

Advances on the Growth Promotion of Endophytic Actinomycetes in Plants

Lin Gan, Rui Lin, Xiao Zhang, Wei Bai*

College of Life Sciences, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot Inner Mongolia
Email: *baiwei@imau.edu.cn

Received: May 19th, 2017; accepted: Jun. 9th, 2017; published: Jun. 12th, 2017

Abstract

Endophytic actinomycetes are prokaryotes which cohabit within the living plant tissues without causing any apparent effects on the host plants. The current research focuses on the antagonism and their potential contributions to plant growth. Direct and indirect effects of endophytic actinomycetes on plant growth promotion were summarized in this review. The current problems and application prospects of endophytic actinomycetes were also mentioned.

Keywords

Plant, Endophytic Actinomycetes, Direct and Indirect Promotion on Plant Growth

植物内生放线菌促生作用研究进展

甘霖, 林睿, 张筱, 白薇*

内蒙古农业大学生命科学学院, 内蒙古 呼和浩特
Email: *baiwei@imau.edu.cn

收稿日期: 2017年5月19日; 录用日期: 2017年6月9日; 发布日期: 2017年6月12日

摘要

内生放线菌是一类定殖于植物组织内部, 不引起植物明显病害的放线菌。目前, 农业中对内生放线菌的利用也越来越广泛, 尤其是在生防、促生等作用方面有着重要的应用。本文对植物内生放线菌的直接及间接促生作用等方面的研究进展进行了综述, 并对于内生放线菌所面临的问题和应用前景进行了展望。

*通讯作者。

关键词

植物, 内生放线菌, 直接与间接促生作用

Copyright © 2017 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 植物内生放线菌

放线菌是一类具有分枝状菌丝体的革兰氏阳性细菌, 其细胞中(G + C)mol %含量较高, 一般在 55% 以上, 由于其菌落边缘呈放射状而得名。放线菌是一类介于细菌和丝状真菌之间又接近于细菌的原核生物, 其主要分布于含水量少、含有机质丰富的中性或偏碱性的土壤中, 在空气、水体、食草动物肠胃、植物组织内部等也有一定的分布[1]。放线菌在被发现时并未引起人们足够的重视, 直到抗生素之父 S.A. Waksman 从土壤中分离出放线菌, 并成功研制出卡介苗治愈肺结核病之后, 放线菌才引起了人们极大的关注。放线菌与人类生活生产关系密切, 且分布广泛、种类繁多、资源丰富, 有着重要的研究及应用价值。

内生菌是一类在其全部或者部分生命阶段生长在健康植物组织内部, 不会引起植物明显病症的真菌或细菌[2] [3]。但在植物衰老或者外界刺激条件下, 植物自身免疫能力下降, 内生菌也可能引起某些病症。Hallmann [4]等将内生菌描述为能从表面消毒的植物组织内部提取出来的、不引起植物明显病症的微生物。此外, Azevedo 以及 Araújo [5]等将内生菌定义为一类不论其在实验室环境中是否可培养的、定殖于植物组织内部的、不引起植物明显病症的、不在宿主表面出现某些特定结构的微生物。Schulz [6]等认为, 内生菌是一类会对宿主有利的微生物。Petrini [7]提出, 基本上所有植物都会共生有一种或几种内生菌。

内生菌可以在植物细胞中或在细胞间隙中定殖, 与宿主植物或共生或寄生, 亦或在几种关系中进行转变。植物内生菌占据有利的生态位, 可以抵御植物自身的防御反应, 并能与宿主以及感染宿主的病原微生物直接相互作用, 为宿主植物提供全面有效的防护。内生菌与宿主这种复杂的互作方式也使得内生菌可以产生特殊的次级代谢产物, 借助于信号传导作用对宿主施加影响。Hardoim [8]等表示, 内生菌与宿主植物互作的关键在于内生菌可以适当地增强植物的性状, 调节植物的生理代谢, 提高植物的环境适应能力。内生放线菌与其宿主植物关系的研究为增强农作物农艺性状、保护物种多样性等方面提供了新思路; 内生放线菌的代谢产物复杂多样, 对其相关代谢产物的深入研究, 必将为发现、开发新型药物指明方向。充分研究和利用植物内生放线菌资源进行相关研究, 拥有巨大潜力, 前景十分广阔。

2. 植物内生放线菌的促生作用特性

随着农业生产的不断发展, 农用化学品如化肥、除草剂、杀虫剂以及农药的滥用已经对环境造成了不可逆转的影响。因此, 建设新型的可持续发展农业已经受到世界各国科学家的广泛关注。内生菌在长期的自然演化中进化出了许多与宿主植物互作的机制。据 Ahmad [9]等的研究表明, 内生菌可以明显使植物株高增长; 增加幼苗、根和茎的生物量; 促进植物分蘖; 增加作物产量。内生放线菌可以通过拮抗病原菌以及产生促生活性物质来对宿主植株产生有利影响。内生放线菌可以产生许多促生活性物质, 从直接与间接两个方面促进植物生长。直接的促生作用例如植物激素如吲哚乙酸(IAA)等; 帮助宿主植物固定

N 元素；有的菌株还具有良好的溶解矿质元素(磷酸盐、铝硅酸盐等)的功能，可以帮助植物更好地从环境资源中吸收营养物质。间接的促生作用主要表现在内生放线菌可以帮助宿主抵抗病原菌的入侵、产生铁载体以及提高植物宿主抗逆性等方面。

2.1. 内生放线菌直接促生作用

2.1.1. 植物激素

合成植物激素的能力在微生物中广泛存在，潘佩平和周鸿宾、Merzaeva O V 以及 Arawan Shutsrirung [10] [11]等的研究结果都曾报道微生物能产生吲哚乙酸(IAA)；占新华[12]、古丽努尔[13]以及 Irum Naz [14]等的研究表明均表明，真菌、细菌以及放线菌均可以产生包括赤霉素、IAA 等不同种类的植物激素。

内生放线菌可以产生植物生长素，促进宿主植物的根和茎的生长。Yacine [15]等从五种沙漠植物分离出的内生放线菌中可以产生 IAA，且某些菌株在后续实验中显示出对番茄种子促进发芽和根伸长的效果。Arawan [16]分离到的柑橘内生放线菌具有产生 IAA 的能力，对柑橘幼苗有明显的促生作用。除此之外，据 Igarashi [17]等从一株链霉菌属内生菌的发酵液中纯化得到了植物激素 pteridic acids A 和 B，这种活性物质可以促进四季豆的下胚轴形成不定根，与 IAA 的生物活性相似。El-Tarabily [18]发现的内生放线菌可以同时产生吲哚乙酸和吲哚丙酸(IPYA)以及异戊烯基腺嘌呤(细胞分裂素的一种)，对黄瓜有明显的促生活性。Pongrawee [19]将内生放线菌与慢生型大豆根瘤菌共同接种大豆，共同接种后的大豆其根与茎的干重明显增加，且接种菌产生的植物激素可以有效的促进宿主植物吸收和转运营养元素。S.P.Singh [20]等从印度传统药用植物中分离到的内生放线菌可以产生赤霉素(GA3)，能有效增加鹰嘴豆植株的生物量并抑制鹰嘴豆白绢病的发生。

2.1.2. 解磷作用

由于长期栖居于土壤、海底沉积物等生境中，使得放线菌演化出了适应腐生生活环境的多种策略，他们可以通过产生多种胞外物质来降解环境中难溶解的某些营养物质。内生菌可以通过产生这些物质帮助宿主植物更好的吸收环境中难以利用的营养成分。磷元素就是许多种难以被有效利用的营养物质之一。磷在自然界中只能以离子的形式被吸收，但在土壤中通常是以难溶的形式存在。农业中为了提高作物产量，长期大量施用磷肥，但大多数的磷转化为难溶态或是被雨水冲刷流失，导致环境污染[21]。

前人研究表明，溶磷能力在微生物中普遍存在。尹瑞龄[22]等的研究表明，我国旱地土壤中，解磷微生物占整个土壤微生物类群的比例高达 27.1%~82.1%。田江[23] [24]等从湖南省湘西州花垣县的铅锌矿表层土壤中，筛选出两株具有重金属抗性和解磷特性的细菌 TPSB1 和 TPSB2。M.Kukla [25]从黑麦草中分离到的内生细菌均具有解磷作用。张炳火[26]等分离到的链霉菌属放线菌 JXJ-0136 可以有效增加土壤中可溶磷含量，并能显著增加白菜和豇豆的种子萌发率，促进生长。植物内生放线菌也具有很好的解磷特性，可以有效促进植物宿主对磷元素的吸收。Rahul Jog [27]等从小麦根际以及根内部分离到 7 株放线菌，均具有解磷能力，且某些菌株可以明显的促进小麦的生长。王世强[28]等从珙桐分离到的链霉菌属放线菌 JD211 能够显著提高土壤中有效磷的含量，促进了水稻幼苗的生长。Miyada Zamoum [29]等在撒哈拉沙漠旱生植物中分离得到的内生放线菌具有产生 IAA 以及解磷能力，可以显著地促进($P > 0.05$)番茄幼苗的生长。Sheng Qin [30]等从麻疯树中分离到的内生放线菌中，有 4 株菌具有解磷作用，部分内生放线菌对麻疯树幼苗具有明显的促生作用。

2.1.3. 生物固氮

自然界中，N 元素主要以 N_2 的形式存在，难以被生物体吸收利用，N 元素必须经过微生物的固氮作用才能被植物吸收利用。放线菌中的弗兰克氏菌属可以与非豆科木本双子叶植物共生，形成根瘤帮助宿

主植物固氮。科学工作者们早在 1866 年就已经发现了与非豆科植物共生的根瘤,并在 1886 年将这种微生物命名为弗兰克氏菌(*Frankia*)。此后随着研究的逐渐深入,人们将弗兰克氏菌属(*Frankiaceae* 与 *Frankia*)加入到放线菌目中,并认定弗兰克氏菌是在非豆科植物根瘤内进行绝对共生生活的放线菌。1978 年人类首次成功的从香蕨木根瘤中分离得到弗兰克氏菌[31],此后对放线菌固氮的研究也愈发趋于热门。弗兰克氏菌菌丝较纤细,直径一般在 0.6~2 μm 之间。随着菌丝的不断生长,可以形成孢子囊,孢子囊成熟后释放无鞭毛孢子。在缺少 N 元素的环境中,弗兰克氏菌菌丝可以分化为球形或卵球形的顶囊,这是弗兰克氏菌在有氧条件下进行固氮作用的场所。

弗兰克氏菌能够跨越物种与多种非豆科植物共生固氮,这些植物被称之为放线菌结瘤植物(*actinorhizal plants*)。放线菌结瘤植物能够在贫瘠的土壤上生长,还可以提高土壤肥力,常作为农林业中的先锋种得到应用。与未接种弗兰克氏菌的植物相比,弗兰克氏菌可以明显的促进结瘤植物的生长、生物量、含氮量以及叶绿素含量,可以帮助宿主植物抵御非生物胁迫的不利影响[32]。与未接种以及接种菌根真菌的意大利桤木相比,接种弗兰克氏菌的桤木在矿化土壤中栽培一年后,地上部分的生物量要明显增加[33]。A. KARTHIKEYAN 等的研究发现[34],在印度贫瘠的铝土矿土壤中栽培的木麻黄,应用各种有益微生物(包括弗兰克氏菌)处理过的实验组,存活率要明显高于对照组。该实验在持续两年零三个月后,弗兰克氏菌处理组其长势以及营养吸收仍明显高于对照组。Bélanger P A [35]等在水培条件下研究发现,当存在有不同的金属元素时,接种弗兰克氏菌的桤木与对照组相比生物量有明显的增加。

弗兰克氏菌具有比传统根瘤菌更有效的侵染能力,与宿主形成的共生根瘤可以存在多年,持续固氮时间非常长,固氮量很大,固氮效应持久,应用价值不输豆科植物根瘤菌[36]。弗兰克氏菌属为自然界的氮循环起到了重要的作用,为生物固氮的应用提供了新的思路与方向。

2.2. 内生放线菌间接促生作用

2.2.1. 拮抗作用

抗生素是一类由微生物在次级代谢过程中所产生的具有抗病原体或能干扰其他生活细胞发育功能的化学物质。放线菌是一类盛产抗生素的微生物,早在上世纪 40 年代以前,研究者们就将其作为生产菌用来筛选新型抗生素。我们通过对放线菌次级代谢产物的研究,发现了超过 4,000 种天然抗菌活性物质,包括了如今药物治疗中许多重要的抗生素,如氨基糖甙类、蒽环类、大环内酯类、四环素类、 β -内酰胺类、氯霉素等化合物。据不完全统计,到目前为止,由微生物产生的抗生素已经有上万种之多,其中约有一半以上是由放线菌产生的。

随着对相关研究的不断深入,植物内生放线菌已受到越来越多的关注,从内生放线菌中分离新型的抗菌化合物有着重要的实际意义。Bieber [37]等从德国耶拿地区的赤杨根部分离到的链霉菌可以产生萘醌类化合物,对革兰氏阳性菌和人白血病细胞系 K₅₆₂有很好的抑制作用。Pullen [38]等从卫矛科中分离到的链霉菌可以产生新型抗生素 *celastramycins A(I)*和 *B(II)*。Taechowisani [39]等从高良姜中分离到的内生放线菌 *Streptomyces sp. Tc022* 可以产生放线菌素 D,并对香蕉炭疽病和白色念珠菌有很强的抑制作用。Khomsan [40]等从水稻内生链霉菌中分离得到新霉素,是新霉素在生物体内合成的首次报道。H.C.Rao [41]等从印度高止山脉的阔叶风车子中分离到的内生菌 *Nocardioopsis prasina* 中分离得到了吡喃酮类化合物 *nocapyrone E*, 具有较好的拮抗活性。一株从红豆杉中分离到的内生放线菌具有显著的抑制病原真菌以及抗癌活性[42]。

应用分子生物学手段克隆抗生素生物合成基因的方法可以帮助我们快速筛选得到抗生素生产菌株。抗生素生物合成基因主要有聚酮合成酶基因(PKS I 和 PKS II)以及非核糖体肽合成酶(NRPS)两大类。郭泽经[43]、徐红艳[44]、祁鹤兴[45]等均发现了不同的植物内生放线菌具有上述生物合成基因。李静[46]等从

14 种真红树植物样品中分离到的 38 株菌至少存在 NRPS、PKS I 以及 PKS II 三种中的一种抗生素生物合成基因。张萌萌[47]等对 35 株内生放线菌进行了 PKS 基因的筛选, 结果表明, 绝大多数菌株具有聚酮合成酶基因, 有的菌株还同时具有 PKS I 和 PKS II 两种基因。Engelhardt [48]采用基于 PCR 的基因筛选技术筛选 PKS 和 NRPS 生物合成基因时, 发现一株海绵共生菌 *Nocardiopsis* sp. TFS65-07 同时具有 PKS I、PKS II 和 NRPS 基因, 并从其发酵液中得到一个新型抗生素 TP-1161, 该化合物具有良好的抗菌活性。

除此上述之外, 放线菌还可以通过其他的一些机制抑制病原菌的生长。如乔宏萍[49]等研究表明放线菌 F46 和 PR 对灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)有重寄生作用, 可以抑制其生长。王歧[50]的研究结果显示, 草坪土壤放线菌菌株 Bn035 可以产生几丁质酶, 对草坪草根腐病菌有较强的抑制作用。高小宁[51]等的研究发现, 植物内生放线菌可以产生 β -1,3-葡聚糖酶活较高, 对 13 种常见植物病原菌的生长均有一定的抑制效果。高小宁[52]等分离到一株产几丁质酶的内生放线菌对油菜菌核病菌的抑制率达到 85.4%。于妍华[53]等的研究发现拮抗放线菌在以不同的病原真菌菌体为碳源时, 可合成几丁质酶和纤维素酶, 利用病原微生物生长。

内生放线菌长期处在植物内生生态位, 分布在植物组织中, 有着充足的营养和生存空间, 不必暴露在恶劣的自然环境中。这使得内生放线菌具有更少的种间竞争, 与土壤放线菌相比更容易发挥其促生作用, 能更有效地帮助宿主抵抗病原菌的入侵。

2.2.2. 铁载体

铁元素是植物生长发育所必需的元素之一。在自然界中, 铁元素的分布较为广泛, 但地球丰富的氧气环境, 使得自然界中的铁只能以氧化物的形式存在, 能够供生物直接利用的铁元素少之又少。因此, 在长期的自然演化下, 许多微生物都能够通过非核糖体途径合成并分泌攫取 Fe^{3+} 的铁载体(siderophores)。铁载体是一种具有很强特异螯合作用的小分子化合物, 主要在细胞膜外发挥生物学功能, 微生物利用分泌铁载体争夺外界铁元素来维持正常的新陈代谢。在低铁环境下, 某些微生物对环境中铁元素的竞争能力很强, 可以变相的抑制其他微生物(尤其是病原微生物)的生长。

许多研究表明[54]-[60], 植物内生菌可以通过产生铁载体起到对宿主的促生作用。谭红铭[61]等的研究表明, 番茄内生放线菌可以产生铁载体, 且部分菌株可对番茄青枯病有一定的防治作用。杨晓璐[62]等的研究表明, 抗稻瘟病水稻内生放线菌 OsiSh-2 具有产铁载体的能力, 这可能与其拮抗活性有关。王真真[63]等从水稻内部分离筛选到拮抗稻瘟病效果最好的内生链霉菌 OsiRt-1, 具有产生多种包括铁载体在内的植物生长促进剂的活性。Pongrawee Nimnoi [64]发现了植物内生放线菌可以产生铁载体和 IAA。孙磊[65]、Madhurama Gangwar [66]以及 Ajit Kumar Passar [67]等均研究发现了内生放线菌可以在不同程度上产生多种类型的铁载体。

2.2.3. 提高宿主抗逆性

植物在生长过程中, 经常会遇到很多不利的环境条件, 我们称这些不利于植物生长发育的因素为逆境或胁迫。胁迫主要包括生物胁迫与非生物胁迫两个方面, 非生物胁迫如寒冷、干旱、高盐碱度土壤和重金属污染等, 生物胁迫如杂草, 害虫和病害等。逆境会影响植物的正常生长和发育, 严重时还可使植物枯死。内生菌长期共存于宿主体内, 与宿主共同进化, 其可以通过多种方式增加植物宿主对不利环境的耐受性, 从而间接地促进宿主植物生长。

内生放线菌可以帮助宿主抵御非生物胁迫, 提高宿主抗逆性。Sachiko Hasegawa [68]等的研究发现, 经内生链霉菌处理后的山月桂组培苗与对照试验组相比, 具有较好的耐旱性。经过进一步试验发现[69], 内生链霉菌可以使山月桂组培苗细胞中胼胝质积累, 并加速细胞木质化过程。Conn VM [70]等研究表明, 小麦内生链霉菌接种后的突野生型拟南芥在抵抗病原菌入侵时, 与未处理的对照组相比, 可以诱导水杨

酸途径(SR)与茉莉酸/乙烯途径(JA/ET)相关基因表达量的上调。罗达[71]等的研究发现,经内生固氮菌接种后的多枝怪柳实生苗在盆栽试验过程中能有效应对水盐双胁迫。M. Kuffner [72]等的研究发现,将耐受Zn/Cd的内生放线菌接种于黄花柳后,黄花柳对Zn/Cd耐受性有所提高。

此外,内生放线菌也可以产生除草、除虫类物质,增加宿主在种间竞争中的竞争力,抵御生物胁迫所造成的不利影响。邱志琦[73]等从健康番茄根部分离出的内生放线菌具有作为除草剂的应用潜质。史赞[74] [75]以及范永玲[76]等的研究均表明内生放线菌具有较强的杀虫作用。

3. 内生放线菌在农业上的应用

近年来,生态农业的理念越来越受到重视。随着农药、化肥的大规模使用,生态环境遭受了严重污染,病原体生物的抗药性也逐渐增强。因此,寻求新型农用药剂迫在眉睫。生物农药对防治病虫害作用高效,不易使病原生物产生抗药性,对人畜毒性低,特异性强,残留量低,已成为了当前科学研究的热点。放线菌是人们最早应用到农业生产中的微生物,内生放线菌生活在植物体内的微小空间里,具有极丰富的生物多样性以及代谢产物多样性,具有应用于农业生产的潜力。

Shimizu [77]等的研究表明,内生链霉菌可以帮助杜鹃组培苗抵御病原菌的入侵。卫矛科内生链霉菌可以产生新型氯吡咯以及氯化蒽酮,对多株耐药性细菌具有较强的抑制作用。Christopher Franco [78]等的研究表明,内生放线菌可以有效提高大田小麦产量,并能防治小麦立枯病,可以很大程度上可以减少农业生产过程中对杀虫剂、杀菌剂的依赖。马强[79]分离获得的内生放线菌对黄瓜白粉病、番茄叶霉病有着较好的生防效果,同时也有较好的促生作用特性。李文华[80]从泽漆组织中分离到的内生放线菌具有明显的抗病毒活性。陈亚菲[81]的研究表明,内生放线菌在大田试验中可以有效地抑制油菜菌核病对宿主的侵染,具有很好的生防潜力。甘良[82]等研究表示,放线菌混合菌剂可以有效防治西瓜枯萎病,并对西瓜有良好的促生特性。艾草内生放线菌可以定殖在多种蔬菜组织内,并对白菜胚根的生长有一定的促进作用[83]。综上所述,内生放线菌丰富的种质资源为我们开发新型生物制剂提供了新的来源和思路,为建立建设环境友好型、可持续型新农业奠定了基础,值得我们进一步深入研究与探索。

4. 展望

近年来,研究者们对植物内生放线菌的生防、促生作用等方面进行了更为广泛的关注和研究。但是,内生放线菌活性代谢产物的实践应用尚还处在初始阶段,内生放线菌和宿主植物间的复杂作用机理也还尚未阐明,随着内生放线菌在农业、医学等各个方面的广泛应用,其一些相关的研究也势必会越来越深入,越来越热门。

目前,内生放线菌面临着一些科研及应用上的问题:一是内生放线菌的分离和筛选。由于目前有限的培养方法和筛选手段,使得许多内生放线菌都无法成功地在体外分离出来,发现新的内生放线菌的机会也就会相应减少。其次,内生放线菌在离开宿主组织后,其某些生物活性会丧失,如何最大限度的保留内生放线菌的生物活性,特别是能否在体外模拟内生菌与宿主共生关系,也是发现和挖掘新型内生放线菌、新型活性物质的过程中所存在的问题。最后,如何将促生、生防效果良好的内生放线菌进行实际应用,如何将内生菌制备成活性高、易保存的制剂也是亟须解决的问题之一。此外,在生产实践中还应注意对内生放线菌的适度使用,趋其利避其害,让内生放线菌的应用真正做到合理、可行、高效、无残留、无污染。

随着对内生放线菌研究的不断深入,内生放线菌将更广泛的应用于商业、农业生产及科学研究之中。丰富的多样性、丰富的次级代谢产物类型,都使得内生放线菌成为了极其重要的微生物种质资源。未来,内生放线菌作为环境友好型、可持续发展型的新型微生物资源将得到更广泛的应用,对人类的影响也将

更加深远。

参考文献 (References)

- [1] 阮继生, 黄英. 放线菌快速鉴定与系统分类[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [2] Azevedo, J.L., Maccheroni, J.W., Pereira, J.O., *et al.* (2000) Endophytic Microorganisms: A Review on Insect Control and Recent Advances on Tropical Plants. *Electronic Journal of Biotechnology*, **3**, 40-65. <https://doi.org/10.2225/vol3-issue1-fulltext-4>
- [3] Saikkonen, K., Wäli, P., Helander, M., *et al.* (2004) Evolution of Endophyte-Plant Symbioses. *Trends in Plant Science*, **9**, 275. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.04.005>
- [4] Horodenski, J. (1997) Bacterial Endophytes in Agricultural Crops. *Canadian Journal of Microbiology*, **43**, 895-914. <https://doi.org/10.1139/m97-131>
- [5] Azevedo, J.L. and Araújo, W.L. (2007) Diversity and Applications of Endophytic Fungi Isolated from Tropical Plants. In: Ganguli, B.N. and Deshmukh, S.K., Eds., *Fungi: Multifaceted Microbes*, CRC Press, Boca Raton, 189-207.
- [6] Schulz, B. and Boyle, C. (2006) Microbial Root Endophytes. In: Sieber, T.N., Ed., *What Are Endophytes?* Springer, Berlin, 1-13.
- [7] Petrini, O., Sieber, T.N., Toti, L., *et al.* (1992) Ecology, Metabolite Production, and Substrate Utilization in Endophytic Fungi. *Natural Toxins*, **1**, 185. <https://doi.org/10.1002/nt.2620010306>
- [8] Haridoim, P.R., Van Overbeek, L.S. and Elsas, J.D. (2008) Properties of Bacterial Endophytes and Their Proposed Role in Plant Growth. *Trends in Microbiology*, **16**, 463-471. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2008.07.008>
- [9] Ahmad, F., Ahmad, I. and Khan, M.S. (2008) Screening of Free-Living Rhizospheric Bacteria for Their Multiple Plant Growth Promoting Activities. *Microbiological Research*, **163**, 173-181. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2006.04.001>
- [10] 潘佩平, 周鸿宾. 茎瘤固氮根瘤菌(*Azorhizobium caulinodans*)ORS571 产生的植物激素[J]. 微生物学通报, 1995(1): 10-13.
- [11] Merzaeva, O.V. and Shirokikh, I.G. (2010) The Production of Auxins by the Endophytic Bacteria of Winter Rye. *Applied Biochemistry and Microbiology*, **46**, 44-50. <https://doi.org/10.1134/S0003683810010072>
- [12] 占新华, 蒋延惠, 徐阳春, 宗良纲. 微生物制剂促进植物生长机理的研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 1999(2): 2-10.
- [13] 古丽努尔·艾合买提, 杨新平, 季青, 龙涛, 董平. 微生物代谢产物中植物激素的分析测定[J]. 新疆农业科学, 1998(2): 81-82.
- [14] Naz, I. (2012) Potential of *Azotobacter vinelandii* Khsr1 as Bio-Inoculant. *African Journal of Biotechnology*, **11**, 15-58.
- [15] Goudjal, Y., Toumatia, O., Sabaou, N., *et al.* (2013) Endophytic Actinomycetes from Spontaneous Plants of Algerian Sahara: Indole-3-Acetic Acid Production and Tomato Plants Growth Promoting Activity. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **29**, 1821-1829. <https://doi.org/10.1007/s11274-013-1344-y>
- [16] Shutsrirung, A., Chromkaew, Y., Pathom-Aree, W., Choonluchanon, S. and Boonkerd, N. (2013) Diversity of Endophytic Actinomycetes in Mandarin Grown in Northern Thailand, Their Phytohormone Production Potential and Plant Growth Promoting Activity. *Soil Science and Plant Nutrition*, **59**, 322-330. <https://doi.org/10.1080/00380768.2013.776935>
- [17] Igarashi, Y., Iida, T., Sasaki, T., *et al.* (2002) Isolation of Actinomycetes from Live Plants and Evaluation of Antiphytopathogenic Activity of Their Metabolites. *Actinomycetologica*, **16**, 9-13. https://doi.org/10.3209/saj.16_9
- [18] Eltarabily, K.A., Nassar, A.H., Hardy, G.E. and Sivasithamparam, K. (2009) Plant Growth Promotion and Biological Control of *Pythium aphanidermatum*, a Pathogen of Cucumber, by Endophytic Actinomycetes. *Journal of Applied Microbiology*, **106**, 13-26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2008.03926.x>
- [19] Nimnoi, P., Pongsilp, N. and Lumyong, S. (2014) Co-Inoculation of Soybean, with and Enhances Plant Growth, Nitrogenase Activity and Plant Nutrition. *Journal of Plant Nutrition*, **37**, 432-446. <https://doi.org/10.1080/01904167.2013.864308>
- [20] Singh, S.P. and Gaur, R. (2016) Evaluation of Antagonistic and Plant Growth Promoting Activities of Chitinolytic Endophytic Actinomycetes Associated with Medicinal Plants against *Sclerotium rolfsii* in Chickpea. *Journal of Applied Microbiology*, **121**, 506-518. <https://doi.org/10.1111/jam.13176>
- [21] 刘文干, 何园球, 张坤, 樊建波, 曹慧. 一株红壤溶磷菌的分离、鉴定及溶磷特性[J]. 微生物学报, 2012, 52(3): 326-333.
- [22] 尹瑞龄. 我国旱地土壤的溶磷微生物[J]. 土壤, 1988, 20(5): 21-24.

- [23] 田江, 彭霞薇, 李霞, 等. 重金属抗性解磷细菌的磷溶解特性研究[J]. 环境科学, 2014, 35(6): 2334-2340.
- [24] 田江. 尾矿废弃地土壤中解磷菌的筛选、鉴定和特性研究[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [25] Kukla, M., Płociniczak, T. and Piotrowska-Seget, Z. (2014) Diversity of Endophytic Bacteria in *Lolium perenne* and Their Potential to Degrade Petroleum Hydrocarbons and Promote Plant Growth. *Chemosphere*, **117**, 40-46. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.05.055>
- [26] 张炳火, 李汉全, 罗娟艳, 等. 放线菌 JXJ-0136 对白菜和豇豆生长的影响及其解磷作用[J]. 中国农业科学, 2016, 49(16): 3152-3161.
- [27] Jog, R., Pandya, M., Nareshkumar, G. and Rajkumar, S. (2014) Mechanism of Phosphate Solubilization and Antifungal Activity of *Streptomyces* spp. Isolated from Wheat Roots and Rhizosphere and Their Application in Improving Plant Growth. *Microbiology*, **160**, 778-788. <https://doi.org/10.1099/mic.0.074146-0>
- [28] 王世强, 魏赛金, 杨陶陶, 李庆蒙, 涂国全, 倪国荣, 潘晓华. 链霉菌 JD211 对水稻幼苗促生作用及土壤细菌多样性的影响[J]. 土壤学报, 2015(3): 673-681.
- [29] Zamoum, M., Goudjal, Y., Sabaou, N., *et al.* (2015) Biocontrol Capacities and Plant Growth-Promoting Traits of Endophytic Actinobacteria Isolated from Native Plants of Algerian Sahara. *Journal of Plant Diseases and Protection*, **122**, 215-223. <https://doi.org/10.1007/BF03356555>
- [30] Qin, S., *et al.* (2015) Biodiversity and Plant Growth Promoting Traits of Culturable Endophytic Actinobacteria Associated with *Jatropha curcas* L. Growing in Panxi Dry-Hot Valley Soil. *Applied Soil Ecology*, **93**, 47-55. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.04.004>
- [31] Davidsson, P., Lindmark, L. and Olofsson, C. (1998) The Extent of Overestimation of Small Firm Job Creation—An Empirical Examination of the Regression Bias. *Small Business Economics*, **11**, 87-100. <https://doi.org/10.1023/A:1016543211612>
- [32] Ngom, M., Oshone, R., Diagne, N., *et al.* (2016) Tolerance to Environmental Stress by the Nitrogen-Fixing Actinobacterium *Frankia*, and Its Role in Actinorhizal Plants Adaptation. *Symbiosis*, **70**, 17-29. <https://doi.org/10.1007/s13199-016-0396-9>
- [33] Lumini, E., Bosco, M., Puppi, G., *et al.* (1994) Field Performance of *Alnus cordata* Loisel (Italian Alder) Inoculated with *Frankia* and VA-Mycorrhizal Strains in Mine-Spoil Afforestation Plots. *Soil Biology & Biochemistry*, **26**, 659-661. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90256-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90256-9)
- [34] Karthikeyan, A., Deeparaj, B. and Nepolean, P. (2009) Reforestation in Bauxite Mine Spoils with Frost and Beneficial Microbes. *Forests, Trees & Livelihoods*, **19**, 153-165. <https://doi.org/10.1080/14728028.2009.9752661>
- [35] Bélanger, P.A., Bellenger, J.P. and Roy, S. (2015) Heavy Metal Stress in Alders: Tolerance and Vulnerability of the Actinorhizal Symbiosis. *Chemosphere*, **138**, 300-308. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.06.005>
- [36] 吕梅. 红桉木生理生态、固氮活性及根瘤放线菌研究[D]: [博士学位论文]. 南京: 南京林业大学, 2008.
- [37] Bieber, B., Nueske, J., Ritzau, M. and Gräfe, U. (1998) Alnumycin a New Naphthoquinone Antibiotic Produced by an Endophytic *Streptomyces* sp. *The Journal of Antibiotics*, **29**, 381-382. <https://doi.org/10.7164/antibiotics.51.381>
- [38] Pullen, C., Schmitz, P., Meurer, K., *et al.* (2002) New and Bioactive Compounds from *Streptomyces*, Strains Residing in the Wood of Celastraceae. *Planta*, **216**, 162-167. <https://doi.org/10.1007/s00425-002-0874-6>
- [39] Taechowisan, T., Wanbanjob, A., Tuntiwachwuttikul, P. and Taylor, W.C. (2006) Identification of *Streptomyces*, sp. Tc022, an Endophyte in *Alpinia galanga*, and the Isolation of Actinomycin D. *Annals of Microbiology*, **56**, 113-117. <https://doi.org/10.1007/BF03174991>
- [40] Supong, K., Thawai, C., Choowong, W., *et al.* (2016) Antimicrobial Compounds from Endophytic *Streptomyces* sp. BCC72023 Isolated from Rice (*Oryza sativa* L.). *Research in Microbiology*, **167**, 290-298. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.01.004>
- [41] Rao, H.C., Rakshith, D., Gurudatt, D.M. and Satish, S. (2016) Implication of PKS Type I Gene and Chromatographic Strategy for the Biodiscovery of Antimicrobial Polyketide Metabolites from Endosymbiotic *Nocardiopsis prasina* CLA68. *The Science of Nature*, **103**, 45. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1370-3>
- [42] 张盼盼, 秦盛, 袁博, 陈永强, 曹小迎, 蒋继宏. 南方红豆杉内生及根际放线菌多样性及其生物活性[J]. 微生物学报, 2016, 56(2): 241-252.
- [43] 郭泽经, 冯治翔, 吴华动, 何艳, 叶仁元, 褚以文, 田永强. 1株罗汉杉内生放线菌的鉴定、活性分析及抗生素生物合成基因的筛查[J]. 微生物学杂志, 2011, 31(6): 23-28.
- [44] 徐红艳, 刘爱华, 姬钰滢, 喻继坪, 邢朝斌, 袁丽杰. 药用植物刺五加内生放线菌的活性及其功能基因筛选[J]. 中国新药杂志, 2015(14): 1636-1640.

- [45] 祁鹤兴, 赵映珺, 李鹏, 高媛, 徐全智, 顾沛雯. 产 PK 和 NRP 类抗生素苦豆子内生放线菌分子筛选及抗生素类型鉴定[J]. 微生物学通报, 2016, 43(3): 583-592.
- [46] 李静, 戴素娟, 庾利, 蒋忠科, 刘少伟, 姜明国, 姜蓉, 孙承航. 海南东寨港真红树植物内生放线菌多样性及其抗菌活性[J]. 微生物学通报, 2016, 43(8): 1753-1765.
- [47] 张萌萌, 宋硕, 周永飞, 高建阳, 张秀敏. 内生放线菌聚酮合酶基因(PKS)的筛选[J]. 科技经济导刊, 2016(6): 125.
- [48] Engelhardt, K., Degnes, K.F., Kemmler, M., *et al.* (2010) Production of a New Thiopeptide Antibiotic, TP-1161, by a Marine *Nocardiopsis* Species. *Applied & Environmental Microbiology*, **76**, 4969-4976. <https://doi.org/10.1128/AEM.00741-10>
- [49] 乔宏萍, 宗兆锋. 重寄生放线菌 F46 和 PR 对灰葡萄孢的抑制作用[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2004, 32(11): 23-26.
- [50] 王歧, 段碧华, 杨瑞, 赵耀荣, 张露. 产几丁质酶放线菌的筛选、鉴定及其对草坪草根腐病真菌的抑制作用[J]. 草地学报, 2013, 21(5): 998-1004.
- [51] 高小宁, 涂璇, 黄丽丽, 姜鹏. 产 β -1,3-葡聚糖酶植物内生放线菌的筛选及抑菌活性研究[J]. 微生物学通报, 2009, 36(8): 1189-1194.
- [52] 高小宁, 古丽皮艳, 王美英, 黄丽丽, 涂璇, 康振生. 产几丁质酶内生放线菌的筛选及其对核盘菌的抑制作用[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2010, 36(6): 615-622.
- [53] 于妍华, 薛泉宏, 唐明. 西洋参和人参病原真菌菌体对放线菌 2 种水解酶的诱导[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2011(7): 110-116.
- [54] 黄静, 盛下放, 何琳燕. 具溶磷能力的植物内生促生细菌的分离筛选及其生物多样性[J]. 微生物学报, 2010, 50(6): 710-716.
- [55] 陈秀珠, 封磊. 银杏内生细菌的分离及其促生活性的研究[EB/OL]. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201504-24>, 2015-04-01.
- [56] 王善林. 花生促生内生细菌的筛选和多样性分析[D]: [硕士学位论文]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
- [57] 孙磊, 邵红, 刘琳, 等. 可产生铁载体的春兰根内生细菌多样性[J]. 微生物学报, 2011, 51(2): 189-195.
- [58] 许进娇, 宋萍, 封磊, 等. 雷公藤内生细菌的促生作用及其对雷公藤甲素生成的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(6): 1681-1687.
- [59] 赵希俊, 宋萍, 封磊, 等. 一株具有耐铝促生作用的茶树内生细菌的分离鉴定[J]. 江西农业大学学报, 2014, 36(2): 407-412.
- [60] 李鹭. 华石斛根部分离内生细菌分离鉴定及其促生研究[D]: [硕士学位论文]. 海口: 海南大学, 2015.
- [61] 谭红铭. 番茄内生放线菌多样性及其对青枯病防效研究[D]: [博士学位论文]. 广州: 中山大学, 2007.
- [62] 杨晓璐. 抗稻瘟病水稻内生放线菌的筛选鉴定及生物活性的研究[D]: [硕士学位论文]. 长沙: 湖南大学, 2014.
- [63] 王真真, 徐婷, 袁珊珊, 廖红东, 杨远柱, 曾夏冬, 李燕, 胡小淳, 柳倩, 曾嘉锐, 朱咏华, 刘选明. 水稻内生放线菌 OsiRt-1 的分离鉴定及对稻瘟病的防治作用[J]. 微生物学通报, 2016, 43(5): 1009-1018.
- [64] Nimnoi, P., Pongsilp, N. and Lumyong, S. (2010) Endophytic Actinomycetes Isolated from *Aquilaria crassna* Pierre ex Lec and Screening of Plant Growth Promoters Production. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, **26**, 193-203. <https://doi.org/10.1007/s11274-009-0159-3>
- [65] 孙磊, 邵红, 刘琳, 张瑞英, 赵立华, 李潞滨, 姚娜. 可产生铁载体的春兰根内生细菌多样性[J]. 微生物学报, 2011, 51(2): 189-195.
- [66] Gangwar, M., Gupta, U.P., Dogra, S. and Kharwar, R.N. (2014) Diversity and Biopotential of Endophytic Actinomycetes from Three Medicinal Plants in India. *African Journal of Microbiology Research*, **8**, 184-191. <https://doi.org/10.5897/AJMR2012.2452>
- [67] Passari, A.K., Mishra, V.K., Gupta, V.K., *et al.* (2015) *In Vitro* and *In Vivo* Plant Growth Promoting Activities and DNA Fingerprinting of Antagonistic Endophytic Actinomycetes Associates with Medicinal Plants. *PLoS ONE*, **10**, e0139468.
- [68] Hasegawa, S., Meguro, A., Nishimura, T., *et al.* (2008) Drought Tolerance of Tissue-Cultured Seedlings of Mountain Laurel (*Kalmia latifolia* L.) Induced by an Endophytic Actinomycete: I. Enhancement of Osmotic Pressure in Leaf Cells. *Actinomycetologica*, **18**, 43-47. https://doi.org/10.3209/saj.18_43
- [69] Hasegawa, S., Meguro, A., Toyoda, K., *et al.* (2005) Drought Tolerance of Tissue-Cultured Seedlings of Mountain Laurel (*Kalmia latifolia* L.) Induced by an Endophytic Actinomycete II. Acceleration of Callose Accumulation and Lignification. *Actinomycetologica*, **19**, 13-17. <https://doi.org/10.3209/saj.19.13>

- [70] Conn, V.M., Walker, A.R. and Franco, C.M. (2008) Endophytic Actinobacteria Induce Defense Pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **21**, 208-218. <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-2-0208>
- [71] 罗达, 潘存德, 周俊, 罗明, 季华, 李硕. 干旱及盐胁迫下内生固氮菌接种对多枝桤柳实生苗生理特性的影响[J]. 干旱区地理, 2012, 35(1): 154-161.
- [72] Kuffner, M., Maria, S.D., Puschenreiter, M., *et al.* (2010) Culturable Bacteria from Zn- and Cd-Accumulating *Salix caprea* with Differential Effects on Plant Growth and Heavy Metal Availability. *Journal of Applied Microbiology*, **108**, 1471-1484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2010.04670.x>
- [73] 邱志琦, 曹理想, 谭红铭, 周世宁. 番茄内生链霉菌 S5 的分离及其除草活性[J]. 农业生物技术学报, 2005, 13(4): 538-543.
- [74] 史赞, 马林, 韩巨才, 刘慧平. 植物内生放线菌 St24 发酵液杀虫活性的研究[J]. 现代农业科技, 2008(14): 106.
- [75] 史赞, 马林, 赵彬彬, 韩巨才, 刘慧平. 植物内生放线菌 St24 代谢产物对小菜蛾的拒食作用[J]. 现代农业科技, 2008(13): 135-136.
- [76] 范永玲, 史赞, 刘秀英, 张喜娃, 马林, 韩巨才. 放线菌 Lj20 发酵液杀虫活性的研究[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(14): 5938-5939.
- [77] Shimizu, M., Fujita, N., Nakagawa, Y., *et al.* (2001) Disease Resistance of Tissue-Cultured Seedlings of *Rhododendron* after Treatment with *Streptomyces* sp. R-5. *Journal of General Plant Pathology*, **67**, 325-332. <https://doi.org/10.1007/PL00013040>
- [78] Franco, C., Michelsen, P., Percy, N., *et al.* (2007) Actinobacterial Endophytes for Improved Crop Performance. *Australasian Plant Pathology*, **36**, 524-531. <https://doi.org/10.1071/AP07067>
- [79] 马强, 宗兆锋, 梁亚萍. 凤县几种野生植物内生放线菌的分离筛选[J]. 西北农业学报, 2007, 16(3): 269-273.
- [80] 李文华. 泽漆内生菌的分离鉴定及抗病毒活性筛选[D]: [硕士学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2009.
- [81] 陈亚菲. 两株植物内生菌对油菜菌核病的防治研究[D]: [硕士学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [82] 甘良, 蓝星杰, 戴蓬博, 刘继红, 王阳, 宗兆锋. 放线菌混合菌剂对西瓜枯萎病的防治作用研究[J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(4): 516-523.
- [83] 任玉珍, 杨琴琴, 李润润, 吕媛媛, 史晓晶. 艾草内生放线菌 Ac10 在植株体内定殖能力的测定[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2016, 31(2): 358-362.

期刊投稿者将享受如下服务：

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击：<http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱：amb@hanspub.org