

丛枝菌根在植物修复重金属污染土壤中的作用

王发园¹ 林先贵²

(1. 河南科技大学农学院, 洛阳 471003 2 中国科学院南京土壤研究所生物与生化研究室, 南京 210008)

摘要 丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhizae, AM) 是自然界中分布最广的一类菌根, AM 真菌能与陆地上绝大多数的高等植物共生, 常见于包括重金属污染土壤在内的各种生境中。在重金属污染条件下, AM 真菌可以减轻重金属对植物的毒害, 影响植物对重金属的吸收和转运。在重金属污染土壤的植物修复中显示出极大的应用潜力。重点介绍了 AM 真菌对植物重金属耐性的影响及其在植物提取和植物稳定中的应用等方面的进展, 讨论了未来研究所面临的任务和挑战。

关键词 丛枝菌根 植物提取 植物稳定 重金属污染

文章编号: 1000-0933 (2007) 02-0793-09 中图分类号: Q938, X171, X53 文献标识码: A

Role of a buscular mycorrhizae in phytoremediation of heavy metal-contaminated soils

WANG Fa-Yuan¹, LIN Xian-Gui²

¹ Agricultural College, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China

² Department of Soil Biology and Biochemistry, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (2) 0793 ~ 0801.

Abstract : Phytoremediation, including phytoextraction, phytostabilization and phytovolatilization, is an *in situ* remediation technology with considerable promises for restoring heavy metal-contaminated sites. In recent years the application of symbiotic microorganisms such as mycorrhizal fungi to enhance phytoremediation efficiency has attracted more and more attention.

It is well known that arbuscular mycorrhizae (AM) are ubiquitous symbiotic associations found in both natural and agricultural ecosystems, including heavy metal contaminated sites. AM fungi provide direct links between soil and roots, and consequently may have an essential contribution to phytoremediation by influencing heavy metal availability and enhancing plant tolerance. The mechanisms exerted by AM fungi to attenuate heavy metal stresses to plants may include chelation/immobilization of heavy metal in the extraradical mycelium, improved mineral nutrition (especially P), changes in rhizosphere pH, regulation of metal transporter gene expressions, etc. Furthermore, AM fungi also affect metal uptake by plants from soil and translocation from root to shoot, however, mycorrhizal effects may depend on elements, plant and fungal species/ecotypes. For the remediation of agricultural soils, phytoextraction is an ideal strategy. In this case, AM fungi may stimulate phytoextraction by essentially improving plant growth and increasing total metal uptake, even if metal concentration in plant tissues may be decreased by dilution effect. For the restoration of mine spoils or tailings, AM fungi

基金项目: 河南科技大学科学研究基金资助项目 (2006ZY035)

收稿日期: 2005-12-15; 修订日期: 2006-07-08

作者简介: 王发园 (1975 ~), 男, 山东费县人, 博士, 主要从事环境微生物和生物修复研究. E-mail: wfy1975@163.com

致谢: 本文写作承蒙中国科学院生态环境研究中心陈保冬博士和澳大利亚 Griffith 大学 C. Chen 博士的帮助, 特此致谢。

Foundation item : The project was financially supported by the Scientific Research Foundation of Henan University of Science and Technology (No. 2006ZY035)

Received date 2005-12-15; **Accepted date** 2006-07-08

Biography : WANG Fa-Yuan, Ph. D., mainly engaged in environmental microbiology and bioremediation. E-mail: wfy1975@163.com

may make a contribution to phytostabilization by retention of heavy metals in roots and improving plant adaptation to environmental stresses.

Future studies on AM-assisted phytoremediation may focus on : (1) the molecular mechanisms that AM fungi regulate heavy metal uptake and translocation ; (2) the interaction between AM fungi and other beneficial microorganisms ; (3) the combination of other remediation techniques and AM-assisted phytoremediation ; (4) the selection of proper plants with the effective AM fungi ; (5) the role of AM consortium and indigenous AM fungi ; (6) AM-assisted phytoremediation of polymetallic soils ; and (7) demonstration of AM-assisted phytoremediation in field.

Key Words : arbuscular mycorrhizae ; phytoextraction ; phytostabilization ; heavy metal contamination

植物修复是近年发展起来的一种绿色的低成本的土壤修复技术 , 主要包括植物提取、植物稳定、植物挥发等。虽然植物修复在重金属污染土壤的修复中显示出良好的应用前景 , 但由于自身的局限 , 这一技术仍然需要不断地发展和完善。丛枝菌根 (Arbuscular mycorrhizae , AM) 广泛分布于各陆地生态系统中 , 对于维持植物的多样性和生态系统的稳定有着重要的意义 , 不仅可以减少农药和化肥的施用量 , 减轻对环境的压力 , 而且可以提高宿主植物抵御重金属毒害的能力、加快土壤中重金属元素的植物提取或植物稳定 , 因而在重金属污染土壤的植物修复中受到越来越多的关注^[1,2]。

人们认识菌根在重金属污染土壤中的作用并不是从丛枝菌根开始的。Bradley 等^[3]1981 年在 Nature 上报道石楠菌根降低植物对过量重金属 Cu 和 Zn 的吸收以后 , 人们对菌根与重金属的研究产生了浓厚的兴趣。之后的研究涉及重金属污染下的菌根生理、生态、应用等多个方面^[4]。2002 年 Jamal 等^[5]发现接种 AM 真菌提高了污染土壤中大豆和小扁豆对 Zn 和 Ni 的吸收 , 并提出了菌根修复 (Mycorrhizoremediation) 的概念。之后 , Khan^[6]提出利用香根草和 AM 真菌共同修复重金属污染土壤。因为菌根是植物与菌根真菌的共生体 , 菌根修复只是植物-微生物联合修复的一种 , 菌根修复的核心仍是植物修复。针对重金属污染的植物修复说来 , 可以利用土著的或外接的 AM 真菌 , 调节菌根化植物的生长和对重金属的吸收与转运 , 从而达到强化修复重金属污染土壤的目的。本文重点介绍 AM 真菌对植物重金属耐性的影响及其在植物提取和植物稳定中的应用等各方面的进展 , 并简单讨论未来研究所面临的任务和挑战。

1 AM 真菌对重金属的耐性

AM 真菌广泛分布于各种重金属污染土壤中 , 无论是单一重金属污染还是复合污染 , AM 真菌都可广泛存在^[7,8]。这同时也可以反映出 AM 真菌对重金属污染的毒害作用有一定的忍耐性 , 但由于 AM 真菌不能离体培养 , 无法在灭菌培养基上对其耐重金属的真实能力进行评价。AM 真菌与植物分离的唯一阶段是孢子萌发时期 , 许多鉴定 AM 真菌耐重金属污染的研究都是在此阶段进行的。将真菌孢子分别放在 Cd 污染过的土壤和浇含 Cd 溶液的砂子中观察其萌发率 , 结果发现从金属污染的土壤中分离到的 *G. mosseae* 的菌株 BEG 69 对 Cd 的忍耐性比从非污染的土壤中分离到的 *G. mosseae* 菌株 BEG12 要强 ; 与菌丝生长相比 , 重金属 Cd 对孢子萌发的抑制作用更大一些^[9,10]。

其他研究多是在共生条件下开展的。从长期施用污泥 (含 Zn , Cd , Cu , Ni 和 Pb) 的土壤中分离到 6 种 AM 真菌生态型菌株 , 对重金属的耐性差异很大^[7]。重金属处理对 *Glomus* sp. III 孢子密度影响很大 , 这种真菌生态型对土壤中逐渐增加的重金属显得很敏感 , 中等程度污染时 *Glomus* sp. III 被其它菌种 (如 *G. claroideum*) 所取代 , 在污染程度高的土壤中几乎完全消失 , 事实上 , 在所有处理中 *G. claroideum* 保持相似的相对密度 , 这表明 *G. claroideum* 耐受重金属的能力比其它 AM 真菌强^[11]。可见 , 不同 AM 真菌菌种或菌株对重金属的耐受性表现不一。

某些极端环境会对不同生态型 AM 真菌有选择作用 , 而使 AM 真菌产生了适应性。在一个开采页岩油达 4a 的矿区土壤中 , AM 真菌种群受含有很高可溶性金属盐类的废水的影响 , 4a 间发生了很大改变^[12]。长期生长在重金属污染环境中的 AM 真菌也会产生适应性 , 因此从重金属污染土壤中获得的 AM 真菌一般对重金属

的耐受性要强些^[9,10,13]。来自重金属污染土壤中的 *G. mosseae* 菌株对 Cd 和 Zn 的耐受性比从未污染土壤分离的菌株要强,其生长几乎不受 Cd 的抑制,含 $40\mu\text{g g}^{-1}\text{Cd}$ (NO_3)₂ 土壤中的孢子比无污染土壤中的孢子更耐 Cd 和 Zn, Zn 污染土壤中的孢子更耐 Zn^[14]。在 Cd (1220 mg kg^{-1}) 和 Pb (895 mg kg^{-1}) 污染土壤中,菌根侵染率可高达 40%^[15]。生长在 Zn 污染土壤的野草莓 (*Fragaria vesca*),有 70% 的根被 *G. mosseae* 侵染^[16]。在重金属污染条件下,从 Zn 冶炼厂污染土壤中分离的孢子比对照更易萌发^[17]。在 As 污染土壤中的 AM 真菌对 As 具有抗性^[18]。

AM 真菌对重金属的耐受能力有可能随生存环境的改变而改变。从长期施用含 Zn 污泥的土壤中分离到的一菌株对 Cd 和 Zn 均有耐受性,仅在 Cd 盐处理土壤一年后,就发现混合培养的真菌对 Cd 的耐受力有所提高^[19]。可见,AM 真菌易适应外界环境因子的改变,且同一菌种因来源不同而对重金属的抗性有差异,从而可以通过筛选和驯化的方式提高 AM 真菌对重金属的耐受性。

跟其它生物体一样,AM 真菌可以通过“躲避机制”而在重金属胁迫条件下生存^[20]。此外,AM 真菌与重金属的螯合作用可能是其解毒机制之一,AM 真菌在菌丝内有可能提供结合重金属的位点,使重金属积聚于真菌体内。当土壤中的重金属达到毒害水平时,真菌细胞壁分泌的黏液和真菌组织中的聚磷酸、有机酸等均能结合过量的重金属元素^[3]。重金属在真菌和土壤界面上可能被吸附或螯合^[21],也可能是通过真菌表面的吸附作用,或是外生菌丝分泌的多糖物质的结合作用使其毒性降低^[22]。AM 真菌中具有半胱氨酸配位体,从而对过量的 Zn 和 Cd 起螯合作用^[23],形成一类被称为“金属硫因”类结合物质^[24]。AM 真菌分泌的一种糖蛋白-球囊霉素 (glomalin),也可以固持一定量的重金属,如 Cu、Pb、Cd 等^[25],可能在 AM 真菌抵抗重金属毒害的过程中起重要作用。

2 AM 真菌对植物重金属耐性的影响

总的说来,在重金属胁迫条件下,AM 真菌可以在一定程度上保护宿主植物免受重金属毒害,提高植物对重金属的耐性。一般而言,在重金属污染条件下,AM 真菌侵染降低了植物体内(尤其是地上部)金属浓度,从而有利于植物生长^[26~29]。在中等 Zn 污染条件下,AM 真菌降低植物地上部 Zn 浓度,增加产量,从而对植物起到保护作用^[22,28,30]。有报道发现,AM 真菌同时提高植物的生物量和体内重金属浓度^[5,31,32]。也有研究发现,外界金属浓度高时,菌根植物增加了对金属的吸收,结果出现抑制植物生长的负作用^[14,33,34]。还有报道发现在重金属胁迫下 AM 真菌对植物生长没有影响^[35]。AM 真菌对植物的保护作用因 AM 真菌、植物、重金属、土壤性状等因素而异。一般说来,AM 真菌可以通过直接作用和间接作用提高宿主植物对重金属毒害的耐性^[8],影响植物的生长和对重金属的吸收及转运。

2.1 AM 真菌的直接作用

AM 真菌可以通过菌丝对重金属的“过滤”作用避免重金属对植物组织造成伤害。通过能谱技术对元素的定位分析结果表明,在 Cd 污染土壤上被菌根侵染的蕨 (*Pteridium aquilinum* L.) 的根系中,AM 真菌内部的 Cd、Ti 和 Ba 等重金属元素的含量比植物根细胞内的高的多^[36]。大多数的 Cd 位于真菌细胞质中,并且和含有 S 与 N 的聚磷酸盐颗粒结合在一起,同时有 Al、Fe、Ti 和 Ba 等元素的存在,菌丝内的聚磷酸盐可能与 Cd、Ti 和 Ba 结合,减少重金属向植物体内运输。聚磷酸盐颗粒对潜在的毒害重金属的结合作用被称为“过滤”机制^[36]。一些真菌在高 Cd 时能形成一些磷酸结合蛋白、巯基金属结合蛋白,但还不清楚是否在所有重金属毒害的情况下菌根化植物都能形成这些蛋白,这些蛋白的解毒作用尚需进一步研究。

有很多研究发现 AM 真菌抑制重金属从植物根向地上部的转运^[37~40],这意味着 AM 真菌很可能通过螯合作用、菌丝固持作用等抑制重金属的移动性。Tullio 等^[37]认为抑制 Cd 从根转移到地上部是 AM 真菌提高宿主耐性的机制之一。在根器官条件下研究发现 *G. lamellosum* 根外菌丝对放射性金属元素 Cs 可吸收、积累并转运到植物根中^[41]。AM 真菌的根内组织可以积累 Cs,同时减少其向菌根内的转运,并且 AM 真菌根内结构可以诱导 Cs 向木质部运输通道的下游调节^[42]。

根外菌丝对重金属有较强的吸持能力,这些金属主要与细胞壁成分如几丁质、纤维素、纤维素衍生物、黑

色素有关^[43]。另外,与其它微生物相比,AM 真菌菌丝有较高的阳离子交换量和金属吸附能力^[44],这同样有助于耐受重金属。AM 真菌的菌丝和孢子能吸附固持大量的金属,Chen 等^[45]发现 *G. mosseae* 菌体组织中的 Zn 超过 1200 mg kg^{-1} ,*G. versiforme* 中超过 600 mg kg^{-1} 。不同菌种和菌株的根外菌丝对 Cu 的吸附和积累能力不同,与阳离子交换量直接有关,TEM/SEM-EDAX 分析证明 Cu 主要积累在菌丝壁的黏液层、细胞壁和菌丝细胞质中^[46]。

2.2 AM 真菌的间接作用

AM 真菌对重金属的间接作用主要是通过影响宿主植物来实现的,其中的生理生化机制研究较为深入,此外 AM 真菌能调节宿主某些重金属吸收和转运基因的表达及重金属诱导蛋白的合成,分子水平的研究也已经起步。

(1) AM 真菌改善宿主植物的矿质营养状况

土壤中重金属元素的离子如 Zn^{2+} 、 Cd^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Mn^{2+} 等都可以与磷酸根 (HPO_4^{2-} 、 H_2PO_4^-) 发生反应使土壤溶液中磷酸根的活度降低,造成植物吸 P 困难,而 AM 真菌的主要功能之一就是改善宿主的矿质营养状况,尤其是 P 素营养。如在 Zn 污染条件下,AM 真菌对三叶草 P 含量的影响没有受到土壤加 Zn 水平提高的影响,地上部 P 含量均增加了将近一倍,根系 P 含量增加了 2 倍多,但菌根植株地上部和根系中的 P 含量间差异不大^[47]。在 Cr 污染条件下,AM 真菌提高向日葵对 Cr 的耐性和积累量,在高 Cr 浓度时菌根依赖性(生物量)增加,P 营养也改善了^[32]。在中等 Zn 污染条件下,菌根抑制 Zn 从根向地上部的转运,其机制包括菌根结构对 Zn 的固持作用以及降低根际重金属的移动性,改善植物 P 营养,提高植物对重金属的耐受性^[38]。在 U 污染条件下接种 *G. intraradices* 改善三叶草 P 营养,促进植物生长,降低植物对 U 的积累^[29]。

(2) AM 真菌改变根际环境的理化状况

接种 AM 真菌可以对根系分泌物、根际 pH、微生物群落等产生作用,而影响重金属的移动性和生物有效性^[8]。与非菌根植物相比,接种 AM 真菌后,能显著降低植物体内的 Mn 含量,缓解 Mn 的毒害^[48],究其原因,主要是菌根的形成改变了根系分泌物数量和组成,进而影响到 Mn 氧化和 Mn 还原细菌的群落组成,使 Mn 的有效性显著降低,从而使植物减少了对 Mn 的吸收量而避免其毒害作用^[49~51]。在重金属 Cd 或 Cu 胁迫条件下,接种 AM 真菌显著增加根际放线菌数量,根际细菌和真菌的数量与重金属种类、浓度和 AM 真菌种类密切相关,但没有显示出一定规律性^[52]。在 Zn 污染土壤中接种 *G. mosseae* 没有影响红三叶生长,降低了植物体内 Zn 浓度和吸收量,同时发现菌根处理土壤 pH 比对照土壤高,土壤溶液中的 Zn 浓度低,在施 Zn 量大时尤为显著^[53]。这意味着菌根可以通过改变根际 pH 或菌丝的固持作用降低植物对 Zn 的吸收。

(3) AM 真菌侵染改变植物根系形态

AM 真菌的侵染使得宿主植物的根系生物量、根长等发生变化^[54~55]而影响植物对重金属的吸收和转移。在 Zn、Cd 和 Ni 污染的土壤上接种 AM 真菌后,发现苜蓿体内重金属由根系向地上部的转移量增加,而在燕麦体内重金属由根系向地上部的转移量明显降低,这可能是因为 AM 真菌的侵染使苜蓿的根变短,而燕麦的根长增加引起的;由于燕麦菌根植物根长的增加,使根细胞壁表面积也随之增大,从而对重金属的结合能力也增强,这样就减少了重金属由根系向地上部的转移^[55]。

(4) AM 真菌调节某些基因的表达及重金属诱导蛋白的合成

在重金属胁迫条件下,菌根共生体可能会合成某种蛋白,与重金属螯合。在 Zn 和 Cd 污染条件下,3 种 AM 真菌均降低植物地上部重金属浓度,提高根对重金属的吸收,抑制重金属向地上部转运,他们认为重金属可与菌根中含有真菌蛋白配体的半胱氨酸形成复合体而滞留在根中^[23]。尽管生长在经 Cu 处理过的石英砂中的菌根化和非菌根玉米对 Cu 的吸收没有差异,但其菌根体内半胱氨酸、 γ -谷氨酰半胱氨酸和谷胱甘肽有所增加^[56]。在 Cd 胁迫条件下接种 AM 真菌显著减轻 Cd 对敏感型豌豆的抑制作用,并通过二维凝胶电泳-液相色谱技术证实菌根调节合成了 Cd 诱导蛋白,认为这是菌根共生体对 Cd 的解毒机制之一^[57]。在重金属胁迫下,AM 真菌侵染的西红柿与对照植物在某些基因的表达上表现出差异^[58]。在蒺藜状苜蓿 (*Medicago*

truncatula) 质膜上分离到 Zn 转运子, 不仅受到土壤中 Zn 肥的增量调节, 也受到菌根的减量调节^[59]。已经从 *G. intraradices* 根外菌丝中分离出 Zn 转运子 *GintZnTl*, 此基因对 Zn 的分室化和保护 *G. intraradices* 抵抗 Zn 胁迫有关^[60]。这些研究说明重金属胁迫条件下菌根可能会调节某些与忍耐、运输和吸收重金属有关的基因的表达, 从而影响宿主对重金属的耐性、运输和累积。

3 AM 真菌在植物修复中的应用

在重金属胁迫条件下, AM 真菌对植物重金属吸收和转运的影响报道很不一致, 接种 AM 真菌可以增加^[5, 34, 61~63], 或降低^[27, 53, 64, 65], 或没有影响^[22, 56]植物体内的重金属含量。AM 真菌对重金属从根向地上部转运的影响也是不一致的, 有的报道促进了向地上部的转移^[66, 67], 有的则是抑制转移^[37~40]。AM 真菌的不同效应决定了 AM 真菌可以应用于不同的植物修复技术中。

3.1 AM 真菌在植物提取中的应用

对于重金属污染的农田土壤来说, 利用植物提取除去多余的重金属从而避免通过食物链危害人体, 这可能是个不错的选择, 但植物提取成功与否主要取决于植物体内重金属含量的高低和植物生物量的大小。对于植物提取, AM 真菌可以在以下几个发挥作用: (1) AM 真菌可以促进植物生长, 增加植物生物量尤其是地上部生物量; (2) AM 真菌可能提高植物体内尤其是地上部分某些重金属的浓度, 或者降低地上部分重金属浓度, 而此时 AM 真菌所增加的生物量往往抵消了这一负作用, 从而使重金属吸收量增加; (3) 对于重金属耐性差 (如高生物量作物) 而污染严重的土壤来说, 提高植物的存活率也是 AM 真菌的一个重要作用。有很多研究报道了 AM 真菌在植物提取中的作用。大麻 (*Cannabis sativa*) 是一种生长快且生物量大的植物, 虽不是超积累植物, 但对重金属耐性强, 可在根中累积重金属, 接种 *G. mosseae* 可以促进重金属从大麻的根部向地上部转运, 这对于大麻在植物提取重金属中的应用有重要意义^[66]。菌根化的向日葵也能比对照植株积累更多的 Cr ^[68]。接种 AM 真菌可以提高柳树对重金属的提取量^[69]。对于超积累植物的植物提取来说, AM 真菌也能发挥重要作用。接种 AM 真菌提高 Ni 超积累植物 *B. coddii* 地上部生物量和 Ni 浓度, 并与不同 AM 真菌的耐性和植物-真菌共生特性有关^[70]。接种 AM 真菌提高了蜈蚣草地上部生物量, 降低了地上部 As 浓度, 但蜈蚣草地上部对 As 的吸收量增加了, 其原因可能是 AM 真菌使宿主 P 营养得到改善, 根际 pH 升高, 影响了蜈蚣草对 As 的吸收和运输^[71]。但在另外的研究中, 在 As 污染条件下, AM 真菌同时提高蜈蚣草地上部的生物量和 As 浓度, 从而显著增加了 As 的提取量^[31, 72]。此外 AM 真菌与其它一些细菌、腐生真菌可以在植物提取中发挥协同作用。AM 真菌和康氏木霉双接种提高了桉树地上部的生物量和对 Cd、Pb 的吸收量^[73, 74]。在 Pb 胁迫下, 短芽孢杆菌属的细菌 (*Brevibacillus A*) 促进三叶草生长和结瘤及菌根侵染, 改善 N、P 营养, 降低了植物根中 Pb 的含量, 并与 AM 真菌具有协同作用, 当土壤中施 Pb 水平高时, 双接种提高地上部 Pb 浓度^[75]。

3.2 AM 真菌在植物稳定中的应用

而对于矿区污染土壤和放射性污染土壤的修复来说, 植物稳定则更具有优势, 而 AM 真菌多可以通过球囊霉素的螯合作用和菌丝的固持作用等钝化重金属、抑制有毒重金属向植物地上部分转移, 防止其进入地下水或食物链。AM 真菌可以侵染用于植物稳定 Zn 的紫羊茅和长叶车前 (*Plantago lanceolata*), 并有多种 AM 真菌可以提高植物在污染土壤中的存活率, 但不同来源的菌株效应不同, 从工业废矿分离的 *G. claroideum* 效果最好^[76]。这意味着 AM 真菌可在 Zn 污染土壤的植被恢复和植物稳定中发挥作用。在 U 污染条件下, 接种 AM 真菌可以增加大麦、蒺藜状苜蓿根中 U 浓度, 减少 U 向地上部分的分配^[77, 78]。在 U 和 As 污染的土壤中, 菌根侵染抑制蜈蚣草的生长, 尤其是在生长早期, 对植物体内 As 浓度没有影响, 但增加根中 U 的浓度和吸收量^[79], 这对于植物稳定 U 尾矿和废水排放土壤中的 U 有一定作用。在根器官培养条件下研究发现 *G. lamellosum* 的根外菌丝可吸收、积累并转运放射性金属元素¹³⁷Cs 到植物根中, 但无法确定菌根中的¹³⁷Cs 是滞留在菌根结构 (根内菌丝、泡囊、丛枝) 还是转移到根细胞内^[41]。Rufyikiri 等^[80]发现 AM 真菌根外菌丝可以固持²³³U。AM 真菌的根内组织可以积累 Cs, 同时减少其向菌根内的转运^[42]。de Boulois 等^[81]认为在放射性污染土壤的植物稳定过程中可以应用菌根真菌。

事实上,污染土壤中广泛存在着抗重金属的 AM 真菌,其中大多数可以缓解重金属对植物的毒害,应用于植物修复。但 AM 真菌对重金属的作用受到宿主植物和土壤性状等诸多因素的影响,另外不同 AM 真菌在侵染能力、菌丝的生长及 P 运输效率方面都存在差异,在应用 AM 真菌时应考虑 AM 真菌的种类和生物学特性的差异对重金属抗性的影响。

4 任务与挑战

植物修复研究和菌根研究在各自领域还有待更大的突破,距离大面积应用尚有较大距离,还有很多问题尚未解决。(1)丛枝菌根的修复机理研究还不很清楚,尤其是要利用分子生物学技术开展分子水平的研究。AM 真菌如何影响植物对重金属的吸收或运输、迁移或积累等过程?这些过程最终可能体现在植物或菌根内相关基因的表达上,AM 真菌很可能参与调控这些基因的表达,但目前相关研究还不多,也不够深入。(2)AM 真菌与其它有益微生物之间相互作用也要深入研究,多种微生物复合作用于植物修复时,哪些参与改变了重金属的有效性?哪些参与改善了植物营养状况?是“各负其责”,还是“分工合作”?有必要深入研究它们间的相互关系。(3)AM 真菌等微生物在与化学螯合剂等修复增效剂复合施用时要考虑到增效剂的施用量。一般说来,微生物对重金属有脱毒作用,而螯合剂则增加重金属的毒性,如何优选螯合剂并协调二者间的关系,使它们能发挥出最佳效果?这是很重要的课题。(4)在筛选高效 AM 真菌和其它有益微生物菌种时,要针对植物的生物学特性,如植物能否固氮,菌根依赖性的强弱,对重金属胁迫的耐性等等,还要考虑到重金属的毒性和污染水平。(5)污染土壤中不同 AM 真菌属间、种间和种内对重金属的耐受性存在差异。在许多重金属与 AM 真菌相互作用的试验中仅考虑了一株或几株菌株,而实际上土壤中分布着众多不同种属的 AM 真菌,强化土著 AM 真菌群落可能会对菌根修复更有效。(6)温室盆栽试验条件和大田试验条件有很大差异,盆栽试验的结果需要经过大田试验验证才能确认各种调控措施是否有效。(7)现在很多土壤的污染情况非常复杂,有多种重金属复合污染,也有无机物有机物复合污染,未来生物修复可能要向复合污染修复方向发展,这时综合利用 AM 真菌等微生物及化学螯合剂等多种修复强化措施就显得尤为重要。

尽管面临很多挑战,但丛枝菌根与植物修复的研究也存在很多机遇。首先,在环保意识和可持续发展思想被普遍接受的今天,生物修复技术越来越得到人们的认可。植物修复技术的环保作用明显,不易造成再次污染,生态风险小,且应用简便,经济实惠,有着很大的发展空间。其次,AM 真菌资源丰富、数量庞大,而且生物学特性各异,分布于包括重金属污染土壤在内的各种逆境环境中,这为筛选优良菌种提供了可能。另外分子生物学技术的发展也为构建高效修复污染土壤的基因工程菌和转基因植物提供了可能,原先不能被 AM 真菌侵染的植物在改造后也有可能与 AM 真菌高效共生。总之,丛枝菌根在植物修复重金属污染土壤中的研究值得更多的关注,将取得更大的发展。

References :

- [1] Wang F Y, Lin X G, Zhou J M. Arbuscular mycorrhiza and soil rehabilitation. *Soils*, 2004, 36 (3): 251—257.
- [2] Gaur A, Adholeya A. Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils. *Curr Sci*, 2004, 86: 528—534.
- [3] Bradley R, Burt A J, Read D J. Mycorrhizal infection and resistance to heavy metal toxicity in *Calluna vulgaris*. *Nature*, 1981, 292: 335—337.
- [4] Leyval C, Turnau K, Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. *Mycorrhiza*, 1997, 7: 139—153.
- [5] Jamal A, Ayub N, Usman M, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi enhance zinc and nickel uptake from contaminated soil by soybean and lentil. *Int J Phytorem*, 2002, 4: 205—221.
- [6] Khan A G. Vetiver grass as an ideal phytosymbiont for Glomalin fungi for ecological restoration of derelict land. In: Truong P, Hanping X. (eds.) *Proceedings of the third international conference on vetiver and exhibition: vetiver and water*. Beijing: China Agricultural Press, 2003. 466—474.
- [7] del Val C, Barea J M, Azcon-Aguilar C. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungus populations in heavy-metal-contaminated soils. *Appl Environ Microbiol*, 1999, 65: 718—723.
- [8] Li X L, Feng G. *Arbuscular mycorrhizal ecology and physiology*. Beijing: Huawen Press, 2001. 1—358.

- [9] Weissenhorn I, Leyval C, Berthelin J. Cd-tolerant arbuscular mycorrhizal (AM) fungi from heavy-metal polluted soils. *Plant Soil*, 1993, 157 :247—256.
- [10] Weissenhorn I, Glashoff A, Leyval C, *et al.* Differential tolerance to Cd and Zn of arbuscular mycorrhizal (AM) fungal spores isolated from heavy metal-polluted and unpolluted soils. *Plant Soil*, 1994, 167 :189—196.
- [11] del Val C, Barea J M, Azcon-Aguilar C. Assessing the tolerance to heavy metals of arbuscular mycorrhizal fungi isolated from sewage sludge-contaminated soils. *Appl Soil Ecol*, 1999, 11 :261—269.
- [12] Stahl P D, Williams S E. Oil shale process water affects activity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium* four years after application to soil. *Soil Biol Biochem*, 1986, 18 :451—455.
- [13] Bartolome-Esteban H, Schenck N C. Spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil aluminum saturation. *Mycologia*, 1994, 86 (2) :217—226.
- [14] Gildon A, Tinker P B. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and heavy metals in plants I. The effects of heavy metals on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol*, 1983, 95 :247—261.
- [15] Weissenhorn I, Leyval C, Berthelin J. Bioavailability of heavy metals and abundance of arbuscular mycorrhiza in a soil polluted by atmospheric deposition from a smelter. *Biol Fertil Soils*, 1995, 19 :22—28.
- [16] Turnau K, Ryszka P, Gianinazzi-Pearson V, van Tuinen D. Identification of arbuscular mycorrhizal fungi in soils and roots of plants colonizing zinc wastes in southern Poland. *Mycorrhiza*, 2001, 10 :169—174.
- [17] Leyval C, Singh B R, Joner E J. Occurrence and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in some Norwegian soils influenced by heavy metals and soil properties. *Water Air Soil Pollut*, 1995, 84 :203—216.
- [18] Meharg A A, Cairney J W G. Co-evolution of mycorrhizal symbionts and their hosts to metal contaminated environments. *Adv Ecol Res*, 1999, 30 :70—112.
- [19] Boyle M, Paul EA. Vesicular-arbuscular mycorrhizal associations with barley on sewage-amended plots. *Soil Biol Biochem*, 1988, 20 :945—948.
- [20] Pawlowska TE, Charvat I. Heavy-metal stress and developmental patterns of arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl Environ Microbiol*, 2004, 70 :6643—6649.
- [21] El-Kherbawy M, Angle J S, Heggo A, *et al.* Soil pH, rhizobia, and vesicular-arbuscular mycorrhizae inoculation effects on growth and heavy metal uptake of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Biol Fertil Soils*, 1989, 8 :61—65.
- [22] Dueck T A, Visser P, Ernst W H O, *et al.* Vesicular-arbuscular mycorrhizae decrease zinc toxicity to grasses growing in zinc-polluted soil. *Soil Biol Biochem*, 1986, 18 :331—333.
- [23] Dehn B, Schuepp H. Influence of VAM on the uptake and distribution of heavy metal in plants. *Agric Ecosyst Environ*, 1989, 29 :79—83.
- [24] Lerch K. Copper metallothionein, a copper binding protein from *Neurospora crassa*. *Nature*, 1980, 284 :368—370.
- [25] Gonzalez-Chavez M C, Carrillo-Gonzalez R, Wright S F, *et al.* The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environ Pollut*, 2004, 130 :317—323.
- [26] Gonzalez-Chavez C, Harris P J, Dodd J, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi confer enhanced arsenate resistance on *Holcus lanatus*. *New Phytol*, 2002, 155 :163—171.
- [27] Heggo A, Angle A, Chaney R L. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metal uptake by soybeans. *Soil Biol Biochem*, 1990, 22 :865—869.
- [28] Chen B D, Li X L, Tao H Q, *et al.* The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc. *Chemosphere*, 2003, 50 :839—846.
- [29] Rufyikiri G, Huysmans L, Wannijn J, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi can decrease the uptake of uranium by subterranean clover grown at high levels of uranium in soil. *Environ Pollut*, 2004, 130 (3) :427—436.
- [30] Diaz G, Azcon-Aguilar C, Honrubia M. Influence of arbuscular mycorrhizae on heavy metal (Zn and Pb) uptake and growth of *Lygeum spartum* and *Anthyllis cytisoides*. *Plant Soil*, 1996, 180 :241—249.
- [31] Al Agely A, Sylvia D M, Ma L Q. Mycorrhizae increase arsenic uptake by hyperaccumulator (*Pteris vittata* L.). *J Environ Qual*, 2005, 34 :2181—2186.
- [32] Davies Jr F T, Puryear J D, Newton R J, *et al.* Mycorrhizal fungi enhance accumulation and tolerance of chromium in sunflower (*Helianthus annuus*). *J Plant Physiol*, 2001, 158 :777—786.
- [33] Killham K, Firestone M K. Vesicular arbuscular mycorrhizal mediation of grass response to acid and heavy metal deposition. *Plant Soil*, 1986, 72 :39—48.
- [34] Weissenhorn I, Leyval C. Root colonization of maize by a Cd-sensitive and a Cd-tolerant *Glomus mosseae* and cadmium uptake in sand culture. *Plant Soil*, 1995, 175 :233—238.
- [35] Wang F Y, Lin X G, Yin R, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on the growth of *Elsholtzia splendens* and *Zea mays* and the activities of phosphatase and urease in a multi-metal-contaminated soil under unsterilized conditions. *Appl Soil Ecol*, 2006, 31 :110—119.
- [36] Turnau K, Kottke I, Oberwinkler F. Element localization in mycorrhizal roots of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn collected from experimental plots

- treated with cadmium dust. *New Phytol*, 1993, 123 : 313 — 324.
- [37] Tullio M, Pierandrei F, Salerno A, *et al.* Tolerance to cadmium of vesicular arbuscular mycorrhizae spores isolated from a cadmium-polluted and unpolluted soil. *Biol Fertil Soils*, 2003, 37 : 211 — 214.
- [38] Christie P, Li X L, Chen B D. Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc. *Plant Soil*, 2004, 261 : 209 — 217.
- [39] Janouskova M, Pavlikova D, Macek T, *et al.* Influence of arbuscular mycorrhiza on the growth and cadmium uptake of tobacco with inserted metallothionein gene. *Appl Soil Ecol*, 2005, 29 (3) : 209 — 214.
- [40] Zhang X H, Zhu Y G, Chen B D, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to the resistance of upland rice to combined metal contamination of soil. *J Plant Nutr*, 2005, 28 : 2065 — 2077.
- [41] Declerck S, de Boulois D H, Bivort C, *et al.* Extraradical mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus lamellosum* can take up, accumulate and translocate radiocaesium under root-organ culture conditions. *Environ Microbiol*, 2003, 5 (6) : 510 — 516.
- [42] de Boulois H D, Delvaux B, Declerck S. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the root uptake and translocation of radiocaesium. *Environ Pollut*, 2005, 134 (3) : 515 — 524.
- [43] Galli U, Schuepp H, Brunold C. Heavy metal binding by mycorrhizal fungi. *Physiol Plantarum*, 1994, 92 : 364 — 368.
- [44] Joner E J, Briones R, Leyval C. Metal-binding capacity of arbuscular mycorrhizal mycelium. *Plant Soil*, 2000, 226 : 227 — 234.
- [45] Chen B D, Christie P, Li X L. A modified glass bead compartment cultivation system for studies on nutrient and trace metal uptake by arbuscular mycorrhiza. *Chemosphere*, 2001, 42 : 185 — 192.
- [46] Gonzalez-Chavez C, DHaen J, Vangronsveld J, *et al.* Copper sorption and accumulation by the extraradical mycelium of different *Glomus* spp. (arbuscular mycorrhizal fungi) isolated from the same polluted soil. *Plant Soil*, 2002, 240 (2) : 287 — 297.
- [47] Tao H Q, Li X L, Zhang J L. Effects of VA-mycorrhizal infection on growth and nutrient uptake of red clover at different Zn supply levels. *Chin J Appl Environ Biol*, 1997, 3 (3) : 263 — 267.
- [48] Posta K, Marschner H, Romheld V. Manganese reduction in rhizosphere of mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. *Mycorrhiza*, 1994, 5 : 119 — 124.
- [49] Kothari S K, Marschner H, Romheld V. Contribution of the VAM hyphae in acquisition of phosphorus and zinc by maize grown in a calcareous soil. *Plant Soil*, 1991, 131 : 177 — 185.
- [50] Kothari S K, Marschner H, Romheld V. Effect of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and microorganisms on manganese reduction in the rhizosphere and manganese concentrations in maize (*Zea mays* L.). *New Phytol*, 1991, 117 : 649 — 655.
- [51] Arines J, Porto M E, Vilarino A. Effect of manganese on vesicular-arbuscular mycorrhizal development in red clover plants and on soil Mn-oxidizing bacteria. *Mycorrhiza*, 1992, 1 : 127 — 131.
- [52] Liao J P, Lin X G, Cao Z H, *et al.* Effect of interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and heavy metals on microbial populations and phosphatase activities in the maize rhizosphere. *Chin J Appl Environ Biol*, 2002, 8 (4) : 408 — 413.
- [53] Li X L, Christie P. Changes in soil solution Zn and pH and uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal red clover in Zn contaminated soil. *Chemosphere*, 2001, 42 : 201 — 207.
- [54] Kothari S K, Marschner H, George E. Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytol*, 1990, 116 : 303 — 311.
- [55] Ricken B, Hofner W. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on heavy metal tolerance of alfalfa (*Medicago sativa* L.) and oat (*Avena sativa* L.) on a sewage-sludge treated soil. *Z Pflanzenernahr Bodenk*, 1996, 159 : 189 — 194.
- [56] Galli U, Schuepp H, Brunold C. Thiols of Cu-treated maize plants inoculated with the arbuscular-mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Physiol Plantarum*, 1995, 94 : 247 — 253.
- [57] Repetto O, Bestel-Corre G, Dumas-Gaudot E, *et al.* Targeted proteomics to identify cadmium-induced protein modifications in *Glomus mosseae*-inoculated pea roots. *New Phytol*, 2003, 157 : 555 — 567.
- [58] Ouziad F, Hildebrandt U, Schmelzer E, *et al.* Differential gene expressions in arbuscular mycorrhizal-colonized tomato grown under heavy metal stress. *J Plant Physiol*, 2005, 162 : 634 — 649.
- [59] Burleigh S H, Kristensen B K, Bechmann I E. A plasma membrane zinc transporter from *Medicago truncatula* is up-regulated in roots by Zn fertilization, yet down-regulated by arbuscular mycorrhizal colonization. *Plant Mol Biol*, 2003, 52 : 1077 — 1088.
- [60] Gonzalez-Guerrero M, Azcon-Aguilar C, Mooney M, *et al.* Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family. *Fungal Gen Biol*, 2005, 42 (2) : 130 — 140.
- [61] Tonin C, Vandenkoornhuijsen P, Joner E J, *et al.* Assessment of arbuscular mycorrhizal fungi diversity in the rhizosphere of *Viola calaminaria* and effect of these fungi on heavy metal uptake by clover. *Mycorrhiza*, 2001, 10 : 161 — 168.
- [62] Joner E J, Leyval C. Uptake of ^{109}Cd by roots and hyphae of a *Glomus mosseae*/*Trifolium subterraneum* mycorrhiza from soil amended with high and low concentrations of cadmium. *New Phytol*, 1997, 135 : 353 — 360.
- [63] Joner E J, Leyval C. Time-course of heavy metal uptake and clover as affected by root density and different mycorrhizal inoculation regimes. *Biol*

Fertil Soils ,2001 ,33 :351 — 357.

[64] Zhu Y G , Christie P , Laidlaw A S. Uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal white clover from Zn-contaminated soil. Chemosphere ,2001 ,42 :193 — 199.

[65] Weissenhorn I , Leyval C , Belgy G , et al. Arbuscular mycorrhizal contribution to heavy metal uptake by maize (*Zea mays* L.) in pot culture with contaminated soil. Mycorrhiza ,1995 ,5 :245 — 251.

[66] Citterio S , Prato N , Fumagalli P , et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* induces growth and metal accumulation changes in *Cannabis sativa* L. . Chemosphere ,2005 ,59 :21 — 29.

[67] Wang F Y , Lin X G , Yin R. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and Cu uptake of *Elsholtzia splendens*. Environ Sci ,2005 ,26 (5) :174 — 180.

[68] Davies F T , Puryear J D , Newton R J , et al. Mycorrhizal fungi increase chromium uptake by sunflower plants : Influence on tissue mineral concentration , growth , and gas exchange. J Plant Nutr ,2002 ,25 :2389 — 2407.

[69] Sommer P , Burguera G , Wieshammer G , et al. Effects of mycorrhizal associations on the metal uptake by willows from polluted soils : Implication for soil remediation by phytoextraction. Wien : Jahrestagung der sterreichischen Bodenkundlichen Gesllschaft ,2002.

[70] Turnau K , Mesjasz-Przybylowicz J. Arbuscular mycorrhiza of *Berkheya coddii* and other Ni-hyperaccumulating members of Asteraceae from ultramafic soils in South Africa. Mycorrhiza ,2003 ,13 :185 — 190.

[71] Liu Y , Zhu Y G , Chen B D , et al. Influence of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on uptake of arsenate by the As hyperaccumulator fern *Pteris vittata* L. Mycorrhiza ,2005 ,15 (3) :187 — 192.

[72] Leung H M , Ye Z H , Wong M H. Interactions of mycorrhizal fungi with *Pteris vittata* (As hyperaccumulator) in As-contaminated soils. Environ Pollut ,2006 ,139 (1) :1 — 8.

[73] Arriagada C A , Herrera M A , Garcia-Romera I , et al. Tolerance to Cd of soybean (*Glycine max*) and eucalyptus (*Eucalyptus globulus*) inoculated with arbuscular mycorrhizal and saprobe fungi. Symbiosis ,2004 ,36 (3) :285 — 299.

[74] Arriagada C A , Herrera M A , Ocampo J A. Contribution of arbuscular mycorrhizal and saprobe fungi to the tolerance of *Eucalyptus globulus* to Pb. Water Air Soil Pollut ,2005 ,166 :31 — 47.

[75] Vivas A , Azcon R , Biro B , et al. Influence of bacterial strains isolated from lead-polluted soil and their interactions with arbuscular mycorrhizae on the growth of *Trifolium pratense* L. under lead toxicity. Can J Microbiol ,2003 ,49 :577 — 588.

[76] Orlowska E , Ryszka P , Jurkiewicz A , et al. Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) strains in colonisation of plants involved in phytostabilisation of zinc wastes. Goederma ,2005 ,129 :92 — 98.

[77] Chen B D , Roos P , Borggaard O K , et al. Mycorrhiza and root hairs in barley enhance acquisition of phosphorus and uranium from phosphate rock but mycorrhiza decreases root to shoot uranium transfer. New Phytol ,2005 ,165 :591 — 598.

[78] Chen B D , Jakobsen I , Roos P , et al. Effects of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on uranium uptake and accumulation by *Medicago truncatula* L. from uranium-contaminated soil. Plant Soil ,2005 ,275 :349 — 359.

[79] Chen B D , Zhu Y G , Smith F A. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on uranium and arsenic accumulation by Chinese brake fern (*Pteris vittata* L.) from a uranium mining-impacted soil. Chemosphere ,2006 ,62 :1464 — 1473.

[80] Rufyikiri G , Declerck S , Thiry Y. Comparison of ²³³U and ³³P uptake and translocation by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* in root organ culture conditions. Mycorrhiza ,2004 ,14 (3) :203 — 207.

[81] de Boulois H D , Leyval C , Joner E J , et al. Use of mycorrhizal fungi for the phytostabilisation of radio-contaminated environment (European project MYRRH) : Overview on the scientific achievements. Radioprotection ,2005 ,40 (Suppl.1) :41 — 46.

参考文献：

[1] 王发园 ,林先贵 ,周健民. 丛枝菌根与土壤修复. 土壤 ,2004 ,36 (3) :251 ~ 257.

[8] 李晓林 ,冯固. 丛枝菌根生态生理. 北京 : 华文出版社 ,2001. 1 ~ 358.

[47] 陶红群 ,李晓林 ,张俊铃. 锌污染条件下 VA 菌根对三叶草生长和元素吸收的影响. 应用环境与生态学报 ,1997 ,3 (3) :263 ~ 267.

[52] 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. 应用与环境生物学报 ,2002 ,8 (4) :408 ~ 413.

[67] 王发园 ,林先贵 ,尹睿. 丛枝菌根真菌对海州香薷生长及其铜吸收的影响. 环境科学 ,2005 ,26 (5) :174 ~ 180.