

丛枝菌根真菌修复重金属污染土壤及增强植物耐性研究进展

苗志加, 孟祥源, 李书缘, 马超, 李晴, 安贺鑫, 赵鑫, 赵志瑞

引用本文:

苗志加, 孟祥源, 李书缘, 马超, 李晴, 安贺鑫, 赵鑫, 赵志瑞. 丛枝菌根真菌修复重金属污染土壤及增强植物耐性研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(2): 252–262.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2022-0731>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

盐土植物提取修复重金属污染盐土研究进展

梁丽琛, 刘维涛, 张雪, 陈晨, 霍晓慧, 李松

农业环境科学学报. 2016, 35(7): 1233–1241 <https://doi.org/10.11654/jaes.2016.07.002>

黄河湿地小白河片区优势植物重金属的富集特征

高静湉, 杜方圆, 李卫平, 韩剑宏, 王晓云, 鲍交琦, 樊爱萍

农业环境科学学报. 2016, 35(11): 2180–2186 <https://doi.org/10.11654/jaes.2016-0335>

植物对土壤钼污染的响应及其耐钼机制研究进展

李路, 胡承孝, 谭启玲, 孙学成

农业环境科学学报. 2022, 41(4): 700–706 <https://doi.org/10.11654/jaes.2021-0357>

不同红麻品种的土壤重金属污染修复潜力对比研究

李文略, 金关荣, 骆霞虹, 安霞, 李苹芳, 朱关林, 陈常理

农业环境科学学报. 2018, 37(10): 2150–2158 <https://doi.org/10.11654/jaes.2018-0381>

植物修复重金属和抗生素复合污染土壤微生物数量和酶活性的变化

周显勇, 刘鸿雁, 刘艳萍, 刘青栋, 涂宇, 顾小凤, 吴龙华

农业环境科学学报. 2019, 38(6): 1248–1255 <https://doi.org/10.11654/jaes.2019-0029>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

苗志加, 孟祥源, 李书缘, 等. 丛枝菌根真菌修复重金属污染土壤及增强植物耐性研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(2): 252–262.

MIAO Z J, MENG X Y, LI S Y, et al. Research progress on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in remediation of heavy metal contaminated soil and enhancement of plant tolerance[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2023, 42(2): 252–262.



开放科学 OSID

丛枝菌根真菌修复重金属污染土壤及增强植物耐性研究进展

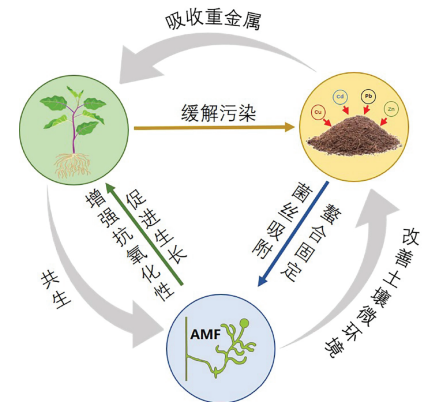
苗志加^{1,2,3,4}, 孟祥源¹, 李书缘¹, 马超¹, 李晴¹, 安贺奎¹, 赵鑫¹, 赵志瑞^{1,2,3*}

(1. 河北地质大学水资源与环境学院, 石家庄 050031; 2. 河北省高校生态环境地质应用技术研发中心, 石家庄 050031; 3. 河北省水资源可持续利用与产业结构协同创新中心, 石家庄 050031; 4. 河北地质大学自然资源资产资本研究中心, 石家庄 050031)

摘要:丛枝菌根真菌(AMF)作为一种能与大多数植物共生的土壤有益菌,其与植物共生形成的菌根体系在提高植物重金属耐性、强化植物修复重金属污染方面发挥着重要作用。为系统阐述AMF在重金属污染土壤中的作用及其增强植物耐性的机制,本文综述了AMF在植物生长及环境治理方面的应用,着重对其在重金属修复方面的效果进行讨论,并总结了其增强植物重金属耐性的机制(生长稀释及限制吸收作用、抗氧化机制、螯合重金属机制、吸附固持重金属机制),以期为AMF在重金属污染环境中的应用提供科学和理论支撑。

关键词:土壤;重金属;植物修复;丛枝菌根真菌;耐性机制

中图分类号:X173;X53 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2023)02-0252-11 doi:10.11654/jaes.2022-0731



Research progress on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in remediation of heavy metal contaminated soil and enhancement of plant tolerance

MIAO Zhijia^{1,2,3,4}, MENG Xiangyuan¹, LI Shuyuan¹, MA Chao¹, LI Qing¹, AN Heluan¹, ZHAO Xin¹, ZHAO Zhirui^{1,2,3*}

(1. College of Water Resources and Environment, Hebei GEO University, Shijiazhuang 050031, China; 2. Hebei Center for Ecological and Environmental Geology Research, Hebei GEO University, Shijiazhuang 050031, China; 3. Hebei Province Collaborative Innovation Center for Sustainable Utilization of Water Resources and Optimization of Industrial Structure, Hebei GEO University, Shijiazhuang 050031, China; 4. Natural Resource Asset Capital Research Center, Hebei GEO University, Shijiazhuang 050031, China)

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) is beneficial soil fungi that coexist with most plants. The mycorrhizal system formed by AMF and plants plays an important role in improving plant heavy metal tolerance and strengthening phytoremediation of heavy metal pollution. To systematically examine the role of AMF in heavy metal-contaminated soil and its mechanism of enhancing plant tolerance, the

收稿日期:2022-07-20 录用日期:2022-09-29

作者简介:苗志加(1984—),男,副教授,主要研究方向为土壤重金属修复。E-mail: Zhijia_miao@163.com

*通信作者:赵志瑞 E-mail: Zhiruizh@163.com

基金项目:国家自然科学基金联合基金项目(U21A2023);河北省创新能力提升计划项目(21553601D);河北省引进国外智力项目(22205018);河北地质大学科技创新团队项目(KJCXTD-2021-09);河北省自然科学基金面上项目(C2021403002)

Project supported: The Joint Funds of the National Natural Science Foundation of China (U21A2023); Hebei Provincial Innovation Ability Promotion Project(21553601D); The Introducing Foreign Intelligence Program of Hebei Province(22205018); The Funding for the Science and Technology Innovation Team Project of Hebei GEO University(KJCXTD-2021-09); The Natural Science Foundation of Hebei Province, China(C2021403002)

application of AMF in plant growth and environmental management was reviewed and discussed, with emphasis on the effects of AMF on heavy metal remediation. The mechanisms of enhanced plant tolerance to heavy metals (growth dilution and limited absorption, antioxidant mechanism, chelating heavy metals mechanism, adsorption, and immobilization of heavy metals) were summarized to provide scientific and theoretical support for the application of AMF in heavy metal-contaminated environment.

Keywords: soil; heavy metal; phytoremediation; arbuscular mycorrhizal fungi; tolerance mechanism

土壤重金属污染是关乎人类健康和粮食安全的重大问题。采矿、冶炼、电子工业、化石燃料燃烧、农业生产等人类活动所产生的重金属是土壤重金属的主要来源^[1-2]。重金属污染具有隐蔽性、难降解、易积累等特点,土壤中过量的重金属可以通过生物链在人体内富集,对人体产生“三致”毒害作用^[3-4],因此土壤重金属污染修复是目前亟需开展的工作。目前,常用的土壤重金属修复方法有物理法、化学法、生物法^[5]。植物修复作为生物法中的一种,其与物理化学方法相比,具有成本低、对土壤没有二次污染及损伤、简单易行等优点^[6],同时也存在植株矮小、生长缓慢、修复效率低、修复时间长等缺点^[7],但是微生物和植物的联合作用可以弥补单一修复技术的缺陷。

丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是一种能与大多数陆地植物建立互惠共生关系的土壤有益菌^[8],可以帮助宿主植物扩大根系,促进植物吸收营养元素及矿物质,刺激菌根分泌抗氧化物质抵御重金属污染胁迫,从而达到提高植物修复效果的目的^[9]。目前,关于接种 AMF 对重金属胁迫下植物生长发育、重金属吸收、分布规律及富集特征方面的影响研究较多,但是关于 AMF 增强植物修复重金属污染的机理研究并不深入。基于此,本文概述了 AMF 对土壤重金属修复的作用效果,并分别从植物、土壤及真菌自身 3 个角度阐述了 AMF 对重金属的解毒机制。

1 AMF 概述

1885 年, Frank 定义了“菌根”这一名词^[10],它是一种高等植物和真菌的特殊共生体,与植物共生的真菌为菌根真菌,其菌丝可延伸到根际周围和土壤中^[11]。按照真菌在植物根系的寄生位置可以将菌根分为内生菌根 (Endomycorrhiza)、外生菌根 (Ectomycorrhiza) 以及内外生菌根 (Ectoendomycorrhiza)^[12]。AMF 是一种内生菌根真菌,其与植物形成的菌根主要包括菌丝体、泡囊和孢子等结构,因在宿主植物根皮层细胞内的“丛枝”结构而得名^[13]。目前研究和应用较多的 AMF 有根孢囊霉属 (*Rhizophagus*) 中的异形根孢囊霉 (*Rhizophagus irregularis*)、根内根孢囊霉 (*Rhizophagus*

intraradices), 球囊霉属中的摩西球囊霉菌 (*Glomus mosseae*), 斗管囊霉属 (*Funneliformis*) 中的摩西斗管囊霉 (*Funneliformis mosseae*)、地斗管囊霉 (*Funneliformis geosporum*), 多样孢囊霉属 (*Diversispora*) 中的地表多样孢囊霉 (*Diversispora epigaea*)^[14-18]等。AMF 广泛分布于各陆地生态系统中,其能与 80%~90% 的陆生植物共生形成菌根结构,这对于维持植物的多样性和生态系统的稳定性有着重要意义^[19]。目前研究表明,AMF 在促进植物生长、增强植物在逆境胁迫下耐性、提高植物修复重金属及有机物污染能力方面都有十分重要的作用。

在植物-真菌-土壤体系中,AMF 菌丝的存在增大了植物根系与土壤的接触面积,从而可以帮助植物根系吸收水分以及营养物质,促进植物生长。很多研究表明,接种 AMF 可以活化根系土壤中氮磷元素,从而提高玉米 (*Zea mays*)、小麦 (*Triticum aestivum*)、大豆 (*Glycine max*) 等主要粮食作物的产量^[20-21],增加苜蓿 (*Medicago sativa*)、白三叶草 (*Trifolium repens*)、黑麦草 (*Lolium perenne*) 等草本植物植株高度、生物量以及根系长度^[22-23]。AMF 促进植物生长的同时能帮助植物抵抗生物和非生物胁迫,提高植物对不良环境的接受程度。生物胁迫包括害虫、杂草及病原菌,其中真菌导致的病害占有统计的 85% 以上^[24]。目前已被报道的具有抗病虫能力的 AMF 有摩西管柄囊霉、地斗管囊霉、摩西球囊霉、地表球囊霉、缩球囊霉、幼套球囊霉、根内根孢囊霉等,其中 90% 以上集中在球囊霉科的球囊霉属和斗管囊霉属^[24]。非生物胁迫主要有干旱、盐碱、重金属等。干旱环境下,AMF 可以显著提高植物的生长指标和光合参数^[25],菌丝可直接吸收部分水分改善植物水分状况^[26],还可诱导相关基因表达间接提高植物的抗旱性^[27]。徐瑶等^[28]发现在 NaCl 胁迫下接种摩西球囊霉能减缓红花的盐胁迫,主要通过以下途径:提高红花渗透调节物质的含量、增强矿质元素的吸收、减少红花对 Na⁺ 的吸收、减少盐对叶绿素合成的干扰及减少膜脂氧化的程度等。面对重金属的毒害,Deram 等^[29]研究了 Cd、Pb 和 Zn 复合污染土壤中 AMF 的定殖情况,发现菌根侵染几

乎完全不受土壤污染的影响,这说明AMF可以抵抗重金属的胁迫。将AMF与重金属修复相关联最早是在2002年,Jamal等^[30]首次发现在Zn和Ni污染土壤中接种AMF可以提高大豆和小扁豆对重金属的吸收效率,从而引发了科研人员对于AMF缓解土壤重金属污染方面的关注。

2 AMF对重金属污染土壤的修复

AMF缓解土壤重金属污染的方式主要是通过影响植物对重金属的吸收,但AMF种类繁多,其功能呈现多样化,因此对于不同宿主植物以及不同重金属的作用效果也不一致。表1总结了近年来关于AMF对重金属修复的相关研究及修复效果。一般来说,接种AMF可促进重金属固定在植物根系部分,减少其向地上部分的迁移。在Cd浓度为 $400\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 条件下分别接种5种AMF,各处理均明显促进了芹菜对Cd的吸收,根部Cd含量、Cd滞留率及富集系数显著提升($P<0.05$),茎叶部Cd含量、迁移率显著降低($P<0.05$)^[9]。Huang等^[39]在4种Pb水平下(0、90、900、3 000 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)对刺槐接种摩西管柄囊霉进行对比实验,结果表明接种菌剂植株的根和茎的Pb积累和转运能力更强,但叶片中的Pb积累和转运能力更低。然而并不是所有的AMF都可以将重金属螯合固定在根部。如沾屑多样孢囊霉可以增加紫花苜蓿地上部分Cd、Zn两种重金属的累积量,减少根部Zn含量^[40],这表明部分AMF也可能促进重金属向地上部分的转移。此

外也有研究表明,AMF在植物根部定殖对植物吸收重金属几乎没有影响^[41]。Citterio等^[42]在 $100\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ Cd和Ni及 $300\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ Cr污染的土壤中接种摩西球囊霉菌,发现与不接种菌剂的植物相比,两者植物器官中的Cd和Cr含量没有统计学差异,并认为植物体内吸收的重金属的分布与土壤重金属含量有关。接种AMF后不同植物对重金属胁迫产生的响应差异较大,甚至同种AMF对于不同品种的同类植物的重金属累积效应也有差距。Chen等^[43]观察到,外来AMF能促进雌性植物根系对Pb的吸收和积累,但对雄性植物根系没有促进作用。宿主植物类型、对菌根依赖强度以及基因型的差异会对AMF的作用效果产生影响^[44]。AMF对植物吸收和转运重金属的效应可以是促进、抑制或不产生影响,但目前AMF与哪些特定的植物联合表现出促进或是抑制作用,尚无一致的结论。

AMF的作用效果还与重金属含量、重金属种类、菌根真菌种类、土壤理化特性、金属之间的竞争、植物-微生物关联类型、植物生长条件和根系密度^[45]、植物对污染物的耐受性和重金属的生物有效性^[46]等诸多因素有关。目前人们关注较多的因素为重金属含量与土壤理化特性的影响。随着土壤重金属污染程度的增加,可能存在一个临界含量,低于该含量时,AMF促进植物对重金属的吸收,而高于该水平时,重金属向寄主植物地上部分的转移受到抑制^[47]。如Zn元素在植物生长过程中发挥着重要作用,是植物体必需的营养元素,但当含量过高时,其也是一种潜在的

表1 AMF修复重金属污染的作用效果

Table 1 Effects of AMF on remediation of heavy metal pollution

重金属 Heavy metal	宿主植物 Host plant	菌种 Culture	修复效果 Remediation effect	参考文献 Reference
Se	玉米	<i>Funneliformis mossea</i> , <i>Claroideoglossum etunicatum</i>	接种组土壤有效Se分别降低12.01%和11.30%,Se从土壤/根向地上部分的转移受到抑制	[31]
Cd	水稻	<i>Rhizophagus intraradices</i>	根细胞壁中果胶和木质素的Cd含量分别增加1.31倍和1.24倍,地上部分Cd含量降低	[32]
Cd、Pb、Zn	玉米(B73)	<i>Funneliformis mosseae</i>	促进叶片累积重金属	[33]
Cd	黑麦草	<i>Glomus etunicatum</i> , <i>Glomus mosseae</i>	根部Cd含量增加29%~30%,枝条Cd含量增加35%	[34]
Cd	金盏花	<i>Glomus versiforme</i>	接种组地上部分富集系数增加13.1%,根部富集系数增加18.7%	[35]
Pb、Cu、As、Hg、Cr	滇重楼	<i>Gigaspora margarita</i> , <i>Gigaspora gigantea</i> , <i>Scutellospora calospora</i> , <i>Scutellospora pellucida</i> , <i>Septoglossum deserticola</i> , <i>Claroideoglossum claroideum</i> 混合菌剂	根内重金属含量增高,根际土壤中Pb、Cu、As、Hg、Cr的残留量平均减少11.32%、16.73%、54.53%、52.33%、30.44%	[36]
Cd	玉米	<i>Funneliformis mosseae</i>	玉米地上部分和地下部分Cd含量分别降低40%和45%,土壤有效态Cd含量降低26%~43%	[37]
Pb、Cd、As	豌豆	<i>Glomus mosseae</i>	Pb和Cd在根中积累量最大,As在茎组织中积累量最大。AMF对Pb、Cd和As的修复效率分别为20.73%、26.41%和2.64%	[38]

有毒金属。Chen等^[48]在石灰性土壤中添加不同比例的Zn(ZnSO_4 溶液)来研究AMF在红三叶草Zn吸收中的作用,结果均显示对应临界施Zn量为 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。这一结果并不是对所有土壤及植物都适用,对于不同土壤类型和植物物种的临界值还需要更准确地确定。一般来说,沙土、轻壤土中孢子密度较大,黏土中较小^[49];有机质、速效氮、速效钾含量较高的土壤AMF丰度及侵染率较大,而pH较大、速效磷含量较高的土壤AMF存活会受到抑制^[50]。因此土壤的理化性质会影响菌根侵染程度,从而间接影响AMF对土壤重金属的修复效果。AMF耐重金属胁迫的规律及上述影响因子发挥的作用机理目前尚不明确,仍需进一步研究。

目前,AMF增强植物修复土壤重金属污染能力这一技术尚未得到广泛应用,其限制因素除AMF作用效果不一、对土壤及植物的限制条件较高外,还与AMF很难进行离体纯培养有关。AMF菌剂扩繁常用的方法有盆栽培养、无土培养、大田培养、离体纯培养和离体双重培养^[51]。其中盆栽培养成本低廉、操作简单,是目前应用最为广泛的菌剂培养方法,但是其缺点是培养周期长、培养效率较低。无土培养对配置要求较高,需要专业设备和技术人员,成本较为昂贵,并不能作为主要的菌剂生产手段。大田培养成本最低,可快速获得大量菌剂,但得到的真菌孢子不易收集且不够纯净。AMF的离体纯培养方法还处于探索阶段,目前没有取得突破性进展,因此限制了其在各领域的深入研究及其在生产中的大规模应用^[52-53]。我国也已经分离获得了多个高效菌株,但由于市场需求有限、技术体系不成熟及缺乏投入,尚未实现实验菌剂的大规模工厂化生产和广泛的商品化应用^[54]。

3 AMF增强植物重金属耐性机制

AMF促进植物吸收重金属,提高其对重金属耐受性,减小重金属毒害作用的机制十分复杂。在共生系统中,土壤、植物以及真菌自身对于重金属胁迫都会发生系列变化以进行防御,AMF可以作为植物和土壤之间的桥梁,在吸收、转运、固定重金属过程中发挥重要作用。一方面,AMF可以通过改善植物的生长状况、调节转运蛋白抑制重金属吸收、增强植物抗氧化能力等途径提高植物对重金属胁迫的抗性;另一方面,AMF可以通过菌丝吸附固持重金属、分泌有机酸螯合重金属、改变重金属有效态含量等途径减缓重金属对植物的毒害作用。以下分别从生长稀释及限制吸收作用、抗氧化机制、螯合重金属机制、吸附固持

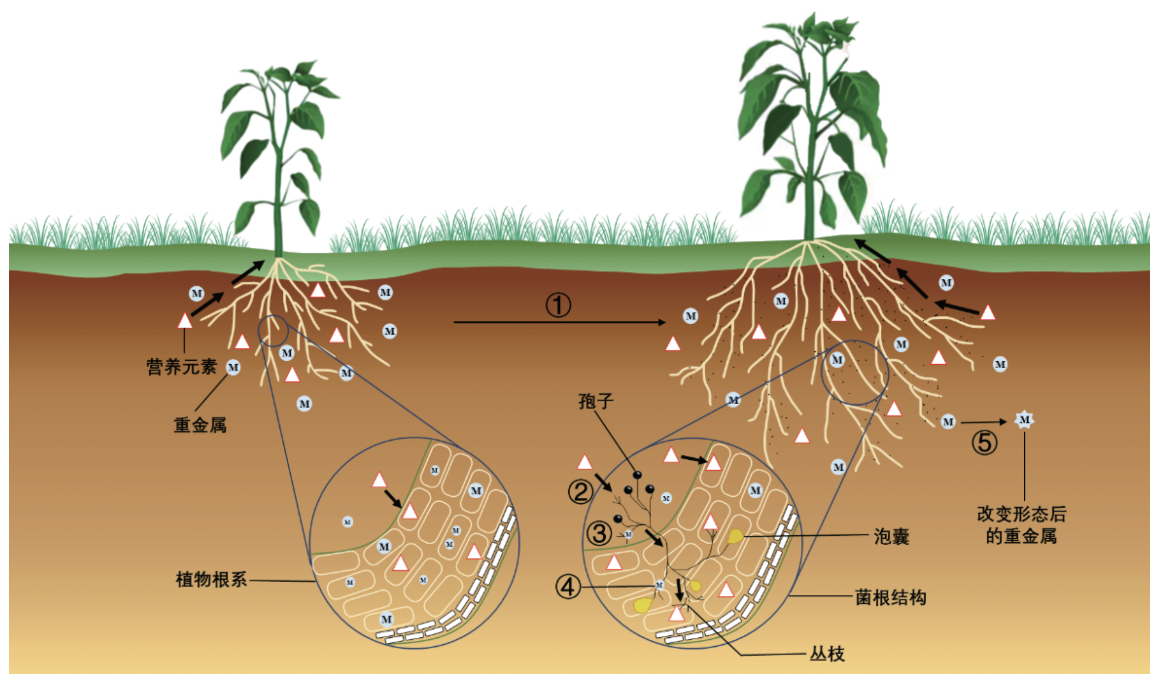
重金属机制4个方面来详细阐述。

3.1 生长稀释及限制吸收作用

许多研究报道,接种AMF能够增加植物根系对微量元素及矿物质等营养元素的吸收,帮助植物吸收水分,使植物各生长指标得到改善^[55-57],如图1中的①、②过程。这种生长刺激与以下事实有关:AMF将吸收网络延伸到根际的养分消耗区之外,从而可以接触到更大体积的土壤^[58-59]。此外,真菌菌丝远比根细,因此能够穿透较小的气孔并吸收更多的营养^[60]。在Cd胁迫下,接种AMF能显著提高Cd污染土壤中植物新梢的氮磷含量^[61]。Sudová等^[62]从污染基质中分离出来的AMF密集定殖片段中的P和Pb的浓度显著高于非定殖片段,这表明真菌结构除积累重金属外还可以累积矿质营养元素。P是植物生长所必需的营养元素,它在土壤中是不可移动的,大部分P与有机分子或矿物表面结合,植物根系自身对P的利用率较低^[63]。AMF可以辅助吸收P元素,通过AMF辅助途径可提供高达80%的无机磷^[64-65]。真菌菌丝一方面增加宿主植物根表面积以吸收更多的P,另一方面也能水解有机磷。菌丝吸收无机磷后将其运送到根内丛枝结构中,从而与宿主交换营养物^[66]。除此之外,AMF可以通过调控磷酸盐转运蛋白基因表达来加速宿主植物对磷酸盐的吸收,Gao等^[67]的研究表明,根内球囊霉菌与棉花共生,可使棉花根和叶中磷酸盐转运蛋白家族基因激活和上调,棉花生物量中的P含量提高了43.27%。AMF也可以帮助植物吸收N、Ca、S、K、Zn等其他营养元素。通过对上述元素的吸收,植物中的重金属相对含量能够减少,这一过程可以解释为“生长稀释”效应^[48,68-70]。

AMF刺激植物根系分泌的有机酸等物质影响土壤微生物群落的组成,间接改变宿主植物根系周围土壤的理化性质,改善土壤养分^[71],并通过促进植物对营养元素的吸收稀释植物体内重金属含量,达到解毒的目的。Jansa等^[72]曾表明AMF与土壤微生物之间是互利共生的关系。AMF菌丝分泌物优先被菌丝体表面或附近的特定微生物群落利用,而与AMF相关的微生物通过微生物介导的氮矿化、氮固定和磷增溶作用,又为真菌提供专属的氮磷等其他不可利用的养分。袁丽环等^[73]的研究表明翅果油树幼苗接种AMF后,根面上的细菌、放线菌、固氮菌的数量显著增加,植物可吸收利用的氮磷含量增高。

植物体内的转运蛋白在限制重金属吸收过程中发挥着重要作用,AMF定殖可以影响部分转运蛋白



①~⑤分别为AMF增强植物耐性机制的5个过程:①帮助植物扩大根系范围;②促进植物营养物质吸收过程;③菌丝吸附重金属过程;④将重金属固持在菌根共生结构中;⑤球囊霉素、有机酸等物质改变重金属形态,降低其生物有效性及毒性

①~⑤ are the five processes of AMF that enhance plant tolerance: ①Helping plants expand their root range; ②Promoting the process of plant nutrients; ③Process of heavy metal adsorption by mycelium; ④The heavy metals are retained in the mycorrhizal symbiosis structure; ⑤GRSP, organic acids, and other substances change the morphology of heavy metals and reduced their bioavailability and toxicity

图1 AMF增强宿主植物重金属抗性机制示意图(根据陈保冬等^[58]修改)

Figure 1 Mechanism of AMF enhancing heavy metal resistance in host plants(revision after Chen et al^[58])

的编码基因表达^[74-75]。这些蛋白包括锌转运蛋白、金属硫蛋白、90kD热休克蛋白以及谷胱甘肽转移酶等^[76]。上述蛋白的基因表达受到抑制会降低植物对重金属的吸收程度,从而达到解毒的目的。Sun等^[31]在Se胁迫的土壤中接种AMF,发现AMF与玉米共生降低了Se吸收相关离子转运蛋白基因(*ZmPhl2*、*ZmNIP2*;1、*ZmSultr1*;3)的表达,Se从土壤到玉米根系的跨膜转运过程受到抑制。除Se外,也有研究发现,AMF可以降低As、Cd、Cu、Zn等相关离子转运蛋白基因的表达^[77]。

3.2 抗氧化机制

当植物受到重金属胁迫时,其体内分泌的抗氧化酶等渗透调节物质可以清除金属诱导的活性氧化自由基(ROS),减轻重金属对植物的氧化损害,提高植物的耐性。在金属胁迫下,植物体内的抗氧化酶含量降低,AMF可以调节抗氧化酶系统,减少植物细胞内ROS的积累,减轻膜脂过氧化程度,确保物质运输和能量传递^[78]。杨玉荣^[79]通过对比盆栽实验,发现AMF接种明显增强了Pb胁迫条件下刺槐幼苗叶片中超氧化物歧化酶、谷胱甘肽过氧化物酶、抗坏血酸过氧化

物酶活性,AMF通过促进宿主植物的抗氧化酶活性提高植物的抗逆性。

3.3 螯合重金属机制

重金属污染程度较高的土壤中,AMF自身细胞内外及宿主植物根系都会分泌相关物质对重金属进行抵御,以增加土壤中重金属的稳定性,减少对植物的毒害作用。AMF分泌物(如细胞壁分泌的黏液、聚磷酸盐、有机酸根离子、无机酸根离子等)可以螯合过量的重金属,阻碍重金属的迁移^[80]。重金属胁迫下,AMF也能刺激植物根系有机酸的分泌。这些分泌物包括氨基酸、糖类、酚类、次生代谢产物等低分子量分泌物和多糖、蛋白质等高分子量分泌物^[79]。根系有机酸具有一个或多个羟基、氨基或羧基等活性官能团,在土壤-根界面与重金属离子发生络合-解离作用,活化土壤中的营养元素,将离子态的金属转变为毒性较低或者无毒的螯合态,从而降低重金属离子对植物细胞的毒害作用^[81]。一些超累积植物已被证实可以通过释放有机酸来缓解重金属胁迫,如超累积植物叶芽鼠耳芥根部分泌的苹果酸和柠檬酸可螯合Zn离子^[82]。此外,有机酸对重金属的另一作用为改变根际

土壤pH,进而影响土壤中重金属的有效性。*Claroideoglomus etunicatum* 真菌侵染玉米可显著促进根系分泌有机酸,从而降低pH及As的生物有效性,抑制玉米对As的吸收,但该菌作用于蜈蚣草会得到相反的结果^[83]。张慧娟^[84]发现接种AMF能降低刺槐根系分泌有机酸的总量,从而显著提高根际土壤pH,土壤中离子交换态Pb含量随pH升高而减少,进而减轻了Pb胁迫对刺槐的毒害作用。上述分析表明,AMF对植物根系有机酸分泌的影响效果并不一致,因此在评价其影响时应该考虑AMF种类、宿主植物类型、土壤自身理化性质等多方面因素。

AMF还可以分泌一种疏水、耐热、顽抗的糖蛋白——球囊霉素相关蛋白(Glomalin-related soil protein, GRSP),它包含在菌丝和孢子壁中^[85],在菌丝和孢子衰老后被释放到土壤和沉积物中。GRSP的有利位置可以帮助菌丝黏附在污染物表面,有助于将重金属固定在土壤-菌丝界面^[86],图1中④过程可以表示重金属被阻滞在菌根共生结构中。González-Chávez等^[87]分别用柠檬酸、硼酸和盐酸多次解吸与GRSP溶液结合的Cu,发现Cu很难被全部解吸下来,解吸后Cu含量占解吸前含量的7.2%~12.0%,这说明球囊霉素对土壤中重金属有强化学络合作用,可降低这些元素的生物可利用性和毒性风险。Wang等^[88]通过主成分分析表明,9种重金属的综合指标与GRSP含量呈正相关,GRSP的大量分布可以提高重金属的固定潜力^[89]。有机酸及GRSP可改变重金属的形态从而降低重金属在土壤中的迁移及其生物有效态含量,如图1中⑤过程所示。

3.4 吸附固持重金属机制

AMF的根外菌丝能够吸附部分重金属(图1中的③过程)。利用菌丝与植物根系直径差异悬殊这一特点,可以采用玻璃珠分室培养系统收集菌丝,研究菌丝对重金属的吸附。陈保冬等^[90]发现离体真菌菌丝能够吸附Mn、Zn和Cd,吸附量分别为自身干物质量的1.6%、2.8%和13.3%。AMF菌丝通过自身吸附作用将重金属阻拦在植物根系外,减少进入植物体内的重金属含量,即AMF的“过滤机制”。同时庞大的菌丝体系可以增大植物根系与土壤接触位点,增加对重金属的吸附量^[91]。

AMF菌丝中存在的转运蛋白在缓解重金属毒害及重金属区域化过程中起到重要作用。从*Glomus intraradices* 中分离出来的*GintABC1* 基因可以诱导ATP结合子转运蛋白将重金属(如Cu、Cd等)络合物

转运至液泡中^[92];其根外菌丝中的Zn转运蛋白与AMF缓解Zn毒害及Zn的区域化有关^[7]。当重金属进入根细胞后,生物体常会将重金属稳定在某一特定部位从而降低关键生理功能部位重金属含量,在这一过程中部分重金属限制基因开始发挥作用,AMF的存在也可以调控植物相关基因的表达。如*HMA3* 基因可以将Cd螯合到根细胞的液泡中,从而降低Cd从根到地上部分的易位率^[93-94]。接种摩西管柄囊霉菌后*HMA3* 基因表达上调,这与根中Cd含量较高,地上部分Cd含量较低的结果一致^[95]。表2总结了接种AMF对相关转运蛋白基因表达调控的结果,证明了AMF可以通过阻滞重金属进入细胞、降低植物对重金属的吸收转运、根部细胞螯合重金属、刺激宿主合成植物螯合素等途径减缓重金属毒性。但没有直接证据表明AMF可以直接调控植物体内相关基因表达,这也可能是接种AMF后植物体的生理响应对相关基因的表达产生了影响。部分研究认为AMF菌丝分隔重金属,降低植物重金属含量,同时也会抑制这些转运基因的表达。Motaharpoor等^[104]的研究表明,接种AMF会使污染土壤中植物螯合素合酶合成基因(*MSPCS1*)、金属硫蛋白合成基因(*MSMT2*)、两种转运基因(*MsIRT1* 和 *MsNRAMP1*)的转录丰度降低,这可能是菌丝的金属隔离使根细胞中的Cd浓度不足,无法诱导上述基因的表达。AMF对重金属吸收相关离子转运蛋白基因表达的调节作用可能与不同植物在不同生长期和不同环境条件下的特定重金属含量有关。到目前为止,关于AMF对重金属胁迫下植物吸收相关离子的分子学机制研究尚在起步阶段,AMF对重金属的分子响应常伴随植物体内重金属含量和矿物质营养状况的变化,因此难以判断AMF是直接调控还是间接调控基因的表达^[58]。明确AMF对于重金属胁迫下基因表达的直接作用,系统阐述AMF增强植物重金属抗性分子学机制是未来要开展的工作。

4 总结与展望

(1)随着土壤及农产品重金属超标问题的出现,土壤污染治理技术也得到重视。丛枝菌根真菌(AMF)强化植物修复重金属污染是一种绿色健康、经济有效的修复手段。但目前该技术仍有很多局限,如修复时间较长,对于复合污染土壤修复效果不佳,对土壤肥力、水分的自然和人为条件要求较高,这些缺点导致大部分研究只是停留在实验室阶段,并不能投

表2 AMF调控相关转运蛋白基因表达的结果
Table 2 Results of AMF regulating gene expression of related transporters

菌种 Culture	宿主植物 Host plant	重金属 Heavy metal	转运蛋白家族 Transporter family	转运蛋白相关基因 Transporter-related gene	功能 Function	AMF对基因表达的影响 Effects of AMF on gene expression	参考文献 Reference
<i>Glomus intraradices</i>	胡萝卜 Ri-T DNA 转化根	Zn	阳离子扩散蛋白 (CDF)家族	<i>GintZnT1</i>	编码 Zn 转运蛋白 (<i>GintZnT1</i>), 将细胞质内的 Zn 隔离或外排	上调	[96]
<i>Funneliformis mosseae</i>	高羊茅 (<i>Festuca arundinacea</i>)	Ni	ABC 转运蛋白超家族	ABC 转运蛋白基因	编码 ABC 型转运蛋白, 介导多种细胞转运过程, 如潜在有毒化合物的排泄和重金属耐受性	在根中的表达上调	[97]
<i>Gigaspora margarita</i>	紫云英 (<i>Astragalus sinicus</i>)	Zn	ZIP 家族蛋白	<i>AsZIP2</i>	编码 Zn 转运蛋白	下调	[98]
<i>Glomus versiforme</i>	旱稻	Cd	自然抗性相关巨噬细胞蛋白 (NRAMP) 家族	<i>Nramp5</i>	编码 Cd 转运蛋白, 吸收、转运重金属 Cd	下调	[99]
<i>Rhizophagus irregularis</i>	毛果杨 (<i>Populus trichocarpa</i>)	Zn、Cd	MT2 亚家族	<i>PtMT2b</i>	编码金属硫蛋白, 结合一系列过渡金属离子	在根中的表达上调	[100]
<i>Rhizophagus intraradices</i>	水稻	Cd	自然抗性相关巨噬细胞蛋白 (NRAMP) 家族	<i>Nramp5</i>	负责 Mn 和 Cd 从外部溶液运输到根细胞	在根中的表达较低	[95]
<i>Rhizophagus intraradices</i>	水稻	Cd		<i>HMA3</i>	将 Cd 隔离到根细胞的液泡中	在根中的表达较低	[95]
<i>Rhizophagus intraradices</i>	狼牙刺 (<i>Sophora viciifolia</i> Hance.)	As		<i>SvPCS1</i>	合成植物络合素, 螯合重金属, 并将重金属转移至液泡中	在叶和根中的基因表达上调	[101]
<i>Funneliformis fasciculatum</i>	黑麦草 (<i>Lolium perenne</i> L.)	Ni	液泡膜固有蛋白 (TIPs) 亚家族	<i>Lptip1</i> ; <i>1</i> , <i>Lptip1</i> ; <i>2</i>	编码水通道蛋白, 介导水和小分子穿过液泡膜的运输	在根和芽中的基因表达上调	[102]
<i>Glomus mosseae</i>	银白杨 (<i>Populus alba</i>)	Cu、Zn	多基因家族	<i>PaMT1</i> 、 <i>PaMT2</i> 、 <i>PaMT3</i>	编码金属硫蛋白, 可以结合重金属或者作为抗氧化剂发挥作用	上调	[103]

入到实际应用中。如何解决上述缺陷,是目前研究的重点和难点。

(2)AMF 增强植物在重金属胁迫下的耐受机理十分复杂且受到诸多因素的影响,本文只是简单地综述了其中几个重要因素,对于此方面的研究仍在继续。此外,分子生物学的发展有助于 AMF 修复土壤重金属机理的研究。虽然目前也有一些报道从分子生物学角度分析了 AMF 的作用机制,但是 AMF 是否直接作用于植物基因表达的调控,又是怎样诱导植物分泌某些聚合物的问题目前尚不清楚,有待继续研究。

(3)目前,AMF 的离体培养以及工业化菌剂的制备仍是亟待解决的技术难题,解决这一问题将会对联合修复技术在实际应用中的发展提供帮助。

参考文献:

[1] LIU L W, LI W, SONG W P, et al. Remediation techniques for heavy metal-contaminated soils: Principles and applicability[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 633(15):206-219.
[2] NIROUMAND H, NAZIR R, KASSIM K A. The performance of electrochemical remediation technologies in soil mechanics[J]. *International Journal of Electrochemical Science*, 2012, 7(6):5708-5715.

[3] 徐建明, 孟俊, 刘杏梅, 等. 我国农田土壤重金属污染防治与粮食安全保障[J]. 中国科学院院刊, 2018, 33(2):153-159. XU J M, MENG J, LIU X M, et al. Control of heavy metal pollution in farmland of China in terms of food security[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2018, 33(2):153-159.
[4] 强承魁, 秦越华, 丁永辉, 等. 徐州地区麦田土壤和小麦籽实重金属污染特征分析[J]. 生态环境学报, 2016, 25(6):1032-1038. QIANG C K, QIN Y H, DING Y H, et al. Pollution characteristics of heavy metals in soils and wheat grains in Xuzhou area[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2016, 25(6):1032-1038.
[5] 串丽敏, 赵同科, 郑怀国, 等. 土壤重金属污染修复技术研究进展[J]. 环境科学与技术, 2014, 37(120):213-222. CHUAN L M, ZHAO T K, ZHENG H G, et al. Research advances in remediation of heavy metal contaminated soils[J]. *Environmental Science & Technology*, 2014, 37(120):213-222.
[6] AN Q, AAMIR M, MAO S, et al. Current pollution status, spatial features, and health risks of legacy and emerging halogenated flame retardants in agricultural soils across China[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 803:150043.
[7] 祖艳群, 卢鑫, 湛方栋, 等. 丛枝菌根真菌在土壤重金属污染植物修复中的作用及机理研究进展[J]. 植物生理学报, 2015, 51(10):1538-1548. ZU Y Q, LU X, ZHAN F D, et al. A review on roles and mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of

- heavy metals-polluted soils[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(10): 1538-1548.
- [8] 刘双洋. 丛枝菌根真菌对水稻镉胁迫响应及其转运过程的影响研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2015. LIU S Y. The research on response to cadmium stress and transport process of rice under infection of arbuscular mycorrhizal fungi[D]. Harbin: Harbin Institute of Technology, 2015.
- [9] 何红君. 丛枝菌根真菌接种对Cd胁迫下芹菜生长、生理及富集特征的影响[J]. 东北农业科学, 2020, 45(3): 70-75. HE H J. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the growth, physiology and accumulation characteristics of celery (*Apium graveolens* L.) under cadmium stress[J]. *Journal of Northeast Agricultural Sciences*, 2020, 45(3): 70-75.
- [10] FRANK A B. Ueber die auf wurzelsymbiose beruhende ernahrung gewisser baume durch unterirdische pilze[J]. *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 1885, 3: 128-145.
- [11] GANUGI P, MASONI A, PIETRAMELLARA G, et al. A review of studies from the last twenty years on plant-arbuscular mycorrhizal fungi associations and their uses for wheat crops[J]. *Agronomy*, 2019, 9(12): 840.
- [12] 郭秀珍, 毕国昌. 林木菌根及其应用技术[M]. 北京: 中国林业出版社, 1989. GUO X Z, BI G C. Forest mycorrhiza and its application technology[M]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 1989.
- [13] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007. LIU R J, CHEN Y L. Mycorrhizology[M]. Beijing: Science Press, 2007.
- [14] BAHRAMABADI E Z, NAZOORI F. Effects of mycorrhizal symbiosis and drying methods on physiological traits of carthamus tinctorius flowers[J]. *Journal of Medicinal Plants and By-Products*, 2022, 11: 1-10.
- [15] CHANDRA P, SINGH A, PRAJAPAT K, et al. Native arbuscular mycorrhizal fungi improve growth, biomass yield, and phosphorus nutrition of sorghum in saline and sodic soils of the semi-arid region[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 201: 104982.
- [16] SCHREINER R, TIAN T. Performance of taxonomically diverse native isolates of mycorrhizal fungi in symbiosis with young grapevine [J]. *HortScience*, 2022, 57(9): 1135-1144.
- [17] JERBI M, LABIDI S, LARUELLE F, et al. Mycorrhizal biofertilization improves grain yield and quality of hulless Barley (*Hordeum vulgare* ssp. *nudum* L.) under water stress conditions[J]. *Journal of Cereal Science*, 2022, 104: 103436.
- [18] BOUTASKNIT A, BASLAM M, MEDDICH A, et al. Assemblage of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi and green waste compost enhance drought stress tolerance in carob (*Ceratonia siliqua* L.) trees[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 22835.
- [19] 王发园, 林先贵. 丛枝菌根在植物修复重金属污染土壤中的作用[J]. 生态学报, 2007, 27(2): 793-801. WANG F Y, LIN X G. Role of arbuscular mycorrhizae in phytoremediation of heavy metal-contaminated soils[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2): 793-801.
- [20] SELVAKUMAR G, SHAGOL C C, KIM K, et al. Spores associated bacteria regulates maize root K⁺/Na⁺ ion homeostasis to promote salinity tolerance during arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1): 109.
- [21] TIAN H, DRIJBER R, ZHANG J, et al. Impact of long-term nitrogen fertilization and rotation with soybean on the diversity and phosphorus metabolism of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi within the roots of maize (*Zea mays* L.)[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2013, 164: 53-61.
- [22] 毕银丽, 张家毓, 王坤, 等. 绿肥翻压接种丛枝菌根真菌和深色有隔内生真菌对玉米生长及氮素利用的影响[J]. 土壤通报, 2022, 53(4): 890-896. BI Y L, ZHANG J Y, WANG K, et al. Nitrogen conversion rate of maize after inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2022, 53(4): 890-896.
- [23] 吴慧, 陈保冬, 朱永官, 等. AMF对铁尾矿区草本植物生长参数、营养吸收及种间竞争的影响[J]. 草业科学, 2022, 39(3): 465-473. WU H, CHEN B D, ZHU Y G, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth parameters, nutrient absorption, and interspecific competition of herbs on iron tailings[J]. *Pratacultural Science*, 2022, 39(3): 465-473.
- [24] 陈涛, 段廷玉. 丛枝菌根真菌影响植物病害的研究进展[J]. 草业科学, 2021, 38(6): 1097-1109. CHEN T, DUAN T Y. Research progress of arbuscular mycorrhizal fungi affecting plant diseases[J]. *Pratacultural Science*, 2021, 38(6): 1097-1109.
- [25] 张珊珊, 康洪梅, 杨文忠, 等. 干旱胁迫下AMF对云南蓝果树幼苗生长和光合特征的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(21): 6850-6862. ZHANG S S, KANG H M, YANG W Z, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and photosynthetic characteristics of *Nyssa yunnanensis* seedlings under drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(21): 6850-6862.
- [26] 李涛, 杜娟, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根提高宿主植物抗旱性分子机制研究进展[J]. 生态学报, 2012, 32(22): 7169-7176. LI T, DU J, HAO Z P, et al. Molecular basis for enhancement of plant drought tolerance by arbuscular mycorrhizal symbiosis: A mini-review[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(22): 7169-7176.
- [27] 喻志, 梁坤南, 黄桂华, 等. 丛枝菌根真菌对植物抗旱性研究进展[J]. 草业科学, 2021, 38(4): 640-653. YU Z, LIANG K N, HUANG G H, et al. Research progress on the mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi on drought resistance in plants[J]. *Pratacultural Science*, 2021, 38(4): 640-653.
- [28] 徐瑶, 樊艳, 俞云鹤, 等. 丛枝菌根真菌对盐胁迫下红花幼苗生长及耐盐生理指标的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(12): 3395-3402. XU Y, FAN Y, YU Y H, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on the growth and physiological salt tolerance parameters of *Carthamus tinctorius* seedlings under salt stress[J]. *Chinese Journal of Ecology* 2014, 33(12): 3395-3402.
- [29] DERAM A, LANGUEREAU F, HALUWYN C V. Mycorrhizal and endophytic fungal colonization in *Arrhenatherum elatius* L. roots according to the soil contamination in heavy metals[J]. *Soil and Sediment Contamination: An International Journal*, 2011, 20(1): 114-127.
- [30] JAMAL A, AYUB N, USMAN M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance zinc and nickel uptake from contaminated soil by soybean and lentil[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2002, 4(3):

- 205–221.
- [31] SUN C Y, YANG Y S, ZEESHAN M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi reverse selenium stress in *Zea mays* seedlings by improving plant and soil characteristics[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 228: 113000.
- [32] GAO M Y, CHEN X W, HUANG W X, et al. Cell wall modification induced by an arbuscular mycorrhizal fungus enhanced cadmium fixation in rice root[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 416: 125894.
- [33] YIN Z P, ZHANG Y, HU N, et al. Differential responses of 23 maize cultivar seedlings to an arbuscular mycorrhizal fungus when grown in a metal-polluted soil[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 789: 148015.
- [34] HAN Y, ZVEUSHE O K, DONG F, et al. Unraveling the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on cadmium uptake and detoxification mechanisms in perennial ryegrass (*Lolium perenne*) [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 798: 149222.
- [35] LEI L L, ZHU Q Y, XU P X, et al. The intercropping and arbuscular mycorrhizal fungus decrease Cd accumulation in upland rice and improve phytoremediation of Cd-contaminated soil by *Sphagneticola calendulacea* (L.) Pruski[J]. *Journal of Environmental Management*, 2021, 298: 113516.
- [36] 郎佳琪, 赵顺鑫, 王丹, 等. 丛枝菌根真菌对滇重楼根际土壤、须根和根茎中重金属元素的影响[J]. 天然产物研究与开发, 2022, 34(8): 1374–1384. LANG J Q, ZHAO S X, WANG D, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metals in rhizosphere soil, fibrous roots and rhizomes of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis* [J]. *Natural Product Research and Development*, 2022, 34(8): 1374–1384.
- [37] 张金秀, 苏琳, 蒋明, 等. 丛枝菌根真菌减少污染土壤Cd淋溶流失的效应研究[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(9): 1936–1943. ZHANG J X, SU L, JIANG M, et al. Effect of AMF on Cd leaching loss in contaminated soil and its preliminary mechanism[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2022, 41(9): 1936–1943.
- [38] CHATURVEDI R, FAVAS P J C, PRATAS J, et al. Harnessing *Pisum sativum*–*Glomus mosseae* symbiosis for phytoremediation of soil contaminated with lead, cadmium, and arsenic[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2020, 23(3): 279–290.
- [39] HUANG L, CHEN D, ZHANG H, et al. Funneliformis *mosseae* enhances root development and Pb phytostabilization in *Robinia pseudoacacia* in Pb-contaminated soil[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2591.
- [40] 黄晶, 凌婉婷, 孙艳娣, 等. 丛枝菌根真菌对紫花苜蓿吸收土壤中镉和锌的影响[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(1): 99–105. HUANG J, LING W T, SUN Y D, et al. Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the uptake of cadmium and zinc by alfalfa in contaminated soil[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(1): 99–105.
- [41] DIETTERIC L H, GONNEAU C, CASPER B B. Arbuscular mycorrhizal colonization has little consequence for plant heavy metal uptake in contaminated field soils[J]. *Ecological Application*, 2017, 27(6): 1862–1875.
- [42] CITTERIO S, PRATO N, FUMAGALLI P, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* induces growth and metal accumulation changes in *Cannabis sativa* L.[J]. *Chemosphere*, 2005, 59(1): 21–29.
- [43] CHEN L H, HU X W, YANG W Q, et al. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on sex-specific responses to Pb pollution in *Populus cathayana* [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, 113: 460–468.
- [44] 申鸿. 丛枝菌根(AM)对重金属污染耐受机理研究[D]. 重庆: 西南农业大学, 2004. SHEN H. Studies on the mechanisms of arbuscular mycorrhizae(AM) in heavy metals tolerance[D]. Chongqing: Southwest Agricultural University, 2004.
- [45] LEBEAU T, BRUAD A, JÉZÉQUEL K. Performance of bioaugmentation. Assisted phytoextraction applied to metal contaminated soils: A review[J]. *Environmental Pollution*, 2008, 153: 497–522.
- [46] YANG Y, HAN X, LIANG Y, et al. The combined effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and lead (Pb) stress on Pb accumulation, plant growth parameters, photosynthesis, and antioxidant enzymes in *Robinia pseudoacacia* L.[J]. *PLoS One*, 2015, 10(12): e0145726.
- [47] CHRISTIE P, LI X L, CHEN B D. Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc[J]. *Plant and Soil*, 2004, 261(1/2): 209–217.
- [48] CHEN B D, LI X L, TAO H Q, et al. The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc[J]. *Chemosphere*, 2003, 50(6): 839–846.
- [49] 张旭红. 丛枝菌根真菌在不同土壤环境因子下的适应性研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2003. ZHANG X H. The adaptability of arbuscular mycorrhizal fungi to different soil environmental factors[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2003.
- [50] 张鑫, 裴宗平, 孙干, 等. 紫花苜蓿根际丛枝菌根真菌与土壤理化性质的相关性研究[J]. 北方园艺, 2016(13): 172–177. ZHANG X, PEI Z P, SUN G, et al. Correlation between physicochemical properties of rhizosphere soil and arbuscular mycorrhizae fungi in *Medicago sativa* L. grassland[J]. *Northern Horticulture*, 2016(13): 172–177.
- [51] 温莉莉, 梁淑娟, 宋鸽. 丛枝菌根(AM)真菌扩繁方法的研究进展[J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(6): 92–96. WEN L L, LIANG S J, SONG G. Advance of cultural methods for arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2009, 37(6): 92–96.
- [52] 梁林洲, 陈香, 董晓英, 等. 丛枝菌根真菌邻域专利情报分析[J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(12): 2127–2136. LIANG L Z, CHEN X, DONG X Y, et al. Analysis of patents on arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(12): 2127–2136.
- [53] SELVAKUMAR G, SHAGOL C, KANG Y, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi spore propagation using single spore as starter inoculum and a plant host[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2018, 124: 1556–1565.
- [54] 陈保冬, 于萌, 郝志鹏, 等. 丛枝菌根真菌应用技术研究进展[J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 1035–1046. CHEN B D, YU M, HAO Z P, et al. Research progress in arbuscular mycorrhizal technology[J].

- Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(3):1035–1046.
- [55] NAKMEE P S, TECHAPINYAWAT S, NGAMPASIT S. Comparative potentials of native arbuscular mycorrhizal fungi to improve nutrient uptake and biomass of *Sorghum bicolor* Linn.[J]. *Agricultural and Natural Resources*, 2016, 50(3):173–178.
- [56] BONA E, CANTAMESSA S, MASSA N, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting pseudomonads improve yield, quality and nutritional value of tomato: A field study[J]. *Mycorrhiza*, 2016, 27:1–11.
- [57] SONG Z H, BI Y L, ZHANG J. Arbuscular mycorrhizal fungi promote the growth of plants in the mining associated clay[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1):1–9.
- [58] 陈保冬, 张莘, 伍松林, 等. 丛枝菌根影响土壤-植物系统中重金属迁移转化和累积过程的机制及其生态应用[J]. 岩矿测试, 2019, 38(1):1–25. CHEN B D, ZHANG X, WU S L, et al. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in heavy metal translocation, transformation and accumulation in the soil-plant continuum: Underlying mechanisms and ecological implications[J]. *Rock and Mineral Analysis*, 2019, 38(1):1–25.
- [59] SMITH S E, SMITH F A. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: New paradigms from cellular to ecosystem scales [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62(1):227–250.
- [60] ALLEN M F. Linking water and nutrients through the vadose zone: A fungal interface between the soil and plant systems[J]. *Journal of Arid Land*, 2011, 3:155–163.
- [61] ZHANG F G, LIU M H, LI Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, biochar and cadmium on the yield and element uptake of *Medicago sativa*[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 655:1150–1158.
- [62] SUDOVÁ R, VOSÁTKA M. Differences in the effects of three arbuscular mycorrhizal fungal strains on P and Pb accumulation by maize plants[J]. *Plant and Soil*, 2007, 296(1/2):77–83.
- [63] HOLFORD, CR I. Soil phosphorus: Its measurement, and its uptake by plants[J]. *Australian Journal of Soil Research*, 1997, 35(2):227–239.
- [64] WIPF D, KRAJINSKI F, TUINEN D, et al. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: From arbuscules to common mycorrhizal networks [J]. *New Phytologist*, 2019, 223(3):1127–1142.
- [65] VAB DER HEIJDEN M G A, BARDGETT R D, VAN STRAALEN N M. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11:296–310.
- [66] RIAZ M, KAMRAN M, FANG Y W, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi-induced mitigation of heavy metal phytotoxicity in metal contaminated soils: A critical review[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 402:123919.
- [67] GAO X P, GUO H H, ZHANG Q, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) enhanced the growth, yield, fiber quality and phosphorus regulation in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. *Scientific Reports*, 2020, 10(1):2084.
- [68] CHEN B D, ZHU Y G, DUAN J, et al. Effects of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on growth and metal uptake by four plant species in copper mine tailings[J]. *Environmental Pollution*, 2007, 147(2):374–380.
- [69] DONG Y, ZHU Y G, SMITH F A, et al. Arbuscular mycorrhiza enhanced arsenic resistance of both white clover (*Trifolium repens* Linn.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.) plants in an arsenic-contaminated soil[J]. *Environmental Pollution*, 2008, 155(1):174–181.
- [70] CHEN B D, XIAO X Y, ZHU Y G, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* gives contradictory effects on phosphorus and arsenic acquisition by *Medicago sativa* Linn.[J]. *Science of the Total Environment*, 2007, 379(2/3):226–234.
- [71] 李信茹. 汞胁迫下丛枝菌根真菌对水稻生长生理特性和吸收积累汞的影响[D]. 北京: 中国环境科学研究院, 2021. LI X R. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth physiological characteristics and mercury uptake and accumulation in rice under mercury stress[D]. Beijing: Chinese Research Academy of Environmental Sciences, 2021.
- [72] JANSÁ J, GRYNDLER M. Biotic environment of the arbuscular mycorrhizal fungi in soil[M]//Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Dordrecht: Springer Netherlands, 2010:209–236.
- [73] 袁丽环, 闫桂琴. 丛枝菌根化翅果油树幼苗根际土壤微环境[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6):678–686. YUAN L H, YAN G Q. Rhizospheric soil of seedlings of *Elaeagnus mollis* colonized by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(6):678–686.
- [74] TAMAYO E, GÓMEZ-GALLEGO T, AZCÓN-AGUILAR C, et al. Genome-wide analysis of copper, iron and zinc transporters in the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5:547.
- [75] HILDEBRANDT U, REGVAR M, BOTHE H. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance[J]. *Phytochemistry*, 2007, 68(1):139–146.
- [76] CHEN X W, LI H, CHAN W F, et al. Arsenite transporters expression in rice (*Oryza sativa* L.) associated with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) colonization under different levels of arsenite stress[J]. *Chemosphere*, 2012, 89:1248–1254.
- [77] UENO D, YAMAJI N, KOMO I, et al. Gene limiting cadmium accumulation in rice[J]. *National Academy of Sciences*, 2010, 107(38):16500–16505.
- [78] GONG X, TIAN D Q. Study on the effect mechanism of Arbuscular Mycorrhiza on the absorption of heavy metal elements in soil by plants [J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, 267(5):52064.
- [79] 杨玉荣. 丛枝菌根真菌(AMF)提高植物修复土壤重金属Pb污染的作用机制[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015. YANG Y R. The mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in improving phytoremediation efficiency of lead contaminated soil[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2015.
- [80] 陈保冬, 孙玉青, 张莘, 等. 菌根真菌重金属耐性机制研究进展[J]. 环境科学, 2015, 36(3):1123–1132. CHEN B D, SUN Y Q, ZHANG X, et al. Underlying mechanisms of the heavy metal tolerance of mycorrhizal fungi[J]. *Environmental Science*, 2015, 36(3):

- 1123-1132.
- [81] 周松, 杨健豪, 晏士玮, 等. 根际有机酸对土壤中重金属化学行为和生物有效性的影响研究进展[J]. 生物学杂志, 2022, 39(3): 103-106. ZHOU S, YANG J H, YAN S W, et al. Research progress on the effects of rhizosphere organic acids on the chemical behavior and bioavailability of heavy metals in soil[J]. *Journal of Biology*, 2022, 39(3): 103-106.
- [82] 袁金玮, 陈笈, 陈芳, 等. 强化植物修复重金属污染土壤的策略及机制[J]. 生物技术通报, 2019, 25(1): 120-130. YUAN J W, CHEN J, CHEN F, et al. The augmentation strategies and mechanisms in the phytoremediation of heavy metal-contaminated soil[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2019, 25(1): 120-130.
- [83] 赵宁宁. Ce 真菌侵染下玉米、蜈蚣草吸收 As 的差异性机理研究[D]. 南宁: 广西大学, 2019. ZHAO N N. Differential mechanisms of As uptake by maize and *Pteris vittata* L. under Ce fungi colonization[D]. Nanning: Guangxi University, 2019.
- [84] 张慧娟. 丛枝菌根真菌对 Pb 胁迫下刺槐生长特性及根系有机酸分泌的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020. ZHANG H J. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth characteristics and root organic acid secretion of *Robinia pseudoacacia* under Pb stress[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2020.
- [85] PURIN S, RILLIG M C. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress, and a new hypothesis for its function[J]. *Pedobiologia*, 2007, 51(2): 123-130.
- [86] BHANTANA P, RANA M S, SUN X C, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and its major role in plant growth, zinc nutrition, phosphorous regulation and phytoremediation[J]. *Symbiosis*, 2021, 84(1): 19-37.
- [87] GONZÁLEZ-CHÁVEZ M C, CARRILLO-GONZÁLEZ R, WRIGHT S F, et al. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements[J]. *Environmental Pollution*, 2004, 130(3): 317-323.
- [88] WANG Q, MEI D G, CHEN J Y, et al. Sequestration of heavy metal by glomalin-related soil protein: Implication for water quality improvement in mangrove wetlands[J]. *Water Research*, 2018, 148: 142-152.
- [89] 黄丽. 丛枝菌根真菌(AMF)对刺槐耐铅(Pb)能力的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017. HUANG L. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on lead (Pb) tolerance of *Robinia pseudoacacia* [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2017.
- [90] 陈保冬, 李晓林, 朱永官. 丛枝菌根真菌菌丝体吸附重金属的潜力及特征[J]. 菌物学报, 2005, 24(2): 283-291. CHEN B D, LI X L, ZHU Y G. Characters of metal adsorption by AM fungi mycelium[J]. *Mycosystema*, 2005, 24(2): 293-291.
- [91] 李信茹, 米屹东, 魏源, 等. 丛枝菌根真菌-植物共生体系在重金属污染土壤修复上的研究进展[J]. 现代化工, 2020, 40(5): 14-18. LI X R, MI Y D, WEI Y, et al. Research progress on applications of arbuscular mycorrhizal fungi-plant symbiotic system in remediation of heavy metals contaminated soil[J]. *Modern Chemical Industry*, 2020, 40(5): 14-18.
- [92] GONZÁLEZ-GUERRERO M, BENABDELLAH K, VALDERAS A, et al. *GintABC1* encodes a putative ABC transporter of the MRP subfamily induced by Cu, Cd, and oxidative stress in *Glomus intraradices* [J]. *Mycorrhiza*, 2009, 20(2): 137-146.
- [93] MIYADATE H, ADACHI S, HIRAIZUMI A, et al. OsHMA3, a P1B-type of ATPase affects root-to-shoot cadmium translocation in rice by mediating efflux into vacuoles[J]. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 190-199.
- [94] MILNER M J, SEAMON J, CRAFT E, et al. Transport properties of members of the ZIP family in plants and their role in Zn and Mn homeostasis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(1): 369-381.
- [95] CHEN X W, WU L, LUO N, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and the associated bacterial community influence the uptake of cadmium in rice[J]. *Geoderma*, 2019, 337: 749-757.
- [96] GONZÁLEZ-GUERRERO M, AZCÓN-AGUILAR C, MOONEY M, et al. Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2005, 42(2): 130-140.
- [97] SHABANI L, SABZALIAN M R, MOSTAFAVI POUR S. Arbuscular mycorrhiza affects nickel translocation and expression of ABC transporter and metallothionein genes in *Festuca arundinacea* [J]. *Mycorrhiza*, 2015, 26(1): 67-76.
- [98] 韩亚超, 谢贤安, 范晓宁, 等. 紫云英丛枝菌根共生锌转运蛋白基因 *AsZIP2* 的克隆与表达调控[J]. 基因组学与应用生物学, 2016, 35(3): 610-621. HAN Y C, XIE X A, FAN X N, et al. Cloning and expression regulation of a ZIP family of transporter gene *AsZIP2* in arbuscular mycorrhizal roots of *Astragalus sinicus* [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2016, 35(3): 610-621.
- [99] ZHU Q Y, XU P X, LEI L L, et al. Transcriptome analysis reveals decreased accumulation and toxicity of Cd in upland rice inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 177: 104501.
- [100] DE OLIVEIRA V H, ULLAH I, DUNWELL J M, et al. Mycorrhizal symbiosis induces divergent patterns of transport and partitioning of Cd and Zn in *Populus trichocarpa* [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 171: 103925.
- [101] ZHANG Q M, GONG M G, XU S S, et al. *Rhizophagus intraradices* improves arsenic tolerance in *Sophora viciifolia* Hance [J]. *Annals of Microbiology*, 2022, 72(1): 1-14.
- [102] BAHMANI-BABANARI L, MIRZAHOSSEINI Z, SHABANI L, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungus, *Funneliformis fasciculatum*, on detoxification of nickel and expression of *TIP* genes in *Lolium perenne* L. [J]. *Biologia*, 2021, 76(6): 1675-1683.
- [103] CICATELLI A, TORRIGIANI P, TODESCHINI V, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi as a tool to ameliorate the phytoremediation potential of poplar: Biochemical and molecular aspects[J]. *IForest-Bioengineering and Forestry*, 2014, 7(5): 333-341.
- [104] MOTAHARPOOR Z, TAHERI H, NADIAN H. *Rhizophagus irregularis* modulates cadmium uptake, metal transporter, and chelator gene expression in *Medicago sativa* [J]. *Mycorrhiza*, 2019, 29(4): 389-395.

(责任编辑:李丹)