

不同供钙水平对刺梨苗生长、矿质元素吸收及相关生理生化特性的影响

杨娅若^{1,2}, 樊卫国^{1,2*}

(¹贵州大学农学院, 贵阳 550025; ²国家林业与草原局刺梨工程技术研究中心, 贵阳 550025)

摘要:【目的】探究不同供钙水平对刺梨(*Rosa roxburghii* Tratt.) 苗生长、养分吸收及相关生理特性的影响, 为揭示刺梨的需钙特性、生态适应性和养分管理提供依据。【方法】采用基质培养方法, 设0、50、100、150、200、250 mg·L⁻¹ 6个处理, 研究不同供钙水平对刺梨苗生长和根系形态, 矿质元素吸收, 叶和根中硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、酸性磷酸酶(APase)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)活性, 丙二醛(MDA)含量和根系活力的影响。分析不同供钙水平与上述指标的相关性, 计算上述指标的隶属函数值。【结果】在50 mg·L⁻¹供钙水平下, 刺梨苗的株高、基径、生物量及根的总长度、总表面积、总体积、平均直径及总根尖数最大, N、P、K、Fe、Cu、Zn、B的含量最高, 所有的生长及相关生理生化指标的隶属函数值最大, 综合排名也最高。供钙水平与刺梨苗中Ca含量呈极显著正相关, 不供钙和供钙水平过高会抑制刺梨苗的生长, 明显减少除Ca以外的矿质元素吸收, 抑制叶和根中NR、GS、SOD、CAT、POD的活性及根系活力, 但APase活性有所增强, MDA含量明显提高。供钙水平高于100 mg·L⁻¹以上的处理, 刺梨苗生物量比不供钙的还少。【结论】刺梨对钙具有奢侈吸收的特性, 但对钙的需求量并不高, 对低钙或者高钙胁迫都具有一定的适应和忍耐能力。缺钙或供钙水平过高会减弱刺梨苗中养分酶和细胞保护酶的活性, 降低根系活力, 改变根系的正常形态, 抑制矿质元素的吸收, 不利于刺梨苗的生长。

关键词: 刺梨; 钙水平; 生长; 矿质元素吸收; 生理生化特性

中图分类号: S661.9

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2022)10-1891-12

Effects of different calcium supply levels on growth, mineral element absorption and related physiological and biochemical characteristics of *Rosa roxburghii* seedlings

YANG Huaruo^{1,2}, FAN Weiguo^{1,2*}

(¹Agricultural College of Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China; ²Engineering Technology Research Centre for *Rosa roxburghii* of National Forestry and Grassland Administration, Guiyang 550025, Guizhou, China)

Abstract: 【Objective】*Rosa roxburghii* Tratt. is widely cultivated in Karst areas of Guizhou, where calcium contents in soil are very high and varied. So far, the calcium requirement characteristics, adaptability to low or high calcium levels, and the effects of calcium deficiency or excessive calcium supply on growth, mineral element absorption and related physiology of *R. roxburghii* have been unclear. To explore the effects of different calcium levels on the growth, mineral element absorption and related physiological and biochemical characteristics of *R. roxburghii* seedlings, the experiment was undertaken, which was beneficial to not only understanding the calcium requirement characteristics, but also revealing adaptability and physiological and biochemical mechanism of *R. roxburghii* seedlings in calcium-deficient or calcium-excessive environments. Furthermore, this research can provide physiological basis for nutrient management and help to develop regulation practices for the cultivation of *R. roxburghii* in Karst areas. 【Methods】In this research, the seedlings of *R. roxburghii* Tratt. Guinong 5 were treated

收稿日期: 2022-03-01 接受日期: 2022-05-16

基金项目: 国家林草局刺梨工程技术研究中心运行项目(2019133002)

作者简介: 杨娅若, 女, 在读硕士研究生, 研究方向: 果树生理生态与栽培技术。Tel: 19908567668, E-mail: 707030612@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel: 13985125434, E-mail: wgfan@gzu.edu.cn

with different calcium supply levels by substrate situation method. Six different calcium supply levels (0, 50, 100, 150, 200 and 250 mg · L⁻¹) were applied in this experiment. The growth indexes, the root morphological indexes and root activity, the content of mineral elements in whole plants, the activities of NR, GS, APase, SOD, CAT, POD and the content of MDA in leaves and roots were determined. The correlation between different calcium supply levels and the above indexes were analyzed, and the subordinate function values of the above indexes were calculated. 【Results】 The results showed that the *R. roxburghii* seedlings treated with 50 mg · L⁻¹ calcium supply level performed the best as compared with other treatments, with the biggest plant height and base diameter, the greatest biomass of whole plant, shoot and root, and the largest total root length, total root surface area, total root volume, root average diameter and total root tip number. The concentrations of N, P, K, Fe, Cu, Zn and B of seedlings treated with 50 mg · L⁻¹ calcium supply level were the highest, and the contents of Mg and Mn of seedlings treated with 100 mg · L⁻¹ calcium supply level were the largest. The activities of NR, GS, SOD, CAT, POD in leaves and roots of seedlings all were inhibited when the supplying level of calcium was lower or more than 50 mg · L⁻¹, but the APase activity, MDA content and root/shoot ratio increased. Different calcium supply levels showed quadratic nonlinear regression relationship, significant or extremely significant higher than the indexes. There was an extremely significant and positive correlation between the Ca content in *R. roxburghii* seedlings and calcium supply levels. In addition, the plant height, the base diameter, the biomass and the root morphology indexes in *R. roxburghii* seedlings under these treatments with calcium supply levels higher than 100 mg · L⁻¹ were all lower than those under the treatment without supply calcium. The subordinate function comprehensive analysis showed that at the 50 mg · L⁻¹ calcium supply level, the subordinate function values and comprehensive ranking of the growth indexes, the root morphology, the mineral element content, the nutrient absorption related physiological and biochemical indexes and the physiological and biochemical indexes related to stress resistance of *R. roxburghii* seedlings were the biggest. 【Conclusion】 *R. roxburghii* had the characteristics of excessive absorption to calcium, but the quantity demand of calcium was not high. Under this experiment conditions, the calcium supply level of 50 mg · L⁻¹ was the most beneficial to the growth and mineral element absorption by *R. roxburghii* seedlings. The growth was inhibited significantly when these calcium supply levels were more than 100 mg · L⁻¹. The mineral element absorption except Ca²⁺ of *R. roxburghii* seedlings was inhibited after it absorbed too much Ca²⁺. *R. roxburghii* seedlings had an adaptability to low calcium stress or high calcium stress, but this adaptability was not very strong. The tolerance of *R. roxburghii* seedlings to high calcium stress could be realized by the change of biomass allocation. The decrease of shoot growth and the increase of root/shoot ratio were important strategies for *R. roxburghii* to adapt high calcium stress. In conclusion, the results of this study could provide a scientific basis for nutrient management and regulation of *R. roxburghii* cultivation on high calcium soil in Karst area.

Key words: *Rosa roxburghii* Tratt.; Calcium level; Growth; Mineral element absorption; Physiological and biochemical characteristics

钙是参与植物多种生理生化过程的重要元素,对调控植物生长发育具有重要作用^[1],不同植物对钙的需求有差异,供钙不足或过高均对其生长、矿质元素吸收和生理状况产生不利影响^[2-5]。刺梨(*Rosa roxburghii* Tratt.)是原产我国西南地区的特色果树,在贵州的种植规模已达15万hm²以上,大部分种植

于喀斯特地区含钙丰富的石灰性土壤上,这种高钙土壤会对刺梨的果实产量及品质产生不利影响^[6]。然而,钙水平对刺梨生长、矿质元素吸收及相关生理生化特性究竟有何影响尚不清楚,对此进行研究,对揭示刺梨的需钙特性和对土壤高钙胁迫的适应性具有重要意义。

以往的研究发现,缺钙对刺梨苗生长会产生严重的抑制,根尖容易坏死^[7],除嗜钙或喜钙植物之外,多数植物在高钙环境中的生长都会受到抑制^[8],供钙水平过高会明显降低平邑甜茶^[9]、香蕉^[10]、无花果^[11]幼苗的株高、基径和生物量,根的总长度、总表面积、总体积、平均直径和总根尖数等形态指标也明显变小。在低钙环境中,很多植物的生物量会降低,这被认为是植物应对低钙胁迫的一种重要适应策略^[12-14]。在外源钙供给量过低或过多的条件下,不仅会抑制番茄和生菜的生长,而且会降低其品质^[15-16],

在缺钙条件下,降香黄檀(*Dalbergia odorifera* T. Chen)对N的吸收显著降低^[17],枳对Ca、Mg和Cu的吸收会受到明显的抑制,而对Fe和Zn的正常吸收影响不大^[18]。处于低钙环境中的玫瑰,N、K、Ca、Mn、Zn、Cu、B等元素的吸收受到明显抑制^[19]。而在高钙胁迫中的番茄^[20]、石榴^[21]、杧果^[22]和香蕉^[10],N、P、K、Fe、B等元素的吸收量都明显降低。

钙胁迫抑制植物养分吸收与其体内的生理生化特性发生了改变有关。硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)是影响植物吸收和同化N素的关键酶,在适宜的供钙环境中,大葱^[23]、大蒜^[24]、平邑甜茶^[9]体内NR和GS的活性最强,在低钙或高钙条件下NR和GS的活性都会降低。在高钙环境中,植物通常会被动吸收过多的 Ca^{2+} ^[25],从而在细胞质中与 PO_4^{3-} 结合形成难溶性的重钙磷酸盐沉淀^[26],这一过程不仅会影响植物体内P的有效利用,还会干扰磷酸和能量体系的正常代谢,妨碍生理信号的正常传导,同时会抑制多种养分酶的活性,不利于植物的矿质元素吸收、运输与利用^[27-28]。应对高钙环境,很多植物会表现出明显的适应性生理生化反应,最明显的是增强超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)等细胞保护酶的活性,以此降低过多的 Ca^{2+} 对细胞的伤害^[29-30],但这种保护机制及作用具有局限性。在介质中 Ca^{2+} 浓度升至正常水平之上的一定范围内,枇杷^[31]、无花果^[11]、西瓜^[32]体内的SOD、CAT和POD活性均明显增强,但在介质中 Ca^{2+} 浓度过高的条件下,SOD、CAT和POD的活性反而明显降低,由此导致细胞膜的伤害加重,丙二醛(MDA)含量会随之增加。

迄今,有关刺梨的需钙特性尚不清楚,高钙胁迫对刺梨生长、矿质元素吸收及相关生理生化的影响也不明确。本研究采用砂培的方法,探究和解析不

同供钙水平对刺梨苗生长、养分元素吸收及相关生理生化特性的影响,旨在为喀斯特地区高钙土壤上刺梨的养分管理与调控提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于2020年和2021年的3月至7月在贵州大学国家林草局刺梨工程技术研究中心盆栽场进行。试材为从贵农5号刺梨品种同一单株上采集的种子繁育的实生苗。采种单株在开花期进行传粉隔离,尽可能把实生苗的变异控制到最小,以保证试验材料的一致性。培养基质为粒径0.5 mm的石英砂与蛭石,混合比为2:1,营养液配制所用水为去离子水,所用试剂皆为优级纯。

1.2 试验设计

试验设置6个供钙水平处理,即0、50、100、150、200、250 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。每个处理3次重复,每个重复5株幼苗。

1.3 试验方法

1.3.1 试验营养液配方及基质处理 试验选用Hoagland和Arnon营养液^[33]为基础配方。根据刺梨偏好硝态氮的营养特性^[34],将营养液的氮源调整为 NO_3^- -N和 NH_4^+ -N共同供氮且比例为3:1。钙源由醋酸钙提供。营养液中除 Ca^{2+} 浓度不同外,其他元素的浓度均一致。营养液的pH值用0.1% NaOH和 H_2SO_4 统一调整为6.0。为了防止营养液中的 NH_4^+ 硝化,每升营养液中加入1 mL的7 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的硝化抑制剂 $\text{C}_2\text{H}_4\text{N}_4$ 。试验前将基质用0.3%稀盐酸溶液浸泡15 d,用去离子水反复冲洗干净,后装入底部有排水孔、口径30 cm、高40 cm的黑色塑料槽中。

1.3.2 材料培养 刺梨幼苗长到2叶1心时,选长势和大小一致的幼苗移栽到培养基质中进行适应性培养。在此过程中先用去离子水浇1周,再用1/2浓度完全营养液浇1周,然后按试验设计不同供钙水平的营养液进行处理。不同处理的营养液每周浇1次。在每次浇不同处理的营养液前,先用pH值6.0的去离子水对培养基质进行冲洗,避免养分元素在培养基质中富积,然后才用不同处理的营养液进行冗余浇灌,多余的营养液从培养槽底部排水孔排出,以免基质中含有的去离子水稀释处理的营养液。

1.3.3 取样及生长指标的测定和样品处理 材料培

养120 d后翻盆,测定不同处理刺梨苗的株高、基径,将植株用去离子水洗净后,吸干根系表面水分测定整株及地上部、根系的鲜质量生物量,计算其根冠比。取不同处理植株的根系,用Epson Perfection 4990 Photo根系扫描仪(图像分析软件WinRHIZO为Express 1000XL1.0版)测定根系的总体积、平均直径、总表面积、总体积及总根尖数。并将不同处理的材料置于105℃下杀酶15 min,再在50℃下烘干至恒质量,粉碎、过60目塑料筛后用于测定矿质元素的含量。

1.3.4 生理生化指标和矿质元素含量的测定 取不同处理植株的生长根和中部叶分别测定根系活力及硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、酸性磷酸酶(APase)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)活性和丙二醛(MDA)含量。其中,根系活力采用TTC法^[35]测定,NR活性采用活体法^[35]测定,GS活性采用比色法^[35]测定,APase活性采用Bacher法^[36]测定,SOD活性用NBT光还原法^[35]测定,CAT活性采用紫外吸收法^[35]测定,POD活性采用愈创木酚法^[35]测定,MDA含量采用硫代巴比妥酸法^[35]测定。整株中N含量用凯氏法测定,P含量用钒钼黄比色法测定,K

含量用火焰光度计法测定,Ca、Mg、Fe、Mn、Cu、Zn含量用电感耦合等离子体发射光谱仪测定,B含量用姜黄素比色法^[37]测定。

1.4 隶属函数值的计算

参照王飞等^[38]的方法,按以下公式计算不同供钙水平下刺梨苗生长指标、矿质元素含量、根系活力及NR、GS、APase、POD、SOD、CAT活性和MDA含量的隶属函数,求取其平均值。隶属函数值= $(X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$ 。其中, X 为不同处理相关指标的测定值; X_{\min} 为不同处理相关指标测定值中的最小值; X_{\max} 为不同处理相关指标测定值中的最大值。

1.5 数据处理

测定数据用Excel 2010进行统计及图表绘制,使用DPS v7.05统计软件进行显著性和相关性分析,利用TBtools绘制热图。

2 结果与分析

2.1 不同供钙水平对刺梨苗的生长及根系形态指标的影响

2.1.1 对株高、基径、植株生物量及根冠比的影响 在不同供钙水平下刺梨苗的生长有明显差异(图1),不供钙或供钙水平过高均会抑制刺梨苗的生



图1 不同供钙水平下刺梨苗生长状态

Fig. 1 Growth status of *R. roxburghii* seedlings under different calcium supply levels

长。在 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 供钙水平下, 植株株高、基径和整株、地上部及根系的生物量都最大(表1), 降低或进一步增大供钙水平后上述生长指标都明显减小。从表1看出, 在不供钙条件下, 刺梨苗的根冠比为1.14, $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 供钙水平处理的根冠比最小, 随供钙水平的进一步提高根冠比有明显的增大趋

势, $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理的根冠比最大, 且与其他处理的差异显著($p < 0.05$)。以上试验结果表明, 不供钙和供钙水平过高对刺梨苗的生长均有明显的抑制作用, 同时不同供钙水平还会改变根系和地上部的生物量分配比例, 高钙胁迫对地上部生长的抑制比根系更加明显。

表1 不同供钙水平下刺梨苗的株高、基径、生物量及根冠比

Table 1 The plant height, base diameter, biomass and root-shoot ratio of *R. roxburghii* seedlings under different calcium supply levels

供钙水平 Ca supply levels/($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	株高 Plant height/cm	基径 Base diameter/mm	鲜质量生物量 Fresh weight biomass/($\text{g} \cdot \text{plant}^{-1}$)			根冠比 Root-shoot ratio
			整株 Plant	地上部 Shoot	根系 Root	
0	24.33±0.32 b	3.32±0.22 b	13.91±0.46 b	6.50±0.31 b	7.41±0.21 b	1.14±0.04 bc
50	29.40±1.32 a	3.82±0.16 a	16.39±0.24 a	8.04±0.39 a	8.35±0.39 a	1.04±0.09 d
100	17.63±0.49 c	2.86±0.08 c	11.48±0.32 c	5.56±0.11 c	5.92±0.25 c	1.07±0.04 cd
150	16.00±0.75 d	2.76±0.09 cd	10.96±0.14 d	5.27±0.07 c	5.69±0.08 c	1.08±0.01 cd
200	11.53±0.64 e	2.64±0.08 d	9.39±0.12 e	4.34±0.14 d	5.05±0.02 d	1.17±0.04 b
250	10.47±0.32 e	2.26±0.09 e	7.38±0.06 f	3.28±0.02 e	4.10±0.07 e	1.25±0.03 a

注: 在同一列中不同的小写字母表示 0.05 显著差异水平。下同。

Note: Different normal letters in same column mean significant difference at 0.05 level. The same below.

2.1.2 对根系形态特征的影响 不同供钙水平会改变刺梨苗的根系形态特征。表2显示, $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 供钙水平处理的刺梨苗根系总长度、总表面积、总体积、平均直径及根尖数均明显大于其他处理, 在不供钙

和增大供钙水平的条件下, 上述指标明显降低, 供钙水平 $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理, 各项形态指标最小, 与其他处理的差异均达到显著水平($p < 0.05$), 说明供钙水平过高对根系生长的抑制作用比低钙胁迫更加明显。

表2 不同供钙水平下刺梨苗的根系形态特征

Table 2 Root morphological characteristics of *R. roxburghii* seedlings under different calcium supply levels

供钙水平 Ca supply levels/($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	根的总长度 Root total length/cm	根的总表面积 Root total surface area/ cm^2	根的总体积 Root total volume/ cm^3	根的平均直径 Root average diameter/mm	总根尖数 Total root tip amount/($\text{N} \cdot \text{plant}^{-1}$)
0	1 611.19±68.89 b	283.24±6.67 b	4.53±0.05 b	0.67±0.01 ab	1 185.67±71.67 b
50	1 813.42±79.54 a	350.09±10.89 a	5.64±0.19 a	0.71±0.02 a	1 354.00±98.38 a
100	1 412.79±37.16 c	264.77±4.26 bc	4.23±0.07 bc	0.62±0.05 bc	1 031.33±130.62 bc
150	1 359.25±42.24 c	257.71±4.60 c	4.01±0.28 c	0.60±0.03 c	998.33±57.74 cd
200	1 236.48±67.29 d	247.35±14.09 c	3.99±0.34 c	0.59±0.03 c	982.33±97.70 cd
250	1 099.03±73.63 e	206.87±17.28 d	3.12±0.25 d	0.52±0.03 d	834.00±79.22 d

2.2 不同供钙水平对刺梨苗中矿质元素含量的影响

不供钙或供钙水平过高都会明显降低刺梨苗的矿质元素含量(表3、表4)。在供钙水平 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理下, N、P、K、Fe、Cu、Zn、B 的含量最高, 进一步提高供钙水平后, 这些矿质元素的含量会明显降低, 而 Mg 和 Mn 含量则以供钙水平 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理为最高。以上结果可能与适量供钙有利于上述元素的吸收有关。然而, 供钙水平变化对刺

梨苗中 Ca 含量的影响却与上述元素有所不同, 随供钙水平的增高, 刺梨苗中 Ca 含量逐渐增加, 且各处理间差异达到显著水平($p < 0.05$)。

2.3 不同供钙水平对刺梨苗重要生理特性的影响

2.3.1 对叶和根中 NR、GS、APase 活性及根系活力的影响 不供钙或供钙水平过高都会抑制刺梨苗叶和根的 NR、GS 活性及根系活力。表5显示, 在 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 供钙水平下, 叶和根的 NR、GS 活性及根系活力显著高于其他处理, 供钙水平提高到 $150 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上后, 叶

表 3 不同供钙水平下刺梨苗中大量元素和中量元素的含量

Table 3 Macroelement content and medium element content of *R. roxburghii* seedlings under different calcium supply levels

供钙水平 Ca supply levels/(mg·L ⁻¹)	w(大量元素) Macroelement content/%			w(中量元素) Medium element content/%	
	N	P	K	Ca	Mg
0	1.82±0.02 c	0.33±0.01 c	2.10±0.03 b	1.52±0.05 f	0.31±0.01 c
50	2.02±0.09 a	0.44±0.01 a	2.29±0.05 a	1.61±0.01 e	0.37±0.03 b
100	1.91±0.04 b	0.37±0.02 b	1.89±0.01 c	1.98±0.02 d	0.44±0.01 a
150	1.73±0.05 cd	0.29±0.01 d	1.76±0.01 d	2.07±0.04 c	0.38±0.02 b
200	1.66±0.01 d	0.25±0.01 e	1.65±0.02 e	2.19±0.04 b	0.33±0.02 c
250	1.52±0.03 e	0.19±0.02 f	1.58±0.04 f	2.32±0.06 a	0.29±0.02 e

表 4 不同供钙水平下刺梨苗中微量元素的含量

Table 4 Microelement content of *R. roxburghii* seedlings under different calcium supply levels

供钙水平 Ca supply levels/(mg·L ⁻¹)	w(微量元素) Microelement content/(mg·kg ⁻¹)				
	Fe	Mn	Cu	Zn	B
0	284.74±9.04 b	150.58±9.18 d	12.36±0.89 b	26.32±1.15 b	76.83±3.50 b
50	305.00±9.40 a	185.09±12.80 c	14.29±0.93 a	31.38±1.48 a	86.74±0.79 a
100	281.65±11.73 b	219.45±10.59 a	11.03±0.50 c	24.20±1.24 c	74.52±3.01 b
150	270.05±6.33 bc	207.44±3.78 ab	10.14±0.57 cd	22.50±0.52 c	56.87±1.23 c
200	256.05±3.14 c	189.68±11.17 bc	9.13±0.42 de	17.93±0.44 d	51.14±7.76 c
250	209.76±16.20 d	139.14±15.00 d	8.43±0.64 e	15.19±0.77 e	40.96±5.04 d

和根中 NR、GS 的活性及根系活力比 0 mg·L⁻¹ 处理的还弱,说明高钙胁迫对叶和根中 NR、GS 活性及根系活力的抑制比不供钙要更加严重,这种影响不仅会延缓刺梨苗对 N 的吸收,而且根系活力的降低也会对其他矿质元素的吸收产生不利的影响。表 5 还显示,在高于 50 mg·L⁻¹ 供钙水平的处理中,叶和根

中的 APase 活性随供钙水平的增高而增强,这种生理响应可能与刺梨苗应对高钙胁迫造成的磷养分不足有关。APase 活性的增强能够促进植物体内有机磷转化为无机磷,以此提高磷的再利用效率,缓解磷不足对生长的不利影响^[39]。因此,这种生理响应也可能是刺梨苗应对高钙胁迫的重要生理适应策略。

表 5 不同供钙水平下刺梨苗叶和根中的硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶及酸性磷酸酶活性及根系活力

Table 5 The activity of NR, GS and APase in leaves and roots, and the root vitality of *R. roxburghii* seedlings under different calcium supply levels

供钙水平 Ca supply levels/(mg·L ⁻¹)	硝酸还原酶活性 NR activity/(μg·g ⁻¹ ·min ⁻¹)		谷氨酰胺合成酶活性 GS activity/(U·g ⁻¹ ·h ⁻¹)		酸性磷酸酶活性 APase activity/(μg·g ⁻¹ ·min ⁻¹)		根系活力 Root vitality/ (mg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)
	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	
	0	0.32±0.03 bc	0.51±0.01 b	1.02±0.04 b	0.44±0.04 d	8.57±0.29 d	
50	0.44±0.02 a	0.66±0.03 a	1.91±0.07 a	0.88±0.02 a	6.87±0.50 e	1.62±0.02 f	0.34±0.02 a
100	0.35±0.01 b	0.53±0.02 b	1.09±0.09 b	0.63±0.02 b	8.75±0.66 d	2.44±0.15 d	0.28±0.03 b
150	0.29±0.02 c	0.48±0.01 c	0.71±0.03 c	0.56±0.03 c	9.15±0.86 c	2.95±0.05 c	0.25±0.01 bc
200	0.21±0.01 d	0.38±0.01 d	0.68±0.06 c	0.43±0.02 d	10.09±0.67 b	3.94±0.06 b	0.22±0.04 c
250	0.16±0.03 e	0.27±0.02 e	0.49±0.02 d	0.33±0.03 e	11.43±0.39 a	5.76±0.22 a	0.16±0.00 d

2.3.2 对叶和根中 SOD、CAT、POD 活性及 MDA 含量的影响 在不供钙的条件下,叶和根中 SOD、CAT、POD 的活性并不是最高(图 2),而在 50 mg·L⁻¹ 和 100 mg·L⁻¹ 供钙水平处理的叶和根中,这 3 种抗氧化酶的活性有了明显的增强,进一步提高供钙水平后它们的活性却明显降低了。上述响应规律与刺梨苗在一定的供钙条件下维持正

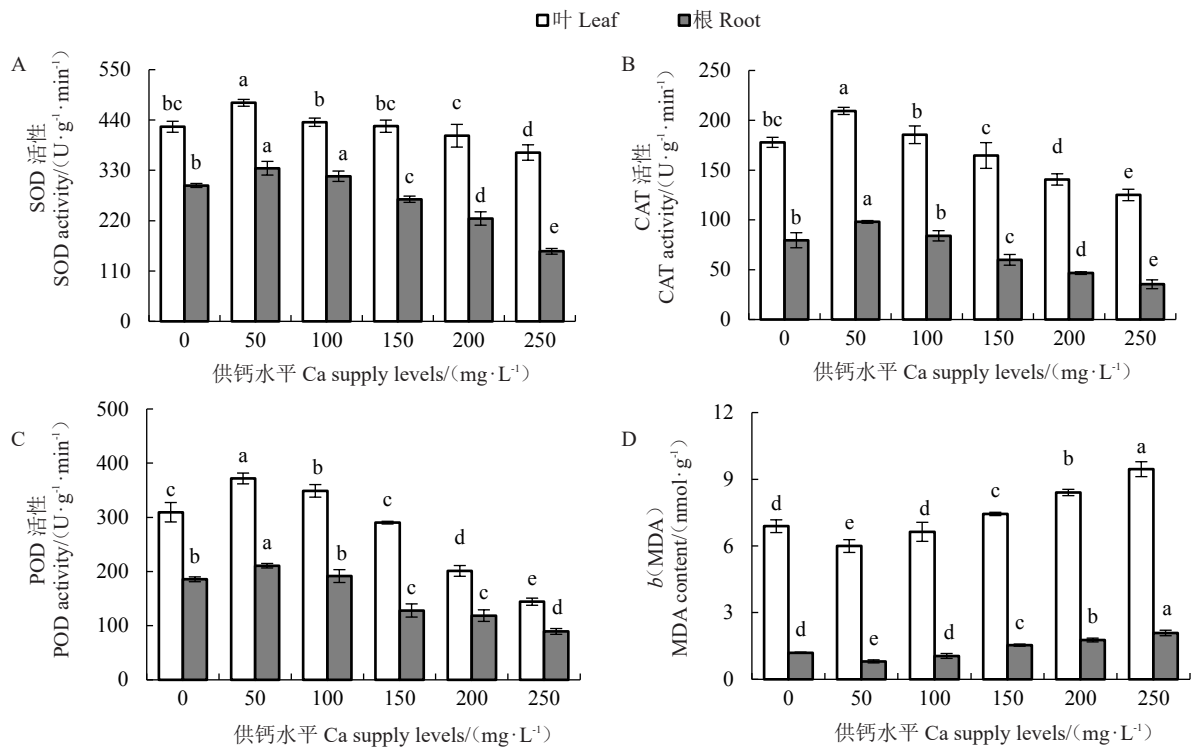
常生理代谢和应对高钙胁迫的生理适应策略有关。在较高的供钙或高钙胁迫条件下,刺梨苗体内 SOD、CAT、POD 活性的降低不利于抵御生理伤害,这从不同供钙水平处理的 MDA 含量变化差异中明显体现出来,SOD、CAT、POD 活性最强的 50 mg·L⁻¹ 供钙水平处理的植株,叶和根中的 MDA 含量最低,说明在这一供钙水平下刺梨苗体内维持着最强的抗氧化能力,而随

着供钙水平的进一步提高,叶和根中 SOD、CAT、POD 活性的明显降低,MDA 含量明显升高,意味着供钙水平过高会加重对刺梨细胞膜的损伤,同时也反映出刺梨抵御高钙胁迫的生理伤害能力具有明显的局限性,在过高的供钙水平下,刺梨苗的抗氧化能力明显减弱。此外,从图2中可以看出,所有处理的叶中3种抗氧化酶活性都比根中的要强得多,MDA 含量也比根中的高得多,说明刺梨苗叶和根应对钙

胁迫的生理适应能力存在器官间的明显差异。

2.4 供钙水平与刺梨苗生长、根系形态、矿质元素含量及相关生理指标的相关性分析

2.4.1 与生长及根系形态指标的相关性 相关分析结果表明,供钙水平与株高、基径及生物量、根系形态均呈抛物线型一元二次非线性回归关系,供钙水平与根冠比呈极显著的反向抛物线型一元二次非线性回归关系,所有的相关系数均达到极显著差异水



不同小写字母表示刺梨苗叶和根中 SOD、CAT、POD 活性及丙二醛含量差异达到 0.05 的显著水平。

Different lowercase letters show that the significant difference at 0.05 level of SOD, CAT, POD activity and MDA content in leaves and roots of *R. roxburghii* seedlings.

图 2 不同供钙水平对刺梨苗叶及根中 SOD、CAT、POD 活性及 MDA 含量变化

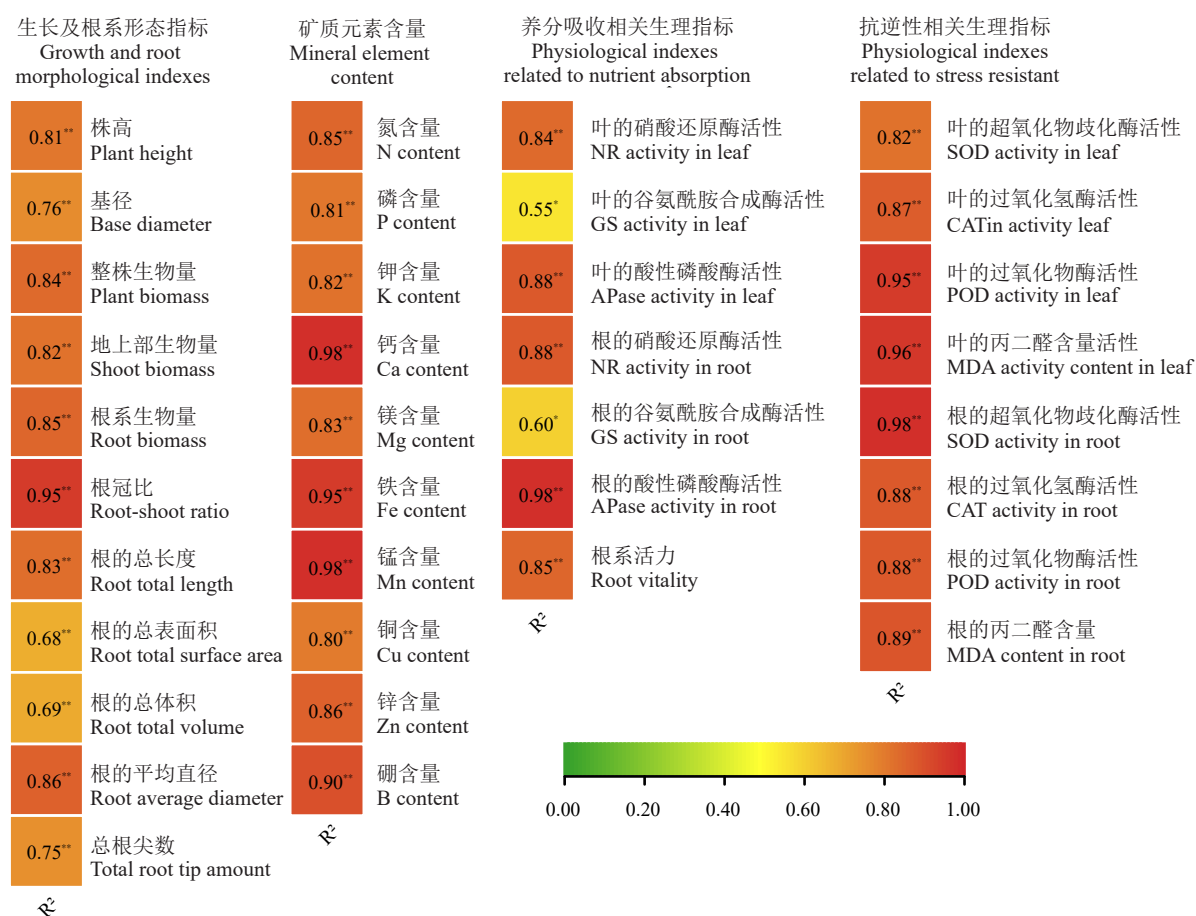
Fig. 2 The activity of SOD, CAT, POD and MDA content in leaves and roots of *R. roxburghii* seedlings under different calcium supply levels

平($p < 0.01$),说明供钙水平过高不仅会抑制刺梨的生长,而且会改变根系形态。然而,供钙水平与各生长及根系形态指标的相关系数大小和相关性紧密程度仍然是有差异的,图3显示,供钙水平与根冠比的相关系数最大,相关程度最高,根的总表面积和总体积的相关系数比其他指标小,相关程度相对较低。

2.4.2 与矿质元素含量的相关性 供钙水平高低与 N、P、K、Mg、Fe、Mn、Cu、Zn 和 B 元素含量均呈抛物线型一元二次非线性回归关系,与 Ca 含量呈

正相关,相关系数均达到极显著差异水平(图3),说明不供钙或供钙水平过高都会降低刺梨苗中除 Ca 元素以外的其他矿质元素的含量。

2.4.3 与养分吸收相关生理指标的相关性 供钙水平高低与叶和根中的 NR、GS 活性和根系活力均呈抛物线型一元二次非线性回归关系,而与 APase 活性表现为反向抛物线型一元二次非线性回归关系,相关系数均达到极显著水平或显著水平(图3)。由此说明:不供钙和供钙水平过高都会降低刺梨叶和根中 NR、GS 和根系活力,增强 APase 的活性。



图中颜色越深表示相关性越显著,相关系数右上角标注“*”和“**”分别表示达到显著($p < 0.05$)和极显著($p < 0.01$)水平。

The darker the color in the picture respectively were more significant of the correlation. The upper right corner of the correlation coefficient is marked with “*” and “**” respectively were significant ($p < 0.05$) and extremely significant ($p < 0.01$) correlation respectively.

图3 供钙水平与刺梨苗生长、矿质元素吸收及相关生理生化指标的相关性

Fig. 3 The correlation heat map between calcium supply levels and growth, mineral element content and related physiological and biochemical indexes of *R. roxburghii* seedlings

2.4.4 与抗逆性相关生理指标的相关性 供钙水平高低与叶和根中SOD、CAT、POD活性均呈抛物线型一元二次非线性回归关系,与MDA含量表现为反向抛物线型一元二次非线性回归关系,所有的相关系数均达到极显著水平(图3)。

2.5 不同供钙水平下刺梨苗生长、矿质元素吸收及相关生理指标的隶属函数值及综合分析

在不同条件下,植物生长及相关生理指标的隶属函数值,可以作为确定植物生长最适条件的重要依据,隶属函数平均值越大,综合排名越高,所处条件越适宜植物的生长和相关生理代谢^[38,40]。在本试验中,供钙水平 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理的刺梨苗生长及根系形态、矿质元素含量及吸收的相关生理指标、抗逆性生理指标的隶属函数值及其综合排名均最高(表6),证明此条件对刺梨苗生长、矿质元素吸收、养分

酶活性、根系活力和抗逆性的增强最为有利。将供钙水平提高至 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上后,上述指标的隶属函数值及其综合排名均明显降低,甚至比不供钙处理的还要低。由此可见,高钙胁迫对刺梨苗生长及根系形态结构、养分吸收及相关生理的不利影响比低钙胁迫还要严重。

3 讨论

3.1 刺梨对钙的吸收和需求特性

在不同供钙水平下,刺梨苗中的钙含量随供钙水平的提高而增加,说明刺梨对钙具有奢侈吸收的特性,但这并不意味着刺梨对Ca的需求量就很高。在本试验中,供钙水平超过 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,刺梨苗的生长、除钙以外的其他矿质元素含量和相关养分酶活性都受到明显抑制,而且高钙条件下的抑制

表6 不同供钙水平下刺梨苗生长、矿质元素含量及相关生理生化指标的隶属函数值

Table 6 The subordinate function values of the growth, mineral element content and related physiological and biochemical indexes of *R. roxburghii* seedlings under different calcium supply levels

供钙水平 Ca supply levels/ ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	生长及根系形态 指标的隶属函数值 The subordinate function values of growth and root morphological indexes	矿质元素含量的 隶属函数值 The subordinate function values of mineral element content	养分吸收相关生理生化 指标的隶属函数值 The subordinate function values of physiological and biochemical indexes related to nutrient absorption	抗逆性相关生理生化 指标的隶属函数值 The subordinate function values of physiological and biochemical indexes related to stress resistant	隶属函数 的平均数 The average of subordinate function values	综合排名 Comprehensive ranking
0	0.67	0.51	0.40	0.59	0.54	3
50	0.92	0.82	0.71	0.75	0.80	1
100	0.38	0.69	0.51	0.67	0.56	2
150	0.35	0.49	0.41	0.50	0.44	4
200	0.28	0.33	0.34	0.38	0.33	5
250	0.08	0.10	0.29	0.25	0.18	6

作用比低钙条件下的还要明显,由此可知,刺梨正常生长所需的钙浓度并不高,栽培介质中钙的浓度过高反而不利于刺梨的生长,喀斯特地区土壤钙含量过高的条件下刺梨生长不良、养分吸收受到抑制^[6,41]与此有关。

本试验设置的最低供钙水平为 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,尽管在此条件下刺梨苗生长最好,但并不意味着这就是刺梨对钙的适宜需求量,也许在低于 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 或在 $50 \sim 100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 之间供钙水平下刺梨苗的生长才最好,因此,在今后的研究中有必要设置更小范围的供钙水平梯度,进一步探究供钙水平对刺梨生长和养分吸收的影响,为确定刺梨对钙的适宜需求量提供依据。在本试验中,不供钙处理的刺梨苗仍有一定的生物量,在平邑甜茶^[9]、软枣猕猴桃^[13]、枳^[18]等果树的钙营养特性研究中有类似情况,这并不意味着刺梨生长及养分吸收不需要钙,这与进行不供钙处理前植株就已经吸收了一定数量的钙有关。

3.2 低钙和高钙胁迫抑制刺梨养分吸收的机制分析

在不同供钙水平下,刺梨苗对除钙以外的所有矿质元素含量与供钙水平均表现出抛物线型的一元二次非线性关系,其相关系数均达到极显著水平,说明不供钙或供钙过多都不利于矿质元素的吸收。在不供钙和供钙水平大于 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的条件下抑制了刺梨苗对N素的吸收,可能与NR和GS的活性减弱有关。NR将吸收到植物根系中的 NO_3^- 还原成 NH_3 ,在GS的进一步作用下转化为有机态酰胺而被植物利用^[42],因此,不供钙和供钙水平过高导致刺梨苗叶和根中NR和GS的活性降低是抑制N素吸收的重要原因。在供钙水平大于 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的条件下,刺

梨苗中P的含量明显减少可能与培养介质中P的有效性降低有关。 H_2PO_4^- 、 HPO_4^{2-} 、 PO_4^{3-} 是植物吸收磷的主要形态^[43-44],在高钙环境中,过多的 Ca^{2+} 会与这些可溶性磷形成难溶的沉淀,从而降低P的有效性,使植物难以吸收^[30,45]。本试验中,不供钙和供钙水平大于 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理的刺梨苗根和叶中的APase活性增强,也印证了在这两种条件下刺梨苗对P的吸收在减少,因为在缺P时APase的增强能够促进刺梨体内有机磷转化为无机磷供其生长再利用^[39]。果树体内的 Ca^{2+} 与 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Fe^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 等阳离子具有拮抗关系^[9,21-22],过多的 Ca^{2+} 会抑制上述矿质元素的吸收。在本试验中,刺梨苗中的Ca含量随供钙水平的提高而增大, Ca^{2+} 的大量吸收直接抑制了上述矿质元素的吸收。此外,植物吸收过多的 Ca^{2+} 后,会抑制NR、GS、谷氨酰胺合酶(GOGAT)、谷氨酸脱氢酶(GDH)的活性^[9,23-24],这也可能是供钙水平过高条件下降低刺梨苗除钙以外的矿质元素含量的重要原因,因此供钙水平过低或过高都不利于刺梨苗对其他矿质元素的吸收。

3.3 刺梨对低钙和高钙胁迫的适应性

在本试验中,不供钙处理的刺梨苗所有生长指标比 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上供钙水平处理的还高,然而,即便在供钙水平高达 $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的条件下,刺梨苗也未死亡,说明刺梨对低钙或者高钙胁迫都具有一定的适应和忍耐能力。在高钙条件下刺梨苗地上部分的生长减弱和根冠比的增大,是刺梨苗适应高钙胁迫的重要策略,类似的策略在其他植物上均有体现^[46-47]。在供钙水平高于 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的条件下,刺梨苗中的细胞保护酶活性就急剧下降,说明刺梨苗应对高钙胁迫的生理抗性具有明显的局限性。在喀斯

特地区含钙量高的土壤上种植刺梨,应充分考虑到刺梨大量吸收 Ca^{2+} 后对其生长、矿质元素吸收和相关生理的不利影响。

4 结 论

刺梨对 Ca 具有奢侈吸收的特性,但对 Ca 的需求量并不高,对低钙或高钙胁迫都具有一定的适应和忍耐能力,地上部分的生长减弱和根冠比的增大是刺梨苗适应高钙胁迫的一种重要策略。适宜的供钙水平有利于刺梨苗的生长及根系发育、增强根系活力和体内养分酶活性。供钙水平过低或过高都会减弱刺梨苗中养分酶和细胞保护酶的活性,降低根系活力,改变根系的正常形态,抑制矿质元素的吸收,不利于刺梨苗的生长。

参考文献 References:

- [1] CLARKSON D T. Calcium transport between tissues and its distribution in the plant[J]. *Plant Cell and Environment*, 1984, 7(6): 449-456.
- [2] TYLER G, OLSSON P A. The calcifuge behaviors of *Viscaria vulgaris*[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4(1):29-36.
- [3] CAI H, GAO D. Phytotoxicity of salts in composted sewage sludge and correlation with sodium chloride, calcium nitrate, and magnesium nitrate[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2011, 34(12):1788-1796.
- [4] GINZBERG I, MINZ D, FAINGOLD I, YERMIYAHU U. Calcium mitigated potato skin physiological disorder[J]. *American Journal of Potato Research*, 2012, 89(5):351-362.
- [5] HOSSEINI S A, RÉTHORÉ E, PLUCHON S, ALI N, BILLIOT B, YVIN J. Calcium application enhances drought stress tolerance in sugar beet and promotes plant biomass and beetroot sucrose concentration[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(15):3777-3799.
- [6] 樊卫国, 潘学军, 陈红, 杨娅若, 龚芳芳, 官纪元, 王梦柳, 穆瑞. 草酸对刺梨立地石灰性土壤及叶片养分和果实产量、品质的影响[J]. *果树学报*, 2021, 38(7):1113-1122.
FAN Weiguo, PAN Xuejun, CHEN Hong, YANG Huaruo, GONG Fangfang, GUAN Jiyuan, WANG Mengliu, MU Rui. Effects of oxalic acid on the nutrient of calcareous cultivated soil and leaf, fruit yield and quality of *Rosa roxburghii* Tratt.[J]. *Journal of Fruit Science*, 2021, 38(7):1113-1122.
- [7] 樊卫国, 刘进平. 刺梨对缺素胁迫的反应[J]. *贵州农学院学报*, 1997, 16(3):43-47.
FAN Weiguo, LIU Jinping. Response of elements deficiency stress in *Rosa roxburghii* Tratt.[J]. *Journal of Guizhou Agricultural College*, 1997, 16(3):43-47.
- [8] 景宜然. 湘西南石漠化地区常见植物及其对土壤高钙适应方式分析[D]. 长沙:中南林业科技大学, 2017.
- JING Yiran. Common plants and their high calcium adaptation in Rocky desertification area in Southwestern Hunan[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2017.
- [9] 付璐璐, 王小非, 康慧, 张婷婷, 郝玉金. 外源钙对平邑甜茶幼苗氮素吸收以及利用的影响[J]. *果树学报*, 2020, 37(11):1647-1654.
FU Lulu, WANG Xiaofei, KANG Hui, ZHANG Tingting, HAO Yujin. Effects of exogenous calcium on nitrogen absorption and utilization of *Malus hupehensis* Rehd. seedlings[J]. *Journal of Fruit Science*, 2020, 37(11):1647-1654.
- [10] 邓兰生, 涂攀峰, 龚林, 叶倩倩, 陈康, 李中华. 滴施外源钙对香蕉生长及矿质营养吸收的影响[J]. *江西农业大学学报*, 2012, 34(1):34-39.
DENG Lansheng, TU Panfeng, GONG Lin, YE Qianqian, CHEN Kang, LI Zhonghua. Effect of calcium treatment by means of drip fertigation on growth and absorption of mineral nutrients in banana[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2012, 34(1):34-39.
- [11] 黄远博. 钙对无花果生长与生理特性的影响[D]. 南京:南京农业大学, 2019.
HUANG Yuanbo. Effects of calcium on the growth and physiological characteristics of *Ficus carica* L.[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019.
- [12] 贾晓红, 周再知, 梁坤南, 余雪标, 张金浩. 缺素对土沉香幼苗生长和叶片解剖结构的影响[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2015, 44(1):40-45.
JIA Xiaohong, ZHOU Zaizhi, LIANG Kunnan, YU Xuebiao, ZHANG Jinhao. Effects of mineral element deficiency on the growth and leaf anatomical structure of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg seedlings[J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2015, 44(1):40-45.
- [13] 陈鑫, 刘丹, 李然红, 孙雪芳. 缺素胁迫对软枣猕猴桃幼苗生长的影响[J]. *北方园艺*, 2016(19):27-30.
CHEN Xin, LIU Dan, LI Ranhong, SUN Xuefang. Effect of element deficiency on growth of *Actinidia arguta* seedlings[J]. *Northern Horticulture*, 2016(19):27-30.
- [14] 沙红, 高燕, 董心久, 高卫时, 杨洪泽. 缺素对甜菜幼苗生长和生理的影响[J]. *中国糖料*, 2021, 43(1):23-28.
SHA Hong, GAO Yan, DONG Xinjiu, GAO Weishi, YANG Hongze. Effects of nutrient deficiency on growth and physiology of sugar beet seedlings[J]. *Sugar Crops of China*, 2021, 43(1):23-28.
- [15] 姚棋, 韩天云, 梁祎, 石玉, 侯雷平, 张毅. 外源钙和 EBR 处理对番茄果实品质特性的影响[J]. *中国瓜菜*, 2021, 34(10):74-79.
YAO Qi, HAN Tianyun, LIANG Yi, SHI Yu, HOU Leiping, ZHANG Yi. Effects of exogenous calcium and EBR on fruit quality characteristics of tomato[J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2021, 34(10):74-79.

- [16] 王博伟,陈艳丽,朱国鹏,王旭,杨雨,刘金伟. 叶面喷施氯化钙对海南高温季节水培生菜生长生理的影响[J]. 中国瓜菜, 2021,34(4):94-98.
WANG BOWEI, CHEN YANLI, ZHU GUOPENG, WANG XU, YANG YU, LIU JINWEI. Effect of foliar spraying calcium chloride on the growth and physiology of hydroponic lettuce in Hainan province in hot season[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2021,34(4):94-98.
- [17] 赵霞,徐大平,杨曾奖,刘小金,张宁南. 养分胁迫对降香黄檀幼苗生长及叶片养分状况的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(6):1503-1508.
ZHAO XIA, XU DAPING, YANG ZENGJIANG, LIU XIAOJIN, ZHANG NINGNAN. Effects of nutrient stress on seedling growth and foliar nutrient status of *Dalbergia odorifera*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017,36(6):1503-1508.
- [18] 曹秀,夏仁学,杨环宇,张德健,赵禹. 沙培条件下磷、钾、钙亏缺对枳(*Poncirus trifoliata*)幼苗根系形态及营养吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2014,20(4):981-988.
CAO XIU, XIA RENXUE, YANG HUANYU, ZHANG DEJIAN, ZHAO YU. Effects of P, K and Ca deficiency on the root morphology and nutrient absorption of *Poncirus trifoliata* seedlings[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2014, 20(4):981-988.
- [19] MOHAMMAD S B, MOHAMMAD F, HOSEIN B, SAHAR M. Effects of nitrogen forms and calcium amounts on growth and elemental concentration in *Rosa hybrida* cv. 'Vendentta' [J]. Journal of Plant Nutrition, 2018, 41(9):1205-1213.
- [20] GHOLAMNEJAD S, HAGHIGHI M, ETEMADI N, SHARIAT-MADARI H. Fortification of tomato with Ca and its effects on the fruit quality, calcium status and nutraceutical values of tomato in different $\text{NO}_3^- : \text{NH}_4^+$ ratios[J]. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 2020,48(4):228-243.
- [21] 杨雪梅,尹燕雷,冯立娟,武冲,唐海霞,焦其庆. 外源钙对石榴发育过程中叶片和果皮中矿质元素含量的影响[J]. 果树学报, 2017,34(增刊):111-118.
YANG XUEMEI, YIN YANLEI, FENG LIJUAN, WU CHONG, TANG HAIXIA, JIAO QIQING. Effects of exogenous calcium on mineral contents in pomegranate leaves and pericarp during fruit development[J]. Journal of Fruit Science, 2017, 34(S):111-118.
- [22] 姚智,李华东,白亭玉,康专苗,王艺蓉,仇海威,林电. 叶施钙肥对杧果实呼吸、乙烯释放及矿质元素含量的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2017(2):95-101.
YAO ZHI, LI HUADONG, BAI TINGYU, KANG ZHUANMIAO, WANG YIRONG, QIU HAIWEI, LIN DIAN. Effect of foliar application of calcium fertilizer on respiration, ethylene release and mineral contents of mango fruit[J]. Chinese Soil and Fertilizer Sciences, 2017(2):95-101.
- [23] 张逸,王允,刘灿玉,张志焕,韩敏,曹逼力,徐坤. 钙水平对大葱生长及氮代谢的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(5):1366-1373.
ZHANG YI, WANG YUN, LIU CANYU, ZHANG ZHIHUAN, HAN Min, CAO BILI, XU KUN. Effect of calcium level on growth and nitrogen metabolism of Welsh onion[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2016,22(5):1366-1373.
- [24] 李贺,刘世琦,刘中良,冯磊,刘景凯,陈祥伟,王越. 钙对大蒜生理特性及主要矿质元素吸收的影响[J]. 中国农业科学, 2013,46(17):3626-3634.
LI HE, LIU SHIQI, LIU ZHONGLIANG, FENG LEI, LIU JINGKAI, CHEN XIANGWEI, WANG YUE. Effects of calcium on physiological characteristics and main mineral elements absorption of garlic[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013,46(17):3626-3634.
- [25] 张福锁. 环境胁迫与植物营养[M]. 北京:农业出版社, 1993:369-381.
ZHANG FUSUO. Environmental stress and plant nutrition [M]. Beijing: Agriculture Press, 1993:369-381.
- [26] 郑远,陈兆进. 植物细胞器钙信号研究进展[J]. 植物生理学报, 2015,51(8):1195-1203.
ZHENG YUAN, CHEN ZHAOJIN. Organellar calcium signaling in plants[J]. Plant Physiology Journal, 2015,51(8):1195-1203.
- [27] WHITE P J, BROADLEY M R. Calcium in plants[J]. Annals of Botany, 2003,92(4):487-511.
- [28] 樊卫国. 喀斯特河谷及山地柑橘生理生态与抗逆栽培[M]. 贵阳:贵州科技出版社, 2014:9-11.
FAN WEIGUO. Physiological ecology and stress-resistant cultivation of citrus in Karst valley and mountainous areas[M]. Guiyang:Guizhou Science and Technology Press, 2014:9-11.
- [29] ALHIRE M L, LAXMI S, WALUNJ P R, KISHOR P B K, NIKAM T D. Effect of potassium chloride and calcium chloride induced stress on *in vitro* cultures of *Bacopa monnieri* (L.) Pennell and accumulation of medicinally important bacoside A[J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2014, 23(4):366-378.
- [30] BORER C H, HAMBY M N, HUTCHINSON L H. Plant tolerance of a high calcium environment via foliar partitioning and sequestration[J]. Journal of Arid Environments, 2012, 85:128-131.
- [31] 牛先,杜丽君,郑国华. 外源 Ca^{2+} 对枇杷苗叶细胞钙分布及抗氧化系统的影响[J]. 福建农业学报, 2013, 28(8):770-775.
NIU XIANQIAN, DU LIJUN, ZHENG GUOHUA. Effects of exogenous Ca^{2+} on the intracellular calcium distribution and antioxidant enzymes activities of *Eriobotrya japonica* seedlings and leaves[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2013, 28(8):770-775.
- [32] 赵晓美,王红梅,杨卫,龙明华. 钙对西瓜幼苗生长、光合特性及保护性酶活性的影响[J]. 北方园艺, 2012(14):144-146.
ZHAO XIAOMEI, WANG HONGMEI, YANG WEI, LONG MINGHUA. Effect of different Ca^{2+} concentrations on the growth, photosynthetic characteristics, protective enzyme activity of watermelon seedling[J]. Northern Horticulture, 2012(14):144-146.
- [33] 申建波,毛达如. 植物营养研究方法[M]. 北京:中国农业大学出版社, 2011:14-20.

- SHEN Jianbo, MAO Daru. Research methods of plant nutrition[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2011: 14-20.
- [34] 王梦柳, 樊卫国. 刺梨实生苗对硝态氮、铵态氮的吸收与利用差异分析[J]. 果树学报, 2017, 34(6): 682-691.
- WANG Mengliu, FAN Weiguo. Differences in absorption and utilization of nitrate nitrogen and ammonium nitrogen in the seedling of *Rosa roxburghii*[J]. Journal of Fruit Science, 2017, 34(6): 682-691.
- [35] 王学奎. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2015: 123-286.
- WANG Xuekui. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2015: 123-286.
- [36] WESTERMANN D T. Soil Nutrient Bioavailability: A mechanistic approach, 2nd ed.[J]. Soil Science, 1996, 161(2): 140-141.
- [37] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 308-332.
- LU Rukun. Methods of soil chemical analysis[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000: 308-332.
- [38] 王飞, 王波, 郁继华, 龔建明, 冯致, 廖伟彪, 吕剑. 基于隶属函数法的油麦菜栽培基质综合评价[J]. 西北农业学报, 2020, 29(1): 117-126.
- WANG Fei, WANG Bo, YU Jihua, XIE Jianming, FENG Zhi, LIAO Weibiao, LÜ Jian. Comprehensive evaluation on substrates for lettuce soilless culture by membership function method[J]. Acta Agriculturae Borealis-Occidentalis Sinica, 2020, 29(1): 117-126.
- [39] 官纪元, 樊卫国. 供磷水平对刺梨幼苗生长和养分含量及其相关生理指标的影响[J]. 西北植物学报, 2018, 38(7): 1315-1324.
- GUAN Jiyaun, FAN Weiguo. Effect of phosphorus supply on growth, nutrient content and related physiology indexes of *Rosa roxburghii* seedlings[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38(7): 1315-1324.
- [40] 李德燕, 周运超. 马尾松幼苗生长对钙浓度的响应[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(12): 39-45.
- LI Deyan, ZHOU Yunchao. Responses of seedlings growth of *Pinus massoniana* to calcium concentration[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2017, 37(12): 39-45.
- [41] 樊卫国, 龚芳芳. 外源草酸对钙质黄壤营养环境和刺梨苗生长及生理特性的影响[J]. 贵州大学学报(自然科学版), 2019, 36(3): 1-8.
- FAN Weiguo, GONG Fangfang. Effects of exogenous oxalic acid on the nutrient environment of calcareous yellow soil and the growth, physiological characteristics of *Rosa roxburghii* seedlings[J]. Journal of Guizhou University (Natural Science), 2019, 36(3): 1-8.
- [42] KUSANO M, TABUCHI M, FUKUSHIMA A, FUNAYAMA K, DIAZ C, KOBAYASHI M, HAYASHI N, TSUCHIYA Y N; TAKAHASHI H, KAMATA A, YAMAYA T, SAITO K. Metabolomics data reveal a crucial role of cytosolic glutamine synthetase 1;1 in coordinating metabolic balance in rice[J]. The Plant Journal, 2011, 66(3): 456-466.
- [43] HINSINGER P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root induced chemical changes: A review[J]. Plant and Soil, 2001, 237(2): 173-195.
- [44] 李廷轩, 叶代桦, 张锡洲, 郭静怡. 植物对不同形态磷响应特征研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(6): 1536-1546.
- LI Tingxuan, YE Daihua, ZHANG Xizhou, GUO Jingyi. Research advances on response characteristics of plants to different forms of phosphorus[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2017, 23(6): 1536-1546.
- [45] LIMWIKRAN T, KHEORUENROMNE I, SUDDHIPRAKARN A, PRAKONGKEP N, GILKES R J. Dissolution of K, Ca and P from biochar grains in tropical soils[J]. Geoderma, 2018, 312: 139-150.
- [46] ZHANG J, ZHANG X D, WANG R P, LI W Q. The plasma membrane-localized Ca²⁺-ATPase ACA8 plays a role in sucrose signaling involved in early seedling development in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell Reports, 2014, 33(5): 755-766.
- [47] 王芳, 杨莎, 郭峰, 孟静静, 孟庆伟, 万书波, 李新国. 钙对花生幼苗生长、活性氧积累和光抑制程度的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(5): 1496-1504.
- WANG Fang, YANG Sha, GUO Feng, MENG Jingjing, MENG Qingwei, WAN Shubo, LI Xinguo. Effects of calcium on peanut (*Arachis hypogaea* L.) seedling growth, accumulation of reactive oxygen species and photoinhibition[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(5): 1496-1504.