

盐胁迫下唐古特白刺对外源Ca²⁺的生理响应

袁晓婷, 刘威, 宣亚楠, 张艳艳, 闫永庆*

东北农业大学园艺学院, 哈尔滨150030

摘要: 为探讨Ca²⁺与盐生植物耐盐性的关系, 以唐古特白刺(*Nitraria tangutorum*)为试验材料, 研究不同浓度外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺的生理响应, 结果表明, 盐浓度不高于300 mmol·L⁻¹时, 施加一定浓度Ca²⁺ (≤15 mmol·L⁻¹)可增加唐古特白刺叶片相对含水量, 提高叶片水势与根系活力, 降低电解质外渗率, 减少MDA含量, 增加脯氨酸的积累, 同时提高SOD和POD活性, 且这种趋势随Ca²⁺浓度的增加而增加。而高浓度Ca²⁺ (>15 mmol·L⁻¹)对唐古特白刺各生理指标均表现出不同程度的抑制作用, 影响唐古特白刺的正常代谢活动。说明一定浓度的Ca²⁺ (≤15 mmol·L⁻¹)能有效缓解盐胁迫(NaCl≤300 mmol·L⁻¹)对唐古特白刺造成的伤害, 高盐胁迫下外施Ca²⁺缓解作用不明显, 甚至表现为抑制作用。

关键词: 盐胁迫; Ca²⁺; 唐古特白刺

Physiological Effects of Exogenous Ca²⁺ on *Nitraria tangutorum* under Salt Stress

YUAN Xiao-Ting, LIU Wei, XUAN Ya-Nan, ZHANG Yan-Yan, YAN Yong-Qing*

College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

Abstract: *Nitraria tangutorum* was used to investigate the relationship between calcium and salt tolerance of halophytes; physiological responses to exogenous calcium of different concentrations under salt stress were studied. The results showed that applying appropriate calcium (≤15 mmol·L⁻¹) was able to increase the leaf relative water content and leaf water potential, enhance root activity, and reduce electrolyte leakage and MDA content, while accumulating proline and increasing SOD, POD activity when NaCl concentration was not higher than 300 mmol·L⁻¹, and the trend increased with the rising of calcium concentrations. Yet high concentration of calcium (>15 mmol·L⁻¹) have shown inhibition on the physiological indices of *N. tangutorum*, affecting the normal metabolic activity. It suggested that appropriate calcium (≤15 mmol·L⁻¹) can effectively alleviate the salt stress (NaCl≤300 mmol·L⁻¹) damage to *N. tangutorum*, and the alleviating effect was not obvious under high salt stress, even showing inhibition to plant.

Key words: salt stress; calcium; *Nitraria tangutorum*

钙是植物必需的一种矿质营养元素, 它对维持细胞壁、细胞膜以及膜结合蛋白的稳定性, 调节无机离子运输, 且作为细胞内生理生化反应的第二信使偶联外信号, 调控多种酶活性等都具有重要的作用(Bush 1995; 余叔文和汤章成1998)。外源钙对许多植物的盐害效应具有缓解作用, 当植物受到盐胁迫时, 植物能够通过提高细胞质游离Ca²⁺的浓度, 抑制活性氧物质的生成, 保护细胞质膜的结构, 维持正常的光合作用, 从而在作物对盐胁迫的感受、传递、响应和适应过程中发挥作用(颜宏等2000; Tattini和Traversi 2009; 杨风军等2010)。

朱晓军等(2004)研究表明, 外源Ca²⁺能有效改善水稻的光合作用, 降低丙二醛(MDA)含量和细胞膜透性, 增强保护酶活性。NaCl胁迫条件下, 营

养液中加施CaCl₂可有效防护胁迫所致的氧化损伤, 维持较高的超氧化物歧化酶(SOD)活性, 进而维持较高的光合效率、光系统II的功能(薛延丰和刘兆普2006)。外加Ca²⁺能通过提高拟南芥对盐胁迫的适应而增加K⁺含量、脯氨酸含量并降低丙二醛的含量, 增强植物抗离子、渗透和氧化等胁迫的能力, 从而缓解盐对拟南芥幼苗的伤害, 提高拟南芥的耐盐性(马淑英和赵明2006)。Cabañero等(2006)研究认为, Ca²⁺能够很好地维持水通道蛋白

收稿 2013-08-26 修定 2013-10-29

资助 东北农业大学博士启动基金(2012RCB63)和黑龙江省教育厅科学技术研究项目(11551052)。

* 通讯作者(E-mail: yanyongqing1966@163.com; Tel: 0451-55190563)。

的活性功能, 进而保证盐胁迫下细胞水分代谢的平衡。可见外源钙在离子选择吸收、膜系统的保护及光合功能的维护等多方面起到了对盐胁迫伤害的保护作用。

但外源钙的缓解作用也有一定的限制性, 即适宜的Ca²⁺浓度可以促进植物的生长, 缓解盐害效应, 但外源Ca²⁺浓度较高时, 其促进作用减弱, 甚至抑制植物的生长(Murillo-Amador等2006)。

目前对Ca²⁺对植物耐盐性的调控作用研究大多集中在作物及非盐生植物(杨利艳和韩榕2011; Patel等2011; 陈晓云等2012; Nasir Khan等2012), 且主要集中在对植物的缓解效应上, 对盐生植物的研究尚未见报道。本研究以盐生植物唐古特白刺(*Nitraria tangutorum*)一年生苗为试验材料, 探究不同浓度外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺的生理生化影响, 探讨Ca²⁺对植物耐盐性的调控作用, 以期Ca²⁺与植物耐盐性相关研究奠定基础。

材料与方法

1 材料

材料为唐古特白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr.)一年生实生苗, 种子购自吉林省白城市林科院。

2 试验材料培养与处理

2.1 材料的培养

2012年3月将经温水浸种24 h后的种子播种于装有纯净河沙的穴盘中育苗, 待幼苗长出4~5片真叶时, 定植到10 cm×10 cm的塑料花盆中, 栽培基质为园土:蛭石=1:1。2013年5月选取长势一致的一年生实生苗, 用清水浸泡去除根际泥土, 再用蒸馏水漂洗干净, 并用去离子水冲洗后每盆3株种植于15 cm×15 cm的塑料花盆中, 栽培基质为纯净河沙, 用1/2Hoagland全营养液浇灌培养, 待充分缓苗后, 进行盐胁迫处理。

2.2 材料的处理

对唐古特白刺进行NaCl胁迫处理, 设100、200、300和400 mmol·L⁻¹四个梯度, CaCl₂分别设0、5、10、15和20 mmol·L⁻¹五个浓度, 采用完全随机试验设计, 共设20个处理, 每盆为一个处理, 每个处理3个重复共60盆。将NaCl和CaCl₂按设计浓度加入到Hoagland营养液中, 浇灌处理。为防止盐激效应, 各处理都以1/2Hoagland+50 mmol·L⁻¹ NaCl作起

始浓度, 每天递增50 mmol·L⁻¹ (弋良朋和王祖伟2011), 达到预设浓度后, 按各处理NaCl及CaCl₂浓度连续处理7 d, 每天浇灌一次, 浇灌量为细沙持水量的2倍(每盆约200 mL), 约2/3的溶液流出, 从而将以前累积于细沙中的盐冲洗掉, 以保持盐浓度的恒定。在处理结束后的第2天取样测定相关指标。

2.3 相关指标的测定

参照高俊凤(2006)的方法, 烘干称重法测定叶片相对含水量, 阿贝折射仪(WAY-2WAJ型, 上海)测定叶片水势; TTC还原法测定根系活力; 电解质外渗率的测定采用相对电导率法, 用DDS-11A型电导率仪(雷磁仪器, 上海)测定; 硫代巴比脱酸法测定MDA含量; 磺基水杨酸法测定脯氨酸含量(李合生2003); NBT法测定SOD活性(陈建勋和王晓峰2002), 愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性(陈建勋和王晓峰2002)。每个指标重复测定3次, 取平均值。

2.4 数据处理

采用Excel 2010进行数据处理和绘图, SPSS 17.0进行显著性分析。

实验结果

1 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片相对含水量的影响

由图1可以看出, 随着外源Ca²⁺浓度升高, 叶片

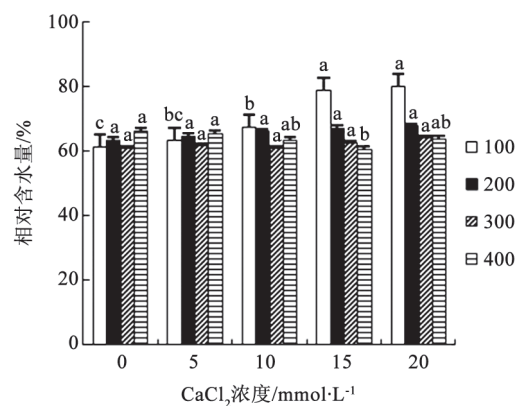


图1 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片相对含水量的影响

Fig.1 Effects of exogenous Ca²⁺ on the leaf relative water content of *N. tangutorum* under salt stress

图例中的100、200、300和400分别表示NaCl 100、200、300和400 mmol·L⁻¹四个处理。下图同。同一NaCl浓度不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

相对含水量逐渐增加,这种变化随着NaCl浓度的增加而逐渐减弱,NaCl浓度达400 mmol·L⁻¹时,随外源Ca²⁺浓度的增加,叶片相对含水量逐渐降低,在Ca²⁺浓度为15 mmol·L⁻¹时,降到最低为60.42%,后又略有增加。NaCl浓度为100 mmol·L⁻¹时,外源Ca²⁺对唐古特白刺叶片相对含水量的影响差异显著($P<0.05$),200、300 mmol·L⁻¹ NaCl处理下,差异不显著,说明外源Ca²⁺能显著提高低盐(NaCl<200 mmol·L⁻¹)胁迫下唐古特白刺叶片相对含水量。

2 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片水势的影响

由图2可以看出,随着Ca²⁺浓度的增加,不同盐处理下唐古特白刺叶片的水势均有不同程度的升高,这种趋势在盐浓度为300 mmol·L⁻¹时最为明显,以15 mmol·L⁻¹浓度达到最高,比不添加Ca²⁺时增加193.75%,而在Ca²⁺浓度达到20 mmol·L⁻¹时,不同浓度盐处理下叶片水势较15 mmol·L⁻¹时均下降,但仍高于不外施Ca²⁺时的水势,说明一定浓度的外源Ca²⁺能提高叶片水势,减轻盐胁迫带来的水分亏缺,提高植物抗性。

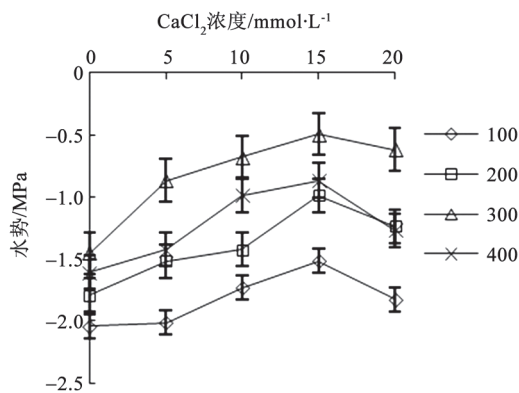


图2 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片水势的影响
Fig.2 Effects of exogenous Ca²⁺ on leaf water potential of *N. tangutorum* under salt stress

3 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺根系活力的影响

由图3可以看出,低盐(100 mmol·L⁻¹ NaCl)胁迫下唐古特白刺根系活力随Ca²⁺浓度升高而升高。随盐浓度升高,根系活力均在Ca²⁺浓度为15 mmol·L⁻¹时最大,随后降低。说明盐胁迫下添加外源Ca²⁺能有效提高唐古特白刺根系活力,提高植物对不良环境的抗性。

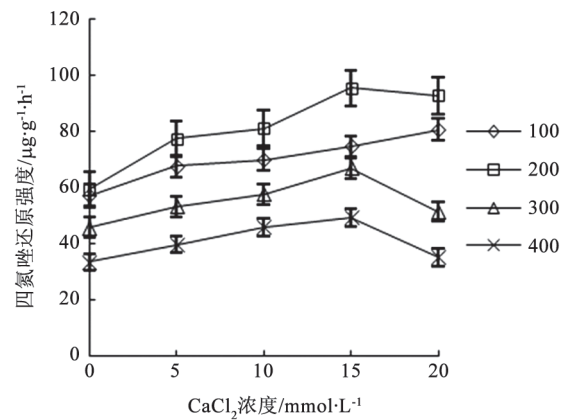


图3 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺根系活力的影响
Fig.3 Effects of exogenous Ca²⁺ on root activity of *N. tangutorum* under salt stress

4 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺细胞膜透性的影响

由图4可以看出,随着Ca²⁺浓度的增加,电解质外渗率均有不同程度的降低,100、200、300 mmol·L⁻¹ NaCl处理下均在Ca²⁺浓度20 mmol·L⁻¹时分别比不添加Ca²⁺时显著降低57.31%、72.62%和48.72%,400 mmol·L⁻¹ NaCl处理后,电解质外渗率则在Ca²⁺浓度为15 mmol·L⁻¹时降低至70.30%,说明外源Ca²⁺能缓解盐胁迫对细胞膜的伤害,降低电解质外渗率。

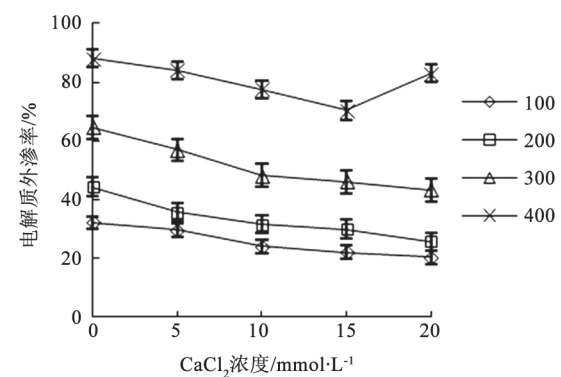


图4 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片细胞膜透性的影响
Fig.4 Effects of exogenous Ca²⁺ on leaf cell membrane permeability of *N. tangutorum* under salt stress

5 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片丙二醛含量的影响

由图5可以看出,外源Ca²⁺明显降低了盐胁迫

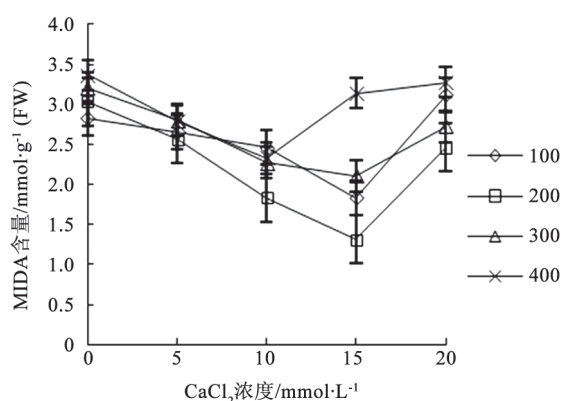


图5 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片MDA含量的影响

Fig.5 Effects of exogenous Ca²⁺ on leaf MDA content of *N. tangutorum* under salt stress

下MDA的含量,与不添加Ca²⁺相比,100、200、300 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫下MDA含量在Ca²⁺浓度为15 mmol·L⁻¹时降至最低,随后升高,400 mmol·L⁻¹ NaCl下MDA含量则在Ca²⁺为10 mmol·L⁻¹时比不添加Ca²⁺显著降低了44.59%,随后逐渐上升。由此说明一定浓度的外源Ca²⁺能降低盐胁迫下膜脂受伤的程度,增强植物对盐环境的抗性。而Ca²⁺浓度过高时,也对植物造成一种胁迫,即离子毒害,膜脂过氧化程度增加,MDA含量增加。

6 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片脯氨酸含量的影响

由图6可以看出,随着盐浓度的升高,脯氨酸

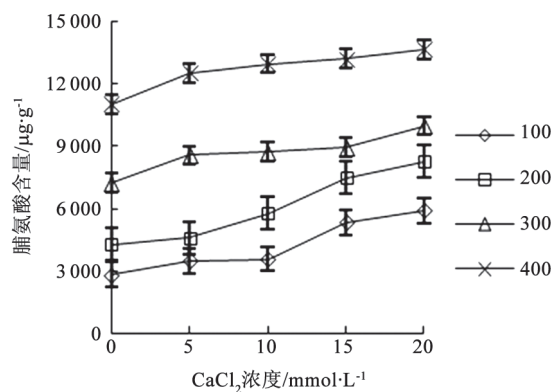


图6 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片脯氨酸含量的影响

Fig.6 Effects of exogenous Ca²⁺ on leaf proline content of *N. tangutorum* under salt stress

含量显著增加,保证了唐古特白刺较强的耐盐性。随Ca²⁺浓度的升高,不同盐处理下的脯氨酸含量均有不同程度的升高,100、200 mmol·L⁻¹盐处理下脯氨酸含量的积累速率大于300、400 mmol·L⁻¹盐处理。由此说明,外源Ca²⁺能有效促进渗透调节物质脯氨酸的合成与积累,降低盐胁迫对植物的伤害。

7 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片SOD活性的影响

由图7可以看出,外源Ca²⁺浓度不高于15 mmol·L⁻¹时,随着Ca²⁺浓度的升高,SOD活性均呈现不同程度的升高,且随盐浓度升高,SOD活性增加的幅度逐渐增大。100 mmol·L⁻¹ NaCl处理下,SOD活性则随着Ca²⁺浓度的升高持续增加,其他盐处理下SOD活性则在Ca²⁺浓度为20 mmol·L⁻¹时降低。由此说明,一定浓度的外源Ca²⁺能有效提高盐胁迫下植物体内SOD活性,有效清除植物体内的氧自由基,提高植物的抗盐性,以15 mmol·L⁻¹ Ca²⁺效果为佳。

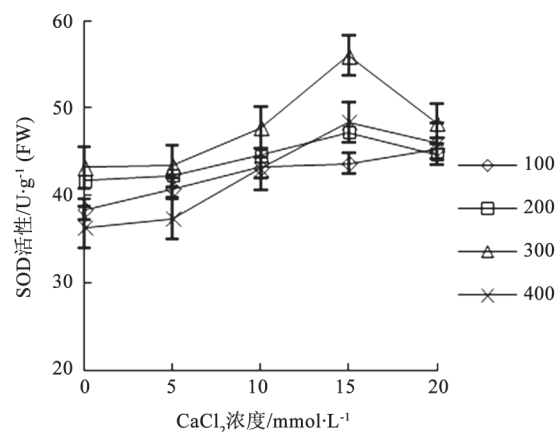


图7 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片SOD活性的影响

Fig.7 Effects of exogenous Ca²⁺ on leaf SOD activity of *N. tangutorum* under salt stress

8 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片POD活性的影响

由图8可以看出,随着Ca²⁺浓度增加,不同盐处理下唐古特白刺叶片的POD活性呈现先升高后降低的趋势。100、200 mmol·L⁻¹ NaCl处理下,POD活性在Ca²⁺浓度为15 mmol·L⁻¹时达到最大值,300、400 mmol·L⁻¹ NaCl处理下则在Ca²⁺浓度为10 mmol·L⁻¹时均达到最大值,后又略有下降。由此说

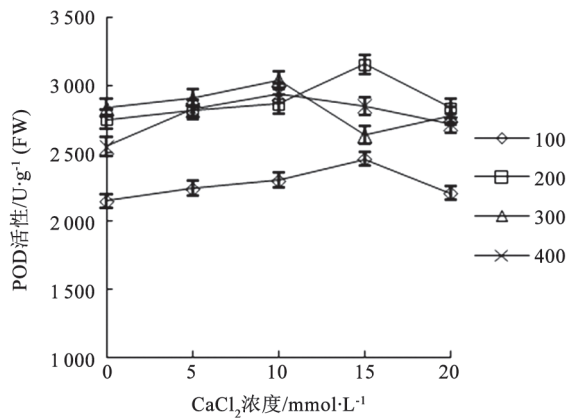


图8 外源Ca²⁺对盐胁迫下唐古特白刺叶片POD活性的影响
Fig.8 Effects of exogenous Ca²⁺ on leaf POD activity of *N. tangutorum* under salt stress

明,一定浓度的Ca²⁺能有效提高植物体内POD活性,以抑制膜内不饱和脂肪酸的过氧化作用,维持细胞质膜的稳定性和完整性,以Ca²⁺浓度为10、15 mmol·L⁻¹效果为佳。

9 生理指标与NaCl浓度和Ca²⁺浓度间的方差分析

方差分析表明(表1),不同NaCl浓度和Ca²⁺浓度以及两者间的交互作用对唐古特白刺根系活力、细胞膜的电解质外渗率、MDA含量的影响均达到极显著水平($P<0.01$),对叶片相对含水量无显著影响;不同盐浓度和Ca²⁺浓度对叶片水势、脯氨酸含量及SOD活性的影响均达到极显著水平($P<0.01$),交互作用则没有显著影响。只有盐浓度对POD活性有显著影响,Ca²⁺浓度及交互作用对POD活性无显著影响。

表1 生理指标与NaCl浓度和Ca²⁺浓度间的方差分析

Table 1 Effect of NaCl content, Ca²⁺ content and the interaction effects on different physiological indexes of *N. tangutorum*

测定指标	NaCl浓度		Ca ²⁺ 浓度		NaCl浓度×Ca ²⁺ 浓度	
	F	P	F	P	F	P
叶片相对含水量	2.891	0.047 ^{NS}	1.354	0.267 ^{NS}	1.277	0.270 ^{NS}
叶片水势	21.709	0.000 ^{**}	51.172	0.000 ^{**}	1.033	0.458 ^{NS}
根系活力	147.872	0.000 ^{**}	14.747	0.000 ^{**}	3.551	0.001 ^{**}
电解质外渗率	22.085	0.000 ^{**}	6.345	0.006 ^{**}	5.173	0.000 ^{**}
MDA含量	33.692	0.000 ^{**}	55.200	0.000 ^{**}	7.506	0.000 ^{**}
脯氨酸含量	417.648	0.000 ^{**}	20.488	0.000 ^{**}	1.350	0.230 ^{NS}
SOD活性	6.127	0.002 ^{**}	9.933	0.000 ^{**}	0.808	0.641 ^{NS}
POD活性	14.409	0.000 ^{**}	1.199	0.326 ^{NS}	0.592	0.835 ^{NS}

**表示差异极显著($P<0.01$); NS表示差异不显著($P>0.05$)。

讨 论

Epstein和Rains (1987)指出,在非盐胁迫条件下植物体正常生长所需的钙,在盐胁迫条件下变得不足,这可能与盐离子抑制植物对Ca²⁺的吸收和利用有关。盐胁迫对植物的伤害,很大程度上是通过破坏质膜的完整性和钙信号系统正常发生和传递(Cramer等1985; Lynch等1989)。因而施加一定浓度的外源钙,可以缓解因钙不足造成的矿质营养胁迫,增加质膜的稳定性和钙信号系统的正常发生和传递,从而维持细胞内离子平衡。

本研究结果表明,盐浓度不高于300 mmol·L⁻¹时,施加一定浓度Ca²⁺(≤15 mmol·L⁻¹)可增加叶片相对含水量,提高叶片水势,且随着Ca²⁺浓度的增加均呈上升趋势,减轻盐分胁迫导致的水分亏缺和由此带来的次生伤害。叶片水势是土壤-植物-大气之间水分平衡状态的综合反映,受叶片-大气水汽压差、叶面截获辐射、土壤可利用水分、水分在植物体内的传导和气孔调节的综合影响(赵昌杰等2011)。在相同的天气条件下,Ca²⁺提高盐胁迫下叶片水势可能是因为Ca²⁺促进了根系的吸水强度,根系吸水与蒸腾失水维持平衡,叶片水势较高。

盐浓度达400 mmol·L⁻¹时,随Ca²⁺浓度升高,叶片相对含水量呈先升高后波动性变化的趋势,叶片水势则呈先上升后降低的趋势,这可能是因为过高的Ca²⁺增加了从基质到根系的水流阻力,影响了根系吸水,且基质中过高的Na⁺含量也可能降低基质水势,降低叶片水势。

丙二醛(MDA)是膜脂过氧化作用的主要产物之一,其含量是判断膜脂过氧化程度的一个重要指标(Giannopolitis和Ries 1977)。本研究表明,盐浓度不高于300 mmol·L⁻¹时,外施15 mmol·L⁻¹ Ca²⁺可以有效提高根系活力,降低电解质外渗率,抑制丙二醛的积累,即抑制膜脂过氧化作用,从而减轻膜脂过氧化对细胞的伤害,促进脯氨酸的合成,减缓盐胁迫造成的渗透胁迫伤害,此结果与在非盐生植物番茄(杨风军等2010)、荞麦(陈晓云等2012)、水稻(晏斌等1995)、小麦(赵翔等2009)上的研究结果一致。说明Ca²⁺对盐生、非盐生植物具有相同的调控作用,在一定浓度的范围内均能明显缓解盐胁迫对植物的伤害,提高植物的抗性。

有机溶质和无机离子在渗透胁迫下均是有效的渗透调节剂,且植物利用无机离子作为渗透调节剂的耗能远低于有机溶质。一定浓度的外源Ca²⁺能促进植物对离子的选择性吸收(吕芝香和王正刚1993),增加的无机离子如K⁺可部分代替脯氨酸等有机溶质参与渗透调节(许祥明等2000)。所以Ca²⁺对脯氨酸积累的调节可能与离子吸收有关(王志强等2009),从而引起Ca²⁺信号系统反应,进一步调控脯氨酸的合成与降解过程。

盐浓度达400 mmol·L⁻¹时,随着Ca²⁺浓度升高,脯氨酸合成整体呈增加趋势,但差异不显著,说明外施Ca²⁺不能有效缓解高盐浓度引起的渗透胁迫,过高的Ca²⁺(≥15 mmol·L⁻¹)形成离子毒害,反而促进了丙二醛的积累,这可能是Ca²⁺浓度过高时,会同磷酸反应形成沉淀而扰乱以磷酸为基础的能量代谢,膜脂过氧化引起的。

盐胁迫下唐古特白刺的保护酶SOD和POD活性随着Ca²⁺浓度的增加呈先上升后下降的趋势。保护酶活性的增加,可有效清除生物体内的氧自由基,降低膜脂过氧化,减少MDA的积累,维持植物体内的代谢平衡,减轻膜结构的损伤程度。随着Ca²⁺浓度的增加,SOD活性除100 mmol·L⁻¹ NaCl处理下呈持续增加趋势,其余处理均在Ca²⁺浓度≥15 mmol·L⁻¹时降低,且Ca²⁺浓度对SOD活性有显著影响,POD活性则在Ca²⁺浓度≥10 mmol·L⁻¹时呈不同趋势的降低,但各处理间差异不显著,这与Ca²⁺对水稻抗氧化保护酶活性的影响有所差异(朱

晓军等2005),可能是唐古特白刺作为典型的盐生植物,盐胁迫下启动体内抗氧化保护酶系统,Ca²⁺在一定程度上促进了酶反应,提高了酶活性,但其对酶活性的影响幅度则小于对非盐生植物酶活性的影响。

参考文献

- 陈建勋, 王晓峰(2002). 植物生理学实验指导. 广州: 华南理工大学出版社
- 陈晓云, 刘洪庆, 李发良, 苏丽萍, 杨洪兵(2012). 外源蔗糖和Ca²⁺对荞麦幼苗耐盐性的影响. 植物生理学报, 48 (12): 1187~1192
- 高俊凤(2006). 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社
- 李合生(2003). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社
- 吕芝香, 王正刚(1993). 盐胁迫下Ca²⁺对小麦根无机离子分布和膜脂脂肪酸的影响. 植物生理学报, 19 (4): 325~332
- 马淑英, 赵明(2006). 钙对拟南芥耐盐性的调节. 作物学报, 32 (11): 1706~1711
- 王志强, 王丰峰, 林同保(2009). 钙离子对盐胁迫小麦幼苗脯氨酸含量及其相关酶活性的影响. 河南农业大学学报, 43 (5): 475~479
- 许祥明, 叶和春, 李国凤(2000). 植物抗盐机理的研究进展. 应用与环境生物学报, 6 (4): 379~387
- 薛延丰, 刘兆普(2006). 钙离子对盐胁迫下菊芋幼苗的生长、生理反应和光合能力的影响. 农业工程学报, 2 (9): 44~47
- 晏斌, 戴秋杰, 刘晓忠, 黄少白, 王志霞, 汪宗立(1995). 钙提高水稻耐盐性的研究. 作物学报, 21 (6): 685~690
- 颜宏, 石德成, 尹尚君, 赵伟(2000). 外施Ca²⁺、ABA及H₃PO₄对盐碱胁迫的缓解效应. 应用生态学报, 11 (6): 889~892
- 杨风军, 李天来, 臧忠婧, 鲁少尉(2010). 外源钙施用时期对缓解盐胁迫番茄幼苗伤害的作用. 中国农业科学, 43 (6): 1181~1188
- 杨利艳, 韩榕(2011). Ca²⁺对小麦萌发及幼苗抗盐性的效应. 植物学报, 46 (2): 155~161
- 弋良朋, 王祖伟(2011). 盐胁迫下3种滨海盐生植物的根系生长和分布. 生态学报, 31 (5): 1195~1202
- 余叔文, 汤章城(1998). 植物生理与分子生物学(第二版). 北京: 科学出版社, 316~317
- 赵昌杰, 刘松忠, 张强(2011). 果树对干旱胁迫的响应研究进展. 中国果树, (4): 60~62
- 赵翔, 魏金凤, 汪延良, 王亚静, 王西丽, 张骁(2009). 外源Ca²⁺和NO缓解小麦幼苗盐害的生理机制. 河南大学学报(自然科学版), 39 (2): 177~182
- 朱晓军, 杨劲松, 梁永超, 娄运生, 杨晓英(2004). 盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响. 中国农业科学, 37 (10): 1497~1503
- 朱晓军, 梁永超, 杨劲松, 娄运生(2005). 钙对盐胁迫下水稻幼苗抗氧化酶活性和膜脂过氧化作用的影响. 土壤学报, 42 (3): 453~459
- Bush DS (1995). Calcium regulation in plant cells and its role in signaling. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 46: 95~112
- Cabañero FJ, Martínez-Ballesta MC, Teruel JA, Carvajal M (2006).

- New evidence about the relationship between water channel activity and calcium in salinity-stressed pepper plants. *Plant Cell Physiol*, 47 (2): 224~233
- Cramer GR, Läuchli A, Polito VS (1985). Displacement of Ca^{2+} by Na^+ from the plasmalemma of root cells. *Plant Physiol*, 79 (1): 207~211
- Epstein E, Rains DW (1987). Advances in salt tolerance. *Plant Soil*, 99: 17~29
- Giannopolitis CN, Ries SK (1977). Superoxide dismutases I. occurrence in higher plants. *Plant Physiol*, 59 (2): 309~314
- Lynch J, Polito VS, Läuchli A (1989). Salinity stress increase cytoplasmic Ca activity in maize root protoplasts. *Plant Physiol*, 90 (4): 1271~1274
- Murillo-Amador B, Jones HG, Kaya C, Aguilera RL, García-Hernández JL, Troyo-Diéguez E, Ávila-Serranod NY, Rueda-Puentee E (2006). Effects of foliar application of calcium nitrate on growth and physiological attributes of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) grown under salt stress. *Environ Exp Bot*, 58: 188~196
- Nasir Khan M, Siddiqui MH, Mohammad F, Naeem M (2012). Interactive role of nitric oxide and calcium chloride in enhancing tolerance to salt stress. *Nitric Oxide*, 27: 210~218
- Patel NT, Vaghela PM, Patel AD, Pandey AN (2011). Implications of calcium nutrition on the response of *Caesalpinia crista* (Fabaceae) to soil salinity. *Acta Ecol Sin*, 31: 24~30
- Tattini M, Traversi ML (2009). On the mechanism of salt tolerance in olive (*Olea europaea* L.) under low- or high- Ca^{2+} supply. *Environ Exp Bot*, 65: 72~81