

朱燕云, 吴文良, 赵桂慎, 等. 硒在动植物及微生物体中的转化规律研究进展[J]. 农业资源与环境学报, 2018, 35(3): 189-198.

ZHU Yan-yun, WU Wen-liang, ZHAO Gui-shen, et al. Progress of Selenium Biological Transformation in Animals, Plants, and Microorganisms[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2018, 35(3): 189-198.

硒在动植物及微生物体中的转化规律研究进展

朱燕云, 吴文良, 赵桂慎, 郭岩彬*

(中国农业大学资源与环境学院, 生物多样性与有机农业北京市重点实验室, 北京 100193)

摘要:我国低硒地区占国土总面积的72%,其中严重缺硒地区的粮食等天然食物硒含量较低,当地人因无法从食物中摄取足够硒而罹患多种疾病。因此,通过科学手段有效解决我国人体缺硒问题意义非凡。植物性食物是动物和人体碳水化合物及矿物质等营养的重要来源,植物吸收环境中的硒,并将其转化为有机态硒,之后通过食物链为人体吸收利用,这是一种安全有效的缓解人体硒摄入匮乏的途径。植物生长过程中所需的矿物质营养大多都来自于土壤,微生物作为土壤中广泛存在的一种生物,不仅在植物促生方面发挥着重要作用,而且还可通过生物活化等作用,将土壤中的硒转化为有利于植物吸收的形态,进而提高植物对硒的利用率。本文综述了目前关于动物、植物、微生物对硒转化利用规律方面的研究进展,以期为今后通过微生物介导途径,提高植物吸收转化环境硒的效率,改善动物及人体缺硒状况,进而解决缺硒地区人体健康问题提供有价值的参考信息。

关键词: 硒;生物转化;动物;植物;微生物

中图分类号:S181;Q938

文献标志码:A

文章编号:2095-6819(2018)03-0189-10

doi: 10.13254/j.jare.2017.0237

Progress of Selenium Biological Transformation in Animals, Plants, and Microorganisms

ZHU Yan-yun, WU Wen-liang, ZHAO Gui-shen, GUO Yan-bin*

(College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing Key Laboratory of Biodiversity and Organic Farming, Beijing 100193, China)

Abstract: Low selenium areas of China are covering about 72% of the land area. People who are seriously deficient in selenium always suffering a variety of diseases due to that they could not get enough selenium from the local food. Therefore, it is significant to solve the problems caused by the selenium deficiency in human body with scientific methods. Plant-based foods provide an indispensable source of carbohydrates and minerals for animals and human. Selenium in the environment can be absorbed and transformed into organic species by plants, which is a safe and effective way to meet the people's demand of selenium. Mineral nutrients required for plant growth almost come from the soil that is suitable for microbial survival, also, microorganism not only play an important role in promoting plant growth but also is advantageous to the plants absorbing and utilizing selenium in the soil effectively. In this paper, the research progress of selenium transformation in animals, plants, and microorganism were reviewed to give people some enlightenments for further improving the present situation of selenium deficiency in animals and human.

Keywords: selenium; biotransformation; animals; plants; microorganism

硒(Selenium, Se)具有很多重要的生物学功能,如抗氧化、抗癌、修复损伤细胞等。在生物组织中,硒可以形成多种硒代谢产物参与代谢活动,如甲硒醇

(CH₃Se)是抗癌的重要物质,具有增强人体免疫力并防止衰老的功能^[1]。同时,硒也是人体内谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)、谷氧还蛋白还原酶(Grx)、硫氧还

收稿日期:2017-09-23 录用日期:2018-01-19

基金项目:国家自然科学基金项目(31470531);公益性行业(农业)科研专项(201303106)

作者简介:朱燕云(1987-),女,陕西宝鸡人,博士研究生,从事微生物生态学、环境修复等研究。E-mail: zhuyanyun1987@126.com

*通信作者:郭岩彬 E-mail: guoyb@cau.edu.cn

蛋白还原酶(NTR)及其他一些脱碘酶等含硒酶蛋白的必需组分^[2]。

硒元素发现至今整整 200 年,随着人类对硒的认识日益加深,如何通过科学手段有效的补硒成为了当下社会的焦点问题之一。我国缺硒状况十分严重,东北到西南有一条狭长的缺硒带,这条缺硒带也是我国主要的克山病、大骨节病的高发区域^[3]。目前国内,人体硒元素的补充途径主要有硒保健药物、硒营养强化剂和食物补硒等,其中食物补硒是最为经济、安全、有效的途径。美国国家食品和营养委员会(FNB)所推荐的成人膳食硒量的范围是 55~400 $\mu\text{g}\cdot\text{d}^{-1}$,若每日膳食小于 55 μg 则可能引起缺硒症状,若大于 400 μg 可能会引起硒中毒^[4-5]。因此,无论对缺硒地区的人或动物还是植物来说,开发低毒、高效的硒源,寻求较佳的补硒方式和途径尤为重要。本文针对我国目前的缺硒现状,通过总结硒在动植物及微生物体中的代谢规律,从生态学的视角提出了一种新思路,即通过微生物介导途径,提高植物吸收转化环境硒的效率,改善动物及人体缺硒状况,实现安全有效的补硒。

1 硒在动物及人体内的代谢规律

硒作为动物生长发育所必需的微量元素之一,发挥着重要的生物学功能,在不同的组织器官中,硒的分布各不相同。已有研究表明,硒大多沉积在动物的肝脏、肾脏、胰脏中,较少沉积于血液、骨骼和肌肉中^[6]。硒在动物和人体中发挥作用主要是通过硒蛋白实现,到目前为止,人体中已发现的硒蛋白有 25 种,可分为两大类:(1)以游离态存在于细胞内,即游离硒蛋白,共有 16 种;(2)位于细胞膜结构上,被称为膜硒蛋白,共 9 种^[7]。不同的硒蛋白类型具有不一样的生物学功能,例如游离态的 GSH-Px 主要在移除过氧化氢、脂质过氧化物、磷脂和胆固醇过氧化物方面发挥着重要作用;硒蛋白 P(SelP、SePP)既是血液硒的主要贡献者也是硒含量状态的很好指示者,通过血液将硒从肝脏转运出来,进而发挥抗氧化作用。膜结构中硒蛋白 K(SelK)可促进内质网或肌浆网内钙库中 Ca^{2+} 的释放,在心肌细胞中参与应对氧化应激保护心肌细胞免受伤害,在人肝癌细胞中参与调节内质网应激^[8]。

Navarro-Alarcon 等^[9]研究发现,人体主要通过十二指肠的肠壁细胞来吸收食物中的硒,细胞依靠氨基酸转运系统和 GSH-Px 的代谢系统来完成对硒的吸收。Santhosh 等^[5]通过研究发现,SePP 可在人体的肝

脏中合成,然后通过血液循环从肝脏中转出,后被转运到大脑、肾脏和心脏等不同器官,进而发挥功效。Verma 等^[10]通过 Western bolt 检测小鼠不同组织中 SelK 的表达,结果显示 SelK 在脾脏中表达相对较高并参与免疫调节。近期,Gao 等^[8]通过实验,评估鸡的睾丸组织中 25 种硒蛋白在硒缺情况下的变化,发现谷胱甘肽过氧化物酶(Gpx1)、硒蛋白 K(Selk)和硒蛋白 h(Selh)这 3 种硒蛋白含量相对于对照组显著减少,推测 Gpx1、Selk 和 Selh 这 3 种硒蛋白可能在维持鸡睾丸正常生理功能中扮演着关键的角色。Rayman 等^[11]针对硒在人体心血管疾病防治中的作用机制进行了研究,结果发现硒主要以硒蛋白的形式参与到预防心血管细胞脂质氧化修饰过程中,抑制了血小板的聚集,减少了炎症的发生,这些与心脏代谢相关的硒蛋白包括了 Gpx1、Gpx3、SePS1 等多种硒形态。

动物体内缺硒会造成生理上不同系统的机能障碍。于德斌等^[12]通过研究发现硒缺乏能够引起雏鸡体重降低,脾脏发育不良,脏器指数下降,脾脏淋巴细胞减少。颜庭生^[13]发现犊牛缺硒初期会产生心力衰竭、运动障碍以及呼吸困难等症状,患病的犊牛不喜欢运动,常卧地不起,严重时甚至出现心力衰竭而死亡。而 Taheri 等^[14]分别对山羊进行有机硒和无机硒的补给,发现可以有效促进山羊对有机物和粗蛋白吸收,增强山羊的生长发育能力。蒋霞等^[15]通过对空腹血糖受损的大鼠进行硒补充,发现喂食含硒小麦的饲料可以有效改善空腹血糖受损大鼠的胰岛素抵抗,提高胰岛素敏感性。Tanko 等^[16]用高胆固醇饲料喂养大鼠,诱导 II 型糖尿病和氧化应激,通过硒酵母干预后,发现大鼠体内血糖水平显著降低且氧化应激得到有效改善。

人体缺硒会使机体内含硒抗氧化物质缺乏,削弱细胞的抗氧化机能,进而导致一些慢性疾病发生。大量实践也表明,克山病、大骨节病等地方疾病与低硒的地球化学环境相关,而在青藏高原严重缺硒地区进行防治大骨节病和克山病的补硒实践也已证明,食物补硒效果显著好于补充无机硒^[17]。这是因为,在富硒粮食或肉蛋中,硒主要以硒代半胱氨酸或硒代蛋氨酸形式存在于硒蛋白或含硒蛋白中,而蛋白质在小肠中主要以二肽或三肽形式进行吸收,因此食物中的有机硒比其他方式补给的无机硒能够更好地为人体吸收利用^[18-19]。

人和动物生命活动所需的硒主要以谷物等粮食作物为主,以坚果、肉类、海鲜类等为辅,这些食物中硒含量差异有赖于所处的区域和地理环境因素。就粮食作物而言,植物生长的土壤背景值、温度、土壤微生物

物的活力等都会影响其对硒的吸收以及硒在不同组织中的积累,最终通过食物链影响到动物和人体对硒的吸收转化^[20]。因此,利用植物将无机硒转化为有机硒,进而增加食物中的硒含量,这是提高人体硒营养水平的根本措施。

2 植物对硒的吸收转化规律

2.1 植物对硒的吸收转化及影响因素

元素硒与硫位于化学元素周期表的同一主族,二者具有类似的化学结构和性质,大部分植物对二者较难区分,在植物生理代谢过程,硒元素常被误认为硫而参与到植物的生理生化过程中^[21]。

迄今,对于植物吸收硒酸盐的机制研究较为深入。White等^[22]通过研究硒、硫两种元素在模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的相互作用,发现:(1)硒酸盐可以通过硫酸盐转运体被植物根系吸收;(2)在植物根际中,硒酸盐和硫酸盐呈竞争关系。对于植物来说,不同比例的硒酸盐与硫酸盐供给条件下,硫酸盐转运体活力的变化及其对硒与硫的选择性吸收既受植物种类影响也和植物生长环境的营养水平有关。Kassis等^[23]通过拟南芥硫酸盐转运突变体,又进一步证实了Sultr1;2是植物体内众多硫酸盐转运体中唯一调控硒酸盐在根部吸收的载体。近两年,针对高富集硒植物沙漠王羽(*Stanleya pinnata*)的研究结果表明,在沙漠王羽中至少存在一个专一性的硒酸盐转运体^[24]。以上这些研究结果已证明了植物吸收硒的途径与硫酸盐转运密切相关,但是普通植物与高富集硒植物中硒酸盐的吸收可能存在不同的机制,这还需要进一步研究。

相对于硒酸盐在植物中的吸收转运机制,亚硒酸盐的吸收转运机制并不是很明确。Terry等^[25]曾就硒在高等植物中的转运提到了亚硒酸盐的具体转运是否和膜有关还没有实验证明,但是随着相关研究的逐步加深,Li等^[26]在小麦中发现了亚硒酸盐的吸收规律,通过实验证明了亚硒酸盐的吸收是一个需要磷酸盐转运体的主动运输过程。之后Zhang等^[27]在水稻中也发现了类似机制,水稻中的磷酸盐转运体OsPT2与其亚硒酸盐吸收密切相关。近期,Xiao等^[28]通过qRT-PCR验证在水稻幼苗中NO可以通过提高磷酸盐转运体OsPT2和硫酸盐转运体OsSultr1;2与Os-Sultr4;1在水稻中的表达来进一步促进水稻根系对亚硒酸盐的吸收。

不同形态的硒被植物从环境中吸收之后,以不同

的途径转运到植物的其他部位,同时,硒的形态也会在一定程度上发生变化。小麦根系吸收亚硒酸钠后,并未立即将其转运至地上部分,而是在根部转化为硒代蛋氨酸(SeMet)、硒代蛋氨酸氧化硒(SeOMet)、硒甲基硒代半胱氨酸(MeSeCys)等有机态,导致大部硒主要累积在小麦的根部^[26]。赵萍等^[29]对兰州高硒地区生产的富硒小麦中的硒形态进行了分析,结果表明,在富硒小麦中,硒的主要赋存形态是有机态,占总硒的84.36%,而且有机硒以硒蛋白为主(54.46%),硒多糖次之,硒核酸和其他有机态占比例较少。Jiang等^[30]通过叶面喷施和土壤喷施亚硒酸钠两种方式显著增加了普通荞麦对硒的吸收效率,分析结果表明荞麦的根部及叶部的硒含量明显高于谷粒和茎中,但对于硒的形态并未作具体分析。

虽然目前关于植物对不同形态硒的吸收转运机制已取得了一定的进展,但是,针对硒在不同植物体内的转化过程及其生物分子机制究竟是怎样的还需做大量工作。与此同时,探明植物硒吸收的环境影响因素,提高农作物对于硒的有效吸收转化率,对于富硒农产品的开发利用也显得尤为重要。

硒通过植物组织吸收进入食物链,而硒的吸收主要是通过植物的根系,因此影响植物吸收硒的主要因素是土壤本身的性质,包括土壤酸碱度、土壤氧化还原电位、土壤有机质、土壤硒形态与含量等。

植物吸收硒的主要形式为亚硒酸盐(SeO_3^{2-})与硒酸盐(SeO_4^{2-}),前者主要存在于微酸性至中性土壤中($7.5 < \text{pe} + \text{pH} < 15$),后者主要存在于碱性或氧化环境中($\text{pe} + \text{pH} > 15$),而在还原性很强的土壤条件下($\text{pe} + \text{pH} < 7.5$),硒则主要以硒化物的形式存在^[31]。徐强等^[33]的研究结果表明,土壤对亚硒酸盐的吸附与pH呈负相关,土壤pH、有效铁、有效锰和土壤黏粒以及这些因子间的共同作用决定了土壤Se形态的分布,进而影响了植物对硒的吸收和利用。Eichgreuter等^[34]发现,无机和有机硒的植物可利用性受土壤有机质含量和pH的共同影响,植物对土壤环境硒的吸收率与其环境pH的关系并不是单纯线性关系,盆栽实验结果表明,当pH低于6时,高有机质土中植物对硒的吸收效率高于亚黏土,当pH高于6时,亚黏土中植物对硒的吸收率高于泥沼土。Lenny等^[3]曾就硒在土壤-植物-大气界面之间的循环,指出土壤有机质可以增加土壤中硒的滞留,不利于植物对土壤中硒的吸收,生长在富含有机质土壤中的植物对硒的利用效率与土壤有机质含量一般呈负相关关系。

此外,植物对硒的吸收利用也和土壤中的硒形态密切相关。Zayed 等^[35]早先公开发表了不同形态硒在植物中的累积和挥发的研究结果,认为硒酸盐在植物体内的转运较亚硒酸盐与有机态硒更容易发生。Kikkert 等^[36]则得出了与之不一致的结果,他所做的关于有机态和无机态硒在小麦和油菜上的吸收对比研究,结果表明植物吸收有机硒的速率比吸收无机硒的速率高 20~100 倍,植物对亚硒酸盐的吸收速率比对硒酸盐更快。李鸣凤等^[37]通过土培实验研究了不同硒源对小麦生长及硒吸收分配的影响,结果表明,小麦对不同硒源的吸收能力为硒酸盐>亚硒酸盐>硒矿>硒粉,不同硒源处理下硒向小麦地上部的转移能力为硒酸盐>硒矿>硒粉>亚硒酸盐,这与 Zayed 等^[35]获得硒酸盐更易在植物体内转运的结果相符。彭琴等^[38]通过 6 种不同作物的盆栽实验发现,硒酸盐处理的作物硒累积量与作物生长期土壤有效硒呈显著正相关,但亚硒酸盐处理却未发现此结果,推测硒酸盐更易在植物体内转运和积累。

总而言之,作物对外源硒动态吸收的差异是多种因素综合作用的结果,清楚研究这些因子的作用规律可以为后续作物强化富硒作指导。

2.2 植物硒营养强化

利用植物将环境中的硒进行有效吸收和转化,并将其作为食物来源以达到缓解人和动物硒摄入匮乏的目的,称为硒生物强化^[39]。人们重点关注的生物强化对象主要是人类和动物可食性的植物,如粮食作物水稻、小麦、荞麦、玉米、大豆等,饲草植物苜蓿等。目前,贫硒地区增加农作物中硒含量的主要措施为施加硒肥,以叶面喷施和土壤施含硒肥为主^[40]。

方勇等^[41]通过对水稻叶面喷施硒肥,发现与无硒肥对照相比,喷施 $75 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2}$ 硒肥的稻米中的硒含量、粗蛋白含量显著提高,喷施 $75 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $100 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2}$ 硒肥不仅有利于稻米中 Fe、Mn 元素的吸收,而且同时可显著降低稻米籽粒中 Hg、Pb 和 Cd 元素含量,提高水稻籽粒的整体营养品质。与其施肥方式不同, Jiang 等^[30]通过根施和叶面喷施相结合的方法,有效提高了荞麦籽粒中的硒含量,这种复合施加硒肥的处理方式比单一叶面喷施更能有效地增加粮食产量,采用复合方式连续施加硒两年,荞麦籽粒的产量可以增加 10.25%。孙学映等^[42]根据大豆的生理特性采用不同生长期喷施硒肥的方式(花期喷施第 1 次,间隔 7 d 后喷施第 2 次),可使大豆中硒含量达到 $200 \mu\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。Abhey 等^[43]发现,在不同水平硒处理的土壤中生长的

芸薹属植物,不同部位硒的累积量由高到低均为籽粒>根部>嫩枝,相对于空白处理组,含硒土壤中收获的籽粒中糖脂、固醇、游离脂肪酸含量显著增加,提取籽粒油的含硒量在可食用的安全范围内。Longchamp 等^[44]通过水培种植,发现低浓度硒酸钠 [$10 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ ($0.12 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 或 $50 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ ($0.63 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) Se] 处理玉米植株两周后,可以有效提高植株嫩枝中的硒含量。Hao 等^[45]通过向土壤中施加硒肥,不仅促进了玉米的生长,而且还增加了硒在玉米不同器官的生物积累量,同时也有效提高了玉米籽粒的产量。Owusu 等^[46]向土壤中施加硒肥可以增加紫花苜蓿叶、茎、根中的硒含量,成熟的茎和根中硒含量相对于对照分别提高了 40、76 倍,同时,叶子中的可溶性糖含量也得到了提升。刘世亮等^[47]在土壤中施加硒与锌的混合肥使得硒和锌在紫花苜蓿中的积累都有所增加。

此外,一些新型的硒肥,比如纳米硒也对植物产量及其籽粒中硒含量的提高有促进作用。董雍等^[48]通过田间试验研究了水稻和砂糖桔对于同一水平硒含量下的亚硒酸钠、纳米硒营养液中硒的富集能力以及硒水稻和柑橘产量的影响,结果表明,红色纳米硒营养液比亚硒酸钠溶液使用时更安全有效,其促进水稻吸收硒的效率是亚硒酸钠的 2 倍。李韬等^[49]研究基施纳米硒肥对不同小麦品种籽粒百粒重、硒含量、硒形态以及其他矿质元素的影响,结果表明,基施硒 0、100、150 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土,小麦籽粒的百粒重均值分别为 3.78、4.11、3.70 g,籽粒中的总硒含量分别为 2.00、12.46、17.35 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,硒强化后籽粒中的硒主要以有机态形式存在,以硒蛋氨酸含量最多,其次是硒甲基化半胱氨酸和少量的硒半胱氨酸。这些研究成果无疑为今后利用纳米硒肥进行农作物硒生物强化提供了有价值的参考。

3 微生物对硒的转化

微生物在硒的地球化学循环中发挥着重要作用,在硒生物强化和环境污染修复方面具有广阔的应用前景。自然界中的许多微生物(细菌、真菌、古细菌等)都具有转化亚硒酸钠的能力,其中一些菌株具有耐受高浓度硒离子的能力,能够将硒酸盐或亚硒酸盐还原为单质硒或有机态的硒^[50-51]。

硒在微生物中的吸收转运机制,有关酵母的研究最早。2004 年,肖竞等^[52]报道将啤酒酵母在含有亚硒酸钠的培养基中培养,结果表明 51% 的微量元素硒与酵母细胞壁的大分子组分紧密结合,45% 与细胞液中

的肽、氨基酸结合,其余少部分则与可溶性蛋白质结合,通过这一生物转化过程,无机态硒被转变为有机态,不但提高了硒的生物利用率(一般可达37%),而且还降低了硒的生物毒性,但是,当时就亚硒酸钠在酵母中的吸收转运过程并不清楚。2010年,Lazard等^[53]发现,在酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)中,亚硒酸钠转运依赖于生长介质中的磷酸盐浓度,当培养基中含有低浓度的磷酸盐时,高亲和力的磷酸盐转运体 Pho84p 是细胞亚硒酸钠吸收过程的主要参与者,高浓度磷酸盐条件下,参与转运的是低亲和力的磷酸盐转运体 Pho87p、Pho90p 和 Pho91p。几乎在同一时期,McDermott等^[54]通过在酵母中过量表达基因 *Jen1p* 可以有效促进酵母(*S. cerevisiae*)中的亚硒酸钠累积,对基因 *Jen1p* 进行消除以后得到的突变菌株对亚硒酸钠积累能力显著下降,此结果说明酵母细胞中除磷酸盐转运体以外,一种质子耦合的单羧酸转运体 *Jen1p* 也参与了亚硒酸盐的转运。之后,Mapelli等^[55]发现亚硒酸钠作为硒源时,发酵过程中酵母细胞对硒的吸收、硒的胞内代谢很大程度上受硫源的影响。

硒在细菌中的吸收转运机制也一直是人们关注的热点之一。20世纪90年代初,Sirko等^[56]在大肠杆菌(*Escherichia coli*)中发现,硒酸盐可通过硫酸盐 ABC 转运通透酶系统(CysAWTP)进入细胞,但对于亚硒酸盐是如何进入细胞的并不清楚。随后 Turner等^[57]的研究表明,亚硒酸盐可以通过硫酸盐通透酶转运系统进入细胞,但硫酸盐通透酶不是亚硒酸盐进入细胞的唯一通道,因为抑制硫酸盐通透酶的表达,并不会完全抑制亚硒酸盐吸收。进入21世纪,人们又陆续在大肠杆菌(*E. coli*)、类球红细菌(*Rhodobacter sphaeroides*)、耐金属亲铜菌(*Cupriavidus metallidurans*)中分别发现了和亚硒酸盐转运相关的转运蛋白 gutS、SmoK、DedA 以及和硒酸盐转运相关的转运蛋白 YbaT, 其中大肠杆菌中发现的 gutS 可能在转运 Se(VI)和 Se(IV)至细胞内的过程中都起到了重要的作用^[58-61]。

微生物对硒的转运机制已日趋明晰,有关硒在微生物体内生物转化的研究工作也已取得相应的进展,研究重点包括了微生物对硒的还原、甲基化等。

Silvia等^[62]发现在细菌中,细胞质中的亚硒酸根离子可通过低分子硫醇或者硫氧还原蛋白的作用转化成纳米硒颗粒,当细胞膜溶解后,胞内纳米硒(Se^0)被释放到胞外,同时胞内的多肽类物质(Pep-

tides)及其他携带有硫醇基团类物质(LMW thiols)也被释放到体外与亚硒酸盐直接反应生成纳米硒(图1)。但是,Kieliszek等^[63]的研究结果却表明,在酵母细胞中,硒的还原终产物并不是单质硒, SeO_4^{2-} 首先在ATP-硫酸化酶(ATP sulfurylase)催化下转化为APSe,接着APSe在相应的激酶作用下转化为PAPSe,PAPSe再经过对应还原酶作用被还原为 SeO_3^{2-} , SeO_3^{2-} 在硫酸盐还原酶作用下转化为终产物硒化氢(H_2Se)。由此可见,不同种类的微生物还原硒的规律存在一定的差异,这可能与不同酶的作用机制有关。Lai等^[64]通过微生物群落生物膜转化硒酸盐,结果发现以甲烷为电子供体时,培养液中的硒酸钠可以被还原为硒单质。与Lai的结果相反,Abdurrahman^[50]分别利用纯菌株荚膜甲基球菌(*Methylococcus capsulatus*)或甲基弯曲菌(*Methylosinus trichosporium*)转化硒酸盐时,并未发现有红色单质硒生成,推测Lai的结果可能与不同菌株协同作用有内在联系,但是,单独用荚膜甲基球菌或甲基弯曲菌转化亚硒酸盐,不仅会有单质硒产生而且还有挥发性甲基硒产生。

目前,关于硒酸盐还原为亚硒酸盐的机制已研究得较为透彻^[65],硒酸盐的还原通过可溶性的周质硒酸盐还原酶(Ser ABC)、硝酸盐还原酶的参与或者是异化硫还原途径实现^[66]。其还原为亚硒酸盐的过程为异化过程,需要钼离子结合蛋白参与,该过程由硒酸盐还原酶复合体完成。但是,亚硒酸盐还原为单质硒的

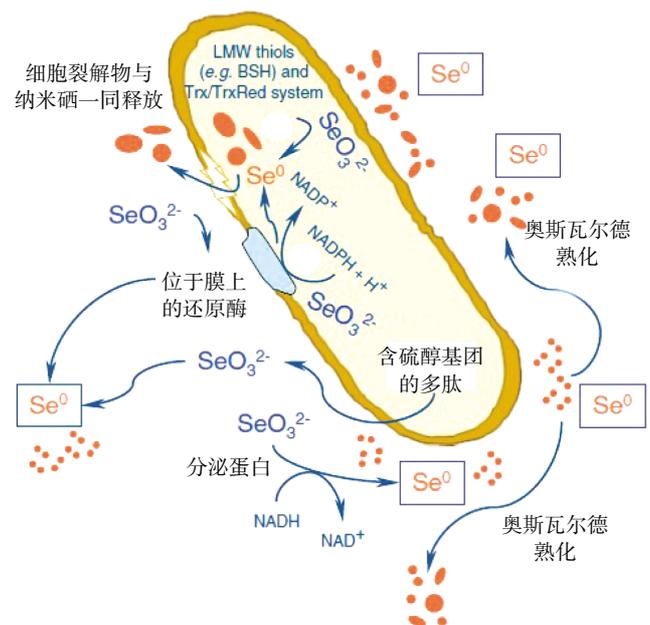


图1 微生物代谢产纳米硒并将其排出体外的过程^[62]

Figure 1 Nano-selenium released from the bacterial cell^[62]

机制仍未阐明,其可能的假设有:

(1)还原酶参与的亚硒酸盐还原反应:亚硝酸盐还原酶、硝酸盐还原酶、氢化酶、砷酸盐还原酶等多种酶可催化亚硒酸盐还原为单质硒,但在沙雷氏菌(*Shewanella oneidensis*)菌株 MR-1 中,富马酸还原酶(FccA)对亚硒酸盐的还原影响最大,其主要依靠中心细胞色素 C(CymA)的调控,而其他酶如硝酸还原酶、Mtr 半胱氨酸簇蛋白酶等在还原过程中几乎不起作用^[67];

(2)硫化物介导的反应(图 2)^[68]:脱硫微生物(*Desulfomicrobium norvegicum*)通过硫酸盐还原途径首先将硫酸盐还原为硫化物(S²⁻),并释放到胞外,当环境中存在 SeO₃²⁻时,S²⁻便与 SeO₃²⁻反应,生成硒-硫颗粒,黏附于细胞表面;

(3)谷胱甘肽(GSH)介导的反应(图 3)^[50]:亚硒酸盐进入细菌后会与谷胱甘肽反应生成含硒二谷胱甘肽(GS-Se-SG),GS-Se-SG 在谷胱甘肽还原酶的作用下生成谷胱甘肽硒化物(GS-Se⁻),而 GS-Se⁻并不稳定,会继续与氢离子反应产生较稳定的红色单质硒(Se⁰)。至今,这种方式被广泛认为是生物还原亚硒酸盐的主要模式。

4 微生物介导植物吸收转化硒

植物对硒元素的吸收是其进入食物链的有效途径^[69]。王晓芳等^[70]研究发现,植物对不同形态硒的吸收存在显著差异,硒酸盐很容易被植物从根部转移至地上部分,在这个过程中,硒的形态一般不会发生变化,直到进入植物叶片中才被还原为亚硒酸盐,再进一步转化为有机硒化合物。然而,Li 等^[26]的研究表明,亚硒

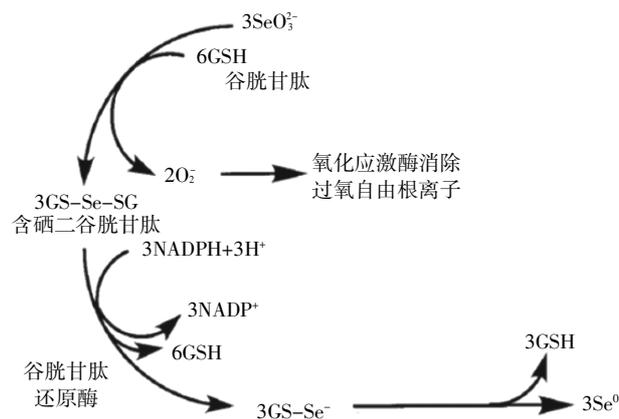


图 3 亚硒酸盐生物还原机理假设^[50]
Figure 3 Hypothesis for the biological reduction of selenite^[50]

酸盐被植物根部吸收之后,主要积累在根部,极少运到地上部。因此,促进植物对土壤中硒的吸收和转化具有重要意义。

植物是陆地生态系统中第一生产者,土壤微生物是有机质的分解者。一方面,植物可以将光合作用产物以根系分泌物和植物残体形式释放到土壤中,供给土壤微生物碳源和能源;另一方面,微生物则将有机物转化为无机养分,从而更利于植物吸收利用。这种植物-微生物的相互作用维系或主宰了陆地生态系统的生态功能^[71]。许多土壤微生物可以耐高浓度的硒和金属离子,并在其形态转化方面发挥重要的作用。微生物产有机酸,可将土壤中难溶但不被植物直接利用的结合态转化为可被植物利用的离子态,同时微生物产生的 ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)脱氨酶、IAA(吲哚乙酸)可以同时促进植物根际的发育(图 4)^[72]。

研究发现,根际细菌有助于遏蓝菜吸收锌、硒、镍等微量元素,促进植物的生长和营养吸收,增强植物根系以及植物抗逆性,这些根际促生菌在保证植物营养平衡方面发挥着重要作用^[73]。目前针对微生物调节植物吸收硒的机理尚未明确,已有的研究也仅局限于根际微生物促进植物硒的挥发^[54]。但是,微生物产 ACC 脱氨酶、铁载体蛋白、植物生长激素 IAA 以及有机酸^[72],常被发现有植物富集土壤重金属相关,据此可以推断微生物调节植物吸收硒的机理与这些因子相关。

植物根际促生菌(PGPR, plant growth-promoting rhizobacteria)是一类活跃在植物根际对植物有益的土壤细菌,可以定殖在根表面通过产生植物激素、固氮、溶磷、螯合铁离子等方式来促进植物的生长,增强植物对病虫害的生防能力和环境胁迫的抵抗能力;同时 PGPR 还可通过产生抗生素、几丁质酶等抗菌物质

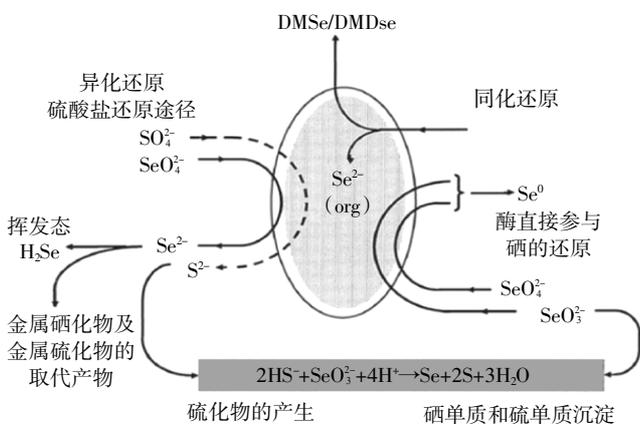


图 2 硫酸盐还原菌转化硒模型图^[68]

Figure 2 Model of transformations of selenium by sulfate reduction bacteria^[68]

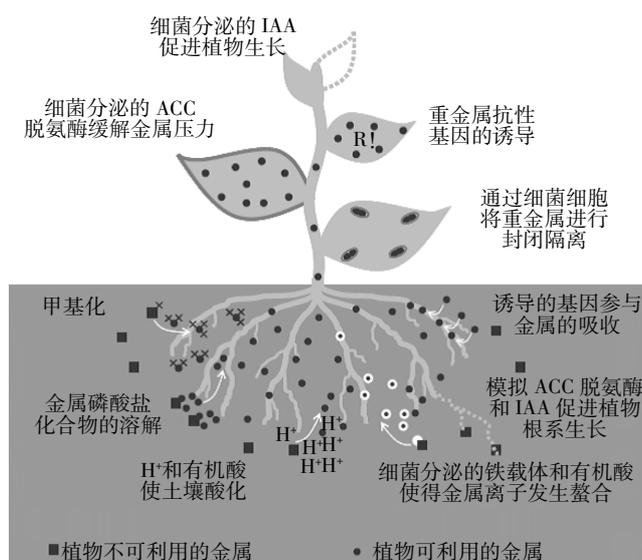


图4 促生菌促进植株吸收无机盐及其他物质的机理^[72]

Figure 4 PGPR mechanism of absorption of salts and other substances in plants^[72]

干扰植物病原菌的群体感应(QS)信号,引起诱导性系统抗性(ISR),从而发挥生防功能^[74]。植物根际促生菌还具有产 IAA 和 ACC 脱氨酶活性的能力,这使得 PGPR 菌能够增强根的生长和植物对多种逆境(盐、高温、干旱)的耐性,其原因主要是由于 PGPR 菌可以通过合成 ACC 脱氨酶降解乙烯合成的前体 ACC,从而降低植物体内乙烯浓度,达到提高植物抗逆性的目的^[75]。不仅如此,这种 PGPR 菌存在时还会增加植物体内硒的含量,原因是其具有影响硒的形态、迁移率与生物利用度的能力。

Acuña 等^[76]研究表明一些根际促生菌具有强耐受硒的能力,可将氧化态的硒还原为单质纳米硒积累在胞内或胞外。将这种耐硒的菌株接种到植物根部,可以促进土壤中的硒由地下部向地上部叶片内转移,这在增强植物吸收转运硒效率的同时也表现出促生效果,接种植株的生物量和果实品质比不接种植株明显提升。席旭东等^[77]对蒙古黄芪施加纳米硒植物营养剂之后,分析结果表明纳米硒对黄芪的地上和地下部分均有较好的促进作用,黄芪的根产量及其品质有显著提高。产量较对照组增产 16.3%,黄芪甲苷含量较对照组高出 47.4%,浸出物较对照组高出 3~5 个百分点。

到目前为止,关于微生物代谢产纳米硒的报道较多,就产纳米硒植物根际促生菌与农作物互作的相关研究鲜有报道,但值得肯定的是耐硒根际促生菌将会

在未来富硒农作物应用上发挥极其重要的作用,接种耐硒的根际促生菌作为植物硒强化的一种生物技术具有良好的前景。

5 结论与展望

目前,我国对人体补硒的研究工作已十分重视,现有的补硒途径主要依赖于含硒保健食品,市场上常见的补硒药品有“珍硒原胶囊”“富硒酵母片”“硒软胶囊”“法尔诺德牌硒片”等。但是,通过药物补硒,成本过高,不能被多数地区缺硒人群长期接受,并且药物本身有副作用,补硒的同时会在一定程度上对人体产生伤害。

民以食为天,食物是人们每日所必需的能量和营养物质来源,通过食物源补硒无疑是最佳的补硒途径。现有补硒食品被分为地源硒富硒食品(又称天然富硒食品)与外源硒富硒产品(也称人工富硒产品)。追本溯源,植物是人和动物获取多种生命物质的重要来源,要实现补硒安全高效绿色化,首先需要从农作物富硒入手,以农副产品实现富硒为基石,将富硒农业生产与现代生物学技术相结合,最终实现全民补硒的重要民生工程。

本文不仅阐述了硒的多种生物学功能及其微生物转化的相关机制,而且还提出了微生物-植物互作的新型生物富硒技术,目的是为富硒农作物的生产提供一定参考。至今,关于硒的微生物代谢机制还未完全阐明,尤其是具有良好生物活性的纳米硒的生物合成机制也尚未研究清楚,而且有关于耐硒根际促生菌及其介导植物吸收转化硒的机理尚未明确。因而,未来还需对耐硒根际促生菌-植物互作机制进行更加全面而深入的研究,这项工作的开展对提高陆地生态系统的生产效率及增加农作物的产量和品质这一目标的实现具有重大意义,而且也将在一定程度上改善我国的缺硒现状。

参考文献:

- [1] Suttle N F. Mineral nutrition of livestock[M]. 4th Edition. Oxfordshire: CABI, 2010.
- [2] Birringer M, Pilawa S, Flohé L. Trends in selenium biochemistry[J]. *Natural Product Reports*, 2002, 19(6):693-718.
- [3] Winkel L H, Johnson C A, Lenz M, et al. Environmental selenium research: From microscopic processes to global understanding[J]. *Environmental Science & Technology*, 2012, 46(2):571-579.
- [4] Pedrero Z, Madrid Y. Novel approaches for selenium speciation in food stuffs and biological specimens: A review[J]. *Analytica Chimica Acta*, 2009, 634(2):135-152.

- [5] Santhosh K B, Priyadarsini K I. Selenium nutrition: How important is it? [J]. *Biomedicine & Preventive Nutrition*, 2014(4):333–341.
- [6] 秦廷洋, 李 蓉, 李夕萱, 等. 硒在反刍动物营养中的研究进展[J]. 饲料工业, 2016, 37(21):52–57.
QIN Ting-yang, LI Rong, LI Xi-xuan, et al. The research progress of the selenium in ruminant nutrition[J]. *Feed Industry*, 2016, 37(21):52–57. (in Chinese)
- [7] 陈长兰, 郇丰宁, 孟雪莲, 等. 硒对人体的作用机理及科学补硒方法[J]. 辽宁大学学报(自然科学版), 2016, 43(2):155–168, 192.
CHEN Chang-lan, HUAN Feng-ning, MENG Xue-lian, et al. The effects of selenium on human health and diseases and the scientifically supplementation of selenium to human bodies[J]. *Journal of Liaoning University(Natural Sciences Edition)*, 2016, 43(2):155–168, 192. (in Chinese)
- [8] Gao Y H, Zhang J L, Huang X D, et al. Glutathione peroxidase 1, selenoprotein K, and selenoprotein H may play important roles in chicken testes in response to selenium deficiency[J]. *Biol Trace Elem Res*, 2017, 179(2):271–276.
- [9] Navarro-Alarcon M, Cabrera-Vique C. Selenium in food and the human body: A review[J]. *Science of the Total Environment*, 2008, 400(1):115–141.
- [10] Verma S, Hoffmann F W, Kumar M, et al. Selenoprotein K knockout mice exhibit deficient calcium flux in immune cells and impaired immune responses[J]. *J Immunol*, 2011, 186(4):2127–2137.
- [12] Rayman M P, Stranges S, Griffin B A, et al. Effect of supplementation with high-selenium yeast on plasma lipids: A randomized, trial [J]. *Ann Intern Med*, 2011, 16(3):656–665.
- [13] 于德斌, 武 瑞, 王建华, 等. 硒缺乏对雏鸡脾脏生长发育及形态结构的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2016, 5(3):20–21.
YU De-bin, WU Rui, WANG Jian-fa, et al. Effect of selenium deficiency on the growth and development and morphological structure of spleen in chicks[J]. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2016, 5(3):20–21. (in Chinese)
- [13] 颜庭生. 犊牛硒缺乏症的防治[J]. 当代畜牧, 2017(8):76–77.
YAN Ting-sheng. Prevention and cure of selenium deficiency in calf[J]. *Contemporary Animal Husbandry*, 2017(8):76–77. (in Chinese)
- [14] Taheri Z, Karimi S, Mehrban H, et al. Supplementation of different selenium sources during early lactation of native goats and their effects on nutrient digestibility, nitrogen and energy status[J]. *Journal of Applied Animal Research*, 2018, 41(1):64–68.
- [15] 蒋 霞, 童 星, 袁林喜, 等. 补硒对血糖受损大鼠胰岛素抵抗和胰岛素敏感性的影响[J]. 生物技术进展, 2017, 7(5):532–536.
JIANG Xia, TONG Xing, YUAN Lin-xi, et al. Effect of selenium supplementation on insulin resistance and insulin sensitivity in rats with impaired fasting glucose[J]. *Current Biotechnology*, 2017, 7(5):532–536. (in Chinese)
- [16] Tanko Y, Jimoh A, Ahmed A, et al. Effects of selenium yeast on blood glucose and antioxidant biomarkers in cholesterol fed diet induced type 2 diabetes mellitus in wistar rats[J]. *Niger J Physiol Sci*, 2017, 31(2):147–152.
- [17] 李海蓉, 杨林生, 谭见安, 等. 我国地理环境硒缺乏与健康研究进展[J]. 生物技术进展, 2017, 7(5):381–386.
LI Hai-rong, YANG Lin-sheng, TAN Jian-an, et al. Progress on selenium deficiency in geographical environment and its health impacts in China[J]. *Current Biotechnology*, 2017, 7(5):381–386. (in Chinese)
- [18] Rayman M P, Infante H G, Sargent M. Food-chain selenium and human health: Spotlight on speciation[J]. *Br J Nutr*, 2008, 100:238–253.
- [19] MacFarquhar J K, Broussard D L, Melstrom P, et al. Acute selenium toxicity associated with a dietary supplement[J]. *Arch Int Med*, 2010, 170(3):256–261.
- [20] Sharma S, Kaur N, Kaur S, et al. Selenium as a nutrient in biostimulation and biofortification of cereals[J]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 2017, 22:1–15.
- [21] 姜 英, 曾昭海, 杨麒生, 等. 植物硒吸收转化机制及生理作用研究进展[J]. 应用生态学报, 2016, 27(12):4067–4076.
JIANG Ying, ZENG Zhao-hai, YANG Qi-sheng, et al. Selenium(Se) uptake and transformation mechanisms and physiological function in plant: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(12):4067–4076. (in Chinese)
- [22] 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.
- [23] Kassis E G, Cathala N, Rouached H, 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.
- [24] Schiavon M, Pilon M, Malagoli M, et al. Exploring the importance of sulfate transporters and ATP sulphurylases for selenium hyperaccumulation: A comparison of *Stanleya pinnata* and *Brassica juncea* (Brassicaceae)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6(6):2.
- [25] Terry N, Zayed A M, de Souza M P, et al. Selenium in higher plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology*, 2000, 51:401–432.
- [26] 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.
- [27] Zhang L, Hu B, Li W, et al. OsPT2, a phosphate transporter, is involved in the active uptake of selenite in rice[J]. *New Phytologist*, 2014, 201(4):1183–1191.
- [28] Xiao Q, Li X L, Gao G F, et al. Nitric oxide enhances selenium concentration by promoting selenite uptake by rice roots[J]. *Journal of Plant Nutrition & Soil Science*, 2017, 180(6):788–799.
- [29] 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, 35(15):94–98.
ZHAO Ping, LIU Xiao-xiao, WANG Ya, et al. Selenium content and antioxidant activity of selenium-enriched[J]. *Wheat Food Science*, 2014, 35(15):94–98. (in Chinese)
- [30] Jiang Y, Zeng Z H, Bu Y, et al. Effects of selenium fertilizer on grain yield, Se uptake and distribution in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench)[J]. *Plant, Soil & Environment*, 2015, 61:371–377.
- [31] 张华华, 康玉凡. 植物吸收和转化硒的研究进展[J]. 山地农业生物学报, 2013, 32(3):270–275.

- ZHANG Hua-hua, KANG Yu-fan. The advance in the uptake and transformation of selenium of plants[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2013, 32(3):270-275. (in Chinese)
- [32] Elrashidi M A, Adriano D C, Workman S M, et al. Chemical equilibria of selenium in soils: A theoretical development[J]. *Soil Science*, 1987, 144:141-152.
- [33] 徐 强, 迟凤琴, 匡恩俊, 等. 基于通径分析的土壤性质与硒形态的关系:以黑龙江省主要类型土壤为例[J]. *土壤*, 2016, 48(5):992-999.
- XU Qiang, CHI Feng-qin, KUANG En-jun, et al. Relationship between soil physico-chemical properties and selenium species based on path analysis[J]. *Soils*, 2016, 48(5):992-999. (in Chinese)
- [34] Eichgreutorex S, Sogn T A, Ogaard A F, et al. Plant availability of inorganic and organic selenium fertilizer as influenced by soil organic matter content and pH[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2007, 79(3):221-231.
- [35] Zayed A, Lytle C M, Terry N. Accumulation and volatilization of different chemical species of selenium by plants[J]. *Planta*, 1998, 206:284-292.
- [36] Kikkert J, Edward B. Plant uptake and translocation of inorganic and organic forms of selenium[J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2013, 65(3):458-465.
- [37] 李鸣凤, 邓小芳, 付小丽, 等. 不同硒源对小麦生长、硒吸收利用以及玉米后效的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2017, 36(1):1-7.
- LI Ming-feng, DENG Xiao-fang, FU Xiao-li, et al. Effects of different selenium sources on wheat growth, selenium uptake and utilization and the after effects on maize[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(1):1-7. (in Chinese)
- [38] 彭 琴, 李 哲, 梁东丽, 等. 不同作物对外源硒动态吸收、转运的差异及其机制[J]. *环境科学*, 2017, 38(4):1667-1674.
- PENG Qin, LI Zhe, LIANG Dong-li, et al. Dynamic differences of uptake and translocation of exogenous selenium by different crops and its mechanism[J]. *Environmental Science*, 2017, 38(4):1667-1674. (in Chinese)
- [39] White P J, Broadley M R. Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine[J]. *New Phytologist*, 2009, 182:49-84.
- [40] 安梦鱼, 张 青, 王煌平, 等. 土壤植物系统硒累积迁移的影响因素及调控[J]. *中国农学通报*, 2017, 33(11):64-68.
- AN Meng-yu, ZHANG Qing, WANG Huang-ping, et al. Selenium accumulation and transfer in soil-plant system: Influence factors and control[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2017, 33(11):64-68. (in Chinese)
- [41] 方 勇, 陈 曦, 陈 悦, 等. 外源硒对水稻籽粒营养品质和重金属含量的影响[J]. *江苏农业学报*, 2013, 29(4):760-765.
- FANG Yong, CHEN Xi, CHEN Yue, et al. Effects of exogenous selenium on nutritional quality and heavy metal content of rice grain[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2013, 29(4):760-765. (in Chinese)
- [42] 孙学映, 朱体超, 陈光蓉, 等. 大豆叶面喷施硒肥效应研究[J]. *湖南农业科学*, 2014(22):27-30.
- SUN Xue-ying, ZHU Ti-chao, CHEN Guang-rong, et al. Effect of foliar fertilization of Se-fertilizer on soybean[J]. *Hunan Agricultural Sciences*, 2014(22):27-30. (in Chinese)
- [43] Abhey Bansal, Sucheta Sharma, Dhillion S K, et al. Selenium accumulation and biochemical composition of *Brassica grains* grown in selenate- or selenite-treated alkaline sandy loam soil[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2012, 43(9):1316-1331.
- [44] Longchamp M, Angeli N, Castrec-Rouelle M. Selenium uptake in *Zea mays* supplied with selenate or selenite under hydroponic conditions[J]. *Plant and Soil*, 2013, 362(1/2):107-117.
- [45] Hao Y B, Liu H L, Ci X K, et al. Effects of applying selenium on selenium allocation, grain yield, and grain quality of two maize cultivars[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(2):411-418.
- [46] Owusu-Sekyer A, Kontturi J, Hajiboland R, et al. Influence of selenium (Se) on carbohydrate metabolism, nodulation and growth in alfalfa (*Medicago sativa*)[J]. *Plant and Soil*, 2013, 373(1/2):541-552.
- [47] 刘世亮, 刘 芳, 田春丽, 等. 富啡酸和锌硒配施对紫花苜蓿硒吸收、积累和形态的影响[J]. *中国草地学报*, 2016, 38(1):61-66.
- LIU Shi-liang, LIU Fang, TIAN Chun-li, et al. Effect of fulvic acid, zinc and selenium combined application on absorption of Zn and Se, accumulation and morphology of alfalfa[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2016, 38(1):61-66. (in Chinese)
- [48] 董 雍, 李红强, 蒋光月. 红色纳米硒在水稻和柑橘上的应用研究[J]. *安徽农学通报*, 2016, 22(7):61-62, 88.
- DONG Yong, LI Hong-qiang, JIANG Guang-yue. Application of red nano-Se on rice and citrus[J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2016, 22(7):61-62, 88. (in Chinese)
- [49] 李 韬, 孙发宇, 龚 盼, 等. 施纳米硒对小麦籽粒硒含量及其品质性状的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(2):427-433.
- LI Tao, SUN Fa-yu, GONG Pan, et al. Effects of nano-selenium fertilization on selenium concentration of wheat grains and quality-related traits[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2017, 23(2):427-433. (in Chinese)
- [50] Eswayah A S. Microbial transformations of selenite by methane oxidizing bacteria[J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2017, 101(17):6713-6724.
- [51] Kessi J, Hanselmann K W. Similarities between the abiotic reduction of selenite with glutathione and the dissimilatory reaction mediated by *Rhodospirillum rubrum* and *Escherichia coli*[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2004, 279(49):50662-50669.
- [52] 肖 竞, 周德平. 酵母对微量元素硒的生物富集及应用[J]. *中国饲料*, 2004(19):10-11, 26.
- XIAO Jing, ZHOU De-ping. Biological enrichment and application of selenium in yeast[J]. *China Feed*, 2004(19):10-11, 26. (in Chinese)
- [53] Lazard M, Blanquet S, Fiscicaro P, et al. Uptake of selenite by *Saccharomyces cerevisiae* involves the high and low affinity orthophosphate transporters[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2010, 285(42):32029-32037.
- [54] McDermott J R, Rosen B P, Liu Z J, et al. *Jen1p*: A high affinity selenite transporter in yeast[J]. *Molecular Biology of the Cell*, 2010, 21(22):3934-3941.

- [55] Mapelli V, Hilleström P R, Patil K, et al. The interplay between sulphur and selenium metabolism influences the intracellular redox balance in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. *FEMS Yeast Research*, 2012, 12(1):20–32.
- [56] Sirko A, Hryniewicz M, Hulanicka D, et al. Sulfate and thiosulfate transport in *Escherichia coli* K-12: Nucleotide sequence and expression of the *cysTWAM* gene cluster[J]. *Journal of Bacteriology*, 1990, 172(6):3351–3357.
- [57] Turner R J, Weiner J H, Taylor D E. Selenium metabolism in *Escherichia coli*[J]. *Biometals*, 1998, 11(3):223–227.
- [58] Guzzo J, Dubow MS. A novel selenite- and tellurite-inducible gene in *Escherichia coli*[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2000, 66(11):4972–4978.
- [59] Bebień M, Chauvin J P, Adriano J M, et al. Effect of selenite on growth and protein synthesis in the phototrophic bacterium *Rhodobacter sphaeroides*[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67(10):4440–4447.
- [60] Bėbień M, Kirsch J, Mėjean V, et al. Involvement of a putative molybdenum enzyme in the reduction of selenate by *Escherichia coli*[J]. *Microbiology*, 2002, 148(12):3865–3872.
- [61] Ledgham F, Quest B, Vallaeyts T, et al. A probable link between the DedA protein and resistance to selenite[J]. *Res Microbiol*, 2005, 156(3):367–374.
- [62] Lampis S, Zonaro E, Bertolini C, et al. Delayed formation of zero-valent selenium nanoparticles by *Bacillus mycoides* SeITE01 as a consequence of selenite reduction under aerobic conditions[J]. *Microbial Cell Factories*, 2014, 13(1):35.
- [63] Kieliszek M, Błażejak S, Gientka I, et al. Accumulation and metabolism of selenium by yeast cells[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99(13):5373–5382.
- [64] Lai C, Wen L, Shi L, et al. Selenate and nitrate bioreductions using methane as the electron donor in a membrane biofilm reactor[J]. *Environ Sci Technol*, 2016, 50:10179–10186.
- [65] Kuroda M, Yamashita M, Miwa E, et al. Molecular cloning and characterization of the *srdBCA* operon, encoding the respiratory selenate reductase complex, from the selenate-reducing bacterium *Bacillus selenitarsenatis* SF-1[J]. *Journal of Bacteriology*, 2011, 193(9):2141–2148.
- [66] Hockin S, Gadd G M. Removal of selenate from sulfate-containing media by sulfate-reducing bacterial biofilms[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(5):816–826.
- [67] Li D B, Cheng Y Y, Wu C, et al. Selenite reduction by *Shewanella oneidensis* MR-1 is mediated by fumarate reductase in periplasm[J]. *Scientific Reports*, 2015, 4(1):3735.
- [68] Hockin S L, Gadd G M. Linked redox precipitation of sulfur and selenium under anaerobic conditions by sulfate-reducing bacterium biofilms[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(12):7063–7072.
- [69] Hartikainen H. Biogeochemistry of selenium and its impact on food chain quality and human health[J]. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 2005, 18(4):309–318.
- [70] 王晓芳, 陈思杨, 罗章. 植物对硒的吸收转运和形态转化机制[J]. *农业资源与环境学报*, 2014, 31(6):539–544.
WANG Xiao-fang, CHEN Si-yang, LUO Zhang, et al. Mechanisms of selenium uptake, translocation and chemical speciation transformation in plants[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2014, 31(6):539–544. (in Chinese)
- [71] 刘建华, 田成, 吴永尧. 微量元素硒的微生物转化研究进展[J]. *湖北民族学院学报(自然科学版)*, 2006, 24(3):288–291.
LIU Jian-hua, TIAN Cheng, WU Yong-yao. Study progress of trace element selenium on microbial transformation[J]. *Journal of Hubei Institute for Nationalities (Natural Science)*, 2006, 24(3):288–291. (in Chinese)
- [72] Pilon-Smits E. Phytoremediation[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56(1):15–39.
- [73] 马莹, 骆永明, 滕应, 等. 根际促生菌及其在污染土壤植物修复中的应用[J]. *土壤学报*, 2013, 50(5):1021–1031.
MA Ying, LUO Yong-ming, TENG Ying, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and their role in phytoremediation of heavy metal contaminated soils[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2013, 50(5):1021–1031. (in Chinese)
- [74] 吴迪. 水生拉恩氏菌 HX2 菌株 ACC 脱氨酶基因 (*acdS*) 功能的初步研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2013.
WU Di. A preliminary study on the function of ACC deaminase gene (*acdS*) of *Rahnella aquatilis* HX2[D]. Beijing: China Agriculture University, 2013. (in Chinese)
- [75] Barret M, Morrissey J P, Ogara F. Functional genomics analysis of plant growth-promoting rhizobacterial traits involved in rhizosphere competence[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47(7):729–743.
- [76] Acuña J J, Jorquera M A, Barra P J, et al. Selenobacteria selected from the rhizosphere as a potential tool for Se biofortification of wheat crops[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(2):175–185.
- [77] 席旭东, 姬丽君, 李海东. 纳米硒植物营养剂对蒙古黄芪产量及品质的影响[J]. *中国农学通报*, 2014, 30(25):262–266.
XI Xu-dong, JI Li-jun, LI Hai-dong. Effects of nano-selenium plant nutrients on yield and quality of the *Astragalus membranaceus*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(25):262–266. (in Chinese)