

杨雍康, 药 栋, 李 博, 等. 微生物群落在修复重金属污染土壤过程中的作用[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(5): 1322-1331.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2020.05.032

微生物群落在修复重金属污染土壤过程中的作用

杨雍康, 药 栋, 李 博, 李明锐, 湛方栋, 祖艳群, 李 元

(云南农业大学资源与环境学院, 云南 昆明 650201)

摘要: 总结了几种具有重金属耐性的微生物及耐性机制, 并分析了微生物群落在重金属污染土壤修复过程中的作用。微生物主要以2种方式强化植物对重金属污染土壤的修复效果: 一是微生物对重金属具有吸附作用, 减轻土壤中重金属对植物的毒害; 二是分泌有机酸及植物生长所需的营养物质促进超富集植物对重金属的吸收。耐受重金属的微生物主要以细菌居多, 可能是因为细菌对环境具有更强的适应能力, 在极端环境胁迫下具有更完善的抗性机制。微生物对重金属具有耐性是因为微生物可以分泌螯合剂与重金属生成螯合物, 或通过铁载体络合作用等途径降低重金属的生物毒性, 减轻重金属对微生物的危害。微生物对重金属污染土壤的修复具有显著影响, 所以在修复过程中可以强化微生物功能。要重点研究根际微生物、根系和介质载体三者之间复合功能, 结合污染土壤类型与植物群落配置的特点筛选耐受或吸附重金属的菌种和菌群。

关键词: 土壤; 重金属污染; 微生物; 重金属耐性

中图分类号: X592 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2020)05-1322-10

Effect of microbial community in the process of remediation of heavy metal pollution in soil

YANG Yong-kang, YAO Dong, LI Bo, LI Ming-rui, ZHAN Fang-dong, ZU Yan-qun, LI Yuan

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

Abstract: Several heavy metal-tolerant microorganisms and their tolerant mechanisms were summarized, and the role of microbial communities in the process of heavy metal contaminated soil remediation was analyzed. The repairing effects of plants on heavy metal contaminated soils was mainly strengthened by microorganisms in two ways. In one way, microorganisms could absorb heavy metals and relieve the toxicity of heavy metals in soil to plants. In the other way, microorganisms could secrete organic acids and nutrients needed in plants growth to promote the absorption of heavy metals by hyperaccumulators. Most of the heavy metal-tolerant microorganisms were bacteria, the reason may be that bacteria have stronger adaptability to the environment and have more perfect resistant mechanism under extreme environmental stresses. Microorganisms were resistant to heavy metals because they can secrete chelating agents to form chelates with heavy metals, or reduce the biotoxicity of heavy metals by means of iron carrier complexation, and reduce the harm of heavy metals to microorganisms. Microorganisms had a significant impact on the repair of heavy metal contaminated soils, so the function of microorganisms could be enhanced during the process of repair. The composite functions between rhizosphere microorganisms, roots

and media carriers should be studied with focus, and the microbial strains and floras that can tolerate or adsorb heavy metals can be screened by comprehensive consideration of the contaminated soil types with the allocation features of plant communities.

Key words: soil; heavy metal contamination; microorganism; heavy metal tolerance

收稿日期: 2019-11-22

基金项目: 云南省重点研发计划项目(2018BB017); 云南省重点研发计划课题(2019BC001-04); 云南省农田无公害生产创新团队项目(2017HC015)

作者简介: 杨雍康(1995-), 男, 云南丽江人, 硕士研究生, 从事土壤重金属污染修复研究。(E-mail) yyk13187812612@163.com

通讯作者: 李 元, (E-mail) liyuan@ynau.edu.cn

随着现代工业的快速发展,含有大量重金属的“三废”流入农田。土壤重金属污染会使土壤结构、组织和功能发生变化,影响农作物产量^[1],而且土壤中重金属存在隐蔽性、滞后性、不可逆性和治理困难等特点,要使土壤完全恢复至未污染的状态非常困难^[2]。土壤重金属污染治理问题是当今的热点问题。现阶段修复土壤重金属污染的主要方法有物理修复、化学修复和生物修复^[3]。植物修复是一种修复土壤重金属污染的生物修复,利用一些超富集植物将土壤中的重金属吸收到植物根部或转运到植物的地上部分,最后通过收割植物从而达到净化污染土壤的目的^[4]。利用超富集植物可以有效减少土壤中重金属的含量^[5]。施加钝化剂为原位化学修复方法,可以减少作物对重金属的吸收^[6],且钝化剂作为化学添加剂具有见效快、价格便宜等优点^[7]。重金属污染的土壤在修复过程中微生物群落也会发生变化,且土壤微生物在不同的修复方式中也具有不同的作用。

化学修复已经广泛应用于重金属污染土壤的修复,主要包括淋洗法、化学钝化法和离子拮抗法等^[8]。淋洗法是指利用外力作用推动化学淋洗液流过重金属污染土壤,将土壤中的污染物清洗迁移出去,随之对上一步的淋洗液进行处理或分离^[9]。化学钝化修复法因见效快、操作简单以及适合大面积推广,近年来备受关注。土壤重金属钝化是向土壤中加入钝化剂,调节和改变土壤的理化性质,通过沉淀作用、吸附作用、配位作用、有机络合作用和氧化还原作用等改变重金属在土壤中的赋存形态和化学形态^[10],有效减少植物根系对重金属的吸收^[11]。生物修复包括微生物修复、植物修复、动物修复和联合修复等类型^[12]。其中植物修复技术属于原位修复技术,这种技术被认为是重金属污染土壤修复的最有效方法^[13]。植物修复又包括植物提取和植物固定等方法,应用最广泛的是利用超富集植物对土壤重金属进行提取^[14]。超富集植物是指植株体内重金属含量为普通植物 10~500 倍、富集系数和转运系数均大于 1 的植物^[15]。富集系数是指植物体内重金属含量与土壤中重金属含量之比,转运系数是指植物地上部重金属含量与根部重金属含量之比。因为不同重金属性质不同,所以超富集植物对不同重金属的临界含量有所不同,植物体内重金属含量是否超过临界含量是判断超富集植物的重要标

准之一^[16]。

当前研究结果表明,微生物同样有能力富集大量重金属^[17],所以利用微生物对重金属污染土壤进行修复成为热点问题。土壤中有不计其数的微生物群落,且与植物有着紧密的联系,时刻影响着植物的生长代谢过程^[18]。因此,在重金属污染土壤的修复过程中,微生物群落也会对土壤修复产生重大影响^[19]。探讨微生物群落在重金属污染土壤修复过程中起到的作用有助于增强重金属污染土壤修复的效果,为将来使用更有效的重金属污染土壤修复技术提供理论依据。

1 不同修复技术对微生物群落的影响

1.1 土壤重金属污染对微生物群落的影响

重金属具有生物毒性,不仅影响植物的正常生命代谢,还会影响土壤中微生物的群落结构及功能^[20]。王秀丽等^[21]研究发现铜、锌、镉、铅等重金属污染后土壤中生物量明显降低,细菌、真菌、放线菌菌落数降低。但也有研究结果表明,微生物群落的均匀度,随着重金属污染水平的增加而增加^[22],这可能是由于微生物总生物量减少导致资源竞争减少的结果。

微生物群落通过改变微生物群落结构对长期的土壤重金属污染产生反应。Deng 等^[23]通过对长期重金属污染农田的检测,发现重金属污染显著降低了细菌和真菌的丰度,也改变了它们的群落结构。此外,Epelde 等^[24]还发现微生物群落的均匀度随着重金属污染程度的增加而增加,说明重金属改变了土壤结构,使土壤微生物种类变得单一,微生物的功能也随之减少。

土壤中的重金属对微生物具有破坏性,影响土壤中微生物的生命活动。但有部分微生物对重金属的毒性具有抗性,且土壤中细菌对重金属的抗性优于真菌^[25]。可以利用微生物对重金属的抗性机制对重金属污染土壤进行生物修复^[26]。利用微生物在土壤重金属污染下的优势菌种可能对修复重金属污染土壤有利^[27],但对于植物而言,微生物群落丰富度的减少可能会对植物的生长造成影响。

1.2 化学修复对微生物群落的影响

原位钝化修复是修复重金属污染土壤的有效方法之一,在有效修复土壤重金属污染的同时钝化剂还有可能成为土壤微生物的载体^[28],对土壤微生物群

落造成影响。崔红标等^[29]通过向铜、镉污染的土壤中施加石灰、磷灰石、木炭等钝化剂修复土壤,不仅使土壤中重金属有效性降低,而且使土壤中细菌优势群的数量明显增加,细菌结构多样性也有所增加。此外,杜志敏等^[30]使用石灰作为钝化剂种植黑麦草(*Lolium perenne* L.),降低了土壤中铜的有效性,并增加了土壤微生物的碳源利用效果。所以,土壤中重金属有效态可能是影响土壤微生物群落的主要因素,合理施用钝化剂是恢复土壤微生物生态的重要方法。不同钝化剂对土壤中微生物群落功能的影响存在显著差异。例如施用石灰和海泡石后镉污染土壤的微生物量氮显著降低,而施用钙镁磷肥后微生物量氮显著提高^[31]。

钝化剂除了降低土壤中重金属的有效性,还充当着微生物载体的作用。经钝化剂固定的游离微生物可在区域内保持高度聚集和高活性,强化钝化剂对重金属污染土壤的修复^[32]。戚鑫等^[33]将枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、柠檬酸杆菌(*Citrobacter Werkman and Gillen*)和蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*) 3 株对铀、镉均有去除作用的菌株固定到生物炭,发现对土壤中铀、镉的修复效果显著提升。

钝化剂的施加确实能显著降低土壤中重金属有效态含量,说明重金属对生物的毒性减弱,微生物生境得到改善。但钝化剂的长效性一直是备受关注的话题,一旦施加的钝化剂失去效用,植物和微生物的生存环境可能再次面临威胁。同时,长期施用钝化剂可能造成的二次污染也会对微生物群落造成显著影响。

1.3 植物修复对微生物群落的影响

利用超富集植物对重金属污染土壤进行修复,可以有效减少重金属对土壤的危害。由于超富集植物对重金属吸收的一种重要机制是通过根际分布的内生菌进行吸收,这些内生菌在土壤中扩繁也可能对土壤微生物群落造成影响^[34]。卞方圆等^[35]采用毛竹(*Phyllostachys edulis*)与伴矿景天(*Sedum plumbizincicola*)间作的模式修复重金属土壤,发现土壤中的铜、锌、镉的全量和有效态含量大幅降低,增加了土壤微生物的多样性。蔡信德等^[36]对镍污染土壤进行植物修复,修复后提高了土壤中微生物的数量。说明通过植物修复,改善了微生物的生存环境。

植物提取不仅能改善现有微生物生态环境,还

可为后续土地利用提供有效保障。例如 Luo 等^[37]发现利用东南景天连续提取土壤中重金属,显著降低了氨氧化古菌、氨氧化细菌和亚硝酸盐氧化细菌的活性,减少土壤氮素流失。蜈蚣草是砷超富集植物,其根系分泌物选择性地丰富了微生物,这些微生物与土壤中铁离子和硫的还原溶解、碳的降解固定和氮的固定都有着密切的关系^[38]。能凤娇等^[39]通过芹菜与伴矿景天间作不仅提高了伴矿景天对镉、锌的提取效率,还提高了微生物多样性,有效减缓了连作效应。

植物修复对重金属污染土壤的修复效果显著并且能有效改善微生物的生存环境,但长期种植超富集植物是否会对微生物群落造成不良的影响还不得而知。而且对于重金属污染农田而言,还需要选择合适的修复方式和种植方式以保证不会对作物的产量和农田生态环境造成影响。

2 微生物群落在修复过程中的作用

2.1 微生物对土壤重金属的吸附作用

土壤中部分微生物具备耐受或固定重金属的能力。由于细菌的普遍性,在受控条件下生长的能力以及对广泛环境条件的适应性,细菌对于土壤中重金属具有较强的耐受性,例如假单胞菌(*Pseudomonas*)、肠杆菌(*Enterobacter*)、芽孢杆菌和微球菌(*Micrococcus cohn*) 等对重金属有出色的吸附能力^[40]。部分微生物耐受重金属的主要原因除了对环境具有极强的适应能力外,还因为这部分微生物含有一些特殊蛋白质可以与重金属形成螯合物降低重金属的生物毒性^[41]。微生物在体内螯合重金属的部位不同,例如枯草芽孢杆菌中螯合的铅有 8.5%通过物理包裹在细胞壁内,有 43.3%通过离子交换保持,9.7%与细胞表面官能团复合或沉淀在细胞表面,有 38.5%在细胞内积累^[42]。

由于不同微生物所需的生长条件不同,环境因子往往会对微生物吸附重金属的效果产生显著的影响^[43]。王亚雄等^[44]发现 pH 过低时,氢离子与金属离子竞争细菌表面吸附位,而 pH 过高时,金属离子与氢氧根离子形成水合氢氧化物沉淀。当 pH 为 5~6 时,细菌表面吸附重金属离子的效果最佳。当 pH 过低时,菌体表面的重金属离子会从菌体上解吸下来^[45]。同时,微生物对重金属的吸附能力是有限的,例如李同灵等^[46]筛选出 15 株耐铅菌株,发现 1

株与埃希氏菌 (*Escherichia fergusonii*) NBRC 102419 相似度达 99% 的菌株在 1 200 mg/L 铅离子固体培养基上的长势明显低于该菌株在 500 mg/L 铅离子培养基上的长势,说明重金属离子质量浓度过高会使细菌的生长繁殖受到阻碍。所以对区域环境因素与污染类型进行分析是利用微生物对重金属污染土壤进行修复过程中不可或缺的一环。

微生物对重金属的吸附类似于化学钝化剂对重金属的钝化,通过表面吸附络合重金属,或者通过细胞内螯合重金属降低毒性。土壤中重金属有效态降低会减轻重金属对植物的危害,化学钝化剂同样是通过改变土壤中重金属形态来降低其毒性,达到修复土壤重金属污染的效果。

2.2 根际微生物促进超富集植物对重金属的吸收

微生物除了自身吸附重金属外,还可以促进超富集植物的生长,间接影响重金属污染土壤的修复^[47]。微生物通过合成铁载体、酸化土壤、释放植物生长促进剂以及通过氧化还原改变根际环境,增强植物对重金属的吸收^[48]。Lampis 等^[49]将从污染区分离出的菌株添加到土壤中,再利用蜈蚣草 (*Pteris vittata* L.) 进行植物修复,试验证明该菌株对砷有一定的抗性,能够将砷酸盐还原为亚砷酸盐,促进植物对砷的吸收富集。超富集植物可以通过根系分泌低分子有机螯合剂帮助提取重金属,但只能在其根部附近直接移动重金属,而细菌能够将金属从远离根际的土壤中和结晶的矿物相中转移出来。

土壤中微生物主要通过释放对植物有益的化合物促进超富集植物生长。例如由根际细菌产生的有益化合物包括酶、生物表面活性剂、铁载体、一氧化氮、有机酸和抗生素等。这些物质可能有助于抑制致病和有害生物,改善矿物质摄取,联合固氮,增强对非生物胁迫的耐受性或促进植物激素的产生^[50]。此外,根际菌株可以溶解无机磷、矿化有机磷,并提高植物抗逆性,从而促进植物生长^[51]。赵根成等^[52]施加微生物悬液到砷污染土壤中并利用蜈蚣草修复,发现施加筛选驯化的转基因链霉菌属 (*Streptomyces*) shf2 菌的效果最好,植株生物总量高出同期对照 47.8%,砷含量比同期对照高出 68.8%,砷累积总量高出同期对照 136.0%。

超富集植物吸收转运重金属需要释放有机酸将土壤中的难溶重金属溶解为可被植物吸收的离子形态^[53],而土壤中微生物可以分泌有机酸等物质溶解

重金属,间接促进超富集植物对土壤中重金属的提取。杨卓等^[54]发现巨大芽孢杆菌 (*Bacillus megaterium*) 和胶质芽孢杆菌 (*Bacillus mucilaginosus* Krasilnikov) 的混合制剂可以促进印度芥菜 (*Brassica juncea* L.) 对镉、铅、锌的吸收,并且制剂中含有多种高浓度的有机酸,这些微生物代谢产物使土壤中重金属得到活化,从而促进了植物吸收,提高了植物修复的效率。

土壤微生物对植物的影响主要为对植物根系的影响,微生物会影响根系的生长^[55],而且根际微生物还可以增强植物对病虫害的抗性^[56]。柳树 (*Salix babylonica*) 相较于其他植物有更好的重金属胁迫抗性,Bell 等^[57]在接种了污染区耐受菌种的土壤中种植柳树,发现某些显性真菌的丰度与柳树 Zn 积累有关,而且种植 4 个月比种植 16 个月的柳树根际中有更完整的真菌群落结构,说明早期的微生物群落对植物中重金属积累的影响更显著。吲哚乙酸 (IAA) 是微生物对植物生长产生主要影响的物质,根瘤菌产生的 IAA 通过改变植物生长素库来干扰植物的地上部生理过程,而细菌 IAA 会增加根部表面积和长度,从而增加土壤养分的吸收^[58]。微生物合成 IAA 的方式众多,例如在大多数细菌例如草生欧文氏杆菌 (*Erwinia herbicola*)、假单胞菌 (*Pseudomonas*)、缓生根瘤菌 (*Bradyrhizobium*)、根瘤菌 (*Rhizobium*)、固氮螺旋菌 (*Azospirillum*)、克雷白氏杆菌 (*Klebsiella*) 和肠杆菌 (*Enterobacter*) 中发现了通过吲哚-3-丙酮酸和吲哚-3-乙醛形成的 IAA,在植物病原性细菌根癌农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*)、丁香假单胞菌 (*Pseudomonas syringae*) 和草生欧文氏杆菌中发现了通过吲哚-3-乙酰胺形成 IAA 的生物合成过程,在联胞菌 (*Synechocystis* sp.) 中发现了涉及色氨酸转化为吲哚-3-乙腈的 IAA 生物合成等过程^[48]。微生物不仅会改变土壤的物质结构影响植物,还会通过改变植株对矿质养分的吸收,影响植物激素的水平与平衡,影响植物碳素营养的分配等方式改变植物的根系构型^[59],而植物生长状况的良好与否很大程度上依赖于根系对土壤水分及养分吸收能力的强弱^[60],说明微生物从多方面对重金属污染土壤的植物修复过程产生影响。

不同菌株对植物吸收土壤重金属的影响不同 (表 1)。一些菌株通过促进超富集植物生长强化对重金属的富集效果,还有菌株可以钝化土壤中的重

金属阻控植物对重金属的吸收^[61]。韩辉等^[62]在铅、镉含量超标的土壤中筛选出的巨大芽孢杆菌 (*Bacillus megaterium*) 和液质沙雷氏菌 (*Serratia liq-*

uefaciens) 含有脲酶合成基因 *ureC*, 能够分泌出脲酶提高溶液的 pH 值和 NH_4^+ 的质量浓度, 从而降低土壤溶液中铅、镉的有效态含量。

表 1 微生物对植物吸收重金属的影响

Table 1 Effects of microorganisms on the absorption of heavy metals by plants

菌种	植物	机理	微生物对重金属胁迫下植物吸收重金属的影响	文献来源
假单胞菌 (<i>Pseudomonas</i> sp. P1 III 2)、 代尔夫特菌 (<i>Delftia</i> sp. P2 III 5)、 芽孢杆菌 (<i>Bacillus</i> sp. MP V 12)、 贪噬菌 (<i>Variovorax</i> sp. P4 III 4)、 纤维素降解菌 (<i>Pseudoxanthomonas</i> sp. P4V6)	蜈蚣草 (<i>Pteris vittata</i> L.)	菌株分泌产铁载体 (IAA), 将 砷酸盐还原为亚砷酸盐	将植物生物量增加了高达 45%, 并将砷去除效率从无细 菌的 13% 提高到 35%	[49]
链霉菌 (<i>Streptomyces</i> shf2)	蜈蚣草 (<i>Pteris vittata</i> L.)	根际微生物通过自身酶系统 作用, 直接对土壤中砷形态产 生作用, 改变了植物根际周围 砷的生物有效性, 提高了蜈蚣 草对砷的吸收效率	植株生物总量高出同期对照 47.8%, 砷含量比同期对照高 出 68.8%, 砷累积总量高出同 期对照 136.0%	[53]
巨大芽孢杆菌 (<i>Bacillus megaterium</i>)、 胶质芽孢杆菌 (<i>Bacillus mucilaginosus</i> Krassilnikov)	印度芥菜 (<i>Brassica juncea</i> L.)	微生物代谢产物使土壤中重 金属得到活化	促进印度芥菜 (<i>Brassica juncea</i> L.) 对镉、铅、锌的吸收	[54]
巨大芽孢杆菌 (<i>Bacillus megaterium</i>)、 液质沙雷氏菌 (<i>Serratia liquefaciens</i>)	小麦 (<i>Triticum aestivum</i> L.)	含有脲酶合成基因 <i>ureC</i> , 能够分 泌出脲酶提高溶液的 pH 值和 NH_4^+ 的质量浓度, 从而降低土壤 溶液中铅、镉的有效态含量	显著增加小麦根部和地上部干 质量, 还能够显著降低小麦根部 和地上部镉、铅含量	[62]
假单胞菌 (<i>Pseudomonas</i> sp.)、 黏质沙雷氏菌 (<i>Serratia marcescens</i>)、 黄杆菌属 (<i>Flavobacterium</i> sp.)、 壤霉菌 (<i>Agromyces</i> sp.)	黄花柳 (<i>Salix caprea</i>)	菌株分泌产铁载体固定土壤 中镉、锌, 减少植物对重金属 的吸收	显著增加黄花柳叶片的生物 量, 还能够显著降低黄花柳对 土壤中镉、锌的吸收	[63]
链霉菌 (<i>Streptomyces</i> sp. MC1)	玉米 (<i>Zea mays</i> L.)	将毒性很强的六价铬还原为 毒性较弱的三价铬	玉米生物量增加 57%, 铬积累 及生物有效铬分别降低了 46% 和 96%	[64]

3 微生物对重金属的耐受机制和富集特征

3.1 具有重金属耐性的微生物及其富集特征

重金属具有生物毒性, 会对多数生物的生命活动造成影响。但是自然界中存在部分细菌和真菌具有在细胞表面吸附金属形成沉淀物或利用细胞外多糖与金属结合的能力。也有部分微生物能够吸收环境中的重金属, 并进行胞内反应降低重金属的生物毒性^[65]。其中能在金属矿区存活的微生物可能对重金属有更高的抗性。Naranjargal 等^[66]对蒙古国 Zaamar 金矿中的重金属耐受菌进行了筛选, 筛选出 6 个菌种, 且均为芽孢杆菌属 (*Bacillus*), 说明芽孢杆菌属的菌种对重金属有较好的耐受性。杨振兴等^[67]从湖南水口山有色金属矿区筛选出 17 个真菌菌种, 其中曲霉属 (*Aspergillus*) 属于矿区的优势菌种, 占矿区分离菌株的 70.6%。刘云国等^[68]也对矿

区土壤中的真菌进行了筛选, 发现曲霉属的棘孢曲霉 (*Aspergillus aculeatus*) 可以单抗 400 mol/L 的铜或 800 mol/L 的锌, 且在铜、锌胁迫下, 棘孢曲霉体内的谷胱甘肽含量显著增加, 说明谷胱甘肽在真菌抗逆过程中起到重要作用。

不同微生物的生理构造不同, 导致不同重金属的耐受菌种也不同。可以从不同重金属污染的土壤中驯化得到具有重金属耐性的微生物, 再通过 16S rDNA 技术鉴定重金属耐性微生物的种、属。例如在镉含量超标的土壤中, 铜绿假单胞菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) 占有菌种的 72%, 属于镉污染土壤中的优势菌种^[69]; 铅污染土壤中可分离出一种与镰刀菌属 (*Fusarium* sp.) 类似的菌种, 且铅离子质量浓度为 10~50 mg/L 时, 对铅离子的去除率达到 95%^[70]。当前土壤污染大多数为复合重金属污染, 研究发现某些菌种对重金属污染土壤具有良好的修复效果^[71]。

研究结果表明很多大型真菌能够富集高浓度的重金属^[72]。李维焕等^[73]检测了秀珍菇(*Pleurotus geesteranus*)和猪肚菇(*Clitocybe maxima*)这2种大型真菌菌丝体对重金属铬、铅和锰的富集特性,发现猪肚菇菌丝体中铅的含量达1 125.56 mg/kg,可以成为铅超积累大型真菌。不仅土壤中的微生物具有重金属耐性,部分植物内生菌也具备这种能力,增强植物对重金属的抗性^[74]。例如白羊草[*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng]内生真菌 *Epichloë sibirica* 对重金属 Zn^{2+} (120 mg/L)、 Cu^{2+} (160 mg/L)、 Pb^{2+} (240 mg/L) 和 Cd^{2+} (8 mg/L) 具有耐受性^[75]。微生物对重金属具有耐性是因为自身可以分泌特殊物质参与重金属的解毒过程。Xu 等^[76]研究了草酸在黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)中对Cd吸收和参与解毒过程的作用,发现在短期吸收试验中,在草酸的存在下,镉的吸收增加并加速,导致其生长和酶抑制率降低。

3.2 微生物对重金属的耐受机制

具有重金属耐性的微生物通过独特的机制来减轻重金属进入体内产生的毒害作用(表2)。例如菌根真菌对重金属的耐性机制主要分为胞外机制和胞内机制,胞外机制包括有机酸螯合作用、铁载体络合作用、外生菌根真菌吸附作用等,胞内机制指细胞内的螯合作用、液泡区室化、抗氧化胁迫酶类以及相关功能基因的表达提高外生菌根真菌对重金属的耐性等^[77]。魏运民等^[78]对不同铅离子浓度下真菌墨汁鬼伞(*Coprinopsis atramentaria*) SDS PAGE 电泳结果进行了质谱分析,发现不同铅浓度下的差异蛋白质为14-3-3类蛋白质。14-3-3类蛋白质在生物抗病、抗氧化和生物的耐盐等过程中发挥了重要作用^[79]。说明微生物在受环境胁迫时会分泌一些特殊物质抵抗环境对自身的损害。同时,微生物对重金属等有害物质还具有外排作用,即通过减弱金属的吸收系统或者加强金属的排放系统来降低细胞质中金属离子的浓度,这也是微生物抗重金属胁迫的重要机制之一^[80]。

微生物对重金属离子的去除主要靠胞外机制。张旭辉等^[81]筛选出2株耐镉菌株,发现其胞外吸附率显著高于吸收率,而且对镉的解毒主要靠分泌不可溶性多糖和不可溶性蛋白质。除了吸附外,微生物受到重金属胁迫时,也会通过胞外固定进行解毒。同时微生物对重金属的吸附固定需要一个过程,具体表现为适应-快速-缓慢^[82]。Zhang 等^[83]在砷污染

的稻田分离出一种 As^{3+} 氧化细菌,其解毒机制主要为 As^{3+} 氧化酶氧化亚砷酸盐对砷进行固定。

微生物在面对不同重金属胁迫时,抗性机制也不同。例如耐镉菌株铜绿假单胞菌 ZGKD2 的产铁载体特征是其主要的抗性机制,但在面对镉、铜、锌、镍、锰、铅等不同重金属胁迫时,铜绿假单胞菌的铁载体含量不同,镉或锌离子可显著诱导铁载体的产生,镍和锰离子的作用较小,铜离子则抑制铁载体的产生^[84]。产生铁载体的铜绿单胞菌对重金属的耐性显著高于不产生铁载体的菌株^[85],说明产铁载体是微生物抗重金属胁迫的重要机制。除了产铁载体外,微生物还有其他抗重金属机制。例如耐镉的反硝化产碱菌(*Alcaligenes denitrificans*)可使环境 pH 升高,产生碳酸镉沉淀^[86]。Hussein 等^[87]认为重金属胁迫下,活性氧是诱导重金属在微生物体内产生毒性的主要因素,所以对重金属抗性菌株中的抗氧化酶含量进行了测定,发现在 100 mg/L Pb^{2+} 浓度下,恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*) KNU5 菌株的抗坏血酸过氧化酶活性下降了 115%,说明重金属在恶臭假单胞菌中引起氧化应激,抗氧化酶在对抗氧化应激中起关键作用。

4 展望

由于人类生存发展离不开对土壤资源的利用与开发,而目前土壤重金属污染程度仍有日益加重的趋势,所以土壤修复技术仍存在巨大的开发潜力。微生物作为长期存在土壤中的生物,与植物之间存在紧密的联系,在修复重金属污染土壤的过程中必须考虑微生物对重金属污染土壤修复的影响。有证据表明,如果宿主提供了合适水平的资源组合,例如根系分泌物,那么只要微生物在生态位上具有竞争优势,它就会提供竞争性的分解代谢产物和促进植物生长的微生物组^[88]。

土壤环境是一个复杂的生态环境,土壤中微生物之间以及微生物对植物的作用也是多样且复杂的。因此,对微生物在重金属污染土壤修复过程中的作用应从以下几个方面深入研究:(1) 重金属污染土壤修复过程中的微生物功能研究可以更多地放在植物与微生物的相互作用机制上,研究根际微生物与根系分泌物的关系,以及微生物增强植物抗性与促进植物吸收的过程、原理等;(2) 微生物长期存在于土壤环境中并且复杂多样,受环境因子影响较

大,所以修复技术必须考虑对微生物群落的长期影响;(3)农田主要用于种植作物,需要考虑微生物群落对作物产量的影响;(4)自然界存在大量有利于

修复重金属污染土壤的微生物,但同样存在大量对人和动植物安全造成威胁的微生物,所以微生物选择也是研究过程中关键的环节。

表2 耐受重金属的微生物及其耐受机制

Table 2 Heavy metal tolerant microorganisms and their tolerance mechanisms

菌种	耐受重金属	富集特征及耐受机理	文献来源
铜绿假单胞菌(<i>Pseudomonas aeruginosa</i>)	Cd	铜绿假单胞菌 GU263805 对镉的吸附率可达 47%。细菌对金属离子的吸附不仅与细胞活性、表面结构、组成及细胞的新陈代谢过程有关,还可能与质粒存在有关	[69]
镰刀菌属(<i>Fusarium</i> sp.)	Pb	当铅离子质量浓度为 10~50 mg/L 时,镰刀菌属 JQ267373 对铅离子的去除率达到 95%。微生物的代谢作用能产生多种低分子量的有机酸,以此络合、吸附铅离子	[70]
<i>Epichloe sibirica</i>	Zn,Cu,Cd,Pb	内生真菌 <i>Epichloe sibirica</i> 对重金属 Zn^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Cd^{2+} 质量浓度分别为 120 mg/L、160 mg/L、240 mg/L、8 mg/L 时具有耐受性,可能是由于植物内生真菌专性寄生于宿主体内,长期以来形成密切的共生关系。与细菌相比,真菌呈丝状且生长繁殖快,生物量大,因而具有出色的重金属耐受性	[75]
反硝化产碱菌(<i>Alcaligenes denitrificans</i>)	Cd	可使环境 pH 升高,产生碳酸镉沉淀	[86]
牛肝菌(<i>Wautersia metallidurans</i>)、假单胞菌属(<i>Pseudomonas</i> sp. Tw31)、苍白杆菌属(<i>Ochrobactrum</i> Tw49)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i> sp. Tw133)、威廉氏菌属(<i>Williamsia</i> sp. Tw49)	Fe、Zn、Co、Cd、Ni	牛肝菌分泌一种铁解毒运输蛋白,同时它能促进对其他二价阳离子如 Zn^{2+} 、 Co^{2+} 、 Cd^{2+} 和 Ni^{2+} 的抗性	[89]
节细菌属(<i>Arthrobacter</i> sp. Tw222)	As	为了适应砷污染环境,细菌形成了各种砷代谢机制,最常见的耐砷机理包括砷的氧化、还原、甲基化	[90]

参考文献:

- [1] 李春芳,王 菲,曹文涛,等. 龙口市污水灌溉区农田重金属来源、空间分布及污染评价[J]. 环境科学, 2017, 38(3): 1018-1027.
- [2] 曾希柏,徐建明,黄巧云,等. 中国农田重金属问题的若干思考[J]. 土壤学报, 2013, 50(1): 186-194.
- [3] 吴志能,谢苗苗,王莹莹,等. 我国复合污染土壤修复研究进展[J]. 农业环境科学学报, 2016, 35(12): 2250-2259.
- [4] 樊 霆,叶文玲,陈海燕,等. 农田土壤重金属污染状况及修复技术研究[J]. 生态环境学报, 2013, 22(10): 1727-1736.
- [5] ASSUNÇÃO A G L, MARTINS P D C, DE FOLTER S, et al. Elevated expression of metal transporter genes in three accessions of the metal hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*[J]. Plant, Cell & Environment, 2001, 24(2): 217-226.
- [6] 串丽敏,赵同科,郑怀国,等. 土壤重金属污染修复技术研究进展[J]. 环境科学与技术, 2014, 37(S2): 213-222.
- [7] 王陈丝丝,马友华,于倩倩,等. 钝化剂对农田土壤重金属形态与其稳定性影响研究[J]. 中国农学通报, 2016, 32(1): 172-177.
- [8] 黄益宗,郝晓伟,雷 鸣,等. 重金属污染土壤修复技术及其修复实践[J]. 农业环境科学学报, 2013, 32(3): 409-417.
- [9] 陈寻峰,李小明,陈 灿,等. 砷污染土壤复合淋洗修复技术研究[J]. 环境科学, 2016, 37(3): 1147-1155.
- [10] 孙朋成,黄占斌,唐 可,等. 土壤重金属污染治理的化学固化研究进展[J]. 环境工程, 2014, 32(1): 158-161.
- [11] 吴烈善,曾东梅,莫小荣,等. 不同钝化剂对重金属污染土壤稳定化效应的研究[J]. 环境科学, 2015, 36(1): 309-313.
- [12] 刘志培,刘双江. 我国污染土壤生物修复技术的发展及现状[J]. 生物工程学报, 2015, 31(6): 901-916.
- [13] RASCIO N, NAVARI-IZZO F. Heavy metal hyperaccumulating plants: how and why do they do it? And what makes them so interesting? [J]. Plant Science, 2011, 180(2): 169-181.
- [14] 杨启良,武振中,陈金陵,等. 植物修复重金属污染土壤的研究现状及其水肥调控技术展望[J]. 生态环境学报, 2015, 24(6): 1075-1084.
- [15] 韦朝阳,陈同斌. 重金属超富集植物及植物修复技术研究进展[J]. 生态学报, 2001, 21(7): 1196-1203.
- [16] 聂亚平,王晓维,万进荣,等. 几种重金属(Pb、Zn、Cd、Cu)的超富集植物种类及增强植物修复措施研究进展[J]. 生态科学, 2016, 35(2): 174-182.
- [17] LOUKIDOU M X, MATIS K A, ZOUBOULIS A I, et al. Removal of As (V) from wastewaters by chemically modified fungal biomass [J]. Water Research, 2003, 37(18): 4544-4552.
- [18] KRUMINS J A, GOODEY N M, GALLAGHER F. Plant-soil interactions in metal contaminated soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 80: 224-231.
- [19] RAJKUMAR M, SANDHYA S, PRASAD M N V, et al. Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation [J]. Biotechnology Advances, 2012, 30(6): 1562-1574.
- [20] 陈 静,刘荣辉,陈岩赞,等. 重金属污染对土壤微生物生态的

- 影响[J]. 生命科学, 2018, 30(6): 667-672.
- [21] 王秀丽, 徐建民, 姚槐应, 等. 重金属铜、锌、镉、铅复合污染对土壤环境微生物群落的影响[J]. 环境科学学报, 2003, 23(1): 22-27.
- [22] GRIFFITHS B S, PHILIPPOT L. Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2013, 37(2): 112-129.
- [23] DENG L, ZENG G, FAN C, et al. Response of rhizosphere microbial community structure and diversity to heavy metal co-pollution in arable soil[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2015, 99(19): 8259-8269.
- [24] EPELDE L, LANZEN A, BLANCO F, et al. Adaptation of soil microbial community structure and function to chronic metal contamination at an abandoned Pb-Zn mine[J]. FEMS Microbiol Ecology, 2015, 91(1): 1-11.
- [25] CÁLIZ J, MONTSERRAT G, MARTÍ E, et al. Emerging resistant microbiota from an acidic soil exposed to toxicity of Cr, Cd and Pb is mainly influenced by the bioavailability of these metals[J]. Journal of soils and sediments, 2013, 13(2): 413-428.
- [26] CÉBRON A, ARSÈNE-PLOETZE F, BAUDA P, et al. Rapid impact of phenanthrene and arsenic on bacterial community structure and activities in sand batches[J]. Microbial Ecology, 2014, 67(1): 129-144.
- [27] 李海燕, 熊 帆, 李欣亚, 等. 植物-微生物联合修复重金属污染土壤研究进展[J]. 昆明理工大学学报(自然科学版), 2017, 42(3): 81-88.
- [28] KOLB S E, FERMANICH K J, DORNBUSH M E, et al. Effect of charcoal quantity on microbial biomass and activity in temperate soils[J]. Soil Science Society of America Journal, 2009, 73(4): 1173-1181.
- [29] 崔红标, 范玉超, 周 静, 等. 改良剂对土壤铜镉有效性和微生物群落结构的影响[J]. 中国环境科学, 2016, 36(1): 197-205.
- [30] 杜志敏, 郭雪白, 王继雯, 等. 石灰与黑麦草对 Cu 污染土壤的修复及对微生物群落的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(3): 515-521.
- [31] 周 斌, 黄道友, 朱奇宏, 等. 施用钝化剂对镉污染稻田土壤微生物学特征的影响[J]. 农业现代化研究, 2012, 33(2): 234-238.
- [32] 钱林波, 元妙新, 陈宝梁. 固定化微生物技术修复 PAHs 污染土壤的研究进展[J]. 环境科学, 2012, 33(5): 1767-1776.
- [33] 戚 鑫, 陈晓明, 肖诗琦, 等. 生物炭固定化微生物对 U、Cd 污染土壤的原位钝化修复[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(8): 1683-1689.
- [34] 罗继鹏, 陶 琦, 吴可人, 等. 超积累植物内生微生物群落组成特征及其功能研究进展[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2018, 44(5): 515-529.
- [35] 卞方圆, 钟哲科, 张小平, 等. 毛竹和伴矿景天对重金属污染土壤的修复作用和对微生物群落的影响[J]. 林业科学, 2018, 54(8): 106-116.
- [36] 蔡信德, 仇荣亮, 陈桂珠, 等. 植物修复对重金属镍污染土壤微生物群落的影响[J]. 土壤学报, 2006, 43(6): 919-925.
- [37] LUO J P, LIU Y Y, TAO Q, et al. Successive phytoextraction alters ammonia oxidation and associated microbial communities in heavy metal contaminated agricultural soils[J]. The Science of the total environment, 2019, 664: 616-625.
- [38] DAS S, CHOU M L, JEAN J S, et al. Arsenic-enrichment enhanced root exudates and altered rhizosphere microbial communities and activities in hyperaccumulator *Pteris vittata*[J]. Journal of Hazardous Materials, 2017, 325: 279-287.
- [39] 能凤娇, 吴龙华, 刘鸿雁, 等. 芹菜与伴矿景天间作对污泥农用锌镉污染土壤化学与微生物性质的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(5): 1428-1434.
- [40] AYANGBENRO A, BABALOLA O. A new strategy for heavy metal polluted environments: a review of microbial biosorbents[J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2017, 14(1): 94.
- [41] MOSA K A, SAADOUN I, KUMAR K, et al. Potential biotechnological strategies for the cleanup of heavy metals and metalloids[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 303.
- [42] BAI J, YANG X, DU R, et al. Biosorption mechanisms involved in immobilization of soil Pb by *Bacillus subtilis* DBM in a multi-metal-contaminated soil[J]. Journal of Environmental Sciences, 2014, 26(10): 2056-2064.
- [43] GUPTA A, JOIA J, SOOD A, et al. Microbes as potential tool for remediation of heavy metals: a review[J]. Microb Biochem Technol, 2016, 8(4): 364-372.
- [44] 王亚雄, 郭瑾珑, 刘瑞霞. 微生物吸附剂对重金属的吸附特性[J]. 环境科学, 2001(6): 72-75.
- [45] 周广麒, 任铮宇, 杨洪泽, 等. 微生物菌体对 Cd²⁺ 等重金属离子的吸附研究[J]. 生物技术通报, 2013(6): 155-159.
- [46] 李同灵, 黄寒娟, 彭 漪, 等. 耐铅微生物的筛选及其吸附性[J]. 安徽农业大学学报, 2018, 45(4): 696-702.
- [47] 马 莹, 骆永明, 滕 应, 等. 根际促生菌及其在污染土壤植物修复中的应用[J]. 土壤学报, 2013, 50(5): 1021-1031.
- [48] SENEVIRATNE M, SENEVIRATNE G, MADAWALA H, et al. Role of rhizospheric microbes in heavy metal uptake by plants[M]. Cham: Springer, 2017: 147-163.
- [49] LAMPIS S, SANTI C, CIURLI A, et al. Promotion of arsenic phytoextraction efficiency in the fern *Pteris vittata* by the inoculation of As-resistant bacteria: a soil bioremediation perspective[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 80.
- [50] MA Y, PRASAD M N V, RAJKUMAR M, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils[J]. Biotechnology Advances, 2011, 29(2): 248-258.
- [51] KHAN M S, ZAIDI A, WANI P A, et al. Role of plant growth promoting rhizobacteria in the remediation of metal contaminated soils: a review[J]. Organic Farming, Pest Control and Remediation of Soil Pollutants, 2009, 8: 319-350.
- [52] 赵根成, 廖晓勇, 阎秀兰, 等. 微生物强化蜈蚣草累积土壤砷能

- 力的研究[J].环境科学,2010,31(2):431-436.
- [53] FISCHER K, BIPP H P. Removal of heavy metals from soil components and soils by natural chelating agents Part II Soil extraction by sugar acids[J]. Water, Air, and Soil Pollution, 2002, 138(1-4): 271-288.
- [54] 杨卓,王占利,李博文,等.微生物对植物修复重金属污染土壤的促进效果[J].应用生态学报,2009,20(8):2025-2031.
- [55] MUEHE E M, WEIGOLD P, ADAKTYLOU I J, et al. Rhizosphere microbial community composition affects cadmium and zinc uptake by the metal-hyperaccumulating plant *Arabidopsis halleri*[J]. Appl Environ Microbiol, 2015, 81(6): 2173-2181.
- [56] 赵官成,梁健,淡静雅,等.土壤微生物与植物关系研究进展[J].西南林业大学学报,2011,31(1):83-88.
- [57] BELL T H, CLOUTIER-HURTEAU B, AL-OTAIBI F, et al. Early rhizosphere microbiome composition is related to the growth and Zn uptake of willows introduced to a former landfill[J]. Environmental Microbiology, 2015, 17(8): 3025-3038.
- [58] SPAEPEN S, VANDERLEYDEN J. Auxin and plant-microbe interactions[J]. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology, 2011, 3(4): a001438.
- [59] 艾超,孙静文,王秀斌,等.植物根际沉积与土壤微生物关系研究进展[J].植物营养与肥料学报,2015,21(5):1343-1351.
- [60] 陈伟立,李娟,朱红惠,等.根际微生物调控植物根系构型研究进展[J].生态学报,2016,36(17):5285-5297.
- [61] MA Y, PRASAD M N V, RAJKUMAR M, et al. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils[J]. Biotechnology Advances, 2011, 29(2): 248-258.
- [62] 韩辉,王晓宇,蔡红,等.重金属固定植物促生细菌的筛选及其阻控小麦富集重金属效应[J].环境科学,2019,40(7):3339-3346.
- [63] KUFFNER M, PUSCHENREITER M, WIESHAMMER G, et al. Rhizosphere bacteria affect growth and metal uptake of heavy metal accumulating willows[J]. Plant and Soil, 2008, 304(1/2):35-44.
- [64] POLTI M A, MARIANA C A, MARÍA J A, et al. Soil chromium bioremediation: Synergic activity of actinobacteria and plants[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2011, 65(8): 1175-1181.
- [65] PANDA S H, JENA S K, DAS S, et al. Microbial interaction in mining soil[M]// Suklab L B, Pradhan N, Panda S, et al. Environmental microbial biotechnology. Germany: Springer International Publishing, 2015: 223-241.
- [66] NARANJARGAL S, 陈国庆, 陈泽裕, 等. 金矿土壤重金属耐受菌的筛选鉴定及性能研究[J]. 化学与生物工程, 2019(8): 31-36.
- [67] 杨振兴,田从魁,党晨原,等.真菌对重金属Pb(II),Cd(II),As(III)和Cr(VI)耐受性的比较研究[J].北京大学学报(自然科学版),2015,51(4):667-676.
- [68] 刘云国,周娜,樊霆,等.铜、锌离子抗性菌筛选及重金属作用下富集特性研究[J].湖南大学学报(自然科学版),2009,36(2):80-84.
- [69] 耿印印,王旭梅,王红旗,等.污染土壤中耐镉菌株的筛选、鉴定及吸附试验研究[J].东北农业大学学报,2010,41(11):59-65.
- [70] 杨亮,郝瑞霞,吴洋,等.耐受铅真菌的筛选及其对Pb²⁺吸附的初步研究[J].环境科学学报,2012,32(10):2366-2374.
- [71] 丁巧蓓,晁元卿,王诗忠,等.根际微生物群落多样性在重金属土壤修复中的研究[J].华南师范大学学报(自然科学版),2016,48(2):1-12.
- [72] AN X L, ZHOU Q X. Bioaccumulation of heavy metals in macrofungi and its application in ecological remediation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(8): 1897-1902.
- [73] 李维焕,于兰兰,程显好,等.两种大型真菌菌丝体对重金属的耐受和富集特性[J].生态学报,2011,31(5):1240-1248.
- [74] ZHANG X X, LI C J, NAN Z B. Effects of cadmium stress on seed germination and seedling growth of *Elymus dahuricus* infected with the *Neotyphodium endophyte*[J]. Science China Life Sciences, 2012, 55(9): 793-799.
- [75] 贾彤,王瑞宏,曹苗文.白羊草 *Epichloë* 属内生真菌的分离鉴定及其重金属耐受性[J].生态学报,2018,38(18):6623-6631.
- [76] XU P, LENG Y, ZENG G, et al. Cadmium induced oxalic acid secretion and its role in metal uptake and detoxification mechanisms in *Phanerochaete chrysosporium*[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2015, 99(1): 435-443.
- [77] 陈保冬,孙玉青,张莘,等.菌根真菌重金属耐性机制研究进展[J].环境科学,2015,36(3):1123-1132.
- [78] 魏运民,李巧玲,胡留杰,等.墨汁鬼伞对重金属铅离子的耐受与富集作用及其在铅离子胁迫下的差异表达蛋白鉴定[J].环境科学学报,2016,36(6):1998-2004.
- [79] CHANG M J, TAO X, GU Y H, et al. Cloning and characterization of the 14-3-3 protein gene from *Ipomoea batatas* (L.) Lam[J]. African Journal of Microbiology Research, 2012, 6(9): 1990-1999.
- [80] 陈亚刚,陈雪梅,张玉刚,等.微生物抗重金属的生理机制[J].生物技术通报,2009(10):60-65.
- [81] 张旭辉,孙斌,魏志敏,等.2株耐镉微生物的筛选及其对镉的吸附钝化差异机制[J].南京农业大学学报,2019,42(5):869-876.
- [82] 李哲,陈潼越,冷粟,等.一株氧化木糖无色杆菌对Pb的生物矿化作用及其应用效果研究[J].农业环境科学学报,2017,36(10):2014-2020.
- [83] ZHANG J, ZHOU W, LIU B, et al. Anaerobic arsenite oxidation by an autotrophic arsenite-oxidizing bacterium from an arsenic-contaminated paddy soil[J]. Environmental Science & Technology, 2015, 49(10): 5956-5964.
- [84] 张玉秀,王姣,柴团耀,等.铜绿假单胞菌 ZGKD2 的重金属耐性机制研究[J].环境科学,2012,33(10):3613-3619.
- [85] SCHALK I J, HANNAUER M, BRAUD A. New roles for bacterial siderophores in metal transport and tolerance[J]. Environmental

- Microbiology, 2011, 13(11): 2844-2854.
- [86] REMACLE J, MUGURUZA I, FRANSOLET M. Cadmium removal by a strain of *Alcaligenes denitrificans* isolated from a metal-polluted pond[J]. Water Research, 1992, 26(7): 923-926.
- [87] HUSSEIN K A, JOO J H. Heavy metal resistance of bacteria and its impact on the production of antioxidant enzymes[J]. African Journal of Microbiology Research, 2013, 7(20): 2288-2296.
- [88] ARMENGAUD P, ZAMBAUX K, HILLS A, et al. EZ-Rhizo: integrated software for the fast and accurate measurement of root system architecture[J]. The Plant Journal, 2009, 57(5): 945-956.
- [89] MUNKELT D, GRASS G, NIES D H. The chromosomally encoded cation diffusion facilitator proteins DmeF and FieF from *Wautersia metallidurans* CH34 are transporters of broad metal specificity[J]. Journal of Bacteriology, 2004, 186(23): 8036-8043.
- [90] 吴丹, 张志鹏, 马玉超. 铅锌矿区耐砷细菌的分离、鉴定及性质研究[J]. 生物技术通报, 2017, 33(5): 210-218.

(责任编辑:张震林)