

链霉菌在作物病害生物防治中的应用研究进展

吕昂¹, 张凯², 陈鑫¹, 朱坤森¹, 李国庆³, 刘军^{1*}

1 湖北省农业科学院农业质量标准与检测技术研究所, 农产品营养质量与安全湖北省重点实验室, 湖北 武汉

2 湖北省地质局第二地质大队, 湖北 恩施

3 华中农业大学 植物科学与技术学院, 湖北 武汉

吕昂, 张凯, 陈鑫, 朱坤森, 李国庆, 刘军. 链霉菌在作物病害生物防治中的应用研究进展[J]. 微生物学报, 2025, 65(9): 3869-3888.

LYU Ang, ZHANG Kai, CHEN Xin, ZHU Kunmiao, LI Guoqing, LIU Jun. Progress in research on application of *Streptomyces* in biocontrol of plant diseases[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(9): 3869-3888.

摘要: 链霉菌是一类在植物病害生物防治中研究和应用极为广泛的生防菌。它广泛分布于土壤、海洋及植物内部, 其自身及其产生的生物活性物质具有抗真菌、抗细菌、抗病毒、杀线虫、杀虫及除草等多重作用。链霉菌在作物病害生物防治中的作用机制主要包括拮抗、重寄生、诱导植物抗性、促进植物生长以及产生抗菌挥发性物质等。本文还介绍了已商品化的链霉菌生防菌剂。然而, 与国外市场相比, 我国目前已商品化的链霉菌生防菌剂数量相对较少。因此研发和推广链霉菌生防剂对于进一步减少化学农药的使用以及推动农药绿色可持续发展具有重要意义。

关键词: 链霉菌; 作用机制; 生物防治; 应用

Progress in research on application of *Streptomyces* in biocontrol of plant diseases

LYU Ang¹, ZHANG Kai², CHEN Xin¹, ZHU Kunmiao¹, LI Guoqing³, LIU Jun^{1*}

1 Hubei Key Laboratory of Nutritional Quality and Safety of Agro-products, Institute of Quality Standards and Testing Technology for Agro-products, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Wuhan, Hubei, China

2 Second Geological Brigade of Hubei Geological Bureau, Enshi, Hubei, China

3 College of Plant Science & Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei, China

Abstract: *Streptomyces* are deeply studied and applied in the biocontrol of plant diseases.

资助项目: 湖北省农业科学院青年科学基金(2023NKYJJ24)

This work was supported by the Foundation of Hubei Academy of Agricultural Science (2023NKYJJ24).

*Corresponding author. E-mail: liujun@hbaas.ac.cn

Received: 2025-03-03; Accepted: 2025-04-11; Published online: 2025-05-14

Streptomyces are widely distributed in soil, ocean and plant tissue. *Streptomyces* and the bioactive metabolites produced by *Streptomyces* exhibited antifungal, antibacterial, antiviral, nematocidal, pesticidal and herbicidal effects. The biocontrol mechanisms of *Streptomyces* against plant diseases, including antifungal activity, mycoparasitism, inducing resistance, enhancing plant growth, producing volatile organic compounds were summarized. The commercialized biocontrol agents developed based on *Streptomyces* were introduced. The research on *Streptomyces*-based biocontrol agents is limited in China, and the development and promotion of such agents could decrease the use of chemical fungicides and promote the environmental-friendly sustainable development of agriculture.

Keywords: *Streptomyces*; mechanism; biocontrol; application

随着我国农业向绿色可持续发展的迈进, 长期过量使用化学农药对生态环境和人畜健康的影响愈发受到重视。2020年全国农药使用量超 27 万 t, 较 1990 年的 15 万 t 增加了 11 万 t 左右, 总增长率达 76.9%^[1]。我国自 2015 年起开始对农药和化肥实施“双减”政策^[2], 农业生产中对生物农药和生物肥料的需求日益增长。生物防治是利用生物本身或其代谢产物防治作物病虫害的方法, 是减少化学农药使用最有效的措施之一^[3]。在植物根系附近的土壤中存在大量有益微生物, 这些微生物在土壤中可以起到固氮、溶磷解钾、产生植物生长激素、分解有机质、诱导植物产生抗性、修复土壤污染物以及改善土壤环境等作用^[4]。链霉菌广泛存在于土壤和各种生态环境中, 是作物病害生物防治中研究和应用非常广泛的一类生防菌。本文系统阐述了链霉菌的分布、在生物防治中的应用、生物防治机制、已商品化的链霉菌生防产品, 以及链霉菌在生物防治中存在的问题和未来的应用前景, 为更好地开发利用链霉菌作为生防菌剂提供理论基础。

1 链霉菌的分布

链霉菌(*Streptomyces*)是一类革兰氏阳性细菌, 细胞壁的主要成分为肽聚糖, 广泛分布于陆地、海洋以及植物内部等环境中。链霉菌具有类似丝状真菌的菌丝和孢子结构, 基因组

DNA 具有高 G+C 含量的特性, G+C 含量通常为 65%–85%。

1.1 分离自土壤的链霉菌

土壤是分离链霉菌的主要来源。在不同土壤类型、有机质含量、理化性质、生长植被等条件下所分离的链霉菌种类、数量以及代谢产物各不相同。我国地域辽阔, 气候环境涵盖热带季风气候带、亚热带季风气候带、温带季风气候带、温带大陆性气候带、高山高原气候带, 并拥有青藏高原这一特殊高海拔高寒区, 为分离源自不同生态环境的土壤链霉菌提供了丰富资源。从新疆天山雪岭云杉根际土壤中分离的 44 株链霉菌中, 有 22 株对多种病原细菌具有拮抗作用^[5]。从黄河湿地土壤中分离的放线菌中, 链霉菌占总菌株数的 84.3%, 其中吸水链霉菌(*Streptomyces hygroscopicus*) WLM101 和 WLM103 对苹果轮纹病具有良好且稳定的拮抗作用^[6]。从西藏林芝土壤分离的 29 株放线菌中发现 6 株具有抑制肿瘤细胞增殖活性的链霉菌^[7]。我国南方存在大量酸性土壤(红黄壤), 在酸性土壤中可分离到大量链霉菌新种。近年来, 在酸性土壤中分离到的嗜酸链霉菌新种包括骊川链霉菌(*Streptomyces yeochonensis* sp. nov.)^[8]、关杜河链霉菌(*Streptomyces guanduensis* sp. nov.)、寡孢链霉菌(*Streptomyces paucisporeus* sp. nov.)、暗红链霉菌(*Streptomyces rubidus* sp. nov.)、阳陵链霉菌(*Streptomyces yanglinensis* sp. nov.)^[9]、

红土链霉菌(*Streptomyces rubrisoli* sp. nov.)^[10]等。研究者在江西省的酸性土壤(红壤土)中分离得到600株嗜酸链霉菌,通过高通量筛选和分离得到6个具有抗肿瘤、抗菌活性的新化合物^[11]。研究表明,酸性土壤中的链霉菌产生的抗菌物质主要以抗真菌生长(丝状真菌和酵母)为主,而中性土壤中链霉菌产生的抗菌物质主要以抗革兰氏阳性细菌繁殖为主,酸性土壤中的链霉菌是生物防治植物真菌病害的一个新来源^[12]。

1.2 分离自海洋的链霉菌

中国拥有约1.8万km长的海岸线,海岸线生态环境多样,海洋微生物种类繁多,是寻找和分离新的链霉菌及其代谢产物的重要资源库。海洋链霉菌主要来源于海洋动物(海绵、珊瑚等)、海洋植物(海藻、红树林等)、海泥和海水^[13]。由于海洋中的温度、光照、压力、氧含量和盐度与陆地环境存在较大差异,海洋链霉菌具有独特的生态群落结构多样性和物种多样性,因此其常产生独特的次级代谢产物^[14]。海洋链霉菌(*Streptomyces* sp.) MMHS020的代谢产物中分离到诺卡胺素、麦角甾醇和星形孢菌素^[15]。在广西茅尾海红树林根际土壤中分离得到的疣孢链霉菌(*Streptomyces sporoverrucosus*) 33510对多种植物病原真菌具有拮抗作用,通过对发酵物的提取及分离纯化得到10种代谢产物,其中化合物双酚A对板栗疫病菌具有一定的抑菌活性^[16]。葡萄牙链霉菌(*Streptomyces lusitanus*) SCSIO LR32发酵产物表现出较好的抗菌活性和海虾致死活性,发酵产物经过分离纯化得到4个酰胺类化合物,其中甲苯2,4-二氨基甲酸乙酯和甲苯2,6-二氨基甲酸乙酯是首次从自然界分离得到^[17]。

随着对深海和海洋微生物研究的深入,大量海洋链霉菌被分离、鉴定和培养。海洋环境的特殊性导致无法通过平板培养的方法获得海洋中微生物的纯培养,但随着高通量基因组测序技术、基因资源挖掘、合成生物学技术、异源表达技术以及构建基因组模型的发展,更多

的海洋链霉菌被发现,其基因资源也得到了进一步挖掘和利用。

1.3 分离自植物内部的链霉菌

植物内生放线菌广泛分布于植物的根、茎、叶以及果实(种子)中。不同植物以及植物的不同部位均为内生微生物提供了独特的生境,植物的多样性为内生菌和内生放线菌提供了多种生态环境。在目前报道的植物内生放线菌中,分离到内生链霉菌的比例最高^[18]。植物内生链霉菌与宿主植物长期协同进化,形成了良好的互利共生关系,能够很好地适应植物所在的生态环境。从植物内生菌中分离得到的生物活性物质中,约51%为新化合物,而从土壤微生物中分离得到的生物活性物质中,仅有38%为新化合物^[19]。从羊角拗的根部分离得到的链霉菌(*Streptomyces* sp.) SSD49,生物活性测定表明其对多种植物病原真菌具有拮抗作用,对大豆菌核病的防治效果高达88.24%^[20]。从药用植物中分离得到的阿嫩德链霉菌(*Streptomyces anandii*) SAT1,其发酵液粗提物和挥发性物质对辣椒疫霉(*Phytophthora capsici*)菌丝生长有明显抑制作用,接种链霉菌SAT1的孢子液可提高辣椒苗对辣椒疫霉的抗性,并显著促进辣椒苗的生长^[21]。从药用植物三七中分离得到的6个内生链霉菌对腐皮镰孢菌(*Fusarium solani*)具有抑制作用,这些菌株具有用于防治三七根腐病的潜力^[22]。从鱼腥草中分离得到的植物内生链霉菌(*Streptomyces* sp.) K15产生的抗菌物质2-吡咯甲酸对植物灰霉病具有抑制作用^[23]。

2 链霉菌产生的农用活性物质

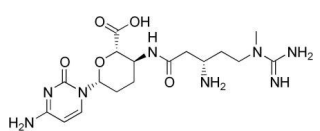
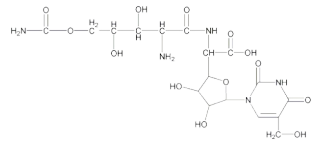
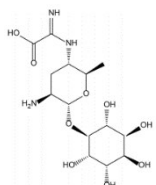
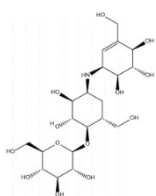
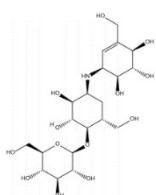
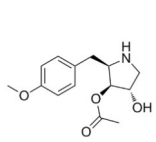
链霉菌可产生多种不同化学性质和不同作用机制的次级代谢产物,这些产物具有抗真菌、抗细菌、抗病毒、消炎、抗肿瘤、杀线虫等活性^[24]。自1943年从灰色链霉菌(*Streptomyces griseus*)中分离纯化得到链霉素以来,链霉菌作为抗生素的产生菌开始被广泛研究^[25]。目前所

发现的抗生素中约 70%–80% 源于链霉菌^[26]。从放线菌类群的次级代谢物中, 已逐渐发现氨基糖苷类抗生素(如链霉素、新霉素、托巴霉素)、四环素类抗生素(如金霉素、四环素)、大环内酯类抗生素(如红霉素、交沙霉素、北里霉素)、核苷类抗生素(如多氧霉素)、抗菌肽类(如万古霉素、紫霉素)等。20 世纪 70 年代以前, 在链霉

菌中较容易发现新的生物活性物质, 但自 1985 年至今, 发现的具有全新作用机制的生物活性物质逐渐减少^[27]。抗生素的发现及其衍生物的发展对医药和农业产生了深远影响。在农业领域, 农用抗生素及其衍生物的应用较为广泛, 源于链霉菌的生物活性物质以及经过化学改造的衍生物已成为新农药的重要来源(表 1)。

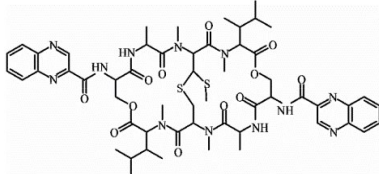
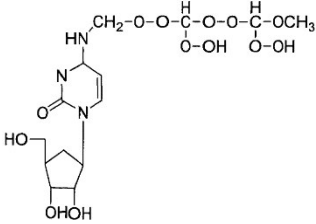
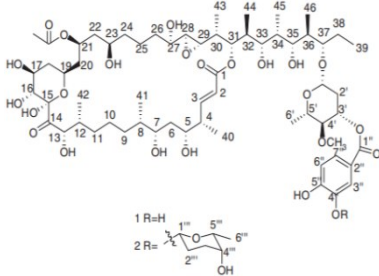
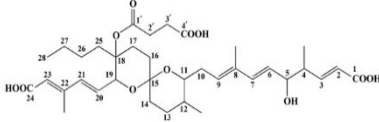
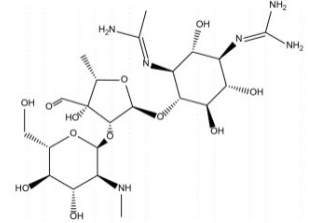
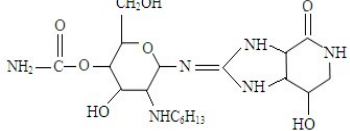
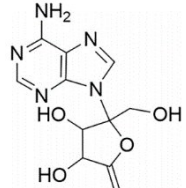
表1 源于链霉菌的部分生活性物质

Table 1 List of bioactive metabolites produced by *Streptomyces*

类型 Type	防治对象 Targets	产生菌 Producers	化学结构 Chemical structure	参考文献 References
抗真菌活性物质 Antifungal substances				
灭瘟素 Blasticidin S	稻瘟病 Rice blast	<i>Streptomyces hygroscopicus</i> var. <i>jinggangensis</i>		[28]
多氧霉素 Polyoxins	黑斑病, 灰霉病 Black spot disease, Gray mold disease	<i>Streptomyces cacaoi</i> var. <i>asoensis</i>		[29]
春日霉素 Kasugamycin	稻瘟病 Rice blast	<i>Streptomyces kasugaensis</i>		[30]
有效霉素 Validmycin	纹枯病 Sheath blight	<i>Streptomyces hygroscopicus</i> var. <i>limoneus</i> nov. var.		[31]
井冈霉素 Jinggangmycin	纹枯病 Sheath blight	<i>Streptomyces hygroscopicus</i> var. <i>jinggangensis</i>		[32]
农抗 120 Agriculture antibiotic 120	纹枯病, 立枯病, 腐烂病 Sheath blight, Damping off, Rot disease	<i>Streptomyces hygrospinosus</i> var. <i>beijingensis</i>		[33]

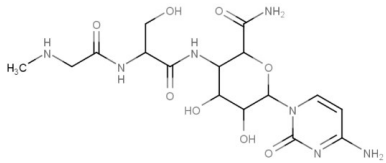
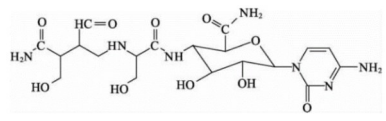
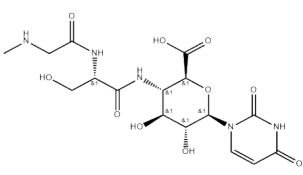
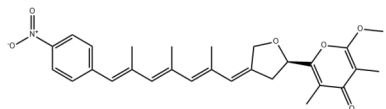
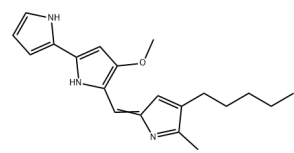
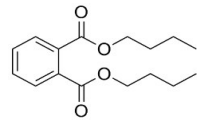
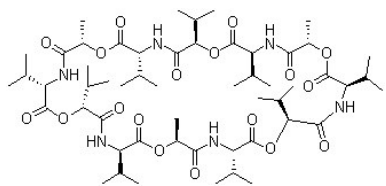
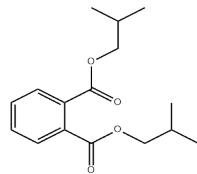
(待续)

(续表1)

类型 Type	防治对象 Targets	产生菌 Producers	化学结构 Chemical structure	参考文献 References
万隆霉素 Wanlongmycin	霜霉病, 疫霉病 Downy mildew, Phytophthora disease	<i>Streptomyces griseovariabilis</i> subsp. <i>bandungensis</i> subsp. nov.		[34]
武夷菌素 Wuyiencin	白粉病, 灰霉病 Powdery mildew, Gray mold disease	<i>Streptomyces ahygroscopicus</i> var. <i>wuyiensis</i>		[35-36]
诺沃霉素 Novonestmycin	灰霉病, 水稻纹枯病, 稻曲病 Gray mold diseases, Rice sheath blight, Rice false smut	<i>Streptomyces phytohabitans</i>		[37-38]
Reveromycin	灰霉病, 根肿病 Gray mold disease, Clubroot	<i>Streptomyces</i> sp. 3-10		[39-40]
抗细菌活性物质 Antibacterial substances				
链霉素 Streptomycin	梨火疫病 Fire blight	<i>Streptomyces griseus</i>		[41]
中生霉素 Zhongshengmycin	细菌性腐烂病, 枯萎病, 溃疡病 Bacterial rot, Bacterial wilt, Bacterial canker	<i>Streptomyces lavendulae</i> var. <i>hainanensis</i>		[42-43]
谷维菌素 Guvernemectin	水稻白叶枯病, 番茄青枯病, 猕猴桃溃疡病 Rice bacterial leaf blight, Tomato bacterial wilt Kiwifruit bacterial canker	<i>Streptomyces</i> sp. NEAU6		[44]

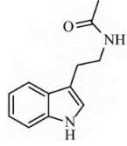
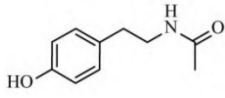
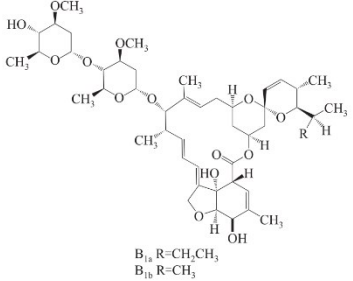
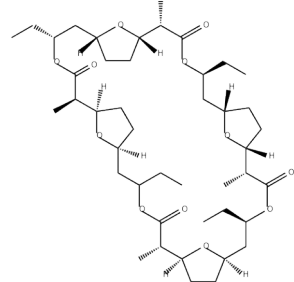
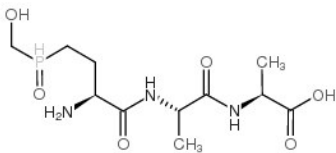
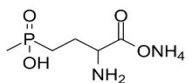
(待续)

(续表 1)

类型 Type	防治对象 Targets	产生菌 Producers	化学结构 Chemical structure	参考文献 References
抗病毒活性物质 Antiviral substances				
宁南霉素 Ningnanmycin	烟草花叶病 Tobacco mosaic virus disease	<i>Streptomyces noursei</i> var. <i>xichangensis</i>		[45-46]
嘧肽霉素 Cytosinpeptidemycin	烟草花叶病毒病, 瓜类病毒病, 玉米矮花叶病毒病, 辣椒病毒病, 番茄病毒病 Tobacco mosaic virus disease, Cucurbit virus diseases, Maize dwarf mosaic virus, Pepper virus disease, Tomato virus disease	<i>Streptomyces hygroscopicus</i> var. <i>liaoningensis</i>		[47-50]
新奥霉素 Xinaomycin	烟草花叶病毒, 黄瓜花叶病毒, 番茄病毒病 Tobacco mosaic virus disease, Cucumber mosaic virus disease, Tomato virus disease	<i>Streptomyces noursei</i>		[51-52]
杀线虫活性物质 Nematocidal substances				
新金丝菌素 Spectinabilin	松材线虫 Pine wood nematode	<i>Streptomyces spectabilis</i>		[53]
灵红菌素 Prodigiosin	秀丽隐杆线虫 <i>Caenorhabditis elegans</i>	<i>Streptomyces griseoviridis</i>		[54]
邻苯二甲酸二丁酯 Dibutyl phthalate	大豆胞囊线虫, 南方根结线虫, 北方根结线虫 Soybean cyst nematode, Southern root knot nematode, Northern root knot nematode	<i>Streptomyces venezuelae</i>		[55]
缬氨霉素 Valinomycin	根结线虫 Root knot nematode	<i>Streptomyces fulvissimu</i>		[56]
1,2- benzenedicarboxylic acid, bis(2- methylpropyl) ester	秀丽隐杆线虫 <i>Caenorhabditis elegans</i>	<i>Streptomyces cuspidosporus</i>		[57]

(待续)

(续表1)

类型 Type	防治对象 Targets	产生菌 Producers	化学结构 Chemical structure	参考文献 References
N-acetyltyramine	秀丽隐杆线虫 <i>Caenorhabditis elegans</i>	<i>Streptomyces avidinii</i>		[58]
4-methyl-1-phenylpentane-2,3-diol	秀丽隐杆线虫 <i>Caenorhabditis elegans</i>	<i>Streptomyces avidinii</i>		[58]
杀虫活性物质 Pesticidal substances				
阿维菌素 Avermectin	鳞翅目害虫 Lepidoptera pests	<i>Streptomyces avermitilis</i>	 B _{1a} R=CH ₂ CH ₃ B _{1b} R=CH ₃	[59-60]
杀螨素 Tetraactin	螨虫、红蜘蛛 Mite and spider mite	<i>Streptomyces aureus</i> <i>Streptomyces griseus</i>		[61-62]
除草活性物质 Herbicidal substances				
双丙氨膦 Bialaphos	非选择性除草剂 Non-selective herbicide	<i>Streptomyces hygroscopicus</i>		[63-64]
草铵膦 Glufosinate ammonium	灭生性除草剂 Sterilant herbicide	<i>Streptomyces viridochromogenes</i>		[65-66]

2.1 源于链霉菌的抗植物病原菌活性物质

在农业生产中, 真菌、细菌、病毒以及线虫均能引起作物病害, 其中真菌病害不仅会对作物生长造成影响, 还可能产生真菌毒素, 从

而引发农产品的质量安全问题。日本研究者在 20 世纪 60-80 年代成功开发出灭瘟素 (blasticidin S)^[28]、多氧霉素 (polyoxins)^[29]、春日霉素 (kasugamycin)^[30]、有效霉素 (validmycin)^[31] 等抗生素, 用于防治稻瘟病、纹枯病、白粉病

等作物病害。我国研究者也从链霉菌中发现了一系列抗菌活性物质，并开展了生产和防病试验。吸水链霉菌井冈变种(*S. hygrosopicus* var. *jinggangensis*)产生的井冈霉素(*jinggangmycin*)是一类氨基糖苷类抗生素，对水稻纹枯病具有较好的防治效果，其活性组分与有效霉素的活性组分相同^[32]。自20世纪70年代起，井冈霉素在我国作为高效农用抗生素被广泛用于作物病害防治，并沿用至今^[32]。刺孢吸水链霉菌北京变种(*S. hygrosinosus* var. *beijingensis*)产生的农抗120 (agriculture antibiotic 120)对纹枯病、立枯病、腐烂病和白粉病等多种植物病害具有良好的抑制效果，其主要活性成分为茴香霉素(*anisomycin*)^[33]。灰色变异链霉菌(*Streptomyces griseovariabilis* subsp. *bandungensis* subsp. nov.)产生的万隆霉素(*wanlongmycin*)抗菌谱较广，对多种植物病菌和卵菌具有良好的抑制作用，其主要活性成分为quinomycin C^[34]。不吸水链霉菌武夷变种(*Streptomyces ahygrosopicus* var. *wuyiensis*)产生的武夷菌素(*wuyiencin*)，又称农抗Bo-10，是一种核苷类抗生素，对黄瓜白粉病和多种作物灰霉病具有较好的防治作用^[35-36]。植生链霉菌(*Streptomyces phytohabitans*)产生的诺沃霉素(*novonestmycin*)是一种大环内酯类抗菌活性物质，对番茄灰霉病、水稻纹枯病、稻曲病、稻瘟病表现出较好的防治效果^[37-38]。链霉菌(*Streptomyces* sp.) 3-10产生的抗真菌物质对多种植物病原真菌及其病害具有较强的抑制作用，在田间对草莓灰霉病具有一定的防治效果，分离纯化和结构鉴定发现其抗真菌物质为reveromycin类化合物^[39]。将链霉菌3-10的孢子液、发酵液或提取物用于油菜幼苗灌根，可减轻油菜根肿病的发生及病情严重程度^[40]。链霉菌3-10的发酵液及其提取物在高温、酸性环境条件下能保持较高的生物活性，在室温条件下贮存也能长期保持较高生物活性，但紫外线照射和碱性环境会降低其抗菌物质的活性^[67]。

植物细菌病害常导致植物快速发病，如萎

蔫、坏死和溃疡等。灰色链霉菌(*S. griseus*)产生的链霉素(*streptomycin*)早在20世纪70年代就被用于防治梨火疫病^[41]。由肿痂链霉菌(*Streptomyces turgidiscabies*)和疮痂病链霉菌(*Streptomyces scabiei*)引起的马铃薯疮痂病在马铃薯生产中会造成较大损失，而链霉菌(*Streptomyces* sp.) WoRs-501活菌接种到土壤中可以有效降低疮痂链霉菌的群落数，其产生的抗菌物质也能抑制疮痂链霉菌的菌丝生长^[68]。淡紫色链霉菌海南变种(*Streptomyces lavendulae* var. *hainanensis*)产生的链丝菌素族抗生素中生菌素(*zhongshengmycin*)，又称‘农抗751’，对植物细菌性腐烂病、枯萎病、溃疡病具有抑制作用^[42-43]。截至2023年5月，中生菌素在农业农村部农药检定所登记的生产企业有20家，登记证件达49个^[69]。

2.2 源于链霉菌的抗植物病毒活性物质

植物病毒病在农业生产中造成的损失仅次于植物真菌病害。与植物病原真菌和细菌不同，植物抗病毒剂主要通过抑制病毒的侵染、复制和增殖，破坏病毒结构，或诱导植物产生抗性来发挥作用。宁南霉素(*ningnanmycin*)和嘧肽霉素(*cytosinpeptidemycin*)是目前广泛应用的源于微生物的抗植物病毒抗生素。诺尔斯链霉菌西昌变种(*Streptomyces noursei* var. *xichangensis*)产生的胞嘧啶核苷肽类生物农药宁南霉素能够降低植物体内病毒粒子浓度，破坏病毒粒子结构，并诱导植物产生病程相关蛋白，从而有效控制植物病毒病^[45]。在我国，宁南霉素已在水稻、辣椒、黄瓜、番茄等作物上完成登记，其剂型主要包括水剂和可溶性粉剂^[46]。不吸水链霉菌辽宁变种(*Streptomyces ahygrosopicus* var. *liaoningensis*)产生的嘧肽霉素由沈阳农业大学研发，并于2001年获得农药临时登记，嘧肽霉素的有效成分为胞嘧啶核苷肽类化合物，对烟草花叶病毒病、瓜类病毒病、玉米矮花叶病毒病、辣椒病毒病、番茄病毒病具有良好的防治效果^[47-48]，同时对真菌和细菌病害也具有预防和

治疗作用^[49-50]。新奥霉素(xinaomycin)是诺尔斯链霉菌(*S. noursei*)产生的尿嘧啶核苷肽类化合物,对烟草花叶病毒具有较好的抑制作用^[51]。4%新奥霉素水剂可用于防治番茄病毒病和烟草花叶病毒病^[52]。

2.3 源于链霉菌的杀线虫活性物质

在植物病原物中,线虫可危害多种重要的经济作物。研究发现,链霉菌及其代谢产物对植物线虫具有杀灭作用,且在田间可有效防治植物线虫病。壮观链霉菌(*Streptomyces spectabilis*)产生的抗生素 spectinabilin(又称新金丝菌素, neoauerothin)^[53]和灰绿链霉菌(*Streptomyces griseoviridis*)产生的灵菌红素(prodigiosin)^[54]均被证实具有较强的杀线虫和杀卵活性。委内瑞拉链霉菌(*Streptomyces venezuelae*) Snea253产生的代谢物对大豆胞囊线虫、南方根结线虫和北方根结线虫的二龄幼虫具有显著的抑制作用,分离纯化及结构鉴定确认其杀线虫活性物质为邻苯二甲酸二丁酯(dibutyl phthalate, DBP),同时发现DBP对9种植物病原真菌也具有一定的抑制作用^[55]。极暗黄链霉菌(*Streptomyces fulvissimus*) GAC-66的发酵液在田间对哈密瓜根结线虫和三七根结线虫具有较好的防治效果,从其发酵液中分离纯化得到含有脂肪环/链和芳香环的大分子化合物及苯乙酸,并检测到具有杀虫、杀螨和杀线虫活性的缬氨霉素(valinomycin)^[56]。尖孢链霉菌(*Streptomyces cuspidosporus*) SA4对多种植物病原真菌和细菌具有抑制作用,其产生的1,2-苯二甲酸双(2-甲基丙基)酯具有杀线虫活性^[57]。阿维丁链霉菌(*Streptomyces avidinii*)的发酵液对秀丽隐杆线虫具有较强的杀灭效果,分离纯化得到的7种活性物质中,N-乙酰基酪胺(N-acetyltyramine)和4-methyl-1-phenylpentane-2,3-diol表现出较高的杀线虫活性^[58]。白刺链霉菌(*Streptomyces albospinus*) CT205的发酵上清液及其产生的挥发性有机化合物(volatile organic compounds, VOCs)对根结线虫的二龄幼虫和虫卵

具有杀灭作用,将其制备成菌剂后可有效降低黄瓜根结线虫的发病率^[70]。

2.4 源于链霉菌的抗虫活性物质

阿维菌素(ivermectin)是由除虫链霉菌(*Streptomyces avermitilis*) MA4860产生的一类大环内酯类活性物质,其主要杀虫、杀螨成分为阿维菌素 B1a(80%)和阿维菌素 B1b(20%)^[59-60]。美国默克(Merck)公司于20世纪80年代开发并投入市场。自1984年上海市农药研究所分离出阿维菌素生产菌株以来,我国已成为全球最大的阿维菌素生产国,年产量超过3500 t^[71]。与阿维菌素结构类似的大环内酯类抗虫活性物质还包括多拉菌素(doramectin)、米尔贝霉素(milbemycin)和莫西霉素(moxidectin),它们具有相似的作用机理和杀虫杀螨效果。秦岭霉素是由秦岭链霉菌(*Streptomyces qinlingensis* sp. nov.)产生的抗生素,其活性成分分为2部分:一部分为阿维菌素,具有杀虫活性;另一部分为内酰胺类抗生素,具有抑菌活性^[72]。由金色链霉菌(*S. aureus*)和灰色链霉菌(*S. griseus*)产生的杀螨素(tetranactin)具有较强杀螨活性,对成虫及卵均有效^[61-62]。

2.5 源于链霉菌的除草活性物质

吸水链霉菌(*S. hygrosopicus*)产生的双丙氨磷(bialaphos)是一种具有除草活性的次级代谢产物,也是首被开发成商品的源于微生物的除草剂^[63-64]。产绿色链霉菌(*Streptomyces viridochromogenes*) DSM40736和吸水链霉菌(*S. hygrosopicus*) ATCC 21705产生的草铵膦(glufosinate ammonium)是目前发现的唯一的一种次膦酸类天然产物^[65-66]。草铵膦凭借其广谱、高效、低毒、抗性低等特性迅速占领市场。我国是全球最大的草铵膦供应和出口国,使用量位居世界第二^[73]。从岩蕨植物根际土壤中分离到一株链霉菌(*Streptomyces* sp.) YJ-81,通过对发酵液的分离纯化发现其可产生除莠霉素A。研究表明,链霉菌 YJ-81产生的除莠霉素A在

玉米田中对马齿苋、藜、反枝苋、狗尾草及稗草的种子萌发具有显著的抑制作用，且对玉米安全^[74]。环圈链霉菌(*Streptomyces anulatus*) 329 的发酵液可抑制马唐和高粱的种子萌发，并对苍耳叶片造成较大坏死斑^[74]。通过分离纯化得到的 2 种杀草活性物质 329-C1 和 329-C3，生物测定表明 329-C3 可导致植物细胞叶绿素降低、电解质外泄和脂质过氧化，环圈链霉菌 329 具有开发为生物除草剂的潜力^[75]。

2.6 链霉菌产生的酶类活性物质

链霉菌不仅能产生小分子次级代谢产物，还可分泌多种水解酶至胞外，如几丁质酶、蛋白酶、纤维素酶、脂酶和葡聚糖酶等。其中，几丁质酶和葡聚糖酶属于真菌细胞壁降解酶类。链霉菌产生的几丁质酶在不同温度和 pH 条件下表现出良好的酶活性和稳定性^[76]。例如，白色链霉菌(*Streptomyces albus*)产生的几丁质酶能够抑制禾谷镰孢菌(*F. graminearum*)、稻瘟菌(*Magnaporthe oryzae*)、灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)和立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)的生长^[77]。在苜蓿链霉菌(*Streptomyces alfalfa*) ACCC 40021，通过体外克隆得到的融合几丁质酶在 55 °C 和 pH 4.0–11.0 的条件下仍保持酶活性，并对多种植物病原真菌具有较强的抑制作用^[78]。白黑链霉菌(*Streptomyces alboniger*) T22 对番茄灰霉病菌表现出较强的抑制作用，其发酵液具有较高的几丁质酶活性和纤维素酶活性^[79]。从吉尔卡湖链霉菌(*Streptomyces chilikensis*) RC1830 中纯化的几丁质酶在高温、碱性环境和金属离子中表现出较好的稳定性^[80]。此外，暗绛红链霉菌(*Streptomyces phaeopurpureus*) ExPro138 产生的蛋白酶可以抑制炭疽菌的孢子萌发、附着以及侵染垫的形成^[81]。从灰略红链霉菌(*Streptomyces griseorubens*) E44G 中纯化的碱性蛋白酶对立枯丝核菌具有较强的抑制作用^[82]。真菌细胞壁中含有 β -1,3-葡聚糖，链霉菌产生的葡聚糖酶可降解相应的细胞壁多糖。利迪链霉菌(*Streptomyces lydicus*) E12 的发酵液对

立枯丝核菌和灰葡萄孢具有抑制作用，通过 SDS-PAGE 分析得到一条 3 kDa 的条带，该条带具有抑菌活性，可能是一种 β -1,3-葡聚糖酶^[83]。从圆突起链霉菌(*Streptomyces torulosus*) PCPOK-0324 中纯化的 β -1,3-葡聚糖酶对立枯丝核菌和辣椒疫病菌具有抑制作用^[84]。链霉菌(*Streptomyces* sp.) S27 产生的内切 β -1,3-葡聚糖酶可以抑制镰孢菌和 *Paecilomyces variotii* 的生长，并抑制真菌毒素的产生^[85]。

3 链霉菌在作物病害防治中的作用方式

3.1 拮抗作用

链霉菌可产生多种生物活性物质，这些物质的靶标各不相同。引起作物病害的病原生物包括真菌、细菌、病毒和线虫等。针对不同的病原生物，链霉菌产生的生物活性物质具有抑制细胞壁合成、抑制蛋白质或核酸合成、破坏细胞膜结构等多种作用方式。几丁质和 β -1,3-葡聚糖是真菌细胞壁的主要成分，链霉菌产生的多氧霉素 (polyoxin D)^[86]、尼可霉素 Z (nikkomycin Z)^[87] 和阿洛氨基素 (allosamidin)^[88] 通过抑制几丁质合成酶活性表现出抗真菌活性。放线菌酮 (actidione/cycloheximide)^[89]、链霉素 (streptomycin)^[90] 和灭瘟素 (blasticidin S)^[91] 通过抑制蛋白质合成发挥作用。放线菌素 D (actinomycin D) 可与 DNA 形成复合体，抑制基因转录^[92]。平板霉素 (platensimycin) 通过抑制细菌脂肪酸合成发挥作用^[93]。链霉菌 SN-593 (*Streptomyces* sp. SN-593) 和链霉菌 (*Streptomyces* sp.) 3-10 产生的 reveromycin 类抗菌物质通过抑制异亮氨酸 tRNA 合成酶活性，阻止游离的异亮氨酸残基与 tRNA 结合，从而表现出抗菌活性^[94-95]。从链霉菌 (*Streptomyces* sp.) NEAU6 菌株代谢产物中分离得到的谷维菌素 (gouvermectin) 通过抑制细菌的鸟嘌呤合成关键酶 GMPs 表现出抑菌活性，对水稻白叶枯病、番茄青枯病、

猕猴桃溃疡病等具有一定的防治效果^[44]。

3.2 重寄生作用

木霉(*Trichoderma* spp.)、寡雄腐霉(*Pythium oligandrum*)、盾壳霉(*Coniothyrium minitans*)、粉红粘帚霉(*Gliocladium roseum*)等重寄生真菌在植物病害生物防治中发挥了一定作用, 并已开发出相应的商品制剂。具有重寄生特性的链霉菌在作物病害的生物防治研究中也被发现并应用。电子显微镜观察发现, 白色链霉菌(*S. albus*)菌丝可在菜豆白粉病菌(*Nectria inventa*)表面形成类似吸器的结构, 且在菌丝内部可发现链霉菌菌丝的存在^[96]。褶皱链霉菌(*Streptomyces plicatus*) B4-7 可附着在辣椒疫霉的菌丝及孢子囊上^[97]。灰绿链霉菌(*S. griseoviridis*) K61 的菌丝可缠绕并定殖在疫霉、灰葡萄孢、立枯丝核菌的菌丝表面^[98]。链霉菌(*Streptomyces* sp.) MBCN152-1 菌株的菌丝选择性地缠绕并重寄生在链格孢(*Alternaria brassicicola*)萌发的分生孢子上^[99]。

3.3 促进植物生长作用

链霉菌可通过多种方式促进植物生长, 包括产生植物激素类物质、嗜铁素、固氮、溶磷、解钾等。海洋链霉菌(*Streptomyces* sp.) BM-2 可产生植物生长激素吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)和铁载体, 并具有固氮和溶磷作用, 能够促进黄瓜幼苗生长^[100]。从印楝植物内生菌中筛选出 3 株可产生 IAA 和嗜铁素的链霉菌, 使用其孢子液灌根可促进番茄生长^[101]。除了上述促生作用, 链霉菌在植物生态系统中还可促进植物与固氮菌或菌根菌的共生互利关系。利迪链霉菌(*S. lydicus*) WYEC108 可定殖在植物根瘤的表层细胞中, 促进根瘤的形成以及从土壤中吸收离子和营养的能力^[102]。链霉菌(*Streptomyces* sp.) AcH505 可促进毒蝇鹅膏菌(*Amanita muscaria*)和云杉(*Picea abies*)之间外菌根菌的形成, 并抑制暗密环菌(*Armillariella obscura*)和异担孔菌(*Heterobasidion annosum*)等植物病原真菌的生长^[103]。在高盐环境下, 使用植物内生链霉

菌(*Streptomyces* sp.) GMKU 336 接种水稻后可促进水稻生长, 接种后水稻中叶绿素含量、脯氨酸含量、钾离子、钙离子含量提升, 增强水稻的抗逆性^[104]。谷维菌素具有促进作物生长的作用, 使用 1% 谷维菌素可溶液剂对水稻进行浸种处理后, 水稻苗期的根长、鲜重、干重以及分蘖数明显增加, 水稻产量有所提高, 谷维菌素于 2021 年获得新农药登记证^[105]。使用苜蓿链霉菌(*S. alfalfa*) TX21 发酵液浸种水稻或喷雾至黄瓜幼苗后可促进水稻种子胚根、胚芽的生长, 促进黄瓜幼苗根系生长和鲜重增加, 其发酵液中的有效成分主要是 2-甲硫顺式玉米素核苷^[106]。

3.4 诱导植物抗性作用

在诱导植物抗性方面, 植物经链霉菌活菌体或代谢产物处理后可产生与植物防卫反应相关的酶类或小分子物质, 从而激活植物防卫反应, 抑制病原菌。链霉菌(*Streptomyces* sp.) JD211 发酵液处理水稻叶片后, 水稻的过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、苯丙氨酸解氨酶(L-phenylalanine ammonia-lyase, PAL)活性明显提高, 叶片中丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量也有所升高, 对水稻稻瘟病的抗性增强^[107]。玫瑰黄链霉菌(*Streptomyces roseoflavus*) Men-myc-93-63 代谢产物 roflamycoin 和 menmyco-A 可以诱导黄瓜对白粉病产生抗性, 经过 roflamycoin 和 menmyco-A 可诱导黄瓜对白粉病产生抗性, 经诱导后的黄瓜过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)活性提高, 过氧化氢(H₂O₂)含量升高^[108]。苦链霉菌(*Streptomyces felleus*) YJ1 菌体及发酵液可抑制核盘菌的菌丝生长、分生孢子和子囊孢子萌发, 苦链霉菌 YJ1 菌体可在油菜根际定殖并控制油菜菌核病病情, 后续研究表明, 苦链霉菌 YJ1 的发酵液处理油菜 4 d 后, 油菜的防御相关酶(超氧化物歧化酶、过氧化物酶、多酚氧化酶、苯丙氨酸解氨酶)活性明显提升^[109]。

3.5 挥发性物质的作用

链霉菌产生的挥发性物质在植物病害,特别是储藏期病害的防治中发挥重要作用。白黄链霉菌(*Streptomyces alboflavus*) TD-1 产生的挥发性物质可抑制串珠镰孢菌(*F. moniliforme*)、黑曲霉(*Aspergillus niger*)、黄曲霉(*A. flavus*)、赭曲霉(*A. ochraceus*)和柑橘青霉(*Penicillium citrinum*)等真菌菌丝的生长^[110]。灰色链霉菌(*S. griseus*)的挥发性物质对产黄青霉菌(*P. chrysogenum*)和灰葡萄孢菌丝生长具有显著的抑制作用,通过GC-MS检测发现其挥发性物质中含有具有抗真菌活性的二甲亚砜(dimethyl sulfoxide)^[111]。链霉菌(*Streptomyces* sp.) 3-10产生的挥发性物质在花生储藏期可抑制黄曲霉和寄生曲霉的污染及毒素的产生,扫描电镜观察发现,该挥发性物质可抑制黄曲霉和寄生曲霉分生孢子的萌发和菌丝的生长^[112]。利迪链霉菌(*S. lydicus*) K2产生的挥发性物质对灰霉病具有一定的抑制作用,其中的苯并噻唑(benzothiazole)和 β -蒎烯(β -pinene)对植物病原真菌具有抑制作用^[113]。目前,对链霉菌挥发性物质的系统研究仍有待进一步深入。随着越来越

多来源于不同生境(深海、各种极端环境和植物内生)的链霉菌被发现,其产生的挥发性物质种类也将日益丰富。

4 商品化的链霉菌菌剂产品

目前,商品化的链霉菌生防产品主要由国外开发并使用(表2),Mycostop[®]灰绿链霉菌K61(*S. griseoviridis*)是第一个商品化的生防菌剂,Mycostop可湿性粉剂可用于防治由植物病原真菌 *Ceratocystis radicicola* 引起的枣椰树黑色焦枯病^[114],以及由镰孢菌和大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)引起的番茄枯萎病,还可用于防治植物灰霉病、疫病和立枯病等^[115-116]。Actinovate[®]利迪链霉菌(*S. lydicus*) WYEC108, Actinovate水分散粒剂灌根后可用于防治土传病害^[117]。Rhizovit[®]链霉菌(*Streptomyces* sp.) DSMZ 12424, Rhizovit水分散粒剂可用于防治由立枯丝核菌和疫霉菌引起的植物病害^[118]。Thatch Control[®]紫黑链霉菌(*S. violaceusniger*) YCED9, Thatch Control活菌剂被用于在草坪上防治由银斑核盘菌(*Sclerotinia homeocarpa*)、立枯丝核菌、终极腐霉(*Pythium ultimum*)、尖孢镰孢菌(*F.*

表2 已商业化的链霉菌生防产品

Table 2 Commercialized streptomyces related products

商品名 Commercial products	防治对象 Targets	产生菌 Producers	参考文献 References
Mycostop [®]	黑色焦枯病、枯萎病、灰霉病 Black scorch disease, Wilt disease, Gray mold disease	<i>Streptomyces griseoviridis</i> K61	[114-116]
Actinovate [®]	土传病害 Soil borne diseases	<i>Streptomyces lydicus</i> WYEC108	[117]
Rhizovit [®]	土传病害 Soil borne diseases	<i>Streptomyces</i> sp. DSMZ 12424	[118]
Thatch Control [®]	土传病害 Soil borne diseases	<i>Streptomyces violaceusniger</i> YCED9	[119]
Mykocide [®]	灰霉病、白粉病、纹枯病 Gray mold disease, Powdery mildew, Sheath blight	<i>Streptomyces colombiensis</i>	[120]
Safegrow [®]	灰霉病、白粉病、纹枯病 Gray mold disease, Powdery mildew, Sheath blight	<i>Streptomyces kasugaensis</i>	[120]
5406 菌肥 5406 antibiotic fertilizer	土传病害 Soil borne diseases	<i>Streptomyces jingyangensis</i> 5406	[121-122]

oxysporum) 和全蚀病菌 (*Gaeumannomyces graminis*) 等引起的草坪土传病害^[119]。Mykocide[®] 哥伦比亚链霉菌 (*S. colombiensis*) 和 Safegrow[®] 春日井链霉菌 (*S. kasugaensis*) 是由韩国 KIBC 有限公司开发的用于防治灰霉病、白粉病和纹枯病的链霉菌生防产品^[120]。在我国, 泾阳链霉菌 (*S. jingyangensis*) 5406 作为一种生物菌肥被广泛使用, 研究表明使用 5406 抗生素肥对黄瓜、大白菜、菠菜、冬瓜、番茄和辣椒等作物具有增产效果, 且 5406 对多种土传病原菌具有抑制作用, 同时具有溶磷、固氮、提高植物抗病性和抗寒性等作用^[121-122]。

5 总结与展望

作物病虫害防治和作物营养供给主要依赖化学农药和化肥。化学农药的使用能够迅速控制作物病虫害危害, 保障粮食及其他农作物的产量。然而, 长期使用化学农药和化肥也带来了诸多问题, 如农药残留、害虫和病原物抗性增加、耕地质量下降等, 这些问题对农业生产构成了挑战。随着我国农业生产大力推行“减肥减药”政策, 生物菌肥和生物防治菌剂在农业绿色高质高效生产中的应用越来越广泛, 也因此受到国家和农业生产者的高度重视。

在农业生产中, 主要利用的是链霉菌活菌剂和链霉菌产生的生物活性物质。链霉菌活菌剂具有以下优势: (1) 链霉菌作为土壤习居菌, 能够很好地适应外界环境, 更容易在土壤中存活并成为优势菌群; (2) 链霉菌在土壤中定殖后, 可分泌胞外酶、小分子生物活性物质、植物生长调节物质等, 起到降解土壤中大分子、为植物提供营养、溶磷解钾、提高土壤中营养元素利用率、抗菌抗虫、促进植物生长、诱导植物产生抗性等多重作用; (3) 在产品研发和农药登记方面, 《农药管理条例》指出生物农药可通过绿色通道制度、登记资料减免、豁免登记范围等政策倾斜促进生物农药产业发展, 为企业减少相应支出和节约研发成本, 提高研发效率^[123]。

然而, 应用链霉菌活菌剂也面临着一些问题: (1) 生物菌剂的货架期相比化学农药较短, 且受环境影响较大, 如何延长生物菌剂的货架期成为链霉菌活菌剂型研发的重难点; (2) 使用链霉菌菌剂后, 温度、湿度、土壤理化性质等环境因素对活菌的定殖和发挥生防作用影响较大, 导致生防效果不稳定; (3) 一些病虫害往往在短时间内对作物生长及产量形成造成不可逆的影响, 而生物活菌剂起效较慢, 难以迅速控制病虫害的发生发展。

相较于使用链霉菌活菌剂, 应用链霉菌产生的代谢产物具有以下优势: (1) 小分子生物活性物质受外界环境影响较小, 稳定性较好; (2) 链霉菌产生的次级代谢产物种类繁多、化学结构多样、作用机制复杂, 长期使用后有害生物不易产生抗性; (3) 利用基因组测序与合成生物学对链霉菌进行基因及基因簇改造或启动表达基因组中沉默的基因簇, 更易获得新的生物活性物质。然而, 链霉菌产生的次级代谢产物的开发与应用同样面临着一些问题: (1) 需要研发特定的发酵条件以满足链霉菌大量产生次级代谢产物; (2) 次级代谢产物的分离纯化和批量生产面临着工艺复杂、成本高的特点; (3) 链霉菌产生的次级代谢产物对非靶标生物和环境的影响有待深入研究。

链霉菌作为重要的资源微生物, 应用前景广阔。在链霉菌代谢产物和活菌剂研发方面, 提出以下建议。(1) 发掘适应性强且对病原物具有稳定抑制作用的菌株, 通过从自然界中特别是极端环境中(如高温、高盐碱、深海、高原等)广泛分离和筛选获取。近年来, 来源于各种极端环境的链霉菌被分离出来, 为生物活性物质的筛选提供了新的微生物资源。(2) 在链霉菌发酵工艺和菌剂剂型制备工艺上进行升级, 根据不同的链霉菌生物学特点制备相应的剂型, 延长链霉菌活菌剂的货架期, 使链霉菌从实验室菌株更容易走向市场化的生防产品。(3) 鉴于链霉菌在土壤中较强的适应和存活能力, 将其开

发为土壤处理剂或生物菌肥，将更易被农业生产者接受。在我国因地制宜地探索生防菌剂和适宜的剂型及使用方式，配合减量使用化学农药和化肥，从而实现农业绿色高质高效生产，为保障农产品产量和提高农产品质量安全提供坚实的物质基础。

作者贡献声明

吕昂：链霉菌 3-10 的相关研究、文献检索以及文章撰写；张凯：土壤链霉菌、植物内生链霉菌的描述及撰写；陈鑫：链霉菌产生的抗生素的文献及核对；朱坤森：海洋链霉菌、链霉菌抗菌机制的文献检索及核对；李国庆：构建文章整体构架及文章修改；刘军：负责和指导文章修改。

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] 廖利焱, 葛丽清, 韩庆莉. 从近 30 年农药用量谈如何正确看待农药[J]. *农药*, 2023, 62(10): 703-707, 715.
LIAO LY, GE LQ, HAN QL. How to view pesticides correctly based on the pesticide dosage in the past 30 years[J]. *Agrochemicals*, 2023, 62(10): 703-707, 715 (in Chinese).
- [2] 张婉玉, 魏君英. 我国农药化肥减量效应与推进对策[J]. *北方园艺*, 2021(18): 167-172.
ZHANG WY, WEI JY. Research on the reducing effect of pesticides and fertilizers in my country and the promoting countermeasures[J]. *Northern Horticulture*, 2021(18): 167-172 (in Chinese).
- [3] 刘琴, 刘翼, 何月秋, 林沛君, 姜开梅. 我国植物病害生物防治综述[J]. *安徽农学通报(上半月刊)*, 2012, 18(7): 67-69.
LIU Q, LIU Y, HE YQ, LIN HJ, JIANG KM. Review of biological control of plant diseases[J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2012, 18(7): 67-69 (in Chinese).
- [4] 孔亚丽, 秦华, 朱春权, 田文昊, 朱晓芳, 虞轶俊, 张均华. 土壤微生物影响土壤健康的作用机制研究进展[J]. *土壤学报*, 2024, 61(2): 331-347.
KONG YL, QIN H, ZHU CQ, TIAN WH, ZHU XF, YU YJ, ZHANG JH. Research progress on the mechanism by which soil microorganisms affect soil health[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024, 61(2): 331-347 (in Chinese).
- [5] 赵磊, 木沙江·托乎提, 牛丽娟, 苟渔, 林富顺, 郭飞. 新疆天山雪岭云杉根际土壤中链霉菌的分离培养及其抑菌活性的初步探究[J]. *石河子大学学报(自然科学版)*, 2020, 38(5): 635-641.
ZHAO L, Mosajan Tohti, NIU LJ, GOU Y, LIN FS, GUO F. Isolation of *Streptomyces* with antimicrobial activity from *P. schrenkiana* Fisch et Mey rhizosphere soil in Tianshan mountains in Xinjiang[J]. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 2020, 38(5): 635-641 (in Chinese).
- [6] 习慧君, 臧睿, 刘闯, 赵莹, 文才艺. 河南黄河湿地放线菌多样性及植物病害生防放线菌的筛选[J]. *微生物学报*, 2019, 59(4): 642-656.
XI HJ, ZANG R, LIU C, ZHAO Y, WEN CY. Diversity of actinobacteria in Henan Yellow River wetland and screening of cultivable actinobacteria with biological control on plant disease[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(4): 642-656 (in Chinese).
- [7] 谢静, 李大攀, 林爱洋, 杨秀萍. 西藏林芝土壤放线菌抗肿瘤活性菌的筛选及鉴定[J]. *微生物学通报*, 2013, 40(11): 2037-2046.
XIE J, LI DP, LIN AY, YANG XP. Screening and identification for antitumor actinobacteria isolated from the soil of Linzhi in Xizang[J]. *Microbiology China*, 2013, 40(11): 2037-2046 (in Chinese).
- [8] KIM SB, SEONG CN, JEON SJ, BAE KS, GOODFELLOW M. Taxonomic study of neutrotolerant acidophilic actinomycetes isolated from soil and description of *Streptomyces yeochonensis* sp. nov. [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2004, 54(Pt 1): 211-214.
- [9] XU CG, WANG LM, CUI QF, HUANG Y, LIU ZH, ZHENG GY, GOODFELLOW M. Neutrotolerant acidophilic *Streptomyces* species isolated from acidic soils in China: *Streptomyces guanduensis* sp. nov., *Streptomyces paucisporeus* sp. nov., *Streptomyces rubidus* sp. nov. and *Streptomyces yanglinensis* sp. nov. [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2006, 56(Pt 5): 1109-1115.
- [10] GUO XX, ZHANG LM, LI XM, GAO YS, RUAN JS, HUANG Y. *Streptomyces rubrisoli* sp. nov., neutrotolerant acidophilic actinomycetes isolated from red soil[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2015, 65(9): 3103-3108.
- [11] GUO XX, LIU N, LI XM, DING Y, SHANG F, GAO YS, RUAN JS, HUANG Y. Red soils harbor diverse culturable actinomycetes that are promising sources of novel secondary metabolites[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(9): 3086-3103.
- [12] ZAKALYUKINA YV, ZENOVA GM. Antagonistic activity of soil acidophilic actinomycetes[J]. *Biology Bulletin*, 2007, 34(4): 329-332.
- [13] 王聪, 梅显贵, 朱伟明. 海洋链霉菌来源的天然产物[J]. *海洋科学集刊*, 2016(1): 86-124.
WANG C, MEI XG, ZHU WM. New natural products from the marine-derived *Streptomyces* actinobacteria[J]. *Studia marina sinica*, 2016(1): 86-124 (in Chinese).

- [14] 张长生, 李文利. 海洋微生物学: 新机遇, 新挑战[J]. 微生物学通报, 2018, 45(9): 1841-1842.
ZHANG CS, LI WL. Marine Microbiology: new opportunities and new challenges[J]. Microbiology China, 2018, 45(9): 1841-1842 (in Chinese).
- [15] 柴保中, 闫岑, 项仁鑫, 陈文超, 吴敏. 一株海洋链霉菌 MMHS020 的抗菌活性代谢产物[J]. 微生物学通报, 2021, 48(6): 1854-1861.
CHAI BZ, YAN C, XIANG RX, CHEN WC, WU M. Antibacterial secondary metabolites produced by marine *Streptomyces* sp. MMHS020[J]. Microbiology China, 2021, 48(6): 1854-1861 (in Chinese).
- [16] 刘颖, 肖阳, 朱震鑫, 刘洪存, 姜明国, 朱玉章, 林坤, 吴金城, 卢晓梅, 黄小宁, 梁海娜, 卢文森, 杨立芳. 海洋链霉菌 *Streptomyces sporoverrucosus* 33510 次级代谢产物研究[J]. 热带海洋学报, 2024, 43(2): 128-134.
LIU Y, XIAO Y, ZHU ZX, LIU HC, JIANG MG, ZHU YZ, LIN K, WU JC, LU XM, HUANG XN, LIANG HN, LU WS, YANG LF. Study on the secondary metabolites of marine *Streptomyces sporoverrucosus* 33510[J]. Journal of Tropical Oceanography, 2024, 43(2): 128-134 (in Chinese).
- [17] 任香梅, 黄洪波, 刘静, 张云, 马俊英, 王博, 张长生, 鞠建华. 海洋链霉菌 *Streptomyces lusitanus* SCSIO LR32 中芳酰胺类代谢产物的研究[J]. 天然产物研究与开发, 2011, 23(4): 591-595.
REN XM, HUANG HB, LIU J, ZHANG Y, MA JY, WANG B, ZHANG CS, JU JH. Aromatic amide metabolites from the marine-derived *Streptomyces lusitanus* SCSIO LR32[J]. Natural Product Research and Development, 2011, 23(4): 591-595 (in Chinese).
- [18] 郑立昊, 王兰梦, 郎多勇, 崔高畅, 张新慧. 植物内生放线菌的多样性及其应用价值研究进展[J]. 时珍国医国药, 2021, 32(1): 166-169.
- [19] STROBEL GA. Endophytes as sources of bioactive products[J]. Microbes and Infection, 2003, 5(6): 535-544.
- [20] 葛优优, 刘晓瑜, 窦桂铭, 马玉超. 内生链霉菌 SSD49 的抑菌活性和防病促生效果[J]. 生物技术通报, 2017, 33(6): 121-127.
GE YY, LIU XY, DOU GM, MA YC. Antimicrobial activities and efficacy of endophytic *Streptomyces* sp. SSD49 in plant disease control and plant-growth-promoting[J]. Biotechnology Bulletin, 2017, 33(6): 121-127 (in Chinese).
- [21] 刘晓瑜, 窦桂铭, 马玉超. 生防链霉菌 SAT1 的分离、鉴定及其对辣椒疫霉的生物防治潜力[J]. 广东农业科学, 2014, 41(19): 75-79, 85.
LIU XY, DOU GM, MA YC. Screening and identification of antagonistic SAT1 and its potential for biocontrol of pepper *Phytophthora* blight[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014, 41(19): 75-79, 85 (in Chinese).
- [22] 张金丽, 苗翠苹. 三七内生放线菌的分离及拮抗三七根腐病原活性研究[J]. 微生物学杂志, 2023, 43(1): 85-91.
ZHANG JL, MIAO CP. Isolation of endophytic *Actinomyces* from Sanqi (*Panax notoginseng*) and antagonistic activity against root rot of *Panax notoginseng*[J]. Journal of Microbiology, 2023, 43(1): 85-91 (in Chinese).
- [23] CHEN HB, YANG CP, KE T, ZHOU MM, LI ZJ, ZHANG M, GONG GS, HOU TP. Antimicrobial activity of secondary metabolites from *Streptomyces* sp. K15, an endophyte in *Houttuynia cordata* Thunb[J]. Natural Product Research, 2015, 29(23): 2223-2225.
- [24] De LIMA PROCÓPIO RE, da SILVA IR, MARTINS MK, de AZEVEDO JL, de ARAÚJO JM. Antibiotics produced by *Streptomyces*[J]. The Brazilian Journal of Infectious Diseases, 2012, 16(5): 466-471.
- [25] BÉRDY J. Bioactive microbial metabolites[J]. The Journal of Antibiotics, 2005, 58(1): 1-26.
- [26] BÉRDY J. Thoughts and facts about antibiotics: where we are now and where we are heading[J]. The Journal of Antibiotics, 2012, 65(8): 385-395.
- [27] QUINN GA, BANAT AM, ABDELHAMEED AM, BANAT IM. *Streptomyces* from traditional medicine: sources of new innovations in antibiotic discovery[J]. Journal of Medical Microbiology, 2020, 69(8): 1040-1048.
- [28] TAKEUCHI S, HIRAYAMA K, UEDA K, SAKAI H, YONEHARA H. Blastocidin S, a new antibiotic[J]. Journal of Antibiotics, 1958, 11(1): 1-5.
- [29] ISONO K, NAGATSU J, KAWASHIMA Y, SUZUKI S. Studies on polyoxins, antifungal antibiotics[J]. Agricultural and Biological Chemistry, 1965, 29(9): 848-854.
- [30] HAMADA M, HASHIMOTO T, TAKAHASHI T, YOKOYAMA S, MIYAKE M, TAKEUCHI T, OKAMI Y, UMEZAWA H. Antimicrobial activity of kasugamycin[J]. Journal of Antibiotics, 1965, 18: 104-106.
- [31] IWASA T, YAMAMOTO H, SHIBATA M. Studies on validamycins, new antibiotics. I. *Streptomyces hygrosopicus* var. *limoneus* nov. var., validamycin-producing organism[J]. The Japanese Journal of Antibiotics, 1970, 23(6): 595-602.
- [32] 徐利剑, 赵维, 曹聪, 王健, 王茜, 王庆贵. 井冈霉素的研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(22): 191-198.
XU LJ, ZHAO W, CAO C, WANG J, WANG Q, WANG QG. Research progress of jinggangmycin[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(22): 191-198 (in Chinese).
- [33] 全赞华, 王学士. 农抗 120 中组分 A' 对几种作物病原真菌抑菌活性的研究[J]. 中国生物防治, 1995(3): 106-110.
TONG ZH, WANG XS. Studies on the fungistatic action of the agricultural antibiotic 120A', against four pathogenic fungi[J]. Chinese Journal of Biological Control, 1995(3): 106-110 (in Chinese).
- [34] 秦小萍, 王振中, 林壁润. 万隆霉素抗菌活性成分的分离鉴定[J]. 中国农业科学, 2008, 41(10): 3104-3109.
QIN XP, WANG ZZ, LIN BR. Separation and identification of antimicrobial component of wanlongmycin[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(10): 3104-3109 (in Chinese).
- [35] 孙延忠, 曾洪梅, 石义萍, 李国庆. 武夷菌素对番茄灰霉病 (*Botrytis cinerea*) 的作用方式[J]. 植物病理学报, 2003, 33(5): 434-438.

- SUN YZ, ZENG HM, SHI YP, LI GQ. Mode of action of wuyiencin on *Botrytis cinerea*[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2003, 33(5): 434-438 (in Chinese).
- [36] 葛蓓亭, 杨振娟, 檀贝贝, 刘彦彦, 刘艳, 孙蕾, 张克诚. 武夷菌素部分生物合成基因簇的克隆和分析[J]. *中国生物防治学报*, 2014, 30(5): 678-684.
- GE BB, YANG ZJ, TAN BB, LIU YY, LIU Y, SUN L, ZHANG KC. Cloning and analysis of wuyiencin partial biosynthetic gene cluster of *Streptomyces ahygroscopicus* var. *wuyiensis* CK-15[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2014, 30(5): 678-684 (in Chinese).
- [37] WAN ZY, FANG W, SHI LQ, WANG KM, ZHANG YN, ZHANG ZG, WU ZY, YANG ZW, GU YC. Novonestmycins A and B, two new 32-membered bioactive macrolides from *Streptomyces phytohabitans* HBERC-20821[J]. *The Journal of Antibiotics*, 2014, 68(3): 185-190.
- [38] 张舒, 许艳云, 吕亮, 常向前, 袁斌, 杨小林, 谢原利, 汪治虎, 殷先礼, 代华. 新农抗诺沃霉素对水稻纹枯病和稻曲病的田间防效[J]. *湖北农业科学*, 2017, 56(12): 2272-2274.
- ZHANG S, XU YY, LÜ L, CHANG XQ, YUAN B, YANG XL, XIE YL, WANG ZH, YIN XL, DAI H. The field control effect of new agricultural antibiotics novonestmycin against rice sheath blight and false smut[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2017, 56(12): 2272-2274 (in Chinese).
- [39] LYU A, LIU H, CHE HJ, YANG L, ZHANG J, WU MD, CHEN WD, LI GQ. Reveromycins a and B from *Streptomyces* sp. 3-10: antifungal activity against plant pathogenic fungi *in vitro* and in a strawberry food model system[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 550.
- [40] SHAKEEL Q, LYU A, ZHANG J, WU MD, CHEN SW, CHEN WD, LI GQ, YANG L. Optimization of the cultural medium and conditions for production of antifungal substances by *Streptomyces platensis* 3-10 and evaluation of its efficacy in suppression of clubroot disease (*Plasmodiophora brassicae*) of oilseed rape[J]. *Biological Control*, 2016, 101: 59-68.
- [41] BONN WG, MORAND JB. Fire blight of pear: control of shoot blight phase with streptomycin[J]. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1980, 2(1): 39-41.
- [42] 朱昌雄, 蒋细良, 孙东园, 姬军红, 田云龙, 谢德龄, 倪楚芳. 新农用抗生素: 中生菌素[J]. *精细与专用化学品*, 2002, 10(16): 14-17.
- ZHU CX, JIANG XL, SUN DY, JI JH, TIAN YL, XIE DL, NI CF. Zhongshengmycin, a new agro-antibiotics[J]. *Fine and Specialty Chemicals*, 2002, 10(16): 14-17 (in Chinese).
- [43] 姚亚丽, 潘忠成, 郑鹏飞, 高嫚妮, 杨宏勃, 李蒲民. 中生菌素在植物病害防治上的应用研究进展[J]. *衡阳师范学院学报*, 2019, 40(6): 93-98.
- YAO YL, PAN ZC, ZHENG PF, GAO MN, YANG HB, LI PM. Advances in application of zhongshengmycin in prevention and treatment of plant diseases[J]. *Journal of Hengyang Normal University*, 2019, 40(6): 93-98 (in Chinese).
- [44] ZHANG MM, LI L, LI C, MA AF, LI JZ, YANG CY, CHEN XJ, CAO P, LI SS, ZHANG YY, YUCHI ZG, DU XG, LIU CX, WANG XJ, WANG XD, XIANG WS. Natural product guvermectin inhibits guanosine 5'-monophosphate synthetase and confers broad-spectrum antibacterial activity[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, 267: 131510.
- [45] 胡厚芝, 陈家任. 防治作物病毒病新农药: 宁南霉素[J]. *精细与专用化学品*, 2003, 11(1): 14-16.
- HU HZ, CHEN JR. Ningnanmycin, new pesticide for prevention and cure virus disease of crops[J]. *Fine and Specialty Chemicals*, 2003, 11(1): 14-16 (in Chinese).
- [46] 张楠, 潘忠成, 李皓瑜, 杨宏勃, 邓钊, 高波, 陈豪. 宁南霉素在植物病害上的应用[J]. *四川农业科技*, 2023(5): 47-50.
- [47] 吴元华, 杜春梅, 朱春玉, 赵秀香. 新型农抗嘧肽霉素研究进展[J]. *云南农业大学学报*, 2005, 18(4): 135-136.
- WU YH, DU CM, ZHU CY, ZHAO XX. Advances in a novel agro-antibiotic of cytosinpeptidemycin[J]. *Journal of Yunan Agricultural University*, 2005, 18(4): 135-136 (in Chinese).
- [48] 朱春玉, 吴元华, 王春梅, 赵秀香, 王艳红, 杜春梅. 嘧肽霉素对烟草花叶病毒抑制作用研究[J]. *植物保护*, 2005, 31(4): 52-54.
- ZHU CY, WU YH, WANG CM, ZHAO XX, WANG YH, DU CM. Inhibition of cytosinpeptidemycin on tobacco mosaic virus[J]. *Plant Protection*, 2005, 31(4): 52-54 (in Chinese).
- [49] 王艳红, 吴元华, 朱春玉, 杜春梅. 嘧肽霉素又一抗病毒活性成分的研究[J]. *沈阳农业大学学报*, 2006, 37(1): 44-47.
- WANG YH, WU YH, ZHU CY, DU CM. Studies on a new antiviral component of cytosinpeptidemycin[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2006, 37(1): 44-47 (in Chinese).
- [50] 穆凌霄, 伏颖, 赵秀香, 吴元华. 嘧肽霉素一种新的生物活性组分分离纯化研究[J]. *湖北农业科学*, 2011, 50(18): 3728-3731.
- MU LX, FU Y, ZHAO XX, WU YH. Isolation and purification of a new bio-active ingredient in cytosinpeptidemycin fermentation broth[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2011, 50(18): 3728-3731 (in Chinese).
- [51] 冯振群, 卢清. 新型生物杀菌剂新奥霉素防治烟草花叶病毒病的田间药效[J]. *现代农药*, 2011, 10(4): 50-52.
- FENG ZQ, LU Q. Field efficacy of new bio-fungicide xinaomycin on tobacco mosaic virus[J]. *Modern Agrochemicals*, 2011, 10(4): 50-52 (in Chinese).
- [52] 李芳功, 杨芳, 冯振群, 卢清. 4%新奥霉素水剂防治番茄花叶病毒病的田间药效[J]. *河南农业科学*, 2013, 42(8): 86-88.
- LI FG, YANG F, FENG ZQ, LU Q. Field efficacy of 4% xinaomycin AS on tomato mosaic virus disease[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2013, 42(8): 86-88 (in Chinese).
- [53] LIU MJ, HWANG BS, JIN CZ, LI WJ, PARK DJ, SEO ST, KIM CJ. Screening, isolation and evaluation of a

- nematicidal compound from actinomycetes against the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*[J]. Pest Management Science, 2019, 75(6): 1585-1593.
- [54] HABASH SS, BRASS HUC, KLEIN AS, KLEBL DP, WEBER TM, CLASSEN T, PIETRUSZKA J, GRUNDLER FMW, SCHLEKER ASS. Novel prodiginine derivatives demonstrate bioactivities on plants, nematodes, and fungi[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 579807.
- [55] 谭卓, 朱峰, 朱晓峰, 杨传旭, 王媛媛, 段玉玺, 刘晓宇, 陈立杰. 委内瑞拉链霉菌 Snea253 杀线虫活性化合物的分离纯化与结构鉴定[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(11): 81-84.
- [56] 张鹏. 极暗黄链霉菌筛选及其对南方根结线虫杀线活性评价和成分分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2022. ZHANG P. Screening of *Streptomyces fulvissimus* and evaluation of its nematicidal activity against *meloidogyne incognita* and analysis of its components[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2022 (in Chinese).
- [57] SHOLKAMY EN, MUTHUKRISHNAN P, ABDEL-RAOUF N, NANDHINI X, IBRAHEEM IBM, MOSTAFA AA. Antimicrobial and antinematicidal metabolites from *Streptomyces cuspidosporus* strain SA4 against selected pathogenic bacteria, fungi and nematode[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2020, 27(12): 3208-3220.
- [58] 刘杰阳, 程琪, 唐相琴, 范琴玉, 王莹, 何江波. 海洋放线菌阿维丁链霉菌次生代谢产物研究及杀线虫活性筛选[J]. 昆明学院学报, 2024, 46(3): 82-87, 123. LIU JY, CHENG Q, TANG XQ, FAN QY, WANG Y, HE JB. Research on secondary metabolites and screening for nematicidal activity of the marine actinomycete *Streptomyces avidinii*[J]. Journal of Kunming University, 2024, 46(3): 82-87, 123 (in Chinese).
- [59] BURG RW, MILLER BM, BAKER EE, BIRNBAUM J, CURRIE SA, HARTMAN R, KONG YL, MONAGHAN RL, OLSON G, PUTTER I, TUNAC JB, WALLICK H, STAPLEY EO, OIWA R, OMURA S. Avermectins, new family of potent anthelmintic agents: producing organism and fermentation[J]. Antimicrobial Agents and Chemotherapy, 1979, 15(3): 361-367.
- [60] MILLER TW, CHAIET L, COLE DJ, COLE LJ, FLOR JE, GOEGELMAN RT, GULLO VP, JOSHUA H, KEMPF AJ, KRELLWITZ WR, MONAGHAN RL, ORMOND RE, WILSON KE, ALBERS-SCHÖNBERG G, PUTTER I. Avermectins, new family of potent anthelmintic agents: isolation and chromatographic properties[J]. Antimicrobial Agents and Chemotherapy, 1979, 15(3): 368-371.
- [61] ANDO K, OISHI H, HIRANO S, OKUTOMI T, SUZUKI K. Tetranactin, a new mitocidal antibiotic. I. isolation, characterization and properties of tetranactin[J]. Journal of Antibiotics, 1971, 24(6): 347-352.
- [62] ANDO K, MURAKAMI Y, NAWATA Y. Tetranactin, a new mitocidal antibiotic. II. structure of tetranactin[J]. Journal of Antibiotics, 1971, 24(7): 418-422.
- [63] KAMIGIRI K, HIDAKA T, IMAI S, MURAKAMI T, SETO H. Studies on the biosynthesis of bialaphos (SF-1293) 12. C-P bond formation mechanism of bialaphos: discovery of a P-methylation enzyme[J]. Journal of Antibiotics, 1992, 45(5): 781-787.
- [64] SETO H, IMAI S, TSURUOKA T, OGAWA H, SATOH A, SASAKI T, OTAKE N. Studies on the biosynthesis of bialaphos (SF-1293) part 3. production of phosphinic acid derivatives, MP-103, MP-104 and MP-105, by a blocked mutant of *Streptomyces hygroscopicus* SF-1293 and their roles in the biosynthesis of bialaphos[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1983, 111(3): 1008-1014.
- [65] SCHWARTZ D, BERGER S, HEINZELMANN E, MUSCHKO K, WELZEL K, WOHLLEBEN W. Biosynthetic gene cluster of the herbicide phosphinothricin tripeptide from *Streptomyces viridochromogenes* Tü494[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(12): 7093-7102.
- [66] BLODGETT JAV, ZHANG JK, METCALF WW. Molecular cloning, sequence analysis, and heterologous expression of the phosphinothricin tripeptide biosynthetic gene cluster from *Streptomyces viridochromogenes* DSM 40736[J]. Antimicrobial Agents and Chemotherapy, 2005, 49(1): 230-240.
- [67] 吕昂, 吴明德, 张静, 杨龙, 李国庆. 链霉菌 3-10 发酵液及提取物的稳定性研究[J]. 中国生物防治学报, 2022, 38(1): 250-257. LÜ A, WU MD, ZHANG J, YANG L, LI GQ. Stability of cultural filtrate and crude extract produced by *Streptomyces* sp. 3-10[J]. Chinese Journal of Biological Control, 2022, 38(1): 250-257 (in Chinese).
- [68] KOBAYASHI YO, KOBAYASHI A, MAEDA M, SOMEYA N, TAKENAKA S. Biological control of potato scab and antibiosis by antagonistic *Streptomyces* sp. WoRs-501[J]. Journal of General Plant Pathology, 2015, 81(6): 439-448.
- [69] 刘庆虎. 中生菌素在我国发明专利的申请现状分析[J]. 科技创新与应用, 2024, 14(3): 98-101.
- [70] 金涵, 李梦雅, 姚感, 王小姣, 王世梅. 白刺链霉菌 CT205 对南方根结线虫的毒杀作用及盆栽防效[J]. 南京农业大学学报, 2023, 46(1): 63-70. JIN H, LI MY, YAO G, WANG XJ, WANG SM. Nematicidal ability on *Meloidogyne incognita* and pot-plant control effect of *Streptomyces albospinus* CT205[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2023, 46(1): 63-70 (in Chinese).
- [71] 文莹, 张立新. 阿维菌素的中国“智”造[J]. 遗传, 2018, 40(10): 888-899. WEN Y, ZHANG LX. Avermectins, intelligently made in China[J]. Hereditas (Beijing), 2018, 40(10): 888-899 (in Chinese).
- [72] 姬志勤, 张继文, 魏少鹏, 吴文君. 秦岭链霉菌发酵液中杀虫活性成分分离及结构鉴定[J]. 农药学报, 2007, 9(1): 25-28. JI ZQ, ZHANG JW, WEI SP, WU WJ. Isolation and identification of the insecticidal ingredients from the

- fermentation broth of *Streptomyces qinlingnensis*[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2007, 9(1): 25-28 (in Chinese).
- [73] 杨益军, 张波. 2020年全球(中国)草铵膦市场状况分析及预测[J]. 世界农药, 2020, 42(3): 20-30.
YANG YJ, ZHANG B. Analysis and forecast of global (China) market of glufosinate in 2020[J]. World Pesticides, 2020, 42(3): 20-30 (in Chinese).
- [74] 代义乐, 陈可可, 刘东丽, 蔡加岭, 吴越, 张辉, 张继. 链霉菌 YJ-81 中活性成分的分离、鉴定及除草活性[J]. 农药学报, 2023, 25(5): 1104-1112.
DAI YL, CHEN KK, LIU DL, CAI JL, WU Y, ZHANG H, ZHANG J. Isolation and characterization of a herbicidal component produced by *Streptomyces* sp. YJ-81[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2023, 25(5): 1104-1112 (in Chinese).
- [75] BO AB, KIM JD, KIM YS, SIN HT, KIM HJ, KHAITOV B, KO YK, PARK KW, CHOI JS. Isolation, identification and characterization of *Streptomyces* metabolites as a potential bioherbicide[J]. PLoS One, 2019, 14(9): e0222933.
- [76] KARTHIK N, BINOD P, PANDEY A. Purification and characterisation of an acidic and antifungal chitinase produced by a *Streptomyces* sp. [J]. Bioresource Technology, 2015, 188: 195-201.
- [77] EKUNDAYO FO, FOLORUNSHO AE, IBISANMI TA, OLABANJI OB. Antifungal activity of chitinase produced by *Streptomyces* species isolated from grassland soils in Futa Area, Akure[J]. Bulletin of the National Research Centre, 2022, 46(1): 95.
- [78] LV CY, GU TY, MA R, YAO W, HUANG YY, GU JG, ZHAO GG. Biochemical characterization of a GH19 chitinase from *Streptomyces alfalfae* and its applications in crystalline chitin conversion and biocontrol[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2021, 167: 193-201.
- [79] 赵娟, 刘霆, 刘伟成, 刘德文, 张殿朋, 卢彩鸽. 番茄灰霉病生防链霉菌筛选及鉴定[J]. 微生物学通报, 2019, 46(10): 2548-2558.
ZHAO J, LIU T, LIU WC, LIU DW, ZHANG DP, LU CG. Screening and identification of the biocontrol *Streptomyces* against tomato *Botrytis cinerea*[J]. Microbiology China, 2019, 46(10): 2548-2558 (in Chinese).
- [80] RAY L, PANDA AN, MISHRA SR, PATTANAIK AK, ADHYA TK, SUAR M, RAINA V. Purification and characterization of an extracellular thermo-alkali stable, metal tolerant chitinase from *Streptomyces chilikensis* RC1830 isolated from a brackish water lake sediment[J]. Biotechnology Reports, 2019, 21: e00311.
- [81] PALANIYANDI SA, YANG SH, SUH JW. Extracellular proteases from *Streptomyces phaeopurpureus* ExPro138 inhibit spore adhesion, germination and appressorium formation in *Colletotrichum coccodes*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2013, 115(1): 207-217.
- [82] AL-ASKAR AA, RASHAD YM, HAFEZ EE, ABDULKHAIR WM, BAKA ZA, GHONEEM KM. Characterization of alkaline protease produced by *Streptomyces griseorubens* E44G and its possibility for controlling *Rhizoctonia* root rot disease of corn[J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2015, 29(3): 457-462.
- [83] 陈恳. 利迪链霉菌 E12 发酵液及其粗提物的抑菌活性初探[J]. 农药学报, 2016, 18(2): 258-262.
CHEN K. Study on the antagonistic activity of fermentation broth and its crude extract produced by *Streptomyces lydicus* E12[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2016, 18(2): 258-262 (in Chinese).
- [84] PARK JK, KIM JD, PARK YI, KIM SK. Purification and characterization of a 1,3-β-D-glucanase from *Streptomyces torulosus* PCPOK-0324[J]. Carbohydrate Polymers, 2012, 87(2): 1641-1648.
- [85] SHI PJ, YAO GY, YANG PL, LI N, LUO HY, BAI YG, WANG YR, YAO B. Cloning, characterization, and antifungal activity of an endo-1,3-β-D-glucanase from *Streptomyces* sp. S27[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2010, 85(5): 1483-1490.
- [86] EMMER G, RYDER NS, GRASSBERGER MA. Synthesis of new polyoxin derivatives and their activity against chitin synthase from *Candida albicans*[J]. Journal of Medicinal Chemistry, 1985, 28(3): 278-281.
- [87] GAUGHRAN JP, LAI MH, KIRSCH DR, SILVERMAN SJ. Nikkomycin Z is a specific inhibitor of *Saccharomyces cerevisiae* chitin synthase isozyme Chs3 *in vitro* and *in vivo*[J]. Journal of Bacteriology, 1994, 176(18): 5857-5860.
- [88] SUZUKI S, NAKANISHI E, OHIRA T, KAWACHI R, NAGASAWA H, SAKUDA S. Chitinase inhibitor allosamidin is a signal molecule for chitinase production in its producing *Streptomyces* I. analysis of the chitinase whose production is promoted by allosamidin and growth accelerating activity of allosamidin[J]. Journal of Antibiotics, 2006, 59(7): 402-409.
- [89] SCHNEIDER-POETSCH T, JU JH, EYLER DE, DANG YJ, BHAT S, MERRICK WC, GREEN R, SHEN B, LIU JO. Inhibition of eukaryotic translation elongation by cycloheximide and lactimidomycin[J]. Nature Chemical Biology, 2010, 6(3): 209-217.
- [90] CHOPRA I, HESSE L, O'NEILL AJ. Exploiting current understanding of antibiotic action for discovery of new drugs[J]. Journal of Applied Microbiology, 2002, 92(Suppl): 4S-15S.
- [91] SVIDRITSKIY E, LING C, ERMOLLENKO DN, KOROSTELEV AA. Blastocidin S inhibits translation by trapping deformed tRNA on the ribosome[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(30): 12283-12288.
- [92] SOBELL HM. Actinomycin and DNA transcription[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1985, 82(16): 5328-5331.
- [93] WANG J, SOISSON SM, YOUNG K, SHOOP W, KODALI S, GALGOCI A, PAINTER R, PARTHASARATHY G, TANG YS, CUMMINGS R, HA S, DORSO K, MOTYL M, JAYASURIYA H,

- ONDEYKA J, HERATH K, ZHANG CW, HERNANDEZ L, ALLOCCO J, BASILIO Á, et al. Platensimycin is a selective FabF inhibitor with potent antibiotic properties[J]. *Nature*, 2006, 441(7091): 358-361.
- [94] OSADA H. Chemical and biological studies of reveromycin A[J]. *The Journal of Antibiotics*, 2016, 69(10): 723-730.
- [95] MIYAMOTO Y, MACHIDA K, MIZUNUMA M, EMOTO Y, SATO N, MIYAHARA K, HIRATA D, USUI T, TAKAHASHI H, OSADA H, MIYAKAWA T. Identification of *Saccharomyces cerevisiae* isoleucyl-tRNA synthetase as a target of the G1-specific inhibitor reveromycin A[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(32): 28810-28814.
- [96] TU JC. Hyperparasitism of *Streptomyces albus* on a destructive mycoparasite *Nectria inventa*[J]. *Journal of Phytopathology*, 1986, 117(1): 71-76.
- [97] CHEN YY, CHEN PC, TSAY TT. The biocontrol efficacy and antibiotic activity of *Streptomyces plicatus* on the oomycete *Phytophthora capsici*[J]. *Biological Control*, 2016, 98: 34-42.
- [98] TAPIO E, POHTO-LAHDENPERÄ A. Scanning electron microscopy of hyphal interaction between *Streptomyces griseoviridis* and some plant pathogenic fungi[J]. *Agricultural and Food Science*, 1991, 63(5): 435-441.
- [99] SHIMIZU M, NAZIN HA, HIENO A. The significance of mycoparasitism by *Streptomyces* sp. MBCN152-1 for its biocontrol activity against *Alternaria brassicicola*[J]. *Microbes and Environments*, 2022, 37(3): ME22048.
- [100] 彭云, 李舒馨, 俞泽, 汤曼利, 吴海霞, 陈莹莹, 王亚楠, 马桂珍, 暴增海. 一株海洋放线菌的鉴定及其促生作用机理[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(11): 3515-3526.
- PENG Y, LI SX, YU Z, TANG ML, WU HX, CHEN YY, WANG YN, MA GZ, BAO ZH. Identification and growth promoting effect of a marine actinomycete[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(11): 3515-3526 (in Chinese).
- [101] VERMA VC, SINGH SK, PRAKASH S. Bio-control and plant growth promotion potential of siderophore producing endophytic *Streptomyces* from *Azadirachta indica* A. Juss[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2011, 51(5): 550-556.
- [102] TOKALA RK, STRAP JL, JUNG CM, CRAWFORD DL, SALOVE MH, DEOBALD LA, BAILEY JF, MORRA MJ. Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving *Streptomyces lydicus* WYEC108 and the pea plant (*Pisum sativum*)[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(5): 2161-2171.
- [103] RIEDLINGER J, SCHREY SD, TARKKA MT, HAMPP R, KAPUR M, FIEDLER HP. Auxofuran, a novel metabolite that stimulates the growth of fly agaric, is produced by the mycorrhiza helper bacterium *Streptomyces* strain AcH 505[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(5): 3550-3557.
- [104] JAEMSAENG R, JANTASURIYARAT C, THAMCHAIPENET A. Molecular interaction of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase (ACCD) - producing endophytic *Streptomyces* sp. GMKU 336 towards salt-stress resistance of *Oryza sativa* L. cv. KDML105[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1950.
- [105] 王龙, 刘悦, 邹子玉, 常海龙, 林威, 李保同. 1%谷维菌素可溶液剂对水稻生长和产量的影响[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(14): 83-89.
- WANG L, LIU Y, ZOU ZY, CHANG HL, LIN W, LI BT. Effects of gvermectin 1% SL on growth and yield of rice[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(14): 83-89 (in Chinese).
- [106] 杨腾峰, 闫建培, 侯星羽, 沈洪飞, 段佳琪, 任杰, 曾洪梅. 苜蓿链霉菌TX21抑菌作用确定及促生物质的鉴定[J]. *中国生物防治学报*, 2024, 40(2): 359-369.
- YANG TF, YAN JP, HOU XY, SHEN HF, DUAN JQ, REN J, ZENG HM. Inhibition of *Streptomyces alfalfae* TX21 on pathogenic fungi and identification of its growth-promoting substances[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2024, 40(2): 359-369 (in Chinese).
- [107] 徐志荣, 傅雁辉, 赵英杰, 王婷, 魏赛金. 链霉菌JD211发酵液对水稻防御稻瘟病菌诱导抗性的作用[J]. *浙江农业学报*, 2017, 29(6): 971-976.
- XU ZR, FU YH, ZHAO YJ, WANG T, WEI SJ. Effect of *Streptomyces* JD211 fermentation products on the induced resistance to *Magnaporthe grisea* in rice[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2017, 29(6): 971-976 (in Chinese).
- [108] 甄丹妹, 郭景红, 韩兴, 李佳露, 杨慧慧, 李亚宁, 刘大群. 玫瑰黄链霉菌活性代谢产物诱导黄白粉病抗性[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(11): 148-150.
- ZHEN DM, GUO JH, HAN X, LI JL, YANG HH, LI YN, LIU DQ. Induced resistance of active metabolites of *Streptomyces roseoflavus* against cucumber powdery mildew[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2019, 47(11): 148-150 (in Chinese).
- [109] CHENG GL, LIU F, HUANG Y, YANG H, YAO J, SHEN HR, XU J. Colonization of *Streptomyces felleus* YJ1 and its effects on disease resistant-related enzymes of oilseed rape[J]. *Journal of Agricultural Science*, 2014, 6(5): 26-33.
- [110] WANG CL, WANG ZF, QIAO X, LI ZJ, LI FJ, CHEN MH, WANG YR, HUANG YF, CUI HY. Antifungal activity of volatile organic compounds from *Streptomyces alboflavus* TD-1[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2013, 341(1): 45-51.
- [111] DANAIE M, BAGHIZADEH A, POURSEYEDI S, AMINI J, YAGHOUBI MM. Biological control of plant fungal diseases using volatile substances of *Streptomyces griseus*[J]. *European Journal of Experimental Biology*, 2014, 4(1): 334-339.
- [112] LYU A, YANG L, WU MD, ZHANG J, LI GQ. High efficacy of the volatile organic compounds of *Streptomyces yanglinensis* 3-10 in suppression of *Aspergillus* contamination on peanut kernels[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 142.
- [113] 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).
- [114]SULEMAN P, AL-MUSALLAM A, MENEZES CA. The effect of biofungicide Mycostop on *Ceratocystis radicola*, the causal agent of black scorch on date palm[J]. *BioControl*, 2002, 47(2): 207-216.
- [115]SABARATNAM S, TRAQUAIR JA. Formulation of a *Streptomyces biocontrol* agent for the suppression of *Rhizoctonia damping-off* in tomato transplants[J]. *Biological Control*, 2002, 23(3): 245-253.
- [116]MINUTO A, SPADARO D, GARIBALDI A, GULLINO ML. Control of soilborne pathogens of tomato using a commercial formulation of *Streptomyces griseoviridis* and solarization[J]. *Crop Protection*, 2006, 25(5): 468-475.
- [117]ELLIOTT M, SHAMOUN SF, SUMAMPONG G, JAMES D, MASRI S, VARGA A. Evaluation of several commercial biocontrol products on European and North American populations of *Phytophthora ramorum*[J]. *Biocontrol Science and Technology*, 2009, 19(10): 1007-1021.
- [118]BERG G, MARTEN P, MINKWITZ A, BRUCKNER S. Efficient biological control of plant fungal diseases by *Streptomyces* sp. DSMZ12424[J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2010, 108(1): 1-10.
- [119]CHAMBERLAIN K, CRAWFORD DL. *In vitro* and *in vivo* antagonism of pathogenic turfgrass fungi by *Streptomyces hygroscopicus* strains YCED9 and WYE53[J]. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 1999, 23(1): 641-646.
- [120]VURUKONDA SSKP, GIOVANARDI D, STEFANI E. Plant growth promoting and biocontrol activity of *Streptomyces* spp. as endophytes[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(4): 952.
- [121]张雯, 李成涛, 王小宾. 泾阳链霉菌代谢产物生物活性研究[J]. *湖北农业科学*, 2012, 51(19): 4254-4256. ZHANG W, LI CT, WANG XB. Study on the bioactivity of *Streptomyces jingyangensis* metabolite[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2012, 51(19): 4254-4256 (in Chinese).
- [122]胡丽可, 胡远亮, 胡咏梅, 梁运祥. 连作辣椒大棚施用 5406 抗生素肥的效果[J]. *华中农业大学学报*, 2016, 35(3): 61-65. HU LK, HU YL, HU YM, LIANG YX. Effects of 5406 antibiotic fertilizer on greenhouse of continuous cropping *Capsicum annum*[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2016, 35(3): 61-65 (in Chinese).
- [123]韩锦, 高明博, 王林虹, 胡颖梅, 冯翔. 生物农药在可持续农业发展中的应用与前景[J]. *西北农业学报*, 2025, 34(8): 1373-1385. HAN J, GAO MB, WANG LH, HU YM, FENG X. Application and prospects of biopesticides in sustainable agricultural development[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2025, 34(8): 1373-1385 (in Chinese).