

链霉菌 TOR3209 及其挥发性有机化合物对番茄枯萎病的生防作用和效果

赵琳琳^{1,2#}, 张秀敏^{1#}, 贺羽茜², 马佳², 张梦一^{2,3}, 王旭², 贾楠²,
彭杰丽^{2*}, 胡栋^{2*}

1 河北大学 生命科学学院, 河北 保定

2 河北省农林科学院农业资源环境研究所, 河北省土壤培肥与农业绿色发展重点实验室, 河北 石家庄

3 河北农业大学 农学院, 河北 保定

赵琳琳, 张秀敏, 贺羽茜, 马佳, 张梦一, 王旭, 贾楠, 彭杰丽, 胡栋. 链霉菌 TOR3209 及其挥发性有机化合物对番茄枯萎病的生防作用和效果[J]. 微生物学报, 2026, 66(1): 231-245.

ZHAO Linlin, ZHANG Xiumin, HE Yuxi, MA Jia, ZHANG Mengyi, WANG Xu, JIA Nan, PENG Jieli, HU Dong. Biocontrol evaluation of *Streptomyces* TOR3209 and its volatile organic compounds against tomato *Fusarium* wilt[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(1): 231-245.

摘要: 【目的】探究链霉菌 TOR3209 及其挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOCs)对番茄枯萎病的防治效果, 分析并挖掘抗病相关差异表达基因, 为开发绿色环保的生物农药提供有效策略。【方法】设置不同浓度(1.0×10^1 、 1.0×10^3 、 1.0×10^5 、 1.0×10^7 CFU/mL)的菌株 TOR3209 菌悬液与番茄共培养, 对番茄接种木贼镰孢(*Fusarium equiseti*), 测定其病情指数; 在微型温室中开展菌株 TOR3209 的 VOCs 与番茄共培养试验, 评估其 VOCs 对 *F. equiseti* 侵染番茄的影响; 对抗病效果显著的番茄进行转录组学分析, 筛选其 VOCs 诱导的差异表达基因, 并进行实时荧光定量 PCR (RT-qPCR)验证。【结果】不同浓度的菌株 TOR3209 菌悬液对番茄枯萎病均具防治效果, 其中 1.0×10^7 CFU/mL 菌悬液处理的防治效果最好($P < 0.01$); 不同数量培养有菌株 TOR3209 的小平皿处理对番茄枯萎病的生防效果与对照组相比差异显著, 30 个小平皿浓度处理的防治效果最好($P < 0.01$); 通过转录组分析发现 *CXE17*、*LRR-RLK*、*F-box*、*TIP1-I Aquaporin* 以及 *Peroxidase* 等抗病相关基因上调, 荧光定量分析表明菌株 VOCs 与番茄共培养可提升抗病相关基因的表达量, 说明转录组测序结果可靠。【结论】菌株 TOR3209 的 VOCs 通过诱导番茄抗病相关基因上调表达,

资助项目: 国家重点研发计划(2021YFD1900904); 国家自然科学基金(32270020); 河北省农林科学院科技创新专项课题(2022KJCXZX-ZHS-3)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2021YFD1900904), the National Natural Science Foundation of China (32270020), and the Special Project of Scientific and Technological Innovation of Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences (2022KJCXZX-ZHS-3).

[#]These authors contributed equally to this work.

*Corresponding authors. E-mail: HU Dong, donghu1983@163.com; PENG Jieli, 13653110506@163.com

Received: 2025-06-20; Accepted: 2025-07-31; Published online: 2025-08-25

有效防治 *F. equiseti* 侵染导致的番茄枯萎病，为防治枯萎病的生物制剂研发奠定了理论基础。

关键词：番茄；链霉菌 TOR3209；枯萎病；生物防治

Biocontrol evaluation of *Streptomyces* TOR3209 and its volatile organic compounds against tomato *Fusarium* wilt

ZHAO Linlin^{1,2#}, ZHANG Xiumin^{1#}, HE Yuxi², MA Jia², ZHANG Mengyi^{2,3}, WANG Xu², JIA Nan², PENG Jieli^{2*}, HU Dong^{2*}

1 College of Life Sciences, Hebei University, Baoding, Hebei, China

2 Hebei Key Laboratory of Soil Fertility Improvement and Agricultural Green Development, Institute of Agro-resources and Environment, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang, Hebei, China

3 College of Agronomy, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei, China

Abstract: [Objective] To explore the control effects of *Streptomyces* TOR3209 and its volatile organic compounds (VOCs) on tomato *Fusarium* wilt and mine the differentially expressed genes related to disease resistance, thus providing effective strategies for the development of environmentally friendly biofungicides. [Methods] Strain TOR3209 suspensions of different concentrations (1.0×10^1 , 1.0×10^3 , 1.0×10^5 , and 1.0×10^7 CFU/mL) were co-cultured with tomato seedlings, and *Fusarium equiseti* was inoculated on the seedlings. The disease severity was graded. The co-culture experiment of VOCs from strain TOR3209 with tomato seedlings was conducted in a micro-greenhouse to evaluate the effect of VOCs on tomato seedlings infected by *F. equiseti*. Transcriptomic analysis was conducted on tomato seedlings with significant disease resistance to mine the differentially expressed genes induced by VOCs, which were then verified by RT-qPCR. [Results] The suspensions of strain TOR3209 at different concentrations all had control effects on tomato *Fusarium* wilt. Among them, the 1.0×10^7 CFU/mL suspension had the best control effect ($P < 0.01$). The biocontrol effects of different quantities of small dishes cultured with strain TOR3209 on tomato *Fusarium* wilt were significantly different from that of the control group. The group of 30 small dishes showed the best control effect ($P < 0.01$). The transcriptomic analysis showed that the expression levels of disease-resistance genes encoding *CXE17*, *LRR-RLK*, *F-box*, *TIP1-1 Aquaporin*, and *Peroxidase* were upregulated. Fluorescence quantitative analysis indicated that co-culture of VOCs from the strain with tomato seedlings upregulated the expression levels of disease-resistance genes, indicating that the transcriptomic sequencing results were reliable. [Conclusion] The VOCs of strain TOR3209 effectively prevent and control tomato *Fusarium* wilt caused by *F. equiseti* infection by inducing the upregulated expression of disease-resistance genes in tomato seedlings. The findings lay a theoretical foundation for the research and development of biofungicides for the prevention and control of *Fusarium* wilt.

Keywords: tomato; *Streptomyces* TOR3209; *Fusarium* wilt; biocontrol

番茄是世界上消费量第二大的蔬菜作物, 在各国广泛种植^[1-2]。随着种植规模的扩大, 各种病害逐渐显现, 严重损害了番茄的产量和品质, 对其生产构成重大威胁^[3-6]。其中, 由尖孢镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)引起的番茄枯萎病是一种土传病害, 主要危害根部和茎基部^[7]; 番茄晚疫病^[8]由疫霉(*Phytophthora infestans*)引起, 多数病害发生在果实和叶片; 灰葡萄孢菌和腐皮镰孢菌则会导致植物灰霉病、根腐病等^[9-10]。目前, 番茄病害的防治方法主要有化学防治和农业防治, 包括土壤熏蒸、采用抗病品种等, 但这些方法存在局限性, 防治过程中需耗费大量人力、物力和财力, 防治成本较高^[11]。传统化学防治需在种植过程中喷洒农药, 这不仅会污染环境, 还容易使病菌产生抗药性, 导致防治效率降低^[12]。随着科技进步和环保意识增强, 寻求一种更可持续、更高效的病害防治方式已迫在眉睫。

生物防治作为一种新型有机、环境友好的病害防控手段正逐渐受到重视。尤其在番茄枯萎病防治领域, 众多研究者开始利用生防菌替代传统化学农药。近年来, 大量研究聚焦于不同生防菌株的筛选及其在植物病害防治中的应用效果。例如, Mekonnen 等^[2]发现芽孢杆菌分离株 BDU A1 和假单胞菌分离株 BBDUA2 在温室条件下可显著降低番茄细菌性萎蔫病发病率。Kim 等^[13]研究指出直丝紫链霉菌(*Streptomyces rectiviolaceus*) DY46 对番茄灰霉病有较好抑制效果。Xiao 等^[14]发现链霉菌属(*Streptomyces* sp.) FX13 培养提取物能显著抑制灰霉菌生长。还有研究表明由灰绿链霉菌(*Streptomyces griseoviridis*)制成的生物制剂可用于防治镰孢菌、腐霉菌和疫霉菌等引起的植物病害^[15], 利迪链霉菌(*Streptomyces lydicus*) WYEC108 可显著降低作物根腐病、猝倒病发病率^[16]。以上研究表明生防菌可显著降低病菌对番茄及其他作物的侵染导致的发病率。然而, 这些研究均在温室条件下进行, 将菌株直接应用于大田存在一定局限性, 通常因温度和湿度影响其活性, 导致防治

效果不佳^[17], 因此开发更适合大田的防治措施是后续研究重点。

为克服菌株应用不稳定的局限性, 研究者将关注点转向菌株产生的挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOCs)。生防菌产生的 VOCs 在生物防治中的积极作用已被多项研究证实, 其不仅能显著促进植物生长发育, 还能降低真菌引起的作物病害发生率。Boukaew 等^[18]发现 *Streptomyces philanthi* RM-1-138 产生的 VOCs 可抑制齐整小核菌(*Sclerotium rolfsii*)的菌丝生长。Pipponzi 等^[19]研究了链霉菌(*Streptomyces* sp.) SA51 对生菜的影响, 发现其产生的 VOCs 对尖孢镰孢菌莴苣专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *lactuca*)引起的作物病害具有强大生防潜力。Yun 等^[20]指出暹罗芽孢杆菌(*Bacillus siamensis*)产生的 VOCs 可通过抑制灰霉菌的代谢和致病性降低收获的樱桃番茄果实上的灰霉病发生率。此外, 白囊耙齿菌(*Irpex lacteus*) LL210 产生的 VOCs 可增强番茄对灰霉菌的抗性^[21], 阿塔卡马假单胞菌(*Pseudomonas atacamensis*) GZ-3 产生的 VOCs 可显著抑制胶孢炭疽菌(*Colletotrichum gloeosporioides*)的菌丝生长和分生孢子萌发, 并诱导杨树合成黄酮类化合物, 帮助其抵抗 *C. gloeosporioides* 侵染^[22], 异常威克汉姆酵母(*Wickerhamomyces anomalus*)的 VOCs 可显著抑制链格孢菌(*Alternaria alternata*)生长, 有望作为生物菌剂解决番茄采后黑点问题^[23]。

尽管已有许多关于生防菌株及其 VOCs 在提高作物抗病能力方面的研究, 但大多聚焦于生防菌筛选和生防效果评价, 对其发挥作用的具体途径及抗病机理鲜有报道。Song 等^[24]指出辣椒素预处理可诱导拟南芥 *PR2* 和 *PDF1.2* 基因表达上调, 激活水杨酸和茉莉酸信号通路, 进而表现出对假单胞菌的诱导抗性。Kong 等^[25]发现细菌挥发性化合物 2,3-丁二醇的不同立体异构体可诱导辣椒中防御标志基因表达, 增强植物抗病能力。本研究采用的菌株链霉菌 TOR3209 是一株多功能益生菌, 前期研究表明其具有优良的促生、抗逆和抗病作用, 如可显著促进番

茄植株生长,施用链霉菌 TOR3209 的植株果实在后期表现出质量优势^[26]。Ma 等^[27]研究发现,在寒冷胁迫下链霉菌 TOR3209 可显著提高番茄的耐冷性。He 等^[28]指出链霉菌 TOR3209 的 VOCs 在平皿上可显著促进烟草生长,提高烟草生物量。赵琳琳等^[29]研究证明链霉菌 TOR3209 及其 VOCs 对木贼镰孢菌(*Fusarium equiseti*)表现出显著拮抗作用,在平皿试验中可显著提高烟草抗木贼镰孢菌侵染能力;对链霉菌 TOR3209 的 VOCs 成分进行分析并通过试验验证,确认十七烷可提高烟草抗病能力,且发现 VOCs 提高烟草抗病能力的主要途径是诱导系统抗性。前期研究仅发现其在平皿试验中的生防效果,其在温室盆栽中的效果尚不明确。本研究聚焦于链霉菌 TOR3209 的菌悬液及其 VOCs 在番茄盆栽试验中的生防效果评价,并在基因层面进一步验证,以期为基于菌株 TOR3209 的生防菌剂开发提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

培育番茄的基质为育苗专用基质,由石家庄农友生物科技有限公司提供。

链霉菌(*Streptomyces*) TOR3209,是从番茄根际分离得到的一株多功能益生菌。

木贼镰孢菌(*Fusarium equiseti*),由河北省农林科学院农业资源环境研究所农业微生物工作室保存。

供试番茄品种为‘凯越 F1’。

1.2 培养基

PDA 培养基(g/L):去皮马铃薯 300.00,葡萄糖 20.00,琼脂 18.00;用于植物病原真菌培养。

高氏一号培养基(g/L):可溶性淀粉 20.00, KNO₃ 1.00, K₂HPO₄ 1.00, MgSO₄ 0.50, FeSO₄ 0.01, 琼脂 18.00;用于链霉菌 TOR3209 的培养。

1.3 链霉菌 TOR3209 对番茄枯萎病的防治效果评价

1.3.1 链霉菌 TOR3209 菌悬液及病原菌菌液的制备

将菌株 TOR3209 划线于高氏一号培养基上,置于 30 °C 培养箱中培养 3 d。配制 10 mmol/L 的氯化镁溶液,用接种环刮取菌株 TOR3209,与氯化镁溶液混合^[30]。按照稀释涂布法对菌悬液进行系列稀释,获得不同浓度的菌悬液(1.0×10¹、1.0×10³、1.0×10⁵、1.0×10⁷ CFU/mL)备用。

将木贼镰孢菌划线于 PDA 培养基上,置于 30 °C 培养箱中培养 3 d。用接种环刮取病菌,置于 PDA 培养液中,30 °C、180 r/min 振荡培养 3 d,调整菌液浓度为 1.0×10⁷ CFU/mL 备用^[31]。

1.3.2 链霉菌 TOR3209 对番茄枯萎病的防治试验

对番茄种子进行消毒处理,采用 10% 次氯酸钠溶液与无菌水等比例混合,将种子浸泡其中清洗 30 min,随后用流动清水清洗 1 h,晾干备用。将消毒后的种子播入 32 孔育苗盘(54 cm×29 cm×5 cm),放入日光温室中进行光照 12 h/黑暗 12 h 培养,日光温室环境温度为 25 °C,相对湿度为 60%。待番茄长到 4 叶期时,选取长势一致的幼苗移栽至育苗钵,缓苗 2 d 后向番茄根部加入 10 mL 不同浓度的菌悬液^[32],以向番茄根部加入 10 mL 氯化镁溶液为对照,继续放入日光温室培养。共培养 10 d 后采用伤根浸泡法^[33]对番茄进行染病操作,即将番茄从育苗基质中移除,剪掉部分根部,浸泡于病菌菌悬液中(10 株/150 mL) 1 h 后,重新栽回育苗钵。每个处理 10 株番茄,试验重复 3 次。继续培养 72 h 后按照 Yang 等^[34]描述的方法查看病情指数,即观察每株番茄同一部位 2 个叶片的卷曲萎蔫程度,病级共 6 级:0 表示叶片正常;1 表示叶片 0–20% 卷曲萎蔫;2 表示叶片 21%–40% 卷曲萎蔫;3 表示叶片 41%–60% 卷曲萎蔫;4 表示叶片 61%–80% 卷曲萎蔫;5 代表叶片 81%–100% 卷曲萎蔫。病情指数、防治效果的

计算分别如公式(1)、(2)所示。

$$\text{病情指数} = 100 \times \frac{\sum(\text{病叶数} \times \text{相应级数})}{(\text{总叶数} \times 5)} \quad (1)$$

$$\text{防治效果} = \frac{(\text{对照病情指数} - \text{处理病情指数})}{\text{对照病情指数}} \times 100\% \quad (2)$$

1.4 链霉菌 TOR3209 的 VOCs 对番茄枯萎病的防治效果评价

1.4.1 链霉菌 TOR3209 及病原菌悬液的制备

将菌株 TOR3209 划线于倒有高氏一号培养基的小平皿(直径为 35 mm)上, 置于 30 °C 培养箱中培养 3 d 备用。病原菌悬液的制备同 1.3.1 节。

1.4.2 链霉菌 TOR3209 的 VOCs 对番茄枯萎病的防治试验

育苗操作同 1.3.2 节, 缓苗 2 d 后将 10 株番茄放于微型温室中, 每个微型温室放入不同数量培养有菌株 TOR3209 的小平皿(10、20、30、40 个), 对照处理是不放入小平皿。共培养 10 d 后采取同样方法进行染病操作。试验重复 3 次。72 h 后查看番茄的病情指数及防治效果, 计算方法同公式(1)和公式(2)。

1.5 链霉菌 TOR3209 的 VOCs 对番茄基因表达的影响

将与菌株 TOR3209 小平皿共培养且染病 72 h

的番茄叶片和对照组叶片分别放入研钵中研磨, 随后放入 2 mL 离心管, 置于液氮中保存并送测。对照组与处理组各设 3 个重复。转录组测序工作由上海派森诺生物科技股份有限公司完成, 测序流程如下: RNA 提取→RNA 质量的检测→测序文库构建→文库质检→上机测序。

1.6 实时荧光定量 PCR (RT-qPCR)验证抗病相关差异表达基因

选择与菌株 TOR3209 的 VOCs 共培养后, 与对照组相比差异显著且表达量较高的 6 个基因作为候选基因进行荧光定量分析。使用 NCBI-BLAST-Primer BLAST 设计引物, 以 *actin* 作为内参基因, 内参基因与候选基因的引物均由生工生物工程(上海)股份有限公司合成, 具体见表 1。采用测序公司返回的 RNA 作为试验样本, cDNA 反转录与 RT-qPCR 程序参照北京全式金生物技术股份有限公司的试剂盒流程进行, 试验重复 3 次。采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算基因相对表达量。

1.7 数据分析

采用 SPSS 26.0 软件进行数据处理和分析, 使用 LSD 法进行显著性差异分析, $P < 0.05$ 表示结果显著, $P < 0.01$ 表示结果极显著。采用 WPS Excel 绘制柱状图。利用 GraphPad Prism 10 中的 t

表1 用于RT-qPCR的候选基因引物序列

Table 1 Candidate gene primer sequences for RT-qPCR

Genes ID	Genes name	Primer sequences (5'→3')
Solyc02g085800	<i>CXE17</i>	F: TGCTTACGACGATGGGTTCC R: AGCACTGTCACCACCAATGA
Solyc04g081080	<i>LRR-RLK</i>	F: AATGGCTCTGTACCACGCTC R: CGGAGAGGAAGTTGTGAGCA
Solyc07g044920	<i>F-box</i>	F: GCTAATTAGTCGCCCGGAA R: ACAATGCCGTTACATGGACCT
Solyc10g083880	<i>TIP1-1 Aquaporin</i>	F: CAGCCGGATAGCAATCGGAA R: TGCAACACCTGAACCTGAGC
Solyc02g079490	<i>CFAT</i>	F: GTTGCAAGTGCAGTGCATGA R: ACCAGCGCAGGTGTATCTTC
Solyc09g018590	<i>Peroxidase</i>	F: AAGTGGAGTCTTCCTGTGCG R: TGTTGTTGGCTGCACTCAGA
<i>actin</i>	<i>actin</i>	F: GCAGCATGTACCCAGGTCTT R: GGATCTTCGATGCGGACCTT

检验对相对基因表达量进行显著性分析并作图。

2 结果与分析

2.1 链霉菌 TOR3209 可以降低番茄枯萎病的病情指数

由图 1 可知，接种不同浓度的菌株 TOR3209 菌悬液均对木贼镰孢菌的侵染具有防

治效果。从图 2 可知，对照组番茄病情指数最高，为 60.00；接种浓度为 1.0×10^7 CFU/mL 的番茄在进行染病 72 h 后的病情指数为 27.78，计算得出其防治效果为 53.7%。接种菌悬液浓度为 1.0×10^1 、 1.0×10^3 、 1.0×10^5 CFU/mL 时的病情指数分别为 38.89、33.33、38.89，防治效果分别为 35.2%、44.5%、35.2%。

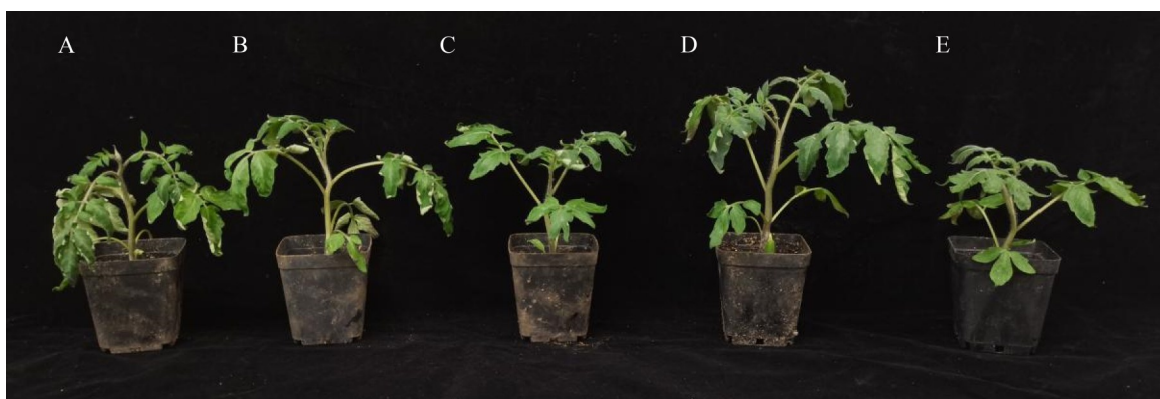


图1 接种不同浓度菌悬液对番茄枯萎病的防治效果

Figure 1 The control effect of inoculating different concentrations of bacterial suspensions on tomato fusarium wilt. A: Control (Add 10 mL of 10 mmol/L magnesium chloride solution to the root); B–E: The suspensions of strain TOR3209 at concentrations of 1.0×10^1 , 1.0×10^3 , 1.0×10^5 , and 1.0×10^7 CFU/mL were inoculated in sequence.

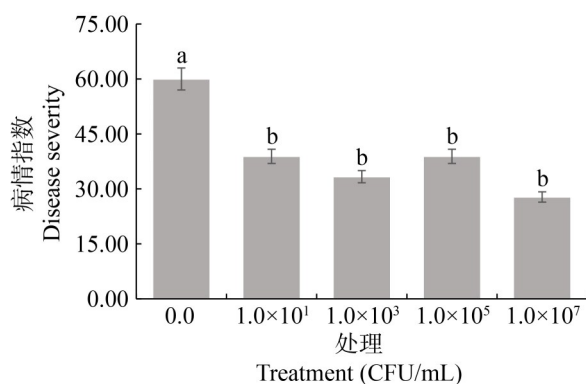


图2 接种不同浓度菌株TOR3209降低番茄病情指数。柱上不同小写字母表示差异极显著($P < 0.01$)。

Figure 2 Inoculation of different concentrations of the TOR3209 strain reduced the disease severity of tomatoes. Different lowercases on the bars indicate extremely significant differences at $P < 0.01$ level.

2.2 链霉菌 TOR3209 的 VOCs 可以提高番茄抗枯萎病能力

由图 3 可知，在微型温室中番茄与不同数量的培养有菌株 TOR3209 的小平皿共培养，产生的 VOCs 浓度会有所不同，经木贼镰孢菌侵染后番茄的病情指数也不同，处理组与对照组相比均显著降低。对照组病情指数为 68.75，经 10、20、30、40 个小平皿浓度处理的番茄病情指数分别为 35.00、35.00、27.50、40.00 (图 4)，计算得知防治效果分别为 49.1%、49.1%、60.0%、41.8%。

2.3 链霉菌 TOR3209 的 VOCs 影响番茄基因表达

经转录组测序分析，对照组中检测到

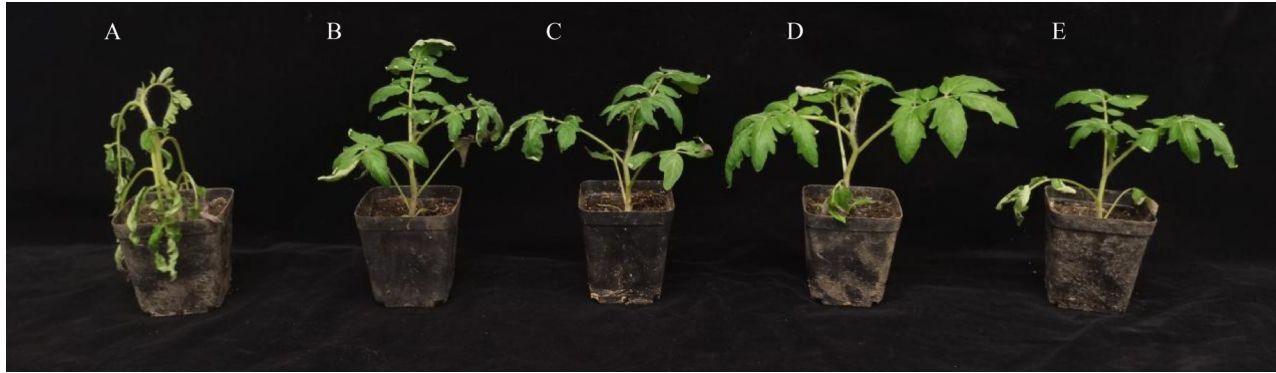


图3 菌株TOR3209的VOCs不同浓度处理提高番茄抗病能力

Figure 3 The treatment of different concentrations of VOCs from strain TOR3209 enhances the disease resistance of tomatoes. A: Control; B–E: Strains TOR3209 were co-cultured with tomatoes in small petri dishes of 10, 20, 30, and 40, respectively.

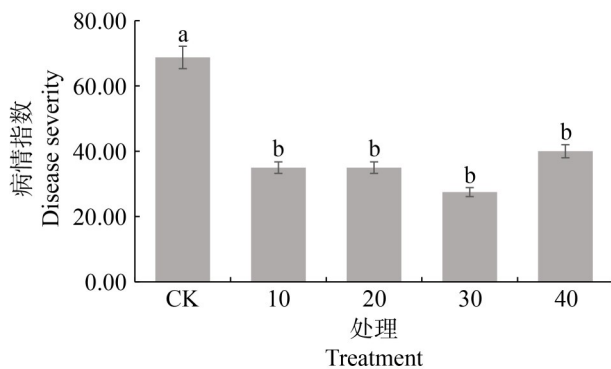


图4 菌株TOR3209不同浓度的VOCs降低番茄病情指数。柱上不同小写字母表示差异极显著($P < 0.01$)。

Figure 4 Strain TOR3209 reduces the disease severity of tomatoes with different concentrations of VOCs. Different lowercases on the bars indicate extremely significant differences at $P < 0.01$ level.

21 351 个基因, 处理组中检测到 21 317 个基因。RNA-Seq 分析表明, 与对照组相比, 菌株 TOR3209 诱导了 1 132 个差异表达基因, 其中 744 个基因上调, 388 个基因下调(图 5), 部分重要基因已列于表 2 中。其中, 羧酸酯酶 17 (*CXE17*)、富含亮氨酸重复序列的受体类蛋白激酶 (*LRR-RLK*)、*F-box*、*TIP1-1 Aquaporin* 以及酰基转移酶(*CFAT*)等多种基因显著表达, 且与植物抗病相关。*EXBI*、 11β -羟类固醇脱氢酶

(*11\beta-HSD5*)以及 *ARGOS* 基因的表达则被显著抑制。

在 GO 功能富集分析中(图 6), 分子功能类别中富集显著差异表达基因较多的为 DNA 结合转录因子活性和转录调节活性。其中, DNA 结合转录因子活性中有 48 个基因上调, 24 个基因下调; 转录调节活性中有 49 个基因上调, 25 个基因下调; 生物学过程类别中压力响应过程富集到 62 个上调基因, 28 个下调基因; 细胞组件类别中细胞外区域富集到显著基因, 其中上调基因 32 个, 下调基因 4 个。

分析图 7 可知, 在 KEGG 通路中环境信息处理类别中植物激素信号转导和植物-MAPK 信号通路富集到较多差异基因, 上调基因分别为 6 个和 7 个, 下调基因分别为 10 个和 3 个。新陈代谢过程中 *monoterpenoid biosynthesis* 通路中富集到 2 个上调基因, 氨基糖和核苷酸糖代谢通路中富集到 7 个上调基因、1 个下调基因。

在转录因子分析中(图 8), 差异表达基因主要富集于 ERF、WRKY 以及 bHLH 等家族。其中, ERF 家族中富集到的差异表达基因最多, 上调基因 18 个, 下调基因 6 个; WRKY 家族共富集到 14 个差异表达基因, 13 个上调基因,

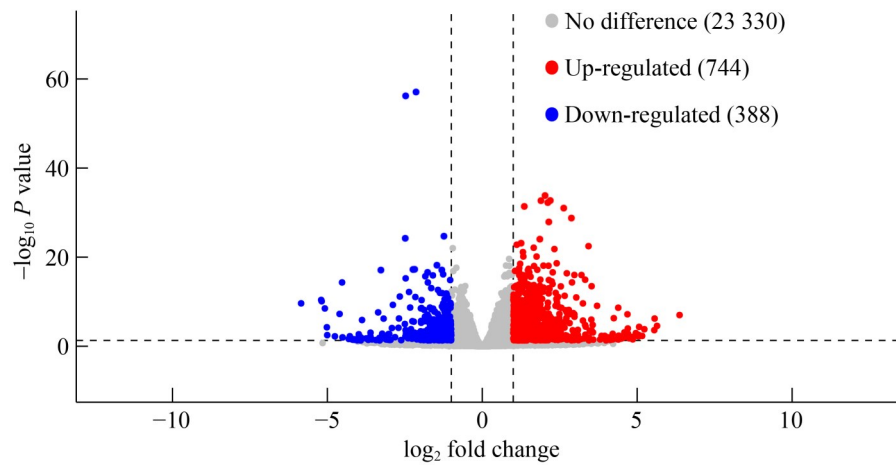


图5 差异表达基因火山图

Figure 5 Volcano diagrams of differentially expressed genes.

表2 菌株TOR3209的VOCs诱导番茄的部分差异表达基因

Table 2 The VOCs of strain TOR3209 induce some differentially expressed genes in tomatoes

基因号 Gene ID	log ₂ fold change	基因描述 Gene description
上调基因 Up-regulated gene		
Solyc02g082910	5.640 8	Butanoate-CoA ligase AAE1-like
Solyc02g085800	5.562 3	Probable carboxylesterase 17
Solyc04g081080	5.552 0	Probable LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase At4g36180
Solyc07g044920	5.159 7	F-box protein CPR1-like
Solyc10g083880	5.062 7	Aquaporin TIP1-1
Solyc02g079490	5.043 0	Coniferyl alcohol acyltransferase
Solyc09g018590	5.040 5	Peroxidase
Solyc06g062560	4.956 4	Putative phosphatase
Solyc03g020060	4.741 1	Proteinase inhibitor type-2 TR8
Solyc02g078370	4.738 3	Anther-specific protein TA-29-like
Solyc09g066410	4.697 9	Phosphate transporter
Solyc08g016160	4.483 6	Cation/H(+) antiporter 15-like
Solyc03g031450	4.392 3	Transcription factor bHLH112-like
下调基因 Down-regulated gene		
Solyc05g052680	-5.847	BAHD acyltransferase DCR
Solyc06g060970	-5.199	Expansin-like B1
Solyc06g064650	-5.081	11-beta-hydroxysteroid dehydrogenase-like 5
Solyc04g005390	-4.757	Probable LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase RPK1
Solyc12g096570	-4.605	Protein auxin-regulated gene involved in organ size
Solyc01g008430	-4.310	Uncharacterized LOC104646330
Solyc02g085910	-3.986	LOB domain-containing protein 40
Solyc10g018000	-3.983	Homeobox-leucine zipper protein HDG8-like
Solyc02g069440	-3.932	LOB domain-containing protein 4

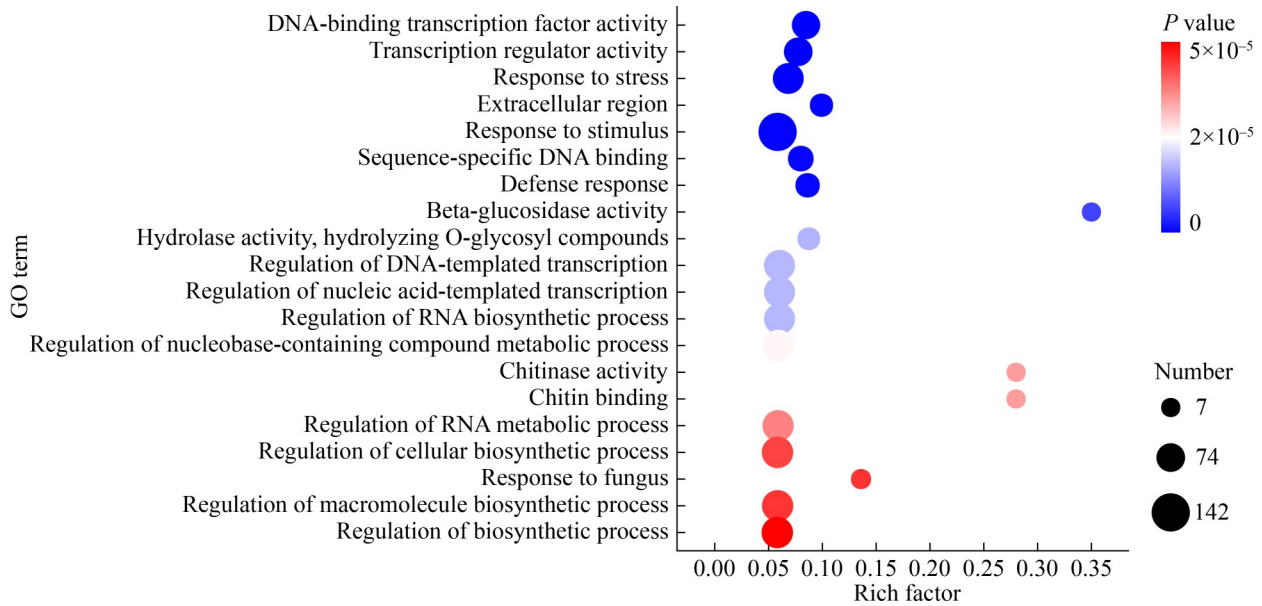


图6 差异表达基因GO富集图

Figure 6 GO enrichment map of differentially expressed genes.

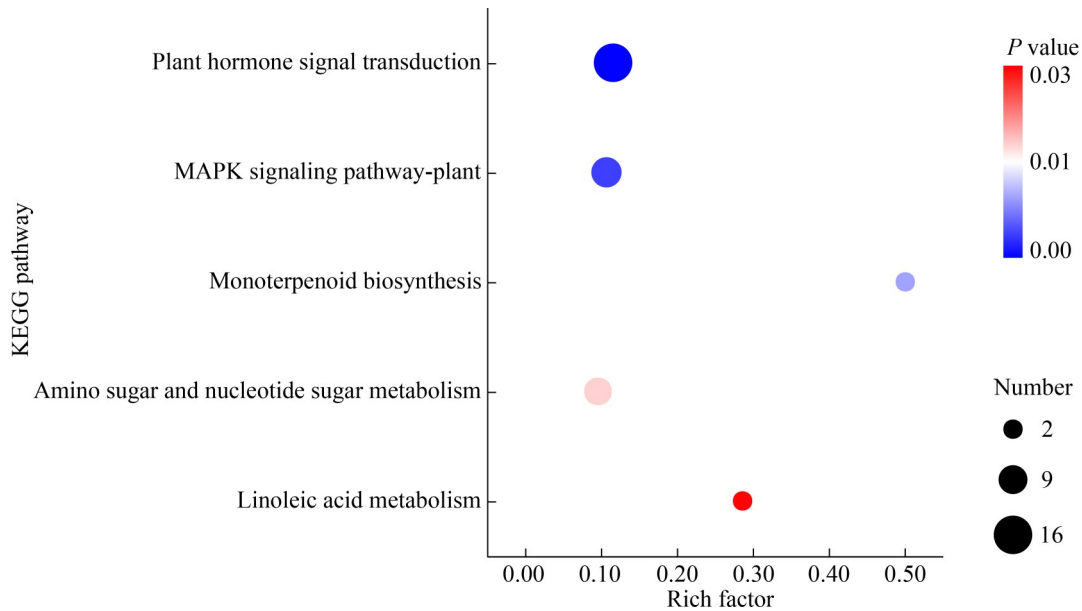


图7 差异表达基因KEGG通路

Figure 7 KEGG pathway of differentially expressed genes.

1 个下调基因；bHLH 家族有 6 个上调基因、6 个下调基因。

2.4 实时荧光定量 PCR (RT-qPCR)结果

通过对候选基因进行 RT-qPCR 验证，结果

如图 9 所示。有 5 个基因呈现出相对表达量显著上调趋势，基因 *CXE17* 的相对表达量是对照组的 45.6 倍；*TIP1-1 Aquaporin* 基因在处理组与对照组中的表达差异倍数达到了 13.4 倍；

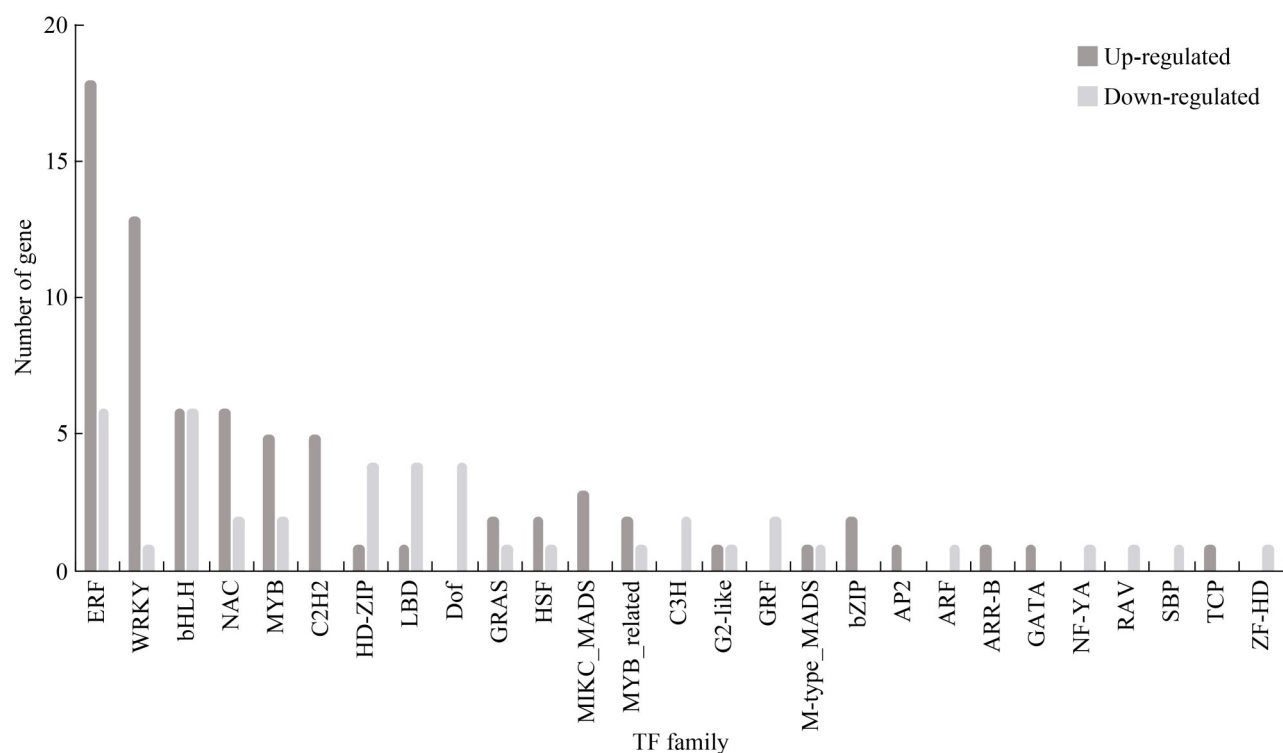


图8 差异表达基因的转录因子分布

Figure 8 Transcription factor distribution of differentially expressed genes.

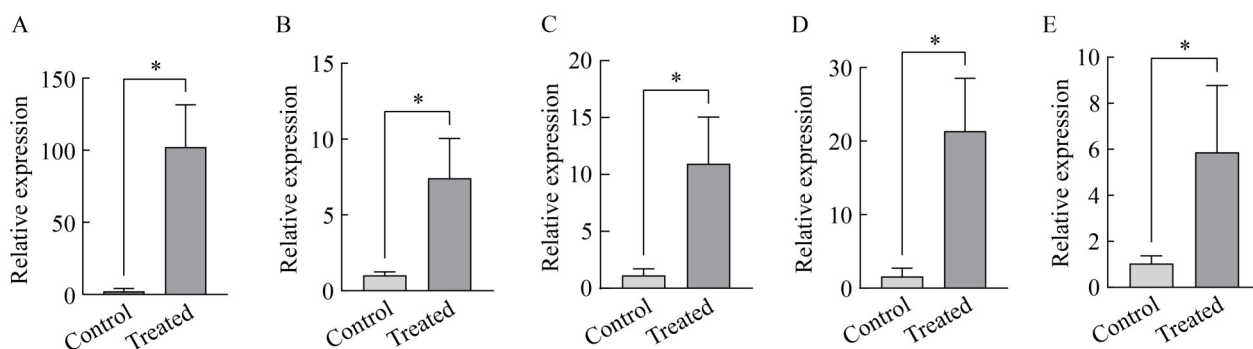


图9 菌株TOR3209的VOCs对番茄基因相对表达的影响

Figure 9 The influence of VOCs of strain TOR3209 on the relative expression of tomato genes. * mean significant difference between treatment group and control group, where * indicates $P < 0.05$. A–E: They respectively represent the effects on the relative expression levels of genes such as *C_{XE17}*, *LRR-RLK*, *F-box*, *TIP1-1 Aquaporin*, and *Peroxidase*.

LRR-RLK、*F-box* 以及 *Peroxidase* 等基因的相对表达量则分别是对照组的 7.3 倍、9.8 倍和 5.6 倍。综上所述，此结果与转录组测序数据结果趋势一致，说明结果可靠。

3 讨论与结论

目前，功能菌在作物生长发育阶段的生物防治应用已成为研究热点。研究表明功能菌不

仅能增强作物的抗病性、提升作物品质, 还能优化土壤结构^[35], 对环境保护具有积极意义。本研究以番茄为植株材料, 在日光温室盆栽试验中证明了菌株 TOR3209 及其 VOCs 的生防能力。研究发现不仅菌株 TOR3209 菌悬液能够提高番茄抗木贼镰孢菌侵染能力, 其 VOCs 也可以防治番茄枯萎病。该结果有望突破菌株本身在发挥作用时活性不稳定的局限性, 为新型生物菌剂的开发以及防治能力的提升提供新思路。

先前研究均证明了功能菌在提高作物抗病能力方面发挥的重要作用。刘玉敏等^[33]研究发现贝莱斯芽孢杆菌 SB10 的发酵液能降低番茄青枯病的发病率。张梅琳等^[36]在草莓上检测了生防菌孔雀石刺链霉菌(*Streptomyces malachitospinus*)的防治能力, 发现接种此菌株不仅能促进草莓生长, 还能降低草莓炭疽病的发生。Gu 等^[37]发现经变黑链霉菌(*Streptomyces nigrescens*) NEAU-L66 孢子悬浮液处理的南瓜植株在瓜拟多隔孢菌(*Stagonosporopsis cucurbitacearum*)侵染后, 其发病率显著降低。Suryaminarsih 等^[38]发现了链霉菌不同菌株对防治辣椒细菌性枯萎病的效果。Ayed 等^[39]指出放线菌的全细胞悬液与无细胞培养滤液均能降低番茄茎腐病的病害严重程度。Elhjoui 等^[40]表明芽孢杆菌 RS65 的细胞悬浮液可以有效保护番茄免受晚疫病菌的侵染, 降低发病率。本研究同样证明了链霉菌 TOR3209 的菌悬液在提高番茄抗木贼镰孢菌侵染能力方面发挥的积极作用, 与前人研究一致, 且试验对比了菌悬液在不同浓度下的防治效果, 指出菌悬液在浓度为 1.0×10^7 CFU/mL 时表现出的防治效果最佳。本研究结果证明了链霉菌 TOR3209 在作物生物防治领域表现出巨大潜力。

为进一步优化链霉菌 TOR3209 的防治条件, 改善菌株本身在发挥作用时的稳定性, 进而提升防治效果, 试验进一步评价了其 VOCs 在帮助番茄抗木贼镰孢菌侵染的能力。鲁妍璇等^[41]指出利迪链霉菌 K2 产生的挥发性物质能够有效抑制灰霉病菌的生长, 抑制率达 100%,

且抑制效果与挥发性物质的量有关。Wang 等^[42]指出孤生伯克霍尔氏菌(*Burkholderia sola*) NAU20 产生的 VOCs 对草莓炭疽病具显著防治效果, 发现 VOCs 中的反式-2-辛酸乙酯不仅直接抑制病原菌生长, 还能够诱导草莓的防御机制增强果实抗病能力。Yuan 等^[43]研究发现维莱根芽孢杆菌 P2-1 产生的 VOCs 可以显著降低苹果的采后病害发生率, 且分析出一种关键物质为 2,3-丁二酮。Karačić 等^[44]综述了芽孢杆菌属细菌产生的 VOCs 可以有效防治番茄的灰霉病、枯萎病等多种病害。本研究表明菌株 TOR3209 的 VOCs 可以显著提高番茄抗病能力, 降低木贼镰孢菌引起的番茄枯萎病的发生率, 这与前人研究结果表现出高度一致性。然而, 30 个小平皿浓度 VOCs 共培养的番茄的防治效果最佳, 并不与 VOCs 产生量成正比, 具体原因有待进一步探索。关于其产生的 VOCs 具体成分研究以及部分具体物质在番茄上的抗病效果验证有待深入探索。

本研究转录组测序发现, 菌株 TOR3209 的 VOCs 诱导番茄植株的多种基因上调, 进而增强番茄的抗病能力, 其中有羧酸酯酶基因(*CXE17*)、富含亮氨酸重复序列的受体类蛋白激酶(*LRR-RLK*) (*LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase At4g36180*)、*F-box* 以及酰基转移酶(*coniferyl alcohol acyltransferase*)等基因。研究表明这些基因皆与作物的抗病能力相关, 在遭遇病原菌侵染时均表达上调。Lee 等^[45]研究发现, 多黏芽孢杆菌 E681 产生的 VOCs 能够诱导 *PR1* 和 *VSP2* 基因上调表达, 引发拟南芥的系统抗性。*CXE17* 基因编码的酶属于脂肪酶家族, 其在油脂代谢途径中扮演着关键角色。Dutta 等^[46]研究指出, *CXE17* 基因在芝麻种子油脂代谢过程中具有显著功能, 被认为是调控油脂含量的核心基因之一。该基因可能通过参与脂肪酸的分解或合成反应, 进而调节油脂的积累水平及其组成成分。Ko 等^[47]指出真菌诱导羧酸酯酶基因(*PepEST*)的组成性表达可以显著提高辣椒

对炭疽病菌的抗性。刘建光等^[48]明确了植物羧酸酯酶的结构及其表达调控,在植物中受到病原菌感染时此基因会显著表达上调。Goff等^[49]综述了水稻中 *Xa21* 基因编码的 LRR-RLK 可以通过识别特定的病原体效应子来提高对白叶枯病的抗性。在甘蔗与褐条病互作的研究^[50]中,在苯丙烷生物合成通路中富集到 *LRR-RLK* 基因,被鉴定为抗性关联基因,参与植物与病原互作、MAPK 级联、ROS、钙离子等信号通路的激活。此外, *LRR-RLK* 基因还参与油菜素甾醇(BR)信号通路,拟南芥中的 *BRI1* 是 BR 的受体,属于 LRR-RLK 家族。*BRI1* 与 *BAK1* (也是 LRR-RLK 家族成员)形成二聚体,是 BR 信号转导的关键步骤^[51]。Su等^[52]对番茄 F-box 蛋白家族进行了全基因组鉴定,发现了它们对病菌疫霉 (*Phytophthora infestans*) 的响应性。F-box 蛋白 *COI1* 在植物的茉莉酸信号通路中发挥关键作用^[53],调控植物的抗病性。拟南芥 *F-box* 基因 *FOA1* 是 ABA 信号通路相关基因,参与调节植物种子萌发及根的伸长过程^[54]。关于 CFAT 基因,它参与酰基转移酶的编码过程,协助合成的挥发性有机化合物在植物抵抗病菌感染过程中扮演着重要角色^[55]。Ninkuu等^[56]研究发现木质素与植保素是植物防御真菌的“盾”与“矛”,通过增强植物细胞壁的防御来增强抗病能力,而 *CFAT* 基因参与木质素-酚丙烷途径,继而发挥重要作用。同样上调表达的水通道蛋白(TIP1-1 aquaporin)在提高植物抗逆性^[57]方面表现出巨大潜力。Zhai等^[58]指出 *Peroxidase* 基因在 ROX 信号通路中发挥作用,通过调节细胞内的 H₂O₂ 水平,参与氧化还原信号传导,调控植物对逆境胁迫的响应。*Peroxidase* 基因的表达受到茉莉酸的调控,参与植物的抗逆反应。茉莉酸是一种重要的植物激素,能够诱导 *Peroxidase* 基因的表达,增强植物的抗氧化能力和抗逆性^[59]。

综上所述,这些基因的上调表达增强了作物的抗病性。本研究结果显示出的相关抗病基因的上调与前人研究一致,揭示了链霉菌

TOR3209 的 VOCs 可以调控番茄抗病相关基因上调表达,降低木贼镰孢菌感染后导致的枯萎病发生率,说明菌株 TOR3209 的 VOCs 具有良好的生防潜能。后续研究将致力于菌株 TOR3209 的 VOCs 中的主要成分,确定具体物质的安全性及在番茄生物防治领域的应用评价,为稳定有效的生物制剂开发奠定坚实基础。

作者贡献声明

赵琳琳:撰写文章和数据分析;张秀敏:编辑文章和项目管理;贺羽茜:实验设计和方案优化;马佳:语言润色;张梦一:协助实验操作;王旭:提供部分试剂;贾楠:保藏菌株;彭杰丽:提供资源和监督管理;胡栋:审阅文章、经费支持、数据解释及稿件最终审核与修订。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] NICOLA S, TIBALDI G, FONTANA E. Tomato production systems and their application to the tropics[J]. *Acta Horticulturae*, 2009(821): 27-34.
- [2] MEKONNEN H, KIBRET M, ASSEFA F. Plant growth promoting rhizobacteria for biocontrol of tomato bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum*[J]. *International Journal of Agronomy*, 2022, 2022(1): 1489637.
- [3] DRAKOPOULOS D, KÄGI A, SIX J, ZORN A, WETTSTEIN FE, BUCHELI TD, FORRER HR, VOGELGSANG S. The agronomic and economic viability of innovative cropping systems to reduce *Fusarium* head blight and related mycotoxins in wheat[J]. *Agricultural Systems*, 2021, 192: 103198.
- [4] GARCÍA-LATORRE C, RODRIGO S, SANTAMARIA O. Biological control of *Pseudomonas syringae* in tomato using filtrates and extracts produced by *Alternaria leptinellae*[J]. *Horticulturae*, 2024, 10(4): 334.
- [5] TSOLAKIDOU MD, DEMETRIOU G, PANAGIOTOU S, VASSILIOU L, GOULAS V, PANTELIDES I. Efficacy of commercial biocontrol products for the management of *Verticillium* and *Fusarium* wilt in greenhouse tomatoes: impact on disease severity, fruit yield, and quality[J]. *Agriculture*, 2024, 14(6): 882.
- [6] YENG CM, PAHIRULZAMAN KAK. Potential application of actinomycetes as natural fungicide[J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*,

- 2021, 756(1): 012066.
- [7] HOLGUÍN-PEÑA RJ. *Fusarium* wilt of tomato caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race 3 in Baja California Sur, Mexico[J]. Plant Disease, 2005, 89(12): 1360.
- [8] SU CL, WANG ZJ, CUI J, WANG ZC, WANG RM, MENG J, LUAN YS. Sl-lncRNA47980, a positive regulator affects tomato resistance to *Phytophthora infestans*[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2023, 248: 125824.
- [9] KARIMI F, SABA MK, ASHENGROPH M. *Yarrowia lipolytica* MBC25: a promising yeast strain for biocontrol of *Botrytis cinerea* in preharvest and postharvest decay of strawberries[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2025, 136: 102525.
- [10] SU JY, TANG JY, YANG JH, DONG JH, JI PZ, ZHANG L, CHAI X. First report of root rot on *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* caused by *Fusarium solani* in Yunnan, China[J]. Plant Disease, 2023: PDIS-6-23-1217-PDN.
- [11] HANSON PM, LICARDO O, HANUDIN, WANG JF, CHEN JT. Diallel analysis of bacterial wilt resistance in tomato derived from different sources[J]. Plant Disease, 1998, 82(1): 74-78.
- [12] RAMLA MM, OMAR MA, EL-KHAMRY AM, EL-DIWANI HI. Synthesis and antitumor activity of 1-substituted-2-methyl-5-nitrobenzimidazoles[J]. Bioorganic & Medicinal Chemistry, 2006, 14(21): 7324-7332.
- [13] KIM JD, PARK MY, JEON BJ, KIM BS. Disease control efficacy of 32,33-didehydroroflomycoin produced by *Streptomyces rectiviolaceus* strain DY46 against gray mold of tomato fruit[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 13533.
- [14] XIAO L, NIU HJ, QU TL, ZHANG XF, DU FY. *Streptomyces* sp. FX13 inhibits fungicide-resistant *Botrytis cinerea* *in vitro* and *in vivo* by producing oligomycin A[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2021, 175: 104834.
- [15] KAMARA V, GANGWAR M. Antifungal activity of actinomycetes from rhizospheric soil of medicinal plants against phytopathogenic fungi[J]. International Journal Current Microbiology and Applied Science, 2015, 4(3): 182-187.
- [16] EDELVIO DBG, LEO RLD, de MIRANDA RITA DCM. Actinomycetes bioactive compounds: biological control of fungi and phytopathogenic insect[J]. African Journal of Biotechnology, 2018, 17(17): 552-559.
- [17] 刘慧迪, 黄继宁, 成志军, 田小卫. 作物镰刀菌枯萎病及其生物防治的研究进展[J]. 植物医学, 2022, 1(5): 8-22.
LIU HD, HUANG JN, CHENG ZJ, TIAN XW. Research progress on crop *Fusarium* wilt disease and its biological control[J]. Plant Health and Medicine, 2022, 1(5): 8-22 (in Chinese).
- [18] BOUKAEW S, YOSSAN S, CHUMKAEW K, PUNFUJINDA C, BUATONG J, BOONLUE S, CHUMTHONG A, PETLAMUL W. Volatile organic compounds from *Streptomyces philanthi* RM-1-138: biocontrol of *Sclerotium rolfsii* and their impact on chili pepper seed germination[J]. Journal of Agriculture and Food Research, 2025, 21: 101899.
- [19] PIPPONZI S, LICCIARDELLO F, CARADONIA F, STEFANI E. Volatile organic compounds produced by *Streptomyces* sp. SA51 mitigate *Fusarium oxysporum* f. sp. *lactucae* infection and stimulate lettuce seedling growth[J]. European Journal of Plant Pathology, 2025: 1-18.
- [20] YUN J, YAN X, YUAN SZ, YUE XZ, JIANG AL, XU XD, WANG Q. Volatile organic compounds produced by *Bacillus siamensis* inhibit postharvest grey mold in cherry tomato by altering metabolic pathways and the pathogenicity of *Botrytis cinerea*[J]. Postharvest Biology and Technology, 2025, 226: 113543.
- [21] LI HL, GUO TM, LUO ZY, CHEN JY, XIE XW, AHAMMED GJ, LIU AR, CHEN SC. Volatile organic compounds from *Irpex lacteus* inhibit pathogenic fungi and enhance plant resistance to *Botrytis cinerea* in tomato[J]. Microbiological Research, 2025, 297: 128188.
- [22] GE W, ZHANG LX, MENG FL, TIAN CM. Study on biocontrol potential of volatile organic compounds produced by *Pseudomonas atacamensis* GZ-3 on poplar anthracnose[J]. Industrial Crops and Products, 2025, 224: 120402.
- [23] ZHANG X, YANG QY, SOLAIRAJ D, SALLAM NMA, ZHU MR, YOU SY, ZHANG HY. Volatile organic compounds of *Wickerhamomyces anomalus* prevent postharvest black spot disease in tomato[J]. Foods, 2024, 13(12): 1949.
- [24] SONG GC, RYU SY, KIM YS, LEE JY, CHOI JS, RYU CM. Elicitation of induced resistance against *Pectobacterium carotovorum* and *Pseudomonas syringae* by specific individual compounds derived from native Korean plant species[J]. Molecules, 2013, 18(10): 12877-12895.
- [25] KONG HG, SHIN TS, KIM TH, RYU CM. Stereoisomers of the bacterial volatile compound 2,3-butanediol differently elicit systemic defense responses of pepper against multiple viruses in the field[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 90.
- [26] HU D, LI SH, LI Y, PENG JL, WEI XY, MA J, ZHANG CM, JIA N, WANG ET, WANG ZW. *Streptomyces* sp. strain TOR3209: a rhizosphere bacterium promoting growth of tomato by affecting the rhizosphere microbial community[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 20132.
- [27] MA J, PENG JL, TIAN S, HE YX, ZHANG CM, JIA N, WANG ET, WANG ZW, HU D. *Streptomyces* sp. TOR3209 alleviates cold stress in tomato plants[J]. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 2023, 51(4): 662-682.
- [28] HE YX, GUO WY, PENG JL, GUO JY, MA J, WANG X, ZHANG CM, JIA N, WANG ET, HU D, WANG ZW. Volatile organic compounds of *Streptomyces* sp. TOR3209 stimulated tobacco growth by up-regulating the expression of genes related to plant growth and development[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 891245.
- [29] 赵琳琳, 贺羽茜, 彭杰丽, 王旭, 马佳, 张秀敏, 胡栋. 链霉菌 TOR3209 及其挥发性有机化合物提高烟草抗木贼镰孢的能力[J]. 中国农业科学, 2025, 58(11): 2162-2175.

- ZHAO LL, HE YX, PENG JL, WANG X, MA J, ZHANG XM, HU D. *Streptomyces* TOR3209 and its volatile organic compounds enhance tobacco resistance to *Fusarium equiseti*[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2025, 58(11): 2162-2175 (in Chinese).
- [30] CHOI HK, SONG GC, YI HS, RYU CM. Field evaluation of the bacterial volatile derivative 3-pentanol in priming for induced resistance in pepper[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2014, 40(8): 882-892.
- [31] 徐欣韵, 王宁, 丁佳, 陈妍, 田光明. 番茄青枯病拮抗菌的定向筛选及其抗病促生机制研究[J]. *微生物学报*, 2021, 61(10): 3276-3290.
- XU XY, WANG N, DING J, CHEN Y, TIAN GM. Isolation and identification of antagonistic bacteria against tomato bacterial wilt and the mechanisms in disease prevention and plant growth promotion[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(10): 3276-3290 (in Chinese).
- [32] LEE SM, KONG HG, SONG GC, RYU CM. Disruption of Firmicutes and Actinobacteria abundance in tomato rhizosphere causes the incidence of bacterial wilt disease[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(1): 330-347.
- [33] 刘玉敏, 谢小林, 陈猛, 周莲, 李成江, 王勇, 李燕旋, 朱红惠. 贝莱斯芽孢杆菌SB10的筛选、鉴定及其在番茄青枯病防治中的应用[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(19): 134-143.
- LIU YM, XIE XL, CHEN M, ZHOU L, LI CJ, WANG Y, LI YX, ZHU HH. Screening and identification of *Bacillus velezensis* SB10 and its application in tomato *Ralstonia solanacearum* biocontrol[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(19): 134-143 (in Chinese).
- [34] YANG JW, YU SH, RYU CM. Priming of defense-related genes confers root-colonizing bacilli-elicited induced systemic resistance in pepper[J]. *The Plant Pathology Journal*, 2009, 25(4): 389-399.
- [35] GU SH, WEI Z, SHAO ZY, FRIMAN VP, CAO KH, YANG TJ, KRAMER J, WANG XF, LI M, MEI XL, XU YC, SHEN QR, KÜMMERLI R, JOUSSET A. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes[J]. *Nature Microbiology*, 2020, 5(8): 1002-1010.
- [36] 张梅琳, 李进, 齐范, 薛泉宏, 来航线, 郭俏. 草莓炭疽病生防菌株的筛选、鉴定及其防治效果[J]. *植物保护学报*, 2025, 52(1): 231-241.
- ZHANG ML, LI J, QI F, XUE QH, LAI HX, GUO Q. Screening, identification and control effect of biocontrol bacterial strains against strawberry anthracnose[J]. *Journal of Plant Protection*, 2025, 52(1): 231-241 (in Chinese).
- [37] GU JZ, LUO YF, CUI LJ, BING H, KONG XY, MENG LX, WANG RF, MA ZH, XIANG WS, ZHAO JW, WANG XJ. Control of gummy stem blight in pumpkin using *Streptomyces nigrescens* NEAU-L66: insights into its biocontrol mechanisms[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2025, 138: 102695.
- [38] SURYAMINARSIH P, SAADAH FL, PRASETYAWATI ET, FARIDA N. Effectiveness of *Streptomyces* spp. as biological control agents of bacterial wilt (*Ralstonia* sp.) in chili pepper[J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2025, 1494(1): 012032.
- [39] AYED F, AYDI BEN ABDALLAH R, BEN KHEDHER S, JABNOUN-KHIAREDDINE H, DAAMI-REMADI M. Biocontrol of *Agrothelia rolfsii* associated with stem rot disease in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and growth promotion using compost-associated actinobacteria[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2025, 56(2): 1203-1218.
- [40] ELHJOUJI H, QESSAOUI R, HOUMAIRI H, DARI K, BENCHARKI B, MAYAD EH, AASSILA H. Biocontrol potential of *Bacillus velezensis* RS65 against *Phytophthora infestans*: a sustainable strategy for managing tomato late blight[J]. *Microorganisms*, 2025, 13(3): 656.
- [41] 鲁妍璇, 曹毅, 李博雅, 吕朝阳, 谢家贝, 张克诚, 葛蓓宇, 冉隆贤. 利迪链霉菌K2对灰霉病菌的抑菌效果及抑菌物质鉴定[J]. *微生物学报*, 2023, 63(5): 1991-2006.
- LU YX, CAO Y, LI BY, LÜ ZY, XIE JB, ZHANG KC, GE BB, RAN LX. Inhibition of *Streptomyces lydicus* K2 on *Botrytis cinerea* and identification of its inhibitory substances[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(5): 1991-2006 (in Chinese).
- [42] WANG DM, GENG ZT, SHEN JM, XIE TT, WU F, ZHANG Y, DONG YW, MAO DM, JI YL, HUANG Y, LI ZK, LIANG YH, YE XF, CUI ZL. Biocontrol effects of volatile organic compounds released from *Burkholderia sola* NAU20 to strawberry anthracnose caused by *Colletotrichum gloeosporioides*[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2025, 225: 113510.
- [43] YUAN HB, WANG L, HOU H, QIN GH, SHI BK, ZHOU BB, CHEN Y, TU HT. Antifungal activity and mechanism of volatile organic compounds produced by *Bacillus velezensis* strain P2-1 against *Botryosphaeria dothidea*-induced postharvest decay in apples[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2025, 222: 113405.
- [44] KARAČIĆ V, MILJAKOVIĆ D, MARINKOVIĆ J, IGNJATOVIĆ M, MILOŠEVIĆ D, TAMINDŽIĆ G, IVANOVIĆ M. *Bacillus* species: excellent biocontrol agents against tomato diseases[J]. *Microorganisms*, 2024, 12(3): 457.
- [45] LEE B, FARAG MA, PARK HB, KLOEPPER JW, LEE SH, RYU CM. Induced resistance by a long-chain bacterial volatile: elicitation of plant systemic defense by a C13 volatile produced by *Paenibacillus polymyxa*[J]. *PLoS One*, 2012, 7(11): e48744.
- [46] DUTTA D, HARPER A, GANGOPADHYAY G. Transcriptomic analysis of high oil-yielding cultivated white sesame and low oil-yielding wild black sesame seeds reveal differentially expressed genes for oil and seed coat colour[J]. *The Nucleus*, 2022, 65(2): 151-164.
- [47] KO M, CHO JH, SEO HH, LEE HH, KANG HY, NGUYEN TS, SOH HC, KIM YS, KIM JI. Constitutive expression of a fungus-inducible carboxylesterase improves disease resistance in transgenic pepper plants[J]. *Planta*, 2016, 244(2): 379-392.
- [48] 刘建光, 赵贵元, 赵俊丽, 耿昭, 王永强, 张寒霜. 植物羧酸酯酶的结构、表达调控及生物功能研究进展[J]. *作物杂志*, 2018(3): 32-36.

- LIU JG, ZHAO GY, ZHAO JL, GENG Z, WANG YQ, ZHANG HS. Progress in the structure, expression and function of plant carboxylesterases[J]. *Crops*, 2018(3): 32-36 (in Chinese).
- [49] GOFF KE, RAMONELL KM. The role and regulation of receptor-like kinases in plant defense[J]. *Gene Regulation and Systems Biology*, 2007, 1: 167-175.
- [50] CHENG W, WANG ZT, XU F, LU GL, SU YC, WU QB, WANG T, QUE YX, XU LP. Screening of candidate genes associated with brown stripe resistance in sugarcane *via* BSR-seq analysis[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(24): 15500.
- [51] NAM KH, LI JM. BRI1/BAK1, a receptor kinase pair mediating brassinosteroid signaling[J]. *Cell*, 2002, 110(2): 203-212.
- [52] SU CL, CUI J, LIU YR, LUAN YS. Genome-wide identification and characterization of the tomato F-box associated (FBA) protein family and expression analysis of their responsiveness to *Phytophthora infestans*[J]. *Gene*, 2022, 821: 146335.
- [53] PAUWELS L, GOOSSENS A. The JAZ proteins: a crucial interface in the jasmonate signaling cascade[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(9): 3089-3100.
- [54] PENG J, YU DS, WANG LQ, XIE MM, YUAN CY, WANG Y, TANG DY, ZHAO XY, LIU XM. *Arabidopsis* F-box gene FOA1 involved in ABA signaling[J]. *Science China Life Sciences*, 2012, 55(6): 497-506.
- [55] ZHANG TX, HUO TT, DING AQ, HAO RJ, WANG J, CHENG TR, BAO F, ZHANG QX. Genome-wide identification, characterization, expression and enzyme activity analysis of coniferyl alcohol acetyltransferase genes involved in eugenol biosynthesis in *Prunus mume*[J]. *PLoS One*, 2019, 14(10): e0223974.
- [56] NINKUU V, YAN JP, FU ZC, YANG TF, ZIEMAH J, ULLRICH MS, KUHNERT N, ZENG HM. Lignin and its pathway-associated phytoalexins modulate plant defense against fungi[J]. *Journal of Fungi*, 2023, 9(1): 52.
- [57] ZHANG LY, CHEN L, DONG HS. Plant aquaporins in infection by and immunity against pathogens - a critical review[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 632.
- [58] ZHAI XZ, YAN XC, ZENDA T, WANG N, DONG AY, YANG Q, ZHONG Y, XING Y, DUAN HJ. Overexpression of the peroxidase gene ZmPRX1 increases maize seedling drought tolerance by promoting root development and lignification[J]. *The Crop Journal*, 2024, 12(3): 753-765.
- [59] 李泽琴, 李静晓, 张根发. 植物抗坏血酸过氧化物酶的表达调控以及对非生物胁迫的耐受作用[J]. *遗传*, 2013, 35(1): 45-54.
- LI ZQ, LI JX, ZHANG GF. Expression regulation of plant ascorbate peroxidase and its tolerance to abiotic stresses[J]. *Hereditas*, 2013, 35(1): 45-54 (in Chinese).