

壳寡糖对干旱胁迫下油菜叶片生理指标的影响^{*}

李 艳¹ 曾秀娥⁴ 李洪艳¹ 马清温³ 赵小明² 杜昱光² 王 青^{5**}

(¹辽宁师范大学生命科学学院, 辽宁大连 116029; ²中国科学院大连化学物理研究所, 辽宁大连 116023; ³北京自然博物馆, 北京 100050; ⁴辽东学院医学院, 辽宁丹东 118003; ⁵北京市辐射中心, 北京 100875)

摘 要 以世界主要油料作物油菜(*Brassica napus* L.)为研究对象,研究了干旱胁迫下外施壳寡糖对叶片超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性、叶绿素荧光参数及叶片相对含水量的影响。结果表明:壳寡糖处理早期油菜叶片 SOD 和 POD 活性明显下降,后期 SOD 和 POD 活性明显升高;壳寡糖处理后脯氨酸含量明显升高。壳寡糖还能够诱导光系统 II 最大光化学效率(F_v/F_m)、光系统 II 有效光化学量子产量(F_v'/F_m')、光化学荧光猝灭系数(qP)和光系统 II 电子传递量子产量(Φ_{PSII})明显提高,同时初始荧光(F_o)和非光化学荧光猝灭系数(qN)明显降低。此外,壳寡糖还能够提高油菜叶片相对含水量。研究表明,外施壳寡糖改善了油菜抗旱相关的生理指标进而增强其抗旱能力。

关键词 壳寡糖; 干旱胁迫; 油菜; 抗氧化酶活性; 叶片相对含水量; 叶绿素荧光参数

中图分类号 Q945 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)12-3080-06

Effects of oligochitosan on the leaf physiological indices of *Brassica napus* L. under drought stress. LI Yan¹, ZENG Xiu-e⁴, LI Hong-yan¹, MA Qing-wen³, ZHAO Xiao-ming², DU Yu-guang², WANG Qing^{5**} (¹College of Life Sciences, Liaoning Normal University, Dalian 116029, Liaoning, China; ²Dalian Institute of Chemical Physics, Chinese Academy of Sciences, Dalian 116023, Liaoning, China; ³Beijing Museum of Natural History, Beijing 100050, China; ⁴Medical College, Eastern Liaoning University, Dandong 118003, Liaoning, China; ⁵Beijing Radiation Center, Beijing 100875, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(12): 3080–3085.

Abstract: Taking *Brassica napus* L., an oil crop broadly cultivated in the world as test object, a greenhouse experiment was conducted to study the effects of oligochitosan on the leaf super oxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) activities, proline content, chlorophyll fluorescence parameters, and relative water content under drought stress. After spraying oligochitosan, the leaf SOD and POD activities decreased at early stage but increased obviously at late stage, whereas the leaf proline content increased obviously throughout the process. The maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m), excitation capture efficiency of open centers (F_v'/F_m'), photochemical quenching coefficient (qP), and effective quantum yield of photosystem II photochemistry (Φ_{PSII}) all increased obviously, while the minimal fluorescence of dark-adapted state (F_o) and non-photochemical quenching coefficient (qN) had an obvious decrease. The leaf relative water content also increased. It was suggested that oligochitosan could improve the related physiological indices of *B. napus* against drought, and further, enhance the drought resistance of the oil crop.

Key words: oligochitosan; drought stress; *Brassica napus* L.; antioxidant enzyme activity; leaf relative water content; chlorophyll fluorescence parameter.

寡糖(oligosaccharide)为 2 个或 2 个以上(一般

指 2~10 个)单糖单位以糖苷键相连形成的糖分子。其作为植物免疫激活因子的基础研究始于 20 世纪 60、70 年代。Albersheim 和 Darvill (1985)认为,寡糖具有调控植物生长、发育、繁殖、防病和抗病等方面的功能,刺激植物的免疫系统反应,激活防御

^{*} 辽宁省教育厅项目(2009A427)、国家高技术研究发展计划项目(863 计划)(2011AA090704)和公益性行业(农业)科研专项(200903052)资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: wangqing80@126.com

收稿日期: 2012-05-16 接受日期: 2012-10-17

反应和调控植物生长,产生具有抗病害的活性物质,进而抑制病害的形成。

寡糖包括寡聚半乳糖醛酸、木聚寡糖和壳寡糖(oligochitosan, COS)等。壳寡糖是由氨基葡萄糖通过 β -1,4键连接而形成的线性多糖,一般由2~10个氨基葡萄糖连接而成。壳寡糖对植物多种病害均有较好的防治作用(Yin *et al.*, 2006; Zhao *et al.*, 2007)。其具有原料来源丰富、生产成本低、药效高、无毒等优点,已经开发成为绿色环保生物农药。以壳寡糖为主要成分的药剂已经获得了中国农药许可证号。在农业生产上大面积应用,已经在全国30多个省市自治区得到了推广。这不仅对中国绿色农业的日益发展壮大,而且对农业生产的无公害化都具有推动作用。

最新的研究发现,壳寡糖通过信号识别、信号转导及调控抗性相关的基因及蛋白从而激活植物内部免疫。当壳寡糖信号进入细胞质后会快速转导形成一个复杂的信号网络, Ca^{2+} 、活性氧、一氧化氮、茉莉酸、水杨酸和脱落酸都参与了壳寡糖激活的信号通路(Zhao *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2009; 李艳等, 2010; Lu *et al.*, 2010; Yin *et al.*, 2010a, 2010b)。另外, Yin等(2010b)还发现,壳寡糖对植物的作用与疫苗对人和动物的作用相似,因此,他们认为壳寡糖可以作为植物疫苗。Guo等(2009)利用荧光探针发现,壳寡糖能够被烟草细胞识别并被绑定到其细胞壁和细胞膜,并且诱导吡啶乙酸和过氧化物酶产生。此外,壳寡糖还能诱导干旱胁迫下油菜净光合速率提高(李艳等, 2008)。

目前,水资源短缺是公认的全球性环境问题之一。中国也是干旱频发国家,干旱胁迫严重影响了植物的生长发育,造成作物严重减产,使我们的生存环境日益恶化,同时加剧了全球性的粮食危机。因此,提高作物的抗旱能力已经成为现代植物研究工作中急需解决的关键问题之一。

本文通过研究干旱胁迫下外施壳寡糖对世界主要油料作物油菜(*Brassica napus* L.)生理指标的影响,进一步认识壳寡糖对于植物抗性的改变,旨在为提高植物抗性寻找新的途径。

1 材料与方法

1.1 材料及其培养条件

材料为油菜“沪油15”,来自中国科学院大连化学物理研究所。选取生长一致的油菜幼苗,分别移

栽于同样大小的装有等量同土质的盆内。对照(CK)以及断水后第3、6、9、12和15 d土壤相对含水量分别为85%~86%、70%~72%、61%~62%、50%~52%、40%~41%和28%~29%。温度为16℃~22℃,相对湿度为58%~82%。

1.2 叶片相对含水量测定

幼苗浇水充足后,每株喷施 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的壳寡糖(聚合度2~10,下同)10~15 mL至叶片滴水为止,喷施 dH_2O 为对照(CK),喷施一次后进行断水试验。断水后第3、6、9、12和15天用饱和含水量法测定第3片展叶的叶片相对含水量。相对含水量: $\text{RWC}(\%) = [(\text{FW} - \text{DW}) / (\text{TW} - \text{DW})] \times 100$, FW:叶片鲜重, TW:在4℃冰箱中恢复吸水24 h后叶片的重量, DW:以上叶片在80℃烘箱中烘干48 h后的重量。

1.3 研究方法

1.3.1 实验设置 油菜幼苗共3个处理:非胁迫幼苗喷施 dH_2O (CK1),幼苗喷施 dH_2O 后干旱胁迫(CK2),幼苗喷施 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的壳寡糖后干旱胁迫(COS)。分别于处理后第3天、第6天、第9天和第12天取第3片展叶进行生理参数测定。重复3次。

粗酶液:取1 g叶片置于6 mL $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液(pH 7.8,内含1% PVP)中,在冰浴中研磨提取酶液,匀浆后以10000 g, 4℃离心20 min,取上清为粗酶液, -20℃备用。

1.3.2 SOD活性测定 按SOD抑制氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定:3 mL反应液中含 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (pH 7.8,内含1% PVP)磷酸缓冲液, 13 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ 甲硫氨酸, 75 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 氮蓝四唑, 100 nmol $\cdot \text{L}^{-1}$ EDTA和4 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 核黄素。再加入50 μL 粗酶液。先在日光灯(4000 lx)下反应10 min,然后以黑暗终止反应5 min后,在560 nm下比色。以抑制NBT光化还原的50%为一个酶活性单位。

1.3.3 POD活性测定 反应液中含2.9 mL 0.05 mol $\cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸缓冲液、1 mL 0.25%愈创木酚溶液、0.1 mL酶粗液、1 mL 2% H_2O_2 。连续记录测定25℃下460 nm吸光值的变化。

1.3.4 游离脯氨酸含量测定 准确称取0.5 g新鲜叶片放入具塞试管,加入5 mL 3%的磺基水杨酸,沸水浴10 min,冷却后过滤于带塞玻璃试管中(空白对照:加2 mL蒸馏水),然后依次加入2 mL冰醋酸及4 mL酸性茚三酮,盖上玻璃塞,再次沸水浴60 min,冷却后加入4 mL甲苯,振荡60 s,静置片刻,用

胶头吸管取上层萃取液于 520 nm 波长下比色测定。

1.3.5 叶绿素荧光参数的测定 叶片经暗适应 30 min 后,测定各自的荧光动力学参数,初始荧光 (F_o),最大荧光 (F_m),可变荧光 ($F_v = F_m - F_o$),光系统 II 最大光化学效率 (F_v/F_m),光系统 II 有效光化学量子产量 (F_v'/F_m'),光系统 II 电子传递量子产量 ($\phi PS II$),光化学猝灭系数 (qP) 和非光化学猝灭系数 (qN)。

1.4 数据处理

采用 Excel 软件中的 t 检验分析处理非胁迫与干旱胁迫及干旱胁迫与壳寡糖处理之间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 壳寡糖对干旱胁迫下油菜叶片相对含水量的影响

断水后幼苗随着时间的延长逐渐萎蔫(图 1)。处理后第 3 天其相对含水量差异不显著($P < 0.01$)。在第 6 天、9 天和第 12 天,壳寡糖处理的明显高于对照($P < 0.01$)。在第 15 天,壳寡糖处理的严重萎蔫,而对照枯萎死亡。

2.2 壳寡糖对干旱胁迫下油菜 SOD 和 POD 活性的影响

断水后第 3 天和第 6 天干旱胁迫与非胁迫相比其 SOD 和 POD 活性无明显变化,随着断水时间延长至第 9 天和第 12 天,SOD 和 POD 活性明显下降($P < 0.05$) (图 2a、图 2b)。

干旱胁迫下,浓度为 $50\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的壳寡糖处理的幼苗与 dH_2O 处理的相比在第 3 天和第 6 天其 SOD 和 POD 活性明显减小($P < 0.05$),处理后第 9 天和第 12 天其 SOD 和 POD 活性显著提高($P < 0.05$)。

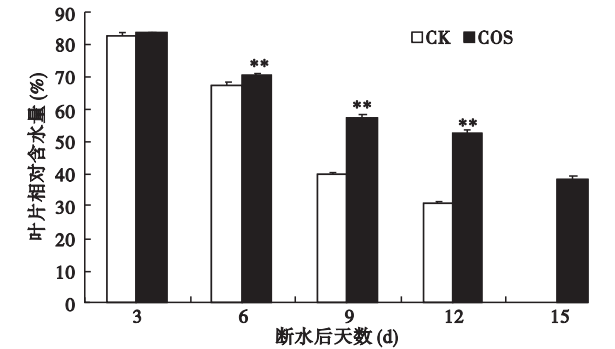


图 1 壳寡糖处理对干旱胁迫下油菜叶片相对含水量的影响
Fig.1 Effects of oligochitosan on RWC of *Brassica napus* L. under drought stress
*:COS 与 CK 差异极显著。

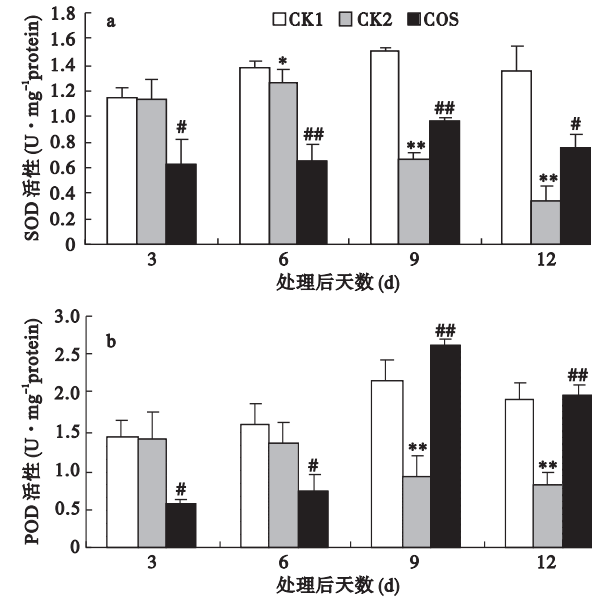


图 2 壳寡糖对干旱胁迫下油菜 SOD、POD 活性的影响
Fig.2 Effects on of oligochitosan on activities of SOD and POD of *Brassica napus* L. under drought stress
*: CK2 与 CK1 差异显著, **:CK2 与 CK1 差异极显著; #:COS 与 CK2 差异显著, ##:COS 与 CK2 差异极显著,下同。

2.3 壳寡糖对干旱胁迫下油菜游离脯氨酸含量的影响

断水后第 3 天,干旱胁迫的油菜幼苗游离脯氨酸含量与非干旱胁迫相比无明显变化,断水后第 6 天至第 12 天显著升高($P < 0.01$) (图 3)。

在干旱胁迫下,壳寡糖处理的幼苗游离脯氨酸含量与 dH_2O 处理的对照相比断水后第 3 天和第 6 天无明显变化,断水后第 9 天和第 12 天显著提高($P < 0.01$)。

2.4 干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片叶绿素荧光参数的影响

随着干旱胁迫时间的延长,干旱胁迫与非干旱胁迫相比 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 qP 和 $\Phi_{PS II}$ 降低, F_o 和

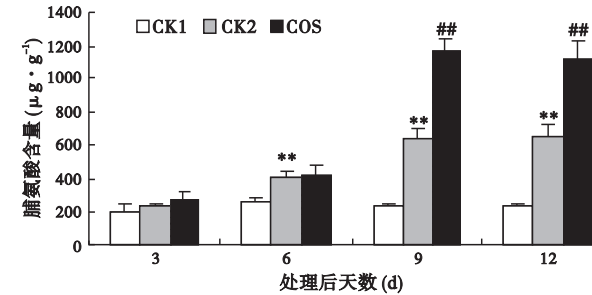


图 3 壳寡糖对干旱胁迫下油菜脯氨酸含量的影响
Fig.3 Effects of oligochitosan on proline content of *Brassica napus* L. under drought stress

qN 提高,而壳寡糖能够提高 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 qP 和 Φ_{PSII} ,降低 F_o 和 $qN(P<0.05$ 或 $P<0.01$) (图 4~图 9)。

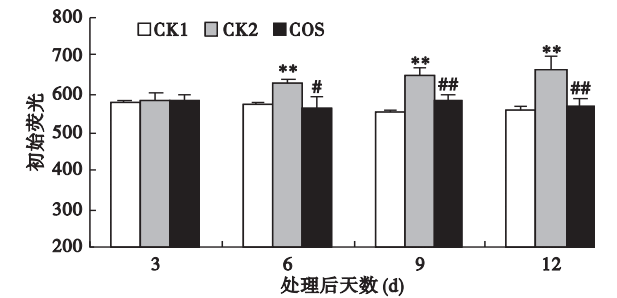


图 4 干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片 F_o 的影响
Fig. 4 Effects of oligochitosan on F_o of *Brassica napus* L. under drought stress

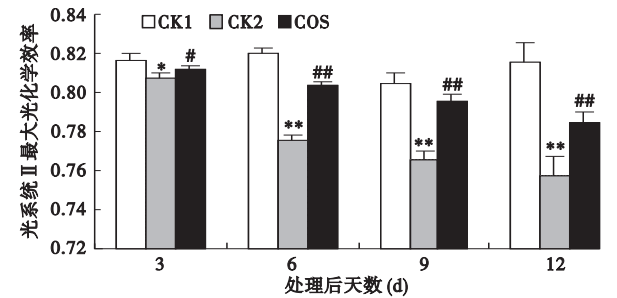


图 5 干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片 F_v/F_m 的影响
Fig. 5 Effects of oligochitosan on F_v/F_m of *Brassica napus* L. under drought stress

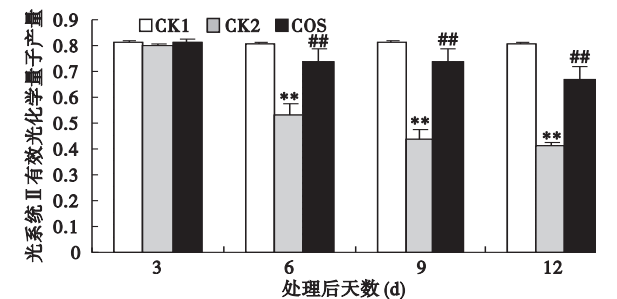


图 6 干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片 F_v'/F_m' 的影响
Fig. 6 Effects of oligochitosan on F_v'/F_m' of *Brassica napus* L. under drought stress

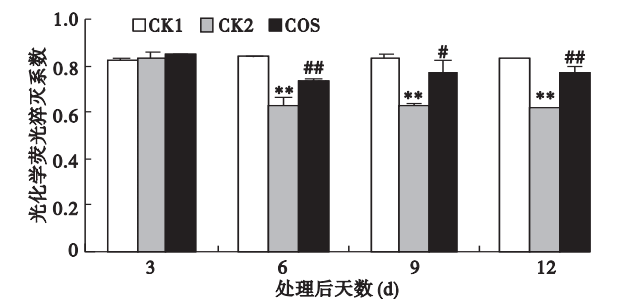


图 7 干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片 qP 的影响
Fig. 7 Effects of oligochitosan on qP of *Brassica napus* L. under drought stress

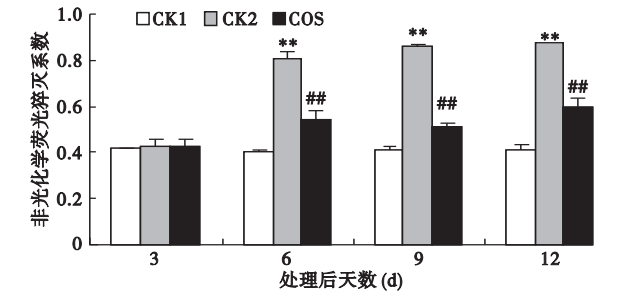


图 8 干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片 qN 的影响
Fig. 8 Effects of oligochitosan on qN of *Brassica napus* L. under drought stress

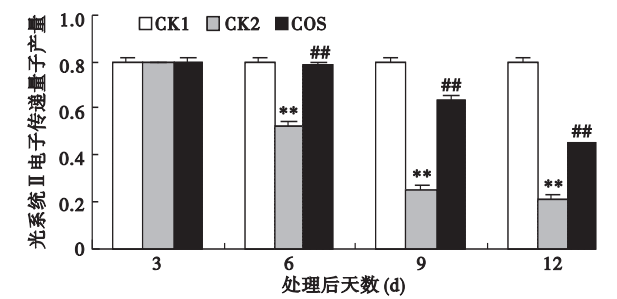


图 9 干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片 Φ_{PSII} 的影响
Fig. 9 Effects of oligochitosan on Φ_{PSII} of *Brassica napus* L. under drought stress

3 讨 论

3.1 壳寡糖对干旱胁迫下油菜叶片 SOD 和 POD 酶活性的影响

在正常情况下,植物体内活性氧产生与清除处于平衡状态,不会导致细胞伤害。植物在受到干旱胁迫时,植物细胞中活性氧的积累造成细胞伤害,具体表现为导致参加各种生理生化反应的酶失活;攻击核酸碱基,使嘌呤碱和嘧啶碱结构变化,导致变异出现或变异的积累;对 DNA 复制过程的损伤,从而妨碍蛋白质合成;使维持细胞区域化的膜系统受损或瓦解 (Mckersie *et al.*, 1996; Apel *et al.*, 2004)。严重干旱,导致活性氧的大量积累,抑制植株生长发育,导致植株死亡 (Reddy *et al.*, 2004)。

在干旱胁迫下,大多数植物抗性酶活力提高,以适应干旱对植物的伤害。然而,少数植物在干旱胁迫下,抗性酶活力下降 (Reddy *et al.*, 2004)。从本实验结果来看,油菜可以归为后者。关于外施壳寡糖对植物抗性酶活性影响与植物抗性机制关系的研究仅在一些真菌、细菌病害上有过报道 (Benhamou, 1992; 于汉寿等, 1999; 杜昱光等, 2002; 郭红莲等, 2003),但是,外施壳寡糖对干旱胁迫下植物 SOD 和

POD 酶活性的影响未见报道。本工作的结果显示,壳寡糖处理油菜幼苗,在干旱胁迫下 SOD 和 POD 酶活性有着不同程度改变。壳寡糖处理早期 SOD 和 POD 活性下降,说明植物对壳寡糖的作用需要一个适应过程;在胁迫后期,壳寡糖处理的幼苗上述抗氧化酶活性提高的同时叶片相对含水量也提高。本研究结果支持 Mckersie 等 (1996) 关于 SOD 和 POD 等协同抵抗干旱胁迫诱导的氧化伤害有助于提高其抗旱性的观点。

3.2 壳寡糖对干旱胁迫下油菜叶片游离脯氨酸含量的影响

为应对渗透胁迫,一些植物累积脯氨酸、甜菜碱和糖醇等可溶性渗透物质。在这些保护物质中,脯氨酸是分布最广的渗透剂 (Delauney *et al.*, 1993)。干旱逆境下植物体内脯氨酸的积累与植物抗旱性的关系,一直以来颇有争论,有人认为在逆境下植物体内脯氨酸的积累更可能使植物受伤害,而不能作为植物抵抗逆境的指标 (van Rensburg & Kruger, 1994); 另一种观点认为可以用脯氨酸的积累来衡量作物的抗旱性,植物体内游离脯氨酸含量与植物的抗逆生理密切相关。游离脯氨酸的积累是植物对水分胁迫的一种普遍性反应,无论是土壤干旱还是盐溶液引起的水分胁迫,都会使植物体内游离脯氨酸含量明显增高。植物体内游离脯氨酸的积累能力越强,细胞的渗透调节能力越大,其耐旱性也越强 (Delauney *et al.*, 1993)。在很多逆境胁迫下植物体内脯氨酸都会增多 (Hanson *et al.*, 1977; Slama *et al.*, 2006; Manivannan *et al.*, 2007); 同时,有研究表明,脯氨酸的增加与植物抵御干旱和盐胁迫的能力呈正相关 (van Rensburg & Kruger, 1994)。本研究表明,壳寡糖处理油菜幼苗,在干旱胁迫下其叶片游离脯氨酸含量显著增高,其变化趋势与油菜叶片相对含水量的变化趋势大体一致,因此,可以认为,脯氨酸积累是油菜为了对抗干旱胁迫而采取的一种保护性措施。本研究结果支持 Delauney 等 (1993) 提出的,游离脯氨酸的积累能力越强,其耐旱性也越强的观点。

3.3 干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片叶绿素荧光参数的影响

通过叶绿素荧光测定能够提供植物耐受环境胁迫的能力和各種胁迫损害光系统程度等有价值的信息 (Maxwell & Johnson, 2000)。光系统 II 被认为是光合机构中对光诱导破坏最为脆弱的部分,叶绿素

荧光能够给予有关光系统 II 状态的信息。

干旱胁迫下壳寡糖对油菜叶片叶绿素荧光参数的影响未见报道。 F_0 是光系统 II 反应中心全部开放时的荧光水平。 F_0 升高分 2 种: 一种是由天线色素与光系统 II 反应中心分离造成的不可逆升高; 另一种是由光系统 II 反应中心部分的可逆性失活所造成的可逆性升高 (Krause *et al.*, 1991; Yamane *et al.*, 1997)。严重干旱油菜幼苗的 F_0 显著升高,壳寡糖处理油菜幼苗明显地抑制 F_0 升高。

干旱胁迫使油菜幼苗的 F_v/F_m 和 F_v'/F_m' 明显降低,而壳寡糖显著抑制其降低。这表明干旱对油菜幼苗光系统 II 反应中心产生了伤害,降低了光反应能力。而壳寡糖处理减轻干旱胁迫对光系统 II 反应中心的伤害程度,增强最大光能转换效率,尤其增强实际光能转化效率,以增强幼苗在干旱逆境下的光合生理能力。

qP 反映了光反应中心吸收光能用于光化学反应的程度; qN 反映了光反应中心吸收光能的热量耗散程度。在胁迫后期随 qP 下降, qN 升高。说明发生了非辐射能源散失机制 (Schreiber *et al.*, 1994)。在此过程中,较高比例的光反应中心吸收的光子没有用于光化学反应驱动光合作用而是作为热能散失 (Schnettger *et al.*, 1994)。植物通过此途径可避免激发能在光系统 II 反应中心中的积累,这是减轻氧自由基的产生的一种保护机制 (Genty *et al.*, 1989),说明干旱胁迫下,发生了光抑制,利于减少光伤害发生。壳寡糖明显地抑制油菜 qP 降低及 qN 升高,表明此时通过热能耗散掉的光能减少,实际光能利用效率较高,用于暗反应的比例较高 (Yamane *et al.*, 1997),减轻了光系统 II 的光抑制。

干旱胁迫使油菜幼苗的 Φ_{PSII} 显著降低,表明干旱胁迫大大限制了光系统 II 反应中心的电子传递,降低了光系统 II 电子传递量子产量。壳寡糖可显著减轻干旱胁迫对 PS II 反应中心的电子传递的限制。

总之,壳寡糖通过调节干旱胁迫下油菜叶片 SOD 和 POD 活性、脯氨酸含量及叶绿素荧光参数等生理参数的变化,提高了油菜的抗旱性。这一切均为壳寡糖调控植物生长及抵抗胁迫的研究提供了新的证据。同时也进一步丰富了壳寡糖在农业生产应用中的理论基础,为提高作物抗旱提供了新的选择。

参考文献

杜昱光,白雪芳,赵小明,等. 2002. 壳寡糖对烟草防御酶

- 活性及同工酶酶谱的影响. 中国生物防治, **18**(2): 83–86.
- 郭红莲, 白雪芳, 杜昱光, 等. 2003. 壳寡糖诱导草莓细胞活性氧代谢的变化. 园艺学报, **30**(5): 577–579.
- 李 艳, 李洪艳, 王 青, 等. 2010. 壳寡糖、一氧化氮和植物激素对烟草气孔运动的作用及其相互关系. 植物生理学报, **46**(6): 575–578.
- 李 艳, 赵小明, 夏秀英, 等. 2008. 壳寡糖对干旱胁迫下油菜光合参数的影响. 作物学报, **34**(2): 326–329.
- 于汉寿, 张益民, 陈永萱, 等. 1999. 水溶性壳聚糖对小麦和油菜几丁质酶的诱导作用. 江苏农业学报, **15**(2): 67–70.
- Albersheim P, Darvill AG. 1985. Oligosaccharins. *Scientific American*, **253**: 58–64.
- Apel K, Hirt H. 2004. Reactive oxygen species; Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, **55**: 373–399.
- Benhamou N, Thériault G. 1992. Treatment with chitosan enhances resistance of tomato plants to the crown and root rot pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*. *Physiology and Molecular Plant Pathology*, **41**: 33–52.
- Delauney AJ, Verma DPS. 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant Journal*, **4**: 215–223.
- Genty B, Briantais JM, Baker NR. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, **990**: 87–92.
- Guo WH, Ye ZQ, Wang GH, et al. 2009. Measurement of oligochitosan–tobacco cell interaction by fluorometric method using europium complexes as fluorescence probes. *Talanta*, **78**: 977–982.
- Hanson A, Nelson EC, Everson EH. 1977. Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars. *Crop Science*, **17**: 720–726.
- Krause GH, Neis E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **42**: 313–349.
- Li Y, Yin H, Wang Q, et al. 2009. Oligochitosan induced *Brassica napus* L. production of NO and H₂O₂ and their physiological function. *Carbohydrate Polymers*, **75**: 612–617.
- Lu H, Zhao X, Wang W, et al. 2010. Inhibition effect on tobacco mosaic virus and regulation effect on calreticulin of oligochitosan in tobacco by induced Ca²⁺ influx. *Carbohydrate Polymers*, **82**: 136–142.
- Manivannan P, Jaleel CA, Sankar B, et al. 2007. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, **59**: 141–149.
- Maxwell K, Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **345**: 659–668.
- McKersie BD, Bowley SR, Harjanto E, et al. 1996. Water deficit tolerance and field performance of transgenic alfalfa overexpressing superoxide dismutase. *Plant Physiology*, **111**: 1177–1181.
- Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, **161**: 1189–1202.
- Schnettger B, Critchley C, Santore UJ, et al. 1994. Relationship between photoinhibition of photosynthesis, D1 protein turnover and chloroplast structure: Effects of protein synthesis. *Plant, Cell and Environment*, **17**: 55–64.
- Slama I, Messedi D, Ghnaya T, et al. 2006. Effects of water deficit on growth and proline metabolism in *Sesuvium portulacastrum*. *Environmental and Experimental Botany*, **56**: 231–238.
- van Rensburg L, Kruger QHJ. 1994. Applicability of abscisic acid and (or) proline accumulation as selection criteria for drought tolerance in *Nicotiana tabacum*. *Canadian Journal of Botany*, **72**: 1535–1540.
- Yamane Y, Kashino Y, Koike H, et al. 1997. Increase in the fluorescence F_o level and reversible inhibition of photosystem II reaction center by high-temperature treatments in higher plants. *Photosynthesis Research*, **52**: 57–64.
- Yin H, Zhao X, Bai X, et al. 2010a. Molecular cloning and characterization of a *Brassica napus* L. MAP kinase involved in oligochitosan-induced defense signaling. *Plant Molecular Biology Reporter*, **28**: 292–301.
- Yin H, Zhao X, Du Y. 2010b. Oligochitosan: A plant diseases vaccine—A review. *Carbohydrate Polymers*, **82**: 1–8.
- Yin H, Zhao X, Yin H, et al. 2006. cDNA microarray analysis of gene expression in *Brassica napus* treated with oligochitosan elicitor. *Plant Physiology and Biochemistry*, **44**: 910–916.
- Zhao XM, She XP, Du YG, et al. 2007. Induction of antiviral resistance and stimulatory effect by oligochitosan in tobacco. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, **87**: 78–84.

作者简介 李 艳,女,1966年生,博士,主要从事植物抗逆生理的研究。E-mail: liyan9309@126.com

责任编辑 李凤芹
