



抗逆放线菌的多样性、功能特性及其在环境修复中的应用

崔熙雯^{1,2}, 林小锐¹, 李家兵^{1,2}, 张虹^{1,2}, 韩永和^{1,2*}

1 福建师范大学环境与资源学院, 福建 福州 350117

2 福建省污染控制与资源循环利用重点实验室, 福建 福州 350117

崔熙雯, 林小锐, 李家兵, 张虹, 韩永和. 抗逆放线菌的多样性、功能特性及其在环境修复中的应用[J]. 微生物学报, 2023, 63(5): 1930-1943.

CUI Xiwen, LIN Xiaorui, LI Jiabing, ZHANG Hong, HAN Yonghe. Diversity, functional characteristics, and environmental remediation potential of stress-tolerant actinomycetes[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(5): 1930-1943.

摘要: 放线菌(Actinomycetes)是一类可生存于各种极端环境的特殊菌群, 具备较强的抗逆特性。其种类丰富, 功能多样, 适应性强, 已被广泛用于抗生素开发、生物防治和环境修复等领域。放线菌可调节土壤微生物群落结构、介导营养元素转化和植物吸收、催化有机污染物降解及重金属的氧化还原过程, 该特性赋予其在土壤改良、地力维持和污染物去除等方面广阔的环境应用前景。本文综述了放线菌的多样性、环境分布以及放线菌对环境改良和污染物去除的特性与机制, 结合在环境修复领域的应用现状, 总结了放线菌修复技术的优势及发展方向。

关键词: 放线菌; 逆境; 重金属; 有机污染物; 环境修复

资助项目: 国家自然科学基金(41807110); 福建省自然科学基金(2021J01196); 福建师范大学科技创新团队培育计划(Y0720409B06); 福建师范大学“宝琛计划”青年英才; 福建师范大学国家级大学生创新创业训练计划(202210394025)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41807110), the Natural Science Foundation of Fujian Province (2021J01196), the Science and Technology Innovation Team Training Program of Fujian Normal University (Y0720409B06), the “Bao-Chen Plan” for Young Talents of Fujian Normal University, and the National-level Innovative Entrepreneurial Training Plan for College Students of Fujian Normal University (202210394025).

*Corresponding author. E-mail: yhhan@fjnu.edu.cn

Received: 2022-12-26; Accepted: 2023-03-06; Published online: 2023-03-10

Diversity, functional characteristics, and environmental remediation potential of stress-tolerant actinomycetes

CUI Xiwen^{1,2}, LIN Xiaorui¹, LI Jiabing^{1,2}, ZHANG Hong^{1,2}, HAN Yonghe^{1,2*}

1 College of Environmental and Resource Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, Fujian, China

2 Fujian Key Laboratory of Pollution Control and Resource Reuse, Fuzhou 350117, Fujian, China

Abstract: Actinomycetes are a special group of bacteria that have strong tolerance and can live in extreme environments. With rich species, diverse functions, and strong adaptability, actinomycetes have been widely used in antibiotic production, biological control, and environmental remediation. Actinomycetes can regulate soil microbial community structure, mediate nutrient transformation and plant assimilation, and catalyze organic pollutant degradation and heavy metal redox process. These roles endow actinomycetes with great application potentials in soil improvement, fertility maintenance, and pollutant removal. This paper introduced the diversity and environmental distribution of actinomycetes and summarized the characteristics and mechanisms of actinomycetes in environmental improvement and pollutant removal. Furthermore, we reviewed their application progress in environmental remediation and summarized the advantages and development direction of actinomycetes-based remediation technology.

Keywords: actinomycetes; adversity; heavy metals; organic pollutants; environmental remediation

放线菌(actinomycetes)是最古老的微生物门类之一, 进化历史悠久, 在地球上的出现早于23亿年前的大氧化事件^[1]。作为革兰氏阳性细菌中有分枝状菌丝体和复杂生命周期的特殊菌群, 放线菌具有极强的环境适应能力, 在陆地、淡水、海洋、大气及多种极端环境中均可检出, 被认为是环境微生物群落的重要组成部分^[2-3]。

人们对放线菌的广泛关注一方面与其突出的抗生素合成能力有关。70%的现有抗生素源于放线菌, 其中, 由链霉菌(*Streptomyces*)合成的抗生素约占50%^[4]。部分放线菌的次生代谢物已被用于治疗多发性硬化症、帕金森病和阿尔茨海默症等多种尚未完全攻克的症状^[4]。Choekijchai等^[5]曾在土壤中分离出一株抗人类免疫缺陷病毒(human immunodeficiency virus, HIV)多肽的链霉菌, 说明放线菌的代谢产物也具有治疗HIV

的潜力。另一方面, 放线菌在农业、渔业等领域的应用日益成熟。例如, 添加外源放线菌可促进植物生长, 并提高植物抵抗和预防病虫害侵袭的能力^[6]。大田实验中, 施加放线菌菌剂使向日葵的列当寄生量较对照减少28%–46%, 且向日葵茎秆重和花盘重较对照分别提高37%–40%和21%–37%^[7]。此外, 放线菌产生的非抗生素类代谢产物如酶抑制剂、免疫调节剂和抗氧化试剂等活性分子可在维护地球生态系统功能方面发挥重要作用, 因此是一种具有广泛实用性和高商业价值的大型微生物资源群体^[4,8]。

近年来, 放线菌在环境修复领域的应用潜力日益凸显, 该潜力与放线菌在极端环境中的适应性有关。放线菌可驱动环境中有机质的转化, 对土壤微生物群落结构和肥力保持均有促进作用, 因此是恢复盐碱退化土壤的主力军^[9-10]。多

个放线菌菌株表现出良好的溶磷、溶钾、固氮和矿化能力,是放线菌介导物质参与生物地球化学循环的重要过程,在促进农业增产增效、维持土壤结构和强度、修复建筑材料等方面均有广泛报道^[6,11-13]。因其突出的抗逆性,放线菌也是降解或清除杀虫剂、重金属、核废料等环境污染物的候选微生物^[2,14]。同时,基于放线菌的生态友好特性构建的环境修复策略效果显著,与传统方法相比,成本有所降低^[10]。尽管有迹象表明放线菌与微生物促植物生长、土壤(底泥)重(类)金属转化和植物重(类)金属修复等过程有关,但具体的联合(作用)效应与机制不明^[15-18]。围绕以上背景,本文重点综述放线菌在环境修复中的应用现状及未来的发展趋势,可为进一步挖掘放线菌菌种资源并为推动放线菌在环境修复领域的研究提供参考。

1 放线菌的多样性

1.1 放线菌的分类

在 1923–1935 年间出版的前 5 版《伯杰氏细菌鉴定手册》中,放线菌仅含 3 个属^[4]。伴随着越来越多的放线菌种类被发现和描述,Stackerbrandt 于 1997 年提出“放线菌纲 (*Actinomycetia*)”这一新的分类等级,现今的微生物系统学分类中已将放线菌独立为“放线菌门 (*Actinobacteria*)”^[4]。放线菌门属于原核生物界细菌域,除放线菌纲外,该门下还包括酸微菌纲 (*Acidimicrobiia*)、红色杆菌纲 (*Rubrobacteria*)、硝化细菌纲 (*Nitriliruptoria*)、红蝽菌纲 (*Coriobacteriia*)和嗜热细菌纲 (*Thermoleophila*)^[4]。在放线菌门 6 大纲中,共包含 46 目、79 科、420 余属,较第 5 版《伯杰氏细菌鉴定手册》增加 16 个新目和 10 个新科^[19]。近年来,关于放线菌的有效描述种已达 2 000 多个,其中链霉菌相关种约占 25%,常规检出率达放线菌总数的

95%^[20]。因此,链霉菌被列为常见放线菌,其他放线菌类群被称为稀有放线菌^[20]。尽管环境样本中放线菌数量众多且种类丰富(例如,每克土壤含放线菌数量可达 100 万),但多数放线菌为未可培养状态,对此类菌种资源的挖掘与利用是当前研究的重点内容之一^[2]。

1.2 放线菌的多样性及环境分布

放线菌是一类环境适应能力很强的细菌,可存活于大气、土壤、水体等各种自然环境中。例如,对城市空气的微生物群落组成分析显示,放线菌占 21 属空气细菌中的 7 属^[21]。通过对温带森林土壤 DNA 测序发现,扩增的 53 株细菌中放线菌占比高达 87%^[8]。水体中同样存在丰富的放线菌,包括链霉菌、迪茨氏菌 (*Dietzia*)、红球菌 (*Rhodococcus*)、盐孢菌 (*Salinospira*)、气微菌 (*Aeromicrobium*)、盐水杆菌 (*Salinibacterium*)、微杆菌 (*Microbacterium*)、皮生球菌 (*Dermacoccus*)、考克氏菌 (*Kocuria*)、戈登氏菌 (*Gordonia*)、微球菌 (*Micrococcus*)、短状杆菌 (*Brachybacterium*)和酸微菌等^[22]。

作为一类嗜盐碱特性突出的微生物,放线菌也在海洋环境中被频繁检出^[8]。海洋沉积物有利于放线菌的生存,是放线菌筛选和生物多样性分析的重要材料;此外,海水、沙石、海洋动植物等也是海洋放线菌栖息或共生的基质或对象^[8]。海洋放线菌主要包括小孢子菌、诺卡氏菌 (*Nocardia*)、链霉菌、红球菌和链孢菌 (*Catellatospora*)^[8]。为突出部分放线菌生长对盐的需求,Fenical 等^[22]提议建立一个新的海洋放线菌属——盐孢菌属,该属目前已包含 2 500 多个菌株。某些海洋放线菌还具备分解碳氢化合物的能力,包括几丁质、纤维素、油脂、海藻酸盐等^[4]。因此,研究认为放线菌与浸泡于海水中的木头的腐烂过程有关^[4]。在类似于海洋的盐湖如柴达木湖和青海湖中,放线菌种群结构异常丰

富, 包括双歧杆菌(*Bifidobacteria*)、棒状杆菌(*Corynebacterium*)等^[23]。

矿区或受重(类)金属污染的环境样本中也存在大量放线菌, 包括链霉菌、诺卡丁菌、节杆菌(*Arthrobacter*)、红球菌和红细菌(*Rhodobacter*)等^[16,24]。作为矿区中分布最广泛的放线菌类群之一, 链霉菌拥有极强的重(类)金属耐受能力^[2]。源于矿区的放线菌有拮抗植物病原菌、改善土壤肥力和生物固结、提高作物生产力、修复污染土壤等作用^[25]。在砷浓度高达 340 mg/kg 的高原湿地底泥中, 放线菌的相对丰度(>5%)仅次于厚壁菌门(*Firmicutes*)、变形菌门(*Proteobacteria*)和拟杆菌门(*Bacteroidetes*)^[16]。作为砷超积累的模式植物, 蜈蚣草(*Pteris vittata*)根、茎、叶组织中的内生耐砷放线菌比例更高, 分别达 33%、47%和 53%^[26]。值得关注的是, 源于极端炎热(如沙漠和其他干旱区域)、酸性或强辐射环境的放线菌通常代表着放线菌类群的最深分支(如酸杆菌亚纲和红色杆菌亚纲)^[27]。放线菌在恶劣生境中生存往往要面对更复杂、更极端的环境压力, 如干燥、高低温、低营养和高辐射水平^[20]。研究指出, 链霉菌、微球菌、红球菌、嗜地皮菌(*Geodermatophilus*)、柠檬球菌(*Citricoccus*)等均能适应极端干旱的环境^[9]。此外, 放线菌也存在于南极洲等水活动度较低的寒冷地区。例如, 南极半岛霍奇逊湖(Hodgson)的常驻细菌中放线菌占比为 23%, 南极干谷(Dry Valley)中放线菌的比例也高达 26%^[20]。

2 放线菌对环境的改良和污染物的去除特性与机制

2.1 放线菌对退化土壤的改良

放线菌是自然环境的重要塑造者, 常被作为生物修复菌剂加以使用^[4]。一方面, 放线菌可参

与土壤中碳、氮、甲烷的代谢和几丁质、纤维素、木质素、腐殖质等化合物的降解^[9]。当土壤中的养分浓度较低时, 通过放线菌对植物残体的分解作用可为其他生物提供营养物质, 该过程被认为是退化土壤中其他菌群对碳需求的重要来源^[6]。

由于不同环境中土壤养分含量不固定, 土壤微生物为满足自身对碳源的需求往往会与其他菌群产生合作、竞争或拮抗作用^[28]。例如, 某些特定菌群可通过与放线菌形成协作关系, 共同促进植物残体分解以获取更多碳源; 同时, 为有效支配产生的碳源物质, 放线菌会对不能促进或不利于碳源获取的细菌和真菌产生抑制效应^[6,28]。除竞争作用外, 放线菌还可通过裂解酶的合成与释放对病原生物细胞壁的某些重要成分产生拮抗作用。例如, 放线菌合成的几丁质酶可拮抗病原真菌的几丁质以达到抑制真菌的目的^[29]。通过以上作用, 放线菌最终可实现对退化土壤的有效改良。

2.2 放线菌对矿物质的转化

放线菌可通过多种生物化学反应或氧化还原过程与岩石基质发生作用, 促进矿物的溶解或形成^[30]。近年来, 关于放线菌溶解矿物质的报道逐渐增多, 包括对磷酸盐和含钾矿物的溶解, 前者主要为链霉菌(图 1)。

放线菌具有较强的磷酸盐溶解能力, 溶磷机制包括: (1) 通过有机酸和酸化根茎层实现磷的溶解^[6]; (2) 部分放线菌可产生胍元物质羟胺, 从磷酸盐中螯合铁并在土壤溶液中释放磷酸根^[28]; (3) 诺卡氏菌属、小单胞菌属(*Micromonospora*)、马杜拉放线菌属(*Actinomadura*)、游动放线菌属(*Actinoplanes*)、红球菌属、小双孢菌属(*Microbispora*)和孢囊链霉菌属(*Streptosporangium*)等放线菌可根据反应条件选择性产生酸性或碱性磷酸酶实现对磷酸盐矿物的溶解^[31]。

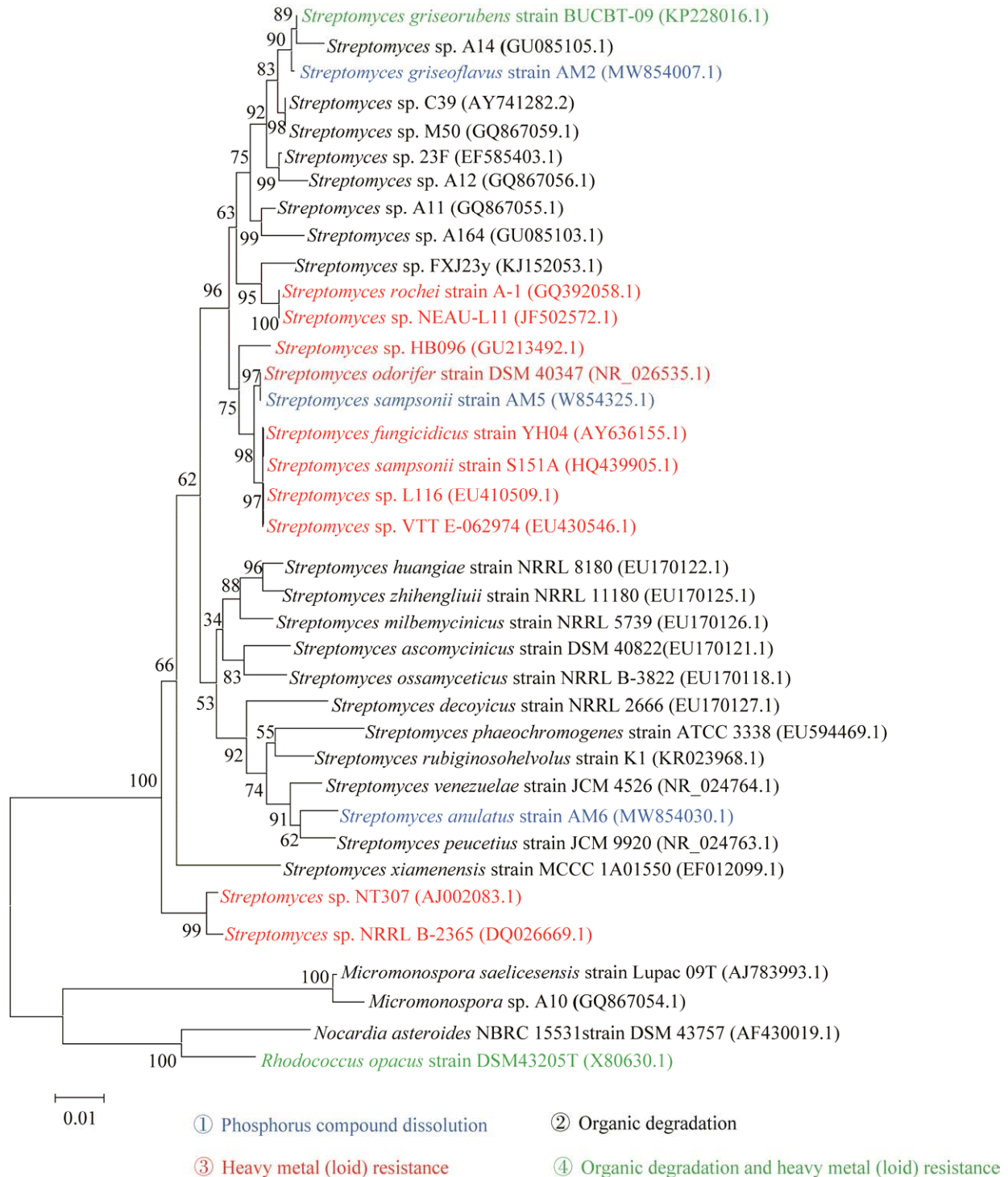


图 1 基于 16S rRNA 构建的已报道且在 NCBI 数据库登记的代表性放线菌的系统发育树

Figure 1 16S rRNA-based phylogenetic tree of the representative actinomycetes that have been reported and registered in NCBI database. The tree root was constructed with bootstrap values calculated from 1 000 re-samplings. The numbers at each node indicate the percentage of bootstrap supporting. The scale bar represents 1 substitution per 100 bases.

可通过分泌低分子量有机酸并溶解云母石、钾长石等以钾矿石形式存在的钾或通过螯合硅离子使钾离子释放到土壤中的细菌被称为钾增溶微生物(potassium solubilizing microorganisms)。链霉菌、小孢子菌、微球菌、高温双歧菌(*Thermobifida*)和西唐北里孢菌(*Kitasatospora*)等均了解钾放线菌^[12-13]。放线菌对钾的增溶机制与对磷的溶解有相似之处。目前,通过酸化产生铁载体或多糖实现钾增溶的微生物学机制已被广泛报道^[2,31]。节杆菌可产生有机酸和单羟基氨基甲酸盐,进而参与白云石和生物岩钾岩的溶解^[12]。近来,放线菌 KSA9 和 KSA16 的钾长石溶解机制被证实与微生物外排有机酸导致外部介质酸化或与放线菌产生的铁载体有关^[32]。然而,钾增溶放线菌的序列信息鲜见报道且未在 NCBI 数据库中获得登记。

除对矿物的溶解作用外,放线菌也广泛参与成矿过程。放线菌介导的矿化机制包括:(1)与矿物质相互作用,通过细胞钙化作用主动参与矿物质的合成;(2)将死亡的细胞分层固定在方解石层中被动地参与矿物质的合成过程^[10]。例如,放线菌在月奶石(moonmilk)形成过程中起关键作用,包括在形成生物膜时通过创造局部有利条件并以细胞壁作为成核点促进碳酸钙的沉淀^[9]。

2.3 放线菌对有机物的降解

放线菌是一类具备产生生物活性物质的微生物,因此在制药、食品、农业和酶工程等领域被广泛应用。尤其在恶劣条件下,放线菌可产生多种生物活性分子,进而促进污染物的氧化和分解^[10]。同时,放线菌也可通过产生酶抑制剂、免疫抑制剂、植物毒素、生物杀虫剂、生物表面活性剂等物质参与复杂聚合物的降解^[33]。

多数微生物难以实现对卤代脂肪族和芳香族碳氢化合物的有效代谢^[34]。然而,红球菌携

带不同化合物降解基因的大型线性质粒,使其在降解有机物上较其他微生物更具“灵活性”^[35]。通过单加氧酶和双加氧酶的氧化作用,红球菌可实现对一氯代苯等毒性较强且对生物降解有抵抗作用的有机物的代谢和利用^[36]。

戈登氏菌是另一个被广为报道的有机物降解放线菌。戈登氏菌菌株 MTCC4818 具备邻苯二甲酸二乙基乙酯和邻苯二甲酸丁酯的降解能力,但前者的代谢与机制尚不明确^[34,37-38]。后者的降解过程已有详细研究,推测可能的机制包括:(1)通过羟基化作用将母体物质转化为邻苯二甲酸酯、邻苯二甲酸、丁醇和苯甲醇;(2)以丁醇和苯甲醇为碳源物质继续生长,该过程中丁醇被逐步转化为丁醛、丁酸并通过 β -氧化进入三羧酸循环,而苯甲醇通过生物矿化作用被逐步转化为苯甲醛、苯甲酸、儿茶酚和和顺,顺-粘康酸^[38-39]。值得注意的是,戈登氏菌还具有其他放线菌所不具备的降解异戊二烯橡胶的能力,其机制与顺式-1,4 双键的氧化和碳链的逐步缩短有关,因此可用于降解天然橡胶和乳胶手套^[40]。

此外,放线菌还可通过合成脱卤酶,实现对卤代烷酸的利用,进而达到生物降解卤代多环芳烃如有机氯和有机磷的效果^[22-23]。近年来,放线菌降解有机物的报道逐渐增多,信息相对明确的有链霉菌(22 个菌株)、小单孢菌(1 个菌株)和红球菌(1 个菌株)(图 2、表 1)。由于有机物复杂多样,未来工作有必要从分子生物学角度深入研究具体的降解过程与机制。

2.4 放线菌对重(类)金属的耐受机制

与有机污染物类似,重(类)金属在环境中广为分布且造就了微生物多样化的金属耐受机制。其中,天蓝色链霉菌(*S. coelicolor*)的全基因组中包含几个与形态、生理和生殖特征相关的特殊编码基因,是该菌能够在极端环境中(如重金属污

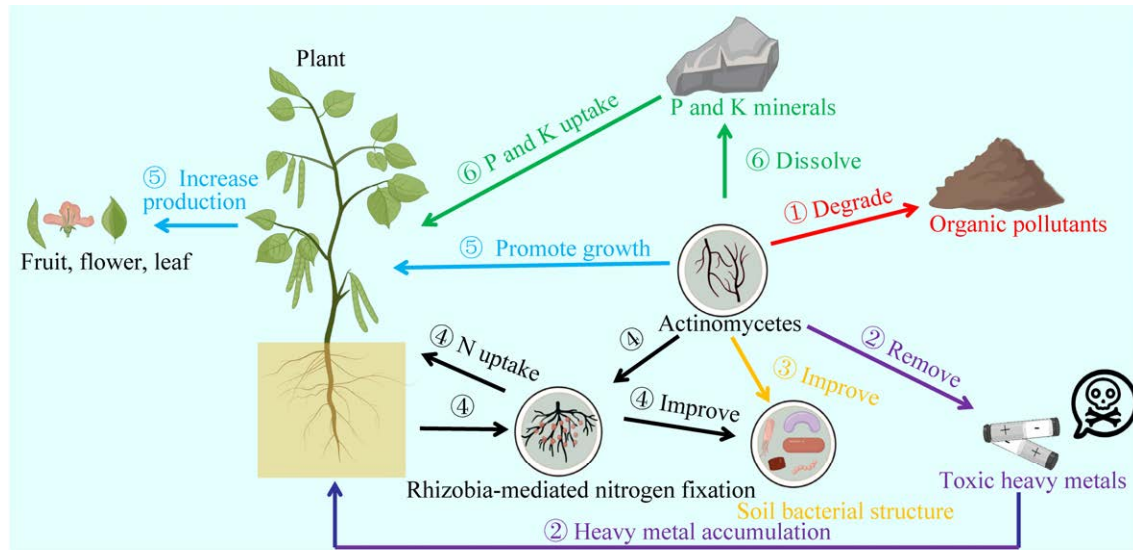


图 2 放线菌在环境污染修复中的行为及应用示意图(本图由 Figdraw 绘制, 编号: SRYOT853d2)

Figure 2 Schematic diagram of the behaviors and practical applications of actinomycetes in environmental remediation (by Figdraw, ID: SRYOT853d2). The numbers in the figure represent that actinomycetes can remediate the contaminated environments by ①: Degrading organic pollutants; ②: Directly removing or enhancing phytoaccumulation of heavy metals; ③: Improving soil bacterial structure; ④: Forming rhizobia along with plant roots to fix N and thus to improve the soil bacterial structure and enhance N uptake by plant; ⑤: Promoting plant growth and thus increasing plant production; ⑥: Dissolving P- and K-minerals and promoting P and K uptake by plant.

表 1 部分代表性的有机物降解放线菌及其特性

Table 1 Some representative organic-degrading actinomycetes and their characteristics

Strains	GenBank ID	Sources	Organics those can be degraded	References
<i>Rhodococcus opacus</i> GM-14	X80630	Contaminated soil	Phenol, chlorophenol, benzene, chlorobenzene, toluene	[41]
<i>Streptomyces</i> sp. Z2	KR023968	An ancient illegal pesticide storage	Lindane	[42]
<i>Streptomyces</i> sp. Z3	KJ152053			
<i>Streptomyces</i> sp. Z38	KP228016			
<i>Streptomyces</i> sp. 23F	EF585403	Soil	2,2'-dipyridyl	[43]
<i>Streptomyces</i> sp. A1=A161(2009)	GU085102	Obsolete pesticides-contaminated soil	Methoxychlor, lindane, chlordane	[44]
<i>Streptomyces</i> sp. A2=A164(2009)	GU085103			
<i>Streptomyces</i> sp. A3=A3(2009)	GU085104			
<i>Streptomyces</i> sp. A5=A5(2009)	GQ867050			
<i>Streptomyces</i> sp. A6=A6(2009)	GQ867051			
<i>Streptomyces</i> sp. A7=A7(2009)	GQ867052			
<i>Streptomyces</i> sp. A8=A8(2009)	GQ867053			
<i>Streptomyces</i> sp. A10	GQ867054			
<i>Streptomyces</i> sp. A11	GQ867055			
<i>Streptomyces</i> sp. A12=A12(2009)	GQ867056			
<i>Streptomyces</i> sp. A13=A13(2009)	GQ867057			
<i>Streptomyces</i> sp. A14	GU085105			
<i>Streptomyces coelicolor</i> A3 (2)	AL645882	German Collection of Microorganisms and Cell Cultures (DSMZ)	Methoxychlor, lindane, chlordane	[44-45]
<i>Streptomyces</i> sp. M7	AY459531	Agricultural soil	Methoxychlor, lindane, chlordane	[44,46]
<i>Streptomyces</i> sp. M15	GQ867058			
<i>Streptomyces</i> sp. M30	GU085106			
<i>Streptomyces</i> sp. C39	GQ867059			
<i>Streptomyces</i> sp. M50	AY741282			
<i>Micromonospora</i> sp. A10	GQ867054	Obsolete pesticides-contaminated soil	Methoxychloride, lindane, chlordane	[44]

染环境)生存并发挥抗性遗传的重要原因^[47]。通过基因组挖掘和功能基因预测, Undabarrena 等^[48]发现链霉菌 H-KF8 存在多个重(类)金属基因操纵子, 主要涉及对砷(As)、铜(Cu)和汞(Hg)的耐受与解毒。菌株 H-KF8 的 As 耐受基因包括 *arsC* (编码砷酸盐还原酶)、*arsA* (驱动砷外排的 ATP 酶)、*arsR* (编码转录调节因子)和 *acr3* (编码砷抗性蛋白), 与 Cu 耐受相关的基因有 *copA* 和 *mco* (编码多铜氧化物酶)、*copD* (编码抗铜蛋白)、*ycnJ* (编码铜转运蛋白)和 *csoR* (编码铜感应转录因子)^[48]。微生物群落分析发现, 土壤中存在大量携带 *aioA* (编码砷酸盐氧化酶)和 *arsC* 基因的放线菌, 可能参与了根际 As 转化和植物 As 吸收的调控过程^[49]。此外, 有研究证实链霉菌和某些其他属的放线菌也存在细胞外的铜还原酶活性^[50]。

对放线菌基因组中的重(类)金属耐受基因(簇)的发现为理解微生物的环境行为与意义提供了依据。一方面, 放线菌可通过细胞壁官能团对重(类)金属产生生物吸附作用^[20], 该过程是链霉菌产生的黑色素样色素与金属结合形成镍(Ni)复合物进而降低金属毒性的直接证据^[3]。同时, 放线菌可通过产生次级代谢产物如有机酸或昔元类物质以应对有毒重金属压力, 包括延缓亚铁离子(Fe^{2+})氧化^[51]或封存潜在的有毒重金属(potential toxic metals, PTMs)^[52]。此外, 放线菌还可通过氧化、还原、吸收、吸附、甲基化等机制的相互作用提高 PTMs 的生物有效性并促进植物对重金属的吸收^[53]。进化分析显示, 目前已报道的重(类)金属耐受放线菌以链霉菌为主, 其中灰略红链霉菌(*S. griseorubens*)和混浊红球菌(*R. opacus*)兼具耐受有机物和重金属的双重能力(图 1)。

3 放线菌在环境修复领域的应用

3.1 防止水土流失和土地荒漠化

陆地占地球总面积的 30%, 但陆地面积的

三分之一为干旱、半干旱地区或荒漠。沙漠是陆地的重要组成部分(面积占 20%), 且仍有 43% 的陆地正面临沙漠化威胁^[54]。因此, 植树造林、生物固结以防水土流失被认为是阻止土地荒漠化的重要策略。

通过根瘤菌-放线菌混合施用有助于植物结瘤共生固氮(图 2)。植物结瘤可刺激根部皮层和中柱鞘的细胞生长, 导致根部的局部增生形成根瘤, 使植物更好地适应贫瘠环境并固定土壤和水分^[55]。放线菌的固氮作用研究可追溯至 20 世纪 90 年代^[13], 目前报道最广泛的固氮放线菌为弗兰克氏菌(*Frankia*)。通过专有的固氮囊泡, 弗兰克氏菌可与双子叶植物共生, 在氮化酶作用下将氮气还原成铵^[56]。与弗兰克氏菌共生结瘤固氮的非豆科植物是重要的固氮资源, 目前已经报道了 8 个科 24 个属约 200 个树种具有与弗兰克氏菌共生结瘤固氮的能力, 包括沙棘、沙枣、杨梅、木麻黄等^[57]。此类多年生树种分布广, 且具有耐旱、耐酸、耐盐碱等特点, 可根植于其他生物不易生长的贫瘠土壤中, 为防风、治沙等生态修复和氮循环做出了突出贡献^[57]。在我国, 利用根瘤放线菌固氮技术防止水土流失和土地荒漠化已有实例。例如, 云南省开展了弗兰克氏菌与杨梅、木麻黄、胡颓子等根瘤固氮先锋树种的联合应用研究, 在改良土壤和修复环境的同时实现了经济作物的增产增效^[58]。芬兰、加拿大、印度等国也进行了相关尝试, 效果显著^[13]。除弗兰克氏菌外, 嗜热放线菌(*S. thermoautotrophicus*)可产生对 O_2 不敏感的氮素酶, 因此也具备固定大气氮的作用^[57]。

生物矿化是放线菌的另一重要特点, 具备生物矿化的放线菌可利用细胞壁作为成核点促进碳酸钙的沉淀, 进而显著降低土壤孔隙率并提高土壤强度^[59-60]。自 20 世纪 90 年代起, 具备生物矿化能力的放线菌已在建筑和土壤修复领域被

广泛应用,通过生物固结作用可稳定建筑结构或防止水土流失^[61]。与传统的水泥或化学固化技术相比,生物固结具有成本低、无二次污染、节约水资源等优势,但该方法适用性相对较小,目前尚未得到有效推广应用。

3.2 优化化肥使用、保持土壤肥力

磷和钾是植物生长的必须营养元素,但土壤中存在大量铝(Al)、Fe 和硅(Si)等重(类)金属,导致大部分磷和钾被金属络合物固定而降低了植物吸收效率^[62-63]。一般情况下,土壤中的磷和钾主要以不可利用态的矿物化合物形式存在,包括云母、长石、石灰石和泥岩等^[64]。大量施加工业化肥是缓解土壤营养素不足的主要方法,但化肥被植物有效吸收的比例很低,多数营养素以地表径流、雨水侵蚀和地下水渗透等途径流失,最终导致水体发生富营养化^[65]。此外,长期施加单一化肥还会导致土壤板结、退化。

近年来,以难溶态磷酸盐矿物替代水溶性磷肥被认为是缓解磷枯竭危机的可靠手段,结合解磷菌剂的使用可有效提高植物对磷的利用效率^[63]。如图 2 所示,放线菌可通过溶解磷矿和钾矿为植物提供磷和钾元素,同时可通过结瘤固氮为植物生长提供氮素^[66]。例如,在筛自蜈蚣草组织的内生放线菌中,多数菌株均具备典型的溶磷、产铁载体和分泌吡啶乙酸等促植物生长的特性^[26]。此外,放线菌可选择性富集土壤微生物的特定菌群进而增加土壤肥力,目前已在可替代工业化肥的生物解决方案中发挥着关键作用^[67]。基于其突出的矿物分解和土壤修复能力,放线菌在矿区土壤复垦中也得到了良好的应用。因此,农业的可持续性发展一方面应减少农业化学品的使用,同时代之以更有效、更环保的生物菌剂,以减少污染并保持土壤肥力。

3.3 修复有机物和重(类)金属污染

密集农业和工业现代化发展产生了许多新

污染物,如有机农药、工业有机废弃物、石油及副产物和芳香烃、酚类等^[36],对水体和土壤造成了不同程度的污染,也对地球生态平衡造成了巨大的危害。有机物修复方法包括吸收法、洗脱法、汽提法、光催化氧化法、超临界水氧化法、湿式氧化法、植物修复法、动物修复法和微生物降解法等^[68]。微生物降解速度快、费用低,且具有操作简便、无二次污染的优点,已成为有机污染修复的关键技术之一^[68]。

通过引入放线菌以强化污染区域的有机物降解已被广泛报道(图 2)^[4]。其中,节杆菌、红球菌、链霉菌和弗兰克氏菌等可降解包括有机磷类(氯吡硫磷、敌敌畏)、有机氯类(硫丹、林丹、六氯苯)、三嗪类(莠去津、西马津、特丁苯)、合成拟除虫菊酯类(溴氰菊酯、氯氰菊酯)和苯并咪唑类(多菌灵)在内的多种难降解农药^[69]。报道指出,链霉菌菌株 Hlh1 可通过生长代谢去除总石油烃、正烷烃等 14 种优先芳香烃,证实了放线菌对石油污染土壤的修复潜能^[70]。经过 90 d 的生物堆肥发酵,放线菌还可能将石油污染土壤中起始浓度为 4 250 mg/kg 的总碳氢化合物去除近 80%^[71]。此外,热单孢菌(*T. oracurvata*)等放线菌也被证明在城市垃圾堆肥中具有较强的生物活性,通过生物堆肥还可产生热稳定的纤维素^[14]。

除有机物外,工农业的大规模发展也导致了环境中重(类)金属含量不断积累,而放线菌在重(类)金属处理方面具有良好的效果。土壤中的 PTMs 如镉(Cd)、Hg、铅(Pb)、铅(Zn)等易通过植物富集在食物中积累,并通过食物链传递影响人体健康^[28-29]。近年来,放线菌在 Mn^{2+} 、 Co^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Ni^{2+} 、 Al^{3+} 、 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 等金属离子的络合修复中已被广泛报道(图 2)^[50]。某些放线菌如链霉菌 E1 和变异链霉菌(*S. variabilis*) AB5 还能耐受类金属 As 及放射性元素钍(Th)和铀(U)^[2,72]。放线菌对 As 的耐受可能与 As^{3+} 的氧化或 As^{5+} 的

还原作用有关,后者可在一定程度上解释节杆菌属和 *Solirubrobacter* 属放线菌丰度变化与蜈蚣草 As 吸收的正相关性^[26,67,73]。此外,左旋链霉菌(*S. levoris* H-KF8)在核污染修复和核元素的回收方面能力突出,对 Th 和 U 的吸收能力高达 290 $\mu\text{mol/g}$ ^[2]。

作为一个兼具生防、抗旱、促生等多重功能的放线菌菌株,密旋链霉菌(*S. pactum*) Act12 对重金属 Pb、Zn、Cu 的耐受特性及其对植物富集重金属的强化能力已得到广泛报道^[18,74-75]。根瘤放线菌也被证实可增加植物对 Zn、Pb、Cd 的吸收能力,该能力可能与放线菌释放的螯合剂和植物生长激素对有毒重金属的弱化作用有关^[11]。综上所述,放线菌已在环境重(类)金属的污染修复中展现出了良好的应用潜力,构建放线菌-植物联合修复体系将是探讨重(类)金属环境行为和践行场地修复需要进一步思考的内容。

4 结语与展望

微生物是当前被广泛应用于环境质量改善和污染修复的重要材料,放线菌位列其中。放线菌种类丰富,环境分布广,抗逆特性强,可通过调节有机质降解、营养物质转化以保持土壤结构和肥力,同时具备有机污染物降解和重(类)金属转化能力。尽管针对放线菌的环境修复研究正逐渐增多,但当前的工作主要集中于部分种属(以链霉菌为主)在部分环境介质(以土壤为主)的应用。在菌种多样性、放线菌的群落效应及强化植物修复等方面均有待进一步深入研究。因此,建议今后的工作重点从以下几方面展开:

(1) 优化放线菌纯化培养技术,挖掘更多的放线菌菌种资源。放线菌主要通过高氏 1 号培养基筛选获得,但在环境修复方面已被研究的放线菌以链霉菌居多(图 1)。近年来,未可分离和培养微生物在国内外引起了广泛关注,被学者称为

“微生物暗物质”^[76-77]。最新研究发现,利用蛋白胨大豆琼脂(tryptone soya agar, TSA)培养基可获得种类更丰富的未可培养微生物(含放线菌)^[78]。此外,一种基于 ichip 的芯片培养技术也具备筛选土壤中未可培养微生物的潜力^[77]。

(2) 基于群落效应探究放线菌的环境修复行为。放线菌的个体特征突出,与之相关的环境修复研究也逐渐增多,暗示放线菌可能具有平衡复杂环境生态体系的作用。然而,针对放线菌菌群特性及环境效应的研究仍然较少,推进放线菌群落的环境效应研究具有重要意义。

(3) 从植物-微生物互作角度研究放线菌协同植物去除污染物的微观机制。植物根际微生物包含大量放线菌,但目前研究主要关注部分固氮放线菌和以链霉菌为主的植物强化效应。在植物根际微界面,放线菌及与放线菌相关的其他根际微生物群落在植物生长、污染物转化吸收等过程中的作用与机制仍有待进一步研究,进而为植物-微生物联合修复技术治理环境污染问题提供参考。

参考文献

- [1] LAW JWF, LETCHUMANAN V, TENG-HERN TAN L, SER HL, GOH BH, LEE LH. The rising of “modern *Actinobacteria*” era[J]. *Progress in Microbes & Molecular Biology*, 2020, 3(1): 1-6.
- [2] FARDA B, DJEBAILI R, VACCARELLI I, del GALLO M, PELLEGRINI M. Actinomycetes from caves: an overview of their diversity, biotechnological properties, and insights for their use in soil environments[J]. *Microorganisms*, 2022, 10(2): 453.
- [3] SCHMIDT A, HAFERBURG G, SCHMIDT A, LISCHKE U, MERTEN D, GHERGEL F, BÜCHEL G, KOTHE E. Heavy metal resistance to the extreme: *Streptomyces* strains from a former uranium mining area[J]. *Geochemistry*, 2009, 69: 35-44.
- [4] DILIP CV, MULAJE SS, MOHALKAR RY. A review on actinomycetes and their biotechnological application[J]. *International Journal of Pharmaceutical Sciences and Research*, 2013, 4(5): 1730-1742.

- [5] CHOKEKIJCHAI S, KOJIMA E, ANDERSON S, NOMIZU M, TANAKA M, MACHIDA M, DATE T, TOYOTA K, ISHIDA S, WATANABE K. NP-06: a novel anti-human immunodeficiency virus polypeptide produced by a *Streptomyces* species[J]. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, 1995, 39(10): 2345-2347.
- [6] BAO YY, DOLFING J, GUO ZY, CHEN RR, WU M, LI ZP, LIN XG, FENG YZ. Important ecophysiological roles of non-dominant *Actinobacteria* in plant residue decomposition, especially in less fertile soils[J]. *Microbiome*, 2021, 9(1): 84.
- [7] 席娇, 徐腾起, 刘玉涛, 马永清, 薛泉宏, 林雁冰. *Streptomyces rochei* D74 菌剂对向日葵、列当及其根际微生物的影响[J]. *微生物学报*, 2023, 63(2): 745-759.
- XI J, XU TQ, LIU YT, MA YQ, XUE QH, LIN YB. Effect of *Streptomyces rochei* D74 on sunflower, *Orobancha cumana*, and their rhizosphere microorganisms[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(2): 745-759 (in Chinese).
- [8] STACH JEM, MALDONADO LA, WARD AC, GOODFELLOW M, BULL AT. New primers for the class *Actinobacteria*: application to marine and terrestrial environments[J]. *Environmental Microbiology*, 2003, 5(10): 828-841.
- [9] OKORO CK, BROWN R, JONES AL, ANDREWS BA, ASENJO JA, GOODFELLOW M, BULL AT. Diversity of culturable actinomycetes in hyper-arid soils of the Atacama desert, Chile[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2009, 95(2): 121-133.
- [10] MAWANG CI, AZMAN AS, FUAD ASM, AHAMAD M. *Actinobacteria*: an eco-friendly and promising technology for the bioaugmentation of contaminants[J]. *Biotechnology Reports*, 2021, 32: e00679.
- [11] SAHUR A, ALA A, PATANDJENGI B, SYAM'UN E. Effect of seed inoculation with actinomycetes and *Rhizobium* isolated from indigenous soybean and rhizosphere on nitrogen fixation, growth, and yield of soybean[J]. *International Journal of Agronomy*, 2018, 2018: 1-7.
- [12] KAUR T, RANI R, MANHAS RK. Biocontrol and plant growth promoting potential of phylogenetically new *Streptomyces* sp. MR14 of rhizospheric origin[J]. *AMB Express*, 2019, 9(1): 125.
- [13] CLAWSON ML, BENSON DR. Natural diversity of *Frankia* strains in actinorhizal root nodules from promiscuous hosts in the family *Myricaceae*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(10): 4521-4527.
- [14] GROTH I, SCHUMANN P, RAINEY FA, MARTIN K, SCHUETZE B, AUGSTEN K. *Demetria terrigena* gen. nov., sp. nov., a new genus of actinomycetes isolated from compost soil[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1997, 47(4): 1129-1133.
- [15] 李旖曦, 陈涵冰, 王耀强, 张虹, 张勇, 韩永和. 耐砷促生菌对超富集植物蜈蚣草吸收及根际微生物群落的调控作用[J/OL]. *微生物学报*, 2023. <https://doi.org/10.13343/j.cnki.wsxb.20220553>.
- LI YX, CHEN HB, WANG YQ, ZHANG H, ZHANG Y, HAN YH. Effects of arsenic-tolerant growth-promoting bacteria on arsenic uptake and rhizosphere microbial community of hyperaccumulator *Pteris vittata*[J/OL]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023. <https://doi.org/10.13343/j.cnki.wsxb.20220553> (in Chinese).
- [16] 保欣晨, 覃一书, 侯磊, 汪洁, 韩永和, 向萍. 典型高原湿地底泥微生物对砷污染的响应[J]. *环境科学学报*, 2022, 42(4): 454-463.
- BAO XC, QIN YS, HOU L, WANG J, HAN YH, XIANG P. Responses of microbes to arsenic pollution in sediment of typical plateau wetland[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2022, 42(4): 454-463 (in Chinese).
- [17] LIU Y, ZHANG B, HAN Y-H, YAO Y, GUO P. Involvement of exogenous arsenic-reducing bacteria in root surface biofilm formation promoted phytoextraction of arsenic[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 858: 160158.
- [18] GUO D, REN C, ALI A, DU J, ZHANG Z, LI R, ZHANG Z. *Streptomyces pactum* and sulfur mediated the antioxidant enzymes in plant and phytoextraction of potentially toxic elements from a smelter-contaminated soils[J]. *Environmental Pollution*, 2019, 251: 37-44.
- [19] BOUBEKRI K, SOUMARE A, MARDAD I, LYAMLOULI K, OUHDOUCH Y, HAFIDI M, KOUISNI L. Multifunctional role of *Actinobacteria* in agricultural production sustainability: a review[J]. *Microbiological Research*, 2022, 261: 127059.
- [20] MOHAMMADIPANAH F, WINK J. *Actinobacteria* from arid and desert habitats: diversity and biological activity[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 6: 1541.
- [21] 方治国, 欧阳志云, 胡利锋, 王效科, 苗鸿. 城市生态系统空气微生物群落研究进展[J]. *生态学报*, 2004, 24(2): 315-322.
- FANG ZG, OUYANG ZY, HU LF, WANG XK, MIAO H. Progresses of airborne microbial communities in urban ecosystem[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(2): 315-322 (in Chinese).

- [22] JENSEN PR, MINCER TJ, WILLIAMS PG, FENICAL W. Marine actinomycete diversity and natural product discovery[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2005, 87(1): 43-48.
- [23] WU J, PENG Z, GUAN TW, YANG H, TIAN XQ. Diversity of *Actinobacteria* in sediments of Qaidam Lake and Qinghai Lake, China[J]. *Archives of Microbiology*, 2021, 203(6): 2875-2885.
- [24] EL BAZ S, BAZ M, BARAKATE M, HASSANI L, EL GHARMALI A, IMZILN B. Resistance to and accumulation of heavy metals by *Actinobacteria* isolated from abandoned mining areas[J]. *The Scientific World Journal*, 2015, 2015: 761834.
- [25] SCHABEREITER-GURTNER C, SAIZ-JIMENEZ C, PIÑAR G, LUBITZ W, RÖLLEKE S. Altamira cave Paleolithic paintings harbor partly unknown bacterial communities[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2002, 211(1): 7-11.
- [26] XU JY, HAN YH, CHEN Y, ZHU LJ, MA LQ. Arsenic transformation and plant growth promotion characteristics of As-resistant endophytic bacteria from As-hyperaccumulator *Pteris vittata*[J]. *Chemosphere*, 2016, 144: 1233-1240.
- [27] BULL AT. *Actinobacteria* of the Extremobiosphere[A]//*Extremophiles Handbook*[M]. Tokyo: Springer Japan, 2011: 1203-1240.
- [28] SCHÜTZE E, KLOSE M, MERTEN D, NIETZSCHE S, SENFTLEBEN D, ROTH M, KOTHE E. Growth of streptomycetes in soil and their impact on bioremediation[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2014, 267: 128-135.
- [29] GLICK BR. Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications[J]. *Scientifica*, 2012, 2012: 963401.
- [30] ZHANG L, ZENG Q, LIU X, CHEN P, GUO X, MA LZ, DONG H, HUANG Y. Iron reduction by diverse *Actinobacteria* under oxic and pH-neutral conditions and the formation of secondary minerals[J]. *Chemical Geology*, 2019, 525: 390-399.
- [31] ANILKUMAR RR, EDISON LK, PRADEEP NS. Exploitation of Fungi and *Actinobacteria* for Sustainable Agriculture[A]//*Microbial Biotechnology*[M]. Singapore: Springer, 2017: 135-162.
- [32] BOPIN S, PRAJAPATI K. Isolation of potassium solubilizing actinomycetes from ceramic industry soils[J]. *Paripex Indian Journal of Research*, 2021: 117-119.
- [33] 王新, 张亚楠, 葛玲. 复配农药污染土壤的微生物修复研究进展[J]. *环境化学*, 2022, 41(10): 3244-3253.
- WANG X, ZHANG YN, GE L. Research progress of microbial remediation of soil contaminated by compound pesticide[J]. *Environmental Chemistry*, 2022, 41(10): 3244-3253 (in Chinese).
- [34] REHFUSS M, URBAN J. *Rhodococcus phenolicus* sp. nov., a novel bioprocessor isolated actinomycete with the ability to degrade chlorobenzene, dichlorobenzene and phenol as sole carbon sources[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2005, 28(8): 695-701.
- [35] VANDERGEIZE R, DIJKHUIZEN L. Harnessing the catabolic diversity of *Rhodococci* for environmental and biotechnological applications[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2004, 7(3): 255-261.
- [36] NALLI S, COOPER DG, NICELL JA. Biodegradation of plasticizers by *Rhodococcus rhodochrous*[J]. *Biodegradation*, 2002, 13(5): 343-352.
- [37] NISHIOKA T, IWATA M, IMAOKA T, MUTOH M, EGASHIRA Y, NISHIYAMA T, SHIN T, FUJII T. A mono-2-ethylhexyl phthalate hydrolase from a *Gordonia* sp. that is able to dissimilate di-2-ethylhexyl phthalate[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(4): 2394-2399.
- [38] CHATTERJEE S, DUTTA TK. Metabolism of butyl benzyl phthalate by *Gordonia* sp. strain MTCC 4818[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2003, 309(1): 36-43.
- [39] 韩永和, 何睿文, 李超, 向萍, 罗军, 崔昕毅. 邻苯二甲酸酯降解细菌的多样性、降解机理及环境应用[J]. *生态毒理学报*, 2016, 11(2): 37-49.
- HAN YH, HE RW, LI C, XIANG P, LUO J, CUI XY. Phthalic acid esters-degrading bacteria: biodiversity, degradation mechanisms and environmental applications[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2016, 11(2): 37-49 (in Chinese).
- [40] BOSCO F, MOLLEA C. Biodegradation of natural rubber: microcosm study[J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2021, 232(6): 227.
- [41] TSITKO I. Characterization of *Actinobacteria* degrading and tolerating organic pollutants[D]. Finland: Ph.D Dissertation of University of Helsinki, 2007.
- [42] SIMÓN SOLÁ MZ, LOVAISA N, DÁVILA COSTA JS, BENIMELI CS, POLTI MA, ALVAREZ A. Multi-resistant plant growth-promoting *Actinobacteria* and plant root exudates influence Cr(VI) and lindane dissipation[J]. *Chemosphere*, 2019, 222: 679-687.
- [43] NAKOUTI I, SIHANONTH P, HOBBS G. A new approach to isolating siderophore-producing *Actinobacteria*[J]. *Letters in Applied Microbiology*, 2012, 55(1): 68-72.

- [44] FUENTES MS, BENIMELI CS, CUOZZO SA, AMOROSO MJ. Isolation of pesticide-degrading actinomycetes from a contaminated site: bacterial growth, removal and dechlorination of organochlorine pesticides[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2010, 64(6): 434-441.
- [45] BENTLEY SD, CHATER KF, CERDEÑO-TÁRRAGA AM, CHALLIS GL, THOMSON NR, JAMES KD, HARRIS DE, QUAIL MA, KIESER H, HARPER D, BATEMAN A, BROWN S, CHANDRA G, CHEN CW, COLLINS M, CRONIN A, FRASER A, GOBLE A, HIDALGO J, HORNSBY T, et al. Complete genome sequence of the model actinomycete *Streptomyces coelicolor* A3(2)[J]. *Nature*, 2002, 417(6885): 141-147.
- [46] ORTIZ-HERNÁNDEZ ML, SÁNCHEZ-SALINAS E. Biodegradación del plaguicida organofosforado tetraclorvinfos por bacterias aisladas de suelos agrícolas en México[J]. *Revista Internacional De Contaminacion Ambiental*, 2010, 26(1): 27-38.
- [47] ÖZTÜRK A. The use of *Streptomyces coelicolor* in the removal of heavy metals[J]. *Advanced Techniques in Biology & Medicine*, 2015, 4(1): 1000168.
- [48] UNDA BARRENA A, UGALDE JA, SEEGER M, CÁMARA B. Genomic data mining of the marine *Actinobacteria Streptomyces* sp. H-KF8 unveils insights into multi-stress related genes and metabolic pathways involved in antimicrobial synthesis[J]. *PeerJ*, 2017, 5: e2912.
- [49] HAN YH, FU JW, XIANG P, CAO Y, RATHINASABAPATHI B, CHEN Y, MA LQ. Arsenic and phosphate rock impacted the abundance and diversity of bacterial arsenic oxidase and reductase genes in rhizosphere of As-hyperaccumulator *Pteris vittata*[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2017, 321: 146-153.
- [50] EL-MOTALEB MMA, EL-SABBAGH SM, EL-DIN MOHAMED WS, WAFY K. Biosorption of Cu²⁺, Pb²⁺ and Cd²⁺ from wastewater by dead biomass of *Streptomyces cyaneus* Kw42[J]. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2020, 9(1): 422-435.
- [51] SHARMA S, CAVALLARO G, ROSATO A. A systematic investigation of multiheme *c*-type cytochromes in prokaryotes[J]. *Journal of Biological Inorganic Chemistry*, 2010, 15(4): 559-571.
- [52] NAKOUTI I, HOBBS G. A new approach to studying ion uptake by actinomycetes[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2013, 53(11): 913-916.
- [53] HAFERBURG G, KOTHE E. Microbes and metals: interactions in the environment[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2007, 47(6): 453-467.
- [54] CRITS-CHRISTOPH A, ROBINSON CK, BARNUM T, DAVILA AF, JEDYNAK B, MCKAY CP, DIRUGGIERO J. Colonization patterns of soil microbial communities in the Atacama Desert[J]. *Microbiome*, 2013, 1(1): 28.
- [55] MENENDEZ E, CARRO L. *Actinobacteria* and Their Role as Plant Probiotics[A]//*Biofertilizers for Sustainable Agriculture and Environment*[M]. Cham: Springer International Publishing, 2019: 333-351.
- [56] YAMAURA M, UCHIUMI T, HIGASHI S, ABE M, KUCHO KI. Identification by suppression subtractive hybridization of *Frankia* genes induced under nitrogen-fixing conditions[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(5): 1692-1694.
- [57] 陈启锋, 李志真, 黄群策. 弗兰克氏菌的研究进展与前景[J]. *福建农业大学学报(自然科学版)*, 1998, 27(4): 385-392.
CHEN QF, LI ZZ, HUANG QC. Advances and prospects in *Frankia* actinomycetes[J]. *Journal of Fujian Agricultural University (Natural Science Edition)*, 1998, 27(4): 385-392. (in Chinese).
- [58] 冯天祥, 陆可茵, 陆兰依塔, 陈海敏, 盛清. 植物内生放线菌多样性研究进展[J]. *微生物学杂志*, 2015, 35(3): 97-103.
FENG TX, LU KY, LU LYT, CHEN HM, SHENG Q. Research progress in diversity of endophytic actinomycetes[J]. *Journal of Microbiology*, 2015, 35(3): 97-103 (in Chinese).
- [59] KANG CH, KWON YJ, SO JS. Soil bioconsolidation through microbially induced calcite precipitation by *Lysinibacillus sphaericus* WJ-8[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2016, 33(6): 473-478.
- [60] BORSATO A, FRISIA S, JONES B, van der BORG K. Calcite moonmilk: crystal morphology and environment of formation in caves in the Italian Alps[J]. *Journal of Sedimentary Research*, 2000, 70(5): 1171-1182.
- [61] de MANDAL S, CHATTERJEE R, KUMAR NS. Dominant bacterial phyla in caves and their predicted functional roles in C and N cycle[J]. *BMC Microbiology*, 2017, 17(1): 90.
- [62] UMEZAWA H, OKAMI Y, HASHIMOTO T, SUHARA Y, HAMADA M, TAKEUCHI T. A new antibiotic, kasugamycin[J]. *The Journal of Antibiotics*, 1965, 18: 101-103.
- [63] FAYIGA AO, NWOKE OC. Phosphate rock: origin, importance, environmental impacts, and future roles[J]. *Environmental Reviews*, 2016, 24(4): 403-415.

- [64] MOHAMED HM, EL-HOMOSY RF, ABD-ELLATEF AE H, SALH FM, HUSSEIN MY. Identification of yeast strains isolated from agricultural soils for releasing potassium-bearing minerals[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2017, 34(3): 261-266.
- [65] SHIGAKI F, SHARPLEY A, PROCHNOW LI. Animal-based agriculture, phosphorus management and water quality in Brazil: options for the future[J]. *Scientia Agricola*, 2006, 63(2): 194-209.
- [66] GUARINO C, SCIARRILLO R. Effectiveness of *in situ* application of an integrated phytoremediation system (IPS) by adding a selected blend of rhizosphere microbes to heavily multi-contaminated soils[J]. *Ecological Engineering*, 2017, 99: 70-82.
- [67] ALI A, GUO D, MAHAR A, MA F, LI RH, SHEN F, WANG P, ZHANG ZQ. *Streptomyces pactum* assisted phytoremediation in Zn/Pb smelter contaminated soil of Feng County and its impact on enzymatic activities[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 46087.
- [68] 董亮, 张秀蓝, 史双昕, 许鹏军, 周丽, 杨文龙, 张利飞, 张焜, 黄业茹. 新型持久性有机污染物分析方法研究进展[J]. *中国科学: 化学*, 2013, 43(3): 336-350. DONG L, ZHANG XL, SHI SX, XU PJ, ZHOU L, YANG WL, ZHANG LF, ZHANG T, HUANG YR. Review on the analytical methods of emerging persistent organic pollutants[J]. *Scientia Sinica Chimica*, 2013, 43(3): 336-350 (in Chinese).
- [69] ATLAS RM. Microbial degradation of petroleum hydrocarbons: an environmental perspective[J]. *Microbiological Reviews*, 1981, 45(1): 180-209.
- [70] BAOUNE H, APARICIO JD, PUCCI G, EL HADJ-KHELIL AO, POLTI MA. Bioremediation of petroleum-contaminated soils using *Streptomyces* sp. Hlh1[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(5): 2222-2230.
- [71] BURGHAL AA, AL-MUDAFFAR NA, MAHDI KH. *Ex situ* bioremediation of soil contaminated with crude oil by use of actinomycetes consortia for process bioaugmentation[J]. *European Journal of Experimental Biology*, 2015, 5(5): 24-30.
- [72] 文一, 廖晓勇, 阎秀兰. 链霉菌的抗砷特性及其对蜈蚣草富集砷的作用[J]. *生态毒理学报*, 2013, 8(2): 186-193. WEN Y, LIAO XY, YAN XL. Arsenic-resistance of *Streptomyces* sp. and its effects on arsenic enrichment of *Pteris vittata* L[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2013, 8(2): 186-193 (in Chinese).
- [73] ALI A, GUO D, MAHAR A, WANG P, MA F, SHEN F, LI R, ZHANG Z. Phytoextraction of toxic trace elements by *Sorghum bicolor* inoculated with *Streptomyces pactum* (Act12) in contaminated soils[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2017, 139: 202-209.
- [74] GUO D, ALI A, ZHANG Z. *Streptomyces pactum* and sulfur mediated the rhizosphere microhabitats of potherb mustard after a phytoextraction trial[J]. *Environmental Pollution*, 2021, 281: 116968.
- [75] ALI A, LI Y, JEYASUNDAR PGSA, AZEEM M, SU J, WAHID F, MAHAR A, SHAH MZ, LI R, ZHANG Z. *Streptomyces pactum* and *Bacillus consortium* influenced the bioavailability of toxic metals, soil health, and growth attributes of *Symphytum officinale* in smelter/mining polluted soil[J]. *Environmental Pollution*, 2021, 291: 118237.
- [76] 杨云锋. 微生物“暗物质”研究曙光[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(9): 2683-2684. YANG YF. Dawn of microbial “dark matter” research[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(9): 2683-2684 (in Chinese).
- [77] DANCE A. The search for microbial dark matter[J]. *Nature*, 2020, 582(7811): 301-303.
- [78] GU SH, WEI Z, SHAO ZY, FRIMAN VP, CAO KH, YANG TJ, KRAMER J, WANG XF, LI M, MEI XL, XU YC, SHEN QR, KÜMMERLI R, JOUSSET A. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes[J]. *Nature Microbiology*, 2020, 5(8): 1002-1010.

韩永和, 理学博士, 副研究员, 硕士生导师, 福建师范大学环境与资源学院环境科学专业负责人。入选福建省高层次人才、福建省泉州市“港湾计划”高层次人才、福建省泉州市“智能制造产业集群高端人才”、福建师范大学“宝琛计划”青年英才等。主要从事土壤、水体中重金属和有机污染物的生物-化学过程及催化降解等交叉学科方面的研究。主持国家自然科学基金、福建省自然科学基金、福建省教育厅基金等7项。在《微生物学报》、*Cellulose*、*Environmental Pollution*、*Journal of Hazardous Materials*、*Science of The Total Environment* 等主流刊物发表学术论文60多篇。担任 *Journal of Environmental and Public Health* 编辑、《福建师范大学学报(自然科学版)》青年编委、《轻工学报》青年编委、《土壤通报》青年编委、《中国环境科学》中青年编委和国内外40多个期刊审稿人。

