

# Advances in Research on the Response of Plants to High Manganese Stress

Keke Sun, Ya Hu, Wenbin Deng, Yuchen Liu, Ting Tang\*

College of Life Science, Key Laboratory of Ecological Remediation and Safe Utilization of Heavy Metal-Polluted Soils, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan Hunan  
Email: \*tangtinghknjdx@163.com

Received: Oct. 9<sup>th</sup>, 2019; accepted: Oct. 31<sup>st</sup>, 2019; published: Nov. 7<sup>th</sup>, 2019

---

## Abstract

With the mining of manganese ore, more and more soils are contaminated by manganese. Therefore, researches focused on manganese toxicity and the response of plant to high concentration of manganese, playing an important role in controlling manganese-contaminated soil. This paper reviewed the toxic effects of high concentration manganese in plant seedling growth and development, and the response of plants to high manganese stress. The strategies included limited absorption of plants, efflux of manganese, metal chelation, regionalization and antioxidant systems, the proteins and genes involved in absorption and transportation of manganese in plants. Above all, we proposed several advices on the future scope of plants response to high manganese stress, which paved the way for phytoremediation technology to control soil pollution and improving the tolerance of crops to metal stress.

## Keywords

Manganese Stress, Regionalization, Metal Chelation, Antioxidant System, Transporter Protein

---

# 植物响应高锰胁迫的研究进展

孙珂珂, 胡 亚, 邓文彬, 刘宇称, 唐 婷\*

湖南科技大学生命科学学院, 重金属污染土壤生态修复与安全利用实验室, 湖南 湘潭  
Email: \*tangtinghknjdx@163.com

收稿日期: 2019年10月9日; 录用日期: 2019年10月31日; 发布日期: 2019年11月7日

---

## 摘 要

随着锰矿区的开采, 越来越多的土壤受到了锰污染, 关于锰毒和植物抗锰机制的研究对治理锰污染土壤

\*通讯作者。

具有重要的意义。本文综述了高浓度锰对植物不同组织生长发育和生理生化过程的毒害作用，并重点阐述了植物响应高浓度锰的策略：通过植物根系的限制吸收、锰离子的外排、金属螯合作用、细胞内区域化等被动逃避策略和启动抗氧化系统，合成锰的吸收、转运有关的关键蛋白质和基因表达等主动耐受适应策略。最后，本文综合以上研究进展，并提出了一些具有参考价值的展望，通过对植物抗锰机理进行不断深入的研究，以实现利用植物修复技术治理重金属土壤污染，为提高农作物对重金属胁迫的抗性提供了理论基础。

## 关键词

锰胁迫，区域化，螯合，抗氧化系统，锰转运蛋白

Copyright © 2019 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

随着工农业发展，土壤重金属污染逐渐严重，且其污染具有隐蔽性、持久性和累积性，有害重金属通过土壤-作物系统进入食物链严重威胁着动物和人体的健康[1]。土壤中锰含量超标主要源自于矿区开采，据统计全世界锰矿石开采量每年高达600万吨[2]。再者，土壤中锰本是惰性金属，由于错误的施肥习惯，忽视有机肥的应用，有机质严重缺乏，导致土壤酸化，使本为惰性的锰变成游离态的锰，活性加大，增加了植物吸收锰的机率[3]。推进锰污染治理是全面贯彻落实习近平生态文明思想，推进生态优先、绿色发展的重大实践，是打好打赢污染防治攻坚战的要求。因此，锰污染区域必须经过特殊的修复技术，并进行风险评价和连续检测，确保了有害重金属不会在植物内富集并通过食物链转移而危害其他生物健康，才可用于农业生产[4]，其中，植物修复技术具有成本低、不破坏土壤组成、重金属可循环利用和美化环境等特点，而利用超富集植物对重金属污染土壤进行修复是目前植物修复的主要研究热点。

锰是植物生长发育的一种必需元素，在组成叶绿体结构，作为水光解的催化剂和调节氧化还原电位等方面发挥了重要的生理作用[5]。然而，当土壤中锰含量过高，植物会发生锰中毒。在亚热带和热带酸性土壤地区，锰毒害是仅次于铝毒害影响植物生长最主要的限制因素。首先，过高含量的锰会快速诱导活性氧物质含量升高而造成氧化胁迫，会通过破坏类囊体结构和光合电子传递链而严重影响光合系统而降低光合效率，最终导致叶片枯萎和坏死[6][7]。其次，植物主根和侧根的生长发育也受到锰毒害的强烈抑制，由于根长期暴露在高浓度锰的土壤中，会出现褐化和断裂的症状[8]。再次，在微观层面上，高浓度的锰还会使脂质、蛋白质和核酸等生命大分子物质发生降解，最终破坏细胞代谢导致细胞死亡[9]。总之，锰毒害从各个层面上对植物的生长发育造成了如此严重的影响，应该引起广大研究者的重视和关注。

面对高锰胁迫对植物的影响和危害，植物并非消极被动，而会通过一系列生存策略来响应高锰胁迫。植物抵御对重金属胁迫具有两条基本途径：一是重金属排斥性，即重金属被植物吸收后又被排出体外，或者重金属在植物体内的运输受到阻碍；另一途径是重金属积累，但可自身解毒，即重金属在植物体内以不具生物活性的解毒形式存在，如结合到细胞壁上、离子主动运输进入液泡、与有机酸或某些蛋白质的络合等[10]。本文主要综述了植物以限制吸收，细胞内区域化和螯合高浓度的锰离子来实现逃避高锰胁迫的目的，通过过氧化酶清除锰胁迫造成的积累的活性氧物质，表达锰运输蛋白进行转移和外排体内高浓度的锰离子，从而增强对高锰胁迫的适应性和耐受性，并对今后植物响应锰胁迫的研究方向提出了展望。

## 2. 植物被动逃避高锰胁迫

### 2.1. 植物限制吸收

锰通常富含于土壤中，所以锰通过植物的根吸收进入，而对植物有效的锰形式有三种：直接以  $Mn^{2+}$  形式存在的水溶性锰和交换态锰，以及以高价锰氧化物存在的易被还原为有效锰的易还原态锰[11]。植物在面对锰毒害时，可通过将锰氧化成非有效价态的方式来降低植物对锰的吸收和运输，从而减少锰毒害，更增加了锰耐性。水稻根能将二价锰离子氧化成非有效性的四价锰化合物，从而限制水稻吸收锰[12]。淹水土壤中的根可通过形成明显可见的锰氧化物胶膜的方式来有效地阻止植物过量吸收二价锰离子[13]。另外，植物还可以通过多种方式来阻止  $Mn^{2+}$  进入植物体内。赵中秋等发现菌根尤其是外生菌根能够显著提高植物的重金属耐受性，除此之外植物的根系还可以分泌改变根际的 pH 值和氧化还原状态的物质以及根际微生物以减少或阻止有害重金属进入植物[14]。在高浓度锰处理下，氧化菌的活性增加使锰被氧化成非有效价态，结果减少了植物对锰吸收，增强了耐受性，因此含菌根植物如大豆的锰毒症状数天后缓解了[15][16]。

### 2.2. 植物外排

当植物体内的重金属达到一定量后，有些植物能够将多余的金属排出体外，进而降低毒害。白羽扁豆的锰只能在老叶中积累，不能移动；且根际土壤中含有较高浓度的锰，说明根能通过某种机制将锰排出体外[17]。在篦齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus* L)中，当锰累积到上限时， $Mn^{2+}$ 被氧化为  $Mn^{4+}$ ，通过叶片衰老排出体外[18]。角菱(*Trapa natans*)也可通过叶片表皮毛分泌锰-酚类螯合物来解毒[19]。因此，不同的植物面对锰毒害，其外排方式具有特异性。

### 2.3. 区域化存储

区域化作用是指植物将有毒的金属离子转运和贮存在特定的组织器官或细胞的特定区域，降低代谢活性区域的金属离子浓度。这是一种提高植物耐金属能力的重要机制[20]。通过对商陆和水蓼研究发现，叶片是锰的主要累积器官，而叶的边缘和表皮层是锰积累和解毒的主要组织[17][18]。在叶片中，细胞质可溶性部分锰含量最高，而液泡中锰含量占叶片细胞的 95%，可推测液泡是叶片中过量锰的积累细胞器[21]。锰可以在液泡中固存，并被转移到内质网和高尔基体中，P 型 ATP 酶家族的 AtECA 3 和 CDF 锰转运体 AtMTP 11 可通过高尔基装置参与锰的解毒作用[22]。在胞囊藻 PCC 6803 中，位于细胞质膜和类囊体中的转运体 SynPAM 71 可以介导锰从细胞质出口转移到细胞质周围和腔室，从而将锰以与外膜结合或者储存到专门的锰储存蛋白(如 MncA)的方式储存在不干扰细胞质代谢过程的地方，提高植物对锰的耐受性，在一定范围内维持锰的稳态[23]。根的细胞壁也是重金属的贮存库，因为细胞壁上有大量的阳离子配位，所以锰能大量结合在根的细胞壁上，只有当金属与细胞壁结合达到饱和时，多余的锰才会进入到细胞质中，这会导致锰向地上部分转移的能力减弱，这可能也是植物耐锰的一种策略[17]。在锰富集植物中，锰主要积累在液泡中；在非富集植物中，锰主要积累在根的细胞壁，因此，不同锰富集能力的植物具有不同的存储区域[24]。

### 2.4. 螯合作用

植物通过螯合作用形成的各种锰-螯合分子可以降低锰的毒性，对于植物中锰的吸收，转运，外排也有直接影响，是植物应对锰胁迫的重要解毒和耐受机制之一。植物根际可以分泌有机酸到土壤中，在体外螯合锰以降低根系周围锰浓度，减少根对锰的吸收。重金属会与有机酸络合在液泡中以降低其植物毒性，从而不影响细胞的正常代谢活动[17]。在商陆中锰主要与草酸络合，研究发现草酸与锰结合最为稳定[24]

[25]。在高浓度的锰处理下, 贵州风毛菊根部通过增加苹果酸脱氢酶介导苹果酸合成和渗出量, 以提高对锰毒害的耐受性[26]。豇豆中 80% 的根际锰离子都能与柠檬酸结合[27]。此外, 植物体内的螯合剂还通过螯合作用形成各种 Mn - 螯合物大多通过金属转运蛋白转移到叶片的表皮层、叶肉细胞的液泡和细胞壁中, 从而减轻锰毒对植物代谢活跃部位的伤害。有些植物形成的 Mn - 螯合物会排出体外使细胞免受锰毒。例如角菱中锰与酚类化合物螯合后可以通过特化的结构毛状体分泌到体外, 减少植物中锰的积累[28]。

金属硫蛋白(MTs)和植物螯合肽(PCs)是目前研究较为深入的螯合剂。MTs 是一类含有较多半胱氨酸残基、分子质量较小的金属离子结合蛋白[29]。MTs 中富含大量巯基有利于它与重金属的结合。美洲商陆根部胱氨酸含量较高, 而胱氨酸中含有活性巯基, 且根部总巯基含量较高, 巯基有利于与重金属结合, 因此推测美洲商陆的极强环境适应性可能与巯基有关[22]。大米和西瓜中的重组 MTs 可以有效地清除巯基自由基, 有利于减轻高锰胁迫带来的氧化损伤[30]。

PCs 是一类富含 Cys 的肽, 在自然界广泛存在, 由谷胱甘肽通过植物螯合肽合成酶而催化合成。PCs 中巯基与金属离子螯合, 通过 Hmt1, Hmt2 膜转运蛋白、 $H^+/Cd^{2+}$  逆向转运蛋白运输到液泡, 实现对金属离子的固定[31]。吴惠芳等研究发现龙葵和小飞蓬中 PCs 和谷胱甘肽含量随锰浓度增加而显著升高( $p < 0.05$ ) [32]。另外, 有机酸也是限制植物体内锰浓度的重要螯合剂之一。薛生国等通过 FTIR 法研究发现, 酸模叶蓼根和叶分别在  $2920\text{ cm}^{-1}$  和  $1630\text{ cm}^{-1}$  处表现为分泌有机酸不断螯合植物体内的锰, 这表明有机酸与锰螯合可能是锰超累积植物叶片锰累积和解毒的重要机制[33]。

### 3. 植物主动适应高锰胁迫

#### 3.1. 抗氧化系统

$O_2$  是植物生命活动所必需的相对稳定的气体, 但当  $O_2$  被部分还原时会产生具有反应活性的活性氧(ROS), 包括  $O^{2-}$ 、 $H_2O_2$  和  $O_3$  等[34]。在正常的生长条件下, 植物体内活性氧物质的产生和清除处于一种动态平衡状态, 然而, 当植物遭受高锰胁迫时, 体内细胞会产生并积累大量活性氧, 造成植物体内活性氧代谢失调。高锰胁迫下, 植物产生过多的活性氧, 得不到有效清除的 ROS 会诱导细胞内膜脂发生氧化或脱脂作用, 破坏细胞膜系统, 导致膜脂过氧化物丙二醛(MDA)大量累积, 从而对植物产生毒害效应[35]。MDA 是植物细胞膜脂过氧化的终产物之一, 其含量高低可以作为考察细胞受胁迫严重程度的指标之一, MDA 含量越高, 说明植物细胞膜过氧化程度越高, 锰毒害越严重[36]。MDA 可以结合质膜上的蛋白质, 与之交联, 使之失活, 导致膜通透性增加, 使细胞膜结构和功能受到损伤, 引起细胞代谢紊乱[37]。

抗氧化系统是植物受逆境胁迫时抵抗不良条件的重要机制, 主要通过抗氧化酶类如过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、谷胱甘肽还原酶(GR)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)以及非酶性的抗氧化物质如抗坏血酸和谷胱甘肽(GSH)等消除或减少 ROS 带来的伤害[38]。SOD 是植物体内一种重要的保护酶。SOD 通过与超氧阴离子  $O_2^{\cdot-}$  发生歧化反应生成  $H_2O_2$  和  $O_2$ , 随后由 POD 和 CAT 可以催化  $H_2O_2$  分解为水, 从而有效清除 ROS, 以防止氧自由基对植物细胞结构、功能等进一步破坏[33]。植物在正常生长的情况下, SOD 活性处于正常水平, 但是当植物处于逆境胁迫时, 就会引起 SOD 活性的变化[39]。在低浓度重金属胁迫下, 植物体内所具有的活性氧清除酶系统和具抗性特征的生理活动被诱导而加快, SOD 在此诱导下, 其活性逐渐增加, 用以清除重金属胁迫导致植物体内所产生过多的  $O_2^{\cdot-}$ , 但是当重金属浓度太高时, 植物体内的  $O_2^{\cdot-}$  的增加超过了正常的歧化能力极限并对组织细胞多种功能膜及酶系统进行破坏, 以至抑制 SOD 活性增加而急剧或缓慢下降[19]。玉米 *ZmbHLH105* 通过调控抗氧化机制介导 ROS 的清除以提高对锰毒害的耐受性[40]。植物体内的  $H_2O_2$  若得不到及时清除, 将有部分被瞬时重金属离子催化还原成更高毒性的羟自由基( $\cdot OH$ ) [41]。此外, 植物还可以通过抗坏血酸(AsA)与谷胱甘肽(GSH)组成的 AsA-GSH 循环系统(Halliwell-Asada 途径)来消除  $H_2O_2$  [42]。



### 3.2. 锰转运蛋白

重金属转运蛋白基因在植物重金属胁迫中起着非常重要的作用, 近年来研究者们发现了多种植物重金属转运蛋白, 其中参与植物锰离子运输的蛋白主要包括 Nramp (natural resistance-associated macrophage protein transporters) 家族、MTP (metal tolerance protein)、ZIP (zinc-regulated transporter/iron-regulated transporter related protein transporters) 家族转运蛋白、ABC (ATP-binding cassette) 转运蛋白家族、YSL (yellow stripe-like) 蛋白家族、CAX (calcium exchanger) 离子交换蛋白家族等, 但它们并不是专一的锰转运蛋白, 还能够转运多种其他金属离子[43]。

Nramps 在植物中能够运输各种金属, 包括  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  和  $\text{Cd}^{2+}$ 。植物的 Nramp 基因家族可以分为两个亚家族: AtNramp1、6 与 OsNramp1、3 为第一亚家族, AtNramp 2~5 与 Os Nramp 2 为第二亚家族, 其中 AtNramp1, AtNramp3, AtNramp4 和 LeNramp1, LeNramp3 均能够转运锰离子[44]。Nramp5 位于植物外胚层细胞和内胚层细胞中质膜远侧, 是最主要的锰运输蛋白, 其转录水平并没有受锰离子浓度升高的影响, 可能是受到转录后调控降解的原因[45] [46]。不同植物的 Nramp 家族成员具有组织表达特异性。AtNramp1 是拟南芥中的主要高亲和性锰转运蛋白, 定位于质膜, 其功能是将重金属转运至细胞质, 其表达量受到锰离子缺乏的强烈诱导[47]。在低锰条件下, Nramp2 参与锰从高尔基体向胞浆的转运, 从而促进锰的再利用[48]。Nramp 家族的 Mnt H 转运蛋白转运锰离子是依赖于质子的电化学梯度驱动锰离子的转运[49]。另外, ZmbHLH105 可增加锰耐性很可能是通过抑制锰转运体 NRAMP3 和 IRT1 的表达来降低 Mn 积累[40]。目前关于 Nramp 家族的对锰离子的转运主要集中在低锰或缺锰条件下, 关于其在锰毒害时的转运功能还有待深入研究。

金属耐受蛋白(MTP)是阳离子外排转运蛋白的基因家族, 在植物中广泛存在, 且对植物的金属稳态和耐受起重要作用, MTPs 蛋白家族分为 7 组, 分别为 Group 1, 5, 6, 7, 8, 9 和 12, 其中 Group 8 和 9 (包括 MTP8-11) 属于 Mn-CDF (cation diffusion facilitator), Group 6 和 7 属于 Zn/Fe-CDF, Group 1 和 5 和 12 属于 Zn-CDF [50]。例如, CsMTP8 是野茶树中的 Mn-CDF, 定位于细胞膜, 可将锰转运出细胞, 提高植物对锰毒害的耐受性[51]。OsMTP11 是水稻中典型的 Mn-CDF, 定位于细胞质内膜系统, 主要在成熟的叶片, 根和茎中表达, 可以驱动锰离子外排到细胞外区室, 是水稻中重要锰转运蛋白[52]。OsMTP8.1 参与水稻对高浓度锰离子的运输, 其功能缺失的突变体出现叶片萎蔫和坏死的锰中毒症状[53]。此外, OsMTP9 将锰离子通过木质部从根运输到茎, 然后通过 OsNramp3 分配到衰老组织中[54] [55]。综合以上, 说明 MTP 可能是一种专一锰转运蛋白家族。

ZIP 家族转运蛋白具有广泛的底物结合专一性,  $\text{Fe}^{2+}$  转运蛋白 At IRT1 (iron regulated transporter) 除能够转运铁外, 还能够转运其它金属离子, 如  $\text{Cd}^{2+}$ 、 $\text{Zn}^{2+}$  和  $\text{Mn}^{2+}$ , 有研究表明 IRT1 是植物  $\text{Mn}^{2+}$  吸收途径中主要的转运蛋白[11]。

ABC 家族转运蛋白是一类普遍存在于原核和真核生物细胞中的超家族膜整合蛋白, 定位于液泡膜上或者质膜, 通过结合和水解 ATP 来获得能量, 将多种底物分子转移出(入)细胞或细胞器。它可以将重金属以植物螯合肽结合物的形式转运至液泡中, 并区隔起来, 或者直接将金属离子结合物或裸金属离子转运出细胞膜外, 从而提高细胞的重金属耐性, 如拟南芥 ABC 载体家族中 At PDR12 表达植株表现出更高的铅耐受力, 推测 At PDR12 可能作为离子泵排出铅或者缓冲其毒性[56]。此外, Song 等在水稻中发现 ABC 载体家族中的 OsABCC1 表达的植株表现出更高的砷耐受力[57]。At ABCC3 能够介导 PC-Cd 复合体的运输, 同时其活性受镉的调控[58]。植物 ABC 家族虽然对多种重金属解毒方面具有重要作用, 然而关于 ABC 在高锰胁迫时的转运功能的研究较少。

黄色条纹转运蛋白(yellow stripe-like, YSL)是寡肽转运蛋白(OPT)家族的一部分, 通过植物细胞膜负责

烟酰胺-金属螯合物的转运,一般参与金属摄取和其从根到叶的长距离运输。NA (nicotianamine) 是金属螯合剂,主要螯合  $\text{Fe}^{2+}$ ,也能够螯合  $\text{Mn}^{2+}$ ,金属-NA 复合物是 YSL 转运蛋白的潜在底物[59]。

CAX 家族是钙离子/阳离子反向转运体,大多定位于植物液泡,主要利用氢离子梯度促进植物中重金属离子向液泡积聚。在拟南芥,两种 CAX 蛋白, AtCAX2 和 AtCAX4 也在将 Mn 封存到液泡中以解毒起作用。AtECA1 和 AtECA3,其中属于 P 型 ATP 酶的  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 亚家族超家族,充当  $\text{Mn}^{2+}$  泵去除多余的锰[60]。

#### 4. 结论和展望

综上所述,锰对植物生长发育多方面和从整体植株,组织,到细胞分子等不同水平都产生了不同程度的影响和危害,而且锰毒害的机理十分的复杂且相互联系。植物在面对锰毒害时首先选择逃避策略,经过长期的适应,也形成了独特的耐受高锰环境的策略。从宏观方面讲,根系限制吸收和外排;从微观方面讲,细胞内的区域化存储、螯合、抗氧化和相关的转运蛋白及基因(图 1)。植物发展出了许多耐性机制,但这些机制都具有一定的局限性,目前还没发现一套存在于植物体内的普遍性的耐锰机制。根据目前锰对植物的毒害和植物耐锰机制的研究现状,以后的研究方向可以注重以下几个方面:

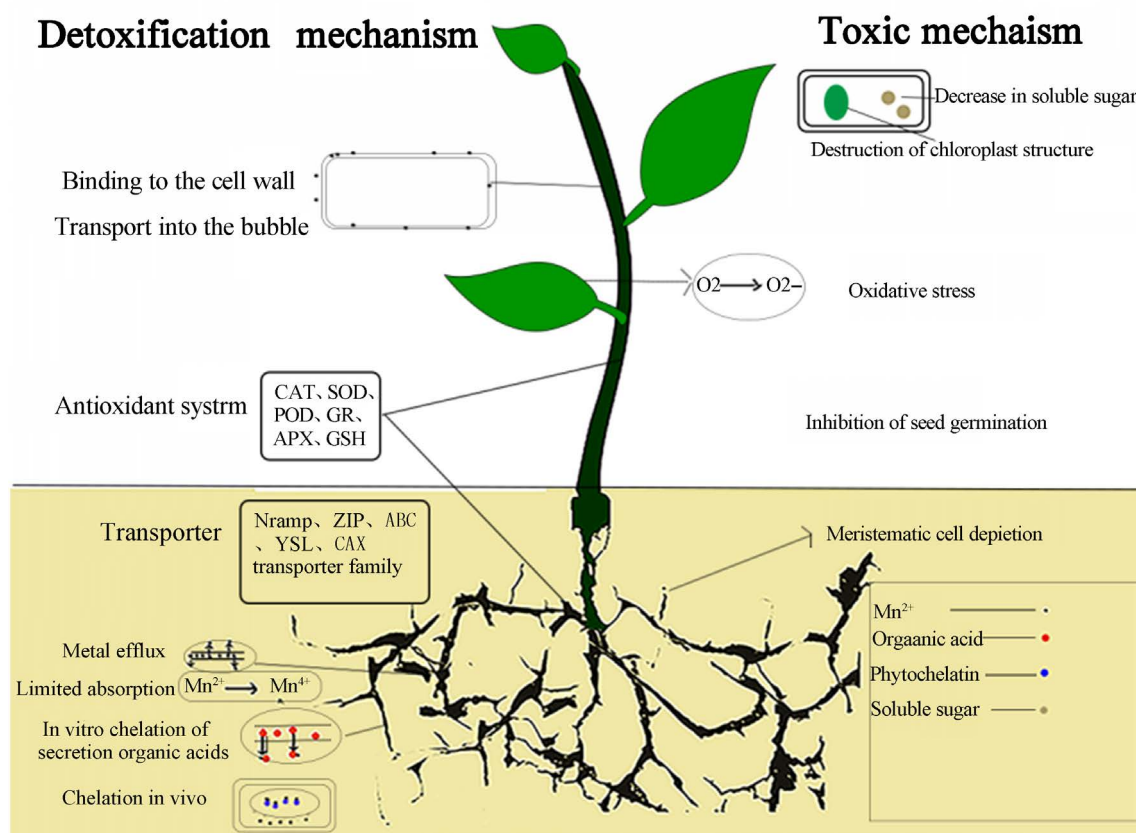


Figure 1. The response of plants to high concentration of Manganese [11]

图 1. 植物对高锰胁迫的响应策略[11]

1) 细胞壁上耐锰代谢物质的研究。细胞壁是细胞的第一道屏障,因此物质进出细胞首先接触的就是细胞壁。其中肯定有一些耐锰的机制以及涉及到的一些物质如蛋白和基因等。植物在体内的存储区域除了液泡和细胞壁之外,是否可以储存在其他细胞器中,比如叶绿体,毕竟植物的光合作用需要锰的参与。

2) 锰和其他离子可以相互作用,影响植物对锰吸收,其中的具体原理是怎样的还未研究清楚;植物螯合肽能够缓解重金属的毒害作用,但它的高剂量表达需 Cd 的激活。如何利用它增强植物对锰的耐受和积累等问题目前还有待进一步研究。黎晓峰等报道了氮源影响锰的吸收情况[61],但具体影响锰毒的机制还不清楚。例如氮素是否影响锰在植物中的有效形态,如何影响锰在植物体的转运等等,都需要进一步研究。

3) 关于特异性重金属转运蛋白和相关调控基因的研究。目前,许多研究者已经发现了一些锰转运蛋白和基因。但这些转运蛋白大都可以转运多种金属离子[18]。转运蛋白基因的拓扑结构、表达机制,转运蛋白的具体转运机制以及蛋白之间的协同作用可以作为接下来的研究重点。另外,动物对锰胁迫的响应机制与植物的有所不同,将动物体内有关的耐锰基因或重金属蛋白转入植物体内也是有重要的理论意义和潜在的实用价值。因此,加强对锰转运蛋白基因家族功能以及调控机制的研究,为培育耐受高锰胁迫的优良农作物提供了基因资源,奠定了理论基础。

## 基金项目

湖南省教育厅科学研究项目(18B215)资助。

## 参考文献

- [1] 赖燕平,李明顺,杨胜香,陈春强. 广西锰矿恢复区食用农作物重金属污染评价[J]. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1801-1806.
- [2] Hagelstein, K. (2009) Globally Sustainable Manganese Metal Production and Use. *Journal of Environment Manage*, **90**, 3736-3740. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.05.025>
- [3] Fernando, D.R. and Lynch, J.P. (2015) Manganese Phytotoxicity: New Light on an Old Problem. *Annals of Botany*, **116**, 313-319. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv111>
- [4] 黄铭洪, 骆永明. 矿区土地修复与生态恢复[J]. 土壤学报, 2003, 40(2): 161-169.
- [5] Fageria, N.K. and Stone, L.F. (2008) Micronutrient Deficiency Problems in South America. In: Alloway, B.J., Ed., *Micronutrient Deficiencies in Global Crop Production*, Springer, Dordrecht, 245-266. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6860-7\\_10](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6860-7_10)
- [6] Zhao, J., Wang, W., Zhou, H., et al. (2017) Manganese Toxicity Inhibited Root Growth by Disrupting Auxin Biosynthesis and Transport in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, **8**, 272. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00272>
- [7] Chen, Z., Sun, L., Liu, P., et al. (2015) Malate Synthesis and Secretion Mediated by a Mn Enhanced Malate Dehydrogenase, SgMDH1, Confers Superior Mn Tolerance in *Stylosanthes guianensis*. *Plant Physiology*, **167**, 176-188. <https://doi.org/10.1104/pp.114.251017>
- [8] Le Bot, J., Kirby, E.A. and van Beusichem, M.L. (1990) Manganese Toxicity in Tomato Plants: Effects on Cation Uptake and Distribution. *Journal of Plant Nutrition*, **13**, 513-525. <https://doi.org/10.1080/01904169009364096>
- [9] Fernando, D.R., Marshall, A.T., Forster, P.I., Hoebee, S.E. and Siegele, R. (2013) Multiple Metal Accumulation within a Manganese-Specific Genus. *American Journal of Botany*, **100**, 690-700. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200545>
- [10] Baker, A.J.M. (1987) Metal Tolerance. *New Phytologist*, **106**, 93-111. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04685.x>
- [11] 张玉秀, 李林峰, 柴团耀, 等. 锰对植物毒害及植物耐锰机理研究进展[J]. 植物学报, 2010, 45(4): 506-520.
- [12] Engler, R.M. and Patrick, W.H. (1975) Stability of Sulfides of Manganese, Iron, Zinc, Copper and Mercury in Flooded and Non Flooded Soils. *Soil Science*, **119**, 217-221. <https://doi.org/10.1097/00010694-197503000-00006>
- [13] Conlin, T.S.S. and Crowder, A.A. (1989) Location of Radial Oxygen Loss and Zones of Potential in Iron Uptake in a Grass and Two Non-Grass Emergent Species. *Canadian Journal of Botany*, **67**, 717-722. <https://doi.org/10.1139/b89-095>
- [14] 赵中秋, 崔玉静, 朱永官. 菌根和根分泌物在植物抗重金属中的作用[J]. 生态学杂志, 2003, 22(6): 81-84.
- [15] Nogueira, M.A., Magalhaes, G.C. and Cardoso, E.J.B.N. (2004) Manganese Toxicity in Mycorrhizal and Phosphorus-Fertilized Soybean Plants. *Journal of Plant Nutrition*, **27**, 141-156. <https://doi.org/10.1081/PLN-120027552>
- [16] Heenan, D.P. and Campbell, L.C. (1981) Influence of Potassium and Manganese on Growth and Uptake of Magnesium

- by Soybean (*Glycine max* (L.) Merr. cv. Bragg). *Plant Soil*, **61**, 447-456. <https://doi.org/10.1007/BF02182025>
- [17] Valérie, P., Laure, W. and Urs, F. (2006) Heavy Metals in White Lupin: Up-Take, Root to Shoot Transfer and Redistribution within the Plant. *New Phytologist*, **171**, 329-341. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01756.x>
- [18] 徐向华, 施积炎, 陈新才, 等. 锰在商陆叶片的细胞分布及化学形态分析[J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(2): 515-520.
- [19] 王华, 唐树梅, 廖香俊, 等. 超积累植物水蓼吸收锰的生理与分子机制[J]. 云南植物研究, 2008, 30(4): 489-495.
- [20] 夏龙飞, 宁松瑞, 蔡苗. 酸性土壤植物锰毒与修复措施研究进展[J]. 绿色科技, 2017(12): 26-29+34.
- [21] Xu, X.H., Shi, J.Y., Chen, Y.X., et al. (2006) Distribution and Mobility of Manganese in the Hyperaccumulator Plant *Phytolacca acinosa* Roxb. (Phytolaccaceae). *Plant Soil*, **285**, 323-331. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9018-2>
- [22] Peiter, E., Montanini, B., Gobert, A., et al. (2007) A Secretory Pathway-Localized Cation Diffusion Facilitator Confers Plant Manganese Tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 8532-8537. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609507104>
- [23] Gandini, C., Schneider, A., Leister, D., Schmidt, S.B. and Husted, S. (2017) The Transporter SynPAM71 Is Located in the Plasma Membrane and Thylakoids, and Mediates Manganese Tolerance in *Synechocystis* PCC6803. *New Phytologist*, **215**, 256-268. <https://doi.org/10.1111/nph.14526>
- [24] Memon, A.R. and Yatazawa, M. (1984) Nature of Manganese Complexes in Man Ganese Accumulator Plant-*Acanthopanax sciadophylloides*. *Journal of Plant Nutrition*, **7**, 961-974. <https://doi.org/10.1080/01904168409363257>
- [25] Bidwell, S.D., Woodrow, I.E., Batianoff, G.N. and Sommer-Knudsen, J. (2002) Hyperaccumulator of Manganese in the Rainforest Tree *Austromyrtus Bidwillii* (Myrtaceae) from Queensland, Australia. *Functional Plant Biology*, **29**, 899-905. <https://doi.org/10.1071/PP01192>
- [26] Chen, Z., Sun, L., Liu, P., et al. (2015) Malate Synthesis and Secretion Mediated by a Manganese-Enhanced Malate Dehydrogenase Confers Superior Manganese Tolerance in *Stylosanthes guianensis*. *Plant Physiology*, **167**, 176-188. <https://doi.org/10.1104/pp.114.251017>
- [27] Fernando, D., Woodrow, I., Baker, A., Mizuno, T. and Collins, R.N. (2010) Characterization of Foliar Manganese (Mn) in Mn (Hyper) Accumulators Using X-Ray Absorption Spectroscopy. *New Phytologist*, **188**, 1014-1027. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03431.x>
- [28] Baldisserotto, C., Ferroni, L., Anfuso, E., et al. (2007) Responses of *Trapa natans* L. Floating Laminae to High Concentration within the Plant. *New Phytologist*, **231**, 65-82. <https://doi.org/10.1007/s00709-007-0242-2>
- [29] 胡朝华, 张蕾, 朱端卫. 植物螯合肽的生物合成与解毒机制及在重金属修复中的应用前景[J]. 华中农业大学学报, 2006, 25(5): 575-580.
- [30] Akashi, K., Nishimura, N., Ishida, Y. and Yokota, A. (2004) Potent Hydroxyl Radical-Scavenging Activity of Drought-Induced Type-2 Metallothionein in Wild Watermelon. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, **323**, 72-78. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2004.08.056>
- [31] 陈镜, 谭淑端, 董方旭, 等. 重金属对植物的毒害及植物对其毒害的解毒机制[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(4): 34-38.
- [32] 吴惠芳, 龚春风, 刘鹏, 等. 锰胁迫下龙葵和小飞蓬根叶中植物螯合肽和类金属硫蛋白的变化[J]. 环境科学学报, 2010, 30(10): 2058-2064.
- [33] 薛生国, 黄艳红, 王钧, 等. 采用 FTIR 法研究酸模叶蓼对锰胁迫生理响应的影响[J]. 中南大学学报(自然科学版), 2011, 42(6): 1528-1532.
- [34] 周希琴, 莫灿坤. 植物重金属胁迫及其抗氧化系统[J]. 新疆教育学院学报, 2003, 19(2): 103-108.
- [35] 杨舒贻, 陈晓阳, 惠文凯, 等. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2016, 45(5): 481-489.
- [36] 牟东岭, 姚银安, 孙川川, 等. 锰毒对葡萄生理特性的影响[J]. 山地农业生物学报, 2009, 28(4): 302-305.
- [37] 方淼, 陈虹, 潘存德. 降尘对核桃雌雄花生化特性的影响[J]. 新疆农业科学, 2017, 54(3): 434-441.
- [38] 苏银萍, 刘华, 于方明, 等. Mn 污染对木荷叶片抗氧化酶系统的影响[J]. 农业环境科学学报, 2014(4): 680-686.
- [39] 杜新民. 锌锰配施对小白菜硝酸还原酶和抗氧化酶活性的影响[J]. 农业与技术, 2010, 30(4): 52-56.
- [40] Sun, K.L., Wang, H.Y. and Xia, Z.L. (2019) The Maize bHLH Transcription Factor bHLH105 Confers Manganese Tolerance in Transgenic Tobacco. *Plant Science*, **280**, 97-109. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.11.006>
- [41] 于方明, 仇荣亮, 周小勇, 等. 镉对超富集植物圆锥南芥氮素代谢的影响研究[J]. 土壤学报, 2008, 45(3):



497-502.

- [42] Baker, A.J.M., Brooks, P.R., Pease, A.J. and Malaisse, F. (1983) Studies on Copper and Cobalt Tolerance in Three Closely Related Taxa within the Genus *Silene* L. (Caryophyllaceae) from Zaire. *Plant and Soil*, **73**, 358-377. <https://doi.org/10.1007/BF02184314>
- [43] 迟春宁, 丁国华. 植物耐重金属的分子生物学研究进展[J]. 生物技术通报, 2017, 33(3): 6-11.
- [44] 申卫红, 黄勤妮, 印莉萍. 酵母、植物的锰营养及转运体[J]. 首都师范大学学报(自然科学版), 2009, 30(5): 40-46.
- [45] Sasaki, A., Yamaji, N., Yokosho, K. and Ma, J.F. (2012) Nramp5 Is a Major Transporter Responsible for Manganese and Cadmium Uptake in Rice. *Plant Cell*, **24**, 2155-2167. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.096925>
- [46] Ishimaru, Y., Takahashi, R., Bashir, K., Shimo, H., Senoura, T., Sugimoto, K., Ono, K., Yano, M., Ishikawa, S., Arai, T., et al. (2012) Characterizing the Role of Rice NRAMP5 in Manganese, Iron and Cadmium Transport. *Scientific Reports*, **2**, 286. <https://doi.org/10.1038/srep00286>
- [47] Cailliatte, R., Schikora, A., Briat, J.-F., Mari, S. and Curie, C. (2010) High-Affinity Manganese Uptake by the Metal Transporter NRAMP1 Is Essential for Arabidopsis Growth in Low Manganese Conditions. *The Plant Cell*, **22**, 904-917. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.073023>
- [48] Huang, C.F., Gao, H.L., Xie, W.X., et al. (2018) NRAMP2, a Trans-Golgi Network-Localized Manganese Transporter, Is Required for Arabidopsis Root Growth under Manganese Deficiency. *New Phytologist*, **217**, 179-193. <https://doi.org/10.1111/nph.14783>
- [49] Makui, H., Roig, E., Cole, S.T., et al. (2000) Identification of the *Escherichia Coli* K-12Nramp Orthologue (MntH) as a Selective Divalent Metal Ion Transporter. *Molecular Microbiology*, **35**, 1065-1078. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.2000.01774.x>
- [50] Gustin, J.L., Zanis, M.J. and Salt, D.E. (2011) Structure and Evolution of the Plant Cation Diffusion Facilitator Family of Ion Transporters. *BMC Evolutionary Biology*, **11**, 76. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-76>
- [51] Li, Q.H., Li, Y., Wu, X.Y., et al. (2017) Metal Transport Protein 8 in *Camellia Sinensis* Confers Superior Manganese Tolerance When Expressed in Yeast and *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*, **7**, 39915. <https://doi.org/10.1038/srep39915>
- [52] Zhang, M. and Liu, B.X. (2017) Identification of a Rice Metal Tolerance Protein Os MTP11 as a Manganese Transporter. *PLoS ONE*, **12**, e0174987. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174987>
- [53] Chen, Z., Fujii, Y., Yamaji, N., Masuda, S., Yuma, T., Kamiya, T., Yusuyin, Y., Iwasaki, K., Kato, S., Maeshima, M., et al. (2013) Mn Tolerance in Rice Is Mediated by MTP8.1, a Member of the Cation Diffusion Facilitator Family. *Journal of Experimental Botany*, **64**, 4375-4387. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert243>
- [54] Ueno, D., Sasaki, A., Yamaji, N., et al. (2015) A Polarly Localized Transporter for Efficient Manganese Uptake in Rice. *Nature Plants*, **1**, 15170. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.170>
- [55] Yamaji, N., Sasaki, A., Xia, J.X., Yokosho, K. and Ma, J.F. (2013) A Node-Based Switch for Preferential Distribution of Manganese in Rice. *Nature Communications*, **4**, 2442. <https://doi.org/10.1038/ncomms3442>
- [56] 曹冠华, 柏旭, 陈迪, 等. ABC 转运蛋白结构特点及在植物和真菌重金属耐性中的作用与机制[J]. 农业生物技术学报, 2016, 24(10): 1617-1628.
- [57] Song, W.Y., Yamakib, T., Yamajib, N., et al. (2014) A Rice ABC Transporter, Os ABCC1, Reduces Arsenic Accumulation in the Grain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, 15699-15704. <https://doi.org/10.1073/pnas.1414968111>
- [58] 王晓珠, 孙万梅, 马义峰, 等. 拟南芥 abc 转运蛋白研究进展[J]. 植物生理学报, 2017, 53(2): 133-144.
- [59] 曹玉巧, 聂庆凯, 高云, 等. 植物中镉及其螯合物相关转运蛋白研究进展[J]. 作物杂志, 2018(3): 15-24.
- [60] Yang, M., Zhang, W., Dong, H., et al. (2013) OsNRAMP3 Is a Vascular Bundles-Specific Manganese Transporter That Is Responsible for Manganese Distribution in Rice. *PLoS ONE*, **8**, e83990. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083990>
- [61] 于华, 陈杨, 明珠, 等. 氮素形态对甘蔗锰毒黄化的影响[J]. 西南农业学报, 2018, 31(9): 1821-1824.