



生物刺激素在植物响应胁迫中的应用研究进展

赵文麟^{1,2}, 郭湘^{1,2}, 王雪², 张新梅^{1,2}, 李翔³, 张国平¹, 吕霞¹, 许彬², 许俊强^{1,2,*}

¹云南农业大学云南省滇台特色农业产业化工程研究中心, 昆明650201

²云南农业大学云南省蔬菜生物学重点实验室, 昆明650201

³昭通市农业科学院, 云南昭通657000

*通信作者(xujunqiang101@163.com)

摘要: 生物刺激素(biostimulants)在植物响应胁迫过程中具有重要作用, 通过调节植物代谢、蛋白质合成和改变土壤环境等方式, 参与植物对胁迫的适应和抗性。本文通过对几类常见的生物刺激素包括腐殖酸、壳聚糖及衍生物、氨基酸多肽、海藻提取物、微生物菌剂等对植物响应胁迫的作用等方面的研究进行阐述, 对生物刺激素响应植物胁迫的相关研究进展进行归纳总结, 揭示生物刺激素在植物胁迫响应中的潜力, 为解决环境变化和食品安全等问题提供新的思路和方法。

关键词: 生物刺激素; 植物; 响应胁迫; 生物胁迫; 非生物胁迫

Advances in the applications of biostimulants response to stresses in plants

ZHAO Wenlin^{1,2}, GUO Xiang^{1,2}, WANG Xue², ZHANG Xinmei^{1,2}, LI Xiang³, ZHANG Guoping¹, LÜ Xia¹, XU Bin², XU Junqiang^{1,2,*}

¹Dian-Tai Engineering Research Center for Characteristic Agriculture Industrialization of Yunnan Province, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

²Key Laboratory of Vegetable Biology of Yunnan Province, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

³Zhaotong Academy of Agricultural Sciences, Zhaotong, Yunnan 657000, China

*Corresponding author (xujunqiang101@163.com)

Abstract: Biostimulants play a pivotal role in the process of plant response to stresses, participating in plant adaptation and resistance to stresses through mechanisms such as regulating plant metabolism, protein synthesis, and altering soil environments. This paper delves into the research on several common types of biostimulants, including humic acids, chitin and chitosan derivatives, amino acid polypeptides, seaweed extracts, and microbial inoculants, in relation to plant stress responses. It summarizes the relevant research progress of biostimulants in response to plant stresses, further revealing their potential in plant stress responses. Additionally, this paper provides novel insights and methodologies for addressing issues such as environmental changes and food safety.

Key words: biostimulants; plants; stress response; biotic stress; abiotic stress

收稿 2024-03-22 修定 2024-10-15

资助 云南省基础研究计划(202301AT070502)、云南省农业联合专项(202101BD070001-115)、云南省科技人才和平台计划(2022-05AF150017和202205AF150021)、云南省重大科技计划项目(202402AE090012)和云南省兴滇英才支持计划(XDYC-QNRC-2023-0428)。

生物刺激素这个概念在1976年被首次提出,在后来的研究中将这种化学品视为一种独特的元素,不同于传统的肥料。作为一种新型肥料产品,其功能是刺激植物的营养分泌及代谢过程,与植物的营养成分无关,其唯一目的是改善植物或植物根际的一个或多个特征,例如: (1)提高植物养分利用效率; (2)增强植物对胁迫的耐受性; (3)提高质量性状; (4)提高土壤或根际有限养分的可用性。同时,在改善作物的营养方面具有积极作用,可增强植物对矿物养分的吸收利用,提高肥料利用率,减少农药用量,改善植物生长环境,提高植物细胞活性和抗胁迫能力(图1)。生物刺激素可划分为8个类别: 复杂有机物类、腐殖酸类、海藻提取素、

无机盐(包括亚磷酸脂)、有益化学元素、壳聚糖衍生物、抗蒸腾剂、氨基酸多肽。其中腐殖酸类物质、海藻酸(海藻提取素)、氨基酸和多肽及微生物菌剂在农业上应用广泛且效果较好。

1 腐殖酸

腐殖酸是腐殖质的主要成分之一,为有机高分子化合物,具有复杂的化学结构。有机物质中的重要组成部分就是腐殖酸物质,腐殖酸类物质的来源包括低阶煤、泥炭、褐煤等(Du Jardin 2015)。腐殖酸可以提高植物对营养的吸收能力、加速植物新陈代谢过程、改善根部环境、促进植物生长、增强植物抗逆性和抗病虫害能力及提升土壤结构

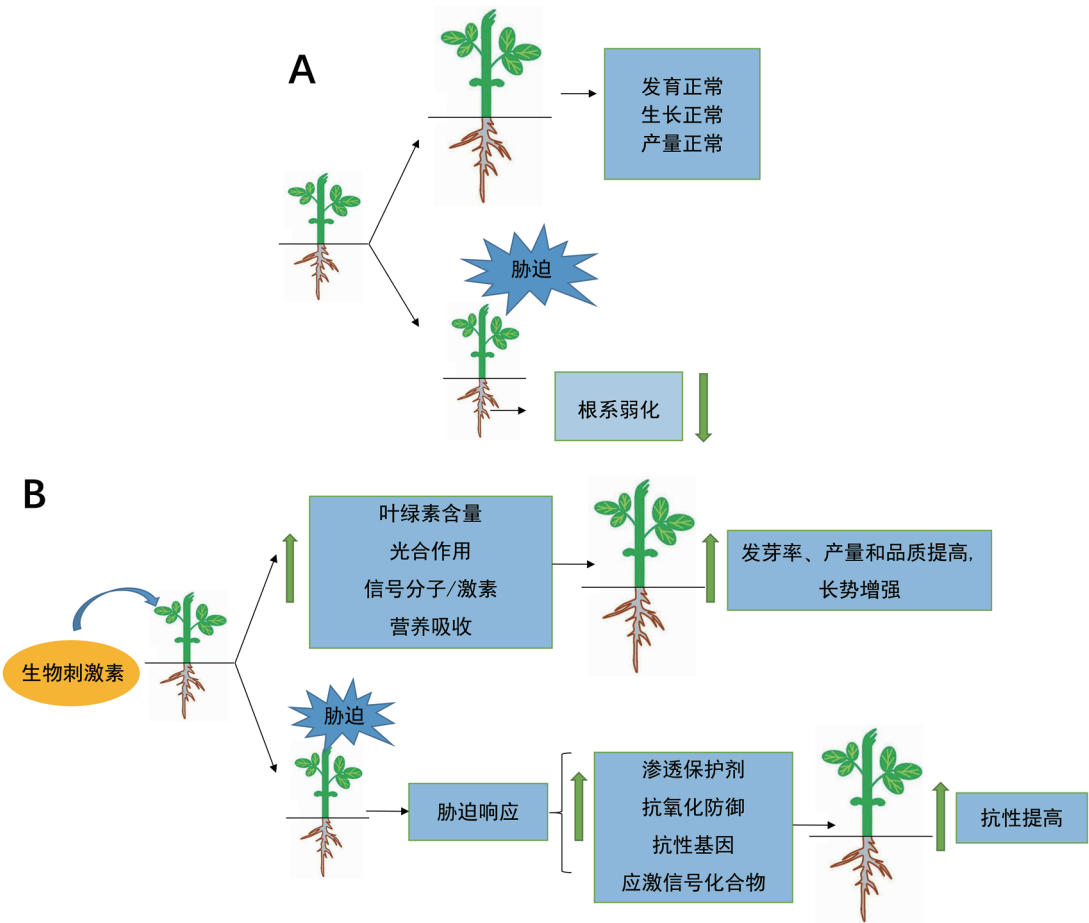


图1 植物对胁迫的响应

Fig. 1 Plant response to stresses

A: 无生物刺激素; B: 生物刺激素刺激。参考García-García等(2020)绘制。

和肥力。研究表明腐殖质物质可提高小麦(*Triticum aestivum*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)、玉蜀黍(*Zea mays*)、稻(*Oryza sativa*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)等作物的发芽率,显著提高作物的产量和品质(Elena等2009)。

从蚯蚓堆肥中提取的腐殖酸可激活水稻体内抗氧化酶功能和增加活性氧自由基(reactive oxygen species, ROS)清除酶(García等2012),这些酶可消除植物在干旱和盐胁迫下产生的有毒氧自由基;土壤中含有的腐殖质增强作物生长的深度与广度,进而提升抗倒伏能力(周丽平等2022);陈星星等(2023)发现腐殖酸缓解盐胁迫对苦瓜(*Momordica charantia*)幼苗株高、叶面积、茎粗、根长、地上部鲜质量、地下部鲜质量的抑制作用,改善土壤肥力和增加土壤酶活性,提高苦瓜的耐盐性;王彬和李诚志(2023)在盐胁迫下外源施用100~700 mg·kg⁻¹浓度的腐殖酸均能促进梭梭(*Haloxylon ammodendron*)种子萌发和幼苗根生长,增加幼苗根生物量,提高梭梭种子萌发过程的耐盐性,且700 mg·kg⁻¹效果最佳;曹依静等(2023)表明腐殖酸能缓解盐胁迫下对苹果(*Malus pumila*)嫁接苗根系形态建成和根系活力的抑制作用,提高对盐胁迫的抗性;马太光等(2016)发现对西葫芦(*Cucurbita pepo*)施加腐殖酸可减少盐胁迫下对西葫芦根和下胚轴的抑制作用,增强西葫芦种子的耐盐性;甜瓜(*Cucumis melo*)在低温胁迫下根施腐殖酸可提高幼苗的根系活力,显著降低细胞质膜透性和丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量,提高超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)活性,提高甜瓜幼苗对低温的抗性(杨志桃等2023);在高浓度铅胁迫下,对黑麦草(*Lolium perenne*)施用腐殖酸+不锈钢尾渣有机肥可激活黑麦草叶片中的SOD和POD,清除黑麦草叶片中过多的活性自由基,减轻铅胁迫(马晨晨等2014);赵文瑞等(2023)发现,有机化合物能有效地减缓土壤内有毒金属铝的含量,尤其是在酸性土壤环境下使用腐殖酸钾更能促使有机化合铝的生成,这主要是因为腐殖酸钾有利于加速土壤溶液里铝元素转化为稳定的有机结合形态,进而增加了稳定状态下的铝元素数量。

2 海藻提取物

海藻提取物为海藻的细胞内破碎物质,其有效成分主要有褐藻胶(algin)、褐藻多酚(phlorotannin)、甘露醇(mannitol)、甜菜碱(betaine)、不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acid, UFA),用作农业的海藻提取物原料主要包括海带多糖、卡拉胶、马尾藻酸式盐以及降解物质,而海藻提取物中的大量物质和微量元素、甾醇类药物、含硫物质、甜菜碱、激素等对植物都具有促进繁殖的功能。海藻多糖已被证实具有促进作物生长、提高作物抗逆性、改善土壤的理化性质的特性。海藻提取物也可以降低作物病虫害,提高抗寒和耐旱能力,通过调节新陈代谢和生理功能,促进作物根系生长,增加生物量进而提高农作物的产量和品质。海藻提取物可改善土壤环境,增强土壤通气性和土壤团聚体稳定性,直接促进作物对营养物质的吸收,提高作物品质(Du Jardin 2015)。

使用海藻提取物能显著改善干旱胁迫下甘蔗(*Saccharum officinarum*)的生长状况,增加其生物量,降低干旱胁迫对其造成的损害;与对照组相比,叶片电导率、脯氨酸(proline, Pro)含量、脱水速率显著降低,叶片SOD和POD活性、植株鲜重、相对含水量显著增加,抗旱系数显著提高(陈迪文等2021);崔丹丹等(2021)施用海藻提取物可提高干旱胁迫下菜心(*Brassica campestris*)的叶绿素含量,降低叶片自由基累积,增加氮磷钾的吸收,显著提高菜心抗旱性,分子质量小于3 kDa的海藻提取物的自由基清除效果最好;无论中度还是重度干旱,对苹果砧木施用海藻提取物均可提高其净光合速率以及SOD、POD、过氧化氢酶(catalase, CAT)及抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)的活性,缓解干旱胁迫对苹果砧木的不良影响,同时提高苹果幼苗营养生长、叶绿素含量、叶片SOD和CAT活性,增加可溶性蛋白和Pro含量,提高植株养分含量,缓解干旱胁迫(冯敬涛等2019);王伟涛等(2022)在高温胁迫下对樱桃萝卜(*Raphanus sativus*)外源施用海藻提取物显著提高樱桃萝卜的产量和品质,提高对高温的耐性;Chanthini等(2023)表明海藻提取物通过增加SOD、番茄红素和VC含

量的合成和积累, 提高其对盐胁迫的抗性; D'Ama-to和Del Buono (2021)表明海藻提取物显著提高玉蜀黍对盐胁迫的抗性, 缓解盐胁迫对玉蜀黍根长、鲜重、叶绿素含量和类胡萝卜素含量的抑制, 并减少对 Na^+ 的吸收, 降低 H_2O_2 和MDA含量; Bradáčová等(2016)将含有锌和锰元素的海藻提取物应用于玉蜀黍, 增强玉蜀黍体内ROS清除系统, 提高了玉蜀黍的抗寒、耐寒性。

海藻多糖的作用已引起广泛关注, 海藻多糖不仅对植物生长和养分吸收具有促进作用, 且在提高抗性方面展现出巨大潜力。海藻多糖处理能提高番茄中PAL的活性, 从而增强植物抗毒素能力; 通过提高抗氧化酶活性, 减轻植物体内活性氧的毒性(Rachidi等2021)。盐生杜氏藻的硫酸胞外多糖能促进盐胁迫下番茄CAT、POD和SOD的积累(Arroussi等2016)。对番茄施用多糖显著提高番茄叶片中POD和APX的活性, 增强番茄的抗旱性(Farid等2019)。

3 氨基酸多肽

氨基酸多肽是蛋白质水解物, 含有丰富的氨基酸和肽类活性物质, 是具有重要生理活性的生物刺激素, 它对植物具有许多积极作用, 如提高叶绿素含量、刺激维生素生成、提供有机氮来源、影响酶系统、促进果实形成、刺激开花、提高产量、提高品质、增强植物抗性(Kawade等2023); 甘氨酸甜菜碱(glycine betaine, GB)和脯氨酸可以增加植物对环境胁迫的耐受性, 如冻结、盐度、干旱和氧化应激(Du Jardin 2015)。

氨基酸对植物受胁迫具有积极作用, 包括调控离子运输、改善重金属中毒和调节气孔开放。Francesca等(2021)对干旱胁迫的番茄植株应用蛋白质水解物可以提高番茄的产量并改善花的活性和水分状况; 番茄叶片上喷洒蛋白分解物质能够激活根部的铁螯合还原酶活性, 提高番茄在碱性压力条件下 Fe^{2+} 的吸取能力(Colla等2015); 莴苣(*Lactuca sativa*)叶面涂抹蛋白水解物能有效提升抗寒性, 根部使用蛋白质水解物有助促进土壤中微生物的发育, 调整微生物群落结构, 优化土壤

生态系统的总体营养水平(Colla等2017); Jiménez-Arias等(2022)证明在干旱胁迫下, 氨基酸(腐胺、精胺)显著提高番茄苗的鲜/干重, 处理过的番茄苗体内脱落酸(abscisic acid, ABA)含量显著上升, ABA可提高植物抵御干旱胁迫的能力; GB可以减轻干旱胁迫对不同作物的不良影响, 如小麦、玉米、大豆(*Glycine max*)等(García-García等2020); 在干旱胁迫下对玉蜀黍使用GB和焦谷氨酸(pyroglutamic acid, PG)两种生物刺激素后增加了玉蜀黍幼苗的干重、相对生长速率和水分利用效率, 使幼苗生长损失分别减少65%和85%; 对于干旱胁迫下的玉米分别施用水杨酸(SA)、锌(Zn)和GB, 发现GB通过降低植株体内ROS水平, 增加抗氧化酶活性和提高渗透压含量积累, 在所有化合物中对提高玉蜀黍耐旱性最有效(Shemi等2021); 李钰滢等(2024)对盐胁迫下珙桐(*Davidia involucrate*)幼苗施用水杨酸, 发现水杨酸显著减少了珙桐叶片中 Na^+ 含量且增加了 K^+ 含量, 增加了珙桐的生物量, 提高了珙桐幼苗的根系活力, 增强了珙桐幼苗的耐盐性; 在高温胁迫下对玉米幼苗施用谷氨酸(glutamate, Glu), 显著提高了幼苗的存活率且Glu浓度为 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时效果最佳(艾千群等2023); 干旱下对生菜(*Lactuca sativa*)施用PG显著提高了生菜的鲜重和产量(Jiménez-Arias等2019); Alfoseca-Simon等(2020)用甲硫氨酸(methionine, Met)处理盐胁迫下的番茄, 提高了对盐胁迫的耐受性。

蛋白质水解物能促进作物养分的吸收、积累和转运, 提高作物对非生物胁迫的耐受性。提高植物对非生物胁迫耐受性的主要原因是加强了作物的根系生长能力, 根冠比更大, 抗倒伏能力增强, 植株吸收营养能力增强。

4 微生物菌剂

微生物菌剂是由有益真菌和细菌构成的, 都含有特定的微生物活性。使用微生物菌剂能够提升植物所需的营养供给, 推动其生长发育, 增加产量, 同时也可以改进农作物的品质和农业环境。微生物菌剂按照生物类别主要分为细菌微生物菌剂、放线菌微生物菌剂和真菌微生物菌剂。

4.1 细菌微生物菌剂

植物促生细菌(plant growth promoting bacteria, PGPB)配置成的无细胞上清液可抑制微生物病原体的土壤传播,减轻植物受到的土壤病害胁迫(Pellegrin等2020)。研究结果显示(刘丽英等2019),使用枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)制作的微生物菌剂能够提升土壤中益生菌的数量,缓解苹果连作障碍问题。

刘珍等(2023)对西瓜(*Citrullus lanatus*)施用主要成分为枯草芽孢杆菌的微生物菌剂可有效防治西瓜枯萎病;王嘉伟等(2023)表明复合微生物[主要为贝莱斯芽孢杆菌FZB42 (*B. velezensis* FZB42)]菌剂显著抑制烟草青枯病菌(*Ralstonia solanacearum*)活性,减少烟草青枯病的发生;郭成瑾等(2022)在番茄育苗基质中添加粉红螺旋聚孢霉菌(*Clonostachys rosea*)和枯草芽孢杆菌可以显著抑制番茄根腐病的发生;姜永雷等(2022)发现枯草芽孢杆菌、胶冻样芽孢杆菌(*Paenibacillus mucilaginosus*)、地衣芽孢杆菌(*B. licheniformis*)均能改善烟草(*Nicotiana tabacum*)连作地土壤胞外酶活性,提高碳循环和氮循环能力,增加土壤养分,促进烤烟生长,缓解连作障碍。

4.2 真菌微生物菌剂

王晓琳等(2023)表明木霉菌(trichoderma)、海藻酸(alginic acid)、聚谷氨酸(polyglutamic acid, PGlu)单剂灌根和木霉菌+海藻酸、木霉菌+PGlu协同灌根处理均能显著降低草莓(*Fragaria × ananassa*)炭疽病造成的死苗率,其中木霉菌+海藻酸的防治效果最高,可达78.26%;田方等(2022)在干旱胁迫下对白刺花(*Sophora davidii*)施用适宜浓度的微生物菌剂(哈茨木霉菌),显著提高了叶片的淀粉和纤维素含量;田程(2020)用哈茨木霉菌(*Trichoderma harzianum*)菌株处理西瓜后发现,哈茨木霉菌可以抵抗病原菌侵染西瓜根系,防止西瓜枯萎病的发生;李燕等(2024)用多种微生物菌剂处理草莓连作地土壤,其中哈茨木霉菌显著提升了草莓连作地中真菌物种丰富度,有效改良了连作障碍土壤。

4.3 原核生物微生物菌剂

重金属污染是一个全球性的环境问题,利用微生物吸附重金属是当前研究的热点。蓝藻作为

一种具有重金属吸附能力的微生物,通过分泌胞外多糖来实现对重金属的吸附,这种多糖之所以能有效吸附重金属,关键在于其含有糖醛酸和硫酸基团等阴离子基团,赋予了蓝藻多糖阴离子特性,使得多糖能够与重金属离子产生强烈的静电相互作用,实现有效的吸附。De Philippis等(2007, 2011)通过对比蓝螺藻(*Cyanospira capsulata*)和念珠藻(*Nostoc* PCC7936)提取的多糖对重金属的吸附作用,发现这两种蓝藻多糖均具备吸附 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Ni^{2+} 的能力,其中,蓝螺藻对 Cu^{2+} 的吸附性明显优于念珠藻。这一发现为实际应用中针对不同重金属污染情况选择合适的蓝藻种类提供了重要依据。Ozturk等(2014)探讨了集胞藻(*Synechocystis* sp.)胞外多糖对镉(Cd)和铬(Cr)的吸附性能,发现集胞藻多糖能同时吸附这两种重金属离子,且对Cd的吸附能力高于Cr;在处理含不同重金属离子的污染水体时,可以选择性地使用集胞藻多糖进行吸附。研究还指出,这种吸附并非依赖于代谢活性,而是多糖的表面结合作用,这为进一步优化蓝藻重金属吸附技术提供了理论支持。

5 其他生物刺激素

壳聚糖是由N-乙酰胺化葡萄糖以 β -1,4糖甙键的方式结合而成的一种直链型高分子质量复合碳水化合物,这种化学成分普遍地分布在大自然的各个角落——尤其是在海生节肢类动植物外骨骼及众多微生物胞膜内侧都可找到它的身影。壳寡糖是壳聚糖的衍生物,壳寡糖因水溶性好、易吸收常被用于叶面喷施。

壳聚糖对提高农作物对病害的抗性具有显著效果,它们能够提升植株对抗土壤病毒传播与表皮感染的能力,激发出新的生长点。壳聚糖可增强植物对大量土传病害和叶面病原物的耐受力,诱导植物根结瘤,低分子质量的壳聚糖可诱导植物产生防御反应,增强植物抗病性(Xing等2015);作为氨基多糖,壳聚糖及其衍生物具有出色的成膜性和抑菌功能,将它们溶解后喷于果蔬表面,可形成无色透明膜,防止水分流失,保持色泽和口感,减少营养流失。此外,这种薄膜可以有效减少微生物的入侵,防止水果和蔬菜的腐烂。

抗蒸腾剂能够减少叶片气孔开张,抑制植物蒸腾和水分散失。李婉平等(2019)在高温胁迫下对‘赤霞珠’葡萄(*Vitis vinifera*)喷施抗蒸腾剂可显著提高葡萄的品质和抗高温能力;苏文锋等(2015)对受到干旱胁迫的叶子花(*Bougainvillea spectabilis*)施用抗蒸腾剂有效缓解叶绿素含量和相对含水量的下降,提高SOD、POD、CAT、APX活性及Pro含量,提高叶子花的抗旱性;高云晓等(2019)表明添加黄腐酸有机肥可缓解刺槐(*Robinia pseudoacacia*)幼苗因盐胁迫造成的生理干旱,提高刺槐幼苗的叶片含水量,提高其幼苗的存活率,增强盐胁迫环境下的抗性。褪黑素在植物耐冷、抗旱、抗病、耐高盐等非生物胁迫和生物胁迫中起重要作用,其还原性强,可清除超氧阴离子、过氧化氢等自由基,发挥抗氧化作用;石淼等(2024)对‘赤霞珠’葡萄施用褪黑素后显著降低葡萄果实黑曲霉(*Aspergillus* subgenus *Circumdati*, section *Nigri*)病的发病率;程露等(2023)研究发现,用 $10\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 褪黑素处理木薯(*Manihot esculenta*)脆性胚性愈伤组织,其抗氧化相关基因明显上调表达,且抗氧化酶活性显著增强,抗氧化能力明显提高。

6 展望

生物刺激素响应植物胁迫的研究得到了广泛关注,通过深入研究生物刺激素对植物体内激素的合成、信号转导和分子机制,可以更好地了解植物应激适应机制,从微观角度探明生物刺激素对植物体内相关代谢途径的影响,进一步研究生物刺激素对植物体内细胞、基因的作用以及激素分泌的调控。在如今资源短缺的情况下,土壤的重复利用已经是不可回避的课题,破坏土壤的良性结构产生大量病原菌,造成作物的连作障碍,严重影响环境资源和农业发展。因此,关注植物与微生物的共生关系,探究它们之间的相互作用和调节机制,探索利用微生物来提高植物的抗逆性和改良土壤品质,从而可从微生物-植物-土壤的交互关系方面来促进植物生长和提高土壤利用率。但目前对菌种筛选、作用机理等研究仍然不足,利用微生物来进行重金属污染土壤修复、连作土壤改良等是未来研究新思路。深入探究生物刺激素在逆境

条件下对植物的调节机制,探明生物刺激素对植物响应胁迫的调控途径,进一步开发生物刺激素制备生物农药,用于预防和改善植物病害和虫害,可为可持续农业发展提供新的解决方案。

未来,可进一步挖掘植物生物刺激素的潜力,用于提高作物的生产效率和抗逆性,改良连作地、盐碱地土壤性质,从而应对日益严峻的环境挑战,推动整个植物生理学的进步。

参考文献(References)

- Ai QQ, Yang HQ, Yang SQ, et al (2023). Physiological and biochemical mechanism of glutamate signal on heat tolerance in maize seedlings. *Plant Physiol J*, 59 (10): 1923–1932 (in Chinese with English abstract) [艾千群, 杨慧琴, 杨思琦等(2023). 谷氨酸信号调控玉米幼苗耐热性的生理生化机制. *植物生理学报*, 59 (10): 1923–1932]
- Alfosea-Simón M, Zavala-Gonzalez EA, Camara-Zapata JM, et al (2020). Effect of foliar application of amino acids on the salinity tolerance of tomato plants cultivated under hydroponic system. *Sci Hortic*, 272: 109509
- Arroussi HE, Elbaouchi L A, Benhima R, et al (2016). Halophilic microalgae *Dunaliella salina* extracts improve seed germination and seedling growth of *Triticum aestivum* L. under salt stress. *Acta Hort*, 1148: 13–26
- Bradáčová K, Weber NF, Morad-Talab N, et al (2016). Micronutrients (Zn/Mn), seaweed extracts, and plant growth-promoting bacteria as cold-stress protectants in maize. *Chem Biol Technol Agric*, 3: 19
- Cao YJ, Lu Y, Zhao LX, et al (2023). The reemission effect of humic acid on salt stress. *Jiangsu Agric Sci*, 51 (8): 124–131 (in Chinese) [曹依静, 谔昀, 赵莉霞等(2023). 腐殖酸对盐胁迫下山定子砧苹果嫁接苗的缓解效应. *江苏农业科学*, 51 (8): 124–131]
- Chanthini KMP, Senthil-Nathan S, Pavithra GS, et al (2022). The macroalgal biostimulant improves the functional quality of tomato fruits produced from plants grown under salt stress. *Agriculture*, 13: 6
- Chen DW, Zhou WL, Ao JH, et al (2021). Alleviation effect of foliar application with seaweed extract on sugarcane under drought stress. *Chin J Trop Crops*, 42 (5): 1348–1354 (in Chinese with English abstract) [陈迪文, 周文灵, 敖俊华等(2021). 叶面喷施海藻提取物对甘蔗干旱胁迫的缓解效应. *热带作物学报*, 42 (5): 1348–1354]
- Cheng L, Zheng ST, Lu XL, et al (2023). Effect of exogenous melatonin on the proliferation of friable embryogenic callus in cassava. *Plant Physiol J*, 59 (10): 1881–1889 (in Chinese with English abstract) [程露, 郑偲亭, 陆新露等(2023). 外源褪黑素对木薯脆性胚性愈伤组织增殖的

- 影响. 植物生理学报, 59 (10): 1881–1889]
- Cheng XX, Liu XS, Wang SR (2023). Effect of humic acid on soil physicochemical properties, microenvironment and growth of bitter melon under salt stress. *Jiangsu Agric Sci*, 51 (17): 138–144 (in Chinese) [陈星星, 刘新社, 王盛荣 (2023). 腐殖酸对盐胁迫下土壤理化性质、微环境及苦瓜生长的影响. *江苏农业科学*, 51 (17): 138–144]
- Colla G, Hoagland L, Ruzzi M, et al (2017). Biostimulant action of protein hydrolysates: unraveling their effects on plant physiology and microbiome. *Front Plant Sci*, 8: 2202
- Colla G, Roupheal Y, Lucini L, et al (2015). Protein hydrolysate-based biostimulants: origin, biological activity and application methods. *Acta Hort*, 1148: 27–34
- Cui DD, Yang J, Geng YY, et al (2021). Effect and mechanism of seaweed fertilizer increasing the drought stress resistance of flowering Chinese cabbage. *Plant Nutr Fert*, 27 (7): 1185–1197 (in Chinese with English abstract) [崔丹丹, 杨锦, 耿银银等(2021). 海藻肥对菜心抗旱性的影响及其机理探究. *植物营养与肥料学报*, 27 (7): 1185–1197]
- D'Amato R, Del Buono D (2021). Use of a biostimulant to mitigate salt stress in maize plants. *Agronomy*, 11 (9): 1755
- De Philippis R, Colia G, Micheletti E (2011). Exopolysaccharide-producing cyanobacteria in heavy metal removal from water: molecular basis and practical applicability of the biosorption process. *Appl Microbiol Biot*, 92 (4): 697–708
- De Philippis R, Paperi R, Sili C (2007). Heavy metal sorption by released polysaccharides and whole cultures of two exopolysaccharide producing cyanobacteria. *Biodegradation*, 18 (2): 181–187
- Du Jardin P (2015). Plant biostimulants: definition, concept, main categories and regulation. *Sci Hort*, 196: 3–14
- Elena A, Diane L, Eva B, et al (2009). The root application of a purified leonardite humic acid modifies the transcriptional regulation of the main physiological root responses to Fe deficiency in Fe-sufficient cucumber plants. *Plant Physiol Biochem*, 47 (3): 215–223
- Farid R, Mutale-Joan C, Redouane B, et al (2019). Effect of microalgae polysaccharides on biochemical and metabolomics pathways related to plant defense in *Solanum lycopersicum*. *Appl Biochem Biotech*, 188: 225–240
- Feng JT, Xing Y, Zhang X, et al (2019). Effects of salicylic acid, abscisic acid and seaweed extract on drought resistance and nutrient uptake of apple seedlings under drought stress. *China Fruits*, (6): 42–48 (in Chinese with English abstract) [冯敬涛, 邢玥, 张鑫等(2019). 干旱胁迫下水杨酸、脱落酸和海藻提取物对苹果幼苗抗旱性及养分吸收的影响. *中国果树*, (6): 42–48]
- Francesca S, Cirillo V, Raimondi G, et al (2021). A novel protein hydrolysate-based biostimulant improves tomato performances under drought stress. *Plants*, 10 (4): 783
- Gao YX, Pang YX, Mao PL, et al (2019). Effects of fulvic acid organic fertilizer on the growth of *Robinia pseudo-acacia* seedlings under salt stress. *J Southwest For Univ Nat Sci*, 39 (2): 36–43 (in Chinese with English abstract) [高云晓, 庞元湘, 毛培利等(2019). 黄腐酸有机肥对盐胁迫下刺槐幼苗生长的影响. *西南林业大学学报(自然科学)*, 39 (2): 36–43]
- García AC, Santos LA, Izquierdo FG, et al (2012). Vermicompost humic acids as an ecological pathway to protect rice plant against oxidative stress. *Ecol Eng*, 47: 203–208
- García-García AL, García-Machado FJ, Borges AA, et al (2020). Pure organic active compounds against abiotic stress: a biostimulant overview. *Front Plant Sci*, 11: 575829
- Guo CJ, Chen H, Wang XG, et al (2022). Effect of compound microbial agent added to seedling substrate on tomato growth and root rot occurrence. *North Hort*, (16): 52–57 (in Chinese with English abstract) [郭成瑾, 陈杭, 王喜刚等(2019). 育苗基质添加复配微生物菌剂对番茄生长及根腐病发生的影响. *北方园艺*, (16): 52–57]
- Jiang YL, Xiao Y, Deng XP, et al (2022). Effects of microbial agents on physicochemical and extracellular enzyme activities of tobacco continuous cropping soil. *Acta Tabac Sin*, 28 (4): 59–66 (in Chinese with English abstract) [姜永雷, 肖雨, 邓小鹏等(2022). 微生物菌剂对烟草连作土壤理化性质及土壤胞外酶活性的影响. *中国烟草学报*, 28 (4): 59–66]
- Jiménez-Arias D, García-Machado FJ, Morales-Sierra S, et al (2019). Lettuce plants treated with L-pyrogutamic acid increase yield under water deficit stress. *Environ Exp Bot*, 158: 215–222
- Jiménez-Arias D, Morales-Sierra S, Borges AA, et al (2022). New biostimulants screening method for crop seedlings under water deficit stress. *Agronomy*, 12 (3): 728
- Kawade K, Tabeta H, Ferjani A, et al (2023). The roles of functional amino acids in plant growth and development. *Plant Cell Physiol*, 64 (12): 1482–1493
- Li WP, Liu M, Wang JX, et al (2019). Influence of anti-transpirant on photosynthesis characteristic and qualities of wines in hot climate. *Sci Agric Sin*, 52 (17): 3008–3019 (in Chinese with English abstract) [李婉平, 刘敏, 王皆行等(2019). 炎热气候条件下抗蒸腾剂对酿酒葡萄光合特性与葡萄酒品质的影响. *中国农业科学*, 52 (17): 3008–3019]
- Li Y, Qi LF, Hou DS, et al (2024). Effect of adding microbial agent after dazomet fumigation treatment on fungal

- diversity in strawberry continuous cropping soil. China Veget, (2): 78–87 (in Chinese with English abstract) [李燕, 齐连芬, 侯大山等(2024). 棉隆熏蒸后添加微生物菌剂对草莓连作土壤中真菌多样性的影响. 中国蔬菜, (2): 78–87]
- Li YY, Xu X, Liu QS (2024). Physiological mechanisms of exogenous salicylic acid-mediated enhancement of salt tolerance in *Davidia involucrata* seedlings. Plant Physiol J, 60 (7): 1179–1188 (in Chinese with English abstract) [李钰滢, 胥晓, 刘沁松(2024). 外源水杨酸提高珙桐幼苗耐盐性的生理机制. 植物生理学报, 60 (7): 1179–1188]
- Liu LY, Xu C, Liu KX, et al (2019). Effects of two endophytic antagonistic bacteria on growth of pot experiment *Malus hupehensis* seedlings and the soil enzymes activity under continuous cropping conditions. Acta Horti Sin, 46 (7): 1238–1248 (in Chinese with English abstract) [刘丽英, 许超, 刘珂欣等(2019). 两株植物内生拮抗菌对连作土盆栽平邑甜茶幼苗生长及土壤酶活性的影响. 园艺学报, 46 (7): 1238–1248]
- Liu Z, Fan QL, Yao Z, et al (2023). The effect of biological fumigation on watermelon growth and development and wilt wilt. China Plant Prot, 43 (4): 50–55 (in Chinese) [刘珍, 范巧兰, 姚众等(2023). 生物熏蒸配施微生物菌剂对西瓜生长发育及枯萎病的影响, 中国植保导刊, 43 (4): 50–55]
- Ma CC, Zhu YE, Li H, et al (2014). Effect of combination of stainless steel slag and humic acid on the physiological and biochemical characteristics under lead stress *Lolium perenne*. J Shanxi Univ Nat Sci Ed, 37 (3): 439–446 (in Chinese with English abstract) [马晨晨, 朱宇恩, 李华等(2014). 不锈钢尾渣与腐殖酸配施对铅胁迫下黑麦草生理特征的影响, 山西大学学报(自然科学版), 37 (3): 439–446]
- Ma TG, Li HP, Guo XX, et al (2016). Effect of humic acid on cotyl and root growth and antioxidant properties of zucchini under NaCl stress. Jiangsu Agric Sci, 44 (9): 189–192 (in Chinese) [马太光, 李海平, 郭秀霞等(2016). 腐殖酸对NaCl胁迫下西葫芦胚轴和根生长及抗氧化特性的影响. 江苏农业科学, 44 (9): 189–192]
- Ozturk S, Aslim B, Suludere Z, et al (2014). Metal removal of cyanobacterial exopolysaccharides by uronic acid content and monosaccharide composition. Carbohydr Polym, 101: 265–271
- Rachidi F, Benhima R, Kasmi Y, et al (2021). Evaluation of microalgae polysaccharides as biostimulants of tomato plant defense using metabolomics and biochemical approaches. Sci Rep, 11: 930
- Shemi R, Wang R, Gheith ESMS, et al (2021). Effects of salicylic acid, zinc and glycine betaine on morpho-physiological growth and yield of maize under drought stress. Sci Rep, 11: 3195
- Shi M, Zhang ZZ, Gao CY, et al (2024). Effects of melatonin treatment on resistance to *Aspergillus carbonarius* in postharvest ‘Cabernet Sauvignon’ grape. Plant Physiol J, 60 (3): 461–470 (in Chinese with English abstract) [石淼, 张珍珍, 高琛瑜等(2024). 褪黑素处理对采后‘赤霞珠’葡萄黑曲霉病抗性的影响. 植物生理学报, 60 (3): 461–470]
- Su WF, Su ZS, Lin LL, et al (2015). Effects of antitranspirant on physiological characteristics of *Bougainvillea spectabilis* under drought stress. Acta Agr Zhejiangensis, 27 (12): 2122–2128 (in Chinese with English abstract) [苏文锋, 苏振声, 林玲玲等(2015). 干旱胁迫下抗蒸腾剂对叶子花生理特性的影响. 浙江农业学报, 27 (12): 2122–2128]
- Tian C (2020). The preliminary mechanism of *Trichoderma harzianum* T2-16 against *Fusarium* wilt of watermelon (dissertation). Changsha: Hunan University (in Chinese with English abstract) [田程(2020). 哈茨木霉T2-16防控西瓜枯萎病的微生态机制初探(学位论文). 长沙: 湖南大学]
- Tian F, Chen X, Wang PC, et al (2022). Effect of microbial agents on resistant enzyme system and biochemical indexes of drought resistance in *Sophora davidii*. Plant Physiol J, 58 (2): 435–446 (in Chinese with English abstract) [田方, 陈锡, 王普昶等(2022). 微生物菌剂对白刺花苗期抗旱酶系及生理生化指标的影响. 植物生理学报, 58 (2): 435–446]
- Wang B, Li CZ (2023). Effects of humic acid on seed germination and seedling growth of *Haloxylon ammodendron* under NaCl stress. Bull Soil Water Conserv, 43 (4): 95–102 (in Chinese with English abstract) [王彬, 李诚志(2023). 腐殖酸对NaCl胁迫下梭梭种子萌发及幼苗生长的影响. 水土保持通报, 43 (4): 95–102]
- Wang JW, Peng YL, Gou JY, et al (2023). Establishment of tobacco composite microorganism agent and its effects on plant growth promotion and disease resistance. J Anhui Agr Univ, 50: 50–57 (in Chinese with English abstract) [王嘉伟, 彭玉龙, 苟剑渝等(2023). 烟草复合微生物菌剂的构建及其促生抗病效应. 安徽农业大学学报, 50: 50–57]
- Wang WT, Jia CH, Zhang LL, et al (2022). Ameliorative effects of seaweed extracts application on heat tolerance of cherry radish. Soil Fert Sci China, (1): 188–193 (in Chinese with English abstract) [王伟涛, 贾春花, 张林琳等(2022). 海藻提取物缓解高温对樱桃萝卜胁迫效应的研究. 中国土壤与肥料, (1): 188–193]
- Wang XL, Hang JX, Wu J (2023). Effects of biostimulant synergism on anthracnose disease control and growth of

- strawberry. *Chin J Biol Control*, 39: 149–156 (in Chinese with English abstract) [王晓琳, 黄洁雪, 鄂劼(2023). 生物刺激素协同对草莓炭疽病防治及其生长发育的影响. *中国生物防治学报*, 39: 149–156]
- Xing K, Zhu X, Peng X, et al (2015). Chitosan antimicrobial and eliciting properties for pest control in agriculture: a review. *Agron Sustain Dev*, 35 (2): 569–588
- Yang ZT, Zhang YP, Zhu LB, et al (2023). Exogenous humic acid effects on muskmelon seedling cold resistance. *North Hortic*, (2): 25–31 (in Chinese with English abstract) [杨志桃, 张彦萍, 朱立保等(2023). 外源腐殖酸灌根对甜瓜幼苗抗冷性的影响. *北方园艺*, (2): 25–31]
- Zhao WR, Gao S, Zhao K, et al (2023). Alleviating effect and mechanism of potassium humate fertilizer on aluminum toxicity in acid soil. *Environ Sci Technol*, 46 (5): 185–191 (in Chinese with English abstract) [赵文瑞, 高双, 赵宽等(2023). 腐殖酸钾对酸性土壤铝毒害的缓解作用与机制. *环境科学与技术*, 46 (5): 185–191]
- Zhou LP, Yuan L, Zhao BQ, et al (2022). Effects of single-sided application of humic acid on maize root growth. *Sci Agric Sin*, 55 (2): 339–349 (in Chinese with English abstract) [周丽平, 袁亮, 赵秉强等(2022). 腐殖酸单侧刺激对玉米根系生长的影响. *中国农业科学*, 55 (2): 339–349]