

## 丛枝菌根真菌提高药用植物镉胁迫抗性作用机制的研究进展

龙仙女<sup>1</sup>, 张兴开<sup>1</sup>, 武越<sup>1</sup>, 游晓旭<sup>1</sup>, 唐树爽<sup>1</sup>, 郑泰雄<sup>1</sup>, 曹冠华<sup>1\*</sup>, 贺森<sup>1,2,3\*</sup>

1. 云南中医药大学中药学院, 云南 昆明 650500

2. 道地药材品质保障与资源持续利用全国重点实验室, 北京 100700

3. 云南中医药大学 中药研究国际科技合作基地, 云南 昆明 650500

**摘要:** 丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是一类广泛定植于植物根系的共生内生真菌, 其在促进植物生长、提高重金属胁迫抗性等方面具有重要作用。镉 (cadmium, Cd) 具有较强的毒性, 可在植物中富集, 造成食物链毒害。基于国内外最新研究进展, 以药用植物为主要研究对象, 归纳分析了 Cd 胁迫下接种 AMF 对宿主植物生长, 活性成分积累, Cd 吸收、积累、分布、迁移和转运的影响。总结了 AMF 提高宿主植物 Cd 胁迫抗性的作用机制, 并分别从生理和分子角度阐释了各作用机制, 探讨了各通路可能的调控机制。此外, 基于课题组前期研究, 以三七-AMF-Cd 系统为例, 绘制了 AMF 提高三七 Cd 胁迫抗性作用机制图解。对研究 AMF 与宿主植物协同调控 Cd 胁迫作用机制, 解决土壤 Cd 污染问题, 实施生态农业或中药材生态化种植, 降低植物药用和食用部位 Cd 积累具有重要的参考价值。

**关键词:** 丛枝菌根真菌; 药用植物; 镉; 生长稀释效应; 菌丝固持作用; 液泡区隔作用

**中图分类号:** R286.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2025)04-1477-12

**DOI:** 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.04.034

## Research progress on mechanisms of arbuscular mycorrhizal fungi to enhance resistance of medicinal plants in response to cadmium stress

LONG Xianny<sup>1</sup>, ZHANG Xingkai<sup>1</sup>, WU Yue<sup>1</sup>, YOU Xiaoxu<sup>1</sup>, TANG Shushuang<sup>1</sup>, ZHENG Taixiong<sup>1</sup>, CAO Guanhua<sup>1</sup>, HE Sen<sup>1,2,3</sup>

1. College of Traditional Chinese Medicine, Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

2. State Key Laboratory for Quality Ensurance and Sustainable Use of Dao-di Herbs, Beijing 100700, China

3. Chinese Pharmaceutical Research International Science and Technology Cooperation Base of Yunnan University of Chinese Medicine, Kunming 650500, China

**Abstract:** Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are a kind of symbiotic endophytic fungi that widely colonize into plant roots, which play important roles in promoting plant growth and enhancing resistance to heavy metals. Cadmium (Cd) is a highly toxic material and can be enriched in plants, causing food chain toxicity. Based on the latest research progress at home and abroad, our summarized and analyzed the effects of AMF on the growth of host plants under Cd stress, the accumulation of active components, as well as the absorption to Cd and its accumulation, distribution, migration and transport. In the paper, the mechanism of AMF in enhancing the resistance of host plants to Cd stress was summarized, and the mechanisms were explained from the physiological and molecular perspectives, and the possible regulatory mechanisms of each pathway were discussed. In addition, taking the system of *Panax notoginseng* (Burk.) F. H. Chen-AMF-Cd system as an example, the diagram of AMF in enhancing the plant resistance to Cd was drew out. This review has important reference value for studying the mechanism of coordination between AMF and host plants to regulate

收稿日期: 2024-09-05

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (82260743); 国家自然科学基金资助项目 (82360750); 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设” (2060302-2404-05); 云南省基础研究计划面上项目 (202201AT070219); 云南省中医药应用基础研究联合专项 (202001AZ070001-009, 202101AZ070001-014); 云南省“万人计划”青年拔尖人才专项 (YNWR-QNBJ-2020-279); 云南省“兴滇英才支持计划”青年人才项目 (XDYC-QNRC-2023-0526); 昆明市国际 (对外) 科技合作基地 (GHJD-2021030); 2023 云南中医药大学中药学院研究生自主创新研究项目

**作者简介:** 龙仙女, 硕士研究生, 研究方向为中药资源开发。E-mail: 2797192049@qq.com

**\*通信作者:** 曹冠华, 博士, 正高级实验师, 硕士生导师, 从事中药资源与菌根微生物研究。E-mail: cgh20031695@163.com

贺森, 博士, 教授, 硕士生导师, 从事中药资源与分子生物学研究。E-mail: sunbelt123@163.com

Cd stress, solving the problem of Cd pollution in soil, implementing ecological agriculture or ecological cultivation of Chinese medicinal herbals, and reducing Cd accumulation in the medicinal and edible parts of plants.

**Key words:** arbuscular mycorrhizal fungi; medicinal plants; cadmium; growth dilution effect; biological immobilization of hyphae; vesicle compartmentation

镉 (cadmium, Cd) 是我国土壤重金属污染的主要元素之一。据 2014 年《全国土壤污染状况调查报告》显示,我国重金属 Cd 的点位超标率达到 7.0%,位居土壤重金属污染第一<sup>[1]</sup>。Cd 是人体非必需重金属元素之一,其毒性大,迁移性强,具有显著的生物积累特性,被联合国环境规划署列为全球性意义危害化学物质之首<sup>[2-3]</sup>。Cd 污染不仅影响植物生长发育、产量及品质,还可通过食物链在生物体内富集,对人类健康和生态环境造成威胁<sup>[4]</sup>。目前,修复土壤 Cd 污染技术主要包括物理修复技术、化学修复技术、生物修复技术,其中采用微生物、植物、植物-微生物联合修复等生物技术手段是最具应用前景和推广价值的方式之一。稳定的植物-微生物共生系统不仅可以提高宿主植物 Cd 耐性,还可使其“固定化”,降低其在植物不同组织部位间的迁移,这也是微生物提高植物 Cd 胁迫抗性的主要作用方式。

丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是一类广泛定植于植物根系的互惠共生内生真菌,可与 90% 以上的植物根系形成菌根互惠共生体<sup>[5]</sup>,在发育过程中,AMF 会在植物根细胞内或间隙产生“泡囊”“丛枝”“孢子”“菌丝”等典型结构<sup>[6]</sup>。众多研究证实,AMF 不但可以增强植物对磷等营养元素的吸收,促进植物生长,还可提高植物对重金属、干旱、盐分、水分等非生物胁迫抗性<sup>[7-9]</sup>。目前,关于 AMF 和超级累植物联合用于 Cd 污染土壤修复的研究多有报道,如根内根孢囊霉 *Rhizophagus intraradices*、摩西管柄囊霉 *Funneliformis mosseae*-早稻 *Oryza sativa* L.、聚丛根孢囊霉 *R. aggregatus*-红麻 *Hibiscus cannabinus* L.、异形根孢囊霉 *R. irregularis*-芦苇 *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.等<sup>[10-12]</sup>,然而将 AMF 用于药用植物种植,使其兼具降低药用部位重金属积累和促生长功能的研究则鲜有提及。课题组前期调查发现,三七、滇黄精根系 AMF 定植率与三七皂苷、黄精多糖等功效成分含量呈显著正相关<sup>[13-14]</sup>,而三七-AMF 等药用植物共生菌根的形成对植物 Cd 耐性和不同组织部位积累、分布的影响及作

用机制仍在研究中。基于前人研究和文献分析,本文探讨了将 AMF 用于中药材种植,以期促进植物生长、提高活性成分积累,降低 Cd 在主要药用部位积累的可行性,为在高重金属土壤背景区域实施中药材生态化种植提供参考和理论依据。

## 1 Cd 胁迫下 AMF 定殖对宿主植物生长、活性物质含量及 Cd 积累的影响

研究发现,植物根系吸收 Cd 并积累一定程度后,会显著抑制植物生长,使其生物量减少,直至萎黄坏死<sup>[15-18]</sup>。而一些长期生长在 Cd 污染环境中的植物经过一段时间的适应后,逐渐形成一系列抗性机制,以提高存活率,这些机制包括外排作用、螯合作用、细胞壁固定作用、质膜选择透过性作用、液泡区隔作用、抗氧化系统防御作用等<sup>[19-21]</sup>。

植物对 Cd 的耐受限度受植物种类和 Cd 浓度的影响,大部分药用植物、农作物及经济作物对 Cd 耐受性较低,在高 Cd 土壤背景下,其生长或代谢产物合成会受到严重影响,甚至无法存活,而 AMF 的定殖则会强化植物 Cd 抗性作用机制,增强其抗性作用。

### 1.1 Cd 胁迫下 AMF 定殖对植物矿物质元素及生长吸收的影响

氮、磷、钾等矿质元素是植物生长的重要因子,参与各项生理活动和代谢过程<sup>[22]</sup>。研究证实,AMF 的定植会改善根系形态结构,增大吸收面积,从而促进植物对水分和矿质营养的吸收,进而提高地下、地上部生物量,而植物根系形态的变化则被认为有利于植物重金属耐受性的提高<sup>[23]</sup>。由表 1 可知,在 Cd 胁迫下,接种 AMF 能显著提升龙葵<sup>[24]</sup>、忍冬<sup>[25]</sup>、紫花苜蓿<sup>[32]</sup>、小麦<sup>[41]</sup>等植物生物量和活性成分含量,并通过“生长稀释效应”来缓解 Cd 胁迫。“生长稀释效应”主要指因 AMF 定植产成的“额外”生长所造成的植物重金属浓度降低的现象<sup>[43]</sup>。

促进宿主植物对磷酸盐的吸收是 AMF 最早被确认的主要功能之一,在 AMF 定殖的水稻根系中,80% 以上的磷吸收均通过 AMF 共生菌根完成,这也是 AMF 促进 Cd 胁迫下植物生长的主要

表 1 Cd 胁迫下 AMF 定殖对药用植物生长、活性物质含量及 Cd 积累的影响

Table 1 Effects of AMF inoculation on growth of medicinal plants, active substance contents and Cd accumulation under Cd stress

| 药用或非药用植物 | 植物名称                                              | AMF 种类                                                                                                                                                                           | Cd 浓度                                                   | AMF 对植物生长、活性成分及 Cd 积累的影响                                                                                                                                                                                    |
|----------|---------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 药用植物     | 龙葵 <i>Solanum nigrum</i> L.                       | 变形球囊霉 <i>Glomus versiforme</i>                                                                                                                                                   | 0、25、50、100 mg·kg <sup>-1</sup>                         | 龙葵生物量增加 324%；地上部分 Cd 浓度降低 18% <sup>[24]</sup>                                                                                                                                                               |
|          | 忍冬 <i>Lonicera japonica</i> Thunb.                | 地表球囊霉 <i>Glomus versiforme</i> 、根内根孢囊霉 <i>Rhizophagus intraradices</i>                                                                                                           | 0、10、20 μg·g <sup>-1</sup>                              | 显著降低地上部分 Cd 浓度；提高植株磷 (phosphorus, P)、植物螯合肽 (phytochelutins, PCs) 含量及谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR)、过氧化氢酶 (catalase, CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX) 活性，从而减轻 Cd 毒性，进而促进金银花生长 <sup>[25]</sup> |
|          | 蟛蜞菊 <i>Sphagneticola calendulacea</i> (L.) Pruski | 地表球囊霉 <i>G. versiforme</i>                                                                                                                                                       | 5 mg·kg <sup>-1</sup>                                   | 接种 AMF 使地上部分、根部 Cd 富集系数分别增加 13.1%、18.7%；增加了宿主植物生物量和磷含量；提高植物过氧化氢酶活性和总抗氧化能力，同时降低丙二醛 (alondialdehyde, MDA) 含量 <sup>[26]</sup>                                                                                  |
|          | 三七 <i>Panax notoginseng</i> (BurKill) F. H. Chen  | 幼套近明球囊霉 <i>Claroideoglomus etunicatum</i> 、根内根孢囊霉 <i>R. intraradices</i> 、异形根孢囊霉 <i>Rhizophagus irregularis</i> 、摩西管柄囊霉 <i>Funneliformis mosseae</i> 、地表球囊霉 <i>G. versiforme</i> | 5 mg·kg <sup>-1</sup>                                   | 显著增加 Cd 胁迫下三七中超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 和过氧化氢酶的活性以及还原型谷胱甘肽 (reduced glutathione, GSH) 和抗坏血酸 (ascorbic acid, AsA) 的含量；减少 MDA 含量；促进三七皂苷的积累 <sup>[27]</sup>                  |
|          | 大叶女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>                     | 地表球囊霉 <i>G. versiforme</i> 、根内球囊霉 <i>Glomus intraradices</i> 、摩西管柄囊霉 <i>F. mosseae</i> 、聚丛球囊霉 <i>Glomus aggregatum</i> 、幼套球囊霉 <i>Glomus etunicatum</i>                           | 100 mg·kg <sup>-1</sup>                                 | 接种 5 种 AMF 均可降低茎、叶中的 Cd 含量，增加根部的积累量，从而限制 Cd 在植株内部的转移 <sup>[28]</sup>                                                                                                                                        |
|          | 菊苣 <i>Cichorium intybus</i> L.                    | 异形根孢囊霉 <i>R. irregularis</i>                                                                                                                                                     | 100 μg·g <sup>-1</sup>                                  | 可提高植株芽中的 SOD 和 POD 的活性 <sup>[29]</sup>                                                                                                                                                                      |
|          | 金盏花 <i>Calendula officinalis</i> L.               | 摩西球囊霉 <i>Glomus mosseae</i> 、根内球囊霉 <i>G. intraradices</i>                                                                                                                        | 0、40、80 mg·kg <sup>-1</sup>                             | 摩西球囊霉的定殖可增加芽和根中 Cd 的积累，并促进金盏花生长 <sup>[30]</sup>                                                                                                                                                             |
|          | 蒺藜苜蓿 <i>Medicago truncatula</i>                   | 摩西球囊霉 <i>G. mosseae</i>                                                                                                                                                          | 20 mg·kg <sup>-1</sup>                                  | 接种摩西球囊霉可以提高蒺藜的光合效率，增加植物生物量，降低 Cd 和 MDA 含量；改善土壤理化性质 <sup>[31]</sup>                                                                                                                                          |
|          | 紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i> L.                    | 聚丛球囊霉 <i>G. aggregatum</i> 、根内球囊霉 <i>G. intraradices</i> 、幼套球囊霉 <i>G. etunicatum</i> 、地表球囊霉菌 <i>G. versiforme</i>                                                                | 0、20 mg·kg <sup>-1</sup>                                | AMF 接种能显著提高植物组织的生物量和氮、磷、钾含量 <sup>[32]</sup>                                                                                                                                                                 |
|          | 红麻 <i>Hibiscus cannabinus</i>                     | 聚丛根孢囊霉 <i>R. aggreratus</i>                                                                                                                                                      | 10、20 mg·kg <sup>-1</sup>                               | AMF 定殖能显著增加红麻的株高、根系总长度、根系表面积和根系体积；提高了细胞壁多糖含量，有助于与细胞壁中的 Cd 结合，并减少 Cd 向地上植物组织的转运 <sup>[33]</sup>                                                                                                              |
|          | 刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i> L.                 | 摩西球囊霉 <i>G. mosseae</i>                                                                                                                                                          | 50 mg·kg <sup>-1</sup>                                  | 接种 AMF 后，地上部分生物量、叶绿素含量、根部 Cd 含量分别提高了 50%、16%、191%；AMF 的定殖提高了刺槐根部对铁、镁、铜、锌的吸收能力 <sup>[34]</sup>                                                                                                               |
|          | 芦竹 <i>Arundo donax</i>                            | 摩西管柄囊霉 <i>F. mosseae</i> 、根内根孢囊霉 <i>R. intraradices</i> 、地表球囊霉 <i>G. versiforme</i>                                                                                              | 0、50 mg·kg <sup>-1</sup>                                | Cd 胁迫下，接着 AMF 均可提高芦竹株高、叶长、叶绿素含量；增强叶片光合作用；提高全氮、全磷、全钾吸收量；根系 Cd 含量显著高于地上部分 <sup>[35]</sup>                                                                                                                     |
|          | 构树 <i>Broussonetia papyrifera</i> L.              | 异形根孢囊霉 <i>R. irregularis</i>                                                                                                                                                     | 0、30、90、270 mg·kg <sup>-1</sup>                         | 接种异形根孢囊霉后，可提高活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 水平，提高光合作用，促进生长；可螯合并积累更多的 Cd <sup>[36]</sup>                                                                                                                 |
| 非药用植物    | 玉米 <i>Zea mays</i> L.                             | 幼套球囊霉 <i>Claroideoglomus etunicatum</i> 、摩西管柄囊霉 <i>F. mosseae</i>                                                                                                                | 0、5 mg·kg <sup>-1</sup><br>0、5、10、15 mg·L <sup>-1</sup> | 接种幼套球囊霉后，玉米地上部分 Cd 浓度降低了 51.4% <sup>[37]</sup><br>接种摩西管柄囊霉后，增加了玉米根长、根体积、根表面积、根尖数和分支数；增加根系分泌物中可溶性糖、蛋白质和氨基酸含量；其生物量和 Cd 吸收量增加了 22.0%~31.0% <sup>[38]</sup>                                                     |
|          | 巨桉 <i>Eucalyptus grandis</i> Hill ex Maiden       | 异形根孢囊霉 <i>R. irregularis</i>                                                                                                                                                     | 0、50、150、300 μmol·L <sup>-1</sup>                       | 异形根孢囊霉的定殖可以增强巨桉的生长和光合效率，降低 Cd 转运因子 <sup>[39]</sup>                                                                                                                                                          |
|          | 滇杨 <i>Populus yunnanensis</i> Dode                | 摩西管柄囊霉 <i>F. mosseae</i>                                                                                                                                                         | 0、50 mg·kg <sup>-1</sup>                                | 摩西管柄囊霉的定殖降低了叶、茎和根中的 Cd 浓度，抑制了重金属转运蛋白活性 <sup>[40]</sup>                                                                                                                                                      |
|          | 小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.                    | 摩西球囊霉 <i>G. mosseae</i>                                                                                                                                                          | 5、10 mg·kg <sup>-1</sup>                                | 根系中 Cd 含量增加，茎叶中 Cd 含量减少，鲜重与干重增加；叶片中叶绿素含量升高，净光合速率、气孔导度、蒸腾速率上升，胞间二氧化碳浓度下降；微量元素铁、镁和锌含量增加 <sup>[41]</sup>                                                                                                       |
|          | 黑麦草 <i>Lolium perenne</i> L.                      | 摩西管柄囊霉 <i>F. mosseae</i> 、变形球囊霉 <i>G. versiforme</i>                                                                                                                             | 0、5、15、30 mg·kg <sup>-1</sup>                           | 提高了黑麦草株高、叶绿素含量、地上部分和根系氮、Cd 含量；增强了光合作用，显著提高植物体内生理活性 <sup>[42]</sup>                                                                                                                                          |

原因<sup>[23,44]</sup>。此外,研究证实,AMF 的定殖还可促进氮、钾大量元素及镁、铜、铁、锰、锌、氮、钾大量元素及镁、铜、铁、锰等微量元素的吸收和积累<sup>[45]</sup>。在金盏花 *Calendula officinalis* L.、紫花苜蓿、刺槐 *Robinia pseudoacacia* L.、大豆 *Glycine max* (Linn.) Merr.、菊苣 *Cichorium intybus* L. 分别接种摩西球囊霉、根内球囊霉、聚丛球囊霉、根内根孢囊霉、幼套球囊霉、扭形球囊霉 *Glomus tortuosum*、地表球囊霉均可通过促进植物根系或地上部分氮、钾、磷、镁、铜、锰吸收和积累,增强竞争区位优势来提高 Cd 胁迫抗性<sup>[30,32,34,46-47]</sup>。

AMF 种类与宿主的匹配性也是影响 AMF 促生长效果和提高 Cd 胁迫抗性的主要因素。综合已有报道,发现根内根孢囊霉在不同植物中普遍具有较好的促进效果(表 1)。

## 1.2 Cd 胁迫下 AMF 定殖对植物 Cd 积累及分布的影响

根系不仅是植物生长发育过程中吸收矿质元素的重要营养器官,也是 Cd 进入植物系统的第一道屏障<sup>[48]</sup>。研究表明,Cd 在土壤中主要以无机、水溶性形式或不溶性磷酸盐形式存在,进入根系后部分被络合为毒性较低的果胶酸和蛋白质结合物<sup>[49-50]</sup>。根系细胞壁对吸收进来的无机或络合形式的 Cd 具有一定的固持作用,可抑制其由根系向地上部分运输,而 AMF 的定殖则会强化这一作用<sup>[51]</sup>。AMF 菌丝被认为是固持重金属离子的另一主要部位,目前已在根内根孢囊霉<sup>[10]</sup>、地表球囊霉<sup>[35]</sup>、摩西球囊霉<sup>[45]</sup>、摩西斗管囊霉<sup>[52]</sup>等菌株中得到验证。总体来看,AMF-植物共生菌根系统的形成会显著强化植物根系对 Cd 的固持作用,包括 AMF 菌丝细胞壁吸附和强化植物固持,如在根内根孢囊霉-水稻<sup>[10]</sup>、聚丛根孢囊霉-红麻<sup>[11]</sup>、摩西球囊霉-小麦<sup>[41]</sup>、摩西斗管囊霉-玉米<sup>[53]</sup>共生菌根系统中,根系 Cd 含量增幅分别达 80.83%、294.09%、189.36%、54.80%,但地上部分 Cd 含量及由地下部分至地上部分的转移因子则显著下降,且宿主植物生长无明显受限,甚至生物量更高,推测 AMF 菌丝“额外”分担了 Cd 超级累部分,并协同植物通过固定化作用或提高果胶酸盐和蛋白质结合态比例,从而弱化 Cd 的毒害作用<sup>[54-55]</sup>。

Cd 在植物中的亚细胞分布亦因 AMF 的定殖而发生变化。Li 等<sup>[56]</sup>研究表明,水稻中大部分 Cd 存在于细胞壁和可溶性组分中,而细胞器部分中则很

少;根内根孢囊霉和摩西管柄囊霉的定殖则会降低地上部细胞壁组分中 Cd 浓度,而可溶性组分比例则增加。这与 Zhang 等<sup>[55]</sup>的研究结果类似。此外,Wang 等<sup>[49]</sup>也得出类似结果,接种根内球囊霉可降低紫花苜蓿地上部分细胞壁部分中 Cd 的比例。

不同种类 AMF 对植物 Cd 积累的影响亦不同。Bisht 等<sup>[57]</sup>研究证明,分别接种近明球囊霉 *Claroideoglomus claroideum*、幼套近明球囊霉、摩西管柄囊霉和根内根孢囊霉在木豆 *Cajanus cajan* (L.) Millsp. 根系,发现其均可减少木豆对 Cd 吸收,其中根内根孢囊霉效果最好,其次是摩西管柄囊霉和幼套近明球囊霉,而近明球囊霉的作用最小。

## 2 Cd 胁迫下 AMF 定殖对宿主植物 Cd 迁移及转运的影响

大量研究表明,AMF 的定殖能够显著提高宿主植物根系对 Cd 的固定能力,抑制 Cd 从根部向地上部分的转运,从而降低地上部分的 Cd 含量<sup>[45, 58]</sup>。研究显示,李胜宝等<sup>[52]</sup>、许隽等<sup>[58]</sup>、潘姣<sup>[11]</sup>在紫云英 *Astragalus sinicus* L.、水稻秧苗、红麻上分别接种摩西斗管囊霉、根内根孢囊霉、聚丛根孢囊霉显著降低了 Cd 由地下至地上的转移因子系数,降幅分别达 57.70%、80.00%和 265.88%,使植物地上部分 Cd 浓度分别降低了 72.39%、40.20%和 28.39%。这一现象在紫花苜蓿-摩西球囊霉<sup>[59]</sup>、巨桉-异形根孢囊霉<sup>[39]</sup>共生菌根系统中得到验证,由地下至地上的转移因子系数降幅分别为 85%、66.67%,说明 AMF 能有效地减少 Cd 从土壤到地上器官的转运和富集。此外,Cd 胁迫条件下,接种根内球囊霉不但大幅降低了芹菜 *Apium graveolens* L. 的转移因子系数(71.19%),还显著降低了富集系数,高达 117.78%<sup>[60]</sup>。

## 3 AMF 提高宿主植物 Cd 胁迫抗性作用机制

大量研究表明,接种 AMF 可不同程度地提高植物 Cd 胁迫抗性,根据作用部位或方式的不同可将其归纳为菌丝固持作用、生长稀释效应、强化植物细胞壁吸附作用、强化植物细胞整合和液泡区隔作用、增强植物细胞膜抗氧化机用、协同植物激素调控机制、改善根际土壤微生物群落和土壤结构 7 个方面。

### 3.1 菌丝固持作用

菌丝固持作用是指通过 AMF 自身的吸附作用将重金属固定在菌丝中,降低植物细胞周边重金属

浓度,从而减轻毒害作用<sup>[61]</sup>。研究证实,庞大的AMF菌丝体系可以扩大植物根系与土壤接触位点,增加对重金属的吸附量,并将部分重金属固定在菌丝中,尤其是在盐、水分、重金属等胁迫条件下,菌丝固持作用更加突出<sup>[62-64]</sup>。由于难以将菌丝与植物组织完全剥离开来,故单独测定菌丝中重金属含量难度较大。陈保冬等<sup>[65]</sup>应用玻璃珠分室培养的方法研究了AMF菌丝对重金属的吸附能力,发现菌丝对不同重金属元素的吸附能力有所差异,其中对Cd吸附能力最强。卢鑫等<sup>[66]</sup>采用分室隔网培养方法研究菌丝在玉米和续断菊 *Sonchus asper* (L.) Hill 之间的作用,结果表明,AMF均能显著促进该侧植物对Cd增强两种植物对Cd的吸收,并不同程度的限制Cd在组织部位间的迁移,推测AMF菌丝在其中发挥着重要作用。

在分子层面上,在Cd、Zn胁迫下,从珠状巨孢囊霉 *Gigaspora margarita*、根内球囊霉根外菌丝分离金属硫蛋白基因 *GmarMT1*<sup>[67]</sup>、锌转运蛋白基因 *GintZnT1*<sup>[68]</sup>等相关基因表达会受到明显抑制,而AMF的定殖则会使其上调表达,从而达到缓解Cd胁迫的目的。由此表明,菌丝固持作用也是AMF提高植物Cd胁迫抗性的主要作用机制之一。

### 3.2 生长稀释效应

生长稀释效应是指因AMF定殖而增强植物对营养元素的吸收,减少其体内重金属相对含量,从而达到稀释重金属浓度的目的<sup>[69]</sup>。研究发现,在Cd胁迫下,接种AMF可以显著提高龙葵<sup>[24]</sup>、蟛蜞菊<sup>[26]</sup>、伴矿景天 *Sedum plumbizincicola* X. H. Guo & S. B. Zhou ex L.<sup>[70]</sup>、紫花苜蓿<sup>[71]</sup>生物量,增幅分别达323%、31.41%、58.00%和34.91%,并因此造成植株地上、地下部分Cd浓度下降,尤其在龙葵中,Cd含量降幅最高达74%。研究揭示,AMF主要通过促进磷酸盐等营养物质吸收、增强光合作用、改善根际土壤结构、增加益生菌群落等途径来促进植物生长,提高生物量,尤其是在低磷、干旱、重金属(Cd、As)等胁迫条件下,促生长效果更加突出<sup>[23,72-74]</sup>。其中,研究最多且被广泛认可的促生长机制是AMF强化植物对磷素的吸收。AMF菌丝既可以增加宿主植物根表面积和到达根系以外的地方来吸收更多的磷酸盐,也可以通过水解有机磷来增加吸收。菌丝吸收无机磷后将其运送到根内丛枝结构中,完成与宿主植物的磷、碳、脂肪酸等营养物质交换<sup>[23]</sup>。此效应在金银花<sup>[25]</sup>、紫花苜蓿<sup>[32]</sup>、刺槐<sup>[34]</sup>、水稻<sup>[10]</sup>、小麦<sup>[41]</sup>、

东南景天 *Sedum alfredii* Hance<sup>[75]</sup>等植物得以证实。

从分子角度研究发现,在Cd胁迫下,大豆磷酸盐转运蛋白基因 *GmPT8*<sup>[76]</sup>、拟南芥硝酸盐转运蛋白基因 *NRT1.8*<sup>[77]</sup>、莱茵衣藻光合色素合成相关基因 *PSBPI*<sup>[78]</sup>等生长相关基因相对表达量受到明显抑制,而AMF的定殖则会缓解抑制作用,使其上调表达,从而通过“额外”生长来达到缓解Cd胁迫的目的。由此可知,生长稀释效应是AMF提高植物Cd胁迫抗性的主要作用机制之一。

### 3.3 强化植物细胞壁吸附作用

植物细胞壁主要由半纤维素、纤维素、蛋白质、果胶等成分构成,是重金属进入细胞的第一道屏障。AMF的定殖可以增加果胶、纤维素和半纤维素含量,从而有效结合Cd<sup>2+</sup>,将其络合物吸附在细胞壁中,进而阻止其进入细胞以减轻Cd的毒害作用<sup>[20,79]</sup>。王立等<sup>[80]</sup>研究发现,水稻根细胞壁中的果胶和半纤维素是主要吸收和储存Cd的组分,而AMF的定殖则可以显著增加根和叶细胞壁中果胶、纤维素和半纤维素含量及Cd储存量<sup>[59]</sup>。研究证实,聚丛根孢囊霉的定殖将红麻细胞壁中的果胶、纤维素和半纤维素含量分别提高了110.0%、10.0%和34.4%,以应对Cd胁迫;此外,AMF可通过增加红麻细胞壁多糖含量,将部分Cd吸附到细胞壁中,减少其向地上部分组织迁移,从而提高胁迫抗性,减少Cd在地上部分积累<sup>[33]</sup>。

借助转录组学技术分析发现,在Cd胁迫下,植物细胞壁组分或活性物质合成关键酶基因响应AMF诱导而差异表达,如纤维素合酶基因、多聚半乳糖醛酸酶基因、几丁质酶基因、木聚糖半乳糖基转移酶基因、过氧化物合成酶基因、L-抗坏血酸氧化酶同系物合成关键基因、β-半乳糖苷酶基因等<sup>[81]</sup>。

### 3.4 强化植物细胞螯合和液泡区隔作用

细胞螯合和液泡区隔作用是指植物细胞通过分泌有机酸、氨基酸、植物螯合素(phytochelatins, PCs)、金属硫蛋白(metallothioneins, MTs)等螯合剂,与金属离子螯合形成螯合态,并转运至液泡、细胞壁等部位储存起来,以减轻氧化损伤,这也是植物重金属解毒的主要方式之一<sup>[82]</sup>。研究认为,当储存于细胞壁的重金属离子达到饱和点后,过量的重金属离子会进入细胞质中,然后被转运到液泡中,与液泡中的蛋白质、糖、有机酸或机碱等物质结合,结合后在液泡中区隔化储藏起来,从而降低

其毒性,提高植物的耐受能力<sup>[83]</sup>。AMF 的定殖会强化这一过程。Cd 胁迫下,AMF 的定殖显著提高了玉米芽和根中的 PCs 和 GSH 含量,增幅分别为 59.3%、45.0%,并提升了液泡的区隔和储存作用<sup>[56]</sup>。在金银花-根内根孢囊霉共生菌根体系中,PCs 含量增加了 71%,在一定程度上提高了植株 Cd 胁迫抗性<sup>[25]</sup>。

在转录层面,在 Cd 胁迫下,紫花苜蓿重金属 ATP 酶 (heavy-metal transporting ATPases, HMA) 相关基因 *HMA3* 表达会受到明显抑制,AMF 的定殖则会缓解或上调相关基因的表达,从而达到络合、储存更多 Cd 的目的<sup>[59]</sup>。而 Motaharpoor 等<sup>[84]</sup>则得到相反结果,接种 AMF 下调了紫花苜蓿 *MsPCS1* 和 *MsMT2* 相关基因的表达。AMF 是如何协同调控植物细胞壁螯合和液泡“区隔化”作用的,目前还不清楚,需进一步研究。

### 3.5 增强植物细胞膜抗氧化机制

在重金属的胁迫下,植物会在体内产生大量活性氧,如过氧化氢羟基离子、超氧根离子、臭氧离子等,导致细胞膜脂质过氧化,造成植物代谢紊乱,其中,MDA 是反映其损伤程度及过氧化程度的重要指标。AMF 的定殖则会协同植物通过提高植物体内抗氧化酶活性,达到清除自由基的目的,减轻由重金属造成的氧化损伤,从而达到降低重金属毒性,提高植物耐性<sup>[51,85]</sup>。研究表明,在 Cd 胁迫条件下,接种 AMF 可显著提高金银花<sup>[25]</sup>、三七<sup>[27]</sup>、菊苣<sup>[29]</sup>、伴矿景天<sup>[70]</sup>中的 SOD、CAT、APX、GPX、GR、CAT 等抗氧化酶活性及 AsA、GSH 含量,增强植物细胞膜抗氧化作用,清除 ROS,减轻 Cd 对植物的过氧化毒害,尤其是在高盐、干旱、重金属等胁迫条件下,抗氧化机制效果更加突出<sup>[70,86-87]</sup>。

在分子层面方面,研发发现,在 Cd 胁迫条件下,AMF 的定殖会上调植物 GST、POD 及 GDH 等质膜抗氧化酶基因的表达,以此达到缓解 Cd 胁迫的目的<sup>[88]</sup>。Wang 等<sup>[59]</sup>研究发现,接种摩西球囊霉可显著上调紫花苜蓿 *MtSOD*、*MtPODp7* 和 *MtCAT4* 相关基因的表达,加速 ROS 清除效率,从而减轻 Cd 的毒害作用。AMF 增强植物细胞膜抗氧化作用的调控机制及涉及的通路仍不明确,需进一步研究。

### 3.6 协同植物激素调控机制

植物激素是一类对植物生长发育、代谢、环境

应答等生理过程产生重要调控作用的代谢产物,在植物生长发育的各个过程和环境应答中发挥着重要作用<sup>[89]</sup>。协同植物激素调控机制是指 AMF 的定殖可以通过影响植物激素含量以及它们之间的平衡,促进植物生长、代谢产物积累及提高植物胁迫性。研究证实,AMF 的定殖会改变生长素 (indole-3-acetic acid, IAA)、水杨酸 (salicylic acid, SA)、茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 和脱落酸 (abscisic acid, ABA) 等植物激素含量<sup>[41]</sup>。Khan 等<sup>[90]</sup>发现, Cd 胁迫条件下,接种 AMF 会显著增加玉米 ABA、JA 含量,增幅分别为 108%、35%,并通过 JA 抗性通路来增强植物对 Cd 胁迫抗性。此外, Li 等<sup>[31]</sup>、Wang 等<sup>[59]</sup>在蒺藜苜蓿-摩西球囊霉、紫花苜蓿-摩西球囊霉共生体系中得到了类似结果,其根部的 SA、茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA) 和生长激素含量均显著增加,减轻了 Cd 对宿主植物的毒害作用。

通过转录组学分析发现,在 Cd 胁迫下,接种 AMF 会上调红麻 *HcGH3*<sup>[11]</sup>和紫花苜蓿 *WRKY57*<sup>[59]</sup>等与 IAA 相关基因,并调控与激素信号转导的相关基因,同时下调小麦 *TaZEP*、*TaNCD*、*TaABA2* 和 *TaAAO3*<sup>[41]</sup>等与 ABA 合成相关基因,从而达到缓解 Cd 胁迫的目的。

### 3.7 改善根际土壤微生物群落结构和土壤结构

研究证实,AMF 可通过改变根际土壤微生物群落多样性和丰富度、增加根系分泌物、改善根际微生物群落结构等途径,从而限制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<sup>[91]</sup>。研究发现,在大叶女贞<sup>[28]</sup>、黑麦草<sup>[92]</sup>、水稻<sup>[93]</sup>根系分别接种根内球囊霉、变形球囊霉、摩西管柄囊霉和根内根孢囊霉后,其根系微生物群落结构多样性均得到提高,并与宿主植物的重金属胁迫抗性密切相关。研究揭示,在 Cd 胁迫下,接种扭形伞房球囊霉 *Sieverdingia tortuosa* 和摩西斗管囊霉在红叶石楠 *Photinifraseri frase* 根系上后,其放线菌、节杆菌、变形菌、绿弯菌、酸杆菌和骸骨细菌等优势菌门数量均显著增加<sup>[94]</sup>。

AMF “招募”根际优势微生物的作用机制仍在研究中,有研究认为,一些转录因子、小分子肽或活性物质,如乙烯反应转录因子 (ethylene-responsive factor, ERF)、热休克蛋白 (heat shock protein, HSP) 是激活“招募”的开始。通过转录组

学分析发现,在 Cd 胁迫下,AMF 的定殖会下调红  
叶石楠乙烯反应转录因子、 $\alpha$ -氨基己二酸半醛合酶、  
异淀粉酶和胍丁胺脱氨酶等与球囊霉目  
(Glomerales) 丰度相关基因的表达;但上调了半胱  
氨酸氧化酶、热休克蛋白、肉桂酰辅酶 A 还原酶和  
ABA 受体等与酸杆菌门 (Patescibacteria) 丰度相  
关基因表达,而这些基因的差异表达反应了根际土  
壤微生物群落结构丰度相变化,并推测与丛枝菌根  
真菌和 Cd 双重诱导有关<sup>[94]</sup>。

诸多研究指出,AMF 的定殖会改变根际土壤微  
生态平衡,改善土壤结构,造成土壤 pH 值、氧化还  
原电位 (Eh) 变化,促进植物分泌更多的有机酸,增  
强系列土壤酶活性,通过自身合成球囊霉素相关土壤  
蛋白 (glomalin-related soil protein, GRSP) <sup>[61-62,85]</sup>。Gao  
等<sup>[95]</sup>研究发现,在 Cd 胁迫下,紫花苜蓿接种摩西  
球囊霉后,其根际土壤 pH 和 Eh 均显著提高,从而  
改善土壤结构,提高植物抗性。

王磊等<sup>[85]</sup>研究证实,在 Cd 胁迫下,AMF 促  
进植物分泌较多的有机酸,以络合游离的金属例  
子,限制其在土壤中的迁移,是 AMF 提高植物抗  
性,降低吸收的重要途径之一。土壤中有有机酸种  
类包括草酸、乙酸、琥珀酸、乙基丙二酸、辛二  
酸、柠檬酸、葡萄糖醛酸、苹果酸、泛酸和乳酸  
等。与 Cd<sup>2+</sup>处理相比,AMF 处理组下的玉米根际  
土壤丙二酸、苹果酸、乳酸、草酸、琥珀酸、乙酸  
和柠檬酸显著增加,增幅分别达 154.2%、54.0%、  
11.0%、95.5%和 59.9%,有效限制了 Cd 的迁移及  
植物对其吸收<sup>[96]</sup>。此外,有机酸还可溶解磷酸三  
钙等难溶性磷源,使其变为可溶性磷,从而促进  
植物对磷素的吸收<sup>[97]</sup>。由 AMF 菌丝体和孢子壁  
形成的水不溶性糖蛋白,被释放到土壤后形成相  
关土壤蛋白,被称之为 GRSP,其可以与 Cd 结合,  
使 Cd 被固定在土壤中,从而改善土壤结构,降低  
根际土壤 Cd 含量<sup>[85,98]</sup>。目前已在幼聚丛根孢囊  
霉<sup>[11]</sup>、异形根孢囊霉<sup>[36]</sup>、套近明球囊霉<sup>[99]</sup>、摩西  
球囊霉<sup>[100]</sup>等菌株中得到验证。分别接种摩西管柄  
囊霉、摩西球囊霉可显著提高了玉米、小麦根际  
土壤中 GRSP 含量,增幅分别为 37.2%、28.12%,  
有效络合根际土壤中 Cd<sup>2+</sup>,减轻了 Cd 在植物根  
中的迁移及植物吸收<sup>[96,98]</sup>。另有研究指出,经施  
加 AMF 菌剂处理的玉米<sup>[101]</sup>、小麦<sup>[102]</sup>、黑麦草  
<sup>[103]</sup>根际土壤酶活性得到显著提高,如脱氢酶  
(dehydrogenase, DHA)、碱性磷酸酶 (alkaline

phosphatase, AP)、蔗糖酶 (sucrase, SC)、脲酶  
(urease, UE) 等,从而促进植物生长,并在一定  
程度上降低重金属离子的氧化损伤。

从转录层面分析发现,在 Cd 胁迫条件下,摩  
西球囊霉、异形根孢囊霉的定殖会显著上调蒺藜  
苜蓿<sup>[31]</sup>、大麻 *Cannabis sativa* L.<sup>[104]</sup>柠檬酸、酒石  
酸、抗坏血酸、核糖酸、己酸、乳酸和苹果酸等有  
机酸的表达,从而改善土壤结构,减少植物对 Cd 的  
吸收,提高植物对必需养分的吸收。

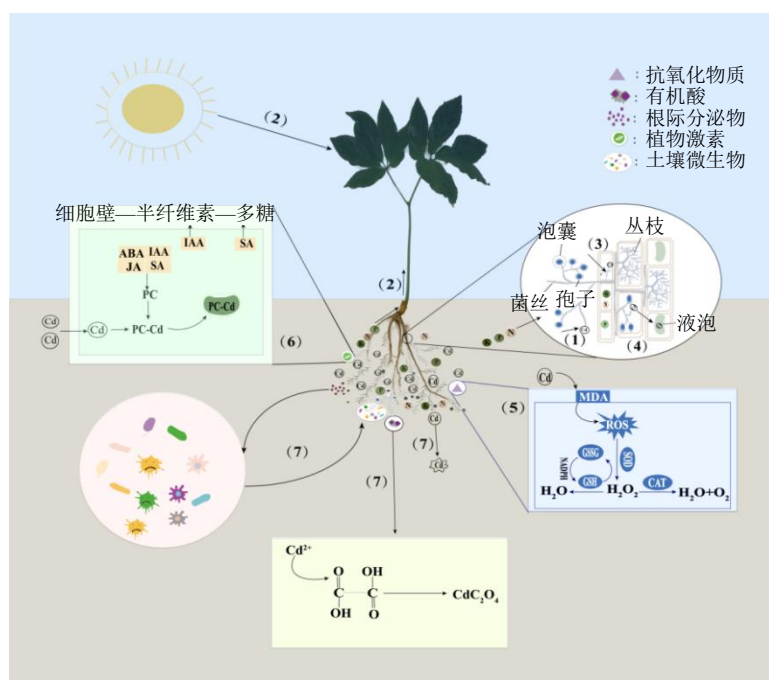
综上,基于课题组前期研究结果和前人研究成  
果,本文以三七-AMF-Cd 系统为例,绘制了 AMF  
提高三七 Cd 胁迫抗性作用机制图解,如图 1 所示。

#### 4 结语与展望

众多研究证实,在 Cd 胁迫下,AMF 的定殖可  
以不同程度地促进植物生长、增加活性成分积累,  
影响 Cd 的吸收、分布和积累,以此提高 Cd 胁迫抗  
性。关于 AMF-宿主植物协同调控植物 Cd 耐性的  
作用机制十分复杂且受到诸多因素的影响,本文只  
是综述了 7 个方面的机制,对此方面的研究仍需进  
一步深化。对 AMF 提高植物 Cd 胁迫抗性作用机制  
进行归纳分析,可概括为“菌丝固持作用”“生长稀  
释效应”“强化植物细胞壁吸附作用”“强化植物细  
胞整合和液泡区隔作用”“增强植物细胞膜抗氧化  
机用”“协同植物激素调控机制”“改善根际土壤微  
生物群落和土壤结构”7 个方面。然而,且 AMF 是  
如何协同调控植物增强 Cd 耐性的,所涉及哪些的  
代谢调控通路、相关转录因子、活性因子均不清楚,  
需进一步研究。目前,AMF 的离体培养和工业化菌  
剂是的制备技术仍是待以解决的难题,解决这一难  
题将实现使 AMF 在处理重金属污染的应用中更为  
广泛。

在中药种植过程中,Cd 等重金属污染是影响药  
材品质最主要的因素之一,而施加 AMF 菌剂被认  
为是降低 Cd 等重金属在主要药用部位积累最好的  
生物手段之一,不仅成本较低,而且操作简单、效  
果良好。本课题组以三七为研究做了大量工作,发  
现适合的 AMF 种类可以显著降低 Cd 在三七主根  
中积累,为进一步研究提供了数据支撑,但相关调  
控机制仍在研究中。总体来看,AMF 在中药材种植、  
作物栽培、土壤修复等领域具有广阔的应用前景,  
而明确 AMF 作用差异与种类之间的互作关系及深  
层次的调控机制则是将来一段时间研究的重点和  
焦点。





(1)-菌丝固持作用；(2)-生长稀释效应；(3)-强化植物细胞壁吸附作用；(4)-强化植物细胞螯合和液泡区隔作用；(5)-增强植物细胞膜抗氧化机用；(6)-协同植物激素调控机制；(7)-改善根际土壤微生物群落结构和土壤结构。

(1)-biological immobilization of hyphae; (2)-growth dilution effect; (3)-enhancement of plant cell wall adsorption; (4)-enhancement of plant cell chelating and vesicle compartmentation; (5)-enhancement of antioxidant function of plant cell membrane; (6)-synergistic phytohormone regulation mechanism; (7)-improvement of structure of the rhizosphere soil microbial community and soil structure.

图1 AMF 共生菌根提高宿主植物 Cd 胁迫抗性作用机制图解

Fig. 1 Mechanism diagram of AMF symbiotic mycorrhiza in enhancing resistance of host plants to Cd stress

**利益冲突** 所有作者均声明不存在利益冲突

#### 参考文献

- [1] 林小兵, 周利军, 吴多基, 等. 镉胁迫对粉葛幼苗生长、生理特性及镉富集的影响 [J]. 江西农业大学学报, 2024, 46(4): 884-893.
- [2] 时唯伟, 周长行, 刘凯, 等. 重金属 Cd 污染土壤的植物修复研究 [J]. 中国资源综合利用, 2022, 40(9): 93-95.
- [3] 陈兴帮, 陈熹, 吴国, 等. 萝卜对镉及其伴生金属镉的富集特征与光合生理响应 [J]. 西北植物学报, 2022, 42(3): 453-461.
- [4] Saifullah, Sarwar N, Bibi S, *et al.* Effectiveness of zinc application to minimize cadmium toxicity and accumulation in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Environ Earth Sci*, 2014, 71(4): 1663-1672.
- [5] 张宸瑞, 李晓岗, 顾雯, 等. 丛枝菌根真菌促进植物抵抗生物胁迫作用机制的研究进展 [J]. 中草药, 2023, 54(9): 3022-3031.
- [6] 王希付, 张雪, 赵荣华, 等. 丛枝菌根真菌在药用植物中的作用及机制研究进展 [J]. 中国实验方剂学杂志, 2020, 26(11): 217-226.
- [7] 廖好婕. 丛枝菌根真菌作用下桉树对土壤中 Pb、Zn 和 Cd 的耐受机理研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2014.
- [8] 杨沐, 郭寰, 段国珍, 等. 丛枝菌根真菌在提高植物抗逆性与土壤改良中的作用与机制研究进展 [J]. 中国粉体技术, 2024, 30(2): 164-172.
- [9] 阮仕琴, 陶刚, 姜璇, 等. 丛枝菌根真菌生态功能及其与共生植物互作机理 [J]. 中国土壤与肥料, 2022(5): 237-244.
- [10] 武莉. 丛枝菌根真菌降低旱稻吸收累积镉的机理研究 [D]. 广州: 暨南大学, 2019.
- [11] 潘姣. 丛枝菌根真菌缓解红麻镉胁迫的生理机制研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2023.
- [12] 黄晓辰. AMF—芦苇共生体系对 Cd 的赋存与响应机制 [D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2018.
- [13] 曹冠华, 张雪, 顾雯, 等. 不同产地滇黄精丛枝菌根真菌、深色有隔内生真菌定殖调查及与主要功效成分含量相关性分析 [J]. 中草药, 2019, 50(16): 3930-3936.
- [14] 曹冠华, 张雪, 陈迪, 等. 三七丛枝菌根真菌(AMF)和深色有隔内生真菌(DSE)定殖调查及与皂苷含量相关性分析 [J]. 中药材, 2019, 42(7): 1509-1512.
- [15] Qin S Y, Liu H E, Nie Z J, *et al.* Toxicity of cadmium and its competition with mineral nutrients for uptake by plants:



- A review [J]. *Pedosphere*, 2020, 30(2): 168-180.
- [16] Mohamed A A, Castagna A, Ranieri A, *et al.* Cadmium tolerance in *Brassica juncea* roots and shoots is affected by antioxidant status and phytochelatin biosynthesis [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2012, 57: 15-22.
- [17] Sergeant K, Kieffer P, Dommes J, *et al.* Proteomic changes in leaves of poplar exposed to both cadmium and low-temperature [J]. *Environ Exp Bot*, 2014, 106: 112-123.
- [18] Abbas T, Rizwan M, Ali S, *et al.* Effect of biochar on alleviation of cadmium toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown on Cd-contaminated saline soil [J]. *Environ Sci Pollut Res Int*, 2018, 25(26): 25668-25680.
- [19] 宋榕洁, 唐艳葵, 陈玲, 等. 超富集植物对镉、砷的累积特性及耐性机制研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2015, 43(6): 6-10.
- [20] 孙婕妤, 刘艳秋, 李佰林, 等. 植物对镉的耐性机制以及对镉污染土壤修复的研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(7): 12-19.
- [21] 刘明浩, 陈光辉, 王悦. 植物耐镉机制研究进展 [J]. 作物研究, 2015, 29(1): 101-105.
- [22] 韩金吉, 沈小奥, 杨帆, 等. 丛枝菌根真菌(AMF)介导植物矿质元素吸收机制的研究进展 [J]. 草地学报, 2023, 31(6): 1609-1621.
- [23] Riaz M, Kamran M, Fang Y Z, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi-induced mitigation of heavy metal phytotoxicity in metal contaminated soils: A critical review [J]. *J Hazard Mater*, 2021, 402: 123919.
- [24] Liu H, Yuan M, Tan S Y, *et al.* Enhancement of arbuscular mycorrhizal fungus (*Glomus versiforme*) on the growth and Cd uptake by Cd-hyperaccumulator *Solanum nigrum* [J]. *Appl Soil Ecol*, 2015, 89: 44-49.
- [25] Jiang Q Y, Zhuo F, Long S H, *et al.* Can arbuscular mycorrhizal fungi reduce Cd uptake and alleviate Cd toxicity of *Lonicera japonica* grown in Cd-added soils? [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 21805.
- [26] Lei L L, Zhu Q Y, Xu P X, *et al.* The intercropping and arbuscular mycorrhizal fungus decrease Cd accumulation in upland rice and improve phytoremediation of Cd-contaminated soil by *Sphagneticola calendulacea* (L.) Pruski [J]. *J Environ Manage*, 2021, 298: 113516.
- [27] 品初次尔. 丛枝菌根真菌(AMF)调控三七 Cd 积累及品质研究 [D]. 昆明: 云南农业大学, 2023.
- [28] 何铮. 镉胁迫下丛枝菌根真菌对大叶女贞生长及镉耐受性的影响 [J]. 西部林业科学, 2020, 49(1): 87-91.
- [29] Rozpądek P, Węzowicz K, Stojakowska A, *et al.* Mycorrhizal fungi modulate phytochemical production and antioxidant activity of *Cichorium intybus* L. (Asteraceae) under metal toxicity [J]. *Chemosphere*, 2014, 112: 217-224.
- [30] Tabrizi L, Mohammadi S, Delshad M, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on yield and phytoremediation performance of pot marigold (*Calendula officinalis* L.) under heavy metals stress [J]. *Int J Phytoremediation*, 2015, 17(12): 1244-1252.
- [31] Li W T, Chen K, Li Q, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on alleviating cadmium stress in *Medicago truncatula* gaertn [J]. *Plants*, 2023, 12(3): 547.
- [32] Zhang F G, Liu M H, Li Y, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi, biochar and cadmium on the yield and element uptake of *Medicago sativa* [J]. *Sci Total Environ*, 2019, 655: 1150-1158.
- [33] Pan J, Cao S, Xu G F, *et al.* Comprehensive analysis reveals the underlying mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi in kenaf cadmium stress alleviation [J]. *Chemosphere*, 2023, 314: 137566.
- [34] 张富森. 根瘤菌和丛枝菌根真菌与刺槐共生对镉及低氮胁迫的响应机制研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2023.
- [35] 滕秋梅, 张中峰, 李红艳, 等. 丛枝菌根真菌对镉胁迫下芦竹生长、光合特性和矿质营养的影响 [J]. 土壤, 2020, 52(6): 1212-1221.
- [36] Liang J W, Wang Z H, Ren Y, *et al.* The alleviation mechanisms of cadmium toxicity in *Broussonetia papyrifera* by arbuscular mycorrhizal symbiosis varied with different levels of cadmium stress [J]. *J Hazard Mater*, 2023, 459: 132076.
- [37] Chang Q, Diao F W, Wang Q F, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis on growth, nutrient and metal uptake by maize seedlings (*Zea mays* L.) grown in soils spiked with lanthanum and cadmium [J]. *Environ Pollut*, 2018, 241: 607-615.
- [38] Yu Z H, Zhao X L, Su L, *et al.* Effect of an arbuscular mycorrhizal fungus on maize growth and cadmium migration in a sand column [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2021, 225: 112782.
- [39] Kuang Y X, Li X, Wang Z H, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and root cell ultrastructure of *Eucalyptus grandis* under cadmium stress [J]. *J Fungi*, 2023, 9(2): 140.
- [40] Liu D, Zheng K Y, Wang Y, *et al.* Harnessing an arbuscular mycorrhizal fungus to improve the adaptability of a facultative metallophytic poplar (*Populus yunnanensis*) to cadmium stress: Physiological and molecular responses [J]. *J Hazard Mater*, 2022, 424(Pt B): 127430.
- [41] 赵佳楠. 丛枝菌根真菌降低小麦镉胁迫毒性的机制研究 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2019.
- [42] 韩玮. 丛枝菌根真菌对镉胁迫下黑麦草光合生理的响

- 应 [J]. 中国土壤与肥料, 2022(6): 204-212.
- [43] 毕悦, 代红洋, 张兴开, 等. 内生真菌与宿主植物协同调控砷胁迫作用机制研究进展 [J]. 微生物学报, 2023, 63(6): 2369-2384.
- [44] Walder F, Brulé D, Koegel S, *et al.* Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network: Regulation of phosphate transporter genes of the Pht1 family in sorghum and flax [J]. *New Phytol*, 2015, 205(4): 1632-1645.
- [45] 刘双洋. 丛枝菌根真菌对水稻镉胁迫响应及其转运过程的影响研究 [D]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学, 2015.
- [46] 崔广娟. 接种丛枝菌根真菌提高大豆耐镉的机制研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2018.
- [47] Zhao Z J, Chen L, Xiao Y. The combined use of arbuscular mycorrhizal fungi, biochar and nitrogen fertilizer is most beneficial to cultivate *Cichorium intybus* L. in Cd-contaminated soil [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2021, 217: 112154.
- [48] 屈璐璐, 郭秀芳, 贾振宇, 等. 丛枝菌根真菌提高植物非生物逆境胁迫适应性研究进展 [J]. 草学, 2024(1): 4-9.
- [49] Wang Y P, Huang J, Gao Y Z. Arbuscular mycorrhizal colonization alters subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Medicago sativa* L. and resists cadmium toxicity [J]. *PLoS One*, 2012, 7(11): e48669.
- [50] Qiu Q, Wang Y T, Yang Z Y, *et al.* Effects of phosphorus supplied in soil on subcellular distribution and chemical forms of cadmium in two Chinese flowering cabbage (*Brassica parachinensis* L.) cultivars differing in cadmium accumulation [J]. *Food Chem Toxicol*, 2011, 49(9): 2260-2267.
- [51] Yang W T, Feng Y J, Wang J W. Review on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi on host plants under biotic and abiotic stresses [J]. *Ecol Sci*, 2008, 27(4): 267-271.
- [52] 李胜宝, 师俊杰, 何永美, 等. 丛枝菌根真菌对蚕豆秸秆降解及玉米养分和镉铅吸收的影响 [J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(4): 684-694.
- [53] 朱文雅. 丛枝菌根真菌对 2 个品种玉米根系性状与土壤镉铅迁移的影响 [D]. 昆明: 云南农业大学, 2023.
- [54] Wu S L, Zhang X, Sun Y Q, *et al.* Transformation and immobilization of chromium by arbuscular mycorrhizal fungi as revealed by SEM-EDS, TEM-EDS, and XAFS [J]. *Environ Sci Technol*, 2015, 49(24): 14036-14047.
- [55] Zhang X F, Hu Z H, Yan T X, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate Cd phytotoxicity by altering Cd subcellular distribution and chemical forms in *Zea mays* [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2019, 171: 352-360.
- [56] Li H, Luo N, Zhang L J, *et al.* Do arbuscular mycorrhizal fungi affect cadmium uptake kinetics, subcellular distribution and chemical forms in rice? [J]. *Sci Total Environ*, 2016, 571: 1183-1190.
- [57] Bisht A, Garg N. AMF modulated rhizospheric microbial enzyme activities and their impact on sulphur assimilation along with thiol metabolism in pigeonpea under Cd stress [J]. *Rhizosphere*, 2022, 21: 100478.
- [58] 许隽, 胡浩, 曾艳, 等. 丛枝菌根真菌对镉胁迫水稻秧苗生长发育的影响 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2021, 49(10): 30-35.
- [59] Wang H R, Zhao X Y, Zhang J M, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungus regulates cadmium accumulation, migration, transport, and tolerance in *Medicago sativa* [J]. *J Hazard Mater*, 2022, 435: 129077.
- [60] 何红君. 丛枝菌根真菌接种对 Cd 胁迫下芹菜生长、生理及富集特征的影响 [J]. 东北农业科学, 2020, 45(03): 70-75.
- [61] 苗志加, 孟祥源, 李书缘, 等. 丛枝菌根真菌修复重金属污染土壤及增强植物耐性研究进展 [J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(2): 252-262.
- [62] 李信茹, 米屹东, 魏源, 等. 丛枝菌根真菌-植物共生体系在重金属污染土壤修复上的研究进展 [J]. 现代化工, 2020, 40(5): 14-18.
- [63] 王晓念. 水分胁迫下丛枝菌根真菌对桑树苗的促生作用研究 [D]. 重庆: 重庆三峡学院, 2023.
- [64] 吴会会, 吴强盛. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对枳实生苗生长及生理代谢的影响 [J]. 中国南方果树, 2023, 52(6): 8-13.
- [65] 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 [J]. 菌物学报, 2005, 24(2): 283-291.
- [66] 卢鑫, 胡文友, 黄标, 等. 丛枝菌根真菌对玉米和续断菊间作镉吸收和累积的影响 [J]. 土壤, 2017, 49(1): 111-117.
- [67] Lanfranco L, Bolchi A, Ros E C, *et al.* Differential expression of a metallothionein gene during the presymbiotic versus the symbiotic phase of an arbuscular mycorrhizal fungus [J]. *Plant Physiol*, 2002, 130(1): 58-67.
- [68] González-Guerrero M, Azcón-Aguilar C, Mooney M, *et al.* Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family [J]. *Fungal Genet Biol*, 2005, 42(2): 130-140.
- [69] 杜运付, 伍金花, 高海健, 等. 菌根真菌修复重金属污染土壤研究进展 [J]. 农业生物技术学报, 2024, 32(7): 1681-1692.
- [70] 耿旭. 丛枝菌根真菌对伴矿景天镉超积累效应的影响

- [D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [71] 刘芳, 景戌旋, 胡健, 等. 镉污染和接种丛枝菌根真菌对紫花苜蓿生长和氮吸收的影响 [J]. 草业学报, 2017, 26(2): 69-77.
- [72] Liang L Y, Liu B X, Huang D, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate low phosphorus stress in maize genotypes with contrasting root systems [J]. *Plants*, 2022, 11(22): 3105.
- [73] Baslam M, Garmendia I, Goicoechea N. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) improved growth and nutritional quality of greenhouse-grown lettuce [J]. *J Agric Food Chem*, 2011, 59(10): 5504-5515.
- [74] Begum N, Ahanger M A, Su Y Y, *et al.* Improved drought tolerance by AMF inoculation in maize (*Zea mays*) involves physiological and biochemical implications [J]. *Plants*, 2019, 8(12): 579.
- [75] Hu J L, Chan P T, Wu F Y, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi induce differential Cd and P acquisition by Alfred stonecrop (*Sedum alfredii* Hance) and upland Kangkong (*Ipomoea aquatica* Forsk.) in an intercropping system [J]. *Appl Soil Ecol*, 2013, 63: 29-35.
- [76] Cui G J, Ai S Y, Chen K, *et al.* Arbuscular mycorrhiza augments cadmium tolerance in soybean by altering accumulation and partitioning of nutrient elements, and related gene expression [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2019, 171: 231-239.
- [77] Li J Y, Fu Y L, Pike S M, *et al.* The *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1.8 functions in nitrate removal from the xylem sap and mediates cadmium tolerance [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(5): 1633-1646.
- [78] Yu Z, Zhang T, Zhu Y. Whole-genome re-sequencing and transcriptome reveal cadmium tolerance related genes and pathways in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 191: 110231.
- [79] 张大众. 不同镉耐受性小麦对镉胁迫的响应和耐受分子机制研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [80] 王立, 刘双洋, 马放, 等. 菌根对镉污染水稻生长的影响研究 [J]. 安徽农业科学, 2015, 43(19): 241-244.
- [81] 孙思淼. 汉麻 (*Cannabis sativa* L.) 菌根共生体对 Cd 污染土壤的修复 [D]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2022.
- [82] 徐佩贤. 高羊茅和草地早熟禾对镉的耐受能力和解毒机制研究 [D]. 上海: 上海交通大学, 2014.
- [83] Emamveridian A, Ding Y L, Mokherdoran F, *et al.* Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response [J]. *Sci World J*, 2015, 2015: 756120.
- [84] Motaharpoor Z, Taheri H, Nadian H. *Rhizophagus irregularis* modulates cadmium uptake, metal transporter, and chelator gene expression in *Medicago sativa* [J]. *Mycorrhiza*, 2019, 29(4): 389-395.
- [85] 王磊, 吴子龙, 张浩, 等. 丛枝菌根真菌促进植物抗重金属镉的研究进展 [J]. 北方园艺, 2021(1): 137-142.
- [86] 孙思淼, 常伟, 宋福强. 丛枝菌根真菌提高盐胁迫植物抗氧化机制的研究进展 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(10): 3589-3596.
- [87] 肖雪峰. 丛枝菌根 (AMF) 介导下米槁幼苗对干旱胁迫的响应机制研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2023.
- [88] 孙红. 丛枝菌根真菌对 Cd 胁迫下柳枝稷生长和能源品质的影响及机理研究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2018.
- [89] 周修腾. AM 真菌对植物内源激素茉莉酸作用机制研究 [D]. 广州: 广州中医药大学, 2017.
- [90] Khan S R, Ahmad Z, Khan Z, *et al.* Synergistic effect of silicon and arbuscular mycorrhizal fungi reduces cadmium accumulation by regulating hormonal transduction and lignin accumulation in maize [J]. *Chemosphere*, 2024, 346: 140507.
- [91] 段海霞, 师茜, 康生萍, 等. 丛枝菌根真菌和根瘤菌与植物共生研究进展 [J]. 草业学报, 2024, 33(5): 166-182.
- [92] 杜红, 李玉鹏, 程文, 等. 丛枝菌根真菌改善镉胁迫下植物根系和土壤微环境的效应 [J]. 浙江农业学报, 2022, 34(5): 1039-1048.
- [93] Chen X W, Wu L, Luo N, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi and the associated bacterial community influence the uptake of cadmium in rice [J]. *Geoderma*, 2019, 337: 749-757.
- [94] 刘琛, 林义成, 郭彬, 等. 丛枝菌根真菌通过改变植物基因表达水平和微生物群落结构促进红叶石楠对镉的吸收 [J]. 生物工程学报, 2022, 38(1): 287-302.
- [95] Gao Y F, Jia X, Zhao Y H, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus mosseae*) and elevated air temperature on Cd migration in the rhizosphere soil of alfalfa [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2022, 248: 114342.
- [96] Yu Z H, Zhao X L, Liang X R, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi reduce cadmium leaching from sand columns by reducing availability and enhancing uptake by maize roots [J]. *J Fungi*, 2022, 8(8): 866.
- [97] 章爱群, 贺立源, 赵会娥, 等. 有机酸对不同磷源条件下土壤无机磷形态的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2009, 15(4): 474-478.
- [98] Wang Q, Mei D G, Chen J Y, *et al.* Sequestration of heavy metal by glomalin-related soil protein: Implication for water quality improvement in mangrove wetlands [J]. *Water Res*, 2019, 148: 142-152.
- [99] Babadi M, Zalaghi R, Taghavi M. A non-toxic polymer enhances sorghum-mycorrhiza symbiosis for bioremediation

- of Cd [J]. *Mycorrhiza*, 2019, 29(4): 375-387.
- [100] 王红霞, 韩蕾蕾, 李阳, 等. 丛枝菌根真菌对镉胁迫小麦幼苗解毒效应的研究 [J]. 河南农业大学学报, 2021, 55(1): 29-34.
- [101] Singh G, Pankaj U, Chand S, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi-assisted phytoextraction of toxic metals by *Zea mays* L. from tannery sludge [J]. *Soil Sed Contamin: An Internat J*, 2019, 28(8): 729-746.
- [102] 郭晖, 周慧, 庄静静, 等. 镉胁迫下丛枝菌根真菌对小麦生理特性和根际土壤酶活性的影响 [J]. 河南农业科学, 2022, 51(8): 20-27.
- [103] Berthelot C, Blaudez D, Beguiristain T, *et al.* Co-inoculation of *Lolium perenne* with *Funneliformis mosseae* and the dark septate endophyte *Cadophora* sp. in a trace element-polluted soil [J]. *Mycorrhiza*, 2018, 28(3): 301-314.
- [104] Sun S M, Fan X X, Feng Y H, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi influence the uptake of cadmium in industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) [J]. *Chemosphere*, 2023, 330: 138728.

[责任编辑 时圣明]