

外源钙对淹水胁迫下牡丹生理生化特性的影响

潘兵青,朱向涛*,潘星桦,戴馨妤,傅 洁,林城好

(浙江农林大学 暨阳学院,浙江 诸暨 311800)

摘 要:牡丹是中国十大名花之一,具有“花中之王”的美誉,在江南地区,涝害是制约牡丹生长发育的重要因素。本研究用不同浓度 CaCl_2 处理淹水胁迫下的牡丹,研究外施 CaCl_2 对涝害胁迫下牡丹生理生化特性的影响,探讨外源钙缓解牡丹涝害的生理生化机制。结果表明,牡丹在淹水胁迫下叶绿素含量逐渐下降,电导率逐渐升高,超氧化物歧化酶(SOD)、无氧呼吸酶(CAT、APX)以及可溶性蛋白含量活性均呈现先升高后降低的变化趋势,MDA 含量逐渐增加。外施钙可以缓解淹水胁迫对牡丹的伤害,减缓叶绿素含量的下降,减缓电导率和 MDA 的上升,增强保护酶的活性,且浓度为 $0.3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时效果最佳。本研究将为江南地区牡丹的涝害胁迫研究提供理论依据。

关键词: CaCl_2 ; 牡丹; 淹水胁迫; 酶活性

中图分类号: S685.11 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-7461(2018)01-0084-06

Effects of Exogenous Calcium on Physiological and Biochemical Characteristics of Peony under Waterlogging Stress

PAN Bing-qing, ZHU Xiang-tao*, PAN Xing-hua, DAI Xin-yu, FU Jie, LIN Cheng-yu

(Jiyang College, Zhejiang A&F University, Zhuji, Zhejiang 311800, China)

Abstract: The peony is one of the top ten traditional Chinese flowering plants with the reputation “the king of flowers”. In southern China however, the growth and development of peony are effected by the waterlogging. Spraying CaCl_2 can alleviate waterlogging stress on the peony. It is of importance to study the physiological response of the peony to the application of calcium and to find out a way to mitigating the waterlogging stress. Peony was treated with different concentrations of CaCl_2 under waterlogging stress and effects of CaCl_2 on physiological and biochemical characteristics of peony under waterlogging stress were studied. The results showed that the chlorophyll content of peony under waterlogging stress gradually decreased, but the conductivity gradually increased, The activities of superoxide dismutase (SOD), anaerobic respiration (CAT, APX), and soluble protein content all increased first and then decreased, MDA content showed a gradual increase trend. The calcium could alleviate the waterlogging stress damage of peony and the most preferable concentration was $0.3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$. This study would provide a theoretical basis for the study of peony's waterlogging stress.

Key words: CaCl_2 ; peony; waterlogging stress; enzyme activity

牡丹(*Paeonia suffruticosa*),芍药科芍药属落叶灌木,我国特产的传统名花,中国十大名花之一,花大色艳,具有较高观赏价值、药用价值和经济价

值^[1]。我国江南地区属于亚热带季风气候,降水多且持续时间长,而牡丹具有不耐湿热的特点,江南牡丹群目前品种较少,部分品种已濒临灭绝^[2]。江南

收稿日期:2017-04-13 修回日期:2017-07-14

基金项目:浙江省教育厅项目“江南牡丹形态结构及生理特性响应”(Y201223938);浙江农林大学博士科研启动基金项目“牡丹体细胞胚诱导研究(2011FR017);浙江农林大学暨阳学院大学生科技创新计划项目(JYKC1617)。

作者简介:潘兵青,女,本科,研究方向:园林植物应用。E-mail:1273370159@qq.com

*通信作者:朱向涛,男,博士,讲师,研究方向:园林植物应用。E-mail:zxt8202@163.com

地区降水过多是影响该地区牡丹生长发育的主要原因,较长时间的梅雨季节伴随着大量降雨,导致牡丹长期处于涝渍胁迫状态而影响其生长。江南地区耐涝品种的选育、品种结构调整和相应的栽培问题将是未来研究的主要方向。因此,探索涝害对牡丹影响机制并在保护现有江南牡丹品种的基础上培育耐涝的牡丹品种成为迫在眉睫的任务^[3]。

钙是植物生长发育过程中的重要元素,能作为第二信使与 CaM(Calmodulin)结合偶联胞外信号与胞内生理生化反应,通过稳定细胞结构及诱导特异基因表达来提高植物对逆境的抗性^[4]。研究表明,缺钙会导致细胞壁不能形成,影响细胞分裂,进而影响根尖、茎尖等分生组织的形成^[5]。目前,关于钙与植物在逆境胁迫的研究表明^[6-11],钙是生物膜稳定剂,能在一定程度上保持植物细胞膜结构和功能,缺钙会引起超氧化物歧化酶(SOD)活性变化,使自由基浓度增加,促进膜脂过氧化作用,从而产生大量 MDA,而且钙参与了抗氧化酶活性的调节,从而增强植物对逆境的适应能力。牡丹生长发育与钙供应关系密切,随着钙浓度的增大,牡丹花期可延长,但高浓度钙降低成花率^[12]。钙可降低可溶性蛋白质降解速度及乙烯释放速率,提高 SOD 酶的活性,增加光合速率,从而延缓牡丹花瓣衰老。然而外源钙如何影响牡丹生理生化特性研究尚未见报道,因此,研究外源钙对缓解牡丹涝害的作用具有重要意义。本研究以牡丹为材料,在涝害胁迫下外施 CaCl_2 ,试图探讨外施 CaCl_2 对缓解牡丹涝害胁迫的作用,分析不同浓度外源钙处理如何影响牡丹生理生化变化,进而确定最适宜的外源钙浓度,探讨钙对增强牡丹抗涝性的生理机制,为缓解涝害对牡丹的伤害找到经济有效的方法提供基础数据和理论支持。

1 材料与方法

1.1 材料与处理方法

本试验于 2016 年 4—5 月在浙江农林大学暨阳学院($29^{\circ}45'N$, $120^{\circ}14'E$)进行。供试牡丹品种为 4 年生卷叶红,生长状况很好,高度 50 cm,栽植于上口口径 28 cm、下口径 19 cm、高 23 cm 的塑料盆,基质是由园土:沙:珍珠岩(5:3:2)组成的混合基质^[3],利用浸盆法进行淹水处理,对牡丹叶片正反面早晚喷洒各 1 次,喷洒直至叶片有水滴落,喷洒间隔 8 h 以上。根据预试验结果,本试验共设 4 个处理,淹水胁迫下分别喷施浓度为 0.6(A)、0.3(B)、0.1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (C)的 CaCl_2 ,以淹水但不喷 CaCl_2 的牡丹作为对照(D),每个处理完成 3 次重复,每重复处理 3 株。在淹水胁迫后 2、4、6、8、10 d,取每株幼苗

的第 1 花序下第 3~5 叶片后用自来水冲去表面污物,再用蒸馏水冲洗 2~3 次后,用吸水纸吸干表面水分,去掉主脉,测定各项酶活性。

1.2 试验方法和数据处理

叶绿素含量用乙醇浸提比色法^[13]测定,细胞膜透性(MP)采用电导率法^[14]测定。采用李合生^[15]的方法测定过氧化氢酶(CAT)活性;采用赵世杰^[16]的方法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性、丙二醛(MDA),用考马斯亮兰 G-250 比色法^[17]测定可溶性蛋白质含量。采用 Y. Nakano^[18]的方法测定抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性。

试验数据采用 SPSS19.0 和 Excel 2016 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹叶绿素含量的影响

由图 1 可以看出,随着淹水胁迫处理时间的逐渐延长,叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素均呈现逐渐下降的变化趋势。涝害使牡丹叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素的含量在短时间内快速下降,而外施钙能够缓解各种色素的下降程度,使色素下降缓慢,叶绿素 a/b 呈现先升高后降低再升高的变化趋势。总体上来看,在 0.3 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 钙浓度下各种色素下降程度最慢,有效地降低因涝害造成的色素下降,说明外源钙在一定程度上缓解淹水胁迫对牡丹光合色素的破坏,降低了涝害对牡丹的影响。

2.2 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹电导率的影响

电导率能够反映植物细胞受破坏程度。随着处理时间的延长,不同处理下牡丹相对电导率均呈持续上升的变化趋势,外源钙在一定程度上缓解淹水胁迫对质膜的伤害,维持细胞膜的稳定性,其中 0.3 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaCl_2 处理的叶片电导率呈现上升幅度最小,说明细胞质膜所受伤害小,细胞稳定性较强,而随着处理时间的延长,其他处理均较快上升(表 1)。因此,0.3 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 CaCl_2 处理可以有效缓解细胞膜的氧化伤害。牡丹叶片中的电导率随着淹水胁迫处理时间的加长而增加,在第 10 天,各处理均达到最高。

2.3 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹可溶性蛋白含量的影响

随着 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹处理时间的延长,可溶性蛋白呈现先升高后降低的变化趋势,总体变化幅度不大,外施钙浓度为 0.3 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时可溶性蛋白增加幅度最大,但在淹水胁迫后期,可溶性蛋白有下降趋势(表 2)。在轻度胁迫下,植物可溶性蛋白含量有小幅上升,说明叶片内可能合成了

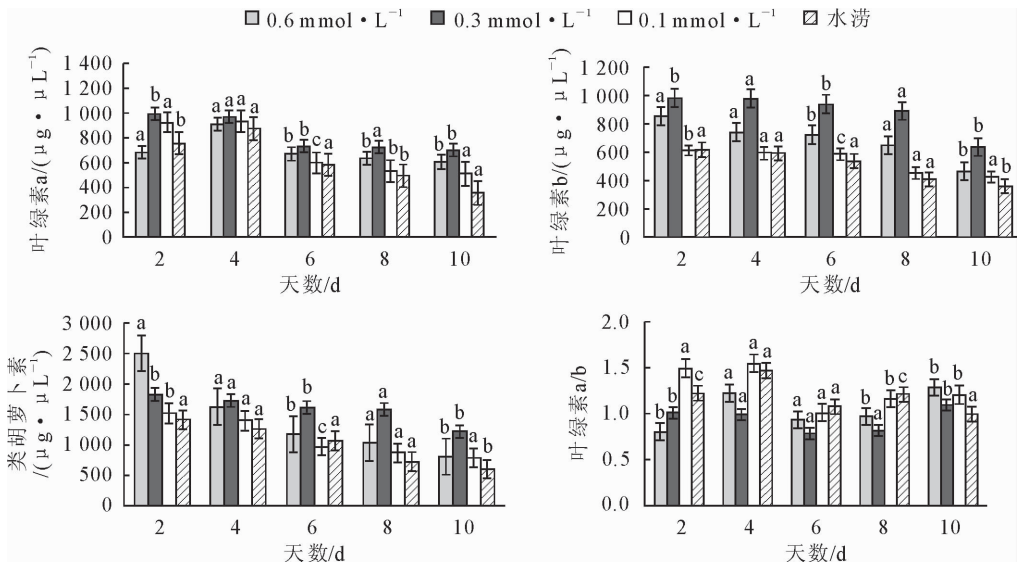


图 1 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹叶片叶绿素含量的影响

Fig. 1 Effects of CaCl_2 on chlorophyll content in leaves of Tree Peony

表 1 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹电导率的影响

Table 1 Effect of CaCl_2 on conductivity of tree peony leaves under waterlogging stress

天数/d	A	B	C	D
2	30.02±1.23c	31.91±0.78c	31.76±1.74c	31.23±1.45c
4	33.01±2.14c	33.34±1.56c	33.77±1.56c	45.94±1.63c
6	42.20±1.72c	37.01±1.78c	43.00±1.42c	52.01±1.63c
8	76.51±1.57b	45.58±1.94b	62.89±1.67b	83.60±1.59b
10	86.99±2.18a	67.91±2.51a	79.05±1.71a	97.51±1.97a

注：表中同一采样期同列数据后不同小写字母表示差异达 0.01 显著水平，下同。

表 2 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹可溶性蛋白含量的影响

Table 2 Effect of CaCl_2 on soluble protein content in leaves of tree peony under waterlogging stress

天数/d	A	B	C	D
2	0.012±0.01d	0.038 ±0.01d	0.032±0.02c	0.05±0.01d
4	0.033±0.01c	0.096±0.02c	0.048±0.01c	0.07±0.01a
6	0.047±0.02b	0.134±0.02b	0.063±0.01b	0.06±0.01b
8	0.062±0.02a	0.162±0.04a	0.082 ±0.02a	0.048±0.01b
10	0.052±0.01b	0.106±0.02c	0.092 ±0.02a	0.03 ±0.01d

水分胁迫蛋白，导致可溶性蛋白含量增加。

2.4 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹 SOD 活性的影响

SOD 酶活性随着淹水胁迫时间的延长呈现先升高后降低的变化趋势，在处理后的第 6 天，SOD 活性最强，之后又逐渐降低。在第 10 天时 0.6 mmol · L⁻¹ 处理的和不喷 CaCl_2 的活性达到最低(表 3)。外源钙处理在一定程度上增强了酶的活性，不同浓度的钙处理，酶活性变化不同，其中钙浓度为 0.3 mmol · L⁻¹ 时 SOD 活性最大，说明外源钙会调控 SOD 酶的活性从而增强牡丹的抗涝性，且浓度为 0.3 mmol · L⁻¹ 时效果最好。

表 3 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹 SOD 活性的影响

Table 3 Effects of CaCl_2 on SOD activity in leaves of Tree Peony under waterlogging stress

天数/d	A	B	C	D
2	24.000±3.13c	25.947±3.78d	9.920±1.12c	19.040±2.22c
4	35.400±2.34b	76.520±6.57b	33.727±3.24a	23.454±3.15b
6	46.053±3.15a	89.236±7.26a	35.5±2.45a	43.450±2.67a
8	27.387±4.23b	67.573±6.24b	24.405±1.38b	22.680±2.89b
10	23.660±2.25c	56.600±2.64c	21.800±1.78b	16.014±1.23c

2.5 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹 CAT 的影响

CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹处理下，CAT 活性随着胁迫时间的延长呈现先升高后降低的变化趋势(表 4)。外施钙能够显著提高 CAT 酶的活性，当外施 CaCl_2 浓度为 0.3 mmol · L⁻¹ 时，CAT 活性升高幅度最大，表明外施 0.3 mmol · L⁻¹ 的 CaCl_2 ，能够显著提高牡丹的抗涝性，第 6 天时，酶活性均达到最高。

2.6 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹叶片中 APX 的影响

随着淹水胁迫处理时间的延长，APX 酶活性呈现先升高后降低的变化趋势，在处理后的第 6 天，APX 活性最强，之后又逐渐降低，在第 10 天时各处理的活性达到最低(表 5)。不同浓度的外源钙处理后，酶活性变化较大，钙浓度为 0.3 mmol · L⁻¹ 时活性变化幅度最大，主要原因是外源钙具有调控酶活性的功能，在一定程度上增加了牡丹的抗涝性，且浓度为 0.3 mmol · L⁻¹ 时效果最好。

2.7 CaCl_2 对淹水胁迫下牡丹 MDA 活性的影响

MDA 是植物受到逆境胁迫时膜脂过氧化作用的最终产物，其含量的高低反映 ROS 对植物细胞膜伤害的程度。结果显示，随着处理时间的延长，

MDA 含量呈逐渐增加的变化趋势,外源钙在一定程度上缓解 MDA 的增加(表 6)。说明外源钙有一定的增强牡丹抗涝性的作用。从总体上看,MDA 含量在 0.3 mmol · L⁻¹ 的 CaCl₂ 处理下增加最慢,说明外源钙抑制了 MDA 的产生,第 10 d 牡丹 MDA 含量最高。因此,钙能有效减少牡丹 MDA 的产生,在 0.3 mmol · L⁻¹ 浓度时作用最显著。

表 4 CaCl₂ 对淹水胁迫下牡丹 CAT 的影响

Table 4 Effects of CaCl₂ on CAT in leaves of Tree Peony under waterlogging stress mmol · L⁻¹

天数/d	A	B	C	D
2	0.08±0.01c	0.05±0.02d	0.05±0.01d	0.09±0.01d
4	1.09±0.02b	1.59±0.23b	1.20±0.13b	0.62±0.02b
6	1.54±0.34a	1.91±0.32a	1.76±0.24a	0.82±0.03a
8	0.69±0.12b	1.57±0.13b	0.69±0.03c	0.54±0.02b
10	0.04±0.01c	0.67±0.02c	0.29±0.02d	0.20±0.01c

表 5 CaCl₂ 对淹水胁迫下牡丹 APX 活性的影响

Table 5 Effects of CaCl₂ on APX in leaves of Tree peony under waterlogging stress mmol · L⁻¹

天数/d	A	B	C	D
2	0.075±0.01b	0.088±0.02c	0.097±0.01b	0.070±0.01b
4	0.089±0.02b	0.118±0.03b	0.114±0.05a	0.096±0.01b
6	0.168±0.04a	0.153±0.04a	0.142±0.03a	0.143±0.03a
8	0.050±0.01c	0.106±0.05b	0.084±0.02b	0.077±0.02b
10	0.034±0.01c	0.069±0.01c	0.048±0.01c	0.040±0.01c

表 6 CaCl₂ 对淹水胁迫下牡丹 MDA 含量的影响

Table 6 Effects of CaCl₂ on MDA Content under Waterlogging Stress of Peony mmol · L⁻¹

天数/d	A	B	C	D
2	4.03±1.23d	4.56±1.23c	4.58±1.23d	5.05±1.23d
4	6.79±1.23d	5.37±1.23c	5.99±1.23d	8.49±1.23d
6	9.44±1.23c	6.62±1.23b	7.61±1.23c	10.97±1.23c
8	11.86±1.23b	7.52±1.23a	8.95±1.23b	13.88±1.23b
10	13.85±1.23a	7.69±1.23a	10.43±1.23a	16.91±1.23a

3 结论与讨论

本研究发现,淹水胁迫下牡丹的叶绿素含量呈逐渐下降的变化趋势,电导率逐渐升高,超氧化物歧化酶(SOD)、无氧呼吸酶(CAT、APX)以及可溶性蛋白含量活性均呈现先升高后降低的变化趋势。外施钙可以缓解淹水胁迫对牡丹的伤害,可以减缓叶绿素含量的下降,可以减缓电导率的上升,同时外施 CaCl₂ 浓度为 0.3 mmol · L⁻¹ 时效果最显著。

淹水胁迫下,植物能够正常生长发育的机制之一就是诱导抗氧化防御系统起作用。因此,植物抗涝性提高与其抗氧化系统密切相关^[19]。SOD 是一种重要的抗氧化剂,在保护细胞免受氧自由基的毒

害中发挥着重要作用^[20]。CAT、APX 是生物体内超氧阴离子自由基的清除剂,可有效地防止胁迫对生物体的损害,并且 2 种酶几乎参与了生物体对各种逆境的全部生理生化反应,是生物体内重要的抗氧化酶类^[21]。丙二醛(MDA)是膜脂氧化的主要产物之一,具有细胞毒性,容易引起细胞膜功能的紊乱^[22]。有研究表明,在培养液中加入一定浓度的钙能显著提高幼苗叶片在低温胁迫下的保护酶活性及保护性物质含量,降低电解质渗透率、MDA 含量,从而提高植物的抗涝性^[23-24]。本研究表明适量的钙能有效提高牡丹叶片中 SOD、CAT、APX 的活性,并显著降低 MDA 的含量,在一定程度上缓解牡丹淹水胁迫伤害,维持其正常的生长发育,使牡丹对逆境的适应能力增强,这与前人研究结果相一致^[25-29]。

钙是植物生长的必需营养元素,外源钙可调节植物基因表达、维持细胞膜的完整性、促进生长发育^[30],同时可通过调节氮代谢提高植株对环境的耐受性^[31]。本试验结果显示,适量的钙对缓解牡丹在淹水胁迫下的伤害具有明显作用,且在钙浓度为 0.3 mmol · L⁻¹ 时牡丹的酶活性最高,抑制了氧化产物 MDA 的产生,从而保护了牡丹细胞膜结构的完整性,试验结果证明,高浓度外源钙和低浓度钙均不利于缓解牡丹在淹水胁迫下的伤害。高钙抑制牡丹生长的原因可能是抑制了其他元素(K、Mg)的吸收,从而破坏光合系统进而影响其生长^[32-34],具体原因有待进一步研究。

使用外源钙可以明显缓解牡丹在淹水胁迫下造成的伤害,使植株 MDA 含量降低,SOD、CAT、APX 活性及可溶性蛋白含量增加,并维持在较高水平。这说明钙在牡丹淹水胁迫过程中参与了植株体内细胞保护酶系统的调控,增强了保护酶活性并使之维持在较高水平,减缓了膜脂过氧化过程,从而降低了淹水胁迫对牡丹植株的伤害。

缺钙会使单位叶面积叶绿素含量减少,还会导致叶肉细胞的液泡膜破裂。A. Schwartz^[35] 等指出,Ca²⁺ 参与了气孔开闭的生理过程;F. V. Assche^[36] 研究认为,钙能提高植物叶片含水量,使叶绿体膜结构保持稳定,增强 Rubisco 酶和 PEP 羧化酶活性,从而提高 CO₂ 羧化效率。本研究表明,适量的钙能显著提高牡丹叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素的含量。

可溶性蛋白是重要的渗透调节物质,可溶性蛋白的增加和积累都能提高细胞的保水能力,对细胞的生命物质及生物膜起到保护作用,在植物生理机能衰退、逐渐衰老的过程中,可溶性蛋白含量会逐渐减少。研究表明,外源钙能够提高细胞的保水能力,

对细胞的生命物质及生物膜起到保护作用,可有效提高牡丹的耐涝性。在浓度为 $0.3\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时作用效果最佳,这与前人研究结果^[37]相一致。

淹水胁迫会使牡丹产生大量的活性氧,造成细胞质膜结构或透性发生改变或丧失,使细胞内的物质大量外渗,引起组织浸泡液的电导率值发生变化^[38],电导率值的大小影响牡丹叶片细胞的状态,电导率值越大说明质膜的伤害程度越大,试验结果显示外施 CaCl_2 可以有效缓解细胞膜的氧化伤害。

参考文献:

[1] 朱向涛,王雁,吴倩,等. 江南牡丹茎段愈伤组织诱导与植株再生[J]. 核农学报,2015,29(1):56-62.
ZHU X T,WANG Y,WU Q,*et al.* Efficient induction of callus and plant regeneration from *Paeonia suffruticosa* Andr[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences,2015,29(1):56-62. (in Chinese)

[2] 王佳. 杨山牡丹遗传多样性与江南牡丹品种资源研究[D]. 北京:北京林业大学,2009.

[3] 朱向涛,金松恒,袁建国,等. 淹水胁迫下江南牡丹生长及光合特性研究[J]. 广西植物,2016,36(8):956-962.
ZHU X T,JIN S H,AI J G,*et al.* Effects of flooding stress on growth and photosynthesis of *Paeonia suffruticosa* [J]. Guihaia,2016,36(8):956-962. (in Chinese)

[4] 王巧玲,邹金华,刘东华,等. 外源钙(Ca)对毛葱耐镉(Cd)胁迫能力的影响[J]. 生态学报,2014,34(5):1165-1177.
WANG Q L,ZOU J H,LIU D H,*et al.* Effects of exogenous calcium (Ca) on tolerance of *Allium cepa* var. *agrogarum* L. to cadmium (Cd) stress[J]. Acta Ecologica Sinica,2014,34(5):1165-1177. (in Chinese)

[5] 邹娟子,胡诗琦,王碧莹,等. 植物钙结合蛋白与钙离子结合鉴定技术的研究进展[J]. 植物科学学报,2014,32(6):661-670.
ZOU J Z,HU S Q,WANG B Y,*et al.* Recent advances in detection techniques of binding plant calcium-binding proteins to calcium ions[J]. Plant Science Journal,2014,32(6):661-670. (in Chinese)

[6] ABIKO T,KOTULA L,SHIONO K,*et al.* Enhanced formation of trenchancy ma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of zen Nicaraguan contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize[J]. Plant, Cell and Environment,2012,35(9):1618-1630.

[7] 许学文,季晶,陆璐,等. 黄瓜钙依赖性蛋白激酶基因 CsCDPK5 的克隆及响应淹水胁迫的表达分析[J]. 园艺学报,2016,43(4):704-714.
XU X W,JI J,LU L,*et al.* Cloning and expression analysis of *Cucumis sativus* calcium-dependent protein kinase 5 gene (CsCDPK5) under waterlogging stress[J]. Acta Horticulturae Sinica,2016,43(4):704-714. (in Chinese)

[8] MALIK A I,COLMER T D,LAMBERS H,*et al.* Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat to different depths of water logging[J]. Australia Journal of Plant Physiology,2001,28(11):1121-1131.

[9] ASHA S,RAO K N. Effect of water logging on the levels of abscission acid in seed and leach of peanut[J]. Indian Journal of Plant Physiology,2001,6(1):87-89.

[10] MORARD P,LACOSTE L,SILVESTRE J. Effect of oxygen deficiency on uptake of water and mineral nutrients by tomato plants in soilless culture[J]. Journal of Plant Nutrition,2000,23(8):1063-1078.

[11] CHRISTIANSON J A,LIEWELLYN D J,DENNIS E S. *et al.* Global gene expression responses to water logging in roots and leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Plant Cell Physiology,2010,51(1):21-37.

[12] 张圣旺,郑国生,孟丽. 钙素对栽培牡丹花衰老的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2002,8(4):83-87.
ZHANG S W,ZHENG G S,MENG L. Effect of calcium on senescence of cultivated tree peony[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer,2002,8(4):83-87. (in Chinese)

[13] 萧浪涛,王三根. 植物生理学实验技术[M]. 北京:中国农业出版社,2005.

[14] 郑炳松. 现代植物生理生化研究技术[M]. 北京:气象出版社,2006.

[15] 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.

[16] 赵世杰,史国安,董新纯. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2002.

[17] 范双喜,伊东正. 钙素对叶英莴苣营养吸收和生长发育的影响[J]. 园艺学报,2002,29(2):149-152.
FANG S X,YI D Z. Effects of Calcium on nutrient absorption and growth and development of *Lactuca sativa* var. *longifolia* Lam. in nutrient film technique culture[J]. Acta Horticulturae Sinica,2002,29(2):149-152. (in Chinese)

[18] NAKANO Y,ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. Plant Cell Physiol,1981,22(5):867-880.

[19] SAIRAM R K,SRIVASTAVA G C,SAXENA D C. Increased antioxidant activity under elevated temperature: a mechanism of heat stress tolerance in wheat phenotype[J]. Biologia Plantarum,2000,43:245-251.

[20] 贾漫丽,李娜,李季生,等. 盐胁迫对4个桑树品种生理生化特性的影响[J]. 西北林学院学报,2016,31(5):96-101.
JIA M L,LI N,LI J S,*et al.* Effects of salt stress on physiological and biochemical characteristics of 4 mulberry varieties [J]. Journal of Northwest Forestry University,2016,31(5):96-101. (in Chinese)

[21] 高怡然,杨超伟,陈浩,等. 干旱胁迫下悬铃木幼苗抗旱性综合评价[J]. 西北林学院学报,2015,30(3):45-50.
GAO Y R,YANG C W,CHEN H,*et al.* Comprehensive evaluation on drought resistance of sycamore seedlings under drought stress[J]. Journal of Northwest Forestry University,2015,30(3):45-50. (in Chinese)

[22] 杨升,张华新,张丽. 植物耐盐生理生化指标及耐盐植物筛选综述[J]. 西北林学院学报,2010,25(3):59-65.
YANG S,ZHANG H X,ZHANG L. Physiological and biochemical indices of salt tolerance and seanning of salt-tolerance plants: a review[J]. Journal of Northwest Forestry University,2010,25(3):59-65. (in Chinese)

[23] 刘忠霞,刘建朝,胡景江. 干旱胁迫对苹果树苗活性氧代谢及渗透调节的影响[J]. 西北林学院学报,2013,28(2):15-19.
LIU Z X,LIU J C,HU J J. Effects of drought stress on active oxygen metabolism and contents of osmotic adjustment substances in the leaves of apple seedlings[J]. Journal of Northwest Forestry University,2013,28(2):15-19. (in Chinese)

[24] 涂志华,赫春长,林爱玉,等. 钙对低温胁迫下麻疯树种子萌发的影响[J]. 西南林业大学学报,2012,32(3):17-20.
TU Z H,HE C C,LIN A Y,*et al.* Effect of Ca germination of jatropha curcas seed under low temperature stress[J]. Journal of Southwest Forestry University, 2012, 32 (3): 17-20. (in Chinese)

[25] 荣俊冬,刘学琴,张迎辉,等. 低温胁迫下 Ca²⁺-CaM 信使系统对三尖杉幼苗保护酶活性的影响[J]. 西南林业大学学报,2012,32(5):33 -36.
RONG J D,LIU X Q,ZAHNG Y H,*et al.* Effects of Ca²⁺-Ca Messenger system on the protective enzyme activity of cephalotaxus fortunei seedlings under low temperature stress[J]. Journal of Southwest Forestry University, 2012, 32 (5): 33 - 36. (in Chinese)

[26] CHAOUI A,MAZHOUDI S,GHORBAL M H,*et al.* Cadmium and zinc induction of lipid peroxidation and effects on antioxidant enzyme activities in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. Plant Science,1997,127(2):139-147.

[27] 宋士清,郭世荣,尚庆茂,等. 外源 SA 对盐胁迫下黄瓜幼苗的生理效应[J]. 园艺学报,2006,3(1):68-72.
SONG S Q,GUO S R,SHANG Q M,*et al.* Physiological effects of exogenous salicylic acid on cucumber seedlings under the salt stress[J]. Acta Horticulturae Sinica,2006,3(1):68-72. (in Chinese)

[28] 余小平,贺军民,张键,等. 水杨酸对盐胁迫下黄瓜幼苗生长抑制的缓解效应[J]. 西北植物学报,2002,22(2):401-405.
SHE X P,HE J M,ZHANG J,*et al.* Mitigative effect of salicylic acid on salt stress-induced growth inhibition in cucumber seedling[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2002,22(2):401-405. (in Chinese)

[29] 李贺,刘世琦,刘中良,等. 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 H,LIU S Q,LIU Z L,*et al.* Effects of Calcium on physiological characteristics and main mineral elements absorption of garlic[J]. Scientia Agricultura Sinica,2013,46(17):3626-3634. (in Chinese)

[30] 窦俊辉,喻树迅,范术丽,等. SOD 与植物胁迫抗性[J]. 分子植物育种,2010,8(2):159-164.
DOU J H,YU S X,FAN S L,*et al.* SOD and plants stress resistance[J]. Molecular Plant Breeding,2010,8(2):159-164. (in Chinese)

[31] HENRIKSSON E,HENRIKSSON K N. Salt-stress signaling and the role of calcium in the regulation of the *Arabidopsis* ATHB7 gene [J]. Plant,Cell and Environment,2005,28(2):202-210.

[32] MA R,ZHANG M,LI B,*et al.* The effects of exogenous Ca²⁺ on endogenous polyamine levels and drought-resistant traits of spring wheat grown under arid conditions [J]. Journal of Arid Environments,2005,63(1):177-190.

[33] 赵鹏,谭金芳,介晓磊,等. 施钾条件下烟草钾与钙镁相互关系的研究[J]. 中国烟草学报,2000,6(1):23-26.
ZHAO P,TAN J F,JIE X L,*et al.* The relationship between potassium and calcium/ magnesium in tobacco when potash is applied[J]. Acta Tabacaria Sinica,2000,6(1):23-26. (in Chinese)

[34] 王跃华,张丽霞,孙其远. 钙过量对茶树光合特性及叶绿体超微结构的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2010,16(2):432-438.
WANG Y H,ZHANG L X,SUN Q Y. Effects of excessive calcium fertilization on photosynthetic characteristics and chloroplast ultra-structure of tea tree[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer,2010,16(2):432-438. (in Chinese)

[35] SCHWARTZ A,ILAN N,GRANTZ D A. Calcium effects on stomatal movements in comeliness communes [J]. Plant Physiology,1988,87:583-587.

[36] ASSCHE F V,CLIJSTERS H. Effects of metals on enzyme activity in plants[J]. Plant Cell and Environment,1990,13(3):195-206.

[37] 李天来,李益清. 钙对弱光胁迫下番茄叶片保护酶活性及可溶性蛋白含量的影响[J]. 园艺学报,2008,35(11):1601-1606.
LI T L,LI Y Q. Effects of Calcium on activities of protective enzymes and soluble protein content in the leaves of tomato under low light stress[J]. Acta Horticulturae Sinica,2008,35(11):1601-1606. (in Chinese)

[38] 李贺. 钙对水培大蒜光合特性和品质的影响[J]. 园艺学报,2013,40(6):1169-1177.
LI H. Effects of Calcium on photosynthetic characteristics and quality of garlic[J]. Acta Horticulturae Sinica,2013,40(6):1169-1177. (in Chinese)