

菌根真菌对芦苇铜吸收及抗铜能力的影响

吴洁婷¹, 王立², 赵磊², 包红旭¹, 马放^{2*}

1. 辽宁大学环境学院, 辽宁 沈阳 110036; 2. 哈尔滨工业大学/城市水资源与水环境国家重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150090

摘要: 接种菌根真菌作为重金属污染植物修复生物强化技术之一, 已引起研究者的广泛关注。以芦苇 (*Phragmites australis*) -菌根真菌共生系统为研究对象, 研究水培条件下, 0.02、1、5 mg·L⁻¹ Cu 胁迫条件下接种摩西管柄囊霉 (*Funneliformis mosseae*) 及根内球囊霉 (*Rhizophagus irregularis*) 对芦苇铜吸收及抗铜能力的影响。结果表明, 芦苇茎叶及根系的生长发育均会受到铜胁迫的抑制, 然而与茎叶相比, 芦苇根系受到铜胁迫的影响更显著。在铜处理浓度为 1 mg·L⁻¹ 和 5 mg·L⁻¹ 时, 与无菌剂组相比, 摩西球囊霉接种组的芦苇根系中的 SOD 活性分别提高了 26.25%、42.3%, 而根内球囊霉接种组的 SOD 活性则呈现下降趋势。接种根内球囊霉使芦苇体内的铜浓度升高, 在铜处理浓度为 1 mg·L⁻¹ 时其茎叶及根系中的铜浓度比无菌剂组分别高出 80.03%、33.6%, 而在 5 mg·L⁻¹ 时, 则分别高出 49.43%、8.53%, 增幅较摩西球囊霉接种组显著。本研究证实了菌根真菌可以通过促进芦苇的生长及营养元素的吸收, 降低 Cu 毒害, 提高其对 Cu 的吸收效率, 结果可为菌根真菌强化植物修复重金属污染环境提供新的参考。

关键词: 芦苇; 菌根真菌; 重金属; 植物修复; 抗逆性

DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2019.03.018

中图分类号: X172

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2019) 03-0571-09

引用格式: 吴洁婷, 王立, 赵磊, 包红旭, 马放, 2019. 菌根真菌对芦苇铜吸收及抗铜能力的影响[J]. 生态环境学报, 28(3): 571-579.

WU Jieting, WANG Li, ZHAO Lei, BAO Hongxu, MA Fang, 2019. Effects of mycorrhizal fungi on the copper absorption and copper resistance of *Phragmites australis* [J]. Ecology and Environmental Sciences, 28(3): 571-579.

近年来随着大量化石燃料被开采与利用, 生活污水与工业废水、固体废弃物的排放量日益增加, 环境中的重金属污染情况越来越严重。目前针对重金属污染的治理手段包括客土法、工程措施、化学淋洗法、生态修复等几种 (Kalogerakis et al., 2016)。其中物理化学法及化学方法虽然去除重金属速率快, 但是会对土壤结构及其理化性质造成破坏, 存在二次污染的风险。植物修复不仅能够有效地降低土壤或水体中重金属含量, 还能美化环境、调节区域小气候, 在重金属污染修复中有着良好的应用前景 (Dada et al., 2015)。由于植物生长发育需要一定时间, 与其他修复手段相比较而言, 植物对重金属的吸收转运是一个相对缓慢的过程。从这一角度来说, 在植物的每一个修复周期使其有效修复工作时间相对延长, 或者在有限的修复工作时间内使其工作效率相对提高, 或二者兼而有之, 成为强化植物修复系统的重要目标之一, 使之将金属从环境中稳定化或及对重金属吸收转运效能改善。

在重金属污染土壤中, 菌根真菌广泛存在, 并且能与寄主植物建立良好的共生关系, 植物作为修复主体, 菌根真菌作为强化植物修复效应的辅助手段, 二者联合修复的作用机制主要体现于菌根真菌通过改变重金属形态、扩展植物根系延展范围等, 调节植物对重金属的吸收与累积, 以达到促进植物对重金属的提取富集, 进而去除土壤中重金属的目的; 或者通过菌根分泌物的螯合作用、根系细胞壁固定、胞内重金属区室化隔离等机制, 降低重金属迁移能力, 强化植物根系对重金属的固持作用 (Zhang et al., 2015)。与此同时, 菌根真菌还能通过改善植物营养状况 (尤其是 N、P 等)、稳定细胞内氧化还原平衡、调控重金属抗逆性相关基因的表达、改善根际微生态环境等, 调控植物失衡的生理代谢过程, 增强植物对于重金属的耐受能力, 改善重金属污染下植物的生长状况, 从而提升植物对于重金属修复能力的上限, 强化植物修复效应 (Garg et al., 2014; 卢鑫等, 2017)。因而在重金属污染

基金项目: 国家自然科学基金项目 (51608246); 城市水资源与水环境国家重点实验室开放课题 (QA201715)

作者简介: 吴洁婷, 讲师, 博士, 硕士生导师, 主要从事环境生物技术、重金属污染生物修复工程、植物在重金属胁迫下的耐受机制、菌根际微界面效应及其对宿主植物重金属转运过程的趋向调控机理、生物能源等方面的研究。E-mail: laurelwuchina@163.com

*通信作者: 马放, 教授, 博士, 博士生导师。E-mail: mafang1963@163.com

收稿日期: 2018-07-08

环境的植物修复过程中,有关植物-菌根联合修复的研究日益受到关注。近年来研究表明,对于重金属污染的环境,植物-菌根真菌联合修复系统具有比单一植物更高的重金属去除率和修复植物生物量,可有效地改善重金属污染土地的修复效果(Khan et al., 2014)。

尽管湿地生态系统中被有很多大型水生植物,芦苇(*Phragmites australis*)却是被诸多研究者认为是最适合用于构建人工湿地进行植物修复的物种(Korboulewsky et al., 2012)。首先,作为禾本科家族开花植物中最常见且地理分布最广泛的一种地下茎植物(Massacci et al., 2001),芦苇一般生长在湿地环境中,因为处在这种条件下的多种生境中,芦苇均可以繁荣茂盛地生长并成为该生境中的优势植物。其次,这种植物可以经受住极端的环境条件,包括重金属污染,例如锌、铅、镉及铜(Ye et al., 2003)。以往研究表明,在不利环境中,如重金属胁迫下,芦苇有能力存活并产生相当高的生物量(董志成等, 2008; Liu et al., 2009)。最后,植物修复的两大主要类型是植物提取技术和植物稳定化技术,后者由于成本相对低廉(不需要收割并处理茎叶生物量)、操作更容易,已被一些研究者认为是更合适的处理重金属污染的植物修复方法。从这一角度出发,亟需寻找一种耐受性高且根系发达并具有更大生物量的植物,且这种植物在高浓度金属胁迫存在下仍能够吸收、螯合或者沉积金属污染物,但不将其运输至茎叶(Guo et al., 2014),而芦苇又恰好满足这一点。菌根真菌的引入,在巩固芦苇固有优势的基础上,更弥补了其存在的局限性,首先,菌根真菌可以通过显著增加其根系生物量来使其根系的纵向拓伸;其次,通过功能性分子或其他作用机制增加芦苇对胁迫的耐受性并提高铜的生物有效性,在维持芦苇机能受到不良影响较小的情况下,反而吸收并富集了较多的铜;最后,由于本研究选取的菌根真菌已被证实为自然界中芦苇的根际环境内固有的菌根真菌,因此不需要引入外来植物物种,也无需进行基因工程改造,降低了外来物种入侵或基因污染等风险。

近年来,一些湿地植物被发现在不同的金属污染区域依然可以旺盛生长,这表明这类湿地植物物种或群落具备对重金属胁迫的抗性。然而,有关芦苇的金属避性及耐受性的抗性生理学方面的响应机制信息迄今为止却仍然非常有限。因此,本研究通过比较芦苇单一系统及芦苇-菌根真菌共生系统在重金属吸收及植物抗逆性两方面所表现出来的差异,对芦苇铜吸收及抗铜能力进行评估。

1 材料与方法

1.1 芦苇种子及菌根真菌菌剂来源

播种所需的芦苇花序由盘锦市芦苇科学研究所提供。将花序中的小穗剥落后,分离芦苇种子并收集起来。在芦苇植株培育试验开始前将所有收集好的芦苇种子自然风干,彻底混合后于室温下干燥避光处储存。摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*)及根内球囊霉(*Rhizophagus irregularis*)由黑龙江大学生命科学学院提供,经镜下检测每克菌剂含孢子约15 g。在温室培养条件下,菌剂采用白三叶草(*Trifolium repens* L.)作为宿主分别扩繁3个月(孙丹萍, 2004)。在实验开始前,需将扩繁好的菌剂中白三叶草的根剪至 ≤ 1 cm的小段,连同基质一起自然风干后,过9目筛。

1.2 植物培育及菌根真菌接种

在播种前将芦苇种子浸泡于2%次氯酸钠溶液中,持续搅拌15 min至浸泡完全后再用去离子水洗涤5遍,然后将其分别播种于:(1)无菌剂组;(2)接种摩西管柄囊霉组;(3)接种根内球囊霉组。菌剂处理组的每个实验盆中依次放入100 g蛭石、100粒已消毒的芦苇种子和10 g摩西管柄囊霉菌剂。无菌剂组中除依次加入等量的蛭石、芦苇种子和10 g已高温灭菌(121°C , 2 h)的根内球囊霉菌剂,以避免未做接种处理组实验盆中出现部分损失的现象,从而消除结果误差。所有处理组每盆均播种100粒种子(Wang et al., 2017)。播种及接菌结束后,将所有处理组的芦苇随机摆放在温室内,且每隔一周左右将所有盆栽的摆放位置调整1次以尽量减少外界环境因素对实验结果的干扰。温室培养条件为每天日照时间14 h,温度为 30°C ,暗室时间10 h,温度为 20°C 。实验期间每天用1/4强度的Hoagland改良营养液浇灌植物,用量为100 mL/盆/周,每隔2—3 d对所有处理补充等量的Hoagland改良营养液以防止芦苇在生长发育阶段缺乏必需的营养元素(Hoagland et al., 1950)。参考以往研究及地表水环境质量标准GB3838—2002,铜梯度胁迫实验的浓度设置如下:0.02、1、5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (Ali et al., 2002)。每批次实验每个处理设置至少3个重复(3盆)。在每一胁迫周期的21 d内,所有处理的培养液每隔3 d更换1次。

1.3 芦苇生长指标测定

对芦苇幼苗茎叶株高的测量自幼苗进入二叶期开始(第3—5周后),生长率(ER)计算的初始值也由此开始直至幼苗生长至五叶期(第7—9周后,总计约35 d)。每盆随机选择10株幼苗分别测定茎叶株高、根长、茎粗及叶片面积(选择倒数第二片完全舒展的叶片)及相应的叶轴长度(Arias et

al., 2010)。将收割后的幼苗用去离子水冲洗干净, 分割为茎叶部分及根系部分。预留出部分根系样品用于测定菌根真菌侵染率。在测定各部分干重之前, 将植物样品置于 70 °C 烘箱中烘至恒重 (约 48 h) (Headley et al., 2012)。参考 Pereira et al. (2010) 的方法, 计算幼苗活力指数 (SVI)、比根长 (SRL) 及存活指数 (SI), 以评价芦苇幼苗的生长发育情况。为更好地评估菌根效应, 本研究同时计算了菌根依赖性 (林先贵等, 1989)。

1.4 抗氧化系统组分分析

将清洗后的新鲜的芦苇根系组织迅速用液氮 (-196 °C) 冷冻后制成粗提物 (如果不能即刻完成, 将样品暂存于 -80 °C 冰箱), 粗提物制备完成后, 进行酶活测定, 提取及后续抗逆组分测定的整个过程尽量保证在 0—4 °C 条件下进行。超氧化物歧化酶 (SOD) 测定采用氮蓝四唑 (NBT) 还原法, 过氧化物酶 (POD) 采用靛亚胺 (QNNM) 合成法, 过氧化氢酶 (CAT) 采用 H_2O_2 消耗法, 抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 采用抗坏血酸盐 (ASC) 氧化法, 脱氢抗坏血酸还原酶 (DHAR) 采用抗坏血酸盐 (ASC) 合成法, 谷胱甘肽还原酶 (GR) 采用还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 (NADPH) 氧化法, 谷胱甘肽 s-转移酶 (GST) 采用 1-氯-2, 4-二硝基苯 (CDNB) 结合法, 提取及测定的具体步骤参考 Carias et al. (2008) 及 Meier et al. (2011) 的研究。

1.5 不同元素在芦苇各营养器官含量分析

将清洗过的植物样品分割为茎叶 (茎及叶片) 及根系 (根状茎及根系)。所有样品均在 70 °C 下烘干至恒重, 研磨均匀后过 100 目筛。植物样品中的碳 (C)、氮 (N)、硫 (S) 元素由碳氮氧硫分析仪测定 (Vario EL; Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)。每份样品中取定量样品, 准确称重至约 (0.3±0.000 3) g 后经微波加速消解系统消解 (MARS-5; CEM, Matthews, North Carolina)。消解采用的酸由盐酸 (36%)、硝酸 (67%) 及氢氟酸 (49%) 以 5:2:2 (V/V/V) 的比例混合而成。将样品消解完全后, 采用超纯水配制的 1% 硝酸溶液定容至 50 mL, 溶液中的硼 (B)、磷 (P)、镁 (Mg)、钾 (K)、钙 (Ca)、锰 (Mn)、锌 (Zn)、铁 (Fe)、铜 (Cu) 及钼 (Mo) 元素使用电感耦合等离子体原子发射光谱法 (ICP-AES, Perkin Elmer Optima 5300DV) 及电感耦合等离子体质谱仪测定 (ICP-MS, Agilent 7700)。考虑到质量控制的因素, 在测定过程中用认证标准物质 GBW07605 (绿茶) 校正植物样本。为了评价芦苇植株对 Cu 的提取、转运及积累能力, 引入了转运系数 (Translocation factor, TF) 及富集系数 (Bioaccumulation factor,

BAF) 两个参数 (Alvarenga et al., 2008; Van der et al., 2013)。

2 结果与讨论

2.1 铜胁迫下接种菌根真菌对芦苇生长发育的影响

生长率参数可以在一定程度上排除初始差异对结果造成的干扰, 不同梯度胁迫及菌根真菌接菌处理的芦苇生长发育相关指标如表 1 所示。

从结果中可以看出, 在铜处理浓度为 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 接种菌根真菌主要对芦苇根系生长率、根长、根系干重、幼苗活力指数、比根长、存活指数产生显著影响, 具体而言, 接种摩西球囊霉和根内球囊霉根系生长率较对照分别提高了 71.42%、107.8%, 幼苗活力指数分别提高了 34.46%、5.74%, 比根长分别降低了 16.2%、25.2%, 存活指数分别提高了 59.2%、37.6%。铜处理浓度为 $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 菌根真菌表现出对铜胁迫更明显的缓解作用, 具体表现为除上述指标外, 茎叶生长率、株高、茎粗、叶面积、叶轴长、茎叶干重也由于接种菌根真菌而显著增高, 且与根内球囊霉相比, 接种摩西球囊霉处理发生显著变化的指标更多。而从菌根依赖性来看, 根内球囊霉接种组在 3 个浓度铜处理下, 分别为 1.24、1.22、1.16, 普遍高于摩西球囊霉的 1.1、1.09、1.05。此外, 铜处理浓度从 $0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 至 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, 与无菌剂组相比, 摩西球囊霉与根内球囊霉处理组的芦苇的相关指标表现出更明显的下降趋势, 茎叶生长率的变化趋势亦印证了该变化趋势。

2.2 铜胁迫下接种菌根真菌对芦苇抗氧化系统的影响

铜胁迫下不同处理的芦苇根系中各抗氧化组分的活性如表 2 所示。在铜处理浓度为 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 与非接种组相比, 摩西球囊霉接种组的芦苇根系中的 SOD、GST 的活性分别提高了 26.25%、110%, 在铜处理浓度为 $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 则分别提高了 42.3%、17.74%。POD、APX、GR 等抗氧化组分的含量随铜处理浓度增加的变化趋势则并不一致; 根内球囊霉处理组除了 GR 之外, 整体呈现出下降趋势。对比非接种处理组与接种接种组可知, 在铜胁迫浓度从 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 升高至 $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的过程中, 由于菌根真菌的介入, 大部分抗氧化系统酶活性的变化幅度减小, 活性相对稳定。在接种菌根真菌后的芦苇根系组织中, 抗氧化组分含量及分布比例与无菌剂组基本一致, SOD、POD、CAT 及 APX 所占比重大, 且其含量随着铜处理浓度的增加表现出先上升后下降的趋势。

重金属胁迫可诱导植物细胞产生多种活性氧分子 (Reactive oxygen species, ROS), 例如超氧阴离子自由基 ($O_2^{\cdot-}$)、羟基自由基 (OH^{\cdot})、过氧化

表 1 不同处理下芦苇生长发育相关参数
Table 1 Parameters related to the growth and development of *Phragmites australis*

指标 Index	铜处理浓度 Cu treatment concentration/(mg·L ⁻¹)	无菌剂组 Aseptic agent group (C)	摩西球囊霉组 <i>Funneliformis mosseae</i> group(FM)	根内球囊霉组 <i>Rhizophagus irregularis</i> group (RI)
株高生长率 Elongation rate of shoot/ (mm·d ⁻¹)	0.02 1 5	3.22±0.47b 2.69±0.08b 0.68±0.18a	3.60±0.31b 3.06±0.78b 1.64±0.08a	→ → ↑ 3.07±0.09b 2.42±0.32b 1.31±0.30a
根长生长率 Elongation rate of rhoot/ (mm·d ⁻¹)	0.02 1 5	1.65±0.16b 0.77±0.18ab 0.45±0.10a	2.01±0.34c 1.32±0.19b 0.90±0.23a	→ ↑ ↑ 2.30±0.28c 1.60±0.20b 1.10±0.25a
株高 Shoot length/ mm	0.02 1 5	415±22.57b 406±31.16b 329±9.04a	532±6.42b 499±16.45ab 468±12.02a	↑ ↑ ↑ 400±34.99b 372±17.55ab 348±14.66a
根长 Root length/ mm	0.02 1 5	147±6.42a 135±4.83a 123±12.64a	260±17.64b 241±18.73ab 234±21.06a	↑ ↑ ↑ 213±20.89a 199±3.21a 193±2.43a
茎粗 Basal diameter/ mm	0.02 1 5	2.23±0.06b 2.17±0.12b 1.87±0.06a	2.6±0.17a 2.33±0.12a 2.23±0.12a	↑ → ↑ 2.43±0.12a 2.4±0.1a 2.4±0.17a
叶面积 Leaf area/ (mm ²)	0.02 1 5	333±19.08b 307±25.11b 216±16.82a	382±17.06b 341±24.01ab 301±14.5a	↑ → ↑ 341±18.34b 320±27.3b 267±27.97a
叶轴长 Rachis length/mm	0.02 1 5	181±15.1c 155±14.42b 111±13.58a	194±12.53b 168±14.53a 150±7a	→ → ↑ 169±10.79b 160±13.65ab 140±11.93a
茎叶干重 Shoot dry weight/ mg	0.02 1 5	125±11.86b 115±11.55ab 105±1.88a	152±11.81b 137±12.42ab 132±11.57a	↑ ↑ ↑ 106±11.75a 99±8.64a 96±8.81a
根系干重 Root dry weight/ mg	0.02 1 5	31.1±2.45b 27.8±0.76ab 23.3±1.67a	52.4±4.23b 43.9±3.55a 40.5±2.48a	↑ ↑ ↑ 38.6±3.35b 34±2.76ab 30.7±2.72a
菌根依赖性 Mycorrhizal dependence	0.02 1 5	— — —	1.10±0.03a 1.09±0.05a 1.05±0.02a	1.24±0.07a 1.22±0.04a 1.16±0.03a
活力指数 Seedling vigour index	0.02 1 5	408±44.02b 383±48.45b 188±20.58a	472±50b 515±31.78b 309±26.58a	→ ↑ ↑ 404±63.01b 405±31.26b 279±28.44a
比根长 Specific root length/ (m·g ⁻¹)	0.02 1 5	43.5±4.35a 50±2.87b 61.6±5.24c	37.1±1.76a 41.9±2.38ab 47.4±4.06b	↓ ↓ ↓ 33.7±2.19a 37.4±2.07ab 42.3±3.47b
存活指数 Survival index	0.02 1 5	17±1.31c 12.5±1.31b 1.2±1.04a	22.8±2.26c 19.9±1.53b 3.3±0.76a	↑ ↑ → 19.9±2.44b 17.2±2.06b 5.2±0.76a

显著性检验采用单因素方差分析 (Duncan 检验)。箭头用于辅助说明菌根真菌处理组与无菌剂组之间的大小关系: 处理组更高 (↑)、差异不显著 (→)、空白对照组更高 (↓)。n=3。下同

Different letters indicate significant differences among the 3-level copper treatments ($\alpha=0.05$) after one-way ANOVA (Duncan test). Data are mean±SD (n=3). The arrows indicate that the mycorrhizal treatment is better than (↑), equal to (→) or less than (↓) the control treatment. The same below

氢 (H₂O₂) 等, 如果不能及时清除过量的活性氧, 会造成细胞过氧化反应, 使得电解质外渗、细胞结构完整性受损, 同时也会使蛋白质等生物大分子失活、遗传物质结构受损等, 而菌根真菌在与植物共生后, 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, 增强植物对重金属胁迫的耐受性 (Das et al., 2014)。本研究中, 非接菌组及接菌组中的芦苇体内大部分抗氧化组分的活性随着胁迫强度的增加, 均呈现出先上升再下降的趋势, 这说明芦苇体内活性氧清除系统对植物细胞的保护作用超过限度则无法维持动态平衡。此外, 菌根真菌共生系统中芦苇的大部分酶活性随胁迫强

度变化而变化的幅度相对稳定, 故这些组分可以更持续更稳定地清除氧自由基, 但也不排除菌根真菌并未增强宿主植物本身自有的耐受能力, 从其他方面缓解了铜胁迫所造成的损伤。赵曦等 (2015) 采用改良的 Kottke 营养液培养研究了不同碳氮比、DDT 处理和重金属处理对外生菌根真菌红绒盖牛肝菌 (*Xerocomus chrysenteron*) 漆酶活性的影响, 研究表明, 低浓度的 Cu、Cd 处理均能促进 *X. chrysenteron* 产漆酶, 显示出其在 POPs 和重金属复合污染环境下对 POPs 的降解潜力。高丙等 (2018) 比较了抗铜性彩色豆马勃 (*Pisolithus tinctorius*) 菌株侵染马尾松 (*Pinus massoniana*) 在铜胁迫下与

表 2 不同处理下芦苇植株根系组织中抗氧化组分含量
Table 2 Antioxidants in roots of *Phragmites australis*

抗氧化组分 Antioxidant component	铜处理浓度 Cu treatment concentration/ (mg·L ⁻¹)	无菌剂组 Aseptic agent group (C)	摩西球囊霉组 <i>Funneliformis mosseae</i> group (FM)	根内球囊霉组 <i>Rhizophagus irregularis</i> group (RI)
超氧化物歧化酶 (Superoxide Dismutase, SOD)/ (U·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	0.02 1 5	17.00±2.00a 26.67±3.51b 19.67±1.15ab	22.67±1.53a 33.67±2.08c 28.00±2.65b	↑ ↑ ↑
过氧化物酶 (Peroxidase, POD)/ (U·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	0.02 1 5	2.63±0.31a 5.00±0.36b 8.30±1.30c	3.13±0.80a 6.63±0.31c 4.83±1.16b	→ ↑ ↓
过氧化氢酶 (Catalase, CAT)/ (U·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	0.02 1 5	2.27±0.25a 5.33±0.31b 7.50±0.56c	2.87±0.67a 3.83±0.42b 7.53±0.49c	→ ↓ →
抗坏血酸过氧化物酶 (Ascorbate Peroxidase, APX)/ (U·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	0.02 1 5	5.27±0.31a 11.47±1.31c 7.43±0.45b	4.27±0.59a 8.20±0.95b 11.00±1.67c	→ ↓ ↑
脱氢抗坏血酸还原酶 (Dehydroascorbate Reductase, DHAR)/ (U·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	0.02 1 5	0.27±0.02a 0.18±0.03a 2.73±0.25b	0.37±0.06a 0.14±0.02a 1.37±0.42b	→ → ↓
谷胱甘肽还原酶 (Glutathione Reductase, GR)/ (U·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	0.02 1 5	0.57±0.15a 0.83±0.09b 0.80±0.06b	0.49±0.06a 0.64±0.08a 1.27±0.06b	→ ↓ ↑
谷胱甘肽 s-转移酶 (glutathione S-transferase, GST)/ (U·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	0.02 1 5	0.16±0.03a 0.40±0.05b 0.62±0.04c	0.19±0.04a 0.84±0.08b 0.73±0.10c	→ ↑ ↑

非菌根苗抗铜性的差异, 结果显示, 菌根化苗具有较高的 SOD、POD、CAT 活性, 表明接种菌根真菌起到正向调控作用。Tan et al. (2015) 对紫花龙胆 (*Solanum photeinocarpum*) 进行 Cd 胁迫时发现, 接种格氏霉菌 (*Glomus versiforme*) 后紫花龙胆内 POD、CAT 及抗坏血酸过氧化物酶 (APX), 谷胱甘肽还原酶 (GR) 活性均显著高于无菌剂组, 其中 POD 活性增幅达到 226%, 但是 SOD 在接种格氏霉菌后基本无变化, 这说明菌根真菌对于抗氧化系统中相应酶的调控作用也具有选择性。尽管具体调控机制较为复杂, 尚待研究, 但总体而言菌根真菌能增强植物内抗氧化系统的代谢能力、为重金属诱导的氧化应激和植物细胞活性氧 ROS 的清除提供保护。

2.3 铜胁迫下接种菌根真菌对芦苇营养元素吸收的影响

不同接菌及铜胁迫处理下芦苇茎叶及根系中 C、N、P、S、B、Mg、K、Ca、Mn、Fe、Zn 及 Mo 这 12 种元素的质量分数如表 3 所示。基于分析结果可以看出, 同一浓度梯度下, 与无菌剂组相比, 营养元素在根内球囊霉及摩西球囊霉处理组的芦苇根系的浓度均表现出整体上升的趋势。不同胁迫梯度下, 与无菌剂组相比, 营养元素在接菌组中的变化幅度明显小于无菌剂组。结合前文中对其生物量等生长发育相关指标的分析, 表明随着胁迫强度的增大, 菌根真菌在营养元素吸收方面主要起到了平衡作用。

有研究表明, 在重金属胁迫条件下, 由于菌根

体外的菌丝体延展了植物可吸收营养物质的空间范围, 并通过分泌水解酶 (酸性磷酸酶、脲酶等)、有机酸 (草酸、柠檬酸等) 等物质增强了 N、P 等营养物的植物有效性, 将营养物质从难溶态转化为易溶态, 促进植物对环境基质中养分的摄取, 增加植物生物量, 从而“稀释”植物内重金属的毒害程度, 达到增强植物耐受性的目的 (Smith et al., 2011; Willis et al., 2013)。在铜胁迫条件下, 菌根真菌的作用体现在两方面, 一是本身与铜之间的相互作用, 从而减轻铜对芦苇生长的影响, 二是菌根真菌能够调控芦苇生长因子, 通过促植物的光合作用、营养吸收等过程从而缓解铜对芦苇的影响。Zhou et al. (2017) 分析了 Cu 在万寿菊 (*Tagetes patula*) 植株中的动态积累, 结果表明, 经过 Cu 暴露 7 d 后, 菌根植物吸收或积累的 Cu 少于对照植株, 并且 Cu 转移到地上部分的量明显减少; 对根尖横截面 Cu 含量的能谱分析结果表明, 根内胚层中的根内菌丝可以选择性地固定大量的 Cu, 实际上, 菌根真菌菌丝的吸附和屏障机制降低了根部的 Cu 毒性, 最终提高了植物对 Cu 的耐受性, 同时, 分析了植株的根系形态, 根质膜完整性, 光合速率和植物必需元素含量, 结果表明, 菌根真菌接种显著缓解了 Cu 胁迫对根系活力的毒性作用, 促进了光合作用速率和矿质营养积累。Merlos et al. (2016) 研究了丛枝菌根真菌 *Rhizophagus irregularis* 对两种玉米基因型 Cu 的生理和生化反应的影响, 结果表明菌根真菌与植物的共生关系引起的植物螯合物生物合

表 3 不同处理下芦苇根系组织中各营养元素含量

Table 3 Nutrient element content in the roots of *Phragmites australis*

$\omega(\text{mg kg}^{-1})$	铜处理浓度 Cu treatment concentration/($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	无菌剂组 Aseptic agent group (C)	摩西球囊霉组 <i>Funneliformis mosseae</i> group(FM)	根内球囊霉组 <i>Rhizophagus irregularis</i> group (RI)
C	0.02	17 310±1 017c	17 340±874b	→
	1	15 103±379b	15 884±620b	→
	5	12 471±10 74a	13 428±583a	→
N	0.02	7 982±214b	7 884±150c	→
	1	8 091±96b	7 434±51b	↓
	5	5 865±116a	6 659±122a	↑
P	0.02	531±28b	481±21c	↓
	1	303±13b	333±14b	→
	5	216±22a	247±18a	→
S	0.02	1 293±101c	1 134±54b	↓
	1	1 145±104b	1 109±64.58b	→
	5	894±50.85a	939±53.36a	→
B	0.02	71±3.21b	49±4.36a	↓
	1	62±6.56ab	48±6.11a	↓
	5	54±8.19a	40±4.16a	↓
Mg	0.02	986±49.08c	866±49.5b	↓
	1	857±69.51b	831±72.55b	→
	5	677±37.24a	711±38.97a	→
K	0.02	14 516±726c	11 489±586a	↓
	1	13 135±543b	10 783±427a	↓
	5	10 594±503a	10 197±556a	→
Ca	0.02	768±31.48c	650±13.32a	↑
	1	705±39.8b	658±41.63a	→
	5	576±40.7a	609±37.29a	→
Mn	0.02	186±7.21c	124±4.16b	↓
	1	111±2.52b	122±2.35b	↑
	5	65±4.51a	78±4.01a	↑
Fe	0.02	720±113a	659±93a	→
	1	1 468±118c	1 318±133b	→
	5	3 889±99f	3 083±104c	↑
Zn	0.02	48±7a	39±1.53a	→
	1	111±9.54b	76±6.08b	↓
	5	170±17.69c	115±13c	↓
Mo	0.02	6.67±0.23b	5.33±0.68a	→
	1	6±1b	4.67±1.15a	→
	5	3.67±0.45a	4±1a	→

成的诱导增加, 进而提升其对 Cu 的耐受性。尹宝海等 (2017) 研究了不同形态外源施磷情况下菌根真菌根外菌丝对间作玉米磷吸收、利用及累积的影响, 结果表明, 无论何种种植模式及磷处理, 接种菌根真菌 *Funneliformis mosseae* 均提高了玉米植株磷含量及磷吸收量, 且间作体系接种与外源无机磷施用组合是促进紫色土上玉米生长及磷吸收利用的最佳组合, 有望通过降低土壤水溶性磷残留而减少径流磷的流失。

2.4 接种菌根真菌对芦苇铜吸收效能的影响

不同菌根真菌接种处理下铜在芦苇中的分布情况如表 4 所示。在铜处理浓度的梯度变化过程中, 接种根内球囊霉使芦苇营养器官中的铜浓度升高, 在铜处理浓度为 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时其茎叶及根系中的铜浓度已分别比无菌剂组高 80.03%、33.6%, 而在 $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 则分别较其高 49.43%、8.53%, 增幅较摩西球囊霉接种组显著。为了更好地评价芦苇的吸收转运效能, 即其对铜的富集及稳定化能力, 计算

了单株植物中的铜总量, 发现在较低浓度铜胁迫下 ($1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), 尽管摩西球囊霉处理组根系中的铜浓度与非接菌无菌剂组相比差异不显著, 但是其单株吸收的铜总量分别比非接菌组高 34.16% ($1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) 及 42.5% ($5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)。

一方面菌根真菌能促进以超积累植物为主的修复植物地上部分对重金属的转运富集作用 (植物提取), 从而减少土壤环境中重金属含量。陈雪等 (2017) 研究二月兰 (*Orychophragum violaeus*)、龙葵 (*Solanum nigrum*) 和麦冬 (*Ophiopogon japonicus*) 接种摩西管柄囊霉和异形根孢囊霉 (*Rhizophagus irregularis*) 后对 Pb、Cd 污染土壤的修复效应时发现, 接种菌根真菌可以有效促进 Pb、Cd 向植物体内转运, 提高植物地上部对于 Pb、Cd 的提取能力, 从而减少土壤中 Pb、Cd 含量。但不同菌根真菌与植物的组合方式对修复效果存在影响, 其中摩西管柄囊霉+龙葵对 Pb、Cd 具有最大的富集系数, 推测该组合方式是有效修复 Pb、Cd 土

表 4 不同处理下铜在芦苇中分布情况
Table 4 Cu mass fraction in *Phragmites australis* exposed to Cu

指标 Index	铜处理浓度 Cu treatment concentration/(mg·L ⁻¹)	无菌剂组 Aseptic agent group (C)	摩西球囊霉组 <i>Funneliformis mosseae</i> group (FM)	根内球囊霉组 <i>Rhizophagus irregularis</i> group (RI)
$\omega_{shoot}/$ (mg·kg ⁻¹)	0.02	16.67±1.15a	14.67±2.08a	→
	1	28.67±1.53b	35±2c	→
	5	89±8.5c	102±7.94c	↑
$\omega_{root}/$ (mg·kg ⁻¹)	0.02	80±3.06a	68±3.61a	→
	1	1 582±41b	1 724±144b	→
	5	4 726±249c	3 598±356c	↑
$m_{shoot}/$ (μg·plant ⁻¹)	0.02	2.09±0.34a	2.24±0.49a	→
	1	3.31±0.5a	4.82±0.71b	→
	5	9.33±1.04b	13.56±2.13c	↑
$m_{root}/$ (μg·plant ⁻¹)	0.02	2.51±0.64a	3.57±0.57a	→
	1	44.03±8.51b	76±17.22b	↑
	5	111±23.15c	147±34.28c	↑
$m_{plant}/$ (μg·plant ⁻¹)	0.02	4.6±0.98a	5.82±1.05a	→
	1	47±8.98b	81±17.92b	↑
	5	120±24.08c	161±36.39c	↑
转运系数 Translocation factor, TF	0.02	0.207±0.009 7b	0.215±0.018 8b	→
	1	0.018±0.000 5a	0.02±0.000 6a	→
	5	0.019±0.001 3a	0.028±0.001 1a	→
富集系数 Bioaccumulation factor, BAF	0.02	—	—	—
	1	28.7±1.53b	35±2b	↑
	5	17.7±1.7a	20.4±1.59a	→

壤污染的组合之一。赵宁宁等（2017）分析 3 种球囊霉菌对蜈蚣草（*Pteris vittata*）As 提取能力的影响时发现，3 种球囊霉菌的接种在不同程度上提高了蜈蚣草地上部 As 含量，其中幼套近明球囊霉（*Claroideoglossum etunicatum*）对于蜈蚣草 As 提取能力具有最好的强化效果，得出幼套近明球囊霉+蜈蚣草可能是高效治理土壤 As 污染的修复组合之一。杨秀敏等（2017）在研究菌根如何影响东南景天（*Sedum alfredii*）对 Pb、Cd、Zn 复合污染的土壤修复效果时发现，接种根内球囊霉和摩西管柄囊霉后，东南景天对 Pb、Cd、Zn 的提取量分别比无菌剂组增加了 164%及 44%（Pb），350%及 200%（Cd），75%及 35%（Zn），接种根内球囊霉的东南景天修复效果明显优于摩西管柄囊霉，且同时接种两种真菌也使得东南景天对 Pb、Cd、Zn 的富集系数显著增加，其中 Cd 富集系数超过 1，说明接种菌根真菌可有效强化东南景天对 Pb、Cd、Zn 尤其是 Cd 的提取效果，从而降低土壤中 Pb、Cd、Zn 的污染水平。

另一方面菌根真菌能增强植物根系对重金属的固持作用，从而阻止其在土壤中迁移，进而降低其进入食物链的风险（Wu et al., 2015）。Kanwal et al.（2015）在研究紫花苜蓿（*Medicago sativa*）接种球囊霉混合菌后对 Zn、Cd 的吸收情况时发现，与非菌根植物相比，菌根化紫花苜蓿根系中 Zn 和 Cd 的含量更高。温祝桂等（2017）的研究还发现，接种外生菌根真菌可减少 Cu 由地下部分向地上部的转运，提高了宿主重金属 Cu 耐性，同时通过提

高宿主的生物量，提高了重金属在植物体内的总含量，进而提高污染土壤中重金属的植物提取效率，在辅助植物修复重金属 Cu 污染土壤应用中表现出积极的作用。此外，不同菌根真菌也会对根系固持重金属的效果产生影响，肖家欣等（2011）的研究结果表明，根内球囊霉处理使白三叶草地上部及根部 Cu 含量显著提高，而摩西球囊霉亦使得根系铜含量显著增加，但是副冠球囊霉处理却使其根部 Cu 含量降低。也有研究表明，菌根真菌可能通过分泌代谢产物，如蛋白质、有机酸、酶类等来与铜结合，改变胁迫环境，降低环境中可生物利用的 Cu，进而抵抗环境中的高浓度铜胁迫（刘梦娇等，2017）。重金属根系固持效果受到菌根真菌种类及重金属种类等因素的影响，因此，根据重金属污染种类及程度筛选有效的植物-菌根真菌组合方式对于强化菌根化植物根系固持重金属的效果具有重要作用。

3 结论

铜胁迫下，接种菌根真菌可使芦苇种子萌发及生长发育均得到不同程度的促进，且芦苇对根内球囊霉的菌根依赖性高于摩西球囊霉接种组；可促进根系对营养元素的吸收，不同胁迫梯度下，与无菌剂组相比，营养元素在接菌组中的变化幅度明显小于无菌剂组；可使 SOD、POD、CAT、APX 及 GST 活性随铜胁迫强度变化而变化的幅度变小，说明菌根真菌使铜胁迫对其活性影响的程度减弱，使得这些酶可以更持续更稳定地清除氧自由基；菌根真菌主要通过促使芦苇由限制策略向指示策略倾斜来缓解根系的压力，且接种菌根真菌的芦苇整株含铜

量及各器官中的铜浓度均高于无菌剂组。因此,在植物吸收转运重金属过程中引入菌根真菌可以在强化根系稳定化作用的同时,改善含金属组织器官的收获难度较大的问题。且根据重金属污染种类及程度筛选有效的植物-菌根真菌组合方式对于强化菌根化植物根系固持重金属的效果具有重要作用。

参考文献:

- ALI N A, BERNAL MP, ATER M, 2002. Tolerance and bioaccumulation of copper in *Phragmites australis* and *Zea mays* [J]. *Plant and Soil*, 239(1): 103-111.
- ALVARENGA P, GONÇALVES A P, FERNANDES R M, et al., 2008. Evaluation of composts and liming materials in the phytostabilization of a mine soil using perennial ryegrass [J]. *Science of The Total Environment*, 406(1-2): 43-56.
- ARIAS J A, PERALTA-VIDEA J R, ELLZEY J T, et al., 2010. Plant growth and metal distribution in tissues of *Prosopis juliflora-velutina* grown on chromium contaminated soil in the presence of *Glomus deserticola* [J]. *Environmental Science & Technology*, 44(19): 7272-7279.
- CARIAS C C, NOVAIS J M, MARTINS-DIAS S, 2008. Are *Phragmites australis* enzymes involved in the degradation of the textile azo dye acid orange [J]. *Bioresource Technology*, 99(2): 243-251.
- DADA E O, NJOKU K L, OSUNTOKI A A, et al., 2015. A review of current techniques for in situ physico-chemical and biological remediation of heavy metals polluted soil [J]. *Ethiopian Journal of Environmental Studies and Management*, 8(5): 606-615.
- DAS K, ROYCHOUDHURY A, 2014. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2(53): 1-13.
- GARG N, BHANDARI P, 2014. Cadmium toxicity in crop plants and its alleviation by arbuscular mycorrhizal (AM) fungi: An overview [J]. *Giornale Botanico Italiano*, 148(4): 609-621.
- GUO P, WANG T, LIU Y, et al., 2014. Phytostabilization potential of evening primrose (*Oenothera glazioviana*) for copper-contaminated sites [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 21(1): 631-640.
- HEADLEY T R, DAVISON L, HUETT D O, et al., 2012. Evapotranspiration from subsurface horizontal flow wetlands planted with *Phragmites australis* in sub-tropical Australia [J]. *Water Research*, 46(2): 345-354.
- HOAGLAND D R, ARNON D I, 1950. The water culture method for growing plants without soil. California Agricultural Experimental Station Circular [M]. Berkeley: University of California, 347: 1-32.
- KALOGERAKIS N, VENIERI D, 2016. Recent advances in bioremediation [J]. *Journal of Chemical Technology & Biotechnology*, 91(6): 1575-1576.
- KANWAL S, BANO A, MALIK R N, 2015. Effects of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Metals Uptake, Physiological and Biochemical Response of *Medicago Sativa* L. with Increasing Zn and Cd Concentrations in Soil [J]. *American Journal of Plant Sciences*, 6(18): 2906-2923.
- KHAN A, SHARIF M, ALI A, et al., 2014. Potential of AM Fungi in phytoremediation of heavy metals and effect on yield of wheat crop [J]. *American Journal of Plant Sciences*, 5(11): 1578-1586.
- KORBOULEWSKY N, WANG R, BALDY V, 2012. Purification processes involved in sludge treatment by a vertical flow wetland system: Focus on the role of the substrate and plants on N and P removal [J]. *Bioresource Technology*, 105: 9-14.
- LIU X H, SHEN Y X, LOU L Q, et al., 2009. Copper tolerance of the biomass crops Elephant grass (*Pennisetum purpureum Schumacher*), Vetiver grass (*Vetiveria zizanioides*) and the upland reed (*Phragmites australis*) in soil culture [J]. *Biotechnology Advances*, 27(5): 633-640.
- MASSACCI A, PIETRINI F, IANNELLI M A, 2001. Remediation of wetlands by *Phragmites australis* [J]. *Minerva Biotechnologica*, 13: 135-140.
- MEIER S, AZCÓN R, CARTES P, et al., 2011. Alleviation of Cu toxicity in *Oenothera picensis* by copper-adapted arbuscular mycorrhizal fungi and treated agrowaste residue [J]. *Applied Soil Ecology*, 48(2): 117-124.
- MERLOS M A, ZITKA O, VOJTECH A, et al., 2016. The arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* differentially regulates the copper response of two maize cultivars differing in copper tolerance [J]. *Plant Science*, 253: 68-76.
- PEREIRA R C, MONTERROSO C, MACÍAS F, 2010. Phytotoxicity of hexachlorocyclohexane: Effect on germination and early growth of different plant species [J]. *Chemosphere*, 79(3): 326-333.
- SMITH S E, SMITH F A, 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 62(1): 227-250.
- TAN S Y, JIANG Q Y, ZHUO F, et al., 2015. Effect of Inoculation with *Glomus versiforme* on Cadmium Accumulation, Antioxidant Activities and Phytochelatin of *Solanum photeinocarpum* [J]. *Plos One*, 10(7): 0132347.
- VAN DER ENT A, BAKER A J M, REEVES R D, et al., 2013. Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: facts and fiction [J]. *Plant and Soil*, 362(1-2): 319-334.
- WANG L, HUANG X C, MA F, et al., 2017. Role of *Rhizophagus irregularis*, in alleviating cadmium toxicity via improving the growth, micro- and macroelements uptake in *Phragmites australis* [J]. *Environmental Science & Pollution Research International*, 24(4): 3593-3607.
- WILLIS A, RODRIGUES B F, HARRIS P J C, 2013. The ecology of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32: 1-20.
- WU S, ZHANG X, SUN Y, et al., 2015. Transformation and immobilization of chromium by arbuscular mycorrhizal fungi as revealed by SEM-EDS, TEM-EDS and XAFS [J]. *Environmental Science & Technology*, 49(24): 14036-14047.
- YE Z H, BAKER A J M, WONG M H, et al., 2003. Copper tolerance, uptake and accumulation by *Phragmites australis* [J]. *Chemosphere*, 50(6): 795-800.
- ZHANG X, REN B H, WU S L, et al., 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences arsenic accumulation and speciation in *Medicago truncatula* L. in arsenic-contaminated soil [J]. *Chemosphere*, 119(1): 224-230.
- ZHOU X S, FU L, XIA Y, et al., 2017. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance the copper tolerance of *Tagetes patula* through the sorption and barrier mechanisms of intraradical hyphae [J]. *Metallomics*, 9: 936-948.
- 陈雪, 郑志鑫, 石青, 等, 2017. AMF 和植物富集土壤中铅和镉的效应 [J]. *菌物研究*, 15(1): 33-38.
- CHEN X, ZHENG Z X, SHI Q, et al., 2017. Effect of AMF and plants on accumulation of Pb and Cd in soil [J]. *Journal of Fungal Research*, 15(1): 33-38.
- 董志成, 鲍征宇, 谢淑云, 等, 2008. 湿地芦苇对有毒重金属元素的抗性及其吸收和累积[J]. *地质科技情报*, 27(1): 80-84.
- DONG Z C, BAO Z Y, XIE S Y, et al., 2008. Resistance and toxic heavy metal uptake and accumulation by *Phragmites australis* in a wetland [J]. *Geological Science and Technology Information*, 27(1): 80-84.
- 高丙, 黄建, 鲁彦君, 2018. 接种真菌对马尾松幼苗抗铜性的影响[J]. *西北林学院学报*, 33(2): 146-150.
- GAO B, HUANG J, LU Y J, 2018. On the impact of inoculating with ectomycorrhizal fungi on the copper resistance of *Pinus massoniana* seedlings [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 33(2): 146-150.
- 林先贵, 郝文英, 1989. 不同植物对 VA 菌根菌的依赖性[J]. *植物学报: 英文版*, 31(9): 721-725.
- LIN X G, HAO W Y, 1989. Mycorrhizal dependency of various kinds

- of plants [J]. Journal of Integrative Plant biology, 31(9): 721-725.
- 刘梦娇, 张英伟, 柴立伟, 等, 2017. 铜胁迫下 4 种外生菌根真菌的耐受性比较[J]. 菌物研究, 15(1): 39-45.
- LIU M J, ZHANG Y W, CHAI L W, et al., 2017. Comparison the tolerance of four ectomycorrhizal fungi under copper stress [J]. Journal of Fungal Research, 15(1): 39-45.
- 卢鑫, 胡文友, 黄标, 等, 2017. 丛枝菌根真菌对玉米和续断菊间作铜吸收和累积的影响[J]. 土壤, 49(1): 111-117.
- LU X, HU W Y, HUANG B, et al., 2017. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on Cd absorption and accumulation in maize and *Sonchus asper* L. hill using intercropping system [J]. Soils, 49(1): 111-117.
- 孙丹萍, 2004. 丛枝菌根真菌扩繁技术研究[J]. 河南林业科技, 24(2): 12-13.
- SUN D P, 2004. Study on propagation technology of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Journal of Henan Forestry Science and Technology, 24(2): 12-13.
- 温祝桂, 王杰, 汤阳泽, 等, 2017. 外生菌根真菌彩色豆马勃 (*Pisolithus tinctorius*) 辅助植物修复重金属 Cu 污染土壤的应用潜力[J]. 生物技术通报, 33(4): 149-156.
- WEN Z G, WANG J, TANG Y Z, et al., 2017. The application potential of ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* assisting plant in phytoremediation of Cu-contaminated soils [J]. Biotechnology Bulletin, 33(4): 149-156.
- 肖家欣, 安静, 杨安娜, 等, 2011. 五种丛枝菌根真菌对白三叶耐铜污染的影响[J]. 中国草地学报, 33(6): 57-63.
- XIAO J X, AN J, YANG A N, et al., 2011. Effects of five arbuscular mycorrhizal fungi on the tolerance of white clover (*Trifolium repens*) to copper contamination [J]. Chinese Journal of Grassland, 33(6): 57-63.
- 杨秀敏, 唐国忠, 潘宇, 等, 2017. 菌根对东南景天生长和吸收重金属的影响[J]. 金属矿山 (12): 163-168.
- YANG X M, TANG G Z, PAN Y, et al., 2017. Effects of arbuscular mycorrhizals on growth and heavy metal uptake of *Sedum alfredii* [J]. Metal Mine (12): 163-168.
- 尹宝海, 史静, 岳献荣, 等, 2017. 外源磷与 AMF 菌丝对紫色土-玉米间作系统磷迁移的影响[J]. 生态环境学报, 26(2): 227-233.
- YIN B H, SHI J, YUE X R, et al., 2017. Effect of P Application and AMF hyphae on P transport in the purple soil-maize intercropping system [J]. Ecology and Environment Sciences, 26(2): 227-233.
- 赵宁宁, 邱丹, 孟德凯, 等, 2017. AM 真菌对蜈蚣草根围土壤砷形态及其砷吸收的影响[J]. 菌物学报, 36(7): 1048-1055.
- ZHAO N Y, QIU D, MENG D K, et al., 2017. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on arsenic fractionation in rhizosphere soil and arsenic accumulation by *Pteris vittata* [J]. Mycosystema, 36(7): 1048-1055.
- 赵曦, 黄艺, 李娟, 2015. 外生菌根真菌 *Xerocomus chrysenteron* 产漆酶能力及其对外加 DDT 和重金属的响应[J]. 生态环境学报, 24(2): 329-335.
- ZHAO X, HUANG Y, LI J, 2015. Efficiency of laccase secretion by the ectomycorrhizal fungus *Xerocomus chrysenteron* and its responses to the addition of DDT and heavy metals [J]. Ecology and Environment Sciences, 24(2): 329-335.

Effects of Mycorrhizal Fungi on the Copper Absorption and Copper Resistance of *Phragmites australis*

WU Jieting¹, WANG Li², ZHAO Lei², BAO Hongxu¹, MA Fang^{2*}

1. School of Environment, Liaoning University, Shenyang 110036, China;

2. State Key Laboratory of Urban Water Resource and Environment/Haerbingongye University, Haerbin 150090, China

Abstract: The use of mycorrhizal technology as a bioaugmentation technique for phytoremediation of heavy metal contaminated soil has attracted wide attention of researchers. In this study, the symbiotic system of *Phragmites australis* mycorrhizal fungi was used as the core to analyze the stress-resistance response process and copper absorption characteristics of symbiotic systems under different copper stress conditions from the aspects of stress resistance and copper absorption efficiency of *Phragmites australis*. The results showed that the growth and development of stems, leaves and roots of *Phragmites australis* were inhibited by copper stress. However, compared with stems and leaves, the effects of copper stress on *Phragmites australis* roots were more significant. When the copper concentration was 1 mg·L⁻¹ and 5 mg·L⁻¹, the SOD activity in the roots of *Phragmites australis* inoculated with *Funneliformis mosseae* was increased by 26.25% and 42.3%, respectively, compared with the control group. The SOD activity of the *Funneliformis mosseae* inoculated group showed a downward trend. Inoculation of *Rhizophagus irregularis* increased the copper concentration in *Phragmites australis*. When the copper concentration was 1 mg·L⁻¹, the copper concentration in the stems and leaves of *Phragmites australis* was higher than the control group by 80.03% and 33.6%, respectively. When the copper concentration was 5 mg·L⁻¹, they were higher than those of the control group by 49.43% and 8.53%, respectively, and the degree of increase was significantly greater than that of the *Funneliformis mosseae* inoculated group. This study confirms that mycorrhizal fungi can promote the growth and nutrient absorption of *Phragmites australis*, reduce Cu toxicity, increase its absorption efficiency of Cu, and provide a new reference for mycorrhizal fungi to strengthen phytoremediation of heavy metal pollution.

Key words: *Phragmites australis*; mycorrhizal fungi; heavy metal; plant; phytoremediation; stress resistance