

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第33卷 第13期 Vol.33 No.13 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 13 期 2013 年 7 月 (半月刊)

目次

前沿理论与学科综述

- 强度干扰后退化森林生态系统中保留木的生态效应研究综述..... 缪 宁,刘世荣,史作民,等 (3889)
- AM 真菌对重金属污染土壤生物修复的应用与机理..... 罗巧玉,王晓娟,林双双,等 (3898)

个体与基础生态

- 东灵山不同林型五角枫叶性状异速生长关系随发育阶段的变化..... 姚 婧,李 颖,魏丽萍,等 (3907)
- 不同温度下 CO₂ 浓度增高对坛紫菜生长和叶绿素荧光特性的影响..... 刘 露,丁柳丽,陈伟洲,等 (3916)
- 基于 LULUCF 温室气体清单编制的浙江省杉木林生物量换算因子..... 朱汤军,沈楚楚,季碧勇,等 (3925)
- 土壤逐渐干旱对菖蒲生长及光合荧光特性的影响..... 王文林,万寅婧,刘 波,等 (3933)
- 一株柠条内生解磷菌的分离鉴定及实时荧光定量 PCR 检测..... 张丽珍,冯利利,蒙秋霞,等 (3941)
- 一个年龄序列巨桉人工林植物和土壤生物多样性..... 张丹桔,张 健,杨万勤,等 (3947)
- 不同饵料和饥饿对魁蚶幼虫生长和存活的影响..... 王庆志,张 明,付成东,等 (3963)
- 禽畜养殖粪便中多重抗生素抗性细菌研究..... 祁诗月,任四伟,李雪玲,等 (3970)
- 链状亚历山大藻赤潮衰亡的生理调控..... 马金华,孟 希,张 淑,等 (3978)
- 基于环境流体动力学模型的浅水草藻型湖泊水质数值模拟..... 李 兴,史洪森,张树礼,等 (3987)

种群、群落和生态系统

- 干旱半干旱地区围栏封育对甘草群落特征及其分布格局的影响..... 李学斌,陈 林,李国旗,等 (3995)
- 宁夏六盘山三种针叶林初级净生产力年际变化及其气象因子响应..... 王云霓,熊 伟,王彦辉,等 (4002)
- 半干旱黄土区成熟柠条林地土壤水分利用及平衡特征..... 莫保儒,蔡国军,杨 磊,等 (4011)
- 模拟酸沉降对鼎湖山季风常绿阔叶林地表径流水化学特征的影响..... 丘清燕,陈小梅,梁国华,等 (4021)
- 基于改进 PSO 的洞庭湖水源涵养林空间优化模型..... 李建军,张会儒,刘 帅,等 (4031)
- 外来植物火炬树水浸液对土壤微生物生态系统的化感作用..... 侯玉平,柳 林,王 信,等 (4041)
- 崇明东滩抛荒鱼塘的自然演替过程对水鸟群落的影响..... 杨晓婷,牛俊英,罗祖奎,等 (4050)
- 三峡水库蓄水初期鱼体汞含量及其水生食物链累积特征..... 余 杨,王雨春,周怀东,等 (4059)
- 元江鲤种群遗传多样性..... 岳兴建,邹远超,王永明,等 (4068)

景观、区域和全球生态

- 中国西北干旱区气温时空变化特征..... 黄 蕊,徐利岗,刘俊民 (4078)
- 集水区尺度下东北东部森林土壤呼吸的模拟..... 郭丽娟,国庆喜 (4090)
- 增氮对青藏高原东缘高寒草甸土壤甲烷吸收的早期影响..... 张裴雷,方华军,程淑兰,等 (4101)
- 基于生态系统服务的广西水生态足迹分析..... 张 义,张合平 (4111)
- 深圳市景观生态安全格局源地综合识别..... 吴健生,张理卿,彭 建,等 (4125)

庐山风景区碳源、碳汇的测度及均衡..... 周年兴,黄震方,梁艳艳 (4134)

气候变化对内蒙古中部草原优势牧草生长季的影响 李夏子,韩国栋,郭春燕 (4146)

民勤荒漠区典型草本植物马蔺的物候特征及其对气候变化的响应..... 韩福贵,徐先英,王理德,等 (4156)

血水草生物量及碳贮量分布格局..... 田大伦,闫文德,梁小翠,等 (4165)

5 种温带森林生态系统细根的时间动态及其影响因子 李向飞,王传宽,全先奎 (4172)

资源与产业生态

干旱胁迫下 AM 真菌对矿区土壤改良与玉米生长的影响..... 李少朋,毕银丽,陈咄圳,等 (4181)

城乡与社会生态

上海环城林带保健功能评价及其机制..... 张凯旋,张建华 (4189)

研究简报

北京山区侧柏林林内降雨的时滞效应 史 宇,余新晓,张佳音 (4199)

采伐剩余物管理措施对二代杉木人工林土壤全碳、全氮含量的长期效应
..... 胡振宏,何宗明,范少辉,等 (4205)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 326 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 35 * 2013-07



封面图说: 岳阳附近的水源涵养林及水系鸟瞰——水源涵养林对于调节径流,减缓水、旱灾害,合理开发利用水资源具有重要的生态意义。洞庭湖为我国第二大淡水湖,南纳湘、资、沅、澧四水,北由岳阳城陵矶注入长江,是长江上最重要的水量调节湖泊。因此,湖周的水源涵养林建设对于恢复洞庭湖调节长江中游地区洪水的功能,加强湖区生物多样性的保护是最为重要的举措之一。对现有防护林采取人为干扰的调控措施,改善林分空间结构,将有利于促进森林生态系统的正向演替,为最大程度恢复洞庭湖水源林生态功能和健康经营提供重要支撑。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201206260900

罗巧玉, 王晓娟, 林双双, 李媛媛, 孙莉, 金樑. AM 真菌对重金属污染土壤生物修复的应用与机理. 生态学报, 2013, 33(13): 3898-3906.

Luo Q Y, Wang X J, Lin S S, Li Y Y, Sun L, Jin L. Mechanism and application of bioremediation to heavy metal polluted soil using arbuscular mycorrhizal fungi. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(13): 3898-3906.

AM 真菌对重金属污染土壤生物修复的应用与机理

罗巧玉, 王晓娟, 林双双, 李媛媛, 孙莉, 金樑*

(兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 草地农业科技学院, 兰州 730020)

摘要:土壤重金属污染威胁人类健康和整个生态系统,而高效、低耗、安全的生物修复技术显示出了极大的应用潜力,特别是利用植物-微生物共生体增强生物修复效应的应用。丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhizae, AM)真菌是一类广泛分布于土壤生态系统中的有益微生物,能与 90% 以上的陆生高等植物形成共生体。研究发现,AM 真菌能够增强宿主植物对土壤中重金属胁迫的耐受性。当前,利用 AM 真菌开展重金属污染土壤的生物修复已经引起环境学家和生态学家的广泛关注。基于此,围绕 AM 真菌在重金属污染土壤生物修复作用中的最新研究进展,从物理性防御体系的形成、对植物生理代谢的调控、生化拮抗物质的产生、基因表达的调控等角度探究 AM 真菌在重金属污染土壤生物修复中的作用机理,以期利用 AM 真菌开展重金属污染的生物修复提供理论依据,并对本领域未来的发展和应用前景进行了展望。

关键词:丛枝菌根真菌;重金属;生物修复;胁迫

Mechanism and application of bioremediation to heavy metal polluted soil using arbuscular mycorrhizal fungi

LUO Qiaoyu, WANG Xiaojuan, LIN Shuangshuang, LI Yuanyuan, SUN Li, JIN Liang*

State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, School of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: Heavy-metal pollution in soil is a major threat to human health and the whole ecosystem, while bioremediation has become a promising option to recover the contaminated soils for its effective, non-intrusive and inexpensive. In particular, the application of symbiotic micro-organisms such as mycorrhizal fungi to enhance bioremediation efficiency has been paid more and more attention. Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi are one of the widely spread micro-organisms, which could form symbionts with most of the vascular plants in natural or artificial ecosystem. It has demonstrated that AM symbionts could increase the stressed ability of host plants in heavy metal polluted soil. Nowadays, using bioremediation methods to recovery heavy metal polluted soils with AM fungi has been one of the hotspots in environmental and ecological science. In order to review the physiological and molecular mechanism of heavy metals tolerance induced by AM fungi, four strategies were discussed in this paper: 1) the physical defense system formation, 2) the regulation to physiological metabolism of plants, 3) the production of biochemical antagonist material and 4) the regulation of gene expression. On the basis of this, this paper indicated that the possibility of using the system of AM-soil microbiology-host plant for remediation of heavy metals polluted soil in the future. For this purpose, to enhance the studies below would be necessary: 1) molecular mechanisms that AM fungi regulate heavy metal uptake and translocation; 2) phytoremediation of polymetal-contaminated soils through selection of heavy metal tolerant AM fungi strains by genetic engineering; 3) the combination of other remediation techniques and AM-assisted bioremediation.

基金项目:国家自然科学基金项目(31270558); 国家公益性行业(农业)科研专项经费(201203041); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2013-86)资助

收稿日期:2012-06-26; 修订日期:2012-10-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liangjin@lzu.edu.cn

Key Words: arbuscular mycorrhizal fungi; heavy metal; bioremediation; stress

随着化肥、农药的大量施用和工业的迅速发展,土壤污染日益严重^[1]。土壤中许多污染物如重金属不能被土壤微生物分解,只能在环境中迁移、转化,并不断积累。当环境中重金属浓度达到一定限度时就会对土壤—植物系统产生毒害效应,进而通过食物链危害人类的生命健康。因此,土壤污染已成为全球关注的重大环境问题之一,重金属污染土壤的修复治理已经成为环境科学和生态研究的热点与难点之一。

生物修复是近年来国际上兴起的一项具有广阔应用前景的治理污染土壤的全新技术,是指在一定条件下利用植物、动物和微生物吸收、降解、转化土壤和水体中的污染物,使环境中的污染物浓度降低到可接受的水平^[2]。因生物修复具有高效低耗、方便简洁、保持水土和美化环境等诸多优点,已经引起土壤学家、植物学家和环境科学家的广泛关注。

丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhizae, AM)是土壤生态系统中一种同时具有植物根系和微生物特性的互惠共生体^[3]。AM 真菌能与地球上 90% 以上的陆生维管植物根系建立共生关系,形成“菌根”结构。菌根共生体的形成能促进宿主植物对土壤中 P、N、K、Zn、Fe、Cu、Ca 等矿质元素的吸收,改善植物营养状况,提高植物产量,改进产品品质^[4],并可提高干旱、盐渍胁迫生境中植物根系对水分的利用效率^[5-6]。研究表明,AM 真菌能够显著提高宿主植物在重金属污染土壤中的耐受能力^[7-10]。长期生长于胁迫环境中的植物经过一段时间的适应,会逐渐具备耐受胁迫的能力,这种能力对植物的生长发育起着非常重要的作用,AM 真菌能够促进宿主植物提高对重金属胁迫的耐受性,减轻重金属对植物生长造成的危害。因而,研究利用 AM 真菌提高植物对重金属胁迫的耐受性,以及利用 AM 真菌优化重金属污染土壤的生物修复具有重要的理论和应用价值。基于此,本文就近年来国内外有关 AM 真菌与生物修复之间的相互关系,以及 AM 真菌与宿主植物对重金属胁迫的耐受机制进行综述,同时对 AM 真菌在生物修复中未来的应用前景进行展望。

1 AM 真菌对宿主植物耐受重金属胁迫的影响

1981 年 Bradley 等^[11]在《Nature》上首次报道了外生菌根真菌能够降低植物对过量 Cu 和 Zn 的吸收,以此为起点,目前有关菌根真菌对重金属污染修复及其对宿主植物耐受性的研究日益增多,其中以 AM 真菌的研究最多。在重金属污染条件下,AM 真菌能够帮助宿主植物减少对重金属的吸收来避免伤害,或是通过促进宿主植物提高对重金属的耐受性来适应重金属的胁迫^[12-13]。AM 真菌与重金属污染的研究涉及重金属污染条件下的菌根生理、生态、细胞、分子等多个方面。研究发现,在重金属胁迫条件下,AM 真菌侵染宿主植物后能够降低植株体内(尤其是地上部分)重金属的含量,从而有利于植株的正常生长。Słomka 等^[12]发现 AM 真菌能够帮助三色堇(*Viola tricolor*)降低对重金属的吸收从而保护植株的组织和器官。Lins 等^[14]也发现接种幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)的银合欢(*Leucaena leucocephala*)植株地上部分 Cu 含量比不接种处理低。长喙田菁(*Sesbania rostrata*)、田菁(*Sesbania cannabina*)和紫花苜蓿(*Medicago sativa*)接种 AM 真菌后,根中 Cu、Zn、Pb 和 Cd 的含量相比地上部分显著提高^[15]。菌根化的香根草(*Vetiveria zizanioides*)体内重金属含量也明显降低^[16]。以上结果说明 AM 真菌对重金属进行了固定、隔离,减少了重金属向地上部分的转移。

另一方面,也有研究发现,在重金属污染条件下,AM 真菌侵染宿主植物后不会减少植株对重金属的吸收,但是能够提高植株对重金属的耐受性,从而帮助植物在较高浓度重金属水平下存活。通过对不同植物与重金属的研究发现,接种 AM 真菌能够促进植物的形态建成,增加对 Zn^[17]、Pb^[13, 18]、Cu^[19]、As^[20]和 Cd^[21]等重金属胁迫的耐受性。Jamal 等^[22]对重金属污染土壤上的大豆(*Glycine max*)和小扁豆(*Lens culinaris*)进行研究,发现接种 AM 真菌能提高这两种植物对 Zn 和 Ni 的吸收,并因此提出了菌根修复(Mycorrhizoremediation)的概念。接种明球囊霉(*Glomus clarum*)、珠状巨胞囊霉(*Gigaspora margarita*)、无梗囊霉(*Acaulospora* sp.)的混合接种物有利于阿拉比卡豆(*Coffea arabica*)在高浓度 Cu、Zn 环境中的生存,同时促进了植株对 Cu 和 Zn 的吸收^[19]。龙葵(*Solanum nigrum*)接种近明球囊霉(*Glomus claroideum*)后,龙葵根、茎、叶中 Zn 的积累量分别

增加了 58%、44% 和 120% ;接种根内球囊霉 (*Glomus intraradices*) 后,龙葵根、茎、叶中 Zn 的积累量分别增加了 54%、39% 和 122%^[23]。通过分室培养技术发现,蜈蚣草 (*Pteris vittata*) 植株接种摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*) 后,植株叶和根中 As 含量显著增加^[24]。Leung 等人^[25] 也发现土著 AM 真菌能够帮助蜈蚣草 (*Pteris vittata*) 增加对 P 的吸收,维持正常的生长,并促进植株对 As 的吸收。接种幼套球囊霉 (*Glomus etunicatum*) 的洋刀豆 (*Canavalia ensiformis*) 植株组织中 Zn 含量增加,生物量增加,根瘤数增加^[26]。AM 真菌通过直接刺激宿主植物提高对重金属胁迫的耐受性,或通过促进宿主植物生长、增加其生物量,减少体内重金属的浓度,以此来适应重金属胁迫环境。

还有部分研究发现,在重金属毒害条件下,AM 真菌对植株的生长及重金属的吸收量没有显著影响。Jankong 和 Visoottiviset^[27] 报道,接种摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*)、根内球囊霉 (*Glomus intraradices*) 和幼套球囊霉 (*Glomus etunicatum*) 的混合菌剂不会影响超累积植物粉叶蕨 (*Pityrogramma calomelanos*) 和非超累积植物万寿菊 (*Tagetes erecta*) 的生长及对 As 的吸收量。同时,在外界重金属浓度高时,AM 真菌抑制宿主植物生长产生负效应,如 Chen 等^[28] 研究发现,蜈蚣草 (*Pteris vittata*) 接种 AM 真菌后植株生长受到抑制,且对植物组织中 As 浓度没有影响。

AM 真菌对植物的保护作用因 AM 真菌种类、宿主植物生理生化特性、重金属种类、重金属离子形式和浓度、生长基质 (pH、氧化还原状况、质地、有机质含量、根系分泌物、根际微生物和根际矿物质等) 及外界环境条件等因素而异。总的来说,AM 真菌不仅自身具有耐受重金属毒害的能力,而且可以通过直接作用或间接作用影响宿主植物的生长、重金属的吸收及转运,提高宿主植物对重金属毒害的耐受性。

2 AM 真菌生物修复重金属污染土壤的机理

AM 真菌能够在一定程度上提高宿主植物对重金属毒害的耐受性,分析其相关的机理主要包括形成物理防御体系、调控植物的生理代谢活动、产生生化拮抗物质和调控相关抗性基因表达等方法。

2.1 形成物理性防御体系

AM 真菌菌丝体表面重金属离子交换作用及螯合物的形成^[29],真菌细胞壁组分如几丁质等对重金属的钝化固定^[30],真菌体内有机酸根离子或无机酸根离子与重金属形成沉淀^[31]等作用,均可使土壤中的重金属固化,移动性减弱,从而有效降低重金属对宿主植物的毒害性 (图 1)。研究表明,菌根化玉米 (*Zea mays*) 籽苗中 Pb 主要存在于菌丝细胞壁、菌丝内腔细胞膜、菌丝内腔和液泡内腔膜,因此植株体内 Pb 含量减少,缓解了 Pb 对玉米幼苗的毒害作用^[13]。

AM 真菌菌丝外表面是限制重金属进入菌丝的第一道屏障。菌丝体对重金属具有很强的生物吸附潜力,而且对不同金属元素表现出不同的吸附特异性。菌丝体的这种特异性吸附对重金属离子进入宿主植物具有“过滤效应”,可以避免过量重金属离子进入植物根系,保证矿质元素吸收的平衡,提高宿主植物对重金属的综合耐受性。陈保冬等^[32] 应用玻璃珠分室培养系统,研究了离体真菌菌丝体对 Cd、Mn、Zn 等金属离子的吸附特征,发现真菌菌丝体对各金属离子的吸附能力显著,可分别吸附相当于自身干物质重 13.3% 的 Cd、1.6% 的 Mn 和 2.8% 的 Zn。

AM 真菌细胞壁及原生质膜是降低重金属离子毒害的第二道屏障 (图 1)。菌根细胞壁及原生质膜组分如黑色素、几丁质、纤维素及其衍生物均能与重金属结合,其中几丁质可以结合 90% 的外源重金属。在重金属污染环境中,AM 真菌能够把重金属固定到根内或根外菌丝细胞壁和原生质膜中,以减缓重金属的危害效应^[33]。

AM 真菌体内所有能够与重金属形成晶体或沉淀的物质是解除重金属毒性的第三道屏障 (图 1)。当土壤中的重金属达到毒害水平时,真菌组织中的聚磷酸、有机酸和真菌细胞壁分泌的粘液等均能结合过量的重金属元素,减少重金属向地上部的转移而达到解毒作用。研究发现,AM 真菌在菌丝体内可能通过提供结合重金属的位点,将重金属区域化至菌根细胞内,对豌豆 (*Pisum sativum*) 接种 AM 真菌能激活用于编码多种植物螯合肽合成酶的基因^[34]。过量重金属环境中菌根依赖性植物可以把 Cu 积累在菌丝体内,以此来抑制污染

物向地上部分的转移^[19]。AM 真菌菌丝体内积累的 Cd 含量是植株根系中的 10—20 倍,从而可以有效的缓解 Cd 对植物的毒害作用^[35]。

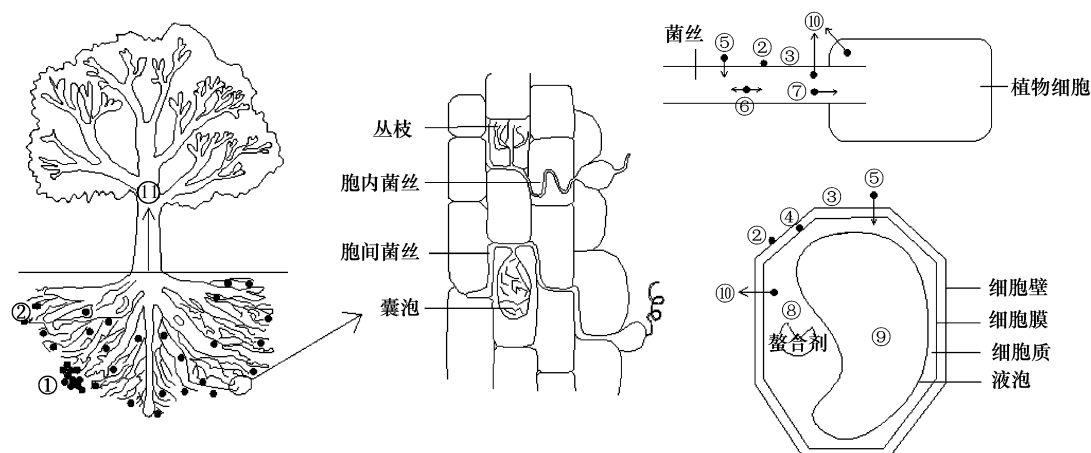


图1 AM 真菌-植物共生体对重金属进行生物修复的作用机制示意图

Fig. 1 Schematic diagram of heavy metal detoxification mechanisms in arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis with plants

① 植物根系/菌根分泌的螯合物与重金属产生絮凝作用;② 植物根系/菌根表面(即细胞壁)对重金属的吸附作用;③ 植物根系/菌根细胞壁对重金属的屏障作用;④ 进入细胞壁的重金属被固定原生质膜上;⑤ 植物根系/菌根细胞膜上的运输体将重金属选择性吸收到细胞内;⑥ AM 真菌菌丝中的重金属运输体;⑦ AM 真菌上的膜转运蛋白通过主动/被动运输将重金属运输到植物细胞内;⑧ 重金属离子与细胞基质中的聚磷酸、蛋白质、氨基酸、有机/无机螯合剂形成沉淀;⑨ 将重金属区域化到细胞液泡中;⑩ 将细胞内的重金属通过代谢作用主动排出;⑪ 重金属向植物地上部分转移并积累

2.2 调控植物的生理代谢活动

2.2.1 改善宿主植物营养状况

接种 AM 真菌能够改善植物磷元素吸收和矿质营养的结论是毋庸置疑的。土壤中 AM 真菌菌丝体相互交错形成的庞大菌丝网,不仅扩大了根系对营养元素和水分的吸收范围,而且对不同植物间的养分和水分进行再分配,使宿主植物在一定程度上获得了另一条有效的养分、水分传输途径^[36]。研究表明,在重金属胁迫条件下,接种 AM 真菌能够增强植物对营养元素和水分的吸收,增强叶片的光合作用,促进植物生长,提高植株生物量^[37]。生长于 Zn、Cu 污染土壤中的阿拉比卡豆(*Coffea arabica*)接种菌根后体内 P、K、S、Mn、Ca、Mg 等元素含量升高^[19]。Cu²⁺、Mn²⁺、Cd²⁺、Zn²⁺、Pb²⁺等重金属离子都可与磷酸根(HPO₄²⁻、H₂PO₄⁻)发生反应,使土壤溶液中磷酸根的有效性降低,造成植物吸 P 困难,而菌根植物可利用地下庞大的菌丝体网络改善对 P 元素的吸收。de Andrade 等^[21]证实重金属污染土壤中 AM 真菌在改善宿主植物 P 元素的吸收中作用显著。

AM 真菌能够增加宿主植物体内叶绿素含量、改善叶片气孔传导率和蒸腾速率,进而提高植物净光合速率。AM 真菌能够通过改变植物内源激素,尤其是细胞分裂素的含量,来影响气孔开度^[38]。对生长于 Pb 污染土壤上的香根草(*Chrysopogon zizanioides*)接种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)能够显著增加植株体内叶绿素和小分子物质硫醇的含量,使光合作用增强,植物生物量提高^[39]。

2.2.2 改变植物根系形态

AM 真菌的侵染能够增强根系细胞壁的木质化,使宿主植物根尖表皮加厚、细胞层数增多,促进根系的生长、分枝,改变根系形态结构,从而影响重金属进入根系的进程(图1),如菌根化的牧豆树(*Prosopis juliflora*)根长可以增加 44%—76%^[40]。高浓度 Cu(150mg/kg)污染土壤中,接种菌根后玉米(*Zea mays*)根系的生物量和根长均显著增高,其根系生物量可以提高 108.14%,根长增加 58.18%^[41]。蚕豆(*Vicia faba*)接种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)促进根系生长,且根长增加幅度在 145% 以上,显著影响植株对重金属的吸收和转移^[42]。陈保冬等^[32]发现 AM 真菌侵染能够在一定程度上改变根系的生物吸附特性,增强根系固持重金属的能力,使重金属在宿主植物器官水平上的“区隔化”得到强化。

2.2.3 改变根际环境的理化状况

AM 真菌使宿主植物根际土壤 pH 和氧化还原电位(Eh)、根系分泌物、根际微生物群落结构等发生变化,从而影响重金属的移动性和生物有效性,增强宿主植物对重金属胁迫的抗性(图 1)。接种苏格兰球囊霉(*Glomus caledonium*)的玉米(*Zea mays*)根系土壤 pH 值显著升高,而生物有效态 Cu 浓度显著降低^[41]。根际微生物大大促进植物根系分泌物的释放,反之,根系分泌物也为根际微生物提供能源和光合产物。对生长于重金属污染土壤上的牧豆树(*Prosopis juliflora*)根系土壤细菌和菌根的小亚基 RNA 进行变性梯度凝胶电泳(DGGE)分析发现,接种 AM 真菌能够改变牧豆树根际微生物的群落结构,增加细菌、AM 真菌等的生物多样性^[40]。根际和根面的微生物细胞壁或孢外粘质对重金属具有一定的吸附作用。有毒重金属被贮存在微生物细胞的不同部位或被结合到胞外基质中,通过代谢将这些离子沉淀或螯合,从而避免过量重金属进入植物体。

研究表明,菌根能显著提高宿主植物根际 Mn-氧化细菌数量,抑制 Mn-还原细菌的生成^[43]。菌根际 Mn-还原细菌数量减少或 Mn-氧化细菌数量增加,导致对 Mn 的还原能力降低,减少植物对 Mn 的吸收,缓解 Mn 对植物的毒害作用。但 2007 年 Nogueira 等人^[44]研究发现,污染土壤上接种了幼套球囊霉(*Glomus etunicatum*)和大果球囊霉(*Glomus macrocarpum*)的菌根圈中 Mn-还原细菌数分别是低 P(30mg/kg)且不接 AM 真菌处理土壤中的 45 倍和 30 倍。相反,接种 AM 真菌的植株菌根根围中 Mn-氧化细菌数量比不接种 AM 真菌的植株根际中减少 45%。菌根根际或非菌根根际中 Mn-还原细菌与 Mn-氧化细菌的平衡受到土壤、AM 真菌、宿主植物特性的综合影响,因此菌根根际或非菌根根际中 Mn-还原细菌与 Mn-氧化细菌的平衡尚需进一步研究。

2.3 产生生化拮抗物质

2.3.1 次生代谢物质的合成

接种 AM 真菌会导致宿主植物生理代谢的调节和次生代谢产物的变化。AM 真菌的根内菌丝和根外菌丝表面能够产生球囊霉素、有机酸、多胺等多种化学物质。重金属污染环境中的 AM 真菌能够分泌胞外化合物球囊霉素,球囊霉素属能够与 Cu、Cd、Pb 和 Zn 等重金属发生络合反应,帮助宿主植物减少对重金属的吸收^[45-46](图 1)。在含有高浓度 Cu 和 Zn 的尾矿土壤中,菌根植物根际球囊霉素相关蛋白(GRSP)含量增多,同时螯合态的 Cu 和 Zn 含量也增加^[47]。GRSP 对不同的重金属具有不同的固持能力,而且在相同条件下可能会优先固定某些重金属元素。含 Pb、Zn 的重污染土壤上,GRSP 固定 Pb 的量与基质中总 Pb 浓度具有显著的正相关性,但与基质中 Zn 浓度具有负相关性,证明 GRSP 优先固定土壤中的 Pb^[46]。土壤中 GRSP 的含量与土壤有机碳(SOC)存在正相关性^[46, 48],而 SOC 又可固定土壤中的重金属,减少宿主植物根际有效态重金属的浓度。Gadkar 和 Rillig^[49]发现,球囊霉素和热休克蛋白 60 之间具有很高的同源性,热休克蛋白 60 是一种逆境蛋白,高浓度重金属胁迫下球囊霉素和热休克蛋白 60 的超表达已经引起广泛关注。污染土壤上的银白杨(*Populus alba*)克隆株接种 AM 真菌后植株叶片中共轭多胺的含量增加^[50],这些轭化物主要是苯胺,它是多胺的共价键与羧基肉桂酸的产物,类似于金属螯合剂或抗氧化剂,能够对重金属污染环境中的宿主植物起到保护作用。

2.3.2 影响防御酶活性、调节重金属诱导蛋白的合成

重金属胁迫条件下,进入植物细胞的金属离子能够通过氧化还原反应诱导植物体内产生响应,生成自由基,进而导致细胞产生氧化损伤。保护宿主植物免受重金属诱导产生的氧化胁迫是菌根共生体蛋白质保护宿主植物的主要机理之一^[7, 51](图 1)。

菌根共生体可以通过影响宿主植物体内某些酶或激素的活性,进而启动抗氧化系统;或合成某种应激蛋白或植物络合素,以此与重金属螯合,进而抵御宿主植物体内的氧化反应。重金属(Cu、Zn、Pb、Cd)复合污染土壤上,蚕豆(*Vicia faba*)接种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)后地上和地下部分的过氧化物酶(POD)活性显著增强^[42]。接种摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)也能够显著提高葡萄(*Cabernet sauvignon*)根系中的多酚氧化酶(PPO)、过氧化物酶(POD)和苯丙氨酸解氨酶(PAL)等次生代谢相关酶的活性,减轻 Cd 胁迫对植株细胞膜

的伤害^[52]。AM 真菌侵染后宿主植物地上部分和根系中硝态氮还原酶的含量增加、活性升高,促进宿主植物生长^[53]。Zn 污染土壤中菌根化阿拉比卡豆(*Coffea arabica*)叶片中脯氨酸含量显著增加^[19],脯氨酸是植物体内自由基的清除剂,也能直接与重金属进行螯合作用。虽然也有研究发现,应对重金属胁迫时 AM 真菌很少改变植株体内抗氧化酶的活性^[26]。但总体来看,重金属胁迫条件下,AM 真菌通过增强宿主植物体内超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等的活性清除植物细胞内的自由基,提高硝酸还原酶、谷氨酸合成酶的活性来改善氮代谢,增加植物体内脯氨酸和可溶性氨基酸的含量等以利于渗透调节,促进宿主产生酚类化合物、糖或氨基酸,防止蛋白质变性或保持蛋白质结构的稳定性和活性,或者通过抗氧化剂与重金属离子结合成螯合态,从而保护膜膜的完整性。

2.4 调控基因表达

研究发现,重金属胁迫条件下菌根植物与非菌根植物中某些重金属相关基因的表达存在差异,AM 共生体的形成能调节宿主植物体内某些与重金属吸收及转运相关基因的表达,从而影响宿主对重金属的耐性、吸收、运输、迁移或积累^[34, 51, 54]。通过 Northern 杂交发现,Zn 和 Cd 胁迫条件下接种和未接种 AM 真菌的两种番茄(*Solanum lycopersicum*)体内植物络合素合成酶的编码基因 *LePCS1*、金属硫蛋白基因 *Lemt1*、*Lemt3* 和 *Lemt4*,以及通用金属转运蛋白基因 *LeNramp2* 的 mRNA 表达均没有显著差异,但是未接种 AM 真菌的番茄 *Lemt2* 和 *LeNramp1* 基因表达强烈,而菌根化番茄中 *Lemt2* 及其它一系列与重金属运输有关的基因转录水平明显降低,因此推断在重金属胁迫条件下,仅一部分涉及缓解重金属毒害的基因进行了表达,而且可能因为菌根化的根系细胞中重金属离子浓度的降低使参与缓解重金属胁迫的基因表达量下调^[51]。在 Zn 污染土壤上,与截形苜蓿(*Medicago truncatula*)共生的根内球囊霉(*Glomus intraradices*)菌丝体中 4 种参与缓解 Zn 胁迫的相关基因成功表达^[7]。现已从 Zn 胁迫环境中的根内球囊霉(*Glomus intraradices*)根外菌丝中分离出 Zn 转运子(*GintZnT1*),该基因与保护根内球囊霉、缓解 Zn 毒害及 Zn 的区域化有关^[55]。根内球囊霉(*Glomus intraradices*)菌丝体中,依赖 Cd、Cu 上调的 ABC 运输体基因(*GintABC1*)编码一条多肽链,该多肽链可能涉及根内球囊霉对 Cd 和 Cu 的解毒作用^[56]。

通过在根内球囊霉(*Glomus intraradices*)共生菌丝体加入外源 Cd、Cu、Zn、Pb 的培养发现,不同的重金属诱导表达宿主植物体内提高重金属耐受性的蛋白质不同,这些蛋白质包括谷胱甘肽硫转移酶、Zn 运输体、金属硫蛋白和 90kD 的热休克蛋白^[55, 57-59]。Cicattelli 等人^[50]发现,接种根内球囊霉(*Glomus intraradices*)和摩西球囊霉(*Glomus mosseae*)能够诱导生长于 Cu、Zn 污染土壤上的银白杨(*Populus alba*)克隆株中重金属胁迫相关基因(*PaMT1*、*PaMT2*、*PaMT3*、*PaSPDS1*、*PaSPDS2*、*PaADC*)的表达,提高多胺的水平,促进菌根植株的生长,但是生长于非污染土壤上的植株中没有以上基因的表达。这些重金属相关基因诱导表达的蛋白质可以降低活性氧对植物造成的伤害^[51]。因此,AM 真菌提高重金属耐受性的机制是多方面的,可能是多种机制协同作用的结果。它取决于植物、AM 真菌和重金属三者之间的相互作用,以及土壤及其他环境条件的影响,只有三者协调一致的情况下,才能真正发挥 AM 真菌的促进效应。

3 展望

AM 真菌因其具有扩大植物根系的吸收面积、加快营养物质和水分的运输速率、分泌活化物质等直接或间接作用,从而改善植物营养,促进植物生长。重金属污染土壤中接种适宜的 AM 真菌可以有效减轻重金属对植物的毒害水平,增加植株地上部分重金属元素的吸收或在根系中的积累量,从而对重金属污染土壤的生物修复起到促进作用。生物修复技术是环境科学未来重要的发展方向之一,具有极大的潜力和广阔的前景,尤其是在因矿产资源开采、冶炼造成的生态环境脆弱的污染土壤区域。然而,由于 AM 真菌自生的特殊性,如真菌材料不能纯培养以及研究手段不理想等,还不能明确 AM 真菌在多大程度上影响植物对重金属的耐受性以及重金属的吸收分配模式。此外,利用 AM 真菌进行生物修复是一门新兴的环境科学领域,国际上开展研究的历史较短,很多在基本理论和实践应用中出现的問題都亟待解决。因此,尚需加强对以下领域的深入研究:

(1)深化基础理论研究。AM 真菌的作用机理目前尚存在争议。植物-微生物-重金属之间的共存关系中有关植物体对重金属吸收、转运、富集、耐受和解毒的机制,AM 真菌促进污染物的降解、迁移、转化、累积等过程的作用机理以及重金属生物有效性的影响因子等基础理论问题均有待深入研究,这是开展污染土壤生物修复工作的理论基础。

(2)增加野外和自然条件下的试验研究。以往的研究大多是在人工控制条件下进行的,而自然环境条件较实验室条件复杂很多,从实验室得出的研究成果可能并不完全适用于野外生境。因此,应该加强野外条件下提高植物修复效率的研究,以便尽快实现 AM 真菌生物修复技术的工程化。

(3)利用分子生物技术及基因工程等手段,选育、驯化、培养耐性/抗性较强的 AM 真菌菌株。土壤是微生物的源和库,目前生物修复工作中对菌种的筛选还很有限,应从更广泛的区域(比如污染环境等)分离筛选菌株并对其进行驯化。为了生产高质量、低成本、优性能的菌剂,未来的研究将更多地采用分子生物技术,从基因层面探究真菌与高等植物的共生机理,以及抗逆性胁迫基因的表达机制。同时,可以考虑应用基因工程技术得到基因工程菌,获得能够吸收多种重金属的优良菌种,构造工程菌剂具有广阔的前景。

(4)筛选高效的植物-AM 真菌组合,最大限度缩短生物修复进程。生物修复受 AM 真菌种类、宿主植物类型、重金属的生物可利用性、重金属含量、生长基质及外界环境条件等因素的影响,因此筛选出高效的植物-AM 真菌组合是生物修复技术未来的研究方向之一。

(5)进行 AM 真菌与其他有益微生物、有机残渣的组合研究,强化 AM 真菌的生物修复效果。AM 真菌与土壤微生物的活性及群落结构存在相互作用关系,有机残渣可以改变土壤物理、化学及生物特性,并且能够螯合重金属。因此有益微生物或有机残渣与 AM 真菌互作在有效促进菌根的生物修复效果中起重要作用。

References:

- [1] Marques A P G C, Rangel A O S S, Castro P M L. Remediation of heavy metal contaminated soils: an overview of site remediation techniques. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2011, 41(10): 879-914.
- [2] Wang Q R, Liu X M, Cui Y S, Dong Y T. Concept and advances of applied bioremediation for organic pollutants in soil and water. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(1): 159-163.
- [3] Reinhardt D. Programming good relations development of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, 10(1): 98-105.
- [4] Grunwald U, Guo W B, Fischer K, Isayenkov S, Ludwig-Müller J, Hause B, Yan X, Küster H, Franken P. Overlapping expression patterns and differential transcript levels of phosphate transporter genes in arbuscular mycorrhizal, Pi-fertilised and phytohormone-treated *Medicago truncatula* roots. *Planta*, 2009, 229(5): 1023-1034.
- [5] Lu X P, Du Q, Yan Y L, Ma K, Wang Z J, Jiang Q. Effects of soil rhizosphere microbial community and soil factors on arbuscular mycorrhizal fungi in different salinized soils. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(13): 4071-4078.
- [6] Gianinazzi S, Gollotte A, Binet M N, van Tuinen D, Redecker D, Wipf D. Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza*, 2010, 20(8): 519-530.
- [7] Hildebrandt U, Regvar M, Bothe H. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry*, 2007, 68(1): 139-146.
- [8] Göhre V, Paszkowski U. Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal Phytoremediation. *Planta*, 2006, 223(6): 1115-1122.
- [9] Feddermann N, Finlay R, Boller T, Elfstrand M. Functional diversity in arbuscular mycorrhiza-the role of gene expression, phosphorous nutrition and symbiotic efficiency. *Fungal Ecology*, 2010, 3(1): 1-8.
- [10] Miransari M. Hyperaccumulators, arbuscular mycorrhizal fungi and stress of heavy metals. *Biotechnology Advances*, 2011, 29(6): 645-653.
- [11] Bradley R, Burt A J, Read D J. Mycorrhizal infection and resistance to heavy metal toxicity in *Calluna vulgaris*. *Nature*, 1981, 292(5821): 335-337.
- [12] Słomka A, Kuta E, Szarek-Lukaszewska G, Godzik B, Kapusta P, Tylko G, Bothe H. Violets of the section *Melanium*, their colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and their occurrence on heavy metal heaps. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168(11): 1191-1199.
- [13] Zhang H H, Tang M, Chen H, Zheng C L, Niu Z C. Effect of inoculation with AM fungi on lead uptake, translocation and stress alleviation of *Zea mays* L. seedlings planting in soil with increasing lead concentrations. *European Journal of Soil Biology*, 2010, 46(5): 306-311.
- [14] Lins C E L, Cavalcante U M T, Sampaio E V S B, Messias A S, Maia L C. Growth of mycorrhized seedlings of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. in a copper contaminated soil. *Applied Soil Ecology*, 2006, 31(3): 181-185.
- [15] Lin A J, Zhang X H, Wong M H, Ye Z H, Lou L Q, Wang Y S, Zhu Y G. Increase of multi-metal tolerance of three leguminous plants by

- arbuscular mycorrhizal fungi colonization. *Environmental Geochemistry and Health*, 2007, 29(6): 473-481.
- [16] Wong C C, Wu S C, Kuek C, Khan A G, Wong M H. The role of mycorrhizae associated with vetiver grown in Pb/Zn-contaminated soils: greenhouse study. *Restoration Ecology*, 2007, 15(1): 60-67.
- [17] Hidebrandt U, Hoef-Emden K, Backhausen S, Bothe H, Božek M, Siuta A, Kuta E. The rare, endemic zinc violets of Central Europe originate from *Viola lutea* Huds. *Plant Systematics and Evolution*, 2006, 257(3/4): 205-222.
- [18] Sudová R, Vosátka M. Differences in the effects of three arbuscular mycorrhizal fungal strains on P and Pb accumulation by maize plants. *Plant and Soil*, 2007, 296(1/2): 77-83.
- [19] de Andrade S A L, Silveira A P D, Mazzafera P. Arbuscular mycorrhiza alters metal uptake and the physiological response of *Coffea arabica* seedlings to increasing Zn and Cu concentrations in soil. *Science of the Total Environment*, 2010, 408(22): 5381-5391.
- [20] Trotta A, Falaschi P, Cornara L, Minganti V, Fusconi A, Drava G, Berta G. Arbuscular mycorrhizae increase the arsenic translocation factor in the As hyperaccumulating fern *Pteris vittata* L. *Chemosphere*, 2006, 65(1): 74-81.
- [21] de Andrade S A L, da Silveira A P, Jorge R A, de Abreu M F. Cadmium accumulation in sunflower plants influenced by arbuscular mycorrhiza. *International Journal of Phytoremediation*, 2008, 10(1): 1-13.
- [22] Jamal A, Ayub N, Usman M, Khan A G. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance zinc and nickel uptake from contaminated soil by soybean and lentil. *International Journal of Phytoremediation*, 2002, 4(3): 205-221.
- [23] Marques A P G C, Oliveira R S, Samardjieva K A, Pissarra J, Rangel A O S S, Castro P M L. *Solanum nigrum* grown in contaminated soil: Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on zinc accumulation and histolocalisation. *Environmental Pollution*, 2007, 145(3): 691-699.
- [24] Liu Y, Christie P, Zhang J L, Li X L. Growth and arsenic uptake by Chinese brake fern inoculated with an arbuscular mycorrhizal fungus. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 66(3): 435-441.
- [25] Leung H M, Ye Z H, Wong M H. Interactions of mycorrhizal fungi with *Pteris vittata* (As hyperaccumulator) in As-contaminated soils. *Environmental Pollution*, 2006, 139(1): 1-8.
- [26] de Andrade S A L, Gratão P L, Schiavinato M A, Silveira A P D, Azevedo R A, Mazzafera P. Zn uptake, physiological response and stress attenuation in mycorrhizal jack bean growing in soil with increasing Zn concentrations. *Chemosphere*, 2009, 75(10): 1363-1370.
- [27] Jankong P, Visootviseth P. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on plants growing on arsenic contaminated soil. *Chemosphere*, 2008, 72(7): 1092-1097.
- [28] 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(9): 1464-1473.
- [29] Ernst W, Verkleij J, Schat H. Metal tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, 1992, 41(3): 229-248.
- [30] González-Chávez M C, Carrillo-González R, Wright S F, Nichols K A. The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements. *Environmental Pollution*, 2004, 130(3): 317-323.
- [31] Clemens S. Molecular mechanisms of plant tolerance and homeostasis. *Planta*, 2001, 212(4): 475-486.
- [32] Chen B D, Li X L, Zhu Y G. Characters of metal adsorption by AM fungal mycelium. *Mycosystema*, 2005, 24(2): 283-291.
- [33] Redon P O, Béguiristain T, Leyval C. Differential effects of AM fungal isolates on *Medicago truncatula* growth and metal uptake in a multimetallic (Cd, Zn, Pb) contaminated agricultural soil. *Mycorrhiza*, 2009, 19(3): 187-195.
- [34] Rivera-Becerril F, van Tuinen D, Maritn-Laurent F, Metwally A, Dietz K J, Gianinazzi S, Gianinazzi-Pearson V. Molecular changes in *Pisum sativum* L. roots during arbuscular mycorrhiza buffering of cadmium stress. *Mycorrhiza*, 2005, 16(1): 51-60.
- [35] Janoušková M, Pavlíková D, Vosátka M. Potential contribution of arbuscular mycorrhiza to cadmium immobilisation in soil. *Chemosphere*, 2006, 65(11): 1959-1965.
- [36] Zeng S C, Su Z Y, Chen B G, Yu Y C. Effects of VA mycorrhiza (VAM) on nutrient acquisition and transmission of plants. *Journal of Southwest Forestry College*, 2005, 25(1): 72-75.
- [37] Madejón E, Doronila A I, Sanchez-Palacios J T, Madejón P, Baker A J M. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and biosolids enhance the growth of a native Australian grass on sulphidic gold mine tailings. *Restoration Ecology*, 2010, 18(s1): 175-183.
- [38] Liu R J, Chen Y L. *Mycorrhizology*[M]. Beijing: Science Press, 2007: 290-314.
- [39] Punaminiya P, Datta R, Sarkar D, Barber S, Patel M, Das P. Symbiotic role of *Glomus mosseae* in phytoextraction of lead in vetiver grass [*Chrysopogon zizanioides* (L.)]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 177(1/3): 465-474.
- [40] Solís-Domínguez F A, Valentín-Vargas A, Chorover J, Maier R M. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant biomass and the rhizosphere microbial community structure of mesquite grown in acidic lead/zinc mine tailings. *Science of the Total Environment*, 2011, 409(6): 1009-1016.
- [41] Shen H, Liu Y, Li X L, Chen B D, Feng G, Bai S L. Influence of arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus caledonium*) on maize seedlings grown in copper contaminated soil. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2005, 11(2): 199-204.
- [42] Zhang X H, Guo Y L, Lin A J, Huang Y Z. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi colonization on toxicity of soil contaminated by heavy metals to *Vicia faba*. *Chinese Journal of Environmental Engineering*, 2008, 2(2): 275-278.
- [43] Nogueira M A, Magalhães G C, Cardoso E J B N. Manganese toxicity in mycorrhizal and phosphorus-fertilized soybean plants. *Journal of Plant Nutrition*, 2004, 27(1): 141-156.
- [44] Nogueira M A, Nehls U, Hampf R, Poralla K, Cardoso E J B N. Mycorrhiza and soil bacteria influence extractable iron and manganese in soil and

- uptake by soybean. *Plant and Soil*, 2007, 298(1/2): 273-284.
- [45] Chern E C, Tsai D W, Ogunseitan O A. Deposition of glomalin-related soil protein and sequestered toxic metals into watersheds. *Environmental Science & Technology*, 2007, 41(35): 66-72.
- [46] Vodnik D, Grčman H, Maček I, van Elteren J T, Kovačević M. The contribution of glomalin-related soil protein to Pb and Zn sequestration in polluted soil. *Science of the Total Environment*, 2008, 392(1): 130-136.
- [47] Cornejo P, Meier S, Borie G, Rillig M C, Borie F. Glomalin-related soil protein in a Mediterranean ecosystem affected by a copper smelter and its contribution to Cu and Zn sequestration. *Science of the Total Environment*, 2008, 406(1/2): 154-160.
- [48] Schindler F, Mercer E J, Rice J A. Chemical characteristics of glomalin-related soil protein (GRSP) extracted from soils of varying organic matter content. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(1): 320-329.
- [49] Gadkar V, Rillig M C. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin is a putative homolog of heat shock protein 60. *FEMS Microbiology Letters*, 2006, 263(1): 93-101.
- [50] Cicatelli A, Lingua G, Todeschini V, Biondi S, Torrigiani P, Castiglione S. Arbuscular mycorrhizal fungi restore normal growth in a white poplar clone grown on heavy metal-contaminated soil, and this is associated with upregulation of foliar metallothionein and polyamine biosynthetic gene expression. *Annals of Botany*, 2010, 106(5): 791-802.
- [51] Ouziad F, Hildebrandt U, Schmeizer E, Bothe H. Differential gene expressions in arbuscular mycorrhizal-colonized tomato grown under heavy metal stress. *Plant Physiology*, 2005, 162(6): 634-649.
- [52] Qu Y P, Fang Y L, Liu Y L, Song S R, Zhang A, Zhou G R. Effects of AM fungal on the secondary metabolites of grape under cadmium stress. *Journal of Northwest Forestry University*, 2009, 24(5): 101-105.
- [53] He Z Q, He C X, Zhang Z B, Zou Z R, Wang H S. Physiological study of tomato growth effects induced by different arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) strains. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2006, 37(3): 308-312.
- [54] Meier S, Borie F, Bolan N, Cornejo P. Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2012, 42(7): 741-775.
- [55] González-Guerrero M, Azcón-Aguilar C, Mooney M, Valderas A, MacDiarmid C W, Eide D J, Ferrol N. Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family. *Fungal Genetics and Biology*, 2005, 42(2): 130-140.
- [56] González-Guerrero M, Azcón-Aguilar C, Ferrol N. *GintABC1* and *GintMT1* are involved in Cu and Cd homeostasis in *Glomus intraradices*[M]. In: Abstracts of the 5th International Conference on Mycorrhiza, Granada, Spain. 2006.
- [57] González-Guerrero M, Cano C, Azcón-Aguilar C, Ferrol N. *GintMT1* encodes a functional metallothionein in *Glomus intraradices* that responds to oxidative stress. *Mycorrhiza*, 2007, 17(14): 327-335.
- [58] González-Guerrero M, Melville L H, Ferrol N, Lott J N A, Azcón-Aguilar C, Peterson R L. Ultrastructural localization of heavy metals in the extraradical mycelium and spores of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Canadian Journal of Microbiology*, 2008, 54(2): 103-110.
- [59] Sudová R., Pavlíková D, Macek T, Vosátka M. The effect of EDDS chelate and inoculation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* on the efficacy of lead phytoextraction by two tobacco clones. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(1): 163-173.

参考文献:

- [2] 王庆仁, 刘秀梅, 崔岩山, 董艺婷. 土壤与水体有机污染物的生物修复及其应用研究进展. *生态学报*, 2001, 21(1): 159-163.
- [5] 卢鑫萍, 杜茜, 闫永利, 马琨, 王占军, 蒋齐. 盐渍化土壤根际微生物群落及土壤因子对 AM 真菌的影响. *生态学报*, 2012, 32(13): 4071-4078.
- [32] 陈保冬, 李晓林, 朱永官. 丛枝菌根真菌菌丝体吸附重金属的潜力及特征. *菌物学报*, 2005, 24(2): 283-291.
- [36] 曾曙才, 苏志尧, 陈北光, 俞元春. VA 菌根真菌对植物养分吸收与传递的影响. *西南林学院学报*, 2005, 25(1): 72-75.
- [38] 刘润进, 陈应龙. 菌根学. 北京: 科学出版社, 2007: 290-314.
- [41] 申鸿, 刘于, 李晓林, 陈保东, 冯固, 白淑兰. 丛枝菌根真菌 (*Glomus caledonium*) 对铜污染土壤生物修复机理初探. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(2): 199-204.
- [42] 张旭红, 高艳玲, 林爱军, 黄益宗. 重金属污染土壤接种丛枝菌根真菌对蚕豆毒性的影响. *环境工程学报*, 2008, 2(2): 275-278.
- [52] 屈雁朋, 房玉林, 刘延琳, 宋士仁, 张昂, 周光荣. 镉胁迫下接种 AM 真菌对葡萄次生代谢酶活性的影响. *西北林学院学报*, 2009, 24(5): 101-105.
- [53] 贺忠群, 贺超兴, 张志斌, 邹志荣, 王怀松. 不同丛枝菌根真菌对番茄生长及相关生理因素的影响. *沈阳农业大学学报*, 2006, 37(3): 308-312.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33, No. 13 Jul. ,2013 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- A review of ecological effects of remnant trees in degraded forest ecosystems after severe disturbances MIAO Ning, LIU Shirong, SHI Zuomin, et al (3889)
- Mechanism and application of bioremediation to heavy metal polluted soil using arbuscular mycorrhizal fungi LUO Qiaoyu, WANG Xiaojuan, LIN Shuangshuang, et al (3898)

Autecology & Fundamentals

- Changes of allometric relationships among leaf traits in different ontogenetic stages of *Acer mono* from different types of forests in Donglingshan of Beijing YAO Jing, LI Ying, WEI Liping, et al (3907)
- The combined effects of increasing CO₂ concentrations and different temperatures on the growth and chlorophyll fluorescence in *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) LIU Lu, DING Liuli, CHEN Weizhou, et al (3916)
- Research on biomass expansion factor of chinese fir forest in Zhejiang Province based on LULUCF greenhouse gas Inventory ZHU Tangjun, SHEN Chuchu, JI Biyong, et al (3925)
- Influence of soil gradual drought stress on *Acorus calamus* growth and photosynthetic fluorescence characteristics WANG Wenlin, WAN Yinjing, LIU Bo, et al (3933)
- Isolation, identification, real-time PCR investigation of an endophytic phosphate-solubilizing bacteria from *Caragana korshinskii* Kom. roots ZHANG Lizhen, FENG Lili, MENG Qixia, et al (3941)
- Plant's and soil organism's diversity across a range of *Eucalyptus grandis* plantation ages ZHANG Danju, ZHANG Jian, YANG Wanqin, et al (3947)
- Effects of diet and starvation on growth and survival of *Scapharca broughtonii* larvae WANG Qingzhi, ZHANG Ming, FU Chengdong, et al (3963)
- Multidrug-resistant bacteria in livestock feces QI Shiyue, REN Siwei, LI Xueling, et al (3970)
- Physiological regulation related to the decline of *Alexandrium catenella* MA Jinhua, MENG Xi, ZHANG Shu, et al (3978)
- Numerical simulation of water quality based on environmental fluid dynamics code for grass-algae lake in Inner Mongolia LI Xing, SHI Hongsen, ZHANG Shuli, et al (3987)

Population, Community and Ecosystem

- Influence of enclosure on *Glycyrrhiza uralensis* community and distribution pattern in arid and semi-arid areas LI Xuebin, CHEN Lin, LI Guoqi, et al (3995)
- The interannual variation of net primary productivity of three coniferous forests in Liupan Mountains of Ningxia and its responses to climatic factors WANG Yunni, XIONG Wei, WANG Yanhui, et al (4002)
- Soil water use and balance characteristics in mature forest land profile of *Caragana korshinskii* in Semiarid Loess Area MO Baoru, CAI Guojun, YANG Lei, LU Juan, et al (4011)
- Effect of simulated acid deposition on chemistry of surface runoff in monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan QIU Qingyan, CHEN Xiaomei, LIANG Guohua, et al (4021)
- A space optimization model of water resource conservation forest in Dongting Lake based on improved PSO LI Jianjun, ZHANG Huiru, LIU Shuai, et al (4031)
- Allelopathic effects of aqueous extract of exotic plant *Rhus typhina* L. on soil micro-ecosystem HOU Yuping, LIU Lin, WANG Xin, et al (4041)
- The impact of natural succession process on waterbird community in a abandoned fishpond at Chongming Dongtan, China YANG Xiaoting, NIU Junying, LUO Zukui, et al (4050)
- Mercury contents in fish and its biomagnification in the food web in Three Gorges Reservoir after 175m impoundment YU Yang, WANG Yuchun, ZHOU Huaidong, et al (4059)

- Microsatellite analysis on genetic diversity of common carp, *Cyprinus carpio*, populations in Yuan River YUE Xingjian, ZOU Yuanchao, WANG Yongming, et al (4068)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Research on spatio-temporal change of temperature in the Northwest Arid Area HUANG Rui, XU Ligang, LIU Junmin (4078)
- Simulation of soil respiration in forests at the catchment scale in the eastern part of northeast China GUO Lijuan, GUO Qingxi (4090)
- The early effects of nitrogen addition on CH₄ uptake in an alpine meadow soil on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau ZHANG Peilei, FANG Huajun, CHENG Shulan, et al (4101)
- Analysis of water ecological footprint in Guangxi based on ecosystem services ZHANG Yi, ZHANG Heping (4111)
- The integrated recognition of the source area of the urban ecological security pattern in Shenzhen WU Jiansheng, ZHANG Liqing, PENG Jianet al (4125)
- Carbon sources and storage sinks in scenic tourist areas: a Mount Lushan case study ZHOU Nianxing, HUANG Zhenfang, LIANG Yanyan (4134)
- Impacts of climate change on dominant pasture growing season in Central Inner Mongolia LI Xiazi, HAN Guodong, GUO Chunyan (4146)
- Phenological Characteristics of Typical Herbaceous Plants (*Lris lacteal*) and Its Response to Climate Change in Minqin Desert HAN Fugui, XU Xianying, WANG Lide, et al (4156)
- Biomass and distribution pattern of carbon storage in *Eomecon chionantha* Hance TIAN Dalun, YAN Wende, LIANG Xiaocui, et al (4165)
- Temporal dynamics and influencing factors of fine roots in five Chinese temperate forest ecosystems LI Xiangfei, WANG Chuankuan, QUAN Xiankui (4172)

Resource and Industrial Ecology

- Effects of AMF on soil improvement and maize growth in mining area under drought stress LI Shaopeng, BI Yinli, CHEN Peizhen, et al (4181)

Urban, Rural and Social Ecology

- Health function evaluation and exploring its mechanisms in the Shanghai Green Belt, China ZHANG Kaixuan, ZHANG Jianhua (4189)

Research Notes

- Time lag effects of rainfall inside a *Platycladus Orientalis* plantation forest in the Beijing Mountain Area, China SHI Yu, YU Xinxiao, ZHANG Jiayin (4199)
- Long-term effects of harvest residue management on soil total carbon and nitrogen concentrations of a replanted Chinese fir plantation HU Zhenhong, HE Zongming, FAN Shaohui, et al (4205)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 彭少麟

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 13 期 (2013 年 7 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 13 (July, 2013)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元