



过氧化钙缓解冬油菜苗期渍害胁迫的效应研究

罗裳^{1,2†}, 王志远^{1,2†}, 李长威^{1,2}, 蒋娜^{1,2}, 韩永亮^{1,2}, 荣湘民^{1,2}, 杨兰^{1,2*}

(1. 湖南农业大学资源学院, 湖南 长沙 410128; 2. 土肥高效利用国家工程研究中心, 湖南 长沙 410128)

摘要 为评价过氧化钙缓解冬油菜苗期渍害(渍水)胁迫的效应,以常规冬油菜品种沔油958(FY958)为试验材料,通过盆栽试验,设置不同施用量的过氧化钙(0、0.7、1.2、1.7、2.2、2.7 g/kg)处理,研究渍水条件下,不同的过氧化钙施用量对油菜幼苗存活率、叶片抗氧化酶和根系发酵酶活性以及根系活力等生理指标的影响。结果表明,渍水胁迫严重影响了油菜生长,造成油菜幼苗的存活率、鲜质量和叶片SPAD值显著降低。施用过氧化钙可明显缓解渍水胁迫对油菜的影响。与渍水条件下未施用过氧化钙的植株相比,施用过氧化钙后,油菜幼苗的鲜质量和叶片SPAD值显著提高,幅度分别为85.4%~108.0%和24.3%~43.0%;叶片抗氧化酶与根系发酵酶活性显著降低;同时,根系活力显著提高,增幅为66.7%~316.7%。并且,随着过氧化钙施用量的增加,其改善渍水胁迫的效果更加明显。上述研究结果表明,渍水胁迫会抑制油菜幼苗的生长。适宜的过氧化钙施用量(1.7~2.7 g/kg)能降低根系无氧呼吸,减轻过氧化胁迫对油菜的影响,提高油菜根系活力和叶片叶绿素含量(SPAD值),从而提高叶片碳水化合物合成能力,进而恢复油菜幼苗生长、保证油菜后期产量。本研究验证了过氧化钙缓解冬油菜苗期渍害胁迫的可行性。

关键词 渍害胁迫; 冬油菜; 过氧化钙; 抗氧化酶; 无氧呼吸

中图分类号 S565.4; Q945.78

文献标志码 A

引用格式 罗裳,王志远,李长威,等.过氧化钙缓解冬油菜苗期渍害胁迫的效应研究[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2023,49(4):516-525. DOI:10.3785/j.issn.1008-9209.2023.02.211

LUO Shang, WANG Zhiyuan, LI Changwei, et al. Effect of CaO₂ on alleviating waterlogging stress of winter rape at seedling stage[J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences)*, 2023, 49(4): 516-525.

Effect of CaO₂ on alleviating waterlogging stress of winter rape at seedling stage

LUO Shang^{1,2†}, WANG Zhiyuan^{1,2†}, LI Changwei^{1,2}, JIANG Na^{1,2}, HAN Yongliang^{1,2}, RONG Xiangmin^{1,2}, YANG Lan^{1,2*} (1. College of Resources, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, Hunan, China; 2. National Engineering Research Center for Efficient Utilization of Soil and Fertilizer Resources, Changsha 410128, Hunan, China)

Abstract To evaluate the effect of CaO₂ on alleviating waterlogging stress of winter rape at seedling stage, a pot experiment was conducted with Fengyou 958 (FY958) as experimental material. There were six application amounts of CaO₂ (0, 0.7, 1.2, 1.7, 2.2, and 2.7 g/kg) treatments in this study, and the effects of different application amounts of CaO₂ on the survival rates, activities of antioxidant enzymes in leaves and fermentative enzymes in

基金项目: 国家自然科学基金项目(32102476)。

*通信作者(Corresponding author): 杨兰(<https://orcid.org/0000-0003-3887-171X>), E-mail: helloyanglan@163.com

第一作者(First author): 罗裳(<https://orcid.org/0009-0005-7649-9957>), E-mail: 1219740859@qq.com; 王志远(<https://orcid.org/0009-0004-2832-4725>), E-mail: 644053373@qq.com。†共同第一作者

收稿日期(Received): 2023-02-21; 接受日期(Accepted): 2023-06-21

roots, and root activity of rape seedlings under waterlogging condition were studied. The results showed that waterlogging stress seriously affected the growth of rape, resulting in a significant decrease in the survival rate, fresh mass and leaf SPAD value of rape seedlings. The application of CaO_2 can significantly alleviate the effect of waterlogging stress on rape. Compared with plants without CaO_2 treatment under waterlogging condition, the fresh mass and leaf SPAD values of rape seedlings treated with CaO_2 significantly increased by 85.4%–108.0% and 24.3%–43.0%, respectively. The activities of antioxidant enzymes in leaves and fermentative enzymes in roots were both significantly reduced. The root activity was significantly increased by 66.7%–316.7%. Moreover, with the increase of the application amounts of CaO_2 , the effect of alleviating waterlogging stress became more obvious. In summary, waterlogging stress inhibited the normal growth of rape seedlings. The appropriate application amounts of CaO_2 (1.7–2.7 g/kg) could reduce the anaerobic respiration of roots, alleviate the effect of peroxidation stress on rape, and increase the root activity and chlorophyll contents (SPAD values) of leaves, so as to improve carbohydrate synthesis in leaves, and thus restore rape seedling growth and ensure later rape yields. This study verified the feasibility of CaO_2 in alleviating waterlogging stress of winter rape at seedling stage.

Key words waterlogging stress; winter rape; CaO_2 ; antioxidant enzyme; anaerobic respiration

油菜是我国最重要的油料作物之一,也是食用油和蛋白饲料的主要来源。2019年油菜的产量和种植面积均居世界首位[联合国粮食及农业组织网站(<https://www.fao.org/home/en/>)]。我国长江流域油菜种植面积占全国油菜种植总面积的85%左右^[1]。冬油菜生长的关键时期(苗期)恰逢长江流域的多雨时节,且油菜的生产主要采用水稻-油菜轮作模式,稻田土壤黏重,导致种植油菜时,地下水水位高,田间湿度大,易对油菜幼苗造成渍害^[2]。据统计,每年全世界作物生产受到渍害影响的占10%左右,且有持续增长的趋势^[3]。渍害发生后,轻者会造成油菜根系和地上部发育不良,重者可导致油菜产量和品质大幅下降,造成严重的经济损失^[4]。

渍害是指土壤中水分过多,造成低氧或缺氧胁迫,从而改变作物代谢方式,危害作物正常生长^[5]。植物根系作为植物吸收养分的主要器官,在渍水胁迫下最先受到影响,其对渍水胁迫的响应主要是呼吸形式由有氧呼吸转变为无氧呼吸。并且,在渍水胁迫下,植物根系缺少氧气时有氧呼吸受到抑制,无氧呼吸得到加强,产生大量丙酮酸、乙醇和乙醛等有毒物质^[6-7]。糖酵解和乙醇发酵分别是植物种子和幼苗进行无氧呼吸时产生能量的重要途径,丙酮酸脱羧酶(pyruvate decarboxylase, PDC)和乙醇脱氢酶(ethanol dehydrogenase, ADH)是无氧呼吸时参与糖酵解、乙醇发酵途径的2个重要的酶^[8]。有研究表明,在渍水条件下,植株有氧呼吸产生的能量和供给幼苗生长的中间产物会明显减少^[9];同时,无氧条件下,ADH和PDC的活性是有氧条件下的5~10倍^[10]。无氧呼吸加强会消耗作物体内大量贮存物

质,导致植株生长不良甚至死亡,严重影响作物产量^[11]。然而,作物根系对渍水胁迫会产生一系列适应性反应,如根系的形态结构和细胞超微结构发生改变^[12]和产生大量的皮层通气组织^[13],以增加有氧气体交换的比例,从而改变作物细胞之间的氧气分布^[14]。细胞内的还原性有毒物质被氧化,促使植物的生长发育正常化^[15]。

目前,解决油菜渍害的方式主要有整地疏沟、补施速效肥和施用外源生长调节剂等措施,这些措施有一定的效果,能较好地缓解油菜短期渍害问题,但无法从根本上解决油菜长期渍害问题。因此,方便、快捷而又合适地解决油菜长期渍害问题变得极为重要。了解渍水对油菜生长发育造成危害的根本原因以及油菜相应的耐渍机制,也对油菜生产具有重要意义。过氧化钙(CaO_2)具有遇水释放氧气的特性,且本身无毒,对环境无害,是一种用途广泛的优良供氧剂,现已广泛应用于鱼类养殖、农作物栽培、污水处理等方面^[16]。在积水的湿润土壤中施用 CaO_2 可以改善油菜根系呼吸时氧气供应不足的问题,同时,也可以调节土壤酸碱度和改良土壤结构等^[16-17]。已有研究利用 CaO_2 对水稻种子进行包衣处理,以提高直播水稻在渍水条件下的出苗率^[8]。在渍水条件下, CaO_2 与水发生化学反应,可为水稻种子萌发提供所必需的氧气,促使幼苗正常生长^[18]。本研究选取常规冬油菜品种沱油958,通过盆栽模拟试验,对油菜幼苗的存活率、鲜质量、叶片抗氧化酶和根系发酵酶的活性等进行评价,研究 CaO_2 缓解油菜渍害的生理效应,为提高油菜生产过程中的抗渍性提供参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料及试验设计

供试材料:油菜常规品种沔油 958(FY958),取自国家油料改良中心湖南分中心;CaO₂产品购自山西卓伦生物科技有限公司。供试土壤取自湖南农业大学资源学院某实验基地。土壤类型为黏壤土,基本理化性状为pH 4.80,有机质 17.86 g/kg,碱解氮 60.05 mg/kg,有效磷 15.86 mg/kg,速效钾 133.88 mg/kg。

试验设计:采用盆栽试验,使用 40 cm×18 cm×15 cm(长×宽×高)聚乙烯花盆,每盆装入黏壤土 4 kg,加入基肥[尿素 4.8 g(46% N)、磷肥 1.5 g(16% P₂O₅)、钾肥 1.6 g(60% K₂O)、硼砂 0.026 g]。试验以不渍水处理且 CaO₂施用量为 0 作为对照(CK₀),设置不同 CaO₂施用量处理[同基肥一起分别向每盆加

入 CaO₂ 0.7、1.2、1.7、2.2、2.7 g/kg(每 kg 土壤中所添加的 CaO₂用量)]。具体试验设计见表 1。每个处理设置 4 个生物学重复。

油菜种子出苗率试验:供试土壤和基肥混合装盆,每盆播种 100 粒油菜种子,置于人工气候箱中培养。光照周期设定为 16 h 光照/8 h 黑暗,温度设定为白天 23 ℃,夜晚 18 ℃,相对湿度设定为 75%。在油菜生长过程中,利用称量法将土壤水分保持在田间最大持水量的 70% 左右。以幼苗出土高度 1 cm 为出苗标准测定油菜种子出苗率^[19],研究 CaO₂对油菜种子出苗率的影响。

油菜渍水试验:测定油菜种子出苗率后,每盆留 20 株长势均匀的油菜幼苗,3 d 后,除对 CK₀继续采用常规水分管理(设为 CK)外,其他施用 CaO₂的各处理均进行渍水处理,每天浇水 1 次,至水面高度超过盆中土层 0.5 cm。

表 1 试验设计

Table 1 Experimental design

油菜种子出苗率试验 Emergence rate experiment of rape seeds				油菜渍水试验 Waterlogging experiment of rape			
处理 Treatment	播种量/(粒/盆) Sowing quantity/ (grain/pot)	是否渍水 Waterlogging or not	CaO ₂ 施用量 Application amount of CaO ₂ /(g/kg)	处理 Treatment	留种数/(株/盆) Number of reserved seeds/(plant/pot)	是否渍水 Waterlogging or not	CaO ₂ 施用量 Application amount of CaO ₂ /(g/kg)
CK ₀	100	否	0	CK	20	否	0
C ₁	100	否	0.7	CK+H ₂ O	20	是	0
C ₂	100	否	1.2	C ₁ +H ₂ O	20	是	0.7
C ₃	100	否	1.7	C ₂ +H ₂ O	20	是	1.2
C ₄	100	否	2.2	C ₃ +H ₂ O	20	是	1.7
C ₅	100	否	2.7	C ₄ +H ₂ O	20	是	2.2
				C ₅ +H ₂ O	20	是	2.7

1.2 植株取样和生理指标测定

分别在渍水 0、5、10、15、20、25、30 d 时进行拍照记录,同时以留种数(20 株/盆)作为基数,计算油菜幼苗存活率。

分别在渍水 20、25、30 d 时,每个处理选取 8 株植株,使用 SPAD-502 Plus 叶绿素仪(日本柯尼卡美能达公司)测定最新完全展开叶片的 SPAD 值,每个叶片测定 9 次(选取 3 个部位,每个部位测定 3 次,由仪器计算平均值)。

分别在渍水 20、30 d 时,每个处理选取 10 株长势均匀的油菜植株,用蒸馏水冲洗干净后,用滤纸擦干并称量。渍水 20 d 的植株称量后,分为地上部和根系 2 部分,用液氮快速冷冻,保存于 -80 ℃冰

箱中,用于后续生理指标测定。

油菜植株叶片中超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)以及根系中 PDC、ADH 活性均采用试剂盒(上海苗彩生物科技有限公司)进行测定。酶的提取方法参照 SIVASANKAR 等^[20]的研究并进行适当改良,即称取 0.1 g 新鲜植物组织样品,在液氮中充分研磨后加入 1 mL 提取液(含 80% 甲醇),置于 -20 ℃ 冰箱中过夜,然后于 4 ℃、8 000 r/min 下离心 20 min,取上清液作为酶活性的待测液。叶片中 SOD 活性采用氮蓝四唑(nitro-blue tetrazolium, NBT)法^[21]进行测定,CAT 活性采用过氧化氢(H₂O₂)还原法^[20]进行测定。根系中 PDC、ADH 活性均参照 HANSON 等的方

法^[22]进行测定。根系活力采用2,3,5-氯化三苯基四氮唑(2,3,5-triphenyltetrazolium chloride, TTC)比色法^[23]进行测定。

1.3 数据统计分析

数据采用4个生物学重复测定的平均值,表示为平均值±标准误。采用SPSS 20.0进行数据统计及差异显著性分析,采用最小显著差数法(least significant difference, LSD)进行多重比较,以 $P < 0.05$ 表示差异有统计学意义。

2 结果与分析

2.1 不同CaO₂施用量对油菜种子出苗率的影响

由表2可知,与CK₀相比,在不同CaO₂施用量作用下,油菜种子出苗率无显著变化,说明在正常不渍水的情况下,CaO₂对油菜种子出苗率没有影响。

表2 不同CaO₂施用量对油菜种子出苗率的影响

Table 2 Effects of different application amounts of CaO₂ on emergence rates of rape seeds

处理 Treatment	CaO ₂ 施用量 Application amount of CaO ₂ /(g/kg)	出苗率 Emergence rate/%
CK ₀	0	74.8±3.2a
C ₁	0.7	75.3±3.6a
C ₂	1.2	80.6±4.6a
C ₃	1.7	74.5±3.5a
C ₄	2.2	70.1±2.6a
C ₅	2.7	75.3±7.2a

同列数据后相同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平差异无统计学意义, $n=4$ 。

Values within the same column followed by the same lowercase letters indicate no significant differences at the 0.05 probability level, and $n=4$.

2.2 不同CaO₂施用量对渍水油菜幼苗生长状况及存活率的影响

随渍水时间的延长,不同CaO₂施用量对油菜幼苗的生长状况及存活情况的影响如图1所示。受渍水胁迫影响,与正常(CK)水平相比,渍水油菜幼苗生长缓慢。在渍水5 d时,CK+H₂O处理的油菜幼苗叶片大小较CK已有明显差距,但尚可存活。在渍水15 d时,CK+H₂O处理的油菜幼苗叶片已基本停止生长并出现叶片黄化现象,而在渍水20 d时,叶片停止生长和黄化的现象更加明显,油菜幼苗生长期滞后,存活幼苗减少。在同一渍水时间施

用CaO₂后,上述情况明显得到改善。与CK+H₂O处理相比,同一渍水时间下,C₄+H₂O、C₅+H₂O处理的油菜幼苗长势更好,叶片延展性更好且无黄化现象;而与CK相比,油菜幼苗的长势和叶片形态特征无明显差异(图1)。

与CK相比,在长期渍水胁迫下,未施用CaO₂时油菜幼苗存活率显著降低,降幅为19.5%~31.6%(表3)。并且随着渍水时间的延长,存活率持续降低。施用CaO₂后,渍水胁迫下的油菜幼苗存活率得以改善。渍水30 d时,与CK+H₂O处理相比,施用CaO₂后,油菜幼苗存活率显著提高,增幅为21.6%~35.9%。其中,C₅+H₂O处理的改善效果最佳,油菜幼苗存活率恢复到CK的92.9%(表3)。

与CK相比,渍水胁迫持续20、30 d时,未施用CaO₂时油菜幼苗鲜质量显著降低,降幅为44.2%~53.4%(图2)。与CK+H₂O处理相比,施用CaO₂后,渍水胁迫下的油菜幼苗鲜质量显著提高,增幅为85.4%~108.0%。随着渍水时间的延长,提升效果更加明显。渍水30 d时,CaO₂施用量在1.7 g/kg及以上时,就可以使油菜鲜质量显著提升,并且CaO₂施用量达到2.7 g/kg时,油菜鲜质量可恢复至CK水平(图2)。

2.3 叶片SPAD值及抗逆性响应

与CK相比,渍水胁迫会明显降低油菜叶片的SPAD值,渍水胁迫持续20、25、30 d时,CK+H₂O处理的叶片SPAD值降低了14.0%~16.2%(图3)。施用CaO₂后,渍水胁迫下的油菜叶片SPAD值显著提高。渍水30 d时,与CK+H₂O处理相比,各施用CaO₂的处理中,叶片SPAD值提高了24.3%~43.0%;CaO₂施用量在1.2~2.2 g/kg时,叶片SPAD值甚至显著高于CK,增幅为16.3%~22.9%(图3)。

在叶片的抗氧化酶活性方面,与CK相比,受渍水胁迫影响,CK+H₂O处理中SOD活性提高108.7%($P < 0.05$),CAT活性提高144.1%($P < 0.05$)(图4)。施用CaO₂后,渍水胁迫下油菜叶片的过氧化胁迫得到改善。与CK+H₂O处理相比,在各施用CaO₂的处理中,叶片中SOD、CAT活性显著降低,降幅分别为36.6%~70.4%、35.6%~36.8%。与CK相比,当CaO₂施用量在0.7 g/kg及以上时,渍水胁迫下的叶片SOD活性即可恢复至CK水平。

2.4 不同CaO₂施用量对油菜幼苗根系的影响

受渍水胁迫影响,植株的呼吸形式由有氧呼吸



图1 不同CaO₂施用量和渍水条件下油菜幼苗的生长表型

Fig. 1 Growth phenotypes of rape seedlings under different application amounts of CaO₂ and waterlogging conditions

转变为无氧呼吸。渍水胁迫20 d时,各处理中根系的发酵酶活性如图5所示。受渍水胁迫影响,CK+H₂O处理的根系发酵酶活性显著高于CK。其中,与CK相比,PDC活性提高85.7%,ADH活性提高250.0%。在各施用CaO₂的处理中,与CK+H₂O处理相比,PDC活性降低至CK水平,降幅为34.1%~46.2%;ADH活性显著降低,降幅为45.2%~78.6%。当CaO₂施用量在1.2 g/kg及以上时,ADH活性降低至CK水平。

在根系活力方面,渍水胁迫下CK+H₂O处理的

根系活力较CK降低了53.4% ($P < 0.05$, 图6)。与CK+H₂O处理相比,各施用CaO₂的处理中根系活力均显著提高,幅度为66.7%~316.7%。其中,C₅+H₂O处理的根系活力甚至显著高于CK。

3 讨论

3.1 CaO₂对渍害下植物生长中过氧化胁迫的缓解效果

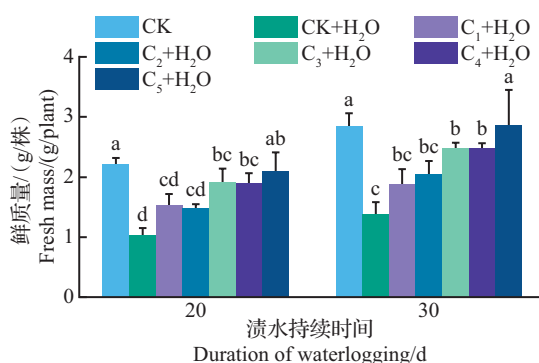
长期的渍水胁迫会严重损害植物根系,导致根

表3 渍水条件下不同CaO₂施用量对油菜幼苗存活率的影响Table 3 Effects of different application amounts of CaO₂ on survival rates of rape seedlings under waterlogging condition %

处理	20 d存活率 Survival rate at 20 d	25 d存活率 Survival rate at 25 d	30 d存活率 Survival rate at 30 d
CK	96.25±2.39a	96.25±2.39a	96.25±2.39a
CK+H ₂ O	77.50±8.78b	66.82±9.22b	65.80±7.88b
C ₁ +H ₂ O	91.25±5.54a	87.65±3.95a	87.65±3.95a
C ₂ +H ₂ O	81.61±3.74ab	80.04±1.92a	80.04±1.92a
C ₃ +H ₂ O	92.50±3.23a	88.97±2.41a	86.40±2.54a
C ₄ +H ₂ O	90.00±5.40ab	87.50±2.78a	87.50±2.78a
C ₅ +H ₂ O	96.67±2.04a	96.67±2.04a	89.42±7.50a

同列数据后不同小写字母表示在 $P<0.05$ 水平差异有统计学意义, $n=4$ 。

Values within the same column followed by different lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 probability level, and $n=4$.



短栅上不同小写字母表示在同一渍水时间下不同处理间在 $P<0.05$ 水平差异有统计学意义, $n=4$ 。图3同。

Different lowercase letters above bars indicate significant differences among different treatments at the same waterlogging time at the 0.05 probability level, and $n=4$. The same as Fig. 3.

图2 渍水条件下不同CaO₂施用量对油菜幼苗鲜质量的影响

Fig. 2 Effects of different application amounts of CaO₂ on fresh mass of rape seedlings under waterlogging condition

系发黑,发育不良^[24]。苗期是油菜生长发育的关键时期,渍水胁迫会导致油菜成熟时的产量及相关农艺性状下降,并且造成不可逆的损伤^[25]。一般情况下,受到短期渍水胁迫时,作物能够通过调节自身的生理代谢活动维持一定的生长量;而随着渍水胁迫时间的延长,植株的生理活动受到严重影响,直至死亡^[11]。本研究发现,油菜幼苗受到渍水胁迫后,存活率严重下降,并且,随着渍水时间的延长,下降幅度进一步加剧。渍水胁迫对植株地上部的影响主要体现在叶片的光合作用、抗氧化酶活性等方面^[11]。而CaO₂的施用能够减轻渍水胁迫对苗期油菜的影响,促进油菜幼苗的正常生长以及叶片SPAD值的

增加^[16],缓解因渍水胁迫造成的叶绿素降解和光合系统的损坏^[26],有利于光合产物的形成。

活性氧是植物细胞代谢的正常产物,在渍水胁迫下,氧气不足会导致细胞内活性氧含量增加^[27]。超氧自由基的积累会使细胞膜的脂质发生过氧化,从而引起细胞膜裂变,导致细胞损伤甚至死亡。SOD是生物体内最重要的自由基清除剂,能够维持机体代谢平衡。SOD与胁迫直接相关,能启动植株抗氧化系统的第一道防线,将超氧阴离子(O₂⁻)转化为H₂O₂,而H₂O₂可进一步被CAT和其他酶转化为H₂O^[28]。作为一种信号分子,H₂O₂在植物遭受逆境时起着重要作用^[29]。2种信号分子O₂⁻和H₂O₂诱导植株产生耐渍响应,即提高植株体内SOD和CAT的活性,以清除体内的活性氧和H₂O₂并维持体内活性氧的动态平衡,从而缓解过氧化损伤^[30]。本研究中,在渍水条件下,植株的SOD和CAT活性较CK显著增加,说明植株体内产生的活性氧和H₂O₂含量高,油菜叶片的过氧化损伤严重;在施用CaO₂后,植株的SOD和CAT活性较CK+H₂O处理显著降低,说明CaO₂缓解了渍水胁迫下油菜叶片的过氧化损伤,进一步延缓了叶片的衰老,促进了植株碳水化合物的合成。因此,当CaO₂施用量为1.7 g/kg及以上时,植株鲜质量显著提高。

3.2 CaO₂对植株根系代谢模式的改良效果

渍水胁迫最先影响的是植株根系的生存环境。由于土壤中的孔隙被水分占据,植株根系无法得到充足的氧气而被迫进行无氧呼吸^[31]。这种低效率的呼吸方式会消耗植株体内大量能量^[32]。而无氧呼吸的开启会激活植株体内的乙醇发酵途径,从而使得在无氧呼吸时,参与糖酵解、乙醇发酵途径的关键

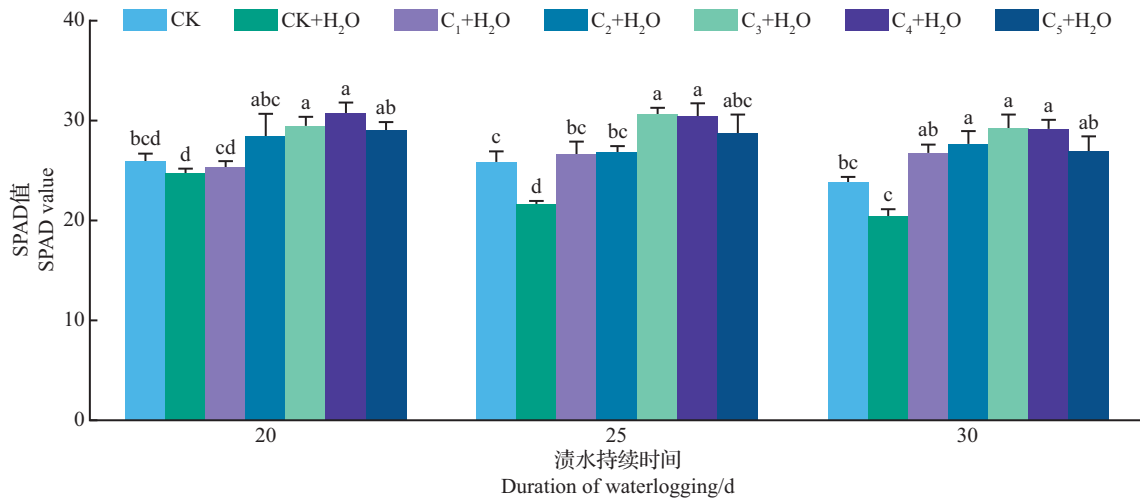
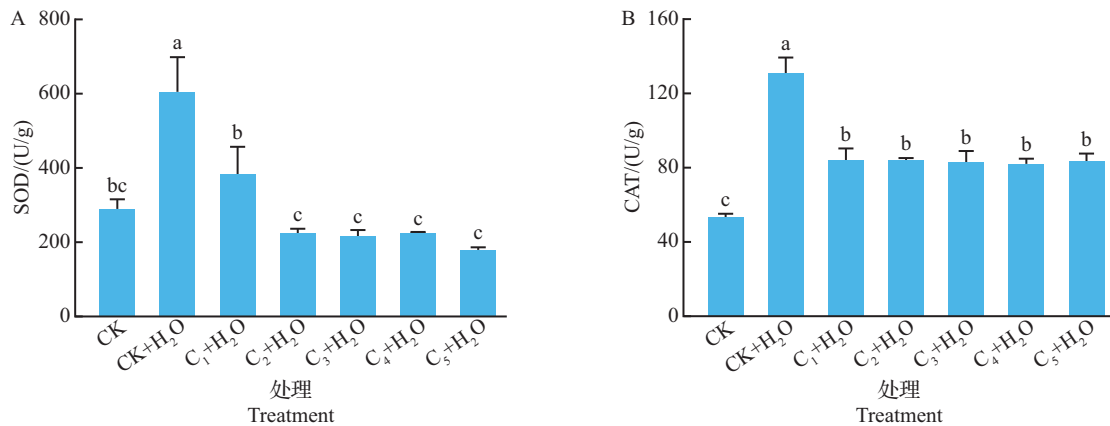


图3 渍水条件下不同CaO₂施用量油菜幼苗叶片SPAD值的影响

Fig. 3 Effects of different application amounts of CaO₂ on SPAD values of rape seedling leaves under waterlogging condition



短栅上不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平差异有统计学意义, $n=4$ 。图5~6同。

Different lowercase letters above bars indicate significant differences at the 0.05 probability level, and $n=4$. The same as Figs. 5-6.

图4 渍水20 d时不同CaO₂施用量对油菜幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 4 Effects of different application amounts of CaO₂ on antioxidant enzyme activities in rape seedling leaves at waterlogging for 20 d

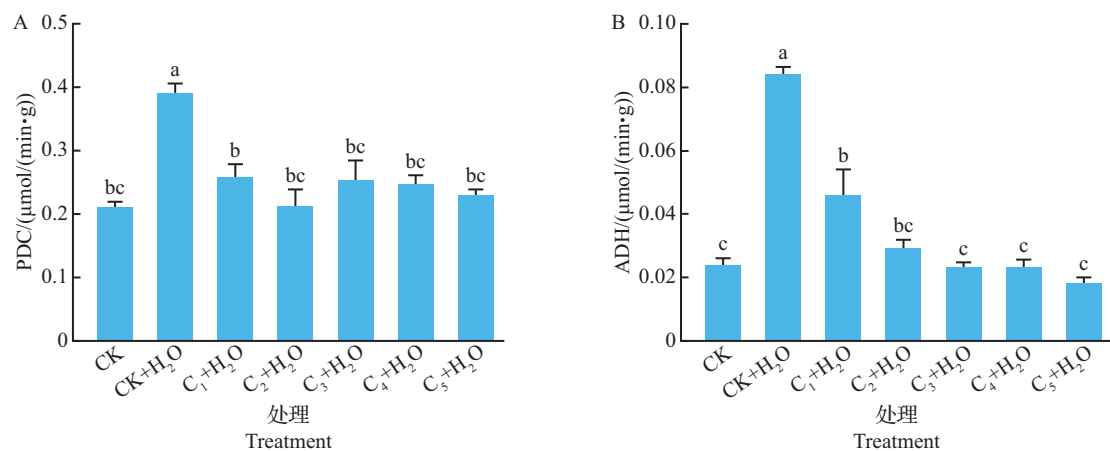


图5 渍水20 d时不同CaO₂施用量对油菜幼苗根系发酵酶活性的影响

Fig. 5 Effects of different application amounts of CaO₂ on fermentative enzyme activities in rape seedling roots at waterlogging for 20 d

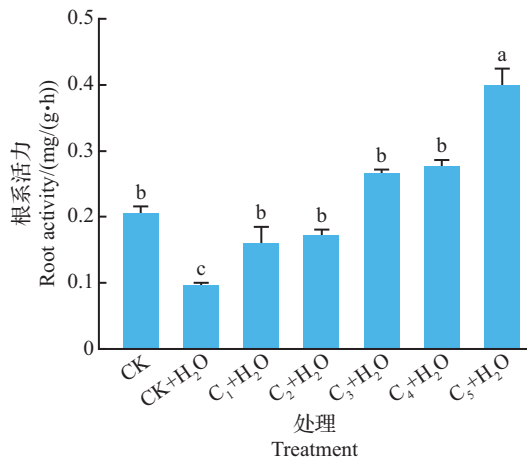


图6 渍水20 d时不同CaO₂施用量对油菜幼苗根系活力的影响

Fig. 6 Effects of different application amounts of CaO₂ on root activities of rape seedlings at waterlogging for 20 d

酶PDC、ADH活性显著提高。ADH和PDC在无氧呼吸过程中发挥关键作用,其活性通常被视作反映植株耐渍性的重要指标^[8]。本研究表明,PDC、ADH活性在渍水条件下显著提高。虽然发酵响应是植物耐缺氧的重要机制之一,但是这一过程发生的比例过高会对植物生长产生负面影响^[33]。发酵酶会导致乙醇等发酵产物在植株体内大量累积,从而对植株产生毒害作用^[34]。本研究表明,施用CaO₂后,CaO₂在土壤中与水反应释放出氧气,改善了油菜幼苗根系的生存环境,从而使根系有氧呼吸的比例提高,无氧呼吸发酵酶活性下降。随着CaO₂施用量增加,油菜幼苗获得的氧气也随之增加^[35];同时,幼苗植株受渍害胁迫的程度逐渐减轻,植株根系环境得到较大改善。

植物的根系活力能直接影响植株对矿质营养和水分的吸收利用^[35],从而反映根系的生长发育状况,因此,既是反映根系生命力的综合指标,也是判断根系是否受到低氧胁迫的重要指标之一。前人研究表明,降低土壤中过高的含水量、改善作物根系生长环境可以显著提高根系活力^[36]。本研究表明,苗期油菜幼苗长期渍水后,根系活力显著下降;施用CaO₂后,根系生长状态改善,根系活力得以恢复。此外,在渍水条件下,土壤中的厌氧微生物大量繁殖,这可能是渍水胁迫对植株造成的间接不利影响之一^[8]。有研究报道,CaO₂对厌氧微生物的增殖有一定的抑制作用^[8],这也可能是本研究中CaO₂显著提高渍水油菜存活率以及改善其生长状况的

原因之一。同时,有学者比较了渍害条件下仅链霉素包被的种子、链霉素与CaO₂的混合物包被的种子与仅CaO₂包被的种子的发芽率发现,前两者的发芽率显著降低^[37],说明在渍水胁迫下,CaO₂的氧气供应比抑菌作用更加重要。虽然本文未涉及相关研究,但不排除CaO₂的抑菌作用会对油菜生长产生影响,具体工作有待进一步探究。

CaO₂作为一种良好的释氧剂,在实际生产中已有较好的应用。例如,在污水处理方面,CaO₂通过抑制假单胞菌的生长、降低叶绿素a的浓度,可以很好地去除水中溶解的磷酸盐^[38],有助于缓解水体富营养化;同时,CaO₂也是土壤和地下水污染物生物降解的适宜选择,纳米级的CaO₂可以通过增大表面积体积比,提高CaO₂与污染物的氧化反应速度^[39],从而提高降解速率。本研究结果表明,施用的适量CaO₂(1.7~2.7 g/kg)可以减轻过氧化胁迫对苗期油菜的影响,延缓植株衰老,提高油菜生物量。基于此,CaO₂可被认为是一种有效的缓解植株渍害胁迫的施肥方式,能够在渍害下油菜生产中提高油菜的生产力。

4 结论

本研究结果表明,渍水胁迫下苗期油菜存活率显著降低,CaO₂的施用则减轻了渍水胁迫对油菜根系的影响。同时,油菜地上部的过氧化胁迫得到了较大程度的缓解,植株碳水化合物合成能力得到了较好保证,更多光合产物的合成促进了植株幼苗的生长,延缓了叶片的衰老,有利于油菜的后期生长。本研究探究了施用CaO₂缓解冬油菜渍害的可行性。利用CaO₂改善油菜耐渍能力的思路未来可应用于其他作物,同时,施用CaO₂作为一种降低渍害、提高作物生产力的有效施肥方式,可能对未来农业面对复杂气候条件下的适应性具有一定的应用价值。

参考文献(References):

- [1] 王寅,鲁剑巍. 中国冬油菜栽培方式变迁与相应的养分管理策略[J]. 中国农业科学,2015,48(15):2952-2966. DOI:10.3864/j.issn.0578-1752.2015.15.005
WANG Y, LU J W. The transitional cultivation patterns of winter oilseed rape in China and the corresponding nutrient management strategies[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, 48(15): 2952-2966. (in Chinese with English abstract)
- [2] 王涛. 气候变化对中国油菜产量的影响研究[D]. 湖北,武

- 汉:华中农业大学,2021.
- WANG T. Research on the impact of climate change on China's rape production[D]. Wuhan, Hubei: Huazhong Agricultural University, 2021. (in Chinese with English abstract)
- [3] 佟汉文,刘易科,朱展望,等.作物耐渍鉴定与评价方法的研究进展[J].作物杂志,2015(6):10-15. DOI:10.16035/j.issn.1001-7283.2015.06.002
- TONG H W, LIU Y K, ZHU Z W, et al. Progress on identification and evaluation of waterlogging tolerance in crops[J]. *Crops*, 2015(6): 10-15. (in Chinese with English abstract)
- [4] 宋楚威.施氮水平和花期渍水胁迫对油菜产量形成的影响的研究[D].江苏,南京:南京农业大学,2017.
- SONG C W. Effects of post antithesis waterlogging stress under different fertilizer levels on yield formation[D]. Nanjing, Jiangsu: Nanjing Agricultural University, 2017. (in Chinese with English abstract)
- [5] 高敬文,苏瑶,沈阿林.渍害胁迫下小麦生长的响应机理及调控措施研究进展[J].应用生态学报,2020,31(12):4321-4330. DOI:10.13287/j.1001-9332.202012.028
- GAO J W, SU Y, SHEN A L. Research progress of the response mechanism of wheat growth to waterlogging stress and the related regulating managements[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(12): 4321-4330. (in Chinese with English abstract)
- [6] 张斯媚.我国油菜生产现状及发展前景分析[J].农村经济与科技,2016,27(20):35.
- ZHANG S M. Analysis on current situation and development prospect of rape production in China[J]. *Rural Economy and Science-Technology*, 2016, 27(20): 35. (in Chinese)
- [7] 王琼,张春雷,李光明,等.渍水胁迫对油菜根系形态与生理活性的影响[J].中国油料作物学报,2012,34(2):157-162.
- WANG Q, ZHANG C L, LI G M, et al. Influences of waterlogging stress on roots morphology and physiology for rapeseed[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2012, 34(2): 157-162. (in Chinese with English abstract)
- [8] MEI J H, WANG W Q, PENG S B, et al. Seed pelleting with calcium peroxide improves crop establishment of direct-seeded rice under waterlogging conditions[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 4878. DOI: 10.1038/s41598-017-04966-1
- [9] MAGNESCHI L, PERATA P. Rice germination and seedling growth in the absence of oxygen[J]. *Annals of Botany*, 2009, 103(2): 181-196. DOI: 10.1093/aob/mcn121
- [10] MUSTROPH A, BOAMFA E I, LAARHOVEN L J J, et al. Organ specific analysis of the anaerobic primary metabolism in rice and wheat seedlings II: light exposure reduces needs for fermentation and extends survival during anaerobiosis[J]. *Planta*, 2006, 225(1): 139-152. DOI: 10.1007/s00425-006-0336-7
- [11] 黄万勇,吉陈丽.渍害对作物生理生长指标的影响研究现状[J].浙江水利科技,2019,47(3):12-15. DOI:10.13641/j.cnki.33-1162/tv.2019.03.004
- HUANG W Y, JI C L. Research status of effect on physiology and growth characteristics of crops under waterlogging damage condition[J]. *Zhejiang Hydrotechnics*, 2019, 47(3): 12-15. (in Chinese with English abstract)
- [12] 谢幽兰.湖北省油菜花期期渍害指标及时空分布规律研究[D].湖北,武汉:华中农业大学,2018.
- XIE Y L. Study on indicator and spatio-temporal distribution of rape waterlogging in Hubei Province[D]. Wuhan, Hubei: Huazhong Agricultural University, 2018. (in Chinese with English abstract)
- [13] DA-SILVA C J, DO AMARANTE L D. Time-course biochemical analyses of soybean plants during waterlogging and reoxygenation[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 180: 104242. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2020.104242
- [14] SHABALA S, SHABALA L, BARCELO J, et al. Membrane transporters mediating root signalling and adaptive responses to oxygen deprivation and soil flooding[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(10): 2216-2233. DOI: 10.1111/pce.12339
- [15] LU S G, ZHANG X, XUE Y F. Application of calcium peroxide in water and soil treatment: a review[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2017, 337: 163-177. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2017.04.064
- [16] WANG Z Y, HAN Y L, LUO S, et al. Calcium peroxide alleviates the waterlogging stress of rapeseed by improving root growth status in a rice-rape rotation field[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1048227. DOI: 10.3389/fpls.2022.1048227
- [17] 王玲玲.缓释过氧化钙对潜育稻田的改良效果研究[D].湖南,长沙:湖南大学,2018.
- WANG L L. Study on the effect of slow-release calcium peroxide on the gleying paddy fields[D]. Changsha, Hunan: Hunan University, 2018. (in Chinese with English abstract)
- [18] 梅俊豪.种子丸粒化在水稻湿直播上的应用初探[D].湖北,武汉:华中农业大学,2017.
- MEI J H. A preliminary study on application of seed pelleting in wet direct seeded rice[D]. Wuhan, Hubei: Huazhong Agricultural University, 2017. (in Chinese with English abstract)
- [19] LEGGATT C W, JUSTICE O L, HAY W D, et al. Rules for testing seeds[C]//*Proceedings of the Association of Official Seed Analysts*. [S. l.]: Association of Official Seed Analysts, 1949, 39: 23-59.
- [20] SIVASANKAR S, OAKS A. Regulation of nitrate reductase during early seedling growth (a role for asparagine and glutamine)[J]. *Plant Physiology*, 1995, 107(4): 1225-1231.
- [21] 王学奎,黄见良.植物生理生化实验原理与技术[M].3版.北京:高等教育出版社,2015.
- WANG X K, HUANG J L. *Experimental Principles and Techniques of Plant Physiology and Biochemistry*[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 2015. (in Chinese)
- [22] HANSON A D, JACOBSEN J V, ZWAR J A. Regulated expression of three alcohol dehydrogenase genes in barley aleurone layers[J]. *Plant Physiology*, 1984, 75(3): 573-581.

- [23] 赵世杰,史国安,董新纯. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2002:45-48.
ZHAO S J, SHI G A, DONG X C. *Experimental Guidance of Plant Physiology*[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002: 45-48. (in Chinese)
- [24] 周阳,黄旭,赵海燕,等. 麦秸秆和沼液配施对水稻苗期生长和土壤微生物的调控[J]. 土壤学报,2020,57(2):479-489. DOI:10.11766/trxb201905060077
ZHOU Y, HUANG X, ZHAO H Y, et al. Regulation of wheat straw and biogas slurry application on rice seedling growth and soil microorganism[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, 57(2): 479-489. (in Chinese with English abstract)
- [25] MEN S N, CHEN H L, CHEN S H, et al. Effects of supplemental nitrogen application on physiological characteristics, dry matter and nitrogen accumulation of winter rapeseed (*Brassica napus* L.) under waterlogging stress[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10: 10201. DOI: 10.1038/s41598-020-67260-7
- [26] PLOSCHUK R A, MIRALLES D J, COLMER T D, et al. Waterlogging of winter crops at early and late stages: impacts on leaf physiology, growth and yield[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1863. DOI: 10.3389/fpls.2018.01863
- [27] BAILEY-SERRES J, CHANG R. Sensing and signalling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms [J]. *Annals of Botany*, 2005, 96(4): 507-518. DOI: 10.1093/aob/mci206
- [28] MHAMDI A, VAN BREUSEGEM F. Reactive oxygen species in plant development[J]. *Development*, 2018, 145(15): dev 164376. DOI: 10.1242/dev.164376
- [29] STEFFENS B, GESKE T, SAUTER M. Aerenchyma formation in the rice stem and its promotion by H₂O₂[J]. *New Phytologist*, 2011, 190(2): 369-378. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03496.x
- [30] DOUPIS G, KAVROULAKIS N, PSARRAS G, et al. Growth, photosynthetic performance and antioxidative response of 'Hass' and 'Fuerte' avocado (*Persea americana* Mill.) plants grown under high soil moisture[J]. *Photosynthetica*, 2017, 55(4): 655-663. DOI: 10.1007/s11099-016-0679-7
- [31] PAN J W, SHARIF R, XU X W, et al. Mechanisms of waterlogging tolerance in plants: research progress and prospects[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 11: 627331. DOI: 10.3389/fpls.2020.627331
- [32] 赵楠. 菊花 *CmMBF1c* 基因调控耐涝性的分子机制研究[D]. 江苏,南京:南京农业大学,2019.
ZHAO N. Molecular mechanisms of *CmMBF1c* involved in chrysanthemum waterlogging tolerance[D]. Nanjing, Jiangsu: Nanjing Agricultural University, 2019. (in Chinese with English abstract)
- [33] BUI L T, NOVI G, LOMBARDI L, et al. Conservation of ethanol fermentation and its regulation in land plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(6): 1815-1827. DOI: 10.1093/jxb/erz052
- [34] BICZAK R. Quaternary ammonium salts with tetrafluoroborate anion: phytotoxicity and oxidative stress in terrestrial plants [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2016, 304: 173-185. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2015.10.055
- [35] 张佳琳. 补钙增氧对苹果根际微生物和养分吸收及大树生产性能的影响[D]. 山东,泰安:山东农业大学,2022.
ZHANG J L. Effects of calcium and oxygen supplementation on microorganisms and nutrient absorption in apple rhizosphere and production performance of big trees[D]. Tai'an, Shandong: Shandong Agricultural University, 2022. (in Chinese with English abstract)
- [36] 杨再强,邱译萱,刘朝霞,等. 土壤水分胁迫对设施番茄根系及地上部生长的影响[J]. 生态学报,2016,36(3):748-757. DOI:10.5846/stxb201403310606
YANG Z Q, QIU Y X, LIU Z X, et al. The effects of soil moisture stress on the growth of root and above-ground parts of greenhouse tomato crops[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(3): 748-757. (in Chinese with English abstract)
- [37] SARLISTYANINGSIH L, SIVASITHAMPARAM K, SETTER T L. Influence of waterlogging on germination and survival of lupin seeds (*Lupinus angustifolius* L. cv. Gunguru) coated with calcium peroxide and streptomycin[J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1995, 35(4): 537-541.
- [38] CHO I, LEE K. Effect of calcium peroxide on the growth and proliferation of *Microcystis aeruginosa*, a water-blooming cyanobacterium[J]. *Biotechnology and Bioprocess Engineering*, 2002, 7(4): 231-233. DOI: 10.1007/BF02932976
- [39] KHODAVEISI J, BANEJAD H, AFKHAMI A, et al. Synthesis of calcium peroxide nanoparticles as an innovative reagent for in situ chemical oxidation[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2011, 192(3): 1437-1440. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2011.06.060