



引用格式: 苏芸芸, 付菲菲, 欧晓彬. 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗生理特性和药用品质的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(4): 0551-0561.
[SU Y Y, FU F F, OU X B. Effects of exogenous calcium on physiological characteristics and medicinal quality of *Platycodon grandiflorus* seedlings under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(4): 0551-0561.] DOI: 10. 7606/j. issn. 1000-4025. 20230564

外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗生理特性和药用品质的影响

苏芸芸¹, 付菲菲², 欧晓彬¹

(1 陇东学院 生命科学与技术学院, 甘肃省陇东生物资源保护利用与生态修复重点实验室, 甘肃庆阳 745000; 2 甘肃省中医药大学 中医临床学院, 兰州 730000)

摘要 【目的】干旱严重影响药材的产量和品质。揭示外源钙缓解桔梗干旱胁迫伤害的潜在生理机制, 可为利用外源钙提高干旱、半干旱地区桔梗耐旱性和药用品质提供理论依据。【方法】以桔梗幼苗为材料, 采用盆栽试验在干旱条件下叶面喷施 10 mmol/L CaCl_2 , 研究外源钙对桔梗幼苗生长、光合气体交换参数、抗氧化酶活性及药用部位品质等的影响。【结果】(1) 外源钙能促进干旱胁迫下桔梗根长和干鲜生物量增加, 同时促使其叶片气孔开度、叶绿素 a 含量、总叶绿素含量、类胡萝卜素含量、净光合速率、气孔导度和蒸腾速率分别显著增加 30.28%、57.67%、44.44%、100.33%、89.53%、60.00% 和 83.11%。(2) 外源钙使干旱胁迫下桔梗叶片丙二醛、过氧化氢含量分别显著降低 13.82% 和 18.66%, 同时使其叶片过氧化物酶、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性分别增加了 25.43%、7.90% 和 33.92%, 也显著提高其根中可溶性蛋白含量。(3) 外源钙促进桔梗根中皂苷 D、多糖、总黄酮、游离氨基酸在正常条件下分别显著增加 35.34%、34.87%、4.19% 和 6.52%, 在干旱胁迫下分别显著增加 10.94%、7.53%、6.07% 和 5.78%。(4) 桔梗地上部和地下部 N、P、K、Ca、Cu、Mn 含量在干旱胁迫下显著降低, 而在外源钙处理下能不同程度地提高。【结论】喷施 10 mmol/L CaCl_2 能增强干旱环境中桔梗叶片抗氧化系统活性和渗透调节能力, 提高光合色素含量和光合性能, 协同促进次生代谢产物和矿质元素累积, 改善药用部位品质, 缓解干旱对桔梗幼苗的伤害。

关键词 桔梗; 干旱胁迫; 外源钙; 光合作用; 次生代谢产物; 抗氧化系统

中图分类号 Q945.78; R282.71

文献标志码 A

Effects of exogenous calcium on physiological characteristics and medicinal quality of *Platycodon grandiflorus* seedlings under drought stress

SU Yunyun¹, FU Feifei², OU Xiaobin¹

(1 Gansu Key Laboratory of Protection and Utilization for Biological Resources and Ecological Restoration, College of Life Sciences and Technology, Longdong University, Qingyang, Gansu 745000, China; 2 Clinical College of Traditional Chinese Medicine, Gansu University of Traditional Chinese Medicine, Lanzhou 730000, China)

Abstract [Objective] Drought stress seriously affects the yield and quality of medicinal plants. This study

收稿日期: 2023-08-31; 修改稿收到日期: 2024-01-10

基金项目: 甘肃省自然科学基金项目(22JR5RM205); 甘肃省教育科技创新项目(2022B-214); 庆阳市科技人才专项计划项目(QY-STK-2022A-015); 博士基金项目(XYBYZK2229)

作者简介: 苏芸芸(1991—), 女, 博士, 主要从事药用植物逆境生理研究。E-mail: 1124207125@qq.com

aims to reveal the physiological mechanism of exogenous calcium in alleviating drought-induced damage in *Platycodon grandifloras*, which can provide a basis for using exogenous calcium to improve drought resistance and medicinal quality of *P. grandiflorus* in arid and semi-arid area. [Methods] With *P. grandiflorus* seedlings as materials, a pot experiment was conducted to explore the effects of exogenous calcium on the growth, photosynthetic gas exchange parameters, antioxidant enzyme activity, and medicinal quality of *P. grandiflorus* seedlings under drought stress by foliar spraying of 10 mmol/L CaCl_2 . [Results] (1) Exogenous calcium significantly increased root length and dry and fresh biomass of *P. grandiflorus* under drought stress. It significantly increased the stomatal aperture, chlorophyll a content, total chlorophyll content, carotenoid content, net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate by 30.28%, 57.67%, 44.44%, 100.33%, 89.53%, 60.00%, and 83.11%, respectively, in *P. grandiflorus* leaves under drought stress. (2) Exogenous calcium effectively reduced the content of malondialdehyde and hydrogen peroxide in *P. grandiflorus* leaves under drought stress, which was significantly reduced by 13.82% and 18.66%, respectively, compared to drought stress. Exogenous calcium increased the superoxide dismutase, superoxide dismutase, and catalase activities in *P. grandiflorus* leaves by 25.43%, 7.90%, and 33.92%, respectively, and also increased the soluble protein content in roots compared with drought stress. (3) Exogenous calcium significantly increased the levels of latycodin-D, polysaccharides, total flavonoids, and free amino acids in *P. grandiflorus* roots by 35.34%, 34.87%, 4.19%, and 6.52%, respectively, under normal conditions. Under drought stress, the levels were significantly increased by 10.94%, 7.53%, 6.07%, and 5.78%, respectively. (4) N, P, K, Ca, Cu, and Mn contents in the aboveground and underground parts of *P. grandiflorus* were significantly reduced under drought stress, while they were increased to varying degrees under exogenous calcium treatment. [Conclusion] Spraying 10 mmol/L CaCl_2 could enhance the antioxidant system activity and osmotic regulation ability in *P. grandiflorus* leaves in arid environment, increase the content of photosynthetic pigments and photosynthetic performance, synergistically promote the accumulation of secondary metabolites and mineral elements, improve the quality of medicinal parts, and alleviate the damage of *P. grandiflorus* seedlings under drought stress.

Key words *Platycodon grandiflorus*; drought stress; exogenous calcium; photosynthesis; secondary metabolites; antioxidant systems

桔梗 [*Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.] 为桔梗科 (Campanulaceae) 桔梗属多年生草本植物, 多以干燥的根茎入药。药理研究表明: 桔梗中皂苷类成分具有镇咳平喘、抗炎、降低血压、血糖和血脂以及抗多种肿瘤等功效^[1]。桔梗作为中国常见大宗药材之一, 因含有多种矿质元素、维生素、核黄素、膳食纤维, 营养价值较高, 属于典型的药食同源植物。随着桔梗在国内外市场需量逐年增加, 野生资源日益匮乏, 目前桔梗人工化规模化种植逐年增加。桔梗在中国主要分布在华北、东北、华中、华东各个省, 这些种植地区现面临着灌溉水减少的问题, 而缺水将会直接影响产区桔梗的生长和次生代谢过程, 从而影响桔梗入药部位品质。因此, 提高桔梗耐旱性及探究其耐旱机制是提升产量和品质的关键因素。钙是植物生长发育过程中极其重要的营养元素之一, 作为参与生理活动的多种酶的活化剂, 在各项生理活动中发挥着重要作用。同时, Ca^{2+} 作为细胞内第二信使, 与植物非生物胁迫密切相关。药用植

物在遭受盐、氧化胁迫、高温、高热等多种胁迫过程中, 会通过生物膜上的磷酸酯与蛋白质的羟基结合来维持细胞形态和稳定生物膜结构^[2]。另一方面, 当植物受到逆境胁迫时, Ca^{2+} 在与环状多肽结合形成钙调素 (calmodulin, CaM) 后与 CaM 结合蛋白结合, 进行信号传递, 激发植物细胞抗氧化防御系统和一系列生化反应响应逆境^[3]。前人研究表明, 外源钙可以通过降低丙二醛 (MDA)、活性氧 (ROS) 累积, 提高干热胁迫下苋菜体内抗氧化酶活性, 从而有效缓解植物遭受的干热旱胁迫损伤, 进一步增加苋菜的耐旱性^[4]。滕梦鑫等发现, Ca^{2+} 与巴西蕉 (*Musa* AAA Cavendish var. Brazil) 细胞的耐盐性密切相关, 10 mmol/L CaCl_2 能通过提高过氧化物酶 (POD) 活性和脯氨酸 (Pro) 含量, 促进高盐胁迫下细胞生长, 最终减轻盐胁迫对巴西蕉细胞的伤害^[5]。此外, 在逆境胁迫条件下, 外源钙能通过诱导质膜或液泡膜上 Ca^{2+} 通道开放, 使胞内 Ca^{2+} 浓度逐渐升高。 Ca^{2+} 进一步发挥信使作用, 将外界逆境刺激通

过信号级联放大传递给下游靶酶并激活靶酶,使细胞核内编码相关蛋白从而积累次生代谢产物^[6]。

近年来,全球气候变暖的趋势加剧,水分已经成为限制干旱半干旱地区农业生产和药用植物生长、品质的主要因素。同时,干旱胁迫抑制药用植物光合色素合成,降低植株光合活性,使光合碳同化降低,阻碍养分运输,最终影响药材的质量和品质。目前,关于桔梗的研究主要集中在化学成分、药理、水肥管理及种子萌发等方面,而有关桔梗逆境生理的报道较少^[7-9]。探讨提高桔梗幼苗耐旱性的生理机制,进而提升桔梗药用品质具有重要的理论和实践指导意义。

因此,本试验以桔梗幼苗为试验材料,通过外源喷施 CaCl_2 ,研究干旱胁迫下钙对桔梗幼苗生物量、渗透调节物质、抗氧化酶活性以及次生代谢产物、矿物质元素含量的影响,考察外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗生长及品质的影响,为干旱、半干旱地区桔梗的抗旱栽培和育种研究提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试桔梗种子购买于安徽亳州,并经南京农业大学王康才教授鉴定确认。选取籽粒饱满、大小均匀的桔梗种子用 1% NaClO 消毒 10 min,蒸馏水冲洗 3~4 次,25 °C 条件下浸种 24 h。待桔梗生长 60 d 后,选取生长健壮、长势一致的桔梗幼苗转入装有栽培基质(泥炭土和蛭石按 $V:V=1:1$ 均匀混合)的塑料花盆中,每盆定苗 3 株,进行干旱胁迫处理。

试验设置 4 个处理:CK,对照,正常供水条件下叶面喷施蒸馏水;DS 处理,干旱胁迫组,干旱胁迫条件下叶面喷施蒸馏水;Ca 处理,正常供水条件下,叶面喷施 10 mmol/L CaCl_2 ;DS+Ca 处理,干旱胁迫条件下叶面喷施 10 mmol/L CaCl_2 。

试验期间采用称重法控制土壤含水量,每天傍晚称重并按照土壤持水量计算每盆的灌水量进行复水,正常供水量为土壤田间持水量的 75%~80%,干旱胁迫处理下土壤含水量为田间持水量 45%~50%。每个处理 3 次重复,每重复 15 株幼苗。其中, CaCl_2 以叶面喷施的方式于每日 18:00 喷施,每 5 d 喷施 1 次,共喷施 2 次,以桔梗叶片湿润而不滴水为标准。干旱处理 15 d 后采集生长健康的桔梗叶片,液氮冷冻,−80 °C 保存,用于生理生化试验检测。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 生物量和主根长

随机取每个处理植株 5 株,用于测定地上和地下部分生物量和根长。首先,将样品用清水洗净后,吸干表面的水分,将地上地下部分分开,分别称取鲜质量;然后样品在 105 °C 杀青 20 min,于 50 °C 恒温烘干至恒重,分别称取地上和地下干质量。同时,在各处理下分别选取 5 株桔梗用直尺分别测量其主根长度。

1.2.2 叶片光合色素含量

选取桔梗植株自上而下的第 3 片叶片 0.2 g,加入 95% 乙醇于黑暗环境中冷浸提 24 h,采用分光光度法测定叶绿素 a、b 及类胡萝卜素含量,每处理重复 3 次^[10]。

1.2.3 光合气体交换参数

各处理随机选取 3 株桔梗幼苗,选择自上而下的第 3 片叶片,采用便携式光合仪(Li-6400, Li-COR, 美国)于晴天上午 8:30—11:00 测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)。

1.2.4 叶片抗逆生理指标

丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定;脯氨酸(Pro)含量采用酸性茚三酮比色法测定;过氧化氢(H_2O_2)含量采用紫外分光光度计法测定;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝染色法测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性采用 NBT 法测定;过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测定;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定^[11];桔梗多糖含量参照于侃超等方法测定^[12];桔梗总黄酮含量采用紫外分光光度仪测定^[13]。

1.2.5 叶片气孔开度

用镊子避开桔梗叶片的主脉直接撕取叶片下表皮,置于滴有蒸馏水的载玻片上,并用毛笔头将叶片表皮平展铺开,盖上盖玻片,在 40 倍光学显微镜下观察并拍照,每个样品随机选 20 个视野,采用 ImageJ 软件测定气孔开度。

1.2.6 桔梗皂苷 D 和游离氨基酸含量

选取桔梗的根部清洗干净,置于烘箱中 105 °C 杀青 10 min,后在 40 °C 条件下烘干至恒重;粉碎机打粉,过 60 目筛后保存,用于桔梗皂苷 D 和游离氨基酸测定。具体测定步骤参照李喜凤等方法^[14]。

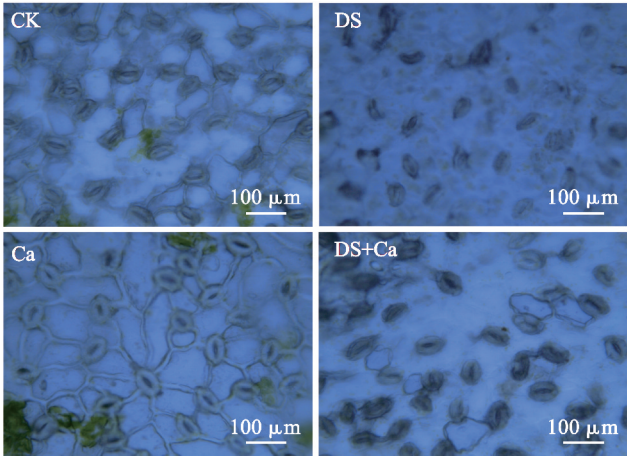
1.2.7 桔梗矿质元素含量

将桔梗地下部(主根、须根)和地上部组织(茎、叶)烘干后粉碎,过筛。分别称取地下部和地上部组

织粉末 0.1 g,加入适量浓硝酸和高氯酸,重复浸提后,N 含量采用凯氏定氮法测定,P 含量采用钼锑抗比色法测定,K、Ca、Fe、Zn、Cu、Mn 含量采用火焰原子吸收分光光度计(AA-6200,日本,SHIMADZU)进行测定。

1.3 数据分析

数据均采用 Excel 2020 软件进行处理,采用 SPSS 21.0 软件进行单因素方差分析,差异显著性检验($P<0.05$)用 Duncan's 法。采用 Origin 2019 和 Excel 2010 作图。各指标间的相关性分析采用 Pearson 相关系数法。



CK. 对照,正常供水、无 CaCl_2 处理;DS. 干旱胁迫处理;Ca. 正常供水条件下喷施 10 mmol/L CaCl_2 ; DS+Ca. 干旱胁迫条件下喷施 10 mmol/L CaCl_2 。数据为 3 次重复的平均值±标准差。不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著($P<0.05$)。下同。

图 1 外源钙对干旱胁迫下桔梗叶片气孔开度的影响

CK, control, normal water supply and without CaCl_2 treatment. DS, drought stress. Ca, spraying 10 mmol/L CaCl_2 under normal water supply. DS+Ca, spraying 10 mmol/L CaCl_2 under drought stress. The data represents mean $\pm$ standard deviation for three replicates. Different lowercase letters indicate significant difference among treatments at the 0.05 level. The same as below.

Fig. 1 Effects of exogenous calcium on stomatal aperture of *P. grandiflorus* leaves under drought stress

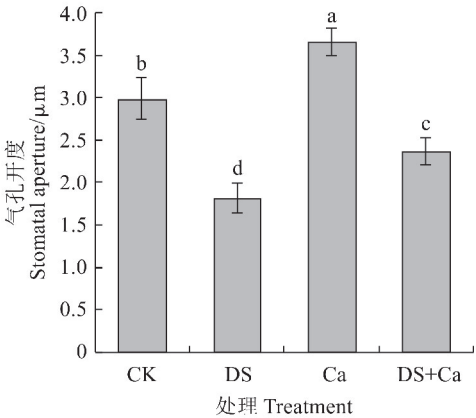
2.2 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗叶片光合作用指标的影响

从表 1 可见,与 CK 相比,桔梗幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量在 DS 处理下分别显著降低 26.83%、19.23%、25.69%和 34.78%,在 Ca 处理下均不同程度增加,且除叶绿素 b 含量外增幅均达到显著水平($P<0.05$)。与 DS 处理相比,DS+Ca 处理桔梗叶片光合色素含量均不同程度增加,其中叶绿素 a、总叶绿素和类胡萝卜素含量分别显著增加 57.67%、44.44%和 100.33%,同时显著高于 CK。同时,与 CK 相比,桔梗幼苗叶片净光合

2 结果与分析

2.1 外源钙对干旱胁迫下桔梗叶片气孔开度的影响

由图 1 可知,与对照(CK)相比,桔梗叶片气孔开度在干旱胁迫(DS)下显著降低了 39.11%,在单独 CaCl_2 处理(Ca)下显著增加了 22.35%。DS+Ca 处理叶片气孔开度较 DS 处理显著上升了 30.28%,但仍显著低于 CK。说明外源钙显著抑制了干旱条件下桔梗叶片气孔开度降低的趋势,但仍未完全恢复至正常水平。



速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)在 DS 处理下分别降低 46.68%、28.57%和 33.04%,而叶片胞间二氧化碳浓度(C_i)显著上升 11.23%;在 Ca 处理下,桔梗叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 分别较 CK 显著增加 18.22%、50.00%、56.09%,而叶片 C_i 显著降低 7.41%;与 DS 处理相比,DS+Ca 处理桔梗叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 分别增加 89.53%、60.00%、83.11%,而叶片 C_i 显著降低 16.20%(表 1)。以上结果说明外源钙能够提高干旱胁迫下桔梗幼苗叶片光合色素含量,并通过调节光合气体交换参数,缓解干旱胁迫造成的光合作用效率降低。

表 1 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗叶片光合色素含量和气体交换参数的影响

Table 1 Effects of exogenous calcium on the chlorophyll content and gas-exchange parameters in *P. grandiflorus* seedlings under drought stress ($n=3$)

处理 Treatment	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content/(mg/g)	叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content/(mg/g)	总叶绿素含量 Total chlorophyll content/(mg/g)	类胡萝卜素含量 Carotenoid content/ (mg/g)
CK	0.82±0.003b	0.26±0.021a	1.09±0.022c	0.23±0.011b
DS	0.60±0.004c	0.21±0.009b	0.81±0.012d	0.15±0.005c
Ca	0.95±0.001a	0.27±0.011a	1.22±0.011a	0.34±0.009a
DS+Ca	0.94±0.008a	0.23±0.020b	1.17±0.011b	0.35±0.008a

处理 Treatment	$P_n/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	$C_i/(\mu\text{mol}/\text{mol})$	$G_s/[\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	$T_r/[\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$
CK	7.52±0.14b	224.42±5.17b	0.14±0.06c	2.30±0.12c
DS	4.01±0.15c	249.63±3.90a	0.10±0.02d	1.54±0.07d
Ca	8.89±0.13a	207.80±6.70c	0.21±0.07a	3.59±0.04a
DS+Ca	7.60±0.13b	209.20±6.03c	0.16±0.01b	2.82±0.06b

注:同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters within the same column indicate significant difference among treatments at the 0.05 level ($P<0.05$). The same as below.

表 2 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗单株生物量的影响

Table 2 Effects of exogenous calcium on the individual biomass of *P. grandiflorus* seedling under drought stress

处理 Treatment	根长 Root length /cm	地上部 Shoot/g		地下部 Root/g	
		鲜质量 Fresh biomass	干质量 Dry biomass	鲜质量 Fresh biomass	干质量 Dry biomass
CK	6.12±0.03a	5.99±0.27a	1.03±0.10a	6.44±0.42a	0.68±0.05a
DS	4.20±0.31c	2.32±0.14c	0.38±0.03c	2.50±0.12c	0.24±0.01d
Ca	5.91±0.20a	5.71±0.22a	0.93±0.07a	6.18±0.44a	0.56±0.04b
DS+Ca	4.90±0.30b	3.89±0.31b	0.64±0.04b	3.85±0.25b	0.42±0.03c

2.3 外源钙对干旱胁迫下桔梗生长的影响

表 2 显示,DS 处理导致桔梗幼苗的根长、地上部鲜质量、地上部干质量、地下部鲜质量和地下部干质量均显著降低,与 CK 相比降幅分别为 31.37%、61.27%、63.11%、61.18%和 64.71%。与 CK 相比,Ca 处理桔梗各指标均不同程度降低,但仅地下部干质量降幅(17.65%)达到显著水平。与 DS 处理相比,DS+Ca 处理桔梗各指标均显著增加,根长、地上部鲜质量、地上部干质量、地下部鲜质量和地下部干质量分别显著升高了 14.29%、40.36%、40.62%、35.06%和 42.86%,但它们仍显著低于 CK。说明外源钙能显著减轻干旱胁迫对桔梗幼苗生长的伤害,但仍然不能恢复至正常水平。

2.4 外源钙对干旱胁迫下桔梗叶片抗逆生理指标的影响

表 3 显示,与 CK 相比,桔梗叶片 MDA、H₂O₂ 含量在 DS 处理下分别显著提高 40.26%、90.56%,

在 Ca 处理下分别显著降低 13.67%和 0.53%,其中 H₂O₂ 含量降幅不显著;与 DS 处理相比,DS+Ca 处理叶片 MDA、H₂O₂ 含量分别显著降低 13.82%和 18.66%,但仍显著高于 CK。说明外源钙能显著减轻干旱胁迫对桔梗幼苗膜透性的伤害,但不能完全恢复至对照水平。同时,与 CK 相比,桔梗叶片脯氨酸和可溶性蛋白含量在 DS 处理下分别显著提高 58.25%和 26.34%;在 Ca 处理下,叶片脯氨酸含量比 CK 稍有降低,可溶性蛋白含量却比 CK 显著上升 18.19%。与 DS 处理相比,DS+Ca 处理使桔梗叶片可溶性蛋白含量显著增加,而脯氨酸含量则变化不显著,但两者均显著高于 CK(表 3)。说明在外源钙缓解桔梗幼苗干旱胁迫伤害的过程中可溶性蛋白发挥着更重要的渗透调节作用。

另外,桔梗叶片中 SOD、CAT 和 POD 活性在 DS 处理下均比 CK 显著增高,分别上升了 23.15%、5.86%和 18.57%;在 Ca 处理下,桔梗叶片中 SOD、

POD 活性与 CK 差异不显著,仅 CAT 活性显著增加 27.56%;与 DS 处理相比,DS+Ca 处理进一步显著提高了桔梗叶片 SOD、POD、CAT 活性,增幅分别达到 25.43%,7.90%,33.92%(表 3)。可见,外源钙能显著诱导提高干旱胁迫下桔梗幼苗抗氧化酶活性和可溶性蛋白含量,有效清除过量活性氧,增强渗透调节能力,减轻膜质过氧化伤害。

2.5 外源钙对干旱胁迫下桔梗药用品质的影响

2.5.1 氨基酸含量

由图 2 可知,与 CK 相比,DS 处理桔梗根中谷氨酸(Glu)、苏氨酸(Thr)、缬氨酸(Val)含量均不同程度增加,天门冬氨酸(Asp)和组氨酸(His)含量明显降低,其总氨基酸含量显著升高 16.82%;与 CK 相比,在 Ca 处理下,桔梗根中天门冬氨酸(Asp)、酪氨酸(Tyr)含量均明显增加,同时甲硫氨酸(Met)含量明显降低,总氨基酸含量显著升高了 6.52%;与 DS 处理相比,DS+Ca 处理下桔梗丝氨酸(Ser)、甘氨酸(Gly)、组氨酸(His)、精氨酸(Arg)、丙氨酸

(Ala)、甲硫氨酸(Met)、胱氨酸(Cys)、异亮氨酸(Ile)、亮氨酸(Leu)、苯丙氨酸(Phe)、赖氨酸(Lys)等游离氨基酸含量增加,而谷氨酸(Glu)、苏氨酸(Thr)、缬氨酸(Val)含量均明显降低,桔梗总游离氨基酸含量显著增加了 5.78%。说明外源钙能通过提高桔梗根中总游离氨基酸含量响应干旱胁迫。

2.5.2 根部次生代谢成分含量

图 3 显示,与 CK 相比,桔梗皂苷 D 含量和多糖含量在 DS 处理下分别显著上升了 10.34%和 15.71%,而总黄酮含量则显著降低了 15.16%;桔梗皂苷 D 含量、多糖、总黄酮含量在 Ca 处理下分别较 CK 处理显著增加了 35.34%、34.87%和 4.19%;与 DS 处理相比,桔梗皂苷 D 含量、多糖含量和总黄酮含量在 DS+Ca 处理下分别显著增加了 10.94%、7.53%和 6.07%,桔梗皂苷 D 和多糖含量还显著高于 CK,而总黄酮含量仍低于 CK。说明外源钙能通过有效调节桔梗根部次生代谢成分含量来响应干旱胁迫。

表 3 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗叶片抗逆生理指标的影响

Table 3 Effects of exogenous calcium on physiological indicators of stress resistance in leaves of *P. grandiflorus* seedlings under drought stress (n=3)

处理 Treatment	丙二醛含量 MDA content /(nmol/g)	过氧化氢含量 H ₂ O ₂ content /(μmol/g)	脯氨酸含量 Proline content /(μg/g)	可溶性蛋白含量 Soluble protein content/(mg/g)	SOD 活性 SOD activity /(U/g)	CAT 活性 CAT activity /(U/g)	POD 活性 POD activity /(U/g)
CK	10.68±0.17c	42.47±2.63c	15.09±1.28b	7.86±0.15c	205.62±9.74c	63.11±5.07d	146.17±7.13c
DS	14.98±0.24a	80.93±3.03a	23.88±3.26a	9.93±0.60b	253.22±8.45b	74.83±2.76c	154.74±4.75b
Ca	9.22±0.49d	42.19±4.80c	15.01±1.39b	9.29±0.12b	220.74±4.45c	80.52±7.98b	140.29±3.28c
DS+Ca	12.91±0.12b	65.83±3.45b	23.81±2.13a	11.04±0.50a	317.61±7.83a	100.21±4.16a	166.96±5.91a

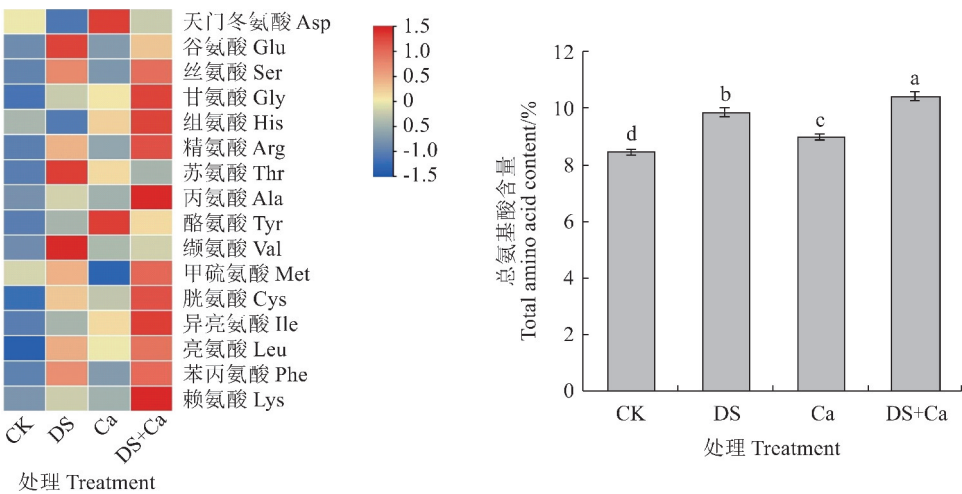


图 2 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗根中氨基酸含量的影响

Fig. 2 Effects of exogenous calcium on the amino acid contents in roots of *P. grandiflorus* seedlings under drought stress

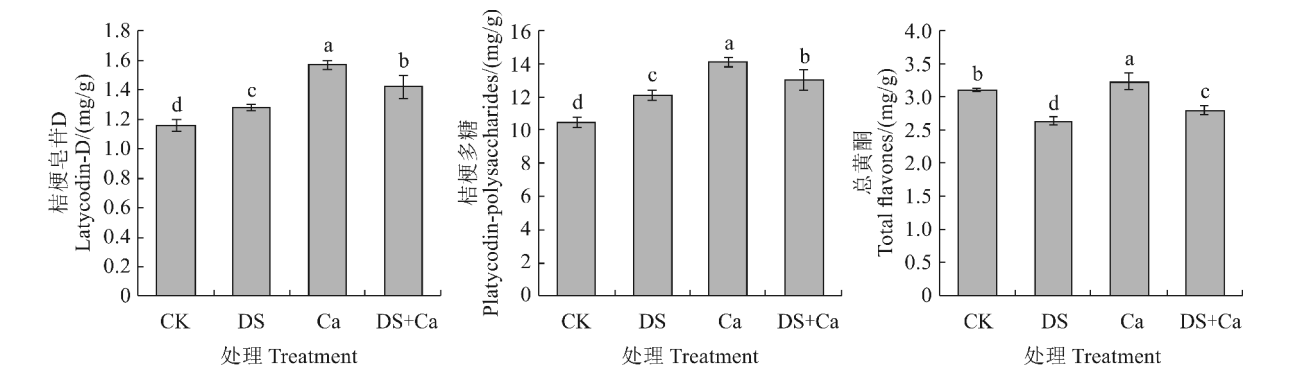


图 3 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗根部皂苷 D、多糖、总黄酮含量的影响
Fig. 3 Effects exogenous calcium on the contents of latycodin-D, polysaccharides, and total flavones in roots of *P. grandiflorus* seedlings under drought stress

2.5.3 矿质元素含量

由表 4 可见,桔梗地下部(主根、须根)N、P、K、Ca、Fe、Zn、Cu、Mn 含量在 DS 处理下均较 CK 显著降低,降幅分别为 26.15%,30.82%,27.56%,27.87%,19.76%,38.34%,18.62%和 32.12%;与 CK 相比,Ca 处理桔梗地下部仅 K、Ca 和 Cu 含量分别显著增加了 16.48%、16.87%和 17.02%,而其余矿质元素含量则无显著变化;与 DS 处理相比,DS+Ca 处理桔梗地下部 N、Ca、Fe、Zn、Cu、Mn 含量分别显著增加了 17.64%、18.37%、16.82%、37.87%、11.82%和 38.12%,P、K 含量则无显著变化。

同时,桔梗地上部(茎、叶)N、P、Ca、Cu、Mn 含量在

DS 处理下较 CK 分别显著降低了 41.76%,69.03%,24.19%,21.50%和 13.48%,而其 Fe、Zn 含量分别显著上升了 3.65%和 9.44%,K 含量则变化不显著;与 CK 相比较,桔梗地上部各矿质元素含量在 Ca 处理下均不同程度增加,且 P、Ca、Zn、Mn 含量增幅达到显著水平;与 DS 处理相比,DS+Ca 处理桔梗地上部 N、P、Ca、Fe、Zn、Cu 和 Mn 含量分别显著上升了 44.81%、29.10%、23.17%、1.63%、2.16%、10.59%和 14.55%,仅 K 含量则变化不显著。以上结果说明干旱胁迫导致桔梗地上部和地下部 N、P、K、Ca、Cu、Mn 含量均显著降低,而外源钙能不同程度地恢复干旱胁迫下桔梗地上部和地下部矿质元素的含量。

表 4 外源钙对干旱胁迫下桔梗矿质元素含量的影响
Table 4 Effects of exogenous calcium on the content of mineral elements of *P. grandiflorus* seedlings under drought stress (n=3)

部位 Part	矿质元素含量 Content of mineral elements				
	元素 Element	CK	DS	Ca	DS+Ca
地下部 Root	N/(mg/g)	31.86±0.74a	23.53±0.61c	32.19±0.66a	27.68±0.69b
	P/(mg/g)	3.18±0.07a	2.20±0.10b	3.02±0.16a	2.34±0.09b
	K/(mg/g)	10.74±0.13b	7.78±0.26c	12.51±0.47a	7.97±0.19c
	Ca/(mg/g)	7.23±0.08b	5.28±0.04d	8.45±0.09a	6.25±0.09c
	Fe/(μg/g)	319.45±10.82a	256.34±10.27c	322.45±8.25a	299.45±4.60b
	Zn/(μg/g)	41.45±1.82a	25.56±1.13c	43.52±1.48a	35.24±2.08b
	Cu/(μg/g)	11.34±0.88b	9.56±0.15d	13.27±1.71a	10.69±0.31c
	Mn/(μg/g)	21.45±0.47a	14.56±0.97b	20.89±0.81a	20.11±1.23a
地上部 Shoot	N/(mg/g)	17.05±0.23a	9.93±0.39c	17.68±0.59a	14.38±0.50b
	P/(mg/g)	4.53±0.49b	2.68±0.18d	5.26±0.45a	3.46±0.33c
	K/(mg/g)	8.42±0.27a	8.28±0.15a	8.46±0.49a	8.29±0.15a
	Ca/(mg/g)	8.31±0.17b	6.30±0.18d	9.57±0.11a	7.76±0.08c
	Fe/(μg/g)	361.93±7.03c	375.17±6.84b	364.33±12.66c	381.32±6.86a
	Zn/(μg/g)	26.97±0.45d	30.61±0.82b	28.23±0.41c	32.27±0.66a
	Cu/(μg/g)	8.42±0.12a	6.61±0.16c	8.46±0.19a	7.31±0.23b
	Mn/(μg/g)	19.06±0.72b	16.49±0.38c	20.13±0.55a	18.89±0.10b

注:同行不同字母表示不同处理间差异显著(P<0.05)。
Note: Different lowercase letters within the same row indicate significant difference among treatments at 0.05 level (P<0.05).

3 讨论

3.1 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗质膜透性、渗透调节及抗氧化系统的影响

干旱胁迫常导致植物体累积大量的 ROS, 细胞内的有机分子和电解质出现外渗, 加剧质膜过氧化, 最终植物细胞膜的结构和完整性遭到破坏^[15]。MDA 是膜脂化的最终产物, 对生物膜具有损伤作用, 能够反映植物细胞膜受损伤程度。本试验中桔梗叶片 MDA 和 H_2O_2 含量在干旱胁迫下显著升高, 表明叶片质膜已经发生氧化胁迫损伤; 外源喷施 10 mmol/L $CaCl_2$ 显著提高了干旱胁迫下桔梗幼苗抗氧化酶活性和可溶性蛋白含量, 有效清除过量活性氧, 增强渗透调节能力, 降低了桔梗叶片 MDA 和 H_2O_2 含量, 减轻膜质过氧化伤害。这与干旱胁迫下, 采用 5 mmol/L 的 Ca^{2+} 处理牡丹 (*Paeonia*) 幼苗的研究结果^[16] 相似。此结果表明, Ca^{2+} 作为第二信使, 可能在细胞质内通过传递干旱信号并诱导桔梗体内相关抗逆基因表达, 来缓解干旱胁迫对植物细胞膜的损害, 增强桔梗的抗旱性。植物遭受干旱胁迫时体内会产生高浓度渗透性化合物如脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白等, 这些物质可维持细胞原生质和环境间的渗透平衡, 从而维持植株的水分平衡。本研究表明, 叶面喷施 10 mmol/L $CaCl_2$ 后, 桔梗叶片脯氨酸较单独干旱处理增加不显著, 而可溶性蛋白含量增加显著, 这与叶面喷施 10 mmol/L Ca^{2+} 能显著增强水稻 (*Oryza sativa* L.) 可溶性蛋白含量结果^[17] 一致。说明在干旱条件下, 喷施外源钙可诱发植物细胞积累较多的渗透物质, 尤其是可溶性蛋白, 从而提高渗透压和稳定蛋白质和细胞膜结构。

抗氧化酶 SOD、POD 和 CAT 能够清除植物体内过多的 ROS。SOD 作为细胞膜保护的第一道防线, 其主要作用将较强毒性的超氧阴离子 (O_2^-) 转化为毒性较轻的 H_2O_2 , 而 POD 则将多种基质作为电子供体把 H_2O_2 还原为 H_2O 。此外, POD 还能够与 CAT 协同作用, 当 CAT 存在于过氧化物酶体 (peroxisome) 和乙醛酸循环体 (glyoxysome) 中, 可以将 H_2O_2 歧化为无毒害 H_2O 和 O_2 , 进一步起到保护细胞膜结构的作用^[18]。本研究中, 干旱胁迫下桔梗幼苗叶片中 SOD、POD 和 CAT 显著高于 CK。这可能因桔梗自身为了抵抗干旱胁迫而诱导抗氧化酶活性上升。Brookes 等研究发现, 一定浓度的钙能够激发植物体中的抗氧化酶防御系统并有效提高不

利环境胁迫下植物体中抗氧化酶活性, 其机理主要通过 Ca^{2+} 信号传导途径启动植物体下游信号网络, 诱导相关基因表达来实现抗氧化酶活性增强^[19]。此外, Ca^{2+} 信号转导通过与 CaM、依赖钙激活的蛋白激酶 (calcium-dependent protein kinases, CD-PKs 或 CPKs) 等相关靶蛋白结合而调节下游靶酶的活性, 从而调节 ROS 代谢, 提高植物对逆境的适应性^[3]。本研究发现干旱胁迫下外源 $CaCl_2$ 处理桔梗幼苗叶片 CAT 活性显著升高, 可能是 Ca^{2+} 通过与 CaM 结合在干旱胁迫过程中参与 ABA 信号通路诱导 CAT 等相关抗氧化酶基因表达所致^[20]。与此同时, Ca^{2+} 还可通过增强蛋白激酶活性, 促进抗氧化物质与相容性物质累积以减轻环境胁迫下过氧化损伤, 来增强植株的抗逆性^[21]。因此, 本研究表明应用外源钙能够进一步增加桔梗幼苗脯氨酸和可溶性蛋白含量, 同时显著提高其抗氧化酶活性, 降低桔梗植株体内膜脂化产物, 减轻活性氧对光合作用的抑制, 从而利于干旱胁迫下桔梗幼苗的生长。

3.2 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗光合色素含量与气体交换参数的影响

干旱胁迫会导致叶绿体结构破坏, 使内囊体内膜上的叶绿素合成受阻, 继而导致光合作用受到抑制^[22]。谭勇等研究表明, 干旱胁迫下菘蓝叶绿素含量、光合气体交换参数和生物量累积均降低^[23]。本研究中干旱胁迫同样导致桔梗幼苗叶片光合色素含量显著降低。光合作用是植物生长发育和物质累积的基础, 也是植物生长发育过程中一项至关重要的生命活动, 而水分是其关键影响因子之一^[24]。干旱胁迫通过影响植物的光合能力, 进一步影响植物的生长发育, 导致 P_n 降低的因素分为气孔限制和非气孔限制两类, 当植物 C_i 降低同时 G_s 上升即为气孔限制因素为主, 当 C_i 上升同时 G_s 降低则为非气孔限制因素为主, C_i 变化的方向取决于占主导因素的那个限制因素^[25-26]。本研究中干旱胁迫导致桔梗幼苗叶片 P_n 下降, 并表现为 C_i 上升、 G_s 降低, 表明干旱胁迫下光合速率降低主要由于非气孔限制因素导致。此结果与外源钙对干旱胁迫下甜菜幼苗光合特性的影响结果^[27] 一致。此外, 干旱条件下桔梗幼苗光合作用效率降低也与植物体内 ROS 水平升高有关, 干旱胁迫致使植物体内 ROS 累积, 诱导植物体内产生氧化胁迫进而抑制了相关蛋白的合成, 尤其是光系统 II 反应中心的组成部分 D1 蛋白合成受阻, 最终导致光合速率降低^[28]。

3.3 外源钙对干旱胁迫下桔梗幼苗生长和药用品质的影响

干旱是影响药用植物生长较为突出的环境因素。李小玲等采用 10% PEG6000 模拟干旱胁迫,发现添加不同浓度 Ca^{2+} 可以有效改善干旱胁迫下黄芩(*Scutellaria baicalensis* Georgi)幼苗生长和药用品质,提高其抗干旱适应能力^[29]。本研究发现干旱条件下桔梗幼苗根长、地上部鲜质量、地上部干质量、根鲜质量和根干质量均显著降低,而喷施外源 CaCl_2 后缓解了以上指标的降低趋势,证明外源钙能有效缓解干旱造成的生长抑制,促进桔梗苗生长。这与早胁迫致使樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)幼苗生物量显著下降,而施加 5~10 mmol/L CaCl_2 能促进受胁迫樟子松幼苗生物量显著增加的结果^[30]一致。

本研究中 DS 处理使桔梗幼苗根中总氨基酸含量比对照显著增加,DS+Ca 处理又比 DS 处理进一步显著增加。Ma 等研究发现精氨酸(Arg)除了在植物体内充当储存和运输氮的重要作用外,还能参与到多胺的合成代谢中,在调节植物光合系统和抗逆性方面发挥重要作用^[31]。本研究中外源 CaCl_2 使桔梗幼苗根中 Pro、Arg、Gly 含量较干旱胁迫处理显著增加,说明干旱胁迫下外源 CaCl_2 可能通过促进桔梗植株内源 Pro、Arg、Gly 等具有渗透调节作用的游离氨基酸的含量,调节胞质溶胶与环境之间的渗透平衡,从而提高植株的渗透调节能力。

药用植物体内的次生代谢产物作为中药材的主要药效成分,是确保中药材品质和质量的物质基础,同时在适应环境、生物间信息交流中发挥着至关重要的作用。众多研究发现,非生物胁迫(如盐胁迫、干旱、重金属、温度)能够改变次生代谢途径相关基因的表达,进而影响植物次生代谢产物的合成。Jia 等研究发现干旱胁迫诱导促进了蒙古黄芪(*Astragalus membranaceus* (Fish) Bunge var. *mongolicus* (Bunge) Hsiao)体内黄酮类成分和黄芪甲苷的合成^[32]。本研究发现干旱胁迫导致桔梗皂苷 D 含

量和桔梗多糖含量显著上升,而同时导致桔梗总黄酮含量显著降低,前者可能由于桔梗通过自身增加合成次生代谢产物来抵御干旱胁迫造成的伤害^[33],后者主要归因于干旱胁迫抑制了黄酮合成相关酶的活性。外源 CaCl_2 能促进桔梗次生代谢成分含量进一步提高,说明外源钙在干旱胁迫条件下主要通过调节抗氧化酶系统活性、渗透调节物质含量,维持桔梗植株内环境相对稳定,使桔梗次生代谢成分合成顺利进行,进而改善药用部位品质。此外,缺水条件下植物也可通过合成一些小分子有机物和吸收无机离子降低细胞的渗透势,改善细胞正常膨压,此过程会改变植物体内的矿质元素含量^[34]。李鑫等研究发现外源 SA 和 ABA 对模拟干旱胁迫下水稻根系中的大量元素 P、Ca、K 和微量元素 Mn、Fe、Zn 的吸收和利用具有一定的影响^[35]。而矿质元素作为评价桔梗品质指标之一,干旱胁迫对其含量也有显著影响。本研究中干旱胁迫导致桔梗地上部和地下部 N、P、K、Ca、Cu、Mn 含量均显著降低,而外源施加 CaCl_2 能不同程度恢复干旱胁迫下桔梗地上部和地下部矿质元素的含量,其可能原因是外源 CaCl_2 使质膜上的 H^+ -ATPase 酶活性增强,从而促进了 ATP 转换为 ADP,在此过程中释放出 H^+ ,使植物根系周围酸环境增强,从而增加 Ca、Cu、Mn 的有效性^[36],其具体分子机制还待进一步研究。

4 结 论

在干旱胁迫条件下,桔梗幼苗叶片叶绿素含量降低,膜脂化产物显著累积,进而导致桔梗生物量和光合作用效率降低,而其根中桔梗皂苷 D、桔梗多糖、总黄酮的含量均显著增加,说明桔梗能通过自身合成次生代谢产物来抵御干旱胁迫造成的伤害。同时,在干旱胁迫下使用外源钙则通过提高桔梗幼苗渗透调节物质含量、增强抗氧化酶活性来减轻体内活性氧累积对植物生长、光合的抑制作用,进而导致根部次生代谢产物和矿质元素含量增加,从而既保障了桔梗的生长,又提高了其药用品质。

参考文献:

- [1] LEE K J, CHOI J H, KIM H G, *et al.* Protective effect of saponins derived from the roots of *Platycodon grandiflorus* against carbon tetrachloride induced hepatotoxicity in mice[J]. *Food and Chemical Toxicology*, 2008, 46(5): 1778-1785.

- [2] 华智锐,李小玲. 外源钙对盐胁迫下黄芩幼苗的生理效应[J]. *江西农业学报*, 2020, 32(1): 13-18.
- HUA Z R, LI X L. Effects of exogenous calcium on physiological characteristics of *Scutellaria baicalensis* seedlings under salt stress[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2020, 32(1): 13-18.

[3] WANG Y H, QIN T Y, PU Z F, *et al.* Foliar application of chelated sugar alcohol calcium improves photosynthesis and tuber quality under drought stress in potatoes (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(15): 12216.

[4] BHATTACHARJEE S. Calcium-dependent signaling pathway in the heat-induced oxidative injury in *Amaranthus lividus* [J]. *Biologia Plantarum*, 2008, 52(1): 137-140.

[5] 滕梦鑫, 徐亚, 于佳玄, 等. 钙对盐胁迫下巴西蕉细胞生长和生理特性的影响 [J]. *分子植物育种*, 2022, 20(18): 6152-6159.

TENG M X, XU Y, YU J X, *et al.* Profiling cell growth and physiological characteristics of Brazil banana under salt stress [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 20(18): 6152-6159.

[6] 王晓丽, 鲁晓燕, 涂文文, 等. 外源 CaCl_2 对 NaCl 胁迫下酸枣幼苗氮代谢的影响 [J]. *西北植物学报*, 2018, 38(9): 1683-1691.

WANG X L, LU X Y, TU W W, *et al.* Effect of exogenous CaCl_2 on the nitrogen metabolism of sour jujube seedlings under NaCl stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(9): 1683-1691.

[7] 刘自刚. 桔梗种子的成熟生理动态研究 [J]. *中草药*, 2009, 40(2): 300-303.

LIU Z G. Study on physiological dynamics of maturation of *Platycodon grandiflorus* seeds [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2009, 40(2): 300-303.

[8] 孙晓春, 黄文静, 李铂, 等. 外源水杨酸对干旱胁迫下桔梗幼苗生理生化指标的影响 [J]. *北方园艺*, 2019, 16: 121-125.

SUN X C, HUANG W J, LI B, *et al.* Effects of exogenous salicylic acid on physiological characteristics of seedlings under drought stress of *Platycodon grandiflorus* [J]. *Northern Horticulture*, 2019, 16: 121-125.

[9] 刘自刚, 沈冰, 张雁. 桔梗种子萌发对低温、干旱及互作胁迫的响应 [J]. *生态学报*, 2013, 33(8): 2615-2622.

LIU Z G, SHEN B, ZHANG Y. Morphological responses to temperature, drought stress and their interaction during seed germination of *Platycodon grandiflorus* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(8): 2615-2622.

[10] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.

[11] 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.

[12] 于侃超, 杨晓杰, 王瑶, 等. 不同提取方法对桔梗多糖体外抗氧化性的影响 [J]. *天然产物研究与开发*, 28(2): 251-256.

YU K C, YANG X J, WANG Y, *et al.* Effect of different extraction methods on the antioxidant activity of polysaccharide in *Platycodon grandiflorus* [J]. *Natural Product Research and Development*, 2016, 28(2): 251-256.

[13] 范树国, 何润兰, 邱璐, 等. 桔梗总黄酮含量的测定 [J]. *江苏农业科学*, 2011, 39(5): 415-417.

FAN S G, HE R L, QIU L, *et al.* Determination of total flavonoids in *Platycodon grandiflorus* [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2011, 39(5): 415-417.

[14] 李喜凤, 杜云锋, 谢新年, 等. 不同产地桔梗药材 HPLC 指纹图谱及桔梗皂苷 D 含量测定研究 [J]. *中成药*, 2010, 32(4): 529-532.

LI X F, DU Y F, XIE X N, *et al.* HPLC fingerprints of *Platycodon grandiflorus* from different habitats and the determination of platycodin-D [J]. *Chinese Traditional Patent Medicine*, 2010, 32(4): 529-532.

[15] ARSHI A, ABDIN M Z, IQBAL M. Effect of CaCl_2 on growth performance, photosynthetic efficiency and nitrogen assimilation of *Cichorium intybus* L. grown under NaCl stress [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2006, 28(2): 137-147.

[16] ZHANG X Y, FANG Z W, LIU H N, *et al.* Exogenous calcium-induced physiological and biochemical changes in tree peony (*Paeonia*) under drought stress [J]. *Photosynthetica*, 2019, 57(4): 904-911.

[17] WEI R, LIU Y, SUI Y, *et al.* Effects of Ca^{2+} and polyethylene glycol on the chlorophyll fluorescence parameters of transgenic *Oscas* rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Photosynthetica*, 2015, 53(3): 336-341.

[18] HE L Z, LI B, LU X M, *et al.* The effect of exogenous calcium on mitochondria, respiratory metabolism enzymes and ion transport in cucumber roots under hypoxia [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 11391.

[19] BROOKES P S, YOON Y, ROBOTHAM J L, *et al.* Calcium, ATP, and ROS: A mitochondrial love-hate triangle [J]. *American Journal of Physiology Cell Physiology*, 2004, 287(4): C817-C833.

[20] YANG T, POOVAIAH B W. Hydrogen peroxide homeostasis: Activation of plant catalase by calcium/calmodulin [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(6): 4097-4102.

[21] WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, *et al.* Heat tolerance in plants: An overview [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 61(3): 199-223.

[22] XIONG L M, SCHUMAKER K S, ZHU J K. Cell signaling during cold drought and salt stress [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 165-183.

[23] 谭勇, 梁荣锁, 董娟娥, 等. 水分胁迫对菘蓝生长发育和有效成分积累的影响 [J]. *中国中药杂志*, 2008, 33(1): 19-22.

TAN Y, LIANG Z S, DONG J E, *et al.* Effect of water stress on growth and accumulation of active components of *Isatis indigotica* [J]. *China Journal of Chinese Materia*

Medica, 2008, 33(1): 19-22.

[24] 王东清, 李国旗, 王 磊. 干旱胁迫下红麻和大麻状罗布麻水分生理及光合作用特征研究[J]. 西北植物学报, 2012, 32(6): 1198-1205.

WANG D Q, LI G Q, WANG L. Daily dynamics of photosynthesis and water physiological characteristics of *Apocynum venetum* and *Apocynum acannabinum* under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, 32(6): 1198-1205.

[25] 孙大伟, 杨 玲, 毛 霞, 等. 外源 CaCl_2 缓解东京四照花幼苗盐胁迫的生理机制[J]. 西北植物学报, 2023, 43(3): 441-449.

SUN D W, YANG L, MAO X, *et al.* Physiological mechanism of CaCl_2 application relieving salt-stressed seedlings of *Cornus hongkongensis* subsp. *tonkinensis*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(3): 441-449.

[26] EARL H J. Stomatal and non-stomatal restrictions to carbon assimilation in soybean (*Glycine max*) lines differing in water use efficiency[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, 48(3): 237-246.

[27] 梅书洋, 何敏敏, 耿 贵, 等. 外源钙对干旱胁迫下甜菜幼苗生长的影响[J]. 中国糖料, 2022, 44(3): 34-40.

MEI S Y, HE M M, GEN G, *et al.* Effects of exogenous calcium on growth of sugar beet seedlings under drought stress[J]. *Sugar Crops of China*, 2022, 44(3): 34-40.

[28] GILROY S, SUZUKI N, MILLER G, *et al.* A tidal wave of signals: Calcium and ROS at the forefront of rapid systemic signaling[J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19: 623-630.

[29] 李小玲, 华智锐, 何娇娇. 干旱条件下外源钙对商洛黄芩生理特性的影响[J]. 江西农业学报, 2019, 31(4): 31-35.

LI X L, HUA R Z, HE J J. Effects of exogenous calcium on physiological characteristics of Shangluo *Scutellaria baicalensis* under drought stress[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2019, 31(4): 31-35.

[30] 周靖夕. 外源钙对干旱胁迫下樟子松幼苗生理生化特性的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.

[31] MA X F, CHENG Z J, QIN R Z, *et al.* OsARG encodes an arginase that plays critical roles in panicle development and grain production in rice[J]. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 2013, 73(2): 190-200.

[32] JIA X, SUN C S, LI G. Y, *et al.* Effects of progressive drought stress on the physiology, antioxidative enzymes and secondary metabolites of radix astragali [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(12): 262-276.

[33] ZAHIR A, ABBASI B H, ADIL M, *et al.* Synergistic effects of drought stress and photoperiods on phenology and secondary metabolism of *Silybum marianum* [J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2014, 174(2): 693-707.

[34] 白艳波, 李 娇, 张宝龙, 等. 干旱胁迫对植物矿质元素影响的研究进展[J]. 生物技术通报, 2013, 31(3): 15-18.

BAI Y B, LI J, ZHANG B L, *et al.* Research advance on effect of drought stress on mineral elements of plant[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2013, 31(3): 15-18.

[35] 李 鑫, 王银茹, 任晓宁, 等. 外源 SA 和 ABA 对 PEG 胁迫下水稻根系矿质元素的影响[J]. 安徽农业科学, 2022, 50(16): 115-118.

LI X, WANG Y R, REN X N, *et al.* Effects of exogenous SA and ABA on mineral elements in roots of rice under PEG stress[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, 50(16): 115-118.

[36] 戴森焕, 吴海诚, 张茂星, 等. 细胞膜 H^+ -ATP 酶在矿质营养中的作用[J]. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(11): 2118-2129.

DAI S H, WU H C, ZHANG M X, *et al.* Roles of plasma membrane H^+ -ATPases in plant mineral nutrition[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28(11): 2118-2129.