

网络出版时间:2022-03-05 08:55 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2022.09.015
网络出版地址:https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20220302.1215.003.html

AMF根外菌丝对重金属铅的吸收与转运

金小霞¹, 韦满¹, 程康¹, 唐明², 张好强

(1 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100; 2 华南农业大学 林学与风景园林学院, 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 广东 广州 510642)

[摘要] 【目的】探讨丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhiza fungi, AMF)异形根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*, Ri)和摩西斗管囊霉(*Funneliiformis mosseae*, Fm)根外菌丝对重金属铅的吸收及转运能力,为明确AMF根外菌丝的铅转运能力提供依据。【方法】以菌根植物蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*, 寄主)和非菌根植物油菜(*Brassica napus*)为试验材料,采用三室培养系统(菌根室-施铅室-非菌根室)进行研究,其中菌根室种植蒺藜苜蓿并进行AMF处理,包括接种Ri、Fm和未接种对照(CK)3个处理;施铅室(中间隔室)设置0和800 mg/kg 2个铅处理;非菌根室种植油菜,试验共设CK、Ri、Fm、Pb、Ri×Pb、Fm×Pb 6个处理,研究铅胁迫下2种AMF根外菌丝对植物生长及铅离子富集的影响。【结果】(1)与CK处理比,Ri和Fm处理蒺藜苜蓿总生物量分别提高了43.55%和256.98%,铅胁迫对Ri和Fm处理蒺藜苜蓿的生物量无显著影响。(2)0 mg/kg 铅胁迫下,2种AMF均能够与蒺藜苜蓿形成良好共生关系,Fm和Ri处理菌根侵染率达到90%以上。Fm和Fm×Pb处理侵染根段丛枝丰度分别是Ri和Ri×Pb处理的8.75和2.51倍。(3)与Ri处理比,Ri×Pb处理菌根室培养基中菌丝密度显著提高231.57%,施铅室培养基中菌丝密度显著降低49.56%;与Fm处理比,Fm×Pb处理菌根室培养基中菌丝密度提高314.09%,施铅室培养基中菌丝密度降低21.09%。(4)Ri×Pb、Fm×Pb处理蒺藜苜蓿地上部铅含量分别是CK处理的3.60和8.45倍,根系铅含量分别是CK处理的7.45和217.87倍;Fm×Pb处理油菜根系铅含量是CK处理的62.15倍。【结论】AMF根外菌丝能够直接吸收并转运铅至寄主植物根部,并可能借由“外排”效应将铅运输至非菌根植物根系,且Fm促进植物生长及根外菌丝吸收转运铅的能力显著高于Ri。

[关键词] 丛枝菌根真菌;根外菌丝;铅转运;菌根植物

[中图分类号] S154.3

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2022)09-0127-08

Absorption and transport of heavy metal Pb by AMF extraradical mycelium

JIN Xiaoxia¹, WEI Man¹, CHENG Kang¹, TANG Ming², ZHANG Haoqiang¹

(1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Key Laboratory of Forest Plant Germplasm Innovation and Utilization, College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangdong, Guangzhou, 510642, China)

Abstract: 【Objective】 This study investigated the absorption and transport capacity of extraradical mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), *Rhizophagus irregularis* (Ri) and *Funneliiformis mosseae* (Fm) on heavy metal Pb to provide basis for clarifying Pb transport capacity of AMF extraradical mycelium. 【Method】 The mycorrhizal plant *Medicago truncatula* and non-mycorrhizal plant *Brassica napus* were selected for tests in a three-chamber culture system (mycorrhizal chamber-Pb application chamber-

[收稿日期] 2021-10-13

[基金项目] 国家自然科学基金项目(31700530)

[作者简介] 金小霞(1997-),女,陕西旬阳人,在读硕士,主要从事森林保护学研究。E-mail:jxx2021@nwafu.edu.cn

[通信作者] 张好强(1982-),男,河南濮阳人,副教授,博士,主要从事丛枝菌根多样性及植物抗逆性调控研究。
E-mail:zhanghaoqiang@nwafu.edu.cn

non-mycorrhizal chamber). *M. truncatula* was planted in the mycorrhizal chamber and treated with AMF including Ri, Fm, and non-inoculated control (CK). Two Pb treatments (0 and 800 mg/kg) were set in the Pb application chamber (middle compartment) and *B. napus* was planted in the non-mycorrhizal chamber. There were 6 treatments including CK, Ri, Fm, Pb, Ri×Pb, and Fm×Pb. The effects of extraradical hyphae of two AMF on plant growth and Pb enrichment under Pb stress were then studied. 【Result】 (1) Compared with CK, Ri and Fm treatments increased total biomass of *M. truncatula* by 43.55% and 256.98%, respectively, and Pb stress had no significant effect on biomass of *M. truncatula* with Ri and Fm treatments. (2) Under 0 mg/kg Pb stress, two AMF were able to form good symbioses with *M. truncatula* and the mycorrhization infection rates of Fm and Ri treatments were over 90%. The arbuscular abundance of infected root fragment in Fm and Fm×Pb treatments was 8.75 and 2.51 times of that in Ri and Ri×Pb treatments, respectively. (3) Compared with Ri treatment, the mycorrhizal hyphae density of culture substrate in mycorrhizal chamber of Ri×Pb treatment significantly increased by 231.57%, and mycorrhizal hyphae density of culture substrate in Pb application chamber significantly decreased by 49.56%. Compared with Fm treatment, mycorrhizal hyphae density of culture substrate of Fm×Pb treatment in mycorrhizal chamber increased by 314.09%, and mycorrhizal hyphae density of culture substrate in Pb treatment mycorrhizal chamber decreased by 21.09%. (4) The Pb contents *M. truncatula* shoots in Ri×Pb and Fm×Pb treatments were 3.60 and 8.45 times of that in CK treatment, the Pb contents of *M. truncatula* roots were 7.45 and 217.87 times of that in CK treatment, and the Pb content of *B. napus* roots in Fm×Pb treatment was 62.15 times of that in CK treatment. 【Conclusion】 AMF extraradical hyphae can directly absorb and transport Pb to roots of host plants, and may transport Pb to roots of non-mycorrhizal plants by ‘efflux’ effect. The effect of *F. mosseae* on promoting plant growth as well as absorbing and transporting Pb by extraradical mycelium was significantly higher than that of *R. irregularis*.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; extraradical mycelium; Pb transport; mycorrhizal plant

丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 在自然生态系统中广泛分布, 能够与陆地上 80% 以上植物形成共生体^[1]。AMF 侵染植物后形成直径仅有数微米的根外菌丝, 根外菌丝高度分枝, 有效增加了与土壤的接触面积, 促进寄主植物对水分及氮、磷、钾等矿质元素的吸收^[2-3]。

AMF 不仅能够促进植物生长, 还在植物抵抗铅胁迫方面发挥积极作用, 主要通过调控植物吸收养分和提高生物量以增强植物对铅胁迫的抗性。研究发现, 接种 AMF 能够显著增加铅处理宿主植物的株高和地径, 提高生物量^[4], 增加叶绿素含量, 提高光合效率^[5] 和营养元素 (磷) 含量^[6]。此外, AMF 还能增强植物根系的铅固定能力, 提高根系铅含量并限制铅向地上部转移^[7], 同时改善根际微生物环境^[8], 并通过根外菌丝分泌土壤酶^[9] 和提高球囊霉素含量^[10] 来降低土壤铅毒害作用^[11]。

异形根孢囊霉 (*Rhizophagus irregularis*, Ri) 和摩西斗管囊霉 (*Funneliformis mosseae*, Fm) 是土壤中常见的 2 种 AMF, 常用于比较不同 AMF 种类

的功能差异^[12]。研究表明, 接种异形根孢囊霉主要可增加宿主植物光合速率^[13], 降低植株丙二醛含量和提高抗氧化酶活性^[14], 增强植株的抗氧化能力, 促进植株对钾和磷元素的吸收^[15-16]; 接种摩西斗管囊霉则主要表现出更强的促生作用、水分利用效率^[17] 和根系定植能力^[18]。

以往针对 AMF 调控宿主植物铅吸收的盆栽试验中, 植物根系与 AMF 根外菌丝生长在一起, 因此不能明确菌根植物根系铅吸收是否来自 AMF 根外菌丝。因此, 本研究以菌根植物蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*) 和非菌根植物油菜 (*Brassica napus*) 为供试植物, 利用三室 (菌根室-施铅室-非菌根室) 培养系统 (仅 AMF 根外菌丝能够穿透各分室间滤膜, 铅仅与 AMF 根外菌丝接触), 当 AMF 根外菌丝从菌根室生长到非菌根室后在施铅室进行铅处理, 通过比较菌根植物与非菌根植物铅含量差异以及 2 种 AMF 的作用差异, 明确异形根孢囊霉和摩西斗管囊霉根外菌丝的铅转运能力, 为明确 AMF 根外菌丝的铅转运机制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

1.1.1 供试植物 蒺藜苜蓿 A17 (*Medicago truncatula*) 种子由柏林洪堡大学 Philipp Franken 教授馈赠,油菜 (*Brassica napus*) 种子购于陕西省杨凌种子市场。蒺藜苜蓿种子用浓硫酸(质量分数 95%~98%)处理 10 min, 无菌水冲洗干净于 4 °C 冰箱放置 2 h, 然后将种子均匀置于 7 g/L 水琼脂培养基中, 4 °C 暗培养 4 d, 25 °C 下暗培养 1 d, 25 °C 光照培养 3 d 催芽, 种子萌发后于穴盘中育苗。油菜种子依次用体积分数 75% 乙醇和 10 g/L NaClO 溶液表面消毒, 无菌水多次冲洗后置于放有湿润无菌滤纸的灭菌培养皿中, 25 °C 下光照培养 4 d, 待胚根长出后于穴盘中育苗。

1.1.2 供试菌剂 摩西斗管囊霉(Fm)和异形根孢囊霉(Ri)均由北京市农林科学院植物营养与资源研

究所提供。以河沙为基质, 以车前草 (*Plantago asiatica*) 为宿主进行扩繁, 供试菌剂包含孢子(孢子密度约 20 个/g)、菌丝、侵染根段。

1.1.3 供试基质 培养基质为过 2 mm 筛的河沙和蛭石混合物(河沙与蛭石体积比为 1:1), 121 °C 灭菌 2 h 后风干备用。培养基质速效氮、速效磷、速效钾含量分别为 11.25, 2.58, 25.08 mg/kg, 铅含量为 6.27 mg/kg。

1.2 试验设计

试验利用三室培养系统, 该系统由 3 个大小相等(长×宽×高为 7 cm×7 cm×10 cm)的亚克力有机玻璃隔室组合而成, 包括 1 个中心隔室(施铅室)和 2 个侧隔室(菌根室和非菌根室)。中心隔室两边留有 5 cm 直径孔穴, 2 个侧隔室一边留有 5 cm 孔穴, 将 3 个分室组合固定作为三室培养系统, 具体结构如图 1 所示。

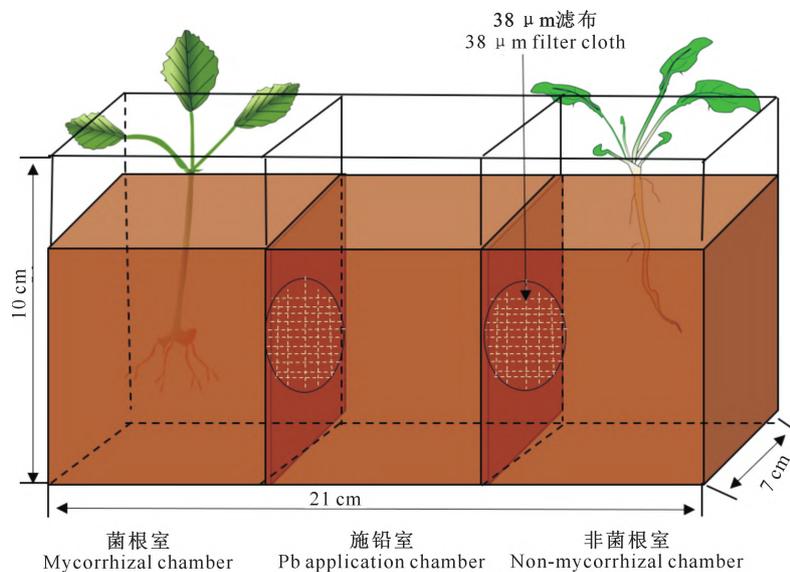


图 1 三室培养系统示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the three-chamber culture system

孔穴之间由 38 μm 滤布隔开, 允许 AMF 根外菌丝通过而植物根系无法通过, 从而将植物根系与丛枝菌根真菌根外菌丝有效分离。

试验设 AMF 和铅 2 个试验因素。其中菌根室种植蒺藜苜蓿, 进行 AMF 处理, 包括接种 Ri、Fm 和未接种对照(CK); 中间隔室设置铅处理, 设置铅含量为 0 和 800 mg/kg 2 个处理; 非菌根室种植油菜。试验采用完全随机区组设计, 设置 6 个处理组合, 即 CK、Ri、Fm、Pb、Ri×Pb、Fm×Pb。其中 CK、Ri、Fm 分别表示在菌根室设置不接种、接种异形根

孢囊霉、接种摩西斗管囊霉处理基础上, 于施铅室进行 0 mg/kg Pb²⁺ 处理; Pb、Ri×Pb、Fm×Pb 分别表示在菌根室设置不接种、接种异形根孢囊霉、接种摩西斗管囊霉处理基础上, 于施铅室进行 800 mg/kg Pb²⁺ 处理, 每处理 3 次重复, 取平均值。

菌根室装 280 g 培养基质, 在 5 cm 深处接种 20 g AMF 菌剂, 对照接种等体积灭菌沙, 选取 2 株长势一致的蒺藜苜蓿幼苗移栽到菌根室; 非菌根室装 300 g 培养基质, 选取 10 株长势一致的油菜幼苗移栽到非菌根室; 中间隔室装 300 g 培养基质。另外,

2 个 AMF 接种处理各多设 3 个重复(检测组),在菌根室和非菌根室都种植蒺藜苜蓿幼苗用以确认 AMF 根外菌丝的生长(通过测定菌根室和非菌根室植物根系 AMF 侵染率)。培养条件为:光照强度 2 000 lx,温度 22~28 ℃,相对湿度 50%~75%。铅处理前每 2 d 浇 1 次水(20 mL/室),以保证幼苗的正常生长;每 3 d 浇 1 次含 1/10 磷元素的 Hoagland 营养液(20 mL/室)。幼苗移栽后培养 8 周,在检测组菌根室和非菌根室蒺藜苜蓿根系均检测到菌根定植后,在相应的中间隔室(施铅室)进行铅处理,通过注射器将 20 mL 28 g/L $Pb(NO_3)_2$ 溶液注入培养基质,使培养基质铅含量达到 800 mg/kg,4 周后分别收获植株地上部和地下部,用于生理指标测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生物量 将蒺藜苜蓿和油菜地上部和根系分开收获,留取部分根系剪成 1 cm 长根段用于测定菌根侵染率,剩余植株根系和地上部样品经 105 ℃ 杀青 30 min,70 ℃ 烘 48 h 至恒质量后称取干质量。

1.3.2 侵染率 采用曲利苯蓝染色-根段法^[19]测定。随机挑选 30 条完成脱色的根段制片镜检,将每条根的分段定义输入“MYCOCALC”软件,计算菌根侵染率、侵染根段强度、侵染根段丛枝丰度^[20],其具体计算公式如下:

菌根侵染率=(菌根侵染的根段数/检测的根段

总数)×100%;

侵染根段强度=(根系的菌根侵染强度/菌根侵染率)×100%;

侵染根段丛枝丰度=(根系的丛枝丰度/菌根侵染率)×100%。

1.3.3 菌丝密度 取部分混合均匀的培养基质样品,采用真空泵微孔滤膜抽滤-网格交叉法^[21]测定培养基质中菌丝密度。

1.3.4 铅含量 将植物地上部和根系样品分别粉碎过孔径为 0.15 mm 筛,用硝酸消解后采用火焰原子吸收法^[22]测定地上部和根系铅含量。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2020 软件进行数据统计,采用 SPSS 25 对试验数据进行单因素方差分析和多重比较($P<0.05$),使用 Origin Pro 2021 绘图。

2 结果与分析

2.1 铅胁迫下接种 AMF 对植物生长的影响

由图 2-A 可知,与 CK 处理相比,Ri、Fm 处理蒺藜苜蓿总生物量分别提高了 43.55% 和 256.98%;与 Pb 处理相比,Ri×Pb 和 Fm×Pb 处理蒺藜苜蓿总生物量分别提高了 62.17% 和 210.83%。Fm×Pb 处理蒺藜苜蓿地上部和根系生物量分别是 Ri×Pb 处理的 1.69 和 3.17 倍,表明接种 Fm 比接种 Ri 更能促进蒺藜苜蓿的生长。

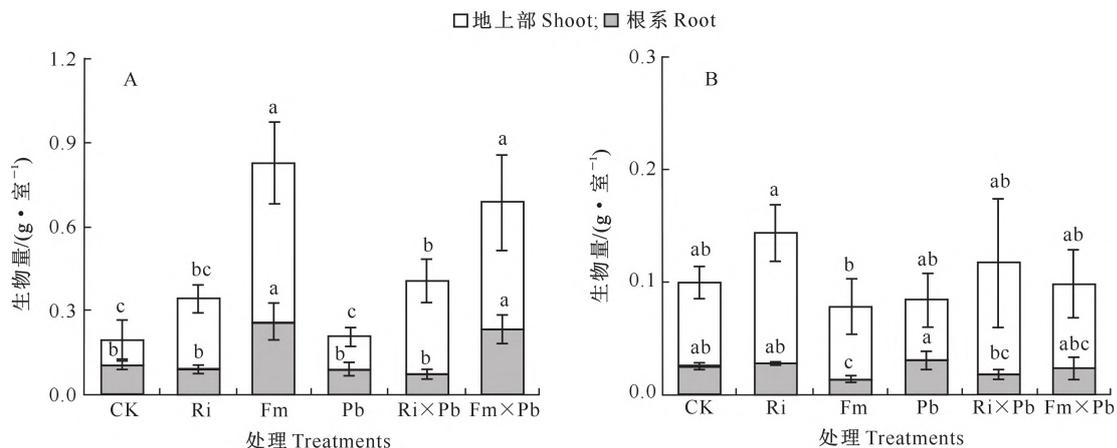


图 2 铅胁迫下接种 AMF 对蒺藜苜蓿和油菜幼苗生物量的影响
A. *Medicago truncatula*; B. *Brassica napus*. Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P<0.05$). The same below

图 2 铅胁迫下接种 AMF 对蒺藜苜蓿和油菜幼苗生物量的影响
Fig. 2 Effect of AMF inoculation on biomass of *Medicago truncatula* and *Brassica napus* seedlings under Pb treatment

由图 2-B 可知,与 CK 处理相比,Fm 处理油菜根系生物量显著下降了 46.80%,地上部生物量下

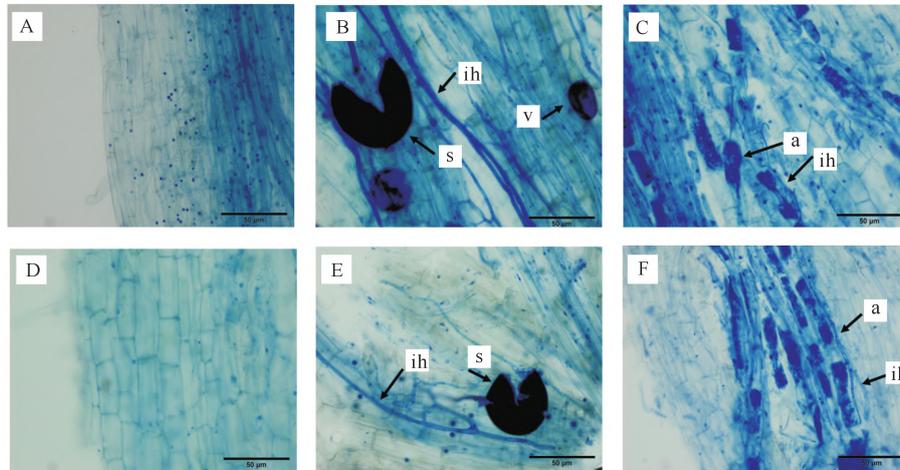
降了 21.16%。与 Fm 处理相比,Ri 处理油菜总生物量显著升高 87.45%。其他处理间油菜总生物量

无显著差异。

2.2 铅处理下接种 AMF 对植物根系侵染率的影响

本研究发现,非菌根植物油菜根系未被 AMF 侵染,菌根植物菘藜苜蓿根系被 AMF 侵染形成菌根的情况如图 3 所示。由图 3 可知,未接种菘藜苜

蓿根系未被 AMF 侵染(图 3-A、D),接种 Fm 和 Ri 处理的菘藜苜蓿根系均被侵染,并形成根内菌丝、孢子、泡囊(图 3-B、E)和丛枝(图 3-C、F)等典型丛枝菌根结构。



A. CK 处理;B. Ri 处理;C. Fm 处理;D. Pb 处理;E. Ri×Pb 处理;F. Fm×Pb 处理
ih. 根内菌丝;a. 丛枝;v. 泡囊;s. 孢子

A. CK treatment;B. Ri treatment;C. Fm treatment;D. Pb treatment;E. Ri×Pb treatment;F. Fm×Pb treatment
ih. Intraradical hyphae;a. Arbuscule;v. Vesicle;s. Spore

图 3 AMF 侵染菘藜苜蓿根系后主要菌根的结构

Fig. 3 Structure of main mycorrhiza after AMF infection to *M. truncatula* roots

由表 1 可知,与 Ri 处理比,Ri×Pb 处理菘藜苜蓿菌根侵染率无显著变化,侵染根段菌根侵染强度降低了 25.93%,侵染根段丛枝丰度显著增加了 225.24%;与 Fm 处理比,Fm×Pb 处理菘藜苜蓿菌根侵染率显著降低了 40.16%,侵染根段菌根侵染

强度降低了 42.42%,侵染根段丛枝丰度无显著变化。Fm 和 Fm×Pb 处理侵染根段丛枝丰度分别是 Ri、Ri×Pb 处理的 8.75 和 2.51 倍。表明同一铅水平下 2 种 AMF 对菘藜苜蓿根系的侵染能力存在显著差异,Fm 对铅处理更敏感,且主要是丛枝定殖根系。

表 1 不同铅水平下 AMF 对菘藜苜蓿根系的侵染状况

Table 1 Infection of AMF on roots of *M. truncatula* under different Pb levels

铅水平/(mg·kg ⁻¹) Pb level	AMF 处理 AMF treatments	菌根侵染率/% Mycorrhizal colonization rate	侵染根段侵染强度/% Mycorrhizal colonization intensity of infected root fragment	侵染根段丛枝丰度/% Arbuscular abundance of infected root fragment
0	CK	—	—	—
	Ri	92.59±12.83 a	64.86±28.82 a	10.30±1.92 c
	Fm	92.88±6.60 a	45.94±8.74 ab	90.16±8.24 a
800	CK	—	—	—
	Ri	92.49±7.42 a	48.04±4.41 ab	33.50±9.52 b
	Fm	55.58±2.08 b	26.45±11.53 b	84.25±12.60 a

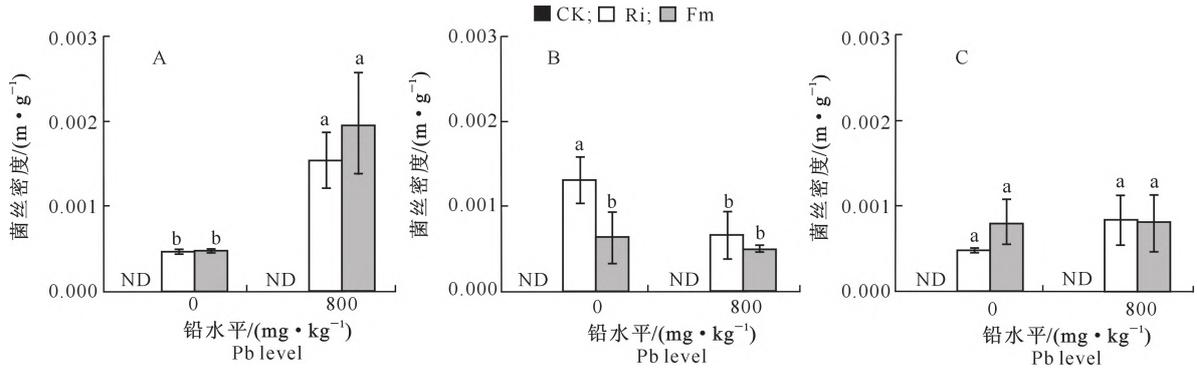
注:同列数据后标不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at P<0.05.

2.3 铅处理下接种 AMF 对培养基质中菌丝密度的影响

不同铅水平处理下,三室培养系统中接种 AMF 后培养基质中菌丝密度如图 4 所示。由图 4 可知,在未接种 AMF 的 CK 中未发现根外菌丝;根外菌丝在施铅室和非菌根室中增殖,且这些隔室中未发

现植物根系。与 0 mg/kg 铅水平下接种 Ri、Fm 相比,800 mg/kg 铅水平下接种 Ri、Fm 菌根室菌丝密度分别显著提高了 231.57%和 314.09%,施铅室菌丝密度分别显著降低了 49.56%和 21.09%。AMF 根外菌丝可以延伸到非菌根室,但不同铅水平下接种 AMF 对非菌根室菌丝密度无显著影响。



A. 菌根室; B. 施铅室; C. 非菌根室。ND 表示未检测到菌丝
 A. Mycorrhiza chamber; B. Pb application chamber; C. Non-mycorrhiza chamber. ND indicates that mycelium is not detected

图 4 不同铅水平下接种 AMF 对三室培养系统中培养基质菌丝密度的影响

Fig. 4 Effect of AMF inoculation under different Pb levels on extraradical hyphae density of culture substrate in the three-chamber culture system

2.4 铅处理下接种 AMF 对植物铅含量的影响

菌根植物油菜铅含量的影响如图 5 和图 6 所示。

铅处理下接种 AMF 对菌根植物蒺藜苜蓿和非

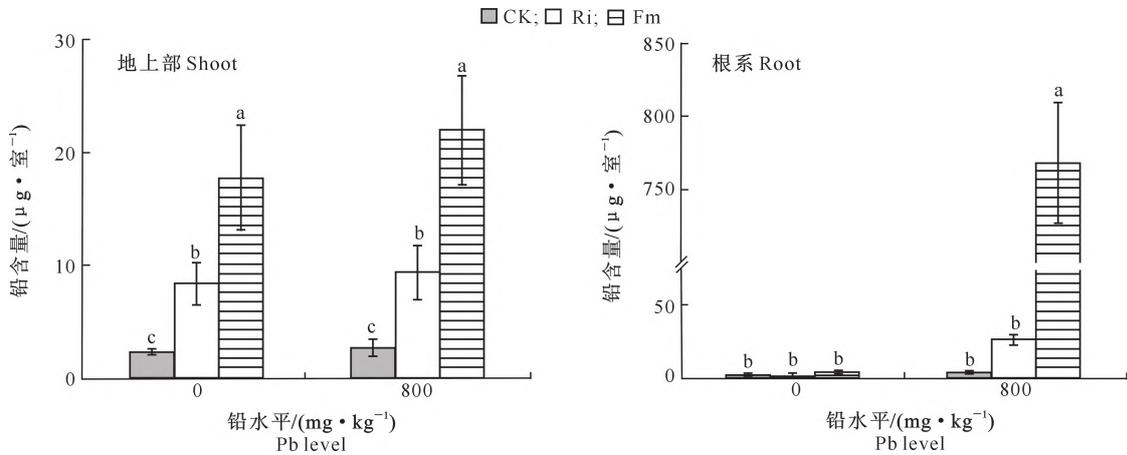


图 5 铅处理下接种 AMF 对蒺藜苜蓿铅含量的影响

Fig. 5 Effect of AMF inoculation on Pb content in *M. truncatula* under Pb treatment

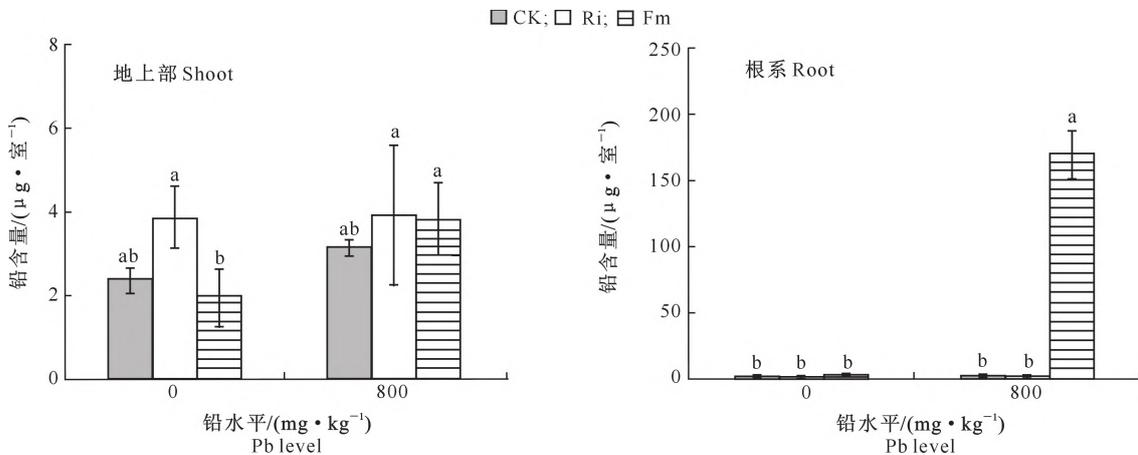


图 6 铅处理下接种 AMF 对油菜铅含量的影响

Fig. 6 Effect of AMF inoculation on Pb content in *B. napus* under Pb treatment

由图 5 可知,0 mg/kg 铅水平下,与 CK 处理相比,接种 Ri、Fm 处理中 AMF 根外菌丝显著促进了

铅运输至蒺藜苜蓿地上部的转运过程。800 mg/kg 铅水平下,与 CK 处理相比,接种 Ri 和 Fm 其根外

菌丝转运至蒺藜苜蓿地上部和根系的铅含量显著升高,分别是CK的3.60,8.45和7.45,217.87倍。

由图6可知,800 mg/kg铅水平下,与CK处理相比,接种Fm处理显著促进了根外菌丝吸收转运铅至非菌根室油菜根系,其铅含量是CK的62.15倍。因此,在铅处理下,接种Ri、Fm能够促进根外菌丝对铅的吸收转运,且接种Fm的促进作用更显著。

3 讨论

菌丝网络能够提高菌根植物的竞争能力^[23],根外菌丝介导下AMF不利于临近非菌根物种(尤其是十字花科植物)的生长^[24]。本研究中,与CK处理相比,Fm处理显著提高了菌根室蒺藜苜蓿的生物量,降低了非菌根室油菜的生物量,表明其抑制了同系统下非菌根植物油菜的生长。一方面是由于AMF能够借助根外菌丝在植物根系与基质之间建立物质传输通道^[25],吸收矿质养分供给寄主^[26];另一方面是根外菌丝能改变根际分泌物或菌丝相关细菌群落,进而影响植物养分吸收^[27]。

菌根侵染率反映了AMF在植物根内的生长状况,关系到真菌与宿主之间的双向营养运输。本研究中,铅处理显著降低了Fm处理的菌根侵染率,这可能是根外菌丝接触到铅后,营养吸收受到了抑制。丛枝是AMF与植物共生关系形成后二者物质交换的主要场所^[28]。本研究中,与0 mg/kg铅水平相比,800 mg/kg铅水平下Ri处理的侵染根段丛枝丰度显著增加,这可能是铅胁迫下AMF在植物根系内的生存机制^[29]。本研究中,无论铅胁迫与否,Ri处理的侵染根段丛枝丰度显著低于Fm处理,这可能是造成2种AMF处理对寄主植物生长有明显差异的主要原因。本研究中,与0 mg/kg铅水平相比,800 mg/kg铅水平下Ri、Fm处理显著提高了菌根室培养基质的菌丝密度,但降低了施铅室培养基质的菌丝密度,这可能是由于菌丝接触铅后的“逃避”策略,限制了菌丝的生长,导致更多菌丝滞留在菌根室。

陈雪等^[30]研究表明,不同AMF对重金属的富集和转运能力不同,铅胁迫下接种Fm的麦冬铅含量高于接种Ri。本研究中,与0 mg/kg铅水平相比,800 mg/kg铅胁迫下,Fm处理蒺藜苜蓿根系的铅含量显著高于接种Ri,可知利用根外菌丝对铅的转运来修复植物,选择寄主和AMF的组合具有重要意义。菌根植物常常将更多的铅固定在根系,以

保证地上部免受损害。本研究中,800 mg/kg铅胁迫下,Fm和Ri处理明显增加了蒺藜苜蓿地上部和根系对铅的吸收,尤其是根系对铅的吸收,说明接种AMF后植物根系对重金属铅有较强的固持作用,这与前人的研究结果^[31-32]一致。此外,根外菌丝在接触铅后,将铅向油菜转运,从而增加了油菜根系对铅的吸收,这可能是根外菌丝吸收转运重金属存在外排现象^[33]。

4 结论

本试验首次利用三室培养系统(菌根室-施铅室-非菌根室),研究了铅胁迫下Ri、Fm 2种AMF根外菌丝对菌根植物蒺藜苜蓿(寄主)和非菌根植物油菜植物生长及铅富集的影响,结果表明,AMF根外菌丝能够直接吸收土壤铅并转运固持在寄主植物根系,还可借由“外排”效应将铅转运至非菌根植物根系,且与Ri相比,Fm具有更强的促进寄主生长和铅转运能力。

[参考文献]

- [1] Bianciotto V, Victorino I, Scariot V, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: current role and potential for the horticulture industry [J]. *Acta Horticulturae*, 2018, 1191(26): 207-216.
- [2] 杨华,李彤,王威雁,等. 保护性耕作对西北旱区丛枝菌根真菌及土壤理化性质的影响 [J]. *西北农业学报*, 2020, 29(10): 1528-1536.
Yang H, Li T, Wang W Y, et al. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi and soil physical and chemical properties under different tillage practices in arid area of northwest China [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2020, 29(10): 1528-1536.
- [3] Bever J D, Schultz P A, Pringle A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why [J]. *Bioscience*, 2001, 51(11): 923-931.
- [4] 王琼,刘远杰,陈江格,等. Pb胁迫下丛枝菌根真菌对樟树幼苗生长和生理的影响 [J]. *江西农业大学学报*, 2021, 43(3): 621-629.
Wang Q, Liu Y J, Chen J G, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiology of *Cinnamomum camphora* (L.) Presl seedlings under Pb stress [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2021, 43(3): 621-629.
- [5] 全瑞建,刘雪琴. AM真菌对铅胁迫下小麦生长和生化特性的影响 [J]. *西南农业学报*, 2015, 28(4): 1578-1582.
Tong R J, Liu X Q. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on growth and biochemical characteristics of wheat under Pb stress [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2015, 28(4): 1578-1582.
- [6] Adeyemi N O, Atayese M O, Sakariyawo O S, et al. Alleviation

- of heavy metal stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Glycine max* (L.) grown in copper, lead and zinc contaminated soils [J]. *Rhizosphere*, 2021, 18(4): 100325.
- [7] Zhan F D, Li B, Jiang M, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and heavy metal accumulation of bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.] grown in a lead-zinc mine wasteland [J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2019, 21(9): 849-856.
- [8] Chaturvedi R, Favas P J C, Pratas J, et al. Harnessing *Pisum sativum*-*Glomus mosseae* symbiosis for phytoremediation of soil contaminated with lead, cadmium, and arsenic [J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2021, 23(3): 279-290.
- [9] Zhu X C, Song F B, Xu H W. Influence of arbuscular mycorrhiza on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activity of maize plants under temperature stress [J]. *Mycorrhiza*, 2010, 20(5): 325-332.
- [10] 许加, 唐明. 铅锌矿污染区不同林木根际丛枝菌根真菌与土壤因子的关系 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2013, 41(5): 75-80.
- Xu J, Tang M. Relationship between arbuscular mycorrhizal fungi and soil factors in the rhizosphere of different tree species in Pb-Zn polluted mine [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2013, 41(5): 75-80.
- [11] 张金秀, 湛方栋, 王灿, 等. AMF 对铅锌矿区农田土壤部分理化性质、玉米生长和镉铅含量的影响 [J]. *农业资源与环境学报*, 2020, 37(5): 727-735.
- Zhang J X, Zhan F D, Wang C, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on soil physical and chemical properties, maize growth, cadmium, and lead content of farmland from a lead-zinc mine area [J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2020, 37(5): 727-735.
- [12] 刘润进, 焦惠, 李岩, 等. 丛枝菌根真菌物种多样性研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2301-2307.
- Liu R J, Jiao H, Li Y, et al. Research advances in species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(9): 2301-2307.
- [13] Gi A, Mt A, Mf B, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance growth of tomato under normal and drought conditions, via different water regulation mechanisms [J]. *Rhizosphere*, 2021, 18(19): 100393.
- [14] Gong M G, You X Y, Zhang Q M. Effects of *Glomus intraradices* on the growth and reactive oxygen metabolism of foxtail millet under drought [J]. *Annals of Microbiology*, 2015, 65(1): 595-602.
- [15] Majewska M L, Rola K, Zubeck S. The growth and phosphorus acquisition of invasive plants *Rudbeckia laciniata* and *Solidago gigantea* are enhanced by arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Mycorrhiza*, 2017, 27(2): 83-94.
- [16] Thioye B, Mania S, Kane A, et al. Growth response of different species of *Ziziphus* to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Fruits*, 2017, 72(3): 174-181.
- [17] 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): 30-36.
- Xu J, Hu H, Zeng Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and development of rice seedlings under cadmium stress [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2021, 49(10): 30-36.
- [18] 刘凯洋, 邱智军, 张巧明, 等. 丛枝菌根真菌对砷胁迫下棉花根系形态和生理特征的影响 [J]. *西北植物学报*, 2021, 41(7): 1188-1198.
- Liu K Y, Qiu Z J, Zhang Q M, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on root morphological and physiological characteristics of cotton under arsenic stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(7): 1188-1198.
- [19] Linderman B. Quantifying vesicular-arbuscular mycorrhizae: a proposed method towards standardization [J]. *New Phytologist*, 1981, 87: 63-67.
- [20] Trouvelot A, Kough J L, Gianinazzi P. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire: recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle [C]//Gianinazzi-Pearson V, Gianinazzi S. *Physiological and genetics aspects of mycorrhizae*. Paris, France: INRA, 1986: 217-221.
- [21] Johansen A, Jakobsen I, Jensen E S. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. [J]. *New Phytologist*, 1993, 124(1): 61-68.
- [22] Ma Y L, He J L, Ma C F, et al. Ectomycorrhizas with *Paxillus involutus* enhance cadmium uptake and tolerance in [J]. *Plant Cell & Environment*, 2014, 37(3): 627-642.
- [23] 张宇亭. AM 真菌对菌根植物和非菌根植物种间竞争作用的影响 [D]. 重庆: 西南大学, 2012.
- Zhang Y T. Influence of arbuscular mycorrhizal fungus inoculation on interspecific competition of mycorrhizal and non-mycorrhizal plants [D]. Chongqing: Southwest University, 2012.
- [24] Lambers H, Teste F P. Interactions between arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plants: do non-mycorrhizal species at both extremes of nutrient availability play the same game? [J]. *Plant Cell & Environment*, 2013, 36(11): 1911-1915.
- [25] Chitarra W, Pagliarani C, Maserti B, et al. Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress [J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(2): 1009-1023.
- [26] Smith S E, Read D. The symbionts forming arbuscular mycorrhizas [J]. *Mycorrhizal Symbiosis*, 2008, 2: 13-41.
- [27] Wang Y L, Wang R, Lu B, et al. Mycorrhization of *Quercus mongolica* seedlings by *Tuber melanosporum* alters root carbon exudation and rhizosphere bacterial communities [J]. *Plant and Soil*, 2021, 467(1/2): 391-403.
- [28] Harrison M J. Cellular programs for arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, 15(6): 691-698.

(下转第 143 页)

- California; Thomson, 2005.
- [30] Rao C R. Linear statistical inference and its applications [M]. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, 1973.
- [31] 理查德·F·哈斯, 臧晓露. 多元广义线性模型 [M]. 上海: 上海人民出版社, 2017: 138-173.
Hass R F, Zang X L. Multivariate generalized linear models [M]. Shanghai: Shanghai People's Publishing House, 2017: 138-173.
- [32] 黄杨岳, 孔祥祯, 甄宗雷, 等. 全基因组关联研究中的多重校正方法比较 [J]. 心理科学进展, 2013, 21(10): 1874-1882.
Huang Y Y, Kong X Z, Zhen Z L, et al. The comparison of multiple testing corrections methods in genome-wide association studies [J]. Advances in Psychological Science, 2013, 21(10): 1874-1882.
- [33] Porter H F, O'Reilly P F. Multivariate simulation framework reveals performance of multi-trait GWAS methods [J]. Scientific Reports, 2017, 7(8): 132-148.
- [34] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to quantitative genetics [M]. 4th ed. Glasgow: Benjamin Cummings, 1996.
- [35] Lynch M, Walsh B. Genetics and analysis of quantitative traits [M]. Sunderland: Sinauer Associates, 1998.
- [36] Fisher R A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance [J]. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 1918; 52(2): 399-433.
- [37] Hua J P, Xing Y Z, Xu C G, et al. Genetic dissection of an elite rice hybrid revealed that heterozygotes are not always advantageous for performance [J]. Genetics, 2002, 162(4): 1885-1895.
- [38] Xing Y Z, Tan Y F, Hua J P, et al. Characterization of the main effects, epistatic effects and their environmental interactions of QTLs on the genetic basis of yield traits in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2002, 105(43499): 248-257.
- [39] Yu H H, Xie W B, Wang J, et al. Gains in QTL detection using an ultra-high density SNP map based on population sequencing relative to traditional RFLP/SSR markers [J]. PLoS One, 2011, 6(3): e17595.
- [40] Zhou G, Chen Y, Yao W, et al. Genetic composition of yield heterosis in an elite rice hybrid [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(39): 15847-15852.

(上接第 134 页)

- [29] Ansari A, Andalibi B, Zarei M, et al. Combined effect of putrescine and mycorrhizal fungi in phytoremediation of *Lallemantia iberica* in Pb-contaminated soils [J]. 2021, 28, 58640-58659.
- [30] 陈 雪, 郑志鑫, 石 青, 等. AMF 和植物富集土壤中铅和镉的效应 [J]. 菌物研究, 2017, 15(1): 33-38, 52.
Chen X, Zheng Z X, Shi Q, et al. Effect of AMF and plants on accumulation of Pb and Cd in soil [J]. Journal of Fungal Research, 2017, 15(1): 33-38, 52.
- [31] Yang Y R, Liang Y, Han X Z, et al. The roles of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in phytoremediation and tree-herb interactions in Pb contaminated soil [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 20469.
- [32] Gu H H, Zhou Z, Gao Y Q, et al. The influences of arbuscular mycorrhizal fungus on phytostabilization of lead/zinc tailings using four plant species [J]. International Journal of Phytoremediation, 2017, 19(8): 739-745.
- [33] González-Chávez M D C A, Ortega-Larrocea M D P, Carrillo-González R, et al. Arsenate induces the expression of fungal genes involved in As transport in arbuscular mycorrhiza [J]. Fungal Biology, 2011, 115(12): 1197-1209.