



不同种类海藻多糖对盐胁迫下大豆幼苗的促进作用

邹平^{1,2}, 杨霞^{1,2}, 于喆妍³, 马斯琦^{1,2}, 荆常亮^{1,2}, 李义强^{1,2}

(1. 中国农业科学院烟草研究所, 山东 青岛 266101; 2. 国家盐碱地综合利用技术创新中心, 山东 东营 257300; 3. 青岛农业大学农学院, 山东 青岛 266109)

摘要:为筛选并确定能够显著提高大豆抗盐性的海藻多糖种类, 本研究以大豆品种中黄 13 为供试材料, 在大豆两片真叶完全展开后, 用 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 溶液进行盐胁迫处理, 通过对大豆叶片喷施 0.1% 的海藻多糖溶液, 比较分析不同种类海藻多糖对盐胁迫下大豆幼苗生长状况和生理指标的影响。结果表明: 盐胁迫下, 大豆幼苗遭受渗透胁迫和氧化胁迫, 生长受到抑制。施用不同种类的海藻多糖能够不同程度缓解盐胁迫对大豆幼苗生长的抑制。相较于盐胁迫组, 喷施岩藻多糖 LT 使大豆幼苗株高提高 17.86%, 根长提高 12.37%, 根干重提高 35.71%; 施用不同种类的海藻多糖还能够不同程度增加叶绿素和渗透调节物质含量, 显著提高超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶活性, 降低丙二醛(MDA)含量, 提高质膜保护能力。综上, 不同种类海藻多糖均能提高大豆幼苗的抗盐能力, 其中岩藻多糖比褐藻酸钠和浒苔多糖对大豆幼苗的抗盐性的促进作用更强。

关键词:大豆; 盐胁迫; 海藻多糖; 岩藻多糖

Promoting Effects of Different Types of Seaweed Polysaccharides on Soybean Seedlings under Salt Stress

ZOU Ping^{1,2}, YANG Xia^{1,2}, YU Zheyen³, MA Siqi^{1,2}, JING Changliang^{1,2}, LI Yiqiang^{1,2}

(1. Institute of Tobacco Research of CAAS, Qingdao 266101, China; 2. National Center of Technology Innovation for Comprehensive Utilization of Saline-Alkali Land, Dongying 257300, China; 3. College of Agronomy, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Abstract: In order to screen the types of seaweed polysaccharides that can significantly improve the salt resistance of soybeans. The soybean variety Zhonghuang 13 were identified with $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl solution for screening tolerant soybean varieties in soybean seedling stage. After the two true leaves of soybeans have fully unfolded, spray 0.1% of the seaweed polysaccharide solution to compare the effects of different types of seaweed polysaccharides on the growth and physiological indicators of soybean seedlings under salt stress. The results showed that under salt stress, soybean seedlings were suffering from penetration stress and oxidation stress, and growth was suppressed. Applying different types of seaweed polysaccharides can alleviate the inhibition of salt stress on soybean seedling growth to varying degrees, among them spraying fucoidan LT increased the height of plants by 17.86%, root length by 12.37%, and root dry weight by 35.71% compared to the salt stress group. In addition, applying different types of seaweed polysaccharides can also increase chlorophyll and penetrate the material content, significantly enhance the superoxide dismutase (SOD), excessive Oxidase (POD) and Catalase (CAT) activity. The application of different seaweed polysaccharides can also reduce the content of malondialdehyde (MDA) content in soybean seedlings and improve the protective ability of plasma membrane. In conclusion, different types of seaweed polysaccharides can improve the salt resistance of soybean seedlings. Among them, fucoidans was more effective than sodium alginate and polysaccharide from *Enteromorpha prolifera* on soybean seedling salt stress resistance.

Keywords: soybean; salt stress; seaweed polysaccharide; fucoidan

大豆(*Glycine max* L. Merr.)是我国重要的豆科作物, 为人类提供优质蛋白和脂肪^[1]。土壤盐渍化严重影响植物生长, 是限制全球农业生产的一个主要因素, 盐胁迫已成为造成大豆产量降低和品质下降的主要非生物胁迫因素之一^[2]。大豆作为重要的盐碱地适生作物, 提高大豆在盐胁迫下的抗盐能力对于提高大豆产量, 合理改造和利用盐碱地, 保障国家粮食安全具有重要意义。

海藻多糖是重要的生物大分子物质, 是海藻的主要成分, 占海藻细胞干重的 50% 以上^[3]。海藻多糖结构复杂, 由不同的单糖基通过糖苷键相连形成^[4]。海藻多糖种类繁多, 根据藻类来源不同可分为红藻多糖、绿藻多糖、褐藻多糖等^[5]。海藻及其废弃物产量巨大, 在传统农业中, 简单工艺发酵的海藻提取物一直被当作有机肥料使用。而近年来的研究发现, 海藻提取物还能够发挥生物刺激素的

收稿日期: 2023-05-18

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费项目(1610232023009)。

第一作者: 邹平(1987—), 女, 博士研究生, 助理研究员, 主要从事海洋活性多糖农业应用研究。E-mail: zouping@caas.cn。

通讯作者: 李义强(1976—), 男, 博士, 研究员, 主要从事盐碱地生物资源挖掘与利用研究。E-mail: liyiqiang@caas.cn;

荆常亮(1987—), 男, 博士, 副研究员, 主要从事海洋生物刺激素研发与应用。E-mail: jingchangliang@caas.cn。

功效,提高植物的抗逆性^[6-7]。因其绿色、天然、高效^[8]等优点,在农业生产中是一种极具发展潜力的生物刺激素。

岩藻聚糖主要来源于褐藻,是一类结构复杂的海洋硫酸多糖,主要由岩藻糖、半乳糖、甘露糖和葡萄糖醛酸组成,另外含有少量的木糖、葡萄糖和氨基葡萄糖等,并具有独特的硫酸化 L-岩藻糖结构^[9]。岩藻多糖具有调节细胞生长^[10]、抗病毒^[11]、抗氧化^[12-13]等多种生物活性,目前主要应用于制药和食品领域^[14],其在农业生产方面的应用还较少。不同海藻多糖因海藻的种类、生长季节及提取纯化方法不同,其化学组成上也有较大差异。对海藻多糖进行构效关系研究,有助于开发生物利用度高、活性作用强的海藻多糖组分,挖掘海藻多糖的应用潜力,是其开发利用进程中的关键步骤。本研究针对大豆幼苗易受盐碱胁迫影响的现象,在大豆两叶一心时期,将不同种类海藻多糖作为外源物质施用于盐胁迫下的大豆幼苗,通过分析农艺性状、抗盐相关生理指标差异研究了不同种类海藻多糖对大豆幼苗的抗盐能力的影响,以筛选确定高效的海藻多糖种类和组分,旨在为海藻多糖作为抗盐诱导剂在农业上的开发应用提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试大豆品种为中黄 13,由中国农业科学院烟草研究所提供。岩藻多糖 LJ 提取自海带 (*Laminaria japonica*),岩藻多糖 MP 提取自巨藻 (*Macrocystis pyrifera*),岩藻多糖 LT 提取自巨藻 (*Lessonia trabeculate*),浒苔多糖 EP 提取自浒苔 (*Enteromorpha prolifera*),均由中国农业科学院烟草研究所自提。褐藻酸钠 SA (Sodium Alginate) 购自国药集团化学试剂有限公司。

1.2 方法

1.2.1 培养方法 精选均匀、圆润、饱满的大豆种子。将大豆种子用 1% 次氯酸钠溶液消毒 10 min,蒸馏水冲洗干净后,点种至育苗盘。采用 15 cm 花盆装蛭石 200 g,自然吸水后均匀播种大豆(每盆 10 粒),再覆土 1 cm,每个处理 3 盆,置于人工气候培养箱培养。光照培养箱条件设置为:温度 25 ℃/20 ℃(昼/夜)、光照强度 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、光照周期 14 h/10 h(昼/夜),相对湿度 65% \pm 5%。

待大豆两片真叶完全展开后,以 100 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 溶液^[15] 200 mL 每盆从底部自然吸水到土中进行盐胁迫,以清水组作为对照(CK)。盐胁迫处理 24 h 后,用 0.1% 海藻多糖溶液(LJ、MP、LT、SA 和 EP)对大豆叶片进行喷施,CK 组和 NaCl 组喷施清水,以叶面布满水珠且不会自然流落为基准,每个处理喷施 50 mL。在处理后的第 7 天进行取样及各项生理指标测定。

1.2.2 测定项目及方法 株高:处理后第 7 天用直尺测量植株从盆栽表面到最顶端的长度。对地上部叶片进行随机取样,用液氮速冻并于 -80 ℃ 冰箱保存,用于测定生理指标。将整株大豆幼苗从盆栽中取出,用蒸馏水冲洗干净,再经滤纸吸除多余水分,测量根长。然后再将幼苗置于 105 ℃ 杀青 30 min,75 ℃ 烘干至恒重后测定根干重。

各生理生化指标参照以下方法进行测定:叶绿素(Chl)含量采用丙酮反复提取法^[16];丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法^[17];可溶性糖含量采用苯酚硫酸法^[18];可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝染色法^[16];超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性使用南京建成生物工程研究所有限公司的试剂盒进行测定。

1.3 数据分析

采用 SPSS 19.0 软件中的 Duncans 多重比较分析法对试验数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 对盐胁迫下大豆幼苗农艺性状的影响

由表 1 和图 1 可知,NaCl 胁迫下,大豆幼苗生长受到抑制,而喷施海藻多糖可以不同程度缓解 NaCl 胁迫对大豆幼苗生长的抑制作用,其中岩藻多糖 LT、LJ 和 MP 处理组株高显著高于浒苔多糖 EP 和褐藻酸 SA 处理组。外源施加海藻多糖可缓解盐胁迫对大豆根长的抑制作用,其中岩藻多糖 LT 和 LJ 处理组显著高于其他海藻多糖处理组;不同海藻多糖能显著提高盐胁迫下大豆幼苗根部干物质的积累,其中岩藻多糖 MP、LT、LJ 处理组与褐藻酸 SA 之间无显著差异。总而言之,盐胁迫明显抑制了大豆幼苗的生长,而外源施加不同种类的海藻多糖可缓解盐胁迫对其生长的抑制作用,其中,岩藻多糖 MP、LT 和 LJ 处理组优于褐藻酸钠 SA 和浒苔多糖 EP 处理组。

表 1 不同处理对大豆幼苗农艺性状的影响

Table 1 Effects of different treatments on agronomic traits of soybean seedlings

处理 Treatment	株高 Plant height/cm	根长 Root length/cm	根干重 Dry root weight/g
CK	29.91 ± 1.21 c	25.51 ± 2.78 a	0.84 ± 0.19 a
NaCl	28.21 ± 2.13 d	21.82 ± 1.82 c	0.56 ± 0.06 c
EP + NaCl	31.29 ± 1.27 b	23.25 ± 2.95 bc	0.71 ± 0.19 b
SA + NaCl	31.52 ± 1.03 b	23.83 ± 1.78 ab	0.75 ± 0.16 ab
LT + NaCl	33.25 ± 1.89 a	24.52 ± 1.64 ab	0.76 ± 0.13 ab
LJ + NaCl	33.18 ± 1.42 a	24.34 ± 2.01 ab	0.74 ± 0.15 ab
MP + NaCl	33.20 ± 2.26 a	24.14 ± 3.42 ab	0.74 ± 0.15 ab

注:每列中不同小写字母表示处理间有显著性差异($P < 0.05$)。下同。

Note:Different lowercase letters on the columns indicate the significant differences among the treatments at 0.05 level. The same below.



图 1 不同种类海藻多糖对盐胁迫下大豆幼苗的影响

Fig. 1 Effects of different seaweed polysaccharides on soybean seedlings under salt stress

2.2 对盐胁迫下大豆幼苗叶绿素含量的影响

在盐胁迫下,大豆幼苗叶绿素含量显著下降,施加不同海藻多糖能够不同程度地提高大豆幼苗叶绿素含量。由图 2 可知:盐胁迫下岩藻多糖(LT、MP 及 LJ)处理组的叶绿素含量显著高于盐胁迫组,其中 LT 处理组的叶绿素含量较盐胁迫组叶绿素含

量提高了 36.28% ($P < 0.05$);而褐藻酸 SA 及浒苔多糖 EP 处理组叶绿素含量略高于盐胁迫组,无显著性差异。结果表明,岩藻多糖能够缓解盐胁迫引起的叶绿素降解,增加大豆幼苗叶片中叶绿素含量,提高光合性能,从而来缓解盐胁迫造成的生长抑制。

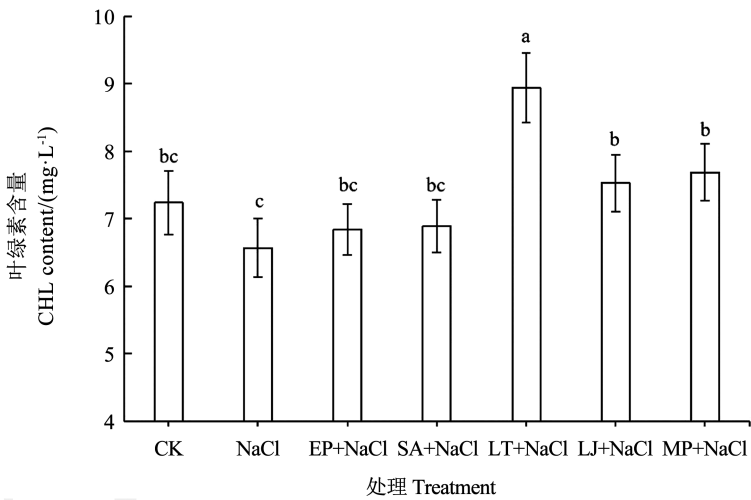


图 2 不同处理对盐胁迫下大豆幼苗叶片叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effects of different treatments on chlorophyll content in leaves of soybean seedlings

2.3 对盐胁迫下大豆幼苗MDA含量的影响

如图3所示,盐胁迫下大豆幼苗叶片MDA含量显著上升,说明细胞膜受到了氧化损伤,不同海藻多糖处理能够降低MDA含量,缓解氧化损伤。其中,岩藻多糖(MP、LJ及LT)处理组的MDA含量显著低于盐胁迫组,较盐胁迫组分别低37.6%、

28.7%和22.5%;且岩藻多糖(MP、LJ及LT)处理组的MDA含量显著低于浒苔多糖EP和褐藻酸钠SA处理组($P<0.05$)。外源施用不同海藻多糖能够降低盐胁迫下大豆幼苗体内的MDA积累,缓解膜系统受到的氧化损伤,从而提高植株抗盐能力,其中岩藻多糖处理组效果更好。

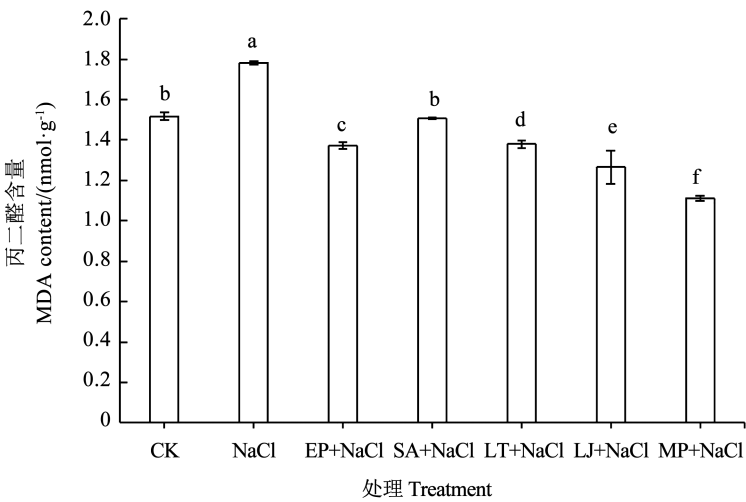
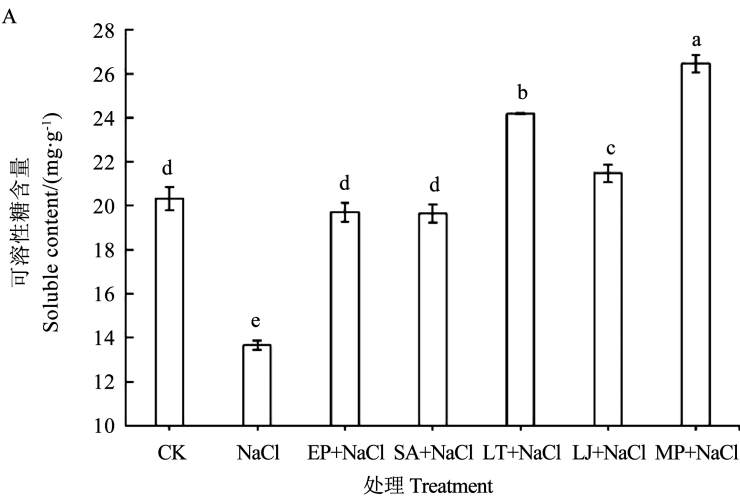


图3 不同处理对盐胁迫下大豆幼苗叶片MDA含量的影响
Fig.3 Effects of different treatments on MDA content in leaves of soybean seedlings under salt stress

2.4 对盐胁迫下大豆幼苗渗透调节物质的影响

可溶性糖及可溶性蛋白是植物体内重要的渗透调节物质,在遭受逆境胁迫时,植物通过诱导渗透调节物质积累,维持渗透压的平衡,从而减轻逆境胁迫带来的伤害^[19]。如图4A所示,在盐胁迫下,大豆幼苗体内可溶性糖及可溶性蛋白含量降低,渗透压失衡,不同海藻多糖处理能够显著提高渗透调节物质含量。与盐胁迫组相比,喷施岩藻多糖MP、LT、LJ、浒苔多糖EP、褐藻酸SA后,大豆幼苗可溶性糖含量分别升高93.8%、77.1%、57.4%、44.3%

和43.8%;且岩藻多糖处理组可溶性糖含量显著高于浒苔多糖EP和褐藻酸钠SA组。由图4B可知,喷施不同海藻多糖后,可溶性蛋白含量具有相同的变化趋势,其中岩藻多糖MP组与LT组显著高于其他海藻多糖处理组。结果表明,不同种类的海藻多糖能够增加盐胁迫下大豆幼苗体内的渗透调节物质积累,维持渗透压的平衡,从而缓解高盐带来的渗透胁迫,其中岩藻多糖处理组的大豆幼苗具有更强的渗透调节能力。



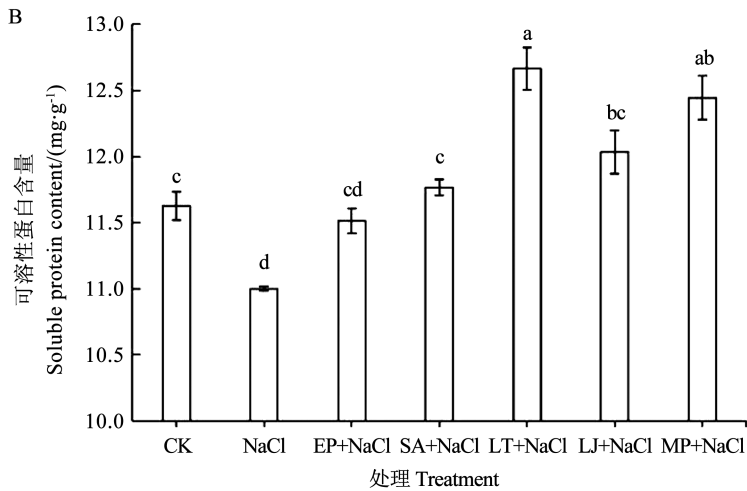


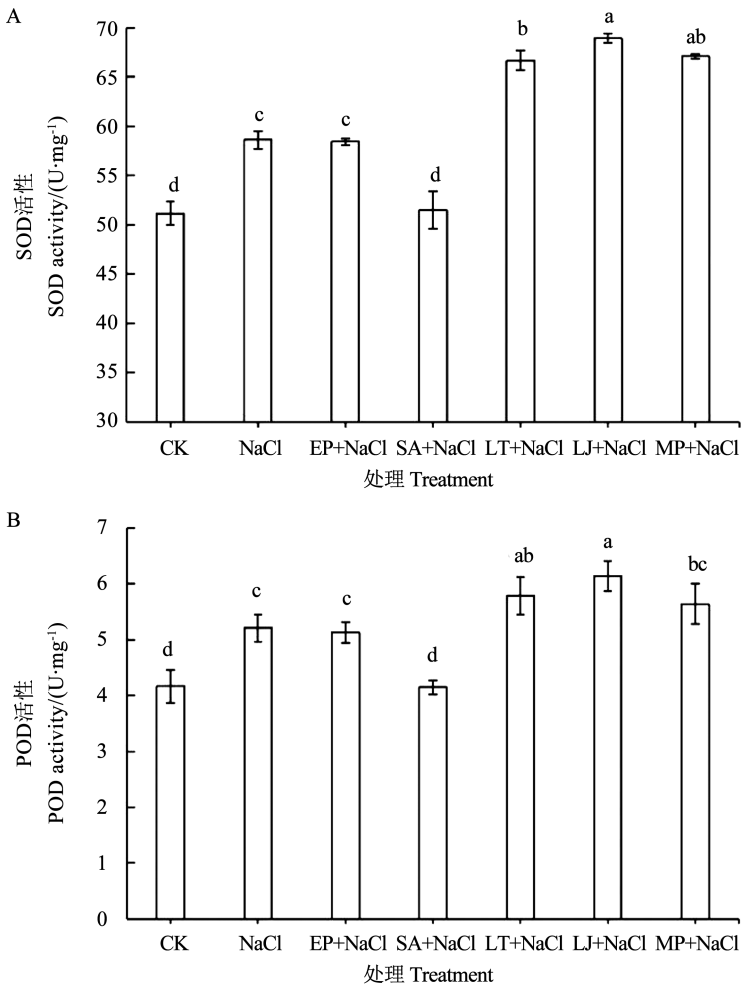
图 4 不同处理对盐胁迫下大豆幼苗叶片可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

Fig.4 Effects of different treatments on soluble sugar and protein content in leaves of soybean seedlings under salt stress

2.5 对盐胁迫下大豆苗抗氧化酶活性的影响

如图 5 所示,盐胁迫下,大豆幼苗抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)活性增强,这是植株对盐胁迫的应激反应。不同岩藻多糖处理能够进一步增强植株抗氧化酶活性,而浒苔多糖 EP 组处理的抗氧化酶活性与盐胁迫组无显著差异,水杨酸 SA 处理

组抗氧化酶活性低于盐胁迫组。结果显示,外源施加岩藻多糖可以显著提高盐胁迫下大豆幼苗抗氧化酶活性,增强其对氧自由基的清除能力,减少细胞膜及其他胞内大分子的氧化损伤,从而提高植物抗盐能力。



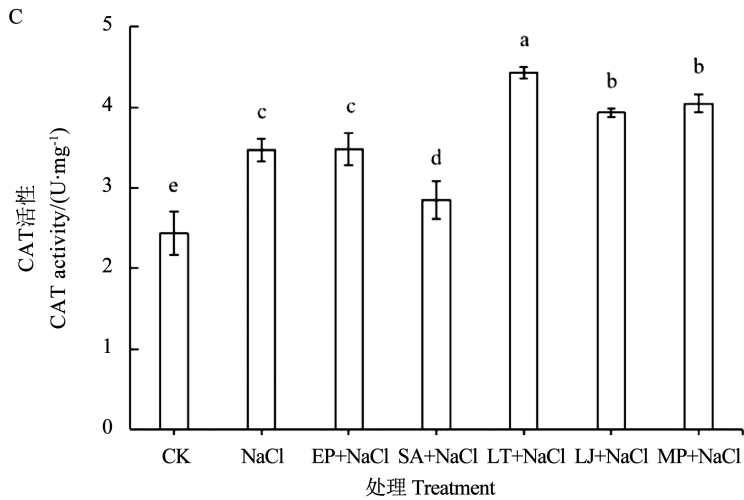


图5 不同处理对盐胁迫下大豆幼苗叶片抗氧化酶活性的影响
Fig.5 Effects of different treatments on antioxidant enzymes in leaves of soybean seedlings under salt stress

3 讨论

施用外源物质是缓解非生物胁迫对植物伤害的一种简单且高效的方式。目前已经报道的有外源褪黑素^[20]、海藻酸钠寡糖^[21]、壳聚糖^[15,22]、脱落酸^[22-23]、水杨酸^[23]、调环酸钙^[24]、外源激素^[25]、海藻糖^[26]等物质,均能够提高作物对盐胁迫的抗性。外源物质通过抑制盐胁迫条件下植株体内活性氧的积累,提高抗氧化酶活性,降低膜脂过氧化水平,从而提高植物抵御盐碱胁迫的能力。外源物质由于用量少、效率高、无污染等特点,在提高作物抗盐性、有效开发和利用盐碱地等方面具有重要意义。

海藻多糖作为一类海洋活性物质在农业生产上有很多应用,在促进种子萌发和作物生长方面具有显著功效。Mathur 等^[27]研究发现来自浒苔的海藻提取液可以使大豆的出芽率提高 80%,与对照组相比还能够改善大豆根与芽的糖类、蛋白质、氨基酸以及叶绿素、类胡萝卜素等色素的含量。Balakrishnan 等^[28]的研究显示,海藻提取物的施用能促进大豆幼苗根系的生长和生物量的增加,处理后幼苗的主根和苗高分别增加了 105% 和 106%,幼苗的鲜重和干重分别增加了 93% 和 85%。很多研究表明,海藻多糖对于促进植物应对干旱、低温、高盐等非生物胁迫均有良好的表现。孙杰^[29]使用海带多糖处理干旱胁迫下的番茄后发现,叶片吸水量和可溶性糖含量明显提高,细胞中脯氨酸大量积累,同时 SOD 活性增强,番茄的耐干旱能力提高。邹平等^[30]研究发现外源施用 500 mg·mL⁻¹ 的岩藻多糖(提取自巨藻 *Lessonia nigrescens*)能够缓解低温造成的氧化损伤,并增强烟草幼苗渗透调节水平,从而提高其耐低温能力。杨晓玲等^[31]发现使用

0.5 g·L⁻¹ 褐藻酸钠能够使向日葵幼苗在 NaCl 胁迫下的存活率提高 69.1%,叶绿素含量显著提高,SOD 活性明显增强。李冰^[32]使用 1 mg·mL⁻¹ 浒苔硫酸多糖使在盐胁迫条件下的玉米和小麦中的可溶性蛋白、可溶性糖以及脯氨酸含量提高,使其渗透调节能力增强;同时使 MDA 含量减少,使膜脂过氧化程度降低,受到保护膜系统。这些研究表明,海藻多糖不仅能够增加渗透调节物质,提高细胞的渗透压,还能够增强抗氧化酶活性,清除胁迫产生的活性氧,进而提高植物抗逆性。

在本研究中,100 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫下,外源施加不同种类的海藻多糖可缓解盐胁迫对大豆幼苗植株和根生长的抑制作用,提高其对盐胁迫的抵抗力。其中喷施不同海藻多糖对大豆幼苗的株高增加均有不同程度的促进作用,这与紫菜多糖^[33]、浒苔多糖^[34]、泡叶藻多糖^[35-36]对作物株高的促进作用一致。喷施海藻多糖处理组的根长和根干重高于盐胁迫组,但低于对照组,说明岩藻多糖可以缓解盐胁迫对大豆根系生长的抑制,但还无法恢复到空白对照组水平。这与刘玲等^[21]对水稻的研究结果一致,其研究发现盐胁迫条件下叶喷 AOS 能促进水稻幼苗的根系建成,其中水稻品种 IR29 的根长和根干重比盐胁迫组分别增加 18.98% 和 23.33%。海藻多糖作为一种绿色、高效的生物刺激素,对植物的生长发育有明显的促进作用。本研究中海藻多糖对大豆地上部株高的促进作用比对根系发育的促进作用更加显著,这可能与地上部与地下部对盐胁迫以及海藻多糖处理的响应程度不一样有关,具体机制还有待进一步研究。盐胁迫会造成大豆幼苗体内叶绿素降解,外源施加海藻多糖会增加大豆叶片叶绿素含量,增强植物光合作用从而使植株耐盐性提高。可溶性糖和可溶性蛋白作为主要渗

透调节剂,可维持细胞稳定性,防止盐害导致细胞脱水死亡。外源施加海藻多糖能够增加可溶性糖以及可溶性蛋白的积累,协助调控渗透作用,缓解植物对抗盐胁迫带来的渗透损伤。外源施加海藻多糖处理可使 SOD、POD、CAT 的活性提高,从而清除过多的活性氧,降低膜脂氧化损伤,提高大豆的抗盐性。且从结果可见,施加岩藻多糖(MP、LT 及 LJ)比浒苔多糖 EP 及褐藻酸钠 SA 更有效促进大豆幼苗的抗盐能力提高。

海藻多糖的生物活性与结构密切相关,其活性受分子量大小、糖苷键链接方式、单糖组成及比例等多种因素的影响。王立龙等^[37]对泡叶藻岩藻多糖化学组成和结构进行解析,结合 MPS 诱导细胞炎症模型,探究了泡叶藻岩藻多糖的抗炎构效关系。李小蓉等^[38]研究证明海带中岩藻多糖的各分离组分的抗衰老活性强弱与其硫酸基含量、分子量大小和单糖构成有关。羊栖菜多糖的生物活性依赖其结构和理化特性,包括硫化度、相对分子质量、硫基位点、单糖组成、糖苷键的结构和位点等^[39]。因此,筛选确定高效的海藻多糖组分及其结构对植物抗盐能力的影响对于农业生产具有重大意义。

综上所述,本研究表明不同种类海藻多糖能够在一定程度上缓解盐胁迫给大豆幼苗带来的损害,提高大豆植株抵抗盐胁迫的能力,其中岩藻多糖(MP、LT 及 LJ)比浒苔多糖 EP、褐藻酸钠 SA 的抗盐效果更好,而不同岩藻多糖之间抗盐效果又有差异,这可能与岩藻多糖的来源与结构有关,其构效关系还需进一步研究。

4 结论

外源施用不同种类海藻多糖能够在一定程度上降低盐胁迫对大豆幼苗叶片的氧化损伤,增加植株体内渗透调节物质的积累,增强植物抗氧化活性,从而缓解盐胁迫对大豆幼苗的伤害。盐胁迫下,岩藻多糖对大豆幼苗的保护作用更为显著,为挖掘海藻资源的应用潜力,开发海藻多糖类抗盐诱导剂提供了良好的思路,但是其分子量和硫酸根含量等分子结构对大豆抗盐能力的影响有待进一步的研究。

参考文献

[1] 王玉斌,刘薇,张彦威,等. 乙烯对大豆幼苗盐胁迫响应的调控机制研究[J]. 大豆科学, 2022, 41(5): 580-587. (WANG Y B, LIU W, ZHANG Y W, et al. Regulation mechanism in soybean seedling response to salt stress of ethylene[J]. Soybean Science, 2022, 41(5): 580-587.)

[2] XU Z, ALI Z, XU L, et al. The nuclear protein GmbZIP110 has transcription activation activity and plays important roles in the response to salinity stress in soybean[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 20366.

[3] 胡晓珂,江晓路,管华诗. 海藻多糖降解酶的性质和作用机理[J]. 微生物学报, 2001, 41(6): 762-766. (HU X K, JIANG X L, GUAN H S. Properties and mechanism of algae polysaccharide degrading enzymes [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2001, 41(6): 762-766.)

[4] 周杰,陈安国. 海藻多糖的生物活性研究进展[J]. 饲料工业, 2005, 26(18): 12-15. (ZHOU J, CHEN A G. Research progress on biological activity of seaweed polysaccharide[J]. Feed Industry, 2005, 26(18): 12-15.)

[5] 刘晋,郭长江,刘嘉喜. 海藻多糖免疫调节作用的研究进展[J]. 中国食物与营养, 2007, 13(5): 49-51. (LIU J, GUO C J, LIU J X. Research progress on immunomodulatory effect of seaweed polysaccharide[J]. Food and Nutrition in China, 2007, 13(5): 49-51.)

[6] 路海霞,吴靖娜,刘智禹,等. 大型海藻多糖的制备及应用研究[J]. 渔业研究, 2017, 39(1): 79-84. (LU H X, WU J N, LIU Z Y, et al. Study on the preparation and application of large seaweed polysaccharide[J]. Journal of Fisheries Research, 2017, 39(1): 79-84.)

[7] 谢尚强,王文霞,张付云,等. 植物生物刺激素研究进展[J]. 中国生物防治学报, 2019, 35(3): 487-496. (XIE S Q, WANG W X, ZHANG F Y, et al. Research progress of plant biostimulants[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2019, 35(3): 487-496.)

[8] 李倩,杨锐,孙辉,等. 大型海藻功能物质在农业生产中的应用[J]. 生物学杂志, 2018, 35(5): 99-103. (LI Q, YANG R, SUN H, et al. Application of algal functional material in agricultural production[J]. Journal of Biology, 2018, 35(5): 99-103.)

[9] ZVYAGINTSEVA T N, USOLTSEVA R V, SHEVCHENKO N M, et al. Structural diversity of fucodans and their radioprotective effect[J]. Carbohydrate Polymers, 2021, 273: 118551.

[10] 尹宗美,刘晓菊,李群飞,等. 岩藻多糖的结构、提取和生物活性研究[J]. 现代食品, 2023, 29(3): 29-33, 39. (YIN Z M, LIU X J, LI Q F, et al. Research in fucoidan on structure, extraction and biological activity[J]. Modern Food, 2023, 29(3): 29-33, 39.)

[11] 刘晓东,王为栋,张福波,等. 褐藻多糖硫酸脂对小鼠免疫及抗日本乙型脑炎病毒的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2016(19): 32-35. (LIU X D, WANG W D, ZHANG F B, et al. Effect of fucoidan on mouse immunization and anti-Japanese encephalitis virus [J]. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine, 2016(19): 32-35.)

[12] NGO D H, KIM S K. Sulfated polysaccharides as bioactive agents from marine algae [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2013, 62: 70-75.

[13] SUN L, WANG C, SHI Q, et al. Preparation of different molecular weight polysaccharides from *Porphyridium cruentum* and their antioxidant activities [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2009, 45(1): 42-47.

[14] 闫洪雪,邱霞,刘书英,等. 岩藻多糖的免疫调节作用研究进展[J]. 中国食物与营养, 2023, 29(10): 67-71. (YAN H X, QIU X, LIU S Y, et al. Research advancement of immunomodulatory effects of fucoidan[J]. Food and Nutrition in China, 2023, 29(10): 67-71.)

[15] 王聪,杨恒山,董永义,等. 外源壳聚糖对 NaCl 胁迫下菜用大豆光合作用及荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(6): 1198-1205. (WANG C, YANG H S, DONG Y Y, et al. Effects of exogenous chitosan on photosynthesis and fluorescence characteristics of vegetable soybean under NaCl stress [J].

- Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35 (6): 1198-1205.)
- [16] 吴延春, 何云核, 高菊. 三种野生观赏蕨类植物的耐旱性研究[J]. 湖北林业科技, 2015, 44(2): 17-21. (WU Y C, HE Y H, GAO J. Drought tolerance of three kinds of wild ornamental ferns[J]. Hubei Forestry Science and Technology, 2015, 44(2): 17-21.)
- [17] 李洁. 植物干旱胁迫适应机制研究进展[J]. 广东农业科学, 2014, 41(19): 154-159. (LI J. Progress on drought stress adaptation mechanisms of plant[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014, 41(19): 154-159.)
- [18] DUBOIS M, GILLES K A, HAMILTON J K, et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances[J]. Analytical Chemistry, 1956, 28(3): 350-356.
- [19] 王娟, 李德全. 逆境条件下植物体内渗透调节物质的积累与活性氧代谢[J]. 植物学通报, 2001, 36(4): 459-465. (WANG J, LI D Q. The accumulation of plant osmoticum and activated oxygen metabolism under stress[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2001, 36(4): 459-465.)
- [20] 钟行杰, 张明聪, 韩爱平, 等. 外源褪黑素对苏打盐碱胁迫大豆幼苗的缓解效应[J/OL]. 生态学杂志: 1-11 [2023-04-19]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20230210.0926.022.html>. (ZHONG X J, ZHANG M C, HAN A P, et al. Alleviating effect of exogenous melatonin on soybean seedlings under soda saline-alkali stress[J/OL]. Chinese Journal of Ecology, <https://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20230210.0926.022.html>.)
- [21] 刘玲, 冯乃杰, 郑殿峰, 等. 叶喷海藻酸钠寡糖对盐胁迫下水稻幼苗抗逆性及生理特性的影响[J]. 生态学杂志, 2022, 41(10): 1887-1894. (LIU L, FENG N J, ZHENG D F, et al. Effects of foliar spraying alginate oligosaccharides on stress resistance and physiological characteristics of rice seedlings under salt stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(10): 1887-1894.)
- [22] 张适阳, 刘凤民, 崔均涛, 等. 三种外源物质对低温胁迫下柱花草生理与荧光特性的影响[J]. 草业学报, 2023, 32(6): 85-99. (ZHANG S Y, LIU F M, CUI J T, et al. Effects of three exogenous substances on the physiological and fluorescence characteristics of *Stylosanthes guianensis* under low-temperature stress[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(6): 85-99.)
- [23] 张辉, 张文会, 苗秀莲, 等. 外源脱落酸对苗期野生大豆抗盐能力的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(5): 828-832. (ZHANG H, ZHANG W H, MIAO X L, et al. Exogenous abscisic acid strengthen salt tolerance of *Glycine soja* at seedling stage[J]. Soybean Science, 2009, 28(5): 828-832.)
- [24] 余明龙, 黄露, 郑殿峰, 等. 外源调环酸钙对盐碱胁迫下大豆幼苗生长及生理特性的影响[J]. 生态学杂志, 2022, 41(4): 683-692. (YU M L, HUANG L, ZHENG D F, et al. Effects of exogenous prohexadione-calcium on growth and physiological characteristics of soybean seedlings under saline-alkali stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(4): 683-692.)
- [25] 奚广生, 王艳玲. 外源激素对野生大豆耐盐性的影响[J]. 大豆科学, 2007, 26(6): 972-974. (XI G S, WANG Y L. Effect of exogenous phytohormones on salt tolerance in *Glycine soja*[J]. Soybean Science, 2007, 26(6): 972-974.)
- [26] ABDALLAH M M S, EL SEBAI T N, RAMADAN A A E M, et al. Physiological and biochemical role of proline, trehalose, and compost on enhancing salinity tolerance of quinoa plant[J]. Bulletin of the National Research Centre, 2020, 44(1): 96.
- [27] MATHUR C, RAI S, SASE N, et al. *Enteromorpha intestinalis* derived seaweed liquid fertilizers as prospective biostimulant for *Glycine max*[J]. Brazilian Archives of Biology and Technology, 2015, 58(6): 813-820.
- [28] BALAKRISHNAN C, KUMAR V, MOHAN V, et al. Study on the effect of crude seaweed extracts on seedling growth and biochemical parameters in *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub [J]. Plant Archives, 2007, 7: 563-567.
- [29] 孙杰. 两种海藻提取物的化学成分和生物活性的研究及其应用[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2006. (SUN J. Chemical constituents, bioactivities and its application of the extract of two genus of marine algae[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2006.)
- [30] 邹平, 杨霞, 云龙, 等. 巨藻 *Lessonia nigrescens* 岩藻多糖对烟草幼苗低温胁迫的缓解效应[J]. 山东农业科学, 2022, 54(12): 97-103. (ZOU P, YANG X, YUN L, et al. Alleviating effects of fucoidan from *Lessonia nigrescens* on low temperature stress to tobacco seedlings[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2022, 54(12): 97-103.)
- [31] 杨晓玲, 郭金耀. 褐藻酸钠对向日葵幼苗耐盐性的影响[J]. 北方园艺, 2010(23): 37-39. (YANG X L, GUO J Y. Effect of sodium alginate on *H. annuus* L. seedling to salt-tolerance[J]. Northern Horticulture, 2010(23): 37-39.)
- [32] 李冰. 浒苔硫酸多糖对 NaCl 胁迫下植物的影响[D]. 青岛: 中国科学院研究生院(海洋研究所), 2013. (LI B. Effect of sulfated polysaccharides from *Enteromorpha prolifera* on plants under NaCl stress[D]. Qingdao: Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, 2013.)
- [33] ZOU P, LU X, JING C, et al. Low-molecular-weight polysaccharides from *Pyropia yezoensis* enhance tolerance of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) to salt stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 427.
- [34] 褚德朋, 许永幸, 丁蓬勃, 等. 浒苔多糖协同解淀粉芽孢杆菌 CAS02 促进烤烟生长的研究[J/OL]. 中国烟草学报, 2023: 1-11 [2023-05-05]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2985.TS.20230505.1122.008.html>. (CHU D P, XU Y X, DING P B, et al. Study on the promotion of flue-cured tobacco growth by *Enteromorpha prolifera* polysaccharide cooperating with *Bacillus amyloliquefaciens* CAS02[J/OL]. Acta Tabacaria Sinica, 2023: 1-11 [2023-05-05]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2985.TS.20230505.1122.008.html>.)
- [35] DI STASIO E, VAN OOSTEN M J, SILLETTI S, et al. *Ascochylla nodosum*-based algal extracts act as enhancers of growth, fruit quality, and adaptation to stress in salinized tomato plants[J]. Journal of Applied Phycology, 2018, 30(4): 2675-2686.
- [36] SALVI L, BRUNETTI C, CATALDO E, et al. Effects of *Ascochylla nodosum* extract on *Vitis vinifera*: Consequences on plant physiology, grape quality and secondary metabolism[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 139: 21-32.
- [37] 王立龙, 王琳琳, 孙晓娜, 等. 泡叶藻岩藻多糖结构解析及其抗炎构效关系研究[C]// 中国营养学会第十五届全国营养科学大会论文汇编. 北京, 2022: 744. (WANG L L, WANG L L, SUN X N, et al. Structural analysis and anti-inflammatory structure-activity relationship of polysaccharide from *Porphyra marina*[C]//Beijing: 15th National Nutrition Science Conference of China Nutrition Society. Beijing, 2022: 744.)
- [38] 李小蓉, 张拴. 海带中岩藻多糖的抗衰老活性及构效关系研究[J]. 食品工业科技, 2015, 36(15): 117-121. (LI X R, ZHANG S. Study on the effect of anti-aging and structure-function relationship of fucoidan from kelp[J]. Science and Technology of Food Industry, 2015, 36(15): 117-121.)