



植物-微生物共生系统功能强化及其在降污固碳中的作用

郑彤, 周启星, 欧阳少虎*

南开大学环境科学与工程学院/南开大学碳中和交叉科学中心, 环境污染过程与基准教育部重点实验室, 天津 300350

* 联系人, E-mail: ouyangshaohu@nankai.edu.cn

2023-05-17 收稿, 2023-06-29 修回, 2023-06-30 接受, 2023-07-12 网络版发表

国家重点研发计划(2019YFC1804100)、国家自然科学基金(U1906222, 42107306)、中国博士后科学基金面上项目(2020M680867)和中国博士后科学基金站中特别资助项目(2023T160338)资助

摘要 植物不仅为细菌等土壤微生物提供了丰富的生态位, 还通过光合作用等固碳途径和合成代谢过程最终转化为土壤有机质, 成为微生物可利用的碳源. 相反, 土壤微生物可以作为去除污染物的生物催化剂, 也能帮助植物吸收氮、磷等营养物质. 因此, 植物-微生物共生系统具有降污固碳双重作用. 本文围绕植物-微生物共生系统降解污染物和固定二氧化碳的两大生态功能, 系统梳理了共生系统三个要素之间的相互作用关系. 从植物、微生物和二者共生关系三个角度归纳了共生系统的污染修复途径, 总结了植物和微生物的固碳机制. 同时也分析了土壤中重金属和有机污染物对植物固碳过程造成的不利影响. 本文最后对未来植物和土壤微生物在降污和固碳方面的研究进行了展望, 旨在促进土壤污染的研究与治理, 改善土壤生态系统的固碳功能.

关键词 土壤健康, 植物-微生物相互作用, 共生系统, 土壤污染, 固碳

土壤生态系统不仅可以调节养分和能量的流动模式(如碳封存和养分循环等), 还可作为作物生产的媒介. 同时为地球上大多数物种提供栖息地, 在保证生态系统功能和人类社会方面发挥着重要作用^[1,2]. 因此, 改进和保持土壤生态系统健康是可持续农业发展的关键^[3,4]. 然而, 农药、有机溶剂、药品和其他化学品的广泛使用导致了重金属和有机污染物在全球土壤生态系统中广泛分布, 严重威胁土壤健康^[5,6]. 研究表明, 欧盟有280万个场地可能受到土壤污染^[7], 而在中国19%的农业土壤含有有害污染物, 其含量超过环境质量标准^[8].

土壤中还含有地球上最多和最复杂的微生物组, 其中, 细菌最丰富(占总生物量的15%), 真菌(2%)和古菌(1%)的生物量也大于动物(0.3%)^[9]. 土壤核心微生物群为植物宿主提供了健康保障, 包括促进生长、营养吸收、胁迫耐受和抵抗病原体^[10,11]. 特别地, 根系污染

物降解细菌可以与植物建立有益的相互作用, 加强植物对污染物的降解^[1~12]. 植物及其相关微生物群落之间的相互作用不是单向的. 植物为土壤微生物提供了栖息场所和生态位^[13], 同时植物通过光合作用从大气中将CO₂转化为生物质(有机碳), 最终微生物通过根系分泌物和凋落物分解转化为可用于根微生物的碳^[14,15]. 总之, 土壤微生物可与植物形成复杂的共生关系, 在固碳、污染修复以及保持土壤健康方面发挥着重要作用. 然而, 单一的植物/微生物污染修复性能不稳定, 有机污染物的去除效率因其浓度和类型而异, 植物的生存能力因季节和种植种类而异, 修复效率还会受到微生物群落类型的影响^[16,17]. 所以, 需要通过植物-微生物共生系统增强生物修复法的性能. 如紫花苜蓿和单一菌株热带假单胞菌(*Paraburkholderia tropica* WTPI1)对柴油燃料碳氢化合物, 包括C₁₀~C₂₅正构烷烃、支链烷烃、环烷烃和芳香烃的降解效率高达96%^[18].

引用格式: 郑彤, 周启星, 欧阳少虎. 植物-微生物共生系统功能强化及其在降污固碳中的作用. 科学通报, 2023, 68: 3155–3171

Zheng T, Zhou Q X, Ouyang S H. Enhancing function of plant-microbial symbiosis for pollution mitigation and carbon sequestration (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 3155–3171, doi: [10.1360/TB-2023-0475](https://doi.org/10.1360/TB-2023-0475)

因此,本文系统梳理了植物和微生物降污和固碳的代表性研究成果,探讨了植物-微生物共生系统三个要素(植物、核心微生物群落和土壤结构)之间的作用关系.全面深入地总结了植物和微生物以及它们的共生系统污染修复(植物提取、植物挥发、植物稳定化和根际微生物强化等)和固碳(叶片光合、体内转化和体外胞外酶改性)的途径和机理.此外,还考察了污染物对植物-微生物共生系统固碳作用的影响.最后对该领域的研究空白及未来研究方向做出展望.

1 植物-微生物共生系统的构建

生态系统功能受到生产者、消费者和分解者的集体活动影响.植物和土壤微生物作为陆地生态系统的主要生产者和分解者是生态系统功能的两个主要驱动因素.因此,土壤健康与植物-微生物系统具有密切联系.本章从植物-微生物系统的核心微生物群落,土壤结构与性质对微生物的驱动作用以及植物和土壤微生物的相互作用三个方面详细探讨了构建植物-微生物共生系统的三个要素.

1.1 核心微生物群落

近年来,随着高通量测序技术的快速发展,极大地扩展了存在于植物体内和植物表面以及周围环境中的微生物库.微生物群落在植物根上茁壮成长,最终成为根际微生物(表S1).植物微生物群包括有益的、中性的和致病性的微生物.其中,一些有益微生物群落已被证明可以促进植物生长、养分吸收和病原体抗性,这些有益的微生物通过抑制病原体的入侵帮助植物从土壤中获取养分而有益于植物的生长^[19].尽管不同地点和环境下的土壤微生物库存在差异,但在植物根际有一个亚群不受空间、时间和植物基因型的影响,被定义为核心微生物^[20].核心微生物群来自同一宿主物种的所有个体所共有的微生物,其位于动植内部(如动物肠道)和外部(如植物根际).这些核心微生物具有较高的定殖、养分获取和抗性能力^[21].核心微生物中的关键微生物类群还会携带与宿主健康相关的功能基因^[22].对于不同的作物种类(如水稻、拟南芥、小麦、大豆和甘蔗等)核心微生物属相同,均为假单胞菌属、农杆菌属、甲基杆菌属、鞘单胞菌属、欧文氏菌属、枝孢菌属、盾壳霉属、树脂菌属和镰刀菌属等^[23].其中根瘤菌目(Rhizobiales)和假单胞菌目(Pseudomonadales)不仅是核心微生物群落的一部分(平均相对丰度5%

~17%)^[24],而且代表了一个常见的植物核心微生物群落.在核心微生物群中,少数成员,如“枢纽微生物”,可以通过与宿主或其他微生物物种的强烈生物相互作用而影响群落结构^[25].虽然发现了许多宿主物种的核心微生物群,但是当核心微生物群与各自的宿主物种相互作用时,这些核心微生物群是如何发生变化的有待进一步研究.

1.2 土壤结构与性质驱动微生物群落变化

土壤微生物群在农业生态系统中发挥关键作用,决定土壤肥力、作物生产力和耐受性.因此,了解微生物群落在土壤性质和结构驱动下的微生物过程尤为重要.其中,干旱和湿润条件对土壤微生物群落组成影响较大.研究发现,随着夏季土壤逐渐干燥,土壤中潜在活跃的细菌群落发生了显著变化,酸杆菌和放线菌是目前最丰富和潜在活跃的类群,并且相对丰度变化最大^[26].当土壤湿度恢复后的几个小时内,土壤微生物恢复到干燥前的组成,细菌*rpoB*基因的转录表达持续增加,反映了土壤微生物快速的活性恢复^[26].干旱可以通过降低土壤孔隙连通性进而降低土壤含水率,改变养分的有效性和流动性,从而对微生物群落产生间接影响.植物干旱时期还会改变其根系分泌物的丰度和组成.例如,植物受到干旱胁迫后也可以大量分泌生物硝化抑制剂,土壤中 NH_4^+ 水平较高,同时氨氧化细菌(AOB)的丰度增加^[27].此外,研究人员还探究了土壤结构对微生物群落的影响.

土壤颗粒(包括团聚体)粒径和孔隙分布是区别不同结构类型土壤的重要指标.不同粒径土壤它们的团聚体化学组分、有机质分解能力、离子交换能力、表面活性和吸附性能不同.小的微团聚逐渐组装成更大的团聚体,由真菌、根或衍生有机物的有机矿物复合物结合在一起共同构成了土壤中结构-功能关系的基本单位.绝大多数土壤微生物与土壤颗粒相互连接栖息在团聚体中,因此土壤结构通过影响氧气扩散、水流、有机质和养分有效性进而影响土壤微生物的生境条件^[28].一般来说,较小粒径的土壤颗粒含有更多数量(每种粒径级增加约10倍)和多样化(高达48%~52%)的细菌、古生菌或真菌载体,因为黏土颗粒可优先与土壤团聚体结合,这反过来又有助于土壤微生物与黏土颗粒相互作用^[29].此外,不同粒径的土壤团聚体中酶活性不同(除亮氨酸氨基肽酶、 α -葡萄糖苷酶和硫酸酯酶),进而,不同粒径的土壤中碳氮磷包括污染物的转化速率不同^[30].

土壤孔隙存在于大团聚体之间和微团聚体之间,但在大团聚体内部和微团聚体内部孔隙大小逐级递减^[31]。这种孔隙分布决定了土壤微生物群落分布,例如,原生生物、小线虫和真菌栖息在微聚集体之间的孔隙中,细菌和古生菌分布在微聚集体内部的孔隙中^[31]。

微团聚体和大团聚体的分布会影响土壤性质,包括有机碳含量,含水率和生态位可用性。小团聚体可以随物理孔结构,团聚体之间的连通性和含水量而变化,从而为微生物提供了空间异质的生态位。Heckman等人^[32]的研究表明,土壤水分有效性可调节矿物结合态有机质(MAOM)浓度和持久性,湿度较高的土壤有利于根系和输入物与矿物表面的相互作用,MAOM浓度和持久性增加,而微生物衍生的土壤有机质(SOM)在土壤中积累会使真菌具有较高丰度和微生物生物量。除了土壤粒径和孔隙分布外,土壤空间尺度(土壤区块)在塑造土壤微生物群落方面具有重要意义,超越了空间距离和季节变化。其中,原生生物多样性在非根际土壤中最高,而在根系土中最低^[33]。Ling等人^[34]指出,对于细菌,如变形菌门和拟杆菌门,在根际以较高的相对丰度存在,而古菌,如泉古菌门、广古菌门和奇古菌门在根际以较低的相对丰度存在,根际土壤与非根际土壤中真菌门的相对丰度没有差异。对于特定的土壤生态系统而言,在种植禾本科、豆科、茄科和葫芦科的农业非根际土壤中,微生物的 α 多样性指数都显著高于根际土壤。但是,在草地和森林生态系统中,土壤和根际物种丰富度和物种多样性没有显著差异^[34]。此外,Starke等人^[35]利用蛋白质组学技术揭示了3种不同区块的温带针叶林土壤(根际土、根系土和凋落物)碳和氮循环中细菌和真菌之间的生态位差异。3种区块土壤中细菌数量占主导地位,但是在凋落物中真核生物特别是变形杆菌、放线杆菌和不动杆菌这些优势细菌门占比较低,担子菌门和子囊菌门的比例较高。古生菌蛋白质在根系和根际土壤中含量最高,相对蛋白质丰度分别为0.2%和0.1%,而在凋落物中仅为0.01%~0.03%。综上所述,土壤微生物群落变化在很大程度上取决于土壤性质与结构,包括土壤区块(根际土、根系土和非根际土)和粒径与孔隙的变化。因此,在后续的研究中土壤特征与微生物生存和功能(特别是调节气候和降解污染物)之间的关系是进一步研究的重点。

1.3 植物与微生物的交互作用

植物为包括细菌、真菌、原生生物、线虫和病毒

(土壤微生物群)在内的多种微生物的生长和增殖提供了大量的生态位。大多数土壤-植物-微生物的相互作用发生在植物根系,如图1所示。

根际是土壤微生物组和植物根系分泌物之间相互作用的“热点”区域,根系分泌物包括初级代谢产物和次级代谢产物,如糖、有机酸、氨基酸和黏液等。在植物生长过程中释放到根际的代谢产物对塑造土壤微生物群落具有重要作用,使其能够根据生境条件塑造其根内和周围的微生物群落。其中,三萜类化合物作为结构多样的代谢产物可以选择性地调节拟南芥根部细菌微生物组。Huang等人^[37]解析了拟南芥中形成基因簇的三萜合成遗传网络,发现该网络的关键基因在植物根系特异表达,可以合成50多种未知的根系化合物。与不能合成三萜的水稻和小麦相比,52%拟南芥特异的根系细菌种类被三萜合成基因显著调控。同时根系细菌可以特异性修饰和利用三萜化合物。生长在复杂环境中的植物通常面临着非生物和生物胁迫,因此,有必要研究胁迫因素对根际微生物群的影响。Sundaresan课题组^[38]研究表明,在干旱胁迫下,水稻根系微生物的相对丰度增加,表现出这种瞬时富集的操作分类单元(OTUs)主要属于放线菌门、宝石单核菌门和氯氟灵菌门。在重新浇水后,根系群落的组成仍发生变化,干旱胁迫破坏了植物根系定殖微生物时间序列,永久性地改变了根微生物群的正常演替趋势。根系微生物还会与植物形成复杂的共生关系,在促进植物在自然环境中的生产力和健康方面发挥着重要作用^[23]。在自然环境中,植物健康和生存依赖于植物根系和土壤微生物种群之间物理化学信号的交换。贪噬菌属(*Variovorax*)会诱导18个基因的共同表达,其中17个基因与根尖相关功能的基因共表达,剩下的基因GH3.2编码吲哚-3-乙酸酰胺合成酶,它能够合成过量的植物激素生长素从而控制植物的激素水平^[39]。所以信号干扰形成了细菌和植物的通讯网络,对维持根的生长发育至关重要。

2 植物-微生物共生系统污染修复途径

根际是一个营养丰富、含有更多的微生物并且代谢更活跃。植物根系分泌物为细菌提供了丰富的生态位,同时细菌可以作为去除污染物的生物催化剂^[12]。因此,微生物修复在环境修复领域拥有巨大的应用前景,而植物修复也可以通过合适的植物-微生物共生关系来刺激提升修复效率,如植物-内生菌或植物-根际微生物。为了更好地理解植物-微生物共生系统在污

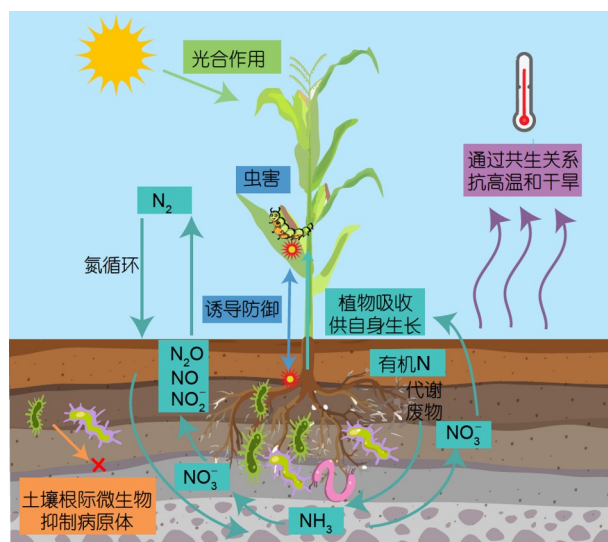


图1 (网络版彩色)植物-微生物共生系统中的相互作用过程,包括植物光合作用,土壤微生物介导的氮循环和植物微生物之间的互利共生关系^[22-36]

Figure 1 (Color online) Interactions process in plant-microbial symbiotic systems, including photosynthesis, nitrogen cycle mediated by soil microbiome, and the mutually-beneficial symbiosis relationship between plants and microorganisms^[22-36]

染场地修复中的应用,本节综述了植物-微生物共生系统对重金属和有机物污染土壤的修复途径(图2)。

2.1 植物提取、挥发和稳定化

植物修复是修复受污染土壤的一种低成本高效益方法(表S2)。该方法已成功应用于黑麦草和拟南芥对重金属或有机污染物的土壤修复^[43,44]。通常,污染物进入土壤后通过植物提取、挥发和稳定化过程从土壤中去。植物提取指的是通过植物根吸收污染物,并将其转移到可收获的植物部位中(例如枝条),这种植物通常被称为超积累植物。污染物一般通过植物根的外表皮细胞被根系吸收,但是它们进入细胞的途径和效率存在显著差异。例如,Cr(VI)具有较高的水溶性和跨膜效率,比Cr(III)更容易被植物吸收^[45]。污染物从根到地上部分的迁移是控制其在地上部分积累的关键步骤。不同污染物的迁移速率不同,一般Cr的迁移率比Hg、Cd和As等其他金属低,说明Cr主要在植物根部积累^[46]。土壤污染物从根组织向地上部的运输是通过共质体途径进行的,包括三个过程:(1)进入根内表皮细胞;(2)通过共质体运输到中柱;(3)释放到木质部。最终,污染物通过木质部导管向茎、叶、花和果实的顶端运输,从而被植物代谢或者稳定在植物体内或挥发到大气中。

植物挥发是指利用植物吸收污染土壤中的污染物,并将其转化为挥发性形式,然后从茎/干和叶挥发转移到大气中,是最具争议的植物修复过程。Mirza等人^[47]测得芦竹(*Arundo donax* L)挥发物中砷(As)的浓度,发现As的总挥发率随营养土壤中砷浓度增加而降低,当As浓度为50、100、300、600和1000 $\mu\text{g/L}$, As的挥发率分别为19.34%、18.9%、22%、11.35%和7.2%。在添加As后对*Arundo donax* L叶片的DNA甲基化状态有较大影响,As(III)-S-腺苷甲硫氨酸甲基转移酶可以催化As(III)形成大量甲基化中间体(DMAV和TMAO),TMAV^{III}气体作为最终产物从植物体内挥发^[48]。

植物稳定化或植物固定化是指利用耐受金属植物固定土壤中的污染物,以降低其生物利用度,防止污染物进入地下水和食物链。在这个过程中,金属会与有机化合物络合,吸附到根部表面,以及积聚到根组织中,发生的作用有吸附、沉淀、络合和氧化还原等。Radziemska等人^[49]使用固定化指数(IMi)评估了三种矿物改良剂(硅藻土、白云石和多水高岭石)辅助植物稳定化方法对含有多种重金属(即Cd、Cr、Cu、Ni、Pb和Zn)的军事用地修复后重金属的有效性。IMi是改良土壤中重金属的迁移因子(可交换组分的百分比)与该重金属在未改良土壤中的迁移因子之比。IMi值越低,重金属在土壤中的固定效果越好。结果表明,白云石是固定土壤中多种重金属最有效的改良剂(IMi 0.30~0.79),尤其是对Cu和Cr的固定化效果最好。高岭石比硅藻土能更有效地固定重金属,特别是对Cu、Ni、Zn和Cd。

2.2 根际微生物过程

许多化学物质可以被植物吸收,并且没有植物毒性。然而,有些化学物质毒性太大或不溶于水(例如,2,4,6-三硝基甲苯),并不适用植物修复^[40]。对于毒性强的污染物(如As)会造成植物重量损失、根系与地上部分枯萎和发育不良、叶片褪绿和坏死、叶片卷曲和水分流失等。对于土壤中许多中性疏水化学物质的修复主要是通过细菌在根际发生的。通过添加可以抵抗和降低污染物毒性的本土和外源微生物或从受污染的土壤中分离出本地微生物,并重新接种回受污染土壤中,在厌氧或好氧条件下通过微生物(例如,假单胞菌、碱性菌、红球菌和分枝杆菌)的代谢过程将有机污染物转化为无毒产物和矿物质。通过微生物强化可以显著提高土壤有机污染物的降解。Xu等人^[50]通过使用麦卡提菌株CG1(*D. mccartyi* strains CG1)和TZ50(*D. mccartyi*

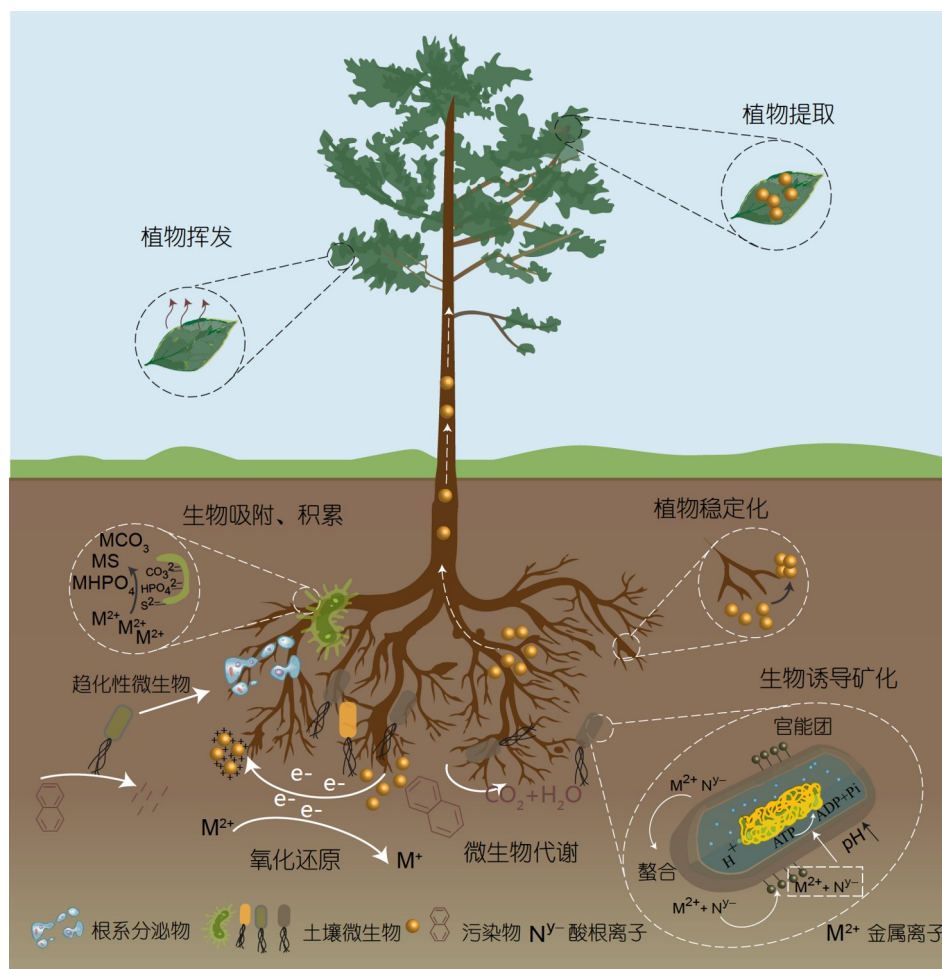


图2 (网络版彩色)植物-微生物共生系统与污染物相互作用模式示意图,包括植物挥发、植物提取、植物稳定化、生物还原/氧化、生物吸附、生物累积和生物诱导矿化^[40-42]

Figure 2 (Color online) Schematic diagram of plant-microbial symbiotic systems interactions with pollutant, including phytovolatilization, phytoextraction, phytostabilization, bio-oxidation-reduction, biosorption, bioaccumulation and induced biomineralization^[40-42]

strains TZ50)去除土壤中多溴二苯醚。在没有生物强化的对照组中,内源微生物群(细胞密度为 $1.0 \times 10^5 \sim 1.4 \times 10^7$ cells/mL)仅将多溴二苯醚部分脱溴为三溴和四溴二苯。通常,多溴联苯醚脱溴的速率和能力(溴原子/多溴二苯醚)随着CG1细胞密度的增加而增加,当 6.8×10^6 个/mL CG1脱溴达到最佳性能,约90%的多溴二苯醚脱溴为二苯醚,中间产物无积累。此外,外源微生物和土壤内源微生物也可协同促进污染土壤的修复效率。Zhou等人^[51]以菲为唯一碳源的污染土壤和污泥样混合物中分离到一株厌氧芽孢杆菌(*Bacillus* PheN7)。然后将厌氧菌株与硝酸盐一起接种到菲污染土壤中,研究了厌氧生物强化的修复效率。厌氧强化组菲的平均去除率为93.56%,远高于自然降解组(84.64%)和生物刺激组(单独加硝酸盐, 71.14%)。外源微生物往往在接种

到污染土壤中往往会成为优势菌属相对丰度会提高,土壤微生物群落丰富度会降低。

微生物强化对于土壤重金属污染也有很好的去除效果。研究表明,当鞘氨醇单胞菌(*Sphingobium* SA2)和无菌营养肉汤一起添加到土壤中时,土壤中的汞去除率提高(65%)。当土壤pH为中性或有机质含量较低时,更多的汞以生物可利用的形式存在,易于挥发^[52]。针对土壤金属/类金属污染还可以通过土壤中真菌联合生物强化来去除。例如,利用土壤中的真菌组合,子囊菌门、真菌和担子菌门对As、Cr、Cu、Fe、Mn均具有较高的去除率,去除能力: As(77%)>Mn(71%)>Cr(60%)>Fe>(56%)>Cu(52%),并且对重金属和类金属具有高耐受性,所有真菌分离物对As浓度的耐受指数范围为0.00~0.98^[53]。生活在有毒环境中的土壤微生物,尤其是

细菌,可以通过形成适应机制来对污染物产生抗性.抗性细菌通过生物还原/氧化、生物吸附、生物累积和生物诱导矿化等机制去除重金属.

生物吸附是金属附着在细胞外壁或金属从土壤介质中转移到细胞中的过程.在重金属与细菌相互作用的生物吸附机制中,重金属可以在不使用三磷酸腺苷(ATP)与活性和非活性细菌细胞结合,说明这一过程不需要能量来激活^[54].生物累积导致微生物体内重金属浓度连续变化,而生物累积是在活细胞内进行,这是基于微生物代谢过程.相比之下,基于ATP的代谢活性,生物累积可快速启动并促进重金属离子交换、物理吸附和运输^[55].生物转化途径包括两种途径,即生物氧化和生物还原.这些途径可以发生在细胞外或细胞内.生物氧化是将有毒重金属氧化状态改变为无毒或毒性较低的氧化状态.例如,Abdullah课题组^[56]从八瓣草根际中分离出来的革兰氏阳性菌(球形节杆菌、巨大芽孢杆菌、蜡状芽孢杆菌、短小芽孢杆菌和长形葡萄球菌)和革兰氏阴性菌(阿氏肠杆菌、鞘氨醇单胞菌、泛菌属、根际根瘤菌和放射状根瘤菌)均可将As(III)氧化为毒性较小的As(V).生物还原通常发生在细菌细胞内,这两种途径通常都涉及酶,酶可以减少或转化有毒重金属.例如,Cr(IV)通过和细胞表面结构上存在的官能团(包括多种蛋白质、糖蛋白、多糖、糖脂等)黏附在微生物细胞表面,吸附后的Cr(IV)沉淀在微生物细胞的表面或转化为Cr(III),这个转化过程就需要由铬酸盐还原酶^[57].此外,生物诱导矿化也是土壤重金属去除的重要作用.首先,细菌分解有机底物以产生沉淀所需的 H^+ ,而这一过程增加了细胞外环境的碱性,促进了金属离子沉淀(图2)^[58].其次,细菌还会充当矿化晶体的成核点.细胞外表面和细胞外分泌物(如,羟基、胺、酰胺、羧酸等)中的各种负离子基团螯合带正电的金属离子后,当酸离子分泌到细胞膜外,它们就可以与这些螯合的金属离子及时结合,形成稳定的沉淀,这有效降低了晶体成核的自由能^[59].研究证明生物诱导矿化作用对重金属的固定化率可以达到70%~99%^[60].

2.3 植物-微生物共生关系

当土壤中存在结构稳定的有机污染物时,微生物强化作用可能受到限制,此时将植物与特定微生物协同使用可以提高污染物的去除效率.在这种植物与细菌的相互作用中,细菌可以在植物根周围和内部组织

增殖,而不会对宿主植物致病^[61].反过来,细菌在根际和内部代谢污染物,这种协同关系增强了共生系统中二者的作用^[16].作为植物微生物组的主要组成部分,植物内生细菌数量庞大,所有植物都会和内生细菌建立共生关系^[62].土壤微生物与植物共同发展和进化形成了普遍存在的共生关系.这种广义的共生关系分为互利共生,偏利共生,竞争共生和寄生共生关系.利用植物-微生物共生关系进行污染修复主要是针对互利共生关增强植物对污染物的降解,如紫花苜蓿和中华根瘤菌的共生固氮关系能为四氯联苯污染土壤提供脱氯的驱动力,氮酶的表达(*nifH*基因的表达)与活性和氯离子脱除速率与多氯联苯生物转化速率密切相关(相关系数分别为0.836, 0.989和0.872)^[63].所以,本文基于狭义的“共生”,即“互利共生”的概念,把一起与植物构建互利共生体系的微生物归属为植物-微生物共生系统,以避免与广义的共生关系相混淆.

一般内生细菌栖息在植物组织中,包括根、茎、叶、花和种子,在根皮层中大量繁殖,它们具有较强的降解和矿化有机污染物的能力^[64].首先,在土壤重金属胁迫下,内生细菌可以促进磷的溶解、合成铁载体和植物产生植物激素如,1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶(ACC)和吲哚-3-乙酸(IAA)来促进植物生长,并通过改变重金属的生物利用度/毒性来减轻重金属对植物的损害.例如,Wang等人^[65]从芒草中分离出来的内生菌蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus* BL4)可以产生铁载体促进铁的吸收,防止叶绿体和气孔细胞的受损,显著减缓Cd胁迫对芒草叶绿素含量、光合速率和根系活性产生的负面影响,促进植物对Cd的吸收.其次,内生细菌还可以与重金属结合,降低重金属对植物的毒性,使重金属在体内积累.Wang等人^[65]指出内生菌蜡样芽孢杆菌(BL4)可以通过细胞表面羟基、羰基、羧基、巯基等官能团与Cd的相互作用来减少Cd应激损伤.还有研究表明:重金属离子可以吸附在内生细菌的细胞表面,这有助于缓解重金属对细菌和宿主的细胞毒性^[66].最后,内生细菌可以刺激植物中抗氧化酶的合成以缓解氧化应激,有利于植物的生长和重金属积累.Pan等人^[67]指出内生菌(鞘氨醇单胞菌, *Sphingomonas*)接种SaMR12后激活了合成过氧化氢酶和谷胱甘肽还原酶相关的基因表达(如*PER1*、*ATPS*、*GS*和*GSH1*),刺激植物合成相关酶,提高了植物体内的酶浓度,缓解氧化应激损伤.

植物根际释放的有机化合物分为渗出物、分泌物、黏液和代谢产物等,都可以用作土壤微生物的碳

和能源,同时植物根系通过分泌物和根际条件提供了吸引根际趋化性微生物的有利微环境,进而利用这些微生物降解污染物。例如,与植物共生的绿僵菌(*Metarhizium robertsii*)可以促进植物生长,从而增加根系分泌物,为真菌提供了长期的栖息地和碳水化合物来源。绿僵菌利用体内的去甲基酶MMD可以将甲基汞脱甲基为 Hg^{2+} ,随后通过 Hg^{2+} 还原酶MIR还原为易挥发的单质汞从土壤去除。MIR同源物在土壤真菌体内广泛存在,体内含MMD同源物的土壤真菌是在长期汞胁迫下趋同进化的结果^[68]。此外,植物根际还可以分泌结构上类似于某些有机污染物的化合物(萜烯、黄酮类化合物、酚类化合物),这些物质可以诱导降解污染物微生物的基因表达。类胡萝卜素作为植物次生代谢产物,是一种脂溶性的四萜化合物^[69]。在烟草中导入催化 β -胡萝卜素合成的 β -胡萝卜素羟化酶表达基因(*chyb*), β -胡萝卜素表达上调,降解双酚A(BPA)的*Sphingomonas*相对丰度增加,直接催化土壤中BPA的分解^[70]。

目前对于植物-微生物共生系统污染修复的研究,主要集中于植物根系、微生物和二者相互作用。SOM是芳香族和脂肪族烃结构的复杂混合物,具有许多官能团,对重金属(例如Cd、Pb、Zn、Cu和Ni)表现出很强的亲和力,未来需要进一步研究。此外,微生物分解转化植物源有机质是促进SOM形成的关键过程。反过来,土壤微生物组由土壤环境控制,生物、化学和物理因素决定微生物的生长和活性。所以在未来的研究中还需要考虑各种生物和非生物因素对植物-微生物共生系统的干扰,同时评估共生系统稳定降解土壤污染物的能力。

3 植物-微生物共生系统固碳机制

根际植物-微生物共生系统在降解污染物的同时对生物地球化学循环具有重要意义。陆地生态系统释放和吸收二氧化碳、甲烷和一氧化二氮等温室气体,同时在植物-土壤系统中储存大量碳,从而成为重要的全球碳汇。在全球范围内,土壤中含有大量的碳,大多数以有机形式(土壤有机碳, SOC)保存,是大气中碳含量的2倍。土壤微生物是土壤有机碳和营养元素循环的重要组成部分,它们在气候反馈中起着关键作用。由于植物-土壤系统碳循环是植物和微生物生长活动的结果,因此要了解植物-土壤系统固碳机制就需要进一步了解植物和微生物在有机质分解、转化和封存过程中的作用。

3.1 植物固碳机制

叶片光合作用是植物固碳的主要途径,通过吸收太阳光利用二氧化碳和水产生氧气和有机物质,这是地球上最大的化学过程。光合作用分为光反应和暗反应(卡尔文循环)两个阶段,光反应阶段使水分子被氧化成分子氧,并产生还原力(烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)和ATP)。暗反应阶段是利用光反应阶段生成NADPH和ATP进行碳同化,将 CO_2 还原为糖^[71](图3)。

但是光合色素吸收光的能力弱、覆盖率窄(400~500和640~660 nm)以及强光照下的光抑制是制约光合作用增强的主要因素^[75]。镁(Mg)和氮(N)都是叶绿素分子也是光合蛋白和酶的两个关键成分。因此, Mg和N含量被认为是控制植物光合速率的主要因素。通过促进叶绿素合成可以改善光合作用。研究表明,叶面喷洒Mg和N共掺杂碳点(Mg-N-CD)后,叶绿素合成酶(ChlG)、Mg-螯合酶的两个亚基(ChlI和ChlD)和叶绿素酶-2基因表达上调了15.26%~115.02%,叶绿素a和叶绿素b含量分别增加14.39%和26.54%,水稻幼苗的光合活性、电子传输速率和光合效率分别提高了109.54%、104.48%和127.16%^[76]。为了改善植物光合作用效率研究人员进行了大量探索。太阳光大部分照射强度(约70%)被植物冠层拦截,而下部叶子则被遮盖,对植物光合效率造成贡献较少^[77]。因此,研究人员最近提出了优化叶绿素含量以增加冠层中较低层的光穿透性以改善冠层光合作用。叶片吸收太阳光能量变化进而改变非光化学猝灭(NPQ)和叶片中氮分布模式。NPQ不仅是叶片光保护机制之一,也是能量衰减途径之一,它与光化学过程竞争叶片吸收的光能^[78]。当(更绿的)叶子吸收的光强度高于光合代谢的能量利用能力时,通常会出现这种衰减路径。对于C3植物(例如小麦、大豆、烟草、棉花等)太阳转换效率与辐照度呈负相关。过量的光照会超过叶片光化学反应的最大能力,这可能导致光系统II(PSII)受损^[79]。在这种情况下,使叶片颜色变浅可能会降低使用NPQ消耗过量能量的要求,并提高单个叶绿素分子的“工作效率”。叶片光合能力与氮含量密切相关,因此叶片中氮元素的分布通过影响不同叶片层的光合作用来影响冠层的碳增益。在实际的植物冠层中,氮素分布通常不均匀,但可能会适应光分布,使得上部阳光照射的叶子比下部阴影叶子具有更多的氮含量^[80]。所以改变植物叶片的绿色度可以使氮素从过量的叶绿素中节省下来,生成其他反应速率受

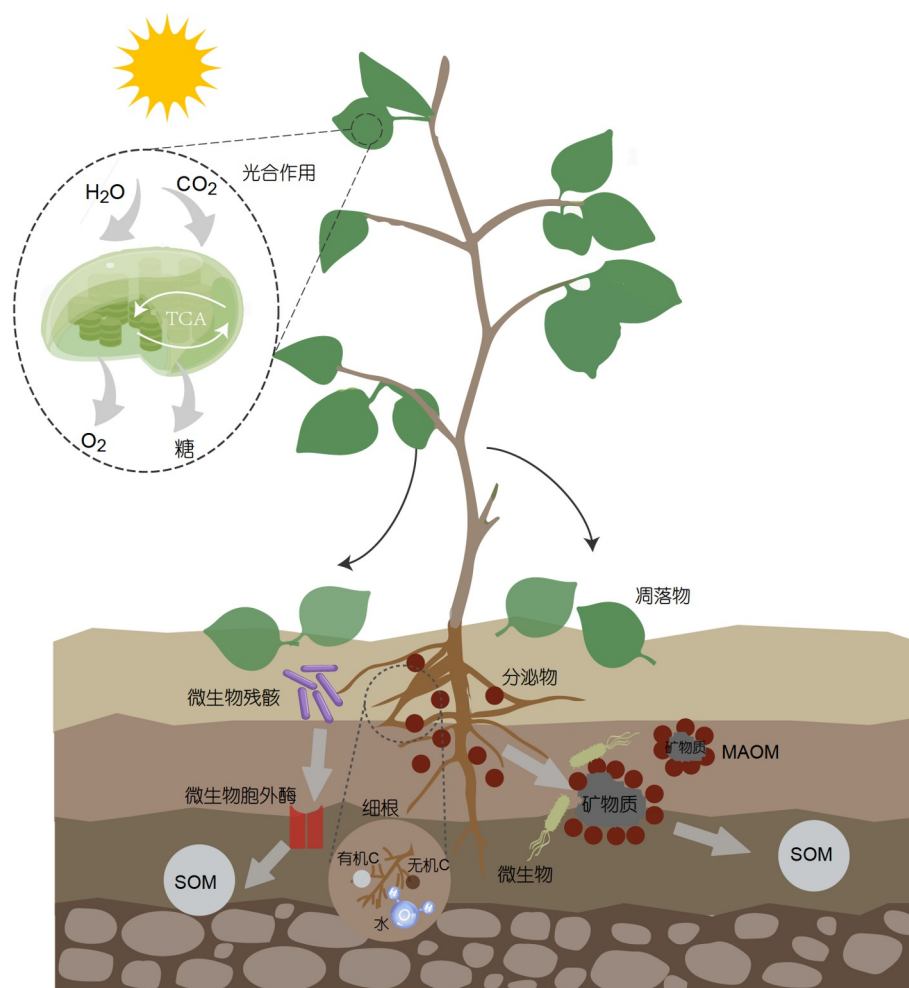


图3 (网络版彩色)植物-微生物共生系统固碳机理,包括植物叶片光合作用、植物细根及根系分泌物固碳和土壤微生物分解植物凋落物^[72-74]
 Figure 3 (Color online) The carbon sequestration mechanism of plant-microbial symbiotic systems. Photosynthesis in plant leaves, fine roots, carbon sequestration of root exudates, and litter decomposed by soil microbe include^[72-74]

限制的光合蛋白^[81]。例如,叶片中叶绿素含量的减少可能会改善Rubisco(VCMAX)的最大羧化容量,饱和光下的最大电子传输速率和增加叶片光合N-使用效率(PNUE),这些通常限制了顶层光合作用的能力^[82]。

植物根系可以通过调节根-土壤-微生物相互作用、根系生理活性和根系生物化学,有效介导SOC的周转和封存^[83]。细根是根系中高度生理活跃的部分,其产量占森林净初级生产力的33%~75%,在陆地生态系统的地下碳库和养分循环中起着至关重要的作用^[84]。植物的细根可以大致分为吸收根和运输根,吸收根是最活跃根系成分,也是菌根感染的主要位点,它们主要负责通过释放渗出物来获取水分并与土壤交换养分;运输根水分和养分吸收能力有限,主要为养分和碳提供运输和临时储存^[85]。因此,吸收根和运输根可以在根

际中形成独特的根-土壤相互作用,驱动根际土壤碳的积累和周转^[86]。尹华军课题组^[87]建立基于根际范围的数值模型,得到了云杉两个根际功能模块(吸收根和运输根)的根际SOC储量。吸收根际中SOC的稳定性(即化学顽固性和金属-有机键)较高,所以吸收根际土壤碳储量在高寒针叶林中起主导作用,吸收根根际SOC含量比运输根根际高15.7%,数值模型分析表明,吸收根际有机碳库($0.27 \sim 2.7 \text{ kg C/m}^2$)是运输根的两倍($0.18 \sim 1.36 \text{ kg C/m}^2$)。

此外,向土壤输入植物有机物质在植物的生长过程中是不断发生的。在生长季节,有机物质以根沉积的形式释放到土壤中,如水溶性渗出物、分泌物、裂解物、黏液、脱落的细胞和腐烂的根。因此,植物根系分泌物在土壤固碳中起着重要作用。根分泌物是土壤碳

的“不稳定”来源,通过各种机制使其稳定,从而长期固定在土壤中.根分泌物包括大量可溶性有机化合物,如糖、氨基酸和有机酸,低分子量的根系分泌物和黏液都可以作为微生物群落的碳源^[88].一方面,在高氮含量的土壤中,根系分泌物可以促进矿物结合态有机碳(MAOC)的形成^[89].另一方面,根系分泌物可以利用周围土壤的性质增加和稳定SOC含量.植物根系分泌物中的多糖,包括糖分子,如半乳糖、阿拉伯糖、木糖、甘露糖和葡萄糖是“黏性”物质,土壤高黏土成分在根分泌物的作用下可引发大团聚体的形成^[72],而土壤大团聚体的形成有助于碳在土壤中被固定^[90].根系分泌物还是调节植物生长过程中根际微生物多样性和代谢活动的主要驱动力.研究发现,一些有毒植物根系可分泌更多有利于植物生长的生物活性化合物,包括萜醌、萜类化合物、邻苯二甲酸盐、氨基酸、香豆素和黄酮.它们会直接影响根际微生物的组装,改变微生物多样性,增强了根际具的养分和微生物碳代谢活性^[91].根系分泌物还能被微生物同化和转化以及将分泌物直接吸附到土壤矿物质中均可推动SOM的形成^[92].简单的碳水化合物可以通过微生物转化形成SOM,而具有活性羧酸基团的有机酸也直接吸附在土壤矿物上并形成矿物结合态有机质(MAOM)^[93].Fossum等人^[94]研究发现根系分泌物中SOM的形成是由于通过微生物同化和转化形成了MAOM,而根系分泌物固定成土壤碳的比例主要受MAOM碳含量的影响.目前,微生物对分泌物的同化固碳和直接被矿物质吸附形成MAOM这两个机制哪一个占主导地位尚无定论.Chari等人^[95]发现加入葡萄糖的组别孔隙水碳和MAOM碳浓度最高,具有最高的同化率和最低的外源停留时间,因此,他们认为分泌物被微生物同化和后续转化导致孔隙水碳浓度升高,分泌物碳形成SOM的主要途径是微生物同化和转化.然而,Craig等人^[96]发现,在温带森林中快速腐烂的植物凋落物增加了土壤碳,但是微生物生理性状与MAOM形成的速度和效率之间呈负相关,说明凋落物中SOM形成不是由微生物同化作用介导.

3.2 土壤微生物固碳机制

植物凋落物的分解是调节土壤生态系统养分循环,特别是土壤碳循环的基本过程,也是土壤有机质形成的第一阶段.研究表明,在人工林0~10 cm土层中,植物凋落物去除后会显著降低SOC含量.这表明植物凋落物是SOC形成的重要来源^[97].所以植物根际沉积和凋

落物分解碳输入被认为是一种常见的微生物固碳途径.植物凋落物经过两种微生物途径被分解,即微生物同化植物代谢化合物和微生物释放的胞外酶解聚植物结构化合物^[73].通过这些途径,植物凋落物在土壤基质中形成土壤有机质.微生物“体外胞外酶改性”,即胞外酶分解和转化植物残骸,使不易被微生物同化的植物源性碳沉积^[73].Hogberg等人^[98]发现菌根真菌菌丝是碳进入SOM的重要来源,它们在贫氮土壤中释放过氧化物酶氧化复杂的有机物,释放木质素衍生物和DOC并吸收氨基酸.但是一些菌根菌丝分解植物凋落物比较缓慢,这归因于细胞壁成分,如木质素、黑色素和糖蛋白.此外,愈疮木木质素经细菌胞外氧化酶(如过氧化物酶)部分分解可以产生比木质素更顽固的结构.随后经过聚合形成稳定的芳基键,这些芳基键在植物凋落物的分解和转化过程中趋于增加,并在森林的腐殖质层中积累形成稳定土壤碳^[99].另外,解聚的结构植物残枝也可以直接稳定在MAOM中.Francesca Cotrufo等人^[100]提出,不稳定物质被微生物代谢生成稳定SOM的植物凋落物需要含有大量可溶性有机化合物和营养素,通过刺激微生物合成代谢,产生更多的微生物生物量、残留物和代谢物,从而形成更稳定的有机质.Vandenkoornhuyse等人^[101]利用稳定同位素探测发现,微生物生物量和坏死性物质在根际沉积可以形成SOC.根际沉积中累积的生物量主要来源于细菌,而累积的坏死物质主要来源于葡萄糖胺真菌.与细菌相比,真菌的聚集更有助于SOC的形成.因为真菌比细菌具有更高的碳利用效率,所以真菌对坏死物质转化成土壤碳的贡献较大.溶解有机碳(DOC)是底土的另一种主要的碳输入形式.在植物凋落物的分解过程中,微生物产生纳米颗粒碳(nPOC)和DOC^[102].DOC由一系列复杂的有机化合物组成,每种有机化合物都具有不同的性质、结构、大小和吸附特性,并在碳动力学、土壤形成和污染物迁移中发挥着重要作用.通过范德华力、阴离子交换、阳离子桥接、配体交换、氢键和物理吸附等作用DOC被结合到固相中^[103].底土中的黏土颗粒和铁和铝(氢)氧化物是DOC吸附的主要基质,被吸附形成有机矿物复合物,所以DOC是底土中稳定碳的重要来源.

微生物影响SOM形成的另外一种机制是“体内转化”,即微生物通过细胞吸收-生物合成-生长-死亡实现有机底物的体内转化,直接形成微生物源碳沉积,这是土壤有机碳形成的重要前体,占稳定土壤有机碳库的50%~80%^[73-104].研究表明,通过微生物通过体内途径

利用地上枯枝落叶形成SOM比根更有效, 土壤枯枝落叶促进了土壤中颗粒态有机质(POM)和MAOM的增加, 同时土壤中微生物氨基糖的减少产生了大量的微生物衍生蛋白质^[105]. 自养细菌在土壤碳循环中的作用极为重要. 这些细菌群落之间发生复杂的相互作用并形成复杂的网络, 反映了其多样化的生态功能. 常见的自养原核生物有6种无机碳固定途径, 包括卡尔文-本森-巴塞姆循环(CBB)循环、还原性三羧酸循环(RTA)、还原性乙酰辅酶A途径(RAC)、3-羟基丙酸途径(FUCHS-HOLO)、3-羟基丙酸盐/4-羟基丁酸盐循环(HP/HB)和二羧基/4-羟基丙酸盐循环(DC/HB)^[106]. Zheng等人^[107]在旱地六个典型农田的土壤中鉴定了携带固碳途径基因的自养微生物. 结果表明, 每个位点都存在携带6种碳固定途径基因的自养微生物, 其平均相对丰度为1.68%, 自养微生物的优势门为放线菌门和变形菌门. 在确定的固碳途径中, 还原性三羧酸循环是最具代表性的途径, 具有最高的相对丰度^[107]. 这说明了农田土壤对大气碳的吸收与土壤中的自养细菌固碳有密切联系. 在每个固碳途径中, 无机碳最终被转化为1,5-二磷酸核酮糖(CBB)、乙酰辅酶A(RTA和RAC)、丙酰辅酶A(HP/HB)和琥珀酰辅酶A. 化学自养生物可以使用无机分子, 如 H_2 、 CO 、 NH_3 、硫代硫酸盐($S_2O_3^{2-}$)和亚铁(Fe^{2+})作为电子供体, 将 CO_2 转化为有机化合物. Hart等人^[108]利用核磁共振(NMR)与稳定同位素探测(SIP)结合技术, 评估了土壤中化学自养细菌的 $^{13}CO_2$ 封存能力. 结果表明化学自养细菌(*Cupriavidus metallidurans*和*Rhodospirillum rubrum*)能够直接利用大气 CO_2 , 自养效率为5.3%, 异养效率为63.37%. CO_2 固定的净碳约有5.56%保留在土壤中, 大部分保留的物质是脂肪脂族、酰胺氮和脂蛋白成分. Xiong等人^[109]发现了热孢梭菌可以将 CO_2 还原为甲酸盐. CO_2 进入还原性单碳(C1)代谢的入口, 并通过两个生物化学反应内化 CO_2 : (1) 反向丙酮酸: 铁氧还蛋白氧化还原酶(rPFOR)利用乙酰辅酶A作为底物, 结合 CO_2 并产生丙酮酸; (2) 丙酮酸-甲酸裂解酶(PFL)将丙酮酸转化为甲酸盐和乙酰辅酶A. 这些发现证明了热孢梭菌的代谢多样性和固定 CO_2 的能力.

4 土壤污染物对植物-微生物共生系统固碳作用的影响

光合固碳是植物生长的基础, 也是推动植物-土壤系统碳循环的重要过程. 卡尔文循环是碳进入植物的主要途径, 包括3个阶段的反应(羧化、还原和再生).

然而, 卡尔文循环中的每个过程都可能受到胁迫引起的光抑制干扰, 导致碳固定效率降低. 首先, 土壤中的污染物由于其持久性和高生物累积性可直接与参与特定代谢过程的蛋白质结合或占据它们的结合位点, 影响酶的催化活性. Zhang等人^[110]根据三种有机污染物(4'-羟基-2,3,4,5-四氯联苯(4'-OH-CB61)、2,2',4,4'-四溴二苯醚(BDE47)、三环唑(TRI))与二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)之间的分子动力学(MD)模拟结果发现, 有机污染物会与 CO_2 竞争, 并且和Rubisco的活性位点结合, 形成稳定的配体-蛋白质复合物, 导致 CO_2 捕获效率降低. 此外, 一些污染物如抗生素还会干扰叶绿体和线粒体的蛋白质合成干预光合作用, 从而影响碳吸收(图4).

例如, 与叶绿体和线粒体相关的酶Gyrase在参与光合作用过程中会被广谱抗生素残留物抑制^[113]. 土壤中的抗生素等污染残留还会诱导植物毒性效应, 干扰线粒体电子传输过程. 这个过程产生了大量的活性氧(ROS), 导致细胞应激并破坏细胞膜, 从而干扰光化学过程. 尽管植物具有抗氧化能力, 但氧自由基残留会限制这种能力, 导致细胞过度氧化, 破坏光合过程^[111]. 重金属镉(Cd)可以抑制植物根系对铁的吸收, 从而限制了铁在叶绿体中的运输和含铁蛋白铁氧还蛋白的合成, 因此PSI的活性和光量子产量被抑制^[114]. Cd不仅影响光系统I(PSI)的活性, 还会抑制光系统II(PSII)活性. Cd抑制类囊体电子传输链过程, 取代了PSII析氧复合物中 Mn_4CaO_5 簇中的阳离子, 从而直接抑制PSII的活性^[115]. Cd和铜(Cu)还会抑制控制叶绿体吸收二氧化碳的酶—磷酸烯醇丙酮酸羧化酶的合成. Cu的抑制作用更为严重且可逆, Cd的抑制作用较弱且不可逆^[114].

其次, 土壤污染物还会显著改变与碳循环和其他土壤功能相关的基因丰度, 微生物群落结构和多样性. 在胜利油田和江汉油田污染土壤中, 几乎所有碳循环基因的丰度远低于未污染土壤(如, 与淀粉降解相关的*amyX*基因、与木质素降解相关的*MNP*基因). 这是因为石油污染破坏了土壤的理化性质和微生物活动, 与其他环境变量叠加(如土壤质地、水分和养分)最终降低了土壤碳循环基因丰度^[116]. 在微塑料污染的土壤中, 5%聚乙烯微塑料降低了土壤微生物群落多样性, 改变了微生物群落结构, 导致植物-土壤系统光合碳同化和转移减少, 较少的光合作用碳整合到地下部分和土壤中, 对植物-土壤系统固碳起抑制作用^[117].

最后, 植物可以通过气孔捕获 CO_2 , 当土壤中存在污染物等胁迫, 植物关闭气孔作为防御机制, 从而中断

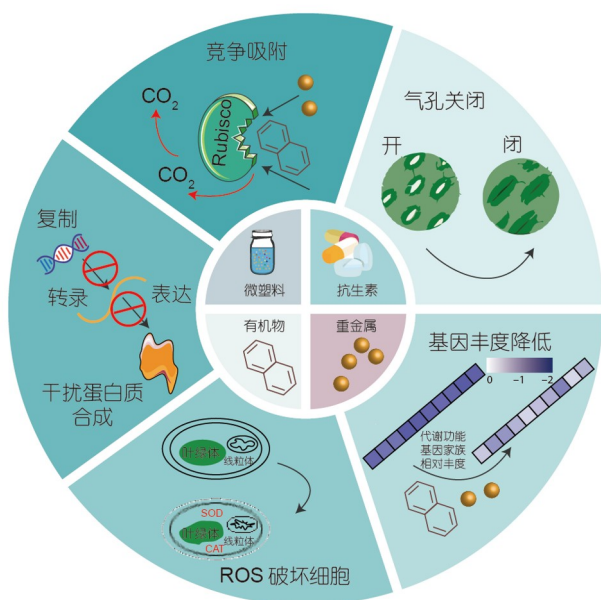


图 4 (网络版彩色) 污染物对植物-微生物共生系统固碳作用的影响^[110~112]

Figure 4 (Color online) Plant-microbial symbiotic systems response to contaminants^[110~112]

CO₂的吸收降低光合效率. Vilca等人^[118]的研究表明, 用含有200 μg/L抗生素恩诺沙星灌溉苜蓿(*Medicago sativa*)会导致气孔关闭, 正常光合作用过程中断, CO₂同化量减少. 1.5 mg/L环丙沙星和头孢他啶也可通过降低气孔导度降低植物光合作用, 但是没有改变光合电子传递速率^[119]. 气孔导度降低与玉米黄质含量降低有关, 玉米黄质是脱落酸(ABA)合成的前体, 而脱落酸是负责气孔关闭的激素. 因此, 气孔导度降低实际是改变了植物激素的合成. 气孔导度的改变还与植物保卫细胞的超微结构损伤有关. 氟化物暴露的植物细胞质膜破裂和细胞器降解导致保卫细胞膨胀损失, 这降低了它们在杜氏海绵(*Spondias dulcis*)中的膨胀能力^[120]. 保卫细胞的膨胀能力与植物气孔开口的能力有关, 从而限制CO₂扩散(气孔导度)和光合作用.

5 总结及展望

在植物-微生物共生系统中, 植物为多种微生物的生长和增殖提供了大量的生态位. 根与土壤的相互作用过程中土壤微生物积极参与其中, 帮助植物根系吸收土壤磷和固氮. 作为植物-微生物共生系统的介质, 土壤结构(粒径和孔隙)和区块能够驱动微生物分布和

群落变化. 共生系统中植物和可降解污染物的土壤微生物是很有前景的生物修复工具. 通过植物提取、挥发和稳定化(植物)、生物强化、生物还原/氧化、生物吸附、生物累积和生物诱导矿化以及微生物强化等机制去除土壤中的重金属和有机物. 植物内生菌以及根系分泌物在污染物降解过程中也发挥着至关重要的作用. 植物通过叶片光合作用、根沉积固碳, 微生物通过体外胞外酶改性和体内转化进行将CO₂转换成土壤碳. 土壤污染物作为非生物胁迫因素会对植物-微生物共生系统固碳作用产生不利影响, 干扰植物光合作用, 具体表现在: 污染物与CO₂竞争吸附、导致植物气孔关闭, 产生大量ROS破坏植物细胞、阻止与光合作用相关酶的表达和降低与碳循环和其他土壤功能相关的基因丰度. 然而, 目前共生系统针对单一污染物研究较多, 现有研究对共生系统降污和固碳双重功能的实现途径和机理认识不足, 缺乏系统深入总结, 并且在污染土壤中污染物被植物-微生物共生系统降解的同时其如何影响自然、完整土壤系统中的碳动态仍存在很大的不确定性. 基于上述问题, 今后的研究可以从以下几方面进行:

(1) 对于实际场地污染, 土壤中的污染物更复杂, 往往不只有一种污染物. 可以研究植物-微生物共生系统在不同非生物因素(例如, 强风、干旱)胁迫下对复合污染物的修复效率, 以及复合污染物对共生系统降污固碳功能影响机制.

(2) 利用组学手段更详细地了解植物-微生物相互作用的机制. 植物全息组学(即整合来自宿主和微生物群域的多个组学水平的数据)可通过植物-微生物相互作用过程中表达、翻译和产生的图像来解析植物微生物组生态系统的功能. 植物全息组学为宿主和微生物数据集之间的结合和植物-微生物相互作用的研究发展提供了一种强有力的方法. 将植物全息组学与更常用的微生物技术(如扩增子测序、鸟枪法宏基因组学、宏转录组学和外代谢组学)联用可以实现植物-微生物共生系统降污固碳功能更全面的认识.

(3) 充分利用机器学习的各种算法如, 支持向量机(SVM)、随机森林(RF)、人工神经网络(ANN)和遗传算法(GA)来预测土壤污染物被降解过程中对共生系统固碳作用的影响, 并获得植物-微生物相互作用详细的预测性见解, 以帮助实现对共生系统降污固碳过程的精确控制.

参考文献

- Hou D, O'Connor D, Igalavithana A D, et al. Metal contamination and bioremediation of agricultural soils for food safety and sustainability. *Nat Rev Earth Environ*, 2020, 1: 366–381
- Yin X B, Zhao Q G, Yin Y L, et al. The review of key scientific issues of functional agriculture and development suggestions for “14th Five-Year Plan” (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2022, 67: 497–510 [尹雪斌, 赵其国, 印遇龙, 等. 功能农业关键科学问题研究进展与“十四五”发展建议. 科学通报, 2022, 67: 497–510]
- Ros G H, Verweij S E, Janssen S J C, et al. An open soil health assessment framework facilitating sustainable soil management. *Environ Sci Technol*, 2022, 56: 17375–17384
- Rinot O, Levy G J, Steinberger Y, et al. Soil health assessment: A critical review of current methodologies and a proposed new approach. *Sci Total Environ*, 2019, 648: 1484–1491
- Kumar M, Bolan N S, Hoang S A, et al. Remediation of soils and sediments polluted with polycyclic aromatic hydrocarbons: To immobilize, mobilize, or degrade? *J Hazard Mater*, 2021, 420: 126534
- Bolan N, Sarkar B, Vithanage M, et al. Distribution, behaviour, bioavailability and remediation of poly- and per-fluoroalkyl substances (PFAS) in solid biowastes and biowaste-treated soil. *Environ Int*, 2021, 155: 106600
- Pérez A P, Eugenio N R. Status of Local Soil Contamination in Europe. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2018
- Zhao F J, Ma Y, Zhu Y G, et al. Soil contamination in china: Current status and mitigation strategies. *Environ Sci Technol*, 2015, 49: 750–759
- Banerjee S, van der Heijden M G A. Soil microbiomes and one health. *Nat Rev Microbiol*, 2023, 21: 6–20
- Li E, de Jonge R, Liu C, et al. Rapid evolution of bacterial mutualism in the plant rhizosphere. *Nat Commun*, 2021, 12: 3829–3842
- He D, Singh S K, Peng L, et al. Flavonoid-attracted *Aeromonas* sp. from the Arabidopsis root microbiome enhances plant dehydration resistance. *ISME J*, 2022, 16: 2622–2632
- Segura A, Ramos J L. Plant-bacteria interactions in the removal of pollutants. *Curr Opin Biotechnol*, 2013, 24: 467–473
- Andrade G V S, Rodrigues F A, Nadal M C, et al. Plant-endophytic bacteria interactions associated with root and leaf microbiomes of *Cattleya walkeriana* and their effect on plant growth. *Sci Hortic*, 2023, 309: 111656
- Fang J, Tao Y, Liu J, et al. Effects of emergent plants on soil carbon-fixation and denitrification processes in freshwater and brackish wetlands in a watershed in northern China. *Geoderma*, 2023, 430: 116311
- Wang F, Ma Y, Mi X C, et al. Response of litter carbon, nitrogen and phosphorus to simulated leaching (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2018, 63: 3114–3123 [王芳, 马瑜, 米湘成, 等. 叶凋落物碳、氮和磷元素对模拟淋溶的响应. 科学通报, 2018, 63: 3114–3123]
- Rane N R, Tapase S, Kanojia A, et al. Molecular insights into plant-microbe interactions for sustainable remediation of contaminated environment. *Bioresour Technol*, 2022, 344: 126246
- Zhang Y, Li M, Su A, et al. Co-planting improves the phytoremediation efficiency of combined phenanthrene and copper co-contaminated soils. *J Clean Prod*, 2023, 382: 135380
- Eze M O, Thiel V, Hose G C, et al. Bacteria-plant interactions synergistically enhance biodegradation of diesel fuel hydrocarbons. *Commun Earth Environ*, 2022, 3: 192
- Leach J E, Triplett L R, Argueso C T, et al. Communication in the phytobiome. *Cell*, 2017, 169: 587–596
- Stopnisek N, Shade A. Persistent microbiome members in the common bean rhizosphere: An integrated analysis of space, time, and plant genotype. *ISME J*, 2021, 15: 2708–2722
- Hamonts K, Trivedi P, Garg A, et al. Field study reveals core plant microbiota and relative importance of their drivers. *Environ Microbiol*, 2018, 20: 124–140
- Lemanceau P, Blouin M, Muller D, et al. Let the core microbiota be functional. *Trends Plant Sci*, 2017, 22: 583–595
- Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, et al. Plant-microbiome interactions: From community assembly to plant health. *Nat Rev Microbiol*, 2020, 18: 607–621
- Garridoer R, Nakano R T, Dombrowski N, et al. Modular traits of the rhizobiales root microbiota and their evolutionary relationship with symbiotic rhizobia. *Cell Host Microbe*, 2018, 24: 155–167
- Jacquioud S, Puga-Freitas R, Spor A, et al. A core microbiota of the plant-earthworm interaction conserved across soils. *Soil Biol Biochem*, 2020, 144: 107754
- Barnard R L, Osborne C A, Firestone M K. Responses of soil bacterial and fungal communities to extreme desiccation and rewetting. *ISME J*, 2013, 7: 2229–2241
- Séneca J, Pjevac P, Canarini A, et al. Composition and activity of nitrifier communities in soil are unresponsive to elevated temperature and CO₂, but strongly affected by drought. *ISME J*, 2020, 14: 3038–3053
- Schlüter S, Leuther F, Albrecht L, et al. Microscale carbon distribution around pores and particulate organic matter varies with soil moisture

- regime. *Nat Commun*, 2022, 13: 2098–2112
- 29 Hartmann M, Six J. Soil structure and microbiome functions in agroecosystems. *Nat Rev Earth Environ*, 2023, 4: 4–18
 - 30 Zhang Q, Liang G, Zhou W, et al. Fatty-acid profiles and enzyme activities in soil particle-size fractions under long-term fertilization. *Soil Sci Soc Am J*, 2016, 80: 97–111
 - 31 Six J, Bossuyt H, Degryze S, et al. A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil Tillage Res*, 2004, 79: 7–31
 - 32 Heckman K A, Possinger A R, Badgley B D, et al. Moisture-driven divergence in mineral-associated soil carbon persistence. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120: e2210044120
 - 33 Fiore-Donno A M, Human Z R, Štursová M, et al. Soil compartments (bulk soil, litter, root and rhizosphere) as main drivers of soil protistan communities distribution in forests with different nitrogen deposition. *Soil Biol Biochem*, 2022, 168: 108628
 - 34 Ling N, Wang T, Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions. *Nat Commun*, 2022, 13: 836–849
 - 35 Starke R, Mondéjar R L, Human Z R, et al. Niche differentiation of bacteria and fungi in carbon and nitrogen cycling of different habitats in a temperate coniferous forest: A metaproteomic approach. *Soil Biol Biochem*, 2021, 155: 108170
 - 36 Kuypers M M M, Marchant H K, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nat Rev Microbiol*, 2018, 16: 263–276
 - 37 Huang A C, Jiang T, Liu Y X, et al. A specialized metabolic network selectively modulates *Arabidopsis* root microbiota. *Science*, 2019, 364: 6389–6398
 - 38 Santos-Medellín C, Liechty Z, Edwards J, et al. Prolonged drought imparts lasting compositional changes to the rice root microbiome. *Nat Plants*, 2021, 7: 1065–1077
 - 39 Finkel O M, Salas-González I, Castrillo G, et al. A single bacterial genus maintains root growth in a complex microbiome. *Nature*, 2020, 587: 103–108
 - 40 Simmer R A, Schnoor J L. Phytoremediation, bioaugmentation, and the plant microbiome. *Environ Sci Technol*, 2022, 56: 16602–16610
 - 41 Xiang L, Harindintwali J D, Wang F, et al. Integrating biochar, bacteria, and plants for sustainable remediation of soils contaminated with organic pollutants. *Environ Sci Technol*, 2022, 56: 16546–16566
 - 42 Han L, Li J, Xue Q, et al. Bacterial-induced mineralization (BIM) for soil solidification and heavy metal stabilization: A critical review. *Sci Total Environ*, 2020, 746: 140967
 - 43 Imperiale D, Lencioni G, Marmiroli M, et al. Interaction of hyperaccumulating plants with Zn and Cd nanoparticles. *Sci Total Environ*, 2022, 817: 152741
 - 44 Li G, Chen F, Jia S, et al. Effect of biochar on Cd and pyrene removal and bacteria communities variations in soils with culturing ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Environ Pollut*, 2020, 265: 114887
 - 45 Aharchaou I, Rosabal M, Liu F, et al. Bioaccumulation and subcellular partitioning of Cr(III) and Cr(VI) in the freshwater green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Aquat Toxicol*, 2017, 182: 49–57
 - 46 Shanker A, Cervantes C, Lozatevera H, et al. Chromium toxicity in plants. *Environ Int*, 2005, 31: 739–753
 - 47 Mirza N, Pervez A, Mahmood Q, et al. Ecological restoration of arsenic contaminated soil by *Arundo donax* L. *Ecol Eng*, 2011, 37: 1949–1956
 - 48 Guarino F, Miranda A, Castiglione S, et al. Arsenic phytovolatilization and epigenetic modifications in *Arundo donax* L. assisted by a PGPR consortium. *Chemosphere*, 2020, 251: 126310
 - 49 Radziemska M, Beş A, Gusiati Z M, et al. Assisted phytostabilization of soil from a former military area with mineral amendments. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2020, 188: 109934
 - 50 Xu G, Ng H L, Chen C, et al. Efficient and complete detoxification of polybrominated diphenyl ethers in sediments achieved by bioaugmentation with *Dehalococcoides* and microbial ecological insights. *Environ Sci Technol*, 2022, 56: 8008–8019
 - 51 Zhou N, Guo H, Liu Q, et al. Bioaugmentation of polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH)-contaminated soil with the nitrate-reducing bacterium PheN7 under anaerobic condition. *J Hazard Mater*, 2022, 439: 129643
 - 52 Mahbub K R, Krishnan K, Andrews S, et al. Bio-augmentation and nutrient amendment decrease concentration of mercury in contaminated soil. *Sci Total Environ*, 2017, 576: 303–309
 - 53 Hassan A, Pariatamby A, Ossai I C, et al. Bioaugmentation assisted mycoremediation of heavy metal and/metalloid landfill contaminated soil using consortia of filamentous fungi. *Biochem Eng J*, 2020, 157: 107550
 - 54 Timková I, Sedláková-Kaduková J, Pristaš P. Biosorption and bioaccumulation abilities of actinomycetes/streptomycetes isolated from metal contaminated sites. *Separations*, 2018, 5: 54–68
 - 55 Imron M F, Kurniawan S B, Abdullah S R S. Resistance of bacteria isolated from leachate to heavy metals and the removal of Hg by *Pseudomonas aeruginosa* strain FZ-2 at different salinity levels in a batch biosorption system. *Sustain Environ Res*, 2021, 31: 14–27
 - 56 Titah H S, Abdullah S R S, Idris M, et al. Arsenic resistance and biosorption by isolated rhizobacteria from the roots of *Ludwigia octovalvis*. *Int J Microbiol*, 2018, 2018: 3101498

- 57 Thatheyus A J, Ramya D. Biosorption of chromium using bacteria: An overview. *Sci Int*, 2016, 4: 74–79
- 58 Choi S G, Chang I, Lee M, et al. Review on geotechnical engineering properties of sands treated by microbially induced calcium carbonate precipitation (MICP) and biopolymers. *Construct Build Mater*, 2020, 246: 118415
- 59 Luo X, Wu C, Lin Y, et al. Soil heavy metal pollution from Pb/Zn smelting regions in China and the remediation potential of biomineralization. *J Environ Sci*, 2023, 125: 662–677
- 60 Liu L, Li W, Song W, et al. Remediation techniques for heavy metal-contaminated soils: Principles and applicability. *Sci Total Environ*, 2018, 633: 206–219
- 61 Semchenko M, Barry K E, Vries F T, et al. Deciphering the role of specialist and generalist plant-microbial interactions as drivers of plant-soil feedback. *New Phytol*, 2022, 234: 1929–1944
- 62 Afzal I, Shinwari Z K, Sikandar S, et al. Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants. *Microbiol Res*, 2019, 221: 36–49
- 63 Wang X, Teng Y, Tu C, et al. Coupling between nitrogen fixation and tetrachlorobiphenyl dechlorination in a rhizobium-legume symbiosis. *Environ Sci Technol*, 2018, 52: 2217–2224
- 64 Hannula S E, Heinen R, Huberty M, et al. Persistence of plant-mediated microbial soil legacy effects in soil and inside roots. *Nat Commun*, 2021, 12: 5686
- 65 Wang X, Luo S, Chen Y, et al. Potential of *Miscanthus floridulus* associated with endophytic bacterium *Bacillus cereus* BL4 to remediate cadmium contaminated soil. *Sci Total Environ*, 2023, 857: 159384
- 66 Wang Y, Luo H, Peng H, et al. *Coprinus comatus* endophytic bacteria characteristics and mechanisms for the cadmium resistance. *Environ Sci Pollut Res*, 2022, 29: 584–593
- 67 Pan F, Meng Q, Wang Q, et al. Endophytic bacterium *Sphingomonas* SaMR12 promotes cadmium accumulation by increasing glutathione biosynthesis in *Sedum alfredii* Hance. *Chemosphere*, 2016, 154: 358–366
- 68 Wu C, Tang D, Dai J, et al. Bioremediation of mercury-polluted soil and water by the plant symbiotic fungus *Metarhizium robertsii*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2022, 119: 513–540
- 69 Bai X, Wan P, Liu J, et al. Investigation on the changes of carotenoids and capsaicinoids in chili oil at different frying temperature by using ^1H NMR. *Curr Res Food Sci*, 2023, 6: 100411
- 70 Fu W, Zheng X, Chen X, et al. The potential roles of carotenoids in enhancing phytoremediation of bisphenol A contaminated soil by promoting plant physiology and modulating rhizobacterial community of tobacco. *Chemosphere*, 2023, 316: 137807
- 71 Çakıroğlu B, Jabiyeva N, Holzinger M. Photosystem II as a chemiluminescence-induced photosensitizer for photoelectrochemical biofuel cell-type biosensing system. *Biosens Bioelectron*, 2023, 226: 115133
- 72 Panchal P, Preece C, Peñuelas J, et al. Soil carbon sequestration by root exudates. *Trends Plant Sci*, 2022, 27: 749–757
- 73 Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nat Microbiol*, 2017, 2: 17105–17111
- 74 Wei L, Zhang S, Li J, et al. Absorptive rather than transport root decomposition drives soil carbon sequestration: A case study of *Platycladus orientalis* and *Quercus variabilis*. *Geoderma*, 2022, 428: 116186
- 75 Huang W, Tikkanen M, Zhang S B. Photoinhibition of photosystem I in *Nephrolepis falciformis* depends on reactive oxygen species generated in the chloroplast stroma. *Photosynth Res*, 2018, 137: 129–140
- 76 Li Y, Xu X, Lei B, et al. Magnesium-nitrogen co-doped carbon dots enhance plant growth through multifunctional regulation in photosynthesis. *Chem Eng J*, 2021, 422: 130114
- 77 Song Q, Zhang G, Zhu X G. Optimal crop canopy architecture to maximise canopy photosynthetic CO_2 uptake under elevated CO_2 —A theoretical study using a mechanistic model of canopy photosynthesis. *Funct Plant Biol*, 2013, 40: 108–124
- 78 Ruban A V. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: Mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiol*, 2016, 170: 1903–1916
- 79 Takagi D, Takumi S, Hashiguchi M, et al. Superoxide and singlet oxygen produced within the thylakoid membranes both cause photosystem I photoinhibition. *Plant Physiol*, 2016, 171: 1626–1634
- 80 Wang G X, Xia J, Li X Y, et al. Critical advances in understanding ecohydrological processes of terrestrial vegetation: From leaf to watershed scale (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2020, 66: 3667–3683 [王根绪, 夏军, 李小雁, 等. 陆地植被生态水文过程前沿进展: 从植物叶片到流域. 科学通报, 2020, 66: 3667–3683]
- 81 Zhou Z, Struik P C, Gu J, et al. Enhancing leaf photosynthesis from altered chlorophyll content requires optimal partitioning of nitrogen. *Crop Environ*, 2023, 2: 24–36
- 82 Walker B J, Drewry D T, Slattery R A, et al. Chlorophyll can be reduced in crop canopies with little penalty to photosynthesis. *Plant Physiol*, 2017, 176: 1215–1232

- 83 Li J, Yuan X, Ge L, et al. Rhizosphere effects promote soil aggregate stability and associated organic carbon sequestration in rocky areas of desertification. *Agric EcoSyst Environ*, 2020, 304: 107126
- 84 Dou P P, Yang S F, Lin D M, et al. Patterns of carbon, nitrogen and phosphorus dynamics during decomposition of fern leaf and fine root in a subtropical forest (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2019, 64: 2430–2440 [豆鹏鹏, 杨术芳, 林敦梅, 等. 缙云山亚热带森林林下常见蕨类叶与细根分解碳氮磷释放动态. *科学通报*, 2019, 64: 2430–2440]
- 85 Wang Y, Gao G, Wang N, et al. Effects of morphology and stand structure on root biomass and length differed between absorptive and transport roots in temperate trees. *Plant Soil*, 2019, 442: 355–367
- 86 Han M, Sun L, Gan D, et al. Root functional traits are key determinants of the rhizosphere effect on soil organic matter decomposition across 14 temperate hardwood species. *Soil Biol Biochem*, 2020, 151: 108019
- 87 Wang Q, Zhang Z, Guo W, et al. Absorptive and transport roots differ in terms of their impacts on rhizosphere soil carbon storage and stability in alpine forests. *Soil Biol Biochem*, 2021, 161: 108379
- 88 Dennis P G, Miller A J, Hirsch P R. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? *FEMS Microbiol Ecol*, 2010, 72: 313–327
- 89 Villarino S H, Pinto P, Jackson R B, et al. Plant rhizodeposition: A key factor for soil organic matter formation in stable fractions. *Sci Adv*, 2021, 7: eabd3176
- 90 Six J, Elliott E T, Paustian K. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: A mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biol Biochem*, 2000, 32: 2099–2103
- 91 Wang W, Jia T, Qi T, et al. Root exudates enhanced rhizobacteria complexity and microbial carbon metabolism of toxic plants. *iScience*, 2022, 25: 105243
- 92 Sokol N W, Sanderman J, Bradford M A. Pathways of mineral-associated soil organic matter formation: Integrating the role of plant carbon source, chemistry, and point of entry. *Glob Change Biol*, 2019, 25: 12–24
- 93 Keiluweit M, Bougoure J J, Nico P S, et al. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nat Clim Change*, 2015, 5: 588–595
- 94 Fossum C, Estera-Molina K Y, Yuan M, et al. Belowground allocation and dynamics of recently fixed plant carbon in a California annual grassland. *Soil Biol Biochem*, 2022, 165: 108519
- 95 Chari N R, Taylor B N. Soil organic matter formation and loss are mediated by root exudates in a temperate forest. *Nat Geosci*, 2022, 15: 1011–1016
- 96 Craig M E, Geyer K M, Beidler K V, et al. Fast-decaying plant litter enhances soil carbon in temperate forests but not through microbial physiological traits. *Nat Commun*, 2022, 13: 1229–1239
- 97 Cao J, He X, Chen Y, et al. Leaf litter contributes more to soil organic carbon than fine roots in two 10-year-old subtropical plantations. *Sci Total Environ*, 2020, 704: 135341
- 98 Hogberg M N, Skjellberg U, Hogberg P, et al. Does ectomycorrhiza have a universal key role in the formation of soil organic matter in boreal forests? *Soil Biol Biochem*, 2020, 140: 107635
- 99 Lindahl B D, Tunlid A. Ectomycorrhizal fungi—Potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytol*, 2015, 205: 1443–1447
- 100 Francesca Cotrufo M, Wallenstein M D, Boot C M, et al. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biol*, 2013, 19: 988–995
- 101 Vandenkoornhuyse P, Mahé S, Ineson P, et al. Active root-inhabiting microbes identified by rapid incorporation of plant-derived carbon into RNA. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 16970–16975
- 102 van den Berg L J L, Shotbolt L, Ashmore M R. Dissolved organic carbon (DOC) concentrations in UK soils and the influence of soil, vegetation type and seasonality. *Sci Total Environ*, 2012, 427–428: 269–276
- 103 Dignac M F, Derrien D, Barré P, et al. Increasing soil carbon storage: Mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agron Sustain Dev*, 2017, 37: 14–41
- 104 Wang C, Qu L, Yang L, et al. Large-scale importance of microbial carbon use efficiency and necromass to soil organic carbon. *Glob Change Biol*, 2021, 27: 2039–2048
- 105 Almeida L F J, Souza I F, Hurtarte L C C, et al. Forest litter constraints on the pathways controlling soil organic matter formation. *Soil Biol Biochem*, 2021, 163: 108447
- 106 Wang X, Han Q, Yu Q, et al. Mammalian carcass decay increases carbon storage and temporal turnover of carbon-fixing microbes in alpine meadow soil. *Environ Res*, 2023, 225: 115653
- 107 Zheng Z, Liu B, Fang X, et al. Dryland farm soil may fix atmospheric carbon through autotrophic microbial pathways. *Catena*, 2022, 214: 106299
- 108 Hart K M, Kulakova A N, Allen C C R, et al. Tracking the fate of microbially sequestered carbon dioxide in soil organic matter. *Environ Sci Technol*, 2013, 47: 5128–5137

- 109 Xiong W, Lin P P, Magnusson L, et al. CO₂-fixing one-carbon metabolism in a cellulose-degrading bacterium *Clostridium thermocellum*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 13180–13185
- 110 Zhang X, Liu N, Lu H, et al. Molecular mechanism of organic pollutant-induced reduction of carbon fixation and biomass yield in *Oryza sativa* L. *Environ Sci Technol*, 2022, 56: 4162–4172
- 111 Gomes M P, Gonçalves C A, de Brito J C M, et al. Ciprofloxacin induces oxidative stress in duckweed (*Lemna minor* L.): Implications for energy metabolism and antibiotic-uptake ability. *J Hazard Mater*, 2017, 328: 140–149
- 112 Zhang Z, Liu X, Li N, et al. Effect of ofloxacin levels on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence kinetics in tomato. *Plant Physiol Biochem*, 2023, 194: 374–382
- 113 Wall M K, Mitchenall L A, Maxwell A. *Arabidopsis thaliana* DNA gyrase is targeted to chloroplasts and mitochondria. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 7821–7826
- 114 Lysenko E A, Klaus A A, Kartashov A V, et al. Specificity of Cd, Cu, and Fe effects on barley growth, metal contents in leaves and chloroplasts, and activities of photosystem I and photosystem II. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 147: 191–204
- 115 Lysenko E A, Klaus A A, Kartashov A V, et al. Distribution of Cd and other cations between the stroma and thylakoids: A quantitative approach to the search for Cd targets in chloroplasts. *Photosynth Res*, 2019, 139: 337–358
- 116 Li A, Li G, Yang J, et al. Geo-distribution pattern of microbial carbon cycling genes responsive to petroleum contamination in continental horizontal oilfields. *Sci Total Environ*, 2020, 731: 139188
- 117 Yang G R, Chen L R, Lin D M, et al. Status, sources, environmental fate and ecological consequences of microplastic pollution in soil (in Chinese). *China Environ Sci*, 2021, 41: 353–365 [杨光蓉, 陈历睿, 林敦梅, 等. 土壤微塑料污染现状、来源、环境命运及生态效应. *中国环境科学*, 2021, 41: 353–365]
- 118 Vilca F Z, Loayza O D V, Ponce T E L, et al. Presence of enrofloxacin residues in soil and its effect on carbon fixation, number of nodules, and root length of alfalfa (*Medicago sativa*). *J Hazard Mater Adv*, 2022, 7: 100100
- 119 Wang D, Hu P, Tie N. Responses of photosynthesis and antioxidant activities in *Koeleria paniculata* young plants exposed to manganese stress. *South African J Bot*, 2022, 147: 340–348
- 120 Azevedo A A, Oliva M A, Campos N V, et al. What precedes fluoride-response symptomatology: Microscopic or physiological damage? *Ecological Indic*, 2019, 107: 105560

补充材料

表 S1 植物根际微生物类型

表 S2 植物-微生物共生系统在土壤修复中的应用

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “植物-微生物共生系统功能强化及其在降污固碳中的作用”

Enhancing function of plant-microbial symbiosis for pollution mitigation and carbon sequestration

Tong Zheng, Qixing Zhou & Shaohu Ouyang^{*}

Key Laboratory of Pollution Processes and Environmental Criteria (Ministry of Education), Carbon Neutrality Interdisciplinary Science Center, College of Environmental Science and Engineering, Nankai University, Tianjin 300350, China

^{*} Corresponding author, E-mail: ouyangshaohu@nankai.edu.cn;

The soil ecosystem plays a vital role in regulating the flow of nutrients and energy, encompassing essential processes like carbon sequestration and nutrient cycling. It serves as a crucial medium for crop production and provides habitat for a vast majority of Earth's species. Consequently, it plays a critical role in maintaining ecosystem functions and supporting human society's development. Soil harbors the most extensive and intricate microbiome on the planet, with bacteria alone accounting for a staggering 15% of the total biomass. Fungi and archaea, comprising 2% and 1% of the biomass respectively, surpass the biomass of animals, which stands at a mere 0.3%. The soil microbiota has a profound impact on the plant hosts, promoting growth, facilitating nutrient absorption, enhancing stress tolerance, and enhancing resistance against pathogens. Remarkably, bacteria capable of degrading pollutants can form beneficial interactions with plants, effectively enhancing pollutant degradation. The symbiotic relationship between plants and microbial communities is not unidirectional. Plants offer a rich ecological niche for bacteria and other microorganisms in the soil while also transforming into soil organic matter through processes like photosynthesis and anabolism, thereby providing accessible carbon sources for microorganisms. Additionally, plants serve as habitats and ecological niches for soil microorganisms, concurrently converting atmospheric CO₂ into biomass (organic carbon) via photosynthesis. Ultimately, microorganisms convert carbon into another form that can be utilised by root microorganisms through root exudation and litter decomposition. However, the effectiveness of individual plant/microbial remediation of pollutants can be inconsistent, as the removal efficiency of organic pollutants varies based on their concentration and type. Plant viability is influenced by factors such as season and planting species, while remediation efficiency is also impacted by the microbial community's composition. Therefore, it becomes imperative to enhance bioremediation performance through the plant-microbial symbiosis system. In this review article, we have extensively explored representative research findings pertaining to pollution reduction, carbon sequestration, and the interaction among the three components of the plant-microbial symbiosis system (plants, microbial community, and soil structure). We provide a comprehensive and thorough summary of the mechanisms employed by plants, microorganisms, and their symbiotic systems to remove heavy metals and organic matter from the soil. These mechanisms include plant extraction, volatilization, and stabilization (plant-related processes), as well as bioenhancement, bioreduction/oxidation, bioadsorption, bioaccumulation, and bioinduced mineralisation (microorganism-related processes). Furthermore, the carbon sequestration pathways of the plant-microbial symbiosis systems have been categorized into leaf photosynthesis, *in vivo* transformation, and extracellular enzyme modification *in vitro*. Additionally, the adverse effects of pollutants on carbon sequestration within the plant-microbial symbiotic systems are also covered. Specifically, pollutants compete with CO₂ for adsorption, resulting in stomatal closure, increased production of reactive oxygen species (ROS) that harm plant cells, inhibition of photosynthetic enzyme expression, and reduction in the abundance of genes related to carbon cycling and other vital soil functions. Finally, future directions for research in the field are proposed.

soil microbial communities, plant-microbial interactions, symbiotic systems, soil pollution, carbon sequestration

doi: [10.1360/TB-2023-0475](https://doi.org/10.1360/TB-2023-0475)