

## 寡糖的生物学效应及其在农业中的应用

张运红<sup>1</sup>, 吴礼树<sup>1\*</sup>, 耿明建<sup>1</sup>, 徐芳森<sup>1</sup>, 张善学<sup>2</sup>

<sup>1</sup>华中农业大学资源与环境学院, 武汉 430070; <sup>2</sup>海南正业中农高科股份有限公司, 海口 570001

## Biological Effects of Oligosaccharides and Their Application in Agriculture

ZHANG Yun-Hong<sup>1</sup>, WU Li-Shu<sup>1\*</sup>, GENG Ming-Jian<sup>1</sup>, XU Fang-Sen<sup>1</sup>, ZHANG Shan-Xue<sup>2</sup>

<sup>1</sup>College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; <sup>2</sup>Hainan Zhengye Zhongnong High Technology CO. LTD, Haikou 570001, China

**摘要:** 本文介绍寡糖对植物的生理生化效应及其在农业中应用的研究进展。

**关键词:** 寡糖; 生物学效应; 应用

寡糖(oligosaccharides)是指由2~10个单糖经脱水缩合由糖苷键连接形成的具有直链或支链的低度聚合糖类的合称。构成单元一般为五碳或六碳糖, 通常有6种: 葡萄糖、果糖、半乳糖、木糖、阿拉伯糖和甘露糖等。分子通式一般表示为(C<sub>6</sub>H<sub>10</sub>O<sub>5</sub>)<sub>n</sub>, n=2~10, 分子量为300~2 000道尔顿, 味甜, 有效能值低(瞿明仁 2004)。寡糖具有特殊的生理功能, 对人体有抗龋齿、抗衰老、防止胆固醇积累、降低血压等作用, 在植物中可促进植物生长, 增强抗逆性, 并在DNA转录水平上调节特殊代谢的分子, 诱导相关基因的表达。作为新的生理活性物质, 目前在疾病诊断与防治、营养与保健、植物生长及抗病、畜牧养殖中的应用倍受关注, 现已开发成功的有低聚果糖、大豆低聚糖、低聚半乳糖等10余种, 主要应用于食品、饲料等领域, 在农业中应用不多(瞿明仁 2004; 倪红等 2003)。利用海洋多糖资源研制开发海洋寡糖生物农药、肥料及饲料添加剂等生物制品, 对加快我国海洋生物产业的发展有一定的意义。基于此, 本文介绍寡糖对植物生长发育及生理生化代谢的影响, 并分析了其在农业中的应用现状和发展前景, 旨在为推进寡糖机制研究以及开辟海洋生物资源新的利用途径提供参考。

### 1 植物对寡糖的吸收和运输

寡糖在植物体内的吸收和运输影响寡糖的利用效率及其功能的发挥, 同时也决定了它的最佳的施用方式。欧阳寿强(2002)报道, 壳聚糖拌种和叶面喷施小白菜, 均能改善其农艺性状和品质, 但以

喷叶的效果为佳。周江华(2001)报道壳聚糖浸种和包被2种方式处理去毛和未去毛的棉花种子, 浸种处理的去毛种子的出苗率和株高均高于未去毛种子, 包被处理的结果则正好相反。但寡糖吸收和运输机制迄今还缺少系统的研究。有报道显示, 寡糖的吸收受作用位点及寡糖种类的影响。安志信等(2001)用碳同位素示踪技术研究外源葡萄糖和蔗糖在黄瓜、青椒内传导和分布的结果表明, 外源糖在2 d后可运转到植株各个部位, 7 d后各部位的持有量仍有所增加。果实和幼嫩茎叶等库性器官的持有量占有较大比例, 2种作物对外源葡萄糖的吸收率高于蔗糖。冯建军等(2004)采用放射性自显影和放射性强度测定技术, 从定性和定量角度研究了给西瓜幼苗叶表及根系饲喂<sup>14</sup>C-寡糖后寡糖在植株体内传导和分布。其结果表明, <sup>14</sup>C-寡糖能够被西瓜幼苗吸收后并能够从叶部向植株基部或从植株根部向顶传导, 且表现为向基传导和分布趋势微弱, 而向顶传导并在地上部布积累趋势较强的规律, 这一结果为寡糖在受体植物中的富集部位、代谢、残留、作用方式等药理学探索和寡糖地上部喷雾、土壤和种子处理等多种用药方式的研究提供了直观和量化的基础依据。但也正如冯建军等(2004)所述, 他们对寡糖的内吸过程、温度对吸收的影

收稿 2009-08-09 修定 2009-11-19

资助 国家自然科学基金(30500311)和海南正业中农高科科技基金。

\* 通讯作者(E-mail: wls@mail.hzau.edu.cn; Tel: 15307137710)。

响、吸收过程是否需要能量供应以及是否需要受体植物细胞膜上的转运载体参与等问题未做出解析, 因此, 迄今这一领域基本上仍属于空白。

## 2 寡糖对植物生长发育的调节

寡糖可增强种子萌发过程中胚乳的 $\alpha$ -淀粉酶活性, 加快胚乳淀粉水解过程, 促进种子萌发, 从而提高其发芽势和发芽率; 此外, 还能提高幼苗叶片净光合速率、胞间浓度、气孔导度和蒸腾速率, 加快植株幼苗生长(师素云等1996; 扈学文等2007; 孙利军等2008; 郭卫华等2009)。有报道认为, 褐藻胶寡糖对多种植物具有延长生命周期的作用, 相对分子量小于 $10^4$ D的混合产物对水稻、花生、大麦等作物的促生长作用较明显, 且具有一定的浓度效应, 在水稻中的最适浓度为 $50 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ , 花生中为 $100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ , 大麦的有效浓度为 $100\sim 3\ 000 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ; 此外, 褐藻胶寡糖促根生长效应显著, 在大麦中, 感应时间为 $2\sim 4 \text{ h}$ , 其促进根系伸长的速率可从 $2.9 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$ 增加到 $5.3 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$ , 且功能的发挥与聚合度有关, 其中的三糖、四糖、五糖及六糖的促根生长活性最显著(Natsume等1994; Iwasaki和Matsubara 2000; Tomoda等1994)。卜宁等(2008)进一步研究表明, 褐藻胶寡糖可促进蚕豆根尖细胞有丝分裂指数增大, 同时还能有效降低蚕豆根尖细胞染色体的畸变率。Yokose等(2009)最近报道, 褐藻胶寡糖对微绿球藻(*Nannochloropsis oculata*)生长也有显著的促进作用,  $20 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 褐藻胶寡糖处理的生长速率比不处理的增加5倍, 还能在一定程度上缓解铜毒害, 促进其在铜胁迫下的生长。此外, Kawada等(1997)报道, 褐藻胶寡糖可显著提高角质细胞的生长率, 效果与牛垂体的提取物(bovine pituitary extract, BPE)相似, 且具有G末端的寡糖有更显著的作用, 因而他们猜测可能是末端G对角质细胞上受体的亲和性或者对表皮生长因子有激活作用所致。但是否如此, 还需要进一步查证。

寡糖衍生物还可显著提高作物产量并改善其品质。壳聚糖处理种子的水稻可增产 $5\%\sim 20\%$ , 马铃薯增产 $10\%\sim 20\%$ , 冬小麦增产 $5\%\sim 30\%$ (Ferepons 1997; 李庆春等1991); 羧甲基壳聚糖处理抽穗期玉米穗轴和花丝后, 其种子贮藏蛋白含量提高 $10.8\%$ (师素云等1999); 壳聚糖处理的冬小麦种子其蛋白含量增加 $3\%\sim 36\%$ , 湿面筋增加 $21.5\%$ , 干面筋增加 $20\%$ (何福相等1990)。在蔬菜中应用

也有类似的报道(欧阳寿强2002; 罗兵2003)。此外, 寡聚半乳糖醛酸对鸡冠花发芽生长速率也有良好的促进作用, 一定浓度范围内, 还可促进九连小巢(*Vicia hirsuta* L.)细胞生长和药根碱合成, 并可激发番茄中乙烯的产生和促进其果实成熟(梅兴国1996; Suzuki等2002; Baldwin和Biggs 1988)。寡糖对植物形态建成也有一定的影响。寡聚半乳糖醛酸可诱导烟草外植体的形态发生, 在烟草外植体细胞培养液中加入不同浓度的寡聚半乳糖醛酸后, 原来应形成花或愈伤组织的外植体却形成了营养芽, 而原来应该形成营养芽的则形成了花(Kiem等1985)。植物细胞发育成根或者花, 通常取决于生长素和植物激动素的水平, 有研究认为, 寡糖可调节植物细胞形态的发生, 不同于生长素和细胞激动素的调节机制, 越来越多的研究结果支持寡糖是作为信号分子而调节植物发育的过程, 但其作用机制尚不清楚。

## 3 寡糖对植物氮代谢的调节

迄今寡糖作用机制的研究并不十分清楚, 多数人认为是作为一种氮代谢调节剂。一般来说, 在植物氮代谢中, 氮同化主要通过GS-GOGAT途径和谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)途径。后一途径虽能催化 $\alpha$ -酮戊二酸和 $\text{NH}_4^+$ 合成谷氨酸, 但由于其对 $\text{NH}_4^+$ 具有较高的 $K_m$ 值( $5.2\sim 70.0 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ), 一般不认为是氮同化的主要途径, 但有研究显示, GDH在解除或缓解植物氨中毒的过程中有作用(李常健等2000)。有研究认为, 寡糖处理可促使植物体内硝酸还原酶、GDH和谷氨酸转氨酶活性提高, 贮藏蛋白的mRNA含量增加, 蛋白水解酶活性下降, 从而促进蛋白质在植物体内的积累(师素云等1999; Osuji和Cuero 1992)。此外, Osuji和Cuero(1992)报道, 羧甲基壳聚糖能促使作物氮同化作用从GS-GOGAT途径转化成GDH途径, 因而更多的 $\text{NH}_4^+$ 转化成有机氮而进入氮代谢循环; 陈惠萍和徐朗莱(2003)进一步的研究表明, 用 $0.8 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 壳聚糖喷洒不结球白菜叶片后, 其谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)对 $\text{NH}_4^+$ 的 $K_m$ 值增大, 而GDH对 $\text{NH}_4^+$ 的 $K_m$ 值变小, 在酶活性检测中, GS比活性受到抑制, 而GDH比活性则提高, 但他们研究 $\text{Ca}^{2+}/\text{CaM}$ 在壳聚糖调控不结球白菜离体叶片氮同化关键酶活性中的作用时又认为, 壳聚糖单独处理的GDH和GS活性都显著增强, 所以寡

糖是否能改变植物氮同化过程还需进一步验证,但此项试验中,壳聚糖可与外源 $\text{Ca}^{2+}$ 及EDTA和ATP互作促进GDH和GS活性,而在EGTA、质膜Ca通道阻断剂异博定和 $\text{LaCl}_3$ 以及CaM拮抗剂氯丙嗪分别作用下,则GDH和GS活性降低,他们据此推测,壳聚糖在调控氮同化关键酶GDH和GS活性中有 $\text{Ca}^{2+}$ 信号系统的参与,至于寡糖则无相关的报道。寡糖可调节植物体内氮代谢,这在很多研究中已得到证实,但其作用机制并不十分清楚,包括寡糖对氮代谢相关酶类的调节机制及其外源寡糖信号在植物体内具体传导过程,均有待深入研究。此外,不同寡糖类物质在结构上的差异,其对植物氮调节是否一致,也需要进一步探讨。

#### 4 寡糖对植物光合作用和碳代谢的调节

寡糖对植物碳代谢的影响研究虽也有报道,但不及氮代谢研究深入。孙磊(2007)报道,自然条件下壳聚糖可提高水稻叶中叶绿素含量、室温下吸收光谱和荧光发射光谱的主峰值以及PSI和PSII电子传递活性。郭卫华等(2008)报道,喷施 $0.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 海藻酸钠寡糖可提高烟草叶中叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和胞间 $\text{CO}_2$ 浓度,其气孔导度下降。低温或其它胁迫条件下,壳聚糖能提高光能从天线色素向反应中心的传递效率( $F_v'/F_m'$ )以及光系统II (photosystem II, PSII)的实际光化学效率( $\Phi_{\text{PSII}}$ ),降低 $\Phi_{\text{PSII}}/\Phi_{\text{CO}_2}$ 的比率,减少过剩激发能的积累,从而保护了光合机构,同时叶绿素和类胡萝卜素含量下降的趋势也减缓,类囊体膜脂不饱和脂肪酸指数增加,进而减轻低温造成的伤害(Kiem等1985; Lalonde等1999; 薛国希2004; 孙磊2007; 李艳等2008)。类囊体膜是叶绿体中进行光能吸收和转换的场所,其上面分布着的进行光合作用的四大类大分子蛋白质复合物有: PSII、PSI、Cytb<sub>6/f</sub>和ATP酶,4类物质依次排列,承担着对光能的吸收、传递以及化学能的转化。但迄今为止从类囊体膜结构与组成角度探讨寡糖生长调控机制尚无研究,需进一步深入探讨。

蔗糖是高等植物光合作用的主要产物,为碳运输的主要形式。罗兵(2003)用 $0.15\%$ 壳聚糖浸种黄瓜种子和 $0.1 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 壳寡糖叶面喷施后,黄瓜的蔗糖磷酸合酶和蔗糖合酶合成活性均显著增强,酸性转化酶和中性转化酶的活性也有一定的提高,但效果相对很小,蔗糖和可溶性糖的含量比不经处理

的也有明显提高。糖不仅是植物代谢的能源物质,同时还作为一种生理调控物质与其他激素类物质共同调节诸如代谢、合成、转运等生理过程,例如己糖激酶(认为是糖类物质的信号转导传感器)的缺陷会直接导致植物内IAA和CTK之间的平衡失调,以致植株呈畸形(周永国等2002)。外源寡糖促进植物光合作用的进行,必然引起内源糖分的改变,进而引发植物体内系列的生理生化反应,但这一过程具体是怎样的,目前尚无报道。此外,植物生长素对植物细胞延长的调控机制主要有两种:一是通过 $\text{H}^+$ 的分泌调节植物细胞壁中存在的水解酶活性,二是调节纤维素酶的重新合成,从而导致植物细胞松散,促进其生长。纤维素代谢是植物体内碳代谢的一个重要分支,寡糖是否通过激活生长素诱导的纤维素酶的活性而加速植物细胞的生长,也未见报道。

#### 5 寡糖对植物激素代谢的调节

寡糖对内源激素水平及能量代谢也有一定的调节作用。周永国等(2002)用壳聚糖( $7.5 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ )处理花生种子后,种子萌发过程中IAA、 $\text{GA}_3$ 分别比不经处理的提高 $60.3\%$ 和 $80\%$ 。杨越冬(2002)在冬小麦中也有类似的报道。Kiem等(1985)的研究表明,寡聚半乳糖醛酸能诱导番茄中乙烯的产生,促进果实成熟。内源植物激素在调节植物生长发育过程中起作用,而寡糖虽然被报道在植物体内起类似荷尔蒙的作用,但它与内源激素的关系及具体调节途径尚缺乏系统的研究。

#### 6 寡糖对植物抗逆性的调节

寡糖不仅能够调控植物的生长,同时还能增强植物的抗逆性。有研究表明,寡糖处理能提高植物体内可溶性糖和游离脯氨酸含量,增强植物体内保护酶(POD、SOD、CAT等)活性,并诱导植保素的合成及病程相关蛋白(如几丁质酶和 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶及苯丙氨酸解氨酶)的表达,降低细胞膜的相对透性和丙二醛含量,从而提高植物的抗逆性,但有明显的浓度效应(杜昱光等2002; 扈学文等2007; 郝林华等2006)。迄今已发现具有诱抗活性的寡糖有寡聚葡萄糖、寡聚几丁质和寡聚脱乙酰糖等。寡糖作为植物外源诱导子的活性受其聚合度的影响,只有在一定范围内它才有激发子的活性,聚合度太小的寡糖不能诱导植物产生防卫反应,而聚合度太大的寡糖又由于细胞壁的屏障作用而无法与细胞膜

接触,一般来说,具有活性的寡糖其聚合度在4~16之间(Reymond等1995; Yamaguchi等2000)。

Shibuya和Minami(2001)认为,寡糖激发抗性表达的关键是植物能识别寡糖,且这一过程是通过细胞膜上与寡糖结合的受体或结合位点完成的。Mathieu等(1998)报道,寡聚半乳糖醛酸是以离子键结合在烟草细胞壁上,几丁寡糖、壳聚糖及葡聚寡糖的结合位点在植物细胞膜上。Felix等(1993)报道,寡几丁质可诱发番茄悬浮细胞的蛋白磷酸化。Matsuda(2001)用 $\beta$ -1,3-葡聚糖处理马铃薯后,发现其块茎有 $H_2O_2$ 积累。Navazio等(2002)报道, $\alpha$ -1,4-寡聚半乳糖醛酸可引起大豆细胞胞质 $Ca^{2+}$ 浓度升高并呈现不同的动力学特征,且蛋白磷酸化先于 $Ca^{2+}$ 浓度的升高。Kuchitsu等(1993)认为,*N*-乙酰壳聚寡糖可诱导悬浮培养的水稻细胞产生瞬时的膜去极化。Klarzynski等(2003)报道,脱氧半乳糖寡糖可诱导烟草产生对TMV的系统抗病性,并可激发内源水杨酸的系统积累。Creelman和Mullet(1997)报道,寡糖素能促使花菱草(*Eschscholtzia californica*)细胞内源茉莉酸(jasmonate acid, JA)剧增。孙艳秋等(2005)据此推测寡糖信号传导的途径为:寡糖分子首先与植物细胞膜上受体结合,在受体介导下通过内吞作用进入细胞,引起细胞膜离子流动和去极化,介质碱性化,胞外 $Ca^{2+}$ 浓度升高,诱发氧暴产生 $H_2O_2$ ,进一步引发细胞壁蛋白交联,木质素聚合及富含羟脯氨酸糖蛋白的形成,同时 $H_2O_2$ 作为第二信使可促进水杨酸、JA、 $C_2H_2$ 的生成,直接激活防卫反应基因的表达。另一方面,在G蛋白的参与下,磷脂酶C把磷脂酰肌醇4,5二磷酸(phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate,  $PIP_2$ )分解成甘油二酯(diacylglycerol, DAG)和三磷酸肌醇(inositol 1,4,5-triphosphate,  $IP_3$ ),从而引发蛋白磷酸化,随后通过MAPK级联系统激活转录因子促使防卫基因表达产生植保素和病程相关蛋白等,最终植物产生系统抗性。最近,尹恒等(2008)用油菜cDNA芯片差异显示技术得到一个受壳寡糖诱导的、与已知植物丝裂原活化蛋白激酶同源性高达94%的cDNA片段,并用RACE的方法得到此片段的全长,命名为*BnMPK4*,他们用生物信息学方法分析认为此基因属于植物MAPK的B家族,半定量RT-PCR检测结果表明*BnMPK4*在叶片中表达且可受JA和壳寡糖诱导,但对水杨酸和脱落酸的响应不

明显,推测此基因在壳寡糖诱抗信号转导和JA/ET信号通路中起关键作用,这一研究结果初步证实孙艳秋等的推论。另外,有报道认为,CAD1基因可能有负相调节植物免疫力的作用,Tsutsui等(2006)研究表明,该基因可受纯化的聚合度8的壳寡糖诱导,但此过程不依赖内源水杨酸。王文霞等(2008)采用RT-PCR法的研究表明,50  $g \cdot mL^{-1}$ 壳寡糖能明显诱导烟草悬浮细胞中茉莉酸合成途径中的关键酶-磷脂酶A2、13-脂氧合酶、丙二烯氧化物合成酶、丙二烯氧化物环化酶和12-氧-植物二烯酸还原酶基因的表达。Kaku等(2005)从水稻悬浮细胞的质膜中分离出壳寡糖激发子的一个高亲和结合蛋白CEBiP,该蛋白是由328个氨基酸残基和多糖链组成的糖蛋白,采用RNA干涉技术证明该蛋白在壳寡糖激发子的感知和传导过程中起作用。结构分析显示,CEBiP在胞外的部分存有2个LysM基序,而一般认为,LysM基序是存在于参与豆科植物与根瘤菌共生信号的结瘤因子受体激酶中的。Wan等(2008)报道,LysM类受体蛋白作为受体复合物的组分之一在壳聚糖信号传递过程中起作用,并参与其介导的免疫系统,并且该途径具有唯一性,但与FLS2/鞭毛蛋白和EFR/EF-Tu介导的信号途径共有一个保守的下游传导途径,因而推测壳聚糖和植物结瘤因子感知机制存在一定的内在关系。但是由于基因的多功能性及第二信使诱发的级联反应,寡糖类物质诱导植物抗性的信号传导途径是否与植物生长调控相耦联,还需要进一步探讨。

## 7 寡糖在农业生产中的应用

寡糖在农业生产中是作为新型植物生长调节剂、生物农药和果实保鲜剂应用的。作为植物生长调节剂,寡糖具有多功能、安全、环保等优势,是目前开发的热点之一。Freepons(1997)的研究表明,冬小麦种子经壳聚糖处理后其出苗率提高,抗倒伏能力增强,根重增加。壳聚糖还能调节水稻、向日葵、油菜等植物的生长(阮松林和薛庆中2002;隋雪燕等2002;陆引罡等2003;赵慧芝1999)。王学君等(2009)研究壳寡糖、钼和微量元素对盆栽菠菜产量和品质影响的结果表明:壳寡糖+钼+微量元素、壳寡糖和钼+微量元素处理均能提高菠菜的产量,壳寡糖+钼+微量元素的效果最为明显;壳寡糖+钼+微量元素和钼+微量元素均能提高菠菜的含糖量;三者配合施能降低菠菜体内

的硝态氮和草酸含量。然而目前市场上寡糖产品多以壳聚糖及衍生物为基本成分,配以化肥及防腐剂等成分,其单一试剂及与其它物质的复配物不多,其它寡糖的产品更是少见,张运红等(2009)的结果显示,海藻酸钠寡糖对菜心增产及品质改善也有明显的促进效果,作为新型植物生长调节剂其开发应用可能有一定的良好前景。目前作为土壤改良剂开发应用的也主要是壳聚糖。壳聚糖是一种氨基多糖类聚合物含丰富的C、N,可被微生物分解并作为植物生长的养分,还能改变土壤微生物区系,促进放线菌和其它有益微生物的生长,但可抑制病原菌(赵春燕等 2000);它和硝酸钠、尿素或胶原蛋白的复合物,能有效改善土壤的团粒结构,促进作物增产;作为包膜它可降低土壤脲酶活性和土壤电导率(electrical conductivity, EC),提高过氧化氢酶活性,且水旱田均可使用,是一种较理想的土壤改良剂(黄丽萍等 1999;黄章立 2004)。其它寡糖也有成膜性,但目前作为种子包衣,或控释肥材料来说,开发应用均不多,寡糖类物质本身具有较高的生物活性,作为包衣材料可能会有良好的开发前景。寡糖对提高植物抗逆性效果显著,相对于化学合成农药而言,以寡糖为主要成分开发的寡聚糖生防农药产品,具有安全、无残留和环境相容性好等优点。目前市场上已有的产品:如‘中科3号’(凯得LS 20001533)和‘中科6号’(好普LS 20001432),但由于价格和药效稳定性等多方面的原因,其开发应用受到一定的限制,目前主要用在某些顽固性病害(如木瓜病毒病)的防治上。此外,寡糖类物质因有良好的成膜性,还可用于蔬菜、鲜花及肉类的保鲜,其机制主要有:(1)可降低果实的呼吸作用;(2)可诱导防御反应,包括伤口木栓化,堵塞皮孔,增强HMP呼吸途径,提高酶活性,加厚果实细胞壁等;(3)抑制微生物生长(宗会和胡文玉 1999)。但目前市场上尚无相关产品登记。农业中冬春之际常用地膜以增加土壤温度和保水保墒,从而促进农作物早熟。常用的地膜覆盖材料多为聚乙烯薄膜,但这种高分子物质在土壤中不能降解,其废膜残留不仅污染环境,而且破坏土壤结构,土壤的透气性变差,不利于植物生长,对此可利用寡糖的成膜性和生物降解性,将其制成具有良好粘附性、通透性和一定抗拉强度的农用地膜,既可克服聚乙烯薄膜板结土壤和不利于作物生长的缺点,而且其残留对植物生长

还有一定的促进作用,可谓一举两得,故以寡糖作为可降解地膜来加以开发也有良好的市场前景(沈长洲和游思慧 1997)。

## 8 结束语

寡糖因其独特的生物活性和优势,近年来在农业中受到越来越多的关注。但其种类繁多、结构复杂,目前人们对寡糖在生物体内的活性功能了解还很肤浅,如寡糖结构与功能的关系,寡糖在植物体内的化学性和诱发的系列生物学反应机制均不清楚,此外,迄今分离检测寡糖的方法和技术也不完善,这些因素均制约着人们对寡糖的进一步研究和了解。但随着分子生物学和细胞生物学的快速发展,寡糖的生物学功能将会不断得到揭示,其应用价值也将逐步为人们所认知并加以应用,相信寡糖将会有广阔的应用空间和市场前景。

## 参考文献

- 安志信,刘奎彬,马文荷,闻凤英(2001). 黄瓜、青椒对外源糖吸收、运转与分布研究. 北方园艺, 3: 11~12
- 卜宁,王升厚,马莲菊(2008). 褐藻寡糖抗三氧化二砷( $As_2O_3$ )诱导蚕豆根尖的细胞遗传毒性. 沈阳师范大学学报(自然科学版), 26 (1): 102~105
- 陈惠萍,徐朗莱(2003). 壳聚糖对不结球白菜叶片氮代谢关键酶的调节作用. 热带作物学报, 24 (4): 62~66
- 陈惠萍,徐朗莱(2005).  $Ca^{2+}/CaM$ 在壳聚糖调控不结球白菜离体叶片氮同化关键酶活性中的作用. 南京农业大学学报, 28 (1): 34~38
- 杜昱光,白雪芳,赵小明,姜华(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
- 冯建军,李健强,刘茜莉,宁君,孔繁祚(2004).  $^{14}C$ -寡糖在西瓜幼苗植株体内吸收传导和分布. 高等学校化学学报, 12: 2273~2277
- 郭卫华,赵小明,杜昱光(2008). 海藻酸钠寡糖对烟草幼苗生长及光合特性的影响. 沈阳农业大学学报, 39 (6): 648~651
- 郭卫华,赵小明,杜昱光(2009). 壳寡糖对黄瓜种子萌发和幼苗生长及光合特性的影响. 中国农学通报, 25 (3): 164~169
- 郝林华,石红旗,孙丕喜,陈靠山,李光友(2006). 牛蒡寡糖对黄瓜植株生理生化特性的影响. 西北植物学报, 26 (8): 1612~1616
- 何福相,刘吉柱,张丽娟,王群,王德荣(1990). 以壳聚糖为原料的种籽处理剂制造使用方法. CN (中国专利) 1044748A
- 黄丽萍,刘宗明,姚波(1999). 甲壳质、壳聚糖在农业上的应用. 天然产物研究与开发, 11 (5): 60~64
- 黄章立(2004). 壳寡糖包膜尿素的研制及其特性与肥效研究[硕士论文]. 杭州: 浙江大学
- 扈学文,许秋瑾,金相灿,刘景辉,李立军,郭俊秀,欧阳坤(2007). 不同分子量壳寡糖对黑麦草种子萌发和幼苗抗病酶活性影响的研究. 中国农学通报, 23 (2): 221~225
- 李常健,林庆华,张楚富(2000). 高等植物中氮同化酶及其同工酶研究. 零陵师范高等专科学校学报, 21 (3): 20~22

- 李庆春, 翁长仁, 曹广才, 吴东兵, 何福相, 刘吉柱, 张丽娟(1991). 壳多糖溶液浸种对冬小麦籽粒产量和品质的影响. 环境科学学报, 11 (2): 248~251
- 李艳, 赵小明, 夏秀英, 栾雨时, 杜昱光, 李凤兰(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
- 陆引罡, 钱晓刚, 彭义, 马国瑞(2003). 壳寡糖油菜种衣剂剂型应用效果研究. 种子, 4: 38~40
- 罗兵(2003). 壳聚糖对黄瓜品质、产量及蔗糖代谢的影响[硕士论文]. 南京: 南京农业大学
- 梅兴国, 杨忠清, 彭艳华, 陈路(1996). 果胶寡聚糖生物活性研究. 华中理工大学学报, 24: 137~139
- 倪红, 杨艳燕, 阎达中(2003). 寡糖的开发现状及其应用研究进展. 湖北大学学报(自然科学版), 25 (2): 148~151
- 欧阳寿强(2002). 壳聚糖对不接球白菜1号营养品质的影响和对其氮代谢的调节作用[硕士论文]. 南京: 南京农业大学
- 瞿明仁(2004). 寡糖研究进展. 中国饲料, 1: 10~12
- 阮松林, 薛庆中(2002). 壳聚糖包衣对杂交水稻种子发芽和幼苗耐盐性的影响. 作物学报, 28 (6): 803~808
- 沈长洲, 游思慧(1997). 甲壳质应用研究进展. 化工进展, 1: 54~55, 60
- 师素云, 薛启汉, 王学臣, 刘嵩民, 姜晓红, 吴纪中(1996). 羧甲基壳聚糖对玉米萌发种子 $\alpha$ -淀粉酶活性及幼苗叶片叶绿素含量的影响. 江苏农业学报, 12 (2): 29~33
- 师素云, 薛启汉, 刘嵩民, 练兴明(1999). 羧甲基壳聚糖(NCMC)对玉米种子蛋白质合成与积累的影响. 玉米科学, 7 (2): 55~57
- 隋雪燕, 周泽琳, 张文清, 夏玮, 王氢, 金鑫荣, 李明, 李守义(2002). 壳聚糖包衣对油菜种子萌发和幼苗生长以及几个生理生化指标的影响. 植物生理学通讯, 38 (3): 225~227
- 孙磊(2007). 低温下壳聚糖处理对杂交稻叶片光合特性及类囊体膜脂肪酸组分的影响[硕士论文]. 南京: 南京师范大学
- 孙利军, 吴少云, 张亚莉, 柳春燕, 陈靠山, 秦国正(2008). 钨和牛蒡寡糖对秦艽种子萌发的影响. 西北农业学报, 17 (2): 266~269
- 孙艳秋, 李宝聚, 陈捷(2005). 寡糖诱导植物防卫反应的信号转导. 植物保护, 31 (1): 5~9.
- 王学君, 董亮, 张玉凤, 董晓霞, 刘兆辉(2009). 壳寡糖、钨、微量元素对菠菜产量和品质的影响. 山东农业科学, 1: 84~86
- 王文霞, 李曙光, 赵小明, 林炳承, 杜昱光(2008). 壳寡糖对烟草悬浮细胞茉莉酸合成基因转录的影响. 植物学通报, 25 (5): 526~532
- 薛国希(2004). 低温下壳聚糖对黄瓜幼苗生理生化特性的影响[硕士论文]. 泰安: 山东农业大学
- 尹恒, 杨金丽, 李曙光, 赵小明, 白雪芳, 马小军, 杜昱光(2008). 受壳寡糖诱导的油菜MAPK基因的克隆与分析. 作物学报, 34 (5): 743~747
- 杨越冬, 周永国, 齐印阁, 张智猛, 王秀娟(2002). 壳聚糖对冬小麦种子萌发过程中生理活性影响. 种子, 3: 3~5
- 周江华(2001). 壳聚糖对棉花壮苗的影响. 江西棉花, 23 (4): 18~20
- 周永国, 杨越冬, 齐印阁, 张智猛, 王秀娟, 胡小军(2002). 壳聚糖对花生种子萌发过程中某些生理活性的影响. 花生学报, 31 (1): 22~25
- 赵春燕, 孙军德, 刘志恒, 张恩禄, 何瀛, 崔晓晶(2000). 甲壳素对土壤微生物区系组成的影响. 辽宁农业科学, 5: 7~8
- 赵惠芝(1999). 壳聚糖对向日葵种子萌发及幼苗生理特性的影响. 河北农业技术师范学院学报, 13 (2): 37~39
- 张运红, 吴礼树, 耿明建, 胡红青, 张善学(2009). 几种寡糖类物质对菜心产量和品质的影响. 华中农业大学学报, 28 (2): 164~168
- 宗会, 胡文玉(1999). 海藻酸钠涂膜对苹果生理变化的影响. 果树科学, 16 (4): 263~266
- Baldwin EA, Biggs RH (1988). Cell-wall lysing enzymes and products of cell-wall digestion elicit ethylene in citrus. *Physiol Plant*, 73: 58~64
- Creelman RA, Mullet JE (1997). Oligosaccharins, brassinolides, anjasmonates: nontraditional regulators of plant growth, development and gene expression. *Plant Cell*, 9: 1211~1223
- Felix G, Regenass M, Boller T (1993). Specific perception of subnanomolar concentrations of chitin fragments by tomato cells: Induction of extracellular alkalization changes in protein phosphorylation and establishment of a refractory state. *Plant J*, 4 (2): 307~316
- Ferepons D (1997). Enhancing food production with chitosan seed coating technology. In: Ferepons Donald (ed). *Application of Chitin and Chitsoan*. Lancaster: Technomic Publishing Company Inc, 129~139
- Iwasaki K, Matsubara Y (2000). Purification of alginate oligosaccharides with root growth-promoting activity toward lettuce. *Biosci Biotech Biochem*, 64 (5): 1067
- Kaku H, Nishizawa Y, Isaii-minami N, Akimoto-tomiyama C, Dohmae N, Takio K, Minami E, Shibuya N (2006). Plant cells recognize chitin fragments for defense signaling through a plasma membrane receptor. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103 (29): 11086~11091
- Kawada A, Hiura N, Shiraiwa M, Tajima S, Hiruma M, Hara K, Ishibashi A, Takahara H (1997). Stimulation of human keratinocyte growth by alginate oligosaccharides, a possible co-factor for epidermal growth factor in cell culture. *FEBS Lett*, 408: 43~46
- Kiem TTV, Patrick T, Alain C, Alan GD, David JG, Paulanne C, Peter A (1985). Manipulation of the morphogenetic pathways of tobacco explants by oligosaccharins. *Nature*, 314: 615~617
- Klarzynski O, Descamps V, Plesse B, Yvin JC, Kloareg B, Fritig B (2003). Sulfated fucan oligosaccharide elicit defense responses in tobacco and local and systemic resistance against tobacco mosaic virus. *Mol Plant Microbe Inter*, 16 (2): 115~122
- Kuchitsu K, Kikuyama M, Shibuya N (1993). *N*-acetylchitooligosaccharides bioticeclicitor for phytoalexin production, induce transient membrane depolarization in suspension-cultured rice cell. *Protoplasma*, 174: 79~81
- Lalonde S, Boles E, Hellmann H, Barker L, Patrick JW, Frommer WB, Ward JM (1999). The dual function of sugar carriers: transport and sugarsensing. *Plant Cell*, 11: 707~726
- Mathieu Y, Guern J, Spiro MD, O'Neill MA, Kates K, Darvill AG, Albersheim P (1998). The transient nature of the oligogalacturonide induced ion fluxes of tobacco cells is not correlated with fragmentation of the oligogalacturonides. *Plant J*, 16 (3): 305~311

- Matsuda F, Ueno T, Miyagawa H (2001). Involvement of reactive oxygen species in the induction of (S)-N-p-coumaroyloctopamine accumulation by beta-1,3-glucooligosaccharide elicitors in potato tuber tissues. *Z Naturforsch*, 56 (3-4): 228~234
- Natsume M, Kamo Y, Hirayama M, Adachi T (1994). Isolation and characterization of alginate-derived oligosaccharides with root growth-promoting activities. *Carbohydr Res*, 258: 187~197
- Navazio L, Moscatiello R, Bellincampi D, Baldan B, Brini M, Bowler C, Mariani P (2002). The role of calcium in oligogalacturonide-activated signalling in soybean cells. *Planta*, 215 (4): 596~605
- Osuji GO, Cuero RG (1992). Regulation of ammonium ion salvage and enhancement of the storage protein of corn, sweet potato, and yam tuber by N-(Carboxymethyl) chitosan Application, *Food Biotechnol*, 40: 724~734
- Reymond P, Grunberger S, Paul K, Muller M, Farmer EE (1995). Oligosaccharide defence signal in plants: large fragments interact with the plasma membrane in vitro. *Proc Natl Acad Sci USA*, 92: 4145~4149
- Shibuya N, Minami E (2001). Oligosaccharide signaling for defence responses in plant. *Physiol Mol Plant Pathol*, 59: 223~233
- Suzuki T, Tomita-Yokotani K, Yoshida S, Takase Y, Kusakabe I, Hasegawa K (2002). Preparation and isolation of oligogalacturonic acids and their biological effects in cockscomb (*Celosia argentea* L.) seedlings. *Plant Growth Regul*, 21: 209~215
- Tomoda Y, Umemura K, Adachi T (1994). Promotion of barley root elongation under hypoxic conditions by alginate lyase-lysate. *Biosci Biotech Biochem*, 58 (1): 202~203
- Tsutsui T, Morita-yamamuro C, Asada Y, Minami E, Shibuya N, Ikeda A, Yamaguchi J (2006). Salicylic acid and a chitin elicitor both control expression of the CAD1 gene involved in the plant immunity of *Arabidopsis*. *Biosci Biotech Biochem*, 70 (9): 2042~2048
- Wan JR, Zhang XC, Neece D, Ramonell KM, Clough S, Kim SY, Stacey MG, Stacey G (2008). A LysM receptor-like kinase plays a critical role in chitin signaling and fungal resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20: 471~481
- Yamaguchi T, Ito Y, Shibuya N (2000). Oligosaccharide elicitors and their receptors for plant defense responses. *Trends in Glycosci Glycotechnol*, 12 (64): 113~120
- Yokose T, Nishikawa T, Yamamoto Y, Yamasaki Y, Yamaguchi K, Oda T (2009). Growth-promoting effect of alginate oligosaccharides on a unicellular marine microalga, *Nannochloropsis oculata*. *Biosci Biotech Biochem*, 73 (2): 450~453