

硒在植物中的作用及代谢途径

FUNCTIONS AND METABOLISM PATHWAYS OF SELENIUM IN PLANTS

周志刚

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

硒是生物必需元素之一,近 20a 以来,它以旺盛的活力向生命科学的各个领域渗透,且发展迅速。国内 70 年代用硒(主要是亚硒酸钠)防治克山病取得了重大突破;80 年代用硒防治大骨节病及肿瘤等方面又取得了重大进展。国外用硒防治疾病(如肿瘤、心血管病等)也做了大量的研究工作^[9]。所有这些营养、医药方面的成就,推动了硒生物化学和分子生物学的发展^[2]。

与此同时,硒在藻类等植物体中的研究也步步深入。本文结合作者的研究工作,从硒是否植物的必需元素、硒的毒性及其代谢途径等几个方面具体阐述硒在植物中的作用及其机理。

中国科学院海洋研究所海洋调查报告第 3145 号。
收稿日期:1996 年 1 月 18 日

1 硒是否是植物生长的必需元素

土壤中的硒是植物硒的主要来源。在可耕作的土壤里正常生长的许多农作物,它们叶子的含硒量一般都低于 $1\ \mu\text{g/g}$,常常是 $0.1\ \mu\text{g/g}$ 左右。根据地点以及在土壤中施加硒酸盐的情况,农作物的含硒量可高达 $20\sim 30\ \mu\text{g/g}$ 。某些土壤的含硒量异常高,即是所谓的富硒土壤,其上分布的植物与非富硒地区的不一样,例如黄芪(*Astragalus racemosus*)在不含硒的土壤上不会生长,它的地上部分含硒量可高达几百甚至几千 $\mu\text{g/g}$,象这样的植物就叫做硒积聚植物。某些植物,例如鸡眼藤(*Morinda reticulata*),在土壤含硒量较低的情况下,叶子中的含硒量高达 $200\ \mu\text{g/g}$,有的可达 $1\ 000\ \mu\text{g/g}$,大部分真菌的含硒量在 $1\ \mu\text{g/g}$ 左右,但蛤蟆菌(*Amanita muscaria*)和牛肝菌属(*Boletus*)的某些种含硒量可达 $20\ \mu\text{g/g}$ ^[8,20],这些相对于硒积聚植物的另一类植物叫做硒非积聚植物。

*Astragalus*的某些种仅仅生长在含硒土壤中的这一事实说明硒可能是它们生长的必需元素。早期的研究工作表明,培养基中的含硒量至少提高到 $27\ \text{mg/L}$ 时才可以刺激*A. racemosus*的生长;硒缺乏将导致海藻链藻(*Thalassiosira pseudonana*)体积增大,细胞分裂受阻,生长速度下降,但在人工海水的培养基中加入 $10^{-10}\ \text{mol/L}$ 的 Na_2SeO_3 ,即可使该藻极好地生长^[16]。

在培养基中加硒可刺激3种纯培养的海藻(*Chrysochromulina*)的生长^[15],也能刺激6种单细胞海藻^[22]和其他大型海藻的生长,硒又是甲藻(*Peridinium cinctum* fa. *Westii*)^[13]和*Chrysochromulina breviturrita*^[21]完全生长所必需的。作者的实验结果也表明,低浓度硒(不大于 $40\ \text{mg/L}$)可促进极大螺旋藻(*Spirulina maxima*)的生长^[23]。但也有实验说明,硒不是硒非积聚植物生长所必需的微量元素,例如苜蓿、潜水三叶草^[5]。即使是*Astragalus*中的硒积聚植物,硒对其也没有明显的刺激作用^[4]。在加硒培养条件下得到的植物种子含硒量远远低于野外同样硒浓度下生长的,自这些低硒的种子萌发长成的植物,其含硒量低于 $0.08\ \mu\text{g/g}$,与正常条件下农作物含硒量相近,如果硒是植物生长必需的话,其量大概也不会超过这个值;对*Astragalus*的硒积聚和非积聚植物进行同样的组织培养,在不加硒的条件下均可保持几年,说明硒并不是植物生长必需的。早期自*Astragalus*得到的结果可能是由于硒浓度的增加渐渐地消除了磷酸盐的毒害作用,从而表现出明显的刺激作用,而这种植物对相对低的磷酸盐都比较敏感。近来有研究表明,硒可能是某

些高等农作物,如水稻、大麦、油菜、玉米、大豆等生长的必需营养元素^[1]。

综上所述,硒可能是藻类生长和发育的必需微量元素,除硒积聚植物外,硒不一定是高等植物生长所必需的^[12]。

2 硒对植物的毒性

某些植物对培养基中的亚硒酸盐或硒酸盐特别敏感,例如大豆、烟草,甚至在 Se 低于 $1\ \text{mg/L}$ 的条件下都被抑制,但小麦却能在高于几倍这样的浓度下生长。其实溶液中硒抑制作用的真实浓度取决于溶液中硫酸盐和组织中硫的含量,当硫的含量较大时, $700\ \text{mg/L}$ 的 Se 浓度并没有产生明显的抑制作用,但在低硫条件下, $1/3$ 这样的硒浓度对植物体就能产生毒害作用;在培养基中提高磷酸盐的水平也会降低硒对小麦和向日葵的毒害^[18]。

硒积聚植物组织中的硒含量超过 $2\ 000\ \mu\text{g/g}$ 时,*Astragalus racemosus*在培养液中的生长就会降低,而在自然条件下,组织中的硒极大地超过这个含量,生长并没有明显的抑制。在培养液中硒积聚植物(*A. racemosus*)和非积聚植物粗果黄芪(*A. crassica rpa*)的不同生长情况表明,硒在两种植物中的含量基本没有变化;前者在组织含 $726\ \mu\text{g Se/g}$ 时,其生长没有减慢,而后者当组织含硒量达到 $106\ \mu\text{g/g}$ 时,生长明显地被抑制^[19]。

硒酸钠对小球藻(*Chlorella vulgaris*)和高等植物的组织培养都有毒害作用,对小球藻的变异株进行筛选,分离出两种能抵抗硒代半胱氨酸($[\text{Se}]\text{Cys}$)和硒代甲硫氨酸($[\text{Se}]\text{Met}$)的品系,*C. vulgaris*的细胞能抵抗 $[\text{Se}]\text{Met}$ 的毒害,显然是由于细胞阻止对这种化合物的吸收^[17]。

Wheeler等证明^[22],6种单细胞海藻,在无硒条件下,大多数的生长对硫酸盐浓度的减少都是很敏感的,当加入硒后,低硒酸盐($\text{Se}\approx 0.01\ \text{mg/L}$)的浓度就会使藻体的生长速度由低硫酸盐条件引起的降低得到恢复,但高浓度的硒酸盐($\text{Se}\approx 10\ \text{mg/L}$)却是致死剂量;尽管在高达 $100\ \text{mg/L}$ 的浓度下,亚硒酸盐并没有使藻体致死。同样,对水华鱼腥藻(*Anabaena flos-aquae*)来说, $[\text{Se}]\text{Met}$ 、亚硒酸盐和硒酸盐的亚致死剂量分别为 0.1 、 3.0 和 $3.0\ \text{mg/L}$ ^[11];对淡水绿藻月芽藻(*Selenastrum capricornulum* Printz)来说,在 $24\ \text{h}$ 内引起生长 50% 抑制的 Se 浓度分别是 $61.5\ \text{mg/L}$ (硒酸盐)和 $143\ \text{mg Se/L}$ (亚硒酸盐)^[10];当培养基的含硒量大于 $40\ \text{mg/L}$,就会抑制极大螺旋藻的生

长, 400 mg/L 的硒是该藻的致死阈值^[23]。总之, 硒对植物的毒性取决于物种、硒的浓度和氧化态以及硫酸

盐的水平。

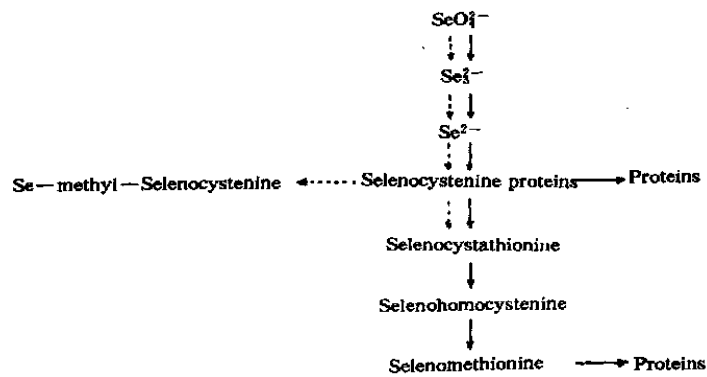


图1 硒酸盐在硒积聚植物 *Neptunia amplicaulis* 和非积聚植物中的同化代谢途径
 → 在非积聚植物中的途径
 ... → 在积聚植物 *Neptunia amplicaulis* 中的途径

3 植物中硒的代谢途径

植物对硒毒性敏感以及硒积聚植物对体内含硒量忍受的机理与人们对这种元素在体内代谢途径的认识有关。[Se]Cys 和 [Se]Met, 尤其是前者结合到蛋白质合成的肽链中, 从而破坏了正常的蛋白质结构与功能, 造成对植物体生长的毒性^[2,3]。事实证明, 两种硒代氨基酸至少在 Cys 和 Met 结合到蛋白质合成过程中的某些阶段可以加入到蛋白质的肽链中^[3]。据此可以推理, 能忍受硒的积聚植物或许不能把 [Se]Cys 和 [Se]Met 结合到自身的蛋白质合成过程中, 后来得到实验的证实: 在硒积聚植物 *Neptunia amplicaulis* 中不存在硒结合蛋白; *Astragalus* 中的硒积聚植物在蛋白中结合硒的量比其他非积聚种少得多^[14]。

那么, 对于硒积聚植物来说, 体内蛋白质合成的正常途径是否与硒蛋白的不同? 在硒积聚植物中, Cys-tRNA 和 Met-tRNA 合成酶在体外能利用相应的硒代氨基酸作为底物^[7], 在这些种中还没有证据说明在氨基酸的活化阶段两种硒代氨基酸被排除在蛋白质的合成之外, 但硒代氨基酸结合到蛋白质中的程度取决于细胞内 Cys/[Se]Cys 以及 Met/[Se]Met 的比值。

非蛋白氨基酸的硒类似物可能也是积聚植物忍受组织中高含硒量的原因之一, 用这种方式使植物体吸收的硒转变成大量对其本身无毒的硒化合物^[14]。

在不同种硒积聚植物中非蛋白氨基酸的硒类似物含量的不同, 以及它们对硒的忍受机理都要求人们认真探讨每一个种的酶活性及其特性, 在这一方面, 以 *Neptunia amplicaulis* 为材料就是一个很好的例子^[6]。在这种植物中, 甲基硒代半胱氨酸不能被 Cys-tRNA 合成酶活化, 所以形成的羟基化硒代半胱氨酸将被阻止在蛋白质的合成之外。硒代胱硫醚的含量大, 而且它不能被 β -胱硫醚酶水解(该酶能把胱硫醚转变成高半胱氨酸), 从而阻止了自 [Se]Cys 按正常的 Met 途径合成 [Se]Met。在该植物中硒酸盐的同化途径见图 1。

参考文献

- [1] 薛泰麟, 侯少范, 谭见安, 刘更另, 1993. 科学通报 38 (3): 274~ 277.
- [2] 周志刚, 1997. 海洋科学 1: 29~ 33.
- [3] Brown, T. A. and A. Shrift, 1980. *Plant Physiol* 66:

- 758-761.
- [4] Broyer, T. C. , C. M. Johnson, and R. P. Huston, 1972. *Plant Soil* 36: 625-649.
- [5] Broyer, T. C. , D. C. Lee, *et al.* , 1966. *Plant Physiol* 41: 1 425-1 428.
- [6] Burmell, J. N. , 1981. *Plant Physiol* 67: 316-324.
- [7] Burmell, J. N. and A. Shrift, 1979. *Plant Physiol* 63: 1 095-1 097.
- [8] Byrne, A. L. , V. Ravník, *et al.* , 1976. *Sci. Total Environ.* 6: 65-78.
- [9] Caffrey, P. B. and G. D. Frenkel, 1992. *Cancer Res.* 52: 4 812-4 816.
- [10] Ibrahim, A. M. and A. Spacie, 1990. *Environ. Exp. Bot.* **30**(3): 265-269.
- [11] Kiffney, P. and A. Knight, 1990. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 19: 488-494.
- [12] Lauchli A. , 1993. *Bot. Acta.* **106**(6): 435-468.
- [13] Lindstrom, K. , 1983. *Hydrobiol.* 101: 35-48.
- [14] Peterson, P. J. and G. W. Butler, 1967. *Nature* 213: 599-600.
- [15] Pintner, I. J. and L. Provasoli, 1968. *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ.* 12: 25-31.
- [16] Price, N. M. , P. A. Thompson, *et al.* , 1987. *J. Phycol.* 23: 1-9.
- [17] Shrift, A. and M. Sproul, 1963. *Biochim. Biophys. Acta.* 71: 332-344.
- [18] Singh, M. and N. Singh, 1978. *Soil Sci.* 126: 255-262.
- [19] T release, S. F. and H. M. T release, 1939. *Am. J. Bot.* 26: 530-535.
- [20] Watkinson, J. H. , 1964. *Nature* 202: 1 239-1 240.
- [21] Wehr, J. D. and L. M. Brown, 1985. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1 783-1 788.
- [22] Wheeler, A. E. , R. A. Zingaro, *et al.* , 1982. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 57: 181-194.
- [23] Zhou, Z. G. , Z. L. Liu, *et al.* , 1995. *J. Phycol.* **31** (3): 17(Suppl.).