根施促生克雷伯菌抑制油菜镉吸收积累的作用机制

杨皓, 王常荣, 吴赵清华, 田耕, 王林, 黄永春, 薛卫杰, 孙约兵

引用本文:
杨皓, 王常荣, 吴赵清华, 等. 根施促生克雷伯菌抑制油菜镉吸收积累的作用机制[J]. 农业环境科学学报, 2025, 44(12): 3082-3094.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.11654/jaes.2025-0035

杨皓, 王常荣, 吴赵清华, 等. 根施促生克雷伯菌抑制油菜镉吸收积累的作用机制[J]. 农业环境科学学报, 2025, 44(12): 3082-3094.

YANG H, WANG C R, WU Z Q H, et al. Inhibitory effects of root-applied growth-promoting *Klebsiella* sp. on cadmium uptake and accumulation in *Brassica chinensis* L.[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2025, 44(12): 3082-3094.

开放科学 OSID

根施促生克雷伯菌抑制油菜镉吸收积累的作用机制

杨皓[1,2], 王常荣[1*], 吴赵清华[1], 田耕[1], 王林[1], 黄永春[1], 薛卫杰[1], 孙约兵[1*]

(1.农业农村部产地环境污染防控重点实验室/天津市农业环境与农产品安全重点实验室, 农业农村部环境保护科研监测所, 天津 300191; 2.东北农业大学资源与环境学院, 哈尔滨 150030)

摘 要: 为探明克雷伯菌对污染土壤中油菜Cd积累特征的影响,以夏绿2号油菜为材料,利用微生物高通量测序、转录组测序、土壤Cd逐级提取等手段,通过盆栽实验研究了根施克雷伯菌对根际微生物群落结构、土壤理化性质和元素形态及油菜不同部位中Cd积累量和功能基因表达的调控作用。结果表明:根施克雷伯菌促进了油菜生长,同时显著降低了油菜根部和地上部Cd含量,与对照处理相比最大降幅分别为44.6%和22.5%。根际微环境中,克雷伯菌处理小幅度提高了土壤pH值,并降低了土壤中Cd的生物可利用性。逐级提取结果显示,施菌后可交换态Cd含量降幅可达6.0%,残渣态Cd增幅可达8.0%。同时,菌株处理促进了土壤氮矿化过程,显著提高了土壤酶活性和无机氮含量,其中,土壤脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶、硝酸还原酶和亚硝酸还原酶的活性增幅分别可达19.5%、20.5%、27.7%、42.9%和27.0%,铵态氮、硝态氮和碱解氮的含量增幅分别可达56.7%、39.6%和54.1%。深入分析根际菌群结构发现,菌株处理提高了Verrucomicrobiota、铁循环相关菌门Proteobacteria和氮循环驱动菌*Arthrobacter*、*Massilia*和*Tychonema*_CCAP_1459~11B等相对丰度,并降低了Acidobacteriota和Actinobacteriota等相对丰度,进一步分析油菜根系功能基因表达水平发现,施菌可以降低Cd转运相关*Nramp*和*ZIP*家族基因水平,降幅分别为17.6%~20.5%和44.8%~77.4%,同时提高铵态氮转运蛋白和氮代谢相关基因*AMT*、*glnA*、*nirA*的表达,幅度分别为22.6%~27.8%、57.7%、29.7%~37.7%,从而在抑制Cd吸收转运的同时促进油菜根系无机氮吸收和利用。研究表明,根施克雷伯菌可以通过调控根际菌群驱动的氮、铁等元素循环,增加营养元素氮的生物可利用性,改变铁氧化物形态并提高其对Cd的固持能力,进而降低土壤中Cd的有效性;同时,微生物代谢能够抑制油菜根系Cd转运基因的表达,促进无机氮吸收和代谢相关基因表达,进一步抑制油菜对Cd的吸收与积累并促进油菜的生长,对于Cd污染耕地中油菜的安全生产具有重要意义。

关键词: 克雷伯菌;油菜;镉;铁;氮

中图分类号: X53;S565.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1672-2043(2025)12-3082-13 doi:10.11654/jaes.2025-0035

Inhibitory effects of root-applied growth-promoting *Klebsiella* sp. on cadmium uptake and accumulation in *Brassica chinensis* L.

YANG Hao[1,2], WANG Changrong[1*], WU Zhaoqinghua[1], TIAN Geng[1], WANG Lin[1], HUANG Yongchun[1], XUE Weijie[1], SUN Yuebing[1*]

(1.Key Laboratory of Original Agro-Environmental Pollution Prevention and Control, Ministry of Agriculture and Rural Affairs (MARA)/ Tianjin Key Laboratory of Agro-Environment and Agro-Product Safety, Agro-Environmental Protection Institute, MARA, Tianjin 300191, China; 2. College of Resources and Environment, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: This study aimed to explore the impact of *Klebsiella* on the Cd accumulation characteristics in *Brassica chinensis* L. within contaminated soil. Utilizing Xialv No.2 *Brassica chinensis* L. as the experimental material, a combination of high-throughput sequencing of

收稿日期: 2025-01-11 **录用日期:** 2025-04-26

作者简介: 杨皓(2000—),男,黑龙江黑河人,硕士研究生,研究方向为重金属污染修复。E-mail:yanghao991128@163.com

***通信作者:** 王常荣 E-mail:wangchangrong109@163.com; 孙约兵 E-mail:sunyuebing@caas.cn

基金项目: 国家重点研发计划项目(2024YFD1701100);国家自然科学基金项目(32471707,42077153,42207039);中国农业科学院创新工程项目(CAAS-CSGLCA-202302)

Project supported: National Research Program of China (2024YFD1701100); National Science Foundation of China (32471707, 42077153, 42207039); Innovation Program of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-CSGLCA-202302)

microorganisms, transcriptome sequencing, and step-wise extraction of soil Cd was employed. The research focused on investigating the effects of root-applied *Klebsiella* on the rhizosphere microbial community structure, soil physical and chemical properties, elemental morphology, as well as the regulation of Cd accumulation and functional gene expression in different organs of *Brassica chinensis* L. The results showed that the application of *Klebsiella* at the root promoted the growth of *Brassica chinensis* L. and significantly reduced the Cd content in the roots and shoots of *Brassica chinensis* L.. Compared with the CK treatment, the maximum reduction in the Cd content of the roots and shoots of *Brassica chinensis* L. was 44.6% and 22.5%, respectively. In the rhizosphere micro-environment, the *Klebsiella* treatment caused a slight elevation in soil pH and a decline in the bioavailability of Cd in the soil. Specifically, the content of the exchangeable fraction of Cd reduced by 6.0%, while the residual fraction of Cd rose by 8.0%. Meanwhile, *Klebsiella* accelerated the soil nitrogen mineralization process and significantly enhanced soil enzyme activity and inorganic nitrogen content. To be specific, the activities of soil urease, sucrase, catalase, nitrate reductase, and nitrite reductase increased by 19.5%, 20.5%, 27.7%, 42.9%, and 27.0%, respectively, and the contents of ammonium nitrogen, nitrate nitrogen, and alkali-hydrolyzed nitrogen increased by 56.7%, 39.6%, and 54.1%, respectively. Further, *Klebsiella* augmented the relative abundance of Verrucomicrobiota, Proteobacteria, *Arthrobacter*, *Massilia*, and *Tychonema*_CCAP_1459_11B, while reducing the relative abundance of Acidobacteriota and Actinobacteriota. The application of *Klebsiella* could lower the levels of *Nramp* and *ZIP* family genes associated with Cd transport by 17.6%－20.5% and 44.8%－77.4%, respectively. Additionally, the expression of ammonium nitrogen transporter and nitrogen－metabolism－related genes *AMT*, *glnA*, and *nirA* increased by 22.6%－27.8%, 57.7%, and 29.7%－37.7%, respectively. This promoted the absorption and utilization of inorganic nitrogen in *Brassica chinensis* L. roots and concurrently inhibited the absorption and transport of Cd. *Klebsiell*a can boost the bioavailability of the nutrient element nitrogen, transform the form of iron oxide, and enhance its Cd-fixing capacity by regulating the cycles of nitrogen, iron, and other elements driven by the rhizosphere flora, thus reducing the availability of Cd in the soil. Moreover, microbial metabolism can suppress the expression of Cd-transport genes in *Brassica chinensis* L. roots and promote the expression of genes related to inorganic nitrogen absorption and metabolism. This is further beneficial for inhibiting the absorption and accumulation of Cd by *Brassica chinensis* L. and promoting its growth, which is of great significance for the safe production of *Brassica chinensis* L. in cadmium－contaminated farmland.

Keywords: *Klebsiella* sp.; *Brassica chinensis* L.; cadmium; iron; nitrogen

土壤是支撑人类生活和发展的根本，同时也是众多污染物的源与汇[1]。近年来，随着工业化的快速发展，大量的重金属等污染物被排放到环境中，导致我国农田重金属污染较为严重。据《中国土壤污染状况调查公告》统计显示，耕地土壤中重金属等污染点位超标率达19.4%，其中Cd污染尤为严重，土壤点位超标率为7.0%，引起人们的广泛关注[2]。Cd是毒性极高的重金属元素之一，不但抑制农作物的生长，引起产量及品质的下降甚至导致作物死亡。通过食用Cd污染的农作物和蔬菜使Cd进入人体内，严重损害人体的肾脏、肝脏和骨骼等器官，并且具有较高的致癌风险，对人类健康构成严重威胁[3]。因此，修复重金属污染土壤迫在眉睫。

目前，农田重金属污染修复技术主要有植物修复、钝化修复、微生物修复等[4]，其中微生物修复通过表面电荷与重金属离子结合，从而使重金属离子被微生物吸附，也可以通过微生物代谢所产生的有机酸等酸性物质将重金属溶解成离子，然后形成不溶络合物从而抑制重金属的生物可利用性[5]，以减少植物根系对其的吸收。同时外源添加微生物，还可以通过影响根际微生物的群落结构组成，调节根际重金属含量变化。微生物修复技术因简单易行、效益高且不易产生二次污染而得到广泛应用。Han等[6]发现液化沙雷氏菌和巨大芽孢杆菌通过细胞外吸附和生物沉淀不仅降低了种植小白菜土壤中有效态Cd含量，还降低了小白菜叶子中的Cd含量。徐鸿[7]将产碱菌株接种到水稻后，提高了水稻的株高（5.00%）和籽粒的数量（22.81%），且降低了籽粒Cd含量，最大降幅为79.69%。陈素素[8]通过盆栽实验发现施用芽孢杆菌属后，小白菜可食用部分长度及鲜质量增长率分别为19.95%和28.50%，且对可食用部位Cd和Pb的抑制率为10.42%和33.33%。曹耿悦等[9]发现接种外生菌根可以影响根际微生物群落的结构组成，从而调节根际生态系统中养分和重金属含量。

对克雷伯菌在农业微生物和工业污染治理等方面的研究表明，它是一种绿色菌肥和高效净化剂[10]。克雷伯菌普遍分布于禾本科植株的根部以及土壤中，是一种丰富的根系联合固氮微生物资源，对植物的生长及代谢起着间接的促进作用。克雷伯菌的已有研究主要涉及其促进土壤营养物质转化、降解苯类有机物等方面。李凤汀等[11]通过对小麦接种克雷伯氏菌（*K. pneuniae*）发现该菌为植株提供的氮素占其总氮

量的15.3%~22.1%；叶小梅等[12]采用室内盆栽实验，研究了菌株102对两种土壤有效磷的影响，结果发现，接种该菌株25 d后，两种土壤中的有效磷含量分别增加9.7%和12.1%；王强等[13]分离出一株产酸克雷伯菌，研究发现该菌株具有降解苯酚的能力。然而，目前关于克雷伯菌修复耕地重金属污染方面的研究仍较为缺乏。团队前期筛选得到1株兼具降低Cd生物可利用性和促生活性的克雷伯菌，本研究拟通过添加该菌株对Cd胁迫下油菜土壤的理化性质、Cd形态和含量、土壤酶活性、土壤微生物群落结构及根系转录组变化的影响，探明克雷伯菌影响根际元素形态和生物可利用性的作用机理，明晰其调控油菜营养元素和重金属Cd吸收积累的作用机制，为Cd污染耕地油菜安全生产提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 试供材料

供试土壤取自河南省卫辉市某Cd污染农田，其基本理化性质为：pH值7.9，总Cd含量2.86 mg·kg^{-1}，电导率1 299 μS·cm^{-1}，碱解氮46.0 mg·kg^{-1}，可溶性有机碳含量220.1 mg·kg^{-1}。对土壤进行粉碎后风干、过2 mm筛，用于盆栽实验。供试蔬菜为油菜，品种为夏绿2号，供试菌种为克雷伯菌。

1.2 实验设计

将种子放入30% H_2O_2溶液中浸泡30 min，取出后用无菌水冲洗拭干。小麦盆栽装置口径25 cm，盆高17 cm。每盆装土2.5 kg，同时施入1.07 g $CO(NH_2)_2$和3.48 g K_2HPO_4·盆$^{-1}$作为底肥，平衡一周。每个盆中播种10颗种子，发芽后间苗，每盆预留5颗植株，控制土壤含水量为田间持水量的65%左右。设置空白对照组（CK）和3个不同施加量的克雷伯菌处理组（LG、MG、HG），其中克雷伯菌单次施加量分别设置为1×10^{10} CFU（LG）、2×10^{10} CFU（MG）、4×10^{10} CFU（HG），每组设置4个平行，共16盆。在第1天和第20天采用根施的方式施加菌处理。在第1天和第20天采用根施的方式施加菌剂，第45天完成收样。盆栽实验在玻璃温室中进行，室内温度在20~30 ℃，采用自然光照。

1.3 样品采集与分析

1.3.1 样品采集

45 d后油菜按地上、地下部分开始采样，同时留一份鲜样，-80 ℃保存；干样105 ℃杀青30 min，75 ℃烘干至恒质量。收集根际1~3 mm土壤样品，一部分风干，一部分冷冻保存。

1.3.2 土壤理化性质

土壤pH值（土水比为1∶2.5）采用pH计测定（NY/T 1377—2007）；土壤电导率采用电导率仪（FE38-Meter）测定；土壤阳离子交换量采用三氯化六氨合钴浸提-紫外分光光度计法（HJ 802—2016）测定；土壤铵态氮和硝态氮含量采用紫外分光光度计法（HJ 802—2016）测定；碱解氮含量采用扩散法测定；可溶性有机碳含量采用超纯水浸提法（水土比5∶1）测定。

1.3.3 土壤酶活性

土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、硝酸还原酶与亚硝酸还原酶试剂盒购买于苏州科铭生物有限公司。土壤过氧化氢酶活性检测基于显色反应，以过氧化氢为底物，利用分光光度计在510 nm处检测反应产物；土壤蔗糖酶活性检测以蔗糖为底物，与3,5-二硝基水杨酸反应显色，利用分光光度计在540 nm处检测；土壤脲酶活性检测以尿素为基质，利用靛酚蓝比色法测定脲酶水解尿素产生的NH_3-N，通过分光光度计在630 nm处检测；土壤硝酸还原酶活性检测以硝酸盐为基质，与对氨基苯磺酸和α-萘胺发生显色反应，通过分光光度计在520 nm处检测；土壤亚硝酸还原酶活性检测基于显色反应后，以亚硝酸盐为基质，利用分光光度计在540 nm处检测。

1.3.4 土壤中金属元素和不同形态铁氧化物的含量

土壤总Fe、Mn、Cu、Zn含量测定：称取0.25 g土壤于消煮管中，加入8 mL HNO_3和4 mL HF混合酸溶液，通过电热消解系统90 ℃处理1 h，120 ℃处理2 h，170 ℃赶酸0.5~1 h，当消煮管中剩余1~2 mL消煮液时终止消煮，随后加入去离子水定容至50 mL；土壤有效Fe含量的浸提采用二乙基三胺五乙酸，其中DTPA提取剂与土壤的比例为5∶1。用电感耦合等离子体质谱仪（ICP-MS，Ultimate 3000-i CAPQC）测定土壤金属元素全量及DTPA-Fe含量。土壤重金属Cd赋存形态采用Tessier连续提取法进行测定。土壤游离氧化铁（Fed）、无定形氧化铁（Feo）和络合态铁（Fep）分别采用DCB（22.22 g·L^{-1}连二亚硫酸钠-0.3 mol·L^{-1}柠檬酸三钠-1.0 mol·L^{-1}碳酸氢钠）、0.2 mol·L^{-1}草酸铵溶液和0.1 mol·L^{-1}焦磷酸钠溶液浸提法测定。

1.3.5 油菜中Cd的含量

油菜地上部及地下部总Cd含量测定：称取0.50 g粉碎鲜样，并置于玻璃消煮管中，加入8 mL MOS级HNO_3（70%），通过电热消解系统80 ℃处理1.5 h，120 ℃处理1.5 h，150 ℃处理3 h，170 ℃赶酸（0.5~1

h),当消煮管中剩余1~2 mL消煮液时终止消煮,随后加入去离子水定容至50 mL,过滤后用电感耦合等离子体质谱仪(ICP-MS,Ultimate 3000-i CAPQC)测定。

1.3.6 土壤菌群结构测定

用土壤DNA提取试剂盒对油菜根际土壤进行DNA提取,用16S rDNA通用引物进行PCR扩增和纯化,利用Illumina Miseq PE300平台进行测序。

1.3.7 转录组分析

采用TRIzol & Kit试剂盒从油菜根中提取总RNA。RNA纯化、逆转录、文库构建和测序在Majorbio公司(上海)完成。将组装的转录本在京都基因与基因组百科全书(KEGG)和基因本体论(GO)数据库中进行检索。使用BLAST2GO程序获得独特组装转录本的注释,用于描述生物过程、分子功能和细胞组分。此外,进行包括GO和KEGG在内的功能富集分析,以确定哪些差异表达基因(DEGs)显著富集。最后,在Majorbio云平台的在线平台(https://cloud.majorbio.com)上对数据进行详细分析。

1.4 数据处理与统计分析

实验数据均用平均值±标准差表示,采用单因素方差分析(ANOVA)分析数据间的统计学差异($P<0.05$)。所有数据均采用SPSS 22.0和Microsoft Office 2021进行处理和绘图。

2 结果分析

2.1 根施菌对油菜生物量和元素含量的影响

2.1.1 油菜生物量

生物量是衡量植物生长的重要指标,通常用来评估作物的生长状况和生产力。根施克雷伯菌促进了油菜生长,显著提高了根系和地上部的生物量。由图1可知,随着施菌量提高,根系生物量呈显著上升趋势,与对照处理相比,低、中、高剂量施菌处理下,根系鲜质量分别提高28.9%、38.6%、48.5%。同时,菌株处理也提高了油菜地上部生物量,油菜地上部生物量随着菌添加量的增加而增大,与对照处理相比,分别增加了9.9%、19.5%和23.8%,中、高剂量施菌组达到显著水平。

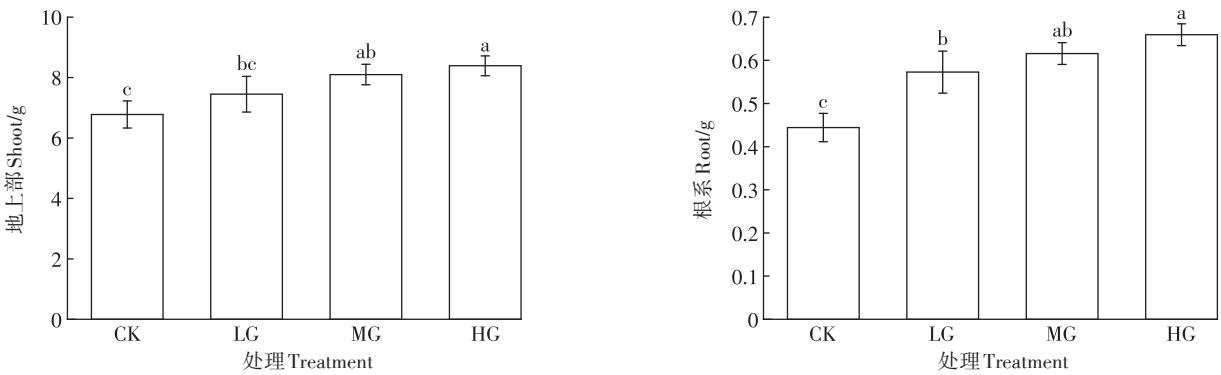
2.1.2 油菜不同部位元素含量

油菜地上部与根系Cd含量如图2所示。与对照处理相比,施菌处理后显著降低了油菜地上部Cd含量,降幅为11.3%~22.5%;油菜根系Cd含量降幅随施菌浓度的增大而增大,降幅最高达44.6%;此外,施菌处理提高了油菜根系的矿质元素Fe、Mn、Zn含量(表1),较对照处理增幅分别为25.4%~56.3%、44.6%~63.2%、24.6%~38.4%,但对根系Cu含量无显著影响。

2.2 根施菌对根际土壤和元素形态的影响

2.2.1 土壤理化性质

不同处理对Cd污染土壤理化性质的影响如表2所示。不同处理显著影响了土壤的pH,与对照处理相比,LG、MG、HG处理均提高了土壤pH,分别增加了0.10、0.08、0.11个pH单位,这有助于降低土壤中Cd的生物可利用性和植物对Cd的吸收。与对照处理相比,3种处理均降低了土壤电导率,但在统计学上无显著差异。各处理阳离子交换量与对照处理相比略有增加,但同样无显著性差异。土壤可溶性有机碳含量随着菌的施入而显著下降,降幅为6.3%~11.9%。铵态氮、硝态氮与碱解氮的含量均随着菌的施入有不同程度的增加,最大增幅分别为56.7%、39.6%、54.1%。



不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$). The same below.

图1 根施克雷伯菌对油菜生物量的影响

Figure 1 Effects of *Klebsiella* sp. on *Brassica chinensis* L. biomass

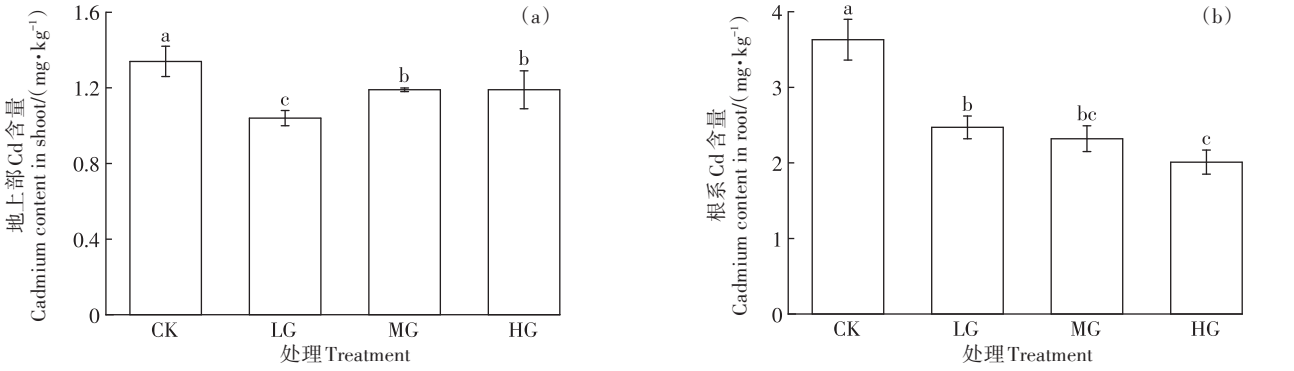


图2 根施克雷伯菌对油菜Cd含量的影响

Figure 2 Effects of *Klebsiella* sp. on Cd content in *Brassica chinensis* L.

表1 根施克雷伯菌对油菜根系Fe、Mg、Cu、Zn含量的影响

(mg·kg⁻¹)

Table 1 Effects of *Klebsiella* sp. on Fe, Mg, Cu, and Zn contents in *Brassica chinensis* L. roots(mg·kg⁻¹)

处理Treatment	Fe	Mn	Cu	Zn
CK	215.30±12.66c	30.68±2.06c	4.26±0.08a	15.62±0.40b
LG	270.07±20.42b	46.05±0.74b	4.72±0.34a	21.62±1.60a
MG	282.20±14.77b	44.35±0.72b	4.34±0.34a	19.46±2.11a
HG	336.50±16.96a	50.08±0.58a	4.43±0.71a	19.51±0.84a

注:不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments(P<0.05). The same below.

2.2.2 土壤酶活性

土壤中施入菌后,土壤中的脲酶、蔗糖酶、过氧化氢酶、硝酸还原酶和亚硝酸还原酶活性较对照处理均有不同程度的增强(图3)。脲酶、蔗糖酶与过氧化氢酶活性随着菌添加量的增加呈现先增加后降低的趋势,且在低浓度处理下达到最大值,分别较对照处理增加了19.5%、20.5%、27.7%。施加菌后显著增强了硝酸还原酶与亚硝酸还原酶活性,最大增幅分别为42.9%与27.0%。

2.2.3 铁氧化物形态

施菌处理后,土壤中有效铁、无定形氧化铁、络合态氧化铁和游离态氧化铁含量变化如图4所示。与对照处理相比,施加菌后显著提高了土壤中有效铁和无定形氧化铁的含量,增幅分别为7.38%~13.71%和31.37%~43.68%;MG和HG处理显著降低了络合态氧化铁含量,幅度分别为9.32%和10.78%;土壤中的游离氧化铁含量小幅提高2.89%~8.70%,仅LG处理有显著性。

2.2.4 土壤Cd化学形态

根据Tessier五步法将土壤重金属Cd形态分为可交换态、碳酸盐结合态、铁锰氧化物结合态、有机态和残渣态,其中可交换态Cd容易被植物所吸收,从而产生毒害作用,属于生物可利用态,碳酸盐结合态、铁锰氧化物结合态及有机态为生物潜在可利用态,而残渣态Cd稳定性较高,在土壤中难以迁移及转化,不易被植物所吸收,为生物不可利用态。如图5所示,根施克雷伯菌降低了可交换态Cd和碳酸盐结合态Cd的含量,其中可交换态Cd含量显著降低,由1.25 mg·kg⁻¹最低降至1.11 mg·kg⁻¹,降幅达11.20%;碳酸盐结合态Cd含量呈降低趋势,由0.78 mg·kg⁻¹最低降至0.71 mg·kg⁻¹。根施克雷伯菌同时提高了铁锰氧化物结合态Cd和残渣态Cd的含量,其中铁锰氧化物结合态Cd含量呈升高趋势,由0.61 mg·kg⁻¹提高至0.65 mg·kg⁻¹;残渣态Cd含量显著提高,由0.19 mg·kg⁻¹提高至0.45 mg·kg⁻¹,增幅达136.84%。

表2 根施克雷伯菌对土壤理化性质的影响

Table 2 Effects of *Klebsiella* sp. on soil physical and chemical properties

处理 Treatment	pH	电导率 EC/(μS·cm⁻¹)	阳离子交换量 CEC/(cmol·kg⁻¹)	可溶性有机碳 DOC/(mg·kg⁻¹)	铵态氮 NH_4^+-N/(mg·kg⁻¹)	硝态氮 NO_3^--N/(mg·kg⁻¹)	碱解氮 AN/(mg·kg⁻¹)
CK	7.90±0.09b	1 299.0±100.8a	2.54±0.21a	220.1±10.6a	9.68±0.27b	45.3±0.4b	46.0±5.5c
LG	8.00±0.02a	1 257.0±108.5a	2.66±0.06a	194.6±2.9b	14.59±0.47a	50.0±0.2a	70.9±5.0a
MG	7.98±0.03ab	1 150.0±40.4a	2.62±0.09a	206.2±11.1b	15.19±1.03a	51.6±2.2a	53.9±4.0ab
HG	8.01±0.02a	1 222.5±94.9a	2.58±0.02a	193.8±7.2b	15.38±0.79a	51.1±2.6a	57.1±3.1b

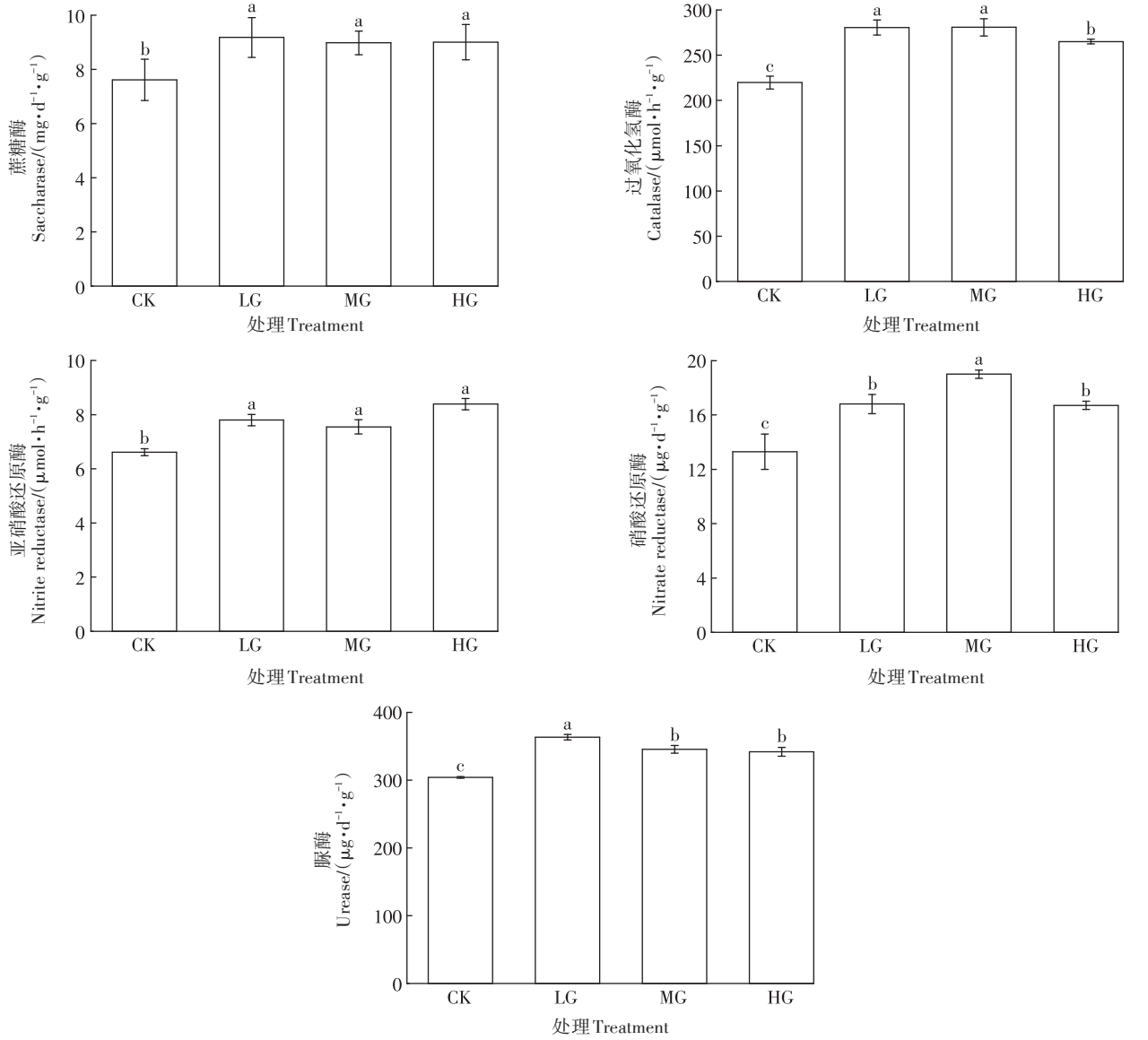


图3 根施克雷伯菌对土壤酶活性的影响

Figure 3 Effects of *Klebsiella* sp. on soil enzyme activities

从不同形态Cd占比(图5)角度看,根施克雷伯菌后,土壤中可交换态Cd占比由43.6%降至37.8%~38.8%,碳酸盐结合态占比由27.2%降至24.2%~25.0%,铁锰氧化物结合态和有机态占比无显著变化,残渣态占比由6.5%分别增至13.6%~14.8%。整体上看,可交换态Cd及结合态Cd含量占比显著降低,残渣态Cd含量占比显著增加。

2.3 根施菌对根际菌群结构的影响

通过16S rDNA基因测序,进一步分析克雷伯菌施加对油菜根际土壤细菌群落的影响。土壤微生物群落多样性越高,越容易适应外界环境的干扰,有利于维持生态系统的稳定。β多样性可以更好地描述系统内微生物种类的数量,也可以反映不同样品间的群落组成的相似性与相异性。NMDS分析(图6A)显示了细菌群落的β多样性,可以清楚地看出对照与施加菌处理之间彼此分离,表明施加菌显著改变了根际菌群的结构组成。

共鉴定出48个细菌门。图6B为施加菌后土壤微生物在门水平上前20的物种相对丰度柱状图,变形菌门(Proteobacteria)和酸杆菌门(Acidobacteriota)的比例丰度超过10%,是盆栽土壤中含量最丰富的细菌门之一。其中,11个门是优势门,比例丰度超过1%。与对照相比,施加菌后土壤中的细菌相对丰度发生了变化,变形菌门和厚壁菌门(Firmicutes)相对

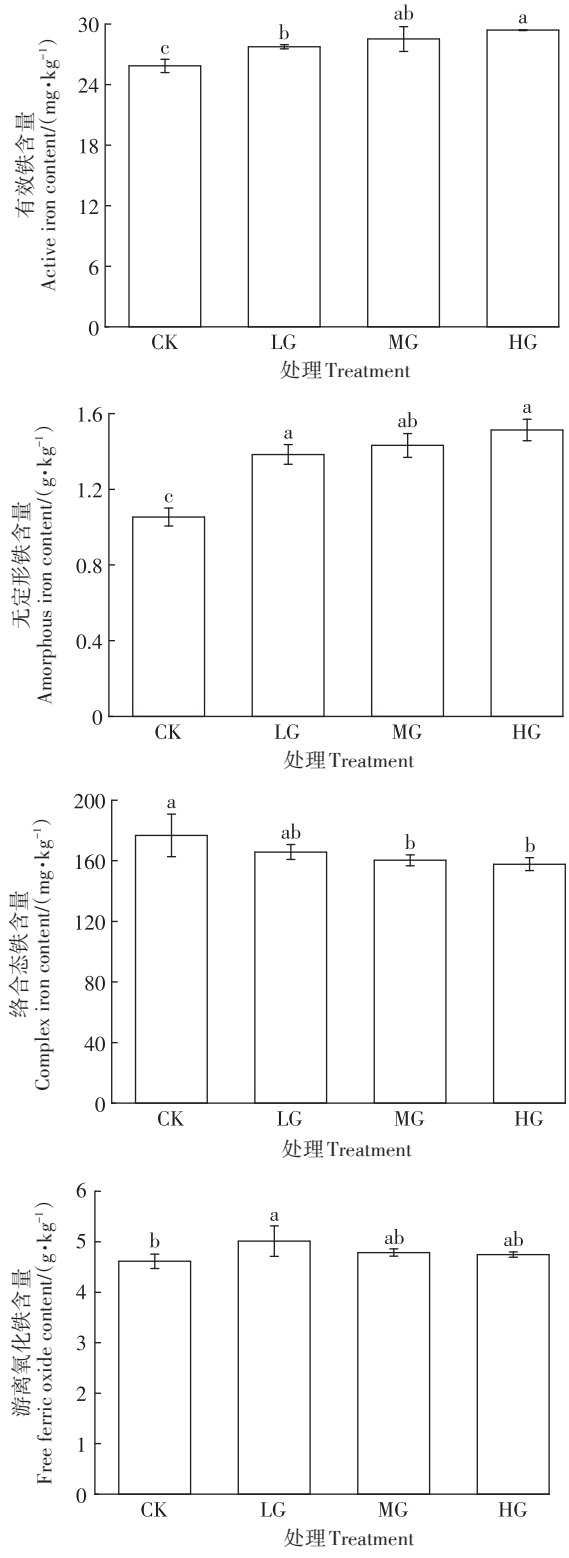


图4 根施克雷伯菌对根际土壤铁氧化物形态的影响

Figure 4 Effects of root application of *Klebsiella* sp. on the form of iron oxides in rhizosphere soil

丰度有所提高，最大增幅分别为10.32%和0.27%，酸杆菌门、放线菌门（Actinobacteriota）和硝化螺旋菌门

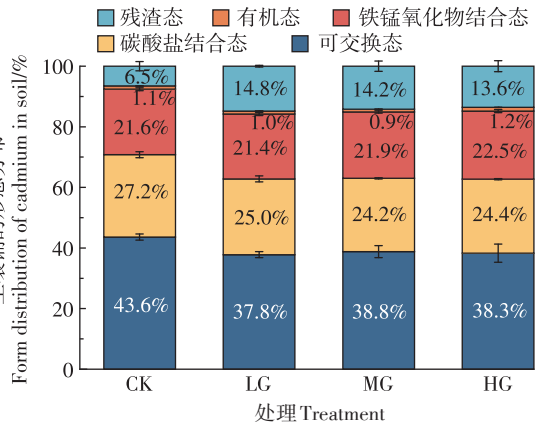


图5 根施克雷伯菌对土壤Cd形态的影响

Figure 5 Effects of root application of *Klebsiella* sp. on soil cadmium form

（Nitrospirota）相对丰度有所降低，最大降幅分别为3.50%、4.50%和0.25%。其中变形菌门和酸杆菌门中的一些菌参与铁循环。

图6C为细菌群落在属水平上前20的物种相对丰度热图。油菜根际土壤细菌属水平结构上优势属主要包括鞘氨醇单胞菌属（*Sphingomonas*）、节杆菌属（*Arthrobacter*）、RB41属、马赛菌属（*Massilia*）、A4b属、黄杆菌属（*Flavobacterium*）、芽孢杆菌属（*Bacillus*）、毛螺菌属（*Tychonema*_CCAP_1459_11B）等。与对照处理相比，施加菌后，提高了节杆菌属、毛螺菌属、马赛菌属、芽孢杆菌属的相对丰度，最大增幅分别为1.78%、0.75%、0.80%和0.16%。降低了鞘氨醇单胞菌属的相对丰度，最大降幅1.19%。其中节杆菌属、毛螺菌属、马赛菌属和芽孢杆菌属与氮循环相关，鞘氨醇单胞菌属和芽孢杆菌属与铁循环相关。

2.4 土壤微生物群落与土壤理化性质之间的相关性分析

根施菌后土壤理化性质指标之间的相关性如图7所示，根系Fe含量与铵态氮、过氧化氢酶、蔗糖酶呈显著正相关（$P<0.05$），与pH、硝态氮、硝酸还原酶和亚硝酸还原酶呈极显著正相关（$P<0.01$）；根系Mn含量与pH、硝态氮呈显著正相关（$P<0.05$）；根系Cd含量与pH和硝态氮呈显著负相关（$P<0.05$），与铵态氮和无定形氧化铁呈极显著负相关（$P<0.01$）。通过Mental test分析根施菌后根际微生物群落与土壤理化性质之间的相关性发现，芽孢杆菌属与无定形氧化铁（$r=0.44$）、铵态氮（$r=0.47$）、亚硝酸还原酶（$r=0.52$）呈极显著正相关（$P<0.01$），与硝态氮（$r=0.27$）呈显著（$P<0.05$）正相关；马赛菌属与铵态氮（$r=0.36$）、硝酸还原

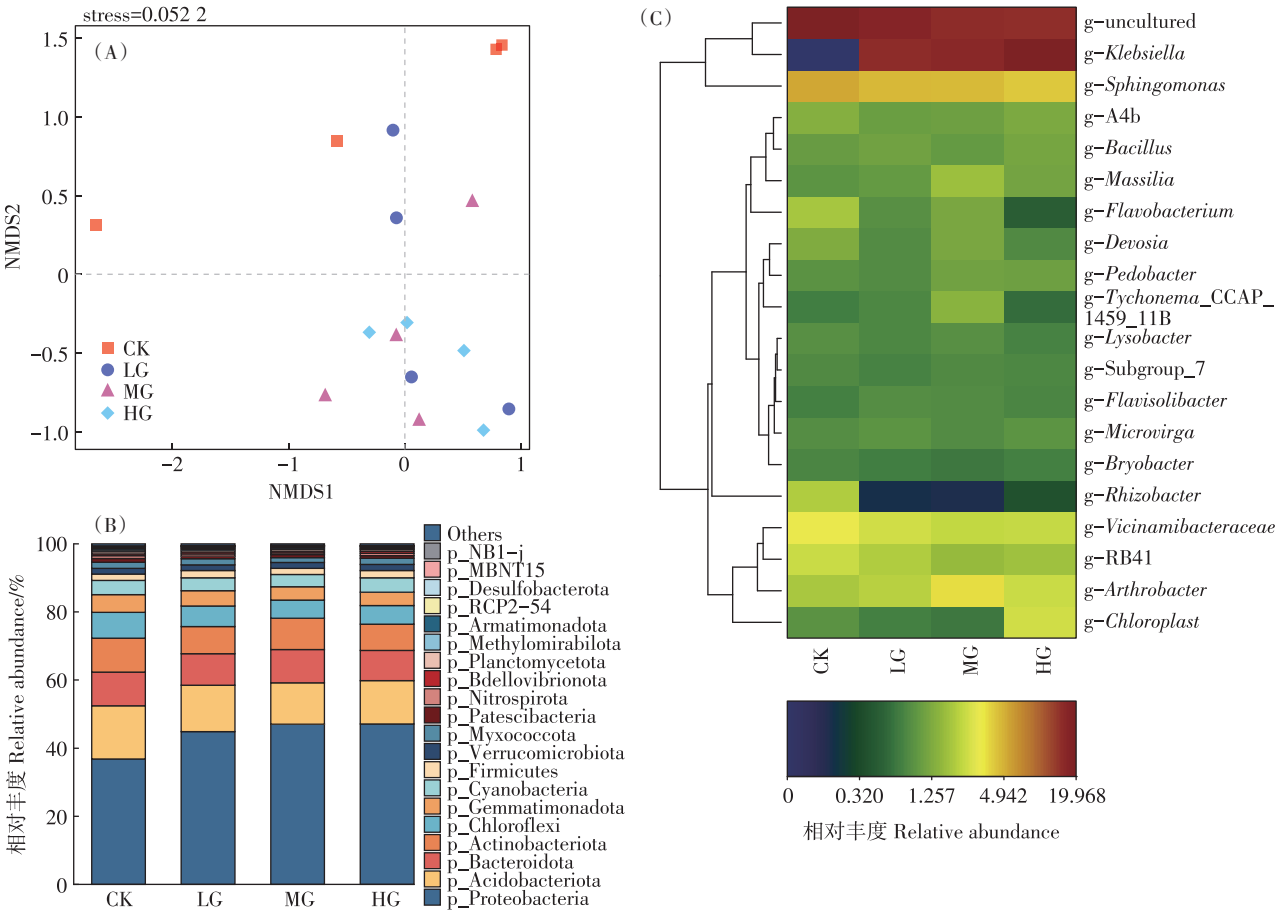


图6 根施克雷伯菌对土壤微生物群落的影响

Figure 6 Effects of *Klebsiella* sp. on soil microbial community under root application

酶（r=0.40）呈极显著正相关（P<0.01），与硝态氮（r=0.26）、脲酶（r=0.23）呈显著（P<0.05）正相关；黄杆菌属与阳离子交换量（r=0.46）呈显著（P<0.05）正相关。

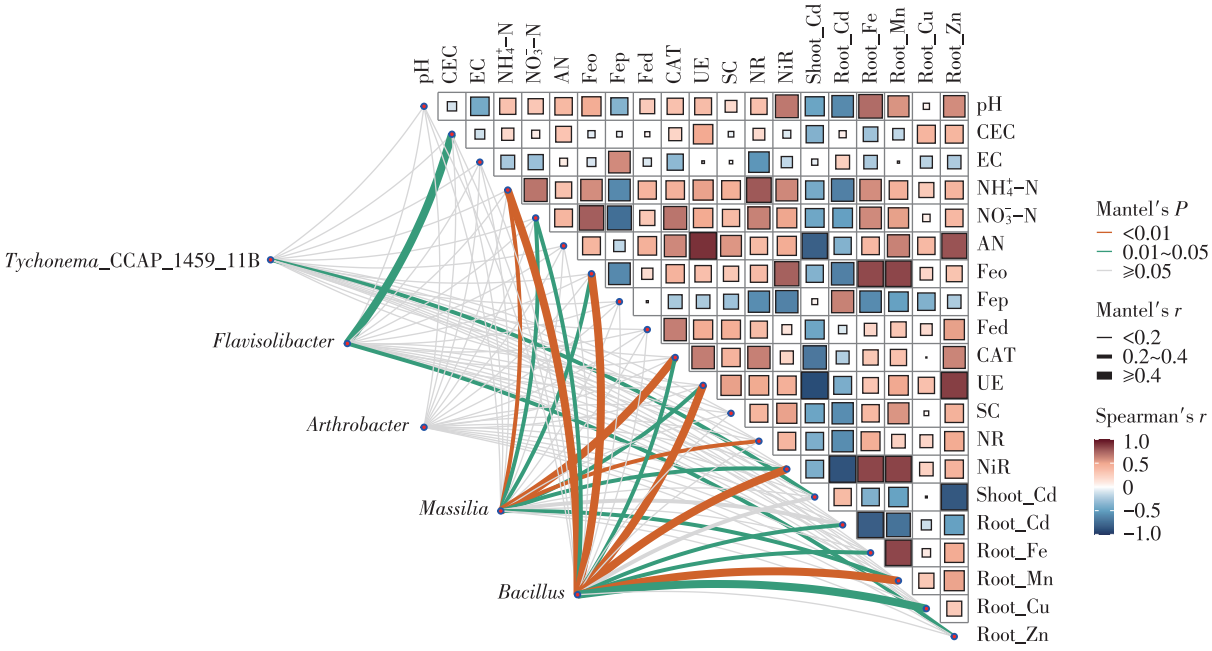
2.5 根施菌对油菜根系基因表达的影响

如图8所示，添加菌后天然抗性相关巨噬细胞蛋白基因（*Nramp2*）的表达下调，分别下降了17.60%和20.54%，在锌转运蛋白家族中，施加菌处理后*ZIP1*基因的表达下调，分别下降了44.80%~77.40%；铵转运蛋白基因*AMT*表达水平上调22.55%~27.78%。金属耐受蛋白基因*MTP*表达水平下调19.51%~29.57%，同时添加菌后也影响了与氮代谢相关基因表达，谷氨酰胺合成酶基因（*glnA*）增加了29.71%~37.71%，以及亚硝酸还原酶基因（*nirA*）的表达，在HG处理下增加了57.75%。

3 讨论

本研究发现，根施克雷伯菌能够有效促进油菜生长，显著提高油菜根系生物量，增幅最高可达48.5%，同时，油菜地上部生物量也显著增加，增幅最高可达23.8%。大量研究表明，接种功能菌能够提高植株生物量，例如，王琼等[14]接种植物促生菌芽孢杆菌和伯克霍尔德菌显著提高了油菜生物量，最高增幅为70.12%和22.54%，夏馨媛等[15]研究发现，接种菌株LM1-2后显著提高油菜和地上部的生物量，增幅为26.82%和20.67%。本实验证实，根施克雷伯菌同样具有促进作物生长的作用，与其他研究中菌株的效果相比，克雷伯菌对油菜根系具有较好的促生作用，对油菜地上部生物量的提高效果与已报道的部分菌株效果相近。

进一步分析根际土壤营养元素形态发现，根施克雷伯菌能够提高氮素的生物可利用性，提高土壤肥力，显著增加土壤中铵态氮、硝态氮和碱解氮的含量，增幅分别可达56.7%、39.6%和54.1%。这一结果与孙佳华等[16]发现的丛枝菌根接种后显著提高铵态氮（19.7%）和硝态氮（70.0%）含量的结果具有相同的增加趋势。深入分析土壤元素与根际菌群的相关性发



CEC为阳离子交换量;EC为电导率;NH_4^+-N为铵态氮;NO_3^--N为硝态氮;AN为碱解氮;Feo为无定形铁;Fep为络合态铁;Fed为游离氧化态铁;CAT为过氧化氢酶;UE为脲酶;SC为蔗糖酶;NiR为亚硝酸还原酶;NR为硝酸还原酶;Shoot-Cd为地上部Cd;Root-Cd为根系Cd;Root-Fe为根系铁含量;Root-Cu为根系铜含量;Root-Zn为根系锌含量。

CEC is cation exchange capacity, EC is conductivity, NH_4^+-N is ammonium nitrogen, NO_3^--N is nitrate nitrogen, AN is alkali-hydrolyzable nitrogen, Feo is amorphous iron, Fep is complexed iron, Fed is free oxidized iron, CAT is catalase, UE is urease, SC is sucrase, NiR is nitrite reductase, NR is nitrate reductase, Shoot-Cd is aboveground cadmium, Root-Cd is root cadmium, Root-Fe is root iron content, Root-Cu is root copper content, Root-Zn is root zinc content.

图7 微生物群落结构与土壤理化性质Mental test分析

Figure 7 Analysis of microbial community structure and soil physical and chemical properties Mental test

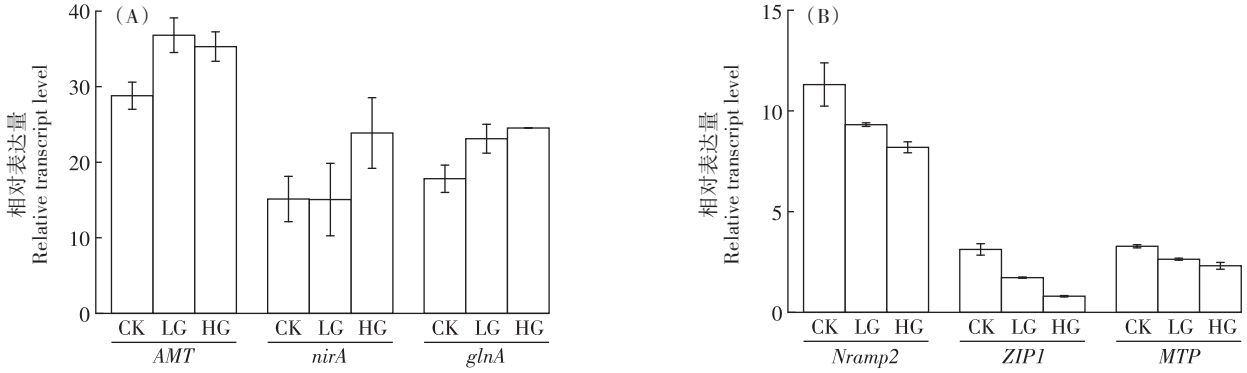


图8 根施菌对油菜根系Cd转运基因氮代谢基因的影响

Figure 8 Effects of root application of bacteria on Cd transport gene and nitrogen metabolism gene in *Brassica chinensis* L. roots

现,土壤铵态氮和硝态氮含量与根际菌群中芽孢杆菌属和马赛菌属的相对丰度显著相关,根施菌处理后在提高无机氮含量的同时,也促进了芽孢杆菌和马赛菌的生长。已有许多研究表明,芽孢杆菌属和马赛菌属参与土壤中的氮循环,有助于土壤养分的转化与利用,能够增加植物的养分吸收。Hui等[17]发现解淀粉芽孢杆菌促进氮矿化,具有高蛋白质降解能力并释放铵。Holochová等[18]的研究也指出,马赛菌属可能通过协同作用促进有机氮矿化,例如通过降解含氮大分子化合物(如几丁质、核酸)释放铵态氮。此外,土壤微生物分泌的酶对于氮素循环过程也发挥着重要作用。尿素作为菜地常用氮肥不能被植物直接利用,需要经过土壤微生物分泌的脲酶催化分解成碳酸铵或碳酸氢铵,才能够被根系吸收[19]。对许多植物促生菌研究也发现,向土壤中施加功能微生物能将土壤脲酶等的活性提高约50%[20]。张圣武等[21]的研究也表明

蔗糖酶、脲酶等的活性与碱解氮含量呈显著或极显著水平的正相关，与本研究根施克雷伯菌后显著提高了土壤脲酶活性的规律相符。由此可见，施加克雷伯菌通过促进根际菌群中关键功能菌的生长，提高土壤微生物分泌的关键酶活性，促进土壤中氮的矿化过程，将植物无法吸收利用的有机氮分解转化为铵态氮和硝态氮等无机氮，从而提高根际土壤中氮的生物可利用性，促进了植物生长和对氮的吸收。

根施克雷伯菌在提高土壤铵/硝态氮含量和比例的同时，也提高了油菜根系氮代谢相关基因表达水平，有利于NH_4^+离子竞争性抑制根系对Cd^{2+}的吸收转运，同时也降低了硝态氮淋溶风险。土壤硝酸还原酶与亚硝酸还原酶是无机氮转化过程中起关键作用的氧化还原酶，施菌处理提高了二者的活性，不但能够减少根际微环境中亚硝态氮的积累，缓解亚硝态氮对根系的毒性损伤，还能够促进硝酸盐的还原过程。同时，硝化螺旋菌作为一类被广泛认可的硝化细菌，能够将亚硝酸盐氧化成硝酸盐，根施克雷伯菌通过降低硝化螺旋菌门的相对丰度，抑制了微生物驱动的硝化过程。由此可见，根施克雷伯菌通过调控根际菌群中关键菌的丰度和土壤酶活性水平，改变了无机氮的氧化还原方向，有利于无机氮以铵态氮的形态存在，这些结果与土壤中铵态氮和硝态氮含量提升以及铵态氮与硝态氮比例提高的规律相吻合。已有研究报道，无机氮形态对于根系Cd吸收具有调控作用。Cd作为非必需元素，主要通过“蹭车”的方式利用阳离子转运蛋白，伴随必需元素进行跨膜运输[22-23]。与NO_3^-相比，NH_4^+能够使水稻幼苗根系中Cd积累量降低约五分之一，地上部Cd含量降低约三分之一[24]，添加NH_4^+也能够在短时间内显著降低根系对Cd^{2+}的瞬时吸收流速[25]，说明Cd^{2+}极有可能借助与NH_4^+共用的转运蛋白进行跨膜运输。此外，植物也能够通过氮代谢缓解Cd的毒性损伤，本研究发现施加菌后提高了与油菜根系氮代谢相关基因*nirA*、*glnA*和铵氮转运蛋白*AMT*基因的表达水平。*AMT*主要负责植物体内铵态氮的吸收和转运，已有研究表明，*AMT*基因能够增强植物抗Cd性，如Cai[26]研究发现在大豆中，*GmAMT2.1/2.2*基因的表达可以增强大豆对Cd的抗性。由此可见，根施克雷伯菌既能通过提高根际铵态氮含量和铵/硝态氮比例，从而提高NH_4^+对根系Cd吸收的竞争性抑制作用，也能通过促进油菜根系中氮吸收代谢功能基因的表达，在缓解Cd毒性损伤的同时，抑制植株对Cd的吸收积累。

除此以外，许多研究发现，微生物具有巨大的代谢潜力，能够有效降低土壤重金属的生物可利用性，进而抑制作物对重金属的吸收积累[27]。根施克雷伯菌改变了油菜根际土壤中Cd的化学形态，显著降低了可交换态含量占比，提高了残渣态含量占比，进而降低了Cd的生物可利用性，这一过程与微生物驱动的根际铁氧化物形态结构变化息息相关。韩瑞霞[28]研究了奥奈达希瓦氏菌改变铁的氧化态和形态的过程。在土壤中，铁氧化物是Cd的重要固持介质，包括游离氧化铁、无定形氧化铁和络合态氧化铁等形式，具有反应活性高和比表面积大的特征，是重金属的重要吸持基质，与Cd的迁移转运和形态转化息息相关。根施克雷伯菌提高了土壤中无定形氧化铁的含量，无定形氧化铁对重金属Cd、Pb具有较强的吸附能力[29]。姚文斌[30]研究认为无定形氧化铁含量的增加提高了残渣态Cd含量；张倩[31]研究认为，在较低的氧化还原条件下，土壤中的铁由晶体态氧化铁转化为无定形氧化铁，其具有更大的比表面积和更多的Cd结合位点，降低了Cd的有效性，这与本研究中施菌处理提高了土壤中无定形氧化铁、游离态氧化铁、铁锰氧化物结合态Cd和残渣态Cd含量的结果相吻合，推测克雷伯菌对铁氧化物形态及其重金属固持能力的调控，也是其降低Cd生物可利用性的作用途径之一。

进一步分析根际微生物群落，也证实根施克雷伯菌改变了菌群中铁循环相关微生物的相对丰度，促进了变形菌门和芽孢杆菌属生长，抑制了酸杆菌门和铁还原菌鞘氨醇单胞菌增殖，根际菌群结构变化很可能是土壤中铁化学形态改变的影响因素之一。变形菌门中化学营养型酸硫杆菌（*Chemolithotrophic acidithiobacillus* sp.）在氮和硫等元素循环中起着重要的作用，能够改善植物对氮、磷、钾等营养元素的吸收，还能够促进铁氧化矿化等过程，提高土壤对Cd的吸附和沉淀能力，从而降低重金属的可移动性[32]。芽孢杆菌作为在农业中广泛应用的生防菌，同时还具有铁代谢以及合成分泌嗜铁素的能力[33]，部分芽孢杆菌菌株能够将Fe^{2+}氧化为Fe^{3+}，而另一些菌株又能催化Fe^{3+}还原为Fe^{2+}的过程，通过复杂的代谢过程影响铁的化学形态。芽孢杆菌分泌的铁载体能螯合Fe^{3+}，促进其溶解和吸收，有利于增加铁的生物可利用性，促进植物生长[34]。酸杆菌是土壤中最丰富的菌门之一，携带一系列具有潜在环境作用的基因，其丰度与土壤pH大多呈负相关，而土壤pH也与Cd的生物可利用性密切相关[35-36]。鞘氨醇单胞菌属中的一些菌株，例如菌

株 *Sphingomonas* sp. DJ 已被证实能够在厌氧条件下促进铁的还原过程，同时对苯酚、苯胺和硝基苯等有机物具有降解效果[37]。由此可见，根施克雷伯菌影响了根际菌群驱动的铁循环过程，提高了铁氧化物的Cd固持能力和铁的有效性。由于Cd借助必需元素的离子通道进行转运，有效态铁含量的增加，不但能够促进植物吸收铁，还能够竞争性抑制植物对Cd的吸收转运，进而抑制油菜可食部位的Cd积累[38-39]。这与施菌处理后油菜地上部铁含量增加，而Cd含量降低的结果相吻合。

从分子水平上深入分析油菜根系基因水平发现，根施克雷伯菌不但通过根际元素循环影响土壤Cd的生物可利用性，同时还能够调控根系Cd转运通道的表达，进而影响根系对Cd的吸收。施菌处理下调了 *Nramp2*、*ZIP1* 和 *MTP* 基因的表达，前期研究已经证实 *Nramp* 基因定位于细胞质膜，负责植株对Cd的吸收[40]，并且 *Nramp2* 基因的表达量在不同浓度和时间的Cd胁迫下都显著升高。基因 *ZIP1* 编码锌转运蛋白，由于Zn与Cd具有相似的元素结构，锌转运蛋白也能够将Cd离子转运到植物体内[41]，有研究发现在东南景天中，Cd处理极大诱导了 *ZIP1* 在植物根部和地上部的表达[42]。*MTP* 是金属耐受蛋白基因，参与金属离子的转运和植物对重金属胁迫的适应，刘霄霏等[43]研究发现在Cd胁迫下，千穗谷中的 *AhMTP6* 基因在根中被诱导。本研究结果表明，添加克雷伯菌可以通过降低 *Nramp2*、*ZIP1*、*MTP* 基因的表达水平来调控油菜对Cd的吸收。

4 结论

（1）根施克雷伯菌可以显著提高油菜的生物量，降低油菜不同器官中的Cd含量。

（2）施加克雷伯菌改变了根际菌群结构及其驱动的铁、氮循环，提高了根际铵态氮、硝态氮等养分含量，以及铁等矿质元素的有效性，促进了植物生长和营养元素积累，同时 Fe^{2+}/Fe^{3+} 和 NH_4^+ 等阳离子水平的提高，还有利于竞争性抑制根系对Cd的吸收转运。

（3）根施菌处理影响根际菌群驱动的铁氧化还原过程，增加了根际土壤中游离氧化铁和无定形态氧化铁的含量以及氧化铁的活化度，提高了铁氧化物对Cd的吸附固持作用，降低了土壤中Cd的生物可利用性。

（4）根施菌处理上调了油菜根系中无机氮吸收和氮代谢相关基因 *nirA*、*glnA* 和 *AMT*，有助于促进植物养分吸收和生长，缓解Cd毒性作用；下调了 *Nramp2*、*ZIP1* 和 *MTP* 等Cd转运相关蛋白的表达水平，抑制了根系对Cd的吸收转运。

参考文献：

[1] 郭志娟, 周亚龙, 王乔林, 等. 雄安新区土壤重金属污染特征及健康风险[J]. 中国环境科学, 2021, 41(1): 431-441. GUO Z J, ZHOU Y L, WANG Q L et al. Characteristics of soil heavy metal pollution and health risk in Xiong'an New District[J]. *China Environmental Science*, 2021, 41(1): 431-441.

[2] 曾今朵, 王志勇, 魏义长. 我国镉污染农田土壤修复技术研究进展[J]. 现代农业科技, 2025(8): 99-103. ZENG J D, WANG Z Y, WEI Y C. Research progress on remediation technology for cadmium polluted farmland soil in China[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2025(8): 99-103.

[3] RIZWAN M, ALI S, ABBAS T, et al. Cadmium minimization in wheat: a critical review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2016, 130: 43-53.

[4] 王炫凯, 曲宝成, 艾孜买提·阿合麦提, 等. 我国农田重金属污染状况及修复技术研究进展[J]. 清洗世界, 2021, 37(8): 55-58. WANG X K, QU B C, AIZIMAITI A, et al. Research progress on heavy metal pollution and remediation technology in farmland in China[J]. *Cleaning World*, 2021, 37(8): 55-58.

[5] CHEN S H, CHEOW Y L, NG S L, et al. Mechanisms for metal removal established *via* electron microscopy and spectroscopy: a case study on metal tolerant fungi *Penicillium simplicissimum*[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2019, 362: 394-402.

[6] HAN H, CAI H, WANG X Y, et al. Heavy metal-immobilizing bacteria increase the biomass and reduce the Cd and Pb uptake by pakchoi (*Brassica chinensis* L.) in heavy metal-contaminated soil[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 195: 110375.

[7] 徐鸿. 产碱微生物复合菌剂对水稻镉积累的影响及机制探究[D]. 株洲: 湖南工业大学, 2021. XU H. Effect of alkali-producing microbial compound inoculant on rice and the mechanism[D]. Zhuzhou: Hunan University of Technology, 2021.

[8] 陈素素. 产脲酶菌修复典型矿冶园区周边农田土壤镉、铅污染研究[D]. 北京: 北京有色金属研究总院, 2022. CHEN S S. Study on the remediation of Cd-Pb contaminated farmland soil by urease-producing bacteria in typical mining and metallurgy parks[D]. Beijing: Beijing General Research Institute of Nonferrous Metals, 2022.

[9] 曹耿悦, 郑庭裕, 于梦雅, 等. 外生菌根真菌及其助手细菌联合解磷的研究进展[J]. 微生物学报, 2025, 65(2): 515-523. CAO G Y, ZHENG T Y, YU M Y, et al. Research progress of synergistic interactions between ectomycorrhizal fungi and mycorrhizal helper bacteria in phosphorus solubilization[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(2): 515-523.

[10] 李梦娇, 彭晟, 徐绍忠, 等. 克雷伯氏菌在农业与环境治理上的应用[J]. 生物技术进展, 2014, 4(6): 415-420. LI M J, PENG S, XU S Z, et al. Application of *Klebsiella* spp. in agriculture and environmental management[J]. *Current Biotechnology*, 2014, 4(6): 415-420.

[11] 李凤汀, 刘荣昌, 郝正然, 等. 利用^{15}N稀释法研究小麦接种肺炎克雷伯氏菌联合固氮作用[J]. 微生物学报, 1989, 29(3): 200-203. LI F T, LIU R C, HAO Z R, et al. Isotopic dilution method for the estimation of nitrogen fixation by *Klebsiella pneumoniae* associated with wheat root[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1989, 29(3): 200-203.

[12] 叶小梅, 何加骏, 王小妹. 一株土生克雷伯氏菌接种对黑麦草生长及磷吸收的影响[J]. 江苏农业科学, 2008(2): 164-166. YE X M, HE J J, WANG X M. Effects of inoculation with a soil-borne *Klebsiella* on growth and phosphorus uptake of ryegrass[J]. *Jiangsu Agricultural Science*, 2008(2): 164-166.

[13] 王强, 马沛生, 王加宁, 等. 一株苯酚降解产酸克雷伯菌的分离与鉴定[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2007(增刊1): 56-57. WANG Q, MA P S, WANG J N, et al. Isolation and identification of a novel strain of *Klebsiella* oxytoca with phenol-degrading activity[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2007 (Suppl 1): 56-57.

[14] 王琼, 冯雪薇, 冯英. 镉修复微生物菌剂的构建及其作用效果[J]. 农业环境科学学报, 2025, 44(5): 1266-1275. WANG Q, FENG X W, FENG Y. Construction of Cd phytoremediation microbial agent and research of its functional effects[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2025, 44(5): 1266-1275.

[15] 夏馨媛, 薛道晟, 李鑫静, 等. 稻油轮作土壤多功能促生菌的鉴定及其对油菜生长和根际细菌群落的影响[J]. 生物技术通报, 2025, 41(4): 289-301. XIA X Y, XUE D S, LI X J, et al. Identification of multi-function-promoting bacterium in rice-oilseed rape rotation soil and is effects on the growth and rhizosphere bacterial community of oilseed rape (*Brassica napus*) [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2025, 41(4): 289-301.

[16] 孙佳华, 李艺, 齐李敏, 等. 景观观赏性植物缨绒花接种丛枝菌根真菌对土壤镉污染修复的影响[J]. 北方园艺, 2025(9): 122-130. SUN J H, LI Y, QI L M, et al. Effects of inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on remediation of cadmium contaminated soil by landscape ornamental plant *Emilia javanica*[J]. *Northern Horticuiture*, 2025(9): 122-130.

[17] HUI C, SUN P F, GUO X X, et al. Shifts in microbial community structure and soil nitrogen mineralization following short-term soil amendment with the ammonifier *Bacillus amyloliquefaciens* DT[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2018, 132: 40-48.

[18] HOLOCHOVÁ P, MAŠLAŇOVÁ I, SEDLÁČEK I, et al. Description of *Massilia rubra* sp. nov., *Massilia aquatica* sp. nov., *Massilia mucilaginosa* sp. nov., *Massilia frigida* sp. nov., and one *Massilia* genomospecies isolated from Antarctic streams, lakes and regoliths[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2020, 43(5): 126112.

[19] 边雪廉, 赵文磊, 岳中辉, 等. 土壤酶在农业生态系统碳、氮循环中的作用研究进展[J]. 中国农学通报, 2016, 32(4): 171-178. BIAN X L, ZHAO W L, YUE Z H, et al. Research process of soil enzymes effect on carbon and nitrogen cycle in agricultural ecosystem[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, 32(4): 171-178.

[20] 闫妮, 桑毅振, 王明钦, 等. 生物炭和丛枝菌根真菌对番茄幼苗生长及土壤性质的影响[J]. 农业开发与装备, 2023(12): 137-140. YAN N, SANG Y Z, WANG M Q, et al. Effects of biochar and arbuscular mycorrhizal fungi on tomato seedling growth and soil properties[J]. *Agricultural Development & Equipments*, 2023(12): 137-140.

[21] 张圣武, 赵秉强, 季立声, 等. 秸秆直接还田的土壤生物学效应[J]. 山东农业大学学报, 1992(4): 375-379. ZHANG S W, ZHAO B Q, JI L S, et al. Biological effects of straw direct-applicating into soil [J]. *Journal of Shandong Agricultural University*, 1992(4): 375-379.

[22] LI Z M, LIANG Y, HU H W, et al. Speciation, transportation, and pathways of cadmium in soil-rice systems: a review on the environmental implications and remediation approaches for food safety [J]. *Environment International*, 2021, 156: 106749.

[23] 刘仲齐, 张长波, 黄永春. 水稻各器官镉阻控功能的研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(4): 721-727. LIU Z Q, ZHANG C B, HUANG Y C. Research advance on the functions of rice organs in cadmium inhibition: a review[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(4): 721-727.

[24] ZHU C Q, CAO X C, ZHU L F, et al. Ammonium mitigates Cd toxicity in rice (*Oryza sativa*) *via* putrescine-dependent alterations of cell wall composition[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 132: 189-201.

[25] ZHANG L D, LIU X, WEI M Y, et al. Ammonium has stronger Cd detoxification ability than nitrate by reducing Cd influx and increasing Cd fixation in *Solanum nigrum* L.[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2022, 425: 127947.

[26] CAI Z D, YU T B, TAN W Y, et al. *GmAMT2.1* / *2.2*-dependent ammonium nitrogen and metabolites shape rhizosphere microbiome assembly to mitigate cadmium toxicity[J]. *NPJ Biofilms and Microbiomes*, 2024, 10(1): 60.

[27] 马莹, 王玥, 石孝均, 等. 植物促生菌在重金属生物修复中的作用机制及应用[J]. 环境科学, 2022, 43(9): 4911-4922. MA Y, WANG Y, SHI X J, et al. Mechanism and application of plant growth-promoting bacteria in heavy metal bioremediation[J]. *Environmental Science*, 2022, 43(9): 4911-4922.

[28] 韩瑞霞. 微生物异化铁还原-再氧化过程中活性氧的产生及其机理研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2020. HAN R X. Study on the production and mechanism of reactive oxygen species during microbial dissimilatory iron reduction-reoxidation process[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2020.

[29] OKAZAKI M, TAKAMIDOH K, YAMANE I. Adsorption of heavy metal cations on hydrated oxides and oxides of iron and aluminum with different crystallinities[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1986, 32(4): 523-533.

[30] 姚文斌. 不同分子量有机酸与镉的络合作用及对土壤中镉固持/释放的影响机制[D]. 长沙: 中南大学, 2023. YAO W B. Complexation of cadmium with different molecular organic acids and the effect mechnism on cadmium immobilization/release in soils[D]. Changsha: Central South University, 2023.

[31] 张倩. 含硫化合物对土壤中镉的钝化效应研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2023. ZHANG Q. Passivation effect of sulfur compounds on cadmium in soil[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural

Sciences, 2023.

[32] 刘同旭, 程宽, 陈丹丹, 等. 微生物介导的硝酸盐还原耦合亚铁氧化成矿研究进展[J]. 生态环境学报, 2019, 28(3):620-628. LIU T X, CHENG K, CHEN D D, et al. Formation of Fe(Ⅲ)-minerals by microbially mediated coupling of nitrate reduction and Fe(Ⅱ) oxidation: a review[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, 28(3):620-628.

[33] GONÇALVES O S, SANTANA M F. The coexistence of monopartite integrative and conjugative elements in the genomes of Acidobacteria [J]. *Gene*, 2021, 777:145476.

[34] 刘邮洲, 沈佳慧, 乔俊卿, 等. 芽孢杆菌嗜铁素研究进展[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(1):266-276. LIU Y Z, SHEN J H, QIAO J Q, et al. Research progress of siderophore produced by *Bacillus* spp. [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 39(1):266-276.

[35] NAVARRETE A A, KURAMAE E E, DE HOLLANDER M, et al. Acidobacterial community responses to agricultural management of soybean in Amazon forest soils[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, 83(3):607-621.

[36] LU S P, GISCHKAT S, REICHE M, et al. Ecophysiology of Fe-cycling bacteria in acidic sediments[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(24):8174-8183.

[37] 丁健. 铁还原菌 *Sphingomonas* sp. DJ 的分离及其降解特性的研究[D]. 大连:大连理工大学, 2014. DING J. Isolation of an iron reducing bacterium *Sphingomonas* sp. DJ and characterization of its ability in degradation of refractory substances[D]. Dalian: Dalian University of Technology, 2014.

[38] SEBASTIAN A, PRASAD M V. Modulatory role of mineral nutrients on cadmium accumulation and stress tolerance in *Oryza sativa* L. seedlings[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2016, 23(2):1224-1233.

[39] XUE W J, ZHANG C B, WANG P P, et al. Rice vegetative organs alleviate cadmium toxicity by altering the chemical forms of cadmium and increasing the ratio of calcium to manganese[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 184:109640.

[40] ZHONG S X, LI X M, LI F B, et al. Cadmium uptake and transport processes in rice revealed by stable isotope fractionation and Cd-related gene expression[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 806:150633.

[41] JIANG Y, HAN J H, XUE W X, et al. Overexpression of *SmZIP* plays important roles in Cd accumulation and translocation, subcellular distribution, and chemical forms in transgenic tobacco under Cd stress [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 214:112097.

[42] GAO J, SUN L, YANG X, et al. Transcriptomic analysis of cadmium stress response in the heavy metal hyperaccumulator *Sedum alfredii* Hance[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6):e64643.

[43] 刘霄霏, 甘锦鑫, 周涛, 等. 千穗谷 *MTP* 基因家族生信分析及镉胁迫下的表达特征[J]. 植物科学学报, 2023, 41(4):467-478. LIU X F, GAN J X, ZHOU T, et al. Bioinformatics analysis of the *MTP* gene family in *Amaranthus hypochondriacus* L. and expression characteristics under cadmium stress[J]. *Plant Science Journal*, 2023, 41(4):467-478.

(责任编辑:宋潇)