

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201410024

廖阳,闫荣玲,程俊,等.油茶幼苗对不同浓度锰离子的早期生理响应及其耐锰能力初探[J].广西植物,2015,35(6):922—929
 Liao Y,Yan RL,Chen J,*et al.* Early physiological response to manganese ion with different concentrations and manganese tolerance of *Camellia oleifera* seedlings[J]. Guihaia, 2015, 35(6):922—929

油茶幼苗对不同浓度锰离子的早期 生理响应及其耐锰能力初探

廖 阳, 闫荣玲*, 程 俊, 唐秋玲, 刘晓青, 殷小林

(湖南科技学院 化学与生物工程学院, 湖南 永州 425199)

摘要:油茶是一种重要的木本油料作物,为了解油茶幼苗对不同浓度锰离子的早期生理响应规律及其对高锰的耐受能力,该研究以油茶幼苗(湘林7号)将其放于 $0.005\text{ (CK)}\text{、}0.1\text{、}1\text{、}4\text{、}8\text{、}10\text{、}12\text{、}14\text{、}16\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 共9个不同锰浓度的霍格兰氏营养液中培养,研究不同供锰水平短期处理下水培油茶幼苗的表观及生理变化。测定叶片中超氧化物酶(SOD)与过氧化物酶(POD)活性,丙二醛(MDA)与可溶性糖以及叶绿素的含量。结果表明:(1)锰浓度达到 $4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后,幼苗出现叶片失绿、褐斑、脱落现象;浓度超过 $8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后,植株出现死亡;锰浓度越高上述现象越明显;(2)随锰浓度增加,叶片中SOD、POD活性及叶绿素含量呈先增后减的变化趋势,MDA与可溶性糖的含量则持续增加且在浓度超过 $8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后增加更明显;(3)随培养天数(0、20、50 d)增加, $8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 组可溶性糖与MDA含量持续增加,叶绿素含量持续减少;POD与SOD的酶活在前阶段(0~20 d)呈增加趋势,后期(20~50 d)则相反;低于 $8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 各组,浓度越低各指标随时间变化幅度越小;(4)处理过程中,各组抗氧化酶活性变化率SOD均大于POD(Paired *t*-Test, $P<0.01$)。这说明油茶幼苗生理响应可有效抵御锰胁迫的毒害效应,植株表现出了较高的锰耐受能力($\leqslant 8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$),SOD与POD等抗氧化酶在抵御锰胁迫过程中发挥了重要作用。

关键词:高锰胁迫;表观变化;生理响应;耐受能力;油茶幼苗

中图分类号:S603.8;S794.4 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-3142(2015)06-0922-08

Early physiological response to manganese ion with different concentrations and manganese tolerance of *Camellia oleifera* seedlings

LIAO Yang, YAN Rong-Ling*, CHENG Jun, TANG Qiu-Ling,
 LIU Xiao-Qing, YIN Xiao-Lin

(Department of Life Sciences and Chemistry Engineering, Hunan University of Science and Engineering, Yongzhou 425199, China)

Abstract: *Camellia oleifera* is an important woody oil crops in China. In hydroponic conditions, apparent and related physiological indexes changes responding to short-term treatment of manganese ion with different concentrations were tracking analyzed in the present research in order to understand the early physiological response rules and tolerance ability to high manganese stress of *C. oleifera* seedlings. Seedlings (Xianglin No.7) for researching were provided by

收稿日期: 2014-10-13 修回日期: 2015-03-20

基金项目:湖南省科技厅科研项目(2013NK4112,2014NK3133);湖南省创新团队项目(2012-318);永州市科技局科研项目(永财企[2012]7号);湖南科技学院科研课题(14XKY109);湖南科技学院大学生研究性学习课题(2014年)。

作者简介:廖阳(1983-),男,湖南衡阳人,硕士,讲师,主要从事生理生态及解剖学研究,(E-mail)liaoyang1127@163.com。

*通讯作者:闫荣玲,硕士,主要从事生理学研究,(E-mail)yanrongling809214@163.com。

the *C. oleifera* breeding base of Hunan University of Science and Engineering. Seedlings were cultured in Hoagland's nutrient solution with different manganese concentrations of 0.005 (CK), 0.1, 1, 4, 8, 10, 12, 14, 16 mmol·L⁻¹. Then the apparent changes with treating day were observed, and the activities of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD), the content of malondialdehyde (MDA), soluble sugar and chlorophyll were determinated by methods from references. The results were as follows: (1) Leaves appeared chlorosis, brown spot, shedding when manganese concentration reached 4 mmol·L⁻¹ and part of the plants died when concentration exceeded 8 mmol·L⁻¹; the symptoms became more serious with concentration came to a higher level; (2) With the increasing of manganese concentration, the activity of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) and the chlorophyll content increased first and then reduced in leaves, and the enzymes activity dropped more dramatically when manganese concentration reached 8 mmol·L⁻¹; the content of MDA and soluble sugar kept increasing and showed more significantly as the concentration exceeded 8 mmol·L⁻¹; (3) With the increasing of culturing days, soluble sugar and MDA content in 8 mmol·L⁻¹ group kept increasing while the chlorophyll content decreased continuously, POD and SOD enzyme activity increased in initial stage (0–20 d) and turned into opposite later (20–50 d); in these groups with concentration lower than 8 mmol·L⁻¹, the variation amplitude of each indexes was more gentle with the concentration decreased. (4) The change degree of SOD activity was always greater than that of POD during the whole treatment process (Paired *t*-Test, *P*<0.01). These results indicate that effective physiological responses reduce the toxic effects of manganese stress making *C. oleifera* seedlings show a good tolerance to manganese ($\leqslant 8$ mmol·L⁻¹), the antioxidant enzymes such as SOD and POD play an important role in this process.

Key words: high manganese stress; apparent change; physiological response; tolerance ability; *Camellia oleifera* seedlings

重金属离子在植物生命周期中发挥着重要作用,植物根际土壤中金属离子含量高低关系到此金属元素在体内各器官的含量是否正常,并影响着植株的生长发育、新陈代谢、细胞结构及基因表达。锰作为植物必需微量重金属元素之一,在维持叶绿体正常结构、参与光合电子传递链氧化还原、激活体内相关酶活性等方面发挥着重要作用(任立民等,2007;Shenker *et al.*, 2004)。锰不足会导致大豆叶片叶绿素荧光的高能态猝灭降低(姜闻道等,2002);番茄的产量及其叶片叶绿素含量与植株抗氧化能力显著下降(侯雷平等,2010);植株出现明显早衰特征等(刘静普等,2008)。然而,当锰过量时,植物往往表现出叶绿体皱缩,叶肉细胞扭曲变形,光合速率降低,根细胞线粒体数量下降等多种不良反应(梁文斌,2011;张玉秀等,2009;王钧等,2014)。因此,植株长时间处于非正常供锰时,往往会在表观上表现出明显异常甚至死亡(Delhaize *et al.*, 2007; Marion *et al.*, 2003;宫杰芳等,1991)。

国内外研究者已对多种植物在不同锰水平下的生理响应作了研究,但不同植物种类或者同一种类的不同品种对某种金属离子胁迫的耐受能力以及生理响应均存在显著差异(张玉秀等,2009;孙玉珍等,2008;方正等,1998)。油茶(*Camellia oleifera*)是一种重要的木本油料作物,由于其具有生命周期长、

产量高、不占耕地、茶籽油有益健康等众多优点而备受人们关注(游美红等,2008)。华中丘陵地区是油茶栽培的传统重点片区,也是我国锰矿和锰污染的集中区域。因此,为了弄清楚油茶幼苗对不同浓度锰离子产生怎样的生理响应及其对高锰的耐受能力,本文对此开展了初步研究,为油茶栽培等实际生产环节提供指导。

1 材料与方法

1.1 材料

树龄1 a、长势一致、状态良好、根系发达的湘林7号油茶幼苗(共220株),由湖南科技学院油茶育苗基地提供。

1.2 植株表观观察与记录

对植株生长状况进行跟踪观察与记录,包括植株长势,叶片颜色与数量、茎干颜色等。

1.3 生理响应指标的测定

将幼苗中的144棵置于0.005(CK)、0.1、1、4、8、16 mmol·L⁻¹共6个不同锰浓度的霍格兰氏营养液中培养。每个浓度下设置3个重复,每个重复8株幼苗。分组后多余的76棵幼苗置CK浓度即0.005 mmol·L⁻¹下培养待用。所有幼苗植株树冠中段形态、大小、位置相近的叶片被标记以便后续采

样。培养过程中,每4 d更换一次培养液,各组培养液液面一致并用气泵向培养液中通氧。幼苗分组处理前(第0天)以及分组处理后第20天时,参照张志良等(2003)分别采用氮蓝四唑法、愈创木酚法、硫代巴比妥酸法、蒽酮法、分光光度法进行叶片超氧化物酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性以及丙二醛(MDA)、可溶性糖、叶绿素的含量测定(张志良等,2003)。所取叶片均用蒸馏水冲洗干净后再用滤纸擦干备用,各浓度下3个重复分别取样,各指标测量值为3个重复测量值的平均值。

第20天测定完成后,对上述6组幼苗继续培养,并根据所获得数据的初步分析结果,在8~16 mmol·L⁻¹之间增设10、12、14 mmol·L⁻¹3个锰浓度处理组,以更准确确定油茶幼苗的耐受能力。新设的3个锰浓度同样各设3个重复,每个重复8株幼苗,所需幼苗从前述的备用苗中分出,分组当天为记录此3组的第0天。所有各组(包括新设置的3组及先前已设置的6组)在培养到各自的第50天时再次进行前述生理指标的测定。

1.4 数据分析

采用Excel 2003及SigmaPlot 10.0(trial version)等软件进行数据整理、统计分析及作图。在叶片表观观察统计过程中,计算异常叶片的出现比例。计算方法:叶片褐斑(或失绿)率为某浓度下各重复出现此症状叶片数与幼苗叶片总数比值的平均值;叶片脱落率为某浓度下各重复脱落叶片数与幼苗叶片总数比值的平均值;植株死亡率则为某浓度下死亡的植株数与参试植株总数比值的平均值。

2 结果与分析

2.1 不同锰离子浓度下植株表观变化

观察发现,对照组(0.005 mmol·L⁻¹)以及0.1、1 mmol·L⁻¹的幼苗表观变化不明显,其他组幼苗在不同时间不同程度地出现叶片失绿、褐斑甚至脱落的现象,且随着处理锰浓度升高,现象越明显。浓度超过8 mmol·L⁻¹后,叶片异常明显加剧。培养到13 d后,16 mmol·L⁻¹最先出现幼苗死亡迹象,即幼苗叶片全部脱落,茎上端某些区段呈干枯状,茎顶芽褐色。叶片表观及植株死亡情况见表1。图1显示,叶片多个部位颜色变浅或者出现褐斑(褐斑首先出现于老叶的尖端或边缘),个别细枝上的叶片全部脱落。

2.2 油茶幼苗对不同浓度锰离子的生理响应

2.2.1 处理20 d时油茶幼苗的生理响应 分析第20天各项生理指标测定结果发现,随着锰浓度的增加,叶片中SOD活性、POD活性以及叶绿素含量均表现出先增加后减少的变化趋势(图2:A,B,D)。其中,SOD活性在4 mmol·L⁻¹时达到最大值,8 mmol·L⁻¹组较之稍有降低;POD活性在8 mmol·L⁻¹达到最大值;叶绿素含量则在1 mmol·L⁻¹组达到最大值。MDA与可溶性糖含量随着浓度的增加表现出逐渐增加的趋势,而且均在16 mmol·L⁻¹时达到最大值(图2:C,E)。

图2显示,锰浓度较小时(<1 mmol·L⁻¹),SOD活性、POD活性、叶绿素含量以及MDA含量的增加趋势已十分明显,但可溶性糖含量增加趋势较平缓,在浓度超过4 mmol·L⁻¹后增加趋势更明显,8 mmol·L⁻¹后呈急剧增加。

2.2.2 处理50 d时油茶幼苗的生理响应 根据不同锰浓度下第20天的数据分析结果,我们初步确定油茶耐锰极限在8~16 mmol·L⁻¹之间,为更好地了解油茶幼苗对不同浓度锰离子的早期响应规律并进一步确定油茶幼苗的高锰耐受极限,实验增设了10、12、14 mmol·L⁻¹3个浓度组。培养至第50天时,14 mmol·L⁻¹与16 mmol·L⁻¹两组幼苗全部死亡,10和12 mmol·L⁻¹两组也出现幼苗死亡现象,死亡率分别为25.0%与55.0%(表1)。图3显示,不同浓度下第50天时,植株各生理指标的比较(因14与16 mmol·L⁻¹两组幼苗均死亡,未进行各生理指标的测定);第50天时,各生理指标随浓度的变化趋势与第20天时类似。其中,SOD与POD的活性在8 mmol·L⁻¹组较第20天时减少(但仍远大于CK组)。因此,SOD和POD酶活性在4 mmol·L⁻¹组最大,并在10与12 mmol·L⁻¹两个浓度下降更加急剧(图3:A,B);MDA与可溶性糖含量在浓度大于8 mmol·L⁻¹后急剧上升(图3:C,E);叶绿素含量则随浓度增加持续下降,且8 mmol·L⁻¹后下降更急剧(图3:D)。

2.3 生理响应随处理时间的变化趋势

分析各生理指标在不同浓度下(0.1、1、4、8 mmol·L⁻¹)随培养天数增加(0,20,50 d)的变化趋势发现:POD与SOD活性在0.1、1、4 mmol·L⁻¹组均表现逐渐增加趋势,但后期(20~50 d)增加速度和幅度较前期(0~20 d)减弱,在8 mmol·L⁻¹组两种酶的活性在20 d后出现下降(图4:A,B);MDA

表 1 各组植株表现变化情况比较
Table 1 Comparison of the apparent changing among different groups

| 浓度 Concentration (mmol·L ⁻¹) | 叶片褐斑或失绿率 Ratio of chlorosis and brown spot leaves (%) | | 叶片脱落率 Ratio of shedding leaves (%) | | 死亡迹象植株出现率 Ratio of death sign plant (%) | |
|--|---|------------------------|---------------------------------------|------------------------|--|------------------------|
| | 第 20 天 The 20th day | 第 50 天 The 50th day | 第 20 天 The 20th day | 第 50 天 The 50th day | 第 20 天 The 20th day | 第 50 天 The 50th day |
| | 0a | 0a | 0a | 0a | 0a | 0a |
| 0.005 | 0a | 0a | 0a | 0a | 0a | 0a |
| 0.1 | 0a | 0a | 0a | 0a | 0a | 0a |
| 1 | 0a | 0a | 0a | 0a | 0a | 0a |
| 4 | 2.1b | 3.4b ** | 0 a | 1.4b ** | 0 a | 0 a |
| 8 | 7.7c | 13.8c ** | 3.1b | 6.3c ** | 0 a | 0 a |
| 10 | 16.3d | 47.6d ** | 5.7c | 38.8d ** | 4.3b | 25.0b ** |
| 12 | 25.9e | 86.8e ** | 14.7d | 72.4e ** | 20.7c | 81.8c ** |
| 14 | 48.4f | 100f ** | 45.5e | 100f ** | 31.0d | 100d ** |
| 16 | 77.9g | 100g ** | 50.0f | 100g ** | 40.9e | 100e ** |

注: 不同字母表示同一列不同处理组之间(相同时间不同浓度)的差异极显著; ** 表示同一处理组某一表观指标在第 20 天与第 50 天之间(相同浓度不同时间)的差异极显著。下同。

Note: Different letters indicates extremely significant differences exist between different treating groups in a same column(One way ANOVA, $P<0.01$); ** Indicate extremely significant differences exist in a apparent changing index between the 20th and 50th day in the same treating group(paired t-test, $P<0.01$). The same below.



图 1 高锰胁迫下 ($16 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$), 第 13 天油茶叶片失绿 (左)、褐斑 (左) 以及脱落 (右)

Fig. 1 Chlorosis (left), brown spot (left), shedding (right) of the *Camellia oleifera* leaves under high manganese stress ($16 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, the 13th day)

含量在 $8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 组持续增加, 在 0.1 、 1 以及 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 组仅前 20 d 增加明显, 在 $20\sim50 \text{ d}$ 几乎不再增加(图 4:C);叶绿素含量在浓度达到 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 后呈持续下降趋势(图 4:D);可溶性糖含量在 4 、 $8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 两组增加明显, 在 0.1 、 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 两组增加微弱,且 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 组后期($20\sim50 \text{ d}$)其含量稍有下降(图 4:E)。

2.4 抗氧化酶生理响应的比较

计算第 20 天与第 50 天时, 各浓度组的 SOD 活性与 POD 活性相对 CK 组的变化率(变化率为负值则取绝对值)以及所有组的平均变化率, 结果如表 2 所示, 酶活变化率 SOD 大于 POD(paired t-test, $P<0.01$)。

3 讨论与结论

3.1 油茶幼苗对锰胁迫的生理响应明显

锰离子是植株必需的一种微量元素。近年来, 土壤中锰离子超标越来越被人们所关注并已对小麦、番茄以及花卉等多种植物在不同锰离子浓度下的生理响应进行了研究(方正等, 1998; 侯雷平等, 2010; 孙玉珍等, 2008), 但还鲜见关于油茶对锰生理响应及其耐锰能力的报道。本研究发现, 油茶幼苗在处理 20 d 后, 叶片中 SOD 与 POD 活性、叶绿素与可溶性糖以及 MDA 含量等均比对照组有不同程度的变化(增加或降低), 且不同浓度下各生理

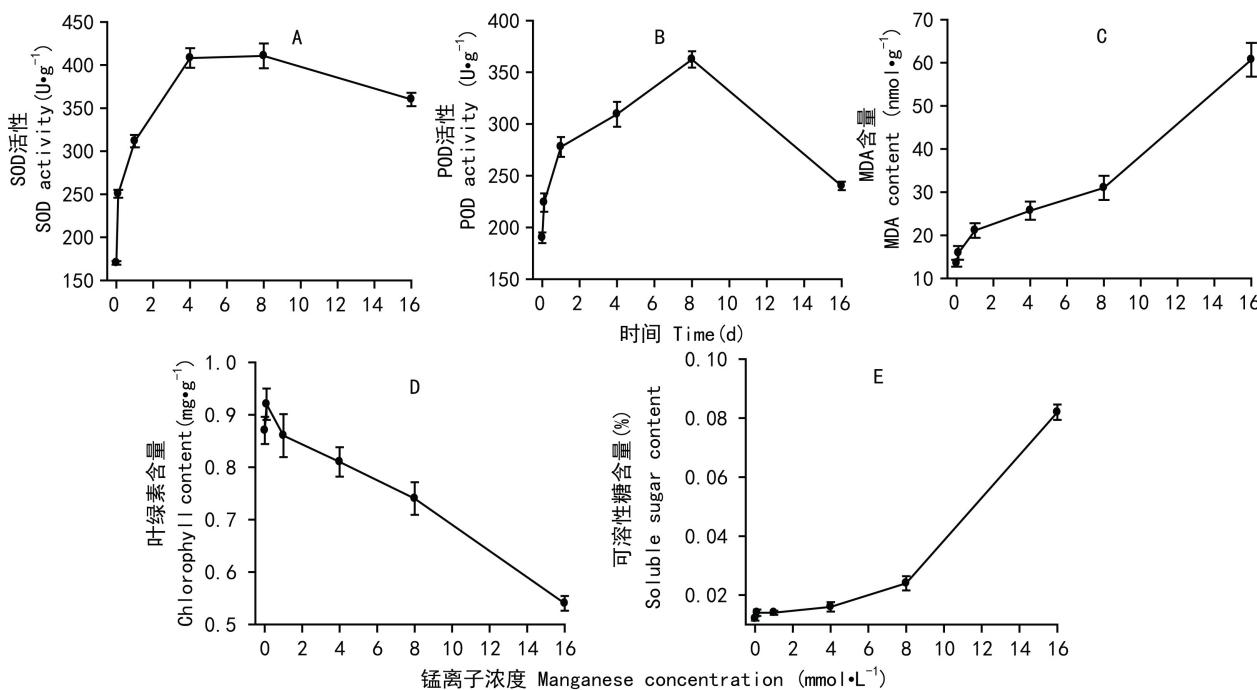


图 2 第 20 天时各生理指标随浓度的变化趋势

Fig. 2 Variety regulations of physiological indexes with the manganese concentration in the twentieth day.

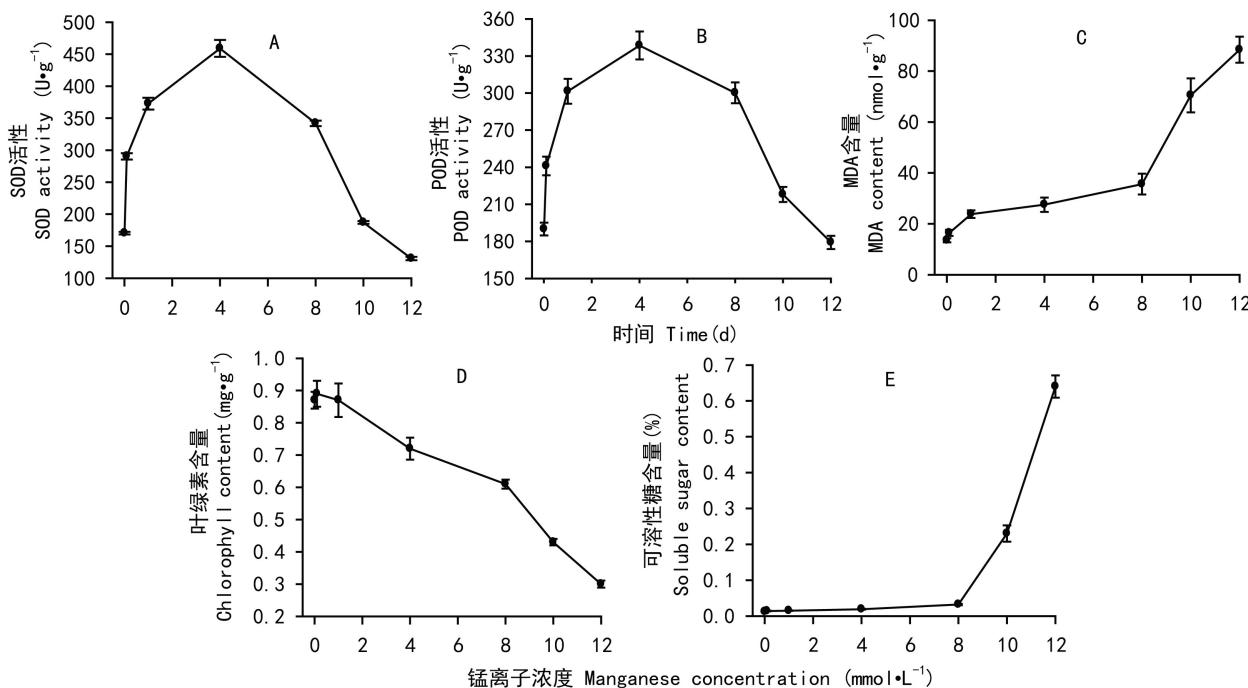


图 3 第 50 天时各生理指标随浓度的变化趋势

Fig. 3 Variety regulations of physiological indexes with the manganese concentration in the twentieth day

指标响应强度有明显差异。这说明油茶幼苗对超过对照组的锰离子浓度作出了明显生理响应。值得注意的是,生理响应是基于根系对锰离子的吸收并向

地上部分转运前提之上的(张玉秀等,2010;梁文斌等,2011)。因此,灵敏的生理响应提示油茶幼苗具有快速的锰离子吸收与转运速度。我们的前期研究

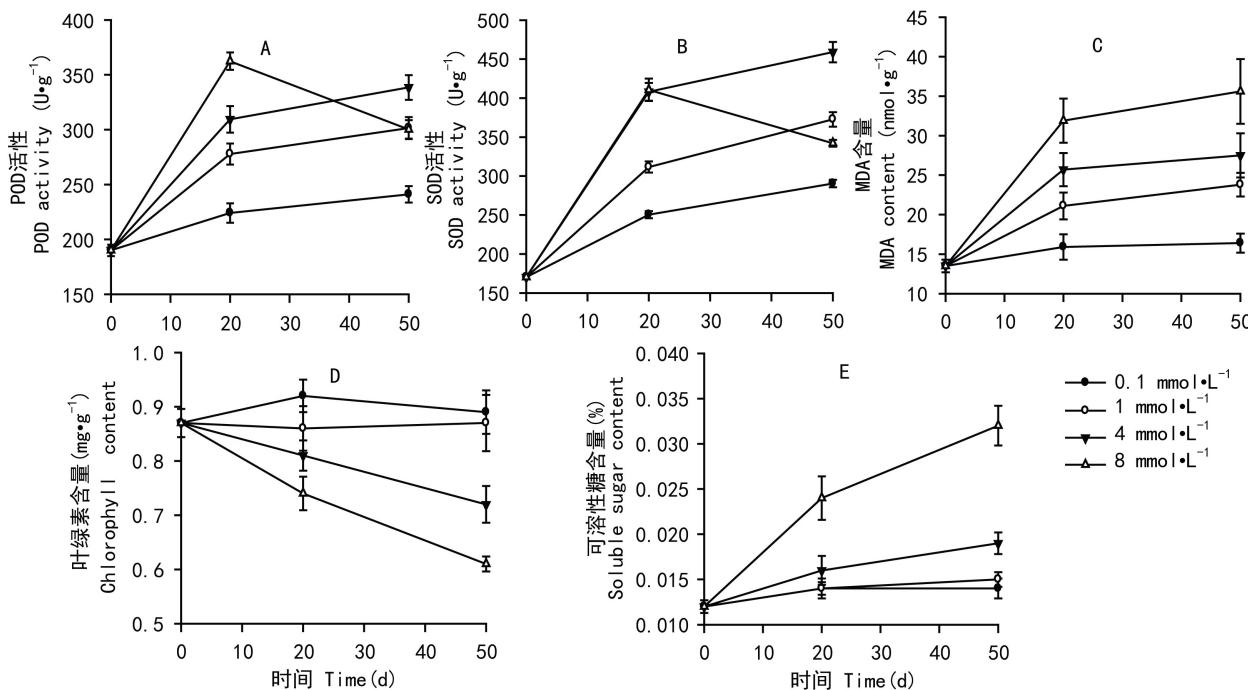


图 4 不同浓度下各生理指标随时间的变化规律

Fig. 4 Change regularity of each physiological index with time under different concentrations

表 2 各处理浓度下 POD 与 SOD 活性较对照组的变化率比较

Table 2 Change rate of the POD and SOD activity in each treating group relative to the control group

| 浓度 Concentration (mmol·L⁻¹) | 变化率 Changing rate (%) | | | |
|-----------------------------------|------------------------|----------|------------------------|----------|
| | 第 20 天 The 20th day | | 第 50 天 The 50th day | |
| | POD | SOD | POD | SOD |
| 0.1 | 17.9 | 47.1 ** | 26.9 | 70.5 ** |
| 1 | 46.2 | 83.0 ** | 58.7 | 118.8 ** |
| 4 | 62.8 | 139.6 ** | 78.1 | 169.5 ** |
| 8 | 90.7 | 141.1 ** | 58.0 | 100.8 ** |
| 10 | — | — | 9.8 | 14.7 ** |
| 12 | — | — | 5.8 | 23.2 ** |
| 14 | — | — | — | — |
| 16 | 26.4 | 111.4 ** | — | — |

结果发现,不同锰离子浓度处理 10 d 后根、茎、叶中的锰含量均随锰浓度增加呈增加趋势也验证了这一点(廖阳等,2014a)。可见,油茶根际处于高浓度锰离子条件下,并非锰对根系的急性伤害,而是植株体内锰的快速吸收、迁移与富集,并激发各器官发生一系列不同程度的连锁生理响应。

3.2 生理响应有效抵御了高锰胁迫且 SOD 可能在叶片抵御锰胁迫中起主导作用

植物在重金属胁迫下,体内各器官对重金属离子的富集会使细胞产生比正常条件下更多强氧化活

性的氧自由基,这些氧自由基的累积除了导致细胞蛋白质和核酸等生物大分子变性外,还会使膜脂发生过氧化而破坏膜的结构,MDA 即为膜脂的过氧化产物(张玉秀等,2010)。植物具有多种抵御金属离子胁迫的机制,抗氧化系统被认为是其中普遍存在于植物体的一种适应机制,SOD 与 POD 则是清除氧自由基的重要酶类,人们认为包括他们二者在内的抗氧化酶类在植物抵御逆境胁迫中发挥了重要作用(张玉秀等,2010;于飞等,2014)。

本研究中,MDA 含量随着锰浓度增加而增加,说明锰浓度越高对细胞的毒害效应越强。锰浓度处于 0.1~4 mmol·L⁻¹ 时,SOD 与 POD 活性随着处理天数和锰浓度的增加均呈现递增的趋势,这说明细胞通过增加抗氧化酶活性来积极抵御胁迫所带来的损伤,以尽可能恢复细胞的正常生理状态。MDA 含量在 Mn 处理后的 20 d 内逐渐累积且显著高于对照,这提示在一定时期内细胞内自由基的产生速率大于抗氧化酶的清除速率,若锰胁迫程度过低,则随着细胞内抗氧化酶活性的逐渐增加,两者之间的速率差会缩小甚至逆转。本研究中,0.1 mmol·L⁻¹ 组的 MDA 含量在 20~50 d 阶段几乎不再增加以及 1~8 mmol·L⁻¹ 三处理组 MDA 含量增速较前期明显减小,这提示自由基产生速率与抗氧化酶清除

速率之间的变化,说明细胞抗氧化酶系统的响应是积极有效的。

锰胁迫下商陆(*Phytolacca acinosa*)的叶和根中SOD和POD活性差异明显(陈燕珍等,2008)。于飞等(2014)研究了低温胁迫下圆柏属植物抗氧化酶的亚细胞定位,发现各种抗氧化酶活性在叶绿体、线粒体和细胞溶质中的分布差异显著,他们认为不同的抗氧化酶种类可能在其中一种亚细胞中发挥着主要作用。本研究发现,各浓度处理下油茶幼苗叶片中酶活变化率SOD显著大于POD,这与我们前期的研究结果一致(廖阳等,2014b)。本研究表明在抵御锰胁迫过程中,油茶叶片中SOD的响应更为活跃,推测其可能发挥主导作用,但这还需其他进一步研究的结论来支持(如油茶叶片中SOD及POD对自由基清除能力的比较等)。

3.3 油茶幼苗具有较高耐锰能力,8 mmol·L⁻¹可能为其锰耐受临界浓度

胁迫强度及持续时间考验着植物对逆境的耐受能力,不同植物种类或同一物种的不同品种(系)对锰离子的耐受能力存在明显差异(张玉秀等,2009;孙玉珍等,2008;方正等,1998;宫杰芳等,2012)。除少数锰超累积植物如商陆外,木本植物对锰的耐受能力普遍高于草本植物(薛生国等,2003;Reichman等,2004;常硕其等,2008;Feng等,2009;宫杰芳等,2012;赵盈丽等,2014)。研究发现,在油茶幼苗对不同锰浓度的响应中,当浓度高于8 mmol·L⁻¹后,酶活性急剧下降,而MDA含量则在浓度大于8 mmol·L⁻¹之后增加更加显著。表征细胞在逆境条件下进行渗透调节以增加细胞保水能力的可溶性糖含量在浓度达到8 mmol·L⁻¹后急剧增加的结果也佐证了这一点(高明等,2012)。另一方面,叶绿素含量在浓度高于4 mmol·L⁻¹之后低于对照组,且在浓度达到8 mmol·L⁻¹后下降更明显,锰离子与铁、镁等离子之间存在吸收竞争,因此锰离子过量会导致铁与镁离子的不足从而使叶绿素的合成受阻以及破坏叶绿体结构破坏,最终导致叶绿素含量的减少(高明等,2012)。从上述几个生理指标的变化规律可知,油茶幼苗在锰浓度高于8 mmol·L⁻¹时,受到的锰胁迫毒害效应急剧增强。

植株的表观变化也反映着内部生理响应的成效。培养过程中,低浓度组(0.1、1 mmol·L⁻¹)未出现明显表观变化;4、8 mmol·L⁻¹组出现少数叶片失绿和脱落现象;10 mmol·L⁻¹及更高浓度组在培养

50 d时均出现不同程度的死苗现象。可见油茶幼苗对低于4 mmol·L⁻¹的锰浓度,能在较长时间内(>50 d)有效抵御甚至消除体内锰富集的不利影响;锰浓度在4~8 mmol·L⁻¹区间时,幼苗也能在一定时期内有效抵御体内锰富集的不利影响,但随时间延长细胞抵御效果下降;锰浓度超过8 mmol·L⁻¹后,虽植株在较短时期内也会作积极应激响应,但有害物质积累量及损伤程度会迅速超过其抗氧化系统所能抵御的范围,细胞不能维持正常结构和完成正常的生理活动最终死亡(王钧等,2014;张玉秀等,2009;孙凌霞,2014)。综合各项生理指标以及表观性状随锰浓度的变化规律,可初步判断油茶幼苗具有较高的耐锰能力,且8 mmol·L⁻¹可能为其锰耐受临界值。

参考文献:

- Chang SQ(常硕其), Peng KQ(彭克勤), Zhang YL(张亚莲), et al. 2008. Effect of Mn addition treatment on accumulation of Mn and physiological active substance in tea plants(加锰处理对茶树锰含量及生理变化的影响研究)[J]. *J Tea Sci*(茶叶科学), **28**(5): 331—338.
- Chen YZ(陈燕珍), Tao YM(陶毅明), Liang ZX(梁振鑫), et al. 2008. Effects of protective enzymes of *Phytolacca acinosa* under Mn anganase stress(锰胁迫对商陆(*Phytolacca acinosa*)保护酶的影响)[J]. *J Biol*(生物学杂志), **25**(3): 44—47.
- Delhaize E, Gruber BD, Pittman JK, et al. 2007. A role for the *AtMTP11* gene of *Arabidopsis* in manganese transport and tolerance(拟南芥*AtMTP11*基因在锰运输和锰耐受中的作用)[J]. *Plant J*(植物学杂志), **51**(2): 198—210.
- Fang Z(方正), Lü SH(吕世华), Zhang FS(张福锁). 1998. Study on tolerance of different wheat cultivars or lines to manganese deficiency(不同小麦品种(品系)耐缺锰能力的比较研究)[J]. *Plant Nutr Fertilizer Sci*(植物营养与肥料学报), **4**(3): 277—283.
- Feng JP, Shi QH, Wang XF. 2009. Effects of exogenous silicon on photosynthetic capacity and antioxidant enzyme activities in chloroplast of cucumber seedlings under excess manganese(外源硅对过量锰条件下黄瓜幼苗叶绿体光合能力抗氧化酶活性的影响)[J]. *Agrie Sci Chin*(中国农业科学), **42**(8): 40—50.
- Gong JF(宫杰芳), Zhou YC(周运超), Li XY(李小永), et al. 2012. Responses of physiological indices of *Pinus massoniana* seedlings to high manganese stress(马尾松幼苗生理指标对高锰胁迫的响应)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **31**(3): 520—525.
- Hou LP(侯雷平), Wu JH(吴俊华), Li YX(李远新). 2010. The effect of lacing and overplus of manganese on the yield and the flavor quality of the tomato(缺锰和多锰对番茄产量及风味品质的影响)[J]. *J Nucl Agric Sci*(核农学报), **24**(1): 83—87.
- Jiang CD(姜闯道), Gao HY(高辉远), Zou Q(邹琦). 2002. Energy-dependent quenching of chlorophyll fluorescence is depressed in Mn-starved soybean leaves(缺锰降低大豆叶片叶绿素荧光的高能态猝灭)[J]. *J Plant Physiol Mol Biol*(植物生理与分子生物学学报), **28**(4): 287—291.

- Liang WB(梁文斌), Xue SG(薛生国), Shen JH(沈吉红), et al. 2011. Manganese stress on morphological structures of leaf and ultrastructures of chloroplast of a manganese hyperaccumulator, *Phytolacca americana*(锰胁迫对垂序商陆叶片形态结构及叶绿体超微结构的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **31**(13): 3 677—3 683
- Liao Y(廖阳), Yan RL(闫荣玲), Gong LJ(龚令军), et al. 2014a. Manganese ion enrichment law and physiological response in *Camellia oleifera* seedlings(油茶幼苗体内锰离子富集规律及其与生理响应间的关系)[J]. *J Henan Agric Sci*(河南农业科学), **43**(5): 48—51
- Liao Y(廖阳), Yan RL(闫荣玲), Zhang JJ(张佳俊), et al. 2014b. Comparison of physiological response of roots and leaves in *Camellia oleifera* seedlings at initial stage of Mn stress(油茶幼苗根和叶对早期锰胁迫生理响应特征比较)[J]. *Norwood For Res*(经济林研究), **32**(3): 134—138
- Liu JP(刘静普), Li CD(李存东), Sun HC(孙红春), et al. 2008. The physiological mechanisms and relationship between Mn deficiency and senescence of transgenic Bt cotton(转Bt基因棉缺锰与早衰的关系及其生理机制)[J]. *J Qingdao Agric Univ:Nat Sci Ed*(青岛农业大学学报·自然科学版), **25**(3): 163—167
- Marion M, Christoffers F, Braun HP, et al. 2003. Effect of manganese toxicity on the proteome of the leaf apoplast in cowpea(锰毒对豇豆叶片质外体蛋白质组的影响)[J]. *Plant Physiol*(植物生理), **133**(4): 1935—1946
- Reichman SM, Menzies NW, Asher CJ, et al. 2004. Seedling responses of four Australian tree species to toxic concentrations of manganese in solution culture(水培条件下澳洲四个不同品种树苗对锰胁迫的响应)[J]. *Plant Soil*(植物土壤), (258): 341—350
- Ren LM(任立民), Liu P(刘鹏). 2007. Review of manganese toxicity and the mechanisms of plant tolerance(锰毒及植物耐性机理研究进展)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **27**(1): 357—367
- Shenker M, Plessner OE, Elisha. 2004. Manganese nutrition effects on tomato growth, chlorophyll concentration, and superoxide dismutase activity(锰对番茄的植株生长、叶绿素含量及超氧化物歧化酶活性的影响)[J]. *J Plant Physiol*(植物生理学杂志), **161**(2): 197—202
- Sun LX(孙凌霞), Zhang JM(张峻铭), Cai SZ(蔡仕珍), et al. 2014. Physiological responses of *Taxus chinensis* var. *mairei* to SO₂ stress(南方红豆杉对二氧化硫胁迫的生理响应)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **33**(7): 1 811—1 817
- Sun YZ(孙玉珍), Zhao YL(赵运林), Yang XQ(杨小琴). 2008. Study on the effects of Mn stress on the physiological resistance of 3 kinds of flower plants(锰胁迫对3种花卉植物生理抗性的影响)[J]. *J Anhui Agric Sci*(安徽农业科学), **36**(7): 2 644—2 645, 2 648
- Wang J(王钧), Wu H(邬卉), Xue SG(薛生国), et al. 2014. Manganese stress on the ultrastructures of a manganese tolerant plant, *Polygonum perfoliatum* L.(锰胁迫对杠板归细胞超微结构的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **34**(4): 798—806
- Xue SG(薛生国), Chen YX(陈英旭), Lin Q(林琦), et al. 2003. *Phytolacca acinosa* Roxb. (Phytolaccaceae): A new manganese hyperaccumulator plant from Southern China(中国首次发现的锰超积累植物——商陆)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **23**(5): 395—397
- You MH(游美红). 2008. Analysis of the current situation and development prospect of *Camellia oleifera* industrialization in China(我国油茶产业化现状与发展前景分析)[J]. *J Anhui Agric Sci*(安徽农业科学), **36**(14): 6 119—6 121
- Yu F(于飞), Chen YP(陈银萍), Yang ZJ(杨宗娟), et al. 2014. Effect of low temperature stress on antioxidant enzymes activities in the subcellular of two *Sabina* species(低温胁迫对两种圆柏属植物亚细胞抗氧化酶活性的影响)[J]. *Guilia*(广西植物), **34**(5): 686—693
- Zhang YX(张玉秀), Huang ZB(黄智博), Zhang HM(张红梅). 2009. Antioxidative response of *Phytolacca americana* and *nicotiana tabacum* to manganese stresses(商陆和烟草对锰胁迫的抗氧化响应研究)[J]. *Enviro Sci*(环境科学), **30**(12): 3 676—3 683
- Zhang YX(张玉秀), Li LF(李林峰), Chai TY(柴团耀), et al. 2010. Mechanisms of manganese toxicity and manganese tolerance in plants(锰对植物毒害及植物耐锰机理研究进展)[J]. *Chin Bull Bot*(植物学报), **45**(4): 506—520
- Zhang ZL(张志良), Qu WQ(瞿伟菁). 2003. Guidance of plant physiology experiment(植物生理学实验指导)[M]. 3rd Ed(第3版). Beijing(北京): Higher Education Press(高等教育出版社)
- Zhao YL(赵盈丽), You SH(游少鸿), Liu J(刘杰), et al. 2014. Experimental research of phytoremediation properties about *Phytolacca acinosa* on Mn-contaminated soil(商陆对锰污染土壤的修复实验研究)[J]. *Guilia*(广西植物), **34**(3): 344—347

(上接第879页 Continue from page 879)

- 释放的影响)[J]. *Chin J Chin Mat Med*(中国中药杂志), **32**(4): 300—302
- Wang Y(王瑜), Wu LF(吴丽芳), Yu ZL(余增亮). 2007. The role of jasmonic acid and methyl jasmonate in plant induced disease resistance(茉莉酸及其甲酯在植物诱导抗病性中的作用)[J]. *J Biol*(生物学杂志), **17**(1): 11—12
- Xie YJ(谢阳姣), He ZP(何志鹏), Lin W(林伟). 2013. Effects of methyl jasmonate on the growth and accumulation of picfeltrar-

- raenin glycosides of *Picria fel-terrae* Lour. (茉莉酸甲酯对苦玄参生长及苦玄参苷积累的影响研究)[J]. *Grops*(作物杂志), (2): 80—84
- Yang BF(杨蓓芬), Jin ZX(金则新), Li JM(李钧敏). 2008. Dynamic analysis of the secondary metabolites contents in the leaf-blades of *Heptaclodium miconioides*(七子花叶片次生代谢产物含量的动态分析)[J]. *J Northwest For Univ*(西北林学院学报), **23**(6): 155—158