

# 低氧胁迫下锰对猕猴桃抗氧化系统的影响

米银法<sup>1</sup>, 霍玉娟<sup>2</sup>, 崔瑞红<sup>3</sup>

1. 河南科技大学林学院, 洛阳 471003
2. 河南郑州市城区河道管理处, 郑州 450006
3. 河南科技大学外国语学院, 洛阳 471003

**摘要** 猕猴桃栽培中易遭受水涝胁迫, 造成根际低氧, 致使土壤中氧化还原电位和pH值过低,  $Mn^{4+}$ 被还原成  $Mn^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ 大量积累, 进而导致  $Mn^{2+}$  毒害。为此, 本文采用水培通氮气及不同浓度的锰二因素随机区组的方法, 从低氧胁迫和锰对秦美及中华猕猴桃幼苗叶、根抗氧化系统的协同影响方面, 研究猕猴桃幼苗体内保护酶对活性氧的清除影响机理。结果表明, 低氧条件下, 10和200  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时, 随着锰浓度的提高, 2个猕猴桃品种叶、根内超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)、抗坏血酸(AsA)活性增加, 在清除活性氧方面发挥了重要作用。低氧条件下, 10和200  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时过氧化氢酶(CAT)活性明显降低。低氧条件下600  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时, 2个猕猴桃品种叶、根内SOD、POD、CAT、APX、GR和AsA活性显著降低, 过氧化氢( $H_2O_2$ )和丙二醛(MDA)含量迅速增加, 猕猴桃膜脂过氧化进一步加剧。这表明, 高浓度的锰处理不但不能增强猕猴桃对低氧胁迫的抗性, 反而会加重低氧对猕猴桃植株的伤害。两种猕猴桃各生理指标变化都表现为一定的相似性, 但秦美猕猴桃低氧下对锰的抗性明显高于中华猕猴桃。

**关键词** 猕猴桃; 低氧胁迫; 锰; 抗氧化系统

中图分类号 S663.4

文献标志码 A

doi 10.3981/j.issn.1000-7857.2015.22.014

## Effects of hypoxia stress and level of $Mn^{2+}$ on anti-oxidative system of seedlings in two resistant kiwifruit species

MI Yinfa<sup>1</sup>, HUO Yujuan<sup>2</sup>, CUI Ruihong<sup>3</sup>

1. Forestry College, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China
2. Zhengzhou Urban River Management Department, Zhengzhou 450006, China
3. Foreign Languages School, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China

**Abstract** Low oxygen concentration is a normal natural environmental stress during kiwifruit cultivating. Under root zone of hypoxia stress, pH and reduction potential would become much lower around the plants' roots. Under this condition,  $Mn^{4+}$  would be deoxygenized to  $Mn^{2+}$ , which is the form of manganese absorbed by plants in the soil. If hypoxia soil keeps the low reducing and pH conditions for a long time,  $Mn^{2+}$  will be accumulated to a high concentration, and  $Mn^{2+}$  toxicity to plants may occur. So in this paper, changes of antioxidant enzyme activities of different resistant kiwifruit seedlings (*Actinidia. deliciosa* var. Qinmei & *Actinidia. chinensis* var. Qinmei rufopulpa) are evaluated under hypoxia stress with different levels of  $Mn^{2+}$ . Activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), ascorbate peroxide (APX), glutathione reductase (GR), catalase (CAT), the contents of  $H_2O_2$ , ascorbic (AsA) and malondialdehyde (MDA) are studied to understand how active oxygen damages the membrane lipid under hypoxia stress. Two species' seedlings were planted in hydroponics. Nutrient solutions including different levels of  $Mn^{2+}$  (10, 200, 400 and 600  $\mu\text{mol/L}$ )

收稿日期: 2015-04-13; 修回日期: 2015-06-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(31101536)

作者简介: 米银法, 副教授, 研究方向为果树抗性生理与生物技术, 电子邮箱: jimiapple@126.com

引用格式: 米银法, 霍玉娟, 崔瑞红. 低氧胁迫下锰对猕猴桃抗氧化系统的影响[J]. 科技导报, 2015, 33(22): 83-88.

were aerated with nitrogen in order to induce root zone of hypoxia stress. Eight days later, when symptoms were obvious, antioxidant enzyme activities, contents of  $H_2O_2$  and malondialdehyde (MDA) were investigated. It is concluded that the right amount of  $Mn^{2+}$  could reduce damages of active oxygen from hypoxia stress, however, a high level of  $Mn^{2+}$  is only to aggravate the damage. The two different resistant kiwifruit species have similar physiological mechanisms, but the *A. deliciosa* var. seedling is superior to that of *A. chinensis* var. *rufopulpa* in terms of anti-active oxygen abilities.

**Keywords** kiwifruit; hypoxia stress; Mn; anti-oxidative system

锰兼具营养和毒性,是植物正常生长和新陈代谢必需元素之一。但栽培中土壤水涝积水,往往诱发根际低氧逆境,致使土壤氧化还原电位和pH值过低, $Mn^{4+}$ 被还原成 $Mn^{2+}$ ,导致 $Mn^{2+}$ 大量积累<sup>[1]</sup>,而 $Mn^{2+}$ 是植物吸收利用的主要形式。植物吸收过多 $Mn^{2+}$ 会导致中毒,造成减产、品质降低,严重时死亡。猕猴桃对水分极其敏感,生长期土壤如遇雨涝积水、质地紧实、地下水位过高、土壤微生物或根系呼吸过剩,容易造成根际低氧诱发 $Mn^{2+}$ 中毒。因此,研究低氧逆境下锰对猕猴桃的生理效应,弄清猕猴桃的响应机理和适应机制,对合理选育耐涝品种,减轻淹水危害有重要理论和现实意义。近年来,高锰胁迫对植物体内活性氧及抗氧化系统影响的研究较多。Mn对冷胁迫下黄瓜幼苗叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响表明,Mn是影响SOD活性的重要因素,加Mn后叶片SOD活性增加32.8%,嫁接黄瓜吸收Mn能力较强是其SOD活性显著高于自根黄瓜的重要原因<sup>[2]</sup>。锰毒害使油菜苗期叶片中过氧化氢酶(CAT)活性降低,过氧化物酶(POD)活性显著增加<sup>[3]</sup>。适量锰处理可降低大豆叶中丙二醛(MDA)含量,锰过量不利于大豆生长<sup>[4]</sup>。豌豆叶面喷施不同浓度硫酸锰溶液,能增强其叶片的SOD和CAT活性,降低 $O_2\cdot^-$ 生成速率和MDA含量<sup>[5]</sup>。适宜的锰、硼可提高叶内的POD、CAT、抗坏血酸(AsA)含量,降低MDA含量,提高黄瓜产量<sup>[6]</sup>。史庆华等利用水培法研究了不同pH值下高锰对黄瓜根的影响,表明MDA随锰浓度的提高明显上升,SOD、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)活性增加,CAT下降<sup>[7]</sup>。廖红等<sup>[8]</sup>认为低氧胁迫下紫花苜蓿伤害主要来自于锰毒害,淹水后的水稻对锰吸收急剧增加,造成锰毒害<sup>[9]</sup>。虽然已经研究了猕猴桃根际低氧胁迫下活性氧的产生和抗氧化系统的变化规律,但有关低氧胁迫下猕猴桃对锰的响应机制,国内外尚未见报道。为此,本文从低氧胁迫和锰对猕猴桃幼苗叶、根抗氧化系统的协同影响方面,研究猕猴桃幼苗体内保护酶对活性氧的清除影响机理,以期丰富猕猴桃抗逆生理基础理论,为猕猴桃丰产栽培、育种、抗逆砧木的选择提供理论指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验于2013年12月—2014年1月在河南科技大学林学院重点实验室进行。经猕猴桃种间耐低氧胁迫能力筛选试验,选出耐低氧能力较强的秦美(*Actinidia.deliciosa* var. *Qinmei*)和耐性较弱的中华猕猴桃(*Actinidia.chinensis* var. *rufopulpa*)实生苗作试材。种子采自陕西眉县猕猴桃资源圃。

### 1.2 处理设置

种子低温沙藏发芽后,播于装有石英砂的10 cm×10 cm营养钵内育苗。正常管理并浇1/2倍Hoagland营养液。6片真叶时,选生长一致健壮幼苗,转入室内水培,定植于装有1/2倍Hoagland营养液(营养液温度20~25℃)的水池中,预培养3 d后,将植株分两部分处理,一部分用溶氧调节仪(华东理工大学FC680型)控制营养液溶氧浓度(DO)维持在0.9~1.1 mg/L(低氧胁迫),另一部分用气泵正常通气(30 min/h),维持营养液DO值为8.0~8.5 mg/L(通气对照)。锰设置一个正常浓度(10 μmol/L)和3个高浓度(200、400、600 μmol/L)。采用二因素随机区组试验设计,共8个处理,每个处理3次重复。试验期间每3 d换1次1/2倍Hoagland营养液(pH值5.5~6.5)。

### 1.3 测定方法

处理8 d症状明显时取顶部叶片及根测定各项指标,各项指标测定重复5次。SOD活性测定按照李合生<sup>[10]</sup>方法;POD活性参照曾韶西等<sup>[11]</sup>方法;CAT活性按照Dhindsa等<sup>[12]</sup>方法;抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)、AsA活性测定参考Ma方法<sup>[13]</sup>;H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、MDA含量测定参照Uchida<sup>[14]</sup>和Zhao<sup>[15]</sup>的方法。

### 1.4 数据处理

采用SAS 9.0软件进行数据分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 低氧胁迫下锰对猕猴桃苗期叶片和根系SOD、POD活性的影响

低氧胁迫条件下,10和200 μmol/L锰处理后的两种猕猴桃叶和根内SOD活性显著增加(图1(a),(b))。200 μmol/L锰处理时,秦美叶、根SOD活性分别比对照增加194.5%,206.9%;中华叶、根SOD活性分别比对照增加146.7%,175.7%。400 μmol/L锰处理时,秦美叶、根内SOD活性仍高于对照;而中华根内SOD活性却低于对照。600 μmol/L的锰处理显著降低了两种猕猴桃叶和根内SOD活性。表明10和200 μmol/L的锰处理,可显著增加猕猴桃SOD的活性,有效降低低氧胁迫下 $O_2\cdot^-$ 的伤害,这与前人黄瓜上的研究结果类似<sup>[7]</sup>。从结果还可看出,低氧胁迫下秦美比中华具有更完善的 $O_2\cdot^-$ 清除机制。POD酶是植物内活性氧 $O_2\cdot^-$ 和 $H_2O_2$ 的高效清除剂,图1(c)和(d)结果表明,当锰浓度为10和200 μmol/L时,POD活性随锰浓度的增加而增加,这与高锰诱使油菜POD活性增加的结论一致<sup>[3]</sup>。低氧下200 μmol/L锰处理时,秦美叶、根POD活性分别比对照增加113.3%,96.4%;中

华叶、根 POD 活性分别比对照增加 98.6%, 90.4% ( $P < 0.01$ )。400 和 600  $\mu\text{mol/L}$  时 POD 活性随锰浓度的增加而降低。与叶不同的是低氧下根 POD 活性逐渐低于对照。两种猕猴桃变化

趋势相似。可见低氧胁迫下, 用 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$  锰处理可有效清除  $\text{O}_2\cdot$  和  $\text{H}_2\text{O}_2$ , 避免反应生成毒性更强的  $\cdot\text{OH}$ , 降低活性氧自由基的伤害。

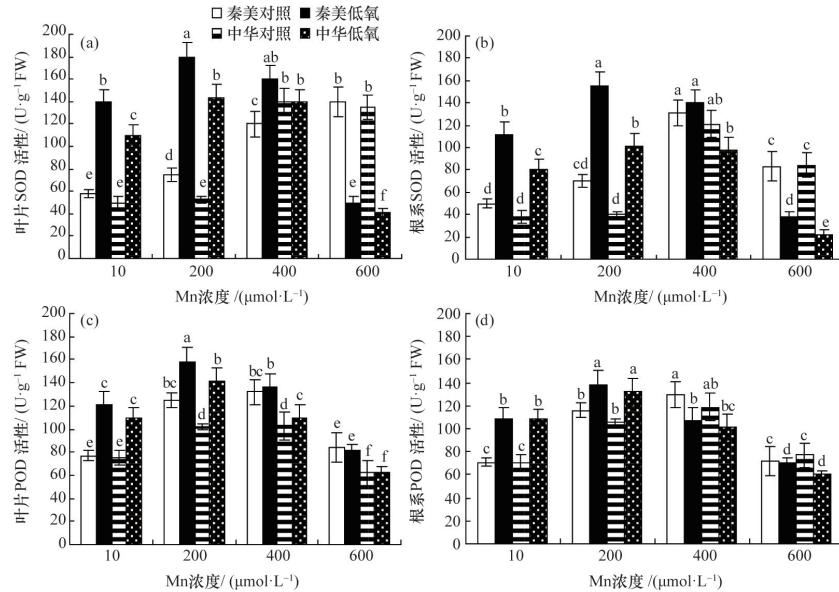


图1 低氧胁迫下锰对猕猴桃叶片 (a)、根系 (b) SOD 活性以及叶片 (c)、根系 (d) POD 活性的影响

Fig. 1 Effects of excess Mn under hypoxia stress on activities of leaves (a) and roots (b) SOD, leaves (c) and roots (d) POD in kiwifruit seedling

## 2.2 低氧胁迫下锰对猕猴桃苗期叶片和根系 CAT、APX 活性的影响

低氧处理时, 在锰 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$  下猕猴桃叶片 CAT 活性随锰浓度增加而增加。200  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时, 秦美和中华叶 CAT 活性分别比对照增加 11.9% 和 11.3%。200~600  $\mu\text{mol/L}$  处理时, 随锰浓度增加而降低。600  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时, 秦美叶、根 CAT 活性分别比对照降低 51.3%、73.3%; 中华叶、根 CAT 活性分别比对照降低 68.5%、89.9% ( $P < 0.01$ ) (图 2

(a), (b))。可见根 CAT 活性随锰浓度增加下降更显著。这与高锰下黄瓜根内 CAT 活性明显降低结论类似<sup>[7]</sup>。低氧条件下, 10  $\mu\text{mol/L}$  的锰处理时叶 APX 活性最高, 秦美和中华叶 APX 活性分别比对照增加 186.7%、166.2%。200  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时根中 APX 活性最高, 其中秦美和中华根 APX 活性分别比对照增加 237.9%、187.9%, 之后 APX 活性随着锰浓度的升高而下降 (图 2(c), (d))。

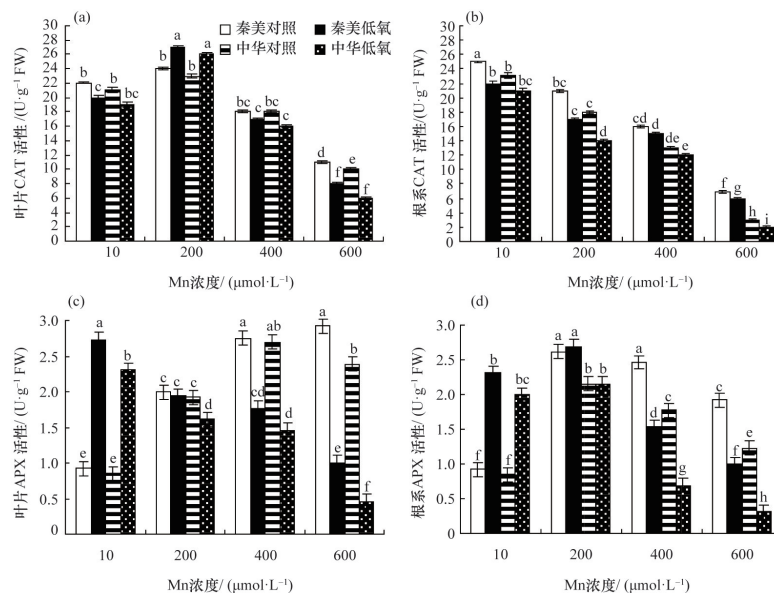


图2 低氧胁迫下锰对猕猴桃叶片 (a) 和根系 (b) CAT 以及叶片 (c) 和根系 (d) APX 活性的影响

Fig. 2 Effects of excess Mn under hypoxia stress on activities of leaves (a) and roots (b) CAT, leaves (c) and roots (d) APX in kiwifruit seedling

### 2.3 低氧胁迫下锰对猕猴桃苗期叶片和根系 GR 及 AsA 活性的影响

通气条件下, 200  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时猕猴桃叶中 GR 活性显著上升, 之后随锰浓度的增加而下降, 这与高锰诱导豇豆中 GR 活性结果一致<sup>[16]</sup>。低氧条件下随着锰浓度提高, 猕猴桃叶片中 GR 的活性一直下降, 其中 10  $\mu\text{mol/L}$  锰处理中, 秦美和中华分别比对照增加 243.9% 和 200%。当锰大于 200  $\mu\text{mol/L}$  时, GR 活性低于对照。根系 GR 活性 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$

时随锰浓度增加而增加, 但高于 200  $\mu\text{mol/L}$  时开始下降。表明低氧胁迫下 200  $\mu\text{mol/L}$  的锰能有效降低活性氧对根的伤害(图 3(a), (b))。AsA 是一种普遍存在于植物组织的高丰度小分子物质, 它可直接与  $\text{O}_2$ ,  $\text{O}_2\cdot$ ,  $\text{H}_2\text{O}_2$  和  $\cdot\text{OH}$  等活性氧反应, 又是 APX 催化  $\text{H}_2\text{O}_2$  必需的底物<sup>[17,18]</sup>, 在植物的抗氧化胁迫中具有重要作用。在 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$  的锰处理中, 叶片 AsA 活性随锰浓度升高而增加, 但 400、600  $\mu\text{mol/L}$  锰处理中, 其活性明显低于对照(图 3(c), (d))。

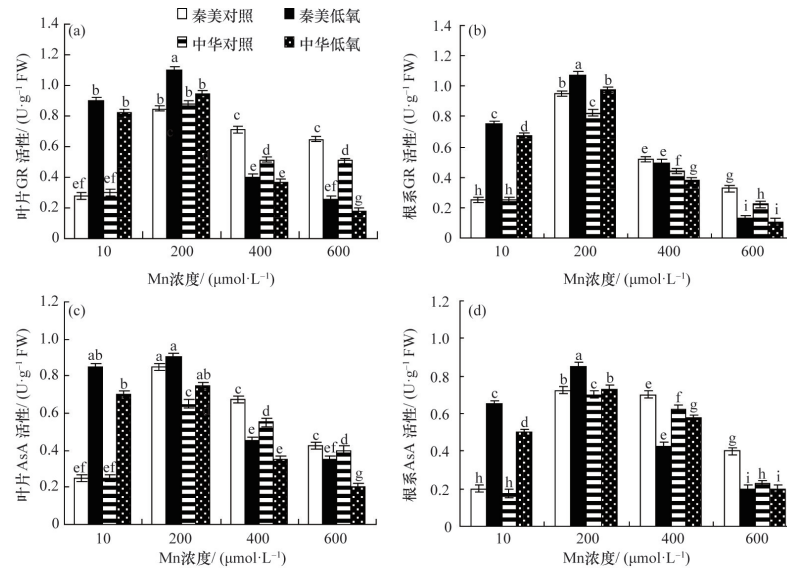


图 3 低氧胁迫下锰对猕猴桃叶片 (a)、根系 (b) GR 以及叶片 (c) 和根系 (d) AsA 活性的影响  
Fig. 3 Effects of excess Mn under hypoxia stress on activities of leaves (a) and roots (b) GR, leaves (c) and roots(d) AsA in kiwifruit seedling

### 2.4 低氧胁迫下锰对猕猴桃苗期叶片和根系 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、MDA 含量的影响

低氧胁迫下, 加入 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时,  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量显著低于其他锰处理(图 4(a), (b))。表明 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$  的锰可有效缓解  $\text{H}_2\text{O}_2$  对猕猴桃造成的伤害。

图 4 也表明低氧胁迫下, 随着锰处理浓度的提高, 猕猴桃叶片和根系中 MDA 的含量表现为先减少后增大的趋势。加入 200 和 400  $\mu\text{mol/L}$  锰时, MDA 含量显著降低。同时就两种猕猴桃而言, 秦美根系受 MDA 氧化程度明显低于中华(图 4(c), (d))。

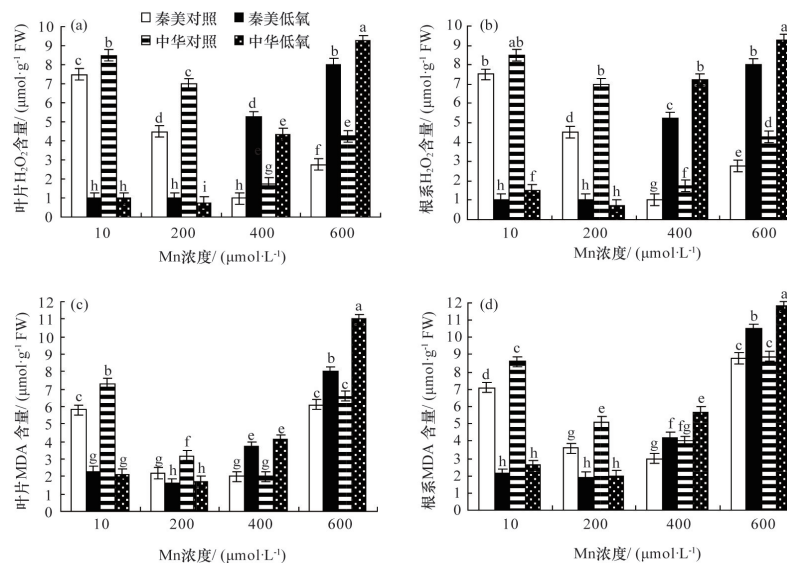


图 4 低氧胁迫下锰对猕猴桃叶片 (a) 和根系 (b)  $\text{H}_2\text{O}_2$  以及叶片 (c) 和根系 (d) MDA 含量的影响  
Fig. 4 Effects of excess Mn under hypoxia stress on activities of leaves (a) and roots (b)  $\text{H}_2\text{O}_2$ , leaves (c) and roots (d) MDA in kiwifruit seedling

### 3 讨论

在正常的生长环境中,植物依靠叶绿体、线粒体等细胞器内部存在的自由基清除系统,使细胞内的自由基保持较低水平,维持正常的生理代谢<sup>[9]</sup>。在低氧和锰胁迫下,叶绿体光合器官的功能受到破坏,光合作用降低,过剩的光能会激发叶绿体内活性氧的增加。而在线粒体中,锰胁迫会引起呼吸电子泄漏加强,导致活性氧大量积累,自由基清除平衡系统破坏。本试验结果表明,低氧胁迫下的培养液中加入 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$  锰,猕猴桃叶和根内抗氧化酶物质除 CAT 活性降低外,SOD、POD、APX、GR 和 AsA 活性都显著提高, $\text{H}_2\text{O}_2$  和 MDA 含量显著降低。说明适量的锰处理可以增强猕猴桃对低氧胁迫的抗性。但低氧下 400 和 600  $\mu\text{mol/L}$  锰处理时,SOD、POD、CAT、APX、GR 和 AsA 活性都显著降低, $\text{H}_2\text{O}_2$  和 MDA 含量迅速增加。表明,高浓度的锰处理加重了低氧对猕猴桃的伤害。锰、铁、铜、锌、镁都是 SOD 的核心成分,因此适量增加锰可提高 SOD 的活性,这可能与  $\text{Mn}^{2+}$  结合 SOD 活性的多肽有关<sup>[2]</sup>。本研究中,高锰诱导了 2 个品种猕猴桃叶、根 SOD 活性增加,与正常通气相比,低氧下 200 和 400  $\mu\text{mol/L}$  锰处理增加的幅度更加明显( $P < 0.01$ )。因此低氧胁迫时适量的锰可以诱导 SOD 清除  $\text{O}_2^{\cdot-}$ ,提高猕猴桃的抗性。但高浓度锰可能破坏了细胞内保护酶系统代谢作用的原有区域性,或直接取代某些酶中活性的微量元素而使酶活性发生变化甚至受到破坏<sup>[3,20]</sup>,导致细胞膜损伤。这是致使高锰下 SOD 活性降低的主要原因。

CAT 对清除植物体内  $\text{H}_2\text{O}_2$  起重要作用,高锰胁迫使大麦和圆叶薄荷中 CAT 活性显著上升<sup>[21,22]</sup>,而不同锰处理下烟草的 CAT 活性却无显著差异<sup>[23]</sup>。因此,CAT 活性对高锰处理的反应会因植物种类不同而存在差异。本研究中,高锰和低氧处理使猕猴桃叶和根 CAT 活性明显下降,导致  $\text{H}_2\text{O}_2$  的清除效率降低,这可能与猕猴桃吸收 Mn、Fe 营养过程中存在拮抗作用有关。过量锰引起植物体内 Mn/Fe 升高,Fe 含量下降<sup>[24]</sup>,而 CAT 是一个含  $\text{Fe}^{3+}$  的金属酶,Mn 可能会取代 CAT 分子中的  $\text{Fe}^{3+}$  或通过自由基的积累间接引起 CAT 分子空间构型改变,进而导致对 CAT 活性抑制的放大作用,引起 CAT 活性降低。同时 Mn 胁迫也可通过诱导植物体内产生的水杨酸来抑制 CAT 的活性<sup>[25]</sup>。本研究中清除植物体内  $\text{H}_2\text{O}_2$  的另外一个关键酶 POD,其活性在一定限度内却随锰浓度的增加而增加。表明在高锰和低氧胁迫下,清除猕猴桃体内  $\text{H}_2\text{O}_2$  的主要酶应是 POD 或 POD 与其他保护酶之间的协同作用。GR、APX 和 AsA 也是植物体内清除  $\text{H}_2\text{O}_2$  的重要酶(物质),它们活性的高低与植物的耐锰能力密切相关。从本研究结果来看,在一定限度内,高锰胁迫使 GR、AsA 和 APX 活性升高,在降低氧化胁迫方面发挥了重要作用,并且这种变化依赖于低氧胁迫的程度。在低氧胁迫的情况下,当锰浓度较高时( $>400 \mu\text{mol/L}$ ),它们的活性不上升反而下降,这加剧了活性氧积累和 MDA 增加。原因可能是:锰过量时 Fe、Mg 吸收大大降低,引起一系

列抗氧化酶活性的降低,同时 Mg 减少还会降低叶绿素合成,导致叶绿体光合器官功能受损。光合作用降低,过剩的光能会激发叶绿体活性氧增加。另外线粒体中,锰胁迫也会加强呼吸电子泄漏,这些都会破坏活性氧产生与清除系统的平衡,加剧膜脂过氧化。同时锰毒害与低氧下氧化还原电位和 pH 值的降低密切相关。低氧状态下,无氧呼吸生成大量乳酸造成细胞质初始酸化,随之 ATP 水平和  $\text{H}^+$ -ATP 酶活性下降,发生质子渗透,导致细胞质酸化,降低了氧化还原电位和 pH 值,而有效锰的供给状况主要受氧化还原电位和 pH 值控制<sup>[26,27]</sup>。氧化还原电位和 pH 值降低, $\text{Mn}^{4+}$  被还原成  $\text{Mn}^{2+}$ , $\text{Mn}^{2+}$  大量积累引发植物中毒。有研究认为当 pH 值降到 4.6 时,土壤有效锰浓度可达 236  $\text{mg/kg}$ <sup>[27]</sup>。锰对黄瓜的毒害也是在 pH 值 4.6 时更严重<sup>[7]</sup>。这些都充分说明低氧状态,可引起栽培介质氧化还原电位和 pH 值降低,诱发锰毒害。

低氧胁迫下对锰毒害的忍耐能力因品种和器官不同而异,且受限于一定的锰浓度范围。就本研究而言,秦美抗性显著高于中华,可能与猕猴桃的起源地、基因型不同有关,这也为今后从大量猕猴桃中选育抗性品种、砧木提供了理论依据。低氧胁迫下,猕猴桃叶对锰毒害的忍耐能力明显低于根,与油菜锰毒害症状首先出现于叶片结果类似<sup>[3]</sup>,原因也有待进一步研究。

### 4 结论

1) 低氧胁迫下,外施 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$   $\text{Mn}^{2+}$ ,可显著提高猕猴桃叶和根内抗氧化酶物质 SOD、POD、APX、GR 和 AsA 活性,有效降低  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 MDA 含量,有效清除低氧胁迫产生的  $\text{O}_2^{\cdot-}$  和  $\text{H}_2\text{O}_2$ ,避免两者反应生成毒性更强的  $\cdot\text{OH}$ ,降低活性氧自由基的伤害。

2) 低氧胁迫下,400 和 600  $\mu\text{mol/L}$   $\text{Mn}^{2+}$  处理时猕猴桃叶和根内 SOD、POD、CAT、APX、GR 和 AsA 活性都显著降低, $\text{H}_2\text{O}_2$  和 MDA 含量迅速增加,表明高浓度的锰处理加重了低氧对猕猴桃植株的伤害。

3) 低氧胁迫下,抗低氧能力不同的两种猕猴桃各生理指标变化都表现为一定的相似性。但外施 10 和 200  $\mu\text{mol/L}$   $\text{Mn}^{2+}$  时,秦美猕猴桃对低氧胁迫缓解伤害的能力明显高于中华猕猴桃。

### 参考文献(References)

- [1] 何电源. 中国南方土壤肥力与栽培植物施肥[M]. 北京: 科学出版社, 1994.  
He Dianyuan. Soil fertility in South China and fertilizer applying[M]. Beijing: Science Press, 1994.
- [2] Li T, Yu X. Effect of  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  and  $\text{Mn}^{2+}$  on SOD activity of cucumber leaves extraction after low temperature stress[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2007, 34(4): 895-900.
- [3] 曾琦, 耿明建, 张志江, 等. 锰毒害对油菜苗期 Mn、Ca、Fe 含量及 POD、CAT 活性的影响[J]. 华中农业大学学报, 2004, 23(3): 300-303.  
Zeng Qi, Geng Mingjian, Zhang Zhijiang, et al. Effects of Mn toxicity

- on the content of Mn, Ca, Fe and the activities of POD and CAT in *brassica napus* L. at seedling stage[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2004, 23(3): 300-303.
- [4] Yang D, Yang W, Liu P, et al. Effect of manganese on some physiological characteristics of soybean[J]. Subtropical Plant Science, 2005, 34(2): 8-10.
- [5] Bao S. Biological effects of foliage spraying boron on *Pisum sativum* L [J]. Journal of Jiangxi Normal University: Natural Science Edition, 2005, 29(1): 77-80.
- [6] Shi J, Na L, Ma J, et al. Effects of manganese and boron nutrition on yield and activities of antioxidant enzymes of cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2007, 15(2): 44-46.
- [7] 史庆华, 朱祝军. 高锰胁迫与低pH对黄瓜根系氧化胁迫和抗氧化酶的复合效应[J]. 中国农业科学, 2005, 38(5): 999-1004.  
Shi Qinghua, Zhu Zhujun. Combined effects of high level of Mn and low pH on oxidative stress and antioxidant enzymes in cucumber roots [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38(5): 999-1004.
- [8] 廖红, 严小龙. 高级植物营养学[M]. 北京: 科学技术出版社, 2003.  
Liao Hong, Yan Xiaolong. Advanced plant nutriology[M]. Beijing: Science and Technology Press, 2003.
- [9] Liu X, Lu S, Zhang F, et al. Effect of water and fertilization on movement of manganese in soils and on its uptake by rice[J]. Acta Pedologica Sinica, 1999, 36(3): 369-375.
- [10] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.  
Li Hesheng. Plant physiological-biochemical principles and techniques [M]. Beijing: High Education Publishing House, 2000.
- [11] 曾韶西, 王以柔, 刘鸿先. 低温下黄瓜幼苗子叶巯基(SH)含量变化与膜脂过氧化[J]. 植物学报, 1997, 39(4): 308-314.  
Zeng Shaoxi, Wang Yirou, Liu Hongxian. Comparison of the changes of membrane protective system in rice seedlings during enhancement of chilling resistance by different stress pretreatment[J]. Acta Botanica Sinica, 1997, 39(4): 308-314.
- [12] Dhindsa R, Plumb D, Thorpe T. Leaf senescence: Correlated with increased of membrane permeability and lipid peroxidation and decreased levels dismutase and catalase[J]. Journal of Experimental Botany, 1981, 32: 93-101.
- [13] Ma F, Cheng L. The sun-exposed peel of apple fruit has higher xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and antioxidants of the ascorbate, glutathione pathway than the shade peel[J]. Plant Science, 2003, 165(4): 819-827.
- [14] Uchida A, Andre T, Takashi H. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice[J]. Plant Science, 2002, 163(3): 515-523.
- [15] Zhao S H, G K X, Chen C H. Improvements of method for measurement of mal on dialdehyde in plant tissues[J]. Plant Physiology Communication, 1994, 30(3): 207-210.
- [16] Fecht-Christoffers M M, Braun H, Lemaitre-Gullier C, et al. Effect of manganese toxicity on the proteome of the leaf apoplast in cowpea[J]. Plant Physiology, 2003, 133(4): 1935-1946.
- [17] Horemans N, Foyer CH, Poters G, et al. Ascorbate function and associated transport systems in plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2000, 38(7): 531-540.
- [18] Pignocchi C, Foyer C H. Apoplastic ascorbate metabolism and its role in the regulation of cell signaling[J]. Current Opinion Plant Biology, 2003, 6(4): 379-389.
- [19] Elstner E F. Oxygen activation and oxygen toxicity[J]. Annu Review Plant Biology, 1982, 33(6): 73-96.
- [20] Hu L, Shi Y, Liu P, et al. Effect of manganese on membrane lipid, activities of POD and CAT of soybean[J]. Journal Jinhua College Professional Technology, 2003, 1(1): 29-32.
- [21] Candan N, Tarhan L. The correlation between antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation levels in *Mentha pulegium* organs grown in  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$  and  $Mn^{2+}$  stress conditions[J]. Plant Science 2003, 165(4): 769-776.
- [22] Demirevska-Kepova K, Simova-Stoilova L, Stoyanova Z, et al. Biochemical changes in barley plants after excess supply of copper and manganese[J]. Environmental Experimental Botany, 2004, 52: 253-266.
- [23] Nable R O, Houtz R L, Cheniae G M. Early inhibition of photosynthesis during development of Mn toxicity in tobacco[J]. Plant Cell Physiology, 1988, 86(4): 1136-1142.
- [24] El-Jaoual T, Cox D A. Manganese toxicity in plants[J]. Journal of Plant Nutrition, 1998, 21(2): 353-386.
- [25] Ren L, Liu P. Review of manganese toxicity & the mechanisms of plant tolerance[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(1): 357-365.
- [26] Liu X, Zhu D. Dynamic relationship between soil active Mn and pH, Eh in acid soils and its biological response[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2003, 9(3): 317-323.
- [27] Marschner H. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils[J]. Plant Soil, 1991, 134(1): 1-20.

(责任编辑 吴晓丽)