

微生物强化植物修复铅污染土壤的机制研究进展

江润海 姜冉冉 朱城强 侯秀丽

(昆明学院农学与生命科学学院 高原湖泊生态与环境健康云南省高校协同创新中心, 昆明 650214)

摘要: 重金属铅(Pb)是造成土壤污染进而对生物安全构成严重威胁的重金属之一,微生物在缓解植物受Pb的毒害中发挥重要作用。与植物根际相互作用过程中,土壤微生物通过多种途径改善根际微生态环境促进植物对Pb的修复及降低Pb的毒害作用。聚焦了土壤微生物与重金属Pb生物化学作用过程,综述了微生物对植物修复Pb污染的作用机制,结论如下:(1)微生物细胞壁表面存在大量的结合位点和带负电荷的官能团,对Pb具有较强的吸附作用。(2)微生物在与重金属作用过程中,阳离子与重金属发生离子间的相互交换作用。(3)微生物通过代谢分泌胞外分泌物,与重金属形成稳定的Pb络合物。(4)微生物通过氧化还原反应改变或转化土壤中重金属的形态,或将Pb氧化还原为难溶沉淀,降低土壤重金属的毒性。(5)微生物分泌的生长激素可以促进植物生长发育,提高植物抗性,其代谢产物可以改善根际重金属的特性,促进植物对Pb的吸收或将Pb固定在植物根际以降低Pb对植物的毒害作用。对微生物吸附Pb的主要机理进行了全面讨论,总结了微生物联合植物修复Pb污染土壤中微生物与植物间的作用关系,为深入了解土壤重金属修复过程中植物、微生物、重金属三者间相互作用的机制提供依据。

关键词: 微生物;植物修复;铅;植物促生;重金属胁迫;耐性机制

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0125

Research Progress in Mechanisms of Microbial-enhanced Phytoremediation for Lead-contaminated Soil

JIANG Run-hai JIANG Ran-ran ZHU Cheng-qiang HOU Xiu-li

(Yunnan Collaborative Innovation Center for Plateau Lake Ecology and Environmental Health, College of Agronomy and Life Sciences, Kunming University, Kunming 650214)

Abstract: Lead (Pb) is one of the heavy metals that cause soil pollution and pose a serious threat to biological safety. Microorganisms play an important role in alleviating the toxicity of lead to plants. In the process of interacting with the rhizosphere, soil microorganisms improve the microecological environment of the rhizosphere and promote the repair of plants to lead and reduce the toxicity of lead by various means. This article focuses on the biochemical interaction between soil microorganisms and heavy metal lead, reviews the mechanism of microorganisms' role in repairing lead pollution in plants, and concludes as follows: 1) There are a large number of binding sites and negatively charged functional groups that have strong adsorption of lead on the cell walls of microorganisms. 2) Cations exchange ions with heavy metals in the process of interaction with heavy metals. 3) Microorganisms secrete extracellular substances in metabolism, which form stable lead complexes with heavy metals. 4) The forms of heavy metals in soil are changed or transformed by oxidation-reduction reactions, or the lead are oxidized and reduced to insoluble precipitation, thus reducing the toxicity of heavy metals in soil. 5) The growth hormone secreted by microorganisms can promote the growth and development of plants, improve the resistance of plants, and its metabolic products can change the characteristics of heavy metals in the rhizosphere, which promotes the absorption of lead by plants or fix lead in the rhizosphere of plants to reduce the toxicity of lead to plants. A comprehensive discussion of the main mechanisms of lead adsorption by microorganisms was conducted, and the relationship between

收稿日期: 2023-02-15

基金项目: 国家自然科学基金地区基金项目(42167009), 云南省高校联合基金项目(2018FH001-004), 云南省教育厅科学研究基金项目(2022Y712), 云南省教育厅云南高原湖泊-北美五大湖国际联合科技创新团队

作者简介: 江润海, 男, 硕士研究生, 研究方向: 土壤重金属修复; E-mail: 1457113729@qq.com

通讯作者: 侯秀丽, 女, 博士, 教授, 研究方向: 土壤重金属污染生物修复、湖泊生态修复; E-mail: hxlyn@aliyun.com

microorganisms and plants in the repair of lead pollution in soil was summarized, providing a basis for further understanding the interaction mechanism among plants, microorganisms and heavy metals in the process of soil heavy metal remediation.

Key words: microorganism; phytoremediation; lead; plant growth promotion; heavy metal stress; tolerance mechanisms

土壤与人类的生存和发展息息相关,当前全球大量土壤受重金属污染严重。由于重金属的不可降解性、毒性、持久性和在食物链中的生物累积性,一旦通过食物链进入机体的重金属含量超出人体可接受的最大容纳量时,会引发各种疾病,对肝、肾、神经组织等造成损伤,潜在危害极大。据估计,欧盟有 350 万个地点可能受到污染,其中 50 万个地点受到高度污染^[1]。在美国,约有 60 万 hm^2 的土地(尤其是棕地)受到了重金属污染^[2]。2014 年 4 月 17 公布的《全国土壤污染状况调查公报》^[3]表明,全国土壤重金属总体超标率为 16.1%,Cd、Hg、As、Cu、Pb、Cr、Zn 和 Li 的超标分别达 7.0%、1.6%、2.7%、2.1%、1.5%、1.1%、0.9% 和 4.8%,其中 Pb 是五大重点监控重金属之一,其毒性极强^[4-5]。土壤中过量的重金属元素,对粮食生产和人类健康带来了潜在威胁,土壤重金属污染问题亟待解决^[6-7]。

植物修复是一种绿色环保的重金属修复技术,在利用植物修复土壤中重金属污染的同时,对生态环境具有无害和安全的优点。但是在使用植物修复的过程中,污染物容易在植物中储存和积累,植物受到多种污染物的胁迫使修复效果不明显^[8-11]。因此,研究者提出改变植物根际微生态环境以提高植物修复效率,根际微生物分泌的有机酸可以降低土壤的 pH,活化并促进植物对重金属吸收,微生物分泌物还能与微量元素 Cu、Zn、Mn、Co 等络合,提高根际环境中这些元素的生物有效性,同时微生物特殊的细胞结构可以通过吸附、沉淀、络合等将重金属固定,降低重金属对植物的毒害作用。微生物协同植物修复重金属污染可以作为一种有效的生物替代方法来修复土壤中的重金属^[12]。但微生物对重金属的吸附机制和微生物与植物之间对重金属的修复机理并不明确,本文以 Pb 为例综述了微生物吸附重金属的主要吸附机制和植物根系与微生物系统修复重金属 Pb 的机理,旨在为我国修复土壤重金属污染提供参考。

1 不同微生物对 Pb 的吸附作用

微生物特殊的细胞结构对重金属具有吸附作用,微生物吸附重金属的过程最初发生在与细胞壁表面的结合位点,随后金属离子被膜运输至细胞质^[13-15]。具有吸附重金属能力的微生物主要包括细菌、真菌和藻类等,不同类型的微生物对各种重金属都表现出良好的生物吸附能力^[16-19](表 1)。例如枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)能够在低温下去除 Pb,而且在弱酸性或近中性污染的土壤中辅助植物修复 Pb。Tunali 等^[22]利用从土壤中分离出的芽孢杆菌(*Bacillus* sp.),在 pH 值为 3.0、吸附温度为 25.0℃时对 Pb^{2+} 具有最大吸附量。Kang 等^[20]从金属矿山土壤分离出阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*),并利用阴沟肠杆菌的尿素酶活性的生物矿化去除 Pb,结果表明,在 30℃下培养 48.0 h 后, Pb 的去除率约 68.1%。

真菌对重金属也具有较强的吸附作用。Akar 等^[23]研究发现 Pb^{2+} 积累在灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)表面,当 pH 值为 4.5、接触时间为 1.5 h、接触温度为 25℃时, Pb^{2+} 的含量从 350.0 mg/dm^3 降低到 107.1 mg/dm^3 。Iqbal 等^[24]用黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)测试了一种新的生物吸附系统,研究海绵固定化真菌(fungal biomass immobilized within a loofa sponge, FBILS)对重金属的吸附性能,结果表明,当 pH 为 6.0、吸附时间为 60.0 min 时, FBILS 对 Pb 的吸收达到最大为 135.3 mg/g 。Dursun 等^[25]分析比较了 Cu^{2+} 、 Pb^{2+} 和 Cr^{2+} 的生物富集性,黑曲霉(*Aspergillus niger*)对 3 种金属离子的积累量大小为: $\text{Pb}^{2+} > \text{Cu}^{2+} > \text{Cr}^{6+}$,表明黑曲霉是一种有效的 Pb^{2+} 生物吸附剂。

藻类微生物对重金属的结合能力主要取决于细胞壁的性质^[28],其细胞壁几乎由磺化多糖的纤维素组成,存在大量的氨基、羧基、羟基和巯基等官能团,这些官能团作为金属离子的结合部位,对金属离子具有一定的吸附作用^[15]。不同类型的海藻生物

量对 Pb²⁺ 的吸附量表现的吸附功能存在较大差别：褐藻（*Phaeophyta*）> 绿藻（*Chlorophyta*）> 红藻（*Rhodophyta*）^[29]，褐藻含有丰富的基质、多糖和胞外聚合物（extracellular polymeric substances, EPS）因此对于 Pb²⁺ 具有较强的吸附能力^[28]。

2 微生物吸附重金属 Pb 的机制

微生物对土壤中重金属的修复和解毒具有重要作用，微生物修复重金属 Pb 的机理和过程主要通过生物吸附进行^[30-32]。生物吸附过程指细胞壁与金属离子相互作用的总和，包括静电相互作用、离子交

表 1 不同微生物吸附剂对金属 Pb 的生物吸附

Table 1 Biosorption of metal lead by different microbial adsorbents							
微生物群 Microbial group	微生物 Microbial	pH	温度 Temperature/℃	时间 Time/h	初始金属离子浓度 Initial metal ion concentration/ (mg · L ⁻¹)	吸附容量 Sorption capacity/ (mg · g ⁻¹)	参考文献 Reference
细菌 Bacteria	阴沟肠杆菌 <i>Enterobacter cloacae</i>	—	30.0	48.0	7.20	2.3	[20]
	黄色微球菌 <i>Micrococcus luteus</i>	7.0	27.0	12.0	272.3	1 965.0	[21]
	芽孢杆菌 <i>Bacillus</i> sp.	3.0	25.0	0.25	250.0	92.27	[22]
	灰霉病菌 <i>Botrytis camera</i>	4.0	25.0	1.50	350.0	107.1	[23]
真菌 Fungi	黄孢原毛平革菌 <i>Phanerochaete chrysosporium</i>	6.0	—	1.0	6 760.0	135.3	[24]
	黑曲霉 <i>Aspergillus nige</i>	4.5	30.0	1.0	100.0	34.4	[25]
	粉红藻 <i>Asparagopsis armata</i>	4.0	—	2.0	124.0	63.7	[26]
藻类 Algae	蠕虫球虫 <i>Codium vermilion</i>	5.0	—	2.0	83.0	63.3	[26]
	螺旋藻 <i>Spirogyra</i> sp.	5.0	25.0	1.6	200.0	140.8	[27]

换反应、络合反应、氧化还原反应和沉淀作用^[33-37]。

2.1 静电相互作用

微生物的细胞壁结构成分是生物吸附重金属的第一道防线，对重金属吸附起着重要作用。生物吸附是细胞外隔离重金属以限制其进入细胞而减少毒害的一种途径。细胞壁表面存在带负电荷的官能团，如羧基、羟基、氨基、巯基和磷酸基等^[36, 38-40]，这些带电官能团吸引金属阳离子，并通过其他驱动力进一步键合重金属。Maldonado 等^[41]从微生物群中分离出一株细菌菌株（DE2008），研究表明该细菌产生的 EPS 中含有带负电荷的糖醛酸和硫酸基团，与重金属离子发生静电相互作用，从而有效地吸附 Pb²⁺。官能团的结合还受到反应介质环境制约，环

境 pH 值会对金属物质和微生物细胞壁官能团的电荷性质产生影响。例如在生物吸附过程中，在较低 pH 值（1.0-3.0）下，由于 -NH₂ 等官能团在细胞表面被质子化，阴离子通常比阳离子更易被吸附，如 Pt 和 Pd 在 pH 值为 1.6-1.8 更易被吸附，而阳离子则在较高的 pH 值（3.0-7.0）下易被吸附，如 Pb 和 Cu 的最适 pH 值为 5.0，Cd、Zn 和 Ni 在 pH 值为 5.5 时最佳^[40]。

2.2 离子交换反应

在重金属胁迫下，微生物通过代谢活动改变代谢产物，增强对重金属 Pb 的离子交换作用。由微生物分泌代谢并由细胞裂解产生的高分子量聚合物 EPS，具有很高的生物絮凝活性并对微生物细胞具

有重要作用^[42-43]。EPS由多糖、蛋白质、核酸、腐殖质、脂类和其他低分子成分组成,通常含有5%–25%的糖醛酸残基,酸性的EPS极易与金属离子结合^[44-47]。在低pH条件下,由于排斥力的作用,细胞壁上的配体被质子化,金属阳离子不被EPS吸附,随着pH值的升高,使得EPS中暴露出更多的配体,并携带负电荷,从而吸附更多的金属离子^[48-50]。微生物在吸附重金属的同时伴随着其他阳离子的释放,发生离子间的相互交换作用^[35-36, 51-52]。陈志^[53]分别对两种芽孢杆菌(*B. cereus*12-2和*B. thuringiensis*016)细胞在有无Pb²⁺条件下释放K⁺、Na⁺、Mg²⁺进行实验,在无Pb²⁺条件下,*B. cereus*12-2和*B. thuringiensis*016细胞只释放少量的K⁺(≤0.3 mmol/L)和Na⁺(≤0.1 mmol/L);在Pb²⁺存在条件下,随着细胞对Pb²⁺的吸附,*B. cereus*12-2和*B. thuringiensis*016细胞释放的K⁺逐渐增加,当Pb²⁺浓度降为0 mg/L时,细胞释放的K⁺浓度趋于平衡,Mg²⁺浓度少量增加,而Na⁺浓度有所下降,表明两种芽孢杆菌吸附Pb²⁺的过程中,K⁺、Mg²⁺和Na⁺可能参与对Pb²⁺的离子交换或转运。Qiao等^[54]以一株耐铅细菌枯草芽孢杆菌X3为菌种,制备了一种用于固定化和去除Pb的生物吸附材料,使用EDS图像分析细胞表面的化学成分,与对照组相比,P、Ca和Pb的百分比增加,而Na的百分比从3.16%下降到1.66%,结果表明Pb、Ca和Na之间存在离子交换,不仅形成了铅-羟基磷灰石,还形成了Ca₃(PO₄)₂,细胞壁表面的Na⁺和Ca²⁺在溶液中与Pb²⁺交换,证实了离子交换过程发生在矿化之前。

2.3 络合反应

络合反应是微生物胞外分泌物和微生物细胞壁上的官能团与金属间形成络合物的过程,是生物表面金属-配体相互作用吸附重金属的重要现象。Pb²⁺通过与细胞表面的羟基、羰基、羧基、胺和磷酸基团等官能团之间的络合反应,通过配位键形成稳定的络合物^[55]。在土壤微生物分泌的大量含羧基的化合物,例如酒石酸、草酸、柠檬酸、苹果酸等,其中性pH溶液中带负电荷,通过静电相互作用吸引带正电荷的金属阳离子形成有机金属络合物^[51]。通过X射线衍射谱分析发现,苏云金芽孢杆菌在吸

附Pb²⁺的过程中,与细胞官能团通过络合反应形成不溶物Pb₅(PO₄)₃、Pb₁₀(PO₄)₆(OH)₂和Pb₅(PO₄)₂Cl^[54]。Xing等^[56]在研究两株菌株H13和H16对重金属的吸附实验中发现,两个菌株都能产生胞外多糖,并在金属胁迫下显著增加,将有毒的可移动重金属离子转化为不可移动的络合物,可以降低其对细菌的毒性,实现重金属的固定化,两株菌株产生的无机不稳定硫化物与二价阳离子重金属具有极好的结合效率,可与Pb²⁺络合形成PbS沉淀。

2.4 氧化还原反应

变价金属离子被具有还原能力的微生物吸附后,可能发生氧化还原反应^[57]。微生物通过氧化还原反应改变或转化土壤中重金属的价态,使其毒性降低,或将金属离子还原或转化成磷酸盐、硫化物等形式^[58-59]。据报道,微生物分泌代谢的EPS可以将重金属从高价还原为低价,Pb²⁺到Pb⁰,U⁶⁺到U⁴⁺^[60],Cr⁶⁺到Cr³⁺^[61],并因其丰富的官能团而吸附在EPS上,重金属被还原为低价后其毒性相对降低。硫酸盐还原菌(sulfate reducing bacteria, SRB)可通过与游离金属离子发生氧化反应生成不溶性金属硫化物沉淀如PbS^[62]。Govarthanan等^[63]研究发现,从尾矿分离的芽孢杆菌KK1,可通过氧化还原将可溶性Pb转化为硫化物和碳酸盐或者硅酸盐形式,该过程使Pb可交换态降低34.0%,可以对高含量土壤中的Pb起到矿化作用。

2.5 沉淀作用

在微生物修复重金属过程中,微生物可以将有毒的金属离子转化为不溶性的沉淀物,如磷酸盐、碳酸盐和硫酸盐。研究发现,真菌类微生物细胞壁可以充当结合金属离子的配位体,并且通过主动吸收、胞外和胞内沉淀将重金属吸附到菌丝体和孢子中从而将重金属固定在细胞内^[14]。海洋细菌哈氏弧菌(*Vibrio harveyi*)是一种有效的Pb沉淀转运抑制剂,并且能够和Pb结合生成Pb₉(PO₄)₆化合物而沉淀Pb^[64]。Park等^[65]发现土壤微生物分泌物会促进金属Pb与硫化物、氢氧化物和碳酸盐形成复合物而有效固定Pb,从而降低了Pb²⁺的生物有效性。耐金属Pb的铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)对Pb²⁺具有较强的吸附作用,使Pb在菌株中形

成生物沉淀固定 Pb^[66]。金属雷氏菌 (*Ralstonia metallidurans*) CH34 对 Pb²⁺ 具有吸收、外排和积累的功能,当介质 pH 值为 9.0 时,金属雷氏菌 CH34 与氢氧化物或碳酸盐反应生成复合物沉淀固定 Pb^[67]。土壤解磷菌可将土壤中难溶的磷酸盐转化成可溶的磷酸根离子,而磷酸根离子又可与土壤中的可交换态 Pb²⁺ 反应形成稳定的 Pb₃(PO₄)₂ 沉淀,有效降低土壤中可交换态 Pb 的质量分数,降低了其生物可利用性^[68]。

3 植物修复 Pb 污染过程中微生物缓解 Pb 对植物毒害的作用

3.1 产生促生因子提高修复植物生物量

植物根系与微生物两者之间相互协作,可以提高植物生物量和重金属耐受性,以达到吸收、固定和降低重金属在土壤中的浓度,减少其毒害作用^[69-70]。微生物从植物根系分泌的初级代谢产物和次级代谢产物中获取所需的营养物质,微生物在感知植物根系释放的信号后会释放相关物质并将其转化成植物所需的营养物质从而对植物的生长和抗性产生影响^[71-72]。Akiyama 等^[73] 研究发现,银杏 (*Ginkgo biloba*) 根系分泌的倍半萜内酯类化合物,可以促进丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungus, AMF) 孢子萌发以及菌丝分枝的形成,同时使菌根定殖和促进植物根系对营养物质的吸收,提高植物的生长速率。

微生物分泌植物生长激素 (吲哚乙酸、赤霉素、细胞分裂素等) 促进植物生长,提高植物的生物量和抗性,增强植物对重金属的富集作用。同时,微生物分泌的铁载体可与土壤中的 Fe³⁺ 等金属离子螯合,促进植物对营养元素的吸收。乙烯可以加速植物的衰老与死亡,微生物分泌的 ACC 脱氨酶能够分解乙烯合成前体 ACC 为 α -丁酮酸和氨,从而有效缓解植物体内乙烯的积累,减轻逆境下乙烯对植物的伤害,促进植物的生长和产量的提高,并在促进植物抗盐碱、干旱及重金属胁迫等方面都有显著作用^[74-76]。Liu 等^[77] 发现接种叶状杆菌 (*Phyllobacterium myrsinacearum strai*) RC6b 能够显著提高紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 和东南景天 (*Sedum alfredii*) 的生物量,接种 RC6b 后紫花苜蓿生物量

中 Pb 含量增加了 13.8%–24.7%,东南景天生物量中 Pb 含量增加了 18.6%–31.2%,表明接种 RC6b 显著提高 Pb 的吸收和积累。在相同重金属胁迫条件下,接种耐 Pb 根际细菌菌株不仅能够显著促进向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 叶片光合作用,还能提高 Pb 胁迫植株的生物量和对重金属的抗性,减弱 Pb 对植株的毒害作用^[78]。Shabaan 等^[79] 在土壤 Pb 浓度分别为 250、500 和 750 mg/kg 时,豌豆 (*Pisum sativum* L.) 根际接种荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescence*) 后,与未接种菌株的对照处理相比,豌豆地上部鲜重增加了 51%、45% 和 35%,根鲜重增加了 56%、100% 和 139%,籽粒鲜重增加了 96%、104% 和 142%,籽粒干重增加了 91%、59% 和 73%,每盆粒数也分别增加 163%、200% 和 329%。同时,在相同条件下,土壤中可提取态 Pb 含量比未接种对照组降低 57%、56% 和 50%,接种处理后豌豆籽粒中 Pb 的含量分别比未接种对照组降低 57%、55% 和 49%。结果表明,豌豆在不同浓度的土壤 Pb 中表现出了更好的生长和产量。同时,菌株还能够有效地减少土壤中可提取态的 Pb 含量,并降低植物体内和籽粒的 Pb 含量。

3.2 改变土壤中 Pb 的化学形态降低植物毒害

微生物特殊的细胞结构及其胞外聚合物等,可以将重金属吸附在细胞表面或积累在细胞中,降低重金属对植物的毒害作用。一些解磷微生物还能释放出磷酸酶,将土壤中的难溶性磷酸盐溶解,溶解后的磷酸盐与土壤中的 Pb 发生反应,形成磷酸铅化合物沉淀,从而有效降低土壤中 Pb 的有效性^[80]。Szuba 等^[81] 在银灰杨 (*Populus canescens*) 上接种适当的耐 Pb 真菌将 Pb²⁺ 固定在真菌细胞中,并对寄主植物的生长和 Pb 的稳定性以及缓解 Pb²⁺ 植物毒性都具有显著的影响。李益斌^[82] 在研究解磷菌对 Pb 的钝化效果中,解磷菌存在条件下可以生成 Pb(PO₃)₄Cl 沉淀,且该沉淀结构稳定,不再溶解,固定重金属的同时不仅活化了土壤中的磷酸盐,促进植物对磷素的吸收。植物根系和微生物分泌的有机酸可以酸化根际土壤环境,与重金属形成络合物,改变土壤中重金属的存在形态,增加其有效性,从而促进植物对重金属的吸收^[83]。施积炎等^[84] 研究了海州香薷 (*Elsholtzia splendens*) 和鸭跖草 (*Commelina*

communis) 根分泌物, 以及假单胞菌 (*P. aeruginosa* ZD4-3) 对污染土壤重金属活性的影响发现, 海州香薷和鸭跖草根分泌物对污染土壤中重金属有一定的活化能力, 假单胞菌对污染土壤中的 Pb 有很强的活化作用, 促进了植物对重金属的吸收量。姚洁等^[85]将寡养单胞菌属 (*Stenotrophomonas pavanii*) 分别与袖珍椰子 (*Chamaedorea elegans* Mart) 和凤尾蕨 (*Pteris cretica* L.var. *nervosa*) 构建联合修复体系发现, 接种耐 Pb 微生物后与对照组相比, 袖珍椰子地上部分在 Pb^{2+} 浓度为 2 000 mg/L 时 Pb 含量增加了 112.61%, 凤尾蕨地下部分在 Pb^{2+} 浓度为 200 mg/L 时体内 Pb 含量增加了 113.01%, 植物-耐 Pb 微生物联合修复 Pb 污染土壤效果显著。

3.3 诱导植物抗性系统 (ISR) 及调控基因表达降低毒害

植物根际促生菌能够通过诱导植物抗性, 上调胁迫响应相关基因表达, 调节植物体内过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD)、多酚氧化酶 (PPO)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GSH) 和抗坏血酸过氧化物酶 (PPO) 的活性, 使重金属诱导的氧化压力下脂质过氧化丙二醛 (MDA) 的产生减少, 降低重金属胁迫下对植物的毒害作用^[86-87]。接种耐 Pb 微生物后, 袖珍椰子的过氧化氢酶 (CAT) 活性在 Pb^{2+} 浓度为 200 mg/L 时达到最大值, 为对照组的 1.33 倍; 凤尾蕨过氧化物酶 (POD) 活性在 Pb^{2+} 浓度为 400 mg/L 时是对照组的 2.64 倍; 袖珍椰子在 Pb^{2+} 浓度为 400 mg/L 时超氧化物歧化酶 (SOD) 活性是对照组的 1.53 倍, 植物-耐 Pb 微生物联合修复增强了植物的光合作用及对 Pb^{2+} 的富集作用, 提高了植物抗氧化酶系统的活性, 增强了植物对 Pb 的耐受力。

同时已有研究表明接种植物促生菌能够调控植物部分基因的表达。研究表明 AMF 在植物根际定植可以缓解重金属诱导的压力, 并且对部分植物基因的表达有重大影响, 这些基因编码的蛋白质可能参与重金属耐受和解毒, 目前关于 AMF 耐重金属机制分子基础方面的信息十分有限^[88-90]。Ouziad 等^[91]研究了重金属胁迫下 AMF 侵染番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 的差异基因表达, 无论是在重金属

含量特别高的自然土壤上还是添加 Cd 污染土壤上生长时, 接种 AMF 的植株比未接种 AMF 的对照, 能够更好地适应环境并生长良好。该实验被用来分析推测与重金属耐受性有关的基因的转录本形成, 通过 Northern 杂交分析表明, 番茄基因 *Lemt2* (编码不同的金属硫蛋白) 和 *LeNramp1* (编码广泛的重金属转运蛋白), 在没有 AMF 侵染植物的所有根组织中都有强烈的表达, 而这些基因在 AMF 侵染的植株根中的薄壁细胞中只有少数被表达, 侵染部位明显降低了该基因的转录水平。AMF 在根部定植可能将植物细胞中的重金属浓度降低到不足以诱导这些基因的表达水平。在含有被认为与缓解重金属胁迫有关的基因中, 一些基因在接触重金属时强烈表达, 并且通过与真菌共生而下调。例如在铜诱导下, 共生菌丝体中金属硫蛋白基因 (*BeG34*) 的表达上调, 在短时间和长时间的锌胁迫下, 海藻菌丝体中可能存在阳离子扩散促进因子家族 (CDF) 的锌转运蛋白基因 (*GintZnT1*) 的转录水平增加, 这表明该酶可能在保护锌胁迫中发挥作用^[92]。

3.4 根际微生物-植物根系共生系统在修复Pb污染土壤中的作用

微生物-植物根系共生系统是一种修复重金属的有效手段。一些根际微生物如植物根际促生菌、固氮菌、根瘤菌等具有改善植物营养, 促进植物生长、提高植株生物量和降低重金属对植物的毒害的作用^[93]。在重金属污染的土壤中, 微生物可以通过不同的方式促进植物的生长和土壤修复。豆科植物根瘤中的固氮菌可以增加 Pb 元素在植物体内的稳定性, 从而减少其向地上部分转移, 同时也有助于提高植物发育^[94]。AMF 与植物形成共生关系后, 能够帮助寄主吸收更多养分, 并限制有害金属向地上部分转移^[95-96]。此外, 在保护适当的土壤质地、防止淋溶以及将重金属转化为无毒性等方面也起到了积极作用^[97]。豆类植物进行土壤修复时还可与根瘤菌形成共生关系来促进氮素经济和提高土壤肥力以及作物产量^[98]。中华根瘤菌 (*Sinorhizobium meliloti*) 显著提高了紫花苜蓿的结瘤效率, 并增加了其对重金属的生物积累能力, 从而促进了土地恢复和潜在农业产出^[99]。Zhang 等^[100]在不同浓度 Pb

污染土壤中种植玉米 (*Zea mays* L.) 接种 AMF 后, 通过透射电子显微镜观察菌根后发现 Pb 主要积累在 AMF 的菌丝壁、菌丝内室、菌丝内室膜和液泡内室膜中。丛枝菌根固定 Pb 的能力可以减少 Pb 从土壤向根系的迁移, 从而减轻 Pb 对玉米的毒性。

由上述可以看出, 微生物-植物联合修复技术对土壤重金属污染的修复发挥着重要作用, 其主要机制作用如图 1 所示。

4 展望

重金属 Pb 污染土壤是一种严重的环境问题, 对人类健康和生态系统造成严重危害。传统的修复方法包括物理、化学和生物等多种手段, 但这些方法存在着高昂的成本、副作用大以及效果不稳定等缺点。因此, 微生物联合植物修复 Pb 污染土壤已成为备受关注的研究领域。而未来微生物联合植物修复重金属污染土壤应当着重从以下 4 个方面开

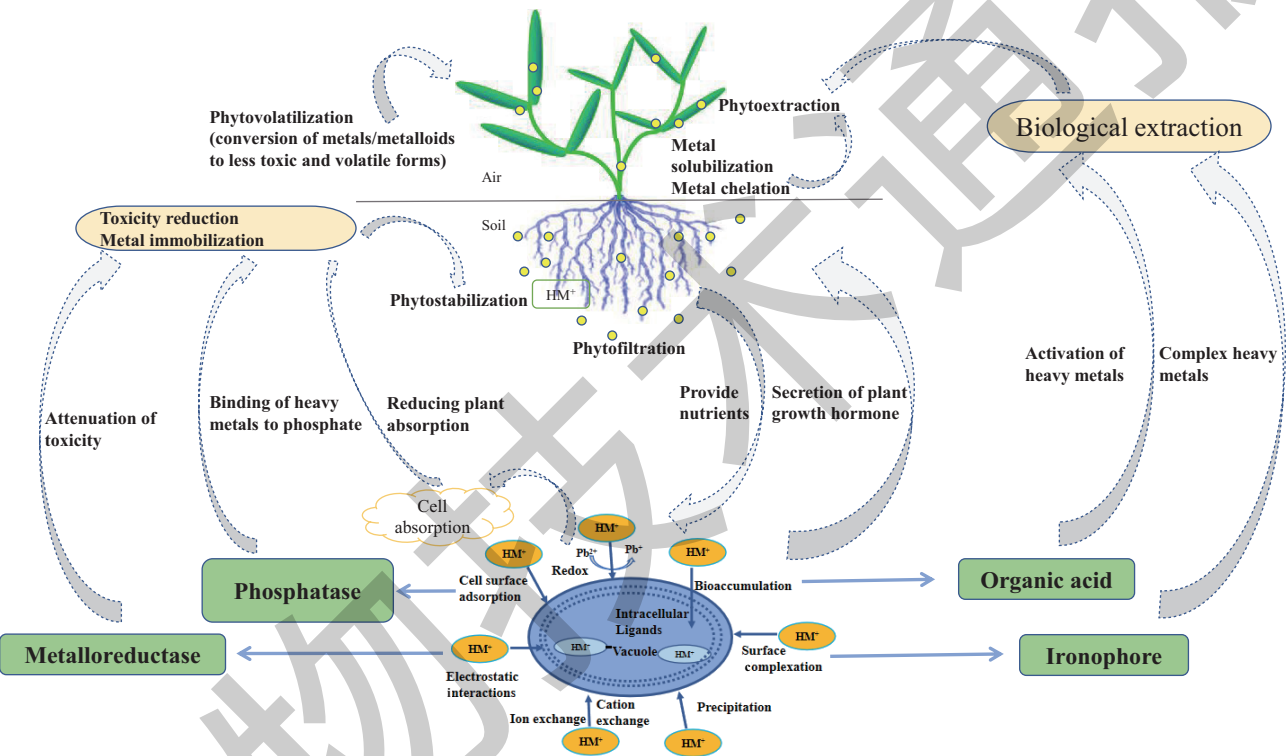


图 1 微生物-植物联合修复土壤重金属污染的机制

Fig. 1 Mechanism of microbial-plant combined remediation of soil heavy metal pollution

展: 一是, 深入研究微生物-植物互作机制。目前对于微生物-植物互作机制仍然存在很多未知之处, 在深入探索这方面内容时需要综合运用分子遗传学、基因组学和代谢组学等现代技术手段。二是, 优化菌株筛选。当前已经发现了许多具有降解或吸收能力的菌株, 但这些菌株适应性差、活性低下等问题也比较突出。今后需要加强对于优质菌株筛选工作, 并针对不同类型污染场地进行相应调整。三是, 探索新型修复材料。除了常规使用天然

植物外, 还可以尝试引入一些非天然材料如纳米材料进行修复工作。同时结合其他治理技术如电动力法和超声波处理法也值得进一步探讨。四是, 加强实践应用。虽然该技术已经在一定程度上取得成功, 但要真正推广起来仍需更多实践验证, 并建立完善评估体系。总之, 微生物联合植被治理重金属污染具有可持续性、高效率、低成本、易操作、安全环保等诸多优势, 在未来必将得到更广泛的推广与应用。

参考文献

- [1] Mahar A, Wang P, Ali A, et al. Challenges and opportunities in the phytoremediation of heavy metals contaminated soils: a review [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2016, 126: 111-121.
- [2] Khalid S, Shahid M, Niazi NK, et al. A comparison of technologies for remediation of heavy metal contaminated soils [J]. J Geochem Explor, 2017, 182: 247-268.
- [3] 环境保护部. 全国土壤污染状况调查公报 [EB/OL]. https://www.mee.gov.cn/gkml/sthjbgw/qt/201404/t20140417_270670.htm. 2014-04-17/2023-02-14.
Ministry of Environmental Protection. Report on the national general survey of soil contamination [EB/OL]. https://www.mee.gov.cn/gkml/sthjbgw/qt/201404/t20140417_270670.htm. 2014-04-17/2023-02-14.
- [4] 苏奇倩, 徐其静, 丁豪杰, 等. 微生物解磷特性及其 Pb 污染土壤修复应用 [J]. 环境科学与技术, 2020, 43 (12): 177-184.
Su QQ, Xu QJ, Ding HJ, et al. Microbial phosphate-solubilization and its application in lead-contaminated soils remediation [J]. Environ Sci & Technol, 2020, 43 (12): 177-184.
- [5] Majumder AK, Al Nayeem A, Islam M, et al. Critical review of lead pollution in Bangladesh [J]. J Health Pollut, 2021, 11 (31): 210902.
- [6] Velásquez L, Dussan J. Biosorption and bioaccumulation of heavy metals on dead and living biomass of *Bacillus sphaericus* [J]. J Hazard Mater, 2009, 167 (1/2/3): 713-716.
- [7] Gupta P, Rani R, Chandra A, et al. Potential applications of *Pseudomonas* sp. (strain CPSB21) to ameliorate Cr⁶⁺ stress and phytoremediation of tannery effluent contaminated agricultural soils [J]. Sci Rep, 2018, 8 (1): 4860.
- [8] Ma Y, Prasad MNV, Rajkumar M, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils [J]. Biotechnol Adv, 2011, 29 (2): 248-258.
- [9] Gavrilescu M. Enhancing phytoremediation of soils polluted with heavy metals [J]. Curr Opin Biotechnol, 2022, 74: 21-31.
- [10] Dhiman SS, Selvaraj C, Li JL, et al. Phytoremediation of metal-contaminated soils by the hyperaccumulator canola (*Brassica napus* L.) and the use of its biomass for ethanol production [J]. Fuel, 2016, 183: 107-114.
- [11] Mahajan P, Kaushal J. Role of phytoremediation in reducing cadmium toxicity in soil and water [J]. J Toxicol, 2018, 2018: 4864365.
- [12] Kaur P, Singh S, Kumar V, et al. Effect of rhizobacteria on arsenic uptake by macrophyte *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms [J]. Int J Phytoremediation, 2018, 20 (2): 114-120.
- [13] 陈明. 用微生物吸附重金属离子的实验研究 [D]. 沈阳: 东北大学, 2000.
Chen M. Experimental study on adsorption of heavy metal ions by microorganisms [D]. Shenyang: Northeastern University, 2000.
- [14] Ayangbenro AS, Babalola OO. A new strategy for heavy metal polluted environments: a review of microbial biosorbents [J]. Int J Environ Res Public Health, 2017, 14 (1): 94.
- [15] Tüzün İ, Bayramoğlu G, Yalçın E, et al. Equilibrium and kinetic studies on biosorption of Hg (II), Cd (II) and Pb (II) ions onto microalgae *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. J Environ Manag, 2005, 77 (2): 85-92.
- [16] Vijayaraghavan K, Yun YS. Bacterial biosorbents and biosorption [J]. Biotechnol Adv, 2008, 26 (3): 266-291.
- [17] Vieira RH, Volesky B. Biosorption: a solution to pollution? [J]. Int Microbiol, 2000, 3 (1): 17-24.
- [18] Gupta VK, Nayak A, Agarwal S. Bioadsorbents for remediation of heavy metals: current status and their future prospects [J]. Environ Eng Res, 2015, 20 (1): 1-18.
- [19] Lesmana SO, Febriana N, Soetaredjo FE, et al. Studies on potential applications of biomass for the separation of heavy metals from water and wastewater [J]. Biochem Eng J, 2009, 44 (1): 19-41.
- [20] Kang CH, Oh SJ, Shin Y, et al. Bioremediation of lead by ureolytic bacteria isolated from soil at abandoned metal mines in South Korea [J]. Ecol Eng, 2015, 74: 402-407.
- [21] Puyen ZM, Villagrasa E, Maldonado J, et al. Biosorption of lead and copper by heavy-metal tolerant *Micrococcus luteus* DE2008 [J]. Bioresour Technol, 2012, 126: 233-237.
- [22] Tunali S, Çabuk A, Akar T. Removal of lead and copper ions from aqueous solutions by bacterial strain isolated from soil [J]. Chem Eng J, 2006, 115 (3): 203-211.
- [23] Akar T, Tunali S, Kiran I. *Botrytis cinerea* as a new fungal biosorbent for removal of Pb (II) from aqueous solutions [J]. Biochem Eng J, 2005, 25 (3): 227-235.
- [24] Iqbal M, Edyvean RGJ. Biosorption of lead, copper and zinc ions on loofa sponge immobilized biomass of *Phanerochaete*

- chrysosporium* [J]. Miner Eng, 2004, 17 (2): 217-223.
- [25] Dursun AY, Uslu G, Cuci Y, et al. Bioaccumulation of copper (II), lead (II) and chromium (VI) by growing *Aspergillus niger* [J]. Process Biochem, 2003, 38 (12): 1647-1651.
- [26] Romera E, González F, Ballester A, et al. Comparative study of biosorption of heavy metals using different types of algae [J]. Bioresour Technol, 2007, 98 (17): 3344-3353.
- [27] Gupta VK, Rastogi A. Biosorption of lead from aqueous solutions by green algae *Spirogyra* species: Kinetics and equilibrium studies [J]. J Hazard Mater, 2008, 152 (1): 407-414.
- [28] Davis TA, Volesky B, Mucci A. A review of the biochemistry of heavy metal biosorption by brown algae [J]. Water Res, 2003, 37 (18): 4311-4330.
- [29] Holan ZR, Volesky B. Biosorption of lead and nickel by biomass of marine algae [J]. Biotechnol Bioeng, 1994, 43 (11): 1001-1009.
- [30] Dixit R, Wasiullah, Malaviya D, et al. Bioremediation of heavy metals from soil and aquatic environment: an overview of principles and criteria of fundamental processes [J]. Sustainability, 2015, 7 (2): 2189-2212.
- [31] Singh S, Kang SH, Mulchandani A, et al. Bioremediation: environmental clean-up through pathway engineering [J]. Curr Opin Biotechnol, 2008, 19 (5): 437-444.
- [32] Malik A. Metal bioremediation through growing cells [J]. Environ Int, 2004, 30 (2): 261-278.
- [33] Sahmoune M, Louhab K. Kinetic analysis of trivalent chromium biosorption by dead *Streptomyces rimosus* biomass [J]. Arabian J Science Engineering, 2010, 35 (2): 69-80.
- [34] Yang T, Chen ML, Wang JH. Genetic and chemical modification of cells for selective separation and analysis of heavy metals of biological or environmental significance [J]. Trac Trends Anal Chem, 2015, 66: 90-102.
- [35] Romero-González ME, Williams CJ, Gardiner PHE. Study of the mechanisms of cadmium biosorption by dealginated seaweed waste [J]. Environ Sci Technol, 2001, 35 (14): 3025-3030.
- [36] Li WW, Yu HQ. Insight into the roles of microbial extracellular polymer substances in metal biosorption [J]. Bioresour Technol, 2014, 160: 15-23.
- [37] Fang LC, Huang QY, Wei X, et al. Microcalorimetric and potentiometric titration studies on the adsorption of copper by extracellular polymeric substances (EPS), minerals and their composites [J]. Bioresour Technol, 2010, 101 (15): 5774-5779.
- [38] Kushwaha A, Hans N, Kumar S, et al. A critical review on speciation, mobilization and toxicity of lead in soil-microbe-plant system and bioremediation strategies [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2018, 147: 1035-1045.
- [39] Gabr RM, Hassan SHA, Shoreit AAM. Biosorption of lead and nickel by living and non-living cells of *Pseudomonas aeruginosa* ASU 6a [J]. Int Biodeterior Biodegrad, 2008, 62 (2): 195-203.
- [40] Mack C, Wilhelmi B, Duncan JR, et al. Biosorption of precious metals [J]. Biotechnol Adv, 2007, 25 (3): 264-271.
- [41] Maldonado J, Diestra E, Huang L, et al. Isolation and identification of a bacterium with high tolerance to lead and copper from a marine microbial mat in Spain [J]. Ann Microbiol, 2010, 60 (1): 113-120.
- [42] 李明明. 硫酸盐还原菌胞外聚合物与金属离子的交互作用 [D]. 合肥: 合肥工业大学, 2014.
- Li MM. Analysis of the interaction between heavy metal and EPS isolated from sulfate reducing bacteria [D]. Hefei: Hefei University of Technology, 2014.
- [43] Fang LC, Wei X, Cai P, et al. Role of extracellular polymeric substances in Cu (II) adsorption on *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas putida* [J]. Bioresour Technol, 2011, 102 (2): 1137-1141.
- [44] Braissant O, Decho AW, Dupraz C, et al. Exopolymeric substances of sulfate-reducing bacteria: interactions with calcium at alkaline pH and implication for formation of carbonate minerals [J]. Geobiology, 2007, 5 (4): 401-411.
- [45] Huang F, Wang ZH, Cai YX, et al. Heavy metal bioaccumulation and cation release by growing *Bacillus cereus* RC-1 under culture conditions [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2018, 157: 216-226.
- [46] Guibaud G, Bhatia D, D'Abzac P, et al. Cd (II) and Pb (II) sorption by extracellular polymeric substances (EPS) extracted from anaerobic granular biofilms: evidence of a pH sorption-edge [J]. J Taiwan Inst Chem Eng, 2012, 43 (3): 444-449.
- [47] Hebbar KP, Gueniot B, Heyraud A, et al. Characterization of exopolysaccharides produced by rhizobacteria [J]. Appl Microbiol Biotechnol, 1992, 38 (2): 248-253.
- [48] Çetinkaya Dönmez G, Aksu Z, Öztürk A, et al. A comparative study

- on heavy metal biosorption characteristics of some algae [J]. Process Biochem, 1999, 34 (9) : 885-892.
- [49] Aksu Z. Equilibrium and kinetic modelling of cadmium (II) biosorption by *C. vulgaris* in a batch system: effect of temperature [J]. Sep Purif Technol, 2001, 21 (3) : 285-294.
- [50] Guibaud G, van Hullebusch E, Bordas F. Lead and cadmium biosorption by extracellular polymeric substances (EPS) extracted from activated sludges: pH-sorption edge tests and mathematical equilibrium modelling [J]. Chemosphere, 2006, 64 (11) : 1955-1962.
- [51] Ozdemir G, Ozturk T, Ceyhan N, et al. Heavy metal biosorption by biomass of *Ochrobactrum anthropi* producing exopolysaccharide in activated sludge [J]. Bioresour Technol, 2003, 90 (1) : 71-74.
- [52] Bai J, Chao YQ, Chen YM, et al. The effect of interaction between *Bacillus subtilis* DBM and soil minerals on Cu (II) and Pb (II) adsorption [J]. J Environ Sci (China), 2019, 78: 328-337.
- [53] 陈志. 芽孢杆菌修复 Pb、铀和亚甲基蓝污染的相关机制研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2015.
- Chen Z. Bioremediation mechanism of lead, uranium and methylene blue by *Bacillus* [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2015.
- [54] Qiao WC, Zhang YH, Xia H, et al. Bioimmobilization of lead by *Bacillus subtilis* X3 biomass isolated from lead mine soil under promotion of multiple adsorption mechanisms [J]. R Soc Open Sci, 2019, 6 (2) : 181701.
- [55] Gamalero E, Fracchia L, Cavaletto M, et al. Characterization of functional traits of two fluorescent pseudomonads isolated from basidiomes of ectomycorrhizal fungi [J]. Soil Biol Biochem, 2003, 35 (1) : 55-65.
- [56] Xing YH, Tan SX, Liu S, et al. Effective immobilization of heavy metals via reactive barrier by rhizosphere bacteria and their biofilms [J]. Environ Res, 2022, 207: 112080.
- [57] 刘瑞霞, 汤鸿霄, 劳伟雄. 重金属的生物吸附机理及吸附平衡模式研究 [J]. 化学进展, 2002, 14 (2) : 87-92.
- Liu RX, Tang HX, Lao WX. Advances in biosorption mechanism and equilibrium modeling for heavy metals on biomaterials [J]. Prog Chem, 2002, 14 (2) : 87-92.
- [58] Cason ED, Williams PJ, Ojo E, et al. Hexavalent chromium bioreduction and chemical precipitation of sulphate as a treatment of site-specific fly ash leachates [J]. World J Microbiol Biotechnol, 2017, 33 (5) : 88.
- [59] Seshadri S, Saranya K, Kowshik M. Green synthesis of lead sulfide nanoparticles by the lead resistant marine yeast, *Rhodospiridium diobovatum* [J]. Biotechnol Prog, 2011, 27 (5) : 1464-1469.
- [60] Li A, Zhou C, Liu ZL, et al. Direct solid-state evidence of H₂-induced partial U (VI) reduction concomitant with adsorption by extracellular polymeric substances (EPS) [J]. Biotechnol Bioeng, 2018, 115 (7) : 1685-1693.
- [61] Hu Q, Guo CX, Sun DZ, et al. Extracellular polymeric substances induced porous polyaniline for enhanced Cr (VI) removal from wastewater [J]. ACS Sustainable Chem Eng, 2017, 5 (12) : 11788-11796.
- [62] Senko JM, Zhang GX, McDonough JT, et al. Metal reduction at low pH by a *Desulfohalobium* species: implications for the biological treatment of acidic mine drainage [J]. Geomicrobiol J, 2009, 26 (2) : 71-82.
- [63] Govarthanan M, Lee KJ, Cho M, et al. Significance of autochthonous *Bacillus* sp. KK1 on biomineralization of lead in mine tailings [J]. Chemosphere, 2013, 90 (8) : 2267-2272.
- [64] Mire CE, Tourjee JA, O'Brien WF, et al. Lead precipitation by *Vibrio harveyi*: evidence for novel quorum-sensing interactions [J]. Appl Environ Microbiol, 2004, 70 (2) : 855-864.
- [65] Park JH, Bolan N, Megharaj M, et al. Concomitant rock phosphate dissolution and lead immobilization by phosphate solubilizing bacteria (*Enterobacter* sp.) [J]. J Environ Manag, 2011, 92 (4) : 1115-1120.
- [66] Naik MM, Dubey SK. Lead-enhanced siderophore production and alteration in cell morphology in a Pb-resistant *Pseudomonas aeruginosa* strain 4EA [J]. Curr Microbiol, 2011, 62 (2) : 409-414.
- [67] Borremans B, Hobman JL, Provoost A, et al. Cloning and functional analysis of the *pbr* lead resistance determinant of *Ralstonia metallidurans* CH34 [J]. J Bacteriol, 2001, 183 (19) : 5651-5658.
- [68] 姚倩, 朱晓丽, 李梦. 一株解磷菌 ID-a 修复重金属污染土壤效应分析 [J]. 化学工程, 2016, 44 (7) : 6-10.
- Yao Q, Zhu XL, Li M. The effect analysis of heavy metal contaminated soil by an phosphate-solubilizing bacteria ID-a [J]. Chem Eng China, 2016, 44 (7) : 6-10.

- [69] Wu CH, Wood TK, Mulchandani A, et al. Engineering plant-microbe symbiosis for rhizoremediation of heavy metals [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2006, 72 (2) : 1129-1134.
- [70] Van Aken B, Tehrani R, Schnoor JL. Endophyte-assisted phytoremediation of explosives in poplar trees by methylobacterium populi BJ001T [M] // *Endophytes of Forest Trees*. Dordrecht: Springer, 2011: 217-234.
- [71] Shim H, Chauhan S, Ryoo D, et al. Rhizosphere competitiveness of trichloroethylene-degrading, poplar-colonizing recombinant bacteria [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2000, 66 (11) : 4673-4678.
- [72] 杨露, 辛建攀, 田如男. 根际微生物对植物重金属胁迫的缓解作用及其机理研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2022, 38 (3) : 213-225.
- Yang L, Xin JP, Tian RN. Research progress in the mitigative effects of rhizosphere microorganisms on heavy metal stress in plants and their mechanisms [J]. *Biotechnol Bull*, 2022, 38 (3) : 213-225.
- [73] Akiyama K, Matsuzaki KI, Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Nature*, 2005, 435 (7043) : 824-827.
- [74] Glick BR, Penrose DM, Li JP. A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth-promoting bacteria [J]. *J Theor Biol*, 1998, 190 (1) : 63-68.
- [75] Rajkumar M, Freitas H. Influence of metal resistant-plant growth-promoting bacteria on the growth of *Ricinus communis* in soil contaminated with heavy metals [J]. *Chemosphere*, 2008, 71 (5) : 834-842.
- [76] 姬文秀, 李虎林, 冷雪, 等. 产 ACC 脱氨酶人参内生细菌的分离和促生特性分析 [J]. *吉林农业大学学报*, 2019, 41 (2) : 168-174.
- Ji WX, Li HL, Leng X, et al. Isolation and promoting growth properties of endophytic bacteria producing ACC deaminase of *Panax ginseng* [J]. *J Jilin Agric Univ*, 2019, 41 (2) : 168-174.
- [77] Liu ZF, Ge HG, Li C, et al. Enhanced phytoextraction of heavy metals from contaminated soil by plant Co-cropping associated with PGPR [J]. *Water Air Soil Pollut*, 2015, 226 (3) : 29.
- [78] Saleem M, Naeem Asghar H, Ahmad Zahir Z, et al. Evaluation of lead tolerant plant growth promoting rhizobacteria for plant growth and phytoremediation in lead contamination [J]. *Rev Int Contam Amb*, 2019, 35 (4) : 999-1009.
- [79] Shabaan M, Asghar HN, Akhtar MJ, et al. Role of plant growth promoting rhizobacteria in the alleviation of lead toxicity to *Pisum sativum* L [J]. *Int J Phytoremediation*, 2021, 23 (8) : 837-845.
- [80] Bolan NS, Adriano DC, Naidu R. Role of phosphorus in (Im) mobilization and bioavailability of heavy metals in the soil-plant system [J]. *Rev Environ Contam Toxicol*, 2003, 177: 1-44.
- [81] Szuba A, Karliński L, Krzesłowska M, et al. Inoculation with a Pb-tolerant strain of *Paxillus involutus* improves growth and Pb tolerance of *Populus × canescens* under *in vitro* conditions [J]. *Plant Soil*, 2017, 412 (1) : 253-266.
- [82] 李益斌. 解磷菌改良典型重金属污染土壤的应用研究 [D]. 北京: 北京有色金属研究总院, 2018.
- Li YB. Applied research on improvement of typical heavy metal contaminated soils using phosphate-solubilizing bacteria [D]. Beijing: General Research Institute for Nonferrous Metals, 2018.
- [83] 傅晓萍, 豆长明, 胡少平, 等. 有机酸在植物对重金属耐性和解毒机制中的作用 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34 (11) : 1354-1358.
- Fu XP, Dou CM, Hu SP, et al. A review of progress in roles of organic acids on heavy metal resistance and detoxification in plants [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34 (11) : 1354-1358.
- [84] 施积炎, 陈英旭, 林琦, 等. 根分泌物与微生物对污染土壤重金属活性的影响 [J]. *中国环境科学*, 2004, 24 (3) : 316-319.
- Shi JY, Chen YX, Lin Q, et al. The influence of root exudates and microbe on heavy metal activity in contaminated soil [J]. *China Environ Sci*, 2004, 24 (3) : 316-319.
- [85] 姚洁, 鲍立宁, 姜宇, 等. 植物-耐 Pb 微生物联合修复 Pb 污染土壤研究 [J]. *山东理工大学学报: 自然科学版*, 2022, 36 (4) : 7-13.
- Yao J, Bao LN, Jiang Y, et al. Research on the joint repair of lead-contaminated soil by plant-lead-resistant microorganisms [J]. *J Shandong Univ Technol Nat Sci Ed*, 2022, 36 (4) : 7-13.
- [86] Kotoky R, Pandey P. Plant-microbe symbiosis as an instrument for the mobilization and removal of heavy metals from contaminated soils-A realistic approach [J]. *Curr Biotechnol*, 2018, 7 (2) : 71-79.
- [87] 郭军康, 董明芳, 丁永祯, 等. 根际促生菌影响植物吸收和转运重金属的研究进展 [J]. *生态环境学报*, 2015, 24 (7) :

- 1228-1234.
- Guo JK, Dong MF, Ding YZ, et al. Effects of plant growth promoting rhizobacteria on plants heavy metal uptake and transport: a review [J]. *Ecol Environ Sci*, 2015, 24 (7): 1228-1234.
- [88] Hall JL. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53 (366): 1-11.
- [89] Rivera-Becerril F, van Tuinen D, Martin-Laurent F, et al. Molecular changes in *Pisum sativum* L. roots during arbuscular mycorrhiza buffering of cadmium stress [J]. *Mycorrhiza*, 2005, 16 (1): 51-60.
- [90] Repetto O, Bestel-Corre G, Dumas-Gaudot E, et al. Targeted proteomics to identify cadmium-induced protein modifications in *Glomus mosseae*-inoculated pea roots [J]. *New Phytol*, 2003, 157 (3): 555-567.
- [91] Ouziad F, Hildebrandt U, Schmelzer E, et al. Differential gene expressions in arbuscular mycorrhizal-colonized tomato grown under heavy metal stress [J]. *J Plant Physiol*, 2005, 162 (6): 634-649.
- [92] 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 Genetics & Biology*, 2005, 42 (2): 130-140.
- [93] 江春玉. 植物促生细菌提高植物对 Pb、镉的耐受性及富集效应研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2008.
- Jiang CY. The effects of plant-growth promoting bacteria on promoting lead and cadmium tolerance and accumulation of plants [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008.
- [94] Dary M, Chamber-Pérez MA, Palomares AJ, et al. “in situ” phytostabilisation of heavy metal polluted soils using *Lupinus luteus* inoculated with metal resistant plant-growth promoting rhizobacteria [J]. *J Hazard Mater*, 2010, 177 (1/2/3): 323-330.
- [95] Wang YH, Wang MQ, Li Y, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and nitrogen uptake of *Chrysanthemum morifolium* under salt stress [J]. *PLoS One*, 2018, 13 (4): e0196408.
- [96] Janeeshma E, Puthur JT. Direct and indirect influence of arbuscular mycorrhizae on enhancing metal tolerance of plants [J]. *Arch Microbiol*, 2020, 202 (1): 1-16.
- [97] Sarathambal C, Khankhane PJ, Gharde Y, et al. The effect of plant growth-promoting rhizobacteria on the growth, physiology, and Cd uptake of *Arundo donax* L. [J]. *Int J Phytoremediation*, 2017, 19 (4): 360-370.
- [98] Naem M, Shabbir A, Ali Ansari A, et al. Hyacinth bean (*Lablab purpureus* L.) -An underutilised crop with future potential [J]. *Sci Hortic*, 2020, 272: 109551.
- [99] Palma F, López-Gómez M, Tejera NA, et al. Salicylic acid improves the salinity tolerance of *Medicago sativa* in symbiosis with *Sinorhizobium meliloti* by preventing nitrogen fixation inhibition [J]. *Plant Sci*, 2013, 208: 75-82.
- [100] Zhang HH, Tang M, Chen H, et al. Effect of inoculation with AM fungi on lead uptake, translocation and stress alleviation of *Zea mays* L. seedlings planting in soil with increasing lead concentrations [J]. *Eur J Soil Biol*, 2010, 46 (5): 306-311.

(责任编辑 高洁)