

DOI:10.3969/j.issn.2096-8248.2024.04.003

海洋细菌 PDA46 对番茄的促生作用及转录组分析*

杨星月, 杨晓丹, 陆跃岭, 杭新楠, 王淑芳

(江苏海洋大学 海洋科学与水产学院, 江苏 连云港 222005)

摘要:为探究海洋解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*) PDA46 对番茄幼苗生长发育的影响, 试验首先采用盆栽灌根的方式检测菌株 PDA46 对番茄幼苗鲜质量、干质量以及根鲜质量、干质量的影响, 之后采集茎尖幼嫩叶片进行转录组测序, 并通过 GO 富集和 KEGG 通路富集分析海洋细菌 PDA46 作用下番茄幼苗差异基因的表达与调控。结果表明: 海洋生防细菌 PDA46 对番茄植株有较好促生作用, 5.75×10^8 CFU/mL 浓度的发酵液促进效果显著高于 5.75×10^4 CFU/mL。与对照组相比, 番茄幼苗鲜质量、干质量以及根鲜质量、干质量分别显著增加 24.3%, 10.7%, 48.2%, 33.3% ($P < 0.05$)。茎尖叶片转录组分析发现了 1 576 个差异表达基因(DEGs)。GO 富集分析中发现 DEGs 主要富集在细胞支架、微管细胞骨架、核酸酶活性、细胞周期等; KEGG 通路富集分析中发现 DEGs 主要富集在碳代谢、植物激素信号传导、丙酮酸代谢、苯丙氨酸代谢、脂肪酸降解等代谢途径。综上所述, 海洋细菌 PDA46 能显著促进番茄幼苗生长, 促进与植物生长相关基因和抗病基因差异表达。该试验可为海洋微生物菌剂的研发提供新的菌株资源。

关键词: 番茄; 海洋解淀粉芽孢杆菌; 促生; 转录组

中图分类号: S9 **文献标志码:** A **文章编号:** 2096-8248(2024)04-0018-07

引用格式: 杨星月, 杨晓丹, 陆跃岭, 等. 海洋细菌 PDA46 对番茄的促生作用及转录组分析[J]. 江苏海洋大学学报(自然科学版), 2024, 33(4): 18-24.

Growth Promotion Effects and Transcriptome Analysis of Marine Bacteria PDA46 on Tomato

YANG Xingyue, YANG Xiaodan, LU Yueling, HANG Xinnan, WANG Shufang
(School of Marine Science and Fisheries, Jiangsu Ocean University, Lianyungang 222005, China)

Abstract: To explore the effect of marine *Bacillus amyloliquefaciens* PDA46 on the growth and development of tomato seedlings, the experiment was firstly conducted to detect the effects of strain PDA46 on the fresh and dry mass of tomato seedlings and the fresh and dry mass of roots by potting and root irrigation, after which the young leaves of stem tips were collected for transcriptome sequencing and analyzed for the expression and regulation of differentially expressed genes in tomato seedlings under the action of the marine bacterium PDA46 by GO enrichment and KEGG pathway enrichment. The results showed that marine bio-control bacteria PDA46 had good growth-promoting effects on tomato plants, and the promotion effect of fermentation broth at the concentration of 5.75×10^8 CFU/mL was significantly higher than that of 5.75×10^4 CFU/mL. Compared with the control group, the fresh weight, dry weight, root fresh weight and root dry

* 收稿日期: 2024-05-15; 修订日期: 2024-05-26

基金项目: 江苏海洋大学研究生科研与实践创新计划项目(KYCX2022-66); 江苏高校“海洋科学”优势学科建设工程项目

作者简介: 杨星月(1999—), 女, 四川成都人, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源与利用, (E-mail) yxy203125@163.com。

通信作者: 王淑芳(1976—), 女, 河北保定人, 副教授, 博士, 研究方向为海洋微生物抗菌微生物资源开发和海洋微生物生物防治, (E-mail) wang_sf@jou.edu.cn。

weight of tomato seedlings increased significantly by 24.3%, 10.7%, 48.2% and 33.3% ($P < 0.05$). Transcriptome analysis of stem tip leaves identified 1 576 differentially expressed expression genes (DEGs). GO enrichment analysis showed that DEGs were mainly enriched in cell scaffold, microtubule cytoskeleton, nuclease activity, cell cycle and so on. KEGG pathway enrichment analysis found that DEGs was mainly concentrated in carbon metabolism, plant hormone signal transduction, pyruvate metabolism, phenylalanine metabolism, fatty acid degradation and other metabolic pathways. In summary, marine bacteria PDA46 can significantly promote the growth of tomato seedlings and promote the differential expression of plant growth-related genes and disease resistance genes. This experiment can provide a new strain resource for the research and development of marine microbial agents.

Key words: tomato; *Bacillus amyloliquefaciens*; growth promotion; transcriptome

0 引言

番茄(*Solanum lycopersicum* Linnaeus)是茄科多年生草本植物,世界各地广泛种植,在农业经济和粮食安全生产中占有重要地位,具有很高的经济价值^[1]。然而,番茄在生长过程中会受到各种真菌、细菌、病毒和线虫疾病的阻碍,造成作物损伤和产量降低^[2-4]。番茄早疫病是最具破坏性的疾病,能感染番茄的所有部位以及所有生长阶段,严重情况下,会导致发生脱叶、枝干燥和过早落果,由此造成的经济损失高达 70%~80%^[5]。

在所有防治方法中,生物防治是一种可持续发展的策略,可作为抑制植物病害和提高作物产量的重要手段^[6-7]。生防细菌通常是从植物、水果或土壤中分离出来,而海洋环境中分离得到的生防细菌研究相对较少。海洋微生物具有独特的新陈代谢和生理能力,能够在极端的环境中繁衍生息,并产生陆地微生物通常不具有的新型代谢物^[8-9]。凌晓宁等^[10]从海底淤泥中筛选得到一株解淀粉芽孢杆菌 HY2-1,对指状青霉有较高的拮抗作用;海洋解淀粉芽孢杆菌 BMY-2 对绿色木霉和链孢菌有很强的抑制作用,在农业生产中应用范围宽广^[11]。

基因表达的转录调控在植物对环境的适应和抗逆性方面起着重要作用,已经被广泛应用于检测生物对各种刺激的反应^[12]。转录因子是调节基因转录表达的重要系统,通过与下游靶基因启动子中的顺式元件特异性结合,来调节生物体中的信号级联反应。

本实验室前期以茄链格孢菌(*Alternaria solani*)为指示菌,筛选获得一株对番茄早疫病有抑制作

用的拮抗菌株海洋解淀粉芽孢杆菌 PDA46,室内盆栽试验证明其对番茄早疫病有良好的防治效果。为验证海洋细菌 PDA46 对番茄幼苗的促生作用及促生机制,本文以海洋解淀粉芽孢杆菌 PDA46 为试验菌株,通过室内盆栽试验测定菌株 PDA46 对番茄幼苗植株鲜质量、干质量以及根鲜质量、干质量的影响,再采用转录组学测序分析技术对该菌株发酵液处理后番茄幼苗茎尖幼嫩叶片的差异表达基因进行分析。

1 材料和方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌株和植物 供试拮抗菌:从连云港海域中的条斑紫菜表面分离得到,编号 PDA46。

供试病原菌:番茄早疫病菌(*A. solani*),来自中国农业科学院生物防治研究所,本实验室保存。

供试番茄幼苗:于宿迁市沐阳大棚蔬菜种植基地购买的长势及各项生长指标相近、未感染早疫病原菌、对早疫病原菌无拮抗能力的普通番茄幼苗。

1.1.2 主要试剂和仪器 建库试剂盒 NEBNext® UltraTM RNA Library Prep Kit(Illumina, USA); 多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒(北京天根生化科技有限公司)。

SHP-250 生化培养箱(绍兴市尚城仪器制造有限责任公司);M1-211A 超净工作台(苏州进化设备有限公司);YXQ-LS-50SII 立式压力蒸汽灭菌器(上海博迅实业有限公司医疗设备厂);UltraSPec 3300 Pro 紫外可见分光光度计(GE Amersham Biosciences 安玛西亚公司)。

1.2 方法

1.2.1 海洋细菌 PDA46 发酵液的制备 从 PDA 斜面上刮取一环解淀粉芽孢杆菌 PDA46 接种于 PDB 培养基中, 28 °C、180 r/min 恒温振荡培养 48 h。随后用无菌水把发酵液稀释配制成 5.75×10^8 , 5.75×10^4 CFU/mL, 用于盆栽灌根接种^[13]。

1.2.2 海洋细菌 PDA46 对番茄幼苗的促生作用测定 将稀释好的海洋细菌 PDA46 发酵液浇灌于幼苗根部, 对照加入等量无菌水, 每组处理共 10 株, 每株 10 mL, 7 d 灌根一次。14 d 后将植株连根拔起, 洗净根部的土壤, 吸干水分, 分别称量植株(地上部分, 下同)和根部的鲜质量。然后烘干至质量不再变化时, 分别称量植株和根的干质量。

1.2.3 番茄幼苗茎尖幼嫩叶片样品采集与处理 接种第 14 d 时, 采集 5.75×10^8 CFU/mL 处理组和未接种发酵液的茎尖幼嫩叶片, 重复 3 次, 擦净表面的灰尘和杂质, 用于总 RNA 提取和转录文库构建与测序。

1.2.4 海洋细菌 PDA46 诱导番茄幼苗促生的转录组分析 样品委托深圳微科盟科技集团有限公司进行 RNA 的提取和质检, 并进行转录组学测序及建库分析。采用 Trizol 法提取番茄幼苗叶片总 RNA 并构建文库, 使用 Qubit 2.0 Fluorometer 进行初步定量, Agilent 2100 Bioanalyzer 进行检测。经检验合格之后进行 Illumina 测序, 将测序所得到的原始数据进行过滤, 计算 Q20 和 Q30 的含量。使用 HISAT2 v2.0.5 构建参考基因组并与过滤后的数据进行对比, 分析补充番茄幼苗中原有基因组的注释信息。使用 edgeR 3.18.1 软件筛选差异表达

基因($P < 0.05$, $|\log_2 FC| \geq 1$), 通过 cluster Profiler 3.4.4 软件实现差异表达基因的 GO 富集分析和 KEGG 通路富集分析。

1.3 数据统计与分析

试验数据采用 SPSS 27.0 进行分析, 以最小显著差数法(LSD)分析差异显著性。使用 Origin 2021 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 海洋细菌 PDA46 对番茄幼苗促生作用测定

盆栽试验表明, 不同浓度海洋生防细菌 PDA46 对番茄幼苗生长发育有一定的促进作用, 浓度高的促进作用更显著, 且在高浓度处理组中各指标均达到最大值。由表 1 可知, 番茄幼苗植株鲜质量、干质量以及根鲜质量经 5.75×10^8 CFU/mL 海洋解淀粉芽孢杆菌 PDA46 发酵液处理后与对照组存在极显著差异($P < 0.001$), 增长率分别为 24.3%, 10.7% 和 48.2%; 根干质量与对照组间存在显著差异($P < 0.05$), 增长率为 33.3%。番茄幼苗根鲜质量、根干质量与经 5.75×10^4 CFU/mL 发酵液处理后与对照组相比无显著差异($P > 0.05$), 鲜质量、干质量显著高于对照组($P < 0.05$), 增长率分别为 9.1% 和 5.0%。经 5.75×10^8 CFU/mL 和 5.75×10^4 CFU/mL 发酵液分别处理后, 各处理组之间干质量存在极显著差异($P < 0.001$), 番茄幼苗鲜质量、根鲜质量和根干质量存在显著差异($P < 0.05$)。说明菌液浓度在 5.75×10^8 CFU/mL 时促生效果最好。

表 1 海洋细菌 PDA46 对番茄幼苗生长指标的影响

Table 1 Effect of marine bacteria PDA46 on the growth indices of tomato seedlings

菌液浓度/ (CFU · mL ⁻¹)	植株鲜质量/g		植株干质量/g		根鲜质量/g		根干质量/g	
	0 d	14 d	0 d	14 d	0 d	14 d	0 d	14 d
CK	9.48 ± 0.13 ^a	14.11 ± 0.17 ^{cB}	0.89 ± 0.21 ^{bB}	1.40 ± 0.01 ^{cB}	0.06 ± 0.01 ^a	0.56 ± 0.05 ^{bB}	0.01 ± 0.01 ^a	0.06 ± 0.01 ^{bA}
5.75×10^4	9.59 ± 0.07 ^a	15.40 ± 0.49 ^{bAB}	0.94 ± 0.01 ^{bAB}	1.47 ± 0.01 ^{bB}	0.06 ± 0.01 ^a	0.63 ± 0.01 ^{bAB}	0.01 ± 0.01 ^a	0.07 ± 0.01 ^{bA}
5.75×10^8	9.81 ± 0.27 ^a	17.54 ± 0.81 ^{aA}	1.07 ± 0.42 ^{aA}	1.55 ± 0.02 ^{aA}	0.07 ± 0.01 ^a	0.83 ± 0.06 ^{aA}	0.01 ± 0.01 ^a	0.08 ± 0.02 ^{aA}

注: 表中数据为平均值 ± 标准差。不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$), 不同大写字母表示差异极显著($P < 0.001$)。下同。

2.2 数据质控报告

对原始数据进行过滤之后, 获得超过 3×10^7 bp 的 Clean reads, 处理组和对照组共 6 个样品的转录组原始数据过滤后, Q20 均达到 99% 以上, Q30 达到 97% 以上, 符合进一步分析要求。

2.3 差异表达基因(DEGs)的筛选

对经海洋生防细菌 PDA46 处理前后的番茄幼苗植株转录组进行比对发现, 与对照组相比, 共有 1 576 个差异表达基因, 其中 904 个基因表达上调, 672 个基因表达下调(见图 1)。

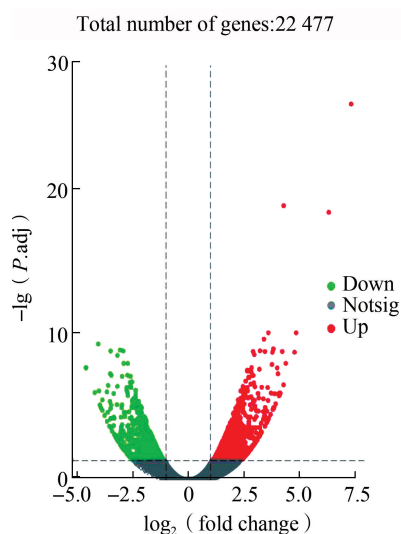


图 1 海洋生防细菌 PDA46 灌根番茄幼苗 14 d 的差异表达基因火山图

Fig. 1 Volcano map of differentially expressed genes in tomato seedlings irrigated with the marine bio-control bacteria PDA46 after 14 days

2.4 番茄幼苗茎尖嫩叶转录组 DEGs 的 GO 功能富集分析和 KEGG 通路富集分析

差异表达基因涉及生物学过程、分子功能和细胞组成(涉及前 30 个条目),结果如图 2 所示。在生物学过程(Biological process)中,DEGs 主要富集在叶序发育(phyllome development)(上调 227 个,下调 193 个)、细胞周期(cell cycle)(上调 241 个,下调 139 个)、生殖系统发育(reproductive shoot system development)(上调 184 个,下调 131 个)等条目。在分子功能(Molecular function)中,DEGs 主要富集在核酸酶活性(nuclease activity)(上调 285 个,下调 168 个)、ATP 酶活性(ATPase activity)(上调 265 个,下调 167 个)、内切酶活性(endonuclease activity)(上调 257 个,下调 139 个)等条目。在细胞组成(Cellular component)中,DEGs 主要富集在细胞支架(cytoskeleton)(上调 191 个,下调 131 个)、微管细胞骨架(microtubule cytoskeleton)(上调 155 个,下调 70 个)、微管相关复合体(microtubule associated complex)(上调 64 个,下调 17 个)等条目。

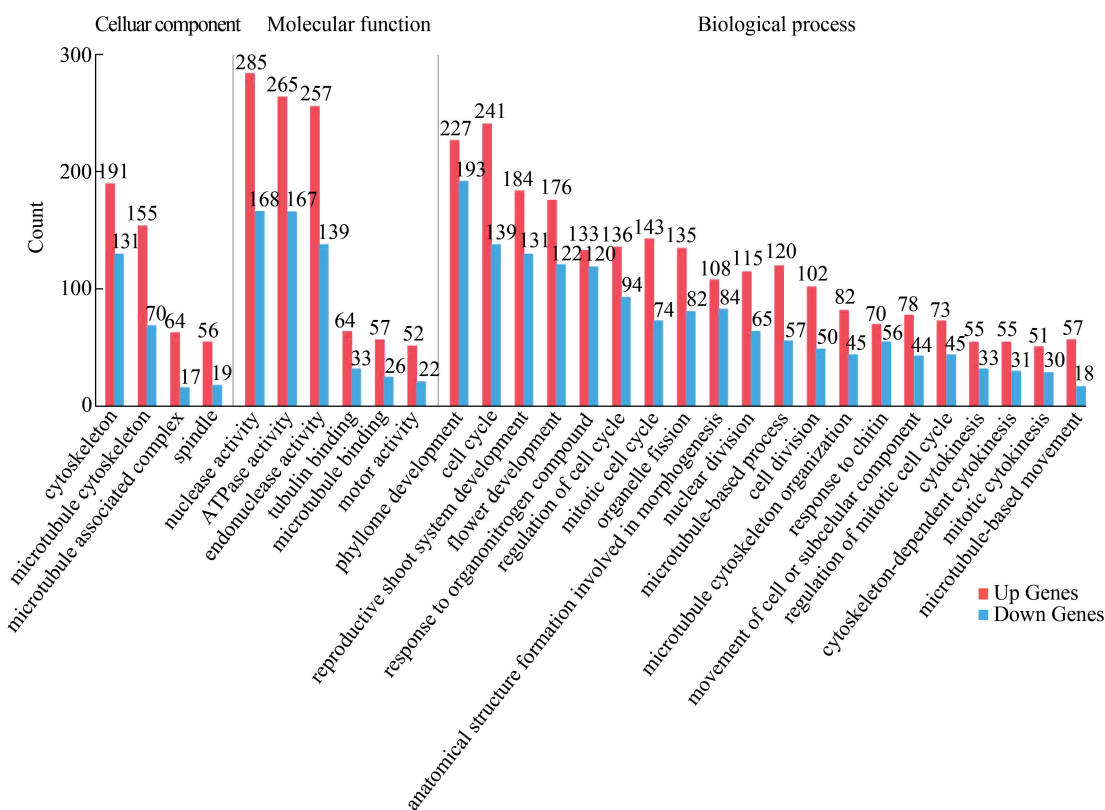


图 2 海洋生防细菌 PDA46 灌根番茄幼苗 14 d 后差异表达基因的 GO 富集分析

Fig. 2 GO enrichment analysis of differentially expressed genes of tomato seedlings irrigated with marine bio-control bacteria PDA46 after 14 days

对差异表达基因进行 KEGG 富集分析,在 $P < 0.05$ 的前提下,共富集到 14 条代谢通路,结果如图 3 所示。DEGs 主要富集在 4 条代谢通路,分别为:碳代谢(Carbon metabolism, $P = 0.0023$),共富集到 230 个差异表达基因(上调 77 个,下调 153 个);植物激素信号传导(Plant hormone signal transduction, $P = 0.0140$),共富集到 215 个差异表达基因(上调 88 个,下调 127 个);丙酮酸代谢(Pyruvate

metabolism, $P = 0.0197$),共富集到 93 个差异表达基因(上调 33 个,下调 60 个);甘油磷脂代谢(Glycerophospholipid metabolism, $P = 0.0251$),共富集到 90 个差异表达基因(上调 40 个,下调 50 个)。其余主要参与的代谢途径有脂肪酸降解(Fatty acid degradation, $P = 0.0170$)、光合作用(Photosynthesis, $P = 0.0022$)、苯丙氨酸代谢(Phenylalanine metabolism, $P = 0.0323$)通路等。

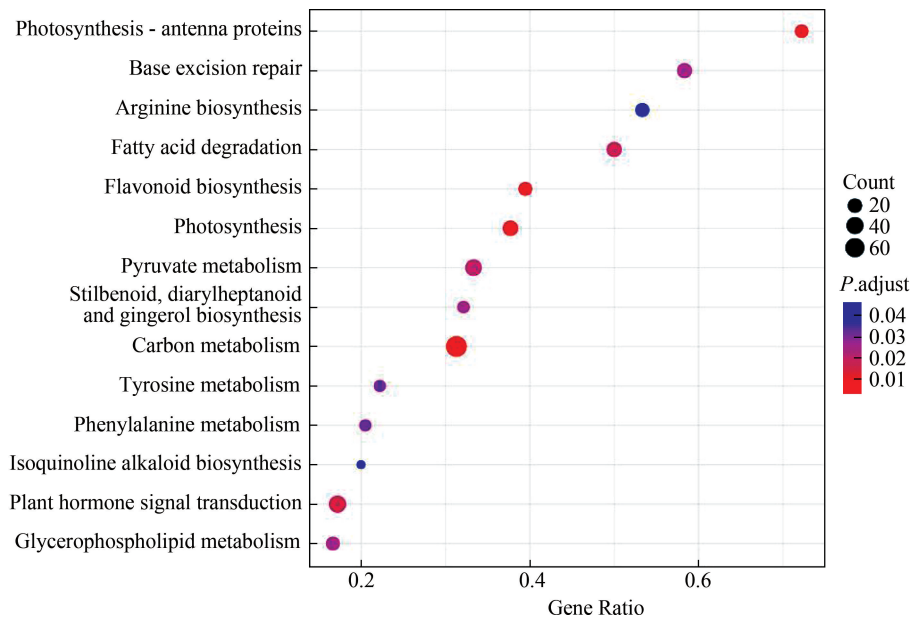


图 3 海洋生防细菌 PDA46 灌根番茄幼苗 14 d 后差异表达基因的 KEGG 富集通路图

Fig. 3 KEGG-enriched pathway of differentially expressed genes in tomato seedlings irrigated with marine bio-control bacteria PDA46 after 14 days

2.5 番茄幼苗茎尖嫩叶转录组 DEGs 功能鉴定

在碳代谢通路中,上调基因 *Solyc01g104000.3*, *Solyc02g082850.3*, *Solyc02g091560.3* 以及 *Solyc02g082830.2* 参与编码丝氨酸甲基转移酶的合成;基因 *Solyc10g083760.2* 编码合成苏氨酸;基因 *Solyc04g006970.3* 编码合成磷酸烯醇丙酮酸羧化酶(PEPC);基因 *Solyc01g057430.3* 编码合成乙酰辅酶 A;其余基因参与编码果糖二磷酸醛缩酶、6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶、苹果酸脱氢酶、己糖激酶、丙酮酸激酶、磷酸甘油酸激酶等。推断施加海洋生防细菌 PDA46 发酵液后,番茄幼苗的光合作用和呼吸作用增强,促进植株生长发育。

在植物激素信号传导通路中,上调基因 *Solyc03g121060.3*, *Solyc10g084020.1*, *Solyc01g111310.3* 参与生长素 IAA 合成;基因 *Solyc02*

g083520.2, *Solyc06g074320.3* 和 *Solyc02g061990.3* 属于 bZIP 转录因子家族;基因 *Solyc08g082630.3* 属于 ARF 转录因子家族;其他基因参与编码赤霉素合成、磷转移蛋白合成、多糖水解、细胞新陈代谢等途径共同促进番茄幼苗生长发育。

在丙酮酸代谢通路中,上调基因 *Solyc09g091070.2*, *Solyc08g066360.3*, *Solyc03g115990.2* 和 *Solyc03g071590.3* 参与编码苹果酸脱氢酶;基因 *Solyc04g008740.3*, *Solyc01g106780.3*, *Solyc09g082970.3*, *Solyc03g007810.3* 和 *Solyc01g049650.3* 参与编码丙酮酸激酶;基因 *Solyc06g053400.3* 编码 2-异丙基苹果酸合酶;其余基因编码乙酰基磷酸酶、苹果酸合成酶、生物素羧基载体蛋白、延胡索酸水化酶、氢硫辛酸脱氢酶、磷酸烯醇丙酮酸羧化酶、醛酮还原酶等。这些基因共同参与调控活性氧代

谢、光合作用、呼吸作用、细胞代谢等途径,增强番茄幼苗植株的防御功能和促进生长发育。

在苯丙氨酸代谢通路中,上调基因 *Solyc10g008110.3* 和 *Solyc03g042560.2* 编码苯丙氨酸解氨酶;基因 *Solyc08g066260.3*, *Solyc08g006750.3*, *Solyc08g068600.3* 和 *Solyc08g068670.3* 编码组氨酸脱羧酶;基因 *Solyc07g008470.3* 和 *Solyc10g085350.2* 编码巨噬细胞移动抑制因子;其余基因编码羧基裂解酶、酰胺酶酪氨酸脱羧酶、编码氨基转移酶等。推断这些基因共同作用,响应番茄幼苗植株的免疫系统,增强番茄幼苗抗病性。

3 讨论

植物的长势以及鲜质量、干质量等生长指标可以用来评价植株健康生长的情况。史怡梦等^[14]发现芽孢杆菌 YB-2 通过合成 IAA 等物质促进紫花苜蓿生长;解淀粉芽孢杆菌 SQ-2 可以提高水稻根茎干鲜质量、茎长与茎粗^[15]。本研究中发现海洋生防细菌 PDA46 可以促进植株生长,这与杨晓云等^[16]研究解淀粉芽孢杆菌 B1619 对番茄幼苗各项生长指标有显著提高的结果一致。本文以不同浓度的海洋生防细菌 PDA46 发酵液浇灌番茄幼苗,研究结果显示发酵液浓度越高促生效果越显著,植株长势越旺,其鲜质量、干质量以及根鲜质量、根干质量较对照组有显著增加($P < 0.05$)。

本文利用转录组测序分析番茄幼苗经海洋生防细菌 PDA46 发酵液处理后基因表达特征的变化,发现处理组中有 1 576 个差异表达基因,在 GO 富集分析中,差异表达基因主要富集在细胞支架、微管细胞骨架、核酸酶活性、细胞周期、叶序发育等功能上;在 KEGG 富集通路分析中,差异表达基因主要富集在碳代谢、植物激素信号传导、丙酮酸代谢、甘油磷脂代谢等通路上。推测海洋生防细菌 PDA46 诱导番茄幼苗后,可能是通过影响植物细胞形态、细胞内酶代谢等来调控植株生长发育与抗病性。

在植物激素中,水杨酸(SA)是一种由苯丙氨酸途径产生的化合物,通常被认为是参与植物诸多关键过程的信号分子。SA 被广泛描述为植物中具有多种功能的生长发育调节剂,在器官形态、顶端优势、根和细胞扩张等过程中发挥关键作用^[17]。SA 的合成有两条途径:① 通过异分支酸合酶(ICS)合成分支酸;② 由苯丙氨酸通过苯丙氨酸解氨酶(PAL)合成^[18]。苯丙氨酸代谢途径增强,PAL 活

性加大,可以诱导叶片中作为信号分子的 SA 水平增加,从而有助于植株生长发育。有研究指出,在盐胁迫环境下,SA 含量的提升增大了海绵细胞数量,促进了二氧化碳扩散,从而光合作用强度加大,杜鹃幼苗生长得到改善^[19];Andrea 等^[20]指出 SA 的积累对番茄植株的根系生长有促进作用。ARF 基因家族是植物生长信号通路中极其重要的转录因子,在生长素信号传导和调节生长素反应基因表达等方面发挥作用。bZIP 转录因子可以参与调节植物器官合成、组织分化、碳代谢等植物的发育和生理过程。本试验发现,海洋细菌 PDA46 处理番茄幼苗 14 d 后,属于 ARF 和 bZIP 转录因子家族的差异基因表达上调,番茄幼苗长势更旺,光合作用强度增强。有研究指出,ARFs 基因可以响应 IAA 信号,诱导苦荞下胚轴伸长^[21];刘闵豪等^[22]发现 ARFs 对杜仲幼苗的生长发育具有调控作用,其中 Eu-ARF19.2 在叶片中的表达显著高于其他基因;属于 bZIP 基因家族的光转录因子 HY5 可以和 COP1 结合,并在植株发育、开花、光合作用和植物信号传导等方面发挥作用^[23]。从 DEGs 功能鉴定结果中不难发现,一些基因不止参与调控一种代谢通路,说明各个代谢途径相互协同作用,共同促进番茄幼苗生长,提高抗病能力。

综上所述,海洋细菌 PDA46 不仅可以有效防治番茄早疫病,还能促进番茄幼苗植株生长发育,表明海洋解淀粉芽孢杆菌 PDA46 作为生防菌有很好的应用前景。研究多样化的基因和功能,为进一步研究生防机制提供了新的数据和调控基因资源,对番茄育种具有重要意义。

参考文献:

- [1] CARMEN C, FERNANDO Y L, GLORIA L C, et al. QTL mapping of fruit mineral contents provides new chances for molecular breeding of tomato nutritional traits[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(5): 903-913.
- [2] 韦建明,黄鑫,肖遥,等.接种 TYLCV 弱毒株对番茄植株对灰霉病和白粉病耐受性的影响[J]. *核农学报*, 2023, 37(10): 1976-1986.
- [3] 高振峰,赵佳.贝莱斯芽孢杆菌 ZSY-1 脂肽物质对番茄采后软化及早疫病发生的影响[J]. *西北农业学报*, 2022, 31(1): 89-98.
- [4] 陈娜,李晓鹏,刘进法,等.番茄病程相关蛋白 SIPR1b 基因的克隆、表达及其在青枯菌胁迫下的功能分析[J]. *农业生物技术学报*, 2023, 31(12): 2477-2489.

- [5] ADHIKARI P, OH Y, PANTHEE D R. Current status of Early Blight resistance in tomato; an update[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(10): 2019-2040.
- [6] ALEJANDRO M, VICTORIA H, FERNANDO D, et al. Paecilomyces and its importance in the biological control of agricultural pests and diseases[J]. Plants (Basel, Switzerland), 2020, 9(12): 132-140.
- [7] 严浩,于佳乐,朱强,等. 草莓灰霉病原菌分离鉴定及拮抗微生物筛选[J]. 江苏海洋大学学报(自然科学版), 2024, 33(1): 16-23.
- [8] WALI A F, MAJID S, RASOOL S, et al. Natural products against cancer: review on phytochemicals from marine sources in preventing cancer[J]. Saudi Pharmaceutical Journal, 2019, 27(6): 767-777.
- [9] SALEH S M, ABDELRAZEK S A, HASSAAN R A. Isolation and identification of marine microbial products[J]. Journal of Genetic Engineering and Biotechnology, 2021, 19(1): 162-171.
- [10] 凌晓宁,鄢陆琪,张荣,等. 一株拮抗柑橘绿霉病海洋微生物的分离筛选鉴定及其所产活性物质稳定性研究[J]. 江西农业大学学报, 2022, 44(6): 1529-1537.
- [11] 李欢,曹雪梅,陈茹,等. 高效拮抗链孢霉和绿色木霉海洋细菌的筛选及鉴定[J]. 南方农业学报, 2019, 50(7): 1519-1526.
- [12] XU MEI J, BAODI D, BEHROUZ S, et al. Control of abscisic acid catabolism and abscisic acid homeostasis is important for reproductive stage stress tolerance in cereals[J]. Plant Physiology, 2011, 156(2): 647-662.
- [13] 谢梓语,郭恩辉,孙宇波,等. 枯草芽孢杆菌 B1409 对番茄和辣椒的防病促生作用[J]. 植物保护学报, 2018, 45(3): 520-527.
- [14] 史怡梦,张旖璐,张莹,等. 紫花苜蓿根际芽孢杆菌 YB-2 的鉴定及其生防和促生能力分析[J]. 植物保护学报, 2023, 50(2): 391-401.
- [15] 李雪,李容欧,孔美懿,等. 解淀粉芽孢杆菌 SQ-2 对水稻的促生作用[J]. 生物技术通报, 2024, 40(2): 109-119.
- [16] 杨晓云,陈志谊,蒋盼盼,等. 解淀粉芽孢杆菌 B1619 对番茄的促生作用[J]. 中国生物防治学报, 2016, 32(3): 349-356.
- [17] RAMALINGAM R, Lee I. Regulation of salicylic acid, jasmonic acid and fatty acids in cucumber (*Cucumis sativus* L.) by spermidine promotes plant growth against salt stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(12): 3315-3322.
- [18] YANG Lu, BU Sijia, ZHAO Shengxue, et al. Transcriptome and physiological analysis of increase in drought stress tolerance by melatonin in tomato[J]. Plos One, 2022, 17(5): 1-23.
- [19] ZHENG Jian, MA Xiaohua, ZHANG Xule, et al. Salicylic acid promotes plant growth and salt-related gene expression in *Dianthus superbus* L. (Caryophyllaceae) grown under different salt stress conditions[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2018, 24(2): 231-238.
- [20] ANDREA C, MARINA P, SERGI M, et al. An enzymatically hydrolyzed animal protein-based biostimulant (pepton) increases salicylic acid and promotes growth of tomato roots under temperature and nutrient stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11(11): 953-964.
- [21] 郝彦蓉,杜伟,侯思宇,等. 苦荞 ARF 基因家族的鉴定及生长素诱导下的表达模式[J]. 中国农业科学, 2020, 53(23): 4738-4749.
- [22] 刘闵豪,李龙,叶靖,等. 杜仲 ARF 基因家族全基因组鉴定和表达分析[J]. 林业科学, 2021, 57(3): 170-180.
- [23] BHATNAGAR A, SINGH S, KHURANA P J, et al. HY5-COP1: the central module of light signaling pathway[J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2020, 29(4): 1-21.

(责任编辑:褚金红 实习编辑:易圣杰)