

褐藻胶寡糖对毒死蜱胁迫下小麦幼苗生理生化指标的影响*

张守栋^{1,3} 张同作¹ 韩晓弟^{2**} 苏建平¹

(¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ²山东大学(威海)海洋学院, 山东威海, 264209; ³中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 褐藻胶寡糖对植物的生长发育具有调控作用。为了探讨褐藻胶寡糖对植物抗逆性的作用,以青丰 I 号小麦种子为试验材料,探究了不同浓度褐藻胶寡糖(0、0.05%、0.1%、0.2%、0.4%)对毒死蜱胁迫下小麦生理特性的缓解作用。结果表明:毒死蜱显著降低小麦幼苗中叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素含量($P < 0.05$),使脯氨酸、可溶性蛋白及可溶性糖含量显著升高($P < 0.05$),生物量降低,抑制地上部分生物量积累,根冠比增加;褐藻胶寡糖对这些生理生化指标的变化起到显著的缓解作用($P < 0.05$);浓度为 0.4% 的褐藻胶寡糖缓解作用最为显著($P < 0.01$)。因此,褐藻胶寡糖使毒死蜱对小麦幼苗的伤害有明显缓解作用,增强植物对毒死蜱胁迫的抗性。

关键词 褐藻胶寡糖; 小麦; 毒死蜱; 农药胁迫; 生理生化指标

中图分类号 X592 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2015)5-1277-05

Alleviation effects of spraying alginate-derived oligosaccharide on physiological indexes of wheat seedlings under chlorpyrifos stress. ZHANG Shou-dong^{1,3}, ZHANG Tong-zuo¹, HAN Xiao-di^{2**}, SU Jian-ping¹ (¹Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ²Marine College, Shandong University at Weihai, Weihai 264209, Shandong, China; ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(5): 1277-1281.

Abstract: Alginate-derived oligosaccharide plays an aregulatory role in the growth and development of plants. The alleviation effects of spraying alginate-derived oligosaccharide at different concentrations (0, 0.05%, 0.1%, 0.2%, 0.4%) on physiological characters of wheat (Qing-feng No. 1) seedlings under chlorpyrifos stress were investigated in order to discuss the influences of alginate-derived oligosaccharide on plant resistance. The results showed that chlorpyrifos decreased the contents of chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll in wheat seedlings ($P < 0.05$), but significantly increased the contents of proline, soluble protein and soluble sugars ($P < 0.05$), thus inhibited the accumulation of total biomass and aboveground biomass, making the ratio of root to shoot increase. By contrast, spraying alginate-derived oligosaccharide played a significant role in mitigation in all the above mentioned physiological and biochemical changes ($P < 0.05$), especially at the concentration of 0.4% ($P < 0.01$). It was concluded that alginate-derived oligosaccharide improved the physiological activity of wheat seedlings to some extent, thus strengthened the plant resistance against chlorpyrifos stress.

Key words: alginate-derived oligosaccharide; wheat; chlorpyrifos; pesticide stress; physiological characters.

DOI:10.13292/j.1000-4890.20150311.043

毒死蜱(chlorpyrifos)作为一种有机磷杀虫、杀

螨剂,适用于水稻、小麦、棉花、果树、蔬菜、茶树上多种咀嚼式和刺吸式口器害虫的防治。尤其是随着高效高毒农药的禁用,毒死蜱作为代替高效高毒的农药,其使用范围越来越广,用量越来越大(曹委等, 2010; 王川等 2011)。有关毒死蜱对作物生理的危

* 国家自然科学基金项目(31370405、31372197)、青海省科技支撑计划项目(2014-NS-413)和山东大学国家糖工程技术研究中心开放课题(NGRC2009F01)资助。

** 通讯作者 E-mail: hanxiaodi@sdu.edu.cn

收稿日期: 2014-09-30 接受日期: 2015-01-13

害,目前已经做了一些研究。商飞飞等(2013)发现毒死蜱可以导致韭菜和小白菜中可溶性蛋白及谷胱甘肽-S-转移酶、谷胱甘肽过氧化物酶、酸性磷酸酯酶、碱性磷酸酯酶的活性发生变化。张清智等(2008)对不同浓度的毒死蜱对小白菜抗氧化酶、丙二醛、可溶性糖及Vc含量影响的研究发现,毒死蜱对小白菜的抗氧化酶活性产生较显著的影响,丙二醛含量也高于对照,可溶性糖和Vc含量则先抑制后逐渐恢复至正常水平。

关于对有机磷农药胁迫缓解的研究,科研人员目前做了一些工作,但主要集中在壳聚糖的研究上。曹委等(2010)研究了叶面喷施壳聚糖水溶液对菠菜中毒死蜱和乐果的降解作用,结果发现,50 mg·L⁻¹壳聚糖使菠菜中毒死蜱残留量较对照降低40.2%安全间隔期缩短2.07 d,壳聚糖作为一种有机磷农药降解剂应用于蔬菜生产是可行的。在壳聚糖对毒死蜱胁迫下菠菜生理生化指标的缓解作用的研究中,发现壳聚糖对菠菜SOD活性O₂⁻产生速率以及MDA、脯氨酸和H₂O₂积累的缓解作用较大。

褐藻胶寡糖(alginate-derived oligosaccharide, ADO)是褐藻胶被生物酶降解而成的一种海洋寡糖,显示了显著的抗肿瘤、增强免疫、促进生长等多种生理活性(马纯艳等2010)。它也可以作为信号分子参与植物的许多生长发育调控活动(马纯艳等2010)。褐藻胶寡糖因为其特殊的生理功能而受到科研工作者的广泛关注,在促进植物生长、诱导植物抗病性(Akimoto *et al.*, 1999; Iwasaki *et al.*, 2000)、调节植物生长从而对改进作物的品质、增加作物的产量方面进行了一些基础工作(Yonemoto *et al.*, 1993; Tomoda *et al.*, 1994; Natsume *et al.*, 1994; Hu *et al.*, 2004)。本研究通过探究褐藻胶寡糖对毒死蜱胁迫下小麦生理特性影响,以期解决褐藻胶寡糖是否能够对毒死蜱的胁迫有缓解作用,若有缓解作用,对哪些指标的变化有缓解作用等问题,为褐藻胶寡糖在农业生产实践以及有关其在植物抗性研究中提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试小麦种子青丰I号购于莒县农科所;48%毒死蜱乳油购于山东玉成生化农药有限公司;褐藻胶寡糖由中国海洋大学食品科学与工程学院提供,ADO是褐藻胶经*Vibrio* sp. 510-64菌株产生专一性

褐藻胶裂合酶酶解制备的寡糖片段,是由甘露糖醛酸和古罗糖醛酸结合而成的直链线性嵌段型高分子聚合物,并以醛酸(-COOH-)或醛酸盐(-COO-)的形式存在。试验在山东大学(威海)海洋环境与生态研究所进行。供试土壤采自山东大学(威海)玛珈山。

1.2 种子处理

精选种子后,用0.1% HgCl₂消毒并用蒸馏水冲洗干净,置于纸床于25℃恒温箱中催芽,培养24 h,挑选生长基本一致的小麦发芽种子进行试验。将小麦发芽种子分6组(CK、T₀、T₁、T₂、T₃、T₄)分别播于盆钵中,每组4个重复,室温下光照培养。

准确称取一定量的ADO,用蒸馏水配置成浓度为0.05%、0.1%、0.2%、0.4%的褐藻胶寡糖溶液。小麦1叶1心时,T₁、T₂、T₃、T₄分别用浓度为0.05%、0.1%、0.2%、0.4%的褐藻胶寡糖溶液喷洒。连续2 d后,CK喷洒蒸馏水对照,T₀、T₁、T₂、T₃、T₄都喷洒浓度为0.48 g·L⁻¹(推荐使用浓度)的毒死蜱药液。待长到2叶1心时开始试验。

1.3 测定方法

叶绿素含量的测定参照张志良的方法(张志良, 1990);可溶性糖含量采用蒽酮法(张治安, 2004);可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝G-250染色法(张治安, 2004);脯氨酸含量采用磺基水杨酸浸提法测定(刘萍等, 2008)。测定均重复6次。生物量测定:每组取20株完整幼苗洗净(用吸水纸吸干表面水分)称鲜质量,然后将其置于培养皿中,105℃杀青5 min,再80℃烘干至恒质量,称干质量。由于小麦幼苗较轻,各生物量采用20株小麦的总生物量。

1.4 数据处理

数据利用SPSS 19.0进行数据处理。分析前,所有数据均用Kolmogorov-Smirnov检验其正态性,方差齐性用Levene检验,对非正态分布的数据经数据转换使之标准化。用单因素方差分析(one-way ANOVA)及LSD和Tamhane's T₂多重比较检验各相关变量。用相关分析(bivariate correlations)分析各生理指标间的相关性。文内数据以平均值±标准差(mean±SD)表示,显著水平为α=0.05。

2 结果与分析

2.1 褐藻胶寡糖对毒死蜱胁迫下小麦叶绿体色素含量的影响

由表1看出,各组间叶绿素a、叶绿素b及总叶

表1 不同处理小麦叶绿素含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)

Table 1 Chlorophyll content in the leaves of wheat under different treatments

处理	叶绿素 a	叶绿素 b	总叶绿素
CK	0.793±0.119 a	0.216±0.016 a	1.008±0.125 a
T ₀	0.566±0.053 c	0.173±0.008 b	0.740±0.056 c
T ₁	0.631±0.038 bc	0.202±0.009 a	0.833±0.043 bc
T ₂	0.668±0.047 b	0.210±0.010 a	0.878±0.046 b
T ₃	0.696±0.037 b	0.209±0.014 a	0.905±0.039 b
T ₄	0.804±0.111 a	0.219±0.026 a	1.023±0.134 a

同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

叶绿素含量差异均达到极显著水平。且 T₀ 组叶绿素含量显著低于 CK 组。随着褐藻胶寡糖浓度的上升, T₁、T₂、T₃、T₄ 组中叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素含量有逐渐升高的趋势。当褐藻胶寡糖浓度达到 0.4% 时, 叶绿素 a 及总叶绿素含量超过 CK 组, 并与 CK 组没有显著性差异。叶绿素 b 在 ADO 浓度为 0.05%、0.1%、0.2%、0.4% 时均与 CK 组无显著性差异。

2.2 褐藻胶寡糖对毒死蜱胁迫下小麦脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量的影响

由表 2 可知, 各组间脯氨酸含量差异极显著。脯氨酸含量随着 ADO 浓度的增加, 呈递减趋势。T₀ 组脯氨酸含量显著高于 CK 组, T₁、T₂ 组亦显著高于 CK、T₃、T₄ 组。T₃、T₄ 组脯氨酸含量与 CK 组差异不显著。

各组间可溶性蛋白含量差异达到显著水平。T₀ 组最高, 且显著大于 CK 组。随着 ADO 含量的增加, 可溶性蛋白含量呈递减趋势。且 T₁、T₂、T₃、T₄ 组与 CK 组差异不显著。

可溶性糖含量在各组间差异极显著。T₀ 组可溶性糖含量显著大于 CK、T₁、T₃、T₄ 组。随 ADO 含量升高, 各处理组间可溶性糖含量整体呈递减趋势。CK、T₃、T₄ 组间差异未达到显著水平。

2.3 褐藻胶寡糖对毒死蜱胁迫下小麦各生理指标间及与 ADO 浓度间的相关性

表3 各生理指标的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of physiological indexes

项目	ADO 浓度	叶绿素 a	叶绿素 b	总叶绿素	脯氨酸含量	可溶性蛋白含量
叶绿素 a	0.787 **					
叶绿素 b	0.580 **	0.745 **				
总叶绿素	0.249	0.415 **	0.510 **			
脯氨酸含量	-0.798 **	-0.650 **	-0.575 **	-0.257		
可溶性蛋白含量	-0.458 *	-0.418 *	-0.529 **	-0.446 *	0.558 **	
可溶性糖含量	-0.651 **	-0.483 **	-0.437 *	-0.129	0.557 **	0.277

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

表2 不同处理对小麦脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量的影响 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)

Table 2 Effects of different treatments on contents of proline, soluble sugar and soluble protein of wheat

处理	脯氨酸	可溶性蛋白	可溶性糖
CK	6.036±0.192 c	6.496±0.277 b	20.635±1.708 c
T ₀	7.173±0.332 a	7.258±0.360 a	25.354±1.831 a
T ₁	6.984±0.236 a	6.775±0.709 ab	23.221±2.004 b
T ₂	6.634±0.240 b	6.666±0.397 b	23.236±1.284 ab
T ₃	6.114±0.185 c	6.506±0.313 b	22.124±1.601 bc
T ₄	6.049±0.299 c	6.464±0.244 b	20.470±2.258 c

同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

如表 3 所示, 各处理组间, ADO 浓度与叶绿素 a、b 含量均显著正相关, ADO 浓度、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量与脯氨酸含量、可溶性蛋白含量、可溶性糖含量均显著负相关。各处理组间, 叶绿素 a 含量与叶绿素 b 含量、总叶绿素含量呈显著正相关, 叶绿素 b 含量与总叶绿素含量呈显著正相关。各处理组间小麦叶片中脯氨酸含量与可溶性蛋白、可溶性糖含量均显著正相关, 且均达到极显著水平。但可溶性蛋白含量与可溶性糖含量、总叶绿素含量与可溶性糖含量、ADO 浓度与总叶绿素含量的相关性未达到显著水平。

2.4 褐藻胶寡糖对毒死蜱胁迫下小麦生物量及根冠比的影响

表 4 各生物量均为 20 株小麦的总和。可以看出, T₀ 组小麦的鲜总重、鲜冠重最小, 鲜根重最大。随着 ADO 浓度的增加, 小麦的鲜总重、鲜冠重呈上升趋势, 鲜根重呈下降的趋势。T₀ 组的小麦干总重与干根重最大, 干冠重小于 CK 组和 T₄ 组。随着 ADO 浓度增加, T₁、T₂、T₃、T₄ 组的干总重及干冠重整体呈上升趋势, 干根重整体呈下降趋势。T₀ 组的根冠比均达到最大值。且随 ADO 浓度升高 T₁、T₂、T₃、T₄ 组的根冠比呈递减趋势。且当 ADO 浓度为 0.2% 时接近 CK 组的根冠比。当 ADO 浓度为 0.4% 时, 总生物量及地下部分生物量、地上部分生物量均与 CK 组接近。

表4 不同处理下小麦生物量及根冠比

Table 4 Biomass and the root/shoot of wheat under different treatments

项目	CK	T ₀	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄
样本量 (n)	20	20	20	20	20	20
鲜总重 (g)	6.588	5.753	5.926	6.355	6.334	6.600
鲜冠重 (g)	4.933	3.896	4.087	4.553	4.670	5.045
鲜根重 (g)	1.654	1.857	1.838	1.802	1.664	1.555
干总重 (g)	0.930	0.976	0.828	0.905	0.850	0.963
干冠重 (g)	0.752	0.710	0.614	0.678	0.684	0.791
干根重 (g)	0.178	0.267	0.214	0.226	0.166	0.171
鲜根/鲜冠	0.335	0.477	0.450	0.396	0.356	0.308
干根/干冠	0.236	0.376	0.349	0.334	0.242	0.216

3 讨论

以往有关生物糖类对农药胁迫下植物生理生化指标的缓解作用都集中在壳聚糖。研究证明,壳聚糖对农药胁迫下植物的生理生化指标有缓解作用(曹委等 2010),而褐藻胶寡糖又能促进植物生长、诱导植物抗病性(Akimoto *et al.*, 1999; Iwasaki *et al.*, 2000),作为信号分子调控植物的生长发育等作用(马纯艳等 2010)。本研究发现,褐藻胶寡糖对毒死蜱胁迫下小麦幼苗的伤害有显著的缓解作用,且各处理组间 ADO 浓度与各生理指标有显著的相关性。

叶绿素是植物光合作用过程中捕获光和 CO₂ 同化的基本色素,它反映了植物潜在的光合效率和同化能力的大小(刘洪展等 2007),叶绿素含量的多少及消长规律是反映叶片生理活性变化的重要指标(黄瑞冬等 2009)。叶绿素含量与光合速率之间一般呈正相关,在一定范围内,叶绿素含量增加,叶绿体对光能的吸收与转化增强,光合速率增大(刘贞琦等 1984)。不同浓度的褐藻胶寡糖对毒死蜱引起的小麦叶绿素含量下降起到不同程度的缓解作用,当褐藻胶寡糖浓度为 0.4% 时叶绿素含量超过正常水平,说明较高浓度的褐藻胶寡糖作用更显著。由于叶绿素是类囊体膜上色素蛋白复合体的重要组分,因此叶绿素含量的下降必将影响色素蛋白复合体的功能,从而降低叶绿素对光能的吸收和转化(刁丰秋等 1997)。故褐藻胶寡糖缓解毒死蜱对小麦光合功能的伤害,其中 4% 的 ADO 缓解作用更为显著。

脯氨酸是生物界分布最广的渗透保护物质之一,干旱、高盐、高温及重金属等非生物胁迫条件都

会导致植物体内脯氨酸含量的增加,是植物在逆境下的适应表现(覃光球等 2006),其作用是防止渗透胁迫对植物造成的伤害、清除自由基,还可以作为氮、碳以及 NADPH 的重要来源(全先庆等 2006)。脯氨酸合成的增加和降解的减少会导致植物体内脯氨酸大量累积,植物通过提高体内脯氨酸的含量调节渗透平衡,从而保护细胞的结构,很多实验证明脯氨酸的累积与植物对环境胁迫的耐受能力正相关(全先庆等 2006)。在渗透或干旱胁迫下,脯氨酸的累积可以增加酶的稳定性,保护酶的活性(Arakawa *et al.*, 1985)。可溶性糖也是植物体内一种重要的渗透调节物质,水分胁迫、盐胁迫、冷胁迫等不良环境都会使植物体内的可溶性糖含量发生显著变化(杨盛昌等 2003; 刘凤荣等 2004; 倪郁等 2004)。蛋白质是植物体生命过程中重要的结构物质和功能物质,其代谢受多种因素的影响和调控,越来越多的证据表明,变化了的环境因子或环境胁迫,包括干旱、涝、盐渍、病虫害和紫外辐射等非正常的环境条件都会影响蛋白质代谢(Longstreth 1980)。研究表明,可溶性蛋白也是植物的渗透调节剂之一,高盐胁迫使植物细胞中蛋白质的合成代谢增强,增加蛋白质含量,降低细胞的渗透势,提高植物的保水能力(毛桂莲等 2005; 肖强等 2005)。大多数作物遭受环境胁迫时在体内积累可溶性溶质如可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸等,它们调节细胞内的渗透压,稳定细胞中酶分子的活性构象,保护酶免受的直接伤害,增强适应环境的能力有重要作用(Heuer 1994; 许祥明等 2000)。本研究发现,毒死蜱可以使小麦叶片中脯氨酸、可溶性蛋白及可溶性糖含量显著升高。且随着 ADO 浓度的增加,缓解作用逐渐增强,浓度为 0.4% 时效果最佳。可见 ADO 能缓解毒死蜱对小麦生理的伤害,浓度为 0.4% 时效果最好。相关性分析发现,脯氨酸与可溶性糖及可溶性蛋白含量均为显著正相关,且达到极显著水平;可溶性糖与可溶性蛋白含量的相关性未达到显著水平。可见,三者调节细胞内的渗透压,稳定细胞中酶分子的活性构象,保护酶免受的直接伤害,增强适应环境的能力方面不是单独起作用,而是协同起作用。

根系是植物的重要器官,可以通过生理生化变化及信息物质的传送等对植物的地上部分进行调控(郑风荣等 2004)。根冠比可以反映出植物体内代谢产物在地下部与地上部分分配的相对变化(刘洪展等 2007),它是在环境因素作用下经过植物体内许

多基因变化过程及自我适应、自我调节后最终表现出的综合指标(Kang *et al.* 2000)。根冠比较小,有利于促进冠层生物量的累积;根冠比高有利于促进作物吸收深层土壤水,提高作物的水分利用率,然而根冠比大不利于植株的生长,特别是对冠层生物量累积有限制作用(Huo, 1995)。本研究发现,毒死蜱可以引起小麦幼苗根冠比升高,而随 ADO 浓度的增大又使得其逐渐降低直至达到与对照组相同水平。同时毒死蜱降低小麦幼苗的鲜生物量及地上部分生物量,ADO 使得这种伤害逐渐变小,浓度为 0.4% 时达到与对照组相同水平。可见,毒死蜱可以降低小麦幼苗的生物量,根冠比升高,影响小麦地上部分生长,使冠层生物量积累降低。而 ADO 可以缓解毒死蜱对小麦生长的不利影响,其中浓度为 0.4% 的 ADO 作用最为显著。

综上所述,毒死蜱引起小麦叶绿体色素下降,色素蛋白复合体的功能下降,降低光合作用能力,抑制植物生长,使小麦冠层生物量积累降低,而可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸等渗透物质含量升高。ADO 可以通过增强植物的抗性,来调节小麦的生理活性,抵抗毒死蜱对小麦的伤害作用,且随着 ADO 浓度的增加,对小麦抗性增强愈加显著,浓度为 0.4% 的 ADO 缓解作用最显著。

参考文献

- 曹委,陈振德,王文,等. 2010. 壳聚糖对毒死蜱胁迫下菠菜生理生化指标的缓解作用. 农业环境科学学报, **29**(5): 851-857.
- 曹委,陈振德. 2010. 壳聚糖对菠菜中毒死蜱和乐果的降解作用. 生态毒理学报, **5**(1): 130-135.
- 刁丰秋,章文华,刘友良. 1997. 盐胁迫对大麦叶片类囊体膜组成和功能的影响. 植物生理学报, **23**(2): 10-11.
- 黄瑞冬,王进军,许文娟. 2005. 玉米和高粱叶片叶绿素含量及动态的比较. 杂粮作物, **25**(1): 30-31.
- 刘萍,李明军. 2008. 植物生理实验技术. 北京: 科学出版社.
- 刘凤荣,陈火英,刘杨,等. 2004. 盐胁迫下不同基因型番茄可溶性物质含量的变化. 植物生理与分子生物学学报, **30**(1): 99-104.
- 刘洪展,郑风荣,孙修勤. 2007. 驯化处理对海水胁迫下玉米幼苗生长特性的影响. 农业工程学报, **23**(8): 193-197.
- 刘贞琦,刘振业,马达鹏,等. 1984. 水稻叶绿素含量及其与光合速率关系的研究. 作物学报, **10**(1): 474-477.
- 马纯艳,卜宁,马连菊. 2010. 褐藻胶寡糖对高粱种子萌发及幼苗生理特性的影响. 沈阳师范大学学报: 自然科学版, **28**(1): 79-82.
- 毛桂莲,许兴. 2005. 枸杞耐盐突变体的筛选及生理生化分析. 西北植物学报, **25**(2): 275-280.
- 倪郁,郭彦军,吕俊,等. 2004. 水分胁迫下豆科牧草的生理生化变化. 土壤通报, **25**(3): 275-278.
- 全先庆,张渝洁,单雷,等. 2007. 脯氨酸在植物生长和非生物胁迫耐受中的作用. 生物技术通讯, **18**(1): 159-162.
- 商飞飞,赵学平,吴长兴,等. 2013. 毒死蜱致 2 种作物中可溶性蛋白及相关酶的活性变化. 中国农业大学学报, **18**(4): 105-110.
- 覃光球,严重玲,韦莉莉. 2006. 秋茄幼苗叶片单宁、可溶性糖和脯氨酸含量对 Cd 胁迫的响应. 生态学报, **26**(10): 3366-3371.
- 王川,周巧红,吴振斌. 2011. 有机磷农药毒死蜱研究进展. 环境科学与技术, **34**(7): 123-127.
- 肖强,郑海雷,陈瑶,等. 2005. 盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响. 生态学杂志, **24**(4): 373-376.
- 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.
- 杨盛昌,李云波,林鹏. 2003. 冷胁迫下红树植物白骨壤和桐花树叶片热值的变化. 台湾海峡, **22**(1): 46-52.
- 张清智,陈振德,王文娇,等. 2008. 毒死蜱胁迫对小白菜抗氧化酶活性和相关生理指标的影响. 生态学报, **28**(9): 4524-4530.
- 张志良. 1990. 植物生理学实验指导(第 2 版). 北京: 高等教育出版社.
- 张治安. 2004. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科技出版社.
- 郑风荣,谷令坤,李德全. 2004. 水分胁迫下脱落酸及磷脂酶在玉米幼苗根系渗透调节物质积累中的信号作用. 中国生态农业学报, **12**(4): 78-81.
- Akimoto C, Aoyagi H, Tanaka H. 1999. Endogenous elicitor like effects of alginate on physiological activities of plant calls. *Applied Microbiology Biotechnology*, **52**: 429-436.
- Arakawa T, Timasheff SN. 1985. The stabilization of proteins by osmolytes. *Biophysical Journal*, **47**: 411-414.
- Heuer B. 1994. Osmoregulatory role of proline in water and salt stressed plants // Pessarakli M, ed. *Handbook of Plant and Crop Stress*. New York: Marcel Dekker: 363-381.
- Hu XK, Jiang XL, Hwang HM, *et al.* 2004. Promotive effects of alginate-derived oligosaccharide on maize seed germination. *Journal of Applied Phycology*, **16**: 73-76.
- Huo SP. 1995. Review of form and physiological index on drought of maize. *Agricultural Research in the Arid Areas*, **13**: 67-73.
- Iwasaki KI, Matsubara Y. 2000. Purification of pectate oligosaccharides showing root-growth-promoting activity in lettuce using ultrafiltration and nanofiltration membranes. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, **89**: 495-497.
- Kang GZ, Shi WJ, Zhang JH. 2000. An improved water use efficiency for maize grown under regulated deficit irrigation. *Field Crops Research*, **67**: 207-214.
- Longstreth DJ. 1980. Nutrient influence on leaf photosynthesis effects on nitrogen phosphorus and potassium for *Gossypium hirsutum* L. *Plant Physiology*, **65**: 541-543.
- Natsume M, Kamo Y, Hirayama M, *et al.* 1994. Isolation and characterization of alginate-derived oligosaccharides with root growth-promoting activities. *Carbohydrate Research*, **258**: 187-197.
- Tomoda Y, Umemura K, Adachi T. 1994. Promotion of barley root elongation under hypoxic conditions by alginate lyase-lysate (ALL). *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, **58**: 202-203.
- Yonemoto Y, Tanaka H, Hisano T, *et al.* 1993. Bacterial alginate lyase gene: Nucleotide sequence and molecular route for generation of alginate lyase species. *Journal of Fermentation and Bioengineering*, **75**: 336-342.

作者简介 张守栋,男,1989年生,硕士研究生,主要从事生理生态学研究。E-mail: zhangshoudong666@163.com

责任编辑 李凤芹