

丛枝菌根真菌在土壤重金属污染植物修复中的作用及机理研究进展

祖艳群¹, 卢鑫^{1,2}, 湛方栋¹, 胡文友², 李元^{1,*}

¹云南农业大学资源与环境学院, 昆明650201; ²中国科学院南京土壤研究所, 南京210008

摘要: 土壤重金属污染已成为人类生存和发展面临的严重问题之一。植物修复在被人们广泛接受和应用的同时, 存在植物生长慢、生物量小、修复效率低等缺点。丛枝菌根真菌(AMF)是自然界分布最广的植物共生真菌, 在促进植物修复重金属污染的土壤中发挥重要的作用。重金属污染条件下, AMF通过根外菌丝的直接作用(过滤保护根系和整合重金属离子)、以及通过促进植物对营养元素的吸收改变根际环境和土壤重金属生物有效性, 改善植物生理代谢和生长状况等间接作用, 增强宿主植物对重金属的耐受性, 影响植物对重金属的吸收、转运和累积。本文综述了AMF应用于土壤重金属污染植物修复的研究进展, 重点介绍了AMF强化重金属植物修复中的效果及机理, 讨论了当前存在的问题和未来的研究方向。

关键词: 丛枝菌根真菌; 土壤; 重金属; 植物修复

A Review on Roles and Mechanisms of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Phytoremediation of Heavy Metals-Polluted Soils

ZU Yan-Qun¹, LU Xin^{1,2}, ZHAN Fang-Dong¹, HU Wen-You², LI Yuan^{1,*}

¹College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; ²Nanjing Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

Abstract: Heavy metals pollution in soils has become a serious problem which was related to human survival and development. Although phytoremediation has been widely accepted and applied to control heavy metals pollution in soils, there are some disadvantages including slow plant growth, little biomass and low remediation efficiency. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are most widely distributed in nature as plant symbionts, and play an important role in promoting the phytoremediation of heavy metal-polluted soils. Under heavy metals-polluted condition, AMF have direct and indirect effects on host plants. The direct effects of external mycelium are to protect plant roots by filtering and chelating heavy metal ions in soils. The indirect effects include promoting plant to absorb the nutrients in soils, regulating environmental properties and heavy metals bioavailability in rhizosphere, and improving the physiological metabolism and growth of plants. Therefore, AMF enhance the host plant's tolerance to heavy metals stress and alter the plant behaviors on uptake, transport and accumulation of heavy metals. We reviewed the latest research progress on the AMF application to phytoremediation of heavy metals-polluted soils, focused on the contribution and mechanisms of AMF in promoting the phytoremediation of heavy metals, and discussed the present problems and directions for future research.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; soil; heavy metal; phytoremediation

土壤重金属污染问题已成为我国面临的一个日益严重的环境问题(He等2013)。传统的土壤重金属污染修复技术主要包括工程措施、物理化学修复和化学修复(崔德杰和张玉龙2004; Su等2014)。但传统的修复技术存在成本高、破坏土壤理化性质、存在二次污染等问题(牛荣成等2010)。植物修复是近年发展起来的一种土壤重金属的修复方式, 特别是在利用超富集植物修复重金属污染土壤中显示出良好的应用前景。但由于富集植物通常存在植株矮小、生长缓慢、生物量

低等问题, 导致修复效率低、修复时间长(Ali等2013)。土壤微生物, 尤其是根际微生物在吸收和利用植物养分的同时也会促进植物生长; 同时利用其分泌的活性物质改变重金属的形态, 促进植物对重金属的吸收, 提高植物修复的效率(Rajkumar等2012)。因此植物-微生物联合修复逐渐成为

收稿 2015-07-13 修定 2015-09-04

资助 国家自然科学基金-云南联合基金项目(U1202236)和国家自然科学基金(41461093)。

* 通讯作者(E-mail: liyuan@ynau.edu.cn; Tel: 0871-65227550)。

土壤重金属污染修复的研究热点之一。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是自然界分布最广的一类真菌,能够与陆地上80%以上的植物根系建立共生关系(Schwarzott等2001)。重金属污染条件下,AMF与植物形成的共生体能促进植物对营养元素的吸收,增强植物的抗逆性(宋福强等2013);提高植物在重金属污染土壤中的耐受能力,减轻重金属对植物体的毒害(de Andrade等2008);调节植株对重金属的吸收和转运,使重金属从土壤中高效移出,实现生物修复(申鸿等2005)。因而,利用AMF与富集植物形成的共生体系修复重金属污染的土壤成为新的研究领域和热点(Meier等2012)。研究利用AMF优化重金属污染土壤的植物修复具有重要的理论和实践价值,受到越来越多的关注。本文综述了近十年来国内外AMF与重金属植物修复的研究报道,并对AMF影响植物重金属耐性的机理进行了探讨,以促进AMF在土壤重金属污染植物修复的应用与理论的发展。

1 土壤重金属污染的植物-微生物联合修复

1.1 植物修复

植物修复是利用富集植物特别是超富集植物从土壤中提取或固定以及利用植物挥发有毒有害污染物的一种绿色的、很有前景的修复技术(Ali

等2013)。与传统的原位修复技术相比,植物修复具有修复成本低、不破坏土壤结构、不存在二次污染的特点(屈冉等2008;冯俊生和张俏晨2014)。重金属不能被生物和物理过程降解,但能够被生物包括微生物和植物通过不同的代谢机制固定或者隔离(李飞宇2011)。重金属的植物修复主要包括植物提取、植物固定和植物挥发(Shaker- Koohi 2014)。

用于植物修复的植物必须能够生长在高浓度重金属的土壤中并且能够在植物的地上部分和根部积累这些重金属(Marchiol等2004)。植物对重金属的积累和忍耐是一个复杂过程,植物利用不同的适应机制来积累或者排斥重金属并维持自身的生长(表1)。了解植物修复有关机理对于有效的利用这一技术修复重金属污染的土壤是很有必要的。

植物修复最大缺点在于超富集植物生长缓慢且生物量小,修复效率不高(Peuke和Rennenberg 2005),需要几年至几十年才能使土壤重金属的浓度降低至对人类和其他生物无害的水平(McGrath和Zhao 2003)。值得关注的是,土壤微生物对重金属生物有效性和植物吸收累积重金属有重要影响,理解植物修复过程中植物、土壤和微生物群落间的相互关系与作用对于有效提高植物修复效率具有重要的指导作用,然而这方面的知识理解还很

表1 植物耐受重金属胁迫的机制

Table 1 The mechanism of plant tolerance to heavy metals stress

修复类型	植物名称	重金属	机理	参考文献
植物固定	东南景天(<i>Sedum alfredii</i>)	Pb, Cd	诱导谷胱甘肽在植物根部与重金属相结合	Anjum等2012; Gupta等2010; Sun等2007; Zhang等2008
	日本血草(<i>Imperata cylindrical</i>), 五节芒(<i>Miscanthus floridulus</i>)	Cd, Zn, Cu, Pb	重金属保留在植物须根中	Peng等2006
	白羽扇豆(<i>Lupinus albus</i>)	As, Cd	重金属在根瘤中积累,根系分泌柠檬酸,降低根际pH值	Vázquez等2006
植物挥发	华中蹄盖蕨(<i>Athyrium wardii</i>)	Cd, Pb	根部截留重金属	Zhang等2012; Zou等2011
	狗牙根(<i>Cynodon dactylon</i>)	As, Zn, Pb	与菌根菌丝结合,释放有机酸	Leung等2007
植物提取	北美海蓬子(<i>Salicornia bigelovii</i>)	Se	硒化挥发	Lin等2000
植物提取	东南景天(<i>Sedum alfredii</i>)	Pb, Cd	诱导植物地上部合成植物螯合肽,结合重金属	Zhang等2008
	东南景天(<i>Sedum alfredii</i>)	Zn	重金属转运到叶片原生质体	Yang等2006
	金鱼藻(<i>Ceratophyllum demersum</i>)	Cd	诱导植物硫素营养代谢相关酶活性增加,提高非蛋白巯基含量	Mishra等2009
	芥菜(<i>Brassica juncea</i>)	Cd	诱导植物合成螯合肽、谷胱甘肽和非蛋白巯基,结合重金属	Seth等2008
	蜈蚣草(<i>Pteris vittata</i>)	As	合成植物螯合肽,结合重金属	Zhang等2004

有限,有待进一步研究。

1.2 微生物在植物修复中的作用

由于植物对重金属的耐性有限,以及植物本身修复重金属效率低,探讨植物修复的强化措施显得尤为重要。其中,越来越多的研究表明微生物在植物修复中发挥重要的作用(芦小军等2010; Ma等2011; Rajkumar等2012)。土壤微生物主要通过促进植物营养吸收、增强植物抗逆性、增加植物生物量以及增加植物根部重金属浓度提高植物的修复能力,促进植物对重金属的吸收或固定,从而起到强化植物修复的作用(牛荣成等2010)。因此,利用微生物强化植物修复的技术,即植物-微生物联合修复能有效提高污染土壤的修复效率(马莹等2013)。但是,针对土壤不同类型的重金属污染,筛选与培育最佳的植物-微生物联合修复的组合,仍需要更深入的研究。

在植物与微生物的共生关系中,最广泛的互惠共生体就是从枝菌根。当AMF与植物建立了共生关系形成菌根后,AMF菌丝通过根的外皮细胞获取植物提供的碳源,同时将矿质营养和水从土壤转运到外皮细胞(刘炜和冯虎元2006)。AMF与植物形成的共生关系,一方面促进植物吸收矿质营养,增加修复植物的生物量;另一方面土壤中的根外菌丝增加植物根部与土壤直接的接触面积,促进根部对重金属的吸收和固定。丛枝菌根真菌还可以对根系分泌物、以及根际土壤的pH值产生影响(Hu等2013a),改变根部重金属的浓度和生物有效性。

2 丛枝菌根真菌在重金属污染土壤植物修复中的应用

AMF普遍存在于重金属污染土壤中,影响植物的生长代谢、对重金属的吸收与累积。由于植物和AMF种类、重金属类型、试验环境等方面的差异,AMF对重金属污染土壤植物修复的影响表现出降低、无影响和促进3种不同效应(表2),提示有必要开展更广泛和深入的AMF在重金属污染土壤植物修复中的应用研究。

2.1 AMF与重金属污染土壤

在干旱、土壤贫瘠、严重的重金属污染等不利环境条件下,AMF与宿主植物建立共生关系,能促进植物对营养元素的吸收(Elahi等2012; Wu等

2011; Farzaneh等2011),尤其是对土壤中P (Liu等2015)以及其他矿质元素的吸收(Hernández-Ortega等2012);促进植物的生长和发育,在重金属污染的土壤中发挥着重要的作用(Meier等2012)。因此,在设计植物修复方法的时候,很有必要把AMF作为修复污染土壤的重要因素考虑进去,调查存在于重金属污染土壤中的AMF多样性,分离和筛选出高效的AMF,以确保合适的菌种和重金属污染的高效修复。

2.2 AMF在植物提取中的应用

近年来,有关AMF应用于植物提取的研究都证实接种AMF之后能够显著提高植物对重金属的吸收量。盆栽试验研究接种AMF的万寿菊对Cd的吸收与分配,发现接种AMF显著提高万寿菊对Cd的吸收,增加Cd向地上部的转运;在各种Cd处理水平下,万寿菊地上部分的吸收量都远远高于根系的吸收量,表现出促进植物提取的应用潜力(刘灵芝等2012)。同样地,接种AMF促进了翅荚木对重金属的吸收,提高了翅荚木的重金属累积量(李霞等2014)。不同Pb浓度下,玉米接种AMF,同时采用杀真菌剂苯菌灵抑制AMF的活性,研究AMF对植物提取效率的影响,发现相对于未用苯菌灵处理,用苯菌灵处理的玉米叶片中Pb和Mn的含量与累积量提高,而Cu和Zn的累积量降低(Hovsepian等2004)。与之相类似的是,施用苯菌灵后,苜蓿对Pb、Zn和Cd的富集能力明显降低,间接说明了AMF具有促进植物吸收重金属的作用(何永美等2015)。

2.3 AMF在植物固定中的应用

AMF定殖在植物根部,能促进根系吸收和固持重金属,使重金属更多地固定在土壤中。刘灵芝等(2011)研究表明,在高浓度Cd处理水平下,接种丛枝菌根真菌*Glomus mosseae*显著增加了沙培条件下玉米根系中Cd浓度和吸收量,降低了植物地上部分Cd的浓度和吸收量,说明AMF侵染的植物根系对重金属Cd有较强的固持作用。黄晶等(2012)也得到类似的结果,发现接种AMF的紫花苜蓿根部Cd、Zn含量和积累量明显增加,但地上部Cd、Zn的含量降低,地上部Zn的积累量减小,表明AMF降低Cd、Zn由根部向地上部的转运,将重金属固定在土壤中,减轻重金属对植物地上部的毒

表2 AMF对重金属污染植物修复效果的影响
Table 2 Effects of AMF on heavy metals phytoremediation

重金属	植物名称	AMF种类	效果	参考文献
As	白三叶草(<i>Trifolium repens</i>), 黑麦草(<i>Lolium perenne</i>)	<i>Glomus mosseae</i>	降低	Dong等2008
As	蒺藜苜蓿(<i>Medicago truncatula</i>)	<i>Glomus mosseae</i>	降低	Xu等2008
As	蒺藜苜蓿(<i>Medicago truncatula</i>)	<i>Rhizophagus irregularis</i>	降低	Zhang等2015
As	粉叶蕨(<i>Pityrogramma calomelanos</i>), 万寿菊(<i>Tagetes erecta</i>)	<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus etunicatum</i>	降低	Jankong和Visoottiviset 2008
Al, Mn	豇豆(<i>Vigna unguiculata</i>)	<i>Scutellospora reticulata</i> , <i>Glomus pansihalos</i>	降低	Alori和Fawole 2012
Cd	大麦(<i>Hordeum vulgare</i>)	Glomaceae和Gigasporaceae科	降低	Tullio等2003
Cd	烟草(<i>Nicotiana tabacum</i>)	<i>Glomus</i> 属的菌种	降低	Janoušková等2005
Cd	万寿菊(<i>Tagetes erecta</i>)	<i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus constrictum</i>	降低	Liu等2011
Cd, Zn	遏蓝菜(<i>Thlaspi praecox</i>)	<i>Glomus fasciculatum</i> 为优势的土著混合菌种	降低	Vogel-Mikuš等2006
Zn	红三叶草(<i>Trifolium pratense</i>)	<i>Glomus mosseae</i>	降低	Li等2001
Zn	白三叶草(<i>Trifolium repens</i>)	土著混合菌种	降低	Zhu等2001
As	多花野牡丹(<i>Melastoma malabathricum</i>)	<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus etunicatum</i>	促进	Jankong和Visoottiviset 2008
As	蜈蚣草(<i>Pteris vittata</i>)	<i>Glomus mosseae</i> , <i>Gigaspora margarita</i>	促进	Liu等2005; Trotta等2006
As	蜈蚣草(<i>Pteris vittata</i>)	<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus intraradices</i>	促进	Leung等2013
As	长叶车前(<i>Plantago lanceolata</i>)	<i>Rhizophagus intraradices</i>	促进	Orłowska等2012
As	香根草(<i>Chrysopogon zizanioides</i>)	<i>Glomus</i> 属的菌种	促进	Caporale等2014
Cd, Pb	向日葵(<i>Helianthus annuus</i>)	<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus intraradices</i>	促进	Awotoye等2009
Cd	蕹菜(<i>Ipomoea aquatica</i>)	未知	促进	Bhaduri等2012
Cd	洋车前子(<i>Plantago ovata</i>)	<i>Glomus</i> 属的菌种	促进	Haneef等2014
Cd	龙葵(<i>Solanum nigrum</i>)	<i>Glomus versiforme</i>	促进	Liu等2015
Cd	东南景天(<i>Sedum alfredii</i>), 黑麦草(<i>Lolium perenne</i>)	<i>Glomus caledonium</i> , <i>Glomus mosseae</i>	促进	Hu等2013b
Cu	海州香薷(<i>Elsholtzia splendens</i>)	<i>Glomus caledonium</i> , <i>Acaulospora mellea</i>	促进	王发园等2006a
Cu	金鸡菊(<i>Coreopsis drummondii</i>), 蜈蚣草(<i>Pteris vittata</i>), 白三叶草(<i>Trifolium repens</i>)	<i>Glomus mosseae</i>	促进	Chen等2007
Cu, Zn, Cd	美人蕉(<i>Canna indica</i>)	<i>Glomus</i> 属的菌种	促进	El Faiz等2015
Cu, Zn, Cd	向日葵(<i>Helianthus annuus</i>)	<i>Rhizophagus irregularis</i> , <i>Funneliformis mosseae</i>	促进	Hassan等2013
Cr, Ni	大麻(<i>Cannabis sativa</i>)	<i>Glomus mosseae</i>	无影响	Citterio等2005
Ni	伯希亚(<i>Berkheya coddii</i>)	<i>Glomus intraradices</i>	促进	Orłowska等2011
Pb	向日葵(<i>Helianthus annuus</i>)	<i>Glomus intraradices</i> , <i>Glomus albidum</i> , <i>Glomus diaphanum</i> , <i>Glomus claroideum</i>	促进	Arias等2015
Pb	胡杨(<i>Populus cathayana</i>)	<i>Funneliformis mosseae</i>	促进	Chen等2015
U	蜈蚣草(<i>Pteris vittata</i>)	<i>Glomus mosseae</i> , <i>Glomus intraradices</i>	促进	Chen等2006

随着研究工作深入, AMF分类系统和属种分类地位发生变化, 其中摩西球囊霉拉丁名*Glomus mosseae*变更为*Funneliformis mosseae*, 根内球囊霉*Glomus intraradices*变更为*Rhizophagus intraradices*。

害。王立等(2014)研究Cd胁迫下接种两种AMF菌种处理水稻的生长, 发现水稻对Cd的富集系数与转运系数均低于对照, 说明接种AMF促进水稻对Cd的根系固定化过程, 抑制了Cd向地上部转移。接种AMF显著降低重金属在植物地上部的积累, 导致植物对重金属的生物富集因子小于1 (Gu等2013)。

2.4 AMF在植物挥发中的应用

植物挥发是利用植物将污染物吸收到体内后将其转化为气态释放到大气。目前这方面研究最多的重金属是Hg (龙新宪等2002)。Hg污染条件下, 玉米接种AMF处理显著降低土壤中总的和可提取的Hg浓度, 可提取态占全量的比例显著降

低。但接种AMF对玉米地上部的Hg浓度没有显著的影响,表明根系吸收对植物地上部Hg积累的贡献是非常有限的(Yu等2010)。Hg释放到土壤空气中或者大气中是因甲基化,进而导致植物挥发。植物挥发主要是依靠重金属在土壤中有有机化,然后被植物吸收后转化为气态释放到大气中。类金属Se通过被转化成二甲硒而被植物挥发(Zhu等2009)。有关AMF在植物挥发中的应用和机理方面的研究还需要加强。

3 丛枝菌根真菌提高植物修复重金属污染土壤的机理

AMF与植物建立共生关系以后,主要通过AMF菌丝的直接和间接作用,影响植物根际环境和重金属生物有效性,改善植物矿质营养、生理代谢和生长,增强植物耐重金属毒害的能力,增加植物生物量,影响植物对重金属的吸收和转运,实现强化重金属污染土壤植物修复的作用(图1)。

3.1 直接作用

AMF在土壤中形成庞大的根外菌丝网络,通过根外菌丝的过滤机制和螯合作用,以及根部定殖的AMF菌丝能够结合进入根系的重金属离子,提高植物对土壤重金属的耐受能力,有利于植物在重金属的胁迫下生存,更好地发挥植物修复的作用,主要有以下3种。(1)螯合作用:AMF的螯合作用主要表现在根外菌丝和孢子提供重金属结合的位点,结合土壤中的重金属离子,降低重金属的移动性(Janoušková和Pavlikova 2010; Cornejo等

2013)。此外,在重金属胁迫条件下,AMF菌丝通过增加分泌球囊霉素相关土壤蛋白(glomalin-related soil protein, GRSP)、低分子量有机酸等化合物(Wu等2014)与土壤中重金属离子结合,改变根际土壤重金属的形态,导致土壤中有效态重金属含量变化(Yu等2009)。(2)过滤机制:AMF通过根外菌丝内的聚磷酸盐结合重金属,降低了重金属的生物有效性,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,AMF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(王发园和林先贵2007)。同时大多数的Cd位于真菌细胞质中,并且和含有S、N的聚磷酸盐颗粒结合在一起,同时还有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(王发园和林先贵2007)。(3)固持作用:AMF定殖在植物根系上,通过菌丝磷酸盐、巯基等化合物的络合作用,在根内菌丝液泡和孢子中贮存重金属离子(Cornejo等2013),促进重金属离子转换为草酸提取态和残渣态等生物活性弱的形态(Wang等2012);提高根系结合重金属的能力,将重金属离子固持在作物根系中,减少重金属向地上部迁移(Zhang等2009)。

3.2 间接作用

AMF与植物形成共生菌根后,通过促进植物对N、P等矿质元素的吸收(Clark和Zeto 2000),改善植物水分代谢(Augé 2004),提高植物抗逆性(抗

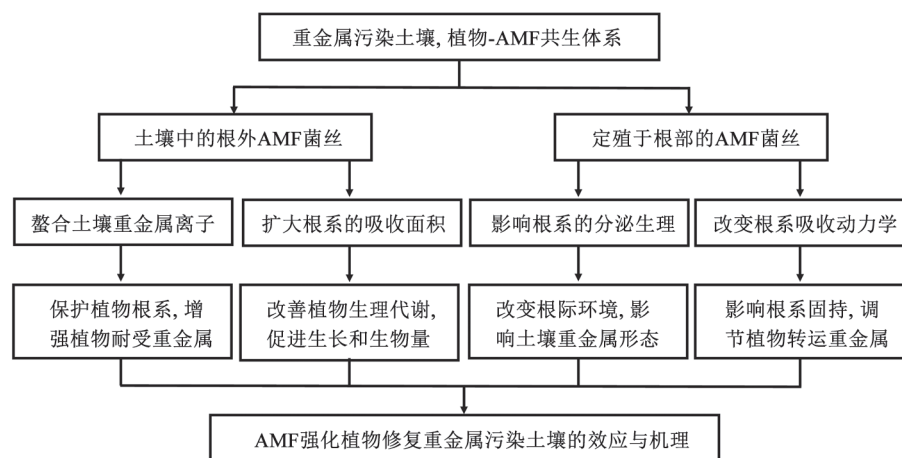


图1 AMF强化重金属污染土壤植物修复的机理

Fig.1 Mechanism of AMF on enhancing phytoremediation of heavy metals-polluted soils

病性、耐盐碱能力), 促进植物生长(Ruiz-Lozano等2001; Xiao等2010), 影响植物吸收和转运重金属等方面的作用, 强化植物修复重金属污染土壤的能力。

3.2.1 AMF促进植物对N、P等矿质元素的吸收

大量研究证实, AMF与植物形成共生体, 可显著提高宿主植物N、P等矿质元素的吸收量(Jia等2004; 李侠和张俊伶2007; Liu等2015)。以P为例, AMF通过根外菌丝, 生长到与根系没有接触的土壤中, 扩大植物在土壤中吸收养分的范围, 通过菌丝上高亲和力的P转运蛋白吸收土壤中的可溶性P, 将土壤中的P运输给宿主植物(Hodge等2010); 同时, 在植物-菌根真菌共生过程中, 特异性的驱动菌根P转运蛋白基因表达, 提高宿主植物获取P的能力(Harrison等2002)。此外, AMF侵染植物根系, 改变宿主植物根系的构型, 导致植物根长、根截面积和根表面积等指标增加, 增强根系对土壤养分的吸收能力(Cruz等2004; Wu等2010)。重金属污染条件下, 由于应对环境胁迫的需要, AMF更多地促进植物吸收生存所需的矿质元素, 改善宿主植物N、P等矿质营养状况, 提高营养元素(P、N、S等)与重金属元素(As、Cd、Pb等)含量之比, 被认为有助于增强宿主植物耐受重金属的能力, 提高植物对重金属的累积量(de Andrade和da Silveira 2008; Dong等2008; Xu等2008; de Souza等2012)。

3.2.2 AMF改变根际环境

土壤重金属的生物有效性是指重金属能对生物产生毒性效应或被生物吸收的性质, 与土壤中重金属存在的形态关系密切(Kim等2015)。AMF通过菌丝分泌物或影响植物根系分泌的间接作用, 改变植物根际环境, 影响根际土壤中重金属的形态与生物有效性, 但这种影响因植物和重金属种类不同而存在差异。AMF在植物根系定殖后, 根系分泌物的组分与数量发生改变, 如Cu胁迫下, AMF降低土壤有机酸的总含量, 尤其是草酸和丙二酸的含量, 导致海州香薷根际pH值升高(王发园等2006b)。Pb胁迫下, AMF显著提高水稻根际pH值, 增加可交换态和有机质结合态Pb的含量, 显著降低铁锰氧化物结合态Pb的含量(张旭红等2012); 增加玉米根际土壤有机结合态Zn的含量浓度, 降低结晶氧化态与残留态Zn的浓度(Subramanian等

2009)。AMF提高白三叶和黑麦草根际土壤pH值, 导致水溶态As浓度显著提高(Dong等2008), 而AMF提高东南景天和黑麦草根际土壤pH值, 导致植物可提取态的Cd浓度下降21%~38% (Hu等2013b)。

3.2.3 AMF改善植物水分代谢

AMF能调节植物水分状况, 改善植物水分代谢, 在植物遭受干旱逆境胁迫时提高植物的抗旱能力(Augé 2004; 张中峰等2013)。这与AMF改善宿主植物的矿质营养, 增强植物光合作用, 提高植物叶片蒸腾速率和气孔导度(Augé等2008); 促进植物的水通道蛋白基因表达(李涛和陈保冬2012), 使根系水分吸收和水分运输增加(Ruiz-Lozano等2006); 增加宿主的水分利用效率和根系水力导度, 增加植物的耐旱性(Querejeta等2006)等方面的作用有关。此外, AMF还通过土壤中根外菌丝网络, 稳定和改善了土壤团聚体结构, 增强土壤的保水能力, 增加植物根系的吸收范围, 从而改善植物的水分代谢(张中峰等2013)。重金属污染条件下, 植物水分代谢的改善有助于促进植物的生长和增加生物量, 提高植物的修复效率(Miransari 2010)。

3.2.4 AMF促进植物生长

AMF侵染植物根系后, 改善植物的矿质营养, 提高植物的抗逆性, 引起植物体生长素、细胞分裂素、赤霉素等内源激素含量的变化(Foo等2013), 有助于增加植物叶片叶绿素含量, 增强叶片的光合作用, 促使植物的生长与发育, 显著提高植物根系和地上部的生物量(朱先灿等2010; 马放等2014)。重金属胁迫条件下, AMF促进了植物的生长, 使植物具有更大的生物量, 即使植物体内重金属含量有所降低, 但生物量的增加仍导致植物能够富集更多的重金属, 提高了植物修复的效率(Liu等2005; Chen等2007; Miransari 2010)。

3.2.5 AMF影响植物吸收转运重金属

一方面, AMF菌丝上存在转运蛋白, 具有从土壤中吸收和转运重金属离子的功能(Tamayo等2014), 如*Glomus intraradices*根外菌丝中的Zn转运蛋白(GintZnT1)与AMF缓解Zn毒害及Zn的区域化有关(González-Guerrero等2005), As通过AMF菌丝上的磷转运蛋白(phosphate transporter) Gi-PT吸收而进入植物根系(González-Chávez等2011)。另一

方面, AMF定殖在植物根系上, 调节植物根系重金属转运相关蛋白编码基因的表达, 如下调根系 *Nramp* 基因表达(Ouziad等2005)。AMF下调根系 ZIP家族蛋白的表达, 导致植物体内Zn含量下降(Burleigh等2003)。值得注意的是, 一种金属可能涉及多种转运蛋白, 一种转运蛋白也可能转运多种金属离子, 但如锌铁转运蛋白ZIP (ZRT, IRT-like protein)具有转运Ca、Fe、Mn及Zn等多种金属元素的功能(Milner等2013)。因此, AMF通过调节菌丝和根系转运蛋白表达, 影响植物吸收转运重金属元素的分子机制很复杂, 有待开展更多的研究。

4 问题与展望

AMF广泛存在于重金属污染土壤中, 能强化重金属污染的植物修复, 具有较好的应用效果和前景。然而, 目前关于AMF强化植物修复的研究大多在室内盆栽条件下开展的, 在野外大田条件下的研究报道很少, 表明离AMF应用于野外大田植物修复实践还有较大的差距。由于AMF是一类共生真菌, 目前还不能进行单独的纯培养, 限制了AMF在生产实际中的应用与推广。其次, AMF不能与所有的植物建立共生关系, 与宿主植物存在一定的相互选择性, 且土壤环境对菌根的共生效应的影响较大。共生菌根在不同环境条件下, 存在增加、无影响、甚至降低植物体内重金属含量的不同效果(表2), 只提高某些植物对特定重金属的修复效率限制了AMF强化土壤重金属污染植物修复的应用范围。第三, 虽然对AMF强化植物修复的作用和机理已开展了很多研究, 但这些研究主要侧重于植物个体和细胞层次上, 从微观的分子和基因水平以及宏观的群落和生态系统层次上开展的研究相对较少, 限制了人们对AMF影响植物吸收转运重金属机理的全面理解。

因此, AMF强化植物修复还需要深入开展以下几个方面的研究: (1)分离和筛选高效的AMF菌种, 构建优化的植物-AMF联合修复体系, 对于强化重金属的植物修复具有重要的意义, 关系到植物修复的效率和成本, 有助于促进植物修复的推广与应用。(2)深入研究AMF强化植物联合修复的机理, 交叉应用环境科学、分子生物学、生态学、植物生理学、菌根生物学等学科的理论和技术, 从基因、细胞、个体、种群、群落和生态系

统等不同层次, 深入理解AMF影响宿主植物吸收、转运和累积重金属的效果与过程, 为指导AMF强化植物修复的应用提供科学依据。(3)综合现有研究成果, 加强AMF应用于大田植物修复实践的研究, 促进基础理论研究向实际应用的转化, 并为基础理论研究提供新的方向, 基础理论和实际应用相结合, 共同推进AMF强化植物修复的理论和技术体系的建立, 为土壤污染防治提供有效措施。

参考文献

- 崔德杰, 张玉龙(2004). 土壤重金属污染现状与修复技术研究进展. 土壤通报, 35 (3): 366~370
- 冯俊生, 张俏晨(2014). 土壤原位修复技术研究与应用进展. 生态环境学报, 23 (11): 1861~1867
- 何永美, 杨志新, 秦丽, 李成学, 祖艳群, 湛方栋(2015). 土壤灭菌和杀真菌剂对紫花苜蓿生长和重金属累积的影响. 农业环境科学学报, 34 (4): 646~652
- 黄晶, 凌婉婷, 孙艳娣, 刘娟(2012). 丛枝菌根真菌对紫花苜蓿吸收土壤中镉和锌的影响. 农业环境科学学报, 31 (1): 99~105
- 李飞宇(2011). 土壤重金属污染的生物修复技术. 环境科学与技术, 34 (12H): 148~151
- 李涛, 陈保冬(2012). 丛枝菌根真菌通过上调根系及自身水孔蛋白基因表达提高玉米抗旱性. 植物生态学报, 36 (9): 973~981
- 李霞, 彭霞薇, 伍松林, 李志茹, 冯红梅, 江泽平(2014). 丛枝菌根对翅荚木生长及吸收累积重金属的影响. 环境科学, 35 (8): 3142~3148
- 李侠, 张俊伶(2007). 丛枝菌根根外菌丝对不同形态氮素的吸收能力. 核农学报, 21 (2): 195~200
- 刘灵芝, 张玉龙, 李培军, 巩宗强(2011). 丛枝菌根真菌(*Glomus mosseae*)对玉米吸收镉的影响. 土壤通报, 42 (3): 568~572
- 刘灵芝, 张玉龙, 李培军, 巩宗强(2012). 铅锌矿区分离丛枝菌根真菌对万寿菊生长与吸镉的影响. 土壤学报, 49 (1): 43~49
- 刘炜, 冯虎元(2006). 丛枝菌根共生关系的信号机制研究进展. 西北植物学报, 26 (10): 2173~2178
- 龙新究, 杨肖娥, 倪吾钟(2002). 重金属污染土壤修复技术研究现状与展望. 应用生态学报, 13 (6): 757~762
- 芦小军, 李博文, 杨卓, 贾莹, 李术娜(2010). 微生物对土壤Cd Pb和Zn生物有效性的影响研究. 农业环境科学学报, 29 (7): 1315~1319
- 马放, 苏蒙, 王立, 张雪, 李世阳(2014). 丛枝菌根真菌对小麦生长的影响研究. 生态学报, 34 (21): 6107~6114
- 马莹, 骆永明, 滕应, 李振高(2013). 根际促生菌及其在污染土壤植物修复中的应用. 土壤学报, 50 (5): 1021~1031
- 牛荣成, 魏树和, 周启星, 詹杰, 马丽辉, 李云萌, 王珊珊, 张立丹, 王晓静(2010). 植物-微生物联合修复重金属污染土壤研究进展. 世界科技研究与发展, 32 (5): 663~666
- 屈冉, 孟伟, 李俊生, 丁爱中, 金亚波(2008). 土壤重金属污染的植物修复. 生态学杂志, 27 (4): 626~631
- 宋福强, 王立, 马放(2013). 丛枝菌根真菌-紫穗槐共生体系的研究. 北京: 科学出版社, 7~9
- 申鸿, 刘于, 李晓林, 陈保东, 冯固, 白淑兰(2005). 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, 11 (2): 199~204
- 王发园, 林先贵(2007). 丛枝菌根在植物修复重金属污染土壤中的作用. 生态学报, 27 (2): 793~801
- 王发园, 林先贵, 尹睿(2006a). 丛枝菌根真菌对海州香薷生长及其Cu吸收的影响. 环境科学, 26 (5): 174~180
- 王发园, 林先贵, 尹睿(2006b). 不同施铜水平下接种AM真菌对海州香薷根际pH的影响. 植物营养与肥料学报, 12 (6): 922~925
- 王立, 安广楠, 马放, 吴洁婷, 张雪, 王敏(2014). AMF对镉污染条件下水稻抗性及其根际固定性的影响. 农业环境科学学报, 33 (10): 1882~1889
- 张旭红, 林爱军, 张莘, 郭兰萍(2012). 丛枝菌根真菌对旱稻根际Pb形态分布的影响. 中国农学通报, 28 (6): 24~29
- 张中峰, 张金池, 黄玉清, 杨慧, 罗亚进, 罗艾滢(2013). 丛枝菌根真菌对植物耐旱性的影响研究进展. 生态学杂志, 32 (6): 1607~1612
- 朱先灿, 宋凤斌, 徐洪文(2010). 低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米光合特性的影响. 应用生态学报, 21 (2): 470~475
- Ali H, Khan E, Sajad MA (2013). Phytoremediation of heavy metals—concepts and applications. Chemosphere, 91 (7): 869~881
- Alori E, Fawole O (2012). Phytoremediation of soils contaminated with aluminium and manganese by two arbuscular mycorrhizal fungi. J Agr Sci, 4 (8): 246~252
- Anjum NA, Ahmad I, Mohmood I, Pacheco M, Duarte AC, Pereira E, Umar S, Ahmad A, Khan NA, Iqbal M et al (2012). Modulation of glutathione and its related enzymes in plants' responses to toxic metals and metalloids—a review. Environ Exp Bot, 75: 307~324
- Arias MSB, Peña-Cabrales JJ, Alarcón A, Vega MM (2015). Enhanced Pb absorption by *Hordeum vulgare* L. and *Helianthus annuus* L. plants inoculated with an arbuscular mycorrhizal fungus consortium. Int J Phytoremediat, 17: 405~413
- Augé RM (2004). Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. Can J Soil Sci, 84 (4): 373~381
- Augé RM, Toler HD, Sams CE, Nasim G (2008). Hydraulic conductance and water potential gradients in squash leaves showing mycorrhiza-induced increases in stomatal conductance. Mycorrhiza, 18 (3): 115~121
- Awotoye OO, Adewole MB, Salami AO, Ohiembor MO (2009). Arbuscular mycorrhiza contribution to the growth performance and heavy metal uptake of *Helianthus annuus* LINN in pot culture. Afri J Environ Sci Technol, 3 (6): 157~163
- Bhaduri AM, Fulekar MH (2012). Assessment of arbuscular mycorrhizal fungi on the phytoremediation potential of *Ipomoea aquatica* on cadmium uptake. 3 Biotech, 2 (3): 193~198
- Burleigh SH, Kristensen BK, Bechmann IE (2003). 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, 52 (5): 1077~1088
- Caporale AG, Sarkar D, Datta R, Punamiya P, Violante A (2014). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) on growth and arsenic uptake of vetiver grass (*Chrysopogon zizanioides* L.) from contaminated soil and water systems. J Soil Sci Plant Nut, 14 (4): 955~972
- Chen BD, Zhu YG, Duan J, Xiao XY, Smith SE (2007). Effects of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on growth and metal uptake by four plant species in copper mine tailings. Environ Pollut, 147 (2): 374~380
- Chen BD, Zhu YG, Smith FA (2006). Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on uranium and arsenic accumulation by Chinese brake fern (*Pteris vittata* L.) from a uranium mining-impacted soil. Chemosphere, 62: 1464~1473
- Chen L, Hu X, Yang W, Xu Z, Zhang D, Gao S (2015). The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on sex-specific responses to Pb pollution in *Populus cathayana*. Ecotox Environ Safe, 113: 460~468
- Citterio S, Prato N, Fumagalli P, Aina R, Massa N, Santagostino A, Sgorbati S, Berta G (2005). The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* induces growth and metal accumulation changes in *Cannabis sativa* L. Chemosphere, 59: 21~29
- Clark RB, Zeto SK (2000). Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. J Plant Nutr, 23 (7): 867~902
- Cornejo P, Pérez-Tienda J, Meier S, Valderas A, Borie F, Azcón-Aguilar C, Ferrol N (2013). Copper compartmentalization in spores as a survival strategy of arbuscular mycorrhizal fungi in Cu-polluted environments. Soil Biol Biochem, 57: 925~928
- Cruz C, Green JJ, Watson CA, Wilson F, Martins-Loução MA (2004). Functional aspects of root architecture and mycorrhizal inoculation with respect to nutrient uptake capacity. Mycorrhiza, 14 (3): 177~184
- de Andrade SAL, da Silveira APD (2008). Mycorrhiza influence on maize development under Cd stress and P supply. Braz J Plant Physiol, 20 (1): 39~50
- de Andrade SAL, da Silverira APD, Jorge RA, de Abreu MF (2008). Cadmium accumulation in sunflower plants influenced by arbuscular mycorrhiza. Int J Phytoremediat, 10: 1~13
- de Souza LA, de Andrade SAL, de Souza SCR, Schiavinato MA (2012). Arbuscular mycorrhiza confers Pb tolerance in *Calopogonium mucunoides*. Acta Physiol Plant, 34 (2): 523~531
- Dong Y, Zhu YG, Smith FA, Wang Y, Chen B (2008). Arbuscular mycorrhiza enhanced arsenic resistance of both white clover (*Trifolium repens* Linn.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.) plants in an arsenic-contaminated soil. Environ Pollut, 155: 174~181
- El Faiz A, Duponnois R, Winterton P, Ouhammou A, Meddich A, Boularbah A, Hafidi M (2015). Effect of different amendments on growing of *Canna indica* L. inoculated with AMF on mining substrate. Int J Phytoremediat, 17: 503~513
- Elahi FE, Mridha MAU, Aminuzzaman F M (2012). Role of AMF on plant growth, nutrient uptake arsenic toxicity and chlorophyll content of chili growing arsenic amended soil. Bangladesh J Agril Res, 37 (4): 635~644
- Farzaneh M, Vierheilig H, Lössl A, Kaul HP (2011). Arbuscular mycorrhiza enhances nutrient uptake in chickpea. Plant Soil Environ, 57 (10): 465~470
- Foo E, Ross JJ, Jones WT, Reid JB (2013). Plant hormones in arbuscular mycorrhizal symbioses: an emerging role for gibberellins. Ann Bot, 111 (5): 769~779
- González-Chávez MDCA, Ortega-Larrocea MDP, Carrillo-González

- R, López-Meyer M, Xoconostle-Cázares B, Gomez SK, Harrison MJ, Figueroa-López AM, Maldonado-Mendoza IE (2011). Arsenate induces the expression of fungal genes involved in As transport in arbuscular mycorrhiza. *Fungal Biol*, 115 (12): 1197~1209
- González-Guerrero M, Azcón-Aguilar C, Mooney M, Valderas A, MacDiarmid CW, Eide DJ, Ferrol N (2005). Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family. *Fungal Genet Biol*, 42 (2): 130~140
- Gu HH, Li FP, Yu Q, Gao YQ, Yuan XT (2013). The roles of arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and *Festuca arundinacea* in phytostabilization of lead/zinc tailings. *Adv Mater Res*, 699: 245~250
- Gupta DK, Huang HG, Yang XE, Razafindrabe BHN, Inouhe M (2010). The detoxification of lead in *Sedum alfredii* H. is not related to phytochelators but the glutathione. *J Hazard Mater*, 177: 437~444
- Haneef I, Faizan S, Perveen R, Kausar S (2014). Impact of bio-fertilizers and different levels of cadmium on the growth, biochemical contents and lipid peroxidation of *Plantago ovate* Forsk. *Saudi J Biol Sci*, 21 (4): 305~310
- Harrison MJ, Dewbre GR, Liu J (2002). A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell*, 14 (10): 2413~2429
- Hassan SE, Hijri M, St-Arnaud M (2013). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on trace metal uptake by sunflower plants grown on cadmium contaminated soil. *New Biotechnol*, 30 (6): 780~787
- He B, Yun ZJ, Shi JB, Jiang GB (2013). Research progress of heavy metal pollution in China: sources, analytical methods, status, and toxicity. *Chinese Sci Bull*, 58 (2): 134~140
- Hernández-Ortega HA, Alarcón A, Ferrera-Cerrato R, Zavaleta-Mancera HA, López-Delgado HA, Mendoza-López MR (2012). Arbuscular mycorrhizal fungi on growth, nutrient status, and total antioxidant activity of *Melilotus albus* during phytoremediation of a diesel-contaminated substrate. *J Environ Manage*, 95: 319~324
- Hodge A, Helgason T, Fitter AH (2010). Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecol*, 3 (4): 267~273
- Hovsepian A, Greipsson S (2004). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on phytoextraction by corn (*Zea mays*) of lead-contaminated soil. *Int J Phytoremediat*, 6 (4): 305~321
- Hu J, Chan PT, Wu F, Wu S, Zhang J, Lin X, Wong MH (2013a). 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. *Appl Soil Ecol*, 63: 29~35
- Hu J, Wu S, Wu F, Leung HM, Lin X, Wong MH (2013b). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance both absorption and stabilization of Cd by Alfred stonecrop (*Sedum alfredii* Hance) and perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) in a Cd-contaminated acidic soil. *Chemosphere*, 93 (7): 1359~1365
- Jankong P, Visoottiviset P (2008). Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on plants growing on arsenic contaminated soil. *Chemosphere*, 72: 1092~1097
- Janoušková M, Pavlíková D (2010). Cadmium immobilization in the rhizosphere of arbuscular mycorrhizal plants by the fungal extraradical mycelium. *Plant Soil*, 332: 511~520
- Janoušková M, Pavlíková D, Macek T, Vosátka M (2005). Influence of arbuscular mycorrhiza on the growth and cadmium uptake of tobacco with inserted metallothionein gene. *Appl Soil Ecol*, 29 (3): 209~214
- Jia Y, Gray VM, Straker CJ (2004). The influence of *Rhizobium* and arbuscular mycorrhizal fungi on nitrogen and phosphorus accumulation by *Vicia faba*. *Ann Bot*, 94: 251~258
- Kim RY, Yoon JK, Kim TS, Yang JE, Owens G, Kim KR (2015). Bioavailability of heavy metals in soils: definitions and practical implementation—a critical review. *Environ Geochem Health*, 37 (6): 1041~1061
- Leung HM, Leung AOW, Ye ZH, Cheung KC, Yung KKL (2013). Mixed arbuscular mycorrhizal (AM) fungal application to improve growth and arsenic accumulation of *Pteris vittata* (As hyperaccumulator) grown in As-contaminated soil. *Chemosphere*, 92 (10): 1367~1374
- Leung HM, Ye ZH, Wong MH (2007). Survival strategies of plants associated with arbuscular mycorrhizal fungi on toxic mine tailings. *Chemosphere*, 66: 905~915
- Li X, Christie P (2001). Changes in soil solution Zn and pH and uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal red clover in Zn-contaminated soil. *Chemosphere*, 42 (2): 201~207
- Lin ZQ, Schemenauer RS, Cervinka V, Zayed A, Lee A, Terry N (2000). Selenium volatilization from a soil-plant system for the remediation of contaminated water and soil in the San Joaquin Valley. *J Environ Qual*, 29: 1048~1056
- Liu H, Yuan M, Tan S, Yang X, Lan Z, Jiang Q, Ye Z, Jing Y (2015). Enhancement of arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus versiforme*) on the growth and Cd uptake by Cd-hyperaccumulator *Solanum nigrum*. *Appl Soil Ecol*, 89: 44~49
- Liu LZ, Gong ZQ, Zhang YL, Li PJ (2011). Growth, cadmium accumulation and physiology of marigold (*Tagetes erecta* L.) as affected by arbuscular mycorrhizal fungi. *Pedosphere*, 21 (3): 319~327
- Liu Y, Zhu YG, Chen BD, Christie P, Li XL (2005). Influence of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on uptake of arsenate by the As hyperaccumulator fern *Pteris vittata* L. *Mycorrhiza*, 15 (3): 187~192
- Ma Y, Prasad MNV, Rajkumar M, Freitas H (2011). Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnol Adv*, 29 (2): 248~258
- Marchiol L, Assolari S, Sacco P, Zerbi G (2004). Phytoextraction of heavy metals by canola (*Brassica napus*) and radish (*Raphanus sativus*) grown on multicontaminated soil. *Environ Pollut*, 132: 21~27
- McGrath SP, Zhao FJ (2003). Phytoextraction of metals and metalloids from contaminated soils. *Curr Opin Biotech*, 14: 277~282
- Meier S, Borie F, Bolan N, Cornejo P (2012). Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscular mycorrhizal fungi. *Crit Rev Env Sci Tec*, 42: 741~775

- Milner MJ, Seamon J, Craft E, Kochian LV (2013). Transport properties of members of the ZIP family in plants and their role in Zn and Mn homeostasis. *J Exp Bot*, 64 (1): 369~381
- Miransari M (2010). Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant Biol*, 12 (4): 563~569
- Mishra S, Tripathi RD, Srivastava S, Dwivedi S, Trivedi PK, Dhankher OP, Khare A (2009). Thiol metabolism play significant role during cadmium detoxification by *Ceratophyllum demersum* L. *Bioresour Technol*, 100: 2155~2161
- Orłowska E, Godzik B, Turnau K (2012). Effect of different arbuscular mycorrhizal fungal isolates on growth and arsenic accumulation in *Plantago lanceolata* L. *Environ Pollut*, 168: 121~130
- Orłowska E, Przybyłowicz W, Orłowski D, Turnau K, Mesjasz-Przybyłowicz J (2011). The effect of mycorrhiza on the growth and elemental composition of Ni-hyperaccumulating plant *Berkheya coddii* Roessler. *Environ Pollut*, 159 (12): 3730~3738
- Ouziad F, Hildebrandt U, Schmelzer E, Bothe H (2005). Differential gene expressions in arbuscular mycorrhizal-colonized tomato grown under heavy metal stress. *J Plant Physiol*, 162 (6): 634~649
- Peng K, Li X, Luo C, Shen Z (2006). Vegetation composition and heavy metal uptake by wild plants at three contaminated sites in Xiangxi area, China. *J Environ Sci Health A*, 41: 65~76
- Peuke AD, Rennenberg H (2005). Phytoremediation. *EMBO Rep*, 6: 497~501
- Querejeta JI, Allen MF, Caravaca F, Roldán A (2006). Differential modulation of host plant $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ by native and nonnative arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid environment. *New Phytol*, 169 (2): 379~387
- Rajkumar M, Sandhya S, Prasad MNV, Freitas H (2012). Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotechnol Adv*, 30 (6): 1562~1574
- Ruiz-Lozano JM, Collados C, Barea JM, Azcón R (2001). Arbuscular mycorrhizal symbiosis can alleviate drought induced nodule senescence in soybean plants. *New Phytol*, 151 (2): 493~502
- Ruiz-Lozano JM, Porcel R, Aroca R (2006). Does the enhanced tolerance of arbuscular mycorrhizal plants to water deficit involve modulation of drought-induced plant genes? *New Phytol*, 171 (4): 693~698
- Schwarzott D, Walker C, Schüßler A (2001). *Glomus*, the largest genus of the arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales), is nonmonophyletic. *Mol Phylogenet Evol*, 21 (2): 190~197
- Seth CS, Chaturvedi KP, Misra V (2008). The role of phytochelators and antioxidants in tolerance to Cd accumulation in *Brassica juncea* L. *Ecotoxicol Environ Saf*, 71: 76~85
- Shaker-Koochi S (2014). Role of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi in phytoremediation of soils contaminated: a review. *Int J Adv Biol Biom Res*, 2 (5): 1854~1864
- Su C, Jiang LQ, Zhang WJ (2014). A review on heavy metal contamination in the soil worldwide: situation, impact and remediation techniques. *Environ Skeptics Critics*, 3 (2): 24~38
- Subramanian KS, Tenshia V, Jayalakshmi K, Ramachandran V (2009). Biochemical changes and zinc fractions in arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus intraradices*) inoculated and uninoculated soils under differential zinc fertilization. *Appl Soil Ecol*, 43 (1): 32~39
- Sun Q, Ye ZH, Wang XR, Wong MH (2007). Cadmium hyperaccumulation leads to an increase of glutathione rather than phytochelators in the cadmium hyperaccumulator *Sedum alfredii*. *J Plant Physiol*, 164: 1489~1498
- Tamayo E, Gómez-Gallego T, Azcón-Aguilar C, Ferrol N (2014). Genome-wide analysis of copper, iron and zinc transporters in the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Front Plant Sci*, 5: 547
- Trotta A, Falaschi P, Cornara L, Minganti V, Fusconi A, Drava G, Bertta G (2006). Arbuscular mycorrhizae increase the arsenic translocation factor in the As hyperaccumulating fern *Pteris vittata* L. *Chemosphere*, 65 (1): 74~81
- Tullio M, Pierandrei F, Saleron A, Rea E (2003). Tolerance to cadmium of vesicular arbuscular mycorrhizae spores isolated from a cadmium-polluted and unpolluted soil. *Biol Fertil Soil*, 37: 211~214
- Vázquez S, Agha R, Granado A, Sarro MJ, Esteban E, Peñalosa JM, Carpena RO (2006). Use of white lupin plant for phytostabilization of Cd and As polluted acid soil. *Water Air Soil Poll*, 177: 349~365
- Vogel-Mikuš K, Pongrac P, Kump P, Nečemer M, Regvar M (2006). Colonisation of a Zn, Cd and Pb hyperaccumulator *Thlaspi praecox* Wulfen with indigenous arbuscular mycorrhizal fungal mixture induces changes in heavy metal and nutrient uptake. *Environ Pollut*, 139 (2): 362~371
- Wang Y, Huang J, Gao Y (2012). Arbuscular mycorrhizal colonization alters subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Medicago sativa* L. and resists cadmium toxicity. *PLoS ONE*, 7 (11): e48669
- Wu QS, Li GH, Zou YN (2011). Role of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nutrient acquisition of peach (*Prunus Persical* L. Batsch) seedlings. *J Anim Plant Sci*, 21 (4): 746~750
- Wu QS, Zou YN, He XH (2010). Contributions of arbuscular mycorrhizal fungi to growth, photosynthesis, root morphology and ionic balance of citrus seedlings under salt stress. *Acta Physiol Plant*, 32 (2): 297~304
- Wu Z, McGrouther K, Huang J, Wu P, Wu W, Wang H (2014). Decomposition and the contribution of glomalin-related soil protein (GRSP) in heavy metal sequestration: field experiment. *Soil Biol Biochem*, 68: 283~290
- Xiao TJ, Yang QS, Ran W, Xu GH, Shen QR (2010). Effect of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungus on nitrogen and phosphorus utilization in upland rice-mungbean intercropping system. *Agr Sci Chin*, 9 (4): 528~535
- Xu P, Christie P, Liu Y, Zhang J, Li X (2008). The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* can enhance arsenic tolerance in *Medicago truncatula* by increasing plant phosphorus status and restricting arsenate uptake. *Environ Pollut*, 156: 215~220
- Yang X, Li T, Yang J, He Z, Lu L, Meng F (2006). Zinc compartmentation in root, transport into xylem, and absorption into leaf cells in the hyperaccumulating species of *Sedum alfredii* Hance. *Plan-*

- ta, 224: 185~195
- Yu Y, Zhang S, Huang H (2010). Behavior of mercury in a soil-plant system as affected by inoculation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza*, 20: 407~414
- Yu Y, Zhang S, Huang H, Luo L, Wen B (2009). Arsenic accumulation and speciation in maize as affected by inoculation with arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *J Agr Food Chem*, 57 (9): 3695~3701
- Zhang S, Li T, Huang H, Zou T, Zhang X, Yu H, Zheng Z, Wang Y (2012). Cd accumulation and phytostabilization potential of dominant plants surrounding mining tailings. *Environ Sci Pollut Res*, 19: 3879~3888
- Zhang W, Cai Y, Downum KR, Ma LQ (2004). Thiol synthesis and arsenic hyperaccumulation in *Pteris vittata* (Chinese brake fern). *Environ Pollut*, 131 (3): 337~345
- Zhang XH, Lin AJ, Gao YL, Reid RJ, Wong MH, Zhu YG (2009). Arbuscular mycorrhizal colonisation increases copper binding capacity of root cell walls of *Oryza sativa* L. and reduces copper uptake. *Soil Biol Biochem*, 41 (5): 930~935
- Zhang X, Ren BH, Wu SL, Sun YQ, Lin G, Chen BD (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences arsenic accumulation and speciation in *Medicago truncatula* L. in arsenic-contaminated soil. *Chemosphere*, 119: 224~230
- Zhang Z, Gao X, Qiu B (2008). Detection of phytochelators in the hyperaccumulator *Sedum alfredii* exposed to cadmium and lead. *Phytochemistry*, 69: 911~918
- Zhu YG, Christie P, Laidlaw AS (2001). Uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal white clover from Zn-contaminated soil. *Chemosphere*, 42: 193~199
- Zhu YG, Pilon-Smits EAH, Zhao FJ, Williams PN, Meharg AA (2009). Selenium in higher plants: understanding mechanisms for biofortification and phytoremediation. *Trends Plant Sci*, 14 (8): 436~442
- Zou T, Li T, Zhang X, Yu H, Luo H (2011). Lead accumulation and tolerance characteristics of *Athyrium wardii* (Hook.) as a potential phytostabilizer. *J Hazard Mater*, 186: 683~689