

## 钙对半夏生理特性及光合生理的影响

汪 雷,马 琛,高海立,徐 涛

(浙江理工大学生命科学学院,杭州 310018)

**摘 要:** 分析不同钙浓度处理下半夏叶片生理特性、叶绿素荧光参数及光合生理参数的变化,找出适宜的钙肥施用浓度,为半夏的钙肥合理实施提供参考依据。在全苗期对半夏叶面喷施不同浓度的  $\text{CaCl}_2$ ,10 d 后测定半夏叶片生理生化指标,并测定半夏叶片叶绿素含量、光合作用参数及叶绿素荧光参数。结果表明:钙离子对半夏 POD、CAT、SOD 三种酶活性有促进作用,600 mg/L 浓度时三种酶活性最高,丙二醛含量随钙浓度升高而呈现先降后升趋势,在 600 mg/L 浓度时到达最低;600 mg/L 浓度钙处理明显提高叶绿素含量,同时电子传递速率、光合量子产量、光化学猝灭系数呈先升后降的趋势,而非光化学猝灭系数却呈先降后升趋势;600 mg/L  $\text{Ca}^{2+}$  浓度处理显著提高叶片净光合速率、蒸腾速率,降低胞间二氧化碳浓度;因此,600 mg/L  $\text{Ca}^{2+}$  能提高生理酶活和叶绿素含量,进而促进新陈代谢,改善光合作用。

**关键词:** 半夏;钙离子;生理特性;叶绿素荧光;光合生理;光合作用

**中图分类号:** Q416

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1673-3851(2018)07-0461-07

### 0 引 言

半夏(*Pinellia ternata* (Thunb.) Breit.)为天南星科药用植物,其块茎经炮制干燥可入药,性温味辛,具有降逆止呕、燥湿化痰、消痞散结的功效,是我国传统治痰止吐中药<sup>[1]</sup>。 $\text{Ca}^{2+}$  是半夏生长必需的营养元素之一,植物体内  $\text{Ca}^{2+}$  正常浓度维持在 0.1%~5.0%,因此保证植物体内正常的钙浓度才能使维持植物体的生长发育<sup>[2]</sup>。正常情况下,缺钙是很少见的,但是在植物生长发育过程中,高盐、高温或低温、土壤水分不良和根系活力不高等不良环境因素的影响都会导致植物钙素吸收不足。在逆境环境中,植物体需氧代谢会加快,从而产生一系列过多的活性氧簇(Reactive oxygen species, ROS),损害细胞膜,加剧细胞氧化衰老,破坏植物体内微平衡<sup>[3]</sup>。植物抗逆境生理生化等分子调控机制发挥自我保护作用,产生一系列清除逆境胁迫产生的过多 ROS 的保护酶,如过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶

(Catalase, CAT)、超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)等<sup>[4]</sup>。逆境对植物的伤害通过膜的过氧化生成过氧化物,从而对植株产生伤害,如丙二醛(Malondialdehyde, MDA)等<sup>[5]</sup>。因此深入探究钙离子对半夏的生理特性的影响,对于不良环境下半夏的抗逆性的提高能提供科学依据。

植物对逆境的应答反应有  $\text{Ca}^{2+}$  参与,胞外  $\text{Ca}^{2+}$  要穿过质膜进入胞内起作用<sup>[6]</sup>。Gong 等<sup>[7]</sup> 研究发现, $\text{Ca}^{2+}$  浓度处理对玉米幼苗的耐热性有明显增强作用,植物细胞感受并传导逆境刺激信号的明显变化是胞质中  $\text{Ca}^{2+}$  浓度发生变化。李灿雯等<sup>[8]</sup> 认为植物的抗氧化系统通过调节  $\text{Ca}^{2+}$  浓度来提高其抗逆性,而且  $\text{Ca}^{2+}$  对提高叶绿体的活性具有重要作用。 $\text{Ca}^{2+}$  在光合电子传递发挥重要作用,不仅可以增强能量在捕光色素或反应中心之间的传递,还可以使放氧核心复合物的荧光发射强度增加<sup>[9]</sup>。此外,钙离子能促进 PSII 潜在活性保持较高水平<sup>[10]</sup>,因此适当提高植株的钙水平可以促进叶片的光合作用。

收稿日期:2018-01-05 网络出版日期:2018-05-10

基金项目:国家自然科学基金项目(30772712)

作者简介:汪 雷(1989-),男,河南省信阳人,硕士研究生,主要从事植物生理学方面研究。

通信作者:徐 涛,E-mail: xutao1998cn@163.com

为了获得半夏钙肥的最适施用浓度范围,本文通过研究在不同浓度的氯化钙溶液作用下半夏叶片生理和代谢响应的差异,探讨  $\text{Ca}^{2+}$  对半夏生理酶活性、光合作用参数、叶绿素荧光参数等生理生化因素的影响,为半夏的种植优化、提高品质提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

本实验材料为三叶半夏 (*P. ternata*), 选择大小相近、形态一致的块茎为繁殖材料, 材料取自湖北襄阳地区。采用盆栽 (14 cm×15 cm) 栽种, 用蛭石作栽培基质, Hoagland-Arnon 基本营养液浇施每盆基质, 每盆定植 15 株, 置于实验室遮阳棚内。Hoagland-Arnon 完全营养液配方作为大量元素和微量元素配方, 其中用  $\text{KNO}_3$  代替  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , pH 值调至 6.0。当每盆半夏植株叶片完全展开时, 大致高 8~10 cm 左右, 在基本营养液的基础上, 用  $\text{CaCl}_2$  作外源钙处理, 设计 6 个不同水平 (0、200、400、600、800 mg/L 和 1000 mg/L) 浓度处理, 每个处理 3 盆。每隔 5 d 喷施 200 mL 于叶面, 直至半夏倒苗, 在全苗期各处理中每盆挑选 10 株生长良好, 长势一致的成熟植株, 取其中间叶片进行光合指标和生理指标测定, 重复 3 次。

### 1.2 相关指标测定方法

#### 1.2.1 生理酶活指标测定

SOD 活性根据梁爱华等<sup>[11]</sup>氮蓝四唑光氧化还原法测定, POD 活性根据袁庆华等<sup>[12]</sup>愈创木酚显色法测定, 紫外吸收法测定 CAT 活性参考文献<sup>[13]</sup>, MDA 含量参照高俊凤<sup>[5]</sup>硫代巴比妥酸显色法测定。

#### 1.2.2 叶绿素含量测定

取半夏新鲜叶片, 将叶片清洗干净, 除去叶片中脉部分并剪碎混匀。称取 0.2 g 混匀的新鲜叶片, 称 3 份, 放入研钵中, 加少量液氮磨碎, 再加入 2 mL 80% 丙酮, 研磨成匀浆, 装入 2 mL 离心管, 静置至组织变白。再过滤到 25 mL 试管中, 用丙酮定容至 25 mL, 采用分光光度计法测定叶绿素含量, 在 721 分光光度计 (上海菁华科技仪器有限公司) 测定溶液在波长 663、645 nm 下的吸光度<sup>[14]</sup>, 用 80% 丙酮溶液为空白对照, 测定吸光度值的计算按照参考文献<sup>[15]</sup>, 叶绿素 a 和叶绿素 b 含量可用公式表示为:

$$C_a = 12.7 \times OD_{663} - 2.69 \times OD_{645},$$

$$C_b = 22.9 \times OD_{645} - 4.68 \times OD_{663},$$

$$\text{叶绿素含量}/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{Fw}) = \frac{C \times V_T}{Fw \times 1000} \times n,$$

其中:  $C$  为叶绿体色素的浓度, mg/L;  $OD$  为吸光度值; 12.70、2.69、22.90 和 4.68 系数为比吸收系数;  $Fw$  为鲜重, g;  $V_T$  为提取液总体积, mL;  $n$  为稀释倍数。

#### 1.2.3 叶绿素荧光参数测定

夜晚将待测样品放入暗室暗处理 30 min, 利用超便携式调制叶绿素荧光仪 (Mini-PAM, 上海泽泉科技股份有限公司) 按照预先编好的程序测定, 选取生长良好的叶片测定电子传递速率 (Electron transfer rate,  $ETR$ )、光化学猝灭系数 (Photochemical quenching,  $qP$ )、光合量子产量 (Photosynthetic quantum yield,  $Yield$ ) 和非光化学猝灭系数 (Non-photochemical quenching,  $qN$ ) 等, 选取长势一致的叶片重复 3 次实验, 取 3 次数据的平均值分析。

#### 1.2.4 光合作用参数测定

挑选天气晴朗的晴天, 于上午 9:00—12:00, 利用 Li-6400 便携式光合仪 (上海泽泉科技股份有限公司) 测定叶片的净光合速率 (Photosynthesis,  $P_n$ )、蒸腾速率 (Transpiration rate,  $Tr$ )、气孔导度 (Stomatal conductance,  $G_s$ ) 和胞间二氧化碳浓度 (Intercellular carbon dioxide concentration,  $C_i$ ) 等参数, 设定仪器温度 30 °C, 光量子通量密度为 800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,  $\text{CO}_2$  浓度 380  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ , 选取长势一致的叶片重复 3 次实验, 取 3 次数据的平均值分析。

#### 1.2.5 数据分析

本实验数据均以平均值±标准误进行表示, 平均值之间的统计学意义是由 Duncan 的多个范围的测试评估 ( $p \leq 0.05$  作为显著性)。所有数据统计分析和方差检验用 Excel 2013 和 SPSS 17.0, 并用 Origin 8.0 进行绘图。

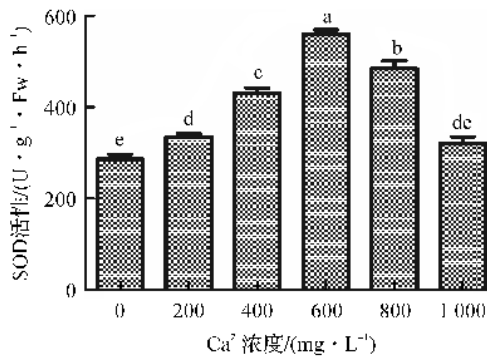
## 2 结果与分析

### 2.1 不同钙浓度对叶片生理酶活性的影响

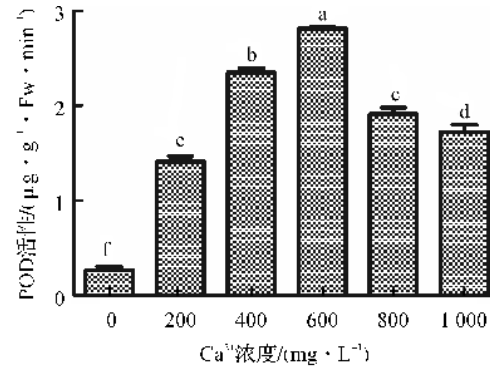
图 1(a) 为不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对半夏叶片 SOD 活性的影响, 结果表明:  $\text{Ca}^{2+}$  对半夏叶片中 SOD 活性影响显著; 在  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 0、200、1 000 mg/L 时, SOD 活性均较低。由图 1(a) 可知, 钙浓度的升高导致半夏叶片中 SOD 活性随之呈先升后降的趋势, 600 mg/L 浓度时最高, 但是当  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 1 000 mg/L 时 SOD 活性却较低。这表明钙离子浓度并不是越高越好, 高浓度的钙盐处理会抑制酶的活性, 只有适宜的  $\text{Ca}^{2+}$  浓度能提高半夏叶片中 SOD 的活性。图 1(b) 为

不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对半夏叶片 POD 活性的影响,图 1(b) 显示,  $\text{Ca}^{2+}$  处理的实验组, 叶片中 POD 活性明显升高, 呈现出先升高后降低的趋势。POD 活性在  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 600 mg/L 时达到最大, 但过高浓度的  $\text{Ca}^{2+}$  会抑制半夏叶片内的 POD 活性。图 1(c) 为不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对半夏叶片 CAT 活性的影响, 结果表明: 半夏叶片中 CAT 活性随着  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的升高, 呈现先升高后下降的趋势,  $\text{Ca}^{2+}$  对半夏叶片 CAT 活性影响明显。由图 1(c) 可知, 当  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 600 mg/L

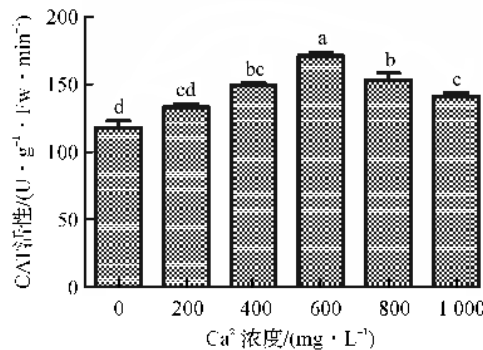
时, CAT 活性最高。图 1(d) 为不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对半夏叶片 MDA 含量的影响, 由图 1(d) 可知, MDA 的含量随着  $\text{Ca}^{2+}$  浓度的增加而呈现先下降后增加的趋势,  $\text{Ca}^{2+}$  处理明显降低半夏叶片中 MDA 含量, 其中 MDA 含量在  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 600 mg/L 时最低, 但是高浓度的钙处理 MDA 的含量升高, 表明高浓度的钙处理不能改善膜脂过氧化, 适宜浓度的  $\text{Ca}^{2+}$  处理可以降低半夏叶片中 MDA 的含量, 降低膜氧化程度, 稳定生物膜<sup>[16]</sup>, 提高半夏的抗逆性。



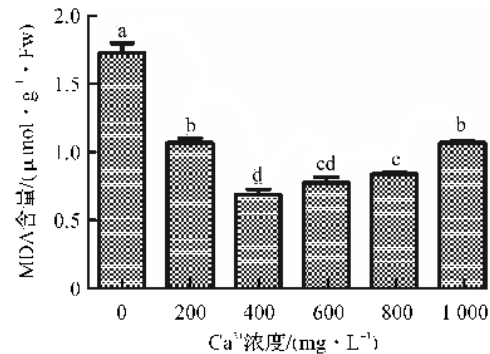
(a) 不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对半夏叶片 SOD 活性的影响



(b) 不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对半夏叶片 POD 活性的影响



(c) 不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对半夏叶片 CAT 活性的影响



(d) 不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对半夏叶片的 MDA 含量的影响

图 1 不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对叶片生理酶活性的影响

## 2.2 不同钙浓度对叶片叶绿素含量的影响

图 2 为不同钙处理下叶绿素含量的变化, 由图 2 可知  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 200~1000 mg/L 处理与对照相比均提高叶绿素 a、b 含量及叶绿素总量, 当  $\text{Ca}^{2+}$  浓度为 600 mg/L 时, 叶绿素含量明显高于其他处理组, 因此适当提高  $\text{Ca}^{2+}$  浓度明显提高叶绿素 a/叶绿素 b 比值, 叶绿素 a/叶绿素 b 比值高低反映植株维持光合系统的协调性的强弱, 是植物对逆境适应的一种表现<sup>[17]</sup>。

## 2.3 不同钙浓度对叶片叶绿素荧光参数的影响

图 3 为不同钙处理下叶片荧光参数变化, 由图可知不同钙处理的叶绿素荧光参数存在比较明显的差异。由图 3(a) 可知,  $\text{Ca}^{2+}$  处理可提高半夏叶片的实际光合效率, 电子传递速率 (ETR) 随光照

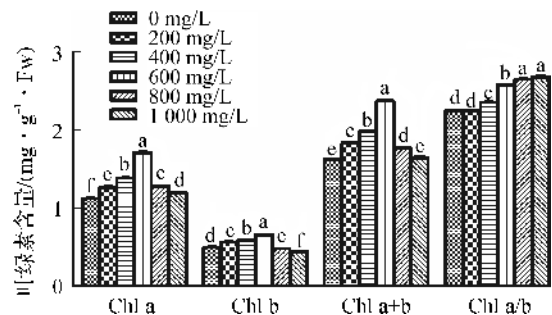


图 2 不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对叶片叶绿素含量的影响

强度 (PAR) 的增加均呈上升趋势, 600 mg/L 的钙处理明显高于其他处理组。图 3(b) 显示, 非光化学淬灭系数 ( $q_N$ ) 随着钙处理有所下降, 至 600 mg/L 时达最低,  $q_N$  值的降低说明更多的光能被用于  $\text{CO}_2$  固定; 光化学淬灭系数 ( $q_P$ ) 随光强的变

化规律如图 3(c), 在不同钙处理下,  $qP$  在低光强条件下降低很快, 随着光强的增加,  $qP$  降低速率显著减缓, 由图 3(c) 可知 600 mg/L 浓度下  $qP$  值较

好。Yield 表示 PSII 的实际光化学效率, 图 3(d) 表明随着光强的升高, 600 mg/L 钙处理下降速度最慢, 且都高于其他实验组。

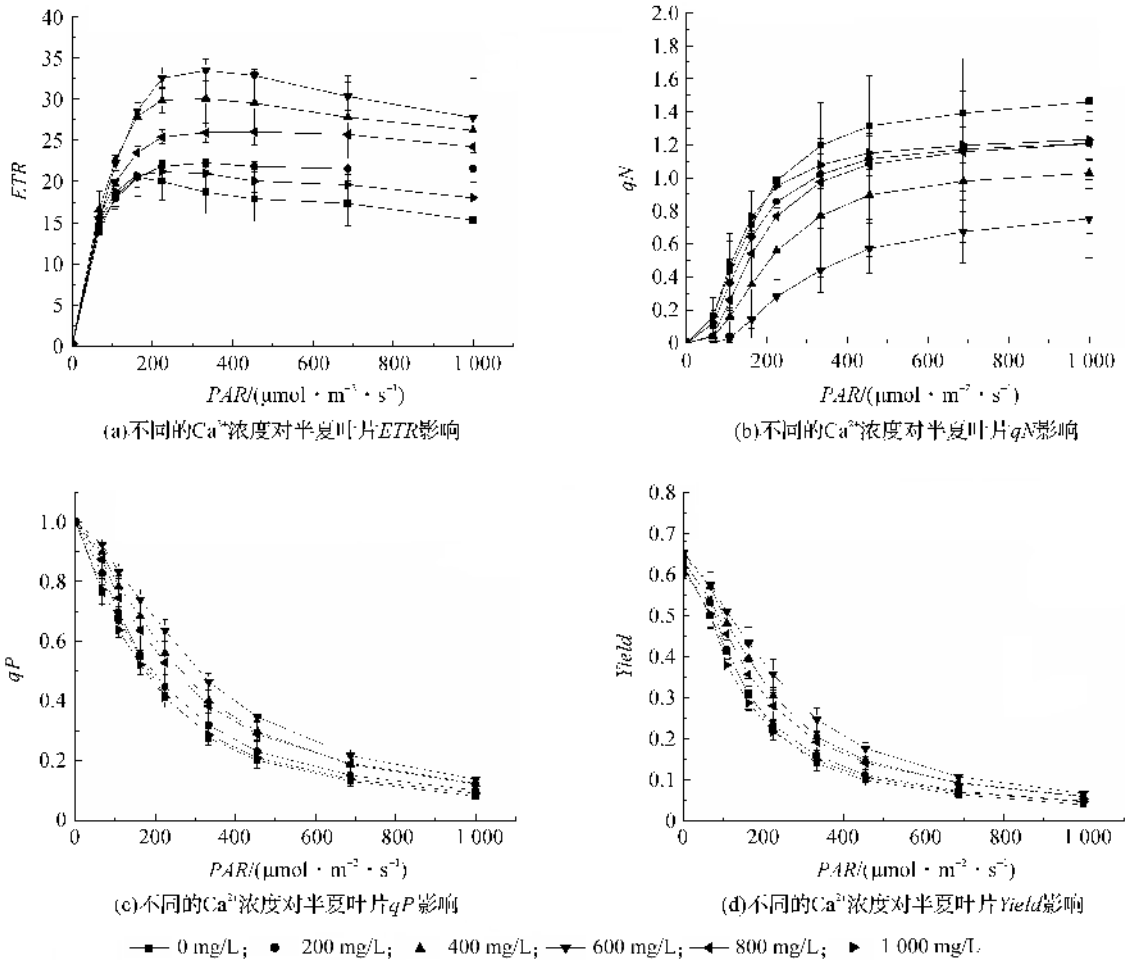


图 3 不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对叶片叶绿素荧光参数的影响

#### 2.4 不同钙浓度对叶片光合参数的影响

表 1 为不同钙浓度对叶片光合参数的影响, 由表 1 可知钙处理却使  $Pn$  升高, 600 mg/L 浓度处理是对照 0 mg/L 浓度的 2.27 倍, 对照的胞间  $\text{CO}_2$  最高, 400、600、800 mg/L 钙处理对比对照组  $C_i$  下降显著, 与  $C_i$  相反, 一定浓度  $\text{Ca}^{2+}$  处理显著降低气孔导度,  $\text{Ca}^{2+}$  处理下气孔较对照有一定程度的关

闭, 钙处理在高温下提高光合速率并非气孔因素, 反而能对高温下的叶片有一定的保护作用; 低浓度的  $\text{Ca}^{2+}$  处理与对照相比差异显著, 高浓度的  $\text{Ca}^{2+}$  处理降低气孔导度, 蒸腾作用也有所降低, 在 600 mg/L 浓度  $\text{Ca}^{2+}$  处理下, 显著提高叶片的净光合速率, 胞间  $\text{CO}_2$  浓度明显降低, 同时蒸腾作用显著增强。

表 1 不同  $\text{Ca}^{2+}$  浓度对叶片光合参数的影响

$\text{Ca}^{2+}$ 浓度/(mg · L <sup>-1</sup> )	$Pn/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$C_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$G_s/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$Tr/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
0	$2.432 \pm 0.501^d$	$339.62 \pm 6.631^a$	$0.124 \pm 0.002^a$	$2.155 \pm 0.003^b$
200	$3.093 \pm 0.044^c$	$323.31 \pm 1.087^b$	$0.117 \pm 0.001^b$	$2.418 \pm 0.024^a$
400	$4.306 \pm 0.150^b$	$152.17 \pm 7.912^d$	$0.032 \pm 0.002^e$	$0.831 \pm 0.041^e$
600	$5.518 \pm 0.197^a$	$122.91 \pm 7.447^e$	$0.046 \pm 0.001^c$	$1.278 \pm 0.019^c$
800	$4.058 \pm 0.028^b$	$185.25 \pm 4.909^c$	$0.035 \pm 0.002^d$	$0.925 \pm 0.021^d$
1000	$1.436 \pm 0.054^e$	$316.82 \pm 2.639^b$	$0.036 \pm 0.001^d$	$0.931 \pm 0.005^d$

注: 同系列数据后的不同字母分别表示在 0.05 水平上显著差异。



### 3 讨 论

钙是植物生长必需的营养元素之一,在植物生长发育过程中起着重要的作用。在正常环境下,植物可以从土壤中汲取生长所需的钙元素,但在不良环境下植物中的钙元素的吸收受阻从而影响植物的生长发育。张海平<sup>[18]</sup>对花生的钙处理研究发现一定的钙处理可以提高花生的生理代谢及各种生理酶活;继红等<sup>[19]</sup>发现钙处理小麦种子,可显著提高小麦幼苗叶片的光合速率以及叶绿素含量;张燕等<sup>[20]</sup>研究钙对烟草叶片高温条件下的生理影响中发现钙处理提高烟草叶片膜稳定性和膜保护酶活性,有利于保护细胞膜结构,降低高温对烟草幼苗的伤害;高向阳等<sup>[21]</sup>研究发现钙离子能将蛋白质的羟基、磷酸酯、以及膜表面上的磷酸盐结合起来,维持抗氧化酶高活性,从而保持膜结构和功能的稳定性。在逆境下,半夏体内的 ROS 增加,MDA 等有害的过氧化产物会积累,膜脂过氧化会加强,细胞器功能受到损害,DNA 与其他生物大分子会发生降解,细胞衰老加剧,甚至导致细胞凋亡。SOD、POD、CAT 都是植物体内重要的保护酶,三者协同作用,紧密联系,共同保护植物的正常生长发育。本文结果表明,SOD、POD、CAT 活性随着  $\text{Ca}^{2+}$  浓度升高都呈现先升高后下降的趋势;SOD 是生物体内普遍存在的参与氧代谢的一种含金属酶,能迅速清除机体内 ROS,是清除活性氧的一种关键酶,可催化  $\text{O}_2^-$  的歧化反应,生成氧和  $\text{H}_2\text{O}_2$ <sup>[15]</sup>;植物体内的 SOD 含量与植物的衰老与抗逆性密切相关<sup>[22]</sup>。SOD 参与植物细胞中抗氧化剂的产生过程,清除细胞内多余的超氧阴离子,降低自由基浓度,缓解膜脂过氧化,是植物抗氧化系统的第一道防线<sup>[23]</sup>。

一定浓度的钙处理能提高半夏的 SOD 活性,但过高浓度钙处理反而抑制 SOD 活性,并且 600 mg/L 浓度的钙处理能促进超氧化物歧化酶的活性;POD 是普遍存在于植物体内,并且活性较高的一种重要保护酶,主要清除细胞内的  $\text{H}_2\text{O}_2$ ,参与以  $\text{H}_2\text{O}_2$  或有机过氧化物为还原剂的各种氧化反应,与植物的呼吸作用、光合作用、生长素的氧化以及木质素的形成密切相关<sup>[5]</sup>,通过氧化还原反应将  $\text{H}_2\text{O}_2$  还原为  $\text{H}_2\text{O}$ ,从而使细胞组织组织免受破坏。此外 POD 活性随植物生长发育进程以及环境条件的改变而变化,因此 POD 活性可以反应植物体内的代谢及抗逆性的变化。在本实验中,400~600 mg/L 浓度范围内,半夏的 POD 活性维持一个较高水平,600 mg/L 浓度处理最好;CAT 是植物体内重要的保护酶之

一,是以一种铁卟啉为辅基的酶类清除剂,能协同 SOD、POD 迅速清除代谢中产生的  $\text{H}_2\text{O}_2$ ,缓解膜脂过氧化<sup>[24]</sup>。MDA 是膜脂过氧化重要的产物之一,其含量反映膜脂氧化的程度<sup>[25]</sup>,常结合蛋白质导致蛋白质偶联从而损害细胞膜,其含量反映细胞膜脂过氧化程度,因此可以通过测定 MDA 含量了解膜系统受损程度。本文中, $\text{Ca}^{2+}$  处理降低半夏叶片 MDA 的积累,MDA 含量越低表示植株生长旺盛,实验结果显示 600 mg/L 浓度的钙处理下 MDA 含量较低,有助于缓解膜脂过氧化。

叶绿素荧光参数在植物生化过程中的变化可以与 ATP 合成、 $\text{CO}_2$  固定、电子传递等过程紧密联系起来,反应植物叶片光化学反应效率的高低、吸收光能的多少,激发能传递的强弱等光合作用一系列的原初反应过程,直接反映植物生长状况<sup>[26]</sup>。叶绿素含量是反映植物光合能力的重要指标之一,有研究发现光合色素容易受到活性氧的破坏, $\text{Ca}^{2+}$  可通过调节抗氧化系统清除活性氧来保护<sup>[27]</sup>。叶绿素 a/叶绿素 b 比值反映类囊体膜垛叠程度,对同一植物而言,叶绿素 a/叶绿素 b 比值直接反映植物对光量子的有效吸收、传递和利用,以及叶片光化学效率的高低<sup>[28]</sup>。本研究结果表明,600 mg/L 浓度处理增强了半夏叶片光合色素的稳定性, $\text{Ca}^{2+}$  处理提高 a/b 比值,进一步证实  $\text{Ca}^{2+}$  可能通过结合膜表面上的磷酸盐、磷酸酯以及蛋白质的羟基保持膜结构及功能的稳定性<sup>[29]</sup>。叶绿体类囊体膜上的光化学反应中心的光能转换效率随着钙处理浓度的升高而升高,但钙处理浓度过高又会抑制光合转换效率; $qP$  指由光合作用引起的荧光淬灭,反映植物光合活性的高低以及 PS II 反应中心的开放程度,其中 PS II 天线色素吸收光能后,用于光合作用的电子传递<sup>[30]</sup>, $qN$  反映植物热耗散的能力的变化,600 mg/L 浓度  $\text{Ca}^{2+}$  处理下  $qN$  较低; $qP$  在 600 mg/L 浓度处理下却较高,这表明适宜的钙处理会增大 PS II 反应中心开放程度,增强 PS II 电子传递活性,同时 PS II 反应中心光电子传递能量占所吸收光能的比例明显增强, $ETR$  也有所增强<sup>[31]</sup>。

光合作用效率的高低直接决定植物生长发育,探讨影响植物光合速率的因素对促进植物生长发育至关重要<sup>[32]</sup>。胡龙娇等<sup>[33]</sup>在研究光质对半夏组培苗的生理特性和光合特性影响时发现气孔因素和非气孔因素都对叶片光合速率有影响,叶肉细胞气体扩散阻抗, $\text{CO}_2$  的溶解度,Rubisco 对  $\text{CO}_2$  的亲合力都是影响叶片光合速率的关键因素<sup>[34]</sup>。叶片光合速率是由气孔因素和非气孔因素两个方面共同影

响,温度对叶片光合速率影响显著。已有研究表明,依据  $P_n$ 、 $C_i$ 、 $G_s$  的变化方向可以判断光合速率变化的影响因素,在高温环境下光合作用受到抑制并非气孔因素,可能是叶片气孔关闭导致叶肉细胞气体扩散阻抗增加<sup>[35]</sup>,  $\text{CO}_2$  的溶解度下降,叶肉细胞同化能力降低, Rubisco 酶对  $\text{CO}_2$  的亲合力降低,光合中心关键成分的热稳性降低<sup>[36]</sup>。杨卫星等<sup>[9]</sup>认为  $\text{Ca}^{2+}$  处理能增加叶片气孔限制值,可以维持气孔正常开闭的能力。本文中随着  $\text{Ca}^{2+}$  浓度提高,  $G_s$ 、 $T_r$  降低,这表明  $\text{Ca}^{2+}$  在一定程度上降低半夏的气孔导度,使气孔有所关闭;  $P_n$  却升高,表明  $\text{Ca}^{2+}$  提高光合速率并非气孔因素; 600 mg/L 浓度  $\text{Ca}^{2+}$  处理下,  $P_n$  显著增强,伴随着  $C_i$  降低和  $T_r$  增强,这表明该浓度处理下能显著提高半夏光合作用。

#### 4 结 论

在植物细胞中,  $\text{Ca}^{2+}$  作为重要的胞内第二信使之一,能在逆境胁迫下对植物的生长发育起调控作用;当植物体处在逆境胁迫的情况下,钙调节通道调控植物体内生理生化过程,影响植物对环境的适应。本实验通过研究在不同浓度的  $\text{CaCl}_2$  溶液作用下半夏叶片生理和代谢响应的差异,得到以下结论:

a) 钙离子对半夏 POD、CAT、SOD 三种酶活性有促进作用,当  $\text{Ca}^{2+}$  浓度逐渐升高时,三者活性呈现先升高后下降的趋势,至 600 mg/L 浓度时三种酶活性最高,且此时 MDA 含量较低。

b) 随着  $\text{Ca}^{2+}$  浓度升高明显提高了叶绿素含量,同时  $ETR$ 、 $Yield$  和  $qP$  呈先升后降的趋势,  $qN$  呈先降后升趋势; 600 mg/L  $\text{Ca}^{2+}$  浓度处理显著提高叶片的  $P_n$  和  $T_r$ ,降低胞间  $C_i$ 。因此,钙离子提高保护酶活性和叶绿素含量,进而促进新陈代谢,改善光合作用,对提高半夏的抗逆性有着重要的调节作用。

#### 参考文献:

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典[M]. 北京: 化学工业出版社, 2005: 398.
- [2] 崔秋花. 渗透胁迫诱导玉米根尖细胞钙离子浓度及钙通道变化研究[D]. 石家庄: 河北师范大学, 2007: 7-9.
- [3] 崔慧萍, 周薇, 郭长虹. 植物过氧化物酶体在活性氧信号网络中的作用[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2017, 33(3): 220-226.
- [4] 王赞文, 梁宗锁, 韩蕊莲. 水涝胁迫对党参的生长、生理特性及多糖含量的影响[J]. 浙江理工大学学报, 2017, 37(6): 893-900.
- [5] 高俊凤. 植物生理学实验技术[M]. 西安: 世界图书出版

- 公司, 2000: 208-230.
- [6] Gong M, Li Y J, Dai X, et al. Involvement of calcium and calmodulin in the acquisition of heat-shock induced thermo tolerance in maize seedlings[J]. Journal of Plant Physiology, 1997, 150(5): 615-621.
- [7] Gong M, Chen S N, Song Y Q, et al. Effect of calcium and calmodulin on intrinsic heat tolerance in relation to antioxidant systems in maize seedlings[J]. Functional Plant Biology, 1997, 24(3): 371-379.
- [8] 李灿雯, 王康才, 罗庆云, 等. 外源  $\text{Ca}^{2+}$  处理对高温胁迫下半夏植株保护效应及主要成分积累规律的影响[J]. 中国中药杂志, 2012, 37(19): 2875-2878.
- [9] 杨卫星, 黑刚刚, 李姣姣, 等. 外源  $\text{Ca}^{2+}$  对高温胁迫下半夏光合参数及有效成分积累的影响[J]. 中国中药杂志, 2014, 39(14): 2614-2618.
- [10] 谭伟, 李庆亮, 罗音, 等. 外源  $\text{CaCl}_2$  预处理对高温胁迫烟草叶片光合作用的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(11): 3871-3879.
- [11] 梁爱华, 马富裕, 梁宗锁, 等. 旱后复水激发玉米根系功能补偿效应的生理学机制研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(4): 58-64.
- [12] 袁庆华, 桂枝, 张文淑. 苜蓿抗感褐斑病品种内超氧化物歧化酶、过氧化物酶和多酚氧化酶活性的比较[J]. 草业学报, 2002, 11(2): 100-104.
- [13] Jia W, Zhang J. Water stress-induced abscisic acid accumulation in relation to reducing agents and sulfhydryl modifiers in maize plant[J]. Plant cell & Environment, 2000, 23(12): 1389-1395.
- [14] Zhang J, Wang L, Zheng Y, et al. Effects of Bemisia tabaci (Gennadius) infestation and squash silver leaf disorder on Cucurbita pepo L. leaf[J]. Scientia Horticulturae, 2017, 217(1): 8-16.
- [15] Porra R J. The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls a and b[J]. Photosynthesis Research, 2002, 73(1/2/3): 149-156.
- [16] 简令成, 王红.  $\text{Ca}^{2+}$  在植物细胞对逆境反应和适应中的调节作用. 植物学报, 2008, 25(3): 255-267.
- [17] 李红芳, 谷巍, 席彩彩, 等. 卷柏复苏过程中抗氧化系统响应机制及海藻糖含量变化[J]. 植物生理学报, 2016, 35(12): 1872-1876.
- [18] 张海平. 钙调控花生生长发育的细胞生理机制研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2003: 16-28.
- [19] 由继红, 陆静梅, 杨文杰. 钙对低温胁迫下小麦幼苗光合作用及相关生理指标的影响[J]. 作物学报, 2002, 28(5): 693-696.
- [20] 张燕, 方力, 李天飞, 等. 钙对烟草叶片热激忍耐和活性氧代谢的影响[J]. 植物学报, 2002, 19(6): 721-726.
- [21] 高向阳, 杨根平, 许志强, 等. 水分胁迫下钙对大豆膜脂过氧化保护酶系统的影响[J]. 华南农业大学学报,

- 1999, 2(1): 7-12.
- [22] 马伟荣, 童军茂, 单春会. 超氧化物歧化酶(SOD)的特性及在植物抗逆性方面的研究进展[J]. 食品工业, 2013(9): 154-158.
- [23] 杨根平, 高向阳, 荆家海. 水分胁迫下钙对大豆叶片光合作用的改善效应[J]. 作物学报, 1995, 21(6): 711-716.
- [24] 邵从本, 罗广华, 王爱国, 等. 几种检测超氧化物歧化酶活性反应的比较[J]. 植物生理学报, 1983, 5(1): 48-51.
- [25] 吴桂云. 大叶黄杨叶片衰老与细胞膜脂质过氧化的关系[J]. 沧州师范学院学报, 2010, 26(3): 97-98.
- [26] Pokorska B, Zienkiewicz M, Powikrowska M, et al. Differential turnover of the photosystem II reaction centre D1 protein in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize[J]. Biochim Biophys Acta, 2009, 1787(10): 1161-1169.
- [27] Minorsky P V. An heuristic hypothesis of chilling injury in plants: A role for calcium as the primary physiological transducer of injury[J]. Plant cell & Environment, 1985, 8(2): 75-94.
- [28] 陈贵林, 贾开志. 钙和钙调素拮抗剂对高温胁迫下茄子幼苗抗氧化系统的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(1): 197-202.
- [29] Maslenkova L T, Zanev Y, Popova L P. Adaptation to salinity as monitored by PSII oxygen evolving reactions in Barley Thylakoids[J]. Journal of Plant Physiology, 1993, 142(5): 629-634.
- [30] 尤鑫, 龚吉蕊. 叶绿素荧光动力学参数的意义及实例辨析[J]. 西部林业科学, 2012, 41(5): 90-94.
- [31] 宗申, 利容千, 王建波. 外源  $\text{Ca}^{2+}$  预处理对高温胁迫下辣椒叶片细胞膜透性和 GSH、AsA 含量及  $\text{Ca}^{2+}$  分布的影响[J]. 植物生态学报, 2001, 25(2): 230-234.
- [32] 陈青君, 张福漫, 王永健, 等. 黄瓜对低温弱光反应的生理特征研究[J]. 中国农业科学, 2003, 36(1): 77-81.
- [33] 胡龙娇. 诱导子及光质对半夏生长与次生代谢影响研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2013: 59-61.
- [34] Jiang L, Jiang B, Shen Z, et al. Chlorophyll fluorescence: A non-destructive and rapid tool to select chinese fir clones best adapted to a particular region[J]. Baltic Forestry, 2016, 22(1): 74-80.
- [35] 韩吉梅, 张旺锋, 熊栋梁, 等. 植物光合作用叶肉导度及主要限制因素研究进展. 植物生态学报, 2017, 41(8): 914-924.
- [36] Pastur G M, Lencinas M V, Peri P L, et al. Photosynthetic plasticity of nothofagus pumilio, seedlings to light intensity and soil moisture[J]. Forest Ecology & Management, 2007, 243(2/3): 274-282.

## Effects of calcium on physiological characteristics and photosynthetic physiology of *Pinellia ternata*

WANG Lei, MA Chen, GAO Haili, XU Tao

(College of Life Science, Zhejiang Sci-Tech University, Hangzhou 310018, China)

**Abstract:** The changes of physiological properties, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic physiological parameters of *Pinellia ternata* leaves treated with different calcium concentration were analyzed to find out the appropriate calcium fertilizer concentration and offer the reference basis for calcium fertilizer application for *Pinellia ternata*.  $\text{CaCl}_2$  of different concentration was sprayed for *Pinellia ternata* leaves in the seedling stage. Physiological and biochemical indicators of *Pinellia ternata* leaves were determined after 10 d. Meanwhile, chlorophyll content, photosynthesis parameters and chlorophyll fluorescence parameters of *Pinellia ternata* leaves were determined. The results showed that  $\text{Ca}^{2+}$  could promote enzymatic activity of POD, CAT and SOD of *Pinellia ternata*. The activity of the three enzymes reached the highest under the concentration of 600 mg/L. Malondialdehyde content first decreased and then rose with the increase of  $\text{Ca}^{2+}$  concentration, and malondialdehyde content reached the minimum under the concentration of 600 mg/L. Calcium treatment under the concentration of 600 mg/L could obviously improve chlorophyll content. Meanwhile, electron transfer rate, photosynthetic quantum yield and photochemical quenching coefficient first rose and then decreased, while non-photochemical quenching coefficient first decreased and then increased. 600 mg/L  $\text{Ca}^{2+}$  treatment could significantly promote net photosynthetic rate and transpiration rate of leaves, and reduce intercellular  $\text{CO}_2$  concentration. Thus, 600 mg/L  $\text{Ca}^{2+}$  can enhance enzyme activity and chlorophyll content, then promote metabolism and improve photosynthesis.

**Key words:** *Pinellia ternata*;  $\text{Ca}^{2+}$ ; physiological characteristics; chlorophyll fluorescence; photosynthetic physiology; photosynthesis

(责任编辑: 唐志荣)