

УДК 546.23;58.051

## СЕЛЕН В РОСЛИНАХ ТА ГРУНТІ, ЙОГО ВПЛИВ НА МЕТАБОЛІЗМ РОСЛИН

Воробець Н.М.

*Селен в рослинах та ґрунті, його вплив на метаболізм рослин.-Воробець Н.М.-Наведено результати узагальнення сучасних даних щодо необхідності селену для рослин. Обговорено шляхи надходження, можливості пересування, накопичення, перетворення та фізіологічний ефект сполук селену у рослинному організмі*

**Ключові слова:** селен, форми селену, метаболізм, рослина

**Адреса:** Львівський національний медичний університет імені Данила Галицького, кафедра фармакогнозії і ботаніки, кафедра медичної біології і генетики, вул. Пекарська, 69, м. Львів, 79010, Україна, E-mail: vorobets@meduniv.lviv.ua

*Selenium in plants and soil, its influence on plants metabolism.-Vorobets N.- It have been generalized the data concerning selenium necessity for plants. Selenium compounds introduction, pathways of moving, accumulation, metabolization, physiological effects in plant was reviewed.*

**Key words:** selenium, selenium forms, metabolism, plant

**Address:** Danylo Halytsky Lviv National Medical University, Pharmacognosy and Botany Department, Medical biology and Genetics Department, 69 Pekarska St., Lviv, 79010, Ukraine, E-mail: vorobets@meduniv.lviv.ua

Розвиток знань про вміст хімічних елементів у живих організмах різного рівня організації свідчить про взаємозв'язок між ними, передусім як ланками харчового ланцюга. Зелені рослини, як перша ланка, мають здатність засвоювати неорганічні та органічні сполуки різних хімічних форм з ґрунту, активно їх перетворювати або відкладати про запас. В свою чергу, тварини та людина споживаючи рослинну їжу, засвоюють ці елементи. Фізіологічна дія різних елементів залежить від їх місця в метаболізмі організмів, а також від їх дози. Ряд елементів є есенціальними, дія ж інших має саногенетичний або токсичний вплив на організми рослин і тварин. В даний час існує ряд класифікацій хімічних елементів щодо їх біологічної активності [1, 9, 11]. Різні елементи можуть входити до різних за фізіологічним значенням груп, наприклад, для тварин бути есенціальними, а для рослин – ні, або навпаки. Селен відносять до групи есенціальних ультраелементів для тварин (і людини) [21, 56, 58], а також для рослин [36, 46, 57].

Метою даної роботи було проаналізувати і узагальнити відомості про необхідність селену для рослин, форми їх засвоєння з ґрунту і форми знаходження в рослинах, можливості перетворення і накопичення сполук селену в самих рослинах, а також його фізіологічну дію.

Вміст селену у рослинах варіює так само широко як і в ґрунтах – від 10 до 1200 мкг · кг<sup>-1</sup> повітряно сухої маси [13]. У лужних ґрунтах

переважають добре розчинні селенати, в кислих і нейтральних - важкорозчинні комплекси селенітів з гідратом оксиду заліза [18, 19, 20]. Загалом, сполуки селену інертні у відновленій формі, а енергійна міграція в кислих і лужних ґрунтах відбувається у формі аніонів [17]. Доступними для рослин формами селену є селеніти, селенати та селен, зв'язаний з оксидами заліза, алюмінію, марганцю, карбонатами, сульфідами та гідролізованими органічними речовинами ґрунту. Нагромадження селену рослинами залежить, крім вмісту в ґрунті та його доступності, від виду рослини, вологозабезпеченості та температури, а також від рН, механічного складу та гумусу ґрунту [11, 24]. Для ґрунтів з кислою реакцією, основне джерело селену для рослин – селеніти [11, 18]. В орному шарі селену знаходиться 30 мг/кг в ендемічних районах та 250 мкг/кг в контрольних [7]. На думку ряду авторів, нижня порогова межа вмісту селену в ґрунті складає від 10 до 1100 мкг в 1 кг повітряно-сухої маси [13, 31, 32].

Вміст селену в рослинах у більшості випадків тісно пов'язаний з природною концентрацією елемента в ґрунті [24].

Рослини дуже відрізняються щодо фізіологічної реакції на селен. Деякі з них ростуть на ґрунтах з підвищеним вмістом селену і є селенотолерантними, можуть накопичувати значні кількості металу (селеноаккумулятори), однак більшість видів рослин є чутливими до селену і не нагромаджують великих його кількостей. Є й

інший поділ рослин на групи щодо концентрування в них важких металів, зокрема селену [10]. В першу групу відносять рослини індіферентні до селену (градієнт концентрування  $\leq 1-2$ ), в другу – з помірним його накопиченням (в них елемента в 3-10 разів більше, ніж у ґрунті), третю становлять концентратори селену (з градієнтом концентрування понад 10). Згідно такого поділу до першої групи відносять різні види осок, конюшини, дикорослі злаки; до другої – хлібні злаки, соняшник, різні види айстр, а до третьої деякі види з родин *Cruciferae*, *Leguminosae*, *Compositae*. Однак, навіть в межах однієї родини види варіюють щодо рівня накопичення в них селену, наприклад, серед видів родини *Leguminosae*. Коли рослини ростуть на високих концентраціях селену в зоні коренів, вони виявляють симптоми пошкодження, включаючи затримку росту, хлороз, висихання і висушування листків, зниження білкового синтезу і передчасну смерть рослин [47]. Є дуже велика різниця між селено-акумулюючими рослинами та не акумуляторами в кількості селену, яку вони можуть акумулювати без виявлення симптомів токсичності. У не акумуляторів, поріг концентрації селену в тканинах пагонів, який в результаті на 10% знижує врожай, від 2 мг Se на кг у рису до 330 мг Se на кг у білої конюшини [48]. Акумулятори селену можуть мати концентрацію селену понад 4000 г · кг<sup>-1</sup> [59]. У деяких видів астрагалу концентрація селену може досягати 0,65% від їх сухої біомаси [38, 50]. Загалом концентрація селену в рослинах є здебільшого у межах від 1 до 409 мкг · кг<sup>-1</sup> сухої маси [13, 25]. Висока концентрація селену може спостерігатись у рослин часнику – при дозі 1000 мкг Se/кг ґрунту його вміст становить у рослині 1695% від контрольного значення [24]. Однак більшість листових овочів та сільськогосподарських рослин і трав містять менше 25 мг · кг<sup>-1</sup> маси сирової речовини селену і не накопичують селену більше, ніж 100 мг · кг<sup>-1</sup> маси сирової речовини, якщо ростуть на забруднених селеном ґрунтах. Ці рослини відносять до неакумуляторів [33].

Є залежність між переважаючим накопиченням селену залежно від форми його аніонної групи. Так у пагонах індійської гірчиці, брокколі, цукрового буряка та рису він накопичувався за наявності селену в поживному середовищі у формі селенату, а у цукрового буряка максимум (405 мг · кг<sup>-1</sup> маси сирової речовини) за наявності селену в поживному середовищі у формі L-селенометіоніну [65]. Усі зазначені види рослин накопичували селену лише менше, ніж 73 мг · кг<sup>-1</sup> маси сирової речовини за наявності селену в поживному середовищі у формі селеніту. У гіперакумуляторів *Astragalus bisulcatus* та *Stanleya pinnata* селен в трихомах знаходиться у формі метилселеноцистеїну та g-глутаміл-метилселеноцистеїну [38]. В молодих листках обох видів 30% селену знаходиться в неорганічній

формі (селеніту або селенату), а 70% у формі метилселеноцистеїну. В молодих листках *S. pinnata* селен концентрується головним чином біля краю листової пластинки та поверхні глобулярних структур. Протилежним чином у акумулятора *Brassica uncea* та неакумулятора *Arabidopsis thaliana* селен акумулюється в клітинах мезофілу та тканинах судин [38]. У гіперакумуляторів селену селен може пересуватись і по флоемі і по ксилемі, а його накопичення по периферії листової пластинки вважають одним з механізмів толерування цього металу [38].

Розподіл селену у різних органах залежить від виду рослини, фази розвитку, а також фізіологічних умов і стадії вегетації. На ранніх стадіях вегетації у накопичувачів селену, він акумулюється головним чином у молодих листочках, а у репродуктивній фазі високі концентрації селену знайдені в насінні в той час як у листках його концентрація різко знижується [35]. У гіперакумулятора селену – *Astragalus bisulcatus* найбільша концентрація селену при експонуванні на середовищі з селенатом спостерігалась у зрілих листках, особливо у листовій пластинці і середній жилці [50], а також у трихомах молодих листків [38]. В рослинах *Salsola collina* на початку цвітіння концентрація селену становила 0,54±0,27, в кінці цвітіння 0,43±0,22, а під час плодоношення 0,29±0,15 мкг·г<sup>-1</sup> сухої маси [12].

Селен є антагоністом сірки, витісняє її з різних органічних сполук. У хрестоцвітих селен включається замість сірки в склад тіоглікозидів, у бобових – заміняє її в амінокислотах (метіоніні, цистеїні), в зерні злаків – в резервних білках [1, 26, 62]. Вивчення поглинання, пересування селеніту, селенату та їх особливості у гідропонній культурі пшениці (*Triticum aestivum*) показали, що вони абсорбуються приблизно в однаковій мірі, хоча відрізняються щодо легкості асиміляції та ксилемного транспорту [45]. Поглинання селенату і селеніту зростає при нестачі у рослинах сульфору та фосфору, відповідно. Вважають, що поглинання селеніту є активним процесом, залежним від діяльності фосфатного транспортера. Поглинання обох неорганічних форм селену – селеніту і селенату є метаболічно залежним [45]. У пшениці поглинутий селеніт швидко перетворюється в органічну форму в коренях, з незначним переміщенням в пагони. Серед органічних сполук селену в коренях та ксилемному соці пшениці після експонування на розчинах селеніту виявлено селенометіонін, селенометіонін селен-оксид, селен-метил-селеноцистеїн, селенометіонін селен-оксид, селен-метил-селеноцистеїн та ряд інших неідентифікованих видів сполук [45]. Селенат швидше, ніж селеніт втягується в ксилемний транспорт протягом 1 дня експонування, однак лише незначна його кількість швидко перетворюється в органічну форму [45]. Транспорт сполук селену по ксилемі залежить від інтенсивності транспірації і від коренів до листків

відбувається переважно у формі селенату [53]. Більша частина селеновмісних речовин в концентраторах представлена амінокислотами, які не включаються в білки: селеноцистатіон, Se-метилселеноцистеїн, селеногомоцистеїн [10]. Селенат і селеніт є головними формами, які поглинаються і можуть бути токсичними для рослин у великих концентраціях, тому що обидві легко асимілюються в органічні селеносполуки. Щодо ступеня токсичності єдиної думки немає. Деякі дослідження показують, що селеніт більш токсичний для рослин, ніж селенат [55]. Інші дослідження показали, що селенат більш токсичний, ніж селеніт [63]. Інкorporація селеноцистеїну у місце цистеїну в білку могла б перешкодити утворенню дисульфідних зв'язків, і в результаті негативно вплинути на їх каталітичну активність [27]. Селенат і селеніт заважають відновленню нітрату *in vivo* в листках [30] і, таким чином, можуть впливати на азотний обмін. В місцевостях, де в ґрунтах забагато селену, доцільно в ґрунт вносити сірковмісні добрива, щоб запобігти накопичення рослинами його надмірних кількостей.

Вважають, що відмінності у поглинанні і пересуванні різних форм селену у поживному середовищі можуть служити підтвердженням того, що рослини поглинають і транспортують селенати, селеніти та L-селенометіонін різними механізмами. Додавання гідроксиламіну (інгібітора дихання) до поживного розчину інгібувало поглинання селенату на 80%, в той час як поглинання селеніту лише на 20% [28]. Відомо, що рослини поглинають селенат за допомогою тих же переносників в мембранах коренів, що і сульфат [37, 44]. Поглинання селеніту більш пасивне [28], в той час як поглинання L-селенометіоніну очевидно опосередковане пермеазами, специфічними для S-вмісних амінокислот [65]. Селенат транспортується значно легше, ніж селеніт чи органічні форми [65]. В даний час стверджують, що з чотирьох можливих валентних станів селену (+6, +4, 0 та -2) в рослинах присутні лише максимально окиснені та максимально відновлені форми: селеноамінокислоти (-2) та селенати (+6) [62], а селеніт натрію практично не зустрічається.

Виявлена можливість окиснення селеніту до селенату [29]. Селенат транспортується у хлоропласти, де відновлюється. Усі ферменти, які беруть участь у цих реакціях, є хлоропластними [41, 43, 49]. Рослини здатні синтезувати з неорганічних сполук селену селенометіонін, велику кількість якого знайдено, наприклад, в пшениці [60], сочевиці [61], зелених частинах часнику та цибулі [42]. Інша органічна форма – селеноцистеїн знайдена як у рослинах акумуляторів, так і в неакумуляторах селену: часнику, капусті, дикій цибулі, горосі, бобах, моркві, томатах, картоплі, буряках, селері, салаті, брокколі та інш. [42, 51, 62].

Вважають, що гіперакумуляція досягається щонайменше трьома шляхами: заміщенням сульфату в сульфат-редуючому шляху (відновленням АТФ-сульфурилаза/аденозин 5-фосфосульфатредуктаза), заміщенням нітрату в нітрат-поглинаючому шляху або специфічною селенатредуктазою. Для рослин негіперакумуляторів селену є хороше підтвердження, що відновлення селенату відбувається через заміщення сульфату в системі АТФ сульфорурилаза/аденозин 5-фосфосульфатредуктаза, і що це швидкість лімітуюча точка в перетворенні селенату [53, 59].

Незважаючи на те, що більшість рослин, які вживають як їстівні належать до групи неакумуляторів, можливе накопичення ними достатньо великих кількостей селену при вирощуванні на ґрунтах, збагачених сполуками селену або при обприскуванні рослин розчинами селеніту. Таку можливість показано для брокколі, капусти городньої, часнику, дикої цибулі, пшениці, бобів, моркви, томатів, буряків, картоплі, перцю [8, 34, 62, 64].

Експерименти досить довгий час були невдалими при визначенні необхідності селенопротеїнів самим рослинам. Одним з ферментів антиоксидантів є глутатіонпероксидаза (КФ 1.11.1.9) (ГП), яка каталізує реакцію окиснення відновленого глутатіону пероксидом з утворенням його окисненої форми, яка використовується клітинами для захисту від окисного пошкодження. Один з типів глутатіонпероксидаз у рослин є селензалежним [57]. Було здійснено спроби виявити присутність родини селенобілків, зокрема глутатіонпероксидази [36]. Одержано препарати ГП з великого числа видів рослин [36]. Крім того, знайдено 16кД тетрамерний білок у алое, який, як автори заключили, є селенопротеїном подібним до тих, що знайдені у ссавців [57]. Повідомлення останнього часу свідчать, що у рослин селеновмісні групи в складі метіоніну можуть також відігравати позитивну роль за умов оксидативного стресу [54]. Глутатіонпероксидаза, яка не має специфічності до пероксидних субстратів, руйнує вже утворені вільні гідропероксиди, захищаючи від пероксидного руйнування як мембранні, так і немембранні біологічні макромолекули клітини. Цистеїн, як попередник відновленого глутатіону, необхідного для функціонування фермента, знаходять своє місце в системі взаємозв'язку з селеном і вітаміном Е [22, 23].

При проростанні та рості рослин на субстратах з підвищеним вмістом важких металів у їх органах спостерігається підвищений рівень вільних форм кисню. Відомо, що при проростанні рослин на поживних розчинах зі свинцем інтенсивно використовується відновлений глутатіон, вміст якого в зародкових осях насіння, яке проростає на низькій концентрації іонів свинцю ( $10^{-8}$  М) у

поживному розчині, у кілька разів нижчий, ніж за проростання на високій його концентрації ( $10^{-3}$  М). Збільшений пул відновленого глутатіону в сім'ядолях при додаванні до поживного розчину зі свинцем ( $10^{-8}$  М) селеніту ( $10^{-9}$  М) сприяє нормалізації метаболізму в зародковій осі та проходженню рослинами наступних фаз онтогенезу [3, 4, 5, 6, 16]. Показано, що селен стимулює процес листочкоутворення на фоні як дії, так і післядії кадмію [14, 15]. Однак, автори роботи зазначають, що це спостерігається до 13-15 днів від початку росту і в подальшому слід очікувати сповільнення процесу. Дія селену у варіантах з алюмінієм ( $\text{AlCl}_3$ ) залежала від способу поєднання зазначених чинників. Так на фоні дії алюмінію селен гальмував утворення листочків порівняно з застосуванням самого алюмінію, а на фоні післядії алюмінію (протягом перших семи днів проростання на 130 мг/л  $\text{AlCl}_3$ , а далі (8-15 днів на 0,5 мг/л  $\text{Na}_2\text{SeO}_3$ ) селенова корекція впливала на утворення листочків стимулюючи [14, 15]. Негативну дію кадмію на брокколи (*Brassica oleracea*) при вирощуванні в гідропонній культурі з кадмієм у поживному середовищі селен (IV) також пом'якшував [52]. У деяких видів рослин, наприклад, козлятника східного, який на ранніх етапах онтогенезу має низьку стрес-резистентність, селенат натрію у концентрації  $10^{-1}$ - $10^{-7}$  % підвищує адаптаційний потенціал [2].

Останнім часом з'явилися повідомлення про те, що накопичення селену рослинами уберігає їх від ураження травоядними комахами. Подібне спостерігали для гіперакумулятора *Stanleya*

*pinnata* та акумулятора селену *Brassica juncea* [39]; гіперакумулятора *Astragalus bisulcatus* та неакумуляторів *Camelina microcarpa*, *Astragalus americanus*, *Descurainia pinnata*, *Medicago sativa*, *Helianthus pumilus* [40]. Причому, захисну функцію мали як неорганічні так і органічні форми металу. Автори роботи вважають, що можливість захисту від шкідників могла зумовити здатність до гіперакумуляції селену еволюційно [39].

Цікавим, на наш погляд, є узагальнення американських дослідників, які аналізували селенопротеїни і виявили 26 і 29 генів селенопротеїнів у зелених водоростях *Ostreococcus tauri* та *Ostreococcus lucimarinus*, відповідно, що значно більше ніж у наземних рослин [46]. На думку авторів, це свідчить про значну роль зовнішніх екологічних чинників в еволюції селенопротеому - в її ході частина селенопротеому була втрачена наземними рослинами.

Отже, рослини здатні поглинати, накопичувати і перетворювати сполуки селену. Механізм дії іонів селену тісно пов'язаний з біохімічними функціями глутатіонпероксидази по відновленню гідропероксидів та сірковмісних амінокислот. Селен може зв'язувати важкі метали в живих організмах шляхом утворення нерозчинних стабільних комплексів і таким чином захищати їх. Здатність рослин накопичувати селен може бути використана з метою фітореMediaції забруднених сполуками селену ґрунтів, а також з метою корекції його дефіциту в харчуванні людини та при мікроелементозах.

1. Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях // Л.: Агропромиздат, 1987. – 142 с.
2. Вихрева В.А., Хрянин В.Н., Гнис В.К., Блинохватов А.Ф. Адаптогенная роль селену высших растений // Вестник Башкирского ун-та. – 2001. - №2 (II). – С.65-66.
3. Воробець Н.М. Пероксидазна активність коренів соняшника за дії іонів свинцю та селену // Наукові записки Тернопільського педун-ту. Серія біол. – 2002. – № 3 (18). – С. 148-153.
4. Воробець Н.М. Пігменти віолаксантинового циклу проростків соняшника за дії різних доз іонів свинцю та селену // Науковий вісник Київського нац. ун-ту імені Т.Шевченка. – 2003. – Вип. 39. – С.33-35.
5. Воробець Н.М., Микієвич І.М. Сумісна дія свинцю і селену на проростання та ріст соняшника // Вісник Львів. ун-ту. Серія біол. – 2000. – Вип. 26. – С. 159-165.
6. Воробець Н.М., Пацула О.І. Функціонування ферментів глутатіонового циклу в насінні квасолі при проростанні за дії іонів свинцю та селену // Физиол. и биохим. культ. раст. – 2002. – Т.34, № 4. – С. 326-332.
7. Вощенко А.В., Иванов В.Н., Бондарев Г.И. и др. Содержание селена в продуктах питания, рационах и сыворотке крови жителей эндемичного по болезни Кешана района // Вопр. Питания. – 1989. - № 1. – С. 65-66.
8. Голубкина Н.А., Темичев А.А., Жумаев А.А. и др. Перспективы использования селен обогатенных растений // Микроэлементы в медицине. – 2005. – Т.6, № 2. – С.33-35.
9. Добровольский В.В. Биосферные циклы тяжелых металлов и регуляторная роль почвы // Почвоведение. – 1997. - №4. – С. 121-128.
10. Ермаков В.В., Ковальский В.В. Биологическое значение селена. – М.: Наука, 1974. – 298 с.
11. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. - М.: Мир, 1989. – 436 с.
12. Киров Е.И., Ковальская Г.А., Чанкина О.В. и др. Биохимический и элементный состав лекарственных растений (солянки холмовой *Salsola collina*, сабельника

- болотного *Comarum palustre* и каллизии душистой *Callisia fragrans* в лечении элементозов человека // Микроэлементы в медицине. – 2005. – Т.6 (2). – С.70-72.
13. Конова Н.М. К вопросу о биогеохимии селена в различных геохимических условиях // Микроэлементы в СССР. - 1992. - Вып. 33. - С. 43-48.
14. Костишин С.С., Руденко С.С., Ластивка Т.В. Селен как модификатор антиоксидантной защиты и пероксидного окисления липидов в микроклонах *Arnica montana* L. при действии ультрафиолетовых лучей С-диапазона // Укр. биохим. журн. – 1997а. – Т.69, №5-6. – С. 148-152.
15. Костишин С.С., Руденко С.С., Тевтуль Я.Ю., Решетюк О.Л. Дослідження впливу селену на ріст листків у проростків гороху (*Pisum sativum* L.) за дії алюмінію та кадмію // Физиология и биохимия культур. растений // 1997б – Т.29, № 6. – С. 472-477.
16. Микієвич І.М., Воробець Н.М., Калинович Н.О. Локалізація свинцю у тканинах кореня соняшника і модифікація селеном його токсичної дії // Актуальні проблеми медицини, біології, ветеринарії і сільського господарства. Серія мед. і біол. – 2001. – Вип.5. – С. 77-81.
17. Мудрый Н.В. Тяжелые металлы в системе почва-растение-человек // Гигиена и санитария. – 1997. - № 1. – С.14-17.
18. Руденко С.С., Дмитрук Ю.М. Селен у ґрунтах Буковини // Вісник аграрної науки. Наукові записки. – 1999. - №7. – С.50-54.
19. Руденко С.С., Должицька А.Г., Кондурацька Н.Л., та інш. Вплив дії селену, кадмію та гамма-опромінення на інтенсивність окислення дихальних субстратів рослин // Наук.-техн. біол. – 1995. - №3. – С. 1-3.
20. Рудько Г., Харкевич В., Сайко Н. Екологічний стан ґрунтів техногенно змінених територій Червоноградського гірничо-промислового району / Генеза, географія та екологія ґрунтів. Збірник наукових праць Міжнародної конференції. – Львів, 1999. – С. 197-199.
21. Скальний А.В., Рудаков І.А. Біоелементи в медицині. – М.: Издат. Дом «ОНИКС 21 век»: Мир, 2004. – 272 с.

22. Снітинський В.В., Антоняк Г.Л. Біохімічна роль селену // Укр. біохім. журн. – 1994. – Т.66, № 35. – С. 3-9.
23. Сучков Б.П., Штутман Ц.М., Халмуратов А.Г. Біохімічна роль селена в організмі животних. // Укр. біохім. журнал. 1978. – Т.50, №5. – С.659-671.
24. Торшин С.П., Удельнова Т.М., Конова Н.И., и др. Селен в депонирующах средах Нечерноземной зоны Европейской части России и агрохимический метод коррекции дефицита селена // Экология. - 1996. - № 4. - С. 253-258.
25. Фурса М.С., Марсов М.Г., Солоннікова С.М., Горохова Т.А., Белоногова В.Д. Рентгенофлуоресцентний аналіз елементного складу плодів журавлини болотної // Фармацевтичний журн. – 2005. - № 3. – С.86-89.
26. Ягодін Б.А., Удельнова Т.М., Торшин С.П., и др. Содержание селена в растениях укропа и редиса при различных дозах селенита натрия // Известия ТСХА. - 1992. - №3. - С. 54-57.
27. Amako K., Chen G.X., Asada K. Separate assays specific for ascorbate peroxidase and guaiacol peroxidase and for chloroplastic and cytosolic isoenzymes of ascorbate peroxidase in plants // Plant Cell Physiology. – 1994. – V.35. – P. 497-504.
28. Arvy M.P. Selenate and selenite uptake and translocation in bean plants (*Phaseolus vulgaris*) // J.Exp.Bot. - 1993. - V.44, N7. – P.1083-1087.
29. Asher C.J., Butler G.W., Peterson P.J. Selenium transport in root systems of tomato // J. Exp. Bot. - 1977. - V. 23, N 1. – P.279-291.
30. Aslam M., Harbit K.B., Huffaker R.C. Comparative effects of selenite and selenate on nitrate assimilation in barley seedlings // Plant Cell Environ. – 1990. – V.13. – P.773-782.
31. Bollard E.G. Involvement of unusual elements in plant growth and nutrition // Inorganic plant nutrition. Eds. A. Lauchli, R.L. Bicleski. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series. Berlin. Springer Verlag, 1983. – V.15B. – P. 695-744.
32. Bowen H.J.M. Essentiality deficiencies and toxicities of the elements. L.: Acad. Press. – 1979. – 333p.
33. Brown T.A., Shift A. Selenium: toxicity and tolerance in higher plants // Biol. Rev. – 1982. – V.57. – P. 59-84.
34. Dugo G., La Pera L., Lo Turco V., Giuffrida D., Restuccia S. Determination of copper, zinc, selenium, lead and cadmium in potatoes (*Solanum tuberosum* L.) using potentiometric stripping methods // Food Addit Contam. – 2004. – V.21, N7. – P.649-657.
35. Ernst W.H.O. Selenopflanzen (Seleno-phyten). / Pflanzenökologie und Muner-alstoffwechsel. Ed.H.Kinzel. – 1982. – P. 511-519.
36. Eshdat Y., Holland D., Faltin Z., Ben-Hayyim G. Plant glutathione peroxidases // Physiol. Plantarum. - 1997. - V. 100, N2. - P. 234-240.
37. Ferrari G., Renosto F. Regulation of sulfate uptake by excised barley roots in the presence of selenate // Plant Physiol. – 1972. – V.49. – P. 114-119.
38. Freeman J.L., Li Hong Zhang, Marcus M.A., et al. Spatial imaging, speciation, and quantification of selenium in the hyperaccumulator plants *Astragalus bisulcatus* and *Stanleya pinnata* L. // Plant Physiol. – 2006. – V.142. – P. 124-134.
39. Freeman J.L., Lindblom S.D., Quinn C.F. et al. Selenium accumulation protects plants from herbivory by *Onthoptera* via toxicity and deterrence // New Phytol. – 2007. – V.175, N3. – P. 490-500.
40. Geleas M.L., Klamper E.M., Bennett L.E. et al. Selenium hyperaccumulation reduces plant arthropod loads in the field // New Phytol. – 2007. – in press – Internet, Medline.
41. Gutierrez-Marcos J.F., Roberts M.A., Campbell E.I., Wray J.L. Three members of a novel small gene-family from *Arabidopsis thaliana* able to complement functionally an *Escherichia coli* mutant defective in PAPS reductase activity encode proteins with a thioredoxin-like domain and “APS reductase” activity // Proc. Natl. Acad. Sci. USA – 1996. – V.93. – P. 13377-13382.
42. Kápolna E., Fodor P. Bioavailability of selenium from selenium enriched green onions (*Allium fistulosum*) and chives (*Allium schoenoprasum*) after ‘in vitro’ gastrointestinal digestion // Int. J. Food Sci. Nutr. – 2007. – V.58, N 4. – P.283-296.
43. Lazzano-Ferrat I., Lovatt C.J. Relationship between relative water content, nitrogen pools, and growth of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A.Gray during water deficit // Crop Sci. 1999. – V.39 – P.467-478.
44. Leggett J.E., Epstein E. Kinetics of sulphate absorption by barley roots // Plant Physiol. – 1956. – V.31, N2 – P. 222-226.
45. Li H.F., VcGrath S.P., Zhao F.J. Selenium uptake, translocation and speciation in wheat supplied with selenate or selenite // New Phytol. – 2008. – In press – Internet, Medline.
46. Lobanov A.V., Fomenko D.E., Zhang Y. et al. Evolutionary dynamics of eukaryotic selenoproteomes: large selenoproteomes may associate with aquatic life and small with terrestrial life // Genome Biol. - 2007. - V.8, N 9. – R. 198.
47. Mengel K., Kirkby E.A. International Potash Institute. Principles of Plant Nutrition. – Bern: Int. Potash Inst., 1987. – 687 p.
48. Mikkelsen R., Page A.L., Bingham F.T. Factors affecting selenium accumulation by agricultural crops // Soil Sci. Soc. Am. Spec. Publ. – 1989. – V.23. – P. 65-94.
49. Ng B.N., Anderson J.W. Synthesis of selenocysteine by cysteine synthases from selenium accumulator plants // Phytochemistry. – 1978. – V.17, N8. – P. 2069-2974.
50. Pickering I.J., Prince R.C., Salt D.E., George G.N. Quantitative, chemically specific imaging of selenium transformation in plants // PNAS. – 2000. – V.97, N 20. – P.10717-10722.
51. Pedrero Z., Elvira D., Cámara C., Madrid Y. Selenium transformation studies during broccoli (*Brassica oleracea*) growing process by liquid chromatography-inductively coupled plasma mass spectrometry (LC-ICP-MS) // Anal. Chim Acta. – 2007. – V.596, N2. – P. 251-256.
52. Pedrero Z., Madrid Y., Hartikainen H., Cámara C. Protective Effect of Selenium in Broccoli (*Brassica oleracea*) Plants Subjected to cadmium Exposure // J. Agric. Food. Chem. – 2008. – V.56, n1. – P. 266-271.
53. Pickering I.J., Prince R.C., Salt D.E., George G.N. Quantitative, chemically specific imaging of selenium transformation in plants // PNAS. – 2000. – V.97, N 20. – P.10717-10722.
54. Rodrigo M.J., Moskovitz J., Salamini F., Bartels D. Reverse genetic approaches in plants and yeast suggest a role for novel, evolutionary conserved, selenoprotein-related gene in oxidative stress defense // Mol. Genet. Genomics. – 2002. – V.267, N5. – P. 613-621.
55. Rosenfeld I., Beath O.A. Selenium, Geobotany, Biochemistry, Toxicity, and Nutrition. New York: Academic. – 1964. – 411 p.
56. Rotchuk J.G., Pope A.L., Ganther H.E. et al. Selenium: biochemical role as a component of glutathione peroxidase // Science. – 1973. – V.179. – P. 588-590.
57. Sabeih F., Wright T., Norton S.J. Purification and characterization of a glutathione peroxidase from the *Aloe vera* plant // Enzyme Protein – 1993. – V.47. – P. 92-98.
58. Schwarz K., Foitz C.M. Selenium as an integral part of factor 3 against dietary necrotic liver degeneration // J. Amer. Chem. – 1957. – V.79. – P.3292-3293.
59. Shrift A., Ulrich J.M. Transport of selenate and selenite into *Astragalus* roots // Plant Physiol. – 1976. – V.44, N 6. – P. 893-896.
60. Surai P.F. Natural antioxidants in avian nutrition and reproduction. Nottingham University Press. 2003.
61. Thavarajah D., Vandenberg A., George G.N., Pickering I.J. Chemical form of selenium in naturally selenium-rich lentils (*Lens culinaris* L.) from Saskatchewan // Agric Food Chem. – 2007. – V.55, N 18. – P. 7337-7341.
62. Whanger P.D. Selenocompounds in plants and animals and their biological significance // J. Amer. College Nutr. – 2002. – V.21. – P.223-232.
63. Wu L., Huang Z.Z., Burau R.G. Selenium accumulation and selenium-salt cotolerance in five grass species // Crop Sci. – 1988. – V.28, N5. – P. 517-522.
64. Yang W., Li W., Chen J., et al. Preventive effects of 4 Se-enriched plants on rat stomach cancer induced by MNNG—1. Inhibitory effects of different selenium resources on rat aneuploid cell incidence in mucosal epithelium of gastric antrum // Wei Sheng Yan Jiu. – 2007. – V.36, N 5. – P.612-614.
65. Zayed A.M., Lytle C.M., Terry N. Accumulation and volatilization of different chemical species of selenium by plants // Planta. – 1998. – V.206, N2. - P. 284-292.

Отримано: 11 березня 2008 р.  
 Прийнято до друку: 12 травня 2008 р.