

植物-菌根真菌联合修复重金属污染土壤

吴洁婷¹ 杨东广² 王立² 包红旭¹ 赵磊² 马放^{2*}

(1. 辽宁大学环境学院 辽宁 沈阳 110036)

(2. 哈尔滨工业大学城市水资源与水环境国家重点实验室 黑龙江 哈尔滨 150090)

摘要: 菌根是菌根真菌侵染植物根系后在植物根部形成的共生结构。菌根技术作为一种生物强化技术应用于重金属污染土壤的植物修复已引起研究者的广泛关注。目前大量研究表明菌根能强化植物对重金属的转运、富集及根系稳定化过程, 并通过促进营养物质的吸收利用、稳定细胞内氧化还原平衡、调控抗逆性相关基因的表达以及改善根际微生态环境等方式提升寄主植物的抗逆性。本文在介绍菌根真菌在植物修复重金属污染的联合过程中的作用效应及机制的基础上, 分析了目前限制该技术应用瓶颈问题以及未来的研究方向, 为植物-菌根真菌联合修复的推广应用提供理论基础。

关键词: 菌根真菌, 植物, 联合修复, 重金属

Remediation of heavy-metal contaminated soil by plant-mycorrhizal fungal combinations

WU Jie-Ting¹ YANG Dong-Guang² WANG Li² BAO Hong-Xu¹ ZHAO Lei² MA Fang^{2*}

(1. School of Environment, Liaoning University, Shenyang, Liaoning 110036, China)

(2. State Key Laboratory of Urban Water Resource and Environment, Harbin Institute of Technology, Harbin, Heilongjiang 150090, China)

Abstract: Mycorrhizae are symbiotic structures formed in the roots of plants after mycorrhizal fungi infect plant roots. The use of mycorrhizae as a bio-enhancing technology in the phytoremediation of heavy metal-contaminated soil has attracted extensive attention of researchers. A large number of studies have shown that mycorrhizae can strengthen the heavy metal transportation and accumulation, and root stabilization processes of plants. In addition, they can promote the absorption and utilization of nutrients, stabilize intracellular redox balance, regulate the expression of resistance-related genes, and alter the micro-environment in the rhizosphere to improve host plant resistance to contaminants. In this paper, through reviewing the results and mechanisms of using plant-mycorrhizal fungal combinations to rehabilitate soil polluted with heavy metals, the bottleneck problems that limit the application of this technology and the future research directions are

Foundation items: National Natural Science Foundation of China (51608246); The Open Project of State Key Laboratory of Urban Water Resource and Environment, Harbin Institute of Technology (QA201715)

*Corresponding author: Tel: 86-451-86282107; E-mail: mafang@hit.edu.cn

Received: May 07, 2018; **Accepted:** August 15, 2018; **Published online**(www.cnki.net): August 25, 2018

基金项目: 国家自然科学基金(51608246); 城市水资源与水环境国家重点实验室开放基金(QA201715)

*通信作者: Tel: 86-451-86282107; E-mail: mafang@hit.edu.cn

收稿日期: 2018-05-07; 接受日期: 2018-08-15; 网络首发日期(www.cnki.net): 2018-08-25

analyzed. This may provide a theoretical basis for the application of combined plant-mycorrhizae bioremediation technologies.

Keywords: Mycorrhizal fungi, Plant, Combined bioremediation, Heavy metal

近年来随着大量化石燃料被开采与利用,生活污水与工业废水、固体废弃物的排放量日益增加,重金属的过量排放造成的土壤污染问题也越来越严重。目前针对重金属污染的治理手段包括客土法、工程措施、化学淋洗法、植物修复等几种^[1]。其中物理化学法及化学方法尽管去除重金属速率快,但是会对土壤结构及其理化性质造成破坏,存在二次污染的风险。而植物修复技术不仅能够有效地降低土壤或水体中重金属含量,还可以美化环境、调节区域气候环境,具有良好的应用前景^[2]。

由于植物生长较慢且个体生物量小,其生长过程受环境影响较大,因此植物修复在重金属污染方面的应用受到限制^[3]。接种菌根真菌(Mycorrhizal fungi)使其与植物根系形成共生体,能够有效改善植物生长状况,提升植物对重金属的吸收、转运和富集能力及抗逆性,强化重金属的植物提取、根系稳定化进程^[4],进而提高植物修复的效率。因此在重金属污染环境的植物修复过程中,有关植物-菌根联合修复的研究日益受到关注。近年来研究表明,对于受到重金属污染的环境,植物-菌根真菌联合修复系统具有比单一植物体更高的重金属去除率和修复植物生物量,因而可以有效地改善重金属污染土地的修复效果^[5]。

尽管植物-菌根真菌共生系统可以达到相对理想的修复效果,但由于真菌和植物的种类及其组合方式不同、加之被污染土壤的性质等方面存在差异,其修复效果也会产生变化^[6]。一般来说,植物-菌根真菌联合修复重金属污染机制主要体现在两方面,一方面是菌根真菌对植物修复有直接强化作用,主要包括促进植物地上部分对重金属转运富集作用(植物提取)以及增强植物根系固持作用,另一方面是提升植物对重金属胁迫的抗性以

及促进相应的解毒及耐受过程,从而提高植物在重金属污染环境的生存能力及活性,进而对植物修复产生间接强化效应^[7]。本文综述了近年来植物-菌根真菌联合修复重金属的相关研究,分析菌根真菌增强植物修复能力的效应与机制,为植物-菌根真菌联合修复技术实际应用于重金属污染土壤的修复提供理论基础。

1 植物-菌根真菌联合修复重金属污染土壤的效应与机制

在重金属污染土壤中,不同菌根真菌与植物的组合方式、环境因素等均会对修复效果存在影响,但总体而言,植物-菌根真菌联合修复重金属污染土壤的效应可分为植物提取和根系固定两方面^[8],植物能通过根系将重金属吸收转运至地上,降低土壤中重金属含量及污染水平,也能通过根系固持阻止土壤中重金属的迁移,降低其进入食物链的风险。

在重金属污染土壤中,菌根真菌广泛存在,并且能与寄主植物建立良好的共生关系。植物作为修复主体,菌根真菌作为强化植物修复效应的辅助手段,二者联合发挥作用达到修复重金属污染土壤的目的。菌根真菌的作用机制主要体现在两个方面,一方面菌根真菌可通过改变重金属形态、扩展植物根系的延展范围等调控植物对重金属的吸收与累积,促进植物对重金属的提取富集,进而去除土壤中重金属;另一方面可通过菌根分泌物的螯合、根系细胞壁固定、胞内重金属区室化隔离等机制降低重金属迁移能力,进而强化植物根系对土壤中重金属的固持作用^[9]。与此同时,菌根真菌还能通过改善植物营养状况(尤其是N、P等)、稳定细胞内氧化还原平衡、调控重金属抗逆性相关基因的表达、改善根际微生态环境

等, 调控植物失衡的生理代谢过程, 增强植物对于重金属胁迫的耐受能力, 改善重金属污染下植物的生长状况, 从而提升植物对于重金属修复能力的上限, 强化植物修复效应^[10-11], 其作用效应图如图 1 所示。

1.1 菌根真菌促进植物对重金属提取及富集

菌根真菌能促进超积累植物地上部分对重金属的转运富集作用(植物提取), 从而减少土壤环境中重金属含量。陈雪等^[13]研究二月兰(*Orychophragum violaceus*)、龙葵(*Solanum nigrum*)和麦冬(*Ophiopogon japonicus*)接种摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*)和异形根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*)后对于 Pb、Cd 修复效应时发现, 接种菌根真菌可以有效促进 Pb、Cd 向植物体内转运的进程, 提高植物地上部对于 Pb、Cd 的提取能力, 从而减少土壤中 Pb、Cd 含量, 但不同菌根真菌与植物的组合方式对于修复效果存在影响。实验中摩西管柄囊霉+龙葵对 Pb、Cd 具有最大的富集系数, 推测该组合方式是有效修复 Pb、Cd 土壤污染的组合之一。赵宁宁等^[14]分析 3 种球

囊霉菌对蜈蚣草(*Pteris vittata*) As 提取能力的影响时发现, 接种 3 种球囊霉菌后, 蜈蚣草地上部的 As 含量均得到不同程度提高, 其中幼套近明球囊霉(*Claroideoglossum etunicatum*)对于蜈蚣草 As 提取能力具有最好的强化效果, 得出幼套近明球囊霉+蜈蚣草可能是治理土壤 As 污染的理想修复组合方式之一。杨秀敏等^[15]在研究菌根影响东南景天(*Sedum alfredii*)对 Pb、Cd、Zn 复合污染的土壤修复效果时发现, 接种根内球囊霉(*Rhizophagus intraradices*)和摩西管柄囊霉后, 东南景天对 Pb、Cd、Zn 的提取量分别比对照组增加了 164%及 44% (Pb)、350%及 200% (Cd)、75%及 35% (Zn), 且同时接种 2 种真菌也使得东南景天对 Pb、Cd、Zn 的富集系数显著增加, 其中 Cd 富集系数超过 1。以上结论表明, 接种菌根真菌可有效强化东南景天对 Pb、Cd、Zn 尤其是 Cd 的提取效果, 从而降低土壤中 Pb、Cd、Zn 的污染水平, 且接种根内球囊霉对东南景天修复效果的强化效应明显优于摩西管柄囊霉。

在重金属胁迫下, 对于部分植物尤其是超富

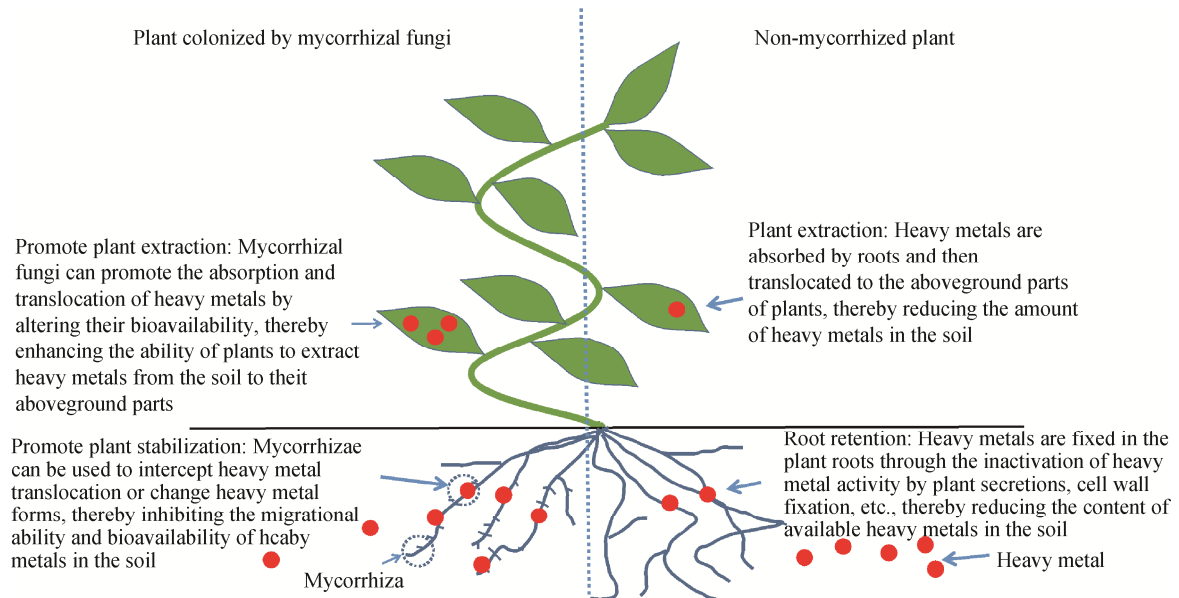


图 1 植物-菌根真菌联合修复重金属污染土壤的效应图^[12]

Figure 1 Rehabilitating soil polluted with heavy metals by plant-mycorrhizal fungal combinations^[12]

集植物来说, 菌根真菌促进植物对重金属提取及富集的机制在于菌根真菌能改变重金属的植物有效性、促进重金属的转运过程, 使其进入到植物体内尤其是植物地上部, 从而提高植物提取效率^[16]。有研究表明, 万寿菊(*Tagetes erecta* L.)作为一种针对 Cd 污染修复具有应用前景的植物, 在接种混合菌株(3株为球囊霉属 *Glomus*, 2株为盾巨孢囊霉属 *Scutellospora*, 1株为巨孢囊霉属 *Gigaspora*)后, 能够更有效地完成 Cd、Pb 的转运进程, 提高 Cd、Pb 在其地上部的分配比率, 并通过促进茎叶、根的生长, 在提升地上部分 Cd、Pb 总量的同时降低 Cd、Pb 在茎叶的浓度水平, 利用茎叶生物量的增加对过量的 Cd、Pb 进行“生物稀释”, 从而提高万寿菊对 Cd、Pb 的提取效率^[17]。除此以外, 菌根真菌对于非超富集植物重金属吸收也存在促进作用。烟草虽不是超富集植物, 但在接种根内球囊霉后其地上部分 Cd、Pb 提取量增大, 且高浓度的重金属胁迫并未对烟草生长造成明显的抑制, 这与根内球囊霉分泌的球囊霉素相关蛋白(Glomalin-related soil protein, GRSP)有关, GRSP 可与 Cd、Pb 结合, 改变其植物有效性, 提升了烟草对 Cd、Pb 的提取能力^[18]。

1.2 菌根真菌强化植物根系对重金属的固持作用

除植物提取之外, 植物稳定化由于其相对低廉(不需要收割并处理茎叶生物量)的成本及更易于操作已被一些研究者认为是更加合适的处理重金属污染的植物修复方法。从这一角度就更需要寻找一种增加植物耐受性高且促进根系生长具有更大生物量的强化手段, 使植物在高浓度金属胁迫存在下仍然能够吸收、螯合或者沉积金属污染物, 而菌根真菌的引入又恰好满足这一点。菌根真菌能增强植物根系对重金属固持作用, 从而阻止其在土壤中迁移, 进而降低其进入食物链的风险^[19]。Kanwal 等^[20]在研究紫花苜蓿(*Medicago sativa*)接种球囊霉混合菌后对 Zn、Cd 的吸收情况

时发现, 与非菌根植物相比, 菌根化紫花苜蓿根系中 Zn 和 Cd 的含量更高。Wang 等^[21]进行海州香薷与菌根真菌联合修复重金属复合污染盆栽实验时发现, 接种菌根真菌混合菌群(MII), 包括球状巨孢囊霉(*Gigaspora margarita*) ZJ37、易误巨孢囊霉(*Gigaspora decipens*) ZJ38、吉尔莫盾巨孢囊霉(*Scutellospora gilmori*) ZJ39、无梗囊霉(*Acaulospora* spp.)及球囊霉(*Glomus* spp.), 使得海州香薷根部固持的 Pb、Cd 含量比对照组增加了 205%和 114%, 说明该方法可有效降低土壤中 Cu、Zn、Pb 和 Cd 的含量。此外, 不同种类的菌根真菌也会对根系固持重金属的效果产生影响, 有研究者对近地球囊霉(*Claroideoglomus claroideum*) Cc1 及 Cc2、明根孢囊霉(*Rhizophagus clarum*)、摩西管柄囊霉 4 种真菌与马郁兰(*Origanum majorana* L.)在重金属胁迫下的共生情况进行研究时发现, 与对照组相比, 菌根化的马郁兰根部 Pb 含量更高, 且 Cd 在接种 Cc1 菌根的马郁兰根系中含量最高^[22]。由此可见, 重金属根系固持效果同时受到菌根真菌种类及重金属种类等因素的影响。因此, 根据重金属污染种类及污染程度筛选有效的植物-菌根真菌组合方式对于强化菌根化植物根系固持重金属的效果具有重要作用。

菌根真菌作为连接土壤与植物的桥梁, 往往会阻碍重金属从土壤向植物体尤其是地上部分的迁移过程, 将其固定在菌根际土壤或植物的根系部分, 起到了缓解重金属对植物毒害的作用。Lins 等^[23]研究发现菌根化的银合欢(*Leucaena leucocephala*)与空白对照相比, 植物地上部分 Cu 含量明显降低。Cd 污染土壤中生长的向日葵(*Helianthus annuus* L.)在接种幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)后, 能将 78%的 Cd 固定在向日葵根部及土壤中, 这种限制 Cd 的吸收及向地上部分转运的效应, 其原因在于菌根真菌可通过根外菌丝体的“过滤”作用, 将重金属固定在菌根菌丝、孢囊等部位, 从而限制重金属向植物地上部的运输, 强

化了植物根系对土壤中重金属的固持作用。菌丝体之所以能有效固持重金属, 限制其移动能力, 是因为菌丝体细胞壁中的几丁质、纤维素、多糖等高分子物质对重金属有很强的吸附能力, 能够有效地束缚重金属^[24-26]。此外, 菌丝体细胞壁中的一些能提供孤电子对的官能团, 如游离的氨基酸、羟基(-OH)、羧基(-COOH)等带负电的官能团, 对于带有正电的重金属离子也有很强的吸附能力, 也能够与重金属离子结合, 将其固定在植物根系表面^[27]。另一方面菌根真菌可利用菌丝分泌物如蛋白质^[28]、低分子有机酸^[29]等与重金属结合, 可改变其化学形态, 钝化其在土壤中的活性, 从而限制其在土壤中的迁移, 降低重金属进入食物链的风险^[30]。有研究表明, 与非菌根组相比, 菌根化高粱根际土壤中的球囊蛋白含量显著增多, 土壤中的 Cu 与球囊蛋白结合后可形成非活性态的 Cu^[31]。Ahonen-Jonnarth 等^[32]研究发现接种红根须腹菌(*Rhizopogon roseolus*)能提高樟子松(*Pinus sylvestris*)根系组织内的 Al 含量, 且接种组樟子松根际土壤中的有机态 Al 含量也显著增高, 该实验结果与菌根分泌的草酸、柠檬酸、乙酸等低分子有机酸的络合作用有关, 此外, 有机态 Al (尤其是草酸态)的形成促进了樟子松对 Al 的吸收, 同时限制了 Al 向地上部分的迁移, 起到了增强樟子松根系固持能力的作用。

如前文所述, 尽管大部分菌根真菌能促进植物提取或者增强重金属在植物根系固定, 可不同植物和菌根真菌的种类、重金属种类和浓度的差异均会对寄主植物修复的效果造成影响。以白三叶草(*Trifolium repens*)为例, 利用白三叶草与根内球囊霉、苏格兰球囊霉(*Glomus caledonium*)形成的植物-菌根共生结构修复 Zn、Cu、Cd、Pb 污染的土壤时, 其修复效果存在显著差异, 接种根内球囊霉的白三叶草除了 Cu 根系吸收量比苏格兰球囊霉接种组少以外, 其对 Pb、Zn、Cd 的吸收量均高于苏格兰球囊霉的接种组, 超出量为 12.77、6.54、0.75 mg/kg。由此可见, 与苏格兰球囊霉相比, 根内球囊霉对于三叶草根系固持 Pb、Zn、Cd 的促进效果更好; 而对于 Cu 污染接种苏格兰球囊霉更好^[33-34]。所以将适宜的菌根真菌与植物有机地结合起来, 不仅能够改变植物修复的方式, 还能够最大限度地提升植物修复的效果。所以本文总结了部分可用于重金属污染修复的菌根真菌-植物组合方式(表 1), 为筛选更有效的真菌-植物组合方式、增强污染环境下二者的生物匹配性提供参考。

就超富集植物而言, 菌根真菌所呈现的可促进寄主植物重金属提取过程的特性, 对于如何提升超富集植物对重金属污染土壤的修复效率具有重要意义。但是, 对于非超富集植物尤其是玉米等粮食作物而言, 菌根真菌在一定程度会加

表 1 可用于重金属污染修复的植物-菌根真菌组合方式

Table 1 Plant-mycorrhizal fungal combinations that may be used for heavy metal pollution

Phytoremediation process	Mycorrhizal fungi	Plants	Heavy metals
Plant extraction	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Pteris vittata</i>	As ^[35]
	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Trifolium repens</i>	Cu ^[36]
	<i>Glomus versiforme</i>	<i>Solanum nigrum</i>	Cd ^[37]
	<i>Glomus caledonium</i>	<i>Sedum alfredii</i>	Cd ^[38]
	<i>Claroideoglomus claroideum</i>	<i>Helianthus annuus</i>	Cu ^[39]
Root retention	<i>Funneliformis mosseae</i>	<i>Populus euphratica</i>	Pb ^[40]
	<i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Phragmites australis</i>	Cd ^[41]
	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Zenia insignis</i>	Fe, Zn ^[42]
	<i>Funneliformis mosseae</i> , <i>Rhizophagus irregularis</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Pb ^[43]

剧重金属污染对其的胁迫效应,也增加了重金属进入食物链的潜在风险,进而威胁到动物及人类的生存及健康^[44]。有研究者在分析玉米(*Zea mays* L.)内 Cu、Zn 分布时发现,在施加苯菌灵(一种杀真菌剂)的处理组中,玉米叶片内 Cu、Zn 的含量反而比未灭菌组要低,这说明菌根真菌可提高玉米对 Cu、Zn 的生物利用效率,因为菌根真菌可将土壤中难溶态的 Cu、Zn (如磷酸盐态 Cu、Zn 等)溶解,提高了 Cu、Zn 的生物有效性,从而促进玉米对 Cu、Zn 的吸收,间接说明了菌根真菌对植物吸收提取重金属存在促进机制^[45]。因此,在投加菌剂前,要对污染环境的植物种群、重金属的种类及污染程度、土地类型及使用方式、气候温度等环境进行综合分析,在强化修复植物提取及固持效应的同时,也要考虑如何避免加剧重金属对非修复植物的危害以及其进入食物链的风险。

1.3 修复植物的后处置技术

与单一的植物修复效果相比,采用菌根-植物联合修复重金属污染土壤,能够更有效地降低土壤中重金属总量及污染水平,从而取得更好的土壤修复效果。但是作为重金属污染的修复主体,对于修复植物所采取的后处理方式将直接影响重金属的去向及最终修复效果。因此,选择合适的植物后处置技术对于最终处置或利用重金属资源、预防二次污染的发生、以及植物材料的回收利用均具有重要意义。

常见的几种修复植物后处置技术主要包括以下几类^[46-48]: (1) 填埋法: 直接对植物材料进行填埋,并通过压力使其形成高密度的植物残体,降低植物处理体积,植物材料处理体积减小,运输及处理费用降低,但该方法会形成高浓度重金属渗滤液、占用特殊场地、存在二次污染的风险等; (2) 焚烧法: 在高温条件下,通入过量氧气直接燃烧植物,在回收热能的同时最大限度地减少植物体积,但植物焚烧后会产生含有重金属的飞灰,增加环境负荷,使得后续飞灰处理费用增加; (3) 堆肥法: 利用微生物分解植物内有机质,

通过控制温度、水分、通风等条件控制植物的发酵进程,最大限度地生产有机肥料,降低植物体积,发酵仓相对密闭,对于废气、废水能够很好地收集、环境污染概率小,而且能产生有机肥料,但发酵时间较长、设备运行及维护费用较高,堆肥产品稳定性较低等; (4) 化学提取法: 利用化学药剂提取植物内重金属并回收利用,剩余的植物残体作为固废进行处理,能够回收重金属物质,植物残体不存在二次污染环境的风险,但化学提取剂用量大,提取成本高,具体化学提取机理尚待研究; (5) 高温裂解法: 在高温、厌氧条件下使植物内有机质分解为以 CH₄ 为主的裂解气以及生物油,作为燃料供能,能回收植物内生物能,而且裂解条件密闭使得废气能够有效处理回收,避免大气环境污染,但该方法裂解植物材料含水率不宜超过 30%,否则影响植物热值,使其分解效率降低。目前针对修复植物的后处置主要以植物的减量化、无害化为主,以降低环境污染为首要目标。除上述方法以外,修复植物根据其具体种类的不同,存在某些特殊的回收利用途径,例如: 芦苇材料可用于造纸工业^[49]、海州香薷(一种 Cu 超富集植物)可制作成含 Cu 有机肥料或药材^[50]、芦竹可通过热解制备生物炭^[51]等。随着修复植物后处置技术的发展,植物残体的回收及资源化应用也将成为未来修复植物处置的研究热点。

2 重金属污染环境下菌根真菌对植物抗逆性的作用机制

菌根真菌与植物形成互惠共生体是植物应对胁迫环境的一种主要形式,因此研究重金属胁迫下菌根真菌对植物体耐受性与解毒机制的强化作用,对于维持相对稳定的修复效率具有重要意义。在重金属污染情况下,菌根真菌与植物互惠互利,一方面植物可以为菌根真菌的定殖提供依附点以及良好的生长环境,并通过分泌独脚金内酯、生长素等信号物质,促进真菌根外菌丝的生

长与分支, 从而建立紧密的菌根共生结构, 二者形成逆境下的共生关系^[52]。而从另一方面, 菌根真菌可有效帮助植物摄取矿质营养, 促进植物的生长, 提高其生物量, 从而在保证植物体吸收总量的前提下, 起到“稀释”植物内的重金属浓度的作用, 维持了植物内重金属的低浓度水平。此外, 菌根真菌可通过参与稳定植物细胞内的氧化还原平衡、调控抗逆性相关基因的表达以及改善根际微生态环境及土壤的理化性质等方式, 提升寄主植物的抗逆性。重金属胁迫下植物-菌根耦合系统的抗逆性机制如图 2 所示。

当土壤中重金属(M)进入菌根真菌细胞时, 可通过化学键结合(含有 O、N、S 等负电子对的基团)等方式附着在细胞壁上; 另外菌根真菌能分泌有机酸活化或者螯合重金属, 降低重金属生物毒性; 在重金属胁迫下植物生长受到抑制, 根外菌丝能扩大植物根表面积, 促进植物对营养物质、矿质元素等的吸收, 其中磷的吸收研究较多。菌

根真菌能促进土壤酶如磷酸酶的活性, 将有机磷分解成可溶性磷酸盐, 被吸收后进入细胞内以磷酸盐和聚磷酸盐形式存在, 并通过植物特异性磷转运蛋白通道进入植物体内, 改善根际土壤营养循环、物质流动过程; 当重金属通过 Transporter (转运蛋白)进入菌根真菌细胞后, 会诱导细胞内合成活性氧, 活性氧会被超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)等抗氧化酶分解。部分重金属被菌根真菌固定, 而另一部分重金属则会进入植物细胞, 此时菌根真菌能分泌信号物质如脂类、蛋白质等促进植物细胞合成 SOD、POD、CAT 等抗氧化物酶, 缓解细胞的氧化胁迫; 同时重金属能诱导菌根内部分基因的表达(重金属抗性相关基因、转运蛋白基因等), 提高植物对于重金属的耐受性, 促进植物细胞通过合成多聚磷酸盐、富含半胱氨酸的蛋白(Cys-rich protein)等物质来结合重金属形成络合物, 运输到液泡隔离并外排。此外, 植物-菌根耦合系统可

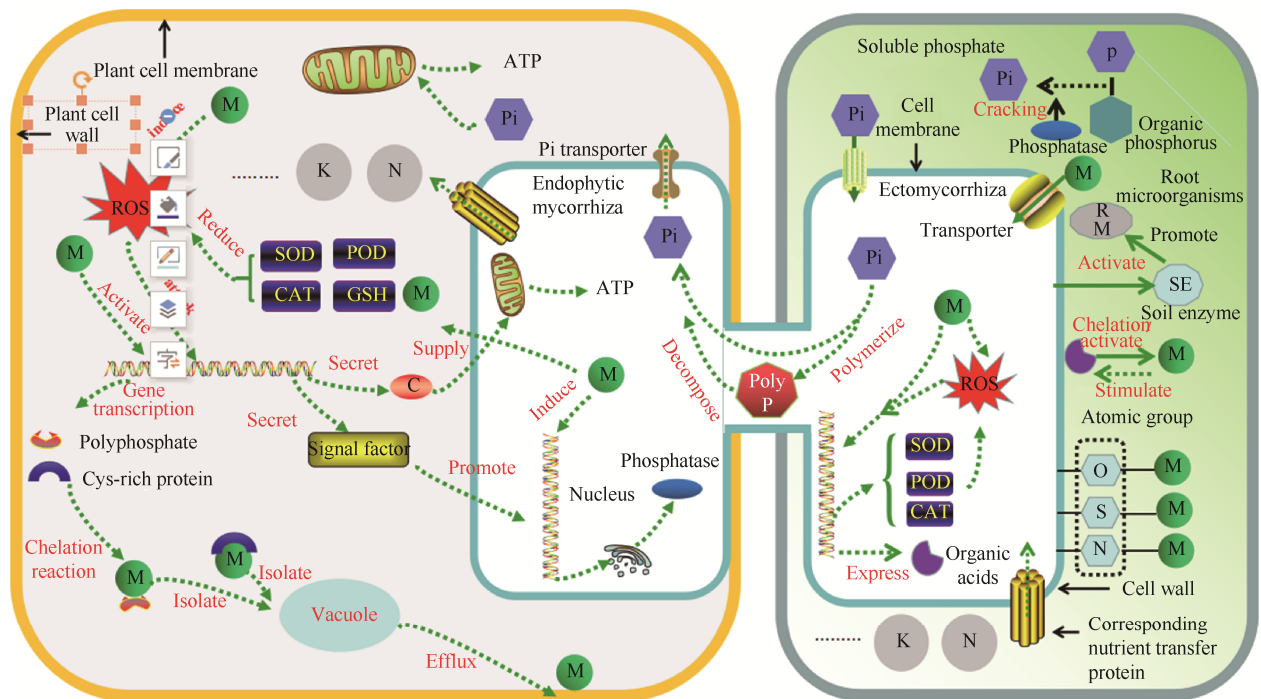


图 2 重金属胁迫下植物-菌根耦合系统的抗逆性机制^[53-58]

Figure 2 The resistance mechanisms of plant-mycorrhizal coupling system under heavy metal stress^[53-58]

通过根外菌丝粘连作用、菌根分泌物等方式促进根际土壤酶的活性,改善植物根际土壤营养分布状况,进而提升根际微生物活性、代谢水平,调控根际微生态环境的生态平衡,最终改善植物在重金属污染下的生长状况^[53-58]。

2.1 改善植物营养状况

在重金属胁迫条件下,由于菌丝体延展了植物可吸收营养物质的空间范围,并通过分泌水解酶(酸性磷酸酶、脲酶等)、有机酸(草酸、柠檬酸等)等物质增强了N、P等营养物的植物有效性,将营养物质从难溶态转化为易溶态,促进植物对环境基质中养分的摄取,增加植物生物量,从而“稀释”了植物内重金属的毒害程度,达到增强植物耐受性的目的^[59-60]。Chen等^[61]对黄芪(*Astragalus membranaceus*)进行La胁迫下的温室实验,发现La的施加显著降低了黄芪根系中K、Ca、Mg等微量元素元素的浓度,但在接种珠状巨孢囊霉(*Gigaspora margarita*)、异形根孢囊霉和光壁无梗囊霉(*Acaulospora laevis*)后,黄芪对Mg、Fe等营养元素的吸收及其生长状况明显改善,对La胁迫的抗逆性得到强化。其原因或与真菌菌丝的延展性、菌根真菌活性有关,真菌菌丝在植物根际微环境的延展增加了植物根系对营养元素的利用范围^[62]。Sudová等^[63]对接种了异形根孢囊霉的玉米研究发现,菌根化玉米苗有较高的P浓度,其根生物量及根系活力均高于非菌根化玉米,这表明真菌结构在植物营养吸收过程中起到了积极作用,而菌根化玉米苗内P浓度的增加或与异形根孢囊霉分泌的酶、有机酸等物质促进根际环境P的活化有关。

2.2 稳定细胞内氧化还原平衡

重金属胁迫可诱导植物细胞产生多种活性氧分子(Reactive oxygen species, ROS),例如超氧阴离子自由基(O_2^-)、羟基自由基(OH^\cdot)、过氧化氢(H_2O_2)等,如果不能及时清除过量的活性氧,会造成细胞过氧化反应,使得电解质外渗、细胞结构完整性受损;同时也会导致蛋白质等生物大分子

失活、遗传物质结构受损等^[64-65]。而菌根真菌在与植物共生后,能够参与调控植物内抗氧化物的活性,使细胞内失衡的氧化还原平衡得到稳定,进而增强植物对重金属胁迫的耐受性。谢翔宇等^[66]进行了Cd胁迫下秋茄幼苗生长的盆栽实验,实验结果表明,与非菌根化秋茄相比,接种丛枝菌根真菌菌群[优势菌种为地球管孢囊霉(*Funneliformis geosporum*)、根内球囊霉、近明球囊霉、幼套近明囊霉]后,菌根化的秋茄内超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性显著增高,秋茄内活性氧清除能力得到增强,但在高浓度Cd胁迫下,SOD、POD、CAT活性出现下降趋势,但总体仍高于对照,这说明菌根真菌对重金属诱导的氧化应激存在调控作用,且这种调控机制受到重金属浓度的影响。此外,Tan等^[67]对紫花龙胆(*Solanum photeinocarpum*)进行Cd胁迫时发现,接种格氏霉菌(*Glomus versiforme*)后,紫花龙胆内POD、CAT活性均显著高于对照组,但是SOD在接种格氏霉菌后基本无变化,这说明菌根真菌对于抗氧化系统中相应酶的调控作用也具有选择性。尽管具体调控机制较为复杂尚待研究,但总体而言,菌根真菌可以增强植物内抗氧化系统的代谢能力、为重金属诱导的氧化应激和植物细胞活性氧(Reactive oxygen species, ROS)的清除提供保护。

2.3 调控抗逆性相关基因的表达

菌根真菌定殖于植物根系,能够调节植物中与重金属抗逆性相关基因的表达,从而改变植物对重金属的吸收能力及重金属的迁移性^[68]。Pathare等^[69]研究表明,As胁迫下水稻内14-3-3蛋白基因的表达与对照组相比发生显著下调,而接种3种根内球囊霉BEG75、PH5-OS、PH5-IS后,实时RT-PCR(Reverse transcription PCR)的分析数据显示,水稻内7种14-3-3基因上调:在第1天,OsGF14d、OsGF14g、OsGF14h、OsGF14c和OsGF14e表达增

量分别为 1.8、1.4、1.2、1.1 和 1.0 倍; 在第 3 天, OsGF14e 基因显示出最大的上调幅度 2.9 倍, 而上调幅度最小的 OsGF14c 基因也有 1.7 倍。这说明 14-3-3 基因作为植物内应激反应的调节因子, 或参与水稻对 As 胁迫的应答过程及相关生物信号的传递, 且其表达量受到菌根定殖情况的影响。Shabani 等^[70]发现高羊茅(*Festuca arundinacea*)在接种摩西管柄囊霉后, 体内 ATP 结合盒式蛋白(ATP-binding cassette transporter)基因、金属硫蛋白基因的表达均得到增强, 并且磷含量显著增加, 由此可推测摩西管柄囊霉将高羊茅根部细胞中部分 Ni 转运到液泡隔离或者直接外排出细胞外, 从而抑制过量 Ni 向高羊茅地上部的迁移; 同时利用金属硫蛋白的结合作用降低 Ni 的生物毒性, 增加高羊茅的 Ni 耐受能力。除此之外, 摩西管柄囊霉促进了高羊茅对 P 的吸收, 缓解了胁迫导致的生长抑制, 使抗逆性得到提升。

2.4 改善根际微生态环境

菌根真菌在与植物形成菌根共生结构、强化植物抗逆性的同时, 还能通过根外菌丝粘连作用、菌根分泌物等方式提升根际土壤酶的活性, 进而提升根际微生物活性及代谢水平, 调控根际微生态环境的生态平衡, 最终改善植物在重金属污染下的生长状况^[71]。目前对于菌根相关土壤酶的研究主要有脲酶、过氧化物酶、磷酸酶、脱氢酶以及蛋白酶等^[72], 而相关的根际微生物包括菌根际有益菌(Mycorrhizal helper bacteria, MHB)、植物根际促生细菌(Plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)以及病原菌等, 除此以外还有根际原生动物及土壤动物如蚯蚓等^[73]。对根际微生物、土壤动物与菌根相互作用的生物学效应进行研究, 进而揭示菌根真菌对寄主植物如何产生间接影响的作用机制是很有意义的。尹大川等^[74]对接种外生菌根真菌褐环乳牛肝菌(*Suillus luteus*)的樟子松根际土壤酶进行研究时发现, 菌根化樟子松根际环境中的土壤酶(尤其是脲酶)活性显著增

强, 过氧化氢酶和碱性磷酸酶活性也有不同程度地提升, 土壤环境尿素、磷酸盐分解速率加快, 为植物及根际微生物提供了有效 N、P 营养源, 改善了 Cd 污染下土壤中营养物质的组成结构, 缓解了 Cd 胁迫对樟子松养分吸收、根际微生物代谢的抑制作用, 对于 Cd 污染环境下的樟子松生长环境的稳定具有重要意义。研究者对 Cu、Cd 胁迫下对玉米根际投加光壁无梗囊霉、木薯球囊霉(*Glomus manihotis*)、苏格兰球囊霉时发现, 玉米根际土壤真菌、细菌含量发生明显变化, 这是因为菌根真菌分泌的磷酸酶水解了土壤环境中的难溶 P, 促进了玉米及根际真菌、细菌对于 P 元素的摄取, 同时有效减少了玉米对 Cu、Cd 的吸收量、改善玉米根部土壤微生物代谢活性及生理水平, 对于提高 Cu、Cd 在玉米根际的稳定性、土壤中营养循环和能量流动都有促进作用^[75]。但由于根际微生物种类繁多, 目前的研究主要集中在以根瘤菌、固氮菌为主的有益细菌、以蚯蚓为主的土壤动物等, 对菌根真菌如何改善根际微生态环境研究较少^[76]。

3 内生及外生菌根真菌不同作用机制

菌根真菌对植物修复效应的强化机制根据其种类的不同存在差异, 一般按照菌根真菌的形态与解剖学特征分为内生及外生菌根真菌两种^[77]。内生及外生菌根真菌对于植物修复重金属效应的影响有相似的作用机制, 除了促进植物吸收矿质营养、水分外, 还能强化植物提取作用, 或通过改变土壤中重金属赋存形态来抑制植物对其的过量吸收, 从而达到强化根部固持能力的目的^[78-79]。但由于二者解剖学特征的特殊性, 在与寄主植物的交互作用强度、频率等方面存在差异, 因而在对植物修复重金属污染的促进机制上也表现出不同侧重。

内生菌根真菌会在植物根系组织细胞内或细胞间隙形成泡囊-丛枝结构, 参与植物体内物质、信息、能量的交换, 并改善植物营养状况(尤其是

促进 P、N 等元素的吸收), 进而能够更好地平衡植物体内生理代谢过程, 使植物更好地适应胁迫环境^[80]。此外, 内生菌根还能增强植物对于土壤重金属的吸收富集能力, 从而强化植物对于重金属污染的提取作用。Leung 等^[81]研究蜈蚣草内 As 分布情况时发现, 在 100 mg/kg As 浓度的处理下, 接种摩西管柄囊霉和根内球囊霉分别使蜈蚣草地上茎叶部分的 As 含量增加了 15.8%、6.7%, 转运系数也由 2.99 增至 6.05、7.72。Li 等^[82]对 Cd 胁迫下龙葵接种摩西管柄囊霉和根内球囊霉研究发现, 龙葵枝条生物量及地上部分 Cd 含量显著提高, 且与非菌根化植物相比土壤中 Cd 含量显著降低。上述研究结果说明接种内生菌根真菌能有效增强修复重金属污染过程中植物的提取作用。

外生菌根能够将根外菌丝缠绕在植物根部形成菌套(Mantle), 通过改变土壤中重金属赋存形态, 钝化土壤重金属生物活性, 对植物修复重金属污染土壤的根系固持作用进行强化^[83]。外生菌根的根内胞间菌丝能在根系皮层细胞间形成哈蒂氏网(Hartig net), 作为屏障阻碍重金属向植物根内的运输^[84]。Turnau 等^[85]通过质子激发 X 射线荧光(Proton induced X-ray emission, PIXE)分析樟子松根部金属元素分布时发现, 接种褐环乳牛肝菌的樟子松根部 Cu 含量远高于非接种组, 且荧光成像显示 Cu 在皮层区域中显示浓度升高, 这说明皮层细胞间菌丝的网状结构(即哈蒂氏网)阻碍了 Cu 向樟子松根系皮层细胞内的迁移, 接种褐环乳牛肝菌增强了樟子松根系固持 Cu 的能力。

虽然内生、外生菌根对植物修复重金属污染的促进机制有不同侧重, 但是它们对于植物修复效果的影响也存在重叠。内生菌根真菌不仅能促进植物对重金属的提取富集, 也能有效强化根系对重金属的固持作用。例如 Kodre 等^[86]对汞(Hg)-玉米-真菌相互作用研究时发现, 接种内生菌根真菌球囊霉混合菌的玉米根部 Hg 含量远高于对照组玉米, 而地上部分则相反。通过 X 射线吸收精细结构谱(X-ray absorption fine structure, XAFS)分析

时发现菌根化玉米根部 Hg-S 基团检出量增多, 推测是球囊霉混合菌可以修饰玉米根系中的 Hg 配体环境, 在提升寄主植物抗逆性的同时也增强了玉米根系对 Hg 的固持作用, 降低了 Hg 进入食物链的风险, 这对经济作物的安全生产具有重要意义。而外生菌根真菌除了促进重金属植物根系稳定化进程之外, 也能改善植物营养状况、促进植物对重金属提取能力。温祝桂等^[87]研究接种外生菌根真菌彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius*)对 Cu 污染条件下黑松(*Pinus thunbergii* Parl.)修复效果影响时发现, 接种彩色豆马勃促进黑松对 P、Ca、K 的吸收, 养分吸收增量分别为 86.1%、85.3%、34.8%, 而黑松地上部生物量的增加提高了黑松对 Cu 的提取效率, 使得接种彩色豆马勃后黑松体内 Cu 提取量增加了 27.8%。由此可见, 不同菌根真菌对于植物修复效果的强化作用大同小异。尽管从理论上来说, 内生、外生菌根的作用机制存在不同侧重, 但在不同情况下往往会相互重叠。因此根据不同重金属污染状况, 制定合适的菌根真菌加植物的修复组合方案也是利用植物-菌根真菌联合修复重金属污染土壤要考虑的重要环节之一。

4 总结

当前, 我国部分地区土壤重金属污染状况不容乐观, 土壤重金属污染事件频发。作为植物修复的两大主要类型, 植物提取技术及植物稳定化技术尽管具有环境友好、成本低廉等优势, 但仍存在如生长缓慢、修复效率不高等局限性。综上所述, 将菌根技术引入植物修复过程, 构成植物-菌根真菌联合修复技术能够从多方面对植物修复重金属污染起到强化作用, 因而在重金属污染土壤植物修复方面具有重要应用前景。目前, 关于植物-菌根真菌联合修复重金属污染土壤的研究日益增多, 但深层次且兼顾应用的研究依旧匮乏。因此, 有关植物-菌根真菌联合修复重金属污染机制的研究应着重关注以下 4 个方面:

(1) 由于菌根真菌通常与植物共生, 纯培养较

为困难, 所以目前的研究多是在共生条件下进行的。如何解决菌根真菌离体纯培养技术这一瓶颈, 并利用形态学方法结合分子生物学方法对菌根真菌协助植物抵抗胁迫环境的多重功能进行解析, 对从菌根真菌角度为重金属污染生态系统的保护和恢复提供科学依据具有重要意义。

(2) 保证重金属胁迫下菌根真菌侵染率的问题。在重金属污染地区, 菌根对植物根系的侵染效率取决于具体金属元素的特异性。当环境中重金属的浓度很高时, 重金属可以使菌根真菌对植物的侵染行为减弱、延迟甚至消除, 而菌根与植物间存在的互利共生效应也可能因此受阻。因此, 可以基于菌根真菌在污染环境生成外生菌丝能力的最高水平等标准对其进行筛选, 并利用最适宜的菌根真菌来促进植物将重金属积累于根系及外生菌丝。

(3) 植物-菌根真菌联合修复重金属污染的过程中, 植物作为修复主体, 对其所采取的后续处理方式将直接影响重金属的最终去向。因此, 基于修复类型及菌根真菌对修复效应的强化特征及强化机制, 选择更适宜的植物后处置技术, 对于植物体内重金属的资源化、预防二次污染的发生、以及植物材料的回收利用等具有重要作用。

(4) 目前植物-菌根真菌联合修复技术的研究主要集中于实验室内的小规模实验, 在户外进行大规模的农田实验目前较少。户外环境相比实验室有着多种不可控因素, 比如光照、大气环境、人为干扰等, 在户外农田的实验能更接近实际工程的修复结果。因此, 如何将基于菌根真菌的联合修复技术大规模运用到重金属污染土壤修复的实践, 以及如何利用好菌根真菌与土著根际微生物群落的互利共生关系都需要进行深入调查研究。

REFERENCES

- [1] Kalogerakis N, Venieri D. Recent advances in bioremediation[J]. *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*, 2016, 91(6): 1575-1576
- [2] Dada EO, Njoku KL, Osuntoki AA, et al. A review of current techniques of *in situ* physico-chemical and biological remediation of heavy metals polluted soil[J]. *Ethiopian Journal of Environmental Studies & Management*, 2015, 8(5): 606-615
- [3] Dixit R, Wasiullah, Malaviya D, et al. Bioremediation of heavy metals from soil and aquatic environment: an overview of principles and criteria of fundamental processes[J]. *Sustainability*, 2015, 7(2): 2189-2212
- [4] Li NY, Guo B, Li H, et al. Effects of double harvesting on heavy metal uptake by six forage species and the potential for phytoextraction in field[J]. *Pedosphere*, 2016, 26(5): 717-724
- [5] Khan A, Sharif M, Ali A, et al. Potential of AM fungi in phytoremediation of heavy metals and effect on yield of wheat crop[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(11): 1578-1586
- [6] Zhang X, Chen BD, Ohtomo R. Mycorrhizal effects on growth, P uptake and Cd tolerance of the host plant vary among different AM fungal species[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2015, 61(2): 359-368
- [7] Yang JX, Zhao T, Wang L, et al. Protective effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants under low concentration of cadmium[J]. *Journal of Harbin Institute of Technology*, 2018, 50(2): 77-81 (in Chinese)
杨基先, 赵廷, 王立, 等. 低镉浓度下丛枝菌根真菌对植物的保护作用[J]. *哈尔滨工业大学学报*, 2018, 50(2): 77-81
- [8] Gunathilake N, Yapa N, Hettiarachchi R. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the cadmium phytoremediation potential of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms[J]. *Groundwater for Sustainable Development*, 2018. DOI: 10.1016/j.gsd.2018.03.008
- [9] Zhang X, Ren BH, Wu SL, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences arsenic accumulation and speciation in *Medicago truncatula* L. in arsenic-contaminated soil[J]. *Chemosphere*, 2015, 119: 224-230
- [10] Lu X, Hu WY, Huang B, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on Cd absorption and accumulation in maize and *Sonchus asper* L. Hill Using Intercropping System[J]. *Soils*, 2017, 49(1): 111-117 (in Chinese)
卢鑫, 胡文友, 黄标, 等. 丛枝菌根真菌对玉米和续断菊间作镉吸收和累积的影响[J]. *土壤*, 2017, 49(1): 111-117
- [11] Garg N, Bhandari P. Cadmium toxicity in crop plants and its alleviation by arbuscular mycorrhizal (AM) fungi: an overview[J]. *Plant Biosystems*, 2014, 148(4): 609-621
- [12] Kushwaha A, Rani R, Kumar S, et al. Heavy metal detoxification and tolerance mechanisms in plants: implications for phytoremediation[J]. *Environmental Reviews*, 2016, 24(1): 39-51
- [13] Chen X, Zheng ZX, Shi Q, et al. Effect of AMF and plants on accumulation of Pb and Cd in soil[J]. *Journal of Fungal Research*, 2017, 15(1): 33-38,52 (in Chinese)
陈雪, 郑志鑫, 石青, 等. AMF 和植物富集土壤中铅和镉的效应[J]. *菌物研究*, 2017, 15(1): 33-38,52
- [14] Zhao NN, Qiu D, Meng DK, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on arsenic fractionation in rhizosphere soil and arsenic accumulation by *Pteris vittata*[J]. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 1048-1055 (in Chinese)
赵宁宁, 邱丹, 孟德凯, 等. AM 真菌对蜈蚣草根围土壤砷形态及其砷吸收的影响[J]. *菌物学报*, 2017, 36(7): 1048-1055

- [15] Yang XM, Tang GZ, Pan Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizals on growth and heavy metal uptake of *Sedum alfredii*[J]. Metal Mine, 2017(12): 163-168 (in Chinese)
杨秀敏, 唐国忠, 潘宇, 等. 菌根对东南景天生长和吸收重金属的影响[J]. 金属矿山, 2017(12): 163-168
- [16] Bahraminia M, Zarei M, Ronaghi A, et al. Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of lead-contaminated soil by vetiver grass[J]. International Journal of Phytoremediation, 2016, 18(7): 730-737
- [17] Liu LZ, Zhang YL, Li PJ, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi isolated from mining area on growth and Cd uptake of *Tagetes erecta* L.[J]. Acta Pedologica Sinica, 2012, 49(1): 43-49 (in Chinese)
刘灵芝, 张玉龙, 李培军, 等. 铅锌矿区分离丛枝菌根真菌对万寿菊生长与吸镉的影响[J]. 土壤学报, 2012, 49(1): 43-49
- [18] Wang FY, Shi ZY, Xu XF, et al. Contribution of AM inoculation and cattle manure to lead and cadmium phytoremediation by tobacco plants[J]. Environmental Science: Processes & Impacts, 2013, 15(4): 794-801
- [19] Wu SL, Zhang X, Sun YQ, et al. Transformation and immobilization of chromium by arbuscular mycorrhizal fungi as revealed by SEM-EDS, TEM-EDS and XAFS[J]. Environmental Science & Technology, 2015, 49(24): 14036-14047
- [20] Kanwal S, Bano A, Malik RN. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on metals uptake, physiological and biochemical response of *Medicago Sativa* L. with increasing Zn and Cd concentrations in soil[J]. American Journal of Plant Sciences, 2015, 6(18): 2906-2923
- [21] Wang FY, Lin XG, Yin R. Heavy metal uptake by arbuscular mycorrhizas of *Elsholtzia splendens* and the potential for phytoremediation of contaminated soil[J]. Plant and Soil, 2005, 269(1/2): 225-232
- [22] Hristozkova M, Stancheva I, Geneva M, et al. Comparison of several arbuscular mycorrhizal fungi and sweet marjoram (*Origanum majorana* L.) symbiotic associations in heavy metal polluted soil[J]. Bulgarian Journal of Agricultural Science, 2017, 23(3): 436-442
- [23] Lins CEL, Cavalcante UMT, Sampaio EVSB, et al. Growth of mycorrhized seedlings of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. in a copper contaminated soil[J]. Applied Soil Ecology, 2006, 31(3): 181-185
- [24] de Andrade SAL, da Silveira APD, Jorge RA, et al. Cadmium accumulation in sunflower plants influenced by arbuscular mycorrhiza[J]. International Journal of Phytoremediation, 2008, 10(1): 1-13
- [25] Sheikh-Assadi M, Khandan-Mirkohi A, Alemardan A, et al. Mycorrhizal *Limonium sinuatum* (L.) Mill. enhances accumulation of lead and cadmium[J]. International Journal of Phytoremediation, 2015, 17(6): 556-562
- [26] Osobová M, Urban V, Jedelský PL, et al. Three metallothionein isoforms and sequestration of intracellular silver in the hyperaccumulator *Amanita strobiliformis*[J]. New Phytologist, 2011, 190(4): 916-926
- [27] Turnau K, Kottke I, Oberwinkler F. Element localization in mycorrhizal roots of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn collected from experimental plots treated with cadmium dust[J]. New Phytologist, 1993, 123(2): 313-324
- [28] Malekzadeh E, Aliasgharzad N, Majidi J, et al. Contribution of glomalin to Pb sequestration by arbuscular mycorrhizal fungus in a sand culture system with clover plant[J]. European Journal of Soil Biology, 2016, 74: 45-51
- [29] Klugh-Stewart K, Cumming JR. Organic acid exudation by mycorrhizal *Andropogon virginicus* L. (broomsedge) roots in response to aluminum[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(2): 367-373
- [30] He Y, Zeng M. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant resistance to aluminum[J]. Northern Horticulture, 2015, 39(13): 181-185 (in Chinese)
何云, 曾明. 丛枝菌根真菌对植物耐铝性的影响[J]. 北方园艺, 2015, 39(13): 181-185
- [31] González-Chávez MC, Carrillo-González R, Wright SF, et al. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements[J]. Environmental Pollution, 2004, 130(3): 317-323
- [32] Ahonen-Jonnarth U, Hees PAW, Lundström US, et al. Organic acids Produced by mycorrhizal *Pinus sylvestris* exposed to elevated aluminium and heavy metal concentrations[J]. New Phytologist, 2000, 146(3): 557-576
- [33] Kong FM, Shi YX, Feng G, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metal tolerance of clover in contaminated soil[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2007, 15(3): 92-96 (in Chinese)
孔凡美, 史衍玺, 冯固, 等. AM菌对三叶草吸收、累积重金属的影响[J]. 中国生态农业学报, 2007, 15(3): 92-96
- [34] Chen BD, Zhu YG, Duan J, et al. Effects of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on growth and metal uptake by four plant species in copper mine tailings[J]. Environmental Pollution, 2007, 147(2): 374-380
- [35] Leung HM, Wu FY, Cheung KC, et al. The effect of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate amendment on arsenic uptake, accumulation and growth of *Pteris vittata* in As-contaminated soil[J]. International Journal of Phytoremediation, 2010, 12(4): 384-403
- [36] Xiao JX, An J, Yang AN, et al. Effects of five arbuscular mycorrhizal fungi on the tolerance of white clover (*Trifolium repens*) to copper contamination[J]. Chinese Journal of Grassland, 2011, 33(6): 57-63 (in Chinese)
肖家欣, 安静, 杨安娜, 等. 五种丛枝菌根真菌对白三叶耐铜污染的影响[J]. 中国草地学报, 2011, 33(6): 57-63
- [37] Liu H, Yuan M, Tan S, et al. Enhancement of arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus versiforme*) on the growth and Cd uptake by Cd-hyperaccumulator *Solanum nigrum*[J]. Applied Soil Ecology, 2015, 89: 44-49
- [38] Hu JL, Chan PT, Wu FY, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi induce differential Cd and P acquisition by Alfred stonecrop (*Sedum alfredii* Hance) and upland kangkong (*Ipomoea aquatica* Forsk.) in an intercropping system[J]. Applied Soil Ecology, 2013, 63(12): 29-35
- [39] Meier S, Borie F, Curaqueo G, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on metallophyte and agricultural plants

- growing at increasing copper levels[J]. *Applied Soil Ecology*, 2012, 61: 280-287
- [40] Chen LH, Hu XW, Yang WQ, et al. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on sex-specific responses to Pb pollution in *Populus cathayana*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, 113: 460-468
- [41] Huang XC, Ho SH, Zhu SS, et al. Adaptive response of arbuscular mycorrhizal symbiosis to accumulation of elements and translocation in *Phragmites australis* affected by cadmium stress[J]. *Journal of Environmental Management*, 2017, 197: 448-455
- [42] Li X, Peng XW, Wu SL, et al. Effect of arbuscular mycorrhizae on growth, heavy metal uptake and accumulation of *Zenia insignis* Chun seedlings[J]. *Environmental Science*, 2014, 35(8): 3142-3148 (in Chinese)
李霞, 彭霞薇, 伍松林, 等. 丛枝菌根对翅荚木生长及吸收累积重金属的影响[J]. *环境科学*, 2014, 35(8): 3142-3148
- [43] Yang YR, Han XZ, Liang Y, et al. The combined effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and lead (Pb) stress on Pb accumulation, plant growth parameters, photosynthesis, and antioxidant enzymes in *Robinia pseudoacacia* L.[J]. *PLoS One*, 2015, 10(12): e0145726
- [44] Clemens S, Ma JF. Toxic heavy metal and metalloid accumulation in crop plants and foods[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2016, 67: 489-512
- [45] Hovsepyan A, Greipsson S. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on phytoextraction by corn (*Zea mays*) of lead-contaminated soil[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2004, 6(4): 305-321
- [46] Li N, Wu LH, Sun XF, et al. Techniques for disposal or reuse of phytoremediating plants-present and future[J]. *Soil*, 2005, 37(6): 587-592 (in Chinese)
李宁, 吴龙华, 孙小峰, 等. 修复植物产后处置技术现状与展望[J]. *土壤*, 2005, 37(6): 587-592
- [47] Xing QG, Pan WB. On incineration of plants with high concentration of cadmium and lead[J]. *Ecology and Environment*, 2004, 13(4): 585-586,600 (in Chinese)
邢前国, 潘伟斌. 富含 Cd、Pb 植物焚烧处理方法的探讨[J]. *生态环境*, 2004, 13(4): 585-586,600
- [48] Shen DK, Wei J, Hu J, et al. An overview on fast pyrolysis of the main constituents in lignocellulosic biomass to valued-added chemicals: structures, pathways and interactions[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2015, 51: 761-774
- [49] Zhang JX, Wang ZJ. Characteristic of reed fiber and its application prospect in paper industry[J]. *Paper and Paper Making*, 2006, 25(2): 19-21 (in Chinese)
张菊先, 王志杰. 芦苇浆纤维特性及造纸前景[J]. *纸和造纸*, 2006, 25(2): 19-21
- [50] Tang MD, Wu LH, Li N, et al. Preliminary study on effect of *Elsholtzia splendens* compost on plant growth and Cu uptake by winter wheat in a Cu-deficient upland soil[J]. *Soil*, 2006, 38(5): 614-618 (in Chinese)
唐明灯, 吴龙华, 李宁, 等. 修复植物香薷堆肥对缺铜土壤上冬小麦生长和铜吸收的初步研究[J]. *土壤*, 2006, 38(5): 614-618
- [51] Sun Y, Liu YN, Guo ZH, et al. Stabilization on heavy metals of biochar from phytoremediation harvested biomass in pyrolysis processing[J]. *Journal of Central South University (Science and Technology)*, 2016, 47(7): 2189-2195 (in Chinese)
孙阳, 刘亚男, 郭朝晖, 等. 植物修复收获物热解制备生物炭过程中重金属的稳定性研究[J]. *中南大学学报: 自然科学版*, 2016, 47(7): 2189-2195
- [52] Wu J, Ma F, Wang L, et al. Seedling performance of *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex. Steudel in the presence of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2014, 116(6): 1593-1606
- [53] Wang WX, Shi JC, Xie QJ, et al. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. *Molecular Plant*, 2017, 10(9): 1147-1158
- [54] Fitze D, Wiepning A, Kaldorf M, et al. Auxins in the development of an arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2005, 162(11): 1210-1219
- [55] Zhang SJ, Wang L, Ma F, et al. Arbuscular mycorrhiza improved phosphorus efficiency in paddy fields[J]. *Ecological Engineering*, 2016, 95: 64-72
- [56] Čavar S, Zwanenburg B, Tarkowski P. Strigolactones: occurrence, structure, and biological activity in the rhizosphere[J]. *Phytochemistry Reviews*, 2015, 14(4): 691-711
- [57] Chen MM, Zheng X, Li XF. Capability and mechanisms of macrofungi in heavy metal accumulation: a review[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2017, 34(6): 499-508 (in Chinese)
陈苗苗, 郑鑫, 李小方. 大型真菌重金属富集能力与机制研究进展[J]. *农业资源与环境学报*, 2017, 34(6): 499-508
- [58] Goetten LC, Moretto G, Stürmer SL. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi inoculum produced on-farm and phosphorus on growth and nutrition of native woody plant species from Brazil[J]. *Acta Botanica Brasiliica*, 2016, 30(1): 9-16
- [59] Smith SE, Smith FA. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2011, 62: 227-250
- [60] Wang L, Huang XC, Ma F, et al. Role of *Rhizophagus irregularis* in alleviating cadmium toxicity via improving the growth, micro- and macroelements uptake in *Phragmites australis*[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(4): 3593-3607
- [61] Chen XH, Zhao B. Arbuscular mycorrhizal fungi mediated uptake of nutrient elements by Chinese milk vetch (*Astragalus sinicus* L.) grown in lanthanum spiked soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, 45(6): 675-678
- [62] Bothe H, Turnau K, Regvar M. The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in protecting endangered plants and habitats[J]. *Mycorrhiza*, 2010, 20(7): 445-457
- [63] Sudová R, Vosátka M. Differences in the effects of three arbuscular mycorrhizal fungal strains on P and Pb accumulation by maize plants[J]. *Plant and Soil*, 2007, 296(1/2): 77-83
- [64] Shi PL, Zhang YX, Chai TY. Response of antioxidant enzymes in leaves and roots of *Solanum nigrum* L. to cadmium stress[J]. *Journal of University of Chinese Academy of Sciences*, 2013,

- 30(5): 608-612,643 (in Chinese)
史沛丽, 张玉秀, 柴团耀. 龙葵叶片和根系抗氧化酶对镉胁迫的响应[J]. 中国科学院大学学报, 2013, 30(5): 608-612,643
- [65] Das K, Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants[J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2014, 2: Article No.53
- [66] Xie XY, Weng BS, Zhao SZ. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation and Cd stress on the growth and antioxidant enzyme system of *Kandelia obovata*[J]. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 2013, 52(2): 244-253 (in Chinese)
谢翔宇, 翁铂森, 赵素贞, 等. Cd 胁迫下接种丛枝菌根真菌对秋茄幼苗生长与抗氧化酶系统的影响[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2013, 52(2): 244-253
- [67] Tan SY, Jiang QY, Zhuo F, et al. Effect of inoculation with *Glomus versiforme* on cadmium accumulation, antioxidant activities and phytochelatins of *Solanum photeinocarpum*[J]. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0132347
- [68] Mishra J, Singh R, Arora NK. Alleviation of heavy metal stress in plants and remediation of soil by rhizosphere microorganisms[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1706
- [69] Pathare V, Srivastava S, Sonawane BV, et al. Arsenic stress affects the expression profile of genes of 14-3-3 proteins in the shoot of mycorrhiza colonized rice[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2016, 22(4): 515-522
- [70] Shabani L, Sabzalian MR, Mostafavi PS. Arbuscular mycorrhiza affects nickel translocation and expression of ABC transporter and metallothionein genes in *Festuca arundinacea*[J]. *Mycorrhiza*, 2015, 26(1): 67-76
- [71] Velivelli SLS, Sessitsch A, Prestwich BD. The role of microbial inoculants in integrated crop management systems[J]. *Potato Research*, 2014, 57(3/4): 291-309
- [72] Shan BQ, He XL, Bai CM, et al. Distribution of arbuscular mycorrhizal fungi and soil enzyme activities in the rhizosphere of *Artemisia ordosica* in desert[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6): 3044-3051 (in Chinese)
山宝琴, 贺学礼, 白春明, 等. 荒漠油蒿(*Artemisia ordosica*)根围 AM 真菌分布与土壤酶活性[J]. 生态学报, 2009, 29(6): 3044-3051
- [73] Miransari M. Hyperaccumulators, arbuscular mycorrhizal fungi and stress of heavy metals[J]. *Biotechnology Advances*, 2011, 29(6): 645-653
- [74] Yin DC, Deng X, Song XS, et al. Effects of ectomycorrhizal fungi on physiological indexes of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seedlings and soil enzyme activities under cadmium stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(11): 3072-3978 (in Chinese)
尹大川, 邓勋, 宋小双, 等. Cd 胁迫下外生菌根菌对樟子松生理指标和根际土壤酶的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3072-3978
- [75] Huang YZ, Zhong M, Wu W, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi isolated from white clovers (*Trifolium repens* L.) on soil bacteria and fungi[J]. *Chemistry and Ecology*, 2014, 30(2): 118-132
- [76] Liao JP, Lin XG, Cao ZH, et al. Effect of interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and heavy metals on microbial populations and phosphatase activities in the maize rhizosphere[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2002, 8(4): 408-413 (in Chinese)
廖继佩, 林先贵, 曹志洪, 等. 丛枝菌根真菌与重金属的相互作用对玉米根际微生物数量和磷酸酶活性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2002, 8(4): 408-413
- [77] Köhl L, Lukaszewicz CE, van der Heijden MGA. Establishment and effectiveness of inoculated arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(1): 136-146
- [78] Xu P, Liang LZ, Dong XY, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on aggregate stability of a clay soil inoculating with two different host plants[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 2015, 65(1): 23-29
- [79] Peng SL, Shen H, Zhang YT, et al. Compare different effect of arbuscular mycorrhizal colonization on soil structure[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(3): 863-870 (in Chinese)
彭思利, 申鸿, 张宇亭, 等. 不同丛枝菌根真菌侵染对土壤结构的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(3): 863-870
- [80] Powell JR, Rillig MC. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function[J]. *New Phytologist*, 2018. DOI: 10.1111/nph.15119
- [81] Leung HM, Ye ZH, Wong MH. Interactions of mycorrhizal fungi with *Pteris vittata* (As hyperaccumulator) in As-contaminated soils[J]. *Environmental Pollution*, 2006, 139(1): 1-8
- [82] Li H, Li X, Xiang L, et al. Phytoremediation of soil co-contaminated with Cd and BDE-209 using hyperaccumulator enhanced by AM fungi and surfactant[J]. *The Science of the Total Environment*, 2017, 613-614: 447-455
- [83] Luo ZB, Wu CH, Zhang C, et al. The role of ectomycorrhizas in heavy metal stress tolerance of host plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 108: 47-62
- [84] Huang Y, Huang ZJ. Ectomycorrhizae and heavy metals resistance of higher plants[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(4): 422-427 (in Chinese)
黄艺, 黄志基. 外生菌根与植物抗重金属胁迫机理[J]. 生态学杂志, 2005, 24(4): 422-427
- [85] Turnau K, Przybyłowicz WJ, Mesjasz-Przybyłowicz J. Heavy metal distribution in *Suillus luteus* mycorrhizas-as revealed by micro-PIXE analysis[J]. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*, 2001, 181(1/4): 649-658
- [86] Kodre A, Arčon I, Debeljak M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi alter Hg root uptake and ligand environment as studied by X-ray absorption fine structure[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 133: 12-23
- [87] Wen ZG, Wang J, Tang YZ, et al. The application potential of ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* assisting plant in phytoremediation of Cu-contaminated soils[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2017, 33(4): 149-156 (in Chinese)
温祝桂, 王杰, 汤阳泽, 等. 外生菌根真菌彩色豆马勃 (*Pisolithus tinctorius*) 辅助植物修复重金属 Cu 污染土壤的应用潜力[J]. 生物技术通报, 2017, 33(4): 149-156