

两种寡糖对甜叶菊生长及甜菊糖苷产量的影响

郑杨洁^{1,2}, 王宇^{1,2}, 王文霞¹, 朱理平^{3,4}, 罗利青³, 尹恒^{1*}

(1. 中国科学院大连化学物理研究所, 辽宁 大连 116023; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 山东省诸城市浩天药业有限公司, 山东 潍坊 262200; 4. 江苏省东台市浩瑞生物科技有限公司, 江苏 盐城 224200)

摘要:为了探究喷施寡糖对甜叶菊生长指标和甜菊糖苷含量的影响,本研究以田间种植的甜叶菊为供试材料,叶面喷施壳寡糖和海藻酸钠寡糖,观测甜叶菊生长指标和不同甜菊糖苷含量的变化。结果表明:与对照组相比,壳寡糖处理后,甜叶菊叶片鲜重增加34.00%,莱鲍迪苷A、莱鲍迪苷D、莱鲍迪苷M和总甜菊糖苷含量分别提高62.24%、66.67%、58.43%、59.26%;海藻酸钠寡糖处理后,叶片鲜重增加21.04%,莱鲍迪苷A和总甜菊糖苷含量分别提高53.79%、48.45%。综上所述,壳寡糖和海藻酸钠寡糖处理是一种在实际生产中提高甜菊糖苷含量高效可行的农艺措施。

关键词:甜叶菊;海藻酸钠寡糖;壳寡糖;甜菊糖苷

中图分类号:S566.9

文献标识码:A

文章编号:2096-5877(2025)02-0029-07

Effects of Two Oligosaccharides on Growth and Steviol Glycosides Accumulation of *Stevia rebaudiana*

ZHENG Yang-jie^{1,2}, WANG Yu^{1,2}, WANG Wen-xia¹, ZHU Li-ping^{3,4}, LUO Li-qing³, YIN Heng^{1*}

(1. Dalian Institute of Chemical Physics, Chinese Academy of Sciences, Dalian 116023; 2. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; 3. Zhucheng Haotian Pharmaceutical Co., Ltd., Weifang 262200; 4. Dongtai Hirye Biotechnology Co., Ltd., Yancheng 224200, China)

Abstract: To investigate the effects of oligosaccharides on growth and steviol glycosides (SGs) accumulation in *Stevia rebaudiana*, field-grown *Stevia rebaudiana* plants were treated with chitosan oligosaccharide (COS) and alginate oligosaccharide (AOS). Key growth parameters and SGs content were measured. The results showed that compared to the control, under COS treatment, the fresh weight of leaves was increased by 34.00%, the content of rebaudioside A, rebaudioside D, rebaudioside M and total SGs were significantly increased by 62.24%, 66.67%, 58.43%, and 59.26%, respectively; after AOS treatment, the fresh weight of leaves was increased by 21.04%, the amount of rebaudioside A and total SGs were significantly increased by 53.79% and 48.45%, respectively. In summary, both COS and AOS treatments are efficient and feasible agronomic practices to enhance steviol glycoside content in practical production.

Key words: *Stevia rebaudiana*; Chitosan oligosaccharide; Alginate oligosaccharide; Steviol glycosides

甜叶菊(*Stevia rebaudiana*)属于菊科,因具有浓郁的甜味而广受关注^[1]。甜菊糖苷(Steviol glycosides, SGs)是从甜叶菊叶片中提取出的一种天然甜味剂,具有高甜度、低热量的特征^[2],但由于在叶片中含量较低,应用受到限制^[3]。目前,异源

合成方法难以实现其大量合成^[4]。水分^[5]、温度^[6]、盐碱^[7]等非生物胁迫虽然能够促进甜叶菊中SGs的积累,但难以在田间进行控制^[8]。因此,探究外源植物生长调节剂如何提高甜叶菊中甜菊糖苷的含量具有重要意义。

壳寡糖(Chitosan oligosaccharide, COS)是来源于壳聚糖的一种聚合度为2~20的低分子量聚合物^[9]。海藻酸钠寡糖(Alginate oligosaccharide, AOS)是来源于海洋褐藻的聚合度为2~10的寡糖片段^[10]。两种寡糖均具有调节植物生长的功效^[11-12]。张洪山等^[13]在盆栽番茄的新叶上喷施浓度不同的壳寡糖,发现番茄茎粗、株高、叶绿素含

收稿日期:2024-05-20

基金项目:国家自然科学基金项目(31971217);辽宁省海洋经济发展项目(2022-47);ANSO合作研究项目(ANSO-CR-KP-2020-14)

作者简介:郑杨洁(1999-),女,在读硕士,从事甜叶菊甜菊糖苷合成相关研究。

通信作者:尹恒,男,博士,研究员, E-mail: yinheng@dicp.ac.cn

量均显著高于对照组。Zhang等^[14]研究发现,水稻经海藻酸钠寡糖处理后生长素相关基因出现上调。此外,壳寡糖和海藻酸钠寡糖还可以促进植物中次生代谢产物的积累^[15-17]。

基于上述背景,本研究旨在探究壳寡糖和海藻酸钠寡糖对甜叶菊生长指标及甜菊糖苷积累的影响,以期生产中如何促进甜叶菊叶片中甜菊糖苷积累提供理论依据,对于完善甜叶菊生长栽培技术具有重要的理论意义和实用价值。

1 材料与方 法

1.1 试验地点及材料

田间试验在山东省诸城市浩天药业有限公司甜叶菊繁育基地进行。

供试甜菊糖苷标准品由山东省诸城市浩天药业有限公司提供;壳寡糖(Chitosan oligosaccharide, COS)聚合度为2~10,脱乙酰度为95%,由大连中科格莱克生物技术有限公司提供;海藻酸钠寡糖(Alginate oligosaccharide, AOS)聚合度为2~8,由中科绿帅生物科技(广州)有限公司提供。

1.2 试验方法

参照Wang等^[18]前期的方法,共设3个处理组,分别叶面喷施100 mg/L壳寡糖和50 mg/L海藻酸钠寡糖,对照组喷施清水。每个处理组种植10 m²,

约100株。试验时间为2023年5月12日~9月1日。扦插7 d后处理1次,后续间隔21 d处理1次,采收前7 d处理1次,共喷施7次。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生长指标测定

待甜叶菊生长至花蕾期(扦插生长约3个月),每个处理任选10株,3次重复,分别对株高、分枝数、茎粗、叶片鲜重、叶片干重进行统计。

1.3.2 叶绿素含量测定

待甜叶菊生长至花蕾期(扦插生长约3个月),每个处理任选10株,3次重复,利用SPAD-502便携式叶绿素仪测定甜叶菊的叶绿素含量,用SPAD值表示。

1.3.3 甜菊糖苷提取及含量测定

每个处理任选10株,3次重复,取甜叶菊顶端向下第3~4节处叶片,每株取5~10片,将叶片剪碎混匀,液氮速冻,参考Kim等^[19]的方法对甜菊糖苷进行提取。

利用各甜菊糖苷标准品,即甜菊苷(stevioside, STV)、莱鲍迪苷A(rebaudiosides A, Reb A)、莱鲍迪苷E(rebaudiosides E, Reb E)、莱鲍迪苷D(rebaudiosides D, Reb D)、莱鲍迪苷M(rebaudiosides M, Reb M),绘制标准曲线用于甜叶菊叶片中提取甜菊糖苷的定量分析,见图1。

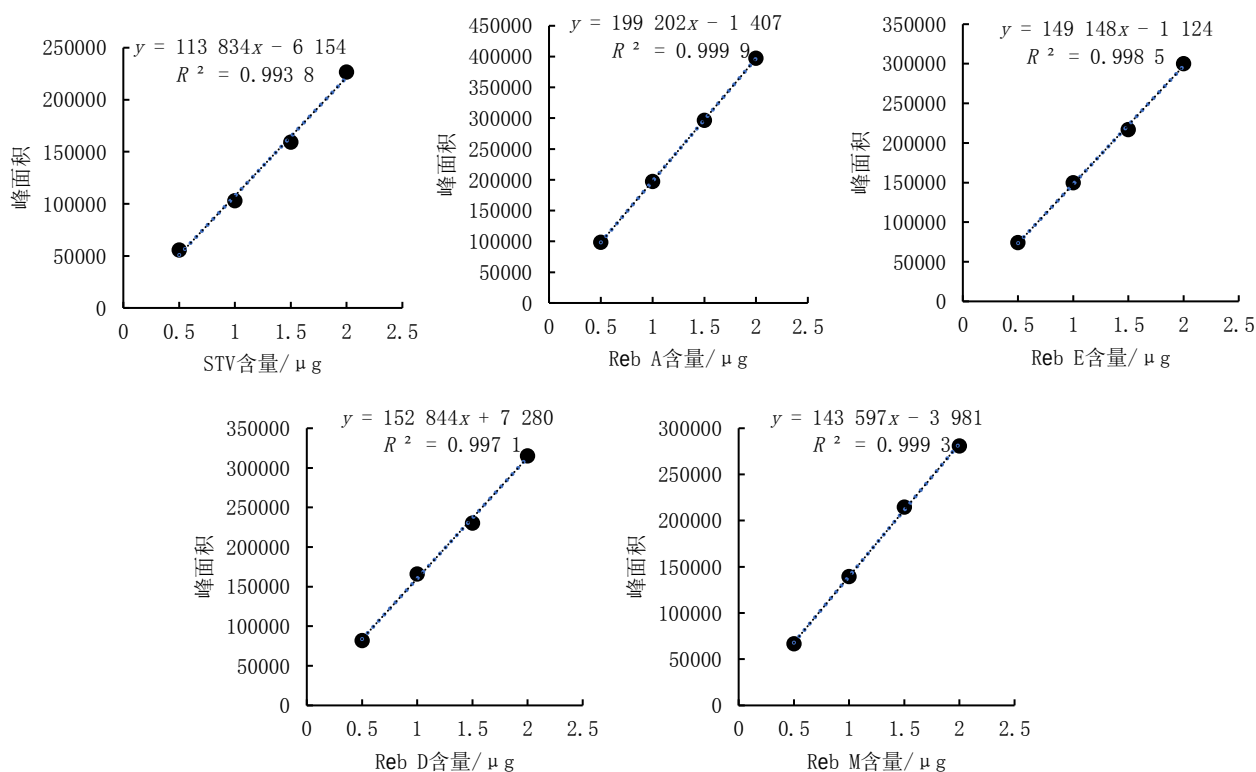


图1 甜菊糖苷标准曲线

Fig.1 Steviol glycosides standard curve

高效液相色谱仪型号为 Waters e2695。色谱柱为依力特 superil ODS2 (5 μ m, 250 mm $\times$ 4.6 mm), 柱温为 40 $^{\circ}$ C, 色谱检测条件为 UV 210 nm。流动相为水 (A) 和乙腈 (B), 流速 1 mL/min。洗脱程序: 0~2 min, 20% B; 2~10 min, B 相线性增至 33.5%; 10~16.5 min, 33.5% B; 16.5~26 min, B 相线性增至 80%; 26~30 min, 20% B。

1.4 数据分析

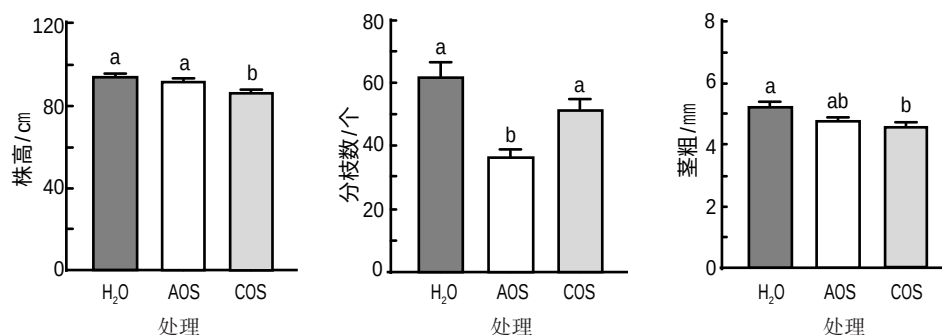
利用 Excel 2016 进行数据处理、SPSS Statistics 20 进行数据统计分析, 运用 LSD 法进行多重

比较, 利用 GraphPad Prism 8 作图。

2 结果与分析

2.1 不同寡糖处理对甜叶菊植株形态指标的影响

由图 2 可知, 寡糖处理会影响甜叶菊的植株形态。对照组平均株高为 94.37 cm, 壳寡糖处理组平均株高为 86.70 cm, 比对照组低 8.13%; 对照组分枝数为 62 个, 海藻酸钠寡糖处理组分枝数为 37 个, 比对照组低 40.32%; 对照组茎粗为 5.24 mm, 壳寡糖处理组茎粗为 4.59 mm, 比对照组低 12.40%。



注: 小写字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 level, the same below.

图 2 不同处理对甜叶菊植株形态指标的影响

Fig.2 The effects of different treatments on the growth traits of *Stevia rebaudiana*

2.2 不同寡糖处理对甜叶菊叶绿素含量的影响

由图 3 可知, 两种寡糖处理后, 甜叶菊叶绿素含量与对照组具有显著差异。对照组叶绿素含量最高, 平均 SPAD 值为 48.17, 海藻酸钠寡糖处理组平均 SPAD 值为 43.81, 比对照组低 9.05%, 壳寡糖处理组平均 SPAD 值为 46.06, 比对照组低 4.38%。

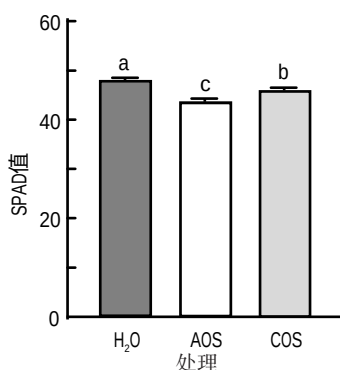


图 3 不同处理对甜叶菊 SPAD 值的影响

Fig.3 The effects of different treatments on SPAD Value of *Stevia rebaudiana*

2.3 不同寡糖处理对甜叶菊叶片生物量的影响

由图 4 可知, 两种寡糖处理后, 甜叶菊叶片鲜

重与对照组相比均显著增加。海藻酸钠寡糖处理组、壳寡糖处理组的平均叶片鲜重分别为 405.50 g、448.90 g, 分别比对照组提高了 21.04% 和 34.00%。海藻酸钠寡糖和壳寡糖处理后的甜叶菊叶片干重较对照组均有上升趋势, 分别提高了 13.47%、15.47%。

2.4 不同寡糖处理对叶片甜菊糖苷含量的影响

由图 5 可知, 两种寡糖处理 5 种甜菊糖苷含量都有不同程度的提高。其中, 甜叶菊叶片中含量最丰富的甜菊糖苷 Reb A 含量的提高最为显著。对照组 Reb A 含量为 43.22 mg/g, 壳寡糖处理组 Reb A 含量最高为 70.12 mg/g, 比对照组提高了 62.24%, 海藻酸钠寡糖处理组 Reb A 含量比对照组提高了 53.79%, 为 66.47 mg/g。STV 是 Reb A 的合成前体, 对照组 STV 含量最低, 为 3.63 mg/g, 海藻酸钠寡糖处理组和壳寡糖处理组的 STV 含量分别比对照组高 25.34%、27.55%。另外, 壳寡糖处理组中 Reb D 和 Reb M 含量与对照组差异显著, 分别比对照组高 66.67%、58.43%。海藻酸钠寡糖处理组中 Reb D、Reb M 含量都比对照组高, 其含量比对照组分别增加了 35.03%、22.47%。

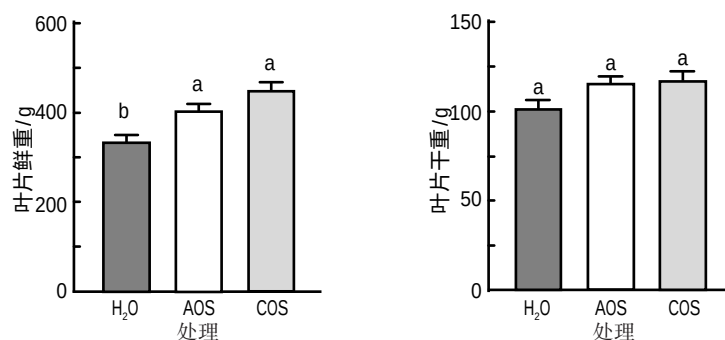


图4 不同处理对甜叶菊叶片鲜重和干重的影响

Fig.4 The effects of different treatments on fresh and dry weight of stevia leaves

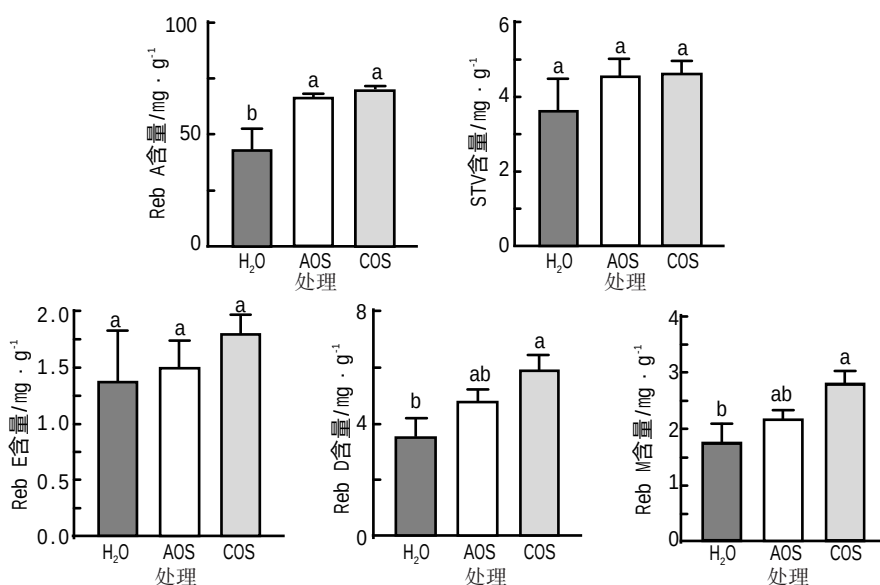


图5 不同处理对甜叶菊甜菊糖苷含量的影响

Fig.5 The effects of different treatments on steviol glycosides accumulation in *Stevia rebaudiana*

由图6可知,在海藻酸钠寡糖和壳寡糖处理组中总甜菊糖苷含量显著高于对照组,分别比对照组提高了48.45%、59.26%。Reb A与STV的比值在海藻酸钠寡糖处理组和壳寡糖处理组中均有所提高,分别比对照组提高了25.29%、28.05%,表明寡糖处理在一定程度上促进了STV向下游多糖基甜菊糖苷的转化(图7),有利于促进口感

更佳的甜菊糖苷的积累。壳寡糖处理组中微量甜菊糖苷 Reb E、Reb D、Reb M 含量总和与主要甜菊糖苷 STV、Reb A 含量总和的比值比海藻酸钠寡糖处理组高 16.67%,这意味着更有利于甜菊糖苷由 STV、Reb A 向下游口感更佳的 Reb E、Reb D、Reb M 转化(图7)^[20-21]。

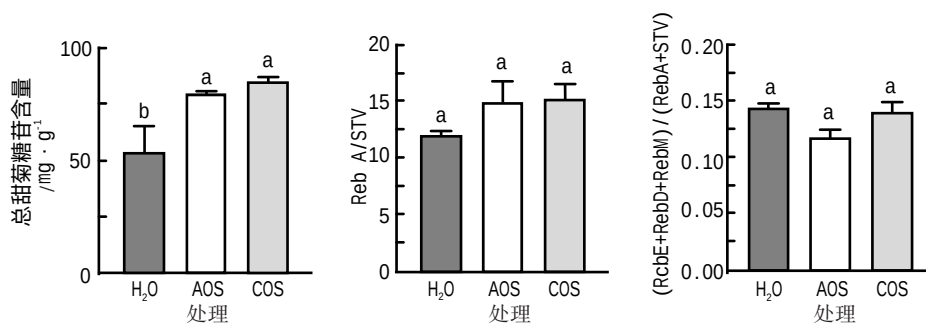


图6 不同处理对甜叶菊总甜菊糖苷含量与不同甜菊糖苷之间相对量的影响

Fig.6 The effects of different treatments on total SGs content and relative amount of different SGs

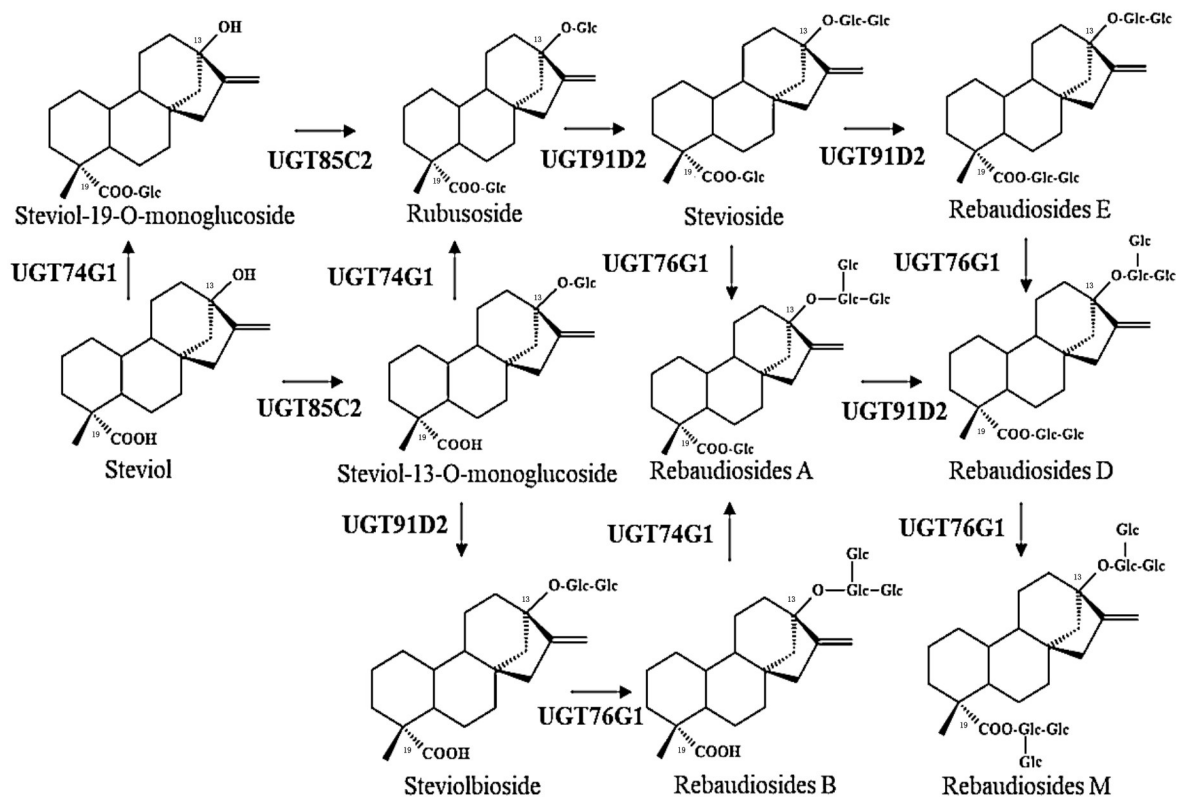


图7 甜菊糖苷生物合成途径

Fig.7 Steviol glycoside biosynthetic pathway

3 讨论与结论

3.1 寡糖处理影响甜叶菊生长状态

本试验研究结果表明,喷施海藻酸钠寡糖和壳寡糖对甜叶菊的生长形态具有一定的影响。壳寡糖和海藻酸钠寡糖调节植物生长的功能已被广泛研究^[22]。但值得注意的是,本研究中,甜叶菊经壳寡糖和海藻酸钠寡糖处理后,主要生长指标如株高、分枝数、茎粗均未显著提高,反而出现不同程度的降低。罗晨等^[23]研究表明,在调控植物生长方面,寡糖类植物生长调节剂与植物生长素相似,具有“双重性”,即较低浓度的寡糖可以促进植物生长,而较高浓度的寡糖则可能抑制植物生长。尽管本研究中参考了温室培养条件下甜叶菊的适宜喷施浓度,但由于生长环境的改变,甜叶菊对寡糖的敏感性可能发生了变化。因此,该研究中使用的寡糖浓度可以作为基础数据,为后续探究壳寡糖和海藻酸钠寡糖适宜的喷施浓度提供参考。

本试验研究结果还表明,经两种寡糖处理后的甜叶菊叶绿素含量低于对照组。这说明经两种寡糖处理后,叶片中叶绿素的合成一定程度上受到了抑制,这可能与甜叶菊生长参数的变化相

关。经两种寡糖处理后甜叶菊的株高、分枝数、茎粗虽然降低,但叶片干重并未发生显著变化,这表示植株分枝上的叶片数量可能增加。而叶片数量的增加可能不利于对空间、光照、营养物质的有效利用,从而导致叶绿素含量的降低,由此推测,调整种植密度可能有利于叶绿素含量的提高。齐军航等^[24]研究表明,合理的种植密度能够改变黄秋葵绿羊角的叶片及茎秆生长角度,提高对光照的利用效率。郑皓远等^[25]研究表明,玉米和大豆条带间作有利于提高玉米的光合作用。

3.2 寡糖处理促进甜叶菊甜菊糖苷的积累

甜菊糖苷是甜叶菊的一种植物次级代谢物,环境胁迫等因素可以有效促进次级代谢物的积累^[26]。本研究结果表明,壳寡糖与海藻酸钠寡糖喷施处理对甜叶菊的甜菊糖苷含量具有一定影响,且不同甜菊糖苷组分的含量受寡糖处理的影响不同。STV和Reb A是甜叶菊叶片中最主要的甜菊糖苷,经两种寡糖处理后,STV和Reb A含量均有所提高。其中,Reb A的含量增加最为显著。对于Reb D与Reb M,壳寡糖对两者含量影响更加显著。总体分析,两种寡糖均显著促进了甜菊糖苷的合成,壳寡糖处理组甜叶菊所含甜菊糖苷总量最高。表明一定程度的生长抑制可能有利于次

生代谢物的积累。李琰等^[27]研究表明,6-苄胺嘌呤虽然抑制雷公藤根愈伤组织的生长,但明显促进次生代谢物雷公藤内酯醇的合成。马琳等^[28]研究表明,植物生长抑制剂脱落酸能够显著提高甘草中萜类次生代谢物甘草酸的含量。穆霄鹏等^[29]研究表明,喷施 25 mg/L 和 100 mg/L 的脱落酸可有效促进欧李果实中次生代谢物类黄酮的积累。

目前,海藻酸钠寡糖和壳寡糖促进植物次生代谢产物产生的功能已被广泛研究^[30]。张元等^[31]研究表明,适宜浓度低聚寡糖对丹参次生代谢物丹参酮 II_A 的积累具有积极效应。林强等^[32]研究表明,低聚壳寡糖能够显著促进次级代谢产物黄芪多糖、黄芪甲苷的积累。王梦雨等^[33]研究表明,壳寡糖能够促进低温胁迫下小麦苗次级代谢物脯氨酸的积累,与之前的报道相一致。在本研究中,海藻酸钠寡糖和壳寡糖能够有效促进甜叶菊甜菊糖苷的积累,尤其是 Reb A 含量以及甜菊糖苷总量。推测由于多次施用,寡糖作为一种胁迫因子刺激了甜菊糖苷含量的增加。尽管生长数据显示两种寡糖对甜叶菊生长有一定的抑制作用,但是叶片重量统计数据显示寡糖处理并未显著影响叶片干重,综合考虑叶片生物量和甜菊糖苷含量的提高,表明寡糖处理是一种在实际生产中可有效提高甜菊糖苷含量的农艺措施。

综上所述,寡糖植物调节剂可以通过调节植物生长与代谢平衡,提高甜叶菊次生代谢产物甜菊糖苷的含量,可应用于以提高甜菊糖苷含量为目的的甜叶菊栽培过程中。同时,通过应用技术的进一步优化,探寻促进生长与提高次生代谢之间的平衡点,可为甜叶菊的增产提质提供更好的应用指导。

参考文献:

- [1] BRANDLE J E, TELMER P G. Steviol glycoside biosynthesis [J]. *Phytochemistry*, 2007, 68(14): 1855–1863.
- [2] GHADERI M, ADIBRAD E, SAFAVI S M, et al. Effects of life cycle and leaves location on gene expression and glycoside biosynthesis pathway in *Stevia rebaudiana* Bertoni[J]. *Cellular and Molecular Biology (Noisy-le-Grand, France)*, 2018, 64(2): 17–22.
- [3] PRAKASH I, MARKOSYAN A, BUNDERS C. Development of next generation stevia sweetener: Rebaudioside M[J]. *Foods*, 2014, 3(1): 162–175.
- [4] ZHOU X, GONG M Y, LYU X Q, et al. Metabolic engineering for the synthesis of steviol glycosides: current status and future prospects[J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2021, 105(13): 5367–5381.
- [5] 肖永芹. 外源诱导对甜叶菊品质影响的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
XIAO Y Q. Exogenous induction of the quality of *Stevia rebaudiana*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture & Forestry University, 2011. (in Chinese)
- [6] KARIMI M, AHMADI A, HASHEMI J, et al. The effect of soil moisture depletion on *Stevia (Stevia rebaudiana Bertoni)* grown in greenhouse conditions: Growth, steviol glycosides content, soluble sugars and total antioxidant capacity[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 183: 93–99.
- [7] AGHIGHI SHAHVERDI M, OMIDI H, TABATABAEI S J. *Stevia (Stevia rebaudiana Bertoni)* responses to NaCl stress: growth, photosynthetic pigments, diterpene glycosides and ion content in root and shoot[J]. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 2019, 18(4): 355–360.
- [8] SUN Y M, XU X Y, ZHANG T, et al. Comparative transcriptome analysis provides insights into steviol glycoside synthesis in *stevia (Stevia rebaudiana Bertoni)* leaves under nitrogen deficiency[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(9): 1709–1722.
- [9] CABRERA J C, BOLAND A, CAMBIER P, et al. Chitosan oligosaccharides modulate the supramolecular conformation and the biological activity of oligogalacturonides in *Arabidopsis*[J]. *Glycobiology*, 2010, 20(6): 775–786.
- [10] GUO J J, MA L L, SHI H T, et al. Alginate oligosaccharide prevents acute doxorubicin cardiotoxicity by suppressing oxidative stress and endoplasmic reticulum-mediated apoptosis[J]. *Mar Drugs*, 2016, 14(12): 1–13.
- [11] ZHANG C G, HOWLADER P, LIU T M, et al. Alginate oligosaccharide (AOS) induced resistance to Pst DC3000 via salicylic acid-mediated signaling pathway in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Carbohydr Polym*, 2019, 225: 115221.
- [12] LIMPANAVECH P, CHAIYASUTA S, VONGPROMEK R, et al. Chitosan effects on floral production, gene expression, and anatomical changes in the *Dendrobium orchid*[J]. *Scientia Horticulturae*, 2008, 116(1): 65–72.
- [13] 张洪山, 陈德清, 任士伟, 等. 氨基寡糖素对番茄生长的影响[J]. *现代农业科技*, 2018(6): 63–70.
ZHANG H S, CHEN D Q, REN S W, et al. Effect of Amino-oligosaccharide on tomato growth[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2018(6): 63–70. (in Chinese)
- [14] ZHANG Y H, YIN H, ZHAO X M, et al. The promoting effects of alginate oligosaccharides on root development in *Oryza sativa* L. mediated by auxin signaling[J]. *Carbohydr Polym*, 2014, 113: 446–454.
- [15] 张鹤馨. 壳寡糖对长春花生物碱积累的影响[D]. 大连: 大连工业大学, 2019.
ZHANG H X. Effects of chitooligosaccharides on alkaloid accumulation in *Catharanthus roseus*[D]. Dalian: Dalian Polytechnic University, 2019. (in Chinese)
- [16] 刘晓柱, 李银凤, 于志海, 等. 丁香假单胞菌番茄致病变种 DC3000 甘油激酶基因的克隆与功能研究[J]. *河南农业科学*, 2018, 47(6): 70–75.
LIU X Z, LI Y F, YU Z H, et al. Cloning and functional analy-

- sis of glycerol kinase gene of pseudomonas syringae pathovar tomato DC3000[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2018, 47(6): 70–75.
- [17] SCHÜRKS N, WINGENDER J, FLEMMING H C, et al. Monomer composition and sequence of alginates from *Pseudomonas aeruginosa*[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2002, 30(2): 105–111.
- [18] WANG Y, XU P Y, WANG W X, et al. Oligosaccharides increased both leaf biomass and steviol glycosides content of *Stevia rebaudiana*[J]. Plant Physiol Biochem, 2023, 202: 107937.
- [19] KIM M J, ZHENG J, LIAO M H, et al. Overexpression of SrUGT76G1 in *Stevia* alters major steviol glycosides composition towards improved quality[J]. Plant Biotechnol Journal, 2019, 17(6): 1037–1047.
- [20] RICHMAN A, SWANSON A, HUMPHREY T, et al. Functional genomics uncovers three glucosyltransferases involved in the synthesis of the major sweet glucosides of *Stevia rebaudiana*[J]. Plant Journal, 2005, 41(1): 56–67.
- [21] ZHANG S S, YANG Y S, LYU C C, et al. Identification of the key residues of the uridine diphosphate glucosyltransferase 91D2 and its effect on the accumulation of steviol glycosides in *Stevia rebaudiana*[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2021, 69(6): 1852–1863.
- [22] 李思, 于好强, 付凤玲, 等. 壳寡糖叶面喷施对玉米耐旱性的调节[J]. 玉米科学, 2019, 27(3): 61–67.
- LI S, YU H Q, FU F L, et al. Regulation effects of foliar spraying with chitosan oligosaccharides on the drought tolerance of maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(3): 61–67. (in Chinese)
- [23] 罗晨, 唐超, 王倬, 等. 几种寡糖对花生生长发育及产量的影响[J]. 湖南农业科学, 2022(3): 22–26.
- LUO C, TANG C, WANG Z, et al. Effects of several oligosaccharides on the growth, development and yield of peanut[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2022(3): 22–26. (in Chinese)
- [24] 齐军航, 聂师豫, 张晓明, 等. 种植密度对黄秋葵群体冠层结构及产量的影响[J]. 东北农业科学, 2023, 48(4): 102–105, 112.
- QI J H, NIE S Y, ZHANG X M, et al. Effects of planting density on population structure and yield of okra[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2023, 48(4): 102–105, 112. (in Chinese)
- [25] 郑皓远, 陈喜凤, 郭丹阳, 等. 条带间作对玉米大豆光能利用特征、产量及经济收入的影响[J]. 东北农业科学, 2023, 48(6): 1–5.
- ZHENG H Y, CHEN X F, GUO D Y, et al. Effects of light energy utilization characteristics, yield and economic output of maize-soybean strip intercropping[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2023, 48(6): 1–5. (in Chinese)
- [26] WANG L, FANG X, YANG C, et al. Biosynthesis and regulation of secondary terpenoid metabolism in plants[J]. Scientia Sinica 2013, 43(12): 1030–1046.
- [27] 李琰, 杨广隶, 冯俊涛, 等. 碳源及植物生长调节剂对雷公藤愈伤组织生长和次生代谢产物含量的影响[J]. 林业科学, 2010, 46(9): 34–39.
- LI Y, YANG G L, FENG J T, et al. Effects of Carbon sources and plant growth regulators on callus growth and secondary metabolite content of *Tripterygium wilfordii*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(9): 34–39. (in Chinese)
- [28] 马琳, 邵玉钢, 臧埔, 等. 植物生长调节剂对药用植物次生代谢物积累的影响[J]. 中南药学, 2016, 14(8): 834–837.
- MA L, GAO Y G, ZANG P, et al. Effect of plant growth regulators on accumulation of secondary metabolites of medicinal plants[J]. Central South Pharmacy, 2016, 14(8): 834–837. (in Chinese)
- [29] 穆霄鹏, 付鸿博, 郭晋鸣, 等. 外源脱落酸对欧李果实活性物质及抗氧化能力的影响[J]. 东北农业科学, 2023, 48(4): 82–85.
- MU X P, FU H B, GUO J M, et al. Effects of exogenous ABA on active substances and antioxidant ability of Chinese dwarf cherry (*Cerasus humilis*)[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2023, 48(4): 82–85. (in Chinese)
- [30] 张春光. 不同结构的海藻酸钠寡糖诱导植物抗病作用和机理的初步研究[D]. 大连: 大连工业大学, 2020.
- ZHANG C G. Preliminary study on the Alginate oligosaccharide with different structure induced-resistance and its mechanisms[D]. Dalian: Dalian Polytechnic University, 2020. (in Chinese)
- [31] 张元, 林强. 低聚壳寡糖植物生长调节剂对丹参生长及次生代谢产物的影响[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(34): 19316–19318.
- ZHANG Y, LIN Q. Effect of chitooligosaccharides plant growth regulators on the growth and secondary metabolites of *Salvia miltiorrhiza* Bunge[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2010, 38(34): 19316–19318. (in Chinese)
- [32] 林强, 张元, 崔玉梅. 低聚壳寡糖植物生长调节剂对黄芪生长及次生代谢产物的影响[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(9): 4534–4535.
- LIN Q, ZHANG Y, CUI Y M. Effects of Chitooligosaccharides plant growth regulators on the plant growth and secondary metabolites of *Astragali*[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2010, 38(9): 4534–4535. (in Chinese)
- [33] 王梦雨, 王文霞, 赵小明, 等. 壳寡糖对低温胁迫下小麦幼苗的保护作用及相关代谢产物的影响[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(5): 653–658.
- WANG M Y, WANG W X, ZHAO X M, et al. Effect of Chitooligosaccharide on reducing cryoinjury and improving metabolite of winter wheat seedlings under low temperature stress[J]. Journal of Triticeae Crops, 2016, 36(5): 653–658. (in Chinese)

(责任编辑: 范杰英)