技术进展

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

李信茹1 ，米屹东1，2 ，魏 源1\* ，周 民1，3

(1． 环境基准与风险评估国家重点实验室，中国环境科学研究院，北京100012;  
2．南昌大学，江西 南昌330031 ; 3．河海大学，江苏 南京210098)

摘要: 概述了丛枝菌根真菌修复土壤重金属的外在表现形式，重点阐述了丛枝菌根真菌对重金属的直接、间接作用，可能的 信号因子及基因表达机制，同时展望了未来丛枝菌根真菌可能的应用方向。

关键词:丛枝菌根真菌; 重金属; 基因; 植物激素

中图分类号:S154.3 文献标志码：A 文章编号:0253 -4320(2020)05 -0014 -05

DOI:10．16606/j．cnki．issn0253 －4320．2020．05．004

Research progress on applications of arbuscular mycorrhizal fungi-plant symbiotic  
system in remediation of heavy metals contaminated soil  
LI Xin-ru1**，**MI Yi-dong1**，**2 **，**WEI Yuan1\* **，**ZHOU Min1**，**3

( 1 ． State Key Laboratory of Environmental Criteria and Risk Assessment，Chinese Research Academy of  
Environmental Sciences，Beijing 100012 ，China; 2 ． Nanchang University，Nanchang 330031 ，China;  
3． Hohai University，Nanjing 210098 ，China)

Abstract: This paper summarizes the external manifestations that heavy metals contaminated soil is remediated by arbuscular mycorrhizal fungi ，with emphasis on the direct and indirect effects of arbuscular mycorrhizal fungi against heavy metals ，the possible signaling factors and gene expression mechanism． In the meanwhile ，the potential applications of arbuscular mycorrhizal fungi in the future are prospected．

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi ; heavy metals ; gene; plant hormones

收稿日期:2019 - 09 - 06;修回日期:2020 - 03 - 02 基金项目:科技部科研院所技术开发研究专项( 2014EG166135) ; 国家自然科学基金项目( 41977294)

作者简介：李信茹(1996 -)，女，硕士生;魏源(1983 -)，男，博士，副研究员，研究方向为土壤重金属污染修复，通讯联系人，rbq-wy@163.com。

近年来**，**随着工矿企业及生活、农业等方面排放 的重金属污染物的增多**，**土壤重金属污染已经成为 环境污染治理的关键问题之一。土壤重金属污染具 有隐蔽性、长期性、积聚性和不可逆性**，**一些重金属 元素如汞、镉、铅等易于在植物体尤其是粮食作物内 富集并通过饮食暴露危害人体健康**［**1-2**］**。与传统的 物理化学重金属污染修复技术不同的是**，**生物修复 是利用生物的生命代谢活动分解有害物质从而去除 土壤中的污染物的技术**，**因具有污染少、成本低、效 率高和对生物影响较少的优点**，**受到了国内外学者 的广泛关注**，**也有了越来越多的实验室小试实验和 应用实例。广义上的生物修复技术包括动物修复、 植物修复、微生物修复以及联合修复技术**，**其中以植 物 - 微生物联合修复技术应用最为广泛。 相较于单 一修复技术**，**植物 -微生物联合修复系统对土壤中 重金属的提取及固定效率更高**，**特定微生物和超富 集植物的联合生长对污染土壤修复效果更为明显。

丛 枝 菌 根 真 菌 **(** arbuscular mycorrhizal fungi**，** AMF**)** 是一类极其重要的微生物**，**广泛存在于耕地、 林地、草原等生态环境中**，**能够与 90% 以上的陆生 植物根系形成共生关系**，**即“菌根”结构**，**这一结构 是同时具有微生物和植物根系特性的互惠共生体**，** 在修复重金属污染土壤上能发挥极大作用**［**3-4**］**。目 前关于丛枝菌根真菌在重金属土壤污染修复上的研 究也越来越多**，**其重金属修复作用也越来越被认可。

研究表明**，**丛枝菌根真菌能有效提高植株在锌、 铬、钴等重金属污染土壤中的生长**，**而植物的具体增 长量随菌根真菌的种类不同各有不同**，**同时混合和 单一菌种的作用也各有不同**［**5-6**］**。长期生长在重金 属污染土壤中的植物会逐渐产生一定的耐受性**，**而 接种丛枝菌根真菌可能会进一步提高这种耐受性**，** 这一过程对减少重金属进入食物链**，**继而减轻重金 属对粮食作物及人体的毒害具有重要意义。对于非 粮食作物**，**丛枝菌根真菌能促进重金属在植物地上 部分的积累**［**7**］，**即通过植物提取的方法从土壤中去 除重金属**，**进而达到较为彻底的土壤重金属污染修 复的结果。

基于此**，**本文中总结了已有的丛枝菌根真菌－ 植物共生体系对重金属污染的修复案例**，**并从基因 水平探讨菌根共生结构对重金属作用的机制**，**有借 于当前的分子生物技术的发展**，**对丛枝菌根形成后 对植物体中信号传导、基因表达的影响进行简要概 述**，**以期为 AMF 在植物 －微生物联合修复污染土壤 上发挥更大的作用。

1. 丛枝菌根真菌修复重金属污染土壤的作 用表现

丛枝菌根真菌与植物形成的共生体系在重金属 污染土壤上的作用主要表现在2 方面。首先**，**菌根 结构能极大提高植物在重金属污染土壤的耐受性。 李少朋等**［**8**］**以紫穗槐为研究对象**，**在煤矿区土壤外 源接种 AMF 后发现紫穗槐的根系发育有明显改善**，** 菌根侵染率测定结果说明菌根确实能与紫穗槐形成 良好共生体。杨玉荣**［**9**］**的研究表明**，**在铅污染土壤 中接种 AMF 的刺槐植株中 N、P、S 和 Mg 元素含量 较未接种植物有明显提高**，**这一研究说明 AMF 能改 善植物养分吸收状况，从而促进植物生长。Sonal 等**［**10**］**的研究表明**，**有菌根形成的玉米植物叶片指 数、根长及抽穗数量都有所提高。 对叶绿素等参数 的测定说明这一效果并不是单纯的表观现象**，**植株 整体的养分状况都有所改善。Silva等聞的研究以 微繁殖苗为对象**，**发现接种菌根真菌后植株的存活 时间有所增加**，**而接种不同种类的丛枝菌根真菌后**，** 植株的存活时间都不同**，**说明这一效应也与丛枝菌 根真菌的种类有关。 其次**，**接种丛枝菌根真菌后植 物与菌根真菌会产生“菌根”这一共生体结构**，**使得 重金属在土壤及植物体内中的分布部位有所改变。 受共生体结构影响**，**同一重金属在不同植物体内的 转运迁移过程有所不同**;** 不同重金属在同一植物体 内的转运迁移过程也不尽相同。 研究表明**，**铀可以 抑制蜈蚣草地上部的生长**，**而接种 AMF 能够减轻这 一问题**，**明显促进蜈蚣草地上部的生长。 这一研究 说明 AMF 能够有效缓解铀毒害**［**12**］**。 Chen 等**［**13**］**的 研究也说明在共生体形成之后中植株不同部位铀的 含量各有不同**，**尤其是地上部的铀元素含量不足总 量的 15% **，**说明铀主要聚积在植物根部。 而未接种 真菌的植物根上部铀元素含量明显较高**，**可以证明 丛枝菌根对铀元素向根上部的迁移有所影响。 有研 究表明**，**接种 F． mosseae 和 D． spurcum 都能明显降 低 Pb、Zn、Cd 在植物茎部的含量**，**而根部重金属含 量明显增加**，**相较 F． mosseae**，**D． spurcum 接 种 后 这 一效应更加明显**，**说明不同菌种对同种植物、同种重 金属的影响效果上也有不同**［**14**］**。 丛枝菌根真菌确 实能够影响重金属在共生体的分布**，**而这一分布受 丛枝菌根真菌种类的不同而不同。

1. 丛枝菌根真菌修复重金属的直接和间接 作用

共生体能够很大程度上增加植物根系与土壤的 接触面积。 这就使植物从土壤中能吸收的营养元素 及水分等增加**，**能明显促进植物生长。 同时**，**植物也 可能从土壤中吸收更多重金属**，**对植物的毒害也有 所增加。 因此丛枝菌根真菌接种后**，**对植物的影响 应当从直接、间接作用2 个方面进行分析。

1. 1 丛枝菌根真菌修复重金属的直接作用 丛枝菌根能形成物理性防御机制来减轻重金属 对植物的毒害作用。 首先**，**丛枝菌根菌丝体能够有 效阻止重金属与植物体本身的接触**，**在玻璃珠分室 培养系统中发现有真菌菌丝体的缓冲溶液经过较长 时间培养之后**，**溶液中重金属浓度显著降低**，**同时各 种重金属降低的浓度有所不同**，**说明菌丝体对重金 属有一定吸附作用**［**15**］**。 事实上**，**离体的菌根根外菌 丝体对于重金属的吸附作用实质上是一种非代谢性 质的吸附**，**属于物理性机制**，**因此这一过程达到平衡 所需的时间较短。 菌丝体的形成极大地增加了植物 根系与土壤接触的位点**，**这一结构使菌丝体能够吸 收更多的土壤重金属**，**也增加了植物所能吸收到的 营养元素**，**这也是丛枝菌根提高植物对重金属耐受 性的机理之一。

其次**，**丛枝菌根菌丝体形成后会分泌相应金属 螯合物和进行离子交换作用**，**陈保冬等**［**16**］**的研究也 证明在有菌丝体的条件下，绝大部分重金属Cd2+都 能被菌丝体中的Ca2 +所交换，说明该离子交换作用 确实存在**，** 且该结果较为客观。 徐丽娇等**［**17**］**建立 AMF －胡萝卜毛状根双重无菌培养体系研究菌丝形 态与跨膜离子流之间的关系**，**发现根外菌丝在不利 外界条件下能通过激活质膜质子泵导致H+外流和 Ca2+内流，这就说明菌丝体形成后能通过改变金属 离子交换影响植物耐受性。 由此可以提出“过滤效 应”。即由于菌丝体这一特殊结构存在**，**重金属进 入植物的过程就受到了很大阻隔**，**而这一阻隔作用 不仅是植物少受重金属的毒害**，**也增强了植物根系 对于重金属的固持作用。 为了解释固持作用**，**可以 引入“区隔化”的概念。 植物的不同器官如根、茎、 叶对于重金属的吸收作用是不同的**［**4**］，**同种植物的 不同器官对重金属有不同的固持作用**，**在粮食作物生 长过程中**，**要求重金属较少地转移到地上部分**，**这样 就要求根系对重金属有较强的固持作用**，**以达到将重 金属区隔在根系部分的要求。 同时**，**丛枝菌根真菌本 身的细胞壁和原生质膜也是减少重金属离子对植物 毒害作用的原因之一。 真菌细胞壁结构中的几丁质 可以结合绝大部分外源重金属**，**除几丁质外**，**纤维素 及其衍生物和黑色素等都可以结合部分外源重金属**，** 这一特性使真菌细胞壁也能阻遏部分重金属离子。

1. 2 丛枝菌根真菌修复重金属的间接作用

在丛枝菌根真菌 －植物共生系统中**，**植物占主 导地位**［**18**］，**因此探究植物在共生系统形成后的物理 化学及生物变化是对丛枝菌根真菌修复重金属机理 研究最基础的部分。

* 1. 1 改善宿主植物的营养状况

在贫瘠土壤中**，**植物养分吸收受阻**，**而接种丛枝 菌根真菌后植物会形成共生结构**，**这一结构能够缓 解重金属对植物的毒害作用**，**或促进植物养分吸收**，** 改善植物生长。 一方面**，**菌根真菌与植物形成的共 生体能够参与调控植物内抗氧化物的活性**，**稳定细 胞内失衡的氧化还原平衡**，**进而增强植物对重金属 胁迫的耐受性**［**19**］**。 一般来说重金属的侵入会使植 物细胞的氧化还原状态失衡,SOD、CAT作为抗氧化 系统酶中2种极为重要的酶系**，**能有效缓解这种失 衡状态**，**使植物细胞回到正常的氧化还原状态**［**20**］**。 在重金属Pb胁迫条件下，接种AM真菌能够增强龙 葵叶片中的 SOD、CAT 活性进而提高龙葵对重金属 Pb的耐性21。周民因的研究发现，在复合重金属 胁迫条件下，接种AM真菌的苎麻联合体实验组相 较未接种的对照组抗氧化系统酶中的SOD和CAT、 POD 活性提高。 另一方面**，** AM 真菌能够改善植物 磷素营养。同植物根系相比，AMF能储存大量磷**，** 为磷传输提供有利条件。 接种 AM 真菌和外源添加 P素都能够明显促进小麦作物的生长，进一步对小 麦根、茎、叶内的生物量进行研究比较发现,AMF增 加了小麦根部的生物量，说明AMF能够明显增加小 麦的P素吸收阴。

1. 2 改变植物根系形态

根系是植物吸收水分和养分的重要器官**，**根系 的生长发育影响植物生长和生存。接种AMF后形 成的根外菌丝结构能够明显改变根系对重金属的吸 收**，**进而改善植物生理代谢状况**，**促进植物生长**，**增 加生物量。 根系长度的增加同时增强了植物对营养 物质的吸收能力和利用效率。在高浓度Pb的胁迫 下**，**接种丛枝菌根的刺槐幼苗其株高和干重**（** 叶片、 茎、根**）** 均显著高于未接种组**，**这一结果表明**，**一定 重金属 Pb 浓度和 AMF 接种都能够显著影响刺槐幼 苗的株高和干重**（**叶片、茎、根**）［**9**］**。

1. 2. 3 改变根际理化环境

接种 AMF 降低土壤 pH、Eh。 土壤酸碱度的降 低有助于 Fe、Mn、Cu、Cd 等重金属从土壤中析出。 例如，接种AMF后，土壤pH降低,Sb由中等可利用 态向离子交换态转化，有利于植物对锑的吸收，pH 降低也有利于锑的析出。Pb胁迫条件下，接种AMF 后土壤pH降低更明显，同时刺槐根际土壤中不同 形态Pb的含量差异更明显，说明AM通过改变根际 土壤理化性质改变了重金属形态**，**继而增强植物对 重金属的耐受性**［**24**］**。

1. 分子水平上丛枝菌根真菌对重金属污染 的修复机理
2. 1 丛枝菌根对植物激素的影响
3. 1. 1 独脚金内酯

2008 年**，** 独脚金内酯被研究机构认定为是一种 新植物激素。 独脚金内酯能在植物中长距离运输**，** 作为一种信号分子**，**独脚金内酯基因的突变带来的 结果一般是植物分蘖分枝量增加**，**腋芽发育的抑制 和植株高度的降低。 在丛枝菌根真菌侵染植物过程 中，独脚金内酯的合成受到NSP1和NSP2这2种信 号因子调控。 研究发现**，** 在不同植物中**，** NSP1 和 NSP2 的功能不同。 例如**，**在豆科植物和非豆科植物 中这2种信号分子的表达相对保守,NSP1在百脉根 等植物的丛枝菌根中需要诱导才能表达。 丛枝菌根 真菌菌丝在侵入植物根系时CCD7 （RMS5/D17**）**（和 独脚金内酯合成相关的0-类胡萝卜素异构酶编码 基因**）** 和 CCD8**（** PsRMSI/D10**）** 的作用在豌豆等植物 中被突变或者抑制**，**随后独脚金内酯的生物合成也 会相应受到影响。 需要强调的是这种影响通常是负 面影响。 同时丛枝菌根真菌进入植物的过程也受到 抑制。 但是施加人工合成独脚金内酯的类似物 GR24 可以在一定程度上缓解这种抑制作用。 D3、 D4和D53是在水稻等植物中新发现的和独脚金内 酯代谢相关的基因**，**这3个基因分别起着降解介导 蛋白、编码水解酶必须蛋白质和抑制独脚金内酯信 号传达的作用。但是也有实验发现，D14并不会降 低丛枝菌根的侵染率及其丰度**，**说明可能不直接参 与丛枝菌根的共生过程。同D14基因相似，D53是 否能够调控或影响丛枝菌根真菌形成不能确 定**［**25-26**］**。对于丛枝菌根和作为一种新型植物激素**，** 独脚金内酯的研究目前还不够完善**，**未来可以期待 独脚金内酯在丛枝菌根侵染植物生长过程中发挥更 重要的作用。

1. 2 脱落酸

脱落酸 **(** abscisic acid**，** ABA**)** 又名休眠素**，** 是 具 有倍半萜结构的一种植物内源激素**，**主要作用是促 进植物休眠**，** 抑制种子萌发**，** 增强植物抗低温、干旱 等逆境的能力。丛枝菌根共生体系的形成能有效提 高植物体内中脱落酸的释放量**，** 进而提高植物抗胁 迫能力。Ren等切以小麦作为受试植株的研究也 发现接种丛枝菌根真菌能够降低植物体内脱落酸的 含量**，**小麦长势也有明显提高。事实上**，**丛枝菌根与 脱落酸之间的作用并不是单向的，H errera - Medina 等**［**28**］**选用番茄研究脱落酸对丛枝菌根的影响**，**这一 研究证实ABA有助于番茄对AMF的感染，不仅如 此,ABA对完整菌根结构的发育及功能也有重要作 用**，**这一作用可能是通过影响植物体内乙烯含量进 行的。菌根结构和脱落酸之间的关系十分复杂**，**二 者之间相互作用的机制仍需更多实验验证。

除了独脚金内酯和脱落酸之外**，**丛枝菌根真菌 对生长素、细胞分裂素等的产生也都有一定影响**，**而 这一影响大多是提高植物抗重金属胁迫的能力。但 是有关丛枝菌根和植物激素在受重金属影响下的交 互作用机理研究仍然较少**，**需要更多关注。

3. 2 丛枝菌根相关蛋白

1. 1 钙调蛋白依赖性蛋白激酶类

通用共生基因编码蛋白质包括共生受体样蛋白 激酶、钙调蛋白依赖性蛋白激酶类、离子通道蛋白、 核孔蛋白。但是**，**这4 种蛋白质在不同植物种的作 用机理仍不清楚**，**在不同重金属污染的土壤中作用 机理也有所不同。在菌根和根瘤菌共生条件下**，**该 条蛋白依赖性蛋白酶 CCaMK 作为一种非常重要的 中心调控元件**，**在植物通用共生体之间信号传导过 程发挥重要作用。一般认为**，**该蛋白酶转化上游钙 信号后使该信号继续激活下游基因**，**这一过程可能 涉及到基因表达信号的转变。不可否认的是**，**关于 CCaMK的了解有限，其在菌根共生结构中发挥的具 体功能与机理都还不清楚**，**有待继续深入研究。

1. 2 球囊霉素

球囊霉素现在已更名为球囊霉素相关土壤蛋白

**(** glomalin - related soil protein**，** GRSP**) ，** 该蛋白可由 绝大多数种的丛枝菌根分泌**，**并且能够与多种重金 属结合**，**可能促进重金属的迁移运输等过程**，**能够有 效增加土壤有机碳库**，**改善土壤团聚体结构及性能。 作为一种金属离子专性糖蛋白**，**特定的某些金属能 与球囊霉素发生络合作用从而被固定。而某一蛋白 的分泌与基因表达必然相关**，**可以联想丛枝菌根影 响重金属迁移的原因之一是通过影响植物体内某些 基因表达**，**促使植物体内能够和重金属特异性结合 或固定重金属元素的物质分泌。例如**，**植物提取过 程就是通过重金属相应地超富集植物转运该重金属 的作用**，**将土壤中的重金属向植物地上部通常是茎 部转运**，**通过对植物的收割及焚烧等方法去除重金 属。一般情况下这种超富集植物不会是粮食作物**，** 这样就避免了重金属进入食物链。

3. 3 丛枝菌根相关基因

在重金属污染土壤中**，**丛枝菌根真菌的侵染会 促进植物基因的表达**，**这些基因随着重金属种类的 不同而有较大差异。例如**，**在锌胁迫条件下**，**接种 AMF 促进紫云英锌转运蛋白基因 AsZIP2 的释放**，** 这一基因表达产生的蛋白可能对植物体内锌的迁移 转化过程有不同程度的影响**［**29**］**。而在受含砷污染 土壤中**，**接种 AMF 使植物体内 OsACR2. 1 基因表达 含量有所改变**，**这一结果同没有砷污染的数据结果 之间差异性较大**，**这一基因在植物根部的表达很大 程度上导致了砷在植物根部的大量聚集**［**30**］**。研究 结果说明**，**从丛枝菌根中提取相应重金属基因进行 扩增后大规模地接种到植物体中可能是未来增强土 壤在植物中耐受性或是促进植物提取技术的应用 之一。

1. 前景展望 丛枝菌根真菌在环境及农林领域都有着巨大发 展的研究潜力**，**然而由于丛枝菌根真菌在大规模纯 培养方面仍有较难的技术问题**，**因此如何将其大规 模地应用于污染土壤修复是目前亟待解决的问题。 考虑到丛枝菌根真菌对同种植物的侵染情况有所不 同**，**同种丛枝菌根真菌对不同植物的侵染情况也各 有不同**，**通过研究菌根侵染率可以有效提高丛枝菌 根这一共生体修复重金属污染土壤的效率。

丛枝菌根真菌分为土著菌种和外来菌种**，** 而土 著菌种由于长期生活在已受重金属污染的环境中**，** 本身对重金属具有一定耐性**，**与植物形成共生体系 后**，**在共生系统中能够发挥较外来种更明显和稳定

的作用。 因此土著丛枝菌根真菌菌剂的制备困难是 现在丛枝菌根真菌尚未使用到大田重金属污染土壤 修复的重要限制因素。 虽然丛枝菌根真菌菌剂的相 关研究在国外已经有了较多报道**，**也有了相关的菌 剂**，**但是国内的相关报道较少。 丛枝菌根真菌工业 化菌剂的研究是目前国内丛枝菌根真菌研究的重要 方向之一。

相较物理和化学修复技术**，**植物修复的成本低**，** 应用条件受限小**，**目前已经得到了极为广泛的应用**，** 但是植物修复所需的年限长的问题很难快速克服**，** 因此如何在有限的时间内**，**提高植物对重金属的提 取量是当前研究的重难点。

分子生物学技术的发展**，**如不断改进的高通量 测序技术**，** 有助于确定丛枝菌根真菌生物多样性和 有效性**，**也使对丛枝菌根修复土壤中重金属的机理 研究成为可能。 从分子生物学水平上来说**，**这一共 生系统是否会影响植物中更多基因表达甚至是否使 表达基因量发生显著差异**，**抑或是诱导植物分泌某 些聚合物**，**这些都是目前还不清楚的问题**，**有待继续 研究。

参考文献

1. Wageh Sobhy Darwish ，Hitoshi Chiba ，Waleed Rizk El-Ghareeb．

Determination of polycyclic aromatic hydrocarbon content in heat- treated meat retailed in egypt: Health risk assessment ，benzo[a]py- rene induced mutagenicity and oxidative stress in human colon ( Caco-2 ) cells and protection using rosmarinic and ascorbic acids [J]． Food Chemistry，2019，290: 114 - 124．

2 Silvia Marin, Olga Pardo, Alfredo SPnchez. Assessment of metal lev­els in foodstuffs from the region of valencia ( Spain) [J]． Toxicology Reports，2018，5: 654 - 670．

3刘海华，吴奇•重金属污染土壤生物修复技术及研究进展J .

中国锰业，2017，35( 5) :154 -157．

4罗巧玉，王晓娟，林双双.AM真菌对重金属污染土壤生物修复 的应用与机理J .生态学报,2013,33 ( 13):3898 -3906.

1. 代威. 丛枝菌根与植物共生提取钴处理土壤中钴的应用研究

[D]. 绵阳: 西南科技大学，2015.

1. 赵廷. 丛枝菌根真菌———水稻共生体系对低镉污染胁迫的响应

研究D -哈尔滨：哈尔滨工业大学,2016.

1. Stefano Rosatto，Enrica Roccotiello，Simone Di Piazza. Rhizosphere response to nickel in a facultative hyperaccumulator[J]. Chemo- sphere，2019，232: 243 -253.
2. 李少朋，毕银丽，孔维平. 丛枝菌根真菌在矿区生态环境修复中

应用及其作用效果J -环境科学,013,4(11) :4455 -4459.

9杨玉荣•丛枝菌根真菌(AMF)提高植物修复土壤重金属Pb污 染的作用机制D -杨凌:西北农林科技大学,2015.

[10] Sonal Mathur，Mahaveer P Sharma，Anjana Jajoo. Improved photosyn­thetic efficacy of maize (Zea mays) plants with arbuscular mycorrhizal fungi ( AMF) under high temperature stress[J]. Journal of Photochem­istry and Photobiology B: Biology，2018，180: 149 -154.

1. Da Silva A R，De Melo N F，Yano-Melo A M. Acclimatization of mi­cropropagated plants of Etlingera elatior ( Jack) R. M. Sm. inocula­ted with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. South African Journal of Botany，2017，113: 164 - 169.
2. 郑文君，王明元. 接种丛枝菌根真菌对蜈蚣草吸收铀的影响

J -环境科学,2015,36(8):3004 -3010.

1. Chen B D，Jakobsen I，Roos P. Effects of the mycorrhizal fungus glomus intraradiceson uranium uptake and accumulation by Medica- go truncatulaL. from uranium-contaminated soil[J]. Plant and Soil， 2005，275:349 -359.
2. Zhan Fangdong，Li Bo，Jiang Ming. Effects of arbuscular mycorrhi­zal fungi on the growth and heavy metal accumulation of bermuda- grass [Cynodon dactylon ( L. ) Pers. ] grown in a lead-zinc mine wasteland[J]. International Journal of Phytoremediation，2019，21
3. :849 -856.
4. Zhang Xiaofeng，Hu Zunhe，Yan Tingxiu. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate Cd phytotoxicity by altering Cd subcellular distribu­tion and chemical forms in Zea mays[J]. Ecotoxicology and Envi­ronmental Safety，2019，171:352 -360.
5. 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,005, ,2):283 -291.
6. 徐丽娇，郝志鹏，谢伟•丛枝菌根真菌根外菌丝跨膜H+和Ca2+流 对干旱胁迫的响应J .植物生态报,2018,42(7):764 - 773.
7. Yue Hui，Liu Ying. Research progress on the process and mecha­nism of arbuscular mycorrhizal fungi colon izing roots[J . Agricul­tural Science ＆ Technology，2016，17 (2) :433 -437.
8. 吴洁婷，杨东广，王立. 植物 -菌根真菌联合修复重金属污染土 壤 J -微生物学通报,2018,45( 11) :2503 -2516.
9. Marieta H，Maria G，Ira S. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in attenuation of heavy metal impact on calendula officinalis development[J . Applied Soil Ecology，2016，101: 57 - 63.

21]韩娟.AM真菌对植物修复土壤铅污染的强化作用机制D] •保 定: 河北大学，2017.

22周民•锑胁迫条件下接种AM真菌对水稻生理生态和吸收积累 锑的影响D -青岛：青岛理工大学,2018.

23 Ma Xiaona，Luo Wanqing，Li Jiao. Arbuscular mycorrhizal fungi in­crease both concentrations and bioavilability of Zn in wheat ( Tritic- um aestivum L) grain on Zn-spiked soils[J . Applied Soil Ecolo- gy,2019,135:91 -97.

24]黄丽•丛枝菌根真菌(AMF)对刺槐耐铅(Pb)能力的影响D - 杨凌: 西北农林科技大学,2017.

1. 廖德华,刘俊丽,刘健健.植物激素响应和调控丛枝菌根共生研 究进展J -植物营养与肥料学报,2016,22(6) : 1679 -1689.
2. 王闵霞,彭鹏,龙海馨.独脚金内酯途径相关基因的研究进展 [J .分子植物育种,2014,12(3):603 -609.
3. Ren Aitian, Zhu Ying, Chen Yinglong. Arbuscular mycorrhizal fun­gus alters root-sourced signal ( abscisic acid) for better drought ac­climation in Zea mays L. seedlings[J . Environmental and Experi­mental Botany,2019, 167: 103824.

28] Herrera-Medina Maria Jose, Steinkellner Siegrid, Vierheilig Horst. Abscisic acid determines arbuscule development and functionality in the tomato arbuscular mycorrhiza[J . New Phytologist, 2007, 175(3):554-564.

1. 韩亚超, 谢贤安, 范晓宁. 紫云英丛枝菌根共生锌转运蛋白基因 AsZIP2的克隆与表达调控J .基因组学与应用生物学,2016, 35(3) :610 -621.
2. 李景龙,孙玉青,陈保冬.丛枝菌根真菌砷酸盐还原酶基因 RiarsC的克隆和功能分析J .生态毒理学报,018,3(3) :71 - 77. ■