

种子内生菌促生和抗逆机制研究进展

李善家^{1,2}, 袁亚玲¹, 武乐乐¹, 李江勇¹

(1. 兰州理工大学生命科学与工程学院, 甘肃 兰州 730050; 2. 中国科学院寒旱区陆面过程与气候变化重点实验室, 甘肃 兰州 730000)

摘要:植物器官中定殖了大量内生菌, 它们一方面通过水平传播从环境迁移到植物中, 包括借助根际、气孔、部分传粉者或花定殖于宿主植物各个器官, 另一方面通过种子垂直传播至下一代。这些种子内生菌不仅可以促进植物自身的生长发育, 还能增强植物对盐碱、干旱、病虫害等逆境的耐受能力。本文综述了种子内生菌传播方式和多样性, 并重点从植物-微生物共生互作的生理水平上阐述了种子内生菌在生物胁迫(抑制病原体、对食草动物和昆虫的抵抗力)和非生物胁迫(重金属耐受、耐盐性、抗旱性)下促进植物生长和增强植物抗逆性的最新进展, 展望了未来种子内生菌在定殖、多样性、有益菌株开发及促生抗逆机制等方面的研究方向。

关键词:种子内生菌; 传播; 多样性; 促生; 耐盐性; 抗旱性

中图分类号:S432 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2025)02-0001-13

DOI:10.13817/j.cnki.cyyep.2025.02.001



内生菌是定殖于植物组织内部而不引起病症的微生物, 主要包括细菌和真菌^[1]。已有研究报道了从植物器官如根、茎、叶、果实和种子中分离出内生菌^[2]。种子不仅是农业生产的重要工具, 还是各种有益细菌和病原体的载体^[3]。Baker等^[4]首次提出种子可能是内生菌或病原体来源的概念。种子内生菌在种子萌发过程中参与多个代谢过程, 并对植物产生诸多有益影响, 例如种子内生菌对宿主幼苗具有抗菌、抗旱、抗盐碱和促生作用, 能有效提高种子发芽率、幼苗存活率、幼苗根长、幼苗高度以及生物量积累等, 因此种子内生菌在农业上具有广阔的应用前景^[5]。

植物与种子内生菌之间形成互作共生关系, 实现互惠互利, 共同进化。种子内生菌可通过生命活动调控植物的生长发育, 其组成和多样性受到植物和土壤

环境的影响, 并高度依赖于植物生存的地理位置、与宿主相互作用和环境因素等^[6]。相较于许多土传微生物, 种子内生菌具有高度适应植物组织生活的定殖优势^[7]。除此之外, 种子内生菌具有许多植物生长促进功能, 如氮的固定、磷酸盐的溶解、微量营养素的提供、光合活性的促进、植物防御系统的诱导、重金属的生物转化和有机污染物的生物降解, 同时增强宿主的适应能力^[8]。内生菌的缺失将严重限制种子发芽和幼苗生长, 正因为它们的存在使得种子发芽和幼苗生长情况得以改善^[9]。

众多研究已报道了根、茎、叶和花相关的内生菌在植物生长和适应性中的作用^[10-11], 内生菌通常被用于作物的接种剂或是种衣剂^[12]。翟凯辉等^[13]综述了种子内生菌促生机制和抗病机理, 陈柯璇等^[14]综述了其增强宿主植物重金属抗性的功能机制, 尽管前人已经总结了种子内生菌促生机制、抗病机制和重金属抗性机制, 但关于对食草动物和昆虫抵抗力机制、耐盐性和抗旱性机制还有待综述, 本文填补了这部分空缺, 旨在为进一步研究和利用种子内生菌资源提供理论参考, 未来有望将有益菌株应用于农业生产上, 提高作物的产量和质量, 促进农业可持续发展。

收稿日期:2024-03-21; **修回日期:**2024-04-28

基金资助:甘肃省重点研发计划(21YF5FA082); 中国科学院寒旱区陆面过程与气候变化重点实验室开放基金项目(LPCC2023003)

作者简介:李善家(1980-), 男, 甘肃兰州人, 博士, 教授, 研究方向为植物与微生物共生关系。

E-mail:lishanjia@lut.edu.cn

1 种子内生菌传播方式

内生菌与宿主植物之间长期稳定关系的建立,很大程度上取决于进化时间尺度上相互作用,种子内生菌的世代传播可以通过内生菌从环境中获得的水平传播,也可以是内生菌从祖先传给后代的垂直传播(图1)^[15]。种子内生菌从环境迁移到植物中的水平传播可能通过根际、气孔、部分传粉者(蚂蚁、蝴蝶、蜜蜂、鸟类)或花进入它们的宿主^[16],而垂直传播的主要途径是种子传播^[17]。Ferreira等^[18]从10种桉树(*Eucalyptus* spp.)种子分离的芽孢杆菌(*Bacillus*)、肠球菌(*Enterococcus*)、类芽孢杆菌(*Paenibacillus*)、甲基杆菌(*Methylobacterium*)等内生细菌会从种子垂直转移到幼苗,用绿色荧光蛋白(gfp)基因标记这些内生菌并接种到种子中,可以进一步从幼苗中再分离。Ringelberg等^[19]研究表明,种子为成熟的小麦草(Wheatgrass)提供了大部分内生菌,因为从种子和成熟组织中得到相同种类的内生菌。Gagne-Bourgue等^[20]对柳枝稷(*Panicum virgatum*)种子内生菌的垂直传播进行了研究,发现第1代栖息在种子中的芽孢杆菌属(*Bacillus*)和微杆菌属(*Microbacterium*),第2年继续出现在该植物中。

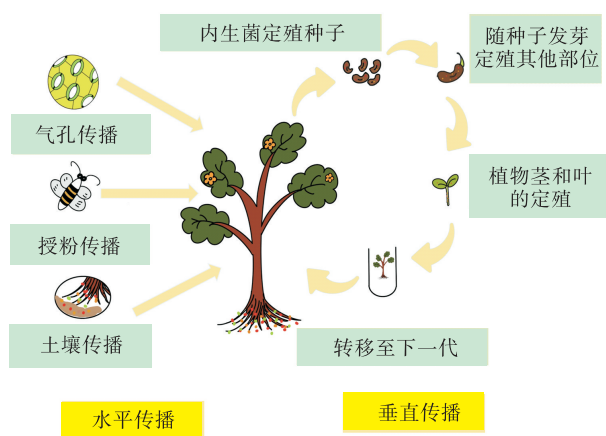


图1 种子内生菌的传播方式

Fig. 1 Transmission mode of endophytic bacteria in seeds

2 种子内生菌多样性

微生物多样性是生态学研究的重要组成部分之一,了解种子内生菌多样性,对于研究种子内生菌群落结构组成、植物生长发育、发现功能菌株等具有重要意义。目前已知的种子内生菌有千余种,包括真

菌、细菌和放线菌等^[17,21-22]。对于种子内生细菌,不同宿主植物种子中常见的属有芽孢杆菌属(*Bacillus*)、类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)、泛菌属(*Pantoea*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、甲基杆菌属(*Methylobacterium*)、欧文氏菌属(*Erwinia*)和不动杆菌属(*Acinetobacter*)等^[23]。对于种子内生真菌,不同宿主植物种子中常见的属有链格孢属(*Alternaria*)、枝孢属(*Cladosporium*)、青霉菌属(*Penicillium*)、附球菌属(*Epicoccum*)、球腔菌属(*Mycosphaerella*)、拟茎点霉属(*Phomopsis*)等^[24]。而关于放线菌的报道比较少,常见的有链霉菌属(*Streptomyces*)、拟诺卡氏菌属(*Nocardioopsis*)、弗兰克氏菌科(*Frankiaceae*)等^[18,25]。内生菌已在各种植物的种子中检测到,分离于不同宿主植物种子内生菌种类如表1所示。

2.1 利用纯培养方法揭示种子内生菌多样性

纯培养技术是一种传统的种子内生菌多样性研究手段,即先对种子表面进行彻底消毒,再采用组织块分离、样品研磨稀释涂布、组织液收集涂布等方法对内生菌进行计数及分离纯化,提取DNA,进行16S rRNA基因序列分析菌种鉴定^[26]。时晓寒等^[27]采用纯培养技术从荒漠植物白皮锦鸡儿(*Caragana leucophloea*)种子共分离到32株内生细菌,16S rRNA基因序列分析显示,30株与芽孢杆菌属(*Bacillus*)相似性为95%~99%,1株与鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*)相似性为99%,1株与埃希菌属(*Escherichia*)相似性为98%。不同生境也会对种子内生菌的多样性产生影响,张爱梅等^[28]通过纯培养方法从甘肃榆中县沙棘(*Hippophae rhamnoides*)种子中分离得到4株内生细菌,分属于芽孢杆菌属(*Bacillus*)、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)和假单胞菌属(*Pseudomonas*);秦安县沙棘种子中分离得到5株内生细菌,分属于葡萄球菌属(*Staphylococcus*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)和不动杆菌属(*Acinetobacter*)。

2.2 利用非培养方法揭示种子内生菌多样性

纯培养方法无法完全体现种子内生菌的菌群结构和多样性,结合现代分子生物学技术可对种子内生菌的种类和遗传多样性有较全面的认识,包括那些难以培养的微生物,目前常采

用的方法有16S rDNA克隆文库构建、末端限制

性片段长度多态性分析(Terminal-restriction fragment length polymorphism, T-RFLP)、变性梯度凝胶电泳(Denatured gradientgel electrophoresis, DGGE)、高通量测序技术(High-throughput sequencing)以及宏基因组分析^[29]。高通量测序技术是最常用的揭示种子内生菌多样性方法,杜衍等^[30]采用高通量测序技术,分别对山西、黑龙江、河北和内蒙古 4 个产地的北柴胡种子进行内生细菌和内生真菌多样性分析,结果表明 4 种不同产地的北柴胡(*Bupleurum chinense*)种子共有的内生细菌中优势菌属为鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*),占 18.30%,内生真菌中优势菌属为金黄隐球酵母(*Paspiliotrema*),占 41.35%。除此之外, Liu 等^[31]采用 qPCR 和宏基因组测序技术,对风力传播的植物种子内

生菌多样性进行研究,发现种子微生物组成在微生物门水平上差异明显,变形菌门(Proteobacteria)和放线菌门(Actinobacteria)为优势菌门,这两组占总细菌序列的 90% 以上,厚壁菌门(Firmicutes)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、绿菌门(Chloroflexi)、臂状菌门(Armatimonadetes)、梭菌门(Fusobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteria)和热球菌门(Deinococcus—Thermus)的数量较少,但均有鉴定到。采用纯培养方法和非培养方法相结合,可为揭示种子内生菌多样性提供技术支持,纯培养方法为筛选促生功能菌株提供更多的选择,而非培养方法可预测内生菌的生物学功能特性,两者联系起来为进一步探究种子内生菌群落结构组成、植物生长发育、发现功能菌株创造先决条件。

表 1 分离于不同宿主植物的内生菌种类

Table 1 Types of endophytic bacteria isolated from different host plants

内生菌	科/属	植物	参考文献
内生细菌 Endophytic bacteria	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	武伦柱 <i>Pachycereus pringlei</i>	[32]
		番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	[33]
		黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	[34]
		白皮锦鸡儿 <i>Caragana leucophloea</i>	[27]
	类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	[35]
		黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	[34]
		花生 <i>Arachis hypogaea</i>	[36]
	泛菌属 <i>Pantoea</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	[35]
		油菜 <i>Brassica napus</i>	[37]
		花生 <i>Arachis hypogaea</i>	[36]
		草莓 <i>Fragaria ananassa</i>	[38]
	鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i>	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	[34]
		矮松 <i>Pinyon virginiana</i>	[39]
	甲基杆菌属 <i>Methylobacterium</i>	沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	[28]
		猪屎豆 <i>Crotalaria pumila</i>	[40]
		马拉玛豆 <i>Tylosema esculentum</i>	[41]
	短小杆菌属 <i>Curtobacterium</i>	北柴胡 <i>Bupleurum chinense</i>	[30]
		马拉玛豆 <i>Tylosema esculentum</i>	[41]
	葡萄球菌 <i>Staphylococcus</i>	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	[34]
	欧文氏菌属 <i>Erwinia</i>	沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	[28]
	窄食单胞菌属 <i>Stenotrophomonas</i>	咖啡 <i>Coffea arabica</i>	[42]
	不动杆菌属 <i>Acinetobacter</i>	大豆 <i>Glycine max</i>	[43]
	科萨卡氏菌属 <i>Kosakonia</i>	马拉玛豆 <i>Tylosema esculentum</i>	[41]
	血杆菌属 <i>Sanguibacter</i>	烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	[44]
	气球菌属 <i>Aerococcus</i>	栲属 <i>Fraxinus</i>	[45]
	气单胞菌属 <i>Aeromonas</i>	大豆 <i>Glycine max</i>	[46]
	微杆菌属 <i>Microbacterium</i>	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	[34]
	噬几丁质菌属 <i>Chitinophaga</i>	马拉玛豆 <i>Tylosema esculentum</i>	[41]
内生真菌 Endophytic fungi	链格孢属 <i>Alternaria</i>	矢车菊 <i>Centaurea cyanus</i>	[47]
		金钗石斛 <i>Dendrobium nobile</i>	[48]

续表 1

内生菌	科/属	植物	参考文献
	青霉属 <i>Penicillium</i>	虞美人 <i>Papaver rhoeas</i>	[49]
		栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	[50]
		牡丹 <i>Paeonia suffruticosa</i>	[50]
	镰孢菌属 <i>Fusarium</i>	石斛兰 <i>Dendrobium nobile</i>	[51]
		酸模 <i>Rumex acetosa</i>	[49]
	曲霉属 <i>Aspergillus</i>	萝卜 <i>Raphanus sativus</i>	[52]
		矢车菊 <i>Centaurea cyanus</i>	[47]
	枝孢霉菌属 <i>Cladosporium</i>	香椿 <i>Toona sinensis</i>	[53]
	葡萄拟茎点霉属 <i>Diaporthe</i>	金鸡纳树 <i>Cinchona ledgeriana</i>	[54]
	白僵菌属 <i>Beauveria</i>	石斛兰 <i>Dendrobium nobile</i>	[51]
	短梗霉属 <i>Aureobasidium</i>	大麻 <i>Cannabis sativa</i>	[55]
	附球菌 <i>Epicoccum</i>	长叶车前 <i>Plantago lanceolata</i>	[49]
	胶膜菌科 <i>Tulasnella</i>	石斛兰 <i>Dendrobium nobile</i>	[51]
	旋孢腔菌属 <i>Cochliobolus</i>	大麻 <i>Cannabis sativa</i>	[55]
	炭疽菌属 <i>Colletotrichum</i>	云南榧 <i>Torreya yunnanensis</i>	[56]
内生放线菌 Endophytic actinomycetes	拟诺卡氏菌属 <i>Nocardiosis</i>	喜树 <i>Camptotheca acuminata</i>	[25]
	弗兰克氏菌科 <i>Frankiaceae</i>	桉树 <i>Eucalyptus</i> spp.	[18]
	链霉菌属 <i>Streptomyces</i>	喜树 <i>Camptotheca acuminata</i>	[25]

3 种子内生菌对植物生长的促进作用

3.1 产植物激素调节植物生长

种子内生菌可以通过产生植物激素或激素相关信号分子直接促进植物根系吸收土壤中的养分和水来调控植物生长。吲哚乙酸(IAA)是一种吲哚酚类化合物,可以促进植物生长和促进根系发育,而种子内生菌产生的吲哚乙酸可在宿主植物细胞内积累,调控根系生长,进而促进其生长发育^[57]。Herrera等^[35]从小麦种子中分离出的芽孢杆菌(*Bacillus*)和泛菌(*Pantoea*)可以产生吲哚乙酸,促进小麦的生长发育。许明双^[29]从番茄种子和水稻种子中共分离出3株能产吲哚乙酸的内生细菌芽孢杆菌(*Bacillus*)和肠杆菌(*Enterobacter*),能在番茄、水稻、油菜和萝卜等植物的根、茎、叶中定殖,并对幼苗产生不同程度的促生作用。同样的,Choi等^[58]从野生芥菜(*Capsella bursa-pastoris*)种子中分离的芽孢杆菌(*Bacillus*)MLA1产生可溶性磷酸盐635 mg/L和21 μg/mL IAA,在所有菌株中最高,而经MLA1感染的种子在春季比未被感染的种子更容易发芽。除此之外,内生菌也可以产生赤霉素促进植物生长,一株从水稻种子中分离的内生细菌解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)产生赤霉素,在幼苗期接种该菌显著提高水稻株高,主要是因

为内生细菌可以调节内源植物激素赤霉素^[59]。

3.2 提高植物吸收营养元素能力

种子内生菌在植物生长和营养吸收方面作用受到广泛关注,它们不仅能通过产生植物激素促进植物生长,还能提高植物吸收营养元素的能力,其主要通过溶解磷酸盐、产生有机酸、固定氮和产生铁载体等来帮助植物获得营养^[60]。种子内生菌有能力溶解不溶性磷酸盐,并有助于宿主植物吸收有效磷,这种磷酸盐增溶的特性是诱导植物生长最重要的特性之一。例如,Zhang等^[61]从水稻种子中分离的泛菌(*Pantoea*)和黄单胞菌(*Xanthomonas*)分离株具有磷酸盐增溶的特性,同时在基因组中也存在一组化学多样性的铁载体,这些铁载体会与病原体竞争铁,从而促进水稻生长。固氮作用是种子内生菌发挥促生作用的主要机制之一,内生菌能够产生多种蛋白酶和水解酶,使宿主植物获得生长所需的氮等营养元素,最近一项研究表明猪屎豆(*Crotalaria pumila*)种子的核心微生物组含有与固氮、光合作用和甲醇代谢有关的基因,这些参与氮代谢的基因可以帮助宿主植物提供氮^[40]。此外,Puente等^[62]也证明了种子内生菌改善幼苗发育的功能,在该研究中,种子内生假单胞菌(*Pseudomonas*)SENDO2、不动杆菌(*Acinetobacter*)SENDO1和芽孢杆菌(*Bacillus*)SENDO6通过溶解岩石矿物来改善仙

人掌的生长,并产生挥发性和非挥发性的有机酸,同时具有固氮能力。

4 种子内生菌对植物生长的抗逆作用

种子内生菌不仅能促进宿主植物生长,还能提高宿主植物的抗逆性(表 2),包括通过对植物防御机制的诱导来抵抗病原体、对食草动物及昆虫抵抗力的生物胁迫能力,以及增强对重金属、干旱、土壤盐渍化的非生物胁迫能力^[63–65]。近年来,对种子内生菌在各种生物和非生物胁迫下的促生和抗逆性机制有了更全面的了解,包括:(1)通过产生激素促进宿主植物获得营养;(2)产生代谢产物和挥发性化合物,并利用脂肽基因诱导宿主防御生物疾病;(3)增强抗氧化

活性^[66]。

4.1 提高植物对生物胁迫的抗性

4.1.1 抑制病原体 种子内生菌可以通过抑制病原菌的生长从而防止病害的发生,如内生菌可分泌多种抗生素,在低浓度下可以对微生物的生长或代谢产生影响,具有抑制病原菌生长的作用^[67]。另外,内生菌还可以通过分泌植物激素或诱导植物产生次生代谢产物来影响宿主的生长发育及生理生化特性,从而增强宿主对病害的抵抗能力^[68]。例如,Rashad 等^[69]从胡卢巴(*Trigonella foenum-graecum*)种子内生菌分离试验中发现,一株溶解性无色杆菌(*Achromobacter*) F23KW,产生的惰性乙酸具有抗真菌化合物的功能,使茄根丝核菌(*Thanatephorus*)减少 43.75%,同时细

表 2 分离于不同植物种子内生菌促生、抗逆功能

Table 2 Isolation of endophytic bacteria from different plant seeds for promoting growth and stress resistance

种子来源	促生、抗逆功能	内生菌	参考文献
玉米 <i>Zea mays</i>	促进根和茎的生长、无机磷和有机磷的增溶	伯克霍尔德氏菌属 <i>Burkholderia</i> 、肠杆菌属 <i>Enterobacter</i> 、泛菌属 <i>Pantoea</i> 、假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i>	[70]
大麻 <i>Cannabis sativa</i>	磷酸盐溶解、产生铁载体	假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 、泛菌属 <i>Pantoea</i> 、芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	[71]
仙人掌 <i>Pachycereus pringlei</i>	无机磷和有机磷的增溶	假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 、芽孢杆菌 <i>Bacillus</i>	[32]
禾本科 <i>Poaceae</i>	产生 IAA、磷酸盐溶解、根毛形成和生长	泛菌属 <i>Pantoea</i> 、假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 、微杆菌属 <i>Microbacterium</i> 、类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i> 、金黄杆菌属 <i>Chryseobacterium</i>	[72]
小麦 <i>Triticum aestivum</i>	增加叶绿素含量、产生 IAA、产生铁载体、磷酸盐溶解、抗真菌活性	类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i> 、泛菌属 <i>Pantoea</i> 、芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	[73]
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	抗真菌活性	芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i> 、类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i> 、肠杆菌 <i>Enterobacter</i> 、葡萄球菌 <i>Staphylococcus</i> 、微杆菌属 <i>Microbacterium</i>	[34]
兰花 <i>Orchidaceae</i>	植物激素的生物合成与调节	伯克霍尔德氏菌属 <i>Burkholderia</i> 、肠杆菌属 <i>Enterobacter</i>	[74]
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	疾病防御	假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 、芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	[33]
芥菜 <i>Brassica juncea</i>	产生铁载体	假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i>	[75]
芦苇 <i>Phragmites australis</i>	磷酸盐增溶、抗真菌活性	假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 、泛菌属 <i>Pantoea</i>	[76,77]
猪屎豆 <i>Crotalaria pumila</i>	提高重金属耐受性	甲基杆菌属 <i>Methylobacterium</i>	[78]
水稻 <i>Oryza sativa</i>	产生 IAA、磷酸盐增溶、产生铁载体	草螺菌属 <i>Herbaspirillum</i> 、微杆菌属 <i>Microbacterium</i> 、科萨卡氏菌属 <i>Kosakonia</i> 、假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i> 、类芽孢杆菌属 <i>Paenibacillus</i> 、苍白杆菌属 <i>Ochrobactrum</i> 、黄杆菌属 <i>Flavobacterium</i>	[79,80]
菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i>	生物防治	短梗霉属 <i>Aureobasidium</i>	[81]
毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	疾病防御	竹黄属 <i>Shiraia</i>	[82]
黑麦草 <i>Lolium perenne</i>	促进植物生长	香柱菌属 <i>Epichloë</i>	[83]
萝卜 <i>Raphanus sativus</i>	促进植物生长、保护食草动物	曲霉属 <i>Aspergillus</i>	[52]
大麻 <i>Cannabis sativa</i>	磷酸盐溶解、产生铁载体	短梗霉属 <i>Aureobasidium</i> 、链格孢属 <i>Alternaria</i> 、旋孢腔菌属 <i>Cochliobolus</i>	[84]

菌细胞和上清液改善了胡卢巴的生长和产量性能,有效抑制根腐病。从芦苇(*Phragmites australis*)种子中分离出的假单胞菌属(*Pseudomonas*)会分泌未知的抗真菌代谢产物,以抑制真菌病原体尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*),另外分离的荧光假单胞菌(*Fluoresces*)也可以分泌一种蛋白酶,使其降解周围的微生物蛋白质以获得有机氮,促进芦苇种子的发芽,增加幼苗的根枝,提高宿主植物与其他植物的竞争力^[85]。除此之外,种子内生菌还可以产生一些脂肽类抗生素基因,可以有效抵抗病原体。Yang等^[86]研究发现玉米(*Zea mays*)种子内生细菌芽孢杆菌(*Bacillus*)中含有生物控制相关基因(包括 *bioA*、*bmyB*、*ituC*、*fenD*、*srfAA*、*srfAB*、*yngG* 和 *yndJ*),这些基因通过编码脂肽抗生素对篮状菌(*Talaromyces funchoosus*)、草酸青霉(*Penicillium oxalicum*)和轮枝镰孢菌(*Fusarium verticillioides*)等病原体表现出抗性。

4.1.2 对食草动物和昆虫的抵抗力 植物和环境中的多种生物,存在着对抗或互惠的关系,对于许多植物而言,食草动物和昆虫是他们最突出的和最多样化的攻击者,直接影响植物适应性生长^[87]。而内生菌可以赋予宿主植物食草动物抗性和昆虫抗性,使宿主植物获取营养和庇护^[88]。近期有研究发现,从红羊茅(*Festuca rubra*)种子中分离的内生真菌 *Epichloë festucae*,它更容易被致病真菌麦角菌(*Claviceps purpurea*)感染,但在大多数受麦角菌感染的植物中都没有发现蚜虫,因为麦角菌可以产生生物碱(如麦角碱、麦角缬氨酸、麦角胺和 α -麦角隐碱),内生菌 *Epichloë festucae* 也能产生高浓度的麦角缬氨酸,这些相互作用控制了一定数量昆虫,有利于红羊茅生长^[89]。Melchior等^[90]也发现羊茅属植物高羊茅(*Festuca elata*)种子内生真菌 *Neotyphodium* 会产生麦角生物碱,在牛食用高羊茅后毒害自身,来达到保护高羊茅免受动物侵扰的目的。此外,Jensen等^[91]研究了蚕豆(*Vicia faba*)种子接种球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)影响寄生蚜虫的宿主选择,根据观察到的真菌、植物和昆虫之间的相互作用,发现在接种种子内生真菌后,寄生蚜虫的数量显著降低。

4.2 提高植物对非生物胁迫的抗性

4.2.1 重金属耐受 植物修复是利用绿色植物来转移或转化环境中的污染物,从而减少环境污染,修复

对象主要是土壤及水体中的镍、镉、锌、铅等重金属或芳香族有机污染物^[92]。随着种子内生菌研究的不断深入,研究者发现分离于超富集植物中的内生细菌可以提高重金属的耐受,将种子内生菌接种于植物,不但可以缓解重金属对植物的毒性,还可以影响土壤中重金属的生物有效性,因此种子内生菌可以强化植物修复作用^[93]。张凯晔^[94]研究发现在 Cu^{2+} 胁迫下,将田菁(*Sesbania cannabina*)种子中分离的内生菌纤维化纤维微细菌(*Cellulosimicrobium*)SC35和根瘤菌接种在幼苗上,幼苗的叶绿素含量增加,田菁生长得到促进。种子内生菌也可以通过降低电解质和脂质过氧化水平,调节植物抗氧化酶的活性和脂质过氧化,减轻重金属诱导植物氧化胁迫导致的细胞膜损伤和氧化应激损伤^[95]。例如,披碱草(*Elymus dahuricus*)种子中的内生真菌 *Neotyphodium* 通过影响抗氧化酶(包括抗坏血酸过氧化物酶、过氧化氢酶和超氧化物歧化酶)、脯氨酸和丙二醛含量的活性,增加了宿主植物披碱草对重金属镉的抗性^[96]。同样的,从土荆芥(*Dysphania ambrosioides*)种子中分离出的内生真菌黑附球菌(*Epicoccum nigrum*)FZT214会提高宿主植物不同发育阶段的叶绿素含量和谷胱甘肽(GSH)含量,降低脂质过氧化作用,调节宿主植物对镉胁迫的耐受性^[97]。

4.2.2 耐盐性 植物在盐胁迫下受到生长阻碍是由于盐度对其生理生化过程的影响,包括活性氧(ROS)水平的升高、离子毒性、渗透平衡破坏以及缺水等问题,这将导致植物生长迟缓进而影响农业生产力的发展^[98]。研究表明在盐碱环境中的种子内生菌本身具有很高的耐盐性,这类内生菌在盐胁迫下可以促进宿主植物生长^[99]。从4种豆科牧草和3种禾本科牧草种子中分离到的3株泛菌(*Pantoea*)和5株芽孢杆菌(*Bacillus*),均对盐胁迫下苜蓿萌发率有积极作用^[63]。另外研究表明,花生(*Arachis hypogaea*)种子在接种内生细菌芽孢杆菌(*Bacillus*)后,脯氨酸积累增加,苯酚和过氧化氢水平降低,同时钾的吸收也增加,这是调节相对含水量和增强渗透保护剂进而减轻盐度胁迫的原因^[100]。一种从燕麦(*Avena sativa*)种子中分离的橙单胞菌科(Aurantimonadaceae)细菌含有类胡萝卜素生物合成的基因簇,在盐胁迫条件下,能够增加拟南

芥(*Arabidopsis thaliana*)幼苗的生物量和叶绿素含量约1.4倍,而且这种产生 β -胡萝卜素的橙单胞菌科菌株,能通过减轻氧化损伤和清除活性氧(ROS)来缓解拟南芥的盐胁迫^[101]。同样的,种子传播的内生真菌*Epichloë gansuensis*在盐胁迫下可以上调醉马草(*Achnatherum inebrians*)的生物学过程,包括芸苔素类固醇生物合成、氧化还原、细胞钙离子稳态、胡萝卜素生物合成、蛋白酶体泛素依赖性蛋白分解代谢和原花青素生物合成等,从而增强醉马草的耐盐性并增加其生物量^[102]。

4.2.3 抗旱性 植物生长发育过程中,干旱胁迫是限制其生长发育最普遍的非生物因子之一,干旱胁迫会导致植物种子萌发率降低,影响水分和物质的运输,从而使植物的生长受到抑制。干旱胁迫归因于总可溶性糖、果糖、葡萄糖和淀粉含量的增加^[103]。共生微生物尤其是内生菌通过合成抗氧化酶(超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT))、抗应激代谢物(脯氨酸、甘氨酸、甜菜碱等)的生物合成和脱落酸的积累来帮助植物克服干旱胁迫^[104]。覃姚红^[105]将分离于玉米(*Zea mays*)种子的内生固氮菌阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*)接种于小麦能够起到人工施加氮肥的效果,有效促进小麦生长,缓解其干旱效应。同样的,Jeong等^[106]从入侵野苣荬(*Lactuca serriola*)种子中分离的考氏科萨克氏菌(*Kosakonia cowanii*),在干旱胁迫下,对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的生长具有促进作用。过去的研究也表明,脯氨酸在对抗环境胁迫,特别是水分胁迫方面发挥着重要的作用,在干旱胁迫条件下植物积累脯氨酸是维持渗透压的一种策略^[107]。Sulman等^[108]探索了玉米(*Zea mays*)种子内生细菌在干旱胁迫下对玉米的功效,发现在干旱胁迫下接种假单胞菌(*Pseudomonas*),提高了玉米的脯氨酸含量,这可能与脯氨酸生物合成通道的上调有关,以将脯氨酸维持在更高的浓度,这有助于维持细胞的水分状态,并保护膜免受干旱造成的压力。此外还增加了玉米幼苗中抗氧化酶,即脯氨酸(Pro)、过氧化氢酶(CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、谷胱甘肽还原酶(GR)和超氧化物歧化酶(SOD)的浓度。

5 展望

种子是植物生态系统中重要的组成部分,也是种

质资源的载体,其中含有丰富的微生物资源。在长期进化演变过程中,它们与土壤中其他微生物相互作用,共同影响着植物的生长和发育,这些微生物在土壤中扮演着重要角色,帮助植物吸收营养和抵抗病害。内生菌通过水平传播和种子垂直传播进而进入植物根际,通过交换养分和信号物质,相互作用促进植物生长。在种子内生菌、土壤、植物根际和植物本身之间形成的这种复杂生态系统中,各个组成部分之间的相互作用密切而微妙。种子内生菌通过影响植物的生长和发育,间接影响着整个生态系统的稳定性和多样性。因此,深入研究种子内生菌的多样性和促生抗逆功能,对于维护生态系统的平衡和生物多样性具有重要意义。

随着分子生物学、基因组学和代谢组学等新技术的发展,人们对种子内生菌的认识不断深入,越来越多的种子内生菌逐渐被发现和鉴定。这些内生菌在植物中发挥着重要的生物活性作用,为农业生产带来了巨大的经济效益。然而,目前种子内生菌资源研究中还存在需要深入探讨的问题:

(1) 种子内生菌定殖、传播方式和多样性研究。目前对种子内生菌的分布特征和遗传多样性的研究还比较少,导致无法更好地了解其在宿主植物中的生态位。通过纯培养方法和非培养方法相结合的方式来揭示种子内生菌多样性。随着宏基因组技术的成熟,可从分子水平上研究种子内生菌群落组成、定殖、传播等,为种子内生菌提供更多的信息。此外内生菌是否被宿主植物选中来造福下一代,还是这些内生菌利用种子作为自身传播和定殖的载体,这些关联进化的意义还需深究。

(2) 植物-种子内生菌共生互作机制研究。虽然大部分研究已经阐明种子内生菌具有多种促生、抗逆功能,但是机理尚不清楚,特别是水稻、玉米、小麦等重要经济作物的种子内生菌。未来需要深入开展相关研究,为种子内生菌的开发利用提供理论依据,在此基础上结合蛋白质组学、转录组学和代谢组学方法可以对种子内生菌与幼苗相互作用的机制提供详细的理论解释,为下一步将种子内生菌相关研究应用在促进植物生长及抗逆、生物菌剂、环境保护等方面提供重要的前期积累和理论参考。

(3) 筛选有益菌株用于微生物菌剂、种衣剂开发。种子内生菌在植物生长发育、抵御病虫害、抗旱耐盐以及植物修复等方面扮演重要角色。在了解种子内生菌促进植物生长发育机制的基础上,可以利用基因工程技术操控种子内生菌有益性状,使有益特性在宿主和非宿主植物中表达,进一步优化种子内生菌的结构和生存力,进而提高植物免疫力,达到防控病虫害的目的。另外,可将有益内生菌制备成微生物菌剂或种衣剂替代化学农药来维持生态平衡、保障作物安全和人类身体健康。

参考文献:

- [1] Misganaw G, Simachew A, Gessesse A. Endophytes of finger millet (*Eleusine coracana*) seeds[J]. Symbiosis, 2019, 78(3):203—213.
- [2] Angela S, Birgit R, Ulrike P, *et al.* Cultivation-independent population analysis of bacterial endophytes in three potato varieties based on eubacterial and Actinomycetes-specific PCR of 16S rRNA genes[J]. Fems Microbiology Ecology, 2002, 39(1):23—32.
- [3] 管康林. 种子生理生态学[M]. 北京:中国农业出版社, 2009.
- [4] Baker K F, Smith S H. Dynamics of Seed Transmission of Plant Pathogens[J]. Annual Review of Phytopathology, 1966, 4(1):311—332.
- [5] Berg G, Raaijmakers J M. Saving seed microbiomes[J]. The ISME journal, 2018, 12(5):1167—1170.
- [6] Liu H, Carvalhais L C, Crawford M, *et al.* Inner plant values: diversity, colonization and benefits from endophytic bacteria[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8:2552.
- [7] Cope-Selby N, Cookson A, Squance M, *et al.* Endophytic bacteria in Miscanthus seed: implications for germination, vertical inheritance of endophytes, plant evolution and breeding[J]. Gcb Bioenergy, 2017, 9(1):57—77.
- [8] Compant S, Clément C, Sessitsch A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(5):669—678.
- [9] Verma S K, Kingsley K, Irizarry I, *et al.* Seed-vectored endophytic bacteria modulate development of rice seedlings[J]. Journal of Applied Microbiology, 2017, 122(6):1680—1691.
- [10] Vorholt J A. Microbial life in the phyllosphere[J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10(12):828—840.
- [11] Gaiero J R, McCall C A, Thompson K A, *et al.* Inside the root microbiome: bacterial root endophytes and plant growth promotion[J]. American Journal of Botany, 2013, 100(9):1738—1750.
- [12] Mei C, Amaradasa B S, Chretien R L, *et al.* A Potential Application of Endophytic Bacteria in Strawberry Production[J]. Horticulturae, 2021, 7(11):504.
- [13] 翟凯辉, 张影影, 高夕全. 种子内生菌促生机制和抗病机理研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2023, 31(9):1965—1979.
- [14] 陈柯璇, 汤雯婷, 李丽娜, 等. 种子内生菌增强宿主植物重金属抗性的功能机制研究进展[J]. 微生物学通报, 2021, 48(6):2187—2194.
- [15] Vandenkoornhuyse P, Quaiser A, Duhamel M, *et al.* The importance of the microbiome of the plant holobiont[J]. New Phytologist, 2015, 206(4):1196—1206.
- [16] Brader G, Compant S, Vescio K, *et al.* Ecology and genomic insights into plant-pathogenic and plant-nonpathogenic endophytes[J]. Annual Review of Phytopathology, 2017, 55(1):61—83.
- [17] Shade A, Jacques M A, Barret M. Ecological patterns of seed microbiome diversity, transmission, and assembly[J]. Current Opinion in Microbiology, 2017, 37:15—22.
- [18] Ferreira A, Quecine M C, Lacava P T, *et al.* Diversity of endophytic bacteria from Eucalyptus species seeds and colonization of seedlings by Pantoea agglomerans[J]. FEMS microbiology letters, 2008, 287(1):8—14.
- [19] Ringelberg D, Foley K, Reynolds C M. Bacterial endophyte communities of two wheatgrass varieties following propagation in different growing media[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2012, 58(1):67—80.
- [20] Gagne-Bourgue F, Aliferis K, Seguin P, *et al.* Isolation and characterization of indigenous endophytic bacteria associated with leaves of switchgrass (*Panicum virgatum* L.) cultivars[J]. Journal of Applied Microbiology, 2013, 114(3):836—853.
- [21] Johnston-Monje D, Lundberg D S, Lazarovits G, *et al.* Bacterial populations in juvenile maize rhizospheres originate from both seed and soil[J]. Plant and Soil, 2016, 405(1):337—355.
- [22] Adam E, Bernhart M, Müller H, *et al.* The Cucurbita

- pepo seed microbiome: genotype—specific composition and implications for breeding[J]. *Plant and Soil*, 2018, 422(1—2):35—49.
- [23] Abdelfattah A, Wisniewski M, Schena L, *et al.* Experimental evidence of microbial inheritance in plants and transmission routes from seed to phyllosphere and root [J]. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(4):2199—2214.
- [24] Rodriguez R J, White J F, Arnold A E, *et al.* Fungal endophytes: diversity and functional roles [J]. *New Phytol*, 2009, 182(2):314—330.
- [25] 姚晓玲, 康前进, 熊顺子, 等. 喜树种子内生放线菌的分离鉴定及抗菌活性物质初分离[J]. *微生物学通报*, 2014, 41(6):1109—1120.
- [26] 李振东. 东祁连山高寒草地优势植物内生细菌多样性研究[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2010.
- [27] 时晓寒, 程聪, 李玉倩, 等. 白皮锦鸡儿种子内生细菌的分布与分离鉴定[J]. *微生物学通报*, 2016, 43(1):164—171.
- [28] 张爱梅, 郭保民, 韩雪英, 等. 两种不同生境中国沙棘种子内生细菌的多样性[J]. *生态学报*, 2020, 40(15):5247—5257.
- [29] 许明双. 番茄和水稻种子可培养内生细菌的多样性分析及促生菌功能研究[D]. 北京:中国农业大学, 2014.
- [30] 杜衍, 耿燕楠, 刘丽, 等. 北柴胡种子内生菌群落结构与多样性[J]. *生物资源*, 2022, 44(1):36—44.
- [31] Liu D, Cai J, He H, *et al.* Anemochore Seeds Harbor Distinct Fungal and Bacterial Abundance, Composition, and Functional Profiles[J]. *Journal of fungi (Basel, Switzerland)*, 2022, 8(1):89.
- [32] Puente M E, Li C Y, Bashan Y. Microbial populations and activities in the rhizoplane of rock—weathering desert plants. II. Growth promotion of cactus seedlings[J]. *Plant Biology*, 2010, 6(5):643—650.
- [33] Sundaramoorthy S, Balabaskar P. Evaluation of combined efficacy of *Pseudomonas fluorescens* and *Bacillus subtilis* in managing tomato wilt caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Fol) [J]. *Plant Pathology Journal*, 2013, 12(4):154—161.
- [34] Khalaf E M, Raizada M N. Bacterial Seed Endophytes of Domesticated Cucurbits Antagonize Fungal and Oomycete Pathogens Including Powdery Mildew[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9:42.
- [35] Díaz Herrera S, Grossi C, Zawoznik M, *et al.* Wheat seeds harbour bacterial endophytes with potential as plant growth promoters and biocontrol agents of *Fusarium graminearum* [J]. *Microbiological Research*, 2016 (186/187):37—43.
- [36] Sobolev V S, Orner V A, Arias R S. Distribution of bacterial endophytes in peanut seeds obtained from axenic and control plant material under field conditions[J]. *Plant and Soil*, 2013, 371(1—2):367—376.
- [37] Rybakova D, Mancinelli R, Wikström M, *et al.* The structure of the *Brassica napus* seed microbiome is cultivar—dependent and affects the interactions of symbionts and pathogens[J]. *Microbiome*, 2017, 5(1):104.
- [38] Kukkurainen S, Leino A, Vahamiko S, *et al.* Occurrence and Location of Endophytic Bacteria in Garden and Wild Strawberry[J]. *HortScience*, 2005, 40(2):348—352.
- [39] White J F, Verma S K. Prologue to book 'Seed Endophytes' [M]. *Seed Endophytes: Biology and Biotechnology*, 2019.
- [40] Ariadna S L, Isabel P, Vincent S, *et al.* Seed Endophyte Microbiome of *Crotalaria pumila* Unpeeled: Identification of Plant—Beneficial Methylobacteria [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(1):291.
- [41] Maruwa C P, Lasse G J, Barbara R H. Isolation and characterization of culturable seed—associated bacterial endophytes from gnotobiotically grown Maramba bean seedlings [J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2016, 92(6):fiw083.
- [42] Vega, F E, Monica P R, Francisco P, *et al.* Endophytic bacteria in *Coffea arabica* L [J]. *Journal of basic microbiology*, 2005, 45(5):371—380.
- [43] López—López A, Rogel M A, Ormeno—Orrillo E, *et al.* *Phaseolus vulgaris* seed—borne endophytic community with novel bacterial species such as *Rhizobium endophyticum* sp. nov [J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2010, 33(6):322—327.
- [44] Mastretta C, Taghavi S, Lelie D, *et al.* Endophytic bacteria from seeds of *Nicotiana tabacum* can reduce cadmium phytotoxicity [J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2009, 11(3):251—267.
- [45] Donnarumma F, Capuana M, Vettori C, *et al.* Isolation and characterisation of bacterial colonies from seeds and in vitro cultures of *Fraxinus* spp. from Italian sites [J]. *Plant biology (Stuttgart, Germany)*, 2011, 13(1):

- 169—176.
- [46] Oehrle N W, Karr D B, Kremer R J, *et al.* Enhanced attachment of *Bradyrhizobium japonicum* to soybean through reduced root colonization of internally seedborne microorganisms [J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2000, 46(7): 600—606.
- [47] Hodgson S, De Cates C, Hodgson J, *et al.* Vertical transmission of fungal endophytes is widespread in forbs [J]. *Ecology and evolution*, 2014, 4(8): 1199—1208.
- [48] 杨立昌, 吴庆珊, 高阳, 等. 基于高通量测序的金钗石斛种子内生菌群落结构组成分析 [J]. *种子*, 2020, 39(8): 94—98.
- [49] Susan H, Catherine D C, Joshua H, *et al.* Vertical transmission of fungal endophytes is widespread in forbs [J]. *Ecology and evolution*, 2014, 4(8): 1199—1208.
- [50] 冯玮娜, 彭培好. 四川牡丹根际微生物及种子内生菌组成 [J]. *东北林业大学学报*, 2020, 48(1): 88—94.
- [51] Khamchatra N M, Dixon K, Chayamarit K, *et al.* Using in situ seed baiting technique to isolate and identify endophytic and mycorrhizal fungi from seeds of a threatened epiphytic orchid, *Dendrobium friedericksianum* Rchb. f. (Orchidaceae) [J]. *Agriculture and Natural Resources*, 2016, 50(1): 8—13.
- [52] Sun B T, Akutse K S, Xia X F, *et al.* Endophytic effects of *Aspergillus oryzae* on radish (*Raphanus sativus*) and its herbivore, *Plutella xylostella* [J]. *Planta*, 2018, 248(3): 705—714.
- [53] Rahmawati N, Isfandito A R, Astuti D I, *et al.* Endophytic Fungi from Surian (*Toona sinensis* Roem) and Antioxidant Potency from its Culture [J]. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2016, 15(1/2): 8—15.
- [54] Shoji M, Andria A, Chinami K, *et al.* Composition of the endophytic filamentous fungi associated with *Cinchona ledgeriana* seeds and production of *Cinchona* alkaloids [J]. *Journal of natural medicines*, 2016, 70(2): 271—275.
- [55] Punja Z K, Collyer D, Scott C, *et al.* Pathogens and molds affecting production and quality of *Cannabis sativa* L [J]. *Frontiers in plant science*, 2019, 10(17): 1120.
- [56] 李向楠, 周稚凡, 刘风路, 等. 云南榧种子内生真菌的分离鉴定及抑菌活性筛选 [J]. *生物灾害科学*, 2016, 39(1): 20—26.
- [57] 刘琳, 孙磊, 张瑞英, 等. 春兰根中可分泌吡啶乙酸的内生细菌多样性 [J]. *生物多样性*, 2010, 18(2): 182—187.
- [58] Choi B, Kim T M, Jeong S, *et al.* Effects of Seed Endophytic Bacteria on Life History and Reproductive Traits in a Cosmopolitan Weed, *Capsella bursa—pastoris* [J]. *Plants*, 2022, 11(19): 2642.
- [59] Shahzad R, Waqas M, Khan A L, *et al.* Seed—borne endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* RWL—1 produces gibberellins and regulates endogenous phytohormones of *Oryza sativa* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 106: 236—243.
- [60] Shahzad R, Khan A L, Bilal S, *et al.* What Is There in Seeds? Vertically Transmitted Endophytic Resources for Sustainable Improvement in Plant Growth [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 24.
- [61] Zhang X, Ma Y N, Wang X, *et al.* Dynamics of rice microbiomes reveal core vertically transmitted seed endophytes [J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 216.
- [62] Puente M E, Li C Y, Bashan Y. Endophytic bacteria in cacti seeds can improve the development of cactus seedlings [J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2009, 66(3): 402—408.
- [63] Ya D, Xin Y L, Yan W, *et al.* The differences and overlaps in the seed—resident microbiome of four Leguminous and three Gramineous forages [J]. *Microbial Biotechnology*, 2020, 13(5): 1461—1476.
- [64] Matsumoto H, Fan X, Wang Y, *et al.* Bacterial seed endophyte shapes disease resistance in rice [J]. *Nature Plants*, 2021, 7(1): 60—72.
- [65] 尹雁玲, 蔡然, 张功良, 等. 植物内生菌增强植物对生物胁迫抗性的研究进展 [J]. *广西植物*, 2023, 43(2): 212—220.
- [66] Wang Y L, Zhang H B. Assembly and Function of Seed Endophytes in Response to Environmental Stress [J]. *J Microbiol Biotechnol*, 2023, 33(9): 1119—1129.
- [67] 郑园园, 李茹美, 金莹, 等. 茄科植物内生细菌对几种病原真菌的作用及抗性物质分析 [C] // 中国植物病理学会. 中国植物病理学会 2008 年学术年会论文集. 2008: 599—600.
- [68] 孙牧笛. 苦豆子内生真菌对宿主生物碱合成积累的信号传导研究 [D]. 银川: 宁夏大学, 2018.
- [69] Rashad E M, Shaheen D M, Al—Askar A A, *et al.* Seed Endophytic *Achromobacter* sp. F23KW as a Promising Growth Promoter and Biocontrol of *Rhizoctonia* Root Rot of *Fenugreek* [J]. *Molecules*, 2022, 27(17): 5546.

- [70] David J M, Raizada M N, Gilbert M T P. Conservation and Diversity of Seed Associated Endophytes in Zea across Boundaries of Evolution, Ethnography and Ecology [J]. PloS one, 2011, 6(6):e20396.
- [71] Scott M, Rani M, Samsatly J, *et al.* Endophytes of industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) cultivars: Identification of culturable bacteria and fungi in leaves, petioles, and seeds [J]. Canadian Journal of Microbiology, 2018, 64 (10):1–17.
- [72] Verma S, White J. Indigenous endophytic seed bacteria promote seedling development and defend against fungal disease in browntop millet (*Urochloa ramosa* L.) [J]. Journal of applied microbiology, 2018, 124(3):764–778.
- [73] Kuźniar A, Włodarczyk K, Grządziel J, *et al.* New Insight into the Composition of Wheat Seed Microbiota [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21 (13) : 4634.
- [74] Tsavkelova E A, Cherdyntseva T A, Botina S G, *et al.* Bacteria associated with orchid roots and microbial production of auxin [J]. Microbiological research, 2007, 162 (1):69–76.
- [75] Choi B, Jeong S, Kim E. Variation of the seed endophytic bacteria among plant populations and their plant growth-promoting activities in a wild mustard plant species, *Capsella bursa-pastoris* [J]. Ecology Evolution, 2022, 12(3) : e8683.
- [76] Soares M, Li H, Kowalski K P, *et al.* Functional role of bacteria from invasive *Phragmites australis* in promotion of host growth [J]. Microbial ecology, 2016, 72: 407–417.
- [77] Satish V, Kathryn K, Marshall B, *et al.* Fungal Disease Prevention in Seedlings of Rice (*Oryza sativa*) and Other Grasses by Growth—Promoting Seed—Associated Endophytic Bacteria from Invasive *Phragmites australis* [J]. Microorganisms, 2018, 6(1):21.
- [78] Sánchez—López A, Pintelon I, Stevens V, *et al.* Seed Endophyte Microbiome of *Crotalaria pumila* Unpeeled: Identification of Plant-Beneficial Methylobacteria [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19 (1):291.
- [79] Sessitsch A, Hardoim P, Döring J, *et al.* Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis [J]. Molecular Plant—Microbe Interactions, 2012, 25(1):28–36.
- [80] Walitang D I, Kim K, Madhaiyan M, *et al.* Characterizing endophytic competence and plant growth promotion of bacterial endophytes inhabiting the seed endosphere of Rice [J]. BMC microbiology, 2017, 17(1):209.
- [81] Parsa S, Garcia—Lemos A M, Castillo K, *et al.* Fungal endophytes in germinated seeds of the common bean, *Phaseolus vulgaris* [J]. Fungal biology, 2016, 120 (5) : 783–790.
- [82] Shen X Y, Cheng Y L, Cai C J, *et al.* Diversity and antimicrobial activity of culturable endophytic fungi isolated from moso bamboo seeds [J]. PloS one, 2014, 9 (4) : e95838.
- [83] Liu J, Nagabhyru P, Schardl C L. *Epichloë festucae* endophytic growth in florets, seeds, and seedlings of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) [J]. Mycologia, 2017, 109(5) : 691–700.
- [84] Punja Z K, Collyer D, Scott C, *et al.* Pathogens and molds affecting production and quality of *Cannabis sativa* L. [J]. Frontiers in plant science, 2019, 10:1120.
- [85] White J F, Kingsley K I, Kowalski K P, *et al.* Disease protection and allelopathic interactions of seed—transmitted endophytic pseudomonads of invasive reed grass (*Phragmites australis*) [J]. Plant and Soil, 2018, 422 (1/2) : 195–208.
- [86] Yang F, Zhang R, Wu X, *et al.* An endophytic strain of the genus *Bacillus* isolated from the seeds of maize (*Zea mays* L.) has antagonistic activity against maize pathogenic strains [J]. Microbial Pathogenesis, 2020, 142: 104074.
- [87] De Bobadilla M F, Vitiello A, Erb M, *et al.* Plant defense strategies against attack by multiple herbivores [J]. Trends in Plant Science, 2022, 27(6):528–535.
- [88] Qin J, Wu M, Liu H, *et al.* Endophyte infection and methyl jasmonate treatment increased the resistance of *Achnatherum sibiricum* to insect herbivores independently [J]. Toxins, 2018, 11(1):7.
- [89] Miiika L, Kari S, Marjo H, *et al.* *Epichloë* Endophyte-Promoted Seed Pathogen Increases Host Grass Resistance Against Insect Herbivory. #13 [J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 12:786619.
- [90] Melchior E A, Smith J K, Schneider L G, *et al.* Effects of endophyte-infected tall fescue seed and red clover isofla-

- vones on rumen microbial populations and physiological parameters of beef cattle [J]. *Translational Animal Science*, 2019, 3(1):315—328.
- [91] Jensen R E, Cabral C, Enkegaard A, *et al.* Flakkebjerg, Denmark. /Raw. Influence of the plant interacting entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* on parasitoid host choice - behavior, development, and plant defense pathways[J]. *Plos One*, 2020, 15(9):e0238943.
- [92] 陈政. 植物修复技术及其在污水处理中的应用探讨[J]. *资源节约与环保*, 2019, 42(12):82.
- [93] 张艳峰. 金属耐性植物内生细菌对油菜耐受与富集重金属的影响及其机制研究[D]. 南京:南京农业大学, 2011.
- [94] 张凯晔. 田菁种子内生菌的分离及其促生功能研究[D]. 太谷:山西农业大学, 2020.
- [95] Wan Y, Luo S, Chen J, *et al.* Effect of endophyte—infection on growth parameters and Cd—induced phytotoxicity of Cd—hyperaccumulator *Solanum nigrum* L.[J]. *Chemosphere*, 2012, 89(6):743—750.
- [96] Zhang X, Li C, Nan Z. Effects of cadmium stress on seed germination and seedling growth of *Elymus dahuricus* infected with the *Neotyphodium* endophyte [J]. *Science China Life Sciences*, 2012, 55(9):793—799.
- [97] Parmar S, Sharma V K, Li T, *et al.* Fungal Seed Endophyte FZT214 Improves *Dysphania ambrosioides* Cd Tolerance Throughout Different Developmental Stages [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12:783475.
- [98] Krasensky J, Jonak C. Drought, salt, and temperature stress—induced metabolic rearrangements and regulatory networks [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(4):1593—1608.
- [99] Szymańska S, Borruso L, Brusetti L, *et al.* Bacterial microbiome of root-associated endophytes of *Salicornia europaea* in correspondence to different levels of salinity [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(25):25420—25431.
- [100] Pal K K, Dey R, Sherathia D N, *et al.* Alleviation of Salinity Stress in Peanut by Application of Endophytic Bacteria & #13 [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12:650771.
- [101] Jiang L, Peng Y, Kim KH, *et al.* *Jeongeuplla avenae* gen. nov. , sp. nov. , a novel β —carotene—producing bacterium that alleviates salinity stress in *Arabidopsis* & #13 [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14:1265308.
- [102] Cheng C, Wang J, Hou W, *et al.* Elucidating the Molecular Mechanisms by which Seed—Borne Endophytic Fungi, *Epichloë gansuensis*, Increases the Tolerance of *Achnatherum inebrians* to NaCl Stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(24):13191.
- [103] 庄伟伟. 银沙槐幼苗对干旱,盐渍及其交叉胁迫反应的研究[D]. 乌鲁木齐:新疆师范大学, 2011.
- [104] Tiwari S, Lata C, Chauhan P S, *et al.* A Functional Genomic Perspective on Drought Signalling and its Crosstalk with Phytohormone—mediated Signalling Pathways in Plants [J]. *Current Genomics*, 2017, 18(6):469—482.
- [105] 覃姚红. 玉米种子内生固氮菌的鉴定及其对小麦生长及抗旱能力影响的研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2014.
- [106] Jeong S, Kim T M, Choi B, *et al.* Invasive *Lactuca serriola* seeds contain endophytic bacteria that contribute to drought tolerance [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1):13307.
- [107] Molinari H B C, Marur C J, Filho J C B, *et al.* Osmotic adjustment in transgenic citrus rootstock Carrizo citrange (*Citrus sinensis* Osb. x *Poncirus trifoliata* L. Raf.) overproducing proline [J]. *Plant Science*, 2004, 167(6):1375—1381.
- [108] Sulman S, Muhammad N, Muhammad Y, *et al.* Exploring Potential of Seed Endophytic Bacteria for Enhancing Drought Stress Resilience in Maize (*Zea mays* L.) [J]. *Sustainability*, 2022, 14(2):673.

Research advances in the growth-promoting and stress resistance mechanisms of seed endophytes

LI Shan-jia^{1,2}, YUAN Ya-ling¹, WU Le-le¹, LI Jiang-yong¹

(1. *College of Life Science and Engineering, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050, China;*

2. *Key Laboratory of Cold and Arid Zone Land Surface Processes and Climate Change, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China*)

Abstract: A diverse community of endophytes colonizes various plant organs. These microorganisms migrate from the environment to the plant through horizontal and vertical transmission. Horizontal transmission occurs via environmental routes such as inter—roots, stomata, some pollinators or flowers, enabling colonization of multiple plant organs. Vertical transmission, in contrast, involves the inheritance of endophytes through seeds to the next generation. These seed endophytes not only promote the plant's own growth and development, but also enhance the plant's ability to tolerate adversities such as salinity, drought, pests and diseases. This review provides an overview of the transmission modes and diversity of seed endophytes, with a focus on recent advances in understanding their roles in plant—microbe symbiosis at the physiological level. We discuss their contributions to promoting plant growth and enhancing plant resistance to biotic stresses (inhibition of pathogens, resistance to herbivores and insects) and abiotic stresses (heavy metal tolerance, salinity tolerance, and drought tolerance). Finally, we explore the future research directions of seed endophytes in terms of colonization, diversity, development of beneficial strains, and mechanisms of growth promotion and stress tolerance.

Key words: seed endophytes; transmissions; diversity; growth-promoting; salt tolerance; drought resistance

(责任编辑:刘建荣)