

# 基于菌植互作的植物根际细菌钝化镉作用和机制研究进展

刘娴, 季翠, 高蓉蓉, 邓雪婷, 何琳燕\*

南京农业大学生命科学院, 江苏 南京 210095

刘娴, 季翠, 高蓉蓉, 邓雪婷, 何琳燕. 基于菌植互作的植物根际细菌钝化镉作用和机制研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(10): 4598-4610.

LIU Xian, JI Cui, GAO Rongrong, DENG Xueting, HE Linyan. Role and mechanisms of cadmium passivation by plant rhizosphere bacteria based on bacteria and plants internet: a review[J]. Microbiology China, 2023, 50(10): 4598-4610.

**摘要:** 土壤重金属镉(Cd)污染严重危害农产品安全生产, 植物根际细菌在钝化土壤 Cd 和帮助作物抵御 Cd 胁迫方面发挥重要作用。本文首先概括在修复 Cd 污染土壤中得到广泛应用的植物根际细菌种类, 并从根际细菌直接吸附 Cd、调整土壤理化特性、调控土壤微生物群落和其他作用 4 方面阐述了植物根际细菌对 Cd 的钝化作用, 其次从菌植互作角度阐述植物根系分泌物与根际细菌群落相互影响对土壤 Cd 的钝化作用。最后展望重金属胁迫下植物根际钝化 Cd 核心菌群的构建, 以在新兴学科与技术的快速发展中探明植物根系-微生物互作体系的分子机制, 深入开展植物根际细菌钝化修复重金属污染土壤的理论研究和实践。

**关键词:** 根际微生物; 根系分泌物; 钝化镉

## Role and mechanisms of cadmium passivation by plant rhizosphere bacteria based on bacteria and plants internet: a review

LIU Xian, JI Cui, GAO Rongrong, DENG Xueting, HE Linyan\*

College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, Jiangsu, China

**Abstract:** Soil cadmium pollution seriously endangers the safe production of agricultural products, while plant rhizosphere bacteria play a critical role in passivating cadmium in soil and helping crops resist cadmium stress. This paper firstly summarizes the species of rhizosphere

资助项目: 国家自然科学基金(41977199)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41977199).

\*Corresponding author. E-mail: helinyan7012@sina.com

Received: 2023-04-07; Accepted: 2023-05-13; Published online: 2023-06-29

bacteria used widely in the remediation of cadmium-contaminated soils and elaborates on the mechanisms of cadmium passivation by plant rhizosphere bacteria from four aspects: direct adsorption of cadmium by rhizosphere bacteria, adjustment of soil physical and chemical characteristics, regulation of rhizosphere bacterial community and other effects. Secondly, from the perspective of bacterium-plant interaction, we expound the effects of the interactions between plant root exudates and rhizosphere bacterial community changes on soil cadmium passivation. Finally, we prospect the core flora assembly of plant rhizosphere bacteria for passivating cadmium under heavy metal stress. With this review, we aim to explore the molecular mechanism of plant root-microorganism interaction system in the context of emerging disciplines and advancing technologies and facilitate the in-depth theoretical research and practice on the remediation of heavy metal-contaminated soil by rhizosphere bacterial passivation.

**Keywords:** rhizosphere microorganisms; root exudates; passivation of cadmium

近年来,随着重工业和农业的快速发展,工业污染和化肥农药的滥用导致农田土壤中重金属元素含量严重超标。土壤中的重金属元素可以被蔬菜和粮食作物吸收,在长期的生长过程中,重金属元素逐渐富集并通过食物链进入人体,从而对人体健康构成极大威胁<sup>[1]</sup>。

在种类繁多的重金属中,镉(Cd)是一种高度致癌的金属元素,在人体中的生物代谢周期和半衰期都很长,分别为 15–20 年和 10–33 年<sup>[2]</sup>。在各种蔬菜作物中,叶菜类蔬菜受到 Cd 污染风险较高<sup>[3]</sup>。Pan 等<sup>[4]</sup>检测分析了从浙江省 11 个城市农贸市场采集的 28 个品种 5 785 个蔬菜样本中的重金属含量,发现 Cd 超标率为 0.25%。市场调查显示,在中国销售的大米及大米制品中,约有 10%–20%的产品存在重金属含量超标的风险<sup>[5]</sup>。中国西南部矿区生产的约 70.4%的大米样品和 74.4%的大豆样品受到 Cd 污染,对当地居民构成重大健康风险<sup>[6]</sup>。除了蔬菜地和稻田,果园的重金属 Cd 污染同样不容小觑。山东某苹果园的 Cd 最大浓度超过国家标准值,是山东省背景值的 3.8 倍<sup>[7]</sup>。食用受污染土壤种植的粮食蔬果易造成人类和动物 Cd 中毒,极低浓度的 Cd 也会

对人类和动物健康造成严重损害,尤其对肝脏、胎盘、肾脏、肺、大脑和骨骼的危害较大<sup>[8]</sup>。因此,解决农业土壤 Cd 污染的问题迫在眉睫。

在缓解土壤中 Cd 污染方面存在多种物理、化学和生物修复方法,针对农业用土还有基于以上方法简化应用于小规模农田土壤的农艺措施。物理和化学修复技术是目前常用的修复手段。物理修复技术主要有客土法、换土法、深耕翻土法、隔离包埋法、热力恢复法和电动修复法,化学修复技术分为化学钝化和化学淋洗两大类<sup>[9]</sup>。农艺措施大多依托于物理和化学修复,包括水分管理技术、施肥技术、耕作栽培技术、替代种植和添加钝化剂等方式。研究表明,采用不同农艺措施均能增加水稻产量,钝化土壤中重金属 Cd 的活性,阻止根际活性 Cd 向稻谷传输,降低稻谷中 Cd 的含量<sup>[10]</sup>。

生物修复技术分为植物修复技术、动物修复技术和微生物修复技术 3 种。生物修复技术通过生物的代谢作用吸收、降解和转运土壤中的重金属,因其成本较低、基本无二次污染、操作相对简单、可使用面积广等优点而得到广泛应用<sup>[11]</sup>。植物修复方面目前研究较多的是超积累植物,但

存在筛选周期长、地上部生物量小等不足,大规模工程化应用有难度<sup>[12]</sup>。动物修复主要利用蚯蚓、线虫等小型无脊椎动物展开<sup>[13]</sup>,然而一旦重金属浓度超过土壤动物耐受限度,易导致用于修复的动物死亡,同时被吸收的重金属会重新回到土壤中。相较于植物和动物,微生物个体微小、繁殖快、代谢强、种类多、分布广、适应性强,在修复中发挥重要作用<sup>[14]</sup>。微生物修复技术是新兴的修复手段,修复效率较高。其中细菌在钝化土壤重金属 Cd 方面具有显著效果,是目前微生物修复研究的主要方向。本文通过综述植物根际细菌钝化 Cd 及减少农产品 Cd 含量的作用和机制,以期为降低土壤中 Cd 的生物有效性和保障农产品安全生产提供参考。

## 1 钝化镉的细菌种类及作用

细菌是土壤微生物的主要类群,也是修复 Cd 污染土壤的重要微生物。耐 Cd 细菌包括芽孢杆菌(*Bacillus*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、农杆菌(*Agrobacterium*)、沙雷氏菌(*Serratia*)和伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia*)等,细菌修复 Cd 污染的机制包括通过将 Cd 吸收到细胞表面的生物吸附、通过积累方式的细胞内隔离、通过沉淀为不溶性化合物的细胞外隔离,以及产生能螯合形成金属化合物的代谢物等<sup>[15]</sup>。

目前已有多项研究证实耐 Cd 细菌可用于修复土壤 Cd 污染,并能以不同方式促进植物生长。细菌能吸收并螯合固定  $Cd^{2+}$ , 减少土壤中有效态 Cd 含量。Xu 等<sup>[16]</sup>从南方重金属污染农田中分离到一株拉乌尔菌属细菌(*Raoultella* sp.) X13, 其主要通过离子交换、螯合作用和产生物膜的方式降低白菜叶中 54.6%的 Cd 含量。葛占标等<sup>[17]</sup>发现产生物膜芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*) B9 和 B25 可以在蔬菜根部定殖产生生物膜,提高根际土壤多糖含量和脲酶活性,从而阻控叶菜

吸收 Cd。Ge 等<sup>[18]</sup>研究发现生物膜过量产生的突变菌株枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*) B12 $\Delta$ ywcC 通过增加多糖产生和 Cd 固定相关的 *cumA*、*epsA* 和 *cadA* 基因拷贝,促使 Cd 污染土壤中大白菜的 Cd 积累量降低。细菌还能分泌次生代谢产物,钝化土壤 Cd,提高植物对 Cd 的耐受性。Han 等<sup>[19]</sup>发现 *Enterobacter bugandensis* TJ6 菌株通过分泌吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)、精氨酸和甜菜碱来提高菌株 TJ6 和小麦对 Cd 的抗性。同时,菌株 TJ6 还通过生物沉淀和细胞外吸附的方式固定化 Cd,降低土壤中 Cd 的生物有效性,进一步减少小麦对 Cd 的吸收<sup>[19]</sup>。表 1 列举了部分能够钝化 Cd 的细菌种类及其作用。

## 2 植物根际细菌对镉污染土壤的修复机理

挥发、浸出、沉淀、氧化还原和吸附固定等是微生物吸附重金属的主要机制。微生物能通过自身代谢活动对污染土壤中的重金属 Cd 进行吸收、转移和转化等,从而降低土壤中 Cd 的生物有效性<sup>[31]</sup>。此外,植物根际微生物还能够通过产生铁载体、IAA 和有机酸等物质<sup>[32]</sup>促进植物生长,提高植物对 Cd 的耐受性。换言之,植物根际细菌能通过直接作用、间接作用和其他作用等多种方式钝化土壤 Cd。图 1 展示了植物根际细菌对 Cd 污染土壤的修复机理。

### 2.1 直接作用: 吸附镉

植物根际细菌能通过多种方式吸附、固定和沉淀土壤 Cd,并提高自身对 Cd 的耐受能力。

根际细菌能利用不同的基因吸附 Cd。余雪梅等<sup>[20]</sup>通过傅里叶红外光谱仪对比分析了芽孢杆菌属的高耐 Cd 菌株 PFYN01 表面官能团对  $Cd^{2+}$  的螯合作用,证实细胞成分羟基(-OH)、酰胺基(N-H)、烃基(C-H)、羧基(COOH)和羰基

(C=O)参与 Cd<sup>2+</sup>与 PFYN01 的相互作用。

根际细菌能产生铁载体来固定土壤 Cd。Cd 能够诱导细菌产生铁载体,铁载体作为螯合剂可通过与螯合铁(Fe)离子类似的方式螯合 Cd 离子,形成稳定的复合物,从而降低土壤和植物中的 Cd 含量<sup>[29]</sup>。王振德等<sup>[26]</sup>的研究结果表明,当向含 Cd 培养液中加入铁载体时,细菌在高浓度 Cd 环境中的适应期缩短,说明铁载体能够与 Cd<sup>2+</sup>络合,从而降低 Cd 的生物毒性,提高细菌对 Cd 的去除效率。Izrael-Živković 等<sup>[21]</sup>发现在含 Cd 条件下,高抗性铜绿假单胞菌菌株 (*Pseudomonas aeruginosa* San ai)能分泌高度铁

特异性的铁载体 pyoverdine 和具有广泛特异性的铁载体 pyochelin 来螯合 Cd 离子,缓解 Cd 胁迫。

根际细菌还可通过使 Cd 离子沉淀来缓解胁迫。Zeng 等<sup>[33]</sup>从 Cd 污染农田土壤中分离到的伯克霍尔德氏菌属菌株(*Burkholderia* sp.) QY14 能增加酸性磷酸酶活性,并形成羟基磷灰石来合成磷酸 Cd,进而去除土壤中的可溶性 Cd,降低 Cd 的有效性。

## 2.2 间接作用: 调整土壤理化特性

除了直接吸附 Cd,根际细菌还能通过调整土壤理化特性间接钝化土壤 Cd。

土壤 pH 是影响 Cd 迁移和植物吸收的关键

表 1 钝化镉的细菌种类及作用

Table 1 Types and roles of cadmium-passivating bacteria

细菌种类 Bacterial species	来源 Sources	作用机制 Mechanism of action
芽孢杆菌属 <sup>[20-23]</sup> <i>Bacillus</i> <sup>[20-23]</sup>	根际 Rhizosphere	利用细胞成分吸附 Cd; 提高土壤 pH; 增加有益菌群相对丰度 Using cellular components to adsorb Cd; increasing soil pH; increasing the relative abundance of beneficial flora
解淀粉芽孢杆菌 <sup>[24]</sup> <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> <sup>[24]</sup>	根际 Rhizosphere	提高产 $\gamma$ -聚谷氨酸( $\gamma$ -polyglutamic acid, $\gamma$ -PGA)细菌的相对丰度 Increasing the relative abundance of $\gamma$ -PGA-producing bacteria
枯草芽孢杆菌 <sup>[17,24-25]</sup> <i>Bacillus subtilis</i> <sup>[17,24-25]</sup>	根际 Rhizosphere	产多糖, 过表达 Cd 固定基因; 提高产 $\gamma$ -PGA 细菌的相对丰度 Producing polysaccharides, and overexpressing Cd fixation related genes; increasing the relative abundance of $\gamma$ -PGA-producing bacteria
贝莱斯芽孢杆菌 <sup>[16,25]</sup> <i>Bacillus velezensis</i> <sup>[16,25]</sup>	根际 Rhizosphere	产生物膜, 提高多糖含量和脲酶活性; 提高土壤 pH Producing biofilms, and increasing polysaccharide content and urease activity; increasing soil pH
伯克霍尔德氏菌属 <sup>[26]</sup> <i>Burkholderia</i> <sup>[26]</sup>	农田土壤 Farmland soil	产磷酸盐 Producing phosphate
布甘肠杆菌 <sup>[18,27-28]</sup> <i>Enterobacter</i> <i>bugandensis</i> <sup>[18,27-28]</sup>	根际、内生 Rhizosphere and endogenous	产 IAA、精氨酸和甜菜碱, 生物沉淀和胞外吸附; 富集产脲酶菌和金属固定细菌; 提高土壤 pH Producing IAA, arginine and betaine, and performing bioprecipitation and extracellular adsorption; enriching urea-producing bacteria and metal-fixing bacteria; increasing soil pH
假交替单胞菌属 <sup>[29]</sup> <i>Pseudoaltermonas</i> <sup>[29]</sup>	海洋 Ocean	产铁载体 Producing siderophores
拉乌尔菌属 <sup>[15]</sup> <i>Raoultella</i> <sup>[15]</sup>	农田土壤 Farmland soil	离子交换、螯合作用和产生物膜 Utilizing ion exchange and chelation, and producing biofilms
根瘤菌属 <sup>[30]</sup> <i>Rhizobium</i> <sup>[30]</sup>	根际 Rhizosphere	增加土壤小粒径团聚体含量 Increasing soil small particle size agglomerate content
拉氏根瘤菌 <sup>[27]</sup> <i>Rhizobium larrymoorei</i> <sup>[27]</sup>	根际 Rhizosphere	增加相关菌群相对丰度 Increasing the relative abundance of associated flora

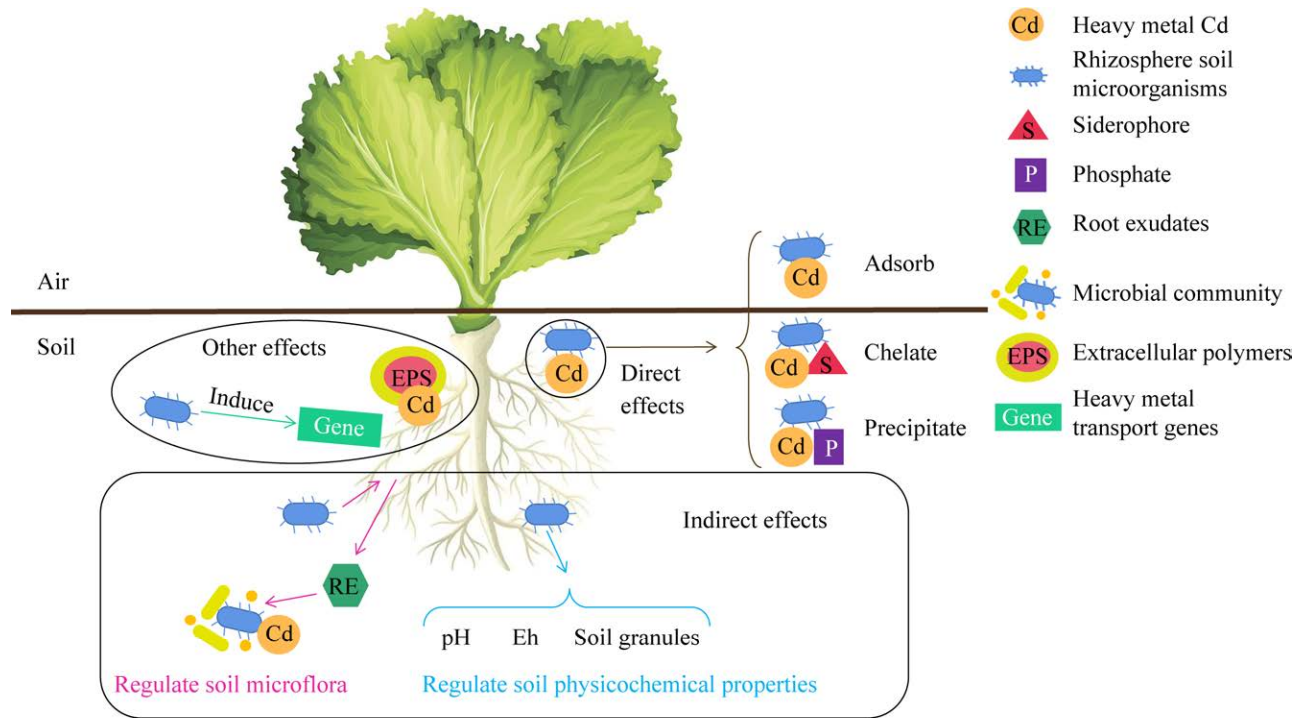


图 1 植物根际细菌对镉污染土壤的修复机理

Figure 1 Remediation mechanism of cadmium-contaminated soil by plant rhizosphere bacteria.

因素之一，土壤 pH 与 Cd 的生物有效性呈负相关性。在土壤 pH 较高时， $\text{Cd}(\text{OH})_2$  的形成能够减少 Cd 的迁移转化量，减少植物对 Cd 的吸收<sup>[34]</sup>。有研究表明，产多胺芽孢杆菌(*Bacillus* sp.) N3 能够提高根际土壤 pH，降低土壤 Cd 的生物有效性<sup>[35]</sup>。

氧化还原电位(oxidation-reduction potential, ORP 或 Eh)是影响重金属 Cd 修复效果的重要因素之一，其与土壤中重金属的化学形态密切相关，因为它直接或间接影响土壤 pH、土壤微生物活动以及铁(Fe)、锰(Mn)、硫(S)、氮(N)等元素的氧化还原反应<sup>[2]</sup>。Mao 等<sup>[36]</sup>研究发现，有氧条件下硫化物活性的降低导致土壤溶液中 Cd 的溶解度增加，相反地，在碱性淹水稻田中碳酸盐结合态是 Cd 最主要的存在形式。

土壤颗粒同样会影响 Cd 污染土壤的修复情况。小颗粒土壤团聚体相较于大颗粒团聚体被认

为具有更强的 Cd 保留能力，因为其具有更大的表面积以及更多的吸附位点<sup>[37]</sup>。植物根际细菌能够将大颗粒团聚体分解成小颗粒团聚体，提高土壤中小团聚体比例<sup>[30]</sup>。Wang 等<sup>[38]</sup>研究发现，接菌处理后小麦根际土壤大团聚体中 Cd 总含量降低，而小团聚体中 Cd 含量增加，接菌促进 Cd 从宏观聚集向微观聚集迁移，这可能导致根际土壤中 Cd 有效性降低，从而降低小麦组织中 Cd 含量。陈玲<sup>[27]</sup>研究发现接菌处理使得小颗粒团聚体含量升高，或许参与了降低辣椒、萝卜和青梗菜中 Cd 的浓度。

### 2.3 间接作用：调控土壤微生物群落

根际细菌不仅能利用自身代谢活动钝化土壤 Cd，还能调控根际微生物群落结构来缓解土壤 Cd 胁迫。某些根际细菌能够通过招募植物促生菌、重金属固定菌来提高钝化 Cd 细菌的相对丰度。Han 等<sup>[24]</sup>研究发现接种嗜 Cd 芽孢杆菌

N3 降低了小麦籽粒中 Cd 含量(57.1%), 接种菌株 N3 增加了根际土壤细菌群落共生网络的复杂性, 增加了具有重金属固定、异化铁还原和促进植物生长等多重功能的有益菌的丰度。Wang 等<sup>[22]</sup>从水稻种子中分离出的耐金属兼性内生菌株根瘤菌 S28 能够使与 Cd 有效性相关的细菌物种的相对丰度比对照提高 28%, 接种菌株 S28 使水稻籽粒中的 Cd 含量分别降低 54%。Han 等<sup>[28]</sup>在研究细菌与有机肥联合修复时发现, 肠杆菌降低了根际土壤中细菌群落多样性, 但能富集根际土壤中产脲酶细菌和金属固定细菌, 它们主要为肠杆菌(*Enterobacter* sp.)、芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)、根瘤菌(*Rhizobium* sp.)和沙雷氏菌(*Serratia* sp.), 从而增强小麦对 Cd 毒性的抵抗力。

在调控土壤菌群结构时, 根际促生菌能够分泌多种次级代谢产物, 直接招募钝化 Cd 相关细菌, 影响根际菌群结构, 进而改变菌群功能, 提高菌群钝化 Cd 的能力。李晓哲等<sup>[35]</sup>研究发现, 在小麦根部接种产多胺(polyamines, PA)细菌 *Bacillus* sp. N3 菌株明显提高了芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)、节杆菌(*Arthrobacter* sp.)、短波单胞菌(*Brevundimonas* sp.)、剑菌(*Ensifer* sp.)和肠杆菌(*Enterobacter* sp.)等重金属固定菌及植物促生菌的相对丰度, 有益菌的  $\alpha$  多样性增加, 能够显著降低土壤有效态 Cd 含量和小麦籽粒 Cd 含量。受到根际细菌调控的土壤微生物群落具有与接种根际细菌前不同的组成, 形成的新群落表现出良好的钝化 Cd 能力, 说明根际细菌可以通过调控土壤微生物菌落来间接钝化土壤 Cd。

另外, 根际促生菌分泌的次级代谢物还能影响根系分泌物的组成, 间接改变根际菌群结构和钝化 Cd 能力。在根际微环境中, 特定的土壤微生物能够利用自身独特的趋化系统感应到根系分泌物, 响应植物的选择性招募<sup>[39]</sup>。细菌接受底物的信号在体内进行传导后, 进一步指导并调节

自身的运动方向, 朝着适合生长的底物运动<sup>[40]</sup>。而根际细菌能够通过分泌某些信号因子来刺激植物根系释放更多的分泌物, 招募与这些根际细菌有相同或相似能力的菌群, 提高这些菌种的相对丰度, 进而增强蔬菜的抗 Cd 能力, 减少可食用组织中的 Cd 积累量<sup>[41]</sup>。Wang 等<sup>[42]</sup>筛选出的肠杆菌属菌株 *Enterobacter bugandensis* XY1 能够分泌 PA 螯合重金属 Cd 以及通过化学基团吸附 Cd, 降低空心菜中 Cd (33%–80%)的水平; 并且细菌 XY1 倾向招募产 PA 菌, 增加根际土壤中植物促生菌和产 PA 菌的比例, 从而帮助空心菜抵御 Cd 胁迫。Wang 等<sup>[43]</sup>研究发现两种植物促生长和产  $\gamma$ -PGA 的细菌 *Bacillus subtilis* W7 和 *Bacillus amyloides* W25 能提高 Cd 污染土壤中产  $\gamma$ -PGA 细菌的相对丰度(24%–30%), 显著提高莴苣生物量(41%–85%), 降低其对 Cd 的吸收(19%–41%), 降低土壤中有效态 Cd 含量(25%–37%)。

## 2.4 其他作用

根际细菌产生的生物膜不仅有助于细菌本身定殖于植物根际, 还可利用其中包含的羟基、羧基和磷酸基团等结构吸附重金属 Cd, 或者通过胞外多糖(exopolysaccharides, EPS)、蛋白质等组分与 Cd 络合<sup>[44]</sup>, 从而降低土壤中 Cd 的生物有效性, 降低植物对 Cd 的吸收和利用。Xing 等<sup>[25]</sup>研究发现接种恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)和短单胞菌(*Brevundimonas diminuta*)能显著增加土壤微生物在水稻根系上的定殖, 使水稻对 Cd 的吸收减少 40%。在 Li 等<sup>[45]</sup>的试验中, 枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)通过胞内积累和生物膜封存使黑麦草中的 Cd 积累量降低了 27.9%。

葛占标<sup>[46]</sup>研究发现, 产生物膜的菌株 *Bacillus velezensis* B9、B25 和 *B. subtilis* B12 均能在小白菜和油麦菜根部定殖形成生物膜, 接种菌株 B9、B12 和 B25 显著提高根际土壤生物膜

产生菌比例、土壤多糖含量、土壤蔗糖酶和脲酶活性,显著提高根际土壤 pH,最终降低了土壤有效态 Cd 含量。

在重金属胁迫下,根际细菌还可以通过诱导蔬菜的相关抗重金属胁迫或转运重金属离子的基因表达增强植物生理作用,从而促进植物生长并增强其抗逆性<sup>[47]</sup>。Khanna 等<sup>[48]</sup>研究发现铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)和唐菖蒲伯克霍尔德菌(*Burkholderia gladioli*)能通过改变不同代谢物水平来减轻 Cd 诱导的番茄生理损伤。Sun 等<sup>[49]</sup>的研究则表明无色杆菌属(*Achromobacter*)菌株能使玉米的根和芽中 Cd 转运蛋白基因 *HMA5* 和 *Nramp1* 的表达水平显著降低,抑制玉米从下而上地转运 Cd,使地上组织中 Cd 含量显著降低 42%–48%。

### 3 菌植互作时根系分泌物对镉污染土壤的修复作用和机制

#### 3.1 根系分泌物概况

根系分泌物是植物在其生长发育过程中通过根系向根际环境中释放的有机化合物的总称<sup>[50]</sup>。根系分泌物是多种化合物的混合物,包括糖类、脂肪酸、氨基酸、蛋白质、有机酸和其他植物生长因子等。根系分泌物的化学组成并不是固定的,而是会受植物的种类、所处生长发育阶段、根系生理情况和土壤环境等因素的影响。根系分泌物是植物根系、土壤和微生物三者之间的重要纽带,具有多种功能,主要包括调节土壤元素生物地球化学循环、促使土壤结构改变、释放化学物质调节土壤理化性质、消除或减轻土壤重金属污染、释放化学信号物质使植物-微生物和微生物-微生物之间相互作用与沟通、影响根际菌群的分布和活性等<sup>[51]</sup>。

#### 3.2 接种细菌作用下根系分泌物直接钝化镉

在降低重金属污染毒性方面,植物分泌的小

分子有机化合物,如有机酸、氨基酸和多肽等具有较强的络合或螯合能力<sup>[50]</sup>,可与重金属离子相互作用并使其转化为无毒或毒性较小的形态滞留在根外,从而缓解重金属对植物的毒害。根系分泌物的种类也会影响 Cd 的钝化效果<sup>[52]</sup>。

研究表明,当环境中 Cd 等重金属的含量对植物代谢和生长发育产生明显影响甚至产生毒害效应时会诱导植物激活其防御反应,通过调节根系分泌物的组成和含量,提高土壤 pH、增强土壤固相对重金属的吸附作用或使其与重金属形成不易被植物吸收利用的络合物或螯合物<sup>[53]</sup>,从而降低重金属元素在土壤中的移动性,减少植物对重金属的吸收,进而减轻重金属对其造成的毒害<sup>[54]</sup>。根系分泌物与重金属的络合能力还与重金属的性质有关,例如小麦根系分泌物对铅(Pb)的络合能力相较于 Cd 更强<sup>[55]</sup>。

在 Cd 胁迫条件下,根系分泌物可以与 Cd 离子直接结合并形成稳定的化合物,减少植物对 Cd 的吸收。根系分泌物能将活性较强的 Cd 转化为低活性状态,进而降低 Cd 的有效性。Qin 等<sup>[56]</sup>研究发现根系分泌物草酸和柠檬酸的变化导致根际土壤有效态 Cd 含量改变,进而影响土壤 Cd 的生物有效性,抑制玉米(*Zea mays*)对 Cd 的积累。根系分泌物的作用也可能是复合的。杨云鹤<sup>[57]</sup>研究发现根系分泌物柠檬酸不仅可以通过与重金属离子直接络合的方式促进  $Cd^{2+}$  的去除,还可以通过间接作用促进具有优良重金属吸附性能的铁氧化物生成,从而提升  $Cd^{2+}$  的去除效率。

另外,接菌作用也能够刺激根系分泌物直接钝化 Cd。Leng 等<sup>[58]</sup>研究发现酚类物质的添加增加了根际沉积物中的 pH,减少了铁还原菌(iron reducing bacterium, IRB)和硫氧化菌(sulfur oxidizing bacteria, SOB)的数量,同时促进了 Cd 向低活性形态的转化。此外,植物中硫酸盐和类

黄酮酚的积累和合成也有所增强。酚类根系分泌物对 Cd 的植物毒性的缓解作用提高了海白杨对 Cd 的耐受性<sup>[58]</sup>。

### 3.3 根系分泌物与根际菌群互作

植物与根际细菌群落之间的相互作用主要由根系分泌物介导,并通过多种机制对植物的生长产生中性、正面或者负面的影响。研究证实,根系分泌物可以吸引有益微生物群并影响根际微生物组的构建,从而增强植物适应环境的能力<sup>[59]</sup>。这些受根系分泌物招募的有益微生物群一方面能通过各种途径促进植物生长,增强植物系统抗性;另一方面还能抵御植物病害,提高植物抗病性<sup>[60]</sup>。微生物可以利用根系分泌物作为碳源、氮源、磷源、硫源和能源物质<sup>[61]</sup>,进一步促进自身生长,并导致根际土壤中的微生物数量远高于非根际土壤。

在研究根系分泌物与根际菌群互作时需要从 3 个方面着手:根系分泌物、外源植物根际促生细菌 (plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR) 以及根际土著菌群。三者紧密关联,能够相互影响。越来越多的证据表明,植物根系分泌物通过激活特定的细菌反应来协调植物和有益菌群之间的交流<sup>[62]</sup>;而对 PGPR 促进植物生长机制的大量研究也证实,有效的 PGPR 普遍通过改变根际的整个土著菌群结构来促进植物生长<sup>[63]</sup>。

在重金属污染土壤中,根系分泌物能够调控根际菌群结构和功能,PGPR 也能影响根系分泌物组分,并改变根际土著菌群结构。根系分泌物与根际菌群互作,共同提高对重金属的耐受性,并钝化土壤中的重金属污染。

受到重金属胁迫时,根系分泌物可能通过改变土壤中重金属的形态、毒性和生物有效性影响根际微生物的群落结构,并与根际微生物相互作用重塑根际微生物群落<sup>[64]</sup>。重金属浓度增加可

导致根际土壤细菌种群数量及多样性显著下降,外源添加根系分泌物可使一些微生物(如植物促生菌(*Azotobacter*))的数量得到恢复。各细菌生理群和微生物物质转化能力的试验结果表明,外源根系分泌物在一定程度上促进微生物数量的增加和各种转化作用的增强<sup>[23,65]</sup>。重金属与根际细菌之间还存在复杂的相互作用关系,并且受根系分泌物调控。海州香薷(*Elsholtzia splendens*)根系分泌物可抑制假单胞菌对铜(Cu)、铅(Pb)和锌(Zn)的活化<sup>[66]</sup>。

PGPR 能影响根系分泌物组分和根际菌群结构,进而影响钝化 Cd 的作用效果。Liu 等<sup>[67]</sup>发现芽孢杆菌 ZC3-2-1 可以调控水稻根际土壤中的有益细菌群落,增加土壤中变形菌门 (*Proteobacteria*) 和拟杆菌门 (*Bacteroidetes*) 的细菌丰度,进而增强土壤中 Cd 的固定化,从而钝化土壤 Cd,促进水稻生长。一方面,接种 ZC3-2-1 导致土壤酶活性和土壤性质的变化,可能参与减轻了重金属对细菌群落的影响;另一方面,接种 ZC3-2-1 可能会增加水稻根系分泌物的含量,进而影响根际细菌种类,从而增加根际细菌的  $\alpha$  多样性。根际细菌  $\alpha$  多样性的增加反过来也会帮助植物抵抗外部污染的压力<sup>[68]</sup>。

## 4 总结与展望

土壤-植物-微生物是一个紧密联系的整体,彼此联结、相互影响。近年来有关植物根际促生细菌钝化 Cd 的研究逐渐增多。这些细菌通过直接吸附 Cd、调整土壤理化特性、调控土壤微生物群落等方式钝化土壤 Cd,降低农产品中 Cd 含量,保障农产品安全生产。但与此同时,该方法在实际应用中尚存一些问题有待进一步研究。

(1) 在修复 Cd 污染土壤方面,植物根系分泌物与根际细菌群落互作有望提高修复效率,开创土壤 Cd 污染修复的新技术。随着分子生物学



技术的快速发展,需要精准定位根系分泌物中参与菌植互作的关键组分和核心菌群。

(2) 目前报道的研究主要通过人工筛选的方法来逐级甄选钝化 Cd 效果显著的细菌并构建核心菌群,尽管方法可行,但存在效率低、筛选效果不稳定等问题。因此,可以引入基因编辑技术定向改变细菌钝化 Cd 相关功能的基因,培育钝化 Cd 效果明显且作用稳定的细菌,提高实际应用中的作用成效。

(3) 在工业发酵和田间实践中,单一细菌生产成本低、技术要求少,但作用单一、抵抗外界影响能力弱。由于不同细菌既能独自实现钝化 Cd 的效果,又能与其他细菌和植物相互作用联合钝化 Cd,因此可以引入合成生物学的概念,区分不同功能区块,将协同发挥同类作用的菌种构建为同一模块,以“合成菌群”的模式将钝化 Cd 的细菌菌群形成标准化的研究体系,使菌群在钝化 Cd 方面形成脉络清晰的网状联系,便于后续生产和应用。但是构建的根际合成菌群仍然会受外部条件影响,可能在工业化大规模生产过程中出现菌种退化等问题。因此,有必要探明重金属胁迫下植物根际钝化 Cd 的关键核心菌群,考察单一钝化细菌和合成钝化菌群的实际应用影响因素,为探索微生物修复重金属污染土壤的实践提供技术途径。

## REFERENCES

- [1] 郭玲. 土壤重金属污染的危害以及防治措施[J]. 中国资源综合利用, 2018, 36(1): 122-124.  
GUO L. Harm of soil heavy metal pollution and control measures[J]. China Resources Comprehensive Utilization, 2018, 36(1): 122-124 (in Chinese).
- [2] 张雄邦, 潘磊, 张天宇. 重金属镉污染土壤修复技术研究进展[J]. 现代矿业, 2022, 38(5): 209-213, 222.  
ZHANG XB, PAN L, ZHANG TY. Research progress of soil remediation technology contaminated by heavy metal Cd[J]. Modern Mining, 2022, 38(5): 209-213, 222 (in Chinese).
- [3] WANG YR, WANG RM, FAN LY, CHEN TT, BAI YH, YU QR, LIU Y. Assessment of multiple exposure to chemical elements and health risks among residents near Huodehong lead-zinc mining area in Yunnan, Southwest China[J]. Chemosphere, 2017, 174: 613-627.
- [4] PAN XD, WU PG, JIANG XG. Levels and potential health risk of heavy metals in marketed vegetables in Zhejiang, China[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 20317.
- [5] ZHANG XY, ZHONG TY, LIU L, OUYANG XY. Impact of soil heavy metal pollution on food safety in China[J]. PLoS One, 2015, 10(8): e0135182.
- [6] 黄楚珊, 胡国成, 陈棉彪, 张丽娟, 仇荣亮. 矿区家庭谷物和豆类重金属含量特征及风险评估[J]. 中国环境科学, 2017, 37(3): 1171-1178.  
HUANG CS, HU GC, CHEN MB, ZHANG LJ, QIU RL. Heavy metal content characteristics and risk assessment of household cereal and beans from mining areas[J]. China Environmental Science, 2017, 37(3): 1171-1178 (in Chinese).
- [7] HUA CY, ZHUO HM, KANG AL, FANG ZT, ZHU MY, DONG MX, WANG JC, REN LJ. Contamination, risk assessment and source apportionment of the heavy metals in the soils of apple orchard in Qixia City, Shandong Province, China[J]. Stochastic Environmental Research and Risk Assessment, 2022, 36(9): 2581-2595.
- [8] 綦崢, 齐越, 杨红, 张铁林, 凌娜. 土壤重金属镉污染现状、危害及治理措施[J]. 食品安全质量检测学报, 2020, 11(7): 2286-2294.  
QI Z, QI Y, YANG H, ZHANG TL, LING N. Status, harm and treatment measures of heavy metal cadmium pollution in soil[J]. Journal of Food Safety & Quality, 2020, 11(7): 2286-2294 (in Chinese).
- [9] 王兴利, 王晨野, 吴晓晨, 王晶博, 穆晓东, 杨晓姝, 胡小飞, 高静. 重金属污染土壤修复技术研究进展[J]. 化学与生物工程, 2019, 36(2): 1-7, 11.  
WANG XL, WANG CY, WU XC, WANG JB, MU XD, YANG XS, HU XF, GAO J. Research progress in remediation technology of heavy metal contaminated soil[J]. Chemistry and Bioengineering, 2019, 36(2): 1-7, 11 (in Chinese).
- [10] 陈文荣, 马旭佳, 郭燕萍, 徐佳慧, 韦金沁, 施洁. 镉污染土壤低吸收水稻阻隔技术研究及应用[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2021, 44(4): 420-428.  
CHEN WR, MA XJ, GUO YP, XU JH, WEI JQ, SHI J. The research and application of low-absorption rice barrier technology in cadmium-contaminated soil[J]. Journal of Zhejiang Normal University (Natural Sciences Edition), 2021, 44(4): 420-428 (in Chinese).

- [11] 柴凤兰, 张帆, 吕颖捷. 重金属污染土壤生物修复技术研究进展[J]. 安徽农业科学, 2022, 50(20): 9-11, 17. CHAI FL, ZHANG F, LÜ YJ. Progress in bioremediation technique of heavy metal contaminated soil[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2022, 50(20): 9-11, 17 (in Chinese).
- [12] 聂雄峰, 黄雁飞, 陈桂芬, 黄玉溢, 刘斌, 刘永贤. 植物修复重金属超标农田研究进展[J]. 农学学报, 2022, 12(8): 48-54. NIE XF, HUANG YF, CHEN GF, HUANG YY, LIU B, LIU YX. Research progress of phytoremediation of farmland with excessive heavy metals[J]. Journal of Agriculture, 2022, 12(8): 48-54 (in Chinese).
- [13] 张维兰, 张悦, 刘萍, 段昌群, 刘嫦娥. 蚯蚓在植物修复重金属污染土壤中的研究进展[J]. 环境科学与技术, 2022, 45(8): 155-165. ZHANG WL, ZHANG Y, LIU P, DUAN CQ, LIU CE. Research progress of earthworm in phytoremediation of heavy metal contaminated soil[J]. Environmental Science & Technology, 2022, 45(8): 155-165 (in Chinese).
- [14] 张艳, 邓扬悟, 罗仙平, 周朦. 土壤重金属污染以及微生物修复技术探讨[J]. 有色金属科学与工程, 2012, 3(1): 63-66. ZHANG Y, DENG YW, LUO XP, ZHOU M. On soil contamination by heavy metal and microbial remediation technology[J]. Jiangxi Nonferrous Metals, 2012, 3(1): 63-66 (in Chinese).
- [15] 王泽煌, 王蒙, 蔡昆争, 蔡一霞, 黄飞. 细菌对重金属吸附和解毒机制的研究进展[J]. 生物技术通报, 2016, 32(12): 13-18. WANG ZH, WANG M, CAI KZ, CAI YX, HUANG F. Research advances on biosorption and detoxification mechanisms of heavy metals by bacteria[J]. Biotechnology Bulletin, 2016, 32(12): 13-18 (in Chinese).
- [16] XU SZ, XING YH, LIU S, HUANG QY, CHEN WL. Role of novel bacterial *Raoultella* sp. strain X13 in plant growth promotion and cadmium bioremediation in soil[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2019, 103(9): 3887-3897.
- [17] 葛占标, 殷涂童, 周倩倩, 张静, 盛下放, 何琳燕. 产生物膜芽胞杆菌阻控叶菜吸收镉、铅及其修复菜地土壤的作用[J]. 南京农业大学学报, 2020, 43(1): 80-88. GE ZB, YIN TT, ZHOU QQ, ZHANG J, SHENG XF, HE LY. Reduced cadmium and lead uptake by leafy vegetables and soil remediation in the presence of the biofilm-producing *Bacillus* strains[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2020, 43(1): 80-88 (in Chinese).
- [18] GE YY, GE ZB, ZHENG JW, SHENG XF, HE LY. Biofilm-overproducing *Bacillus subtilis* B12ΔYwcc decreases Cd uptake in Chinese cabbage through increasing Cd-immobilizing related gene abundance and root surface colonization[J]. Journal of Environmental Sciences, 2022, 120: 84-93.
- [19] HAN H, ZHANG H, QIN SM, ZHANG J, YAO LG, CHEN ZJ. Mechanisms of *Enterobacter bugandensis* TJ6 immobilization of heavy metals and inhibition of Cd and Pb uptake by wheat based on metabolomics and proteomics[J]. Chemosphere, 2021, 276: 130157.
- [20] 余雪梅, 彭书明, 王洪婷, 伏媛, 李璟, 张山. 耐镉芽胞杆菌对 Cd<sup>2+</sup>的吸附机制[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(20): 293-293, 294. YU XM, PENG SM, WANG HT, FU Y, LI J, ZHANG S. Adsorption mechanism of Cd<sup>2+</sup> by cadmium-tolerant *Bacillus*[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(20): 293-293, 294 (in Chinese).
- [21] IZRAEL-ŽIVKOVIĆ L, RIKALOVIĆ M, GOJGIĆ-CVIJOVIĆ G, KAZAZIĆ S, VRVIĆ M, BRČESKI I, BEŠKOSKI V, LONČAREVIĆ B, GOPČEVIĆ K, KARADŽIĆ I. Cadmium specific proteomic responses of a highly resistant *Pseudomonas aeruginosa* San ai[J]. RSC Advances, 2018, 8(19): 10549-10560.
- [22] WANG YL, WANG R, KOU FL, HE LY, SHENG XF. Cadmium-tolerant facultative endophytic *Rhizobium larrymoorei* S28 reduces cadmium availability and accumulation in rice in cadmium-polluted soil[J]. Environmental Technology & Innovation, 2022, 26: 102294.
- [23] 金婷婷, 刘鹏, 黄朝表, 王芳, 徐根娣, 黄佩娜. 铝胁迫下大豆根系分泌物对根际土壤微生态的影响[J]. 土壤学报, 2008, 45(3): 526-534. JIN TT, LIU P, HUANG CB, WANG F, XU GD, HUANG PN. Effect of soybean (*Glycine max*) root exudation on rhizospheric microbial ecosystem under aluminum stress[J]. Acta Pedologica Sinica, 2008, 45(3): 526-534 (in Chinese).
- [24] HAN H, WU XJ, HUI RQ, XIA X, CHEN ZJ, YAO LG. Synergistic effects of Cd-loving *Bacillus* sp. N3 and iron oxides on immobilizing Cd and reducing wheat uptake of Cd[J]. Environmental Pollution, 2022, 305: 119303.
- [25] XING YH, LIU S, TAN SX, JIANG Y, LUO XS, HAO XL, HUANG QY, CHEN WL. Core species derived from multispecies interactions facilitate the immobilization of cadmium[J]. Environmental Science

- and Technology, 2023, 57(12): 4905-4914.
- [26] 王振德, 黄兆松, 蒋丽, 周维芝. 铁载体在假交替单胞菌  $Cd^{2+}$  去除中的作用[J]. 山东大学学报(工学版), 2018, 48(4): 122-127.
- WANG ZD, HUANG ZS, JIANG L, ZHOU WZ. Role of siderophore produced by *Pseudoaltermonas* sp. SCSE709-6 in the removal of  $Cd^{2+}$ [J]. Journal of Shandong University (Engineering Science), 2018, 48(4): 122-127 (in Chinese).
- [27] 陈玲. 植物促生细菌 *Rhizobium* sp. T1-17 对蔬菜重金属消减作用的效果及其机制研究[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2015.
- CHEN L. Study on the effect and mechanism of plant growth-promoting bacterium *Rhizobium* sp. T1-17 on reducing heavy metals in vegetables[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2015 (in Chinese).
- [28] HAN H, WU XJ, BOLAN N, KIRKHAM MB, YANG JJ, CHEN ZJ. Inhibition of cadmium uptake by wheat with urease-producing bacteria combined with sheep manure under field conditions[J]. Chemosphere, 2022, 293: 133534.
- [29] 殷奥杰, 王齐, 葛淼淼, 鲁统壮, 任丽英. 微生物铁载体的应用研究进展[J]. 环境保护与循环经济, 2021, 41(7): 20-24, 69.
- YIN AJ, WANG Q, GE MM, LU TZ, REN LY. Research progress on application of microbial iron carrier[J]. Liaoning Urban and Rural Environmental Science & Technology, 2021, 41(7): 20-24, 69 (in Chinese).
- [30] WANG Q, CHEN L, HE LY, SHENG XF. Increased biomass and reduced heavy metal accumulation of edible tissues of vegetable crops in the presence of plant growth-promoting *Neorhizobium huautlense* T1-17 and biochar[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2016, 228: 9-18.
- [31] 覃佳名, 姜必广, 南小龙, 许瑞, 何友宇, 陈旭, 覃金宁, 杨永斌, 李骞. 重金属污染土壤微生物修复研究进展[J]. 环境科学与技术, 2021, 44(S2): 132-143.
- QIN JM, JIANG BG, NAN XL, XU R, HE YY, CHEN X, QIN JY, YANG YB, LI Q. Advances in microbial remediation of heavy metals contaminated soil[J]. Environmental Science & Technology, 2021, 44(S2): 132-143 (in Chinese).
- [32] CHENG C, WANG Q, WANG QX, HE LY, SHENG XF. Wheat-associated *Pseudomonas taiwanensis* WRS8 reduces cadmium uptake by increasing root surface cadmium adsorption and decreasing cadmium uptake and transport related gene expression in wheat[J]. Environmental Pollution, 2021, 268: 115850.
- [33] ZENG GQ, QIAO SY, WANG XT, SHENG MP, WEI MY, CHEN Q, XU H, XU F. Immobilization of cadmium by *Burkholderia* sp. QY14 through modified microbially induced phosphate precipitation[J]. Journal of Hazardous Materials, 2021, 412: 125156.
- [34] 杜彩艳, 祖艳群, 李元. pH 和有机质对土壤中镉和锌生物有效性影响研究[J]. 云南农业大学学报, 2005, 20(4): 539-543.
- DU CY, ZU YQ, LI Y. Effect of pH and organic matter on the bioavailability Cd and Zn in soil[J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2005, 20(4): 539-543 (in Chinese).
- [35] 李晓哲, 覃善梅, 陈兆进, 张君, 姚伦广, 李娜, 庞发虎, 韩辉. 产多胺细菌调控根际细菌群落阻控小麦 Cd 吸收效应[J]. 环境科学, 2022, 43(2): 1031-1039.
- LI XZ, QIN SM, CHEN ZJ, ZHANG J, YAO LG, LI N, PANG FH, HAN H. Polyamine-producing bacteria regulated the community structure of rhizosphere bacteria and reduced the absorption of Cd in wheat[J]. Environmental Science, 2022, 43(2): 1031-1039 (in Chinese).
- [36] MAO P, ZHUANG P, LI F, MCBRIDE MB, REN WD, LI YX, LI YW, MO H, FU HY, LI ZA. Phosphate addition diminishes the efficacy of wollastonite in decreasing Cd uptake by rice (*Oryza sativa* L.) in paddy soil[J]. Science of the Total Environment, 2019, 687: 441-450.
- [37] HUANG B, LI ZW, HUANG JQ, GUO L, NIE XD, WANG Y, ZHANG Y, ZENG GM. Adsorption characteristics of Cu and Zn onto various size fractions of aggregates from red paddy soil[J]. Journal of Hazardous Materials, 2014, 264: 176-183.
- [38] WANG XH, LIU XY, JI HK, XIA T. Poly- $\gamma$ -glutamic acid-producing bacteria reduce wheat Cd uptake by promoting Cd transfer from macro-to micro-aggregates in Cd-contaminated soil[J]. Frontiers in Environmental Science, 2023, 10: 1097865.
- [39] 孙雨, 常晶晶, 田春杰. 根际微生物组中细菌趋化系统的生态功能[J]. 生态学报, 2021, 41(24): 9963-9969.
- SUN Y, CHANG JJ, TIAN CJ. Ecological functions of the bacterial chemotaxis systems in rhizosphere microbiome[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9963-9969 (in Chinese).
- [40] 胡小加, 谢立华, 余常兵, 李银水, 刘胜毅, 张春雷, 廖星. 巨大芽孢杆菌 A6 对油菜根系分泌物所含有有机酸和糖类的趋化性[J]. 中国油料作物学报, 2011, 33(4): 416-419.

- HU XJ, XIE LH, YU CB, LI YS, LIU SY, ZHANG CL, LIAO X. Chemotaxis of *Bacillus megaterium* strain A6 towards organic acid and saccharide from roots exudates of rapeseed[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2011, 33(4): 416-419 (in Chinese).
- [41] KORENBLUM E, DONG YH, SZYMANSKI J, PANDA S, JOZWIAK A, MASSALHA H, MEIR S, ROGACHEV I, AHARONI A. Rhizosphere microbiome mediates systemic root metabolite exudation by root-to-root signaling[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(7): 3874-3883.
- [42] WANG XY, CAI DB, JI MF, CHEN ZJ, YAO LG, HAN H. Isolation of heavy metal-immobilizing and plant growth-promoting bacteria and their potential in reducing Cd and Pb uptake in water spinach[J]. Science of the Total Environment, 2022, 819: 153242.
- [43] WANG XH, DONG GY, LIU XW, ZHANG SK, LI C, LU XQ, XIA T. Poly- $\gamma$ -glutamic acid-producing bacteria reduced Cd uptake and effected the rhizosphere microbial communities of lettuce[J]. Journal of Hazardous Materials, 2020, 398: 123146.
- [44] XING YH, TAN SX, LIU S, XU SZ, WAN WJ, HUANG QY, CHEN WL. Effective immobilization of heavy metals via reactive barrier by rhizosphere bacteria and their biofilms[J]. Environmental Research, 2022, 207: 112080.
- [45] LI Q, XING YN, HUANG B, CHEN X, JI L, FU XW, LI TY, WANG JN, CHEN GH, ZHANG Q. Rhizospheric mechanisms of *Bacillus subtilis* bioaugmentation-assisted phytostabilization of cadmium-contaminated soil[J]. Science of the Total Environment, 2022, 825: 154136.
- [46] 葛占标. 产生物膜芽孢杆菌筛选及其降低叶菜 Cd 含量的作用和机制[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文文, 2019.
- GE ZB. Screening of biofilm-producing *Bacillus* and its effect and mechanism of reducing Cd content in leaf vegetables[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2019 (in Chinese).
- [47] 杨露, 辛建攀, 田如男. 根际微生物对植物重金属胁迫的缓解作用及其机理研究进展[J]. 生物技术通报, 2022, 38(3): 213-225.
- YANG L, XIN JP, TIAN RN. Research progress in the mitigative effects of rhizosphere microorganisms on heavy metal stress in plants and their mechanisms[J]. Biotechnology Bulletin, 2022, 38(3): 213-225 (in Chinese).
- [48] KHANNA K, JAMWAL VL, SHARMA A, GANDHI SG, OHRI P, BHARDWAJ R, AL-HUQAIL AA, SIDDIQUI MH, ALI HM, AHMAD P. Supplementation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) alleviates cadmium toxicity in *Solanum lycopersicum* by modulating the expression of secondary metabolites[J]. Chemosphere, 2019, 230: 628-639.
- [49] SUN LN, ZHANG XH, OUANG WK, YANG ED, CAO YY, SUN RB. Lowered Cd toxicity, uptake and expression of metal transporter genes in maize plant by ACC deaminase-producing bacteria *Achromobacter* sp[J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 423: 127036.
- [50] 徐炜杰, 郭佳, 赵敏, 王任远, 侯淑贞, 杨芸, 钟斌, 郭华, 刘晨, 沈颖, 柳丹. 重金属污染土壤植物根系分泌物研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2017, 34(6): 1137-1148.
- XU WJ, GUO J, ZHAO M, WANG RY, HOU SZ, YANG Y, ZHONG B, GUO H, LIU C, SHEN Y, LIU D. Research progress of soil plant root exudates in heavy metal contaminated soil[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2017, 34(6): 1137-1148 (in Chinese).
- [51] 蔡莹, 于晓菲. 植物根系分泌物的生态效应研究[J]. 环境生态学, 2022(9): 9-16.
- CAI Y, YU XF. Study on the ecological effects of plant root exudates[J]. Environmental Ecology, 2022(9): 9-16 (in Chinese).
- [52] 傅晓萍, 豆长明, 胡少平, 陈新才, 施积炎, 陈英旭. 有机酸在植物对重金属耐性和解毒机制中的作用[J]. 植物生态学报, 2010, 34(11): 1354-1358.
- FU XP, DOU CM, HU SP, CHEN XC, SHI JY, CHEN YX. A review of progress in roles of organic acids on heavy metal resistance and detoxification in plants[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(11): 1354-1358 (in Chinese).
- [53] 李小平, 刘献宇, 徐长林, 赵亚楠, 吴婷, 刘东英, 杨涛, YU HT. 河谷型城市土壤有害金属有机酸与细菌淋溶特性[J]. 环境科学学报, 2016, 36(11): 4153-4163.
- LI XP, LIU (S/X)Y, XU CL, ZHAO YN, WU T, LIU DY, YANG T, YU HT. Leaching characteristic of toxic metals in urban soil from valley city by organic acid and soil bacterial[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2016, 36(11): 4153-4163 (in Chinese).
- [54] 何沉洁. 三峡库区消落带优势植物根系低分子量有机酸对土壤铅影响的模拟研究[D]. 重庆: 西南大学硕士学位论文, 2017.
- HE YJ. Simulation study on the effect of low molecular weight organic acids in the roots of dominant plants on soil lead in the water-level fluctuation zone of the Three

- Gorges Reservoir area[D]. Chongqing: Master's Thesis of Southwest University, 2017 (in Chinese).
- [55] GUO TR, ZHANG GP, ZHOU MX, WU FB, CHEN JX. Influence of aluminum and cadmium stresses on mineral nutrition and root exudates in two barley cultivars\*[J]. *Pedosphere*, 2007, 17(4): 505-512.
- [56] QIN L, LI ZR, LI B, WANG JX, ZU YQ, JIANG M, LI Y. Organic acid excretion in root exudates as a mechanism of cadmium uptake in a *Sonchus asper-Zea mays* intercropping system[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2021, 107(6): 1059-1064.
- [57] 杨云鹤. 改性纳米零价铁修复镉污染的土壤: 植物根系分泌物的作用及其内部反应机制[D]. 长沙: 湖南大学硕士学位论文, 2021.
- YANG YH. Remediation of cadmium contaminated soil by modified nano-zero-valent iron: effects of plant root exudates and their internal reaction mechanisms[D]. Changsha: Master's Thesis of Hunan University, 2021 (in Chinese).
- [58] LENG ZR, WU YM, LI J, NIE ZY, JIA H, YAN CL, HONG HL, WANG XH, DU DL. Phenolic root exudates enhance *Avicennia marina* tolerance to cadmium under the mediation of functional bacteria in mangrove sediments[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2022, 185: 114227.
- [59] BULGARELLI D, SCHLAEPPI K, SPAEPEN S, van THEMAAT EVL, SCHULZE-LEFERT P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 64: 807-838.
- [60] 袁仁文, 刘琳, 张蕊, 范淑英. 植物根际分泌物与土壤微生物互作关系的机制研究进展[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(2): 26-35.
- YUAN RW, LIU L, ZHANG R, FAN SY. The interaction mechanism between plant rhizosphere secretion and soil microbe: a review[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36(2): 26-35 (in Chinese).
- [61] SEGURA A, RODRÍGUEZ-CONDE S, RAMOS C, RAMOS JL. Bacterial responses and interactions with plants during rhizoremediation[J]. *Microbial Biotechnology*, 2009, 2(4): 452-464.
- [62] XU ZH, LIU YP, ZHANG N, XUN WB, FENG HC, MIAO YZ, SHAO JH, SHEN QR, ZHANG RF. Chemical communication in plant-microbe beneficial interactions: a toolbox for precise management of beneficial microbes[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2023, 72: 102269.
- [63] KLOPPER JW, SCHROTH MN. Relationship of *in vitro* antibiosis of plant growth-promoting rhizobacteria to plant growth and the displacement of root microflora[J]. *Phytopathology*, 1981, 71(10): 1020.
- [64] 王亚, 冯发运, 葛静, 李勇, 余向阳. 植物根系分泌物对土壤污染修复的作用及影响机理[J]. *生态学报*, 2022, 42(3): 829-842.
- WANG Y, FENG FY, GE J, LI Y, YU XY. Effects and mechanisms of plant root exudates on soil remediation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(3): 829-842 (in Chinese).
- [65] KOZDRÓJ J, van ELSAS JD. Response of the bacterial community to root exudates in soil polluted with heavy metals assessed by molecular and cultural approaches[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(10): 1405-1417.
- [66] 施积炎, 陈英旭, 林琦, 王远鹏. 根分泌物与微生物对污染土壤重金属活性的影响[J]. *中国环境科学*, 2004, 24(3): 316-319.
- SHI JY, CHEN YX, LIN Q, WANG YP. The influence of root exudates and microbe on heavy metal activity in contaminated soil[J]. *China Environmental Science*, 2004, 24(3): 316-319 (in Chinese).
- [67] LIU AR, WANG WJ, ZHENG XY, CHEN XC, FU WT, WANG G, JI J, JIN C, GUAN CF. Improvement of the Cd and Zn phytoremediation efficiency of rice (*Oryza sativa*) through the inoculation of a metal-resistant PGPR strain[J]. *Chemosphere*, 2022, 302: 134900.
- [68] JU, WL, LIU L, FANG LC, CUI YX, DUAN CJ, WU H. Impact of co-inoculation with plant-growth-promoting rhizobacteria and rhizobium on the biochemical responses of alfalfa-soil system in copper contaminated soil[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 167: 218-226.