

研究报告



丛枝菌根真菌对砂培玉米幼苗根系特征、光合生理与镉累积的影响

李胜宝¹ 曹力² 秦丽¹ 何永美¹ 湛方栋¹ 李博*¹ 段红平¹

1 云南农业大学资源与环境学院 云南 昆明 650201

2 中国冶金地质总局昆明地质勘查院 云南 昆明 650203

摘要:【背景】丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是一类重要的土壤微生物,能显著影响植物对镉(cadmium, Cd)的耐性与累积,但其对不同形态 Cd 胁迫的响应尚不清楚。【目的】探讨不同形态 Cd 胁迫下接种 AMF 对玉米(*Zea mays* L.)生长和 Cd 累积的影响。【方法】采用 30 cm 高的培养容器填充石英砂(0.2 mm),开展室内砂培玉米试验,研究溶解态和胶体态 Cd (1 mg/kg)胁迫下,接种摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*)对玉米幼苗生长、根系特征、光合生理及 Cd 累积的影响。

【结果】双因素分析表明,AMF 和 Cd 形态均对玉米生长(株高和生物量)、根系特征、光合生理(叶绿素含量和光合速率)与 Cd 累积量存在显著的影响,但二者之间没有显著交互作用。与未接种处理相比,接种 AMF 显著降低玉米株高、生物量、叶片叶绿素含量和光合速率,抑制玉米根长、根表面积、根体积和根尖数;同时增加了玉米根系 Cd 含量,但减少玉米地上部 Cd 含量以及地上部与根系 Cd 累积量;与胶体态 Cd 处理相比,溶解态 Cd 显著降低玉米的根长、根表面积、平均根系直径、根尖数和地上部 Cd 累积量,但增加了植株叶片光合速率、根系 Cd 含量和累积量。相关分析发现,玉米根长、根表面积和根尖数与地上部 Cd 含量呈显著或极显著正相关,与根系 Cd 含量呈极显著负相关。【结论】溶解态 Cd 比胶体态 Cd 对砂培玉米幼苗的毒害效应严重,而且接种 AMF 加重溶解态和胶体态 Cd 对玉米幼苗的损伤,但降低了植株对 Cd 的累积。

关键词: 丛枝菌根真菌, 砂培, 镉形态, 玉米, 生长

Foundation items: National Natural Science Foundation of China (41661056); Key Research and Development Program of Yunnan Province (2018BB017, 2019BC001-04); Reserve Talents Fund for Young and Middle-aged Academic and Technological Leaders of Yunnan Province (2018HB043)

*Corresponding author: E-mail: ecolibo@126.com

Received: 19-03-2020; Accepted: 27-07-2020; Published online: 07-08-2020

基金项目: 国家自然科学基金(41661056); 云南省重点研发项目(2018BB017, 2019BC001-04); 云南省中青年学术和技术带头人后备人才培养项目(2018HB043)

*通信作者: E-mail: ecolibo@126.com

收稿日期: 2020-03-19; 接受日期: 2020-07-27; 网络首发日期: 2020-08-07

Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on root traits, photosynthetic physiology and cadmium accumulation of sand-cultured maize seedlings

LI Sheng-Bao¹ CAO Li² QIN Li¹ HE Yong-Mei¹ ZHAN Fang-Dong¹ LI Bo^{*1}
DUAN Hong-Ping¹

1 College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650201, China

2 Kunming Geological Exploration Institute of China Metallurgical Geology Bureau, Kunming, Yunnan 650203, China

Abstract: [Background] Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) is an important type of soil microorganism that can significantly affect the cadmium (Cd) tolerance and accumulation of plant, but its response to Cd stress of different forms is still unknown. [Objective] In order to investigate the effects of AMF inoculation on the growth and Cd accumulation of maize (*Zea mays* L.) plants under Cd stress of different forms. [Methods] A culture container with a height of 30 cm filled with quartz sand (0.2 mm) was used for sand-cultivating maize in the indoor experiment. The effects of AMF inoculation with *Funneliformis mosseae* were investigated on the growth, root morphology, photosynthetic physiology and Cd accumulation of maize seedlings under ionic and colloidal Cd (1 mg/kg) stress. [Results] According to two-way ANOVA results, both the AMF and Cd forms had significant effects on growth (plant height and biomass), root traits, photosynthetic physiology (chlorophyll content and photosynthetic rate) and Cd accumulation in the maize plants. But there was no significant interaction between the AMF and Cd forms. Compared with the non-inoculation treatment, the AMF inoculation significantly decreased the height and biomass, chlorophyll content and photosynthetic rate in leaves, inhibited the root length, root surface area, root volume and root tip number, and increased the Cd content in the roots, but decreased the Cd content in the shoots as well as the Cd accumulation in the shoots and roots of maize. Compared with the colloidal Cd treatment, the ionic Cd significantly decreased the root length, root surface area, average root diameter, root tip number and Cd accumulation in shoots, but increased the photosynthesis rate in leaves, the Cd content and accumulation in the roots of maize. The correlation analysis indicated that the root length, root surface area and root tip number were significantly or extremely positively correlated with the Cd content in shoots, and extremely significantly negatively correlated with the Cd content in roots of maize. [Conclusion] The toxic effect of ionic Cd was more serious than the colloidal Cd on sand-cultured maize seedlings. The AMF inoculation increased the damage of the ionic and colloidal Cd to maize seedlings, but decreased the Cd accumulation of maize.

Keywords: Arbuscular mycorrhizal fungi, Sand-cultured, Cd form, *Zea mays* L., Growth

随着社会经济的迅速发展, 矿产资源的合理开采和冶炼越发突出, 导致矿区周边农田土壤重金属浓度远远超过土壤背景值, 其中镉(Cd)等重金属污染较为严重^[1]。由于长期受酸性矿山废水等因素的影响, 矿区周边土壤中 Cd 以多种形态共存, 其在土壤中的环境化学行为有较大的差异性, 少数以溶解态 Cd 形式存在, 生物有效性强, 对作物的毒害能力较明显^[2]。此外, 土壤胶体具有

较大的表面积和高含量的粘土矿物且表面带永久性电荷, 致使 Cd 离子会被吸附到土壤胶体表面, 形成胶体结合态 Cd, 生物有效性低, 但土壤胶体在运移更多 Cd 离子下渗到不同深度的土壤过程中时, 胶体 Cd 离子会被释放出来一部分并沉积到土壤固相上^[2-3], 以有效形态被作物根系吸收累积在体内, 致使其生长和发育受阻, 进而导致作物品质下降^[4]。因此, 开展农田作物 Cd 防治的研究对

作物生长有重要意义。

重金属污染土壤中存在一定数量的微生物,丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是其中的一种专性共生真菌,能够侵染 90% 以上的陆生植物根系,其根外菌丝形成大面积的菌丝网络能促进植物对土壤中矿质养分(尤其是磷)和水分的吸收和利用,提高生物量^[5-6],同时对植物叶片的光合生理、根系特征有积极作用^[7-10]。此外,AMF 菌丝体分泌的化合物通过过滤作用和螯合作用等把土壤中的 Cd 离子结合在孢子和菌丝中,减少 Cd 向植物转移,降低其体内的 Cd 含量,增强植物对 Cd 的耐受能力;菌根也能通过调节 Cd 诱导蛋白的合成和调控基因表达,从而影响植物对 Cd 的转移和累积^[11-13]。因此,利用 AMF 的生态功能防控 Cd 污染风险是一个不错的选择。

酸性矿山废水等长期输入土壤会引起土壤理化性质的变化,进而影响 Cd 在土壤中的形态分布,因土壤中 Cd 的形态分布不同,其在土壤中的迁移性和生物可利用性存在差异性^[2]。研究发现,AMF 能改变根围土壤中 Cd 的生物有效性,通过不同途径影响植物对 Cd 离子的吸收累积^[13-14]。玉米是铅锌矿区一种高生物量和重要的经济作物^[15],同时是 AMF 最为普遍的寄主之一。目前重金属胁迫下 AMF 对玉米的促生效应已被大量证实^[14,16],也有研究发现 AMF 对玉米生长和生物量存在抑制作用^[15,17]。以往学者多偏重于在重金属污染土壤中研究 AMF 对玉米的影响。然而,土壤中不同 Cd 形态胁迫下,AMF 对玉米生长和累积 Cd 的影响需进一步研究。由于石英砂成分简单,可减少土壤等因素对 Cd 形态的干扰。因此,本研究采用石英砂为培养基质,添加溶解态和胶体态 Cd 溶液,通过盆栽试验分析接种 AMF 对玉米生长、光合生理和根系特征及 Cd 累积的影响,以期对矿区周边 Cd 污染土壤中玉米种植和实际生产提供一定的科学参考意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料

培养基质为石英砂(主要成分 SiO_2),购于正洁环保材料有限公司,其粒径为 0.2 mm,白色粉末状,用 2% 的稀 HNO_3 浸泡 24 h 后用蒸馏水淘洗至水样变清,经 1×10^5 Pa 灭菌 2 h,自然风干后备用。

采用“会单四号”玉米(*Zea mays* L.)种子为供试作物,于云南省昆明市官渡区小板桥种子市场购得。挑选大小一致且籽粒饱满的种子用 75% 乙醇(浸泡 1 min)和 10% 次氯酸钠(浸泡 2 min)表面消毒后取出,漂洗干净至无色,置于 28 °C 下恒温培养 3 d,待露白后播种^[16]。

供试 AMF 菌剂为摩西斗管囊霉(*Funneliformis mosseae*),由北京市农林科学院植物营养与资源研究所提供,经实验室通过盆栽玉米扩繁获得接种物(含孢子、菌丝体、根段及培养基质等),每克大约含有 30 个孢子。

1.2 主要试剂和仪器

$\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ 和 HNO_3 ,成都市科隆化学品有限公司;10% 次氯酸钠溶液和蔗糖,天津市风船化学试剂科技有限公司。便携式光合测定仪和移动式叶绿素测定仪,山东桑泽仪器仪表有限公司;根系扫描仪,昆明宇创科技有限公司;石墨炉原子吸收分光光度计,上海硅仪生化科技有限公司。

1.3 溶解态 Cd 和胶体态 Cd 的制备

溶解态 Cd 制备:称取分析纯 $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ 10.2 mg 溶于 1 L 蒸馏水中配制成 1 mg/kg 浓度溶液。

胶体态 Cd 制备:参照王雨鹭方法^[18],先进行清洁胶体制备,再将 50 mL 胶体储备液和 50 mL 浓度为 50 mg/L 的 $\text{CdCl}_2 \cdot 2.5\text{H}_2\text{O}$ 溶液混合,往复振荡 24 h,4 000 r/min 离心 10 min,将上清液吸出后加入 50 mL 蒸馏水,超声(功率 100 W)分散 30 min,重新制备得胶体悬浊液,重复 2 次,该溶液即为

100 mg/L 吸附 Cd 的土壤胶体溶液, 实验时再稀释为 1 mg/kg 胶体态 Cd 溶液。

1.4 试验设计

培养容器采用高 30 cm、半径 5.5 cm 的顶端敞开 PVC 管, 在 PVC 管的底部铺设尼龙布, 安装排水水龙头。试验共设置接种摩西斗管囊霉(AMF)和对照(CK)两个处理, 每个处理 8 个平行, 随机排列。参照王雨鹭的方法^[18], 采用湿法装填 3 kg 灭菌风干石英砂于 PVC 管内, 然后各取 4 个平行加入溶解态或胶体态 Cd 溶液进行平衡, 砂柱添加溶解态和胶体态 Cd 均为 1 mg/kg 浓度水平(后文“砂柱”指此 PVC 管和石英砂)。接种处理中每个砂柱加 100 g 接种物, 对照处理中每个砂柱加 100 g 灭菌的石英砂, 每个砂柱种植 3 株玉米。在试验过程中不施用化肥和农药, 采用自然光照, 根据土壤水分状况进行浇灌, 每隔 3 d 浇 Hoagland 营养液^[19] 100 mL/柱, 浇蒸馏水 200 mL/柱, 种植 50 d 后进行样品采集。

1.5 测定方法

玉米生长 50 d, 在阳光充足的 12 点前后, 使用便携式光合测定仪测定玉米最顶端叶片的光合参数, 使用移动式叶绿素测定仪测定叶绿素含量。

使用皮尺测定株高, 随后将植株分为地上部和根系, 用自来水冲洗干净, 再用蒸馏水冲洗 2-3 遍, 用根系扫描仪进行根系扫描, 保存扫描图像, 使用 WinRHIZO 进行数据分析。玉米样品于 105-110 °C 杀青 30 min, 再经 60 °C 烘干至恒质量, 称量并记录其干重, 粉碎后过 0.25 mm 筛备用。

随机取部分新鲜根样, 去离子水冲洗干净, 用酸性品红染色、镜检法测定菌根侵染^[20]。随机选取根系(<2 mm)上附着的土壤, 采用湿筛倾注-蔗糖离心法测定孢子数^[21]。

分别称取植株地上部和根系粉末样品 0.2 g 转至 50 mL 锥形瓶中, 加入 8 mL 硝酸和 2 mL 高氯酸过夜, 然后盖上玻璃漏斗, 至电热板上加热消

解, 在消解的过程中, 不断补加硝酸, 待瓶内黄烟慢慢消失, 并有白烟弥漫, 此后观察瓶中溶液颜色, 直至溶液较为清澈且剩余 2 mL 时, 冷却后用定量滤纸过滤定容至 25 mL, 利用石墨炉原子吸收分光光度计测定 Cd 含量^[22]。

植株 Cd 累积量的计算公式为^[22]: Cd 累积量($\mu\text{g}/\text{pot}$)= $[(C \times 0.025)/0.2] \times m$, 式中 C 是植株各部位 Cd 含量($\mu\text{g}/\text{kg}$); 0.025 是定容体积(L); 0.2 是消解时称取植株各部位的质量(g); m 是植株各部位烘干总生物量(g/pot)。

1.6 统计分析

试验数据采用 Excel 2012 整理, 采用 SPSS 23.0 和 Student-Newman-Keuls (SNK) 检验法检验数据在 0.05 水平上的显著性, 采用双因素方差分析检验接种处理、Cd 形态处理及二者交互作用的显著性。采用 OriginPro 8 进行图表绘制。

2 结果与分析

2.1 Cd 形态和 AMF 接种处理对玉米根部侵染率和孢子数的影响

在溶解态和胶体态 Cd 胁迫下, 接种 AMF 对玉米根系形成良好的侵染, 侵染率分别为 30% 和 32%; 石英砂中孢子数均为 12 个/g (表 1)。可知, 不同 Cd 形态胁迫下, AMF 成功定殖于玉米根系。

2.2 Cd 形态和 AMF 接种处理对玉米光合生理的影响

如图 1 所示, 与溶解态 Cd 胁迫相比, 胶体态 Cd 胁迫导致未接种玉米叶片光合速率显著降低

表 1 镉形态和 AMF 接种对玉米根部侵染率和孢子数的影响

Table 1 Effects of Cd form and AMF inoculation on AMF colonization in maize root and its spore number

Cd 胁迫 Cd stress	侵染率 Colonization percentage (%)	孢子数 Spore number (spores/g)
溶解态 Cd Ionic Cd	30.02±1.76	12.25±2.95
胶体态 Cd Colloidal Cd	31.56±1.28	12.25±1.09

注: 数据为 4 次重复的平均值±标准差。

Note: The data in the table are the mean±standard deviation of 4 replicates.

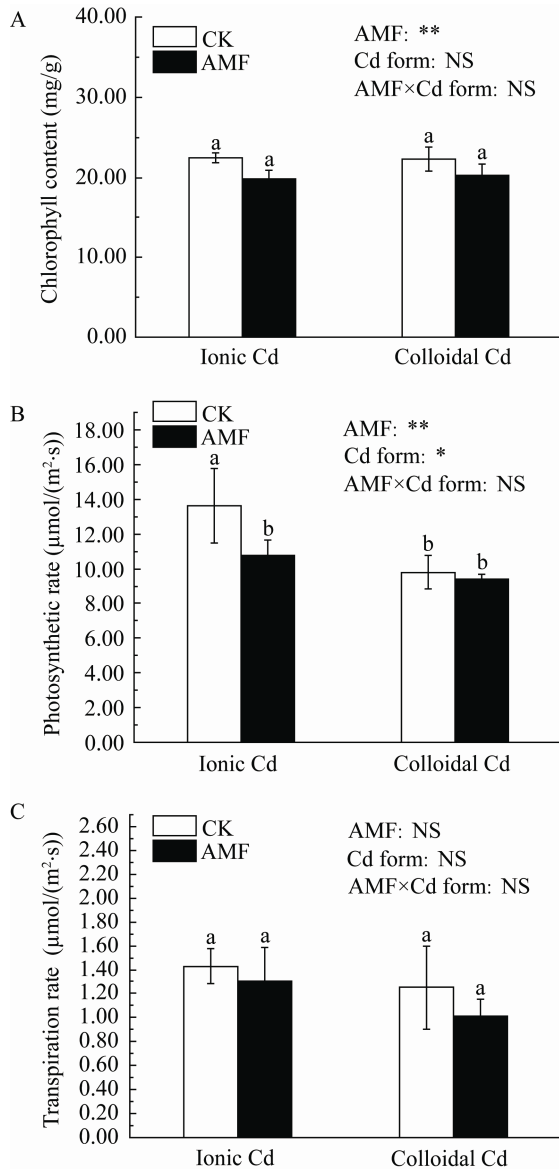


图1 不同处理下玉米叶片光合生理的状况
Figure 1 Photosynthetic physiological of maize leaves under different treatments

注: CK: 不接菌的对照; AMF: 接种摩西斗管囊霉。A: 叶绿素含量; B: 光合速率; C: 蒸腾速率。数据为4次重复的平均值 \pm 标准差, 不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。根据AMF和Cd形态的双因素方差分析结果, NS: 不显著; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。下同。

Note: CK: The control without inoculation; AMF: *Funneliformis mosseae* inoculation. A: Chlorophyll content; B: Photosynthetic rate; C: Transpiration rate. The data in the table are the mean \pm standard deviation of 4 replicates, the different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). According to the results of two way ANOVAs of AMF and Cd form, NS: No significant; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$. The same below.

28%; 与不接种处理相比, 接种AMF导致溶解态Cd胁迫下的玉米叶片光合速率显著降低, 降幅为26%; 而其余处理间玉米叶片叶绿素含量、蒸腾速率没有显著差异。另外, 双因素方差分析表明, 接种AMF对玉米叶片叶绿素含量、光合速率存在极显著和显著的影响, Cd形态对玉米叶片光合速率存在极显著影响, 但二者之间没有交互作用。

2.3 Cd形态和AMF接种处理对玉米生长的影响

如图2所示, 与溶解态Cd胁迫相比, 胶体态Cd胁迫导致未接种玉米地上部生物量显著增加, 升高31%; 与不接种处理相比, 接种AMF导致溶解态Cd胁迫下的玉米地上部和根系生物量显著降

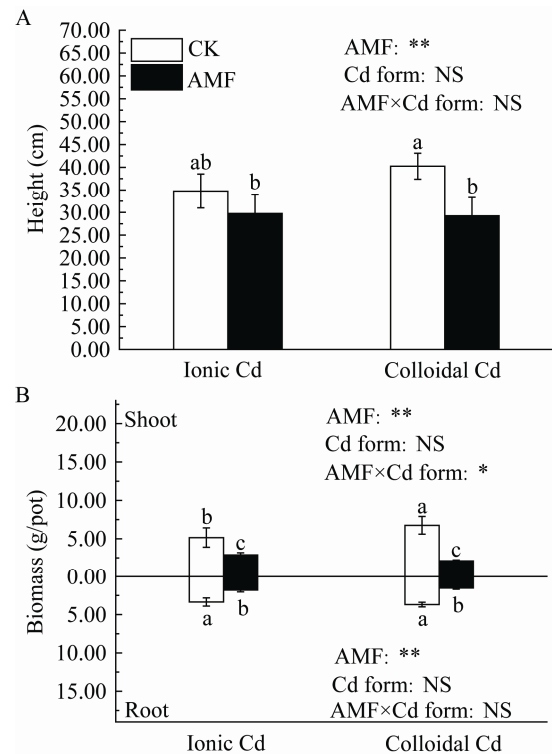


图2 不同处理下玉米的株高与生物量

Figure 2 Plant height and biomass of maize under different treatments

注: CK: 不接种处理; AMF: 接种摩西斗管囊霉。A: 玉米的株高; B: 玉米的生物量。

Note: CK: The control without inoculation; AMF: *Funneliformis mosseae* inoculation. A: Maize plant height; B: Maize plant biomass.

低, 分别降低 44% 和 47%, 同时接种 AMF 导致胶体态 Cd 胁迫下的玉米株高、地上部和根系生物量显著降低, 分别降低 27%、69% 和 59%。可见, 接种 AMF 抑制玉米生长。另外, 双因素方差分析表明, 接种 AMF 对玉米株高、地上部和根系生物量存在极显著影响, Cd 形态对玉米株高、地上部和根系生物量无显著影响, 但二者之间没有交互作用(地上部生物量除外)。

2.4 Cd 形态和 AMF 接种处理对玉米植株根系特征的影响

如表 2 所示, 与溶解态 Cd 胁迫相比, 胶体态 Cd 胁迫导致未接种玉米根长、根表面积、平均根系直径和根尖数显著增加, 分别增加 64%、40%、116% 和 108%; 与未接种处理相比, 接种 AMF 导致溶解态 Cd 胁迫下的玉米根长、根表面积、根体积和根尖数显著降低, 分别减少 61%、63%、64% 和 55%, 接种 AMF 导致胶体态 Cd 胁迫下的玉米根长、根表面积、平均根系直径、根体积和根尖数显著降低, 分别减少 77%、75%、33%、73% 和 69%。另外, 双因素方差分析表明, 接种 AMF 对玉米根长、根表面积、根体积和根尖数存在极显著影响, Cd 形态对玉米根长、根表面积、平均根

系直径和根尖数存在显著或极显著影响, 并且二者之间在玉米根长、根表面积和根尖数上存在交互作用。

2.5 Cd 形态和 AMF 接种处理对玉米植株 Cd 含量和累积量的影响

如图 3 所示, 与溶解态 Cd 胁迫相比, 胶体态 Cd 胁迫导致未接种玉米地上部 Cd 累积量显著增加, 升高 46%, 同时显著降低根系 Cd 含量和累积量, 分别降低 46% 和 38%; 与未接种处理相比, 接种 AMF 导致溶解态 Cd 胁迫下的玉米地上部 Cd 含量和累积量、根系 Cd 累积量显著降低, 分别降低 45% 和 68%、28%, 同时接种 AMF 导致胶体态 Cd 胁迫下的玉米地上部 Cd 含量和累积量显著降低, 分别降低 26% 和 77%, 而且显著增加玉米根系 Cd 含量, 增加 70%; 接种 AMF 导致溶解态和胶体态 Cd 胁迫下玉米对 Cd 的转运系数显著降低 52% 和 56%。可见, 接种 AMF 改变玉米不同部位 Cd 含量和累积量, 同时减少 Cd 从玉米根系向地上部的转运。另外, 双因素方差分析表明, 接种 AMF、Cd 形态对玉米地上部、根系 Cd 含量和累积量存在显著或极显著影响, 但二者之间没有交互作用。

表 2 不同处理下玉米植株的根系特征

Table 2 Root traits of maize under different treatments

Cd 胁迫	处理	根长	根表面积	平均根系直径	根体积	根尖数
Cd stress	Treatment	Root length (cm)	Root surface area (cm ²)	Average root diameter (mm)	Root volume (cm ³)	Root tip number (n)
溶解态 Cd	CK	1 615±172b	344±21b	0.68±0.03b	5.84±0.12a	3 015±599b
Ionic Cd	AMF	629±8c	129±3c	0.65±0.01b	2.11±0.08b	1 363±51c
胶体态 Cd	CK	2 646±378a	482±78a	1.47±0.34a	7.04±1.26a	6 276±632a
Colloidal Cd	AMF	599±34c	120±9c	0.98±0.35b	1.93±0.19b	1 943±68c
交互作用						
Interaction AMF		**	**	NS	**	**
Cd 形态 Cd form		**	*	**	NS	**
AMF×Cd 形态		**	*	NS	NS	**
AMF×Cd form						

注: 根据 AMF 和 Cd 形态的双因素方差分析结果, NS: 不显著; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$. 下同。

Note: According to the results of two way ANOVAs of AMF and Cd form, NS: No significant; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$. The same below.

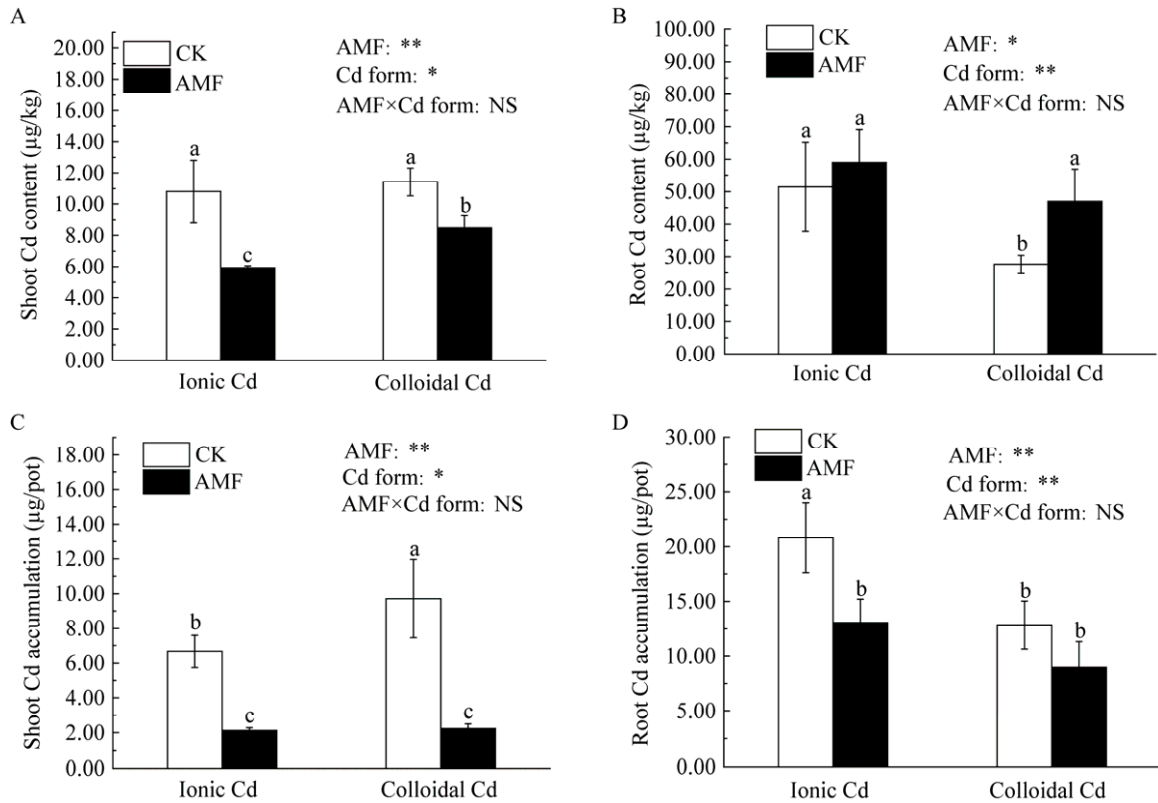


图3 接种AMF对玉米植株Cd含量和累积量的影响

Figure 3 Effects of AMF inoculation on Cd content and accumulation in maize plant

注: CK: 不接种处理; AMF: 接种摩西斗管囊霉. A: 地上部Cd含量; B: 根系Cd含量; C: 地上部Cd累积量; D: 根系Cd累积量.

Note: CK: The control without inoculation; AMF: *Funneliformis mosseae* inoculation. A: Shoot Cd content; B: Root Cd content; C: Shoot Cd accumulation; D: Root Cd accumulation.

2.6 相关性分析

如表3所示,玉米叶片叶绿素含量与株高和根系生物量呈显著正相关;玉米叶片光合速率和蒸腾速率与株高、地上部和根系生物量无相关性。

表3 玉米叶片光合生理与株高、生物量的相关性
Table 3 The correlation between photosynthetic physiology of maize leaves with plant height and biomass

项目 Item	叶绿素含量 Chlorophyll content	光合速率 Photosynthetic rate	蒸腾速率 Transpiration rate
株高 Height	0.562*	-0.114	0.016
地上部生物量 Shoot biomass	0.449	0.028	0.177
根系生物量 Root biomass	0.588*	0.228	0.341

Note: *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$. n=16.

如表4所示,玉米地上部Cd含量与根长、根表面积、根体积和根尖数呈显著正相关,其中地上部Cd含量与玉米根表面积和根体积呈极显著正相关;玉米根系Cd含量与根长、根表面

表4 玉米根系特征与镉含量的相关性
Table 4 The correlation between root traits and cadmium contents in maize

项目 Item	地上部Cd含量 Cd content in shoot	根系Cd含量 Cd content in root
根长 Root length	0.701*	-0.685*
根体积 Root volume	0.713**	-0.524
根表面积 Root surface area	0.711**	-0.615**
根尖数 Root tip number	0.694*	-0.791**
平均根系直径 Average root diameter	0.485	-0.718**

Note: *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$. n=16.

积、根尖数和平均根系直径呈显著负相关, 其中根系 Cd 含量与玉米根尖数和平均根系直径呈极显著负相关。

3 讨论

不同 Cd 形态的生物有效性是不尽相同的, 因此对植物生长存在一定差异性。研究发现, 从人工 Cd 污染的黄棕壤和红壤中提取的胶体组分相比于原状土, 提高了黑麦草的株高、地上部和根系生物量^[23]。本研究中, 与溶解态 Cd 胁迫相比, 胶体态 Cd 胁迫提高玉米幼苗株高和生物量, 改变玉米根系特征, 但抑制植株叶片的光合作用。原因可能是溶解态 Cd 生物有效性高, 易被玉米大量吸收利用, 抑制根系细胞分裂和对养分的吸收^[10], 改变根系特征, 导致植株生物量降低。同时, 过量 Cd 被滞留在植株根部, 减少地上部 Cd 对叶片的毒害, 促进叶片光合作用。胶体态 Cd 由于土壤胶体具有较大的表面积和高含量的粘土矿物且表面带永久性电荷, 致使 Cd 离子会被吸附到土壤胶体上, 降低 Cd 的生物有效性, 但土壤中 pH 和离子强度会把 Cd 离子从土壤胶体中释放出来一部分并沉积到土壤固相上^[2-3], 降低土壤肥力, 在一定程度上抑制植株生长和发育。

在重金属污染土壤中接种 AMF 能够改善植物对土壤中矿质养分和水分的吸收, 促进植物生长和提高生物量^[7,24]。然而 Liao 等^[17]在砂培条件下、土壤中溶解态 Cd 浓度小于 1 mg/L 时非菌根玉米的根和茎生物量通常比菌根玉米的根和茎生物量高。在我们的研究中玉米仅仅生长 50 d 时接种 AMF 抑制玉米幼苗株高、生物量、叶绿素含量、光合速率和蒸腾速率以及改变根系的特征, 这与当前的研究结果^[10,13,16,25]出现不一致。

菌根真菌对植物生长通常有积极的作用, 而我们接种处理却抑制玉米的生长, 这可能是最初 AMF 加入土壤时, 菌丝不需要吸收固定营养元素来促进植物的生长, 同时真菌消耗大部分光合产物(如碳源)来维持自身的生长和发育, 导致植物对

碳源的需求不足, 从而抑制植物生长^[17,26-27]。有研究发现如果生长基质中有足够的土壤肥力来满足根系的需求, 那么 AMF 菌丝将难以获得养分来促进植物生长, 从而对寄主植物的生长产生抑制作用^[28]。因此, Liao 等^[17]推断在砂培试验中 AMF 与玉米间存在寄生关系而不是共生关系。Liu 等^[15]研究发现不同 Cd 添加水平下, 在玉米前 6 周生长过程中, 接种 AMF 减少玉米地上部和根系的生物量, 但随着生长时间的增加, 出现了相反的效应。这可能是前期 AMF 和玉米幼苗对养分的竞争所造成的生物量下降, 但随着生长时间的增加, 菌根共生体仍会促进植株生长^[29]。本文相关分析表明, 玉米幼苗叶片叶绿素含量与株高和根系生物量呈显著正相关关系。很可能是因为玉米所需营养养分和水分供应不足, 导致叶片发育不良, 不利于气孔进行气体交换和叶绿素的合成, 间接抑制了叶片光合作用^[29], 从而降低植株株高和根系生物量。在我们的砂培试验中, 首先通过外源添加营养液方式来满足玉米的生长需求, 由于石英砂的保水性能较差, 营养液会流失一部分未被汲取, 同时 AMF 共生体会产生庞大的菌丝网络, 在生长期需要大量营养物质来维持自身的生长发育, 与玉米植株在养分吸收上形成一部分竞争关系, 未满足玉米植株的良好生长发育需求; 其次, 外源添加 Cd 胁迫和平衡, 接种 AMF 导致玉米根系 Cd 含量增加, 有毒 Cd 离子积累可能掩盖菌根的正效应, 改变玉米根系特征, 从而抑制玉米的生长。特别是本试验中, 添加 Cd 形态和接种 AMF 对玉米幼苗地上部生物量、根长、根表面积根尖数表现出显著交互作用, 表明添加 Cd 形态和接种 AMF 不利于玉米生长。AMF 对植物生长有抑制作用的机制值得进一步研究。

本研究中, 溶解态和胶体态 Cd 对玉米幼苗地上部和根系 Cd 含量没有显著影响, 但接种 AMF 改变玉米 Cd 吸收和分配, 降低玉米地上部 Cd 含量, 提高根系中 Cd 含量。本研究与单接种

Funneliformis mosseae 和 *Diversispora spurcum* 均提高玉米幼苗根系中 Cd 的含量, 减少地上部 Cd 含量结果^[16]一致。本文相关分析表明, 玉米根长、根表面积和根尖数与地上部 Cd 含量呈显著正相关关系; 与根系 Cd 含量呈显著负相关关系。这可能是 AMF 通过改变玉米根系的特征和菌根改善植物对土壤中矿质养分和水分的吸收, 促进根系对 Cd 离子的吸收, 同时增强根系和菌丝对 Cd 离子的固持作用, 诱导 Cd 在根部的滞留^[24]; 其次, 菌丝体的细胞壁及原生质膜组分里的几丁质、维生素等均能结合固定 Cd 离子, 让其滞留在植物的根部, 抑制 Cd 离子向地上部转移, 从而降低玉米地上部 Cd 含量^[5,11]。也有研究发现, AMF 菌丝和分泌的球囊霉素相关土壤蛋白(glomalin-related soil protein, GRSP)通过改变土壤颗粒的团聚性而改善土壤质量, 从而把 Cd 吸附络合在土壤中, 降低 Cd 的生物有效性, 减少土壤 Cd 向植物转移^[12-13]。

与溶解态 Cd 胁迫相比, 胶体态 Cd 显著提高玉米幼苗地上部 Cd 累积量和显著降低植株根系 Cd 累积量, 值得注意的是, 我们接种 AMF 导致玉米植株 Cd 累积量减少。这可能是菌根把 Cd 固持在根部阻碍玉米生长, 大幅度降低生物量造成的^[24]。另一方面, 我们通过提取不同处理的根系石英砂, 发现接种 AMF 处理检测到孢子和 GRSP, 而石英砂表面 Cd 含量相比于没有接种 AMF 处理显著增多, 可能孢子和 GRSP 有效将 Cd 固定在石英砂中, 减少 Cd 向植物体内转运, 从而降低植物 Cd 吸收累积。目前国内外研究发现, 盆栽中不同 AMF 接种处理增加^[30-31]、减少^[5,32]或没有影响^[14,33]植物对 Cd 吸收累积, 而造成这种差异性可能与土壤的污染程度、植物的种类与品种、菌根生物学特性和土壤营养条件等因素有关^[13,24]。总体来看, 在我们研究中, Cd 形态与 AMF 处理之间没有显著的交互作用, 而 AMF 是否改变 Cd 的形态从而影响植物 Cd 的吸收累积, 其机制需进一步探究。

4 结论

综上所述, 溶解态 Cd 比胶体态 Cd 对砂培玉米幼苗的毒害效应严重, 而且接种 AMF 加重溶解态和胶体态 Cd 对玉米幼苗的损伤, 但降低了植株对 Cd 的累积。同时, 不同 Cd 形态胁迫下, AMF 对砂培玉米生长的抑制作用和 Cd 吸收累积存在一定的差异性。由于本次试验玉米生长周期较短所带来的问题, 有必要开展长期砂培玉米试验, 系统探索 AMF 是否对玉米的生长有负面影响。

REFERENCES

- [1] Yuan JP, Zheng FF, Wu D, et al. Analysis and evaluation of bioavailable heavy metals in surface soil of the abandoned lead-zinc mine in Changhua, Hainan province[J]. *Agricultural Biotechnology*, 2018, 7(4): 165-171
- [2] Dang Z, Yao Q, Li XF, et al. Geochemical constraints on heavy metal speciation and distribution in contaminated soils of mining areas[J]. *Bulletin of Mineralogy, Petrology and Geochemistry*, 2020, 39(1): 1-11,173 (in Chinese)
党志, 姚谦, 李晓飞, 等. 矿区土壤中重金属形态分布的地球化学机制[J]. *矿物岩石地球化学通报*, 2020, 39(1): 1-11,173
- [3] Liu GN, Wang J, Xue W, et al. Effect of the size of variable charge soil particles on cadmium accumulation and adsorption[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(12): 2810-2821
- [4] Rizwan M, Ali S, Adrees M, et al. Cadmium stress in rice: toxic effects, tolerance mechanisms, and management: a critical review[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(18): 17859-17879
- [5] Liu LZ, Gong ZQ, Zhang YL, et al. Growth, cadmium accumulation and physiology of Marigold (*Tagetes erecta* L.) as affected by arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Pedosphere*, 2011, 21(3): 319-327
- [6] Chen LH, Hu XW, Yang WQ, et al. The effects of arbuscular mycorrhizal fungi on sex-specific responses to Pb pollution in *Populus cathayana*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, 113: 460-468
- [7] Zhan FD, 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] Amna, Ali N, Masood S, et al. Differential effects of cadmium and chromium on growth, photosynthetic activity, and metal uptake of *Linum usitatissimum* in association with

- Glomus intraradices*[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2015, 187(6): 311
- [9] Punamiya P, Datta R, Sarkar D, et al. Symbiotic role of *Glomus mosseae* in phytoextraction of lead in vetiver grass [*Chrysopogon zizanioides* (L.)][J]. Journal of Hazardous Materials, 2010, 177(1/3): 465-474
- [10] Li ML, Li H, Wang KR, et al. Effect of arbuscular mycorrhizae on the growth, photosynthetic characteristics and cadmium uptake of peanut plant under cadmium stress[J]. Environmental Chemistry, 2016, 35(11): 2344-2352 (in Chinese)
李明亮, 李欢, 王凯荣, 等. Cd 胁迫下丛枝菌根对花生生长、光合生理及 Cd 吸收的影响[J]. 环境化学, 2016, 35(11): 2344-2352
- [11] Luo QY, Wang XJ, Lin SS, et al. Mechanism and application of bioremediation to heavy metal polluted soil using arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(13): 3898-3906 (in Chinese)
罗巧玉, 王晓娟, 林双双, 等. 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
- [12] Chen BD, Sun YQ, Zhang X, et al. Underlying mechanisms of the heavy metal tolerance of mycorrhizal fungi[J]. Environmental Science, 2015, 36(3): 1123-1132 (in Chinese)
陈保冬, 孙玉青, 张莘, 等. 菌根真菌重金属耐性机制研究进展[J]. 环境科学, 2015, 36(3): 1123-1132
- [13] Shi JJ, Mi YZ, He YM, et al. Effects of bentonite and arbuscular mycorrhizal fungi on the growth and heavy metal accumulation of faba bean[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2018, 24(5): 952-959 (in Chinese)
师俊杰, 米雅竹, 何永美, 等. 丛枝菌根真菌与膨润土对蚕豆生长和重金属累积的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(5): 952-959
- [14] You YH, Li B, Li MR, et al. Effects of AMF inoculation on maize growth and cadmium and plumbum content under heavy metal pollution stress[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2019, 38(3): 38-45 (in Chinese)
游义红, 李博, 李明锐, 等. 重金属污染胁迫下接种 AMF 对玉米生长和镉铅含量的影响[J]. 山地农业生物学报, 2019, 38(3): 38-45
- [15] Liu LZ, Gong ZQ, Zhang YL, et al. Growth, cadmium uptake and accumulation of maize (*Zea mays* L.) under the effects of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Ecotoxicology, 2014, 23(10): 1979-1986
- [16] Zhan FD, Li B, Jiang M, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance antioxidant defense in the leaves and the retention of heavy metals in the roots of maize[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25(24): 24338-24347
- [17] Liao JP, Lin XG, Cao ZH, et al. Interactions between arbuscular mycorrhizae and heavy metals under sand culture experiment[J]. Chemosphere, 2003, 50(6): 847-853
- [18] Wang YL. Study on the transport and interaction of vanadium and soil colloids in saturated porous media[D]. Yangling: Master's Thesis of Northwest A&F University, 2016 (in Chinese)
王雨鹭. 钒与土壤胶体在饱和多孔介质中的运移及交互作用研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2016
- [19] Luo FZ, Xiang L, Li H, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on growth and Cd accumulation of upland rice and soil enzyme activities in cadmium contaminated soil[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2015, 34(6): 1090-1095 (in Chinese)
罗方舟, 向垒, 李慧, 等. 丛枝菌根真菌对旱稻生长、Cd 吸收累积和土壤酶活性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2015, 34(6): 1090-1095
- [20] Giovannetti M, Mosse B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots[J]. New Phytologist, 1980, 84(3): 489-500
- [21] Gerdemann JW, Nicolson TH. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1963, 46(2): 235-244
- [22] Bao SD. Soil and Agricultural Chemistry Analysis[M]. 3rd ed. Beijing: Chinese Agriculture Publication, 2000: 375-382 (in Chinese)
鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 375-382
- [23] Li ZL, Zhou LX. Effect of two typical soil colloids on the bioavailability of cadmium to ryegrass[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1814-1822 (in Chinese)
李朝丽, 周立祥. 两种典型土壤胶体对镉的生物有效性的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1814-1822
- [24] Huang J, Ling WT, Sun YD, et al. Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on the uptake of cadmium and zinc by alfalfa in contaminated soil[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2012, 31(1): 99-105 (in Chinese)
黄晶, 凌婉婷, 孙艳娣, 等. 丛枝菌根真菌对紫花苜蓿吸收土壤中镉和锌的影响[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(1): 99-105
- [25] Rozpądek P, Wężowicz K, Nosek M, et al. The fungal endophyte *Epichloë typhina* improves photosynthesis efficiency of its host orchard grass (*Dactylis glomerata*)[J]. Planta, 2015, 242(4): 1025-1035
- [26] Cartmill AD, Valdez-Aguilar LA, Cartmill DL, et al.

- Arbuscular mycorrhizal colonization does not alleviate sodium chloride-salinity stress in vinca [*Catharanthus roseus* (L.) G. don][J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2013, 36(1): 164-178
- [27] Jin L, Wang Q, Wang Q, et al. Mycorrhizal-induced growth depression in plants[J]. *Symbiosis*, 2017, 72(2): 81-88
- [28] Lü LH, Zou YN, Wu QS. Relationship between arbuscular mycorrhizas and plant growth: improvement or depression?[A]//Giri B, Prasad R, Varma A. *Root Biology*[M]. Cham: Springer, 2018: 451-464
- [29] Chen XY, Song FB, Zhu XC, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal fungus on morphology, growth and photosynthetic characteristics in maize seedlings under low temperature stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2014, 29(S1): 155-161 (in Chinese)
陈笑莹, 宋凤斌, 朱先灿, 等. 低温胁迫下丛枝菌根真菌对玉米幼苗形态、生长和光合的影响[J]. *华北农学报*, 2014, 29(S1): 155-161
- [30] Wang FY, Lin XG, Yin R. Effect of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on heavy metal accumulation of maize grown in a naturally contaminated soil[J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2007, 9(4): 345-353
- [31] Liu LZ, Li PJ, Gong ZQ, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi isolated from mining area on the enhancement of Cd uptake in marigold plants[J]. *Microbiology China*, 2011, 38(4): 575-582 (in Chinese)
刘灵芝, 李培军, 巩宗强, 等. 矿区分离丛枝菌根真菌对万寿菊吸 Cd 潜力影响[J]. *微生物学通报*, 2011, 38(4): 575-582
- [32] Wu ZP, Wu WD, Zhou SL, et al. Mycorrhizal inoculation affects Pb and Cd accumulation and translocation in Pakchoi (*Brassica chinensis* L.)[J]. *Pedosphere*, 2016, 26(1): 13-26
- [33] Vogel-Mikuš K, Pongrac P, Kump P, et al. Colonisation of a Zn, Cd and Pb hyperaccumulator *Thlaspi praecox* Wulfen with indigenous arbuscular mycorrhizal fungal mixture induces changes in heavy metal and nutrient uptake[J]. *Environmental Pollution*, 2006, 139(2): 362-371