

镉胁迫下丛枝菌根真菌对彩叶草生理代谢和根系损伤的影响

侯亚男, 江帆, 周舒扬, 陈丁尹, 朱怡杰, 缪怡宁, 岑翎, 王怡芳, 吴敏, 刘鹏*

浙江师范大学 生命科学学院, 浙江 金华 321004

侯亚男, 江帆, 周舒扬, 陈丁尹, 朱怡杰, 缪怡宁, 岑翎, 王怡芳, 吴敏, 刘鹏. 镉胁迫下丛枝菌根真菌对彩叶草生理代谢和根系损伤的影响[J]. 生物工程学报, 2025, 41(2): 680-692.

HOU Yanan, JIANG Fan, ZHOU Shuyang, CHEN Dingyin, ZHU Yijie, MIAO Yining, CENG Kai, WANG Yifang, WU Min, LIU Peng. Arbuscular mycorrhizal fungi improve physiological metabolism and ameliorate root damage of *Coleus scutellarioides* under cadmium stress[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2025, 41(2): 680-692.

摘要: 土壤镉污染会对观赏植物彩叶草的种植造成不利影响, 当土壤受到镉污染时, 彩叶草的发育会受阻, 甚至可能因镉的毒性积累而死亡。本研究以金边彩叶草为实验植物, 摩西斗管囊霉为供试菌, 通过测定彩叶草的生理代谢和根系损伤程度, 探究丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)对彩叶草适应镉胁迫的影响。结果表明, 镉胁迫致使彩叶草细胞内超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)以及过氧化氢酶(catalase, CAT)的活性、丙二醛(malondialdehyde, MDA)和脯氨酸(proline, Pro)含量上升, 菌根侵染率、根系活力则受到不同程度的抑制, 生长速率减慢。相同镉浓度下, 接种 AMF 显著改善了彩叶草的各项生理指标, 其中 MDA 含量最大降幅为 42.16%, 次生代谢产物迷迭香酸和花色苷的含量最多可分别增长 27.43%和 25.72%, 根系活力增幅高达 35.35%, 根系 DNA 损伤得到明显修复。综上所述, 通过接种 AMF 可促进彩叶草次生代谢产物积累, 缓解根系损伤, 增强其对镉胁迫的耐受性。

关键词: 彩叶草; 镉胁迫; 丛枝菌根真菌; 生理代谢; 根系损伤

资助项目: 国家自然科学基金(41571049, 30540056); 浙江省大学生创新创业训练计划项目(S202310345050)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41571049, 30540056) and the Zhejiang Province College Students' Innovation and Entrepreneurship Training Program Project (S202310345050).

*Corresponding author. E-mail: sky79@zjnu.cn

Received: 2024-04-03; Accepted: 2024-06-18; Published online: 2024-06-19

Arbuscular mycorrhizal fungi improve physiological metabolism and ameliorate root damage of *Coleus scutellarioides* under cadmium stress

HOU Yanan, JIANG Fan, ZHOU Shuyang, CHEN Dingyin, ZHU Yijie, MIAO Yining, CENG Kai, WANG Yifang, WU Min, LIU Peng*

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, Zhejiang, China

Abstract: Soil cadmium pollution can adversely affect the cultivation of the ornamental plant, *Coleus scutellarioides*. Upon cadmium contamination of the soil, the growth of *C. scutellarioides* is impeded, and it may even succumb to the toxic accumulation of cadmium. In this study, we investigated the effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on the adaptation of *C. scutellarioides* to cadmium stress, by measuring the physiological metabolism and the degree of root damage of *C. scutellarioides*, with *Aspergillus oryzae* as the test fungi. The results indicated that cadmium stress increased the activity of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT), and the content of malondialdehyde (MDA) and proline (Pro) within the cells of *C. scutellarioides*, but inhibited mycorrhizal infestation rate, root vigour and growth rate to a great degree. With the same cadmium concentration, the inoculation of AMF significantly improved the physiological indexes of *C. scutellarioides*. The maximum decrease of MDA content was 42.16%, and the content of secondary metabolites rosmarinic acid and anthocyanosides could be increased by up to 27.43% and 25.72%, respectively. Meanwhile, the increase of root vigour was as high as 35.35%, and the DNA damage of the root system was obviously repaired. In conclusion, the inoculation of AMF can promote the accumulation of secondary metabolites, alleviate root damage, and enhance the tolerance to cadmium stress in *C. scutellarioides*.

Keywords: *Coleus scutellarioides*; cadmium stress; arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); physiological metabolism; root damage

随着现代工农业的迅猛发展，土壤受到日益严重的重金属污染，镉元素(cadmium, Cd)是重金属环境污染中毒性之首，易富集到农作物果实中，具有生物迁移强、累积性强和极易被植物吸收的特点，对生物体均可产生极大毒害作用^[1]。镉的高毒性与致癌性体现在其能通过破坏细胞结构、影响光合及呼吸作用、降低酶活性等方式阻碍粮食作物生长，同时对彩叶草等观赏植物的生存和发展也带来了极大的挑战，制约了彩叶草等观赏植物的产业发展。研究表明^[2]，Cd会在植物体不同部位富集从而造

成不同的毒害作用并产生多方面的生理响应，如限制重金属从根部向地上部分运输、保护酶系统发生适应性变化以及调节次生代谢产物活性等，但这些机制的防御能力都存在一定上限。彩叶草[*Coleus scutellarioides* (L.) Benth.]属于唇形科(Lamiaceae)鞘蕊花属(*Coleus* Lour.)多年生常绿草本观叶植物。彩叶草品种多样、叶色绚丽、叶型美观，可用于家居培养和城市美化，世界各地均有栽培^[3]，目前，彩叶草已被证实对镉具有较强的富集能力，在施加丛枝菌根真菌后，彩叶草对镉的富集能力提高了 8.14 倍^[4]。

彩叶草已逐渐成为铅污染土壤修复的明星花卉。同时彩叶草中所含有的迷迭香酸是一种高价值的天然酚类化合物,具有抗炎、抗病毒、抗肿瘤、调节免疫及抗氧化的功能^[5],广泛应用于食品、医药、化工等领域^[6]。目前,通过施加外源非金属、外源有机物等缓解植物镉毒危害、强化植物镉富集能力的作用及机制正逐步被发掘与阐明,而利用微生物与宿主植物,尤其是彩叶草,建立共生体系以提升植株镉耐性与抗性的探究领域仍需更深入的研究。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)属球囊菌门(Glomeromycota),其菌丝能够在植物根部细胞中形成特有的丛枝状结构,AMF的菌丝能够吸收并转运氮、磷等矿质养分至宿主植物,在增强植株抗逆性中发挥着积极作用;对重金属也具有一定的耐受性,能在植物体内形成一道生物屏障,帮助植物稀释和抵御重金属的毒害^[7]。王立等^[8]的研究发现AMF和超积累植物在联合共生情况下,AMF不仅从整体上促进了宿主植物的生长,而且改变了植物对元素吸收的固定策略。许多研究表明,接种AMF能有效提升水稻(*Oryza sativa* L.)、玉米(*Zea mays* L.)等粮食作物对重金属抗耐性和修复重金属污染的能力^[9],而鲜有报道关注AMF对受镉金属毒害时彩叶草的生理改善效果。因此,探究AMF对镉胁迫下彩叶草生理代谢以及根系损伤的改善作用具有一定的科研意义与应用前景。

1 材料与方 法

1.1 材 料

1.1.1 彩叶草的扦插培育

对彩叶草幼苗进行扦插繁殖,待其长至有4片叶的健壮幼苗后,将其移植到盆径为10 cm左右的小盆中,待幼苗叶片盖住盆时,可移植

到盆径为20–23 cm的大盆内,然后选择生长状况良好且大小一致、无病虫害的植株进行实验。

1.1.2 AMF的扩繁

选取侵染率高的红车轴草(*Trifolium pratense* L.)作为宿主植物进行AMF的扩繁。红车轴草种子经10%过氧化氢溶液消毒10 min后,用无菌水冲洗后浸种,于湿润滤纸处发芽。土壤过2 mm筛,121 °C湿热灭菌30 min并放置2 d后备用。将洗净灭菌的河砂土装至花盆2/3,加入8 g供试菌剂(含有孢子、侵染的根段和菌丝,孢子密度为 4.8×10^3 个/100 g),再分别播撒种子,覆盖土壤,喷水润湿。培养温度为20–25 °C,光照时间15 h/d,湿度为60%–70%,每2 d用营养液浇灌1次,64 d后将花盆放在日光下暴晒3–7 d,使沙基干燥。去除地上部分植株体,分别收获植株根系和沙土培养基(基质留待筛选孢子)。

1.2 方 法

1.2.1 彩叶草生长情况测定

形态学指标:实验期间每隔1周记录植株的生长表现,如长势生长(生长是否旺盛或者生长是否受到抑制)、叶片的生长状况(叶片颜色的变化、是否萎蔫、有没有发新叶)等。

根长测定:纯水清洗根部后,用吸水纸吸干残留水分,选取主根并用30 cm(精度为0.1 cm)刻度尺测量。

干重测定:植株地上部分收获后,用水洗净、擦干,于75 °C烘至恒重,记录其干重^[10]。

菌根侵染率测定:采集彩叶草幼嫩根系100 g,洗净后剪成1 cm左右的根段,用福尔马林-乙酸-乙醇(formalin-aceto-alcohol, FAA)固定液[70% (体积分数)乙醇溶液、甲醛、冰醋酸按90:5:5的体积比混合]固定24 h。加入3%氢氧化钾溶液100 mL,90 °C水浴15–30 min(至根系相对透明为止)。洗去碱液后,加入10%

H₂O₂ 溶液漂白 15 min, 用蒸馏水清洗, 加入 0.2 mol/L 盐酸酸化 1 h 以上, 用乳酸甘油染色法计算菌根侵染率^[11]。

1.2.2 抗氧化酶活性测定

称取 0.5 g 叶片(去除叶脉), 剪碎后放入研钵中用液氮研磨, 后移至 10 mL 离心管, 用 5 mL 移液枪加入 5 mL 磷酸缓冲液(pH 7.8), 放入离心机中以 15 000 r/min 离心 15 min, 静置待用^[12]。超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性采用氮蓝四唑光还原法; 过氧化物酶(peroxidase, POD)活性采用愈创木酚法; 过氧化氢酶(catalase, CAT)活性采用紫外吸收法^[13]。

1.2.3 丙二醛含量、脯氨酸含量的测定

丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸显色法^[14], 选取新鲜叶片 0.5 g, 分次加入 4 mL 10%三氯乙酸和少量石英砂研磨成匀浆, 再加入 6 mL 三氯乙酸(trichloroacetic acid, TCA)继续研磨, 然后 4 000 r/min 离心 10 min, 上清液即为提取液。取上清液 2 mL, 加入 2 mL 0.6%硫代巴比妥酸, 混合均匀, 沸水浴 15 min, 迅速冷却后观测 532 nm、600 nm 和 450 nm 波长下的吸光度。

脯氨酸(proline, Pro)含量测定采用茚三酮显色法^[15], 每个样品称取 0.2 g 叶片, 剪碎后放入研钵, 分两次加入 3 mL 3%磺基水杨酸溶液研磨并用 2 mL 洗涤, 匀浆转移至具塞试管, 沸水浴 10 min, 冷却后以 3 000 r/min 离心 10 min, 及时提取上清液并保存。在洁净的具塞试管中, 加入 1 mL 上清液、1 mL 蒸馏水、1 mL 冰醋酸、2 mL 2.5%茚三酮, 沸水浴 40 min, 冷却后加入 2 mL 甲苯, 并充分振荡试管 30 s, 静置分层后, 吸取 200 μ L 甲苯层红色液体, 按顺序加入酶标板, 用酶标仪于波长 520 nm 测定光密度值。

1.2.4 次生代谢产物含量测定

迷迭香酸含量测定: 准确称取样品叶片干

粉 1.0 g, 加入 100 mL 蒸馏水于 100 °C 提取 30 min。滤纸过滤, 滤液保留备用, 滤渣用相同方法重复 2 次, 合并提取液。用 6 mol/L HCl 调 pH 至 2.0, 用等体积的乙酸乙酯萃取 3 次, 合并乙酸乙酯相, 减压蒸干, 固形物加入 20 mL 无水乙醇溶解后, 移入容量瓶中。取 5 mL 于 568 nm 处测定吸光值, 空白作参比, 根据标准曲线得出样品迷迭香酸含量^[16]。

花色苷含量测定: 准确称取叶片干粉 1.0 g, 加入 0.1 mol/L 盐酸乙醇, 置于 32 °C 恒温水浴中浸提 5 h, 过滤后各取 1 mL 滤液用 0.1 mol/L 盐酸稀释至 25 mL, 空白作参比测 530 nm 下的吸光度, 设每 1 g 样品在 10 mL 0.1 mol/L 盐酸溶液中的浸提液的吸光度 $A=0.1$ 为 1 个花色苷单位, 以此比较花色苷的相对含量^[17]。

1.2.5 根系损伤测定

运用双色编码化学反应(two-color coded chemical reaction, TCC)还原法测定根系活力: 称取根样品 1 g, 浸没于盛有 20 mL 0.1% TTC 和 66 mmol/L 磷酸缓冲液(pH 7)的等量混合溶液的烧杯中, 37 °C 保温 1 h, 然后加入 2 mL 1 mol/L 硫酸终止反应, 同时设置空白实验。取出根, 与 3 mL 乙酸乙酯和少量石英砂在研钵内磨碎, 匀浆移入离心管, 离心后定容 10 mL。空白作参比测 485 nm 下的吸光度, 制定并查取标准曲线, 得出四氮唑还原强度^[18]。

根系的 DNA 损伤用单细胞凝胶电泳仪进行检测, 实验步骤包括细胞悬液制备、铺胶制片、细胞裂解(碱性)、解旋、3,5-二硝基水杨酸(3,5-dinitrosalicylic acid, DNS)电泳、中和染色、荧光显微镜图像观察与 CASP 软件分析^[19]。

根尖镉含量测定采用分光光度法, 洗净彩叶草根尖, 置于 70–80 °C 的烘箱中烘干并粉碎。测定时准确称取 2.0 g 根尖样品于烧杯中,

加入 30 mL 混合酸后低温加热消解, 冷却后定容至 10 mL。取 5 mL 样于比色管中, 加入 5 mL 1 mol/L NaOH 溶液, 再分别加入 15 mL 0.002% 双硫脲、1 mL 20% 盐酸羟胺、1 mL 50% 酒石酸钾钠、1 mL 20% 聚氧乙烯烷基酚醚 (polyoxyethylated alkylphenol, OP) 乳化剂, 用蒸馏水稀释至刻度线, 静置 20 min 后在 537 nm 波长下的紫外可见分光光度计上测定吸光度, 以空白溶液作参比, 通过标准曲线回归方程求出各样品中的镉含量^[20]。

1.3 数据分析处理

实验数据由 Microsoft Excel 2020 软件整理并绘制表格, 用 IBM SPSS 26.0 统计软件通过单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和 Duncan 法计算平均值和标准误, 分析显著性差异, 经 CASP 彗星软件分析获得彗星实验相关数据, 用 Origin 2019b 软件作图。

2 结果与分析

2.1 AMF 对镉胁迫下彩叶草菌根侵染状况和生长情况的影响

菌根侵染率是衡量共生真菌对植物亲和力的重要指标^[21], 可以反映植物根系中菌根的数量和植物根系的结构, 从而为植物生长发育提供重要的参考依据^[22]。如图 1 所示, 不同 Cd 浓度下, AMF 均能与彩叶草根系形成较稳定的共生结构^[23], 但其对不同浓度镉处理下宿主植

物的侵染状况各不相同。由表 1 可以看出, 各组孢子数及菌根侵染率均随 Cd 浓度的增高而减小, 其中 Cd₀+AMF 组侵染率最高, 为 51.24%, 说明镉胁迫会抑制 AMF 对彩叶草根系的侵染。镉处理后彩叶草株高及根系伸长率降幅分别为 17.77%–46.5% 和 26.51%–64.40%, 结果证明不同浓度的镉胁迫均会抑制彩叶草株高和根生长。AMF 组 2 个生长指标较 NF 组均有所提升, Cd₂₀+AMF 组效果最佳, 增幅分别为 25.24%、23.47%。由此可见, 接种 AMF 能有效促进彩叶草根和茎的伸长生长, 保障其吸收与光合能力, 进而有效减少镉胁迫对彩叶草表现的损伤。

2.2 AMF 对镉胁迫下彩叶草叶片抗氧化酶活性的影响

抗氧化酶系统能有效抵抗逆境下活性氧自由基 (reactive oxygen species, ROS) 积累造成膜脂过氧化、氧化应激的伤害, 其与植物抗逆性密切相关^[24]。植物体内重要的抗氧化酶包括 SOD、POD、CAT 等, 其中 SOD 具有特殊的生理活性, 可催化超氧阴离子自由基 ($\cdot\text{O}_2^-$) 发生歧化反应^[25]; POD 利用 H₂O₂ 氧化酚类等有毒物质, 将其转化为醌类化合物; CAT 是以铁卟啉为辅基的结合酶, 它可与 H₂O₂ 反应生成铁过氧化物活性体, 促使 H₂O₂ 氧化^[26]。由图 2 可知, 在彩叶草叶片中, 抗氧化酶活性总体上升, 但随着时间延长和镉胁迫程度的加深, 3 种抗氧

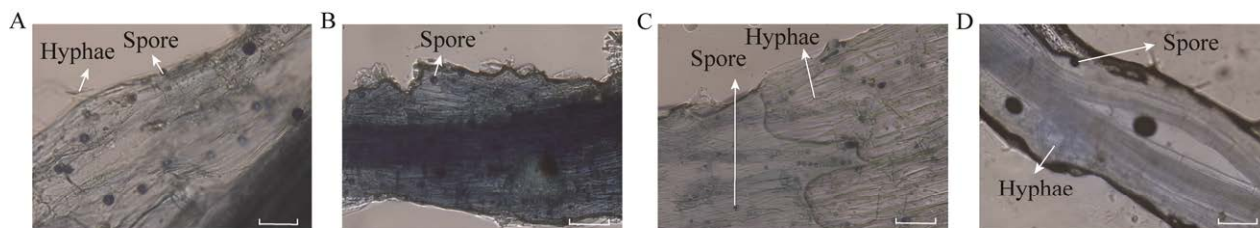


图 1 AMF 侵染彩叶草根系情况

Figure 1 AMF infection of *Coleus scutellarioides* root system. A: Cd₀+AMF; B: Cd₁₀+AMF; C: Cd₂₀+AMF; D: Cd₄₀+AMF. Bar=50 μm .

表 1 不同处理下 AMF 侵染与彩叶草生长情况

Table 1 AMF infestation and *Coleus scutellarioides* growth under different treatments

Vaccination processing	Soil Cd concentration (mg/kg)	Mycorrhizal infection rate (%)	Spore count (cm ⁻¹)	Elongation rate of plant height (%)	Root elongation rate (%)
NF	0	—	—	54.60±1.29 ^b	34.83±0.3480 ^a
	10	—	—	44.90±1.04 ^c	25.60±0.44 ^c
	20	—	—	34.60±1.40 ^d	19.03±0.23 ^c
	40	—	—	29.20±1.08 ^c	12.40±0.46 ^g
AMF	0	51.24±7.56 ^a	18.33±3.12 ^a	60.47±0.82 ^a	35.77±0.27 ^a
	10	45.67±2.53 ^{ab}	12.32±2.54 ^{ab}	51.67±0.95 ^b	28.57±0.44 ^b
	20	40.72±2.54 ^{bc}	11.78±1.25 ^{bc}	43.33±0.73 ^c	23.50±0.38 ^d
	40	27.78±2.51 ^c	7.33±0.64 ^c	37.13±0.75 ^d	14.50±0.44 ^f

The data in the table is the mean±SE, and the same letter after the same peer data indicates no significant difference at the $P<0.05$ level. NF refers to *Coleus scutellarioides* plants that have not been inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi; AMF is *Coleus scutellarioides* plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi.

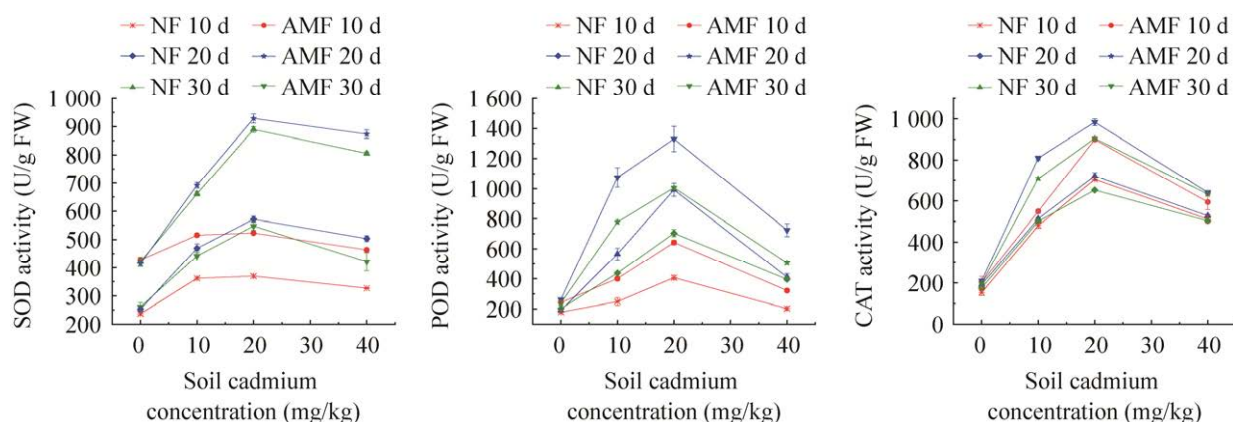


图 2 AMF 交互下彩叶草叶片抗氧化酶活性变化 fresh weight 缩写为 FW, 指某物质在新鲜状态下的重量。

Figure 2 Changes in antioxidant enzyme activity of *Coleus scutellarioides* under the interaction of arbuscular mycorrhiza fungi. Fresh weight, abbreviated as FW, refers to the weight of a substance in its fresh state.

化酶活性均呈现先增后降的趋势,并在 20 d 的 Cd₂₀+AMF 组达到峰值。且不同 Cd 浓度处理下,接种 AMF 后 SOD、POD、CAT 活性整体均高于未接种组,最大增幅分别为 73.46%、89.25%、57.62%,与低浓度处理相比,中、高镉污染处理组植物细胞内抗氧化酶活性均有所提高 ($P<0.05$),在 3 个测量周期内,彩叶草 CAT、SOD、POD 含量均呈现上升的趋势,在施加 AMF 后增长更为明显 ($P<0.05$)。由此可知,AMF 能显著增强彩叶草清除 ROS 的能力,有效减少细胞损伤,增强植物抗逆性,证明 AMF 能诱导酶促

防御系统响应。

2.3 AMF 对镉胁迫下彩叶草次生代谢产物的影响

迷迭香酸(rosmarinic acid)是一种天然的抗氧化剂,能与不饱和脂肪酸竞争脂质过氧基,以终止脂质过氧化的连锁反应^[27]。彩叶草受镉胁迫后,各实验组迷迭香酸含量均有上升趋势,Cd₁₀+AMF 组迷迭香酸含量相比 Cd₀ 组有明显增长,Cd₂₀+AMF 组干重占比最高,20 d 时达 1.37%;而在 NF 组,迷迭香酸含量均低于同对照的 AMF 组,且植株在 Cd₂₀+NF 组迷迭香酸含

量才有较大增长,最大占比仅为 1.18% (图 3A)。说明镉胁迫下会导致彩叶草迷迭香酸的积累,AMF 与彩叶草形成稳定共生关系后,能使彩叶草提高迷迭香酸的合成能力,进一步抵抗镉毒的危害。

花色素苷(anthocyanin)是由类黄酮代谢所衍生的化合物,其结构和含量是影响花色的主要因子,会因金属络合物、pH 值的不同使花色素苷产生颜色差异^[28]。Cd₀组叶片呈现浅绿色;随着施加镉浓度的提高,叶片红色逐渐加深,而在 Cd₄₀组叶片红色变浅。如图 3B 所示,第 2 周期时,随着镉浓度的增加,NF 组花色素苷含量比无镉胁迫时分别提高 24.1%、52.3%、3.3%;AMF 组则分别升高 31.9%、81.4%、10.2%,均呈现先升后降的趋势。Cd₄₀组花色素苷含量下降,表明高浓度 Cd 可能破坏了花色素苷正常的生理结构。由 NF 与 AMF 两组对比可得,AMF 能有效促进彩叶草体内花色素苷的合成,调节彩叶草叶色。

2.4 AMF 对镉胁迫下对彩叶草叶片脯氨酸和丙二醛含量的影响

当植物处于逆境时,脯氨酸作为一种重要

的渗透调节物质^[29],可以通过保持其渗透平衡来稳定细胞蛋白结构、减弱细胞酸性、清除活性氧^[30]。随着时间的推移,Pro 含量随 Cd 浓度增加呈上升的变化趋势,这表明一定时间的镉胁迫能诱导彩叶草叶片中 Pro 的堆积(图 4A)。其中 AMF 组最大增幅为 34.21%,NF 组仅为 25.64%,总体增长速率表现为 AMF 组>NF 组,可见镉胁迫下,AMF 能诱导彩叶草叶片中 Pro 积累,进一步降低植物细胞水势,增强植物吸水 and 保水能力,从而保护细胞渗透平衡和亚细胞结构稳定。

丙二醛是植物在响应逆境下的产物^[31],测定重金属胁迫下植物体内 MDA 的累积量,能在一定程度上反映植物膜受破坏的程度^[32]。在彩叶草受镉处理后,植物体内 MDA 含量均明显上升,最大峰值出现在 40 mg/kg Cd 时,证明高浓度镉胁迫会严重破坏细胞膜结构,对植物造成不可逆的伤害。接种 AMF 后,MDA 含量均显著下降,其中 Cd₁₀+NF 组较 Cd₁₀+AMF 组降幅达 39.33%,可见在一定镉浓度范围内,AMF 与植株共生后能有效减少 MDA 的积累,对叶片镉损伤修复起推动作用(图 4B)。

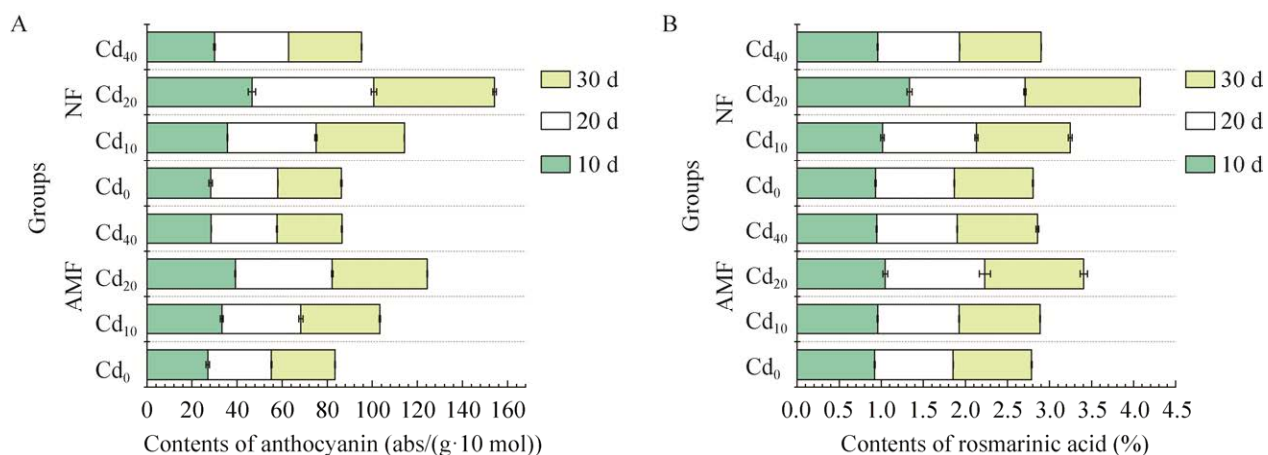


图 3 各处理下彩叶草迷迭香酸含量(A)和花色素苷含量(B)

Figure 3 The content of rosmarinic acid (A) and anthocyanins (B) in *Coleus scutellarioides* under different treatments.

2.5 AMF 对镉胁迫下彩叶草根系损伤情况的影响

根系活力是客观反映根系生命活动的重要生理指标,同时制约着植株地上部分生长的好坏,可衡量植物抵御逆境能力的大小^[33]。如表 2 所示, Cd₂₀+NF 和 Cd₄₀+NF 两组的根系活力较未胁迫组均有所下降,可见镉会抑制根系正常生长;此外,接种 AMF 组的根系活力均高于未接种 AMF 组,其中 Cd₂₀+AMF 组的根系活力提升最多,增加了 35.35%。综上,AMF 可有效缓解镉对彩叶草根系的损害,维持根系正常生理活动。

重金属离子可以直接与 DNA 结合对其造成损伤,同时诱导植株产生活性氧基团,并通过断裂核酸链、修饰碱基等方式间接损害核酸分子^[34]。碱性电解质电泳下, DNA 会离开核向正极迁移形成“彗星状”图像,拖尾程度越高表示受损越严重,因而可通过彗星尾长和荧光亮度来判断 DNA 损伤程度^[35]。由表 2 可知,未

进行胁迫组彩叶草 DNA 几乎没有受损,而施加镉胁迫的均受到了不同程度的危害。经 AMF 作用的 DNA 尾长较未接种 AMF 缩短, Cd₁₀ 浓度下尤为明显,降幅达 41.25%,可见 AMF 能有效缓解镉毒造成的根系 DNA 损伤,维持彩叶草遗传稳定性。

3 讨论与结论

丛枝菌根真菌在不同类型的陆地生态系统中均有存在,能够与 80%–90% 的陆生植物根系形成专性活体营养的互惠共生体^[36]。AMF 群落的物种谱系组成已被证实对植物群落的组成和生产力具有重要的调控作用,植物会选择特定的 AMF 与之共生,从而实现自身利益的最大化^[37]。侵染率体现了真菌与宿主的亲和力,能够衡量其生态适应性。张志芳等^[38]研究发现,AMF 可与烟草(*Nicotiana tabacum* L.)形成良好共生结构,增加烟株根系长度和根系体积。本研究结果显示 AMF 与彩叶草定殖后促进了植株地上

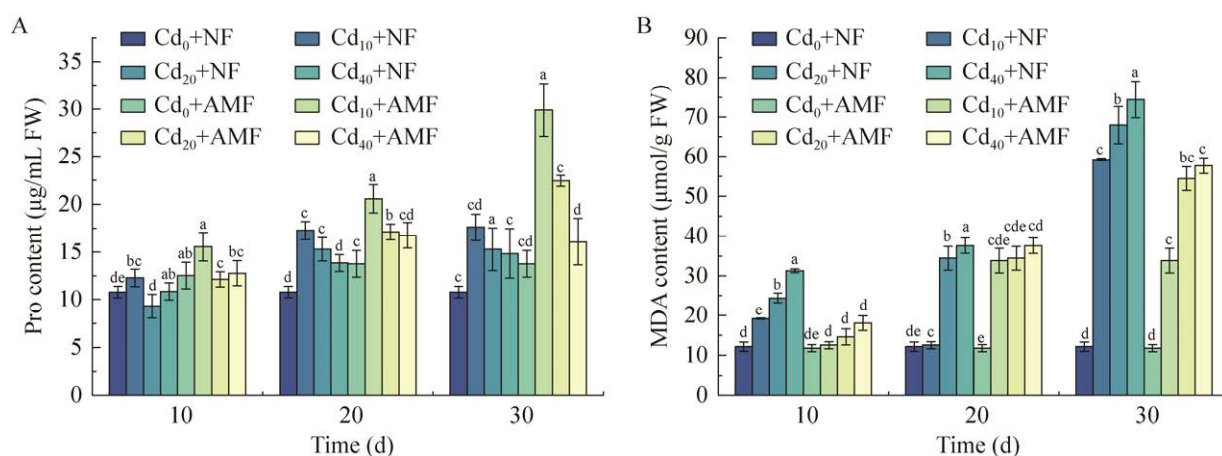
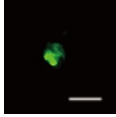
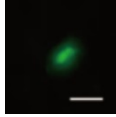
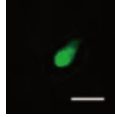
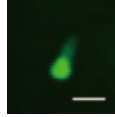
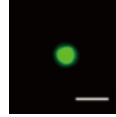
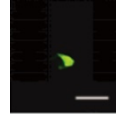
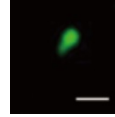
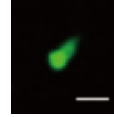


图 4 不同浓度 Cd 处理下彩叶草 Pro 含量(A)以及 MDA 含量(B) 数据的差异显著性利用单因素 ANOVA 检验中的邓肯(Duncan)分析,不同小写字母表示相同时期不同处理组间差异达到显著水平($P < 0.05$)。

Figure 4 The content of Pro (A) and MDA (B) in *Coleus scutellarioides* under different treatments. The significance of data differences was analyzed using Duncan's analysis in one-way ANOVA, where different lowercase letters indicate significant differences between different treatment groups during the same period ($P < 0.05$).

表 2 不同处理下彩叶草根 DNA 损伤情况及根系活力变化

Table 2 Changes in root DNA damage and root vitality of *Coleus scutellarioides* under different treatments

Group	Cd ₀ +NF	Cd ₁₀ +NF	Cd ₂₀ +NF	Cd ₄₀ +NF	Cd ₀ +AMF	Cd ₁₀ +AMF	Cd ₂₀ +AMF	Cd ₄₀ +AMF
DNA damage image								
L Tail	0.370± 0.002 1 ^f	0.650± 0.048 0 ^c	0.940± 0.030 0 ^c	1.570± 0.029 0 ^a	0.078± 0.000 3 ^g	0.380± 0.015 0 ^f	0.770± 0.028 0 ^d	1.370± 0.012 0 ^b
Tail DNA%	0.026± 0.002 7 ^g	5.730± 0.280 0 ^c	8.040± 0.370 0 ^c	16.330± 0.720 0 ^a	0.014± 0.001 8 ^g	3.028± 0.210 0 ^f	6.820± 0.380 0 ^d	13.340± 0.610 0 ^b
TM	3.190± 0.078 0 ^g	5.480± 0.300 0 ^c	8.400± 0.240 0 ^c	12.550± 0.290 0 ^a	3.930± 0.150 0 ^f	5.390± 0.150 0 ^c	6.530± 0.620 0 ^d	10.600± 0.510 0 ^b
Root activity	146.310± 1.760 0 ^{cd}	150.670± 1.760 0 ^c	140.470± 2.730 0 ^{de}	99.000± 4.041 0 ^f	154.330± 1.200 0 ^{bc}	163.560± 3.210 0 ^b	172.600± 3.480 0 ^a	134.000± 4.041 0 ^c

The data in the table is the mean±SE, and the same letter after the same peer data indicates no significant difference at the $P<0.05$ level. Bar=50 μm.

部分和地下部分的伸长生长,这可能是因为 AMF 的侵染促进了植物根系内皮层细胞增厚,同时极大地扩展了植物根系与土壤的接触面积,进而促进细胞营养吸收与分裂分化,显著改变了宿主植物根系形态。但从侵染参数可知,镉浓度增加使彩叶草菌根侵染率有所降低,其共生关系显著减弱,这与高冰等^[39]发现随着镉质量浓度的升高,丛枝菌根真菌对绢毛委陵菜 (*Potentilla sericea* L.) 的侵染率降低的结论一致,推测过多 Cd²⁺可能会阻抑真菌孢子萌发和菌丝生长,削弱其与宿主植物的亲和力。

镉胁迫会导致植物细胞膜脂过氧化,造成细胞渗透失衡,胞内积累过氧化产物^[40]。SOD、POD、CAT 等抗氧化酶可以催化超氧阴离子转化成氧和水,减小对细胞的损害,增强植物抗逆性^[41]。AMF 增强植物重金属耐性的抗氧化机制认为,AMF 可以调节抗氧化酶系统,减少植物细胞内活性氧化自由基(ROS)的积累,减轻膜脂过氧化程度,确保物质运输和能量传递^[42]。本研究结果显示,彩叶草在逆境下抗氧化酶活性均有所提高,在施加 AMF 后增长更为明显,证明 AMF 能诱导酶促防御系统响应,引起植物体内免疫相关酶类基因表达上调,提高宿主植

物抗性,这与苗志加等^[43]发现 AMF 可通过促进植物的抗氧化酶活性来提升植株抗重金属能力的结论一致。实验结果还说明,彩叶草在受到镉胁迫时,体内游离 Pro 和 MDA 含量均有所增加。接种 AMF 组较未接种组 Pro 含量增多显著,而 AMF 组的 MDA 含量则低于 NF 组。由此可知,重金属污染促使保护酶活性发生变化,与 AMF 互作使抗氧化酶系统调节能力更强,Pro 含量提高,MDA 含量减少,可更好地适应胁迫环境。

土壤镉污染会影响植物体内渗透平衡,导致细胞通透性改变,引起生物合成过程中次生代谢关键基因的表达,使植株次生代谢产物得到更多的积累^[44]。镉胁迫下,AMF 会刺激植物根系分泌有机酸、糖类、酚类等次生代谢产物。研究发现,根系有机酸具有一个或多个羟基、氨基或羧基等活性官能团,在土壤-根界面与重金属离子发生络合-解离作用,活化土壤中的营养元素,将离子态的金属转变为毒性较低或者无毒的螯合态,从而降低重金属离子对植物细胞的毒害作用^[45]。Song 等^[46]研究表明,在镉胁迫下,植物体内的苷类化合物能清除活性氧,减轻其对细胞膜的危害,起到维持细胞稳态的

重要作用。本实验也佐证了这一点：彩叶草的主要次生代谢产物迷迭香酸、花色素苷，随着镉浓度的上升呈现先增后减的趋势，在 Cd₂₀ 组有明显的增长，且 AMF 组增长幅度和最高峰值均高于 NF 组。由此可见，丛枝菌根真菌与植株共生，能一定程度上提高彩叶草体内次生代谢产物含量，增强其对重金属镉的抗性。

根系活力可反映植株根系对土壤水分和矿质元素的吸收水平，直接影响植株的形态建成和物质积累。本研究结果揭示，接菌处理可使镉胁迫下彩叶草的根系活力升高，利于其抵御重金属环境，这与杜红等^[47]证实 AMF 能促进黑麦草(*Lolium perenne* L.)根系伸长并增强根系活力的结论相似。根系活力的动态变化提示了根部细胞内 DNA 损伤能受到丛枝菌根真菌的调节。金属离子能诱导产生活性氧^[48]，通过断裂核酸链、修饰碱基等方式损害 DNA。本研究观测到高浓度镉处理下根系 DNA 彗星图像拖尾明显，核酸分子损伤严重，而 AMF 组的 DNA 损伤较 NF 组明显减小，该结果与宋捷^[49]研究拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.]幼苗时所发现镉易诱导 DNA 损伤的结论相同。据此可推测，高浓度镉会引起 DNA 断裂和染色体损伤，影响正常的复制转录过程而引起植物根系相关蛋白的合成受阻，阻抑植株生长发育及生理代谢；丛枝菌根真菌能够诱导彩叶草相关抗性基因表达，提升与核酸片段修复相关酶的活性，从而对受损脱氧核糖核酸链进行修补，缓解镉对植物的毒害作用^[50]。

综上所述，彩叶草在镉污染的环境中，其生长发育受到抑制，而 AMF 在植物响应胁迫过程中发挥了积极效应，其对彩叶草根系有较強的侵染能力，能通过激活抗氧化体系、增加次生代谢产物含量、提高植株根系活力以及减少根系 DNA 损伤等方式提升彩叶草适应镉污染

环境的能力。本研究在已有研究的基础上，针对土壤镉污染这一生态问题，创新性地探究使用 AMF 菌剂来改善土壤镉离子积累对彩叶草生长发育造成的问题的可行性，并通过验证得到丛枝菌根菌剂可提高彩叶草产量和品质并应用于规模化生产实践，这为环境治理提供了一种低成本、限制少且对环境友好的生物学措施，同时为进一步构建优良的作物-AMF 共生耦合体系、利用生物防治推动花卉园艺可持续发展奠定了基础。

REFERENCES

- [1] KUMARA SM, RANI SU, AIL G. Anticancer potential of rosmarinic acid and its improved production through biotechnological interventions and functional genomics[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2018, 102(18): 7775-7793.
- [2] 刘戈宇, 柴团耀, 孙涛. 超富集植物遏蓝菜对重金属吸收、运输和累积的机制[J]. *生物工程学报*, 2010, 26(5): 561-568.
LIU GY, CHAI TY, SUN T. Mechanisms of heavy metal absorption, transport and accumulation in the hyperaccumulator plant *Draba nemerosa*[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2010, 26(5): 561-568 (in Chinese).
- [3] PETER P, OLIVER H, PEPE H, MARTIN C, ALAN P. Three species of *Coleus* (*Lamiaceae*) from the Guinean Highlands: a new species, a new combination and clarification of *Coleus splendidus*[J]. *Kew Bulletin*, 2019, 74(3): 1-14.
- [4] 李玉双, 孙丽娜, 王升厚, 孙铁珩. EDTA 对 4 种花卉富集 Cd、Pb 的效应[J]. *环境科学与技术*, 2007, 30(7): 16-17, 34, 116.
LI YS, SUN LN, WANG SH, SUN TH. Role of EDTA in cadmium and lead accumulation by flowers[J]. *Environmental Science & Technology*, 2007, 30(7): 16-17, 34, 116 (in Chinese).
- [5] LEVITA J, SUMIWI S, PRATIWI TI, ILHAM E, SIDIQ SP, MOEKTIWARDYOYO M. Pharmacological activities of *Plectranthus scutellarioides* (L.) R.Br. leaves extract on cyclooxygenase and xanthine oxidase enzymes[J]. *Journal of Medicinal Plants Research*, 2016, 10: 261-269.
- [6] GABOROVA M, SMEJKAL K, KUBINOVA R. Abietane diterpenes of the genus *Plectranthus sensu lato*[J]. *Molecules*. 2021, 27(1): 166.

- [7] HE PP, LV XZ, WANG GY. Effects of Se and Zn supplementation on the antagonism against Pb and Cd in vegetables[J]. *Environment International*, 2004, 30(2): 167-172.
- [8] 王立, 汪根, 马放, 油勇强. 超积累植物与丛枝菌根真菌共生及其联合吸收积累重金属的效应[J]. *生物工程学报*, 2021, 37(10): 3604-3621.
WANG L, WANG G, MA F, YOU YQ. Symbiosis between hyperaccumulators and arbuscular mycorrhizal fungi and their synergistic effect on the absorption and accumulation of heavy metals: a review[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2021, 37(10): 3604-3621 (in Chinese).
- [9] 孙红, 郑玉龙, 林炎丽, 陈超, 杨富裕. 生物炭、磷及AMF对Cd胁迫下柳枝稷生长及土壤性质的影响[J]. *草业学报*, 2021, 30(12): 71-80.
SUN H, ZHENG YL, LIN YL, CHEN C, YANG FY. Effects of biochar, phosphorus addition and AMF inoculation on switchgrass growth and soil properties under Cd stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(12): 71-80 (in Chinese).
- [10] KHAN A, SHARIF M, ALI A, SHAH SNM, AHMAD MIAN I, WAHID F, JAN B, ADNAN M, NAWAZ S, ALI N. Potential of AM fungi in phytoremediation of heavy metals and effect on yield of wheat crop[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(11): 1578-1586.
- [11] SALE V, SIEVERDING E, OEHL F. Growth responses of three European weeds on different AMF species during early development[J]. *Plants*, 2022, 11(15): 2020.
- [12] 盛萍萍, 刘润进, 李敏. 丛枝菌根观察与侵染率测定方法的比较[J]. *菌物学报*, 2011, 30(4): 519-525.
SHENG PP, LIU RJ, LI M. Methodological comparison of observation and colonization measurement of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Mycosystema*, 2011, 30(4): 519-525 (in Chinese).
- [13] 贾若凌. 铜胁迫对菊芋幼叶生理生化指标的影响[J]. *河南农业科学*, 2012, 41(8): 154-156.
JIA RL. Effects of Cu treatment on physiological and biochemical characters of erusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) leaves[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2012, 41(8): 154-156 (in Chinese).
- [14] 姚虹宇, 刘亚敏, 张盛楠, 刘玉民, 周文颖, 王针针. 外源柠檬酸对铝胁迫下马尾松生理特性的影响[J]. *林业科学*, 2018, 54(7): 155-164.
YAO HY, LIU YM, ZHANG SN, LIU YM, ZHOU WY, WANG ZZ. Effects of exogenous citric acid on physiological characteristics of *Pinus massoniana* under aluminum stress[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2018, 54(7): 155-164 (in Chinese).
- [15] 吴敏, 张文辉, 周建云, 马闯, 韩文娟. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(15): 4223-4233.
WU M, ZHANG WH, ZHOU JY, MA C, HAN WJ. Effects of drought stress on growth, physiological and biochemical parameters in fine roots of *Quercus variabilis* Bl. seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(15): 4223-4233 (in Chinese).
- [16] 肖强, 郑海雷, 陈瑶, 黄伟滨, 朱珠. 盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响[J]. *生态学杂志*, 2005, 24(4): 373-376.
XIAO Q, ZHENG HL, CHEN Y, HUANG WB, ZHU Z. Effects of salinity on the growth and proline, soluble sugar and protein contents of *Spartina alterniflora*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(4): 373-376 (in Chinese).
- [17] 刘冉, 寇亚平, 陈庆阳, 牛鹏飞, 王晓飞, 葛红, 贾瑞冬, 赵鑫, 杨树华. 蔷薇属植物花青素苷的测定及其对花瓣呈色的影响[J]. *植物遗传资源学报*, 2024, 25(5): 800-812.
LIU R, KOU YP, CHEN QY, NIU PF, WANG XF, GE H, JIA RD, ZHANG X, YANG SH. Determination of anthocyanin glycosides in *Rosaceae* plants and their effects on petal coloration[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2024, 25(5): 800-812 (in Chinese).
- [18] 吴春太, 周珺, 姚行成, 陈先红, 王军, 林位夫. 橡胶树叶片花色苷的提取与稳定性及其品种间含量变化研究[J]. *中南林业科技大学学报*, 2017, 37(12): 15-20, 45.
WU CT, ZHOU J, YAO XC, CHEN XH, WANG J, LIN WF. Study on the extraction and stability of anthocyanin from leaves of *Hevea brasiliensis* and its content change between three different cultivars[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2017, 37(12): 15-20, 45 (in Chinese).
- [19] VASILIK PM, BELOVA IN, LAZAREVA ME, KONONENKO NV, FEDOREYEVA IL. Salt tolerance assessment in *Triticum aestivum* and *Triticum durum*[J]. *Frontiers in Bioscience-Landmark*, 2024, 29(4): 150.
- [20] GICHNER T. DNA damage induced by indirect and direct acting mutagens in catalase-deficient transgenic tobacco: cellular and acellular comet assays[J]. *Mutation Research*, 2003, 535(2): 187-193.
- [21] 杜军良, 杨凤, 万燕, 李静, 何志坚. 分光光度法测定3种中草药中的镉含量[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(4): 299-301.
DU JL, YANG F, WAN Y, LI J, HE ZJ. Determination of cadmium in three Chinese herbal medicines by spectrophotometry[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2015, 43(4): 299-301 (in Chinese).
- [22] DOWNS TM, RADFORD IJ. Arbuscular mycorrhizal fungal colonisation of *Hieracium lepidulum* roots in experimental and field soil inoculated media[J]. *New Zealand Journal of Botany*, 2005, 43(4): 843-850.

- [23] SKELDON AC, DIJK D. Weekly and seasonal variation in the circadian melatonin rhythm in humans: entrained to local clock time, social time, light exposure or sun time[J]. *Journal of Pineal Research*, 2021, 71(1): e12746.
- [24] BISHT A, GARG N. AMF species improve yielding potential of Cd stressed pigeonpea plants by modulating sucrose-starch metabolism, nutrients acquisition and soil microbial enzymatic activities[J]. *Plant Growth Regulation*, 2022, 96(3): 409-430.
- [25] JOMOVA K, VALKO M. Advances in metal-induced oxidative stress and human disease[J]. *Toxicology*, 2011, 283(2-3): 65-87.
- [26] YAN H, FILARDO F, HU XT, ZHAO XM, FU DH. Cadmium stress alters the redox reaction and hormone balance in oilseed rape (*Brassica napus* L.) leaves[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2016, 23(4): 3758-3769.
- [27] LI M, MA GS, LIAN H, SU XL, TIAN Y, HUANG WK, MEI J, JIANG XL. The effects of *Trichoderma* on preventing cucumber fusarium wilt and regulating cucumber physiology[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18(3): 607-617.
- [28] BHARATI L, MAYANK R, WRICHA T. Playing with colours: genetics and regulatory mechanisms for anthocyanin pathway in cereals[J]. *Biotechnology & genetic engineering reviews*, 2021, 37(1): 21-29.
- [29] EIKELISH A, ALHUDHAIBI AM, HOSSAIN AS, HAOUALA F, ALHARBI BM, EL-BANNA MF, RIZK A, BADJI A, ALJWAIZEA NI, SAYED AAS. Alleviating chromium-induced oxidative stress in *Vigna radiata* through exogenous trehalose application: insights into growth, photosynthetic efficiency, mineral nutrient uptake, and reactive oxygen species scavenging enzyme activity enhancement[J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 460.
- [30] 师凯丽, 王莉, 宋青媛, 王艳艳, 王兴悦, 刘智康, 蒋静静, 吴婷玉, 邱天, 金鹏, 郑永华. 甘氨酸甜菜碱在果蔬采后冷害控制中的研究进展[J]. *食品与发酵工业*, 2024, 50(21): 379-387.
- SHI KL, WANG L, SONG QY, WANG YY, WANG XY, LIU ZK, JIANG JJ, WU TY, QIU T, JIN P, ZHENG YH. Research progress of *glycine betaine* in post harvest cold damage control of fruits and vegetables[J]. *Food and Fermentation Industry*, 2024, 50(21): 379-387 (in Chinese).
- [31] AHMAD M, WARAICH EA, ZULFIQAR U, YONG JWH, ISHFAQ M, DIN KU, ULLAH A, ABBAS A, AWAN MI, MOUSSA IM, ELSHIKH MS. Thiourea improves yield and quality traits of *Brassica napus* L. by upregulating the antioxidant defense system under high temperature stress[J]. *Scientific Reports*, 2024, 14(1): 12195-12195.
- [32] DU XR, SU MX, JIAO Y, XU SX, SONG JQ, WANG HF, LI QL. A transcription factor *SINAC10* gene of *Suaeda liaotungensis* regulates proline synthesis and enhances salt and drought tolerance[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(17): 9625.
- [33] WANG XN, YANG F, ZHANG JC, REN YR, AN JP, CHANG DY, WANG XF, YOU CX. Ectopic expression of *MmCYP1A1*, a mouse cytochrome P450 gene, positively regulates stress tolerance in apple calli and *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell Reports*, 2023, 42(2): 433-448.
- [34] 刘朝荣, 张柳青, 杨艳, 黄兴, 黎云祥, 权秋梅, 朱晓华. 珙桐幼苗生理生化指标对重金属铅、镉胁迫的响应[J]. *广西植物*, 2021, 41(9): 1401-1410.
- LIU CR, ZHANG LQ, YANG Y, HUANG X, LI YX, QUAN QM, ZHU XH. Effects of lead and cadmium on physiology and biochemical indexes of *Davidia involucrata* seedlings[J]. *Guihaia*, 2021, 41(9): 1401-1410 (in Chinese).
- [35] 阮仕琴, 陶刚, 姜璇, 赵兴丽. 丛枝菌根真菌生态功能及其与共生植物互作机理[J]. *中国土壤与肥料*, 2022(5): 237-244.
- RUAN SQ, TAO G, LOU X, ZHAO XL. The ecological functions of arbuscular mycorrhizal fungi and their interaction mechanisms with the symbiotic plants[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2022(5): 237-244 (in Chinese).
- [36] 朱亚琼, 黎松松, 王宁欣, 郑伟, 聂芳, 孙强, 张云玲. 根瘤菌-根系构型-丛枝菌根真菌对混播草地氮素固定与转移效率的影响[J]. *中国草地学报*, 2022, 44(11): 18-31.
- ZHU YQ, LI SS, WANG NX, ZHENG W, NIE F, SUN Q, ZHANG YL. Effects of *Rhizobium*-root system-arbuscular mycorrhizal fungi features on nitrogen fixation and transfer efficiency of mixed sowing meadow[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2022, 44(11): 18-31 (in Chinese).
- [37] EL RASAFI T, OUKARROUM A, HADDIOUI A, SONG H, KWON EE, BOLAN N, TACK FMG, SEBASTIAN A, PRASAD MNV, RINKLEBE J. Cadmium stress in plants: a critical review of the effects, mechanisms, and tolerance strategies[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2022, 52(5): 675-726.
- [38] 张志芳, 豁泽春. 镉、砷胁迫下接种丛枝菌根真菌对烤烟镉、砷累积及生理特性的影响[J]. *河南农业科学*, 2022, 51(2): 47-56.
- ZHANG ZF, HUO ZC. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on cadmium, arsenic accumulation and physiological characteristics of flue-cured tobacco under cadmium and arsenic

- stress[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2022, 51(2): 47-56 (in Chinese).
- [39] 高冰, 高鹏飞, 范卫芳, 冯郑红, 吴建慧. 镉胁迫对绢毛委陵菜-丛枝菌根真菌共生体根系结构和生理的影响[J]. 植物研究, 2022, 42(4): 647-656.
GAO B, GAO PF, FAN WF, FENG ZH, WU JH. Effects of cadmium stress on the root structure and physiology of symbiont of *Potentilla sericea* and arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Bulletin of Botanical Research, 2022, 42(4): 647-656 (in Chinese).
- [40] IGNATENKO AA, TALANOVA VV, REPKINA NS, TITOV AF. Effect of salicylic acid on antioxidant enzymes and cold tolerance of cucumber plants[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2021, 68(3): 491-498.
- [41] GONG X, TIAN QD. Study on the effect mechanism of arbuscular mycorrhiza on the absorption of heavy metal elements in soil by plants[J]. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2019, 267(5): 52-64.
- [42] KARZAN Q, KAROKH K, AVIN S, HAIDER H, SAFIN H, ZHILIA H, RAYAN A, BANW A, ZAHRA A. *Aeromonas sobria* as a potential candidate for bioremediation of heavy metal from contaminated environments[J]. Scientific Reports, 2022, 12(1): 21235-21235.
- [43] 苗志加, 孟祥源, 李书缘, 马超, 李晴, 安贺鑫, 赵鑫, 赵志瑞. 丛枝菌根真菌修复重金属污染土壤及增强植物耐性研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(2): 252-262.
MIAO ZJ, MENG XY, LI SY, MA C, LI Q, AN HL, ZHAO X, ZHAO ZR. Research progress on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in remediation of heavy metal contaminated soil and enhancement of plant tolerance[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2023, 42(2): 252-262 (in Chinese).
- [44] ZHOU S, YANG JH, YAN SW, YAN YT, ZHANG LY, YE WL. Research progress on the effects of rhizosphere organic acids on the chemical behavior and bioavailability of heavy metals in soil[J]. Journal of Biological Chemistry, 2022, 39(3): 103-106.
- [45] TIAN LX, LI J. The effects of exogenous ABA applied to maize (*Zea mays* L.) roots on plant responses to chilling stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2018, 40(4): 77.
- [46] SONG P, ZHUO QM, DING Y F. Identification of anthocyanin in *Euonymus europaea* leaves and study on their stability[J]. Chinese Wild Plant Resources, 2020, 39(3): 11-18, 32.
- [47] 杜红, 李玉鹏, 程文, 肖荣英, 胡鹏. 丛枝菌根真菌改善镉胁迫下植物根系和土壤微环境的效应[J]. 浙江农业学报, 2022, 34(5): 1039-1048.
DU H, LI YP, CHENG W, XIAO RY, HU P. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant roots and soil microenvironment under cadmium stress[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2022, 34(5): 1039-1048 (in Chinese).
- [48] ZHAO DK, WANG HP, CHEN SY, YU DQ, REITER RJ. Phyto-melatonin: an emerging regulator of plant biotic stress resistance[J]. Trends in Plant Science, 2021, 26(1): 70-82.
- [49] 宋婕. 镉胁迫对拟南芥幼苗 DNA 损伤及修复的影响[D]. 沈阳: 辽宁大学硕士学位论文, 2017.
SONG J. Effect of Cd-induced DNA damage and DNA repair system on *Arabidopsis* seedlings[D]. Shenyang: Master's Thesis of Liaoning University, 2017 (in Chinese).
- [50] 文钟灵, 杨旻恺, 陈星雨, 郝晨宇, 任然, 储淑娟, 韩洪苇, 林红燕, 陆桂华, 戚金亮, 杨永华. 酸铝胁迫土壤中耐铝大豆根际不同部位细菌群落结构、功能及其对促生菌富集作用的研究[J]. 遗传, 2021, 43(5): 487-507.
WEN ZL, YANG MK, CHEN XY, HAO CY, REN R, CHU SJ, HAN HW, LIN HY, LU GH, QI JL, YANG YH. Bacterial composition, function and the enrichment of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) in differential rhizosphere compartments of Al-tolerant soybean in acidic soil[J]. Hereditas, 2021, 43(5): 487-507 (in Chinese).