

深色有隔内生真菌(DSE)功能和重金属耐性机制研究进展

闫巧芝, 李晴, 苗志加, 胡紫如, 李硕阳, 呼庆, 张乐, 申雪青, 赵志瑞

引用本文:

闫巧芝, 李晴, 苗志加, 胡紫如, 李硕阳, 呼庆, 张乐, 申雪青, 赵志瑞. 深色有隔内生真菌(DSE)功能和重金属耐性机制研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2024, 43(2): 242-253.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11654/jaes.2023-0317>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

两种先锋植物对铅锌废渣生境改善及重金属迁移的影响

邱静, 吴永贵, 罗有发, 陈然, 郑志林, 周佳佳

农业环境科学学报. 2019, 38(4): 798-806 <https://doi.org/10.11654/jaes.2018-0752>

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>

土壤镉和砷污染钝化修复材料及科学计量研究

李英, 朱司航, 商建英, 黄益宗

农业环境科学学报. 2019, 38(9): 2011-2022 <https://doi.org/10.11654/jaes.2019-0601>

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>

耐重金属的植物促生芽孢杆菌筛选及其强化香蒲去除Cd的作用

庞海东, 贺卓, 燕传明, 盛下放, 何琳燕

农业环境科学学报. 2017, 36(11): 2314-2321 <https://doi.org/10.11654/jaes.2017-0648>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

闫巧芝, 李晴, 苗志加, 等. 深色有隔内生真菌(DSE)功能和重金属耐性机制研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2024, 43(2): 242–253.

YAN Q Z, LI Q, MIAO Z J, et al. Research progress on function and heavy metal tolerance mechanism of dark septate endophytes (DSE) [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2024, 43(2): 242–253.



开放科学 OSID

深色有隔内生真菌(DSE)功能和重金属耐性机制研究进展

闫巧芝¹, 李晴¹, 苗志加^{1,2*}, 胡紫如¹, 李硕阳¹, 呼庆^{3,4}, 张乐¹, 申雪青¹, 赵志瑞^{1,2*}

(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, 河北省水资源可持续利用与开发重点实验室, 石家庄 050031; 3. 中国科学院雄安创新研究院, 河北 雄安 071899; 4. 澳大利亚联邦科学与工业组织, 澳大利亚 肯辛顿 6151)

摘要: 重金属污染具有滞留时间久、难恢复和难治理等特点, 重金属污染土壤修复备受关注。深色有隔内生真菌(Dark septate endophytes, DSE)可与多种植物建立良好的共生关系, 其在促进植物生长、与植物联合共生增强植物对重金属的耐性机制及修复重金属污染土壤方面发挥着重要作用。为系统阐述DSE功能及其对重金属耐性机制, 本文综述了DSE的结构特征及定植规律, 其促进宿主植物生长的作用机制, 重点分析了重金属胁迫下DSE的应答机制(吸附螯合、调控基因表达、抗氧化应激和“区室化”作用等), 总结了DSE-植物共生体系在修复重金属污染土壤中的应用现状和前景, 以期DSE在重金属污染环境中的应用提供理论参考。

关键词: 深色有隔内生真菌(DSE); DSE功能; 重金属耐性机制; 植物-微生物协同修复

中图分类号: X17; X53 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2024)02-0242-12 doi:10.11654/jaes.2023-0317

Research progress on function and heavy metal tolerance mechanism of dark septate endophytes(DSE)

YAN Qiaozhi¹, LI Qing¹, MIAO Zhijia^{1,2*}, HU Zirui¹, LI Shuoyang¹, HU Qing^{3,4}, ZHANG Le¹, SHEN Xueqing¹, ZHAO Zhirui^{1,2*}

(1. College of Water Resources and Environment, Hebei GEO University, Shijiazhuang 050031, China; 2. Hebei Center for Ecological and Environmental Geology Research, Hebei Province Collaborative Innovation Center for Sustainable Utilization of Water Resources and Optimization of Industrial Structure, Shijiazhuang 050031, China; 3. Xiong'an Innovation Institute, Chinese Academy of Sciences, Xiong'an 071899, China; 4. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO), Kensington 6151, Australia)

Abstract: Heavy metal pollution of soil has a long residence time. Recovery of heavy metals and treatment of the polluted soil is difficult. Remediation of heavy metal contaminated soil has attracted much attention. Dark septate endophytes (DSE) can coexist with a variety of plants and are important role in promoting plant growth, strengthening the tolerance mechanism of plants to heavy metal, and repairing heavy metal contaminated soil. To systematically explain the function of DSE and the mechanism of heavy metal tolerance, structural characteristics and colonization of DSE and their mechanisms of growth promotion of host plants are reviewed, with emphasis on the mechanisms of DSE under heavy metal stress (adsorption and chelation, regulation of gene expression, anti-oxidative stress and compartmentalization). In addition, the current applications and prospects of the symbiosis between DSE and plants in the remediation of heavy metal contaminated soil are summarized. The findings provide a theoretical reference for the remediation of DSE in heavy metal contaminated environments.

Keywords: dark septate endophytes(DSE); DSE function; heavy metal tolerance mechanism; plant-microbial synergistic remediation

收稿日期: 2023-04-23 录用日期: 2023-07-24

作者简介: 闫巧芝(1990—), 女, 河北石家庄人, 博士, 副教授, 从事污染土壤生物修复研究。E-mail: QL18037858289@163.com

*通信作者: 苗志加 E-mail: Zhijia_miao@163.com; 赵志瑞 E-mail: Zhiruizh@163.com

基金项目: 中央引导地方科技发展项目(236Z4202G); 河北省自然科学基金项目(C2021403002); 河北省自然科学基金春晖人才项目(C2022112002); 河北地质大学科技创新团队项目(KJCXTD-2021-09); 河北省研究生创新能力培养项目(CXZZSS2023133); 河北地质大学学生科技基金科研项目(KAY202321)

Project supported: Central Leading Local Science and Technology Development Projects (236Z4202G); Natural Science Foundation of Hebei Province, China (C2021403002); Natural Science Foundation Chunhui Talent Project of Hebei Province (C2022112002); Funding for the Science and Technology Innovation Team Project of Hebei GEO University (KJCXTD-2021-09); Hebei Graduate Innovation Ability Training Project (CXZZSS2023133); Hebei GEO University Student Science and Technology Fund Research Project (KAY202321)

我国农用地土壤重金属污染物主要以镉、汞、砷和铅为主^[1],具有隐蔽性强、滞留时间久、移动性差、恢复和治理难等特点^[2-3]。国内每年因重金属污染导致农作物减产超过1 000万t,重金属离子可通过生物累积和食物链危害人类健康^[4]。重金属修复技术包括物理修复、化学修复、生物修复和联合修复等。其中植物-微生物联合修复具有成本低和不易破坏土壤环境的优点^[5],近年来引起广泛关注,其稳定固化重金属的机制是利用植物与真菌形成菌根共生体^[6],其可帮助植物在重金属污染土壤中吸收营养物质促进植物生长,利用自身结构吸附固持重金属,降低重金属的毒性和生物有效性^[7-8]。

菌根共生体是土壤真菌在植物根系定植形成的结构,包括内生菌根、外生菌根和内外生菌根^[6],自然界中有2 000多种高等植物能与真菌形成菌根共生体。深色有隔内生真菌(Dark septate endophytes, DSE)可以与600多种植物建立良好共生关系形成内生菌根^[9],对植物生长、土壤群落丰度和生态系统功能恢复发挥着积极作用^[10-12]。Li等^[13]将分离的DSE回接于*I. indigotica*,发现DSE不仅可与*I. indigotica*形成菌根共生体,且对*I. indigotica*生物量、根表面积和叶绿素含量有显著正向影响,可将土壤有机氮转化为氨氮,分泌酶矿化土壤有效养分,增加植物养分库,促进植物生长。

DSE菌根共生体对植物生长和污染环境修复有着积极作用,可提高重金属胁迫下植物生物量、改变重金属离子在细胞内的分布与形态和调节相关耐性基因表达^[14]。DSE对重金属的耐性机理是近几年研究的重点,班宜辉^[15]研究了铅锌矿区柱孢顶囊壳对 Pb^{2+} 的吸附特性和运输迁移情况,发现 $500\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $1\,000\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ Pb^{2+} 处理下,玉米对铅的吸附量分别是对照的1.17倍和1.36倍,且更多 Pb^{2+} 积累在植物根部。湛方栋^[16]研究了 $0\sim 400\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd^{2+} 浓度下嗜鱼外瓶霉耐镉的胞内与胞外机制。胞外机制有菌丝吸附、草酸络合和细胞壁黑色素吸附,胞内机制有增强菌丝细胞内超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶活性、增加谷胱甘肽(GSH)等巯基化合物合成和提高菌丝中P、S、Ca和Mg等矿质元素含量等。本文综述了DSE在生物胁迫和非生物胁迫生境中的功能和重金属耐性机制。

1 DSE概述

DSE的分类和鉴定经历了不同阶段,Gallaud^[17]首

次发现*Allium sphaerocephalum*和*Ruscus aculeatus*根内有深色且菌丝有隔内生真菌定植;随后,Melin^[18]在健康松树根系也发现了此类真菌,并将其命名为不育菌丝群(Mycelium radialis atrovirens, MRA);1973年,Kowalski^[19]将MRA分为假菌根真菌和类菌根真菌;Richard等^[20]和Wang等^[21]对MRA进行分类研究,并成功诱导菌株产孢;1998年,Jumpponen等^[22]正式提出DSE的概念。DSE是指定植于植物根部不产孢或产无性孢子的子囊菌或半知菌类内生真菌^[22],大多数DSE属于子囊菌,常见属种有嗜鱼外瓶霉(*Exophiala pisciphila*)、柱顶孢(*Scytalidium vaccinii*)、枝状枝孢霉(*Cladosporium cladosporioides*)、柱孢顶囊壳(*Gaeumannomyces cylindrosporus*)、外瓶霉(*Exophiala*)、甘瓶霉(*Phialophora mustea*)、菊异茎点霉(*Paraphoma chrysanthemicola*)、沙门外瓶柄霉(*Exophiala salmonis*)、拟茎点霉属(*Phomopsis*.sp)和柱孢属(*Cylindrocarpon*.sp)等^[23-24]。大多DSE不产孢或在低温下长时间诱导产孢,将筛选纯化的DSE回种于宿主植物后,观察到的颜色较深的有隔菌丝结构被认为是DSE侵染植物根部的典型特征^[25],如图1为沙冬青根部酸性品红染色后,显微镜下观察到的菌丝和微菌核结构。

菌丝和微菌核是DSE的主要结构,菌丝包括胞内菌丝和胞间菌丝,有色有隔偶见沿根纵轴延伸的菌丝网络结构。R16(*Tricladium splendens*)菌丝自主轴向周围平面延伸出侧枝,其菌丝有隔,顶部渐尖,可产孢^[26]。微菌核主要由细胞壁加厚膨大的细胞堆叠而成,颜色较深,偶见与其相连的有隔菌丝^[27]。

DSE分布广泛,易于在植物根部定植,尤其是初生的非木质化根^[28-29]。据Jumpponen等^[22]统计,DSE可在114科320属近600种植物根系定植,其在盐碱生境、铅锌矿区和重金属污染环境均有分布^[30],但在不同生境中DSE的定植率有明显差异。班宜辉^[15]发

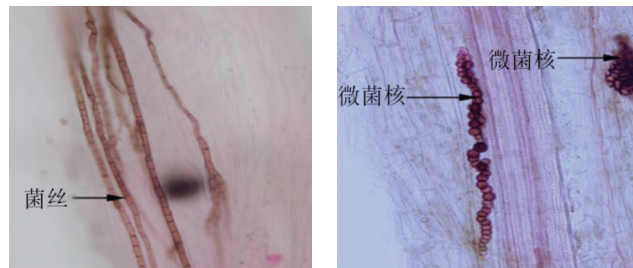


图1 沙冬青根部DSE菌丝和微菌核定植的显微镜图^[25]

Figure 1 Microscopic structure of DSE mycelium and microsclerotia colonization in the roots of *Ammopiptanthus mongolicus*^[25]

现废弃冶炼厂区中的海州常山、杠柳和秦岭风毛菊的根系DSE定植率均达到90%,但尾矿荒地植物的根系DSE平均定植率仅为38.6%。DSE在同种宿主植物根系的定植率也有差异。He等^[31]和申蜜^[32]发现玉米根系 *E. pisciphila* 定植率分别为7.2%~23.6%和33.83%。接种DSE菌剂与菌饼对定植率有明显影响。对蓝莓组培苗接种R16(*Tricladium splendens*)菌剂的菌丝定植率为21.1%,微菌核定植率为6.8%;接种R16菌饼的菌丝定植率只有7.9%,未见微菌核定植^[33]。DSE根系定植率和定植强度也受土壤性质影响^[34-36]。李锡平^[37]发现黄芪根部菌丝定植率与土壤速效钾含量呈显著负相关,微菌核定植率与土壤pH、有机碳、有效磷、碱解氮、全氮和速效钾含量呈显著负相关,与土壤温度存在正相关关系。DSE总定植率与土壤有机碳、有效磷和速效钾呈显著负相关。李宝库^[38]发现蒙古沙冬青根部DSE菌丝定植率与土壤碱性磷酸酶、酸性磷酸酶、脲酶、有机质和碱解氮呈极显著正相关,微菌核定植率与有机质和碱解氮呈显著正相关。DSE定植率与定植强度受土壤性质和植物种类影响较为复杂,因此还需进一步研究影响植物根系DSE定植率的因素。

2 DSE促进宿主植物生长机制

干旱、盐碱、重金属污染和病虫害侵害环境中,DSE与植物形成的菌根共生体对植物生长发挥着积极作用^[31],其可通过增大植物根系与土壤接触面积、提高生物量、增强植物光合作用和促进植物分泌抗氧化物质等多种途径来促进植物在逆境胁迫下生长。

2.1 促进宿主植物营养物质和水分吸收

菌根系统是连接宿主植物与土壤的桥梁^[39],DSE相互缠绕的黏质菌丝可帮助植物运输水分。张中峰^[40]通过同位素示踪法发现水分胁迫下相邻植物之间通过菌根网络传输水分,协助植物吸收水分。DSE也可促进植物吸收营养元素,其分泌的有机酸、蛋白酶和木聚糖酶等酶类代谢物可加速土壤中有有机物矿化,将难溶磷酸盐(如磷酸钙)转化为易被植物吸收的有效态^[41-43],纤维素酶、漆酶、淀粉酶、脂肪酶、果胶酶、酪氨酸酶和多酚氧化酶等胞外酶也可矿化有机物^[44-45](图2)。当植物根部缺乏无机氮时,DSE可通过矿化根际蛋白质、肽和氨基酸等有机化合物为植物提供氮源。李宝库^[38]发现DSE可吸收氨态氮、硝态氮、部分氨基酸和混杂的有机氮源,并通过菌丝将其转化为碱解氮,从而促进植物生长。Newsham^[46]通过宏分析发现接种 *Phialocephala fortinii* 后,植物生物量、土壤磷含量和植物氮含量增加了44%~116%。另有报道指出,接种 *Pleiosporales* 后植物地上部磷和氮的含量分别增加48%和32%^[38,47]。任颖^[48]发现接种 *Paraboeremia putaminum* 和 *Acrocalymma vagum* 可提高土壤有效磷含量和碱性磷酸酶活性,一定程度上缓解了贫瘠养分对植物的损伤。

不同接种处理对植物营养元素含量也有影响。汪娅琴^[49]研究了单一接种和混合接种两种DSE对蓝莓苗营养含量的影响,发现混合接种后整个植株氮和钾的含量分别是单接种的1.01~1.28倍和1.47~1.14倍,但磷含量降低,在蓝莓叶、茎和根部这种规律并不明显。DSE也会因土壤环境和宿主植物改变等而发

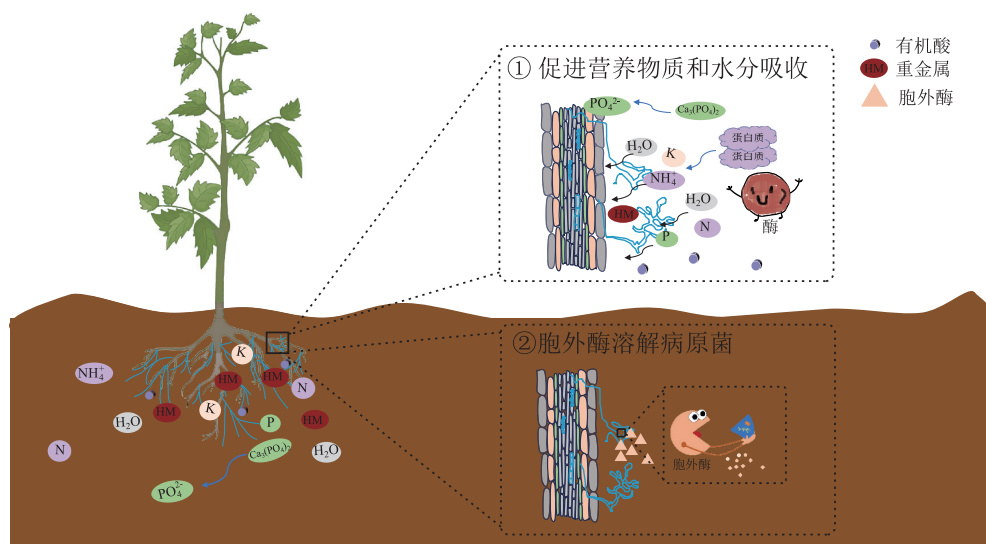


图2 DSE促进宿主植物生长

Figure 2 DSE promotes the growth of host plants

挥不同作用,因此,混合接种DSE能否代替单一DSE发挥更强的效果还尚未有明确的结论。

2.2 增强宿主植物对非生物胁迫的抗逆性

干旱和重金属胁迫会积累活性氧,破坏亚细胞结构,如重金属离子会与叶绿素中 Mg^{2+} 结合,破坏光合系统,扰乱系统平衡状态^[50]。DSE的定植可保护细胞膜、细胞核和线粒体等亚细胞结构免受损伤^[37],调节根系抗氧化物质含量和活性^[37,51],改善根系生理结构和水力特性。重金属胁迫下,DSE定植改善了玉米叶片光合作用,促进更多 Cd^{2+} 固持在根部,降低了芽中 Cd^{2+} 含量^[31]。一定干旱胁迫范围内接种DSE,GSH、SOD、脯氨酸和可溶性蛋白含量及活性均高于正常水分处理^[52-53]。接种 *Alternaria chlamydospora* 可提高GSH含量,接种 *Neocamarosporium phragmitis* 和 *Microascus alveolaris* 可提高生长素和叶绿素含量^[54]。沙漠环境接种 *Knufia* sp. 和 *Leptosphaeria* sp. 增加了 *Ammopiptanthus mongolicus* 总生物量,其在防风固沙和沙漠植被恢复方面发挥重要作用^[25]。

盐胁迫下,接种菌根真菌可提高植物可溶性糖类和抗氧化酶活性,降低丙二醛和脯氨酸含量^[55]。Qu等^[56]发现盐胁迫下接种DSE T010(一种有益DSE)后7种转录因子表达上调,其中转录因子VabZIP 12的表达上调了4倍,VabZIP 12过度表达使拟南芥中抗氧化酶活性提高和相关基因上调,使其更具有竞争优势。

2.3 提高植物抗病能力

细菌、真菌和昆虫侵害影响植物正常生长,靠近侵染菌丝的根细胞细胞壁不规则加厚被视为DSE定植引起的宿主防御反应^[57-58]。DSE分泌的蛋白酶或木聚糖酶等胞外酶可溶解病原菌菌丝,改善植物对生存环境中营养物质的利用^[59-60](图2)。Harsonowati等^[61]研究发现接种 *Exophiala* sp.、*E. pisciphila* 和 *Cladophialophora chaetospora* 3种DSE能够改善植物生长、花芽萌发和果实产量,抑制尖孢镰刀菌引起的草莓叶片变黄和发育迟缓等病害。DSE在抵御细菌、真菌和昆虫侵害方面发挥积极作用,如 *Heteroconium chaetospora*(Grove) M.B.Ellis 通过茉莉酸代谢和乙烯代谢诱导白菜产生抗性,减少细菌和链格孢属真菌(*Alternaria* spp.)引起的叶斑病^[62-63]。DSE定植会改变宿主植物一部分次生代谢过程和植食性昆虫的就食习性^[64],抑制昆虫对植物的侵害。DSE竞争营养和感染部位可能是DSE缓解植物侵害的一种机制^[65],DSE在细菌、真菌与昆虫等病虫害抵御方面的作用研究仍需补充。

2.4 改变植物根际微环境

菌根菌丝一端侵入植物根段内部,另一端在植物根系地下部分扩大植物根部吸收面积,改善植物根际微环境,提高植物根际微生物多样性。张海涵^[66]发现接种DSE 60 d后枸杞根际细菌代谢活性和多样性均高于对照,说明DSE改变了枸杞根际细菌数量,影响了细菌群落功能多样性和遗传多样性。根际菌丝分泌的有机酸可通过酸化、络合、交换和作为电子供体、电子传递体等影响重金属的迁移与转化^[67]。杨超等^[68]发现培养液pH随着 Pb^{2+} 质量分数升高而下降,600 $mg \cdot g^{-1}$ Pb^{2+} 时,DSE开始分泌草酸和乙酸,表明高质量分数 Pb^{2+} 胁迫下DSE分泌有机酸是缓解铅毒害的一种行为。 Cd^{2+} 胁迫下 *E.pisciphila* 发酵液中乙二酸含量显著增加,从而降低了重金属的可移动性和毒性^[68-69]。pH是影响土壤镉赋存形态的关键因素,低pH时重金属溶解度增大,毒性增强,土壤pH与铁锰氧化态镉和交换态镉含量存在负相关关系,与残渣态镉和有机结合态镉含量存在正相关关系^[70]。10 $mg \cdot kg^{-1}$ Cd^{2+} 胁迫下,接种链格孢菌、穗状弯孢菌和高粱基格孢菌显著提高土壤pH,降低重金属毒性;接种尖镰孢菌、丛赤壳菌和根异茎点霉菌降低土壤pH,增加地径和叶绿素含量,缓解pH降低带来的毒害^[71]。

3 DSE-植物共生增强重金属的耐性机制

重金属离子具有强氧化特性,可诱导产生羟基、过氧化氢和超氧阴离子等活性氧自由基,损伤细胞内的蛋白质和DNA。DSE与植物共生,可通过吸附固持重金属和改变重金属生物有效性的直接途径,或提高植物生物量,通过“生长稀释”效应和分泌抗氧化物质等间接途径抵御重金属胁迫^[72]。DSE可增强宿主植物分泌吡啶乙酸与赤霉素以促进植物生长^[73]。安红梅^[74]发现鬼伞属(*Coprinopsis* sp.)菌株产吡啶乙酸能力为72.29 $\mu g \cdot mL^{-1}$,其发酵液促进玉米根长增加17.2%。邵鹏等^[75]发现DSE可提高樟子松抗氧化酶(CAT、SOD和GSH)活性与含量,降低细胞损伤程度。

3.1 吸附与络合作用

吸附与络合(螯合)作用是提高植物对重金属耐性的主要方式之一。DSE菌丝主要依靠游离的羧基、羟基和氨基等基团将重金属离子固定在细胞壁上,限制重金属离子迁移。湛方栋^[16]根据红外光谱分析发现 *E. pisciphila* 菌丝有氨基、酰氨基、羧基、羟基和磷酸基等官能团, Cd^{2+} 浓度低于400 $mg \cdot L^{-1}$ 时菌丝吸附

能力与 Cd^{2+} 初始浓度呈正相关, 等于 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时菌丝吸附量最大, 为 $8.17 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

DSE 细胞壁中的黑色素赋予细胞抗热、抗辐射、清除活性氧自由基^[76]和结合金属阳离子^[77]等功能, 黑色素中的氨基、羟基、羧基和酚羟基等官能团可为金属阳离子提供多个结合位点^[78](图3)。黑色素可减小细胞壁孔隙度, 维持细胞形态和渗透压^[79-80], 几丁质为金属阳离子提供结合点位^[81], 改变细胞壁多糖组分含量, 调节植物细胞对 Cd^{2+} 的吸附量, 使 Cd^{2+} 被大量结合在细胞壁上^[82]。黑色素和几丁质的存在会阻止重金属离子进入细胞, 增强 DSE 在应激环境中的生存能力^[83]。Ban 等^[84]发现 *G. cylindrosporus* 通过黑色素含量升高、菌落颜色变深和菌丝卷曲形成菌丝圈来应对铅胁迫。宋瑛瑛等^[85]发现 *Cladosporium cladosporioides* 通过 1,8-二羟基萘酚合成黑色素可使 Pb^{2+} 吸附量达到 $19.54 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。黑色素合成与重金属吸附特性方面已取得一定成果, 但黑色素性质及其在生长过程中发挥的作用还不清晰, DSE 自然生长环境复杂, 实验盆栽培养与自然生长有所差别, 因此还需要进一步室外实验探究。

真菌胞外分泌的乙二酸是重金属吸收、转运和解毒过程中常见的金属配体^[86]。王康杨等^[86]采用溴麝香草酚蓝指示 DSE 菌丝产酸情况, 发现 $400 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd^{2+} 胁迫下乙二酸分泌量最高达 $34.93 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。重金属离子胁迫下, 真菌分泌大量乙二酸至胞外与 Cd^{2+} 、 Pb^{2+} 和 Zn^{2+} 等形成难溶的乙二酸盐(图3)。有机酸对

土壤环境 pH、Eh 以及重金属溶解度的影响需要进一步研究:(1)有机酸分泌量对重金属溶解度的影响与机理及其相关性;(2)重金属胁迫引起 DSE 分泌有机酸的种类及规律。

DSE 可调节基因表达, 增强重金属耐受性。Dake 等^[87]首次对镉胁迫下接种 DSE 的玉米转录组测序获得 575 个差异表达基因, 解析了镉胁迫下 DSE 会参与有机酸代谢和运输、金属离子结合和转运以及转录因子和 DNA 修复等重金属耐受途径。Wang 等^[82]发现 $10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd^{2+} 胁迫下, 玉米叶和根中 ZIP 基因表达达到峰值, $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd^{2+} 和 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cd^{2+} 胁迫下, 叶和根中 ZIP 的转录水平受到抑制, Cd^{2+} 胁迫与 PCS 和 MTP 的表达呈现正相关关系。但 DSE 的重金属耐性基因片段、DSE 与植物相互作用的分子机理还尚未明确, DSE 真菌种质资源库还需进一步优化, 构建 DSE 种质资源库可为 DSE-植物修复重金属污染提供微观理论依据。

3.2 抗氧化应激机制

丙二醛是活性氧自由基破坏植物细胞形成的脂质过氧化物中的一种, 可反映细胞的损伤程度。重金属胁迫下, DSE 会协助植物分泌抗氧化物质应对氧化应激, 抗氧化物质包括抗氧化酶和抗氧化剂, 抗氧化酶主要有 SOD、CAT 和谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)等, 抗氧化剂有 GSH 和褪黑素等^[88-89](图4)。褪黑素主要通过螯合重金属离子或调控重金属吸收和转运, 降低重金属在菌株内的积累。余洋^[90]发现施加褪

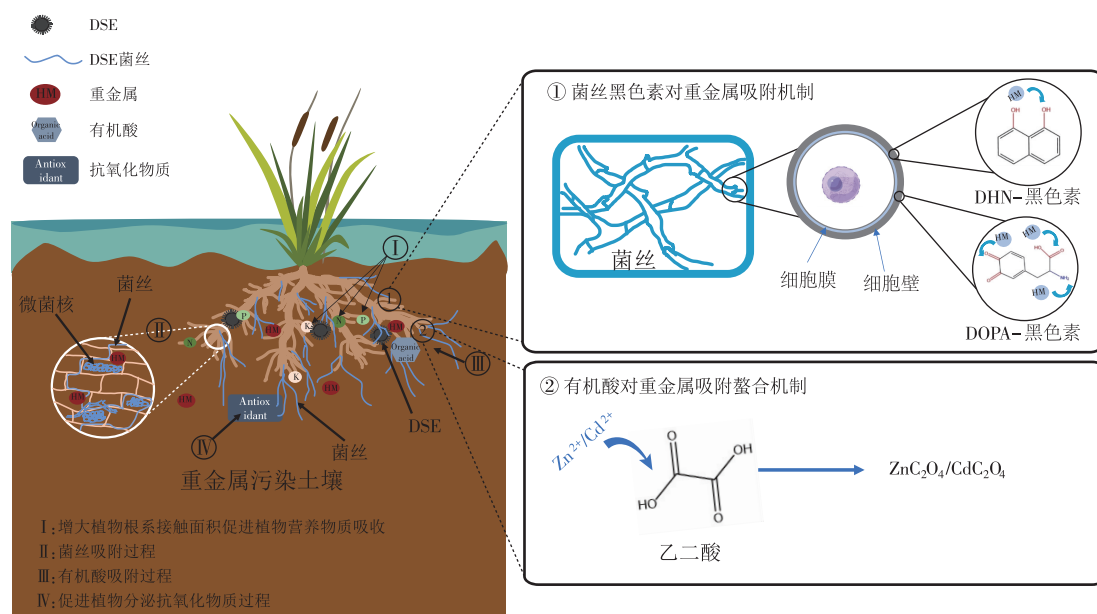


图3 DSE 菌丝中黑色素和有机酸对重金属的吸附机制

Figure 3 Adsorption mechanism of heavy metals by melanin of DSE mycelium and organic acids

黑素降低了 Cd^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Pb^{2+} 胁迫下丙二醛和超氧阴离子的含量;Yang等^[91]发现,200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 褪黑素显著降低了细胞内 Cd^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Pb^{2+} 的浓度,使*E.pisciphila*的褪黑素生物合成酶基因*EpTDC1*(色氨酸脱羧酶)和*EpSNAT1*(5-羟色胺-N-乙酰转移酶)转录水平上调,拟南芥植物中 Cd^{2+} 积累减少。以上研究表明该物质对重金属有明显的钝化作用。

宿主植物的SOD、CAT和GSH的主要作用是抵御自由基氧化侵害,其也是DSE清除活性氧自由基的重要物质^[92]。Zhan等^[93]发现DSE菌丝生长速度和抗氧化能力与 Cd^{2+} 浓度有关,25、50、100、200、400 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd^{2+} 胁迫7 d后,菌丝生物量分别降低11.0%、22.8%、49.7%、64.1%和90.6%,根部菌丝SOD生成率提高21.6%~66.8%。邵鹏等^[75]发现镉胁迫下,DSE使樟子松抗氧化酶CAT、SOD活性和GSH含量分别提高217.95%、100.00%和235.38%。

3.3 改变重金属在植物体内的形态与分布

重金属在植物和土壤内的赋存形态以及分布影响其有效性,DSE可将重金属由活性较高的形态转化为活性较低或者非活性形态。*Leptodontidium*和*Phialophora mustea*在超积累植物*Nocca caerulescens*根系定植增强了植物对锌和镉的积累^[94]。*E. pisciphila*可

将镉以磷酸镉络合物的形式储存于细胞壁^[95-96]。李丹^[97]用BCR三步提取法研究重金属胁迫下接种DSE前后土壤镉形态变化,发现弱酸提取态、可还原态和残渣态镉含量降低,可氧化态镉含量略有增加。

重金属螯合物被隔离在根细胞壁中,阻碍重金属向地上组织转移^[98]。细胞壁的沉淀作用可有效阻止重金属离子进入,影响细胞内代谢活动,如*Athyrium yokoscense*细胞壁中可积累细胞总量70%~90%的 Cu^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Cd^{2+} ^[99-100]。细胞壁代谢依赖于植物营养状况,不同的营养物质下,细胞壁成分会有一定变化^[101],这种二次修饰可能使细胞壁对重金属离子渗透性降低,促进重金属离子区室化^[102],降低重金属离子对宿主植物的毒性。

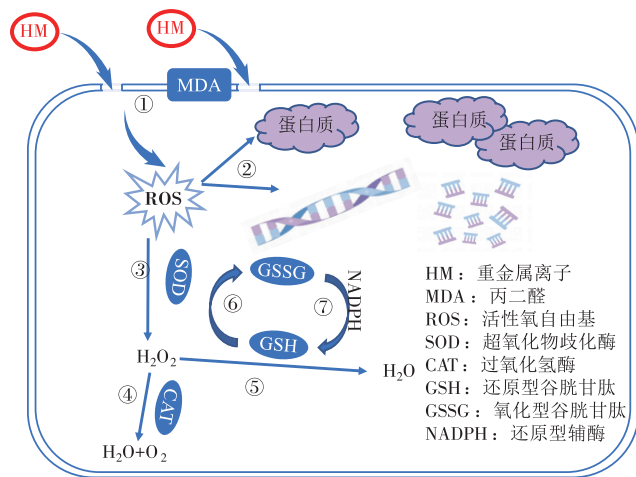
DSE定植后,在菌根作用下重金属离子被固定在根部或者迁移到地上组织,从而影响重金属离子分布与可迁移性。重金属在植物体内迁移转运可以用转运系数(TF)评价,根系DSE的 $\text{TF}\geq 1$ 时,大部分重金属离子积累在植物地上组织,TF值越大地上组织积累量越多; $\text{TF}<1$ 时,重金属主要在植物根部积累。转运系数的大小对选择不同DSE修复重金属污染土壤具有重要参考意义。表1总结了DSE在宿主植物根系定植前后重金属的转运系数和功能等。

3.4 改变植物根际微环境,增强重金属耐性

根际土壤重金属的活性和生物有效性与土壤环境的pH、Eh、根系分泌物以及微生物相互作用有关^[107]。张海涵^[66]发现接种DSE 60 d后枸杞根际细菌数量发生改变,细菌群落功能多样性和遗传多样性受到影响。邓勋等^[108]发现接种DSE第3年樟子松根际真菌、细菌和放线菌数量分别增加51.85%、286.13%和101.81%,表明DSE可有效改善土壤微生态环境。植物根系分泌物(氨基酸、有机酸、糖类、微生物与酶等)可以附着一部分重金属,减少宿主植物对重金属离子的吸收、转运和积累,有益菌群可通过趋化性迁移定植在植物根部细胞^[109-110]。植物与真菌的联合修复可以将重金属离子转化为低毒性形态或者转运到植物地上部分,然后通过收割植物达到修复土壤重金属污染的目的。

4 DSE-植物联合修复重金属污染土壤的应用

在重金属污染环境中接种DSE可促进植物生长,改变重金属移动性与生物有效性,降低重金属离子对植物的毒害作用。藤秋梅等^[105]的研究显示,在 Cd^{2+} 胁迫下接种DSE后芦竹地上部和根系镉含量分别显著



- ①活性氧自由基破坏植物细胞形成MDA;②活性氧自由基破坏DNA和蛋白质;③SOD催化超氧化物生成 H_2O_2 ;④CAT催化 H_2O_2 生成 H_2O 和 O_2 ;⑤GSH催化超氧化物生成 H_2O ;⑥GSH还原超氧化物后被氧化为GSSG;⑦GSSG在NADPH还原酶作用下还原为GSH。

- ① Reactive oxygen species destroy plant cells to form MDA; ② DNA and protein are damaged by reactive oxygen species; ③ SOD catalyzes superoxide to produce H_2O_2 ; ④ CAT catalyzes H_2O_2 to produce H_2O and O_2 ; ⑤ GSH catalyzes the formation of H_2O from superoxide; ⑥ GSH is oxidized to GSSG after reducing superoxide; ⑦ GSSG is reduced to GSH by NADPH reductase.

图4 抗氧化应激机制

Figure 4 Anti-oxidative stress mechanism

表1 DSE在宿主植物根系定植前后重金属的转运系数和功能
Table 1 Heavy metal transport factors and function of DSE before and after the colonization of host plant roots

菌种 Culture	宿主植物 Host plant	重金属 Heavy metal	接种DSE前植物内重金 属转运系数	接种DSE后植物内重金 属转运系数	功能 Function	参考文献 Reference
			Heavy metals in plants before inoculation with DSE transport coefficient	Heavy metals in plants after inoculation with DSE transport coefficient		
<i>Curvularia clavata</i>	龙葵	Cd ²⁺ (0~15 mg·kg ⁻¹)	(1.08±0.02)~(1.46±0.04)	(1.37±0.03)~(1.69±0.02)	大部分Cd ²⁺ 积累在植物根部;Cd ²⁺ 由活性较强的形态向稳态转化	[103]
<i>Exophiala</i>	紫茎泽兰	Cd ²⁺ (100 mg·kg ⁻¹)	1.40	0.82	大部分Cd ²⁺ 积累在植物根部,减缓Cd ²⁺ 造成的氧化损伤	[104]
<i>Pleosporales</i>	芦竹	Cd ²⁺ (50 mg·kg ⁻¹)	0.50	0.58~3.38	大部分Cd ²⁺ 积累在植物根部;提高芦竹光合作用和矿质养分含量;对Cd ²⁺ 具有较强的吸收和转运能力	[105]
<i>E. pisciphila</i>	玉米	Cd ²⁺ (5~40 mg·kg ⁻¹)	—	0.276~0.429	改善玉米光合作用,诱导玉米叶片中赤霉素(GA)、玉米素核糖(ZR)等植物激素	[31]
<i>G. cylindrosporus</i>	玉米	Pb ²⁺ (50 mg·kg ⁻¹)	0.24±0.02	0.21±0.04	大部分Pb ²⁺ 转运到植物地上部分;增加玉米生物量、叶绿素分泌量、黑色素和GSH含量、SOD和CAT活性;增强菌丝吸附作用	[31]
<i>E. pisciphila</i>	玉米	Cd ²⁺ (10 mg·kg ⁻¹)	0.420	0.817	降低玉米对Cd ²⁺ 的吸收;上调玉米基因组中PCS和MTP基因的表达	[10]
<i>Phialophora mustea</i>	番茄	Cd ²⁺ (5 mg·kg ⁻¹) Zn ²⁺ (300 mg·kg ⁻¹)	Cd ²⁺ :0.135 Zn ²⁺ :0.086	Cd ²⁺ :0.317 Zn ²⁺ :0.159	大部分Cd ²⁺ 、Zn ²⁺ 积累在植物根部;提高SOD和过氧化物酶的活性,降低膜脂质过氧化对植物的损伤	[82]
<i>Phialophora mustea</i>	番茄	Cd ²⁺ (10 mg·kg ⁻¹) Zn ²⁺ (600 mg·kg ⁻¹)	Cd ²⁺ :0.730 Zn ²⁺ :0.661	Cd ²⁺ :0.442 Zn ²⁺ :0.328	大部分Cd ²⁺ 、Zn ²⁺ 转运到植物地上部分;促进植物生长、减轻病原菌及重金属胁迫对番茄的损伤	[106]

增加了62.11%~91.87%和9.13%~71.01%,表明DSE对镉具有较强的吸收和转运能力,赋予植物超积累植物特征。Zhao等^[111]对嗜鱼外瓶霉转录组分析发现,镉胁迫下超过40%的差异表达基因参与了金属离子的结合和运输,大约有104个转录基因参与了Ca²⁺、Fe²⁺、Mn²⁺和Cu²⁺的解毒和平衡,特别是与金属硫蛋白(MTs)有关的3个基因(*comp8373_c0*、*comp4235_c0*、*comp12016_c0*),维持植物对重金属的吸附、螯合、转运及固定作用。DSE对Cd²⁺的耐受性更强,Potisek等^[112]研究1,8-二羟基萘型黑色素(DHN-黑色素)赋予DSE的镉耐性,发现镉主要与O-和S-配体结合,包括羟基、羧基、磷酸基和巯基,DHN-黑色素通过将Cd²⁺固定在羟基上维持真菌细胞壁的完整性。接种DSE可促进土壤重金属由活性较强的形态转化为稳定的形态,Berthelot等^[28]发现接种DSE后,铁锰氧化态和可交换态镉降低10%~20%,残渣态和有机结合态镉增加10%~90%。DSE还限制Cd²⁺进入细胞,减少其在亚细胞中的积累,Wang等^[82]发现土壤中接种DSE后,玉米叶片和根系细胞壁积累镉的比例增加,可溶性镉含量显著降低,其中线粒体和叶绿体中含量最低,细胞壁中镉含量增加促进了植物中重金属离子的区室化。Su等^[113]用镉特异性荧光染料分析了DSE

在细胞中的分布,发现细胞壁和液泡可作为Cd²⁺定位隔离室。崔洪亮^[114]从重金属污染土壤中分离出11株DSE,测其Cd²⁺EC₅₀发现,在72.28~234.42 mg·L⁻¹ Cd²⁺下DSE仍能生长,说明其对Cd²⁺具有较高耐受性。由此可见,在镉污染严重的土壤修复中仍可选择DSE协助植物修复,达到“1+1>2”修复重金属污染的效果。目前研究成果集中于DSE修复镉污染土壤,结果也表明DSE-植物联合修复重金属镉污染土壤具有潜在应用价值和良好应用前景,但对于其他重金属污染土壤修复的研究还鲜有报道,需进一步研究。

5 总结与展望

5.1 总结

(1)DSE功能的主要表现有:DSE可分泌有机酸和酶等改善植物根际微环境,加速土壤有机物矿化,菌根网络促进植物对营养物质和水分的吸收;高温、干旱和盐碱等非生物胁迫下,DSE可改善光合作用、调节根系抗氧化物质的含量与活性,调节转录因子表达等以保护细胞膜、细胞核和线粒体等亚细胞结构免受损伤;细菌、病原菌和昆虫等生物胁迫下,DSE与病虫害竞争营养和感染部位以缓解侵害,改变宿主植物一部分次生代谢过程,抑制昆虫及食草动物侵害,维

持植物正常生长。

(2)重金属胁迫下,DSE协同植物修复重金属污染的应答机制主要有减少植物对重金属离子的吸收、转运和积累,DSE菌丝、黑色素和有机酸中官能团吸附固持重金属离子,降低重金属离子活性和生物有效性;提高抗氧化酶(SOD、CAT、GSH)活性和调节褪黑素合成过程,应对氧化应激,缓解毒害作用;降低重金属可迁移性和毒性,重金属螯合物被隔离在液泡和细胞壁,金属由活性较高的形态转化为活性较低或者非活性形态,积累在植物根部或者地上部分等降低重金属的迁移性。

5.2 展望

DSE在不同环境中发挥着不同功能,为了研究DSE在重金属胁迫下如何与植物共生及协助植物的作用机理,亟须进一步研究:

(1)不同环境下,植物根系DSE定植率和定植强度的影响因素有哪些,及在不同宿主植物根系接种一株与多株DSE的效果有何不同?

(2)黑色素合成与重金属的吸附特性及其在生长过程中发挥的作用,褪黑激素减轻氧化应激和抗氧化剂的潜在机制。

(3)在非生物和生物胁迫中如何利用基因编辑、高通量基因组和转录组等技术调控基因表达,确定耐性基因片段,需进一步阐明DSE发挥的遗传和分子基础作用,解析DSE与植物相互作用的分子基础;还应构建和优化DSE真菌种质资源库,改善植物-DSE修复重金属污染的效率和成本。

(4)除镉、锌和铅污染外,DSE在修复其他重金属污染土壤方面有哪些效果,尤其复合重金属污染方面还需进一步研究。

参考文献:

- [1] 全国土壤污染状况调查公报[J]. 中国环保产业, 2014(5): 10-11. National soil pollution survey bulletin[J]. *China Environmental Protection Industry*, 2014(5): 10-11.
- [2] 蔡长卿, 金昌盛, 陈佳, 等. 东洞庭湖沉积物重金属污染及生态-健康风险[J]. 农业环境科学学报, 2022, 41(6): 1337-1347. CAI C Q, JIN C S, CHEN J, et al. Sediment heavy metal pollution and its ecological and health risk assessment in the East Dongting Lake, China[J]. *Journal of Agro-Environment Sciences*, 2022, 41(6): 1337-1347.
- [3] 李卫平, 王非, 杨文焕, 等. 包头市南海湿地土壤重金属污染评价及来源解析[J]. 生态环境学报, 2017, 26(11): 1977-1984. LI W P, WANG F, YANG W H, et al. Pollution assessment and source apportionment of heavy metals in Nanhai Wetland soil of Baotou City[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2017, 26(11): 1977-1984.
- [4] 张宝杰. 典型土壤污染的生物修复理论与技术[M]. 北京: 电子工业

出版社, 2014: 9-11. ZHANG B J. Biological remediation theory and technology of typical soil pollution[M]. Beijing: Electronic Industry Press, 2014: 9-11.

- [5] 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 Sciences*, 2023, 42(2): 252-262.
- [6] 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 heavy metal tolerance of mycorrhizal fungi[J]. *Environmental Science*, 2015, 36(3): 1123-1132.
- [7] 伍松林, 张莘, 陈保冬. 丛枝菌根对土壤-植物系统中重金属迁移转化的影响[J]. 生态毒理学报, 2013, 8(6): 847-856. WU S L, ZHANG X, CHEN B D. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metal translocation and transformation in the soil-plant continuum[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2013, 8(6): 847-856.
- [8] ZHANG X, REN B H, WU S L, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences arsenic accumulation and speciation in *Medicago truncatula* L. in arsenic-contaminated soil[J]. *Chemosphere*, 2015, 119: 224-230.
- [9] BARROW J R. Atypical morphology of dark septate fungal root endophytes of *Bouteloua* in arid southwestern USA rangelands[J]. *Mycorrhiza*, 2003, 13(5): 239-247.
- [10] HAN L, ZUO Y L, HE X L, et al. Plant identity and soil variables shift the colonisation and species composition of dark septate endophytes associated with medicinal plants in a northern farmland in China[J]. *Applied Soil Ecology*, 2021, 167: 104042.
- [11] HE Y M, YANG Z X, LI M R, et al. Effects of a dark septate endophyte (DSE) on growth, cadmium content, and physiology in maize under cadmium stress[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24: 18494-18504.
- [12] HOU L F, HE X L, LI X, et al. Species composition and colonization of dark septate endophytes are affected by host plant species and soil depth in the Mu Us sandland, northwest China[J]. *Fungal Ecology*, 2019, 39: 276-284.
- [13] LI M, HOU L F, LIU J Q, et al. Growth-promoting effects of dark septate endophytes on the non-mycorrhizal plant *Isatis indigotica* under different water conditions[J]. *Symbiosis*, 2021, 85(3): 291-303.
- [14] 王俊玲. 深色有隔内生真菌增强玉米镉耐性机制研究[D]. 昆明: 云南大学, 2014. WANG J L. Mechanism of maize tolerance to cadmium (Cd) enhanced by a dark septate endophyte (DSE) colonization [D]. Kunming: Yunnan University, 2014.
- [15] 班宜辉. 铅锌矿区深色有隔内生真菌提高植物耐Pb机制研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013. BAN Y H. Mechanisms of dark septate endophyte isolated from Pb-Zn mine improving plant lead tolerance[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2013.
- [16] 湛方栋. 嗜鱼外瓶霉(*Exophiala pisciphila* ACCC32496) 镉耐性机制研究[D]. 昆明: 云南大学, 2012. ZHAN F D. Study on the tolerance mechanisms of *Exophiala pisciphila* ACCC32496 for cadmium [D]. Kunming: Yunnan University, 2012.
- [17] GALLAUD I. Études sur les mycorrhizes endotrophes[J]. *Rev Gén Bot*,

- 1905, 17:479–500.
- [18] MELIN E. On the mycorrhizas of *Pinus silvestris* L. and *Picea abies* Karst; a preliminary note[J]. *Journal of Ecology*, 1922, 9(2): 254–257.
- [19] KOWALSKI S. Mycorrhiza forming properties of various strains of the fungus mycelium radialis atrovirens Melin[J]. *Bulletin Serie des Sciences Biologiques*, 1973, 21:767–770.
- [20] RICHARD C, FORTIN J A. The identification of *Mycelium radialis atrovirens* (*Phialocephala dimorphospora*) [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1973, 51(11):2247–2248.
- [21] WANG C J K, WILCOX H E. New species of ectendomycorrhizal and pseudomycorrhizal fungi: *Phialophora finlandia*, *Chloridium paucisporum*, and *Phialocephala fortinii*[J]. *Mycologia*, 1985, 77(6):951–958.
- [22] JUMPPONEN A, TRAPPE J M. Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi[J]. *The New Phytologist*, 1998, 140(2):295–310.
- [23] 李芳芳. 白洋淀湿地植物AM真菌和DSE物种多样性及DSE重金属抗性研究[D]. 保定:河北大学, 2017. LI F F. The species diversity of arbuscular mycorrhiza fungi and dark septate endophytes in roots of Baiyangdian wetland plants and screening of heavy metal resistance DSE strains[D]. Baoding: Hebei University, 2017.
- [24] 林灏. 内蒙古东部沙地榆树根系深色有隔内生真菌(DSE)及土壤养分研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2022. LIN H. Study on dark septate endophytic fungi(DSE) and soil nutrients of *Ulmus pumila* L. in sandy land in eastern Inner Mongolia[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2022.
- [25] LI X, HE X L, HOU L F, et al. Dark septate endophytes isolated from a xerophyte plant promote the growth of *Ammopiptanthus mongolicus* under drought condition[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1):1–11.
- [26] 毕银丽, 彭苏萍, 王淑惠. 西部煤矿区深色有隔内生真菌修复机理与生态应用模式[J]. *煤炭学报*, 2022, 47(1):460–469. BI Y L, PENG S P, WANG S H. Restoration mechanism and ecological application model of dark septate endophytic fungi in western mining area [J]. *Journal of China Coal Society*, 2022, 47(1):460–469.
- [27] 李芳芳, 赵金莉, 贺学礼. 白洋淀湿地植物AM真菌和DSE共生特性[J]. *中国科技论文*, 2016, 11(15):1762–1768. LI F F, ZHAO J L, HE X L. Symbiotic characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes in roots of Baiyang Lake[J]. *China Sciencepaper*, 2016, 11(15):1762–1768.
- [28] BERTHELOT C, ZEGEYE A, GABER D A, et al. Unravelling the role of melanin in Cd and Zn tolerance and accumulation of three dark septate endophytic species[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(4):537.
- [29] 徐舟影, 肖宗, 何聪, 等. 3种水分条件下深色有隔内生真菌(DSE)对芦苇生长及生理特性的影响[J]. *安徽农业科学*, 2019, 47(20):48–53. XU Z Y, XIAO Z, HE C, et al. Effects of dark endophytic fungi(DSE) on the growth and physiological characteristics of reeds under three water conditions[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2019, 47(20):48–53.
- [30] 欧阳瑞培. 内蒙古艾蒿丛枝菌根真菌和深色有隔内生真菌的研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2021. OUYANG R P. Study on arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytic of *Artemisia argyi* in Inner Mongolia[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2021.
- [31] HE Y M, YANG Z X, LI M R, et al. Effects of a dark septate endophyte(DSE) on growth, cadmium content, and physiology in maize under cadmium stress[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24:18494–18504.
- [32] 申蜜. 深色有隔内生真菌嗜鱼外瓶霉(*Exophiala pisciphila*)增强玉米细胞壁锚固机制研究[D]. 昆明:云南大学, 2017. SHEN M. Study on the mechanism of dark septate endophytic fungus *Exophiala pisciphila* enhancing cadmium fixation in maize cell wall[D]. Kunming: Yunnan University, 2017.
- [33] 鲁东大学. 一株DSE真菌及蓝莓组培苗快速菌根化的方法: 201710277651.9[P]. 2017–08–22. Ludong University. A rapid mycorrhizal method for DSE fungi and blueberry tissue culture seedlings: 201710277651.9[P]. 2017–08–22.
- [34] BAUM C, HRYNKIEWICZ K, SZYMANSKA S, et al. Mixture of *Salix* genotypes promotes root colonization with dark septate endophytes and changes P cycling in the mycorrhizosphere[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9:1012.
- [35] ZUO Y L, SU F, HE X L, et al. Colonization by dark septate endophytes improves the growth of *Hedysarum scoparium* under multiple inoculum levels[J]. *Symbiosis*, 2020, 82:201–214.
- [36] 杨超. 深色有隔内生真菌对水稻铅耐受性及转运的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2018. YANG C. Influence of dark septate endophytes on the lead tolerance and transport of rice[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2018.
- [37] 李锡平. 不同叶面肥营养调控下黄芪品质和DSE真菌多样性研究[D]. 保定:河北大学, 2022. LI X P. The diversity of dark septate endophytes and quality of *Astragalus membranaceus* under the control of different foliar fertilizers[D]. Baoding: Hebei University, 2022.
- [38] 李宝库. 蒙古沙冬青深色有隔内生真菌(DSE)多样性研究[D]. 保定:河北大学, 2016. LI B K. The species diversity of dark septate endophytes of *Ammopiptanthus mongolicus*[D]. Baoding: Hebei University, 2016.
- [39] 毕银丽, 解琳琳. 丛枝菌根真菌与深色有隔内生真菌生态修复功能与作用[J]. *微生物学报*, 2021, 61(1):58–67. BI Y L, XIE L L. Function of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes in ecological restoration[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(1):58–67.
- [40] 张中峰. 菌根真菌对青冈栎幼苗耐旱性和土壤特性的影响及机理研究[D]. 南京:南京林业大学, 2015. ZHANG Z F. Effects of mycorrhizal fungi and mechanism of drought resistance in *Cyclobalanopsis glauca* and karst soil characteristics[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2015.
- [41] BARRESI O, LAVADO R S, CHIOCCHIO V M. Can dark septate endophytic fungi(DSE) mobilize selectively inorganic soil phosphorus thereby promoting sorghum growth? A preliminary study[J]. *Revista Argentina de Microbiología*, 2022, 54(34):220–223.
- [42] FORS R O, SAGGIN JÚNIOR O J, CARNEIRO M A C, et al. Selection of arbuscular mycorrhizal fungi for sugarcane in four soils with the presence of dark septate endophytes[J]. *Acta Scientiarum Agronomy*, 2020, 42:42477.
- [43] NARISAWA K. The dark septate endophytic fungus *Phialocephala fortinii* is a potential decomposer of soil organic compounds and a promoter of *Asparagus officinalis* growth[J]. *Fungal Ecology*, 2017, 28:1–

- 10.
- [44] 邓勋, 宋小双, 尹大川, 等. 深色有隔内生真菌提高宿主植物抗逆性的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(31):10-11. DENG X, SONG X S, YIN D C, et al. Research advances in improving host plant resistance by dark septate endophytes[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2015, 43(31):10-11.
- [45] VERGARA C, ARAUJO K E C, ALVES L S, et al. Contribution of dark septate fungi to the nutrient uptake and growth of rice plants[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2018, 49:67-78.
- [46] NEWSHAM K K. A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes[J]. *New Phytologist*, 2011, 190(3):783-793.
- [47] 贺超, 陈晓玉, 王文全, 等. 西北旱区甘草深色有隔内生真菌物种多样性及空间分布[J]. 菌物学报, 2020, 39(8):1487-1501. HE C, CHEN X Y, WANG W Q, et al. Species diversity and spatial distribution of dark septate endophytic fungi in *Glycyrrhiza uralensis* in arid area of northwest China[J]. *Mycosystema*, 2020, 39(8):1487-1501.
- [48] 任颖. 深色有隔内生真菌和绿色木霉对黄芪促生抗旱研究[D]. 保定:河北大学, 2019. REN Y. Effect of dark septate endophytes and *Trichoderma viride* on the growth and drought resistance of *Astragalus membranaceus*[D]. Baoding: Hebei University, 2019.
- [49] 汪姬琴. 深色有隔内生真菌和菌根菌混合接种对蓝莓幼苗促生抗旱的影响[D]. 贵阳:贵州大学, 2021. WANG Y Q. Effects of mixed inoculation of dark septate endophytes and mycorrhizal fungi on growth promotion and drought resistance of blueberry seedlings[D]. Guiyang: Guizhou University, 2021.
- [50] BAN Y H, XU Z Y, YANG Y R, et al. Effect of dark septate endophytic fungus *Gaeumannomyces cylindrosporus* on plant growth, photosynthesis and Pb tolerance of maize (*Zea mays* L.)[J]. *Pedosphere*, 2017, 27(2):283-292.
- [51] BI Y L, XIAO L, SUN J H. An arbuscular mycorrhizal fungus ameliorates plant growth and hormones after moderate root damage due to simulated coal mining subsidence: a microcosm study[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(11):11053-11061.
- [52] 侯力峰. 三种荒漠植物深色有隔内生真菌物种多样性和耐盐性研究[D]. 保定:河北大学, 2020. HOU L F. Species diversity and salt tolerance of dark septate endophytes in three desert plants[D]. Baoding: Hebei University, 2020.
- [53] BERTHELOT C, PERRIN Y, LEYVAL C, et al. Melanization and ageing are not drawbacks for successful agro-transformation of dark septate endophytes[J]. *Fungal Biology*, 2017, 121(8):652-663.
- [54] 石经新. 西北荒漠黑枸杞深色有隔内生真菌时空分布和促生抗旱研究[D]. 保定:河北大学, 2021. SHI J X. Spatiotemporal distribution and drought promotion of dark septate endophytes fungi in *Lycium ruthenicum* in northwest China[D]. Baoding: Hebei University, 2021.
- [55] PAN X Y, QIN Y, YUAN Z L. Potential of a halophyte-associated endophytic fungus for sustaining Chinese white poplar growth under salinity[J]. *Symbiosis*, 2018, 76(2):109-116.
- [56] QU D, WU F, ZHAO X, et al. A bZIP transcription factor VabZIP12 from blueberry induced by dark septate endocyte improving the salt tolerance of transgenic *Arabidopsis*[J]. *Plant Science*, 2022, 315:111135.
- [57] 王海希, 郝志鹏, 张莘, 等. 丛枝菌根真菌防治尖孢镰孢枯萎病的效应、机制及其应用研究进展[J]. 微生物学通报, 2022, 49(7):2819-2837. WANG H X, HAO Z P, ZHANG S, et al. Effect, mechanisms and application of arbuscular mycorrhizal fungi for biological control of *Fusarium oxysporum*-caused wilt: a review[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(7):2819-2837.
- [58] MANDYAM K, JUMPPONEN A. Seasonal and temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal and dark septate endophytic fungi in a tall-grass prairie ecosystem are minimally affected by nitrogen enrichment[J]. *Mycorrhiza*, 2008, 18(3):145-155.
- [59] 王添, 陈泰祥, 李春杰. 内生真菌与宿主禾草共生机制的研究进展[J]. 中国草地学报, 2021, 43(12):78-89. WANG T, CHEN T X, LI C J. Research progress on the symbiotic mechanism between endophytic fungi and host grass[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2021, 43(12):78-89.
- [60] 宋方圆. 蓝莓根内深色有隔内生真菌提高蓝莓抗旱性的研究[D]. 烟台:鲁东大学, 2017. SONG F Y. Effecting on drought resistance of dark septate endophytes in blueberry root[D]. Yantai: Ludong University, 2017.
- [61] HARSONOWATI W, MARIAN M, NARISAWA K. The effectiveness of a dark septate endophytic fungus, *Cladophialophora chaetospora* SK51, to mitigate strawberry *Fusarium wilt* disease and with growth promotion activities[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11:585.
- [62] MORITA S, AZUMA M, AOBA T, et al. Induced systemic resistance of Chinese cabbage to bacterial leaf spot and *Alternaria* leaf spot by the root endophytic fungus, *Heteroconium chaetospora*[J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2003, 69:71-75.
- [63] ZHAN F D, HE Y M, ZU Y Q, et al. Characterization of melanin isolated from a dark septate endophyte (DSE), *Exophiala pisciphila*[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2011, 27:2483-2489.
- [64] 赵之伟, 李涛. 重金属矿区深色有隔内生真菌资源及其生态学功能[J]. 中国科学:生命科学, 2019, 49(7):921-926. ZHAO Z W, LI T. Dark septate endophytic fungal resources and their ecological functions in heavy metal mining areas[J]. *Scientia Sinica (Vita)*, 2019, 49(7):921-926.
- [65] FADIGI A E, BBBALOLA O O. Elucidating mechanisms of endophytes used in plant protection and other bioactivities with multifunctional prospects[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2020, 8:467.
- [66] 张海涵. 黄土高原枸杞根际微生态特征及其共生真菌调控宿主生长与耐旱响应机制[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2011. ZHANG H H. Micro-ecosystem associated with the rhizosphere of *Lycium barbarum* from the loess plateau and the mechanism of symbiotic fungal inoculation on the host plant growth and drought resistance[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2011.
- [67] 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.
- [68] 杨超, 谢清哲, 楚文卉, 等. 两种深色有隔内生真菌的铅耐受性[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018, 46(11):105-114.

- YANG C, XIE Q Z, CHU W H, et al. Lead tolerance of two dark septate endophytes[J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2018, 46(11): 105–114.
- [69] 湛方栋, 何永美, 李元, 等. 铅镉胁迫下接种根际真菌对圆叶无心菜生长和铅镉含量的影响[J]. 云南农业科技, 2012(增刊1): 201–204. ZHAN F D, HE Y M, LI Y, et al. Effects of inoculation of rhizosphere fungi on the growth and lead and cadmium content of *Arenaria rotundifolia* under lead and cadmium stress[J]. *Yunnan Agricultural Science and Technology*, 2012(Suppl 1): 201–204.
- [70] 王风, 王梦露, 许堃, 等. 生物炭施用对棕壤重金属镉赋存形态及油菜吸收镉的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(5): 907–914. WANG F, WANG M L, XU K, et al. Effects of biochar application on cadmium transformation in brown soil and uptake by baby bokchoi[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2017, 36(5): 907–914.
- [71] 刘加强, 左易灵, 贺学礼, 等. 镉胁迫下深色有隔内生真菌对玉米生长和根际土壤养分的影响[J]. 菌物研究, 2021, 19(3): 153–162. LIU J Q, ZUO Y L, HE X L, et al. Effects of dark septate endophytic fungi on maize growth and soil nutrient under cadmium stress[J]. *Journal of Fungal Research*, 2021, 19(3): 153–162.
- [72] 邢淑萍, 陈保冬, 郝志鹏, 等. 根际微生物增强宿主植物耐铬能力生理机制研究进展[J]. 生态毒理学报, 2021, 16(1): 2–14. XING S P, CHEN B D, HAO Z P, et al. The role of rhizosphere microorganisms in enhancing chromium tolerance of host plants[J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2021, 16(1): 2–14.
- [73] BERTHELOT C, BLAUDEZ D, LEYVAL C. Differential growth promotion of poplar and birch inoculated with three dark septate endophytes in two trace element-contaminated soils[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2017, 19(12): 1118–1125.
- [74] 安红梅. 三峡库区耐淹植物内生真菌重金属抗性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2015. AN H M. Heavy metal resistance of endophytic fungi from flooding-resistant plants in Three Gorges Reservoir region, China[D]. Chongqing: Southwest University, 2015.
- [75] 邵鹏, 王铮, 钟斯文, 等. 镉胁迫下深色有隔内生真菌对樟子松1年生苗生长及根际土壤环境的影响[J]. 森林工程, 2023, 39(2): 1–11. SHAO P, WANG Z, ZHONG S W, et al. Effects of dark septate endophytic fungi on growth and rhizosphere soil of annual seedlings of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* under Cd stress[J]. *Forest Engineering*, 2023, 39(2): 1–11.
- [76] 刘鑫, 袁源, 侯若琳, 等. 毛木耳黑色素提取条件优化及体外抗氧化活性研究[J]. 天然产物研究与开发, 2019, 31(10): 1688–1696. LIU X, YUAN Y, HOU R L, et al. Optimization of extraction conditions of melanin from *Auricularia polytricha* and its antioxidant activities *in vitro*[J]. *Natural Product Research and Development*, 2019, 31(10): 1688–1696.
- [77] TRAN-LY A N, RIBERA J, SCHWARZE F W M R, et al. Fungal melanin-based electrospun membranes for heavy metal detoxification of water[J]. *Sustainable Materials and Technologies*, 2020, 23: e00146.
- [78] 薛帆正, 黄海辰, 吴福泉, 等. 真菌黑色素研究现状与产业应用[J]. 生物技术通报, 2021, 37(11): 32–41. XUE F Z, HUANG H C, WU F Q, et al. Research status and industrial application of fungal melanin[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37(11): 32–41.
- [79] EISENMAN H C, NOSANCHUK J D, WEBBER J B W, et al. Micro-structure of cell wall-associated melanin in the human pathogenic fungus *Cryptococcus neoformans*[J]. *Biochemistry*, 2005, 44(10): 3683–3693.
- [80] JACOBSON E S, IKEDA R. Effect of melanization upon porosity of the cryptococcal cell wall[J]. *Medical Mycology*, 2005, 43(4): 327–333.
- [81] 付田雨, 高小童, 王磊, 等. 污染土壤中重金属铅镉的微生物转化与代谢机制研究进展[J]. 湿法冶金, 2022, 41(4): 295–300. FU T Y, GAO X T, WANG L, et al. Research progress on microbial transformation and metabolic mechanism of heavy metal lead and cadmium in contaminated soil[J]. *Hydrometallurgy of China*, 2022, 41(4): 295–300.
- [82] WANG J, LI T, LIU G, et al. Unraveling the role of dark septate endophyte (DSE) colonizing maize (*Zea mays*) under cadmium stress: physiological, cytological and genic aspects[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 1–12.
- [83] SURYANARAYANAN T S, RAVISHANKAR J P, VENKATESAN G, et al. Characterization of the melanin pigment of a cosmopolitan fungal endophyte[J]. *Mycological Research*, 2004, 108(8): 974–978.
- [84] BAN Y, TANG M, CHEN H, et al. The response of dark septate endophytes (DSE) to heavy metals in pure culture[J]. *PLoS One*, 2012, 7(10): e47968.
- [85] 宋瑛瑛, 王春燕, 杨玉荣, 等. 铅吸附深色有隔内生真菌的筛选及其吸附特性[J]. 环境科学学报, 2016, 36(5): 1630–1638. SONG Y Y, WANG C Y, YANG Y R, et al. The screening and biosorption characteristics of dark septate endophytes to lead[J]. *Acta Scientiarum Circumstantiae*, 2016, 36(5): 1630–1638.
- [86] 王康杨, 吴炯, 何永美, 等. 镉对一株深色有隔内生真菌生长、矿质营养与草酸分泌的影响[J]. 微生物学通报, 2022, 49(9): 3581–3590. WANG K Y, WU J, HE Y M, et al. Effects of cadmium on the growth, mineral nutrition and oxalic acid secretion of a dark septate endophyte[J]. *Microbiology China*, 2022, 49(9): 3581–3590.
- [87] DAKE M D, ANSEL G M, JAFF M R, et al. Durable clinical effectiveness with paclitaxel-eluting stents in the femoropopliteal artery: 5-year results of the Zilver PTX randomized trial[J]. *Circulation*, 2016, 133(15): 1472–1483.
- [88] ZHU L, LI T, WANG C, et al. The effects of dark septate endophyte (DSE) inoculation on tomato seedlings under Zn and Cd stress[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(35): 35232–35241.
- [89] 刁玉华. 深色有隔内生真菌(DSE)抗锌菌株的筛选及其抗性机理的初步研究[D]. 昆明: 云南大学, 2012. DIAO Y H. Screening of zinc resistant fungal strains from dark septate endophytes (DSE) and studies on their resistance mechanism[D]. Kunming: Yunnan University, 2012.
- [90] 余洋. 褪黑素对深色有隔内生真菌(DSE)嗜鱼外瓶霉重金属耐受性形成的影响[D]. 昆明: 云南大学, 2019. YU Y. The influences of melatonin on the tolerance formation of the dark septate endophytes *Exophiala pisciphilato* heavy metals[D]. Kunming: Yunnan University, 2019.
- [91] YANG Y U, ZHAO W T, ZONG M M, et al. Melatonin confers heavy metal-induced tolerance by alleviating oxidative stress and reducing the heavy metal accumulation in *Exophiala pisciphila*, a dark septate

- endophyte(DSE)[J]. *BMC Microbiology*, 2021, 21(1):1-11.
- [92] 张燕. 云南几种特殊生境中深色有隔内生真菌(DSE)研究[D]. 昆明:云南大学, 2012. ZHANG Y. Studies on dark septate endophytes (DSE) in special ecosystems of Yunnan[D]. Kunming: Yunnan University, 2012.
- [93] ZHAN F D, HE Y M, LI T, et al. Tolerance and antioxidant response of a dark septate endophyte (DSE), *Exophiala pisciphila*, to cadmium stress[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2015, 94(1):96-102.
- [94] YUNG L, BLAUDEZ D, MAURICE N, et al. Dark septate endophytes isolated from non-hyperaccumulator plants can increase phytoextraction of Cd and Zn by the hyperaccumulator *Noccaea caerulea*[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(13):16544-16557.
- [95] ZHAN F D, HE Y M, LI Y, et al. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in a dark septate endophyte (DSE), *Exophiala pisciphila*[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(22):17897-17905.
- [96] DE LIMA M A B, FRANCO L O, DE SOUZA P M, et al. Cadmium tolerance and removal from *Cunninghamella elegans* related to the polyphosphate metabolism[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(4):7180-7192.
- [97] 李丹. 耐铅、镉真菌的筛选鉴定及促进芦苇修复污染土壤的效果分析[D]. 齐齐哈尔:齐齐哈尔大学, 2016. LI D. Isolation of lead- and cadmium-resistant fungus and analysis the effects in promoting the remediation of contaminated soil with *Phragmites australis*[D]. Qiqihar: Qiqihar University, 2016.
- [98] MONIKA M, FRANCO M, ZOFIA P S. Plant association with dark septate endophytes: when the going gets tough (and stressful), the tough fungi get going[J]. *Chemosphere*, 2022, 302:134830.
- [99] NISHIZONO H, ICHIKAWA H, SUZUKI S, et al. The role of the root cell wall in the heavy metal tolerance of *Athyrium yokoscense*[J]. *Plant and Soil*, 1987, 101(1):15-20.
- [100] 陈亚奎, 葛登文, 卢滇楠. 镉污染土壤的植物修复技术[J]. 环境生态学, 2020, 2(9):92-98. CHEN Y K, GE D W, LU D N. Phytoremediation for soil contaminated cadmium[J]. *Environmental Ecology*, 2020, 2(9):92-98.
- [101] PARROTTA L, GUERRIERO G, SEREANT K, et al. Target or barrier? The cell wall of early- and later-diverging plants vs cadmium toxicity: differences in the response mechanisms[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:133.
- [102] JIA H, WANG X, WEI T, et al. Accumulation and fixation of Cd by tomato cell wall pectin under Cd stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 167:103829.
- [103] 任晋彤, 赵金莉. 深色有隔内生真菌对土壤镉赋存形态和龙葵富集镉的影响[J]. 河北农业大学学报, 2020, 43(1):55-61. REN J T, ZHAO J L. Effects of dark septate endophytes on cadmium transformation in soil and accumulation by *Solanum nigrum*[J]. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2020, 43(1):55-61.
- [104] 康宇. 紫茎泽兰及其根内生真菌在重金属矿区修复中的基础研究[D]. 昆明:云南大学, 2010. KANG Y. Basic research of *Eupatorium adenophorum* and its endophytic fungi in the remediation of heavy metal mining area[D]. Kunming: Yunnan University, 2010.
- [105] 滕秋梅, 张中峰, 徐广平, 等. 深色有隔内生真菌对镉胁迫下芦竹生长、光合和矿质营养的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(6):1723-1733. TENG Q M, ZHANG Z F, XU G P, et al. Effects of dark septate endophyte on the growth, photosynthesis and mineral nutrition of *Arundo donax* under cadmium stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(6):1723-1733.
- [106] 王超君. 接种DSE强化番茄抗病性及重金属耐性效应的研究[D]. 昆明:云南大学, 2016. WANG C J. The effect of DSE inoculation on the disease-resistance and heavy metal-tolerance of tomato[D]. Kunming: Yunnan University, 2016.
- [107] 常海伟, 桂娟, 黎红亮. 土壤-水稻系统镉迁移富集影响因素研究进展[J]. 环境科学与技术, 2022, 45(增刊):282-295. CHANG H W, GUI J, LI H L. Research progress of factors affecting Cd bioaccumulation in soil-rice system[J]. *Environmental Science & Technology*, 2022, 45(Suppl):282-295.
- [108] 邓勋, 尹大川, 宋小双, 等. 深色有隔内生真菌与外生菌根菌互作对樟子松苗木促生及土壤微生态环境的影响[C]//中国菌物学会, 中国菌物学会2018年学术年会. 北京:中国菌物学会, 2018:221. DENG X, YIN D C, SONG X S, et al. Effects of interaction between dark septate endophytic fungi and ectomycorrhizal fungi on seedling growth and soil micro-ecological environment of *Pinus sylvestris* var. *mongolica*[C]//Mycological Society of China. 2018 Annual Conference of Compilation Mycological Society of China. Beijing: Chinese Society of Fungi, 2018:221.
- [109] 何梦帆, 李中宝, 陈诚, 等. 根系分泌物及植物对土壤中 Cu^{2+} 、 Cd^{2+} 的活化与修复[J]. 环境科学与技术, 2022, 45(5):198-205. HE M F, LI Z B, CHEN C, et al. Activation and remediation of Cu^{2+} and Cd^{2+} in soil by root exudates and plants[J]. *Environmental Science & Technology*, 2022, 45(5):198-205.
- [110] GUPTA P, KUMAR V, USMANI Z, et al. A comparative evaluation towards the potential of *Klebsiella* sp. and *Enterobacter* sp. in plant growth promotion, oxidative stress tolerance and chromium uptake in *Helianthus annuus* (L.) [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2019, 377:391-398.
- [111] ZHAO D, LI T, SHEN M, et al. Diverse strategies conferring extreme cadmium (Cd) tolerance in the dark septate endophyte (DSE), *Exophiala pisciphila*: evidence from RNA-seq data[J]. *Microbiological Research*, 2015, 170:27-35.
- [112] POTISEK M, LIKAR M, VOGEL-MIKUS K, et al. 1, 8-dihydroxynaphthalene (DHN)-melanin confers tolerance to cadmium in isolates of melanised dark septate endophytes[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 222:112493.
- [113] SU Z Z, DAI M D, ZHU J N, et al. Dark septate endophyte *Falciphora oryzae*-assisted alleviation of cadmium in rice[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 419:126435.
- [114] 崔洪亮. 蒙自桉木在云南重金属矿区植物修复中的应用价值评估[D]. 昆明:云南大学, 2012. CUI H L. Evaluation on the potential application of *Alnus nepalensis* in the phytoremediation of heavy metal mine areas in Yunnan, southwest China[D]. Kunming: Yunnan University, 2012.

(责任编辑:李丹)