

ROL BIOQUÍMICO DEL SELENIO: UN MICRONUTRIENTE ESENCIAL PARA EL HOMBRE ANIMALES Y PLANTAS

Patricia Tabacchi Bolívar¹
Fred Garcia Alayo²

RESUMEN

El conocimiento del rol Bioquímico de los micronutrientes, es un tema que hoy en día tiene mucha importancia pues de ellos depende el buen funcionamiento de muchos procesos metabólicos, no sólo en el hombre, sino en todos los organismos vivos que forman parte de un hábitat. En este artículo se presenta una revisión de las diferentes funciones que cumple los organismos vivos: como antioxidante, en la estimulación del sistema inmune, en la formación de las selenoproteínas de diversa función y en la prevención del cáncer en humanos.

Palabras claves: Selenio, micronutriente, selenoproteínas

SUMMARY

Knowledge of the biochemical role of micronutrients is an issue that today is very important because on them depends the proper functioning of many metabolic processes, not only in man, but in all living organisms are part of a habitat. This paper presents an overview of the various functions performed by living organisms, such as antioxidant, immune system stimulation, the formation of selenoproteins in different function and prevention of human cancer.

Keywords: Selenium, micronutrient, selenoproteins

El selenio (Se) es un micronutriente importante en los agroecosistemas debido a que es un nutriente esencial para la salud animal y humana, pero que sin embargo es tóxico a altas concentraciones. Su característica de micronutriente implica que el rango de concentración entre requerimiento y toxicidad es bastante estrecho. Al respecto, los requerimientos nutricionales de los animales varían entre 0,1 y 0,3 mg kg⁻¹ de materia seca (NRC, 1983; 2000), mientras que dietas con concentraciones entre 2 y 5 mg kg⁻¹ causan toxicidad en el ganado (Wilber, 1980; Wu et al., 1996).

En 1973 se identificó glutatión peroxidasa (GSH-Px; Ec 1.11.1.9) como la primera metaloenzima Se-dependiente importante para los animales. Esta enzima cataliza la reducción de peróxido de hidrógeno en presencia de glutatión reducido y, por lo tanto, inhibe la propagación del daño celular producido por especies de radicales libres durante el metabolismo o frente a un estrés oxidativo en los tejidos animales (Flohé et al., 1973). Además, en la última década se han identificado otras Se-enzimas esenciales para los animales; éstas incluyen iodotironina deiodinasas Tipo I, II y III (Berry

et al., 1991; Ramage et al., 1996; Pallud et al., 1997), tioredoxina reductasa y varias selenoproteínas (Gladyshv et al., 1998; Birringer et al., 2002).

Niveles de Se deficientes en la dieta del ganado generan una disminución de la actividad GSH-Px y, con ello, una serie de patologías asociadas a su déficit nutricional, tales como la enfermedad del músculo blanco, miopatía cardíaca, retención de placenta, infertilidad, abortos, partos prematuros, debilidad o muerte neonatal, ovarios quísticos, retardo en la concepción, tasas de fertilización bajas, diarrea, inmunodeficiencia, degeneración testicular y mastitis (Maas, 1983; Corah Ives, 1991; Ceballos y Wittwer, 1996).

La deficiencia de Se es comúnmente controlada a través de suministros orales o inyectables, suplementación de la dieta y aplicación de fertilizantes al suelo. Desde el punto de vista del sistema suelo-planta, el contenido de Se en cultivos y forrajes establecidos en suelos ácidos Se-deficientes puede incrementarse a través de la adición de Se al suelo bajo la forma de selenito o seleniato (Ylärinta, 1983a,b,c). Al respecto, Whelan y Barrow

¹ Laboratorio de Bioquímica, Dpto. de Bioquímica, Facultad de Ciencias Farmacéuticas y Bioquímica, Universidad Inca Garcilaso de la Vega. E-mail: pattytb@yahoo.com.

² Laboratorio de Bioquímica y Nutrición, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Ricardo Palma. E-mail: fgarcia@urp.edu.pe

(1994) demostraron que fertilizantes en base a Se de entrega lenta son adecuados para áreas que sustentan pasturas permanentes y Whelan et al. (1994a,b) encontraron incrementos significativos en el peso vivo y producción de lana al aplicar Se-fertilizante a pasturas pastoreadas por ovinos.

El requerimiento exacto de Se para la dieta de bovinos no está claramente establecido ya que depende de la forma química del elemento, las concentraciones sanguínea y tisular preexistentes, la especie animal, el antagonismo con otros minerales y las variaciones genéticas entre individuos de la misma especie y aún raza, factores que afectan la absorción, transporte, distribución y excreción del Se como fue revisado por Wittwer (2002).

En el caso de los seres humanos, los niveles dietarios más aceptados corresponden a 55 y 70 µg Se día⁻¹ para mujeres y hombres adultos, respectivamente. Birringer et al. (2002) revisaron la bioquímica del Se y las implicancias médicas de un suministro deficiente. En este contexto, se ha determinado que el Se presenta un efecto anticarcinogénico más activo en dosis supranutricionales (200 µg Se día⁻¹) y entre las hipótesis que actualmente se discuten acerca del rol protector del Se destacan: (i) alteración del metabolismo carcinogénico, (ii) mejoramiento de la respuesta inmune, (iii) inhibición específica de enzimas, (iv) interferencia en la proliferación y regulaciones del ciclo celular, (v) inhibición de la angiogénesis, (vi) inducción de apoptosis y (vii) toxicidad. Según los autores, el efecto apoptótico se debe a la autooxidación del H₂Se en presencia de GSH lo que genera producción de superóxido. Las especies de Se que presentan un potencial de generar la producción de radicales libres son metanoseleniol, selenito, dióxido de Se, Se-

cistina, Se-cistamina, ácido metanoselénico y varios diselenuros sintéticos. Por su parte, las especies de Se que presentan un efecto anticarcinogénico más activo son seleniato, Se-metionina, Se-metil-seleniocisteína, y trifenilselenonio. Chauhan (2003) resumió el rol del Se en la salud humana en un modelo de dos etapas (Figura: 1) basado en 5 hipótesis postuladas acerca del efecto quimioprotector del Se contra el cáncer, destacando que la quimiopreención ocurre en el rango de dosis supranutricional, debido a que en este rango el nivel de compuestos de selenol catalíticamente activos y su ciclo redox producen estrés oxidativo e inducen la apoptosis en las células cancerígenas más sensibles. Según el autor, la quimiopreención ocurriría por una sensibilidad diferencial entre las células cancerígenas y las células normales para generar compuestos de selenol que inducen la apoptosis.

Biodisponibilidad del selenio en suelos

La cantidad de Se del suelo que se encuentra potencialmente disponible para las plantas podría ser el principal factor limitante que afecta su movilidad en la cadena trófica, siendo el selenito (SeO₃⁻² y HSeO₃⁻) y seleniato (SeO₄⁻²) en el suelo, las formas de Se inorgánico que son solubles en agua y móviles en los suelos.

El seleniato es la especie de Se predominante en ambientes alcalinos y oxidantes y constituye la forma de Se potencialmente más disponible para las plantas debido a que se adsorbe débilmente a las superficies minerales del suelo, mientras que el selenito es la especie de Se predominante en suelos ácidos y neutros y es escasamente móvil debido a su alto grado de adsorción en las superficies minerales y en la materia orgánica del suelo.

Figura 1. Modelo de dos etapas para el rol del Se en la prevención del cáncer. Adoptado de: Chauhan (2003).

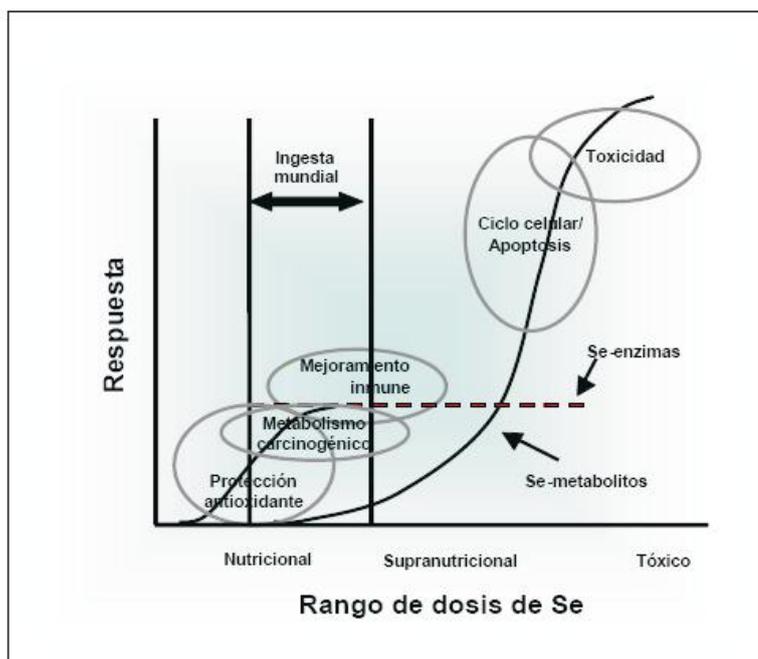
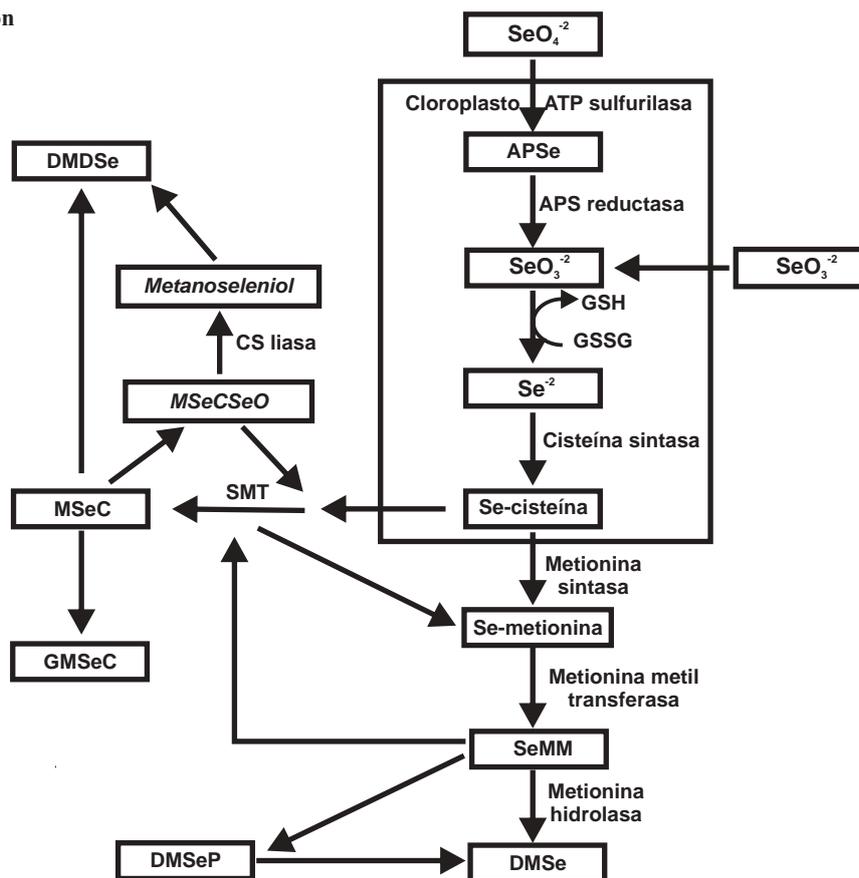


Figura 2 Vía propuesta para la asimilación del Se en las plantas. Ellis y Salt (2003).



Las diferencias en el comportamiento de adsorción de selenito y seleniato se deben a que los mecanismos que regulan la adsorción de ambos aniones son diferentes, postulándose que el selenito se une de manera específica a la superficie a través del mecanismo de intercambio de ligandos (Hayes et al., 1987; Neal et al., 1987b; Spósito et al., 1988; Zhang y Sparks, 1990a; Su y Suarez, 2000) y que el seleniato se adsorbe a través de mecanismos electrostáticos formando complejos de esfera externa (Hayes et al., 1987; Zhang y Sparks, 1990a).

El comportamiento de adsorción del Se en el suelo depende no sólo de su concentración y especiación, sino que también del pH, contenido de arcilla, óxidos de hierro, materia orgánica y la presencia de aniones competitivos en solución, los cuales afectan directamente su absorción y biodisponibilidad (Gissel-Nielsen, 2002; Neal, 1990). Con respecto a la extensión de los efectos de competencia, se ha determinado que el fosfato presenta un comportamiento de adsorción similar al selenito, disminuyendo significativamente la adsorción de selenito al formar complejos de esfera interna sobre los sitios reactivos del suelo y reducir el potencial eléctrico de la superficie (Barrow, 1992; Goh y Lim, 2004) y que el sulfato compite con el seleniato por los sitios de adsorción del suelo, debido a que ambos aniones forman complejos de esfera externa con los minerales del suelo (Goh y Lim, 2004).

El Selenio y las plantas

Desde el punto de vista de la nutrición vegetal, el rol del Se como nutriente esencial es un hecho de controversia. Terry et al. (2000) revisaron el conocimiento acerca de las respuestas bioquímicas y fisiológicas de las plantas superiores al Se y concluyeron que no existen Se-proteínas esenciales claramente identificadas por análisis de secuencia de proteínas o DNA en las plantas. No obstante, Hatfield et al. (1992) caracterizaron un Se-cisteil-tRNA que contiene el anticodón de UGA en *Beta vulgaris* y Sabeh et al. (1993) purificaron una proteína tetramérica con actividad GSH-Px desde *Aloe vera*. Otros estudios también confirman la presencia de proteínas que contienen Se-cisteína y la presencia de la maquinaria de síntesis de Se-cisteína en *Chlamydomonas reinhardtii* (Fu et al., 2002; Novoselov et al., 2002; Rao et al., 2003). Además, estudios desarrollados en Finlandia sobre *Lactuca sativa* y *Lolium perenne* han demostrado que aunque el Se es tóxico a elevadas concentraciones, puede ejercer efectos benéficos para las plantas a bajas concentraciones. Así, existen evidencias crecientes que indican que el Se ejerce un rol como antioxidante en las plantas superiores a través de un incremento en la actividad GSH-Px y una disminución de la peroxidación lipídica (Hartikainen y Xue, 1999; Hartikainen et al., 2000; Pennanen et al., 2002; Xue y Hartikainen, 2000; Xue et al., 2001) y un incremento en la utilización del Se en la síntesis proteica al suministrar Se a las plantas en dosis crecientes (Hartikainen et al.,

1997; Hartikainen, 2002). El rol del Selenio como antioxidante en plantas, sugiere una buena forma y posibilidad de elevar la calidad del forraje para el ganado, tan solo mejorando y aumentando la concentración y biodisponibilidad de este elemento en suelo.

Mecanismos de absorción y factores que afectan la acumulación, translocación y asimilación de selenio y seleniato en especies vegetales

La absorción de Se llevada a cabo por las plantas depende de la especie vegetal, tipo de suelo, fertilización, condiciones climáticas, naturaleza de los compuestos de Se disponible (Gissel-Nielsen et al., 1984) y la presencia de otros iones en solución (Mikkelsen et al., 1988). Además, el Se es metabolizado en las plantas por la vía de asimilación del S y su distribución y asimilación depende de la forma química y concentración de Se suministrada a las raíces y de la naturaleza y concentración de otros compuestos en solución (Terry et al., 2000). Ellis y Salt (2003) revisaron los estudios existentes acerca de las vías propuestas para la incorporación y asimilación del Se en los tejidos vegetales, lo cual se sintetiza en la Figura 2. La asimilación del Se en las plantas superiores se inicia con la activación del seleniato por la enzima ATP sulfurilasa para formar adenosin fosfoseleniato (APSe) en el cloroplasto. En presencia de glutatión (GSH), APSe es reducido a selenito a través de la enzi-

ma adenosin 5'-fosfosulfato reductasa (APS reductasa) y luego, reducido a selenuro por glutatión (GSH). Análogamente, cuando el selenito es tomado por las plantas, reacciona con glutatión a través de una reacción no enzimática para formar selenuro.

Posteriormente, ocurriría la síntesis de Se-cisteína a partir de O-acetil serina (OAS) y selenuro catalizada por la enzima cisteína sintasa. Se postula que Se-metionina se sintetiza a partir de Se-cisteína en una reacción catalizada por la enzima metionina-sintasa.

Luego, Se-metionina puede ser metilada y convertida a dimetilselenuro (DMSe) y volatilizada. El primer paso en la biosíntesis del DMSe es la metilación de Se-metionina para formar Se-metilmetionina (SeMM) en el citoplasma, catalizada por la enzima metionina metil transferasa. Se piensa que la conversión de SeMM a DMSe es llevada a cabo por la enzima S-metilmetionina hidrolasa, la cual normalmente convierte S-metilmetionina a dimetilsulfuro. Alternativamente, el DMSe puede ser producido por la conversión de SeMM a dimetil-Se-propionato (DMSeP) en el cloroplasto y luego a DMSe. Existen otros compuestos de Se orgánico como metil-Se-cisteína (MSeC) que se encuentran en especies de los géneros *Brassica*, *Allium* y *Astragalus* y se ha sugerido que MSeC se produce a



Figura 3. Función de las selenoproteínas.(Hernandez et al., 2009)

partir de la metilación de Se-cisteína por la enzima S-metiltransferasa (SMT), para posteriormente convertirse en dimetildiselenuro (DMDSe) y volatilizarse.

Diferencias en cuanto a la absorción y movimiento del Se debidas a la variación en la especie química de Se suministrada se atribuyen al hecho de que las plantas captan y translocan el selenito y el seleniato por mecanismos diferentes. En efecto, se ha reportado que el seleniato se acumula en las células vegetales en contra de su gradiente de potencial electroquímico a través de un proceso de transporte activo (Brown y Shrift, 1982) y se ha propuesto que el seleniato es tomado por las plantas mediante un transportador de sulfato en la membrana plasmática radical (Arvy, 1993). La expresión de dicho transportador está regulada por el nivel de S en la planta, así como por los reguladores glutatión (GSH) y O-acetilserina, postulándose que al aumentar los niveles de O-acetilserina se incrementa la absorción de seleniato (Terry et al., 2000).

Selenio en el hombre

La cantidad de Selenio presente en el hombre varía de forma importante en los diferentes países, ya que depende de la cantidad de elemento ingerido en la dieta (alimentos, vegetales y animales) lo cual es función directa de la cantidad de Se presente en los suelos, en el agua o en el ambiente y se ha demostrado que estas cantidades ambientales de Se son muy distintas en cada país.

Otro factor importante es la forma biológica en la que se ingiere el Se que puede ser: selenio-metionina (Se-Met) o selenio-cisteína (Se-Cys) o también se ingiere de forma libre (selenato y selenito), la primera forma se obtiene exclusivamente de la dieta constituyendo un compartimiento de selenio no regulado y es así como se almacena en los tejidos. Las otras formas del selenio constituyen un compartimiento de Se-Cys regulado, ésta es la forma como aparece en las proteínas denominadas Selenoproteínas.

Las funciones bioquímicas de las Selenoproteínas en el hombre son diversas, algunas de ellas se resumen en la figura 3.

LITERATURA CITADA

- ARVY, M. P.** 1993. Selenate and selenite uptake and translocation in bean plants (*Phaseolus vulgaris*). *J. Exp. Bot.* 44: 1083–1087.
- BARROW, N. J.** 1992. The effect of time on the competition between anions for sorption. *J. Soil Sci.* 43: 421–428.
- BERRY, M. J., Banu, L., Chen, Y., Mandel, S. J., Kieffer, J. D., Harney, J. W. and Larsen, P. R.** 1991. Recognition of UGA as a selenocysteine codon in Type I deiodinase requires sequences in the 3' untranslated region. *Nature.* 353: 273–276.
- BIRNINGER, M., Pilawa, S. and Flohé, L.** 2002. Trends in selenium *Biochemistry. Nat. Prod. Rep.* 19: 693–718.
- BROWN, T. A. and Shrift, A.** 1982. Selenium: toxicity and tolerance in higher plants. *Biol. Rev.* 57: 59–84.
- CEBALLOS, M. A. y Wittwer, F.** 1996. Metabolismo del selenio en rumiantes. *Arch. Med. Vet.* 28: 5–18.
- CHAUHAN, G.** 2003. Selenium: The essential poison. *Free Radicals in Biology and Medicine.* 77: 222. Paper 4. 11p.
- CORAH, L. R. and Ives, S.** 1991. The effects of essential trace minerals on reproduction in beef cattle. *Vet. Clin. NAm.-FoodA.* 7: 41–57.
- ELLIS, D. R. and Salt, D. E.** 2003. Plants, selenium and human health. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 273–279.
- FU, L-H., Wang, X-F., Eyal, Y., She, Y-M., Donald, L. J., Standing, K. G. and BEN-HAYYIM, G.** 2002. A selenoprotein in the plant kingdom. Mass spectrometry confirms that an opal codon (UGA) encodes selenocysteine in *Chlamydomonas reinhardtii* glutathione peroxidase. *J. Biol. Chem.* 277: 25983–25991.
- GISSEL-NIELSEN, G.** 2002. Selenium. En: Encyclopedia of Soil Science. Ed. Rattan Lal. Marcel Dekker, Inc. School of Natural Resources. The Ohio State University Columbus, Ohio, USA. 1476 p.
- GISSEL-NIELSEN, G., Gupta, U. C., Lamand, M. and Westermarck, T.** 1984. Selenium in soils and plants and its importance in livestock and human nutrition. *Adv. Agron.* 37: 397–460.
- GLADYSHEV, V. N., Jeang, K-T., Wootton, J. C. and Hatfield, D. L.** 1998. A new human selenium-containing protein: Purification, characterization and cDNA sequence. *J. Biol. Chem.* 273: 8910–8915.
- GOH, K-H and Lim, T-T.** 2004. Geochemistry of inorganic arsenic and selenium in a tropical soil: effect of reaction time, pH, and competitive anions on arsenic and selenium adsorption. *Chemosphere.* 55: 849–859.
- HARTIKAINEN, H. and Xue, T.** 1999. The promotive effect of selenium on plant growth as triggered by ultraviolet irradiation. *J. Environ. Qual.* 28: 1372–1375.
- HARTIKAINEN, H., Ekholm, P., Piironen, V., Xue, T., Koivu, T. and Yli-Halla, M.** 1997. Quality of the ryegrass and lettuce yields as affected by selenium fertilization. *Agric. Food Sci. Finland.* 6: 381–387.
- HARTIKAINEN, H., Xue, T. and Piironen, V.** 2000. Selenium as an anti-oxidant and pro-oxidant in ryegrass. *Plant Soil.* 225: 193–200.
- HATFIELD, D., Choi, I., Mischke, S. and Owens, L.** 1992. Selenocysteyl-tRNAs recognize UGA in *Beta vulgaris*, a higher plant, and in *Gliocladium virens*, a filamentous fungus. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 184: 254–259.

- HAYES, K. F., Roe, A. L., Brown, G. E., Hodgson, K. O., Leckie, J. O. and Parks, G. A.** 1987. In situ x-ray absorption study of surface complexes: Selenium oxyanions on α -FeOOH. *Science*. 238: 783–786.
- HERNÁNDEZ M. H.; Rios Lugo, María Judith.** 2009. Rol biológico del selenio en el humano. Universidad de Buenos Aires, Argentina. *Química Viva*, Vol. 8, Núm. 2, agosto, pp. 64-79.
- MAAS, J. P.** 1983. Diagnosis and management of selenium-responsive diseases in cattle. *Comp. Cont. Educ. Pract. Vet.* 5: S393–S399.
- MIKKELSEN, R. L., Page, A. L. and Haghnia, G. H.** 1988. Effect of salinity and its composition on the accumulation of selenium by alfalfa. *Plant Soil*. 107: 63–67.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL (NRC).** 1983. Selenium in Nutrition. Revised Edition. Committee on Animal Nutrition. National Academy Press, Washington, D. C. 174 p.
- NEAL, R. H.** 1990. Selenium. En: Alloway, B. J. (Ed). Heavy metals in soils. Blackie and Son Ltd. 339 p.
- NEAL, R. H., Sposito, G., Holtzclaw, K. M. and Traina, S. J.** 1987b. Selenite adsorption on alluvial soils: II. Solution composition effects. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51: 1165–1169.
- NOVOSELOV, S., Rao, M., Onoshko, N., Zhi, H., Kryukov, G., Xiang, Y., Weeks, D., Hatfield, D. and Gladyshev, V.** 2002. Selenoproteins and selenocysteine insertion system in the model plant cell system *Chlamydomonas reinhardtii*. *EMBO J.* 21: 3681–3693.
- PALLUD, S., Lennon, A-M., Ramauge, M., Gavaret, J-M., Croteau, W., Pierre, M., Courtin, F. and St Germain, D. L.** 1997. Expression of the type II iodothyronine deiodinase in cultured rat astrocytes is selenium dependent. *J. Biol. Chem.* 272: 18104–18110.
- PENNANEN, A., Xue, T. and Hartikainen, H.** 2002. Protective role of selenium in plant subjected to severe UV irradiation stress. *J. Appl. Bot.* 76: 66–76.
- RAMAUGE, M., Pallud, S., Esfandiari, A., Gavaret, J. M., Lennon, A., Pierre, M. and Courtin, F.** 1996. Evidence that type III iodothyronine deiodinase in rat astrocyte is a selenoprotein. *Endocrinology*. 137: 3021–3025.
- RAO, M., Carlson, B., Novoselov, S., Weeks, D., Gladyshev, V. and Hatfield, D.** 2003. *Chlamydomonas reinhardtii* selenocysteine tRNA[Ser]Sec. *RNA*. 9: 923–930.
- SABEH, F., Wright, T. and Norton, S. J.** 1993. Purification and characterization of a glutathione peroxidase from the *Aloe vera* plant. *Enzyme Prot.* 47: 92–98.
- SPOSITO, G., DeWitt, J. C. M. and Neal, R. H.** 1988. Selenite adsorption on alluvial soils. III. Chemical modeling. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52: 947–950.
- SU, C. y Suarez, D. L.** 2000. Selenate and selenite sorption on iron oxides: An infrared and electrophoretic study. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64: 101–111.
- TERRY, N., Zayed, A. M., de Souza, M. P. and Tarun A. S.** (2000). Selenium in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 51: 401–432.
- WHELAN, B. R. and Barrow, N. J.** 1994. Slow-release selenium fertilizers to correct selenium deficiency in grazing sheep in Western Australia. *Fert. Res.* 38: 183–188.
- WHELAN, B. R., Peter, D. W. and Barrow, N. J.** 1994a.. Selenium fertilizers for pasture grazed by sheep. I. Selenium concentrations in whole blood and plasma. *Aust. J. Agric. Res.* 45: 863–875.
- WHELAN, B. R., Barrow, N. J. and Peter, D. W.** 1994b. Selenium fertilizers for pasture grazed by sheep. II. Wool and live weight responses to selenium. *Aust. J. Agric. Res.* 45: 877–887.
- WILBER, C. G.** 1980. Toxicology of selenium: a review. *Clin. Toxicol.* 17: 171–230.
- WITTEWER, F.** (2002). Selenio: Requerimientos y respuestas frente a su SUPLEMENTACIÓN estratégica en el ganado. XII Congreso Chileno Medicina Veterinaria. Chillán, Chile. 5p.
- WU, L., VanMantgem, P. J. and Guo, X.** 1996. Effects of forage plant and field legume species on soil selenium redistribution, leaching, and bioextraction in soils contaminated by agricultural drain water sediment. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 31: 329–338.
- XUE, T. and Hartikainen, H.** 2000 Association of antioxidative enzymes with the synergistic effect of selenium and UV irradiation in enhancing plant growth. *Agric. Food Sci. Finland.* 9: 177–186.
- XUE, T., Hartikainen, H. and Piironen, V.** 2001. Antioxidative and growth-promoting effect of selenium on senescing lettuce. *Plant Soil.* 237: 55–61.
- YLÄRANTA, T.** 1983c. Effect of applied selenite and selenate on the selenium content of barley (*Hordeum vulgare*). *Ann. Agric. Fenn.* 22: 164–174.
- YLÄRANTA, T.** 1990a. The selenium content of some agricultural crops and soils before and after the addition of selenium to fertilizers in Finland. *Ann. Agric. Fenn.* 29: 131–139.
- YLÄRANTA, T.** 1990b. Effects of liming and the addition of sulphate and phosphate on the selenium content of Italian rye grass. *Ann. Agric. Fenn.* 29: 141–149.
- ZHANG, P. and Sparks, D. L.** 1990a. Kinetics of selenate and selenite adsorption/desorption at goethite/water interface. *Environ. Sci. Technol.* 24: 1848–1856