

# 刺梨的适钙类型及对高钙生境的适应性

孟庆静 樊卫国\*

贵州大学农学院, 国家林业和草原局刺梨工程技术研究中心, 贵阳 550025

**摘要** 刺梨(*Rosa roxburghii*)是原产中国西南地区的特色经济树种, 贵州将其作为喀斯特山区重点发展的果树。迄今, 刺梨能否适应喀斯特地区高钙生境尚不清楚。明确刺梨的适钙类型及其对高钙生境的适应性, 旨在为刺梨种植区域的确定提供科学依据。该研究对贵州喀斯特地区不同钙生境下50个野生刺梨植株的不同器官和立地土壤进行取样, 测定土壤的pH、交换性钙、镁含量和植株不同器官中总钙、草酸钙及叶中的钙和镁的含量, 明确不同器官中草酸钙含量占总钙含量的比例, 分析土壤交换性钙、镁含量与不同器官总钙、叶片钙和镁含量的相关性关系, 观察低钙和高钙生境下不同器官中及叶表面草酸钙晶体的分布。对土壤的分析结果表明: 喀斯特地区野生刺梨立地土壤的pH高, 交换性钙、镁的含量高且差异大。在不同钙生境下, 野生刺梨不同器官中的总钙含量与土壤中交换性钙含量呈显著正相关关系, 叶片中总钙和镁的含量与土壤中交换性钙、镁含量的相关性也是如此。刺梨枝、叶是富集钙最多的器官, 根和果实中钙的含量相对较少, 所有样本叶片中总钙和镁的含量在1.71%–2.73%之间, 枝和叶中草酸钙含量占总钙含量的比例分别为55.81%和52.76%, 而根和果实中只占29.34%和34.30%。在高钙生境中, 野生刺梨枝、叶中和叶片气孔边缘有大量草酸钙棱晶, 果实中有少量针晶; 而在低钙生境中, 野生刺梨的根和果实中及叶片气孔边缘均无草酸钙晶体分布。该研究明确了刺梨的适钙类型属于中间型, 对喀斯特地区不同钙生境均有较强的适应性, 枝、叶中大量储存草酸钙和通过叶片气孔排钙的生理特性, 对降低刺梨体内钙离子浓度和缓解高钙胁迫对自身的伤害具有重要作用。研究结果对喀斯特地区刺梨种植区域的确定具有重要指导意义。

**关键词** 刺梨; 喀斯特地区; 高钙生境; 适钙类型; 适应性分析

孟庆静, 樊卫国 (2022). 刺梨的适钙类型及对高钙生境的适应性. 植物生态学报, 46, 1562-1572. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0172

## Calcium-tolerance type and adaptability to high-calcium habitats of *Rosa roxburghii*

MENG Qing-Jing and FAN Wei-Guo\*

College of Agriculture, Guizhou University, Engineering Technology Research Centre for *Rosa roxburghii* of National Forestry and Grassland Administration, Guiyang 550025, China

### Abstract

**Aims** *Rosa roxburghii* is a special economic tree species native to southwest China, and it has been taken as a key fruit tree in karst mountainous areas of Guizhou Province. However, it is unclear whether *R. roxburghii* can adapt to high-calcium habitats in the karst areas. To provide scientific evidence for determining the potential planting sites of *R. roxburghii*, the calcium-tolerance type and adaptability to high-calcium habitats of *R. roxburghii* were needed to be clarified.

**Methods** In this study, different organs from 50 *R. roxburghii* individuals and different calcareous soils where *R. roxburghii* grew were sampled in karst areas of Guizhou. The pH, exchangeable calcium and magnesium contents in the soil, total calcium and calcium oxalate contents in the plant organs, and calcium and magnesium contents in the leaves were determined, and the proportion of calcium oxalate in different organs to total calcium content was calculated. Then, the correlations between the exchangeable calcium and magnesium content in the soil with total calcium in different organs, and calcium and magnesium content in the leaves were analyzed. In addition, the distribution of calcium oxalate crystals in different organs as well as on the leaf surface was observed in samples collected from low-calcium and high-calcium habitats.

**Important findings** The soil at *R. roxburghii* sites in karst areas had a high pH, and the content of exchangeable calcium and magnesium was abundant and varies greatly. In different calcareous habitats, the total calcium content in different organs of *R. roxburghii* was significantly and positively correlated with the exchangeable calcium content in the soil. Similarly, the contents of total calcium and magnesium in the leaves were correlated with those in the soil. The

收稿日期Received: 2022-04-29 接受日期Accepted: 2022-08-22

\* 通信作者Corresponding author (wgf@zsu.edu.cn)

branches and leaves were the organs that accumulated the most calcium, whereas the calcium enrichment in the roots and fruit were relatively low. The total calcium and magnesium contents of all the sample leaves ranged from 1.71% to 2.73%, among which, the proportions of calcium oxalate in branches and leaves were 55.81% and 52.76% of the total calcium, respectively; while only 29.34% and 34.30% were in roots and fruit. In samples from a high-calcium habitats, calcium oxalate prismatic crystals were abundant in the branches, leaves, and around stomatal pores, while few needle crystals were observed in the fruits. However, in samples from a low-calcium environment, no calcium oxalate crystals were observed in the roots, fruit, and leaf stomatal pores. In this study, we clarified that the *R. roxburghii* is an intermediate type of calcium-tolerance, which has strong adaptability to different calcium habitats in karst areas. The physiological characteristics of storing abundant calcium oxalate crystals in branches and leaves, and excreting calcium through leaf stomata play important roles in reducing the calcium concentration in *R. roxburghii* tissues and alleviating damages from high-calcium stress. The results of this study provide important guidance for the determination of suitable planting sites for *R. roxburghii* in karst areas.

**Key words** *Rosa roxburghii*; karst area; high-calcium habitat; calcium-tolerance type; adaptability analysis

Meng QJ, Fan WG (2022). Calcium-tolerance type and adaptability to high-calcium habitats of *Rosa roxburghii*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 1562-1572. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0172

刺梨(*Rosa roxburghii*)是贵州的特色果树,果实中营养及保健物质极其丰富,具有重要的开发利用价值(何照范等, 1988)。随贵州刺梨产品加工业的快速发展,刺梨鲜果的供需矛盾逐渐凸显。贵州是典型的喀斯特地区,耕地资源匮乏,利用喀斯特山地规模化种植刺梨,是解决上述矛盾的重要途径。但喀斯特地区的土壤钙含量高,刺梨能否适应高钙生境尚未确定。确定刺梨的适钙类型并探究其对高钙生境的适应机制,对扩大刺梨的种植区域具有重要指导意义。

迄今,有关刺梨对不同钙生境的适应性鲜见报道。但以往的研究发现,缺钙会严重抑制刺梨生长,导致根尖坏死(樊卫国和刘进平, 1997),减弱树体中多种养分酶的活性,抑制养分吸收(杨娅若和樊卫国, 2022)。钙在调控植物的生长发育和生理、生化过程中具有重要作用,不同植物对钙的需求有明显差异。前人在对植物适应喀斯特钙生境的相关研究中,根据植物对钙需求量的大小,将其划分为嗜钙型、喜钙型、中间型和嫌钙型4种适钙类型,其中,嗜钙型和喜钙型植物对钙的需求量很大,在低钙生境中,嗜钙型植物不能生长,喜钙型植物生长发育不良。中间型植物对不同钙生境具有较为广泛的适应性,对钙质土或非钙质土并无严格的选择性,在植物地理学上也没有明显的地域空间界限,而嫌钙型植物对钙的需求量小,在高钙生境中难以生存(屠玉麟, 1995; 周运超, 1997; 王传明和乙引, 2014; 汤松波等, 2017)。

对于确定植物不同钙适应类型的依据,目前已

有较多研究报道。无论在何种钙生境中,嗜钙型和喜钙型植物都会主动从土壤中吸收大量钙,以满足自身对钙的大量需求,而嫌钙型植物则不然,中间型植物在不同钙生境中对钙的吸收表现出“随意性”,因此,嗜钙型、喜钙型和嫌钙型植物体内钙的含量与土壤钙含量都没有明显的相关性,而中间型植物却表现为显著正相关关系(姬飞腾等, 2009; 景宜然, 2017),这种相关性也能在刺梨钙适应类型的确定中作为参考。一些研究者发现,嫌钙型植物与其他钙适应类型植物体内钙含量有很大差异,嫌钙型植物吸收的钙主要富集在根中,因此,根中的钙含量明显大于地上部分,而嗜钙型、喜钙型、中间型植物的则是地上部分钙含量大于根(王传明和乙引, 2014; 洪文君, 2016)。此外,很多研究结果表明:不同钙适应类型植物叶片中钙和镁含量有明显的差异规律,嗜钙型植物叶中的钙和镁含量很大,其钙和镁的含量普遍大于4.0%,喜钙型植物叶片钙和镁含量大多在3.0%–4.0%之间,中间型植物在1.4%–2.5%范围内,嫌钙型植物叶中钙和镁的含量小,大多小于1.3%(周运超, 1997; 罗绪强等, 2012; 王传明和乙引, 2014; 汤松波等, 2017)。还有研究发现,喜钙植物具有叶片中的水溶性钙含量很高的明显特征(Borer *et al.*, 2012; 徐静静等, 2012; 齐清文等, 2013)。前人研究为植物不同钙适应类型的确定提供了可参考的重要量化依据。

有关植物适应高钙生境的机制已有一些研究报道和解释。很多植物在高钙环境中,可将大量吸收到体内的 $\text{Ca}^{2+}$ 转化成草酸钙等多种难溶性钙盐贮存

在晶异细胞中(Franceschi & Horner, 1980; Li *et al.*, 2003; Mazon, 2004; 徐静静等, 2012; Islam & Kawasaki, 2015; Islam *et al.*, 2018; 卫子皎等, 2019)。处于高钙环境下的忍冬(*Lonicera japonica*)、华南忍冬(*L. confusa*)等植物还能通过表皮腺体和气孔将过多的钙以钙盐的形式排出体外(Li *et al.*, 2007; 吴耿等, 2011; 付嵘, 2019)。以上贮钙特性和排钙行为是植物适应高钙胁迫的重要生理策略(Clark *et al.*, 1987; Lersten & Horner, 2008), 对避免过高的Ca<sup>2+</sup>浓度对植物正常生理代谢产生破坏和干扰具有重要作用(He *et al.*, 2014)。为应对高钙胁迫, 一些植物的根系还会分泌小分子有机酸使根际酸化, 活化土壤中难溶性养分, 其中分泌的草酸能够与土壤中的Ca<sup>2+</sup>形成难溶的草酸钙, 进而阻隔根系对Ca<sup>2+</sup>过多的吸收(龚芳芳, 2018)。然而, 刺梨究竟以何种方式适应高钙生境尚不清楚。

本研究取样分析贵州喀斯特地区的野生刺梨植株及其立地土壤中的钙、镁含量及二者的相关性, 测定刺梨根、枝、叶及果实中的总钙、草酸钙含量和叶片中钙和镁的含量, 观察高钙土壤上的刺梨器官中草酸钙分布特征, 旨在为刺梨钙适应类型的确定和探究其对高钙生境的适应机制提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 取样前的调查

于2020年7-9月对贵州花溪、贵定、惠水、瓮安、长顺、关岭、安龙、独山等区县喀斯特山地野生刺梨分布地的立地环境进行调查, 取野生刺梨植株立地土壤测定pH及交换性钙、镁的含量。将土壤pH和交换性钙、镁的含量有明显差异的野生刺梨植株及土壤为取样点, 事先确定好取样点的数量为50个。与此同时, 对取样点的野生刺梨植株生长、结果状况进行观察、记录。

### 1.2 土壤及植株取样

2021年7-8月, 对事先确定取样点的野生刺梨单株不同器官及立地土壤进行取样。土壤取样前先将树冠下的杂物清除, 在树冠滴水线下的上、下、左、右4个点, 分别在地表至地下40 cm的根系集中分布区垂直切取土壤, 然后将土壤充分混合后分成3份带回实验室。同时在植株上分别取直径0.5 cm的根、当年生枝、成熟叶和果实各3份, 以便进行重复测定。

### 1.3 样品处理

取样的土壤清理杂物后, 风干, 粉碎过10目筛后装入自封袋中保存, 用于测定pH和交换性钙、镁的含量。根、枝、叶和果实取样后, 装入塑料袋置于冷藏箱中, 当天带回实验室, 洗净后在105 °C下杀青5 min, 在50 °C下烘干至恒质量, 然后粉碎过60目筛, 用于测定野生刺梨根、枝、叶、果实中总钙和草酸钙含量及叶片中镁的含量。此外, 分别对土壤交换性钙含量为5 938.12 mg·kg<sup>-1</sup> (高钙)和406.41 mg·kg<sup>-1</sup> (低钙)生境中的野生刺梨进行取样, 将根、枝、叶和果实置于冷藏箱中带回实验室洗净后进行横切, 同时将成熟叶切成0.5 cm<sup>2</sup>的小样块, 所有材料立即用2.5%戊二醛溶液固定24 h (李和平, 2009), 用于扫描电镜观察比较高钙和低钙生境中野生刺梨器官内和叶片表面气孔边缘草酸钙晶体的分布及差异。

### 1.4 测定指标与方法

#### 1.4.1 土壤pH和交换性钙、镁含量的测定

土壤pH用PHS-3E pH计(雷磁, 上海仪电科学仪器股份有限公司, 上海)测定, 土壤交换性钙、镁含量测定参照鲍士旦(2000)的方法, 用1 mol·L<sup>-1</sup>乙酸铵溶液对土壤进行浸提后, 经过定容、过滤、稀释后在电感耦合等离子体发射光谱仪(ICPE-9820, Shimadzu, Kyoto, Japan)上进行测定。每个土样重复测定3次。参考杨文慧等(2018)对土壤酸碱性的界定和《全国第二次土壤普查养分分级标准》对土壤交换性钙、镁含量的分级指标(魏守兴等, 2013; 黄雁飞等, 2017), 对测定的土壤样本进行酸性、交换性钙、镁含量等级归类。

#### 1.4.2 野生刺梨根、枝、叶、果实中的总钙含量和叶片中镁含量的测定

根、枝、叶、果实样品用HNO<sub>3</sub>-HClO<sub>4</sub> (体积比10:1)混和酸液消解后, 用电感耦合等离子体发射光谱法测定钙、镁的含量(鲍士旦, 2000)。不同器官中总钙和叶中镁的含量按以下公式计算:

$$\text{总钙及镁含量(g}\cdot\text{kg}^{-1}) = (\rho - \rho_0) \times V \times D \times 10^{-3}/m,$$

式中 $\rho$ 为上机测定值,  $\rho_0$ 为空白对照测定的平均值,  $V$ 为测定样品溶液的体积,  $D$ 为样品溶液的稀释倍数,  $m$ 为称取样品的质量。

#### 1.4.3 野生刺梨植株中草酸钙含量的测定

根、枝、叶、果实中的草酸钙含量测定参照Ohat等(1970)的方法。在测定前先用2%的醋酸将样品中

其他钙组分浸提除去, 然后用5%的HCl浸提样品中的草酸钙, 与此同时, 用上述试剂和方法做不加样品的空白对照, 最后在ICPE-9820电感耦合等离子体发射光谱仪上测定钙的含量, 以钙含量表征草酸钙的含量。

#### 1.4.4 野生刺梨根、枝、叶、果实中及叶面草酸钙晶体的观察与确定

将固定好的样品用0.1 mol·L<sup>-1</sup>磷酸缓冲溶液(PBS)清洗1次, 抽出PBS液, 再依次分别加入50%:50%、70%:30%和90%:10%的叔丁醇与酒精的混合液脱水, 每次脱水10 min后立即抽干, 再用100%叔丁醇脱水2次, 每次10 min, 最后将离心管中叔丁醇抽干, 置于4 °C 5–10 min, 待离心管中叔丁醇变为固态, 置于真空冷冻干燥机中冷冻干燥30–60 min。冷冻干燥后的材料在离子溅射仪上镀金, 再在S-3400N扫描电镜(Hitachi, Tokyo, Japan)上观察根、枝、叶、果实的横切面和叶面是否有疑似的草酸钙晶体。对疑似草酸钙晶体用X射线能谱仪(EDS, EDAX, Mahwah, USA)分析确定其组成元素, 以此来确定晶体成分是否是草酸钙。对观察的材料在S-3400N扫描电镜上拍照。

#### 1.5 数据与处理

用Excel 2003对测定数据进行整理并作图。用DPS 7.05软件对测定数据进行差异显著性分析, 多重比较采用Duncan's新复极差法, 在DPS 7.05软件

上进行相关性分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 喀斯特地区野生刺梨立地土壤的pH和交换性钙、镁含量

在本研究取样的50个野生刺梨立地土壤中, pH范围在4.73–8.58之间(表1), 平均值为7.28, 变异系数为14.77%, 其中属于酸性、微酸性、中性、碱性和强碱性的立地土壤分别为5、7、8、29和1个, 土壤中交换性钙含量范围在406.41–9 425.98 mg·kg<sup>-1</sup>之间, 平均值为3 839.36 mg·kg<sup>-1</sup>, 交换性镁含量范围在23.04–1 354.48 mg·kg<sup>-1</sup>之间, 平均值为315.01 mg·kg<sup>-1</sup>, 土壤交换性钙、镁的变异系数分别为60.59%、97.80%。对照全国第二次土壤普查对土壤交换性钙、镁含量的分级指标(魏守兴等, 2013; 黄雁飞等, 2018), 本研究取样土壤中交换性钙、镁含量多数在高量或过量的范围内, 说明贵州喀斯特地区野生刺梨的立地土壤pH和钙、镁含量普遍较高, 且差异大。

### 2.2 喀斯特地区野生刺梨不同器官中总钙的含量与分布

测定结果表明: 50个取样点的野生刺梨枝和叶中的平均总钙含量分别为19.92和19.72 g·kg<sup>-1</sup>, 远大于根和果实(表2), 且所有样本枝和叶中的总钙含量都大于10 g·kg<sup>-1</sup>, 变异系数远比根和果实的小。说明

表1 喀斯特地区野生刺梨立地土壤的pH和交换性钙、镁的含量(n = 50)

Table 1 Characteristics of pH, exchangeable calcium and magnesium content of wild *Rosa roxburghii* site soil in karst area (n = 50)

指标 Index	分级 Classification	样本数 Number (n)	范围 Range	占比 Percentage (%)	平均值 Mean	变异系数 Coefficient of variation (%)
pH	酸性 Acid (<5.5)	5	4.73–8.58	10.00	7.28	14.77
	微酸性 Faintly acid (5.5–6.5)	7		14.00		
	中性 Neutral (6.5–7.5)	8		16.00		
	碱性 Alkaline (7.5–8.5)	29		48.00		
	强碱性 Highly alkaline (>8.5)	1		2.00		
交换性钙含量 Exchangeable calcium content (mg·kg <sup>-1</sup> )	缺乏 Lack (<250)	0	406.41–9 425.98	0.00	3 839.36	60.59
	适量 Suitable (250–1 000)	5		10.00		
	高量 High (1 000–2 000)	5		10.00		
	过量 Superfluous (>2 000)	40		80.00		
交换性镁含量 Exchangeable magnesium content (mg·kg <sup>-1</sup> )	缺乏 Lack (<50)	4	23.04–1 354.48	8.00	315.01	97.80
	适量 Suitable (50–100)	8		16.00		
	高量 High (100–200)	13		26.00		
	过量 Superfluous (>200)	25		50.00		

野生刺梨吸收的钙在枝和叶的富集程度比根和果实的大，刺梨的果实是植株总生物量的较小部分，钙在野生刺梨植株中的分布特征是地上部分含量大于根系。

### 2.3 喀斯特地区野生刺梨叶中的钙和镁含量及其与土壤交换性钙、镁含量的相关性

#### 2.3.1 野生刺梨叶中钙和镁的含量

在野生刺梨50个样本植株的叶中，钙和镁含量的差异大(图1)，这与立地土壤交换性钙、镁含量差异大有关。叶片钙和镁含量范围在1.71%–2.73%之间，大多数样本叶片的钙和镁含量值在中间型(随遇型)植物钙和镁含量(1.4%–2.5%)(屠玉麟, 1995; 周运超, 1997)的范围内，符合中间型植物叶片钙和镁含量特征。

#### 2.3.2 野生刺梨叶中钙和镁的含量与土壤交换性钙、镁含量的相关性

进一步对叶中钙和镁含量与土壤交换性钙、镁含量进行相关性分析，结果表明50个野生刺梨样本植株叶中的钙和镁含量与土壤交换性钙和镁的含量呈极显著正相关关系(图2)，说明刺梨叶片对钙和镁的富集程度随立地土壤中钙和镁含量的增加而增大，

这一特性正好与嫌钙植物相反。

### 2.4 野生刺梨植株不同器官中总钙含量与土壤交换性钙含量的相关性

相关性分析结果表明，喀斯特地区野生刺梨植株的叶、枝、果实和根中的总钙含量与立地土壤中交换性钙含量均具有正相关关系(图3)，其中，根、叶和果实中总钙含量与立地土壤中交换性钙含量之间的相关系数均达到极显著水平，枝中总钙含量与立地土壤中交换性钙含量间的相关系数达到显著水平。这一结果说明：处于喀斯特地区的不同钙生境中的野生刺梨，对钙的吸收可随土壤中交换性钙含量的增加而增大，这一特征反映出刺梨对钙的吸收具有“随意性”。

### 2.5 野生刺梨植株不同器官中的草酸钙含量和各自总钙含量的比例

在不同野生刺梨取样植株的枝、叶、果实、根中，草酸钙的含量范围、含量平均值、变异系数和草酸钙含量占各器官中总钙含量的百分比有明显差异(表3)，其中，枝中的草酸钙含量范围最大，其次是叶，根和果实中的草酸钙含量范围小。

表2 喀斯特地区野生刺梨根、枝、叶、果实中的总钙含量范围、变异系数及分布特征

Table 2 Range, coefficient of variation and distribution characteristics of total calcium content in root, branch, leaf and fruit of wild *Rosa roxburghii* in karst area

器官 Organ	范围 Range (g·kg <sup>-1</sup> )	平均值 Mean (g·kg <sup>-1</sup> )	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation (%)	总钙含量分布的样本数 Sample number of total calcium content distribution (n)		
					<10 g·kg <sup>-1</sup>	10–20 g·kg <sup>-1</sup>	>20 g·kg <sup>-1</sup>
根 Root	3.87–13.47	6.51 <sup>b</sup>	2.25	34.64	45	5	0
枝 Branch	11.01–24.96	19.92 <sup>a</sup>	3.27	16.41	0	25	25
叶 Leaf	13.95–24.95	19.72 <sup>a</sup>	2.96	15.01	0	28	22
果实 Fruit	3.21–11.50	6.19 <sup>b</sup>	1.81	29.22	27	2	0

根、枝、叶样本量50，果实样本量29。不同小写字母表示不同器官间差异显著( $p < 0.05$ )。

Sample number of root, branch and leaf is 50, and the sample number of fruit is 29. Different lowercase letters indicate significant difference among organs ( $p < 0.05$ ).

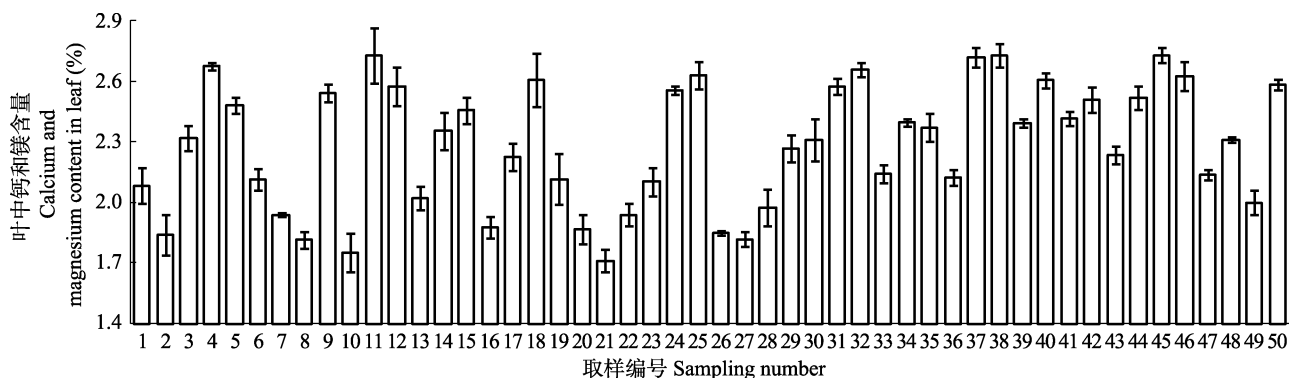


图1 喀斯特地区50株野生刺梨叶片中钙和镁的含量(平均值±标准差)。

Fig. 1 Calcium and magnesium content in leaves of 50 wild *Rosa roxburghii* plants in karst area (mean ± SD).

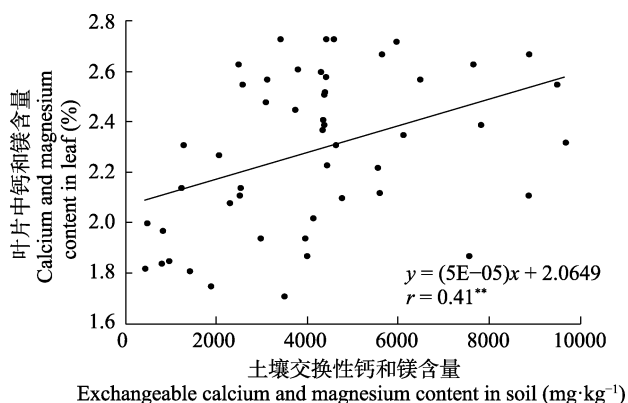


图2 喀斯特地区野生刺梨叶片中钙和镁的含量与土壤中交换性钙和镁含量的相关性( $n = 50$ )。\*\*,  $p < 0.01$ 。

Fig. 2 Correlation between calcium and magnesium content in leaf of wild *Rosa roxburghii* and exchangeable calcium and magnesium content in soil in karst area ( $n = 50$ ). \*\*,  $p < 0.01$ .

枝、叶中的草酸钙含量最高,分别为11.12和10.41  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,是根和果实的5倍左右。此外,枝、叶中草酸钙含量的变异系数比根和果实的低,但所有样本的枝、叶中,草酸钙含量占各自总钙含量的比例分别达到了55.81%和52.76%,远比根和果实的高。这一结果说明:吸收到刺梨植株中的钙,在枝、叶、果实、根中都能够转化为草酸钙,但在枝、叶中转化的比例更大。这一特性可能与刺梨适应高钙

生境的贮钙机制有关,草酸钙在枝、叶中大量贮存对刺梨适应高钙环境有积极的生理学和生态学意义。

## 2.6 不同钙生境中野生刺梨不同器官中的钙、草酸钙含量和草酸钙晶体的扫描电镜观察

### 2.6.1 不同钙生境中野生刺梨不同器官中的钙、草酸钙含量差异

本研究选择高钙和低钙生境进行取样,测定土壤钙含量和植株不同器官中总钙、草酸钙含量,结果表明:在土壤钙含量差异极大的2个钙生境中,野生刺梨叶、枝中的总钙和草酸钙含量具有极显著差异(表4),生长在高钙生境中的刺梨叶、枝、果实及根中总钙和草酸钙的含量比低钙生境中的大得多,说明在高钙生境中,刺梨器官中的总钙和草酸钙含量都会大量增加,草酸钙含量的大量增加可能与刺梨适应高钙胁迫的生理反应有关。

### 2.6.2 不同含钙生境中野生刺梨不同器官内及叶片气孔边缘草酸钙晶体的观察

用扫描电镜观察不同钙生境中野生刺梨植株器官内及叶面气孔边缘的草酸钙晶体,结果发现:生长在土壤交换性钙含量为5 938.12  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 高钙生境中的野生刺梨,叶(图4A)和枝(图4B)的韧皮部组织中有大块的草酸钙棱晶存在,在果实(图4C)组

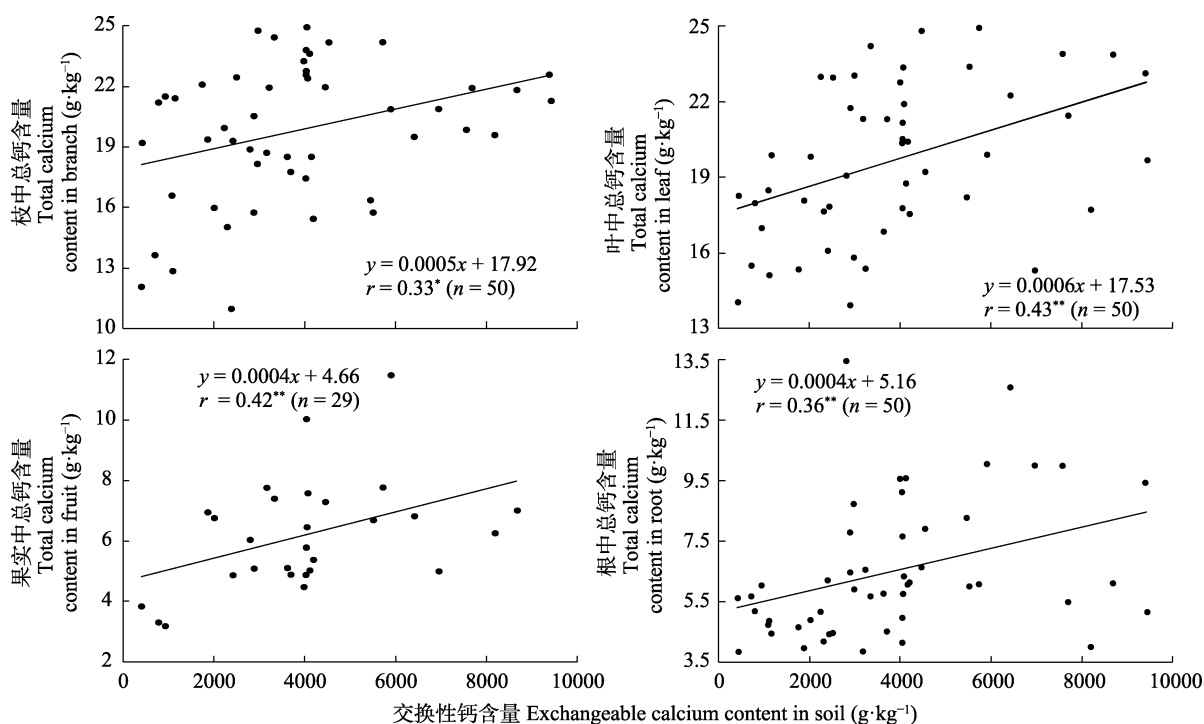


图3 喀斯特地区野生刺梨枝、叶、果实、根中的总钙含量与土壤中交换性钙含量的相关性。\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ 。

Fig. 3 Correlation between total calcium content in branches, leaves, fruits, and roots of wild *Rosa roxburghii* and exchangeable calcium content in soil in karst area. \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ .

表3 喀斯特地区野生刺梨根、枝、叶、果实中的草酸钙含量范围、变异系数及其各自总钙含量的百分比

Table 3 Content range, coefficient of variation and percentage of calcium oxalate in total calcium in root, branch, leaf and fruit of wild *Rosa roxburghii* in karst area

器官 Organ	草酸钙含量范围 Content range of calcium oxalate (g·kg <sup>-1</sup> )	含量平均值 Content mean (g·kg <sup>-1</sup> )	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation (%)	占器官总钙的百分比 Percentage of total calcium in organs (%)
根 Root	0.35–5.64	1.91 <sup>b</sup>	1.09	57.02	29.35 <sup>c</sup>
枝 Branch	3.34–16.88	11.12 <sup>a</sup>	2.82	25.39	55.81 <sup>a</sup>
叶 Leaf	7.16–13.67	10.41 <sup>a</sup>	1.64	15.73	52.76 <sup>a</sup>
果实 Fruit	0.52–4.96	2.12 <sup>b</sup>	1.01	47.52	34.30 <sup>b</sup>

根、枝、叶样本量50, 果实样本量29。不同小写字母表示不同器官间差异显著( $p < 0.05$ )。

Sample number of root, branch and leaf is 50, and the sample number of fruit is 29. Different lowercase letters indicate significant difference among organs ( $p < 0.05$ ).

表4 不同钙生境中土壤的交换性钙含量和野生刺梨植株不同器官中的总钙及草酸钙含量(平均值±标准差)

Table 4 Exchangeable calcium content in soil, total calcium and calcium oxalate content in different organs of wild *Rosa roxburghii* plants in different calcium conditions (mean ± SD)

生境 Condition	交换性钙含量 Exchangeable calcium content (mg·kg <sup>-1</sup> )	总钙含量 Total calcium content (g·kg <sup>-1</sup> )				草酸钙含量 Calcium oxalate content (g·kg <sup>-1</sup> )			
		叶 Leaf	枝 Branch	果实 Fruit	根 Root	叶 Leaf	枝 Branch	果实 Fruit	根 Root
高钙 High calcium	5 938.12 ± 185.04 <sup>A</sup>	19.92 ± 0.70 <sup>A</sup>	20.90 ± 0.10 <sup>A</sup>	11.50 ± 0.14 <sup>A</sup>	10.07 ± 0.13 <sup>A</sup>	9.75 ± 0.14 <sup>A</sup>	10.10 ± 0.14 <sup>A</sup>	4.96 ± 0.02 <sup>A</sup>	2.34 ± 0.03 <sup>A</sup>
低钙 Low calcium	406.41 ± 14.41 <sup>B</sup>	14.07 ± 0.37 <sup>B</sup>	12.03 ± 0.08 <sup>B</sup>	3.86 ± 0.02 <sup>B</sup>	5.64 ± 0.13 <sup>B</sup>	7.53 ± 0.57 <sup>B</sup>	5.70 ± 0.23 <sup>B</sup>	0.52 ± 0.04 <sup>B</sup>	1.91 ± 0.06 <sup>B</sup>

两种钙生境的测定指标间的差异显著性测定采用 $t$ 检验, 同列不同大写字母表示不同钙生境间差异显著( $p < 0.01$ )。

Significance of the difference between the two measurement indexes of calcium conditions was determined by  $t$  test, different uppercase letters in the same column indicate significant difference between calcium condition ( $p < 0.01$ ).

织中观察到草酸钙针晶, 而在根中(图4D)没有观察到草酸钙晶体的存在, 在叶面气孔边缘有从气孔中排出的草酸钙堆积体(图4E)和草酸钙棱晶(图4F)。而生长在土壤交换性钙含量为406.41 mg·kg<sup>-1</sup>的低钙生境的野生刺梨, 器官中只有在叶(图4G)和枝的韧皮部组织中(图4H)观察到草酸钙块状棱晶, 而在果实(图4I)、根(图4J)组织中和叶面气孔边缘(图4K、4L)没有发现排出的草酸钙堆积体及晶体。

### 3 讨论

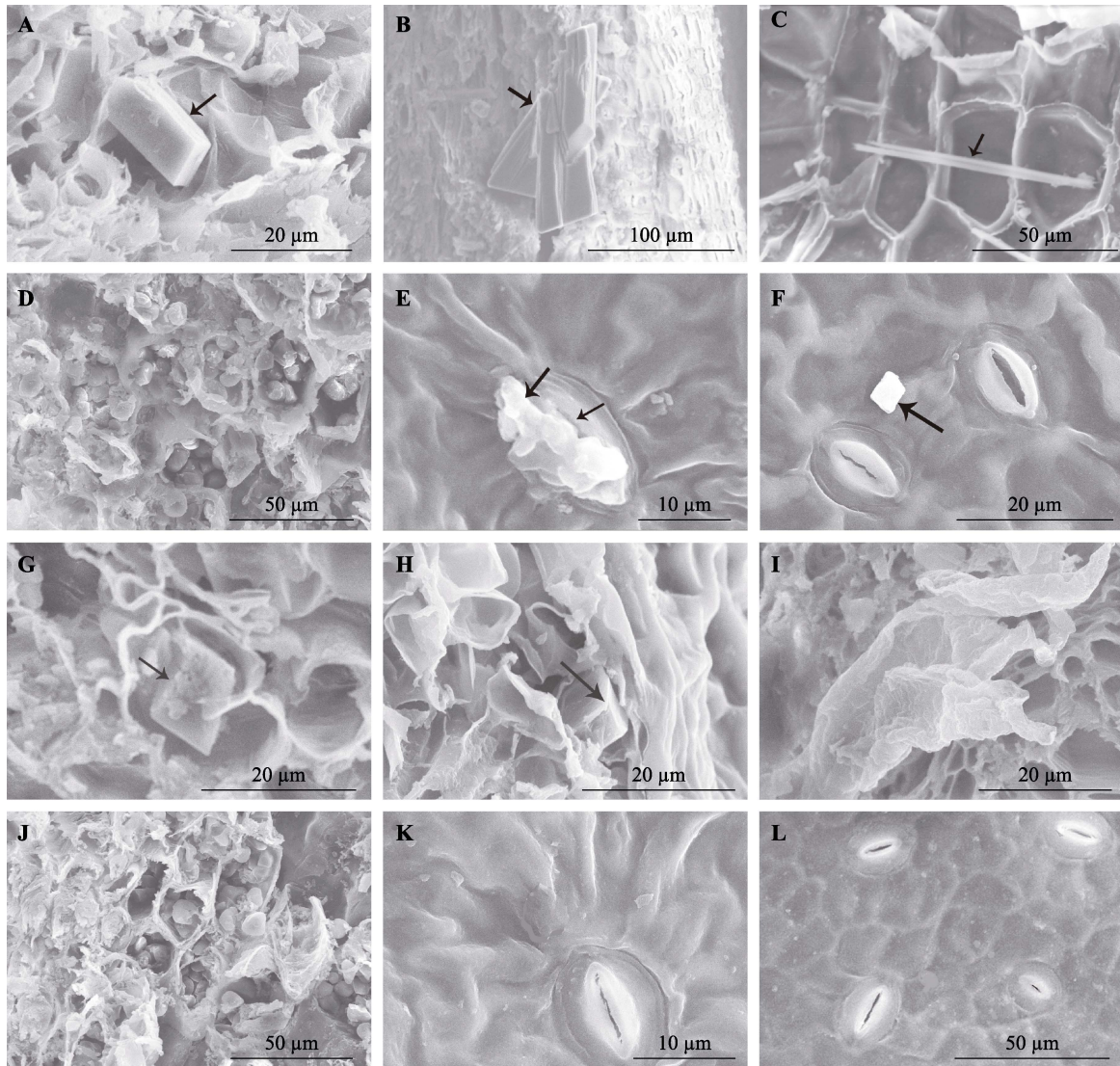
#### 3.1 刺梨的适钙类型确定

很多学者分别将植物需钙量、叶片中钙和镁含量、钙在地上部分及根系中的分布比例、体内的钙含量与土壤的钙含量相关性、叶片中的草酸钙含量等作为确定植物适钙类型的重要指标(屠玉麟, 1995; 周运超, 1997; 汤松波等, 2017; 王江南等, 2018), 并对多种喀斯特植物的适钙类型进行了鉴定和划分。中间型植物叶片的钙和镁含量在1.4%–2.5%之间(周运超, 1997), 钙在地上部分的含量大于根系(王传明和乙引, 2014), 植株的含钙量与土壤中的交换性钙含量表现出正相关关系(姬飞腾等, 2009), 叶片中的钙组分以草酸钙为主(Borer *et al.*, 2012), 喀斯特地区的野生刺梨具有中间型植物的上述主要特

征。本研究对贵州野生刺梨资源的分布及生长、结果状况的调查中发现, 在喀斯特地区高钙生境和非喀斯特地区低钙生境中, 都有很多野生刺梨分布, 而且多数植株的生长、结果状况较好(图5)。在过去的研究中发现, 刺梨对钙的需求量并不像嗜钙型和喜钙型植物那么高, 在营养液培养条件下, 刺梨对低钙和高钙介质环境都表现出较强的耐性, 无论在供钙水平极低或极高的培养介质中, 刺梨植株都未死亡, 仍能保持一定的生长量(杨娅若和樊卫国, 2022)。综合本研究和以往的研究结果证明: 刺梨既不属于嗜钙、喜钙型植物, 也不属于嫌钙型植物, 而属于中间型植物, 刺梨对喀斯特地区不同钙生境具有较为广泛的适应性, 这一结论对贵州在喀斯特地区进行刺梨的种植具有重要的指导意义。

#### 3.2 刺梨对喀斯特地区高钙生境的适应机制分析

喀斯特地区的钙生境复杂, 土壤中钙含量普遍很高, 导致土壤中营养元素有效性降低(张福锁, 1993), 限制了很多植物的正常生长。在土壤含钙量过高的条件下, 植物通常会被动吸收过多的Ca<sup>2+</sup>, 从而在细胞质中与PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>结合形成沉淀而干扰磷的利用, 妨碍正常的信号传导, 产生对多种酶活性位点的竞争, 从而降低养分酶和调节酶的活性, 扰乱正常的生理代谢, 破坏细胞质膜, 阻碍营养物质运输,



**图4** 分别生长在两种钙生境中野生刺梨器官中及叶片气孔边缘的草酸钙晶体观察结果。**A–F**, 土壤交换性钙含量为 $5\,938.12\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的高钙生境中野生刺梨不同器官内及叶面的草酸钙晶体观察结果。**A**, 叶片组织中的草酸钙棱晶。**B**, 枝韧皮部中的草酸钙棱晶。**C**, 果实组织中的草酸钙针晶。**D**, 根组织中没有草酸钙晶体。**E**, 气孔边缘的草酸钙堆积体。**F**, 气孔外的草酸钙棱晶。**G–L**, 土壤交换性钙含量为 $406.41\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的低钙生境中野生刺梨不同器官内及叶面的草酸钙晶体观察结果。**G**, 叶片组织中的草酸钙棱晶。**H**, 枝韧皮部中的草酸钙棱晶。**I**, 果实组织无草酸钙晶体。**J**, 根组织无草酸钙晶体。**K**, 气孔周边无草酸钙堆积体。**L**, 在叶片表面及气孔周边无草酸钙晶体。

**Fig. 4** Observation results of calcium oxalate crystals grown in the organs of *Rosa roxburghii* and at the stomata margins of leaves in two calcium conditions. **A–F**, Observation results of calcium oxalate crystals in different organs and leaves of *R. roxburghii* in high calcium conditions with soil exchangeable calcium content of  $5\,938.12\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ . **A**, Calcium oxalate prism in leaf tissue. **B**, Calcium oxalate prism in branch phloem. **C**, Calcium oxalate raphid in fruit tissue. **D**, Root tissue without calcium oxalate crystals. **E**, Calcium oxalate deposits at the edge of the stomata. **F**, Calcium oxalate prism outside stomata. **G–L**, Observation results of calcium oxalate crystals in different organs and leaves of *R. roxburghii* in low calcium conditions with soil exchangeable calcium content of  $406.41\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ . **G**, Calcium oxalate prism in leaf tissue. **H**, Calcium oxalate prism in branch phloem. **I**, No calcium oxalate crystals were observed in fruit tissue. **J**, Root tissue without calcium oxalate crystals. **K**, No calcium oxalate deposits were observed around the stomata. **L**, No calcium oxalate crystals were observed around the stomata on the leaf surface.

严重时甚至会导致植株死亡(White & Broadley, 2003; 樊卫国和龚芳芳, 2019)。然而, 喀斯特适生植物能够以多种方式适应高钙生境, 其中, 最常见的方式就是减少地上部分生物量以缓解高钙胁迫对自身的

不利影响(张妙娟等, 2021), 刺梨也有类似的反应, 随栽培介质中的供钙水平不断升高, 刺梨植株的根冠比逐渐增大(杨娅若和樊卫国, 2022), 这一反应对缓解高钙胁迫对生存的不利影响发挥了积极作用。



图5 两种钙生境中的野生刺梨。左: 生长在pH 5.02、交换性钙含量为432 mg·kg<sup>-1</sup>的酸性黄壤中的野生刺梨, 植株周边生长有较多的酸性指示植物。右: 生长在pH 8.24、交换性钙含量为6 631 mg·kg<sup>-1</sup>的碱性石灰土中的野生刺梨。

**Fig. 5** *Rosa roxburghii* in two calcium conditions. Left: *R. roxburghii* grows on acidic low calcium yellow soil with pH 5.02 and exchangeable calcium content of 432 mg·kg<sup>-1</sup>, there were more acidic indicator ferns around the plant. Right: *R. roxburghii* grows in alkaline calcareous soil with pH 8.24 and exchangeable calcium content up to 6 631 mg·kg<sup>-1</sup>.

植物正常生长要求细胞中的Ca<sup>2+</sup>浓度处于适量水平, 但在高钙环境中, 很多植物对钙的吸收都表现出奢侈吸收的特性, 刺梨也如此(杨娅若和樊卫国, 2022)。高钙生境的适生植物具有多种方式应对体内Ca<sup>2+</sup>增加的不利影响, 最直接的方式是将大量吸收的Ca<sup>2+</sup>储存在某些对钙有较高耐受能力的器官中(王程媛等, 2011), 或通过生物矿化的方式将Ca<sup>2+</sup>与草酸或HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>结合形成难溶性的草酸钙或CaCO<sub>3</sub>, 并将其在特异细胞中“封存”起来(李秀丽等, 2012; 王光野等, 2018), 或通过排钙的方式将多余的钙直接排出体外。喀斯特地区高钙生境下生长的野生刺梨枝、叶中富集了大量的钙, 其中50%以上是草酸钙, 在枝、叶中观察到很多草酸钙晶体, 在刺梨叶片气孔边缘也出现草酸钙堆积体和晶体, 由此可见, 刺梨具有Ca<sup>2+</sup>的生物矿化贮钙功能和通过叶片气孔排钙的特性, 这些功能及特性对刺梨适应喀斯特高钙生境具有十分重要的作用。

#### 4 结论

喀斯特地区的野生刺梨能够将大量的钙富集在枝、叶中, 枝、叶中的草酸钙含量占总钙的比例在50%以上, 其地上部分的钙含量大于根系, 叶中的钙和镁含量在1.4%–2.5%范围内, 植株中的总钙含量与土壤交换性钙含量呈显著或极显著正相关关系, 这些特征与中间型植物类似。在贵州喀斯特地区不同的钙生境中都有野生刺梨分布, 刺梨属于对不同

钙生境具有广泛和较强适应性的中间型植物。在高钙生境中的野生刺梨具有在枝、叶中大量储存草酸钙和通过叶片气孔排钙的生理特性, 这些特性对刺梨适应喀斯特高钙生境具有重要作用。

**致谢** 感谢国家林业和草原局刺梨工程技术研究中心运行项目(2019133002)资助。

#### 参考文献

- Bao SD (2000). *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*. 3rd ed. China Agriculture Press, Beijing. 152-199. [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 3版. 中国农业出版社, 北京. 152-199.]
- Borer CH, Hamby MN, Hutchinson LH (2012). Plant tolerance of a high calcium environment via foliar partitioning and sequestration. *Journal of Arid Environments*, 85, 128-131.
- Clark CJ, Smith GS, Walker GD (1987). The form, distribution and seasonal accumulation of calcium in kiwifruit leaves. *New Phytologist*, 105, 477-486.
- Fan WG, Gong FF (2019). Effects of exogenous oxalic acid on nutrient environment of calcareous yellow soil and the growth, physiological characteristics of *Rosa roxburghii* seedlings. *Journal of Guizhou University (Natural Sciences)*, 36(3), 1-8. [樊卫国, 龚芳芳 (2019). 外源草酸对钙质黄壤营养环境和刺梨苗生长及生理特性的影响. 贵州大学学报(自然科学版), 36(3), 1-8.]
- Fan WG, Liu JP (1997). Response of elements deficiency stress in *Rosa roxburghii* Tratt. *Journal of Guizhou Agriculture College*, 16(3), 43-47. [樊卫国, 刘进平 (1997). 刺梨对缺素胁迫的反应. 贵州农学院学报, 16(3), 43-47.]
- Franceschi VR, Horner HT (1980). Calcium oxalate crystals in

- plants. *The Botanical Review*, 46, 361-427.
- Fu R, Meng XX, Chai SF (2019). Research progress on the relationship between plants and calcium environment. *Northern Horticulture*, (3), 161-166. [付嵘, 孟小暇, 柴胜丰 (2019). 植物与钙环境关系的研究进展. 北方园艺, (3), 161-166.]
- Gong FF (2018). *The Organic Acids in the Rhizosphere Soil of Rosa roxburghii* Tratt. Growing on Calcareous Soil and the Function Verification of Principal Components of Those Organic Acids—The Effects of Exogenous Importing of Low Molecular Weight Organic Acids on Soil Nutrient Release and the Growth of *Rosa roxburghii*. Master degree dissertation, Guizhou University, Guiyang. [龚芳芳 (2018). 石灰性土壤上刺梨根际土壤低分子量有机酸及其主成分的功能验证——基于低分子量有机酸外源导入对土壤养分释放及刺梨生长的作用. 硕士学位论文, 贵州大学, 贵阳.]
- He HH, Veneklaas EJ, Kuo J, Lambers H (2014). Physiological and ecological significance of biomineralization in plants. *Trends in Plant Science*, 19, 166-174.
- He ZF, Xiong LY, Guo XM, Niu AZ (1988). A study on the content of nutrients in *Rosa roxburghii* Tratt. fruit. *Acta Nutrimenta Sinica*, 10, 262-266. [何照范, 熊绿芸, 国兴民, 牛爱珍 (1988). 刺梨果实的营养成分. 营养学报, 10, 262-266.]
- Hong WJ (2016). *The Adaptive Mechanisms with Drought and Calcium of Two Species Suitable Growing in Limestone Mountain*. Master degree dissertation, South China Agricultural University, Guangzhou. [洪文君 (2016). 两种石灰岩适生树种耐旱和钙适应性机理研究. 硕士学位论文, 华南农业大学, 广州.]
- Huang YF, Huang YY, Chen GF, Liu YX, Pan LP, Xiong LM (2017). Investigation and evaluation of soil nutrients in pitaya orchard in Guangxi. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 30, 2035-2040. [黄雁飞, 黄玉溢, 陈桂芬, 刘永贤, 潘丽萍, 熊柳梅 (2017). 广西主要火龙果园土壤养分调查及评价. 西南农业学报, 30, 2035-2040.]
- Islam MN, Islam S, Kawasaki M (2018). Evaluation of calcium regulating role of calcium oxalate crystals in eddo corms in hydroponic solution containing calcium at different concentrations. *Asian Research Journal of Agriculture*, 10(2), 1-12.
- Islam MN, Kawasaki M (2015). Evaluation of calcium regulating roles of guttation and calcium oxalate crystals in leaf blades and petioles of hydroponically grown eddo. *Plant Production Science*, 18(1), 11-21.
- Ji FT, Li N, Deng X (2009). Calcium contents and high calcium adaptation of plants in karst areas of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 926-935. [姬飞腾, 李楠, 邓馨 (2009). 喀斯特地区植物钙含量特征与高钙适应方式分析. 植物生态学报, 33, 926-935.]
- Jing YR (2017). *Common Plants and Their High Calcium Adaptation in Rocky Desertification Area Southwestern Hunan*. Master degree dissertation, Central South University of Forestry & Technology, Changsha. [景宜然 (2017). 湘西南石漠化地区常见植物及其对土壤高钙适应方式分析. 硕士学位论文, 中南林业科技大学, 长沙.]
- Lersten NR, Horner HT (2008). Subepidermal idioblasts and crystal macropattern in leaves of *Ticodendron* (Ticodendraceae). *Plant Systematics and Evolution*, 276, 255-260.
- Li HP (2009). *Plant Microscopic Techniques*. 2nd ed. Science Press, Beijing. 85-90. [李和平 (2009). 植物显微技术. 2版. 科学出版社, 北京. 85-90.]
- Li Q, Yu LJ, Deng Y, Li W, Li MT, Cao JH (2007). Leaf epidermal characters of *Lonicera japonica* and *Lonicera confuse* and their ecology adaptation. *Journal of Forestry Research*, 18, 103-108.
- Li XL, Zhang WJ, Lu JW, Wang LJ (2012). Calcium oxalate biomineralization in plants. *Chinese Science Bulletin*, 57, 2443-2455. [李秀丽, 张文君, 鲁剑巍, 王荔军 (2012). 植物体内草酸钙的生物矿化. 科学通报, 57, 2443-2455.]
- Li XX, Zhang DZ, Lynch-Holm VJ, Okita TW, Franceschi VR (2003). Isolation of a crystal matrix protein associated with calcium oxalate precipitation in vacuoles of specialized cells. *Plant Physiology*, 133, 549-559.
- Luo XQ, Wang CY, Yang HY, Liao XR (2012). Studies on adaptive mechanisms of karst dominant plant species to drought and high calcium stress. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 28(16), 1-5. [罗绪强, 王程媛, 杨鸿雁, 廖昕荣 (2012). 喀斯特优势植物种干旱和高钙适应性机制研究进展. 中国农学通报, 28(16), 1-5.]
- Mazen AMA (2004). Calcium oxalate deposits in leaves of *Corchorus olitorius* as related to accumulation of toxic metals. *Russian Journal of Plant Physiology*, 51, 281-285.
- Ohat Y, Yamamoto K, Deguchi M (1970). Chemical fractionation of calcium in the fresh rice leaf blade and influences of deficiency or oversupply of calcium and age of leaf on the content of each calcium fraction: chemical fractionation of calcium in some plant species (Part 1). *Journal of the Science of Soil and Manure*, 41, 19-26.
- Qi QW, Hao Z, Tao JJ, Kang M (2013). Diversity of calcium speciation in leaves of *Primulina* species (Gesneriaceae). *Biodiversity Science*, 21, 715-722. [齐清文, 郝转, 陶俊杰, 康明 (2013). 报春苣苔属植物钙形态多样性. 生物多样性, 21, 715-722.]
- Tang SB, Zhang LL, Kuang YW, Yan JH, Chen FL (2017). Leaf construction costs of 34 dominant species in karst forest, Guizhou. *Earth and Environment*, 45(3), 18-24. [汤松波, 张玲玲, 旷远文, 闫俊华, 陈丰林 (2017). 贵州喀斯特森林34个优势种叶片构建成本特征. 地球与环境, 45(3), 18-24.]
- Tu YL (1995). Analysis of flora and ecological characteristics

- of karst scrubs in Guizhou Province. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Science)*, 13(3), 1-8. [屠玉麟 (1995). 贵州喀斯特灌丛区系与生态特征分析. 贵州师范大学学报(自然科学版), 13(3), 1-8.]
- Wang CM, Yi Y (2014). Physiological activity and calcium content of calciphile, ubiqiusts and calcifuge under nature environment. *Hubei Agricultural Sciences*, 53, 3840-3844. [王传明, 乙引 (2014). 自然生长下喜钙植物、随遇植物和嫌钙植物生理活性特征及钙含量特征的研究. 湖北农业科学, 53, 3840-3844.]
- Wang CY, Wang SJ, Rong L, Luo XQ (2011). Analyzing about characteristics of calcium content and mechanisms of high calcium adaptation of common pteridophyte in Maolan karst area of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1061-1069. [王程媛, 王世杰, 容丽, 罗绪强 (2011). 茂兰喀斯特地区常见蕨类植物的钙含量特征及高钙适应方式分析. 植物生态学报, 35, 1061-1069.]
- Wang GY, Qu HY, Cai LG, Ding YN, Wei J (2018). Research progress on mechanism of synthesis and degradation and function of calcium oxalate crystals in plants. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 49, 1710-1715. [王光野, 曲红岩, 蔡立格, 丁亦男, 魏健 (2018). 植物草酸钙晶体合成、降解机制及功能研究进展. 中草药, 49, 1710-1715.]
- Wang JN, Feng HJ, Li BQ, Fang K, Shi JM (2018). Distribution, transportation and accumulation of mineral elements in a rock-soil-plant system of *Phyllostachys glauca* limestone mountains. *Carsologica Sinica*, 37, 770-776. [王江南, 冯火炬, 李百球, 方楷, 施建敏 (2018). 石灰岩山地淡竹林“岩石-土壤-植物”的元素分布与迁移积聚特征. 中国岩溶, 37, 770-776.]
- Wei SX, Huang LN, Xie ZS, Li ZY, Lin MX, Luo SR, Chen YY (2013). Analysis for soil fertility and recommendations for fertilization of main aged banana gardens in Zhangzhou. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 34, 2336-2341. [魏守兴, 黄丽娜, 谢子四, 李志阳, 林敏霞, 罗石荣, 陈业渊 (2013). 漳州主要长期蕉园土壤肥力分析与施肥建议. 热带作物学报, 34, 2336-2341.]
- Wei ZJ, Zhang M, Wang C, Zhang XJ, Zeng JH, Chen T (2019). Macroscopic and microscopic characteristics of *Urtica fissa* herb. *Lishizhen Medicine and Materia Medica Research*, 30, 1401-1403. [卫子皎, 张敏, 王纯, 张小佳, 曾建红, 陈涛 (2019). 荨麻的性状和显微鉴别研究. 时珍国医国药, 30, 1401-1403.]
- White PJ, Broadley MR (2003). Calcium in plants. *Annals of Botany*, 92, 487-511.
- Wu G, Fu CH, Huang YW, Li W, Yu LJ, Li MT (2011). Calcium salt excreted by stoma and its biomineralization in *Lonicera confusa* under a calcium-rich environment. *Chinese Bulletin of Botany*, 46, 658-664. [吴耿, 付春华, 黄永伟, 李为, 余龙江, 栗茂腾 (2011). 岩溶环境下华南忍冬气孔泌钙及其生物矿化. 植物学通报, 46, 658-664.]
- Xu JJ, Ci HC, He XD, Xue PP, Zhao XL, Guo JT, Gao YB (2012). Features of calcium crystals and calcium components in 54 plant species in salinized habitats of Tianjin. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 1247-1253. [徐静静, 慈华聪, 何兴东, 薛苹苹, 赵雪莱, 郭健潭, 高玉葆 (2012). 天津盐渍化生境54种植物钙晶体与钙组分特征. 应用生态学报, 23, 1247-1253.]
- Yang HR, Fan WG (2022). Effects of different calcium supply levels on growth, mineral element absorption and related physiological and biochemical characteristics of *Rosa roxburghii* seedlings. *Journal of Fruit Science*, 39, 1891-1902. [杨娅若, 樊卫国 (2022). 不同供钙水平对刺梨苗生长、矿质元素吸收及相关生理生化特性的影响. 果树学报, 39, 1891-1902.]
- Yang WH, Feng BH, Wei WX (2018). Survey of soil fertility and fertilizer recommendation in the main banana plantations in Nanning. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 38(9), 6-13. [杨文慧, 封碧红, 韦文幸 (2018). 南宁主要香蕉种植基地土壤肥力调查与施肥建议. 热带农业科学, 38(9), 6-13.]
- Zhang FS (1993). *Environmental Stress and Plant Nutrition*. Agricultural Press, Beijing. 369-381. [张福锁 (1993). 环境胁迫与植物营养. 农业出版社, 北京. 369-381.]
- Zhang MJ, Wu Q, Wang LX (2021). Effects of calcium nitrate stress on physiological characteristics of tomato seedlings. *Northern Horticulture*, (23), 52-56. [张妙娟, 吴琼, 王丽霞 (2021). 硝酸钙胁迫对番茄幼苗生理特性的影响. 北方园艺, (23), 52-56.]
- Zhou YC (1997). A study on the part plants' main nutrient elements content of Guizhou karst region. *Journal of Guizhou Agriculture College*, 16(1), 11-16. [周运超 (1997). 贵州喀斯特植被主要营养元素含量分析. 贵州农学院学报, 16(1), 11-16.]

责任编辑: 曾波 责任编辑: 李敏