

王蕾, 邱佳怡, 周知锦, 等. 海带寡糖对果蝇抗氧化酶活性及抗衰老作用研究 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(9): 421-429. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025050312

WANG Lei, QIU Jiayi, ZHOU Zhijin, et al. Effects of *Laminaria japonica* Oligosaccharides on Antioxidant Enzyme Activities and Anti-aging in *Drosophila melanogaster*[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(9): 421-429. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025050312

· 营养与保健 ·

# 海带寡糖对果蝇抗氧化酶活性及抗衰老作用研究

王蕾, 邱佳怡, 周知锦, 陈甜怡, 谢颖星, 蔡旭正, 汪财生\*, 钱国英  
(浙江万里学院生物与环境学院, 浙江宁波 315100)

**摘要:**目的: 研究海带寡糖对果蝇抗氧化酶及抗衰老作用。方法: 采用野生型残翅果蝇为实验对象, 将海带寡糖 LOs2 (*Laminaria japonica* oligosaccharides 2) 按低、中、高剂量 (分别为 0.25%、0.50%、1.00%) 添加至培养基中, 通过测定果蝇体内超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD) 活力、丙二醛 (Malonic dialdehyde, MDA) 含量、过氧化氢酶 (Catalase, CAT) 活力以及果蝇寿命实验, 评价海带寡糖的抗氧化及抗衰老作用。结果: 与空白对照组相比, 总抗氧化能力 (T-AOC) 在 1.00% 剂量组表现最佳, 达到 45.87% (雌果蝇) 和 76.21% (雄果蝇); 1.00% 剂量组显著降低了 MDA 含量 ( $P<0.05$ ), 雌、雄果蝇分别降低了 82.77% 和 61.24%; LOs2 在 1.00% 剂量组能显著提高雌、雄果蝇 SOD 和 CAT 的活性 ( $P<0.05$ ); 饲喂 LOs2 的 1.00% 剂量组果蝇较空白对照组, 最高寿命指标显示, 雌性延长 54.13%, 雄性延长 72.00%; LOs2 在 1.00% 剂量组, *SOD1*、*SOD2*、*CAT* 的基因表达量均显著上调 ( $P<0.05$ )。结论: LOs2 可能通过上调 *SOD1*、*SOD2* 和 *CAT* 基因的表达, 减少果蝇体内过量的活性氧和丙二醛, 从而延缓衰老并延长其寿命。海带寡糖具有较好的体内外抗氧化作用和潜在抗衰老作用。

**关键词:** 海带寡糖, 抗氧化, 抗衰老, 果蝇

中图分类号: TS201.2

文献标识码: A

文章编号: 1002-0306(2026)09-0421-09

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025050312

本文网刊:



## Effects of *Laminaria japonica* Oligosaccharides on Antioxidant Enzyme Activities and Anti-aging in *Drosophila melanogaster*

WANG Lei, QIU Jiayi, ZHOU Zhijin, CHEN Tianyi, XIE Yingxing, CAI Xuzheng,  
WANG Caisheng\*, QIAN Guoying

(College of Biology and Environment, Wanli University, Ningbo 315100, China)

**Abstract:** Objective: To evaluate the antioxidant capacity and anti-aging potential of *Laminaria japonica* oligosaccharides 2 (LOs2) in *Drosophila melanogaster*. Method: Wild-type vestigial-wing *D. melanogaster* were reared on standard medium supplemented with LOs2 at low (0.25%, w/w), medium (0.50%), or high (1.00%) doses. The antioxidant and anti-aging effects of LOs2 were evaluated by determining the activity of superoxide dismutase (SOD), the content of malonic dialdehyde (MDA), the activity of catalase (CAT) in *D. melanogaster*, and the lifespan experiment of *D. melanogaster*. Result: Relative to the blank control, the 1.00% LOs2 group showed the highest T-AOC, increasing by 45.87% in females and 76.21% in males. MDA levels were markedly reduced (82.77% in females, 61.24% in males) ( $P<0.05$ ). SOD and CAT activities rose significantly at 1.00% LOs2 in both sexes ( $P<0.05$ ). The 1.00% LOs2 group showed a 54.13% increase in female lifespan and a 72.00% increase in male lifespan compared to the blank control group. Consistently, qPCR revealed

收稿日期: 2025-06-01

基金项目: 宁波余姚市农社科类科技创新项目 (2025JH03010017)。

作者简介: 王蕾 (1997-), 女, 硕士, 研究方向: 生物制品, E-mail: 2022881012@zwwu.edu.cn。

\* 通信作者: 汪财生 (1969-), 男, 本科, 正高级实验师, 研究方向: 天然产物生物活性研究, E-mail: wangcaisheng@zwwu.edu.cn。

marked up-regulation of *SOD1*, *SOD2*, and *CAT* in the 1.00% group ( $P < 0.05$ ). Conclusion: These findings suggested that LOs2 attenuated the accumulation of excessive ROS and MDA by up-regulating the expression of *SOD1*, *SOD2*, and *CAT* genes, thereby delaying aging of *D. melanogaster*. LOs2 exhibited favorable antioxidant activity *in vitro* and *in vivo*, as well as potential anti-aging effects.

**Key words:** *Laminaria japonica* oligosaccharides; antioxidant; anti-aging; *Drosophila melanogaster*

衰老(Aging)是指生物体随年龄增长出现的生理与心理适应能力进行性下降,并最终趋向死亡的现象<sup>[1]</sup>。它是多种病理、生理及心理过程综合作用的必然结果,也是个体生长发育最后阶段的生物学过程<sup>[2]</sup>。该过程复杂,由遗传因素及内外环境等多种因素相互作用所致。在代谢过程中,氧气会生成多种活泼的自由基,这些自由基极具反应性,能够与生物膜中的多元不饱和脂肪酸发生脂质过氧化反应,进而产生脂质过氧化物(LPO)<sup>[3]</sup>。LPO进一步分解会生成MDA,触发多种生化毒性反应,导致老年斑、脂褐素等异常代谢产物的形成,加速机体衰老<sup>[4]</sup>。为了应对这一挑战,人体内建立了完善的抗氧化系统,包括SOD、CAT和谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)等关键酶类<sup>[5-7]</sup>。这些抗氧化酶能够高效地清除体内的自由基,从而减轻它们对机体的损害。在目前研究中,许多海藻寡糖展现出显著的抗衰老潜力<sup>[8]</sup>。它们通过增强SOD、CAT和GSH-Px等抗氧化酶的活性,加速了自由基的清除过程,有效减少了LPO、MDA及脂褐素的含量<sup>[9-10]</sup>。这一机制不仅有助于维护生物膜的稳定性和功能,还显著延缓了机体的衰老过程,为预防和治疗与衰老相关的疾病提供了新的可能途径<sup>[11]</sup>。

海带(Laminariaceae)是一种多年生大型食用藻类<sup>[12]</sup>,具有重要的经济、食用和药用价值。其分布以北半球为主,南半球较少,多生长于潮下带岩石上<sup>[13]</sup>。海带生长受温度、光照、营养盐浓度及植物激素等关键因素的综合影响<sup>[14]</sup>。海带寡糖是从海带等褐藻中提取出来的一种低聚糖,其结构和性质独特,具有多种生物活性<sup>[15-16]</sup>。海带寡糖含有丰富的矿物质、维生素及多种生物活性成分,具备抗氧化、抗肿瘤、免疫调节等多重生物功能<sup>[16]</sup>。研究证实海带寡糖能够在植物生长调节和诱导抗逆抗病领域发挥积极的作用<sup>[17]</sup>。果蝇因其生存期短暂,繁殖能力强,对环境变化反应灵敏,且饲养管理相对简便等一系列独特的生物学优势,成为了研究抗衰老活性及机制的理想动物模型<sup>[18-19]</sup>。更为关键的是,果蝇的代谢途径、生理功能和发育阶段与哺乳动物存在诸多相似之处<sup>[20]</sup>。这

些特性使得果蝇在抗衰老领域的研究中占据了举足轻重的地位,为科学家们提供了宝贵的实验材料和深入探索衰老奥秘的契机。

为了验证海带寡糖的抗衰老效果,本研究采用了野生残翅果蝇作为动物模型,测定了处理后果蝇组织匀浆中相关抗氧化酶的活性水平,以及丙二醛的含量。记录了果蝇的寿命,并检测了相关抗氧化酶基因的表达量。通过这些指标的综合评估,以期能够从果蝇模型上验证海带寡糖是否具有显著的抗衰老功效。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与仪器

实验用的海带(中国海洋大学培育“三海”) 宁波海产品批发市场,清水冲洗表面泥沙、盐粒,于50~60℃下烘干,粉碎机粉碎过80目筛,4℃冰箱密封保存备用;野生残翅果蝇(*Drosophila melanogaster*)

河北妮沃生物科技有限公司;总抗氧化能力(T-AOC)测定试剂盒、超氧阴离子(ASAFR)测试盒、丙二醛(MDA)测定试剂盒、过氧化氢酶(CAT)测定试剂盒、超氧化物歧化酶(T-SOD)测试盒 上海源叶生物科技有限公司;TRIzon Reagent 广州美基生物科技有限公司;EZ-10 RNA 纯化吸附柱 生工生物工程(上海)股份有限公司;2×Taq Plus Master Mix 北京百奥莱博科技有限公司;Omni-Easy™即用型BCA蛋白定量试剂盒 上海雅酶生物医药科技有限公司;PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser、TB Green™ Premix Ex Taq™ II 试剂盒 Takara;盐酸二甲双胍缓释片 0.5 g,中美上海施贵宝制药有限公司;超氧化物歧化酶-1(SOD1)、超氧化物歧化酶-2(SOD2)、CAT、β-actin 引物 由上海生工生物公司合成,引物序列详见表1;氯仿、异丙醇等其他试剂 均为市售分析纯。

RC-200 蛋白质纯化系统 广州睿伯科技公司;Vertex700 生化智能培养箱 宁波江南仪器厂;Feyond-A300 酶标仪 ALLSHENG;A40425 荧光定量PCR仪、NanoDrop 超微量分光光度计 美国赛默飞世尔科技公司。

表1 引物名称及序列信息

Table 1 Primer names and sequence information

| 基因             | 上游引物序列(5'-3')        | 下游引物序列(5'-3')        | 扩增片段长度(bp) |
|----------------|----------------------|----------------------|------------|
| <i>SOD1</i>    | GGACCGCACTTCAATCCGTA | TTGACTTGCTCAGCTCGTGT | 229        |
| <i>SOD2</i>    | TACAAGAACGTGCGTCCCTC | CAATACGCCTTTGTGAAGCG | 286        |
| <i>CAT</i>     | TGCATGGTCTGTTCTTCC   | CATTCTGGGGACCGTTGAA  | 193        |
| <i>β-actin</i> | ATCATGCGGCCAAAGAGGA  | GAGCGCAAATCAAGCAGAG  | 247        |

## 1.2 实验方法

**1.2.1 海带寡糖制备及纯化** 参照丁浩森等<sup>[21]</sup>的方法提取海带多糖后,采用 0.2 mol/L 硫酸溶液,在液料比 200:1(mL/g)、温度 80 °C 条件下酸解海带粗多糖 4 h。酸解液经 0.2 mol/L NaOH 中和后,进行真空旋转蒸发浓缩。将浓缩液装入截留分子量为 1000 Da 的透析袋进行透析,收集透析液。随后,使用截留分子量为 200 Da 的透析膜对所得透析液进行二次透析,直至透析液经 1.00% BaCl<sub>2</sub> 检测无 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>析出。收集截留分子量范围在 200~1000 Da 的透析组分,再次浓缩后,经真空冷冻干燥得到海带寡糖(LOs)。

实验将 1.00% LOs 溶液过 2.0 cm×15 cm 的 DEAE-FF 阴离子交换纤维素的层析柱,依次用 0.2、0.35、1.0 mol/L NaCl 的 PBS 溶液梯度等度洗脱,收集 0.2、0.35、1.0 mol/L NaCl 洗脱的组份命名为 LOs1、LOs2、LOs3,收集液过 200 Mw 的超滤膜脱盐浓缩,真空冷冻干燥得各组分产品。

**1.2.2 果蝇培养基的制备** 参考卞立红等<sup>[22]</sup>的果蝇培养基制备方案,将 17 g 玉米粉、13 g 蔗糖和 1.5 g 琼脂加入到 1000 mL 的烧杯中。向烧杯内加入 250 mL 蒸馏水,并充分搅拌以确保各成分均匀混合。置于电磁炉上加热,直至混合物煮沸。待其稍微冷却后,加入 1 mL 丙酸和 5 g 酵母粉,并再次搅拌均匀。将混合好的培养基分装到已经提前灭菌的果蝇培养指管中。待培养基完全凝固后,按照实验需求,将经过低温麻醉处理的果蝇接入到培养指管中,以进行后续的实验观察和研究。

**1.2.3 果蝇培养** 本实验设计了海带寡糖的低、中、高三个剂量组,分别在基础培养基中添加 0.25%、0.50%、1.00% 的 LOs2,基础培养基组作为空白对照组(CK);此外,选用 1% 二甲双胍(Melbine, DMBG)作为阳性对照组。收集了羽化时间在 8~10 h 内的处女蝇,并通过低温麻醉后在体式显微镜下准确鉴别其性别。将这些果蝇置于温度为 25±1 °C、湿度为 64%±1% 的恒定条件下进行培养。为确保果蝇的生长环境良好,每 5 d 更换一次培养基。

**1.2.4 果蝇体内抗氧化指标、抗氧化酶活性与丙二醛含量测定** 本研究选取 50 只 7 日龄果蝇样本,每 10 只为一组,采用 1 mL 预冷生理盐水进行冰浴匀浆处理。匀浆液经 6000 r/min 离心 10 min 后,收集上清液用于后续分析。通过考马斯亮蓝法对各组样本进行总蛋白定量,同时依据标准试剂盒说明的操作流程,系统检测了果蝇匀浆体系中的总抗氧化能力(T-AOC)、超氧阴离子自由基清除率(ASAFR),以及超氧化物歧化酶(SOD)与过氧化氢酶(CAT)活性,并同步测定脂质过氧化终产物丙二醛(MDA)含量。均设置三次平行实验。

**1.2.5 LOs2 对果蝇寿命的影响** 收集 8~10 h 内羽化且未进行交配的处女蝇,通过低温麻醉使其处于静

止状态,体式显微镜下准确鉴别其性别。同 1.2.3 设计分组,每组配制 6 支灭菌果蝇培养指管,实施雌雄分养设计各 3 管,单管接种密度为 50 只,系统观测其生命周期特征。实验全程记录各组存活个体数量(排除机械损伤等非正常死亡),设置三次生物学重复。计算各组果蝇的平均寿命、最长寿命、平均寿命延长率与最长寿命延长率<sup>[23]</sup>,并以生存时间(d)为横坐标,存活率(%)为纵坐标,绘制生长曲线,以全面评估不同处理对果蝇生命周期的影响。

平均寿命延长率(%) =

$$\frac{\text{实验组平均存活天数} - \text{空白对照组平均存活天数}}{\text{空白对照组平均存活天数}} \times 100$$

最长寿命延长率(%) =

$$\frac{\text{实验组最长存活天数} - \text{空白对照组最长存活天数}}{\text{空白对照组最长存活天数}} \times 100$$

## 1.2.6 海带寡糖对果蝇抗氧化酶基因表达水平测定

**总 RNA 提取:** 参考夏梓堃等<sup>[24]</sup>的方法进行 RNA 提取。选取喂养 7 日龄的各组果蝇,放入实验准备的试管中,标注后将其放入 -20 °C 冰箱麻醉 10 min,分装至含有 30% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 浸泡的滤纸片的培养管中,待果蝇全部死亡后,立刻转移至 15 mL 洁净的离心管中,加入 1 mL Trizol 裂解液,冰上研磨。4 °C 静置过夜裂解,通过机械裂解(1 mL 移液枪反复吹打)充分破碎细胞,将裂解液转移至 2 mL 离心管,涡旋振荡 5 s,冰上静置 5 min。加入 300 μL 氯仿,涡旋混匀 15 s,冰浴 5 min 后,4 °C, 12000 r/min 离心 10 min。转移上层水相至新管,加入等体积异丙醇沉淀核酸,涡旋混匀后静置 10 min。将混合液转移至 RNA 吸附柱,4 °C, 12000 r/min 应离心 1 min。依次加入 600 μL 75% 乙醇(用 DEPC 水配制),清洗两次(12000 r/min, 1 min),空柱离心 2 min 去除残留乙醇。开盖在室温下风干 5 min,加入 25 μL DEPC 水溶解 RNA, 12000 r/min 离心 1 min 后收集 RNA 溶液, -80 °C 保存备用。使用 1.5% 琼脂糖凝胶电泳评估 RNA 完整性,超微量分光光度计测定 RNA 浓度及纯度(A260/A280 比值)。实验全程在冰上操作,以避免 RNA 酶污染。

**cDNA 合成:** 向 PCR 管中依次加入提取的总 RNA 1.0 μL、Random Primer p(dN)6(100 pmol) 1.0 μL、dNTP Mix(0.5 mmol/L final concentration) 4.0 μL、RNase-Free dH<sub>2</sub>O 4.0 μL,冰上预混试剂后涡旋 3~5 s,将反应管置于 65 °C 金属浴 5 min 完成 RNA 二级结构解链,随后冰浴 2 min 进行退火处理,再次瞬时离心收集管壁液滴,然后向上述 PCR 管中补加 5×RT Buffer 4.0 μL、Thermo Scientific Ribo-Lock RNase Inhibitor(20 U)0.5 μL、RevertAid Premium Reverse Transcriptase(200 U)1.0 μL 制备得到反转录体系。于 PCR 仪中执行两步反应程序:25 °C 孵育 10 min, cDNA 合成, 50 °C, 30 min 终止反应。

瞬时离心后分装 cDNA 产物, -20 °C 长期保存备用。

SOD1、SOD2、CAT 基因的荧光定量 PCR: 在 PCR 管中依次加入 2×SybrGreen qPCR Master Mix 10.0 μL、引物 F(10 μmol/L)0.4 μL、引物 R(10 μmol/L)0.4 μL、ddH<sub>2</sub>O 7.2 μL 以及模板 cDNA 2.0 μL。荧光定量 PCR 扩增程序为: 预变性 95 °C 3 min, 1 次循环; 变性 94 °C, 30 s, 退火 60 °C, 30 s, 延伸 72 °C, 1 min, 循环 30 次; 再次延伸 72 °C, 10 min, 1 次循环。以 β-actin 为内参基因采用 2<sup>-ΔΔCt</sup> 法计算目的基因 SOD1、SOD2、CAT 基因的相对表达量。

### 1.3 数据处理

采用 SPSS 19.0 统计软件和 GraphPad Prism 9 软件绘制相关的图表。在统计分析方面, 对于多个组别之间的比较, 进行了单因素方差分析, 并在必要时结合配对 t 检验以进一步细化差异。所有的数据结果均以均值±标准差( $\bar{X}\pm S$ )的形式来表示, 以确保数据的准确性和可比较性。所有的统计分析结果中, 当 P 值小于 0.05 表示差异具有显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 海带寡糖的制备

2.1.1 海带寡糖制备及纯化 海带多糖采用 0.2 mol/L 硫酸水解, 海带寡糖(LOs)的平均得率为 1.9%, 海带寡糖总糖含量为 85.89%。海带寡糖采用 DEAE-FF 阴离子交换纤维素的层析柱分离纯化, 不同浓度的 NaCl-PBS 溶液洗脱, 绘制 OD<sub>215 nm</sub>、OD<sub>280 nm</sub> 下洗脱曲线见图 1。DEAE-FF 分离获得主要 3 个组分海带寡糖, 其中 0.35 mol/L NaCl(LOs2)洗脱组分相对含量最大, 且重复实验稳定, 0.2 mol/L NaCl(LOs1)次之, 1.0 mol/L NaCl(LOs3)相对较低, 而且在不同海带寡糖(LOS)样品分离下不稳定, 时有时无。因此, 反复试验收集 LOs2 组分洗脱液, 分别于 200 Mw 膜透析浓缩脱盐后, 真空冷冻干燥得 LOs2 粉末产品, 经检测均无蛋白含量, 寡糖纯度达 95%。

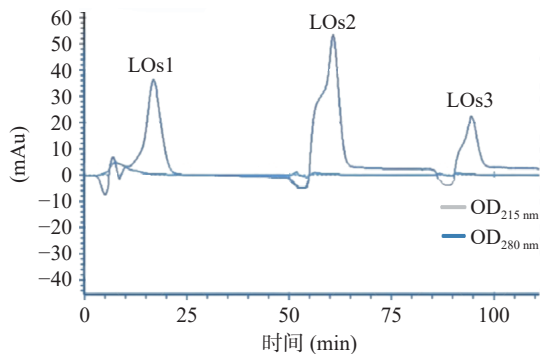


图 1 DEAE-FF 海带寡糖分离洗脱图  
Fig.1 DEAE-FF separation elution profile of seaweed oligosaccharides

### 2.2 LOs2 对果蝇抗衰老指标的影响

2.2.1 LOs2 对果蝇总抗氧化能力的影响 LOs2 对果蝇匀浆中总抗氧化能力的影响如图 2 所示, 与

CK 组比较, DMBG 组 T-AOC 的自由基清除率较低, 这说明 DMBG 组总抗氧化能力较差。但近年来, 多项细胞和动物实验结果显示, 二甲双胍具有抗衰老作用<sup>[25-26]</sup>, 说明 DMBG 组延长寿命的机制可能与自由基清除关系较小, 寿命的延长可能与其他生理机制有关, 如 Nrf2 信号通路的激活<sup>[27]</sup>; 当 LOs2 的添加量分别为 0.25%、0.50%、1.00% 时, 雌性果蝇体内 T-AOC 的自由基清除率逐步提高, 差异显著 ( $P < 0.05$ )。当浓度为到 1.00% 时, 达到了最高 45.87%; 雄性果蝇体内与对照相比, 喂养 LOs2 组自由基清除率显著提高 ( $P < 0.05$ ), 但随着 LOs2 添加量增加, T-AOC 的自由基清除率无显著差异 ( $P > 0.05$ ); 在 LOs2 的添加量为 0.50% 时最低, 1.00% 时达到了最高清除率 76.21%。LOs2 可以显著提高雌性、雄性果蝇体内的总抗氧化能力 ( $P < 0.05$ )。

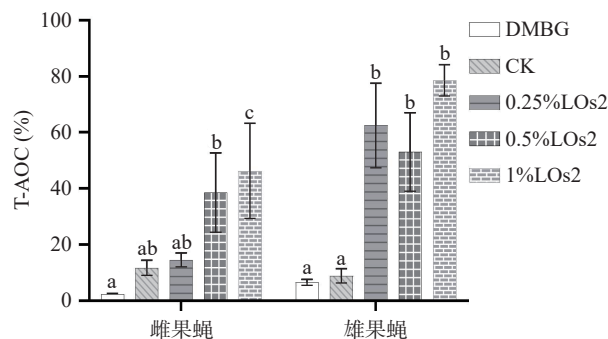


图 2 LOs2 对果蝇组织匀浆中总抗氧化能力(T-AOC)的影响  
Fig.2 Effect of LOs2 on total antioxidant capacity (T-AOC) in *D. melanogaster* tissue homogenate

注: 含相同字母表示组间均值比较 (Tukey 检验) 无显著性差异,  $P > 0.05$ , 不同字母表示组间均值比较有显著性差异,  $P < 0.05$ , 图 3~图 6、图 8~图 10 同。

2.2.2 海带寡糖对果蝇抗超氧阴离子的影响 如图 3 所示, 不同浓度 LOs2 与 DMBG 处理对雌雄果蝇体内超氧阴离子含量的影响呈现性别二态性趋势。与空白对照组(CK)相比, DMBG 组显著降低了雌性果蝇体内的超氧阴离子含量 ( $P < 0.05$ ), 表明 DMBG 具有明显的抑制超氧阴离子生成效果; 而雄性果蝇体内的超氧阴离子含量未有显著变化, 不具有抗超氧阴离子能力。在不同 LOs2 浓度处理组的雌果

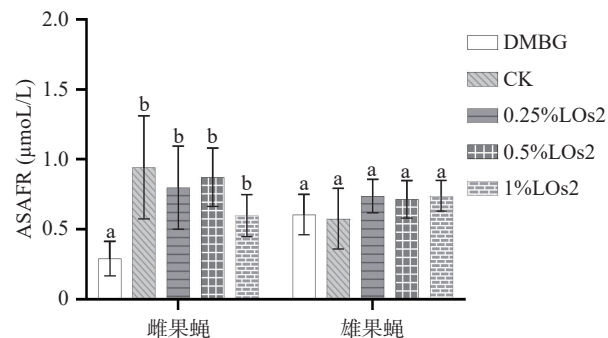


图 3 LOs2 对果蝇组织匀浆中抗超氧阴离子的影响  
Fig.3 Effect of LOs2 on superoxide anion resistance in *D. melanogaster* tissue homogenate

蝇体内超氧阴离子含量均低于 CK 组,表现具有清除超氧阴离子能力的趋势;雄性果蝇体内超氧阴离子含量均较 CK 组略有升高( $P>0.05$ ),未表现有抗超氧阴离子的能力。结果提示 LOs2 可能通过性别特异性调控信号通路影响氧化应激响应<sup>[28]</sup>。该发现为抗氧化剂性别差异化应用提供了重要理论依据。

**2.2.3 LOs2 对果蝇丙二醛含量的影响** 如图 4 所示,CK 组雄性果蝇体内的 MDA 含量低于雌性,这可能反映了雄性脂质过氧化反应较弱<sup>[29]</sup>。经 DMBG 处理后,雌性果蝇脂质过氧化终产物 MDA 的积累显著减少( $P<0.05$ ),提示雌性对脂质过氧化可能更敏感<sup>[30]</sup>。LOs2 能显著抑制果蝇体内 MDA 的积累( $P<0.05$ ),且表现出剂量依赖性和性别二态性。在 0.25%、0.50%、1.00% 浓度梯度下,雌性果蝇的 MDA 水平较空白对照组分别降低了 31.74%、35.14% 和 82.77%,特别是 1.00% 浓度处理组,达到了与 DMBG 处理同样显著性的治疗效果( $P<0.05$ );而雄性果蝇的降幅则为 18.88%、22.70% 和 61.24%,仅在 1.00% LOs2 处理组中达到显著差异( $P<0.05$ );综上所述发现 1.00% LOs2 处理组雌、雄果蝇的 MDA 浓度分别降至 0.51  $\mu\text{mol/L}$ ( $P<0.05$ )和 0.82  $\mu\text{mol/L}$ ( $P<0.05$ ),较空白对照组分别下降了 82.77% 和 61.24%。这种雌雄果蝇体内 MDA 浓度下降差异可能与 LOs2 通过 Nrf2/ARE 信号通路对谷胱甘肽过氧化物酶(GPx)和超氧化物歧化酶(SOD)的差异化激活有关<sup>[31-32]</sup>。以上结果表明,LOs2 通过增强抗氧化防御系统,有效阻断了自由基链式反应,提示其在抗衰老领域具有潜在应用价值。

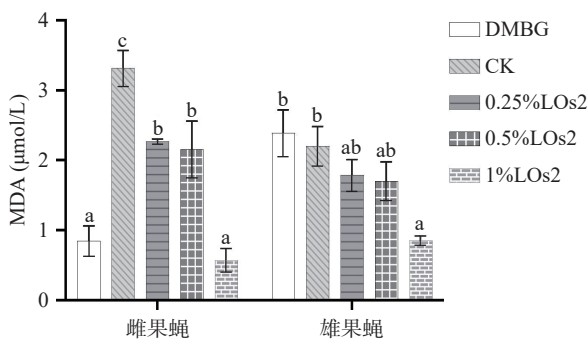


图 4 LOs2 对果蝇组织匀浆中丙二醛含量的影响  
Fig.4 Effect of LOs2 on the content of malondialdehyde in *D. melanogaster* tissue homogenate

**2.2.4 LOs2 对果蝇 CAT 活力的影响** 如图 5 所示,与 CK 组相比,DMBG 组过氧化氢酶(CAT)活性降低,而 LOs2 处理显著增强果蝇 CAT 活性( $P<0.05$ ),且存在性别二态性。雌性果蝇在 0.25%、0.50%、1.00% LOs2 浓度下,CAT 活性较 CK 组分别提升 14.28%、178.57% 和 235.71%;雄性果蝇增幅更为明显,分别提升 265.59%、768.22% 和 962.01%。在 0.50%、1.00% LOs2 浓度处理组中,雌、雄果蝇 CAT 活性达到峰值,说明两个浓度均引发了果蝇的氧化应激响应,导致抗氧化酶系统被激活,且两组之

间没有显著差异,表明是对应 LOs2 的最佳诱导阈值,超过此范围可能导致抗氧化能力下降或细胞损伤加剧。上述结果提示 LOs2 通过性别依赖性方式激活 CAT 抗氧化防御体系,可能与 Nrf2/ARE 通路的性别差异化调控有关<sup>[33]</sup>,LOs2 对雄性果蝇的 Nrf2 信号激活效率更高,驱动 CAT 等抗氧化酶基因的强效表达。

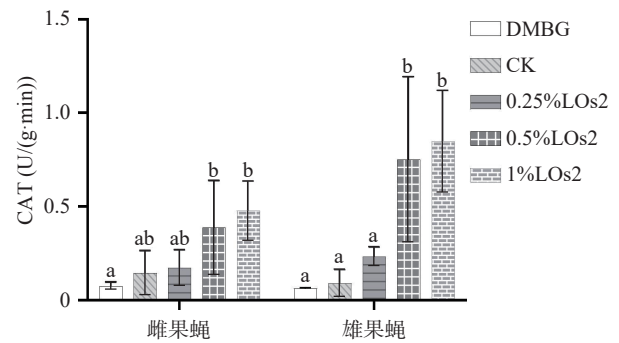


图 5 LOs2 对果蝇组织匀浆中 CAT 活力的影响  
Fig.5 Effect of LOs2 on CAT activity in *D. melanogaster* tissue homogenate

**2.2.5 LOs2 对果蝇 SOD 活力的影响** 如图 6 所示,DMBG 组处理后雄果蝇体内 SOD 活力较高;LOs2 对果蝇 SOD 活性具有显著的性别特异性调控作用( $P<0.05$ )。在 0.25%、0.50%、1.00% 浓度梯度下,雌性果蝇 SOD 活性呈非线性响应,0.50% LOs2 处理组达峰值 10.33 U/mg,较 CK 组提升 5.50 U/mg ( $P<0.05$ );而雄性果蝇则呈现剂量依赖性增强,1.00% 处理组 SOD 活性达 48.23 U/mg( $P<0.05$ )。雌性果蝇在 0.50% 浓度后活性下降,可能源于高剂量 LOs2 引发的反馈性调节机制<sup>[34-35]</sup>,而雄性果蝇的线性响应模式则提示其抗氧化系统具有更强的剂量耐受性。该发现为抗氧化剂的性别精准化应用提供了重要理论依据。

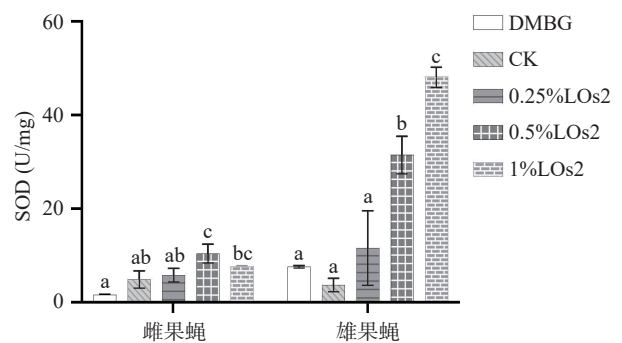


图 6 LOs2 对果蝇组织匀浆中 SOD 活力的影响  
Fig.6 Effect of LOs2 on SOD activity in *D. melanogaster* tissue homogenate

综上,实验结果表明,T-AOC(总抗氧化能力)在 1.00% 剂量组表现最佳,达到 45.87%(雌果蝇)和 76.21%(雄果蝇)。这与前人研究相符<sup>[36]</sup>,这说明 LOs2 的抗氧化活性有效减轻了氧化损伤。LOs2 对 SOD(超氧化物歧化酶)、CAT(过氧化氢酶)的激活

也起到了重要作用。在本研究中发现雄性果蝇对 DMBG 处理组和喂养海带寡糖处理组更敏感,这可能与它们的肠道性别差异有关,这与前人在研究二甲双胍对果蝇抗衰老作用类似<sup>[37-38]</sup>。此外,在 1.00% LOs2 剂量组能显著提高雄果蝇 SOD 和 CAT 的活性,表明高剂量 LOs2 能增强果蝇体内的抗氧化防御系统,这可能是由于高剂量的海带寡糖中更紧凑的结构限制了羟基的形成,使氢原子更活跃,易于从氢氧键中释放出来<sup>[39]</sup>,实现其抗氧化。此外,高剂量寡糖在抗氧化剂中具有数量优势,这与谢爱卿等<sup>[40]</sup>研究高质量的岩藻糖浓度抗氧化性稳定增强结论相一致,多糖能够通过激活抗氧化酶来增强细胞的抗氧化能力。

### 2.3 LOs2 对果蝇体内抗衰老活性的影响

**2.3.1 海带寡糖对果蝇寿命的影响** 如表 2 所示, LOs2 干预显著延长果蝇寿命,最长寿命延长率指标显示,雌性最高延长 54.13%,雄性最高延长 72.00%。此外,LOs2 处理且呈现剂量依赖性与性别二态性特征。特别是高剂量组 1.00% 使雌性果蝇最长存活天数从空白对照组的 8.00±1.15 d 延长至 12.33±0.50 d ( $P<0.05$ ),雄性果蝇则从 7.75±1.50 d 提升至 13.33±1.10 d ( $P<0.05$ )。平均延长寿命中发现雌果蝇和雄果蝇均比 DMBG 组展现出较好的延长寿命特性。

如图 7 所示,随 LOs2 处理浓度的梯度递增 (0.25%、0.50%、1.00%),果蝇生存曲线呈现显著右移趋势,高剂量组雌性半数死亡时间延长 10.88%。雄蝇群体则表现出更高的剂量敏感性,较空白对照组提升 26.86% ( $P<0.05$ )。

#### 2.3.2 LOs2 对 SOD1、SOD2、CAT 基因表达量分析

LOs2 对果蝇中 SOD1 基因表达的影响如图 8 所示,与空白对照组 (CK) 相比,DMBG 组中 SOD1 基因表达量无显著差异 ( $P>0.05$ ),表明 DMBG 对 SOD1 的调控作用较弱或不存在直接关联,这可能是由于 DMBG 激活 AMPK 信号通路时,SOD1 分布于胞质中,独立于 AMPK 信号通路,优先激活 SOD2 基因,与下述结果相吻合;喂养不同剂量 LOs2 均能明显提高 SOD1 基因的表达量,特别是 1.00% LOs2 剂量组,雌、雄果蝇 SOD1 基因的表达量分别为空白对照组 (CK) 的 10.00 和 3.92 倍 ( $P<0.05$ ),是 DMBG 组的 5.65 和 5.68 倍。

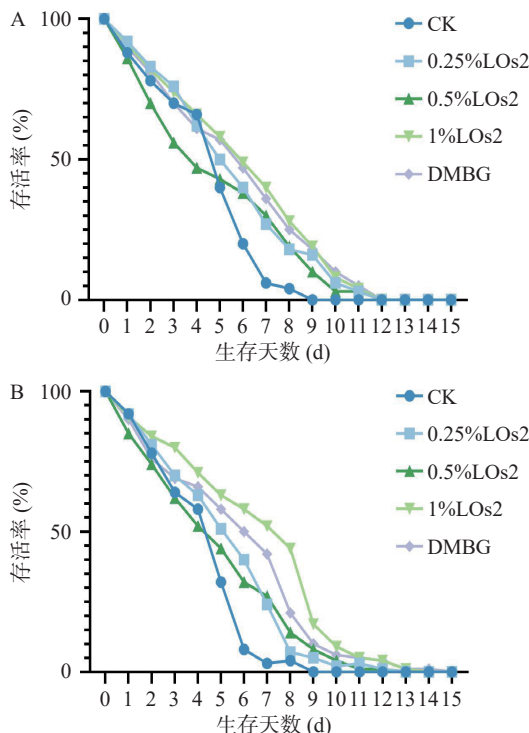


图 7 喂食 LOs2 的果蝇生存曲线

Fig.7 Survival curve of *D. melanogaster* fed LOs2

注: A 为雌果蝇, B 为雄果蝇。

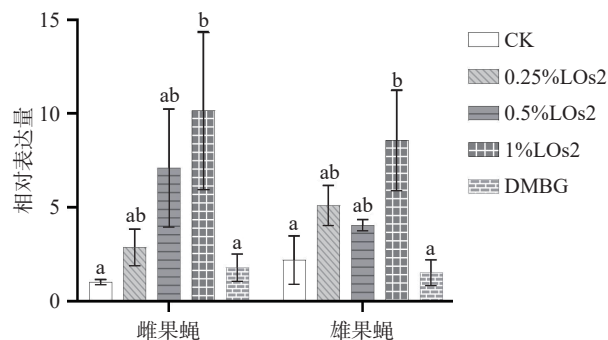


图 8 LOs2 对果蝇中 SOD1 基因表达的影响

Fig.8 Effect of LOs2 on SOD1 gene expression in *D. melanogaster*

LOs2 对果蝇中 SOD2 基因表达的影响如图 9 所示,与空白对照组 (CK) 相比,雌果蝇中所有处理组均能显著提高 SOD2 基因表达量 ( $P<0.05$ ),DMBG 可能通过调节 SOD2 基因表达增强抗氧化能力,从而延缓衰老进程;1.00% LOs2 处理剂量组显著上调

表 2 LOs2 对果蝇寿命的影响

Table 2 Effect of LOs2 on the lifespan of *D. melanogaster*

| 组别        | 平均存活天数(d)  |            | 平均寿命延长率(%) |       | 最长存活天数(d)   |             | 最长寿命延长率(%) |       |
|-----------|------------|------------|------------|-------|-------------|-------------|------------|-------|
|           | 雌          | 雄          | 雌          | 雄     | 雌           | 雄           | 雌          | 雄     |
| CK        | 4.28±0.14  | 4.73±0.62  | -          | -     | 8.00±1.15   | 7.75±1.50   | -          | -     |
| 0.25%LOs2 | 5.75±0.77  | 5.42±0.09  | 34.34      | 14.59 | 11.01±1.00  | 11.67±1.53  | 37.62      | 50.58 |
| 0.50%LOs2 | 5.08±0.25  | 5.06±0.60  | 18.69      | 6.98  | 11.33±1.15* | 12.00±1.00* | 41.63      | 54.83 |
| 1.00%LOs2 | 6.49±0.40* | 6.54±0.30* | 51.64      | 38.26 | 12.33±0.50* | 13.33±1.10* | 54.13      | 72.00 |
| DMBG      | 6.03±0.78  | 6.02±0.57* | 40.89      | 27.27 | 12.00±1.00* | 14.00±1.00* | 50.00      | 80.65 |

注:与空白对照组(CK)相比,寿命具有显著性差异, $P<0.05$ ,以\*表示。

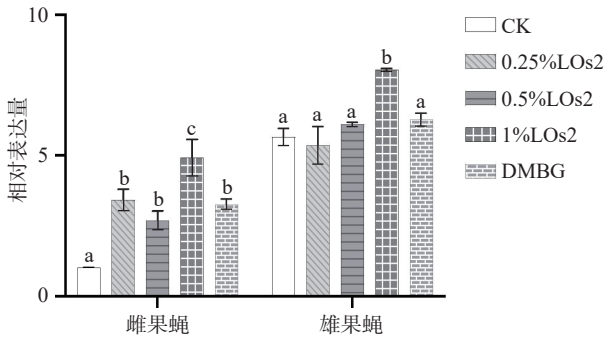


图 9 LOs2 对果蝇中 *SOD2* 基因表达的影响  
Fig.9 Effect of LOs2 on *SOD2* gene expression in *D. melanogaster*

了 *SOD2* 基因( $P<0.05$ ), 为空白对照组的 4.85 倍, 也优于 DMBG 处理组; 而在雄果蝇中, 仅有 1.00% LOs2 剂量组表现出显著差异, 为 CK 的 1.42 倍( $P<0.05$ )。

LOs2 对果蝇中 *CAT* 基因表达的影响如图 10 所示, 与空白对照组(CK)相比, 雌果蝇中喂养不同剂量的 LOs2 后 *CAT* 基因表达量呈明显波动, 低浓度和高浓度处理组均能显著提高 *CAT* 基因表达量( $P<0.05$ ); 而在雄果蝇中, *CAT* 基因表达量有着明显的剂量依赖性, DMBG 处理组的 *CAT* 基因表达量未发生明显变化; 而在 LOs2 处理组中, 仅有 1.00% 剂量组的 LOs2 都显著上调了雌、雄果蝇的 *CAT* 基因( $P<0.05$ ), 分别为 CK 组的 3.87 倍和 2.27 倍, 是 DMBG 组的 1.72 倍和 2.36 倍, 其中雌果蝇与空白对照相比更为显著。

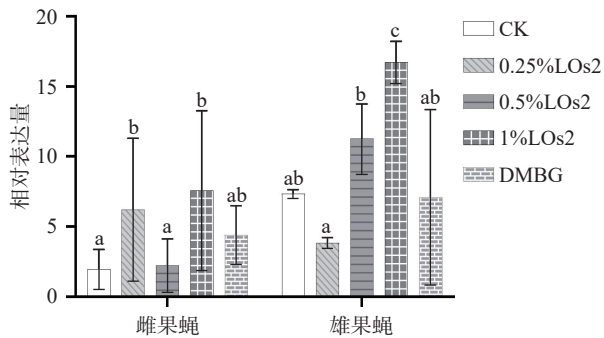


图 10 LOs2 对果蝇中 *CAT* 基因表达的影响  
Fig.10 Effect of LOs2 on *CAT* gene expression in *D. melanogaster*

寿命延长是抗衰老研究中的重要评价指标。在本研究中果蝇平均寿命指标显示, 雌性延长 51.64% ( $P<0.05$ ), 雄性延长 38.26% ( $P<0.05$ ), 与 DMBG 相比(雌 40.89%, 雄 27.27%)表现出更优异的抗衰老作用, 推测这种性别差异可能是通过差异化的自由基清除效率影响体内抗氧化机制, 改变 Nrf2/ARE 通路的差异化调控<sup>[41-42]</sup>。与已报道的其他多糖处理组进行对比, 发现冬虫夏草(CP)多糖对果蝇平均寿命延长了 22.3%<sup>[43]</sup>, 琼脂低聚糖处理后果蝇平均寿命延长率为 11.21% ( $P<0.01$ )<sup>[44]</sup>, 脂多糖能延长果蝇的寿命但未量化增幅<sup>[45]</sup>。由此表明, 海带寡糖具有更高的抗衰

老作用, 可以延长果蝇的寿命。qPCR 实验结果显示, DMBG 组雌性果蝇 *SOD2* 基因表现出高表达量, 说明 DMBG 组可能通过上调 *SOD2* 的基因表达, 激活果蝇的抗氧化防御系统, 从而改善果蝇的整体健康状况并延长寿命<sup>[46]</sup>; 1.00% LOs2 的剂量组均能显著增加雌雄果蝇 *SOD1*、*SOD2* 和 *CAT* 的基因表达量, 也高于 DMBG 组。这进一步证明了 LOs2 通过调节抗氧化酶的基因表达来增强抗氧化能力, 与上述推测即差异化的自由基清除效率从而延缓衰老进程, 延长寿命相吻合。同类效应在其他多糖研究中亦被证实<sup>[47]</sup>; 核黄素研究也显示, 其通过增强 SOD 和 CAT 活性、抑制脂褐素(LF)积累等抗氧化途径延长果蝇寿命<sup>[48]</sup>。另外, 发现果蝇寿命对 LOs2 呈现出一定的剂量依赖性, 尤其是 1% 剂量组对抗氧化酶活性和基因表达的提升最为显著。然而, 过高或过低的剂量可能对果蝇产生毒性或无效的效果, 这与其他研究中多糖类物质的剂量效应规律一致。例如, 铁皮石斛、枸杞等研究发现, 多糖的最佳剂量区间通常在 0.5% 至 1.0% 之间, 超出这一范围可能导致效果的减弱或反效果<sup>[4,49]</sup>。

### 3 结论

本研究证实海带寡糖(LOs2)通过性别特异性激活抗氧化防御系统发挥抗衰老作用, 显著延缓果蝇衰老。实验结果表明 1.00% LOs2 处理使雌性和雄性果蝇的平均寿命分别延长 51.64% 和 38.26%, 显著优于二甲双胍(DMBG)阳性对照组(雌性 40.89%, 雄性 27.27%)及已报道的多糖类物质。果蝇在 LOs2 的作用下生存曲线呈现剂量依赖性右移, 1.00% 剂量组雌、雄半数死亡时间分别延长 10.88% 和 26.86%, 揭示雄性果蝇对 LOs2 剂量变化更敏感。LOs2 通过性别二态性激活抗氧化防御系统, 特别是 1.00% LOs2 组, 一方面 *CAT* 活性大幅提升 962.01%(雄性)和 235.71%(雌性), T-AOC 自由基清除率达 76.21%(雄性)和 45.87%(雌性), MDA 含量降低 61.24%(雄)和 82.77%(雌); 另一方面抗氧化相关基因表达显著上调, *SOD1*(雌 10.00 倍, 雄 3.92 倍)、*SOD2*(雌 4.85 倍, 雄 1.42 倍)以及 *CAT*(雌 3.87 倍, 雄 2.27 倍), 其激活效率也远超 DMBG 组。综上揭示 LOs2 可能通过 Nrf2 通路性别依赖性激活及剂量响应型抗氧化机制, 具有较好的体内外抗氧化作用和潜在抗衰老作用, 可为开发性别定制型海洋源抗衰老功能食品提供新策略。

© The Author(s) 2026. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

### 参考文献

[1] 杨天爱, 夏志, 尚画雨. 二甲双胍经线粒体自噬途径防治衰老相关疾病的研究进展[J]. 中华糖尿病杂志, 2024, 16(2): 264-270.  
[YANG Tianai, XIA Zhi. Still painting rain research progress in

- the prevention and treatment of aging related diseases by metformin through mitochondrial autophagy[J]. Chinese Journal of Diabetes, 2024, 16(2): 264–270. ]
- [ 2 ] WANG Y, DONG C, HAN Y, et al. Immunosenescence, aging and successful aging[J]. Frontiers in Immunology, 2022, 13: 942796.
- [ 3 ] CORTESELLI E M, GIBBS-FOURNOY E, SIMMONS S O, et al. Long chain lipid hydroperoxides increase the glutathione redox potential through glutathione peroxidase 4[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects, 2019, 1863(5): 950–959.
- [ 4 ] SHEN H, GONG M, HU J, et al. *Lycium barbarum* polysaccharide's protective effects against PM2.5-induced cellular senescence in HUVECs[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2024, 274: 116232.
- [ 5 ] LESSEL C E, PARKES T L, DICKINSON J, et al. Sex and genetic background influence superoxide dismutase (cSOD)-related phenotypic variation in *Drosophila melanogaster*[J]. G3, 2017, 7(8): 2651–2664.
- [ 6 ] LIU Tao, LI Li, LI Baishu, et al. Phosphine inhibits transcription of the catalase gene through the DRE/DREF system in *Drosophila melanogaster*[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 12913.
- [ 7 ] MAIORINO M, URSINI F, BOSELLO V, et al. The thioredoxin specificity of *Drosophila* GPx: A paradigm for a peroxiredoxin-like mechanism of many glutathione peroxidases[J]. Journal of Molecular Biology, 2007, 365(4): 1033–1046.
- [ 8 ] 宁利敏, 朱玉翠, 于光, 等. 几种海藻功能寡糖的结构、制备、活性与应用研究进展[J]. 海洋科学, 2021, 45(2): 144–151. [ NING Limin, ZHU Yucui, YU Guang, et al. Recent advances in the structure, preparation, activity, and application of several marine seaweed functional oligosaccharides[J]. Marine Sciences, 2021, 45(2): 144–151. ]
- [ 9 ] JAYAPALA N, TORAGALL V, B S G K, et al. Preparation, characterization, radical scavenging property and antidiabetic potential of laminarioligosaccharides derived from laminarin[J]. Algal Research, 2022, 63: 102642.
- [ 10 ] ZHENG Lixin, LIU Yang, TANG Shijie, et al. Preparation methods, biological activities, and potential applications of marine algae oligosaccharides: A review[J]. Food Science and Human Wellness, 2023, 12(2): 359–370.
- [ 11 ] ZHENG Zhiguo, DAI Ali, LIU Yonggui, et al. Sustainable alginate lyases catalyzed degradation of bio-based carbohydrates[J]. Frontiers in Chemistry, 2022, 10: 1008010.
- [ 12 ] 杨嘉欣, 黄显健, 黄良凤, 等. 不同方法修饰的海带多糖结构及自由基清除能力比较[J]. 现代食品科技, 2025, 41(3): 271–278. [ YANG Jiaxin, HUANG Xianjian, HUANG Liangfeng, et al. Comparison on the structures and free radical scavenging abilities of the *Laminaria japonica* polysaccharides modified by different methods[J]. Modern Food Science and Technology, 2025, 41(3): 271–278. ]
- [ 13 ] 孙琰晴, 丁玉竹, 梁广津, 等. 荣成海带养殖区营养盐结构及时空分布特征[J]. 海洋科学, 2024, 48(7): 68–77. [ SUN Yanqing, DING Yuzhu, LIANG Guangjin, et al. Nutrient structure and temporal and spatial distribution characteristics of kelp aquaculture areas in Rongcheng[J]. Marine Sciences, 2024, 48(7): 68–77. ]
- [ 14 ] 蔡惠文, 张平平, 刘好真, 等. 海带多因子生长模型建立研究[J]. 应用海洋学学报, 2023, 42(4): 708–717. [ CAI Huiwen, ZHANG Pingping, LIU Haozhen, et al. Multi-factor growth model for *Saccharina japonica*[J]. Journal of Applied Oceanography, 2023, 42(4): 708–717. ]
- [ 15 ] AN E K, HWANG J, KIM S J, et al. Comparison of the immune activation capacities of fucoidan and laminarin extracted from *Laminaria japonica*[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2022, 208: 230–242.
- [ 16 ] CHEN Jichen, RASHID A, WANG Shuqi, et al. Metabolisms and multiple functions of laminaran in marine algae under global change: A critical review[J]. Carbohydrate Polymers, 2024, 327: 121652.
- [ 17 ] 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 Chunguang. Preliminary study on the alginate oligosaccharide with different structure induced-resistance and its mechanisms[D]. Dalian: Dalian Polytechnic University, 2020. ]
- [ 18 ] HUANG Yan, HE Miaoyuan, ZHANG Jianming, et al. White tea aqueous extract: A potential anti-aging agent against high-fat diet-induced senescence in *Drosophila melanogaster*[J]. Foods, 2024, 13(24): 4034.
- [ 19 ] 胡莎. 根皮苷对果蝇抗衰老的机理研究[D]. 天津: 天津科技大学, 2012. [ HU Sha. Studies on anti-aging mechanism of phloridzin in *Drosophila melanogaster*[D]. Tianjin: Tianjin University of Science & Technology, 2012. ]
- [ 20 ] NAN Nan, LIU Yuntong, YAN Zhipeng, et al. Ozone induced multigenerational glucose and lipid metabolism disorders in *Drosophila*[J]. Science of the Total Environment, 2024, 951: 175477.
- [ 21 ] 丁浩森, 谢作亮, 谢琰, 等. 羊栖菜活性多糖的提取与生物活性研究进展[J]. 药物生物技术, 2015, 22(4): 369–372. [ DING Haomiao, XIE Zuoliang, XIE Yan, et al. Research progress of extraction and biological activities in polysaccharides from *Sargassum fusiforme*[J]. Chinese Journal of Pharmaceutical Biotechnology, 2015, 22(4): 369–372. ]
- [ 22 ] 卞立红, 袁红梅, 汪洋, 等. 不同配方培养基对果蝇生长和繁殖的影响[J]. 天津农业科学, 2012, 18(3): 144–146, 160. [ BIAN Lihong, YUAN Hongmei, WANG Yang, et al. Effect of different culture medium on growth and reproduction of deosophia[J]. Tianjin Agricultural Sciences, 2012, 18(3): 144–146, 160. ]
- [ 23 ] 史建勋, 茅海琼, 胡卓逸. 麦冬多糖对家蚕、果蝇寿命和对衰老小鼠单胺氧化酶及血清溶血素的影响[J]. 中国中药杂志, 2009, 34(13): 1737–1740. [ SHI Jianxun, MAO Haiqiong, HU Zhuoyi. Effects of *Ophiopogon japonicus* polysaccharide on life span of silkworm and *Drosophila melanogaster* and on monoamine oxidase and serum hemolysin in aging mice[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2009, 34(13): 1737–1740. ]
- [ 24 ] 夏梓堃, 殷礼造, 郑云浩, 等. 羊栖菜多糖对果蝇抗氧化作用和寿命的影响[J]. 药物生物技术, 2018, 25(2): 130–134. [ XIA Zikun, YIN Lizao, ZHENG Yunhao, et al. Effect of the *Sargassum fusiforme* polysaccharides on the anti-oxidation action and longevity of *Drosophila melanogaster*[J]. Pharmaceutical Biotechnology, 2018, 25(2): 130–134. ]
- [ 25 ] 项铮, 苏存锦, 施爱明, 等. 二甲双胍抗衰老临床研究与作用机制研究进展[J]. 医药导报, 2022, 41(3): 366–371. [ XIANG Zheng, SU Cunjin, SHI Aiming, et al. Research progress of clinical trial and mechanism of anti-aging effect of metformin[J]. Herald of Medicine, 2022, 41(3): 366–371. ]
- [ 26 ] CHO S I, JO E R, JANG H S. Metformin alleviates auditory cell senescence by mitophagy induction[J]. Neuroscience Research, 2025, 213: 86–94.
- [ 27 ] YANG Yuanhan, LU Xiaoyong, LIU Ning, et al. Metformin

- decelerates aging clock in male monkeys[J]. *Cell*, 2024, 187(22): 6358–6378. e29.
- [ 28 ] POMATTO L C D, WONG S, CARNEY C, et al. The age- and sex-specific decline of the 20s proteasome and the Nrf2/CncC signal transduction pathway in adaption and resistance to oxidative stress in *Drosophila melanogaster*[J]. *Aging*, 2017, 9(4): 1153–1185.
- [ 29 ] 史晋源, 钟浩, 王倩倩, 等. 甲鱼肽对果蝇寿命及其抗氧化活性的影响[J]. *食品工业科技*, 2021, 42(11): 321–327. [ SHI Jinyuan, ZHONG Hao, WANG Qianqian, et al. Effect of soft-shelled turtle peptide on the lifespan and antioxidant activities of *Drosophila melanogaster*[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2021, 42(11): 321–327. ]
- [ 30 ] 王红, 陈纯, 王轶菲, 等. 紫甘薯提取物对高脂饲喂果蝇的抗氧化作用机制[J]. *中国食品添加剂*, 2015, 26(10): 77–81. [ WANG Hong, CHEN Chun, WANG Yifei, et al. The antioxidant effect of purple sweet potato extract on high-fat diet *Drosophila melanogaster*[J]. *China Food Additives*, 2015, 26(10): 77–81. ]
- [ 31 ] HUANG Kerui, MIAO Ting, CHANG Kai, et al. Impaired peroxisomal import in *Drosophila* oenocytes causes cardiac dysfunction by inducing upd3 as a peroxikine[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 2943.
- [ 32 ] 刘雅慧. Keap1-Nrf2-ARE 通路对果蝇 Kc 细胞对溴氰菊酯耐受的关联研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2019. [ LIU Yahui. Association of Keap1-Nrf2-ARE pathway with deltamethrin tolerance in *Drosophila* Kc cells[D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2019. ]
- [ 33 ] ESQUIVEL A R, DOUGLAS J C, LOUGHRAN R M, et al. Assessing the influence of curcumin in sex-specific oxidative stress, survival and behavior in *Drosophila melanogaster*[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2020, 223(Pt 22): jeb223867.
- [ 34 ] 高灿. 果蝇求偶行为的神经反馈调节及代谢变化研究[D]. 南京: 东南大学, 2022. [ GAO Can. The study of feedback neuro-modulation and metabolic changes of male courtship in *Drosophila* [D]. Nanjing: Southeast University, 2022. ]
- [ 35 ] 张露丹, 王瑞雪, 孙林. 果蝇基因剂量补偿的实现机制[J]. *生物学通报*, 2021, 56(3): 11–13. [ ZHANG Ludan, WANG Ruixue, SUN Lin. Realization mechanism of gene dosage compensation in *Drosophila*[J]. *Bulletin of Biology*, 2021, 56(3): 11–13. ]
- [ 36 ] 孔鹏, 姚翠鸾, 齐丽薇, 等. 海带多糖的抗衰老作用及其机理的研究[J]. *河北农业大学学报*, 2007, 30(4): 63–66. [ KONG Peng, YAO Cuiluan, QI Liwei, et al. Anti-aging effect and mechanism of polysaccharide from *Laminaria japonica* on *Drosophila melanogaster*[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2007, 30(4): 63–66. ]
- [ 37 ] NA H J, PYO J H, JEON H J, et al. Deficiency of Atg6 impairs beneficial effect of metformin on intestinal stem cell aging in *Drosophila*[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2018, 498(1): 18–24.
- [ 38 ] TORRES W, NAVA M, GALBÁN N, et al. Anti-aging effect of metformin: A molecular and therapeutical perspective[J]. *Current Pharmaceutical Design*, 2020, 26(35): 4496–4508.
- [ 39 ] WANG Junqiao, HU Shuzhen, NIE Shaoping, et al. Reviews on mechanisms of *in vitro* antioxidant activity of polysaccharides [J]. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2016, 2016(1): 5692852.
- [ 40 ] 谢爱卿, 杨海川, 徐兴然, 等. 发酵法岩藻多糖的硫酸化及其抗氧化活性研究[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2023, 48(2): 65–72. [ XIE Aiqing, YANG Haichuan, XU Xingran, et al. On sulfated modification and anti-oxidant activity of fucose-containing exopolysaccharide from microbial fermentation[J]. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 2023, 48(2): 65–72. ]
- [ 41 ] LI Shijie, SONG Zhuoyue, LIU Tingting, et al. Polysaccharide from *Ostrea rivularis* attenuates reproductive oxidative stress damage via activating Keap1-Nrf2/ARE pathway[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2018, 186: 321–331.
- [ 42 ] JIANG Xiaoyou, GUO Qiqiang, WANG Shanshan, et al. DNA damage response pathway regulates Nrf2 in response to oxidative stress[J]. *Science Advances*, 2025, 11(30): eadu9555.
- [ 43 ] ZHU Yiling, YU Xiaofeng, GE Qi, et al. Antioxidant and anti-aging activities of polysaccharides from *Cordyceps cicadae*[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 157: 394–400.
- [ 44 ] MA Chao, YANG Kun, WANG Yifan, et al. Anti-aging effect of agar oligosaccharide on male *Drosophila melanogaster* and its preliminary mechanism[J]. *Marine Drugs*, 2019, 17(11): 632.
- [ 45 ] JOHN R, ABOLAJI A O, ADEDARA A O, et al. Jobelyn® extends the life span and improves motor function in *Drosophila melanogaster* exposed to lipopolysaccharide via augmentation of antioxidant status[J]. *Metabolic Brain Disease*, 2022, 37(4): 1031–1040.
- [ 46 ] CHEN Shengyang, YANG Qian, CHEN Xuan, et al. Bioactive peptides derived from crimson snapper and *in vivo* anti-aging effects on fat diet-induced high fat *Drosophila melanogaster*[J]. *Food & Function*, 2020, 11(1): 524–533.
- [ 47 ] 王博, 陈美琼, 郭翔宇, 等. 马齿苋多糖提取优化及抗氧化活性研究[J]. *北华大学学报(自然科学版)*, 2022, 23(4): 471–477. [ WANG Bo, CHEN Meiqiong, GUO Xiangyu, et al. Optimization of extraction process and antioxidant activities of polysaccharide from *Portulaca oleracea*[J]. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 2022, 23(4): 471–477. ]
- [ 48 ] ZOU Y X, RUAN M H, LUAN J, et al. Anti-aging effect of riboflavin via endogenous antioxidant in fruit fly *Drosophila melanogaster*[J]. *The Journal of Nutrition, Health and Aging*, 2017, 21(3): 314–319.
- [ 49 ] DUAN Hui, YU Qun, NI Yang, et al. Dose-dependent effect of *Dendrobium officinale* polysaccharide on anti-aging in *Caenorhabditis elegans*: A metabolomics analysis focused on lipid and nucleotide metabolism regulation[J]. *Food Bioscience*, 2024, 61: 104615.