

外源硒对植物抗盐性的影响研究进展

魏艳秋¹ 景艺卓¹ 郭笑恒¹ 张力² 韩丹¹ 邵惠芳¹

(¹ 河南农业大学烟草学院, 450002, 河南郑州; ² 浙江中烟工业有限责任公司, 310000, 浙江杭州)

摘要 硒作为营养元素, 能够参与调控植物抗盐的生理生化代谢过程。本文就硒对植物生长发育的影响、吸收转运及提高植物抗盐性的作用机制3个方面作了总结, 并对下一步的研究和应用进行了展望, 以期对硒调控植物抗盐的生理生化代谢过程提供理论依据。

关键词 硒; 植物; 盐胁迫; 研究进展

因工业发展、化肥滥用和不合理灌溉等诸多因素, 土壤盐胁迫已经成为我国主要非生物胁迫之一, 严重影响农作物的产量和质量。在盐环境影响下, 植物表型会发生变化, 例如叶面积减少和株高降低, 其渗透势也会发生变化; 另外, 过量活性氧的产生会损坏植物的细胞膜、蛋白质和脂质, 甚至影响相关基因的表达^[1]。硒是一种微量元素, 在1817年被瑞典科学家贝采利乌斯(Berzelius)首次在硫酸厂的底部发现并制得, 近年来人们对硒的研究越来越多^[2]。大量研究表明, 低浓度的硒能够缓解非生物胁迫包括盐胁迫对植物的不利影响。有报道指出, 硒可以作为抗氧化剂, 缓解盐胁迫下膜脂过氧化程度^[3]。因此, 本文对外源硒提高植物抗盐性的作用机理进行综述, 以期对植物抵御盐胁迫提供参考依据。

1 硒对植物生长发育的影响

硒是一种微量营养元素, 主要通过根系被植物吸收利用, 能够提高植物的抗氧化能力, 降低植株体内膜脂过氧化程度, 提高植物抵御逆境胁迫能力^[4]。王华等^[5]在白术(*Atractylodes macrocephala* Koidz)上和曹升等^[6]在食用木薯(*Manihot esculenta* Crantz)上的研究表明, 硒具有双重效应, 低浓度的硒可促进植株生长, 高浓度的硒则抑制植株生长。适量的硒对植物生长发育及生理功能有很大作用, 刘婷等^[7]研究证明, 根部施用和叶面喷施不同浓度的硒均可提高碎米荠(*Cardamine hirsuta*)叶片硒含量, 增加分枝数, 促进植株生长。位晶等^[8]报道指出硒能够增加玉米

(*Zea mays* L.)根系干重, 同时使氮、磷、钾含量增加, 这说明硒促进了植株根系发育, 使其吸收养分的能力增强。硒还可以提高植物的品质, 在烤烟(*Nicotiana tabacum*)叶片表面喷施适量的硒可提高烟叶中还原糖、蛋白质以及烟碱含量, 从而提高烟叶品质^[9]。韩丹等^[10]认为土壤施硒能够促进烤烟吸收氮、磷和钾等矿质元素, 进而促进烟草生长发育。硒还可以提高叶片叶绿体电子传递速率和线粒体呼吸速率, 改变叶绿体超微结构, 促进光合作用和呼吸作用^[11]。

适宜浓度的硒促进植物生长, 过量的硒则抑制其生长, 甚至产生毒害, Jiang等^[12]对玉米的研究与此结论一致。研究表明非聚硒植株在高硒环境生长时, 会表现出植株矮小、叶片萎蔫和衰老加速等症状, 但聚硒植物在高硒环境生长时却没有表现出上述症状^[13], 其原因可能是因为植物类型不同, 蛋白质合成存在差异, 聚硒植物通过大量合成含硒氨基酸类物质, 阻断了含硒蛋白质类物质的合成, 进而保护了高硒环境下的植株; 而非聚硒植株对硒和硫两种元素不能很好地区分, 导致大量含硫蛋白质在形成过程中被硒替代, 不能完成正常的生理功能, 使植株在高硒环境下受到毒害^[14], 也有可能是因为植物体内硒元素可通过硒代半胱氨酸(SeCys)和硒代蛋氨酸(SeMet)的形式转换, 导致相关功能酶失去活性, 最终引起植物硒中毒^[15]。

2 硒在植物体内的吸收与转运

2.1 植物对硒的吸收机制

植物主要通过根系吸收土壤中的硒, 能被植

作者简介: 魏艳秋, 主要从事烟草逆境生理研究, E-mail: weiyangu22@163.com

韩丹为通信作者, 主要从事烟草品质生态与烟草营养研究, E-mail: handan1987happy@126.com; 邵惠芳为共同通信作者, 主要从事烟草品质生态、营养和质量评价研究, E-mail: shf_email@163.com

基金项目: 河南省烟草公司科技攻关项目(HYKJ201405); 中国烟草总公司湖北省公司科技攻关项目(027Y2019-012、027Y2020-018)

收稿日期: 2020-06-03; 修回日期: 2021-01-04; 网络出版日期: 2021-03-22

物吸收和利用的硒与其在土壤中的含量和形态有直接关系。国际卫生组织公布, 土壤硒含量正常临界值为 0.1mg/kg , 而我国约有 72% 的地区未达到标准, 属于缺硒地区, 其中 29% 地区土壤硒含量低于 0.02mg/kg , 为严重缺硒地区。目前仅发现陕西紫阳、湖北恩施等个别富硒地区^[16]。土壤中硒形态包括元素硒、亚硒酸盐和硒酸盐等无机硒以及甲基硒化物和气态硒等有机硒, 土壤硒形态与土壤酸碱度息息相关, 在碱性土壤中, 硒主要以硒酸盐形态存在, 在弱酸性或中性土壤中, 亚硒酸盐含量较多, 而硒化物主要存在于还原性强的土壤中^[17]。

土壤中能被植物吸收利用的硒主要包括硒酸盐和亚硒酸盐, 其中硒酸盐的有效性较高。植物也能吸收无机硒, 如 SeMet ^[18]。硒和硫元素有较高的物理和化学结构相似性, 植物中的硒含量与硫含量密切相关, 硒酸盐能够通过质膜硫酸盐转运蛋白被植物细胞吸收, 并可以通过硫 (S) 同化途径被同化为硒氨基酸^[19]。张雯等^[20]通过对油菜 (*Brassica napus* L.) 幼苗进行不同浓度硫处理, 发现高硫处理显著抑制了植株对硒的吸收。有报道称, 通过从大蒜 (*Allium sativum* L.) 中分离出的硒蛋白水解产物 Se- 胱氨酸和 Se- 蛋氨酸, 发现硒可以通过替换硫氨基酸中的硫元素进入蛋白质中, 进而影响硒酸盐的吸收^[21-22]。由于不同植物中硫酸盐转运体的活力存在差异以及生长环境的营养水平不一致, 导致植物对硒酸盐和硫酸盐的吸收选择存在差异, 由此可知, 硒酸盐在植物体内的吸收转运与硫酸盐转运体息息相关。但对高聚硒植物沙漠王羽 (*Stanleya pinnata*) 的研究发现, 其体内至少有 1 种特异性硒酸盐转运体, 且可能存在不同的吸收过程, 具体机理尚需要进一步探索^[23]。

植物吸收硒酸盐主要是主动耗能的方式, 而亚硒酸盐进入植物体内可能是通过被动扩散的方式, 在只供给亚硒酸钠的情况下, 植物体内硒水平不随环境硫浓度变化而变化^[24]。目前关于植物吸收亚硒酸盐的研究较少, 且研究结果不一致。前人研究发现, 植物吸收亚硒酸盐比较容易, 其吸收速率与硒酸盐相似甚至更快^[25], 也有研究认为植物对亚硒酸盐的吸收机制和磷酸盐极为相似, 可能是由磷转运子调控的。Jiang 等^[26]通过对荞麦 (*Fagopyrum esculentum* Moench) 研究发现, 代谢抑制剂 CCCP 能够降低荞麦对亚硒酸盐的吸收速率, 从而证明了荞麦吸收亚硒酸盐是靠主动运输的代谢过程, 其吸

收转运可能与磷酸转运体有关。Zhang 等^[27]研究证明, 超表达磷酸盐转运体 OsPT2 可显著促进水稻 (*Oryza sativa* L.) 对亚硒酸钠的吸收, 缺失则减少吸收, 这与 Jiang 等^[26]的研究一致。也有人提出亚硒酸盐可以利用硅转运载体进入植物体内, 其吸收速率随 pH 升高而降低^[28], 分析是因为在不同 pH 条件下, 亚硒酸盐主要以水溶态形式存在, 如 SeO_3^{2-} 、 H_2SeO_3 和 HSeO_3^- , pH 的改变会很大程度上影响其形态, 进而改变亚硒酸盐的吸收速率^[29]。

2.2 植物对硒的转运机制

因硒的形态不同, 其在植物体内的代谢方式也不同。硒酸盐从根部到地上部的转移速度比亚硒酸盐快 2 倍^[18], 且在向地上转运过程中不会发生形态变化, 硒酸盐在植物叶片中会被还原成亚硒酸盐, 且在分配到植物其他部位之前, 硒酸盐会被进一步转化为有机硒化合物; 而亚硒酸盐在被植物吸收后可很快转化为硒甲基半胱氨酸、 SeMet 及其氧化物等^[30], 转化后的物质主要作用于根部, 只有少部分会向植物地上部转移。目前研究表明, 无机硒转化为有机硒主要在地上部进行, 且主要发生在叶绿体中, 通过硫酸盐转运代谢途径, 将其转化为 SeMet 、 SeCys 以及其他含硒化合物^[31-32]。在此过程中, APS 还原酶 (APS reductase) 和 ATP 硫化酶 (ATP sulfurylase) 起到了关键作用, 两种酶相互作用使得硒酸盐先被转化为磷酸硒腺苷 (APSe), 然后再转化为亚硒酸盐^[33], APS 激酶也可促使 APSe 形成次级代谢产物二磷酸硒代腺苷 (phospho adenosine phosphor-selenate, PAPSe), 随后, 在 OAS 甲基裂解酶的作用下, 硒化物形成 SeCys , 在 $\text{C}\gamma\text{S}$ 和 $\text{C}\beta\text{L}$ 等酶的作用下, SeCy 转化为 SeCys , 在甲硫氨酸合成酶的作用下进而转化为 SeMet , 由于 $\text{C}\gamma\text{S}$ 与 $\text{C}\beta\text{L}$ 都是叶绿体酶, 所以研究认为这一过程在叶绿体中进行^[34]。

3 硒提高植物抗盐性的作用机制

盐胁迫通过使植物产生渗透胁迫、离子毒性、膜损伤、氧化胁迫、养分失衡、抑制酶活以及改变植物激素来影响植物的生长发育^[35]。植物具有应对盐胁迫的自我保护机制, 研究发现植物自身会通过渗透调节、信号传导、活性氧清除和改变光合作用等途径来缓解盐碱胁迫的影响^[36]。近几年, 大量研究发现硒在植物响应盐胁迫过程中起重要作用, 可增强植物对盐害的耐受性^[37]。

3.1 硒对盐胁迫下抗氧化酶的影响

盐胁迫环境影响植物正常的新陈代谢,破坏细胞膜系统,产生大量活性氧自由基(ROS),引起细胞脂质化^[38]。植物中的抗氧化剂以及非酶抗氧化剂能够清除胁迫条件下植物体内产生的大量活性氧自由基,抗氧化剂包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GSH-Px)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)等,非酶抗氧化剂包括抗坏血酸、谷胱甘肽、 α -生育酚、酚类化合物和类胡萝卜素^[39]。有研究表明,硒能够调节盐胁迫下植株体内抗氧化酶活性以及非酶促系统抗氧化能力。韩广泉等^[40]在番茄(*Solanum lycopersicum*)上和 Subramanyam 等^[41]在水稻上的研究发现,硒可增强盐胁迫下 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性。然而 Lan 等^[3]研究发现硒处理并不能促进 200mmol/L 盐胁迫下小麦(*Triticum aestivum* L.)幼苗的 APX 活性,原因可能是植物中 APX 的活性是由不同植物种类和生育阶段决定的。GSH-Px 和 GR 是重要的抗氧化酶,在清除 H_2O_2 和脂质过氧化物中起着至关重要的作用^[42],硒是 GSH-Px 的重要组成部分,施加外源硒能够提高盐胁迫下植物 GSH-Px 的活性,杨晓慧等^[43]的研究结果也证明了这一点。Diao 等^[44]研究发现硒能够增加番茄中与抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)有关酶的活性周期,提高非酶抗氧化剂 GSH 和 AsA 含量,以及调节 GSH/GSSG、AsA/DHA 和 NADPH/NADP 值。Elkelish 等^[37]认为硒主要是通过提高 APX 和 GR 的活性来调节循环系统。马龙等^[45]研究表明,适宜浓度的硒可显著降低盐胁迫下番茄幼苗 H_2O_2 和 MDA 含量,这与曹丽华等^[46]在小白菜(*Brassica chinensis* L.)和位晶等^[8]在玉米上的研究一致。以上研究结果表明,盐胁迫下硒可通过调节抗氧化酶的活性来调节植物体内 ROS 的含量,从而缓解盐胁迫对植株造成的氧化损伤。

3.2 硒对盐胁迫下光合作用的影响

光合作用是决定植物生长发育的关键,盐胁迫抑制植物生长可归因于造成光合效率的降低。盐胁迫会降低植物的光合作用活性,包括气孔限制(如气孔关闭和阻碍 CO_2 扩散到结合部位等)、非气孔

限制(如叶绿素降解和叶绿体超微结构破坏等)以及膜的降解等^[47]。盐胁迫造成的氧化胁迫会导致植物体内产生过量的活性氧,会严重破坏叶绿体膜结构、降解光合色素和影响光合作用。Diao 等^[44]研究发现硒能促进盐胁迫下番茄幼苗的净光合速率(P_n)和光化学活性。盐胁迫还会降低叶绿体中基粒数量和质量,导致叶绿素含量降低。Jiang 等^[12]研究中,盐胁迫明显破坏了叶绿体的超微结构,施加 $1\mu\text{mol/L}$ 硒可减轻盐胁迫对叶绿体结构的破坏,从而使叶绿体内部薄片更完整,颗粒更厚,叶片中类囊体的形状更规则。Habibi^[48]也发现,硒可提高盐胁迫下番茄幼苗叶绿素和类胡萝卜素的含量。有研究表明,盐胁迫下植物光合作用降低主要是气孔关闭造成的,气孔关闭阻碍 CO_2 的扩散,导致植株气孔导度降低以及胞间 CO_2 浓度升高,而施加外源硒会提高植株气孔导度并降低胞间 CO_2 浓度,从而促进植株的 P_n ^[44]。光系统 II(PS II)可反映逆境环境对植物光合作用的影响,叶绿素荧光可反映光合作用的原初反应过程,探明荧光动力学和光合作用之间的复杂关系对了解光合作用的生物物理过程至关重要^[49]。在小麦中,盐胁迫显著降低了 PS II 的最大量子产率(F_v/F_m)、实际光化学效率(U_{PSII})和化学猝灭系数(q_p), F_v/F_m 和 U_{PSII} 降低表明光合作用被抑制和 PS II 光化学活性降低,硒则使盐胁迫植物中 F_v/F_m 、 U_{PSII} 和 q_p 均增加,表明硒可能会降低盐胁迫植物中 PS II 的光化学转化效率和光化学活性^[50]。植物非光化学猝灭系数(q_N)反映植物光保护能力的大小, Lan 等^[3]发现硒处理显著提高了盐胁迫下植物的 q_N 。以上结果表明,硒通过调节盐胁迫下植物的光保护机制来保护 PS II 免于过度激发,硒也可提高盐胁迫下酶促和非酶促抗氧化能力,减少 PS II 中 ROS 的积累,从而缓解盐胁迫引起的 PS II 反应中心复合物的损伤。

3.3 硒对盐胁迫下离子稳态的影响

盐胁迫下植物会吸收并积累 Na^+ 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 和 HCO_3^- 等有毒离子,这些离子会限制植物正常的生长发育。高浓度的 Na^+ 和 Cl^- 会减少植株对 K^+ 的吸收,最终导致植物中 K^+ 缺乏,因此植物对盐胁迫的耐受性与维持 Na^+ 和 K^+ 之间动态平衡能力有关^[50]。Kaur 等^[51]研究发现施加外源硒可使绿豆 [*Vigna radiata* (Linn.) Wilczek] 叶片和花药中 Na^+ 的吸收显著减少,硒含量显著增加,但 Cl^- 积累量

并未受到显著影响,表明硒缓解盐胁迫主要是通过减少 Na^+ 积累量起调节作用。Habibi 等^[48]研究表明 1mg/L 硒可有效降低欧芹 [*Petroselinum crispum* (Mill.) Hill] 幼苗地上部和根部的 Na^+ 浓度,提高地上部 K^+ 含量,此外还发现,硒处理后 Na^+ 浓度在叶片细胞液中呈下降趋势,在叶片细胞壁碎片中呈上升趋势,说明硒通过增加 Na^+ 与细胞壁的结合来避免细胞质中 Na^+ 的毒性,但目前还没有相关文献对此现象作出解释。Ashraf 等^[52]研究表明,硒显著降低了盐胁迫下玉米幼苗 Na^+ 含量,增加了 K^+ 含量,从而改善 K^+/Na^+ ,提高玉米的耐盐性。以上结果表明,施加外源硒能够降低盐胁迫下植物对 Na^+ 的吸收,促进对 K^+ 的吸收,从而缓解盐胁迫对植物的损伤。到目前为止,尚不清楚影响硒和钠差异吸收的机制,但推测可能与它们各自转运蛋白的功能属性有关。

在盐胁迫中,植物通过对离子选择性吸收、经质子泵将其排出和离子区隔化作用等方式维持细胞内离子稳态。*SOS1* 和 *NHX1* 基因的表达与离子稳态有关,*SOS1* 通过催化 Na^+ 和 H^+ 交换在植物耐盐中发挥重要作用,*NHX1* 基因能够促进液泡中 Na^+ 的螯合,减少其在细胞质中的积累量,从而缓解离子对细胞的毒害作用^[53]。在 Alla 等^[39]的研究中,外源硒可上调盐胁迫下 *SOS1* 和 *NHX1* 基因的表达,同时抑制 Na^+ 积累量,增加 K^+ 积累量,这与 Feki 等^[54]的研究一致。以上结果表明硒通过上调 *SOS1* 和 *NHX1* 基因的表达,有效地将 Na^+ 螯合到液泡中或排除在质外体中,从而减轻 Na^+ 毒性,提高植物耐盐性;适宜浓度的硒能够改善盐胁迫下根膜上液泡膜 H^+ -ATPase 和 Na^+/H^+ 反转运蛋白的表达,从而限制 Na^+ 在上层组织中的分配,缓解其毒性。但硒是否直接参与调控 Na^+/H^+ 反转运蛋白和液泡膜 H^+ -ATPase 的活性仍需进一步研究。

3.4 硒对盐胁迫下渗透调节物质的影响

渗透调节物质的积累是植物对盐胁迫的一种适应性反应,游离氨基酸和可溶性糖等渗透调节物质分子表面有较厚的水化层,具有维持细胞膨压、保护细胞结构和清除活性氧等作用^[55]。赖弟利等^[56]对燕麦的研究发现,盐胁迫下脯氨酸和可溶性糖含量增加。马书荣等^[57]认为,脯氨酸含量随着盐浓度的提高呈现上升趋势,脯氨酸具有参与保护蛋白质的转换机制使之免受压力损害和上调应激保护蛋白的作用,是植物提高盐胁迫抗性的主要机制。

Ardebili 等^[58]发现施加适宜浓度的硒可增加盐胁迫下植株脯氨酸和可溶性蛋白含量,缓解盐分对植物造成的不利影响。Elkelish 等^[37]提出硒可通过提高 γ -GK 酶的活性调节脯氨酸的合成,增加脯氨酸含量。付爱飞等^[59]研究认为,硒不仅可以通过增加脯氨酸等渗透调节物质的积累量来缓解盐胁迫,还可通过缓解渗透胁迫从而提高植物的耐盐性。在一些植物中,硒能够以含硒的硫氨基酸的形式直接参与蛋白质的合成,降低游离氨基酸的含量。硒也是植物中核糖核酸链的组成部分,具有转运氨基酸和影响其他游离氨基酸的功能,因此硒可促进蛋白质合成,并影响植物的氮代谢、硫代谢和氨基酸代谢^[18]。

3.5 硒纳米颗粒缓解盐胁迫的作用

近年来,纳米技术在农业科学生产与发展的应用得到日益关注与重视,尤其是纳米粒子(粒度在 1~100nm 的粒子),由于它们是诸如蛋白质之类的生物分子,能够穿过细胞膜,由于体积小,因此其化学性质与通常使用的较大颗粒显著不同。硒纳米颗粒(Se-NPs)具有较高的迁移率和溶解度,并且比可溶性无机硒盐(主要包括硒酸盐和亚硒酸盐)表面积和体积比大,因此相较于无机硒具有更突出的生物活性和生物安全性^[60]。Se-NPs 可作为植物的抗氧化剂,改善抗氧化防御系统,从而提高植物的抗逆能力。Se-NPs 还具有出色的生物学特性和低毒性。在烟草正常生长条件下,Se-NPs 的施用可改善根系的形态和器官发育,而硒酸盐则会抑制这两个过程^[61]。Zsiros 等^[62]发现 10mg/L 硒酸盐会抑制烟草的株高和光合作用,产生毒害,而较高浓度(100mg/L)的纳米颗粒形式则没有毒害。Djanaguiraman 等^[63]报道 Se-NPs 喷雾剂可提高抗氧化酶活性,从而缓解高温胁迫对高粱的损伤。Se-NPs 还参与调控小麦热激因子 *HSE44A* 基因的表达,该基因与 MAPK 信号级联反应和抗氧化剂系统密切相关^[64]。这些结果表明,Se-NPs 能够改善作物的抗氧化防御系统,且比无机硒更有效,毒性更低。

大量研究表明,Se-NPs 能够提高植物的抗氧化能力,缓解因盐胁迫造成的氧化胁迫,提高植物的耐盐性。Reza 等^[65]研究表明适宜浓度的 Se-NPs (10 $\mu\text{mol/L}$) 通过保留水分解复合物、激活抗氧化剂防御系统、改善离子稳态和促进光合能力等方式提高草莓 (*Fragaria×ananassa* Duch.) 的耐盐性,与 Zahedi 等^[66]研究结果一致。叶面喷施 Se-NPs 不仅增加了脯氨酸和总可溶性碳水化合物的水平,提

高渗透调节能力, 而且增加了有机酸含量, 提高了水果的品质, 进而改善水果的营养价值^[66]。硒纳米粒子的应用能够增加盐胁迫下番茄叶片中光合色素含量, 提高叶片和果实中酶的活性, 增强番茄的耐盐性^[67]。从以上结果可以看出, Se-NPs 能够调节盐胁迫下植物的抗氧化系统, 提高光合能力, 调节渗透胁迫, 缓解盐胁迫带来的损伤, 从而提高产量和品质, 但 Se-NPs 缓解盐胁迫的机制目前尚未清楚, 需要进一步探索。

4 展望

硒是植物体内非常重要的微量元素, 是植物生长所需的一种有益元素。硒在增强植物抗逆性中发挥着积极的作用, 但硒提高植物抗盐性的作用机制还需进一步研究, 故今后还需关注以下几个方面:

近年来, 硒缓解植物胁迫的研究已涉及到分子水平, 如关于硒调控的相关基因、硒转运蛋白以及参与硒运输的氨基酸等方面。但关于硒缓解盐胁迫的相关报道较少, 今后可利用组学手段, 如转录组、蛋白质组、代谢组和离子组等, 采用多组学交叉分析对其展开研究。

硒是一种两性营养元素, 正常营养与中毒剂量之间的范围很窄, 过量则会产生毒害。不同种类植物对硒的耐受性不同, 且植物培养方式(水培和土培)和硒的施加方式(根施和喷施)不同, 硒的施用量也不同, 因此在应用中要严格控制作物的施硒量。

随着纳米颗粒在农业上研究的开展, 盐胁迫下硒纳米颗粒对植物的调控机理值得进一步研究, 可从硒纳米颗粒对清除自由基与活性氧、调节渗透胁迫和维持细胞膜稳定性的作用等方面深入探讨。

参考文献

- [1] 陆国伟, 陈晓斌. 环境保护与盐碱化荒地治理研究. 环境科学与管理, 2018, 43(8): 13-16.
- [2] 李娟. 生命微量元素硒环境营养背景研究. 贵阳: 贵州师范大学, 2000.
- [3] Lan C Y, Lin K H, Huang W D, et al. Protective effects of selenium on wheat seedlings under salt stress. *Agronomy*, 2019, 9(6): 274-286.
- [4] 高菲, 戴志华, 韩丹, 等. 硒影响植物抗氧化系统的作用与机制. 生物技术进展, 2017, 7(5): 467-472.
- [5] 王华, 张雅娟, 周武先, 等. 外源硒对白术种子萌发及幼苗生理特性的影响. 分子植物育种, 2019, 17(22): 7551-7558.
- [6] 曹升, 王颖, 陈会鲜, 等. 外源硒对食用木薯品质的影响研究. 作物杂志, 2020(1): 168-172.
- [7] 刘婷, 候运和, 郑甲成. 外源硒对碎米茅农艺性状及硒含量的影响. 湖北民族学院学报(自然科学版), 2018, 36(4): 365-369.
- [8] 位晶, 牛乐, 唐宏亮. 不同硒形态对玉米根系形态和养分吸收的影响. 安徽农业科学, 2019, 47(4): 161-165.
- [9] Fan J, Wan H, Wang R, et al. Growth and physiological characteristics of flue-cured tobacco (*Nicotiana Tabacum* L.) under selenate-Se stress. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2018, 49(18): 2238-2246.
- [10] 韩丹, 熊双莲, 许自成, 等. 硒对烤烟生长、化学指标及矿质营养元素含量的影响. 核农学报, 2017, 31(10): 2072-2079.
- [11] 金小璇, 朱茜, 黄进, 等. 硒对叶绿体及光合作用的影响. 分子植物育种, 2019, 17(1): 288-294.
- [12] Jiang C Q, Zu C L, Lu D J, et al. Effect of exogenous selenium supply on photosynthesis, Na^+ accumulation and antioxidative capacity of maize (*Zea mays* L.) under salinity stress. *Scientific Reports*, 2017, 7: 42039.
- [13] 台培东, 李培军. 硒对植物的毒害作用. 农业环境科学学报, 2002(6): 496-498.
- [14] Anjum S A, Ashraf U, Zohaib A, et al. Growth and developmental responses of crop plants under drought stress: a review. *Zemdirbyste*, 2017, 104(3): 267-276.
- [15] Pessione E, Pessione A, Mangiapane E. Selenium and selenoproteins: an overview on different biological systems. *Current Protein and Peptide Science*, 2014, 15(6): 598-607.
- [16] 王锐, 余涛, 曾庆良, 等. 我国主要农耕地土壤硒含量分布特征、来源及影响因素. 生物技术进展, 2017(5): 359-366.
- [17] 邢颖, 刘永贤, 梁潘霞, 等. 土壤硒形态及其相互转化因子的研究. 中国农学通报, 2018, 34(17): 83-88.
- [18] Schiavon M, Lima L W, Jiang Y, et al. Effects of selenium on plant metabolism and implications for crops and consumers. *Selenium in Plants*, 2017, 11: 257-275.
- [19] Harris J, Schneberg K A, Pilon-Smits E A H. Sulfur-selenium-molybdenum interactions distinguish selenium hyperaccumulator *Stanleya pinnata*, from non-hyperaccumulator *Brassica juncea* (Brassicaceae). *Planta*, 2014, 239(2): 479-491.
- [20] 张雯, 秦璐, 杨林红, 等. 不同硫浓度下硒钼交互作用对油菜幼苗生长特性的影响. 新疆环境保护, 2018, 40(4): 11-16.
- [21] 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. 生物化学杂志, 1989(3): 229-234.
- [22] Kassis E, Cathala N, Rouached H, et al. Characterization of a selenate-resistant arabidopsis mutant. root growth as a potential target for selenate toxicity. *Plant Physiology*, 2007, 143(3): 1231-1241.
- [23] Michela, Schiavon, Marinus, et al. Exploring the importance of sulfate transporters and ATP sulphurylases for selenium hyperaccumulation-a comparison of *Stanleya pinnata* and *Brassica juncea* (Brassicaceae). *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 2.
- [24] 韩丹. 硒在烤烟中的累积、形态转化及缓解砷毒害的机理研究. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [25] Barbara, Hawrylak-Nowak. Selenite is more efficient than selenate in alleviation of salt stress in lettuce plants. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 2015, 57(2): 49-54.
- [26] Jiang Y, Feng X, Yang Y, et al. Performance of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* M.) supplied with selenite or selenate for selenium biofortification in northeastern China. *The Crop Journal*, 2018, 6(4): 386-393.
- [27] Zhang L, Hu B, Li W, et al. OsPT2, a phosphate transporter, is involved in the active uptake of selenite in rice. *The New*

- phytologist, 2014, 201(4): 1183-1191.
- [28]姜英. 荞麦硒生物强化及植物硒代谢关键酶ATPS2特性研究. 北京: 中国农业大学, 2018.
- [29]Tian S, Lu L, Xie R, et al. Supplemental macronutrients and microbial fermentation products improve the uptake and transport of foliar applied zinc in sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants. Studies utilizing micro X-ray fluorescence. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 5: 808.
- [30]陈玉真, 单睿阳, 王峰, 等. 天然硒在茶园土壤-茶树-茶汤中吸收转运特征. 茶叶学报, 2019, 60(3): 106-113.
- [31]Wang M K, Dinh Q T, Qi M M, et al. Radicular and foliar uptake, and xylem- and phloem-mediated transport of selenium in maize (*Zea mays* L.): a comparison of five Se exogenous species. *Plant and Soil*, 2020, 446(1): 111-123.
- [32]Malheiros R S P, Gonçalves F C M, Brito F A L, et al. Selenomethionine induces oxidative stress and modifies growth in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings through effects on hormone biosynthesis and primary metabolism. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 189(2): 1-10.
- [33]Leduc D L, Abdelsamie M, Montes-Bayon M, et al. Overexpressing both ATP sulfurylase and selenocysteine methyltransferase enhances selenium phytoremediation traits in Indian mustard. *Environmental Pollution*, 2006, 144(1): 70-76.
- [34]Wu Z C, Xu S J, Shi H Z, et al. Comparison of foliar silicon and selenium on cadmium absorption, compartmentation, translocation and the antioxidant system in Chinese flowering cabbage. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 166: 157-164.
- [35]王昊伟, 杨玲, 鲁强, 等. 盐胁迫对大花四照花种子萌发与幼苗生长的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 2020, 44(3): 89-94.
- [36]Abbasi H, Jamil M, Haq A, et al. Salt stress manifestation on plants, mechanism of salt tolerance and potassium role in alleviating it: a review. *Zemdirbyste-Agriculture*, 2016, 103(2): 229-238.
- [37]Elkelish A A, Soliman M H, Alhaithloul H A, et al. Selenium protects wheat seedlings against salt stress-mediated oxidative damage by up-regulating antioxidants and osmolytes metabolism. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 137: 144-153.
- [38]Zaman B, Niazi B H, Ahmad M A. Response of wheat plants to sodium and calcium ion interaction under saline environment. *International Journal of Environment Science and Technology*, 2005, 2(1): 7-12.
- [39]Alla M M N, Badran E G, Mohammed F A, et al. Overexpression of Na⁺-manipulating genes in wheat by selenium is associated with antioxidant enforcement for enhancement of salinity tolerance. *Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*, 2020, 31(1): 177-187.
- [40]韩广泉, 李俊, 宋曼曼, 等. 硒对盐胁迫下加工番茄种子萌发及抗氧化酶系统的影响. 石河子大学学报(自然科学版), 2010, 28(4): 422-426.
- [41]Subramanyam K, Du Laing G, Van Damme E J M. Sodium selenate treatment using a combination of seed priming and foliar spray alleviates salinity stress in rice. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 116.
- [42]孙协平, 罗友进, 周广文. 硒对甜樱桃叶片褪黑素和谷胱甘肽氧化还原循环的影响. 中国农业科学, 2017, 50(22): 4373-4381.
- [43]杨晓慧, 蒋卫杰, 魏珉等. 盐胁迫下硒对生菜生长发育的影响. 中国农学通报, 2006(3): 271-274.
- [44]Diao M, Ma L, Wang J, et al. Selenium promotes the growth and photosynthesis of tomato seedlings under salt stress by enhancing chloroplast antioxidant defense system. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33(3): 671-682.
- [45]马龙, 喻晓强, 樊新民. 外源硒对盐胁迫下加工番茄幼苗叶片抗氧化系统的调控效应. 北方园艺, 2013(3): 4-8.
- [46]曹丽华, 朱娟娟. 外源硒调控盐胁迫下小白菜种子萌发特性和生理特性研究. 北方园艺, 2019(2): 1-7.
- [47]荆培培, 任红茹, 杨洪建, 等. 盐胁迫对2个不同盐敏感性水稻品种(系)叶片光合特性与产量的影响. 作物杂志, 2020(1): 67-75.
- [48]Habibi G. Učinek sušnega stresa in škropljenja s selenom na fotosintezo in antioksidativno aktivnost jarega ječmena. *Acta Agriculturae Slovenica*, 2013, 101(1): 31-39.
- [49]Liu X, An B, Gu N, et al. Response of leaf photosynthetic characteristics of *Syringa oblata* and *Syringa reticulata* var. *mandshurica* to chilling stress. *Journal of Forestry Research*, 2019, 31(1): 1-10.
- [50]Bot P J, Abbasi G H, Akhtar J, et al. Exogenous potassium differentially mitigates salt stress in tolerant and sensitive maize hybrids. *Pakistan Journal of Botany*, 2014, 46(1): 135-146.
- [51]Kaur S, Nayyar H. Selenium fertilization to salt-stressed mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) plants reduces sodium uptake, improves reproductive function, pod set and seed yield. *Scientia Horticulturae*, 2015, 197: 304-317.
- [52]Ashraf M A, Akbar A, Parveen A, et al. Phenological application of selenium differentially improves growth, oxidative defense and ion homeostasis in maize under salinity stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 123: 268-280.
- [53]金伊楠, 许自成, 张环纬, 等. 烟草盐胁迫与耐盐相关基因的研究进展. 中国烟草学报, 2018, 24(6): 112-118.
- [54]Feki K, Tounsi S, Masmoudi K, et al. The durum wheat plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 is involved in oxidative stress response. *Protoplasma*, 2017, 254: 1725-1734.
- [55]李茹玉, 柴薇薇, 郭晓农, 等. 盐处理对罗布麻(*Apocynum venetum*)幼苗渗透调节的影响. 分子植物育种, 2020, 18(2): 4105-4110.
- [56]赖弟利, 范昱, 朱红林, 等. 燕麦耐盐性的生理生化指标网络分析. 作物杂志, 2020(2): 147-155.
- [57]马书荣, 李韞, 石美玉, 等. 盐碱胁迫对蒙古柳无性系生理特性的影响. 分子植物育种, 2021, 19(3): 1004-1013.
- [58]Ardebili N O, Saadatmand S, Niknam V, et al. The alleviating effects of selenium and salicylic acid in salinity exposed soybean. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(12): 3199-3205.
- [59]付爱飞, 权桂芝, 刘慧英, 等. 硒对盐胁迫下番茄幼苗叶片渗透调节物质及生理指标的影响. 石河子大学学报(自然科学版), 2008, 26(5): 587-590.
- [60]Ram P, Atanu B, Nguyen Q D. Nanotechnology in sustainable agriculture: recent developments, challenges, and perspectives. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1014-1021.
- [61]Domokos-Szabolcsy E, Marton L, Sztrik A, et al. Accumulation of red elemental selenium nanoparticles and their biological effects in *Nicotinia tabacum*. *Plant Growth Regulation*, 2012, 68(3): 525-531.
- [62]Zsiros O, Nagy V, Párducz R, et al. Effects of selenate and red Se-nanoparticles on the photosynthetic apparatus of *Nicotiana tabacum*. *Photosynthesis Research*, 2019, 139(1): 449-460.
- [63]Djanaguiraman M, Belliraj N, Bossmann S H, et al. High-

- temperature stress alleviation by selenium nanoparticle treatment in grain sorghum. *ACS Omega*, 2018, 3(3):2479-2491.
- [64] Safari M, Ardebili Z O, Iranbakhsh A. Selenium nano-particle induced alterations in expression patterns of heat shock factor A4A (HSFA4A), and high molecular weight glutenin subunit 1Bx (Glu-1Bx) and enhanced nitrate reductase activity in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 2018, 40(6): 1-8.
- [65] Reza S, Alireza I, Ghader H, et al. Selenium nanoparticle protected strawberry against salt stress through modification in salicylic acid, ion homeostasis, antioxidant machinery, and photosynthesis performance. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 2020, 62(1):33-42.
- [66] Zahedi S M, Abdelrahman M, Hosseini M S, et al. Alleviation of the effect of salinity on growth and yield of strawberry by foliar spray of selenium-nanoparticles. *Environmental Pollution*, 2019, 253:246-258.
- [67] Morales-Espinoza M C, Cadenas-Pliego G, Perez-Alvarez M, et al. Se nanoparticles induce changes in the growth, antioxidant responses, and fruit quality of tomato developed under NaCl stress. *Molecules*, 2019, 24(17):3030.

Research Progress on the Effect of Exogenous Selenium on Salt Resistance of Plants

Wei Yanqiu¹, Jing Yizhuo¹, Guo Xiaoheng¹, Zhang Li², Han Dan¹, Shao Huifang¹

(¹College of tobacco, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, Henan, China;

²China Tobacco Zhejiang Industrial Limited-Liability Company, Hangzhou 310000, Zhejiang, China)

Abstract As a nutrient element, selenium participates in regulating the physiological and biochemical metabolic processes of salt resistance in plants. This article summarized three aspects of the effects of selenium on plant growth and development, the absorption and transport of selenium, and the mechanism of selenium's effect on plant salt resistance. Moreover, the prospects for future research and its application to regulate the plant's salt resistance for the physiological and biochemical metabolic process will provide a theoretical basis.

Key words Selenium; Plant; Salt stress; Research progress