

研究报告

伯克霍尔德氏菌与荧光假单胞菌协同强化藿香蓟对镉污染土壤的修复能效

陈德倩¹, 许仁智¹, 刘智博¹, 覃桂妹¹, 宋波^{1,2*}

1 桂林理工大学 环境科学与工程学院, 广西 桂林 541004

2 桂林理工大学 岩溶地区水污染控制与用水安全保障协同创新中心, 广西 桂林 541004

陈德倩, 许仁智, 刘智博, 覃桂妹, 宋波. 伯克霍尔德氏菌与荧光假单胞菌协同强化藿香蓟对镉污染土壤的修复能效[J]. 微生物学通报, 2026, 53(1): 150-168.

CHEN Deqian, XU Renzhi, LIU Zhibo, QIN Guimei, SONG Bo. *Burkholderia* sp. DHC34 and *Pseudomonas fluorescens* enhance the efficiency of *Ageratum conyzoides* L. in the remediation of cadmium-contaminated soil[J]. Microbiology China, 2026, 53(1): 150-168.

摘要:【背景】部分根际微生物因其能够改善土壤肥力、促进作物生长, 被广泛应用于土壤重金属修复当中, 但单一菌剂修复效果不稳定, 易受到土著微生物干扰, 因此构建高效稳定的复合菌剂辅助植物重金属修复势在必行。【目的】基于盆栽试验, 研究伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia* sp.) DHC34 和荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)协同强化藿香蓟(*Ageratum conyzoides* L.)对 Cd 污染土壤的修复能效。【方法】利用单一菌剂 BH (*Burkholderia* sp. DHC34)、PH (*P. fluorescens*)和复合菌剂 BPH1-1、BPH1-2、BPH2-1 (*Burkholderia* sp. DHC34+*P. fluorescens* 分别以 1:1、1:2、2:1 混合), 以及对照组 CK (无菌水)分别处理藿香蓟。测量植物生物量和 Cd 积累特征; 微量法测定植物叶片抗氧化酶活性; Illumina PE250 高通量测序技术检测微生物群落多样性。【结果】相较于对照组, *P. fluorescens* 单独处理显著提高藿香蓟过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性, 株高和鲜重较对照分别增加 50.0%和 77.7%; *Burkholderia* sp. DHC34 单独作用下, 土壤弱酸提取态 Cd 含量占总量的 60.0%, 藿香蓟单株积累量较对照增加 188%。双菌联合处理中, 各比例混合接种均能显著提高藿香蓟 Cd 的单株提取量。其中 BPH1-2 效果最优, 藿香蓟生物量和 Cd 积累量分别提升 71.2%和 166%, 地上和地下部生物富集系数高达 11.40 和 6.25。双菌接种显著改变根际微生物群落结构, 引起黄色土壤杆菌属(*Flavisolibacter*)、黏结杆菌属(*Adhaeribacter*)、链霉菌属(*Streptomyces*)等有益微生物群落相对丰度显著上升, 通过上调碳氮循环相关功能菌群活性, 进一步强化藿香蓟的 Cd 修复效率, 维持藿香蓟

资助项目: 国家自然科学基金(52230006); 桂林市重点研发计划(20210212-1)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (52230006) and the Guilin Key Research and Development Program (20210212-1).

*Corresponding author. E-mail: songbo@glut.edu.cn

Received: 2025-05-19; Accepted: 2025-06-29; Published online: 2025-07-25

根际微环境的稳定。【结论】*Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 作为藿香蓟促生强化菌剂具有一定的应用潜力。双菌接种能够形成“*P. fluorescens* 促生+*Burkholderia* sp. DHC34 活化”的功能互补模式，招募根际有益菌群，缓解土壤中 Cd 对藿香蓟的胁迫，综合效应 BH 大于 PH，BPH1-2 为最优复合比。

关键词：伯克霍尔德氏菌；荧光假单胞菌；藿香蓟；镉污染；植物-微生物联合修复

***Burkholderia* sp. DHC34 and *Pseudomonas fluorescens* enhance the efficiency of *Ageratum conyzoides* L. in the remediation of cadmium-contaminated soil**

CHEN Deqian¹, XU Renzhi¹, LIU Zhibo¹, QIN Guimei¹, SONG Bo^{1,2*}

¹ College of Environmental Science Engineering, Guilin University of Technology, Guilin 541004, Guangxi, China

² Collaborative Innovation Center for Water Pollution Control and Water Security in Karst Area of Guilin University of Technology, Guilin 541004, Guangxi, China

Abstract: [Background] Rhizosphere microorganisms are commonly employed in soil heavy metal remediation due to their ability to enhance soil fertility and boost crop growth. However, the efficacy of a solitary microbial agent in remediation is inconsistent and vulnerable to interference from indigenous microorganisms. Consequently, developing reliable composite microbial agents is crucial for facilitating plant remediation of heavy metals. **[Objective]** We conducted pot experiments to the study mechanism by which *Burkholderia* sp. DHC34 and/or *Pseudomonas fluorescens* fortified *Ageratum conyzoides* L. in the remediation of cadmium (Cd)-contaminated soil. **[Methods]** The single microbial agents BH (*Burkholderia* sp. DHC34) and PH (*P. fluorescens*), as well as the composite microbial agents BPH1-1, BPH1-2, and BPH2-1 (consisting of *Burkholderia* sp. DHC34 and *P. fluorescens* mixed at ratios of 1:1, 1:2, and 2:1, respectively), were used to treat *A. conyzoides*. The plants treated with sterile water were taken as the control group. The plant biomass and Cd accumulation were measured, and the micro-method was employed to determine the activities of antioxidant enzymes in plant leaves. Microbial diversity was assessed through Illumina PE250 high-throughput sequencing. **[Results]** In comparison to the control group, *P. fluorescens* alone significantly enhanced the activities of peroxidase, catalase, and superoxide dismutase, while increasing the plant height and fresh weight by 50.0% and 77.7%, respectively. *Burkholderia* sp. DHC34 resulted in weak acid extractable fraction of Cd comprising 60.0% of the total, while increasing the Cd accumulation per *A. conyzoides* plant by 188% relative to the control. The co-inoculation of the two strains in varying ratios significantly enhanced the Cd uptake by *A. conyzoides* plants. BPH1-2 exhibited the most significant performance, increasing the biomass and Cd accumulation of *A. conyzoides* by 71.2% and 166%, respectively. The bioenrichment coefficients of aboveground and underground parts reached 11.40 and 6.25, respectively. Furthermore, the co-inoculation of both strains induced substantial changes in the rhizosphere microbial

community composition, markedly increasing the abundance of beneficial taxa such as *Flavisolibacter*, *Adhaeribacter*, and *Streptomyces*. By regulating the activity of the microbial groups involved in carbon and nitrogen cycling, the composite microbial agents fortified the Cd remediation efficiency and stabilized the rhizosphere environment of *A. conyzoides*. **[Conclusion]** *Burkholderia* sp. DHC34 and *P. fluorescens* exhibit potential applications as growth-promoting agents for *A. conyzoides*. The co-inoculation of the two bacterial strains could create a functional pathway synergizing the plant growth-promoting effect of *P. fluorescens* and the Cd activating effect of *Burkholderia* sp. DHC34. The co-inoculation leads to the enrichment of beneficial rhizosphere microbial groups to mitigate Cd stress on *A. conyzoides*. Notably, the overall efficacy of BH surpassed that of PH, and BPH1-2 exhibited the best performance among the composite agents.

Keywords: *Burkholderia* sp.; *Pseudomonas fluorescens*; *Ageratum conyzoides* L.; cadmium contamination; combined plant-microbial remediation

科学技术的飞速发展导致自然环境中持续性引入重金属污染物。重金属在土壤中表现出极强的滞后性和难降解性, 过度排放导致其浓度已经远远超过农田土壤的承受容量和自净速率, 破坏农田土壤的动态平衡, 抑制农作物生长。其中, 重金属镉可以通过食物链对动植物甚至人类健康构成一定的威胁。土壤镉污染已经成为各国学者重点关注的环境问题之一。

相较于物理化学修复方法, 清洁低耗的植物修复技术被认为是最具潜力的土壤镉污染修复方法之一。已经发现并报道的超富集植物包括蜈蚣草(*Pteris vittata* L.)^[1]、东南景天(*Sedum alfredii* Hance)^[2]、鬼针草(*Bidens pilosa* L.)^[3]和青葙(*Celosia argentea* L.)^[4]等。先前在国内发现的Cd超富集植物藿香蓟(*Ageratum conyzoides* L.), 因其具备较强的抗逆境能力、分布广、适应性强、生物量大等优点, 展现出较高的工程应用前景^[5-6]。但藿香蓟的生物量受Cd胁迫浓度的影响较大, 高浓度Cd胁迫抑制了藿香蓟根系的伸长, 植株矮小、生长缓慢^[7]。不同生态型藿香蓟的重金属富集能力不稳定, 导致其修复周期较长, 限制了藿香蓟在土壤重金属污染修复中的规模性运用。因此, 通过强化措施提高藿香蓟的重金属修复效率, 缩短植物修复周期十分必要。

目前, 变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌

门(*Actinomycetota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)等已被证实对重金属修复和植物促生具有一定应用价值。部分微生物能够与植物在其根系附近形成紧密的互作关系, 通过分泌植物激素、有机酸, 调节金属转运蛋白、金属螯合基因的表达等巩固植物对重金属的耐受性和吸附能力, 促进宿主植物的生长^[8-9]。Li等^[10]研究证实伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia* sp.)能够通过保护植物免受重金属抑制作用, 增强植物金属Cd、Zn的耐受性。荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*)能够产生铁载体, 分泌有机酸等植物激素, 促进植物生长并缓解重金属Cd、Zn对植物的毒性^[11]。上述菌种在植物促生及重金属污染生物修复方面的应用已相对成熟。

尽管如此, 不同种属的菌株对不同植物修复重金属污染能力的强化效果各不相同, 修复效果不稳定。并且大多数研究往往采用单一菌株的接种方式, 修复效果单一。采用伯克霍尔德氏菌和荧光假单胞菌联合修复农田土壤Cd污染的研究鲜有报道。鉴于此, 结合课题组前期对藿香蓟根际土壤微生物群落的调查以及我国农田重金属镉污染现状^[12], 本研究通过盆栽试验, 探究伯克霍尔德氏菌-荧光假单胞菌单双接种对藿香蓟修复重金属镉污染的强化效应, 结合植物抗氧化酶活性、土壤镉形态以及微生物多

样性等生理化指标,揭示2种微生物联合藿香蓟修复镉污染土壤的机理,以期优化植物修复技术、确定植物-微生物联合修复可行性以及制备微生物菌肥提供理论基础和实验数据支持。

1 材料与方 法

1.1 样品

土壤采自广西壮族自治区桂林市阳朔县兴坪镇思的村一处铅锌矿毒田。采集深度为0–20 cm的表层土壤,土壤自然风干后剔除土样中的碎石、植物残渣等杂质,研磨并通过2 mm筛网后用于后续实验分析。供试土壤基本理化性质如下:pH值6.07,有效磷45.7 mg/kg,速效钾63.8 mg/kg,碱解氮53.8 mg/kg,有机质1.48%,Cd含量7.03 mg/kg,有效态Cd 2.49 mg/kg。

藿香蓟种子,宿迁俏花仙商贸有限公司,为桂产型藿香蓟。种子用0.5% NaClO浸泡消毒5 min后,用无菌水反复冲洗3–5次,均匀撒播于塑料盆中,表面覆盖3 mm薄土,温度恒定在25–35 °C,平均日照时间为12 h。待藿香蓟幼苗长出3–5片真叶时进行间苗,每盆保留2株长势一致的幼苗,以备后续实验。

伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia* sp.) DHC34 (CCTCC AB 2015064),中国典型培养物保藏管理中心,分离基物为土壤,非致病菌。荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) CICC 23919,中国工业微生物菌种保藏管理中心,分离基物为植物根际土壤,非致病菌。均以冻干管形式保存,采用LB固体培养基37 °C复苏菌株后,接种至LB液体培养基活化培养24 h,于4 °C保藏备用。

1.2 培养基、主要试剂和仪器

LB固体培养基(g/L):蛋白胨10.0,酵母提取物5.0,NaCl 10.0,琼脂15.0,pH 7.0–7.2,121 °C灭菌30 min;LB液体培养基(g/L):蛋白胨10.0,酵母提取物5.0,NaCl 10.0,pH 7.0–7.2,121 °C灭菌30 min。

过氧化氢酶(catalase, CAT)试剂盒,过氧化

物酶(oxidase, POD)试剂盒和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)试剂盒,北京索莱宝科技有限公司。电感耦合等离子体发射光谱仪,珀金埃尔默仪器有限公司;研磨机,上海哲函仪器有限公司;立式高压蒸汽灭菌锅,上海博迅医疗生物仪器股份有限公司;紫外分光光度计,上海美谱达仪器有限公司;超高速冷冻离心机,赛默飞世尔科技公司。

1.3 细菌悬液的制备

取1 mL *Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 菌液分别接种于100 mL LB液体培养基中,于37 °C、180 r/min扩大培养24 h。取10 mL扩大培养后的菌悬液在5 000 r/min离心10 min,弃去上清液,用无菌水反复冲洗菌体,重复上述离心步骤3次以去除残留培养基^[13]。用适量无菌水稀释菌体,制成 OD_{600} 为1.0的菌悬液(菌液浓度约为 10^8 CFU/mL)备用。

1.4 试验设计

试验于2024年6–8月在桂林理工大学重金属污染植物修复基地植物温室中进行。本研究盆栽容器为塑料花盆(高25 cm,直径17 cm),装入1.5 kg供试土壤,藿香蓟种子均匀撒播于盆中,采用无菌水浇灌并保持土壤含水量在田间含水量的60%左右。投菌时间参考李琪等^[14],在植物间苗后,每间隔5 d向藿香蓟根部缓慢浇灌20 mL浓度为约 10^8 CFU/mL的细菌悬液,共添加4次。试验设置5个处理组(分别记为BH、PH、BPH1-1、BPH1-2、BPH2-1)(表1),每组3个平行,同时设置1个浇灌等量无菌水的对照组,记为CK,共18盆。

1.5 样品采集及测定方法

1.5.1 土壤样品采集与测定

播种60 d后将植物连根拔出,剥离根部大块土壤,采用抖根法获得植物根系表面1–3 mm的根际土,一部分土壤自然风干后研磨过2 mm筛。采用硝酸-高氯酸-氢氟酸电热板消解后,用电感耦合等离子体发射光谱仪测定土壤总Cd含量;

表 1 盆栽试验不同菌悬液处理组
Table 1 Different bacterial suspension treatment groups in pot experiments

组别 Group	添加菌液 Bacterial liquid
CK	无菌水 Sterile water
BH	<i>Burkholderia</i> sp. DHC34
PH	<i>P. fluorescens</i>
BPH1-1	<i>Burkholderia</i> sp. DHC34+ <i>P. fluorescens</i> 1:1
BPH1-2	<i>Burkholderia</i> sp. DHC34+ <i>P. fluorescens</i> 1:2
BPH2-1	<i>Burkholderia</i> sp. DHC34+ <i>P. fluorescens</i> 2:1

土壤中 Cd 的各形态含量采用 BCR 四步法进行分离测定。另一部分新鲜土壤用无菌离心管收集,立即置于 -80°C 保存。采用 Illumina PE250 高通量测序技术对土壤样品中细菌的 16S rRNA 基因 V3-V4 区的 PCR 扩增产物进行测序。PCR 扩增引物为 341F (5'-CCTAYGGGRB GCASCAG-3')和 806R (5'-GGACTACNNGGGT ATCTAAT-3')。PCR 反应体系(30 μL): Phusion Master Mix (2 \times) 15 μL , 正、反向引物各 1 μL , gDNA (1 ng/ μL) 10 μL , H_2O 3 μL 。扩增条件: 98 $^{\circ}\text{C}$ 1 min; 98 $^{\circ}\text{C}$ 10 s, 50 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 共 30 个循环; 72 $^{\circ}\text{C}$ 5 min。由深圳微科盟科技集团有限公司进行测序,并通过微科盟生科云平台 (<https://www.bioincloud.tech/>)对测序数据进行物种注释、物种组成分析、微生物多样性分析。

1.5.2 植物样品采集与测定

测量植物的株高后将藿香蓟分为根、茎、叶三部分进行处理,用去离子水反复冲洗植物根部并用滤纸擦干,称量植物鲜重后,于 105 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱中杀青 30 min, 70 $^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重。将植物根、茎、叶分别用研磨机粉碎,采用美国环保署推荐的 $\text{HNO}_3\text{-H}_2\text{O}_2$ 消解法^[15]处理植物样品,并使用电感耦合等离子体发射光谱仪测定植物样品中 Cd 含量。

1.5.3 植物抗氧化酶活性的测定

55 d 时测定植物抗氧化酶活,称取 0.2 g 新

鲜植物叶片置于 2 mL 离心管中,加入相应缓冲液研磨,8 000 r/min 离心 10 min 获得植物组织匀浆。CAT、SOD、POD 均采用试剂盒进行测定。

1.6 数据处理

采用 Microsoft Excel 2019 对数据进行统计分析,采用 SPSS 27 中的单因素方差(analysis of variance, ANOVA)和最小显著性差异(least significant difference, LSD)进行差异性显著分析($P<0.05$),使用 Origin 2024 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 不同菌悬液对藿香蓟生长指标的影响

不同菌悬液处理的藿香蓟植株长势如图 1 所示,各处理组藿香蓟地上部分长势良好。PH 和 BPH1-2 处理植株长势明显优于其他处理。各处理组藿香蓟株高、根长、干重和鲜重如表 2 所示。PH、BPH1-1、BPH1-2、BPH2-1 处理的株高均显著高于对照组 ($P<0.05$),分别提高 50.0%、33.1%、49.3%、39.0%。BH 和 BPH1-1 处理藿香蓟根长相较于对照组差异不显著 ($P>0.05$),PH、BPH1-2 和 BPH2-1 处理均显著高于对照组。此外,投加微生物显著增加了植物生物量,PH 和 BPH1-2 处理分别较对照组高 77.7%和 71.2%。综合不同菌悬液处理下藿香蓟生长指标的变化情况可以判断,*Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 单双接种均对藿香蓟的生长具有促进作用,尤其是 PH 处理的促生效果最明显。

2.2 不同菌悬液对藿香蓟抗氧化酶活的影响

由图 2A 可以看出,相较于对照组,PH 和 BPH1-2 处理的藿香蓟叶片 CAT 活性显著上升,其增幅达到 28.0%和 27.9%,BH、BPH1-1 和 BPH2-1 处理的 CAT 活性较对照组无显著性差异 ($P>0.05$)。图 2B 反映出各处理下藿香蓟叶片 SOD 活性的变化,BH、PH、BPH1-1 和 BPH1-2 处理的藿香蓟叶片 SOD 活性显著高于对照组,



图 1 不同菌悬液处理藿香蓟植株 40 d (A)和 60 d (B)的长势对比

Figure 1 Comparison of the growth of *Ageratum conyzoides* plants treated with different bacterial suspensions after 40 days (A) and 60 days (B).

表 2 不同菌悬液处理对藿香蓟生长的影响

Table 2 Effects of different bacterial suspension treatments on the growth of *Ageratum conyzoides*

处理 Treatment	株高 Plant length (cm)	根长 Root length (cm)	生物量 Biomass	
			干重 Dry weight (g)	鲜重 Fresh weight (g)
CK	45.3±1.53c	12.7±1.53c	1.40±0.04e	11.1±0.93d
BH	49.3±1.53c	13.0±1.00c	1.64±0.08cd	13.6±1.50c
PH	68.0±3.00a	20.3±0.58a	2.10±0.05a	19.7±1.53a
BPH1-1	60.3±2.52b	13.0±1.00c	1.66±0.06b	13.7±1.53c
BPH1-2	67.7±2.08a	20.0±2.65ab	2.04±0.06a	19.0±0.07a
BPH2-1	63.0±3.61b	17.3±2.08b	1.83±0.16d	16.3±1.53b

不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下同。

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

尤其 PH 和 BPH1-2 处理分别是对照组的 1.97 倍和 2.11 倍。此外, BH 处理的藿香蓟叶片 POD 活性显著低于对照组, PH 处理较对照组上升最为显著, 为对照组的 1.49 倍(图 2C)。总的来说,

PH 和 BPH1-2 处理的藿香蓟叶片 CAT、SOD、POD 活性均显著升高, BH 处理的 SOD 活性高于对照组, CAT 和 POD 活性较对照组均呈现下降趋势。

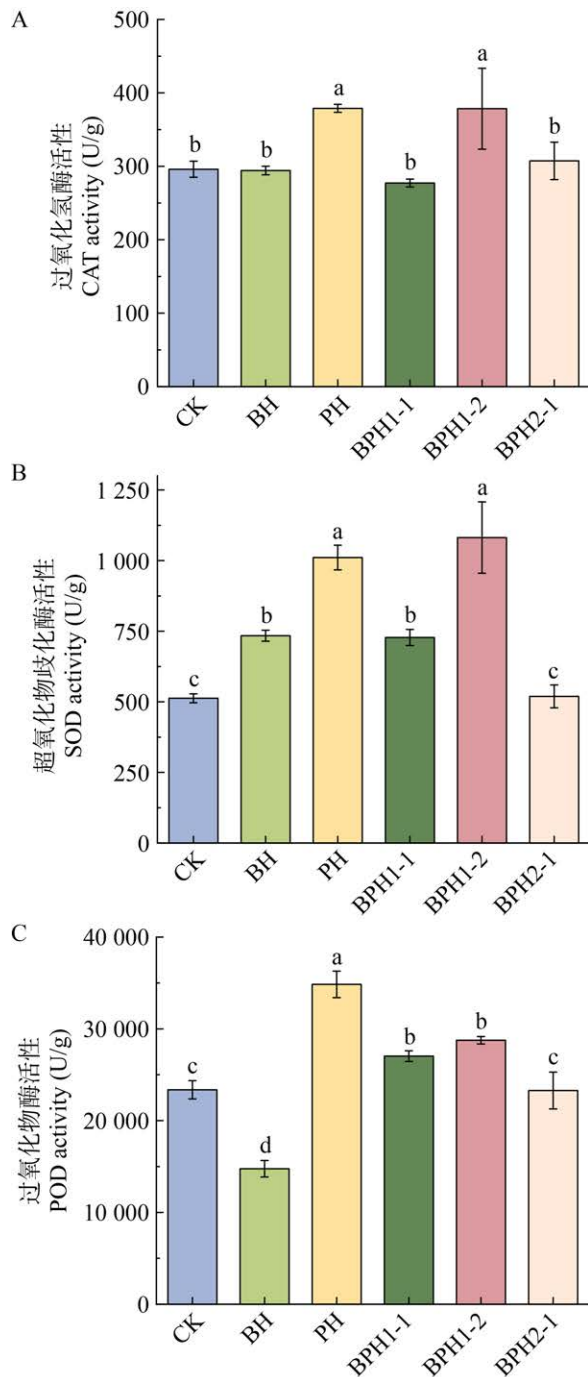


图 2 不同菌悬液处理对藿香蓟叶片抗氧化酶活性的影响 A: 过氧化氢酶; B: 超氧化物歧化酶; C: 过氧化物酶。不同小写字母表示差异显著。

Figure 2 Effects of different bacterial suspension treatments on the activity of antioxidant enzymes in leaves of *Ageratum conyzoides*. A: Catalase; B: Superoxide dismutase; C: Peroxidase. Different lowercase letters indicate significant differences.

2.3 不同菌悬液处理下藿香蓟体内重金属积累、转运特征

如图 3A 所示, CK、PH、BPH1-1 和 BPH1-2 处理的藿香蓟各器官 Cd 含量依次为叶>根>茎, 而 BH 处理藿香蓟叶片中 Cd 含量最高, 根系中 Cd 含量最低, BPH2-1 处理的藿香蓟根系中 Cd 含量高于叶片。BH 和 BPH1-2 处理植物根、茎、叶中 Cd 含量均显著高于对照组 ($P < 0.05$), 其中叶片 Cd 含量最高, 分别达到 35.8 mg/kg 和 27.3 mg/kg。PH 处理藿香蓟各器官 Cd 含量与对照组间差异不显著 ($P > 0.05$), 但均呈现出一定的上升趋势。由图 3B 可知, Cd 主要积累于植株叶片中。BH 和 BPH1-2 处理的单株藿香蓟 Cd 积累量显著高于其他处理, 相较于对照组分别增加 188% 和 166%, PH、BPH1-1 和 BPH2-1 处理间不存在显著差异, 但都显著高于对照组。

弱酸提取态是影响土壤重金属有效性的主要形态^[16], *Burkholderia sp.* DHC34 和 *P. fluorescens* 单双接种均能够提高 Cd 的生物有效性。如图 3C 所示, BH 和 BPH1-2 处理弱酸提取态 Cd 分别增加了 14% 和 12%, 残渣态 Cd 含量较对照组显著降低。总体而言, 不同菌悬液处理促进了土壤 Cd 的残渣态和可还原态向弱酸提取态转化。

富集系数(bioconcentration factors, BCF)和转运系数(translocation factor, TF)是评价植物将重金属从地下部分向地上部分转运、富集能力的重要指标。不同菌悬液处理下藿香蓟富集和转运系数见表 3。

各处理组藿香蓟的转运系数均大于 1, BH 处理藿香蓟 TF 显著高于其他处理。PH 和 BPH1-1 处理的 TF 和对照组间不存在显著差异 ($P > 0.05$), 但都高于对照组, 而 BPH1-2 和 BPH2-1 处理 Cd 的 TF 显著降低。说明该处理可能增加了藿香蓟根系对 Cd 的固定作用。*Burkholderia sp.* DHC34 和 *P. fluorescens* 单双接种, 藿香蓟的富集系数均显著提高 ($P < 0.05$)。说明不同菌悬液均能够促进藿香蓟对重金属 Cd 的吸收和富集; 5 个处理组地上部 BCF 在 PH 处理时最低, 为 6.71, 在

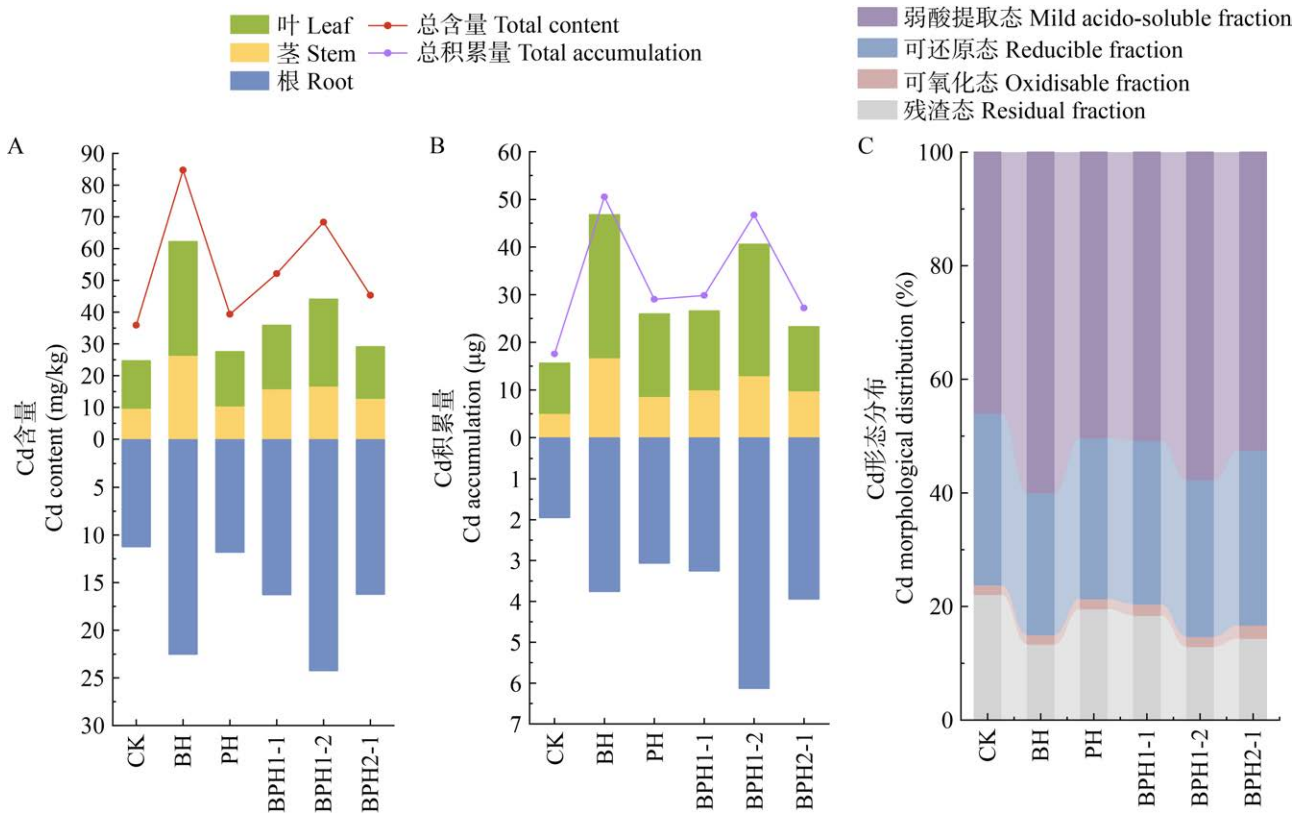


图3 不同菌悬液处理藿香蓟 Cd 积累量分析 A: 不同菌悬液处理藿香蓟各器官 Cd 含量; B: Cd 单株积累量; C: 土壤 Cd 形态百分比堆积柱状图。

Figure 3 Cd accumulation of *Ageratum conyzoides* with different bacterial suspensions. A: The Cd content in various organs of *A. conyzoides* was measured with different bacterial suspensions; B: Cd accumulation per plant; C: Stacked histogram of soil Cd morphology percentage.

表3 不同菌悬液处理下藿香蓟富集系数和转运系数

Table 3 Enrichment coefficient and transport coefficient of *Ageratum conyzoides* under different bacterial suspension treatments

处理 Treatment	转运系数 Translocation factor	富集系数 Bioconcentration factor	
		地上部 Above-ground part	地下部 Underground part
CK	2.20±0.10b	4.27±0.17d	1.94±0.08d
BH	2.77±0.19a	16.32±1.48a	5.89±0.20a
PH	2.33±0.22b	6.71±1.27c	2.88±0.56c
BPH1-1	2.21±0.30b	8.45±0.80c	3.83±0.18b
BPH1-2	1.82±0.24c	11.40±1.61b	6.25±0.58a
BPH2-1	1.80±0.13c	7.02±0.25c	3.92±0.44b

BH 和 BPH1-2 处理时最高，分别为对照组的 3.83 倍和 2.67 倍。

2.4 不同菌悬液接种对微生物群落组成的影响

2.4.1 微生物群落多样性分析

通过对相似度为 97% 的 OTUs 进行估算，分析不同菌悬液处理引起的藿香蓟根际微生物群落多样性的变化。如图 4 所示，对样品进行高通量测序后获得的细菌 OTUs 平均数目在 1 657–2 662 之间，不同菌悬液处理降低了藿香蓟根系土壤中 OTUs 的数量和微生物多样性，BH 和 BPH1-2 处理 OTUs 较对照组分别降低了 29.8% 和 37.8%。所有组分间共有的 OTUs 数量较少，仅 684 个，说明不同分组间微生物群落组成异质性较高。

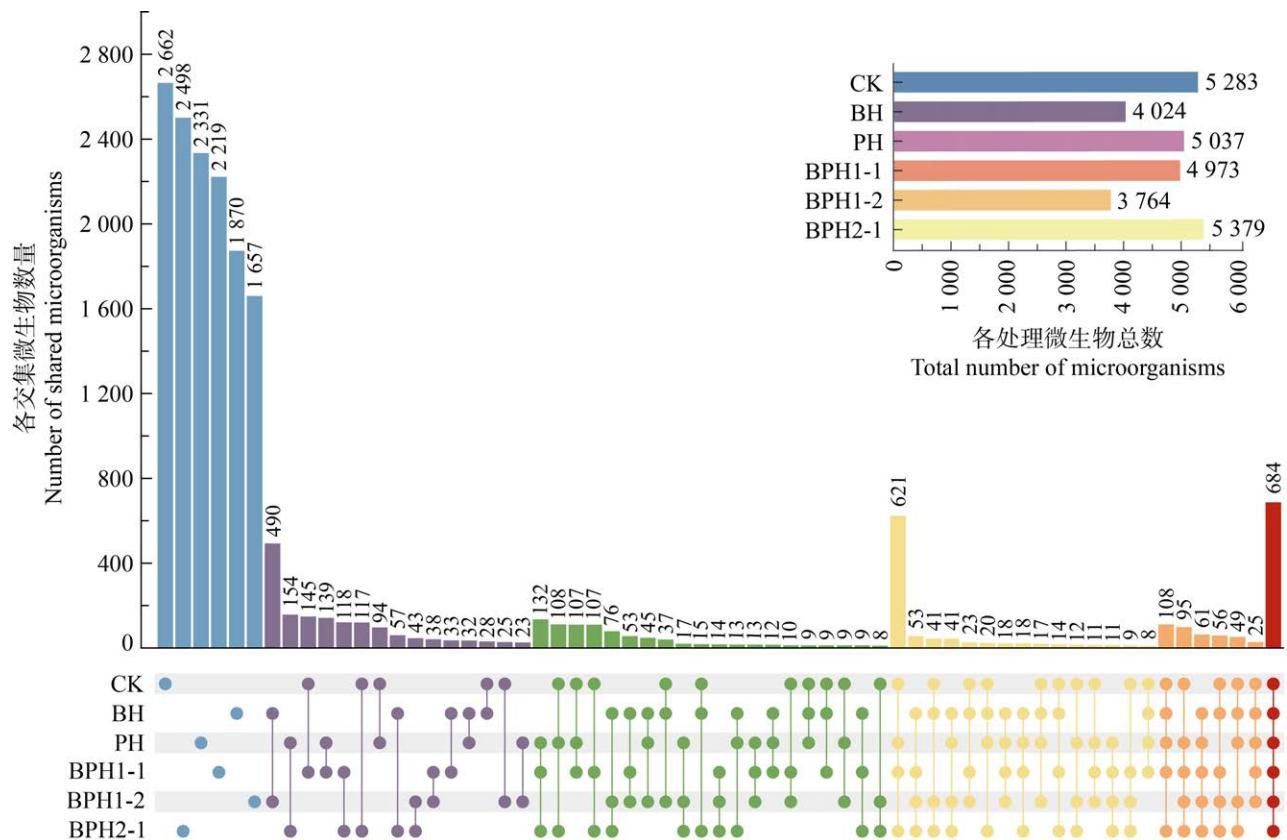


图4 不同菌悬液处理藿香蓍根际土壤微生物群落 Upset 图

Figure 4 Upset diagram of the microbial community in the rhizosphere soil of *Ageratum conyzoides* with different bacterial suspensions.

通过 ACE 指数评价藿香蓍根际土壤中微生物的丰富度, Shannon 指数评价藿香蓍根际土壤中微生物的多样性。如图 5A 所示, BPH2-1 处理 ACE 指数小幅度上升, BH 和 BPH1-2 处理 ACE 指数较对照组显著下降, 降幅分别达到 20.0% 和 23.6%。在多样性指数的分析中, Shannon 指数在各处理间略有浮动, 但依然保持相对稳定。与丰富度指数变化趋势相同, BH 和 BPH1-2 处理 Shannon 指数呈现显著下降趋势(图 5B)。

主坐标分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)揭示了不同菌悬液处理间藿香蓍根际土壤微生物群落 β 多样性的空间分布模式(图 5C), 第 1 主坐标轴(PCo1)解释了样本间微生物群落差异值为 62.08%, 对照组 CK 和其他处理组沿

PCo1 明显分离, 揭示了不同处理组间微生物群落结构差异显著($P < 0.05$)。另外, BH 和 BPH1-2 处理显示出对最高 PCo1 值的极端分散, 结合 α 多样性分析可以推测, 高比例的 *Burkholderia sp.* DHC34 对土壤微生物群落结构具备较高的调控作用。

2.4.2 根际微生物群落结构分析

在门水平下, *Burkholderia sp.* DHC34 和 *P. fluorescens* 单双接种改变了藿香蓍根际土壤的微生物组成。如图 6A 所示, 在根际样本中共检测到 47 个菌门, 其中相对丰度排名前 10 的菌门分别为变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinomycetota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、绿弯菌门(*Chloroflexota*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)、黏球菌门(*Myxococcota*)、

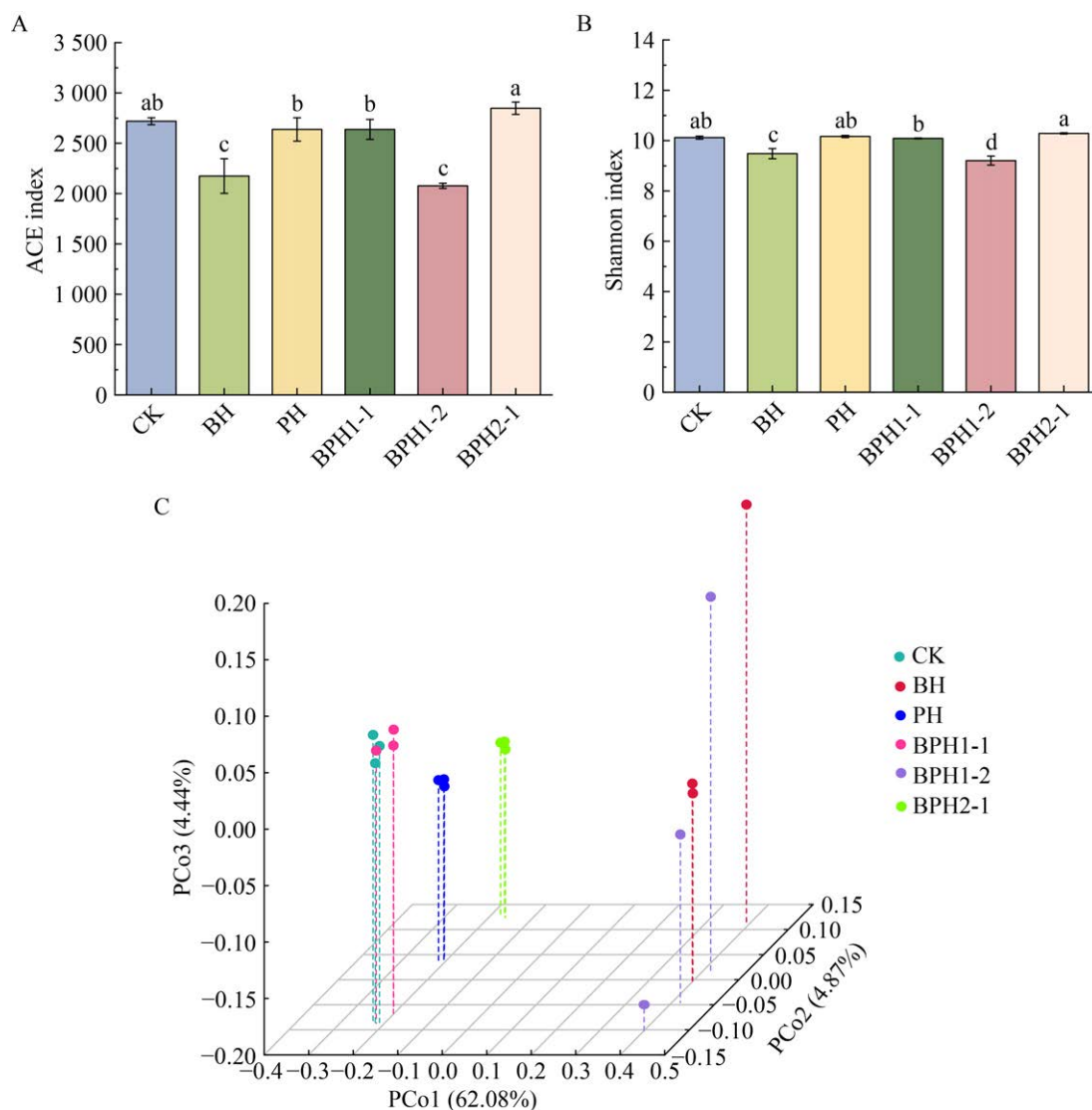


图 5 不同菌悬液处理藿香蓍根际土壤微生物群落多样性分析 A: ACE 指数; B: Shannon 指数; C: 物种水平上的主坐标分析。

Figure 5 Analysis of microbial community diversity in rhizosphere soil of *Ageratum conyzoides* with different bacterial suspensions. A: ACE index; B: Shannon index; C: Principal co-ordinates analysis (PCoA) at the species level.

拟杆菌门(*Bacteroidota*)、厚壁菌门(*Firmicutes*)、髌骨细菌门(*Patescibacteria*)和硝化螺旋菌门(*Nitrospirota*)。变形菌门在大部分样本中的相对丰度最高,占根际总丰度的 26.2%–31.2%,放线菌门次之(15.1%–26.8%)。各菌门的分布因处理条件的不同有所差异。BH 和 BPH1-2 处理引起放线菌门、芽单胞菌门、拟杆菌门相对丰

度的显著上升,酸杆菌门和绿弯菌门相对丰度减少。其余处理组酸杆菌门和黏球菌门相对丰度上升。

属水平上, BH 和 BPH1-2 处理凯斯托杆菌属(*Kaistobacter*) (3.58%–5.24%)、候选科里杆菌属(*Candidatus_Koribacter*) (2.04%–2.20%)、稻壤菌属(*Oryzihumus*) (2.32%–1.73%)、藻球菌属

(*Phycoccus*) (1.93%–1.28%)具有较大的占比。而 PH 和 BPH2-1 处理中候选土杆菌属(*Candidatus_Solibacter*) (1.13%–1.45%)相对丰度增幅较大(图 6B)。此外,如图 6C 所示,相较于对照组, BH 和 BPH2-1 处理还引起黄色土壤杆菌属(*Flavisolibacter*)、黏结杆菌属(*Adhaeribacter*)、博赛氏菌属(*Bosea*)、链霉菌属(*Streptomyces*)、赖氨酸芽孢杆菌属(*Lysinibacillus*)、藻球菌属(*Phycoccus*)等菌属的相对丰度显著上调($P<0.05$)。而 PH、BPH1-1、BPH1-2 处理微生物群落结构较对照组显著性差异不大。其中 PH 处理劳尔氏菌属(*Ralstonia*)、紫色杆菌属(*Janthinobacterium*)相对丰度显著上升。

2.4.3 功能预测

基于 FAPROTAX 的土壤微生物群落功能预测如图 7 所示,根际微生物群落的功能共涉及碳循环、氮循环、硫循环、能量源及其他 5 个类别,其中参与氮循环和碳循环相关功能丰度占比最大。BH 和 BPH1-2 处理中化能异氧、需氧化能异氧、产甲烷作用、发酵、尿素分解和锰氧化等微生物群落功能丰度显著高于对照组($P<0.05$)。而有关硫循环的微生物群落功能丰度没有显著差异($P>0.05$)。PH、BPH1-1 和 BPH2-1 处理微生物群落功能丰度较对照组基本不存在显著差异。

2.4.4 相关性分析

理化性质和植物生理化指标与植物生长和重金属积累特征的相关性分析如图 8A 所示。植物抗氧化酶活性和土壤养分含量(有效磷、有效态 Cd)与藿香蓟生物量(株高、鲜重、根长)呈现显著正相关($P<0.01$);土壤养分含量与植物富集系数、转运系数以及植物重金属积累特征呈现显著正相关;弱酸提取态 Cd 与藿香蓟根、茎、叶 Cd 含量以及单株富集量呈现极显著正相关($P<0.001$),土壤 pH 与植物 Cd 含量和植物富集系数呈现极显著负相关。图 8B 显示了相对丰度占比前 10 以及不同菌悬液处理下显著上调的菌属与土壤理化性质、植物富集特征、抗氧

化酶活性之间的相关性。凯斯托杆菌属(*Kaistobacter*)、黄色土壤杆菌属(*Flavisolibacter*)、稻壤菌属(*Oryzihumus*)、藻球菌属(*Phycoccus*)、链霉菌属(*Streptomyces*)、博赛氏菌属(*Bosea*)、黏结杆菌属(*Adhaeribacter*)与土壤有机质、碱解氮、香蓟超氧化物歧化酶以及藿香蓟 Cd 富集特征呈现正相关。另外,*Flavisolibacter*、*Adhaeribacter*、*Streptomyces*、*Bosea* 等相对丰度显著上调的菌属与土壤弱酸提取态 Cd 含量和藿香蓟 Cd 单株积累量均呈现极显著正相关($P<0.001$)。此外,这些菌属还显著降低了土壤 pH,显著提高了土壤中弱酸提取态 Cd 含量,从而提高了土壤中重金属的生物有效性。

3 讨论

3.1 植物生长及生理化响应

植物激素在植物生长代谢周期中起到关键性作用。本研究中,*P. fluorescens* (PH 处理)对藿香蓟的促生效果最为突出,其株高、鲜重和干重较对照组分别增加 50.0%、77.7%、50.08%。这一结果可能与 *P. fluorescens* 分泌吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、1-氨基环丙烷-1-羧基(L-aminocyclopropane-L-carboxylic acid, ACC)脱氨酶和赤霉素(gibberellin, GA)等植物激素刺激植物细胞分裂和根系伸长密切相关。IAA 参与植物细胞分化、分裂和伸长,是植物生长发育的主要调节因子^[17]。此外,高水平的乙烯会导致植物加快衰老,IAA 能够通过诱导 ACC 的产生减轻过量乙烯对植物的胁迫^[18-19]。有研究表明^[20],*P. fluorescens* 具备分泌 IAA 的能力,并对植物生长起到促进作用。*Burkholderia* sp. DHC34 与 *P. fluorescens* 以 1:2 比例混合接种(BPH1-2 处理)的鲜重和株高增幅分别达到 71.2%和 49.3%,这种协同效应可能源于 2 种菌株的功能互补,*P. fluorescens* 通过分泌植物激素促进植物生长,*Burkholderia* sp. DHC34 可能通过离子交换、分泌有机酸促进土壤中难溶性

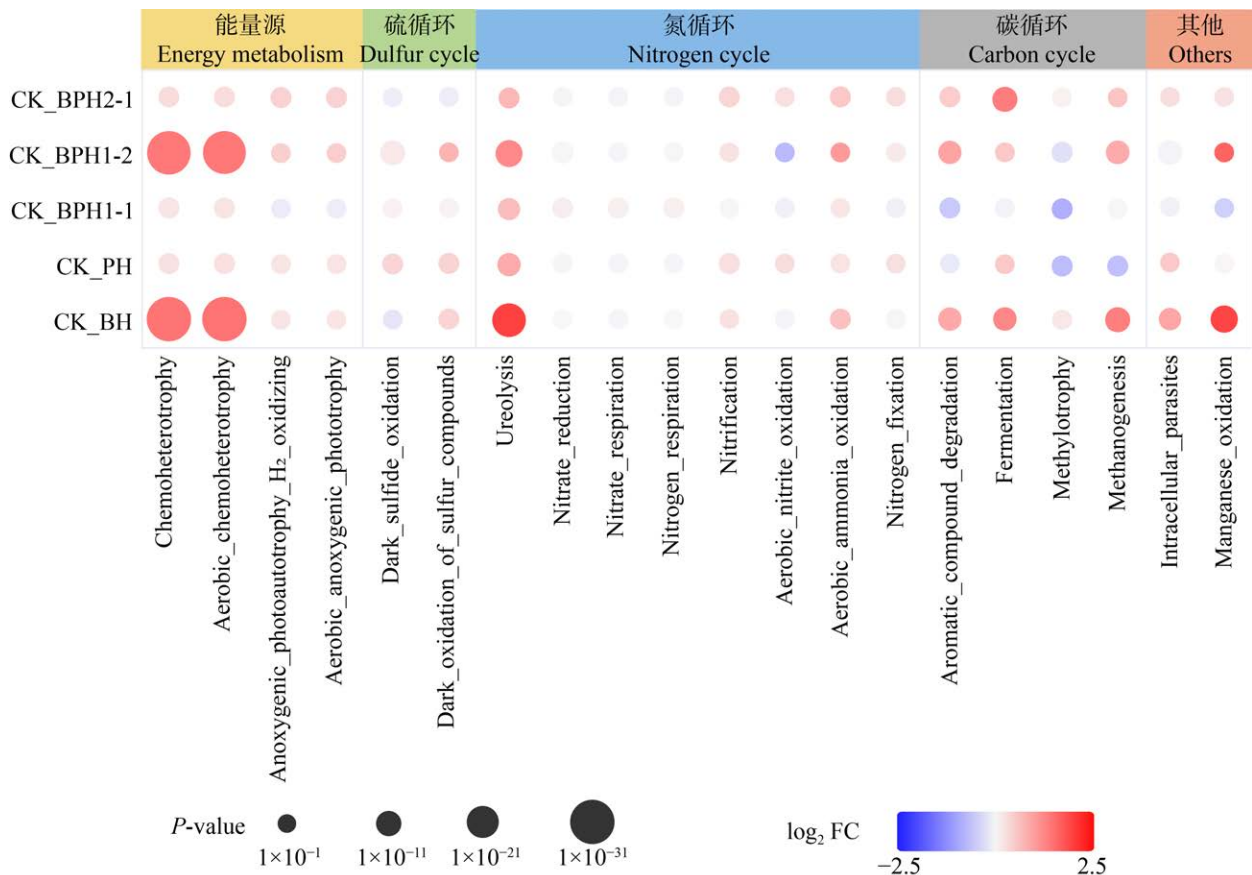


图7 不同菌悬液处理微生物功能预测气泡图

Figure 7 Bubble diagram of microbial function prediction in different bacterial suspensions.

磷酸盐向可溶性形式转变, 利用固氮、溶磷、解钾等途径改善土壤养分有效性^[21]。

抗氧化酶系统的活性变化进一步揭示了微生物对植物抗逆能力的调控作用。植物体内的CAT、POD、SOD能够减少植物体内活性氧和自由基的累积, 缓解植物抵御Cd胁迫造成的氧损伤^[22]。PH处理组CAT、POD、SOD这3种酶活性均显著提高, *P. fluorescens*能够通过增强抗氧化系统减少植物体内H₂O₂的合成, 缓解植物细胞损伤^[23]。Saleem等^[24]在向日葵接种*P. fluorescens*改善植物抗氧化酶系统缓解铅胁迫的研究中也得到类似的结果。而BH处理的POD活性显著低于对照, 这可能是由于*Burkholderia* sp. DHC34优先参与重金属Cd的活化, 降低其对

植物的毒性而非直接参与植物代谢调节有关。

3.2 根际土壤Cd形态变化及植物Cd富集能力强化机制

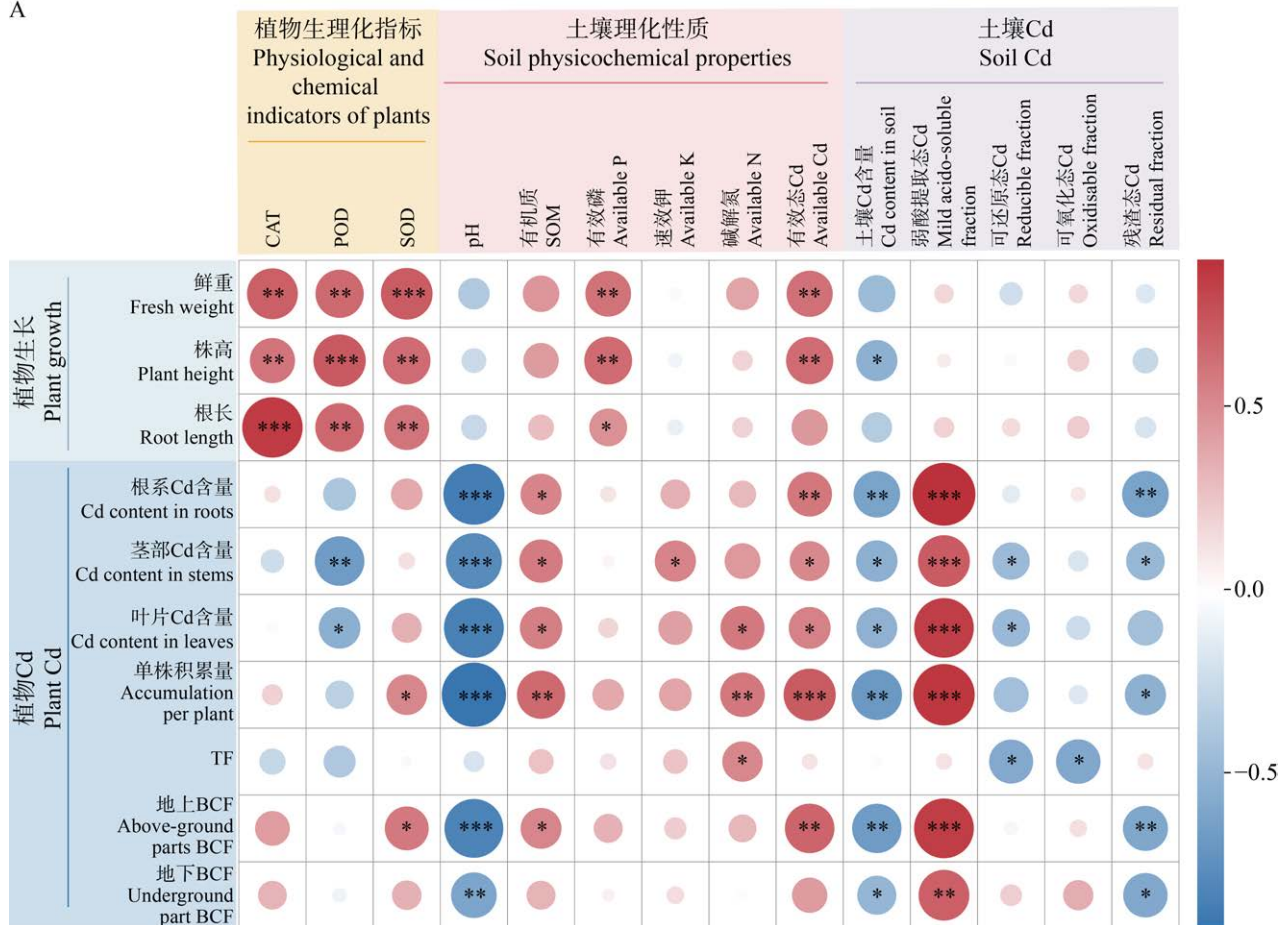
接种微生物对植物Cd富集能力的强化作用关键在于调控植物富集转运能力以及提高环境中生物可利用Cd的含量。本研究中, *Burkholderia* sp. DHC34和*P. fluorescens*单双接种均能够增加藿香蓟叶片中Cd含量。在以往的研究中也得到了类似的结果, 接种*Burkholderia* sp. D54增加了藿香蓟地上部分Cd的吸附能力^[25]。此外, BH处理的藿香蓟富集效果优于PH处理, 这可能与菌株对植物Cd转运蛋白的调控差异有关。有研究表明, *Burkholderia* sp.能够通过上调植物金属转运基因Nrap、ZIP、HMA家

族的表达, 促进 Cd 从根系向地上部的迁移转运^[26]。BH 处理的转运系数(TF=2.77)显著高于其他处理支持了这一假设。另外, BPH1-2 处理的 TF 显著低于对照组, 但 Cd 单株积累量增幅达到 165.87%, 表明 *Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 以 1:2 比例复合投加时抑制了 Cd 向地上部分转运, 加强了藿香蓟根系的固定。同时, 双菌联合通过协同作用, 既增加了植物生物量, 又提高了单位组织的 Cd 含量, 从而显著提升总修复效率。这一发现与 Zhu 等^[27]在小麦与蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)、苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)和哈特草螺菌(*Herbospirillum huttiense*)联合修复 Cd/Pb 污染的研究结论一致。

Burkholderia sp. 具有高效分泌有机酸的能力, 可使土壤中难溶态 Cd 向可溶态 Cd 转化^[28]。

不同菌悬液投加后, BH 和 BPH1-2 处理弱酸提取态 Cd 含量分别较对照组增加 32.73%和 32.03%;BPH1-1 和 BPH2-1 残渣态 Cd 含量显著降低。说明投加微生物能够促进土壤难溶态 Cd 向可溶态 Cd 转化。该变化可能与微生物分泌有机酸及胞外多糖密切相关, 也可能通过细菌表面官能团络合 Cd, 形成可溶性大分子络合物, 这些代谢产物可通过螯合、氧化还原或酸化作用溶解土壤中的固定态 Cd, 从而起到解毒作用^[29]。类似机制在陈梦洁等^[30]利用菌根真菌联合植物修复 Cd/Ni 污染的研究中也有报道。其次, 土壤元素的化学形态与复杂的微生物代谢网络有关, 而微生物代谢网络取决于微生物群落结构的变化。藿香蓟根际微生物群落 α 多样性和 β 多样性差异说明不同菌悬液的接种能够改变土壤微生物群落组成和丰度。

A



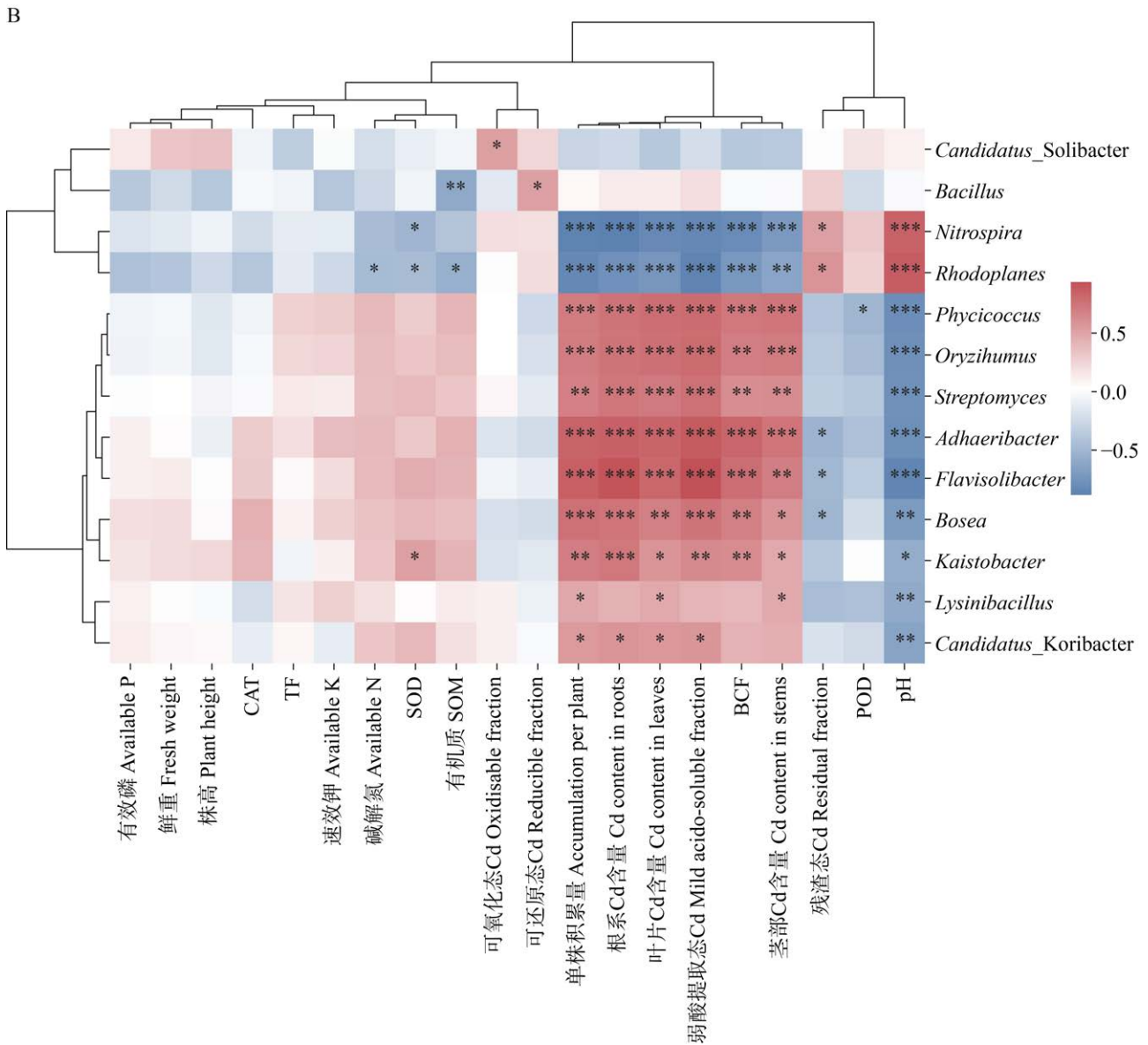


图 8 植物、土壤、微生物各指标相关性分析 A: 根际土壤理化性质与植物生长、抗氧化酶活性和重金属积累特性的相关系数; B: 根际微生物群落与土壤理化性质和植物重金属积累特性的相关系数。Figure 8 Correlation analysis of plant, soil and microbial indicators. A: Correlation coefficients between physicochemical properties of rhizosphere soil and plant growth, antioxidant enzyme activity and heavy metal accumulation characteristics; B: Correlation coefficient between rhizosphere microbial community and soil physicochemical properties and plant heavy metal accumulation characteristics. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$.

3.3 根际土壤微生物群落结构及物种多样性

植物修复依赖于根系与微生物之间的协同作用^[31]。根际土壤中有益微生物如放线菌门、

变形菌门、绿弯菌门、拟杆菌门及芽单胞菌门表现出优异的金属抗性,能够影响土壤中重金属毒性和迁移,是关键植物根际促生菌^[32]。其中,放线菌门能够分解多种有机化合物,分泌生

物表面活性剂和铁载体, 并且其代谢产物及菌体表面官能团能够与 Cd 产生螯合作用, 增强 Cd 的生物有效性, 具有生物修复重金属的能力^[33]。本研究结果表明, *Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 单双接种(特别是 BH 和 BPH1-2 处理)不仅显著改变了藿香蓟根际微生物群落结构(图 5C, 图 6), 定向富集了 *Kaistobacter*、*Flavisolibacter*、*Adhaeribacter*、*Streptomyces*、*Bosea* 和 *Lysinibacillus* 等有益菌属, 更重要的是, 这些特定菌属丰度的增加与土壤弱酸提取态 Cd 含量和植物 Cd 积累量呈现极显著正相关(图 8B), 证明了它们在强化镉修复过程中的核心作用。此外, 功能预测进一步揭示, BH 和 BPH1-2 处理显著上调了参与碳循环和氮循环相关微生物功能的丰度, 说明 *Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 单双接种能够加强土壤-植物体系的营养循环, 这可能是藿香蓟生物量显著提升及抗逆性增强的重要因素之一; 锰氧化功能的增强, 可能通过微生物介导的氧化还原反应, 间接影响 Cd 的价态^[34]。上述类群中, *Streptomyces* 能够分泌纤维素酶、几丁质酶等胞外酶, 分解植物残体和几丁质, 将大分子有机碳转化为小分子糖类, 促进土壤中碳循环^[35]; 同时能够产生高水平铁载体, 增强土壤中 Cd 的生物有效性, 是常见的根际有益菌^[36]。*Flavisolibacter* 能够通过固氮作用增强植物抗病性并促进植物生长^[37]。*Adhaeribacter*、*Bosea* 能够合成 IAA, 并促进植物对氮、磷、钾、铁等关键营养元素的吸收^[38-39]。*Kaistobacter* 是耐重金属并参与碳循环的有益菌^[40]。*Lysinibacillus* 表现出较强的 Cd 金属耐受性和生物积累特性^[41]。土壤 Cd 生物有效性的显著提高是导致藿香蓟根、茎、叶 Cd 含量显著升高和单株 Cd 积累量大幅提升的直接驱动力。上述类群菌属丰度的增加以及碳、氮循环功能的活跃意味着根际微生物代谢活动增强, 部分微生物能够分泌有机酸和 H^+ ^[42]。有机酸通过酸化作用降低根际微区 pH, 并通过螯合作用与 Cd^{2+} 形成可溶性络合物^[43];

H^+ 则直接参与难溶性 Cd 化合物[如 $CdCO_3$ 、 $Cd_3(PO_4)_2$]向生物可利用的弱酸提取态 Cd 转化。并通过其代谢产物促进植物生长, 增强植物抗逆性。在缓解 Cd 胁迫、促进植物生物积累方面发挥了协同作用, 共同提升了藿香蓟的总体 Cd 修复能效。

综上所述, *Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 单双接种, 不仅直接作用土壤 Cd 形态转化, 更关键的是重塑了根际微生物群落结构, 定向招募并富集了具有 Cd 活化、营养循环和植物促生功能的核心菌群, 这些功能菌群的代谢活动是提高土壤 Cd 生物有效性及增强碳、氮循环的直接微生物学机制。由此可见, 接种 *Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 能够显著提升污染土壤中 Cd 向藿香蓟的迁移转运, 对于促进 Cd 污染土壤植物具有一定的应用潜力。

4 结论

P. fluorescens 单独接种以及 *Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 双接种能显著增加藿香蓟株高和生物量。*Burkholderia* sp. DHC34 和 *P. fluorescens* 单双接种均能够显著增强藿香蓟茎叶中 Cd 含量, 提高藿香蓟单位 Cd 积累量。其中 BPH1-2 (1:2 混合菌剂)处理通过“*P. fluorescens* 促生+*Burkholderia* sp. DHC34 活化”协同模式, 显著提高了植物生物量与 Cd 积累量, 展现出优异的植物促生及重金属富集能力, 可以认为 BPH1-2 是较优复合比例。*P. fluorescens* 通过增强藿香蓟抗氧化酶活性促进植物生长, *Burkholderia* sp. DHC34 通过提高土壤中 Cd 的生物可利用性增强植物 Cd 富集能力, 双菌联合实现功能互补。微生物接种改变了根际土壤 Cd 形态分布和微生物群落结构, 定向富集了 *Flavisolibacter*、*Adhaeribacter*、*Streptomyces* 等功能菌群。本研究为微生物-植物联合修复技术的田间应用提供了理论依据, 未来需进一步开展多菌种组合、菌剂浓度优化、菌剂载体优

化及长期生态效应评估,以推动该技术的规模化应用。

作者贡献声明

陈德倩:撰写文章,数据分析,数据收集与监管;许仁智:稿件润色修改;刘智博:数据分析;覃桂妹:数据管理;宋波:提供资源。

作者利益冲突公开声明

作者声明绝无任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

REFERENCES

- [1] 安志装,陈同斌,雷梅,肖细元,廖晓勇.蜈蚣草耐铅、铜、锌毒性和修复能力的研究[J].生态学报,2003,23(12):2594-2598.
AN ZZ, CHEN TB, LEI M, XIAO XY, LIAO XY. Tolerance of *Pteris vittata* L. to Pb, Cu and Zn[J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(12): 2594-2598 (in Chinese).
- [2] 杨肖娥,龙新宪,倪吾钟,倪土峰.古老铅锌矿山生态型东南景天对镉耐性及超积累特性的研究[J].植物生态学报,2001,25(6):665-672.
YANG XE, LONG XX, NI WZ, NI SF. Zinc tolerance and hyperaccumulation in a new ecotype of *Sedum alfredii* hance[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25(6): 665-672 (in Chinese).
- [3] 张云霞,周浪,肖乃川,庞瑞,宋波.鬼针草(*Bidens pilosa* L.)对镉污染农田的修复潜力[J].生态学报,2020(16):5805-5813.
ZHANG YX, ZHOU L, XIAO NC, PANG R, SONG B. Remediation potential of *B. pilosa* L. in cadmium-contaminated farmland[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16): 5805-5813 (in Chinese).
- [4] LIU J, SHANG WW, ZHANG XH, ZHU YN, YU K. Mn accumulation and tolerance in *Celosia argentea* Linn.: a new Mn-hyperaccumulating plant species[J]. Journal of Hazardous Materials, 2014, 267: 136-141.
- [5] 张云霞,宋波,宾娟,周子阳,陈记玲,陈同斌.超富集植物藿香蓟(*Ageratum conyzoides* L.)对镉污染农田的修复潜力[J].环境科学,2019,40(5):2453-2459.
ZHANG YX, SONG B, BIN J, ZHOU ZY, CHEN JL, CHEN TB. Remediation potential of *Ageratum conyzoides* L. on cadmium contaminated farmland[J]. Environmental Science, 2019, 40(5): 2453-2459 (in Chinese).
- [6] 肖乃川,张云霞,宋波,朱亮亮,庞瑞.广东省典型富镉铅锌矿中优势植物重金属富集特性与应用潜力[J].环境污染与防治,2021,43(3):343-347,387.
XIAO NC, ZHANG YX, SONG B, ZHU LL, PANG R. Enrichment characteristics and application potential of dominant plants for heavy metals in typical cadmium-rich leadzinc mining areas of Guangdong[J]. Environmental Pollution & Control, 2021, 43(3): 343-347, 387 (in Chinese).
- [7] 孙园园,徐玲玲,冯旭东,关萍.藿香蓟的镉积累、生物量及叶绿素荧光参数对不同梯度镉胁迫的响应[J].广西植物,2015,35(5):679-684.
SUN YY, XU LL, FENG XD, GUAN P. Biomass, cadmium accumulation and chlorophyll fluorescence parameters response of *Ageratum conyzoides* to different concentrations of cadmium stress[J]. Guihaia, 2015, 35(5): 679-684 (in Chinese).
- [8] 马雪晴,冀傲冉,郑娇莉,曹春霞,龚艳,黄大野,王蓓蓓.植物根际促生菌促生机制及其应用研究进展[J].中国农业科技导报(中英文),2025,27(2):13-23.
MA XQ, JI AR, ZHENG JL, CAO CX, GONG Y, HUANG DY, WANG BB. Research progress on growth-promoting mechanism and application of plant growth-promoting rhizobacteria[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2025, 27(2): 13-23 (in Chinese).
- [9] SACHDEV S, KESWANI C, MINKINA T, BAUDDH K. Mechanisms of microbe-assisted metal tolerance in phytoremediators: a review[J]. Pedosphere, 2025, 35(1): 249-263.
- [10] LI WC, YE ZH, WONG MH. Effects of bacteria on enhanced metal uptake of the Cd/Zn-hyperaccumulating plant, *Sedum alfredii*[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(15/16): 4173-4182.
- [11] 晋银佳,刘文,朱跃,王丰吉.荧光假单胞菌产铁载体对油麦菜吸收砂基和水基中镉的影响[J].环境工程学报,2016,10(1):415-420.
JIN YJ, LIU W, ZHU Y, WANG FJ. Effects of siderophore produced by *Pseudomonas fluorescens* on cadmium uptake from sand-base and water-base systems by lettuces[J]. Chinese Journal of Environmental Engineering, 2016, 10(1): 415-420 (in Chinese).
- [12] 黄卫,庄荣浩,刘辉,王志国,张纯,喻鹏.农田土壤镉污染现状与治理方法研究进展[J].湖南师范大学自然科学学报,2022,45(1):49-56.
HUANG W, ZHUANG RH, LIU H, WANG ZG, ZHANG C, YU P. Recent advances of the current situation and remediation methods of cadmium contamination in paddy soil[J]. Journal of Natural Science of Hunan Normal University, 2022, 45(1): 49-56 (in Chinese).
- [13] 杨明洁,张晓曼,赵蔓.镉胁迫下根际促生菌对紫花地丁生长和镉含量的影响[J].西南农业学报,2022,35(4):831-839.
YANG MJ, ZHANG XM, ZHAO M. Effects of plant growth-promoting rhizobacteria on growth and cadmium content of *Viola philippica* under cadmium stress[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2022, 35(4): 831-839 (in Chinese).
- [14] 李琪,邢颖娜,杜逢慧,傅晓文,季蕾,李天元,王加宁,陈贯虹,郭书海,张强.枯草芽孢杆菌对早熟禾和紫花苜蓿修复镉污染土壤的强化作用[J].科学技术与工程,2021,21(17):7385-7390.
LI Q, XING YN, DU FH, FU XW, JI L, LI TY, WANG JN, CHEN GH, GUO SH, ZHANG Q. Bioaugmentation of *Bacillus subtilis* on remediation of cadmium-contaminated soil by Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) and alfalfa (*Medicago sativa* L.)[J]. Science Technology and Engineering, 2021, 21(17): 7385-7390 (in Chinese).
- [15] 熊满艳,王美娥,王巧环,宋祥梅.HNO₃-H₂O₂消解体系对植物中磷和钾元素的快速定量分析[J].环境

- 化学, 2024, 43(8): 2803-2810.
XIONG MY, WANG ME, WANG QH, SONG XM. Rapid quantification analysis of plant phosphorus and potassium using $\text{HNO}_3\text{-H}_2\text{O}_2$ digestion system[J]. Environmental Chemistry, 2024, 43(8): 2803-2810 (in Chinese).
- [16] 陈常理, 马前, 安霞, 尉吉乾, 应金耀, 周华萍, 李文略, 骆霞虹, 柳婷婷, 邹丽娜, 朱关林. 红麻及厌氧混合菌群对重金属修复[J]. 分子植物育种, 2023, 21(18): 6244-6251.
CHEN CL, MA Q, AN X, YU JQ, YING JY, ZHOU HP, LI WL, LUO XH, LIU TT, ZOU LN, ZHU GL. Remediation of heavy metals by kenaf and anaerobic mixed flora[J]. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(18): 6244-6251 (in Chinese).
- [17] ISMAIL MA, AMIN MA, EID AM, HASSAN SE, MAHGOUB HAM, LASHIN I, ABDELWAHAB AT, AZAB E, GOBOURI AA, ELKELISH A, FOUDA A. Comparative study between exogenously applied plant growth hormones versus metabolites of microbial endophytes as plant growth-promoting for *Phaseolus vulgaris* L.[J]. Cells, 2021, 10(5): 1059.
- [18] MA Y, PRASAD MNV, RAJKUMAR M, FREITAS H. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils[J]. Biotechnology Advances, 2011, 29(2): 248-258.
- [19] AHMAD ZAHIR Z, ZAFAR-UL-HYE M, SAJJAD S, NAVEED M. Comparative effectiveness of *Pseudomonas* and *Serratia* sp. containing ACC-deaminase for coinoculation with *Rhizobium leguminosarum* to improve growth, nodulation, and yield of lentil[J]. Biology and Fertility of Soils, 2011, 47(4): 457-465.
- [20] ZHU N, MENG TT, LI SW, YU CQ, TANG D, WANG YG, LENG FF, MA JZ. Improved growth and metabolite accumulation in *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf. by inoculation with the endophytic *Geobacillus* sp. RHBA19 and *Pseudomonas fluorescens* RHBA17[J]. Journal of Plant Physiology, 2022, 274: 153718.
- [21] CABALLERO-MELLADO J, ONOFRE-LEMUS J, ESTRADA-DE LOS SANTOS P, MARTÍNEZ-AGUILAR L. The tomato rhizosphere, an environment rich in nitrogen-fixing *Burkholderia* species with capabilities of interest for agriculture and bioremediation[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2007, 73(16): 5308-5319.
- [22] HOU JF, LI J, YANG Y, WANG ZX, CHANG BW, YU XW, YUAN LY, WANG CG, CHEN GH, TANG XY, ZHU SD. Physiological and transcriptomic analyses elucidate that exogenous calcium can relieve injuries to potato plants (*Solanum tuberosum* L.) under weak light[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(20): 5133.
- [23] KHAN V, UMAR S, IQBAL N. Palliating salt stress in mustard through plant-growth-promoting rhizobacteria: regulation of secondary metabolites, osmolytes, antioxidative enzymes and stress ethylene[J]. Plants, 2023, 12(4): 705.
- [24] SALEEM M, ASGHAR HN, AHMAD ZAHIR Z, SHAHID M. Impact of lead tolerant plant growth promoting rhizobacteria on growth, physiology, antioxidant activities, yield and lead content in sunflower in lead contaminated soil[J]. Chemosphere, 2018, 195: 606-614.
- [25] GUO JK, TANG SR, JU XH, DING YZ, LIAO SQ, SONG NN. Effects of inoculation of a plant growth promoting rhizobacterium *Burkholderia* sp. D54 on plant growth and metal uptake by a hyperaccumulator *Sedum alfredii* Hance grown on multiple metal contaminated soil[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2011, 27(12): 2835-2844.
- [26] LIU HK, HUANG HY, XIE YL, LIU YK, SHANGGUAN YX, XU H. Integrated biochemical and transcriptomic analysis reveals the effects of *Burkholderia* sp. SRB-1 on cadmium accumulating in *Chrysopogon zizanioides* L. under Cd stress[J]. Journal of Environmental Management, 2023, 337: 117723.
- [27] ZHU XZ, JU WL, BEIYUAN JZ, CHAO HR, ZHANG ZQ, CHEN L, CUI QL, QIU TY, ZHANG WJ, HUANG M, SHEN YF, FANG LC. Bacterial consortium amendment effectively reduces Pb/Cd bioavailability in soil and their accumulation in wheat[J]. Journal of Environmental Management, 2024, 370: 122789.
- [28] 吕俊, 于存. 一株高效溶磷伯克霍尔德氏菌的筛选鉴定及对马尾松幼苗的促生作用[J]. 应用生态学报, 2020, 31(9): 2923-2934.
LYU J, YU C. Screening and identification of an efficient phosphate-solubilizing *Burkholderia* sp. and its growth-promoting effect on *Pinus massoniana* seedling[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(9): 2923-2934 (in Chinese).
- [29] RAJKUMAR M, SANDHYA S, PRASAD MNV, FREITAS H. Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation[J]. Biotechnology Advances, 2012, 30(6): 1562-1574.
- [30] 陈梦洁, 陈中锴, 李亚男, 张国凯, 张静, 张继红, 王乐心. 微生物联合植物修复沉积物中 Cd 和 Ni 的效果及机理[J]. 中国给水排水, 2024, 40(13): 93-101.
CHEN MJ, CHEN ZK, LI YN, ZHANG GK, ZHANG J, ZHANG JH, WANG LX. Microbial-assisted phytoremediation for Cd and Ni in sediments: performance and mechanism[J]. China Water & Wastewater, 2024, 40(13): 93-101 (in Chinese).
- [31] CHEN YM, DING QB, CHAO YQ, WEI XG, WANG SZ, QIU RL. Structural development and assembly patterns of the root-associated microbiomes during phytoremediation[J]. Science of the Total Environment, 2018, 644: 1591-1601.
- [32] KOU B, HE Y, WANG Y, QU C, TANG J, WU YM, TAN WB, YUAN Y, YU TQ. The relationships between heavy metals and bacterial communities in a coal gangue site[J]. Environmental Pollution, 2023, 322: 121136.
- [33] ZHAO D, DENG H, HU LN, YE SY, YANG Y, FU JH, ZHANG SY. Analysis of heavy metal content and microbial characteristics in the pioneer plant soil system of typical manganese tailing ponds in Guangxi[J]. Plant and Soil, 2025, 509(1): 449-467.
- [34] 孟佑婷, 郑袁明, 张丽梅, 贺纪正. 环境中生物氧化锰的形成机制及其与重金属离子的相互作用[J]. 环境科学, 2009, 30(2): 574-582.
MENG YT, ZHENG YM, ZHANG LM, HE JZ. Formation and reactions of biogenic manganese oxides with heavy metals in environment[J]. Environmental

- Science, 2009, 30(2): 574-582 (in Chinese).
- [35] SUN XM, LI YJ, TIAN ZN, QIAN YC, ZHANG HQ, WANG LS. A novel thermostable chitinolytic machinery of *Streptomyces* sp. F-3 consisting of chitinases with different action modes[J]. Biotechnology for Biofuels, 2019, 12: 136.
- [36] JUNPRADIT C, THOOPPENG P, DUANGMAL K, PRAPAGDEE B. Influence of cadmium-resistant Streptomyces on plant growth and cadmium uptake by *Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacques[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2021, 28(29): 39398-39408.
- [37] YU ZH, LI YS, WANG GH, LIU JJ, LIU JD, LIU XB, HERBERT SJ, JIN J. Effectiveness of elevated CO₂ mediating bacterial communities in the soybean rhizosphere depends on genotypes[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2016, 231: 229-232.
- [38] XU ZM, WANG DS, TANG WP, WANG LL, LI QS, LU ZY, LIU H, ZHONG YM, HE T, GUO SH. Phytoremediation of cadmium-polluted soil assisted by D-gluconate-enhanced *Enterobacter cloacae* colonization in the *Solanum nigrum* L. rhizosphere[J]. Science of the Total Environment, 2020, 732: 139265.
- [39] NAVARRO-TORRE S, CARRO L, RODRÍGUEZ-LLORENTE ID, PAJUELO E, CAVIEDES MÁ, IGUAL JM, KLENK HP, MONTERO-CALASANZ MDC. *Pseudoalteromonas rhizosphaerae* sp. nov., a novel plant growth-promoting bacterium with potential use in phytoremediation[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2020, 70(5): 3287-3294.
- [40] BOROS-LAJSZNER E, WYSZKOWSKA J, BOROWIK A, KUCHARSKI J. The response of the soil microbiome to contamination with cadmium, cobalt and nickel in soil sown with *Brassica napus*[J]. Minerals, 2021, 11(5): 498.
- [41] OLADIPO OG, EZEOKOLI OT, MABOETA MS, BEZUIDENHOUT JJ, TIEDT LR, JORDAAN A, BEZUIDENHOUT CC. Tolerance and growth kinetics of bacteria isolated from gold and gemstone mining sites in response to heavy metal concentrations[J]. Journal of Environmental Management, 2018, 212: 357-366.
- [42] RÓZYCKI H, STRZELCZYK E. Organic acids production by *Streptomyces* spp. isolated from soil, rhizosphere and mycorrhizosphere of pine (*Pinus sylvestris* L.)[J]. Plant and Soil, 1986, 96(3): 337-345.
- [43] 莫思琪, 曹旖旎, 谭倩. 根系分泌物在重金属污染土壤生态修复中的作用机制研究进展[J]. 生态学杂志, 2022, 41(2): 382-392.
- MO SQ, CAO YN, TAN Q. Research progress on root exudates and their effects on ecological remediation of heavy metal contaminated soil[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(2): 382-392 (in Chinese).