J]. *Soil Science*, 2006, 38(5): 505-508. (in Chinese)
- [4] Brown K M, Arthur J R. Selenium, selenoproteins and human health: a review[J]. *Public Health Nutrition*, 2001, 4(2b): 593-599.
- [5] Rayman M P. The argument for increasing selenium intake[J]. *Proceedings of the Nutrition Society*, 2002, 61(2): 203-215.
- [6] 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, 38(1): 31-31, 47.  
WANG Li-xia. Research progress on physiological function and mechanism of selenium for plants[J]. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2010, 38(1): 31-31, 47. (in Chinese)
- [7] Filek M, Keskinen R, Hartikainen H, et al. The protective role of selenium in rape seedlings subjected to cadmium stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(8): 833-844.
- [8] Filek M, Kościelniak J, Żabanowska M, et al. Selenium-induced protection of photosynthesis activity in rape (*Brassica napus*) seedlings subjected to cadmium stress, fluorescence and EPR measurements[J]. *Photosynthesis Research*, 2010, 105(1): 27-37.
- [9] Feng R, Wei C, Tu S, et al. A dual role of Se on Cd toxicity: evidences from the uptake of Cd and some essential elements and the growth responses in paddy rice[J]. *Biological Trace Element Research*, 2013, 151(1): 113-121.
- [10] 薛瑞玲,梁东丽,吴雄平,等. 亚硒酸钠和硒酸钠对小白菜生长生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(5): 974-980.  
XUE Rui-ling, LIANG Dong-li, WU Xiong-ping, et al. Effects of selenite and selenate on growth and physiological characteristics of pak-choi[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30(5): 974-

- 980.(in Chinese)
- [11] Ramos S J, Faquin V, Guierme, et al. Selenium biofortification and antioxidant activity in lettuce plants fed with selenate and selenite[J]. *Plant Soil and Environment*, 2010, 56: 584-588.
- [12] 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.
- [13] 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, 33(1): 100-103.  
WU Yong-yao, LU Xiang-yang, PENG Zhen-kun, et al. Effect of Se on physiological and biochemical characters of paddy rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2000, 33(1): 100-103.(in Chinese)
- [14] 陈平, 余士元, 陈惠阳, 等. 硒对镉胁迫下水稻幼苗生长及生理特性的影响[J]. 广西植物, 2002, 22(3): 277-282.  
CHEN Ping, YU Shi-yuan, CHEN Hui-yang, et al. Effects of Se on growth and some physiological characteristics of rice seedling under Cd stress[J]. *Guihaia*, 2002, 22(3): 277-282.(in Chinese)
- [15] 薛文韬, 严峻, 杨荣志, 等. 硒酸钠对小麦谷胱甘肽过氧化物酶活性的影响[J]. 贵州农业科学, 2010, 38(12): 89-91.  
XUE Wen-tao, YAN Jun, YANG Rong-zhi, et al. Effect of sodium selenite on glutathione peroxidase activity of different wheat varieties[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2010, 38(12): 89-91.(in Chinese)
- [16] Yadav S K. Heavy metals toxicity in plants: an overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants[J]. *South African Journal of Botany*, 2010, 76: 167-179.
- [17] 陈铭, 刘更另. 高等植物的硒营养及在食物链中的作用[J]. 土壤通报, 1996, 27(4): 185-188.  
CHEN Ming, LIU Geng-ling. Selenium nutrition of higher plant and the role of selenium in the food chain[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 1996, 27(4): 185-188.(in Chinese)
- [18] 黄爱纓, 吴珍龄. Na<sub>2</sub>SeO<sub>3</sub>对稻苗生长及谷胱甘肽过氧化物酶的影响[J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 1997, 22(4): 421-425.  
HUANG Ai-ying, WU Zhen-ling. The effects of Na<sub>2</sub>SeO<sub>3</sub> on rice seedling growth and glutathione peroxidase activity[J]. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science)*, 1997, 22(4): 421-425.(in Chinese)
- [19] Jamall I S, Smith J C. Effects of cadmium on glutathione-peroxidase, superoxide-dismutase, and lipid peroxidation in the rat heart: a possible mechanism of cadmium cardiotoxicity[J]. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 1985, 80: 33-42.
- [20] 汪志君, 蒋士龙, 李式军. 麦芽富硒及其生化特性的研究[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2002, 23(2): 74-78.  
WANG Zhi-jun, JIANG Shi-long, LI Shi-jun. Study on the riched-Se of barely and its biological character[J]. *Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition)*, 2002, 23(2): 74-78.(in Chinese)
- [21] Chen Y. Growing Se rich tea plant[C]. Proceedings of International Tea Quality-Human Health Symposium, 1995, 11: 7-10.
- [22] 许自成, 邵慧芳, 孙曙光, 等. 土壤施硒对烤烟生理指标的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(23): 7179-7187.  
XU Zi-cheng, SHAO Hui-fang, SUN Shu-guang, et al. Effects of selenium added to soil on physiological indexes in flue-cured tobacco[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(23): 7179-7187.(in Chinese)
- [23] 张驰, 吴永尧, 彭振坤, 等. 硒对油菜苗期叶片色素的影响研究[J]. 湖北民族学院学报(自然科学版), 2002, 20(3): 63-65.  
ZHANG Chi, WU Yong-yao, PENG Zhen-kun, et al. Influence of selenium on the content of chloroplast pigment in rape seedlings[J]. *Journal of Hubei Institute for Nationalities (Natural Science Edition)*, 2002, 20(3): 63-65.(in Chinese)
- [24] 王宁宁, 杜晓光, 朱亮基. 亚硒酸钠对转绿小麦叶片内叶绿素生物合成和某些抗氧化作用的影响[J]. 南开大学学报(自然科学版), 1994(2): 21-24.  
WANG Ning-ning, DU Xiao-guang, ZHU Liang-ji. The effects of selenite on chlorophyll biosynthesis and some antioxidation in greening wheat leaves[J]. *Journal of Nankai University (Natural Science)*, 1994(2): 21-24.(in Chinese)
- [25] Padmaja K, Prasad D D K, Prasad A R K. Effect of selenium on chlorophyll biosynthesis in mung bean seedlings[J]. *Phytochemistry*, 1989, 28(12): 3321-3324.
- [26] 谷巍, 施国新, 杜开和, 等. 汞、镉复合污染对轮叶狐尾藻的毒害影响[J]. 南京师大学报(自然科学版), 2001, 24(3): 75-79.  
GU Wei, SHI Guo-xin, DU Kai-he, et al. The toxic effect of Hg<sup>2+</sup> and Cd<sup>2+</sup> combined pollution on *Myriophyllum verticillatum* Linn[J]. *Journal of Nanjing Normal University (Natural Science)*, 2001, 24(3): 75-79.(in Chinese)
- [27] 陈平, 吴秀峰, 张伟锋, 等. 硒对镉胁迫下水稻幼苗叶片元素含量的影响[J]. 中国农业生态学报, 2006, 14(3): 114-117.  
CHEN Ping, WU Xiu-feng, ZHANG Wei-feng, et al. Effects of Se on element contents in leaves of rice seedling under Cd stress[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(3): 114-117.(in Chinese)
- [28] 孙塞初, 王焕校, 李启任. 水生维管束植物受镉污染后的生理变化及受害机制初探[J]. 植物生理学报, 1985, 11(2): 113-121.  
SUN Sai-chu, WANG Huan-xiao, LI Qi-ren. Preliminary studies on physiological changes and injury mechanism in aquatic vascular plants treated with cadmium[J]. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1985, 11(2): 113-121.(in Chinese)
- [29] 郭锋, 樊文华, 冯两蕊, 等. 硒对镉胁迫下菠菜生理特性、元素含量及镉吸收转运的影响[J]. 环境科学学报, 2014, 34(2): 524-531.  
GUO Feng, FAN Wen-hua, FENG Liang-rui, et al. Effects of selenium on the physiological characteristics, element counters, uptake and transportation of Cd in spinach under Cd stress[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2014, 34(2): 524-531.(in Chinese)
- [30] Flora S J, Behari J R, Ashquin M, et al. Time-dependent protective effect of selenium against cadmium-induced nephrotoxicity and hepatotoxicity[J]. *Chemico-Biological Interactions*, 1982, 42: 345-351.
- [31] Nishiyama S, Nakamura K, Konish Y. Effect of selenium on blood pressure, urinary sodium excretion and plasma aldosterone in cadmium-treated male rats[J]. *Archives of Toxicology*, 1987, 59: 365-370.
- [32] 王强. 微量元素硒对镉的拮抗作用的研究[J]. 纺织高校基础科学学报, 1998, 11(4): 325-328.  
WANG Qiang. A study on the antagonism of selenium to cadmium[J].

- Basic Sciences Journal of Textile Universities*, 1998, 11(4): 325–328. (in Chinese)
- [33] 廖琳, 胡晓荣, 李晖, 等. 生态环境中镉对生物体毒性作用机理及硒对该毒性拮抗作用的研究进展[J]. *四川环境*, 2002, 21(2): 21–24.  
LIAO Lin, HU Xiao-rong, LI Hui, et al. Research progress in Cd toxicity mechanism and the antagonistic mechanisms of Se to Cd[J]. *Sichuan Environment*, 2002, 21(2): 21–24. (in Chinese)
- [34] Afton S E, Caruso J A. The effect of Se antagonism on the metabolic fate of Hg in *Allium fistulosum*[J]. *J Anal Atom Spectrom*, 2009, 24(6): 759–766.
- [35] Zhao J, Gao Y, Li Y, et al. Selenium inhibits the phytotoxicity of mercury in garlic (*Allium sativum*)[J]. *Environ Res*, 2013, 125: 75–81.
- [36] Zhao J, Hu Y, Gao Y, et al. Mercury modulates selenium activity via altering its accumulation and speciation in garlic (*Allium sativum*)[J]. *Metallomics*, 2013, 5(7): 896–903.
- [37] Zhang H, Feng X, Zhu J, et al. Selenium in soil inhibits mercury uptake and translocation in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Environ Sci Technol*, 2012, 46: 10040–10046.
- [38] Shanker K, Mishra S, Srivastava S, et al. Study of mercury–selenium (Hg–Se) interactions and their impact on Hg uptake by the radish (*Raphanus sativus*) plant[J]. *Food and Chemical Toxicology*, 1996, 34: 883–886.
- [39] McNear D H, Afton S E, Caruso J A. Exploring the structural basis for selenium/mercury antagonism in *Allium fistulosum*[J]. *Metallomics*, 2012, 4(3): 267–276.
- [40] Grill E, Winnacker E L, Zenk M H. Phytochelatins: the principal heavy–metal complexing peptides of higher plants[J]. *Science*, 1985, 230: 674–676.
- [41] Grill E, Löffler S, Winnacker E L, et al. Phytochelatins, the heavy–metal–binding peptides of plants, are synthesized from glutathione by a specific  $\gamma$ -glutamylcysteine dipeptidyl transpeptidase (phytochelatin synthase)[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1989, 86: 6838–6842.
- [42] Rama Dal, Rai J P N. Phytochelatins: peptides involved in heavy metal detoxification[J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2010, 160: 945–963.
- [43] Park J Y, Song W Y, Donghwi ko, et al. The phytochelatin transporters AtABCC1 and AtABCC2 mediate tolerance to cadmium and mercury[J]. *The Plant Journal*, 2012(69): 278–288.
- [44] Salt D E, Prince R C, Pickering I J, et al. Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in Indian mustard[J]. *Plant Physiology*, 1995, 109: 1427–1443.
- [45] Rana S V. Protective effects of GSH, vitamin E, and selenium on lipid peroxidation in cadmium–fed rats[J]. *Biological Trace Element Research*, 1996, 51: 161–168.
- [46] Cintia G K, Masaaki N, Michimi N. Heavy metal tolerance of transgenic tobacco plants over–expressing cysteine synthase[J]. *Biotechnology Letters*, 2004, 26: 153–157.
- [47] Brown K M, Arthur J R. Selenium, selenoproteins and human health: a review[J]. *Public Health Nutrition*, 2001, 4(2b): 593–599.
- [48] Rayman M P. The argument for increasing selenium intake[J]. *Proceedings of the Nutrition Society*, 2002, 61(2): 203–215.
- [49] 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.
- [50] 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.
- [51] 张志元, 张翼, 郭清泉, 等. 含硒植物营养剂对桃和梨吸收铅、镉、汞的拮抗作用[J]. *作物研究*, 2011, 25(4): 368–369.  
ZHANG Zhi-yuan, ZHANG Yi, GUO Qing-quan, et al. Antagonism role of containing selenium plant nutrition agent used on peach and pear in absorption of lead, cadmium and mercury[J]. *Crop Research*, 2011, 25(4): 368–369. (in Chinese)
- [52] 王海男, 刘汉湖. 硒对油菜镉中毒缓解作用的研究[J]. *山东农业科学*, 2012, 44(4): 62–64.  
WANG Hai-nan, LIU Han-hu. Research on alleviation of cadmium pollution to rape by selenium[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2012, 44(4): 62–64. (in Chinese)
- [53] 梁程, 林匡飞, 张雯, 等. 不同浓度硫处理下硒镉交互胁迫对水稻幼苗的生理特性影响[J]. *农业环境科学学报*, 2012, 31(5): 857–866.  
LIANG Cheng, LIN Kuang-fei, ZHANG Wen, et al. Effects of sulfur and selenium treatment on plant growth and some physiological characteristics of rice under cadmium stress[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(5): 857–866. (in Chinese)
- [54] 于淑慧, 周鑫斌, 王文华, 等. 硒对水稻幼苗吸收镉的影响[J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2013, 35(9): 17–22.  
YU Shu-hui, ZHOU Xin-bin, WANG Wen-hua, et al. Effects of selenium on cadmium absorption in rice seedlings[J]. *Journal of Southwest University (Natural Science)*, 2013, 35(9): 17–22. (in Chinese)
- [55] 陈海珍, 陈志澄, 刘世哲, 等. 硒与砷在植物中相互作用的实验研究[J]. *农业环境保护*, 2001, 20(2): 91–93.  
CHEN Hai-zhen, CHEN Zhi-cheng, LIU Shi-zhe, et al. Experimental study on interaction of selenium and arsenic in plant[J]. *Agro-Environmental Protection*, 2001, 20(2): 91–93. (in Chinese)
- [56] Banni M, Messaoudi I, Said L, et al. Metallothionein gene expression in liver of rats exposed to cadmium and supplemented with zinc and selenium[J]. *Archives of Environmental Contamination And Toxicology*, 2010, 59(3): 513–519.
- [57] Srivastava M, Ma L Q, Rathinasabapathi B, et al. Effects of selenium on arsenic uptake in arsenic hyperaccumulator *Pteris vittata* L.[J]. *Biore-source Technology*, 2008, 100: 1115–1121.
- [58] Pedas P, Ytting C K, Fuglsang A T, et al. Management efficiency in barely: identification and characterization of the metal iron transporter HvIRT1[J]. *Plant Physiology*, 2008, 148: 455–466.