

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201504016

王辉,李定蓝,齐泽民,等. 钙素对彩叶玉簪光合作用和保护酶活性的影响[J]. 广西植物, 2016, 36(5):564-569

WANG H, LI DL, QI ZM, et al. Effects of different calcium levels on photosynthesis and protective enzyme activities of colorful *Hosta* [J]. Guihaia, 2016, 36(5):564-569

钙素对彩叶玉簪光合作用和保护酶活性的影响

王 辉¹, 李定蓝², 齐泽民¹, 张 静¹, 刘飞虎^{3*}

(1. 内江师范学院 生命科学学院, 四川 内江 641112; 2. 华中师范大学 生命科学学院, 武汉 430079; 3. 云南大学 农学院, 昆明 650091)

摘 要: 该文以彩叶玉簪为材料, 研究了不同钙素水平对玉簪叶片光合作用和保护酶活性的影响。结果表明: 随着钙素水平的提高, 彩叶玉簪叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(Tr)和最大光化学效率(F_v/F_m)均呈单峰曲线, 最高峰值出现在 Ca^{2+} $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时; 电子传递速率(ETR)的变化也呈单峰曲线, 峰值出现在 Ca^{2+} $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时; 初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)值在 $0 \sim 360 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 钙素水平下呈先升高后下降再升高的趋势, 最大值均出现在 $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时; P_n 和 G_s 值的变化与 C_i 值成正相关。同时叶片中过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)的活性及丙二醛(MDA)、可溶性蛋白质(SP)含量均表现为单谷曲线, 在 Ca^{2+} $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时达最小值。超氧化物歧化酶(SOD)活性呈现持续下降趋势。综上所述, 彩叶玉簪 P_n 下降主要由气孔引起, 叶面喷施 $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Ca^{2+} 可增强彩叶玉簪光合作用, 降低保护酶活性。

关键词: 彩叶玉簪, 钙, 光合作用, 保护酶活性, 荧光参数

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)05-0564-06

Effects of different calcium levels on photosynthesis and protective enzyme activities of colorful *Hosta*

Wang Hui¹, Li Ding-Lan², Qi Ze-Min¹, Zhang Jin¹, Liu Fei-Hu^{3*}

(1. College of Agriculture, Neijiang Normal University, Neijiang 641112, China; 2. College of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China; 3. School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract: The effects of different calcium levels on photosynthesis and protective enzyme activities of *Hosta* leaves were studied by using colorful *Hosta* as test materials. The results showed that the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), Intercellular CO_2 concentration (C_i), transpiration rate (Tr) and the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of the colorful *Hosta* leaves all showed a single peak curve with the increasing of calcium levels, and the highest peak level was $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}^{2+}$. While the apparent electron transport rate (ETR) also changed as a single peak curve and the peak was $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}^{2+}$. The initial fluorescence (F_0) and maximum fluorescence (F_m) first increased and then decreased, finally increased in calcium levels of $0 \sim 360 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, and $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}^{2+}$ was the highest. The change of P_n and G_s were positively correlated with C_i . Meanwhile, the activities of peroxidase (POD) and catalase (CAT) and the contents of MAD and soluble protein (SP) of leaves all showed a single valley curve and the minimum was $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Ca}^{2+}$, while the activity of superoxide dismutase (SOD) had declined steadily. The results obtained from

收稿日期: 2015-06-09 修回日期: 2015-08-17

基金项目: 四川省教育厅科研项目(15ZA0287); 四川省教育厅高校科研创新团队项目(14TD0025); 内江师范学院大学生科研项目(13NSD-70) [Supported by the Research Program of Education Office of Sichuan Province(15ZA0287); Innovation Team Program for Colleges and Universities of Sichuan Province(14TD0025); Research Program for College students of Neijiang Normal College(13NSD-70)]。

作者简介: 王辉(1982-), 男, 助理研究员, 硕士, 从事经济植物栽培与育种研究, (E-mail) whscnj@126.com。

*通讯作者: 刘飞虎, 教授, 博士生导师, 主要从事经济作物方面的研究, (E-mail) hnplantbreed@gmail.com。

above showed that the decrease of P_n of colorful *Hosta* mainly resulted from the stomatal factors. The best spraying concentration of calcium was $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ which could enhance photosynthesis and reduce protective enzyme activities.

Key words: colorful *Hosta*, calcium, photosynthesis, protective enzyme activity, fluorescence parameters

玉簪 (*Hosta plantaginea*) 属百合科 (Liliaceae) 玉簪属 (*Hosta* Tratt.) 的多年生宿根植物, 主要分布在东亚的温带与亚热带地区, 包括日本、朝鲜、中国的东部和南部及俄罗斯的远东地区 (傅立国等, 2002)。其叶色、叶形多样化, 耐阴性较好, 栽培和养护成本较低, 是目前园林绿化中典型的阴生植物之一 (李金鹏等, 2012; Grenfell, 1981)。生产中合理施用化学肥料对玉簪的生长十分重要, 肥料不足会导致植株生长缓慢、观赏性降低; 施肥过多常会导致植株过度生长、观赏价值降低 (Sam, 1990)。

目前对玉簪属植物的研究主要集中于系统资源 (龙茜等, 2013)、药用成分 (薛培凤等, 2011; 刘妮娜等, 2013) 及繁殖学方面 (肖小君等, 2013)。Britton et al (1998) 报道了适宜玉簪生长的 N、P、K 肥的施用比例, 张金政等 (2007) 报道了氮素水平与光强互作对玉簪生长和光合特性的影响。在植物细胞中, Ca^{2+} 作为第二信使与钙调素结合活化 SOD 等保护酶的活性, 参与植物生长发育与衰老、光合作用电子传递与光合磷酸化、激素调控等, 具有重要的生理生化作用 (牟咏花, 1995)。不同钙素水平对厚皮甜瓜 (龙明华等, 2005)、马铃薯 (于海业等, 2010)、油桃 (韩龙慧等, 2013) 等植物叶片光合作用和保护酶活性具有显著影响, 但在玉簪栽培研究中合理施用钙素尚未见有相关报道。本研究通过叶片喷施不同浓度的硝酸钙, 探讨钙素对玉簪叶片光合作用及保护酶活性的影响, 为玉簪栽培管理上合理施用钙肥提供了参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

供试品种为 *Hosta* 'Sum and Substance' (简称为 SS) 组培苗, 2012 年 10 月炼苗成活并栽入 $13 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$ 的黑色营养钵中, 栽培基质为腐殖土: 珍珠岩: 蛭石 = 2: 1: 1 的混合基质。2013 年 6 月选择生长良好且大小一致的盆栽玉簪苗 210 盆, 移至顶部 75% 遮荫, 四周通风的大棚中进行喷施肥料。

1.2 试验设计

以钙离子为单因素设计, 共设置 0、30、50、90、

180、270 和 $360 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 7 个处理。采用改良霍格兰营养液, 其中钙源为 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 缺钙和低钙处理通过添加 NH_4NO_3 保持处理间氮素水平一致, 高钙处理通过添加 CaCl_2 提高营养液中钙素水平 (龙明华等, 2005), 营养液用蒸馏水和分析纯化学试剂配制, pH 值 5.8~6.0。供试玉簪采用随机区组排列, 3 次重复, 共 21 个小区, 每区 10 盆, 每 7 d 喷施 1 次, 喷至叶片开始滴水为止, 连续处理 6 次。

1.3 测定项目及方法

光合作用及叶绿素荧光参数测定: 最后一次处理后选择光照相对稳定的一天, 于上午 9:00-11:00 (许大全, 2006), 用 Li-6400XT 光合-荧光测定系统测定叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、蒸腾系数 (Tr) 和初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、光系统 II (PS II) 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和表观电子传递速率 (ETR)。荧光测定前一天傍晚, 对待测功能叶进行一夜的暗适应 (用夹子将倒数第 3 片完全展开叶全部夹住), 于第 2 天凌晨 6:00 前进行测定。每处理测定 4 盆功能叶。

生理指标测定: 取倒数第 3 片完全展开的功能叶保存于液氮中, 测定抗氧化酶活性。超氧化物歧化酶 (SOD) 活性测定用氮蓝四唑法 (张志良等, 2009); 过氧化物酶 (POD) 活性参考刘筱等 (2011) 的方法; 过氧化氢酶 (CAT) 活性用 H_2O_2 还原法 (刘筱等, 2011); MDA 含量用硫代巴比妥酸显色法、可溶性蛋白质 (SP) 含量用考马斯蓝染料结合法 (张志良等, 2009)。各生理指标测定均重复 3 次。

1.4 数据分析

数据采用 Excel 进行数据统计整理, DPS 软件处理, 并用 LSD 法进行显著性方差分析。

2 结果与分析

2.1 不同钙素水平对 SS 玉簪叶片光合作用的影响

表 1 显示, 随着钙素水平增加, 植株 P_n 值呈先升高后降低的趋势, $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的钙素水平下 P_n 达最大值 ($6.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 且显著高于其他处理 ($P < 0.05$)。当钙素水平 $\geq 270 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 植株 P_n 值低于不施钙处理。 G_s 和 C_i 值随着钙素水平增加

呈先升高后下降的趋势,90 mg · L⁻¹的钙素水平下达最大值(分别为 0.07 mol · m⁻² · s⁻¹和 254.75 μmol · mol⁻¹),0~270 mg · L⁻¹的钙素水平下 *G_s* 值差异不显著($P>0.05$),当钙素水平为 360 mg · L⁻¹时,*G_s* 值显著下降。植株 *Tr* 值随钙素水平提高呈先升高后下降的趋势,90 mg · L⁻¹时达最大(2.22 mmol · m⁻² · s⁻¹),显著高于不施钙和 360 mg · L⁻¹的钙素处理,且 *Tr* 与 *P_n* 呈显著的非线性正相关。

表 1 不同钙素水平对 SS 玉簪叶片光合作用的影响

Table 1 Effects of different calcium levels on photosynthesis in *Hosta* leaves

钙素水平 Ca ²⁺ level (mg · L ⁻¹)	<i>P_n</i> (μmol · m ⁻² · s ⁻¹)	<i>G_s</i> (mol · m ⁻² · s ⁻¹)	<i>C_i</i> (μmol · mol ⁻¹)	<i>Tr</i> (mmol · m ⁻² · s ⁻¹)
0	4.713± 0.457bc	0.062± 0.004a	243.50± 6.19a	1.755± 0.191bc
30	4.848± 0.445bc	0.066± 0.005a	244.25± 14.48a	1.990± 0.277ab
50	5.350± 0.235b	0.068± 0.007a	250.50± 9.40a	2.183± 0.099a
90	6.300± 0.269a	0.070± 0.006a	254.75± 5.38a	2.220± 0.109a
180	5.038± 0.696b	0.065± 0.005a	247.00± 11.55a	2.033± 0.308ab
270	4.215± 0.229cd	0.061± 0.008a	245.25± 6.95a	2.038± 0.172ab
360	3.688± 0.670d	0.046± 0.014b	239.50± 15.50a	1.548± 0.340c

注: 同列不同小写字母分别表示差异显著 ($P<0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters in the same columns indicate significant differences respectively ($P<0.05$). The same below.

2.2 不同钙素水平对 SS 玉簪叶片叶绿素荧光参数的影响

从表 2 可以看出,基础荧光(F_0)随着钙素水平增加呈先升高后下降再升高的趋势,在钙素 90 mg · L⁻¹时最高,为 300.67。 F_m 和 F_v/F_m 随着钙素水平升高呈先升高后下降的趋势,均在钙素水平 90 mg · L⁻¹时达最高值(1 462.17,0.85)。 F_m 在 30~50 mg · L⁻¹钙素水平之间差异不显著($P>0.05$),但均显著高于不施钙和 270~360 mg · L⁻¹的钙素处理($P<0.05$)。 F_v/F_m 在 0~180 mg · L⁻¹的钙素水平处理下差异不显著。当钙浓度大于 180 mg · L⁻¹处理时, F_m 和 F_v/F_m 值表现为下降趋势,且在 270~360 mg · L⁻¹时与 90 mg · L⁻¹的钙素水平处理差异显著,说明不施和施用较高浓度的钙素均限制 PS II 反应中心的光合电子传递,使玉簪叶片受到光抑制。*ETR* 值

随着钙素水平提高呈先增加后减小的趋势,50 mg · L⁻¹的钙素水平下 *ETR* 达最大值,为 42.5 μmol · e⁻¹ · m⁻² · s⁻¹,较 360 mg · L⁻¹的钙素水平差异显著($P<0.05$),表明高浓度的钙离子会严重抑制 PS II 反应中心的光合电子传递。

表 2 不同钙素水平对 SS 玉簪叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of different calcium levels on chlorophyll fluorescence parameters in *Hosta* leaves

钙素水平 Ca ²⁺ level (mg · L ⁻¹)	F_0	F_m	F_v/F_m	<i>ETR</i> (μmol · e ⁻¹ · m ⁻² · s ⁻¹)
0	235.10± 12.57c	1351.50± 39.59bc	0.818± 0.007ab	32.54± 4.71ab
30	244.67± 14.10bc	1402.83± 43.16ab	0.824± 0.005ab	35.84± 5.29ab
50	262.47± 9.28bc	1424.43± 60.70ab	0.818± 0.003ab	42.50± 13.03a
90	300.67± 44.34a	1462.17± 13.22a	0.850± 0.046a	37.66± 5.32ab
180	254.27± 6.72bc	1327.07± 42.65bc	0.819± 0.007ab	36.95± 4.46ab
270	243.90± 13.65bc	1300.93± 63.36c	0.789± 0.030bc	34.41± 4.92ab
360	274.63± 17.49ab	1329.63± 101.53bc	0.771± 0.046c	30.38± 4.52b

2.3 不同钙素水平对 SS 玉簪叶片保护酶及 MDA 含量的影响

图 1 显示,在 0~360 mg · L⁻¹范围内,叶片的 SOD 活性随着钙素水平升高而降低(图 1:A),以不施用钙素的植株 SOD 活性较高,为 30.73 μU · min⁻¹ · g⁻¹(FW),较 360 mg · L⁻¹的钙素水平下 SOD 活性高 6.93 μU · min⁻¹ · g⁻¹(FW)。POD 和 CAT 活性随着钙素水平升高呈先降低后升高的趋势,均以 90 mg · L⁻¹钙素处理时活性值最低(图 1:B、C),且喷施钙素的植株 POD 和 CAT 活性均低于不施用钙素的。MDA 含量随着钙素水平提高呈先降低后升高的趋势(图 1:D),以 90 mg · L⁻¹钙素处理时最低,为 1.56 μmol · g⁻¹FW,360 mg · L⁻¹的钙素水平下 MDA 含量最高,达 3.35 μmol · g⁻¹FW。

2.4 不同钙素水平对 SS 玉簪叶片可溶性蛋白质(SP)含量的影响

由图 2 可知,叶片 SP 含量随着钙素水平的增加呈先下降后上升的趋势,呈“V”字形曲线,在 90 mg · L⁻¹时达到最低,为 1.74 mg · g⁻¹FW。由此可见,不同钙素水平处理直接影响植株叶片内可溶性蛋

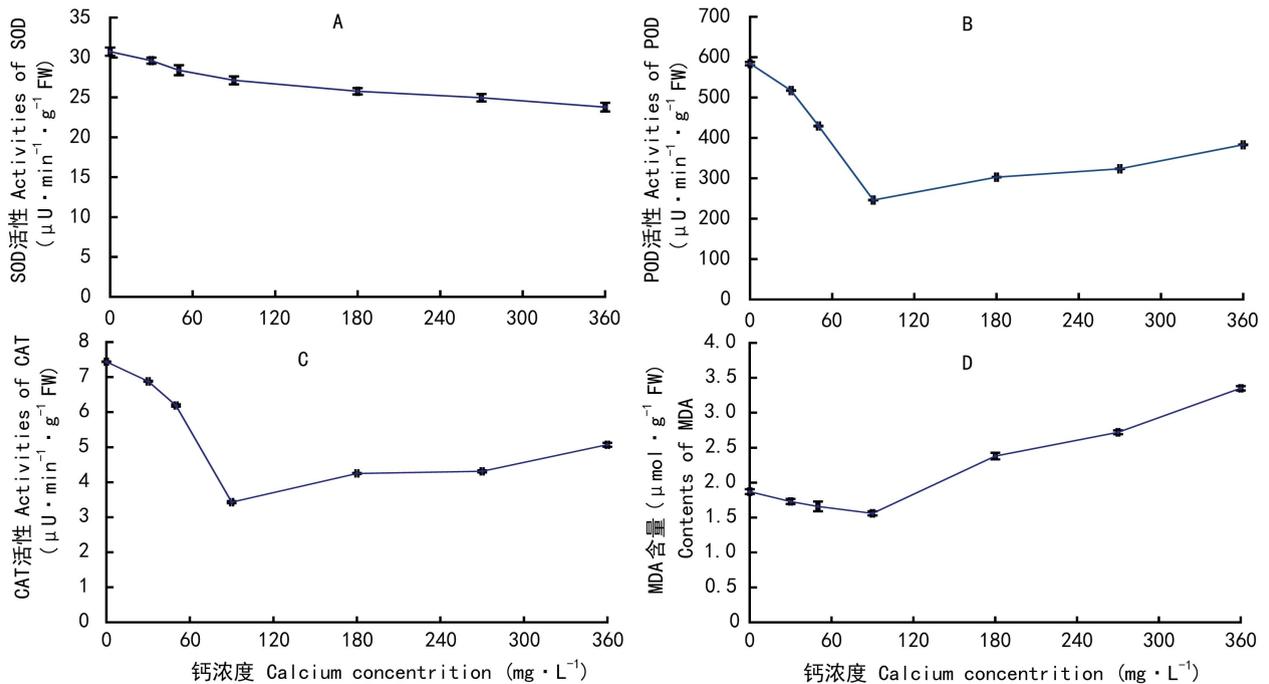


图 1 不同钙素水平对 SS 玉簪叶片 SOD(A)、POD(B)、CAT(C)活性及 MDA(D)含量的影响

Fig. 1 Effects of different calcium levels on the activity of SOD(A), POD(B), CAT(C) and the contents of MDA(D) in *Hosta* leaves

白的含量,钙浓度低于或高于 $90\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 促进了玉簪叶片 SP 含量的积累。这与龙明华等(2005)在厚皮甜瓜上的研究结论基本一致。

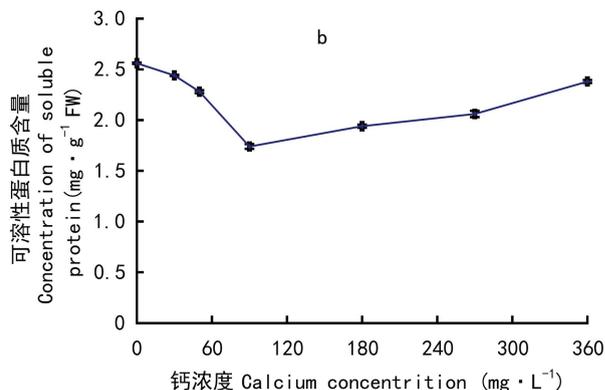


图 2 不同钙素水平对 SS 玉簪叶片可溶性蛋白质(SP)含量的影响

Fig. 2 Effects of different calcium levels on the concentration of soluble protein in *Hosta* leaves

3 讨论与结论

Ca²⁺不仅仅是植物的必须营养元素,更重要的

是作为偶联植物细胞的胞外信号与胞内生理反应的第二信使,调控植物的生长发育(Webb et al, 1996)。一般认为,植物光合作用主要受气孔限制和非气孔限制的影响(Farquhar et al, 1982)。净光合速率(P_n)是衡量植物实际光合效率最常用的参数,决定植物物质积累能力的高低,在一定程度上反映植物生长的快慢(吴彦琼和胡玉佳, 2004)。 C_i 是评判植物光合能力降低由气孔限制还是非气孔限制的依据。当 P_n 、 G_s 、 T_r 值变化与 C_i 值成正相关时,表明 P_n 下降主要受气孔限制;如果 P_n 的变化与 C_i 值成负相关时,说明光合作用的限制因素主要是非气孔限制。本研究中,不同Ca²⁺浓度下,SS玉簪叶片的 P_n 、 G_s 、 T_r 与 C_i 值变化与 C_i 值成正相关,说明不同浓度的钙素导致 P_n 值下降的主要原因可能是由气孔限制引起,即在较低浓度($0\sim 90\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)时,喷施钙素有利于调节气孔保卫细胞的膨压,增加叶片的气孔导度,胞间CO₂浓度增加,使较多的CO₂进入光合器官进行光合作用;而喷施的钙素浓度较高时,植株气孔收缩、 G_s 降低,反而限制了光合作用原料CO₂进入细胞间隙,抑制了光合作用和蒸腾作用, P_n 和 T_r 随之降低。这与孙骏威等(2006)和郝兴宇等

(2010)的研究结论一致。

叶绿素荧光参数可以反映 PS II 反应中心的光合电子传递和调节过程。 F_0 是 PS II 的反应中心处于完全开放时的荧光产量,其值的上升可以缓解植物胁迫导致的体内活性氧增加,避免 PS II 中心发生不可逆转的破坏(刘文海等,2006)。 F_m 代表暗适应下 PS II 的最大荧光产量(杨伟波等,2012)。本研究中,钙素水平高于或低于 $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, F_0 和 F_m 值均显著下降,表明缺钙、低钙和高钙使光合机构被破坏,叶片荧光产量和光能利用率降低。 F_v/F_m 反映 PS II 最大的潜在光化学效率,其值的下降代表光合作用受到抑制, ETR 值代表表观电子传递速率,其值的升高代表光合电子传递能力较强,有助于电子传递,促进植物光合作用。本研究中,较低浓度的钙对 F_0/F_m 和 ETR 值影响不显著,但钙素浓度过高 ($360 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$),导致 SS 玉簪的 PS II 反应中心受到破坏,不利于光能的转化和光合电子的传递。

SOD、POD 和 CAT 等是植物细胞内重要的活性氧清除酶系。正常情况下,植物体内活性氧的产生是有限的,且产生和清除能力处于动态平衡,若活性氧在植物细胞中过量积累,将导致细胞相关酶的失活,膜脂被氧化(朱志国等,2012;田娜等,2013)。 Ca^{2+} 对植物的保护作用机理是 Ca^{2+} 与钙调素结合激活了 SOD 等保护酶的活性,去除 O_2^- 、 OH^- 等自由基,降低活性氧的浓度,抑制膜脂过氧化作用,从而减轻膜脂过氧化对植物细胞的伤害(刘娥娥等,2002;朱晓军等,2004)。本研究中,钙素水平小于 $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和大于 $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,细胞内 POD 和 CAT 活性、MDA 和 SP 含量均呈上升趋势,且喷施浓度越低(越高),POD 和 CAT 活性越强,MDA 和 SP 含量越高,表明缺钙、低钙和高钙胁迫导致细胞内活性氧增加,MDA 和 SP 积累,细胞遭受一定程度氧化危害。而 $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的钙素处理 SS 玉簪,其叶片细胞内 POD 和 CAT 活性、MDA 和 SP 含量均处于最低值。分析原因可能是低钙处理时,植株因 Ca^{2+} 不足造成 Ca^{2+} 与膜磷脂分子的极性头部不能紧密结合,使得膜透性增加,细胞内的活性氧防御系统活性低,清除活性氧的速率慢;喷施适宜浓度的钙素 ($90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) 可使得膜脂双分子层中的蛋白质和磷脂结合紧密,降低膜透性和细胞内活性氧的积累,保证膜的稳定性,同时适宜的钙浓度还可通过 Ca^{2+} 依赖的信号转导途径激活下游基因表达或者是激活一系列的生化反应来调控植株的活性氧代谢,维持细胞内

较低的 POD、CAT 活性和 MDA、SP 的含量;喷施的钙浓度过高时,SS 玉簪叶片细胞活性氧产生增多,POD 和 CAT 活性随之提高,但由于活性氧过多,超出了体内防御能力,仍发生膜脂过氧化作用,主要表现为 SS 玉簪叶片 MDA 和 SP 含量升高。本研究还发现,MDA 和 SP 含量与光合作用呈一定负相关,这与前人在星星草(汪月霞等,2006)、杨树(冯玉龙等,2004)、厚皮甜瓜(龙明华等,2005)上的结论基本一致。

综上所述,不同施钙浓度对彩叶玉簪 SS 的光合作用及抗氧化能力有重要的影响,外源喷施 $90 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的钙素可有效调节光合作用和活性氧代谢,增强植株叶片的光能利用效率,是适宜的喷施浓度。本研究结果对指导 SS 玉簪栽培养护中合理施用钙肥有一定的参考价值,但对 Ca^{2+} 信号转导途径时如何调控及其他品种玉簪对钙素水平的响应还需要进一步研究。此外,还需对栽培环境中的光照、温度和其他元素需求量等进行综合研究,方能为生产实践提供有效的指导。

参考文献:

- BRITTON W, HOLCOMB EJ, BEATTIE DJ, 1998. Selecting the optimum slowrelease fertilizer rate for five cultivars of tissue-cultured *Hosta* [J]. *Hortic Technol*, 8(2): 203-206.
- FARQUHAR GD, SHARKEY DH, 1982. Stomata conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 33: 317-345.
- FU LG, CHEN TQ, 2002. Higher plants of China [M]. Qingdao: Qingdao Publishing House: 91-92. [傅立国, 陈潭清, 2002. 中国高等植物(第 13 卷) [M]. 青岛: 青岛出版社: 91-92.]
- FENG YL, MA YS, FENG ZL, 2004. Effects of 6-BA and AsA on photosynthesis photoinhibition of attached poplar leaves under osmotic stress of root [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 15(12): 2233-2236. [冯玉龙, 马永双, 冯志立, 2004. 6-苄(基)腺嘌呤和抗坏血酸对渗透胁迫时杨树光合作用光抑制的影响 [J]. *应用生态学报*, 15(12): 2233-2236.]
- GRENFELL D, 1981. A survey of the genus *Hosta* and its availability in commerce [J]. *Plantman*, 3(1): 20-24.
- HAN LH, LI ZY, XU JZ, 2013. Effects of different calcium levels on leaf photosynthesis of nectarine under protected culture [J]. *J Henan Agric Sci*, 42(9): 95-98. [韩龙慧, 李中勇, 徐继忠, 2013. 不同钙素水平对设施油桃叶片光合作用的影响 [J]. *河南农业科学*, 42(9): 95-98.]
- HAO XY, LI P, LIN RD, et al, 2010. Effects of air CO_2 enrichment on growth and photosynthetic physiology of millet [J]. *J Nucl Agric Sci*, 24(3): 589-593. [郝兴宇, 李萍, 林而达, 等, 2010. 大气 CO_2 浓度升高对谷子生长发育与光合生理的影响 [J]. *核农学报*, 24(3): 589-593.]
- LI JP, LUO DN, MA Y, et al, 2012. Effects of light intensity and Nitrogen interaction on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in three species of colorful *Hosta* [J]. *J NE For Univ*, 40(7): 56-63. [李金鹏, 罗丹娜, 马彦, 等, 2012. 光照

- 和氮交互作用对 3 种彩叶玉簪光合作用及荧光特性的影响 [J]. 东北林业大学学报, 40(7): 56-63.]
- LI YJ, LI XL, ZHANG X, et al, 2006. Photosynthetic characteristics of three cultivars of almond (*Amygdalus communis*) [J]. Sci Silv Sin, 42(11): 23-28. [李延菊, 李宪利, 张序, 等, 2006. 3 个扁桃品种的光合特性 [J]. 林业科学, 42(11): 23-28.]
- LIU EE, ZONG H, GUO ZF, et al, 2002. Effects of LaCl_3 and CPZ on activities of antioxidant enzymes in rice seedlings under salt stress [J]. Acta Agron Sin, 28(1): 42-46. [刘娥娥, 宗会, 郭振飞, 等, 2002. 盐胁迫下 LaCl_3 和 CPZ 对稻苗抗氧化酶类活性的影响 [J]. 作物学报, 28(1): 42-46.]
- LIU NL, LI XD, ZHANG JZ, et al, 2013. Flavonoid compounds in the petals of *Hosta* [J]. Acta Pratac Sci, 22(1): 234-244. [刘妮娜, 李晓东, 张金政, 等, 2013. 玉簪属植物花瓣中类黄酮化合物价值评价 [J]. 草业学报, 22(1): 234-244.]
- LIU WH, GAO DS, SHU HR, 2006. Effects of different photon flux density on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of peach trees in protected culture [J]. Sci Agric Sin, 39(10): 2 069-2 075. [刘文海, 高东升, 束怀瑞, 2006. 不同光强处理对设施桃树光合及荧光特性的影响 [J]. 中国农业科学, 39(10): 2 069-2 075.]
- LIU X, YI SL, GAO SP, 2011. Effect of the lead stress on the activity of SOD-POD and CAT in fragrant plantainlily seedling with purple calyx [J]. J Anhui Agric Sci, 39(14): 8 244-8 246. [刘筱, 易守理, 高素萍, 2011. 铅胁迫对紫萼玉簪幼苗 SOD、POD、和 CAT 活性的影响 [J]. 安徽农业科学, 39(14): 8 244-8 246.]
- LONG MH, TANG XF, YU WJ, et al, 2005. Effects of different calcium levels on photosynthesis and protective enzyme activities of melon levels [J]. Guihaia, 25(1): 77-82. [龙明华, 唐小付, 于文进, 等, 2005. 不同钙素水平对厚皮甜瓜叶片光合作用和保护酶活性的影响 [J]. 广西植物, 25(1): 77-82.]
- LONG X, LIU HZ, LIU SY, 2013. The analysis of *Hosta* resources genetic diversity by SSR [J]. Northern Hortic(北方园艺), 17: 100-103. [龙茜, 刘洪章, 刘树英, 2013. 玉簪种质资源遗传多样性 SSR 分析 [J]. 北方园艺, 17: 100-103.]
- MU YH, 1995. The role of calcium in fruit and vegetable physiology [J]. Acta Agric Zhejiang, 7(6): 499-501. [牟咏花, 1995. 钙的生理功能及在果蔬生理中的重要性 [J]. 浙江农业学报, 7(6): 499-501.]
- SAM JC, 1990. In *Hosta* heaven [J]. Am Nurs, 10: 44-50.
- SUN JW, LI SF, FU XS, et al, 2006. Effects of low potassium stress on photosynthetic characteristics and antioxidant systems in different position leaves of rice plants [J]. J Nucl Agric Sci, 21(4): 404-408. [孙骏威, 李素芳, 付贤树, 等, 2006. 低钾对水稻不同叶位叶片光合特性及抗氧化系统的影响 [J]. 核农学报, 21(4): 404-408.]
- TIAN N, WANG H, MI L, et al, 2013. Effects of exogenous glutathione on antioxidant enzyme activity of cucumber seedlings under cinnamic acid stress [J]. Guizhou Agric Sci, 41(4): 37-39. [田娜, 王辉, 米乐, 等, 2013. 外源谷胱甘肽对本丙烯酸胁迫下黄瓜幼苗抗氧化酶活性的影响 [J]. 贵州农业科学, 41(4): 37-39.]
- WANG YX, SUN GY, WANG JB, 2006. Relationships among MDA content, plasma membrane permeability and the chlorophyll fluorescence parameters of *Puccinellia tenuiflora* seedlings under NaCl stress [J]. Acta Ecol Sin, 26(1): 122-129. [汪月霞, 孙国荣, 王建波, 2006. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系 [J]. 生态学报, 26(1): 122-129.]
- WU YQ, HU YJ, 2004. Researches on photosynthetic characteristics of exotic plants *Wedelia trilobata*, *Pharbitis nil* and *Ipomoea cairica* [J]. Acta Ecol Sin, 24(10): 2 334-2 338. [吴彦琼, 胡玉佳, 2004. 外来植物南美蟛蜞菊、裂叶牵牛和五爪金龙的光合特性 [J]. 生态学报, 24(10): 2 334-2 338.]
- WEBB AAR, MCAINSH MR, TAYLOR JE, et al, 1996. Calcium ions as intracellular second messengers in higher plants [J]. Advances in Botanical Res, 22: 45-96.
- XIAO XJ, TANG X, LI TT, et al, 2013. Study on the *in vitro* culture of new-superior variety *Hosta* [J]. Jiangsu J Agric Sci, 41(1): 49-50. [肖小君, 唐旭, 李婷婷, 等, 2013. 玉簪新优品种离体快繁技术 [J]. 江苏农业科学, 41(1): 49-50.]
- XU DQ, 2006. Some noteworthy problems in measurement and investigation of photosynthesis [J]. Plant Physiol Comm, 42(6): 1 163-1 167. [许大全, 2006. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题 [J]. 植物生理学通讯, 42(6): 1 163-1 167.]
- XUE PF, ZHANG JH, XIE HX, et al, 2011. Chemical constituents and pharmacological research progress of *Hosta* [J]. J Chin Med Mat, 34(4): 647-651. [薛培凤, 张金花, 解红霞, et al, 2011. 玉簪属植物化学成分及药理作用研究进展 [J]. 中药材, 34(4): 647-651.]
- YANG WB, FU DQ, LI Y, et al, 2012. Growth and chlorophyll fluorescence of *Camellia oleifera* var. "nhge an" seedlings under different light intensity [J]. Chin J Trop Crops, 33(4): 651-654. [杨伟波, 付登强, 李艳, 等, 2012. 不同光强下义安油茶幼苗生长和叶绿素荧光特性分析 [J]. 热带作物学报, 33(4): 651-654.]
- YU HY, QIAO JL, XIAO YK, et al, 2010. Effect analysis of Calcium on cold resistance of aeroponic *Potato* seedlings [J]. Trans Chin Soc Agric Mach, 41(12): 72-75. [于海业, 乔建磊, 肖英奎, 等, 2010. 钙素对雾培马铃薯幼苗抗冷性的影响分析 [J]. 农业机械学报, 41(12): 72-75.]
- ZHANG JZ, ZHOU MY, LI XD, et al, 2007. The single and interactive effects of Nitrogen application rate and light condition on *Hosta* "Blue Umbrella" growth and photosynthetic characteristics [J]. Acta Hortic Sin, 34(6): 1 497-1 502. [张金政, 周美英, 李晓东, 等, 2007. 氮素水平与光强互作对“蓝伞”玉簪生长和光合特性的影响 [J]. 园艺学报, 34(6): 1 497-1 502.]
- ZHANG ZL, QU WQ, LI XF, 2009. Experiment guide of plant physiology [M]. Beijing: Higher Education Press: 125-229. [张志良, 瞿伟菁, 李小芳, 2009. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社: 125-229.]
- ZHU XJ, YANG JS, LIANG YC, et al, 2004. Effects of exogenous calcium on photosynthesis and its related physiological characteristics of rice seedlings under salt stress [J]. Sci Agric Sin, 37(10): 1 497-1 503. [朱晓军, 杨劲松, 梁永超, 等, 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 [J]. 中国农业科学, 37(10): 1 497-1 503.]
- ZHU ZG, ZHOU SB, CHENG LL, et al, 2012. Effects of light intensity on protective enzymes and photosynthetic characteristics of *Dichondra repens* [J]. Chin J Grassl, 34(5): 87-91. [朱志国, 周守标, 程龙玲, 等, 2012. 光照强度对马蹄金保护酶活性和光合特性的影响 [J]. 中国草地学报, 34(5): 87-91.]