丛枝菌根真菌对海州香薷生长及其 Cu 吸收的影响

王发园^{1,2,3}, 林先贵^{1,2*}, 尹睿^{1,2}

(1. 中国科学院南京土壤研究所生物与生化研究室, 南京 210008; 2. 南京土壤研究所-香港浸会大学土壤与环境联合开放实验室, 南京 210008; 3. 河南科技大学, 洛阳 471003)

摘要:在温室盆栽条件下研究了接种丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌对灭菌土壤中海州香薷生长及其 Cu 吸收的影响. 试验设 0, 50, 100, 200, 400 mg·kg⁻¹ 等 5 个外施 Cu 水平, *Glomus caledonium* 90036(36)、*Acaulospora mellea* ZZ(ZZ) 2 种菌剂处理和 1 个不接 AM 真菌的对照处理(CK). 苗后 60d 收获植株. 结果表明, 尽管菌根侵染率随 Cu 水平的提高而降低, 但都高达 50% 以上, 说明 AM 真菌易于侵染海州香薷. 36 和 ZZ 处理在各 Cu 水平下都显著提高了海州香薷地上和根系干重. 在 200 mg·kg⁻¹ 及以下各 Cu 水平时, 2 种菌剂处理提高海州香薷地上部分 Cu 浓度, 在 400 mg·kg⁻¹ Cu 水平时, 地上部分 Cu 浓度在 36、ZZ 和 CK 之间没有显著差异. 在施 Cu 水平为 0 mg·kg⁻¹ 时, 海州香薷根系 Cu 浓度在 36、ZZ 和 CK 之间差异不显著, 在 50 mg·kg⁻¹ 及以上各 Cu 水平时, 36 和 ZZ 降低海州香薷根系 Cu 浓度. 36 和 ZZ 处理在各 Cu 水平提高地上部分 Cu 吸收量, 在 100 mg·kg⁻¹ Cu 水平时提高根系 Cu 吸收量. 总之, 接种 AM 真菌可以促进海州香薷向地上部转运 Cu, 提高其地上部分 Cu 吸收量.

关键词:海州香薷; 丛枝菌根真菌; 铜; 生物修复

中图分类号: X172, X173 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2005)05-0174-07

Influence of Arbuscular Mycorrhizal Fungi on Growth and Cu Uptake of *Elsholtzia splendens*

WANG Fa-yuan^{1,2,3}, LIN Xian-gui^{1,2}, YIN Rui^{1,2}

(1. Department of Soil Biology and Biochemistry, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2. Joint Open Laboratory of Soil and the Environment, Institute of Soil Science and Hongkong Baptist University, Nanjing 210008, China; 3. Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China)

Abstract: A pot culture experiment was carried out to study the influence of arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on the growth and Cu uptake of *E. splendens*. Five levels of Cu (0, 50, 100, 200, 400 mg·kg⁻¹) and two AM fungal inocula, *Glomus caledonium* 90036 (36) and *Acaulospora mellea* ZZ (ZZ), and one nonmycorrhizal inoculum (CK), were applied to the soil under sterilized conditions. The plants were harvested after 60 days of growth. Although decreasing with the increase of Cu levels, root infection rates of all the mycorrhizal plants were > 50%, which showed that AM fungi colonized *E. splendens* roots easily. Shoot and root dry matter yields were all increased by two AM inocula at all Cu levels. Shoot Cu concentrations in the plants treated with two AM inocula increased at 200 mg·kg⁻¹ Cu level and below, but did not change significantly at 400 mg·kg⁻¹ Cu level. Root Cu concentrations in the plants treated with two AM inocula did not change at 0 mg·kg⁻¹ Cu level, but decreased at 50 mg·kg⁻¹ Cu level and above. In comparison with nonmycorrhizal plants, shoot Cu uptake by mycorrhizal plants all increased at any Cu level, while root Cu uptake increased only at 100 mg·kg⁻¹ Cu level. In general, AM fungal inoculation can increase Cu translocation from roots to shoots and shoot Cu uptake by *E. splendens*.

Key words: *Elsholtzia splendens*; arbuscular mycorrhizal fungi; copper; bioremediation

海州香薷(*Elsholtzia splendens* Nakai ex F. Maekawa)对铜有较高的耐性和较强的累积能力^[1-3].作为Cu矿的指示植物之一,海州香薷最早常用于植物探矿^[4].因其生物量大,并可吸收和积累相当高浓度的Cu,被认为是一种可应用于重金属污染土壤修复的植物^[5-7].近来报道海州香薷在水培条件下^[3]或土培条件下^[8]其地上Cu浓度可达到>1 000 mg·kg⁻¹,但事实上,无论在温室盆栽条件下还是大田条件下,海州香薷地上Cu浓度一般低于300 mg·kg⁻¹,而根中Cu浓度高达地上部分30

倍^[9-11],根据Baker^[12]的定义,海州香薷属于典型的排斥性植物(excluder),而不是超积累植物(hyperaccumulator).如何促进Cu从海州香薷的根部向地上部分运输,从而提高其地上部分的Cu吸收,对于海州香薷应用于重金属污染土壤的植物修复有重要意义.

收稿日期:2004-11-18;修订日期:2005-03-18

基金项目:国家高新技术研究发展计划(863)项目(2001 AA640501)

作者简介:王发园(1975~),男,博士研究生,主要从事环境微生物和生物修复方面的研究.E-mail: wfy1975@163.com

* 通讯联系人

丛枝菌根(Arbuscular mycorrhiza, AM) 是植物与真菌形成的共生体,其最显著的作用是可以改善植物的矿质营养,包括 Cu、Zn 等重金属元素^[13]. AM 真菌可提高植物对重金属胁迫的耐性,增强植物对重金属污染的适应性,减轻重金属胁迫对植物的伤害,促进植物生长^[14,15]. AM 真菌广泛分布于各种重金属污染土壤中,可与绝大多数的植物共生,这为 AM 真菌应用于重金属植物修复提供了可能. 近来有报道发现海州香薷和某些重金属超积累植物也可以形成丛枝菌根^[11,16-19],并在盆栽条件下研究了 AM 真菌对超积累植物的影响^[17,18]. AM 真菌在重金属修复中的作用已日益引起人们的重视^[15,20]. 本试验的目的是研究接种 AM 真菌对海州香薷生长及其 Cu 吸收的作用,为 AM 真菌辅助应用于海州香薷植物修复 Cu 污染土壤提供理论依据.

1 材料和方法

1.1 材料

海州香薷(*Elsholtzia splendens* Nakai ex F. Maekawa), 种子采自浙江诸暨 Cu 矿区. 土壤采自江苏江都麦田土,基本性质为:土壤类型为下位砂姜土, pH 6.7 (水土比 2.5:1), TN 0.215%, TP 0.072%, 速效 P 15.4 mg·kg⁻¹, 速效 K 165.3 mg·kg⁻¹, 全 Cu 60.0 mg·kg⁻¹, 0.1 mol/L HCl 提取态 Cu 6.6 mg·kg⁻¹. 土壤过 2 mm 筛, 101 kPa, 121 °C 高压蒸汽灭菌, 烘干后备用. 供试 AM 真菌菌剂为 *Glomus caledonium* 90036 和 *Acaulospora mellea* ZZ, 宿主植物为苏丹草(*Sorghum sudanese* (Piper) Stapf.), 基质为河沙; 去掉苏丹草地上部分, 把根剪碎, 以含有真菌孢子、菌丝、侵染根段等繁殖体和根际土壤的菌剂为接种物; 对照菌剂(CK) 不含 AM 真菌, 其它均同于 AM 真菌菌剂.

1.2 试验设计

试验设 0, 50, 100, 200, 400 mg·kg⁻¹ 5 个外加 Cu 水平, 施加物为 CuSO₄·5H₂O. 各 Cu 水平下均设接种 AM 真菌 *G. caledonium* 90036 (36) 和 *A. mellea* ZZ (ZZ) 和 1 个对照(CK). 试验重复 3 次, 共计 15 个处理, 45 盆. 试验采用 1 L 塑料盆, 每盆装土 1 000 g, 接种菌剂 50 g, 与土壤混匀. 每盆播种海州香薷种子 15 粒, 出苗后留苗 5 棵. 浇自来水, 维持土壤含水量 20% 左右. 所有盆钵随机排列于日光温室中. 苗后 60 d 后收获.

1.3 测定项目和和方法

植株地上部分和根系分开收获, 自来水冲洗后去离子水清洗. 地上部分 70 °C 烘干 48 h 称取干重. 鲜根取样测定菌根侵染率, 曲里本蓝-方格交叉法测定^[21]. 剩余根称鲜重后同样方法烘干, 称量干重后计算根系总干重. 植株地上部分和根系粉碎, 干灰化, 1:1 HCl 提取灰分. 植株样品中 P 和 Cu 浓度用等离子体质谱(ICP-MS) 方法测定.

1.4 数据统计

用 SPSS10.0 软件处理试验数据, Duncan 多重比较各处理之间的差异显著性, 双因子方差分析接种 AM 真菌菌剂和 Cu 水平的作用及二者之间的交互作用.

2 结果

2.1 菌根侵染率

在总体上, 虽然施加 Cu 超过 100 mg·kg⁻¹ 时显著降低 2 种 AM 真菌的侵染率, 但在土壤 Cu 浓度达 400 mg·kg⁻¹ 时侵染率仍相当高(> 50%, 图 1). 2 种菌剂的菌根侵染率在除 50 mg·kg⁻¹ 外的施 Cu 水平下没有表现出差异. 双因子方差分析结果菌剂(M): $F = 11.5$, $P = 2.90 \times 10^{-3}$; Cu 水平(C): $F = 25.2$, $P = 1.43 \times 10^{-7}$; M × C 交互作用: $F = 5.8$, $P = 2.79 \times 10^{-3}$. 说明 Cu 水平对菌根侵染率有显著影响($p < 0.01$), 且在菌剂与 Cu 浓度之间存在显著交互作用($p < 0.01$).

图中竖棒表示标准误差, 不同字母表示

在 $p < 0.05$ 水平差异显著(下同)

图 1 不同接种处理和施铜水平下海州香薷的菌根侵染率

Fig.1 Root infection rates of *E. splendens* under inoculation treatments and Cu addition levels

2.2 海州香薷的生物量

在各施 Cu 水平下, 不接种的海州香薷地上干重普遍较低, 且各施 Cu 水平 > 50 mg·kg⁻¹ 时与不施

Cu ($0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 之间没有显著差异(图2).在各施 Cu 水平下接种 2 种 AM 真菌普遍显著提高了海州香薷地上干重,但在施 Cu 水平 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时最高, $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时最低(图2).2 种菌剂之间没有显著差异.双因子方差分析结果菌剂(M): $F = 242.6, P = 3.00 \times 10^{-19}$; Cu 水平(C): $F = 3.1, P = 0.029$; $M \times C$ 交互作用: $F = 2.8, P = 0.020$.说明菌剂对海州香薷地上干重的促进作用极显著($p < 0.01$),Cu 水平对海州香薷的作用在 $p < 0.05$ 水平显著,二者的交互作用在 $p < 0.05$ 水平显著.

图2 不同接种处理和施铜水平下海州香薷地上部干重
Fig.2 Shoot dry matter yields of *E. splendens* under inoculation treatments and Cu addition levels

在各施 Cu 水平下,不接种的海州香薷根系干重普遍较低,各施 Cu 水平之间略有差异,但总的说来,差异不大(图3).在各施 Cu 水平下接种 2 种 AM 真菌普遍显著提高了海州香薷根系干重,但 2 种菌剂在不同施 Cu 水平下表现出差异(图3).双因子方差分析结果菌剂(M): $F = 181.8, P = 1.70 \times 10^{-17}$; Cu 水平(C): $F = 7.6, P = 2.29 \times 10^{-4}$; $M \times C$ 交互作用: $F = 5.3, P = 3.38 \times 10^{-4}$.说明菌剂对海州香薷根系干重的促进作用最为显著($p < 0.01$),但 Cu 水平及二者之间的交互作用也都达到极显著水平($p < 0.01$).

2.3 海州香薷体内 Cu 浓度

在 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 及以下 Cu 水平下,接种 2 种 AM 真菌普遍显著提高了海州香薷地上部 Cu 浓度,且 2 种菌剂之间也表现出差异,ZZ 处理的 Cu 浓度最高. $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 水平下,接种处理与对照之间没有差异(图4).

海州香薷地上 Cu 浓度(y)与土壤中施 Cu 水平

图3 不同接种处理和施铜水平下海州香薷根系干重
Fig.3 Root dry matter yields of *E. splendens* under inoculation treatments and Cu addition levels

图4 不同接种处理和施铜水平下海州香薷地上部 Cu 浓度
Fig.4 Shoot Cu concentrations of *E. splendens* under inoculation treatments and Cu addition levels

(x) 之间的相关性方程如式(1) ~ 式(3):

CK: $y = 0.0141x + 19.826 \quad R^2 = 0.9200 \quad (1)$

36: $y = -4 \times 10^{-5}x^2 + 0.0193x + 22.796 \quad R^2 = 0.9010 \quad (2)$

ZZ: $y = -3 \times 10^{-7}x^3 + 0.0001x^2 - 0.0013x + 25.819 \quad R^2 = 0.9998 \quad (3)$

由相关性分析可以看出,不接种的海州香薷地上 Cu 浓度与土壤施 Cu 水平极显著相关,随着 Cu 水平的增加而升高,但接种 AM 真菌改变了这种线形关系.双因子方差分析结果菌剂(M): $F = 51.7, P = 1.92 \times 10^{-10}$; Cu 水平(C): $F = 9.0, P = 6.56 \times 10^{-5}$; $M \times C$ 交互作用: $F = 2.5, P = 0.030$.说明菌剂和 Cu 水平对地上 Cu 浓度的影响达到极显著水

平 ($p < 0.01$), 二者之间的交互作用在 $p < 0.05$ 水平显著.

在 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 及以上 Cu 水平下, 接种 2 种 AM 真菌普遍显著降低了海州香薷根系 Cu 浓度, 且 2 种菌剂之间没有表现出差异 (图 5). 在施 Cu 水平为 $0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 接种处理与对照之间没有差异.

海州香薷根系 Cu 浓度 (y) 与土壤中施 Cu 水平 (x) 之间的相关性方程如式 (4) ~ 式 (6):

CK: $y = 3.2287x + 66.945 \quad R^2 = 0.9963 \quad (4)$

36: $y = 1.676x + 85.232 \quad R^2 = 0.9910 \quad (5)$

ZZ: $y = 1.6961x + 61.444 \quad R^2 = 0.9917 \quad (6)$

由相关性分析可以看出, 无论接种与否, 海州香薷根系 Cu 浓度与土壤中施 Cu 水平都呈极显著相关, 随着施 Cu 水平的增加而升高, 但接种 AM 真菌后升高的程度 (斜率) 比对照低. 双因子方差分析结果菌剂 (M): $F = 37.2, P = 7.44 \times 10^{-9}$; Cu 水平 (C): $F = 159.4, P = 9.45 \times 10^{-20}$; M $\times$ C 交互作用: $F = 9.1, P = 2.95 \times 10^{-6}$. 说明菌剂和 Cu 水平及二者之间的交互作用对根系 Cu 浓度的影响都达到极显著水平 ($p < 0.01$).

图 5 不同接种处理和施铜水平下海州香薷根系 Cu 浓度
Fig.5 Root Cu concentrations of *E. splendens* under inoculation treatments and Cu addition levels

在各施 Cu 水平下接种 AM 真菌促进了 Cu 从根系向地上部分的转运 (图 6), 这种促进作用随着施 Cu 水平的增加而降低, 在 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时接种处理与对照之间的差异尽管在统计学上显著, 但已降到很低的水平. 2 种 AM 真菌之间在某些 Cu 水平下表现出差异.

2.4 海州香薷的 Cu 吸收量

尽管在 Cu 水平 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时

有所增加, 不接种的海州香薷地上 Cu 吸收量普遍较低 (图 7). 在各施 Cu 水平下接种 2 种 AM 真菌普遍显著提高了海州香薷地上 Cu 吸收量, 但 2 种 AM 真菌处理之间有一定差异, 36 在 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时的 Cu 吸收量最高, 而 ZZ 在 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时最低, 其他 Cu 水平下没有差异 (图 7). 双因子方差分析结果菌剂 (M): $F = 235.4, P = 4.58 \times 10^{-19}$; Cu 水平 (C): $F = 4.9, P = 3.69 \times 10^{-3}$; M $\times$ C 交互作用: $F = 2.5, P = 0.031$. 说明菌剂和施 Cu 水平对海州香薷地上干重的促进作用极显著 ($p < 0.01$), 二者的交互作用在 $p < 0.05$ 水平显著.

与对照相比, 接种 2 种 AM 真菌在施 Cu 水平

图 6 不同接种处理和施铜水平下海州香薷地上部与根系 Cu 浓度的比值

Fig.6 Shoot/ root ratios of Cu concentrations of *E. splendens* under inoculation treatments and Cu addition levels

图 7 不同接种处理和施铜水平下海州香薷地上部 Cu 吸收量

Fig.7 Shoot Cu uptake of *E. splendens* under inoculation treatments and Cu addition levels

为 $0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,没有显著改变海州香薷根系 Cu 吸收量;在施 Cu 水平 $100 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,提高了 Cu 吸收量;在 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时降低了 Cu 吸收量;2 种 AM 真菌在 $200 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ Cu 水平时有显著差异,36 增加了根系 Cu 吸收量,但 ZZ 处理却降低了根系 Cu 吸收量(图 8)。双因子方差分析结果菌剂(M): $F = 4.5$, $P = 0.020$; Cu 水平(C): $F = 507.8$, $P = 4.40 \times 10^{-27}$; M × C 交互作用: $F = 12.7$, $P = 9.04 \times 10^{-8}$ 。说明 Cu 水平对海州香薷根系 Cu 吸收的作用起决定性作用($p < 0.01$),菌剂的影响在($p < 0.05$)显著,二者的交互作用在 $p < 0.01$ 水平显著。

海州香薷根系 Cu 吸收量(y)与土壤中施 Cu 水平(x)之间的相关性方程如式(7)~式(9):

$$\text{CK: } y = 1.1343x - 1.2027 \quad R^2 = 0.9756 \quad (7)$$

$$36: y = 0.8655x + 60.702 \quad R^2 = 0.9111 \quad (8)$$

$$\text{ZZ: } y = 0.8639x + 46.283 \quad R^2 = 0.9898 \quad (9)$$

由相关性分析可以看出,无论接种与否,海州香薷根系 Cu 吸收量与土壤中施 Cu 水平都呈极显著相关($p < 0.01$),随着 Cu 水平的增加而升高。这再次说明了土壤 Cu 水平对根系 Cu 吸收的决定性作用。

图 8 不同接种处理和施铜水平下海州香薷根系 Cu 吸收量

Fig.8 Root Cu uptake of *E. splendens* under inoculation treatments and Cu addition levels

2.5 海州香薷 P 营养状况

接种 AM 真菌影响海州香薷地上部和根系的 P 营养状况,但这种影响与 AM 真菌的种类和 Cu 水平有复杂而密切的关系(图 9)。在施 Cu 水平 $0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,2 种菌剂对地上部 P 营养有所改善,在施 Cu 水平 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时对地上部和根系 P 营养

没有显著影响。

图 9 不同接种处理和施铜水平下海州香薷地上部和根系 P 浓度

Fig.9 P concentrations in *E. splendens* shoots and roots under inoculation treatments and Cu addition levels

3 讨论

AM 真菌广泛分布于 Cu 矿区和 Cu 污染土壤中^[22-24]。Griffioen 等^[22]发现在废 Cu 矿里生长的植物菌根侵染率很低,并与土壤中的 Cu 含量呈负相关。事实上,不同种类的 AM 真菌或同种 AM 真菌的不同菌株对重金属的耐性不同^[15,25],其根外菌丝 Cu 的吸收、积累能力也不同^[26],菌根侵染率与真菌生物学特性、植物及土壤性质等多种因子有关。AM 真菌能侵染海州香薷,尽管其侵染能力也与土壤施 Cu 水平呈一定程度的负相关,但在 $400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时仍能与海州香薷建立良好的共生关系,说明这 2 种 AM 真菌对 Cu 的耐性较强。

重金属胁迫条件下 AM 真菌可以促进宿主植物的生长,并认为可能与菌根改善植物 P 营养有关^[13]。在各 Cu 水平下 AM 真菌都显著促进海州香薷的生长,说明海州香薷具有较强的菌根依赖性,但 AM 真菌并不总是改善海州香薷的 P 营养,一方面与 AM 真菌的种类和施 Cu 水平有关,另一方面可能与供试土壤中含有较丰富的速效 P 有关,而 AM 真菌的作用往往在 P 缺乏的条件下才能体现出来。尽管海州香薷是耐 Cu 植物,但高浓度的 Cu 仍会对其产生毒害作用^[3,8],而接种 AM 真菌降低了海州香薷根系对 Cu 的吸收(图 5),减轻了 Cu 的毒害作用。可能是 AM 真

菌促进海州香薷生长的主要原因。

AM 真菌对植物吸收重金属的效应有很多报道,但结果很不一致^[15,25]。AM 真菌可以提高^[27~32]、降低^[33~37]或不影响^[38,39]植物体内重金属的浓度。Loth 和 Höfner^[40]发现 AM 真菌促进了燕麦根对 Cu、Zn、Cd 的吸收,但抑制向地上部转运。Diaz 等^[41]认为重金属胁迫下 AM 真菌的效应与菌种有关。Weissenhorn 等^[29]认为 AM 真菌对重金属的作用与植物根密度、植物生长条件和接种菌剂等多种因子有关。AM 真菌对海州香薷体内 Cu 浓度的影响比较复杂:不接种的海州香薷地上部和根系 Cu 浓度与施 Cu 水平呈正相关,而菌根化海州香薷地上 Cu 浓度与施 Cu 水平无线性关系,根系 Cu 浓度在 $50 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 及以上各 Cu 水平时显著比对照低。这意味着菌根化海州香薷可能存在主动保护机制,从多种途径调控 Cu 的吸收和转运:在不施加 Cu(不存在 Cu 胁迫)时,没有降低根系对 Cu 的吸收;Cu 胁迫时,限制根系吸收 Cu,同时适量运转部分 Cu 到地上部分,避免 Cu 对根系的毒害,但这种转运是有限的,并没有随着根系 Cu 浓度的增加而无限度增加($< 30 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$),避免对地上部产生毒害;在 Cu 胁迫较重($400 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)时,地上部分 Cu 浓度与对照没有差异,此时主要以根系排斥吸收为主。AM 真菌的根外菌丝可以吸收、积累 Cu,或分泌与重金属结合的多糖、有机酸等有机物,从而阻止 Cu 从土壤向根系运输,这可能是 AM 真菌提高海州香薷耐 Cu 能力的主要机制,值得进一步研究。

对于大多数非超积累植物来说,很多研究^[30~32,40]发现 AM 真菌增加了根系对重金属的积累,并以非毒性状态积累在根中,同时抑制重金属向地上部分转运,这被认为是 AM 真菌保护宿主植物免受重金属毒害的一种机制^[30,33]。对于重金属超积累植物来说,Liu 等^[18]发现 AM 真菌提高了蜈蚣草地上生物量,但降低了地上 As 浓度,并认为 AM 真菌使宿主 P 营养改善,根际 pH 升高,影响了蜈蚣草对 As 的吸收和运输。接种 AM 真菌提高 Ni 超积累植物 *B. coddii* 地上生物量和 Ni 浓度,并与不同 AM 真菌的耐性和植物-真菌共生特性有关^[17]。本试验结果与后者^[17]类似,AM 真菌促进了海州香薷向地上部分转运 Cu,但这种作用明显受到 Cu 水平的影响(图 6)。对于重金属超积累植物和排斥性植物来说,其本身具有特殊的重金属吸收和运输机制,AM 真菌对其机制的影响有待深入研究。

总之,接种 AM 真菌提高了海州香薷的生物量

和地上 Cu 吸收量,这对海州香薷应用于 Cu 污染土壤的生物修复非常有利,说明 AM 真菌在植物修复中有很大的应用潜力。但本试验中 2 种 AM 真菌的效果略有差异,未来需要筛选更有效的菌种,并开展大田试验确认 AM 真菌的应用效果。

4 结论

(1) 尽管在 Cu 污染严重时能抑制菌根侵染,但海州香薷仍能与 AM 真菌建立良好的共生关系。

(2) 在各施 Cu 水平下,接种 AM 真菌都显著促进海州香薷的生长,说明海州香薷菌根依赖性较强。

(3) AM 真菌能显著提高海州香薷的地上生物量,而且不降低地上 Cu 浓度,从而提高了地上 Cu 吸收量。

(4) AM 真菌影响海州香薷的 P 营养,但这种影响与 AM 真菌的种类和 Cu 水平有复杂密切的关系。

参考文献:

- [1] Tang S R, Wilke B M, Huang C Y. The uptake of copper by plants dominantly growing on copper mining spoils along the Yangtze River, the People's Republic of China [J]. *Plant Soil*, 1999, **209**: 225 ~ 232.
- [2] 姜理英,石伟勇,杨肖娥,等. 铜矿区超量积累 Cu 植物的研究 [J]. *应用生态学报*, 2002, **13**(7): 906 ~ 908.
- [3] Yang M J, Yang X E, Römheld V. Growth and nutrient composition of *Elsholtzia splendens* Nakai under copper toxicity [J]. *J. Plant. Nutr.*, 2002, **25**: 1359 ~ 1375.
- [4] 谢学锦,徐邦梁. 铜矿指示植物——海州香薷 [J]. *地质学报*, 1952, **32**: 360 ~ 368.
- [5] 宋文圣,杨开颜,张志权,等. 湖北铜绿山古铜矿冶炼渣植被与优势植物的重金属含量研究 [J]. *应用与环境生物学报*, 2001, **7**: 7 ~ 12.
- [6] 唐世荣. 重金属在海州香薷和鸭跖草叶片提取物中的分配 [J]. *植物生理学通讯*, 2000, **36**: 128 ~ 130.
- [7] Yang X E, Shi W Y, Fu C X. Copper-hyperaccumulators of Chinese native plants: characteristics and possible use for phytoremediation [A]. In: Bassam N E L. *Sustainable Agriculture for Food, Energy and Industry* [C]. London: James and James Publishers, 1998. 484 ~ 489.
- [8] 李锋民,熊治廷,胡洪营. 海州香薷对铜的蓄积及铜的毒性效应 [J]. *环境科学*, 2003, **24**(3): 30 ~ 34.
- [9] Jiang L Y, Yang X E, He Z L. Growth response and phytoextraction of copper at different levels in soils by *Elsholtzia splendens* [J]. *Chemosphere*, 2004, **55**: 1179 ~ 1187.
- [10] Song J, Zhao F J, Luo Y M, et al. Copper uptake by *Elsholtzia splendens* and *Silene vulgaris* and assessment of copper phytoavailability in contaminated soils [J]. *Environ. Pollut.*, 2004, **128**: 307 ~ 315.
- [11] Wang F Y, Lin X G, Yin R. Heavy metal uptake by arbuscular mycorrhizas of *Elsholtzia splendens* and the potential for

- phytoremediation of contaminated soil [J]. *Plant Soil*, 2005, **269**: 225 ~ 232.
- [12] Baker A J M. Accumulators and excluders-strategies in the response of plants to heavy metals [J]. *J Plant Nutr.*, 1981, **3**: 643 ~ 654.
- [13] 李晓林, 冯固. 丛枝菌根生态生理[M]. 北京: 华文出版社, 2001. 194 ~ 195.
- [14] Meharg A A, Cairney J W G. Coevolution of mycorrhizal symbionts and their hosts to metal contaminated environments [J]. *Adv. Ecol. Res.*, 1999, **30**: 70 ~ 112.
- [15] Gaur A, Adholeya A. Prospects of arbuscular mycorrhizal fungi in phytoremediation of heavy metal contaminated soils [J]. *Curr. Sci.*, 2004, **86**: 528 ~ 534.
- [16] Regvar M, Vogel K, Irgel N, *et al.* Colonization of pennycresses (*Thlaspi* spp.) of the Brassicaceae by arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *J. Plant Physiol.*, 2003, **160**: 615 ~ 626.
- [17] Turnau K, Mesjasz-Przybyłowicz J. Arbuscular mycorrhiza of *Berkheya coddii* and other Ni hyperaccumulating members of Asteraceae from ultramafic soils in South Africa [J]. *Mycorrhiza*, 2003, **13**: 185 ~ 190.
- [18] Liu Y, Zhu Y G, Chen B D, *et al.* Influence of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on uptake of arsenate by the As hyperaccumulator fern *Pteris vittata* L. [J]. *Mycorrhiza*, 2005, **15**(3): 187 ~ 192.
- [19] Vogel-Mikus K, Drobne D, Regvar M. Zn, Cd and Pb accumulation and arbuscular mycorrhizal colonization of pennycress *Thlaspi praecox* Wulf. (Brassicaceae) from the vicinity of a lead mine and smelter in Slovenia [J]. *Environ. Pollut.*, 2005, **133**(2): 233 ~ 242.
- [20] 王发园, 林先贵, 周健民. 丛枝菌根与土壤修复[J]. *土壤*, 2004, **36**(3): 251 ~ 257.
- [21] Giovannetti M, Mosse B. An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots [J]. *New Phytol.*, 1980, **84**: 489 ~ 500.
- [22] Griffioen W A J, Ietswaart J H, Ernst W H O. Mycorrhizal infection of an *Agrostis capillaris* population on a copper contaminated soil [J]. *Plant Soil*, 1994, **158**: 83 ~ 89.
- [23] Sambandan K, Kannan K, Raman N. Distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in heavy metal polluted soils of Tamil Nadu, India [J]. *J. Environ. Biol.*, 1992, **13**: 159 ~ 167.
- [24] da Silva G A, Trufem S F, Saggin Júnior O J, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi in a semiarid copper mining area in Brazil [J]. *Mycorrhiza*, 2005, **15**: 47 ~ 53.
- [25] Leyval C, *et al.* Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects [J]. *Mycorrhiza*, 1997, **7**: 139 ~ 153.
- [26] Gonzalez-Chavez C, D'Haen J, *et al.* Copper sorption and accumulation by the extraradical mycelium of different *Glomus* spp. (arbuscular mycorrhizal fungi) isolated from the same polluted soil [J]. *Plant Soil*, 2002, **240**: 287 ~ 297.
- [27] Gildon A, Tinker P B. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infections and heavy metals in plants. II. The effect of infection on uptake of copper [J]. *New Phytol.*, 1983, **95**: 263 ~ 268.
- [28] Killham K, Firestone M K. Vesicular arbuscular mycorrhizal mediation of grass response to acid and heavy metal deposition [J]. *Plant Soil*, 1986, **72**: 39 ~ 48.
- [29] Weissenhorn I, Leyval C. Root colonization of maize by a Cd-sensitive and a Cd-tolerant *Glomus mosseae* and cadmium uptake in sand culture [J]. *Plant Soil*, 1995, **175**: 233 ~ 238.
- [30] Joner E J, Leyval C. Uptake of ¹⁰⁹Cd by roots and hyphae of a *Glomus mosseae*/*Trifolium subterraneum* mycorrhiza from soil amended with high and low concentrations of cadmium [J]. *New Phytol.*, 1997, **135**: 353 ~ 360.
- [31] Joner E J, Leyval C. Time-course of heavy metal uptake and clover as affected by root density and different mycorrhizal inoculation regimes [J]. *Biol. Fertil. Soils*, 2001, **33**: 351 ~ 357.
- [32] Tonin C, Vandenkoornhuysen P, Joner E J, *et al.* Assessment of arbuscular mycorrhizal fungi diversity in the rhizosphere of *Viola calaminaria* and effect of these fungi on heavy metal uptake by clover [J]. *Mycorrhiza*, 2001, **10**: 161 ~ 168.
- [33] Schläppli H, Dehn B, Sticher H. Interaktionen zwischen VA-Mycorrhizen und Schwermetallbelastungen [J]. *Angew. Bot.*, 1987, **61**: 85 ~ 95.
- [34] Heggo A, Angle A, Chaney R L. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on heavy metal uptake by soybeans [J]. *Soil Biol. Biochem.*, 1990, **22**: 865 ~ 869.
- [35] Weissenhorn I, Leyval C, Belgy G, *et al.* Arbuscular mycorrhizal contribution to heavy metal uptake by maize (*Zea mays* L.) in pot culture with contaminated soil [J]. *Mycorrhiza*, 1995, **5**: 245 ~ 251.
- [36] Li X L, Christie P. Changes in soil solution Zn and pH and uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal red clover in Zn contaminated soil [J]. *Chemosphere*, 2001, **42**: 201 ~ 207.
- [37] Zhu Y G, Christie P, Laidlaw A S. Uptake of Zn by arbuscular mycorrhizal white clover from Zn-contaminated soil [J]. *Chemosphere*, 2001, **42**: 193 ~ 199.
- [38] Dueck T A, Visser P, *et al.* Vesicular-arbuscular mycorrhizae decrease zinc toxicity to grasses growing in zinc-polluted soil [J]. *Soil Biol. Biochem.*, 1986, **18**: 331 ~ 333.
- [39] Galli U, Schuepp H, Brunold C. Thiols of Cu-treated maize plants inoculated with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* [J]. *Physiol. Plantarum*, 1995, **94**: 247 ~ 253.
- [40] Loth F G, Höfner W. Influence of VA-mycorrhiza on heavy metal uptake of oat (*Avena sativa* L.) from soils differing in heavy metal contamination [J]. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.*, 1995, **158**: 339 ~ 345.
- [41] Diaz G, Azcor-Aguilar C, Honrubia M. Influence of arbuscular mycorrhizae on heavy metal (Zn and Pb) uptake and growth of *Lygum spartum* and *Anthyllis cytisoides* [J]. *Plant Soil*, 1996, **180**: 241 ~ 249.