

付思远, 彭玉林, 黄水明, 等. 内生菌协助水稻缓解重金属胁迫和积累研究进展[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(3): 859-872.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.03.028

## 内生菌协助水稻缓解重金属胁迫和积累研究进展

付思远, 彭玉林, 黄水明, 郭达伟, 李忠金, 江丽芳, 江巍, 陈萍萍  
(龙岩市农业科学研究所, 福建 龙岩 364000)

**摘要:** 稻田土壤重金属污染是引起环境和食品安全问题的主要原因之一。土壤中重金属的过量积累给水稻的生长发育、稻米产量和品质造成负面影响, 并会导致重金属进入食物链。内生菌与宿主具有稳定的互利共生关系, 一些有益内生菌能够提高水稻产量和重金属抗性。本文总结了抗重金属内生菌改善水稻重金属胁迫和减少植株重金属积累的机制, 最后针对内生菌在农业中的研究与应用提出了几点展望。

**关键词:** 内生菌; 水稻; 重金属; 缓解胁迫

**中图分类号:** Q945.78      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-4440(2023)03-0859-14

## Research progress of endophytes in alleviating heavy metal stress and accumulation in rice

FU Si-yuan, PENG Yu-lin, HUANG Shui-ming, GUO Da-wei, LI Zhong-jin, JIANG Li-fang, JIANG Wei, CHEN Ping-ping  
(Longyan Institute of Agricultural Sciences, Longyan 364000, China)

**Abstract:** Heavy metal pollution in paddy soils is one of main concerns causing some of the environmental and food safety problems. Excess accumulation of heavy metals in soil has a negative impact on the growth and development, yield and quality of rice, and will make heavy metals enter the food chain. Endophytes have a stable mutualism relationship with their hosts. It is well known that plant growth-promoting endophytes (PGPEs) enhance rice productivity and resistance to heavy metal stress. This paper summarized the mechanisms of heavy metal resistant-PGPEs in improving heavy metal stress and reducing the accumulation of these metals in rice. Finally, some prospects for research and application of endophytes in agriculture were put forward.

**Key words:** endophytes; rice; heavy metals; stress alleviation

重金属(或类金属)是具有高相对原子质量、高密度特性的天然化学元素, 其含量超过一定阈值时对细胞有毒害作用<sup>[1]</sup>。稻田土壤中的砷(As)、镉(Cd)、铅(Pb)、汞(Hg)、铜(Cu)等重金属含量高于旱地土壤<sup>[2]</sup>。水稻是人类的主要粮食作物之一, 稻

田重金属污染不仅会降低稻谷的产量和质量, 还会导致重金属被水稻吸收累积, 威胁人类健康<sup>[3]</sup>。传统农业通过加强农业管理(如灌溉、施肥和轮作)或使用化学钝化剂进行重金属污染防治<sup>[4-7]</sup>。这些方法在一定程度上可以钝化重金属, 但所用材料昂贵且耗时, 可能带来二次污染。所以, 应寻求更有效的方法缓解水稻重金属胁迫和积累以保障粮食安全。

有益内生菌是指生活在植物组织内部而不会引起疾病的一类原核或真核微生物, 其占据宿主的根、茎、叶、种子等不同生态位<sup>[8]</sup>。研究结果<sup>[9-10]</sup>表明, 某些抗重金属有益内生菌能够改变重金属的生物有效性减轻其对植物的毒害, 重金属的生物有效性与

收稿日期: 2022-06-15

基金项目: 福建省科技计划项目(2020N0075, 2022N0050)

作者简介: 付思远(1993-), 男, 吉林榆树人, 硕士, 研究实习员, 主要研究方向为农业微生物资源开发与利用。(E-mail) fusiyan19940821@163.com

通讯作者: 陈萍萍, (E-mail) pingpingchen1982@163.com; 彭玉林, (E-mail) pyl2010@163.com

重金属的存在形态直接相关,重金属的毒性取决于其在土壤中的生物有效性<sup>[11]</sup>。当植物处于生物和非生物胁迫下,定殖于植物组织中的内生菌不易受环境因子影响,与寄主植物的互利共生关系更加稳固,对宿主产生的有利影响通常大于根际微生物<sup>[12-14]</sup>。有益内生菌在修复土壤污染和保障农产品安全方面发挥效用,其通过提高重金属生物有效性、增加植物的生物量、酸化根际环境、增加根系表面积等机制强化植物对土壤重金属的吸收,辅助植物修复被重金属污染的土壤<sup>[15-16]</sup>,但此类内生菌可能会增加作物可食用部位的重金属含量。最近研究结果表明,一些内生菌既能缓解水稻重金属胁迫,又

能降低水稻植株地上部和籽粒中的重金属积累,使稻米生产更加安全<sup>[17-18]</sup>。

长期以来,关于内生菌辅助植物修复被重金属污染的土壤的研究进展已有许多全面的综述<sup>[19-22]</sup>。然而,还没有文章回顾内生菌缓解水稻重金属胁迫和积累的机制。本文对现有国内外文献进行了总结和归纳(表 1、表 2),阐述了内生菌协助水稻缓解重金属胁迫和积累的作用机制,并针对多抗型内生菌菌种资源的发掘及合成菌群的研究应用提出展望,以为内生菌进一步的深入研究和实际应用提供理论依据与参考。

表 1 缓解水稻重金属胁迫和积累的典型内生细菌

Table 1 Typical endophytic bacteria for alleviating heavy metal stress and accumulation in rice

菌种名称	宿主来源及分离部位	促生特性	水稻品种名称	重金属元素	试验方式	调控效果	文献来源
芽孢杆菌属 ( <i>Bacillus ko-reensis</i> strain 181-22)	水稻 ( <i>Oryza sativa</i> L.);根	-	中早 35	镉	土培盆栽	增加旱稻鲜质量和干质量;降低植株和籽粒的镉含量	[23]
解淀粉芽孢杆菌 ( <i>Bacillus amyloliquefaciens</i> RWL-1)	水稻 ( <i>Oryza sativa</i> L.);种子	产生赤霉素和有机酸	-	铜	基质盆栽	增加水稻株高、鲜质量、干质量和根长;降低根部、地上部铜的含量	[24]~[26]
鞘氨醇单胞菌属 ( <i>Sphingomonas</i> sp. C40)	水稻 ( <i>Oryza sativa</i> L.);种子	产生生长素、铁载体、精氨酸脱羧酶	C 两优 513	镉	水培盆栽	增加水稻生物量以及根部、地上部、籽粒干质量;降低地上部和籽粒中镉含量	[27]
成团泛菌 ( <i>Pantoea agglomerans</i> Tm02)	蒲公英 ( <i>Taraxacum mongolicum</i> Hand.-Mazz.);茎	产生生长素;溶磷;固氮	扬稻 6 号	镉	水培盆栽	增加水稻株高、干质量、每穗粒数;降低籽粒、地上部的镉含量	[28]
嗜麦芽寡养单胞菌 ( <i>Stenotrophomonas maltophilia</i> R5-5)	水稻 ( <i>Oryza sativa</i> L.);种子	产生铁载体;溶磷;固氮	黄华占	镉	水培盆栽	促进水稻生长;降低根和地上部的镉含量	[29]、[30]
台湾贫铜菌 ( <i>Cupriavidus taiwanensis</i> KKU2500-3)	含羞草 ( <i>Mimosa pudica</i> Linn.);根瘤	-	Phitsanulok 2,泰国茉莉香米	镉	水培盆栽	增加水稻根长、干质量、粒质量和产量;降低籽粒中镉含量	[31]、[32]
根瘤菌属 ( <i>Rhizobium larrymoorei</i> S28)	水稻 ( <i>Oryza sativa</i> L.);种子	产生生长素、铁载体、精氨酸脱羧酶	C 两优 513	镉	土培盆栽	增加水稻根、地上部、籽粒生物量;降低地上部和籽粒中镉含量	[33]
沙雷氏菌 ( <i>Serratia liquefaciens</i> F2)	水稻 ( <i>Oryza sativa</i> L.);种子	产生生长素、铁载体	隆两优华占	砷	土培盆栽	增加水稻根、地上部、籽粒干质量;降低水稻籽粒中砷含量	[34]
假单胞菌 ( <i>Pseudomonas</i> sp.)、苏云金芽孢杆菌 ( <i>Bacillus thuringiensis</i> )、短小芽孢杆菌 ( <i>Bacillus pumilus</i> )	水稻 ( <i>Oryza sativa</i> L.);-	产生铁载体	Pathum Thani 1	砷	土培盆栽	单接种配施风化褐煤促进水稻生长;降低籽粒中砷含量	[35]
巨大芽孢杆菌 ( <i>Bacillus megaterium</i> H3)	杂交狼尾草 ( <i>Pennisetum americanum</i> × <i>P. purpureum</i> );根	产生生长素、铁载体	武运 23	镉	土培盆栽	增加水稻籽粒生物量;降低根部、地上部、籽粒中镉含量	[36]
阿氏芽孢杆菌 ( <i>Bacillus aryabhattai</i> T61)	-;土壤,具内生性	产生生长素、铁载体;溶磷	728B、内香 1B	镉	土培盆栽;大田试验	促进水稻根生长;降低籽粒的镉含量	[37]、[38]
蕈状芽孢杆菌 ( <i>Bacillus paramycoides</i> HNR-4)、阿氏芽孢杆菌 ( <i>Bacillus aryabhattai</i> 7NZ-3)	水稻 ( <i>Oryza sativa</i> L.);种子	产生生长素、铁载体、1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶;溶磷	C 两优 188	镉	基质盆栽	共接种增加水稻根长和株高;降低根部和地上部的镉含量	[39]

-表示文献中未报道。

表2 缓解水稻重金属胁迫和积累的典型内生真菌

Table 2 Typical endophytic fungi for alleviating heavy metal stress and accumulation in rice

菌种名称	宿主来源及分离部位	促生特性	水稻品种名称	重金属元素	试验方法	调控效果	文献来源
稻镰状瓶霉 ( <i>Falciphora oryzae</i> )	疣粒野生稻 ( <i>Oryza granulata</i> ); 根内	-	甬优 1504、浙梗 88	镉	培养基共培养; 大田试验	增加水稻株高、生物量、大田产量; 降低籽粒的镉含量	[40]、[41]
印度梨形孢 ( <i>Piriformospora indica</i> )	牧豆树 [ <i>Prosopis juliflora</i> (Swartz) DC.]、印度枣 ( <i>Ziziphus incurva</i> Roxb.); 根际土壤, 具内生性	-	IR64	砷、镉	砷: 水培盆栽; 镉: 土培盆栽	砷胁迫下接种增加水稻株高和干质量; 镉胁迫下接种增加水稻根长、株高、鲜质量, 增加根部镉含量, 降低地上部镉含量	[42]~[44]
小丛壳属 ( <i>Glomerella</i> sp. JP4)	盐地碱蓬 ( <i>Suaeda salsa</i> ); 叶	产生生长素、赤霉素、细胞分裂素	辽兴 1 号	镉	水培盆栽	增加水稻株高、根长、干质量; 增加根部镉含量, 降低地上部的镉含量	[45]、[46]
根内根孢囊霉 ( <i>Rhizophagus intraradices</i> )	-; -, 具内生性	-	早优 3 号、郑早 9 号	镉	土培盆栽; 水培盆栽	增加早稻生物量、株高、根长、产量; 降低地上部、根部、籽粒的镉含量	[47]~[51]
根内根孢囊霉 ( <i>Rhizophagus intraradices</i> )	-; -, 具内生性	-	早稻 3 号	砷	土培盆栽	降低早稻籽粒的总砷、无机砷含量	[52]
摩西管柄囊霉 ( <i>Funneliformis mosseae</i> )、根内根孢囊霉 ( <i>Rhizophagus intraradices</i> )	-; -, 具内生性	-	北稻 4 号	镉	土培盆栽	单接种皆能增加水稻生物量; 增加根部镉含量, 降低地上部镉含量	[53]
摩西管柄囊霉 ( <i>Funneliformis mosseae</i> )	-; -, 具内生性	-	郑早 9 号、早优 73、早优 3 号	镉	土培盆栽; 水培盆栽	增加早稻根、地上部干质量; 降低地上部、根部、籽粒的镉含量	[47]、[49]、[51]、[54]
变形球囊霉 ( <i>Glomus versiforme</i> )	-; -, 具内生性	-	早优 3 号	镉	水培盆栽; 土培盆栽	提高早稻生物量和产量; 降低根部、地上部、籽粒中镉含量	[55]、[56]
摩西球囊霉 ( <i>Glomus mosseae</i> BGC BJ05A)、幼套球囊霉 ( <i>Glomus etunicatum</i> BGC XJ04B)	艾蒿 ( <i>Artemisia argyi</i> Lévl. et Van.)、苦豆子 ( <i>Sophora alopecuroides</i> L.); 根际土壤, 具内生性	-	镇糯 20	汞	土培盆栽	共接种增加水稻生物量、株高; 降低根部、地上部和籽粒的总汞含量和甲基汞含量	[57]~[59]
摩西球囊霉 ( <i>Glomus mosseae</i> )	-; -, 具内生性	-	91B3	铅	土培盆栽	增加早稻生物量; 降低地上部和地下部的铅含量	[60]
地球囊霉 ( <i>Glomus geosporum</i> )、摩西球囊霉 ( <i>Glomus mosseae</i> )	-; -, 具内生性	-	中早 221	砷	土培盆栽	混合接种增加早稻产量; 降低植株的砷含量	[61]
摩西球囊霉 ( <i>Glomus mosseae</i> BGC XJ01)	新疆韭 ( <i>Allium flavidum</i> Ledeb.); 根际土壤, 具内生性	-	嘉花 1 号	铜	土培盆栽	增加水稻地上部、根部生物量; 降低地上部、根部的铜含量	[59]、[62]
地球管胞囊霉 ( <i>Funneliformis geosporum</i> )	-; -, 具内生性	-	中早 221	砷	土培盆栽	减少早稻根系对亚砷酸盐、砷酸盐和一甲基砷酸的吸收	[63]
地球囊霉 ( <i>Glomus geosporum</i> BGC HUN02C)、变形球囊霉 ( <i>Glomus versiforme</i> BGC GD01B)、摩西球囊霉 ( <i>Glomus mosseae</i> BGC GD01A)	蜈蚣草 ( <i>Pteris vittata</i> L.); 根际土壤, 具内生性	-	中早 221	砷	土培盆栽	单接种增加早稻产量、生物量; 降低籽粒、根部砷含量	[59]、[64]
变形球囊霉 ( <i>Glomus versiforme</i> )、摩西球囊霉 ( <i>Glomus mosseae</i> )、透光球囊霉 ( <i>Glomus diaphanum</i> )	-; -, 具内生性	-	91B3、277	铜、锌、铅、镉	土培盆栽	混合污染下单接种皆能减少铜、锌、铅、镉从早稻根部至地上部的转运 (除丛枝菌根真菌的定殖加强了品种 277 的铜转运)	[65]
根内球囊霉 ( <i>Glomus intraradices</i> BGC AH01)	白茅 [ <i>Imperata cylindrica</i> (L.) Beauv.]、狗牙草 ( <i>Sedum sarmentosum</i> Bunge)、双穗雀稗 [ <i>Paspalum paspaloides</i> (Michx.) Scribn.]; 根际土壤, 具内生性	-	日本晴	砷	土培盆栽	增加水稻生物量; 降低地上部亚砷酸盐含量	[59]、[66]

-表示文献中未报道。

## 1 内生菌缓解水稻重金属胁迫的机制

### 1.1 调节水稻激素平衡

重金属胁迫会打破植物内源激素平衡<sup>[67]</sup>。在重金属胁迫下脱落酸(Abscissic acid, ABA)和茉莉酸(Jasmonic acid, JA)的含量增加,导致气孔导度降低、叶片衰老、叶绿素合成减缓、光合作用减弱,抑制植物生长<sup>[24, 68-69]</sup>。赤霉素(Gibberellins, GAs)对种子萌发、生长发育具有重要作用,其通过增强抗氧化系统<sup>[70]</sup>、调节激素平衡<sup>[71]</sup>等机制缓解重金属胁迫。Shahzad 等<sup>[24]</sup>研究发现,铜胁迫下接种产 GA 的内生芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1)有助于降低水稻内源 ABA 和 JA 的含量,促进水稻生长。接种产 GA 内生真菌(*Glomerella* sp. JP4)明显改善了镉胁迫下水稻的抗氧化系统<sup>[45-46]</sup>。内源水杨酸(Salicylic acid, SA)对于重金属胁迫的应答机制尚不明确,但水稻在镉和镍胁迫下 ABA 含量升高、SA 含量降低,ABA 对 SA 表现出拮抗作用;接种内生肠杆菌(*Enterobacter ludwigii* SAK5)和微小杆菌(*Exiguobacterium indicum* SA22)后,水稻内源 ABA 含量降低、SA 含量升高,植株生长状况明显改善<sup>[17]</sup>。重金属胁迫诱导乙烯(Ethylene, ET)过量产生,导致过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)积累和细胞凋亡,抑制根的发育<sup>[72-73]</sup>。1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC)脱氨酶可以将 ET 的前体 ACC 水解为氨和  $\alpha$ -酮丁酸来促进根系生长,降低 ET 含量<sup>[74]</sup>。接种产 ACC 脱氨酶内生假单胞菌(*Pseudomonas stutzeri* A1501)降低了镉、铜、锌、镍等胁迫下水稻内源 ET 含量,促进了水稻生长;进一步进行基因组分析,结果表明,*Pseudomonas stutzeri* A1501 携带 1 个编码 ACC 脱氨酶的 *acdS* 基因, *acdS* 基因突变后,突变体丧失了 ACC 脱氨酶活性,在重金属胁迫下促进水稻生长的能力丧失,表明产 ACC 脱氨酶是内生菌缓解水稻重金属胁迫的一种重要机制<sup>[72]</sup>。此外,产吲哚乙酸(Indole acetic acid, IAA)内生菌通过以下两方面缓解植物重金属胁迫:一是刺激细胞伸长和分裂促进根系生长,使植物获得更强的养分吸收能力<sup>[19, 75]</sup>。如镉胁迫下接种产 IAA 内生沙雷氏菌(*Serratia* sp. AI001)和克雷伯氏菌(*Klebsiella* sp. AI002),增加了水稻不定根和侧根的数量<sup>[76]</sup>。二是诱导宿主生理变化来增强植物抗性和适应性<sup>[77-78]</sup>。如 IAA 诱导抗氧化酶产生,从而增强抗氧化系统<sup>[73]</sup>。再如,根系分泌物通过螯合根际或质外体中的金属离

子从而阻止金属离子进入细胞,这是植物应对重金属胁迫的重要策略。IAA 能够激活植物的细胞壁,刺激根系分泌物产生<sup>[79-80]</sup>。接种 Liu 等<sup>[81]</sup>分离的产 IAA 和 ACC 脱氨酶内生肠杆菌(*Enterobacter* sp. SE-5)显著提升了镉胁迫下水稻的 IAA 含量和 ACC 脱氨酶活性,提高了水稻种子发芽率、幼苗成活率、株高、根长、叶绿素含量和鲜质量。

综上所述,重金属胁迫下,内生菌通过分泌外源植物激素(如 IAA、GA 等)和调节水稻内源激素(如 IAA、ABA、JA、SA、ET 等)平衡来降低应激激素对水稻生长发育的不利影响,增强水稻抗氧化系统的作用,缓解重金属胁迫,促进植株生长发育。一些内生菌还能分泌细胞分裂素(CK),但国内外关于 CK-内生菌-水稻-重金属胁迫之间相互作用的研究仍然较少。

### 1.2 增强水稻光合作用

重金属胁迫会严重减弱水稻光合作用,接种内生菌能够增强水稻光合作用。 $F_v/F_m$ 表示光系统 II(Photosystem II, PSII)的光能转化效率, $F_v/F_o$ 表示光系统 II 的潜在活性<sup>[82]</sup>。铅胁迫下水稻幼苗叶绿素 a、叶绿素 b 含量降低,净光合速率( $P_n$ )降低,蒸腾速率( $E$ )减弱, $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 值分别低于 0.8 和 4.0,表明光系统 II 的功能被抑制。接种内生真菌 *Sordariomycetes* sp. EF0801 后, $F_v/F_m$ 和  $F_v/F_o$ 分别提高到 0.8 和 4.0 以上,增加了光合色素含量,提高了  $P_n$ 和  $E$ ,有效维持了 PSII 的正常生理功能,光合强度得到提升<sup>[83-84]</sup>。汞胁迫下水稻 SPAD 值(代表叶绿素含量)显著降低,接种内生真菌 *Curvularia geniculata* P1 和 *Aspergillus* sp. A31 提高了 SPAD 值、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ ,光合效率增强,水稻株高和干质量显著增加<sup>[85]</sup>。砷胁迫时水稻接种印度梨形孢(*Piriformospora indica*)使水稻叶绿素含量恢复到正常水平<sup>[42]</sup>。研究发现,在砷酸盐或亚砷酸盐胁迫下,接种丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)异形根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis* DAOM 197198)提高了早稻叶绿素含量、水分利用效率、碳同化率、气孔导度和蒸腾速率,提升了 PSII 的最大量子产率与实际量子产率、电子传输速率,促进了早稻生长<sup>[86]</sup>。此外,植物体内高含量糖有助于增强光合作用以抵抗铜胁迫,接种内生菌 RWL-1 显著提高了铜胁迫下水稻碳水化合物(葡萄糖、蔗糖、果糖和棉子糖)的含量<sup>[24]</sup>。综上所述,内生菌通过增强光



合作用促进了水稻在重金属胁迫下的生长发育。

### 1.3 增加水稻氨基酸和蛋白质的含量

氨基酸是蛋白质(包括各种酶、受体、某些激素)生物合成的基本单位,植物中的氨基酸调控有利于改善防御系统<sup>[26,87]</sup>。接种内生菌 *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 提高了正常环境和铜胁迫下水稻幼苗中天冬氨酸、谷氨酸、丙氨酸等 13 种氨基酸的含量,其中大多数氨基酸是其他代谢物的前体或中间产物,有助于增强水稻对重金属的耐受性<sup>[24,87]</sup>。Zhou 等<sup>[23]</sup>的研究结果表明,接种内生芽孢杆菌(*Bacillus koreensis* 181-22)显著提高了镉胁迫下早稻的总蛋白质含量。以上研究结果表明,内生菌通过提升水稻氨基酸和蛋白质的含量协助水稻抵御重金属胁迫,但重金属胁迫下内生菌提高水稻氨基酸、蛋白质含量的机制还有待研究。

### 1.4 增强水稻抗氧化系统

重金属诱导脂质过氧化,破坏细胞内自由基产生和被清除之间的平衡,从而产生大量活性氧(Reactive oxygen species, ROS),ROS 会迅速与核酸、蛋白质、脂质和氨基酸等生物分子反应,导致细胞功能障碍和细胞损伤<sup>[88-89]</sup>。内生菌可以提高水稻抗氧化酶和非酶抗氧化剂水平,降低 ROS 和丙二醛(MDA)的含量<sup>[84, 90-91]</sup>。研究发现,镉胁迫下早稻 MDA 含量升高,接种内生菌 *Bacillus koreensis* 181-22 使 MDA 含量下降到正常水平<sup>[23]</sup>。Shahzad 等<sup>[24]</sup>的研究结果表明,铜胁迫会损害水稻抗氧化系统,接种内生菌 *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 显著提升了过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)等的活性和还原型谷胱甘肽(GSH)的含量。铅胁迫下水稻体内 POD 和过氧化氢酶(CAT)的活性下降,接种内生真菌 *Sordariomycetes* sp. EF0801 后超氧化物歧化酶(SOD)、POD、CAT 活性均增强<sup>[84]</sup>。砷胁迫下水稻幼苗根部还原型抗坏血酸(AsA)、还原型谷胱甘肽含量显著下降,氧化型谷胱甘肽(GSSG)、脱氢抗坏血酸(DHA)含量增加,AsA/DHA 和 GSH/GSSG 降低;印度梨形孢接种使参与 AsA-GSH 循环的谷胱甘肽还原酶(GR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)的活性升高,增加了 GSH 和 AsA 的含量,AsA/DHA 和 GSH/GSSG 升高,增强了水稻对氧化应激的耐受性<sup>[42]</sup>。镉胁迫下接种碱蓬内生真菌 *Glomerella* sp. JP4 也提高了水稻 AsA 和 GSH 的含量,增强了 SOD、POD、GR、CAT 的

活性,降低了 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 的含量<sup>[45]</sup>。Li 等<sup>[51]</sup>研究发现,镉胁迫下接种 AMF(*Rhizophagus intraradices*, Ri)降低了早稻 ROS 水平,提升了 GSH 含量和谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)活性,促进了早稻生长。接种 AMF(*Glomus versiforme*, Gv)还可以上调镉胁迫下早稻根系过氧化物酶基因的表达,提高了早稻的镉胁迫抗性<sup>[56]</sup>。接种印度梨形孢显著降低了镉胁迫下水稻根部 ROS 的积累,减少了根部细胞死亡<sup>[44]</sup>。此外,重金属胁迫会使细胞产生有毒化合物甲基乙二醛(Methylglyoxal, MG),其会对脂质、蛋白质、DNA、RNA 造成严重损害,并诱导 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 积累<sup>[92-93]</sup>。乙二醛酶(GLY)是 MG 的生理解毒酶系统,能够将细胞内具有糖基化毒性的 MG 转化为无毒的乳酸盐排到细胞外<sup>[94]</sup>。砷胁迫导致水稻 MDA、MG 含量以及 GLY I、GLY II 活性升高,接种印度梨形孢进一步提高了 GLY I 和 GLY II 的活性,降低了 MDA 和 MG 的含量,减少了 MG 对细胞的毒害,增强了水稻对砷的耐受性<sup>[42]</sup>。综上所述,重金属胁迫下内生菌可以提高水稻抗氧化酶活性,改善 AsA-GSH 循环的氧化还原状态,增强 GLY 循环系统,减轻了水稻氧化应激以促进植株生长。

### 1.5 促进水稻对营养元素的吸收

重金属会干扰水稻根系对营养元素的吸收和分配,造成营养缺乏和养分失衡,导致水稻生长迟缓<sup>[95-96]</sup>。研究发现,随着铅离子含量的增加,水稻根中钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)、磷(P)、铁(Fe)、锌(Zn)和锰(Mn)等营养元素的含量降低,内生真菌 *Sordariomycetes* sp. EF0801 的接种促进了根部对营养元素的吸收和向地上部的运输,使幼苗叶片中上述离子含量显著增加,有助于维持铅胁迫下水稻的光合作用和酶促反应<sup>[97]</sup>。同样,镉胁迫下接种内生成团泛菌(*Pantoea agglomerans* Tm02)促进了 Mn、Ca、Fe、Mg 等离子向籽粒的转运,增加养分的同时减少了镉向籽粒的转运<sup>[28]</sup>。产铁载体内生菌促进水稻对铁和其他微量元素的吸收利用<sup>[98]</sup>。接种产铁载体内生菌 *Pseudomonas* sp.、*Bacillus thuringiensis*、*B. pumilus* 使砷胁迫下水稻根部铁含量升高<sup>[35]</sup>。砷胁迫下会增加水稻幼苗根中铁含量,但减少了铁向地上部的转运,接种印度梨形孢上调了水稻铁转运相关基因(*OsIRO2*、*OsFRDL1*、*OsYSL1*)的表达,显著增加了地上部的铁含量,有利于叶绿素合成和光合作用<sup>[42]</sup>。有些内生菌还可以通过生物固氮为重

金属胁迫下的水稻提供必需的氮素营养<sup>[28,30,99]</sup>。土壤中的有效磷含量较低,不能满足植物需求<sup>[100]</sup>。具有溶磷功能的内生菌能够将难溶性磷转化为可溶性磷供重金属胁迫下的水稻吸收利用<sup>[28,30,37-39]</sup>。AMF 在促进水稻磷吸收方面具有重要作用。多项研究表明,铜、铅、镉、砷等重金属胁迫下,AMF 接种能够增加水稻植株的磷含量,有利于水稻营养物质合成以抵抗重金属胁迫<sup>[55-56,61,64,101]</sup>。综上所述,内生菌通过溶磷、固氮、产生铁载体、上调营养元素吸收和营养转运相关基因的表达等机制加强水稻对营养元素的吸收和运输,从而促进水稻在重金属胁迫下生长。

## 2 内生菌降低水稻地上部和籽粒重金属积累的作用机制

### 2.1 胞内积累和胞外吸附固定重金属

内生细菌通过主动运输和区域化作用将重金属吸收进细胞内,也可由分泌的胞外聚合物在细胞外富集重金属,降低其流动性<sup>[77]</sup>。氢离子与金属离子存在竞争吸附位点,碱性环境能够加强土壤和细胞表面对重金属的吸附<sup>[102]</sup>。一些兼性内生细菌可以提高环境 pH 值,如,兼性内生沙雷氏菌(*Serratia liquefaciens* F2)通过提高发酵液 pH 值加强自身对砷的胞外富集和胞内积累,砷胁迫下接种 *Serratia liquefaciens* F2 加强了根表面和土壤对砷的固定,减少了水稻对砷的吸收和砷向籽粒的转移,最终籽粒砷含量低于欧洲水稻籽粒中最大允许砷含量(0.2 mg/kg)<sup>[34]</sup>。内生真菌利用细胞壁、中央大液泡、菌丝体、孢子等特殊结构固定重金属<sup>[103]</sup>。镉胁迫下接种印度梨形孢使水稻根部的菌丝体和孢子中积累了大量镉,阻止镉离子向地上部转运<sup>[44]</sup>。深色有隔内生真菌稻镰状瓶霉(*Falciphora oryzae* EU63669)是典型的镉离子生物过滤器,接种水稻后大量的镉以黑色沉积物和颗粒的形式在其液泡和厚壁孢子中被固定,阻止镉转移至地上部,降低了籽粒镉含量<sup>[40]</sup>。植物细胞壁主要由多糖和蛋白质组成,含有羧基、羟基、氨基和醛基等潜在配体,这些配体可以参与离子交换、吸附、络合、沉淀和结晶等各项反应,有效结合重金属阳离子并限制其在细胞膜上的转运<sup>[104-106]</sup>。植物在根细胞壁中隔离重金属是缓解原生质体重金属胁迫和抑制重金属转运的机制之一<sup>[104,107]</sup>。多项研究发现 AMF 可以影响水稻中的

重金属亚细胞分布。Gao 等<sup>[48]</sup>的研究结果表明,AMF 可以改变早稻根细胞壁的化学性质,镉胁迫下,接种 *Rhizophagus intraradices* 提高了根部细胞壁中果胶、半纤维素 1 和木质素的含量,观察到更多羧基和羧基,根细胞壁的果胶和半纤维素 1 中镉含量增加,进而显著降低早稻地上部的镉含量。Zhang 等<sup>[62]</sup>的研究结果表明,铜胁迫下接种 AMF(*Glomus mosseae*, Gm)可使菌根中糖醛酸的含量增加,有利于增强菌根对铜的吸附,菌根细胞壁果胶和半纤维素 1 中的铜含量增加了约 5 倍,最终水稻地上部铜含量显著降低。Li 等<sup>[49]</sup>的研究结果表明,在低镉胁迫(<0.05 mmol/L)下接种 *Rhizophagus intraradices* 和摩西管柄囊霉(*Funneliformis mosseae*, Fm)提高了早稻根部细胞壁组分中镉含量,高镉胁迫( $\geq 0.05$  mmol/L)下提高了液泡中镉含量,而细胞器组分镉含量显著降低,缓解了早稻镉胁迫,减少了地上部镉积累。上述研究结果皆表明由内生菌介导的胞外吸附和胞内积累可以将重金属固定,从而减弱重金属向地上部的转运,但 AMF 影响水稻根部重金属亚细胞分布的机制还有待研究。

### 2.2 降低重金属的生物有效性

碱性环境有利于重金属沉淀的形成和稳定<sup>[102]</sup>。镉胁迫下接种兼性内生细菌 *Pantoea agglomerans* Tm02 提高了土壤 pH 值并降低镉的生物有效性,减少水稻对镉的吸收和转运,降低水稻籽粒、茎秆中的镉含量<sup>[28]</sup>。内生巨大芽孢杆菌(*Bacillus megaterium* H3)和华氏新根瘤菌(*Neorhizobium huatulense* T1-17)共接种可以提高水稻根系土壤的 pH 值,在低镉胁迫下增加铁锰氧化物结合态镉含量,高镉胁迫下增加有机物结合态镉和硫化镉的含量,减少水稻对镉的吸收,所产精米符合大米镉限量国际标准(0.2 mg/kg 以下)<sup>[36]</sup>。多胺是氨基酸脱羧过程中产生的一类碱性化合物,能够提高周围环境的 pH 值,最常见的多胺包括腐胺、亚精胺和精胺<sup>[108-110]</sup>。研究发现,使用外源多胺降低了水稻对镉的吸收<sup>[111]</sup>。某些细菌可以产生精氨酸脱羧酶(ADC)从而分泌多胺<sup>[109,112]</sup>。Cheng 等<sup>[27]</sup>分离的产 ADC 内生鞘氨醇单胞菌(*Sphingomonas* sp. C40)为兼性内生菌,其发酵液的多胺含量和 pH 值在镉胁迫下显著提高,接种后诱导镉胁迫下水稻幼苗多胺合成酶相关基因(*OsSPDS*、*OsSPMS1* 和 *OsSAMDC1*)表达显著上调,根际土壤和根内的亚精胺、精胺含量增加,



土壤中铁锰氧化物结合态镉含量增加,水稻地上部镉积累量显著降低。镉胁迫下,产ADC兼性内生根瘤菌(*Rhizobium larrymoorei* S28)发酵液的pH值和腐胺质量浓度升高,接种后显著提高了水稻分蘖期和成熟期土壤pH值和有机质含量,降低了根际土壤有效态镉含量和镉转移系数(TF,表示植物对重金属的转运能力),增加了成熟期根际土壤中碳酸盐和有机物结合态镉的含量,使水稻根部、地上部、籽粒中镉含量皆降低<sup>[33]</sup>。但产ADC内生菌的研究目前仅限于水稻镉胁迫,对其他重金属胁迫的应用研究较少。

内生菌分泌的铁载体也可与 $\text{Cd}^{2+}$ 、 $\text{Cu}^{2+}$ 、 $\text{Pb}^{2+}$ 、 $\text{As}^{3+}$ 、 $\text{As}^{5+}$ 等多种重金属离子结合<sup>[113]</sup>。研究发现,与铁载体结合的 $\text{Fe}^{3+}$ 更容易进入细胞,与铁载体结合的有毒金属离子不能有效地进入细胞,从而降低重金属的生物有效性<sup>[114]</sup>。有机酸通过与重金属形成复合物、诱导植物产生根系分泌物、溶解磷酸盐释放磷元素并形成不溶性重金属磷酸盐等多种机制降低重金属的生物有效性,内生细菌*Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1具有分泌柠檬酸、琥珀酸、丙酸和乙酸等多种有机酸的能力,接种后显著降低了水稻根部和地上部的铜含量<sup>[25]</sup>。铅胁迫下接种内生真菌*Sordariomycetes* sp. EF0801诱导水稻根系产生苹果酸、酒石酸、乳酸和草酸等有机酸,缓解了水稻铅胁迫<sup>[97]</sup>。金属硫蛋白(Metallothioneins, MTs)是一类低分子量、半胱氨酸含量异常丰富的短肽,其巯基(-SH)能够螯合重金属<sup>[115]</sup>。镉胁迫下接种变形球囊霉上调了早稻根中MTs合成相关基因的表达,降低了早稻地上部镉含量<sup>[56]</sup>。无机硫化物也可与重金属反应生成不溶性金属硫化物<sup>[32]</sup>。内生台湾贪铜菌(*Cupriavidus taiwanensis* KKKU2500-3)能够分泌MTs和无机硫化物,镉胁迫下其发酵液中硫化镉含量升高,降低了发酵液中有效镉的含量,接种后显著降低了水稻籽粒镉含量<sup>[32]</sup>。AMF通过改变重金属的生物有效性降低镉在菌根中的迁移率和毒性,如高镉胁迫( $\geq 0.05 \text{ mmol/L}$ )下,接种AMF的早稻菌根中有效态镉(无机镉和水溶性镉)的含量显著低于未接种AMF的早稻,无效态镉(果胶酸盐结合态镉、蛋白质结合态镉、不溶性和残留镉)占比高<sup>[49]</sup>。Luo等<sup>[50]</sup>研究发现,AMF接种提高了早稻在开花期、成熟期根际土壤中无效态镉的比例,与籽粒中镉含量呈负相关,这表明早稻开花期和成熟期

是AMF限制籽粒积累镉的关键时期。植物在细胞质中将重金属与植物螯合素(Phytochelatins, PCs)螯合以降低其生物有效性,并将螯合物转运至液泡,这是缓解重金属胁迫与积累的一种重要机制。*OsPCS1*和*OsPCS2*是水稻合成PCs的2个主要基因,有助于提高水稻对砷和镉的耐受性<sup>[116]</sup>。研究发现,砷胁迫上调了水稻根中*OsPCS1*和*OsPCS2*的表达;接种印度梨形孢进一步显著上调了*OsPCS1*和*OsPCS2*的表达,增加了PCs的合成,砷被PCs螯合后转移至根部液泡区隔化,从而减少了砷向地上部的转运<sup>[42]</sup>。

综上所述,内生菌通过降低重金属的生物有效性减少水稻对重金属的吸收和转运,缓解了水稻重金属胁迫,减少了植株地上部和籽粒重金属积累。

### 2.3 调控水稻对重金属的吸收和转运基因的表达

根是植物吸收土壤重金属的第一个部位,许多重要的重金属吸收和转运基因在根部表达。水稻根系可以通过硅酸盐和磷酸盐转运蛋白质吸收和转运 $\text{As}^{3+}$ 、 $\text{As}^{5+}$ <sup>[117]</sup>。水稻硅酸盐转运基因*OsLsi1*参与砷的吸收,*OsLsi6*在将砷/硅转运出木质部并向地上部再分配过程中起关键作用,*OsLsi2*参与砷向中柱的运输且将其转运到地上部,磷酸盐转运基因*OsPT4*参与砷的吸收<sup>[35,42,118-119]</sup>。砷胁迫下,水稻幼苗根部*OsLsi1*、*OsLsi2*、*OsLsi6*基因表达上调;接种印度梨形孢后,显著下调了*OsLsi2*基因的表达,减少了砷向地上部的转运,地上部砷含量显著降低<sup>[42]</sup>。砷胁迫下水稻接种AMF(*Glomus intraradices* BGC AH01)显著下调了*OsLsi1*、*OsLsi2*基因的表达,菌根对砷的吸收效率下降,大部分亚砷酸盐在根部被固定从而阻止其转移到地上部<sup>[66]</sup>。Rujira等<sup>[35]</sup>的研究结果表明,水稻*OsLsi1*、*OsLsi2*、*OsPT4*基因在砷胁迫下表达上调,根、枝、叶、穗枝、壳和籽粒中的砷积累显著增加;单接种内生细菌假单胞菌、苏云金芽孢杆菌、短小芽孢杆菌及配施风化褐煤皆能显著下调*OsLsi1*、*OsLsi2*、*OsPT4*基因表达,籽粒砷含量低于大米砷限量国际标准( $0.2 \text{ mg/kg}$ )。植物重金属三磷酸腺苷酶(Heavy metal ATPases, HMAs)家族在金属转运方面发挥重要作用<sup>[120]</sup>,其中*OsHMA2*负责将镉/锌从根部转运到地上部,*OsHMA3*负责将镉运输到根部大液泡中区隔化<sup>[121-122]</sup>。*OsHMA3*基因的过表达可以增加水稻根部镉积累,减少地上部的镉积累<sup>[123]</sup>。镉胁迫下水稻接种内生菌C40显著下调了*OsHMA2*

基因表达,上调了 *OsHMA3* 基因表达,根部镉积累增加,但重金属转移系数降低,减少了水稻地上部镉积累<sup>[27]</sup>。

据报道,天然抗性相关巨噬细胞蛋白(Natural resistance-associated macrophage protein, NRAMP)家族参与金属的吸收转运<sup>[124]</sup>。其中 *OsNRAMP1* 转运铁、镉、砷,敲除 *OsNRAMP1* 基因减少了水稻根系对镉的吸收,镉在籽粒中的积累显著降低<sup>[125]</sup>。*OsNRAMP5* 负责镉、锰、铁的吸收和转运,敲除 *OsNRAMP5* 基因显著降低水稻根部对镉的吸收,但促进了镉向地上部的转运;进一步研究发现,在低浓度和中等浓度镉胁迫下,敲除 *OsNRAMP5* 同时降低了根部和地上部镉积累,抑制镉吸收效应明显大于促进镉转运效应,在高浓度镉胁迫下,*OsNRAMP5* 基因敲除虽然降低了根部镉积累,但增加了地上部镉积累,促进镉转运效应大于抑制镉吸收效应<sup>[126]</sup>。研究发现,镉胁迫下接种内生菌 *Stenotrophomonas maltophilia* R5-5 使水稻根中 *OsNRAMP5* 和 *OsHMA2* 的表达显著下调,根和地上部镉含量显著降低<sup>[30]</sup>。砷胁迫下接种印度梨形孢下调了 *OsNRAMP1* 和 *OsNRAMP5* 的表达,减少了水稻地上部的砷积累<sup>[42]</sup>。镉胁迫下接种 *Glomus versiforme* 或 *Rhizophagus intraradices* 下调了早稻 *OsNRAMP5* 基因的表达,降低了早稻地上部镉积累<sup>[47, 56]</sup>。Yang 等<sup>[54]</sup> 研究发现,早稻间作龙葵(镉高积累植物)配合 *Funneliformis mosseae* 接种下调了早稻根部 *OsNRAMP5* 基因的表达,上调了 *OsHMA3* 基因的表达,促进了龙葵的生长和镉积累,减少了早稻籽粒镉积累,所产糙米镉含量(0.38 mg/kg)符合国际食品法典委员会(CAC)对糙米中镉的限量标准( $\leq 0.40$  mg/kg, CXS 193-1995)和中国饲料卫生标准( $\leq 0.50$  mg/kg, GB 13078-2017)。

综上所述,内生菌通过调控水稻重金属吸收和转运相关基因的表达减少水稻对重金属的吸收与转运,降低了地上部和籽粒的重金属含量。

#### 2.4 调控根系和根内微生物群落结构

植物能够招募特定功能的内生菌群,帮助自身抵御重金属胁迫<sup>[127-129]</sup>。外源内生菌接种可以达到调控水稻根系和内生微生物群落结构的目的。Zheng 等<sup>[29]</sup> 研究发现,外源接种内生菌 *Stenotrophomonas maltophilia* R5-5 改变了水稻内生细菌群落网络的拓扑特征,根部和地上部内生细菌群落表现

出更强的复杂性和相互作用,内生菌与水稻之间构建了更有效的协同作用,从而共同抑制镉的吸收和转运。随着内生细菌群落网络复杂性和连通性的增加,水稻中镉含量呈下降趋势,表明复杂的微生物网络具有适应性和抗逆性,比简单的微生物网络更有利于缓解水稻重金属胁迫和积累。地杆菌属(*Geobacter*)是土壤中的铁还原细菌,能够降低镉和砷的生物有效性<sup>[130-131]</sup>。接种内生菌 *Rhizobium larymoorei* S28 显著增加了根际和根内地杆菌属菌株的丰度,降低了水稻根际镉的生物有效性和根内镉积累<sup>[33]</sup>。据报道,放线菌可以吸收镉并降低植物对镉的摄取<sup>[132]</sup>。研究发现,镉胁迫下接种 *Rhizophagus intraradices* 使早稻根内节杆菌属放线菌的丰度显著提高,植株根部、地上部镉含量降低,这表明 *Rhizophagus intraradices* 的接种促进了节杆菌的丰度和其对镉的固定,因此减少了早稻对镉的吸收和转运<sup>[47]</sup>。以上研究结果表明,外源接种内生菌可以改变水稻根际和根内细菌群落结构,有利于降低重金属积累,但外源接种内生菌对水稻根系和内生真菌群落结构、功能的影响及其与缓解水稻重金属胁迫和积累之间的关系还有待进一步阐明。

### 3 结论

内生菌通过一种或多种促生特性(溶磷、固氮以及产生铁载体、ACC 脱氢酶、IAA、GA、有机酸)促进水稻氨基酸、蛋白质、碳水化合物合成,并调节水稻激素平衡、增强水稻光合作用和抗氧化能力,进而缓解重金属胁迫,促进水稻生长(图1)。内生菌通过以下途径缓解重金属胁迫、降低重金属积累(图1):(1)加强自身细胞和水稻根部细胞对重金属的胞外吸附和胞内积累固定重金属;(2)诱导水稻生成植物螯合素、金属硫蛋白、多胺等生物钝化剂或自身产生铁载体、有机酸、金属硫蛋白、无机硫化物、多胺等生物钝化剂来降低重金属的生物有效性;(3)调控水稻重金属吸收、转运相关基因的表达,阻碍水稻对重金属的吸收和转运;(4)调控根部微生物群落结构,减少水稻对重金属的吸收。需要进一步说明的是,内生菌缓解水稻重金属胁迫机制与降低重金属积累机制之间并不是互相独立的,而是降低积累能够缓解胁迫、缓解胁迫有利于降低积累的相互促进关系,如:有的内生菌接种后并未显著改变水稻地上部重金属含量,但通过提高水稻生物量而产生



“生长稀释效应”降低了植株重金属含量<sup>[47]</sup>;又如:有的内生菌接种后并没有显著提高水稻生物量,不存在“生长稀释效应”,但减少了植株对重金属的吸

收和转运<sup>[52]</sup>;或者,有的内生菌既降低了水稻对重金属的吸收和转运,又促进了植株生长,以上3种情况皆能缓解水稻重金属胁迫和积累<sup>[55]</sup>。

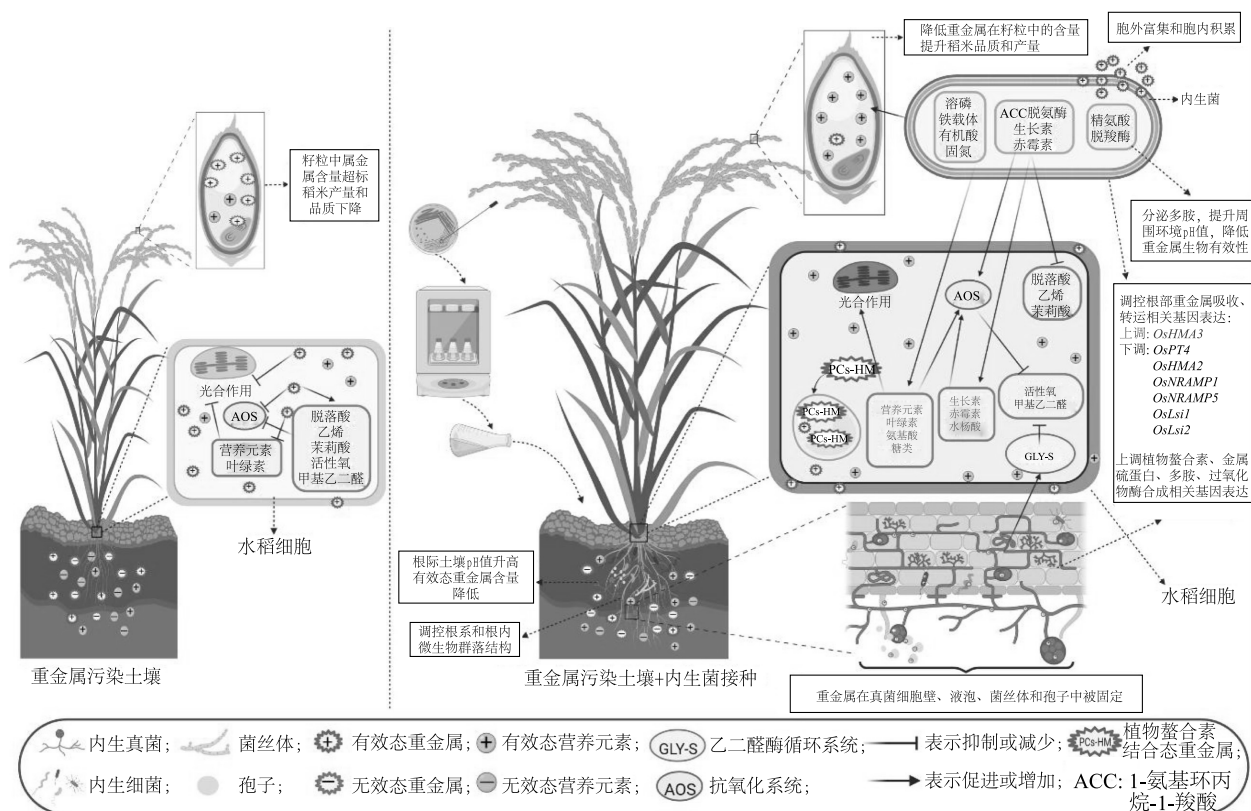


图1 内生菌缓解水稻重金属胁迫和积累的作用机制

Fig.1 Mechanism of endophytes alleviating heavy metal stress and accumulation in rice

内生菌在缓解水稻重金属胁迫和积累方面具有巨大的应用潜力,基于迄今为止的相关研究,本文提出3点未来有待加强研究的方向:

(1)目前,具有单一重金属抗性特别是镉和砷抗性的内生菌菌种资源发掘和保存较多,但具有多种重金属抗性且能降低水稻重金属积累的内生菌菌种资源发掘较少。建议今后可使用高通量分离培养技术规模化筛选抗重金属内生菌,加快新型抗重金属功能筛选培养基的开发以加强多抗型内生菌菌种资源的分离、鉴定和保存,为微生物肥料的制备提供优良内生菌。

(2)复合菌剂比单一菌剂在缓解水稻重金属胁迫和积累上更加有效,但合成菌群缓解水稻重金属胁迫和积累的应用研究较少。建议今后深层次揭示外源接种合成菌群在缓解水稻重金属胁迫和积累方面的微生物组学机制,进一步加强合成菌群田间应用的稳定性研究,结合多年多点大田试验评估合成

菌群的综合功效;还要继续加强水稻与重金属超积累植物间作、套作、轮作配合内生菌群接种的研究,形成能够稳定应用于大田水稻生产的复合型技术。

(3)现有研究大多单向集中于内生细菌或内生真菌,但二者在缓解水稻重金属胁迫和积累方面是否具有协同作用或拮抗作用及其机制还有待阐明,建议使用平板共接种培养法结合代谢组学、基因组学、蛋白组学分析探究内生真菌与内生细菌在缓解水稻重金属胁迫和积累方面的相互作用,为合成菌群的构建增加理论基础。

## 参考文献:

- [1] JASKULAK M, GROBELAK A, VANDENBULCKE F. Modelling assisted phytoremediation of soils contaminated with heavy metals-main opportunities, limitations, decision making and future prospects[J]. Chemosphere, 2020, 249:1-16.
- [2] HUANG Y, WANG L Y, WANG W J, et al. Current status of ag-

- gricultural soil pollution by heavy metals in China: a meta-analysis [J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 651: 3034-3042.
- [3] SATPATHY D, REDDY M V, DHAL S P. Risk assessment of heavy metals contamination in paddy soil, plants, and grains (*Oryza sativa* L.) at the east coast of India[J]. *BioMed Research International*, 2014, 2014: 1-11.
- [4] FONTI V, DELL'ANNO A, BEOLCHINI F. Does bioleaching represent a biotechnological strategy for remediation of contaminated sediments? [J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 563/564: 302-319.
- [5] HONMA T, OHBA H, KANEKO-KADOKURA A, et al. Optimal soil Eh, pH, and water management for simultaneously minimizing arsenic and cadmium concentrations in rice grains[J]. *Environmental Science & Technology*, 2016, 50(8): 4178-4185.
- [6] YIN Y, YI Q Z, CHENG H L. Evaluation of phosphate fertilizers for the immobilization of Cd in contaminated soils[J]. *PLoS One*, 2015, 10(4): 1-9.
- [7] YU L L, ZHU J Y, HUANG Q Q, et al. Application of a rotation system to oilseed rape and rice fields in Cd-contaminated agricultural land to ensure food safety[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, 108: 287-293.
- [8] ROSENBLUETH M, MARTÍNEZ-ROMERO E. Bacterial endophytes and their interactions with hosts[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, 19(8): 827-837.
- [9] SARAVANAN V S, MADHAIYAN M, THANGARAJU M. Solubilization of zinc compounds by the diazotrophic, plant growth promoting bacterium *Gluconacetobacter diazotrophicus* [J]. *Chemosphere*, 2007, 66(9): 1794-1798.
- [10] SHENG X F, XIA J J, JIANG C Y, et al. Characterization of heavy metal-resistant endophytic bacteria from rape (*Brassica napus*) roots and their potential in promoting the growth and lead accumulation of rape[J]. *Environmental Pollution*, 2008, 156(3): 1164-1170.
- [11] WANG X D, HUA L, MA Y B. A biotic ligand model predicting acute copper toxicity for barley (*Hordeum vulgare*): influence of calcium, magnesium, sodium, potassium and pH [J]. *Chemosphere*, 2012, 89(1): 89-95.
- [12] CHANWAY C P, SHISHIDO M, NAIRN J, et al. Endophytic colonization and field responses of hybrid spruce seedlings after inoculation with plant growth-promoting rhizobacteria[J]. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(1/2): 81-88.
- [13] PABLO R H, LEO S V O, JAN D V E. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth[J]. *Trends in Microbiology*, 2008, 16(10): 463-471.
- [14] INGA M, ODETA B, DANAS B, et al. Bacterial endophytes in agricultural crops and their role in stress tolerance: a review[J]. *Zemdirbyste-Agriculture*, 2015, 102(4): 465-478.
- [15] HASSAN E. Bacterial mediated alleviation of heavy metal stress and decreased accumulation of metals in plant tissues: mechanisms and future prospects[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 147: 175-191.
- [16] LUO J P, TAO Q, JUPA R, et al. Role of vertical transmission of shoot endophytes in root-associated microbiome assembly and heavy metal hyperaccumulation in *Sedum alfredii*[J]. *Environmental Science & Technology*, 2019, 53(12): 6954-6963.
- [17] RAHMATULLAH J, MUHAMMAD A K, SAJJAD A, et al. Metal resistant endophytic bacteria reduces cadmium, nickel toxicity, and enhances expression of metal stress related genes with improved growth of *oryza sativa*, via regulating its antioxidant machinery and endogenous hormones[J]. *Plants*, 2019, 8(10): 1-23.
- [18] MA Y, OLIVEIRA R S, FREITAS H, et al. Biochemical and molecular mechanisms of plant-microbe-metal interactions: relevance for phytoremediation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1-19.
- [19] MA Y, RAJKUMAR M, ZHANG C, et al. Beneficial role of bacterial endophytes in heavy metal phytoremediation[J]. *Journal of Environmental Management*, 2016, 174: 14-25.
- [20] 张玮川, 李 剑, 王志宇, 等. 内生菌-植物联合修复污染土壤研究进展[J]. *农业资源与环境学报*, 2021, 38(3): 355-364.
- [21] 李 艳, 李 剑, 刘庆辉, 等. 植物-内生菌联合处理环境污染物研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2021, 27(6): 1706-1715.
- [22] 陈柯璇, 汤雯婷, 李丽娜, 等. 种子内生菌增强宿主植物重金属抗性的功能机制研究进展[J]. *微生物学通报*, 2021, 48(6): 2187-2194.
- [23] ZHOU X, LIU X Q, ZHAO J T, et al. The endophytic bacterium *Bacillus koreensis* 181-22 promotes rice growth and alleviates cadmium stress under cadmium exposure[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2021, 105(21/22): 8517-8529.
- [24] SHAHZAD R, BILAL S, IMRAN M, et al. Amelioration of heavy metal stress by endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 in rice by regulating metabolic changes: potential for bacterial bioremediation[J]. *Biochemical Journal*, 2019, 476(21): 3385-3400.
- [25] SHAHZAD R, WAQAS M, KHAN A L, et al. Seed-borne endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 produces gibberellins and regulates endogenous phytohormones of *Oryza sativa* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 106: 236-243.
- [26] SHAHZAD R, KHAN A L, BILAL S, et al. Plant growth-promoting endophytic bacteria versus pathogenic infections: an example of *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 and *Fusarium oxysporum* f. Sp. *Lycopersici* in tomato [J]. *PeerJ*, 2017, 5. DOI: 10.7717/peerj.3107.
- [27] CHENG C, WANG R, SUN L J, et al. Cadmium-resistant and arginine decarboxylase-producing endophytic *Sphingomonas* sp. C40 decreases cadmium accumulation in host rice (*Oryza sativa* Clangyou 513)[J]. *Chemosphere*, 2021, 275: 1-11.
- [28] TIAN W, LI L, XIAO X, et al. Identification of a plant endophytic growth-promoting bacteria capable of inhibiting cadmium uptake in rice[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2022, 132(1): 520-

- 531.
- [29] ZHENG Z Y, LI P, XIONG Z Q, et al. Integrated network analysis reveals that exogenous cadmium-tolerant endophytic bacteria inhibit cadmium uptake in rice[J]. *Chemosphere*, 2022, 301: 1-9.
- [30] ZHOU J Y, LI P, MENG D L, et al. Isolation, characterization and inoculation of Cd tolerant rice endophytes and their impacts on rice under Cd contaminated environment[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 260: 1-9.
- [31] PUNJEE P, SIRIPORNADULSIL W, SIRIPORNADULSIL S. Reduction of cadmium uptake in rice endophytically colonized with the cadmium-tolerant bacterium *Cupriavidus taiwanensis* KKU2500-3[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2018, 64(2): 131-145.
- [32] SURASAK S, WILAILAK S. Cadmium-tolerant bacteria reduce the uptake of cadmium in rice: potential for microbial bioremediation [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2013, 94: 94-103.
- [33] WANG Y L, WANG R, KOU F L, et al. Cadmium-tolerant facultative endophytic *Rhizobium larrymoorei* S28 reduces cadmium availability and accumulation in rice in cadmium-polluted soil[J]. *Environmental Technology & Innovation*, 2022, 26: 1-11.
- [34] CHENG C, NIE Z W, HE L Y, et al. Rice-derived facultative endophytic *Serratia liquefaciens* F2 decreases rice grain arsenic accumulation in arsenic-polluted soil [J]. *Environmental Pollution*, 2020, 259: 1-10.
- [35] RUJIRA D, PAITIP T. Reducing arsenic in rice grains by leonardite and arsenic-resistant endophytic bacteria [J]. *Chemosphere*, 2019, 223: 448-454.
- [36] LI Y, PANG H D, HE L Y, et al. Cd immobilization and reduced tissue Cd accumulation of rice (*Oryza sativa* wuyun-23) in the presence of heavy metal-resistant bacteria[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2017, 138: 56-63.
- [37] 范美玉,黎 妮,贾雨田,等. 耐镉阿氏芽孢杆菌缓解水稻受镉胁迫的研究[J]. *农业环境科学学报*, 2021, 40(2): 279-286.
- [38] 冯 玮,张 蕾,宣慧娟,等. 西藏土壤中耐辐射阿氏芽孢杆菌 T61 的分离和鉴定[J]. *微生物学通报*, 2016, 43(3): 488-494.
- [39] 付少委,楚超群,黎 妮,等. 镉污染水稻种子内生细菌的分离及其耐镉性和植物促生性研究[J]. *微生物学报*, 2022, 62(4): 1536-1548.
- [40] SU Z Z, DAI M D, ZHU J N, et al. Dark septate endophyte *Falciophora oryzae*-assisted alleviation of cadmium in rice[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 419: 1-13.
- [41] YUAN Z L, LIN F C, ZHANG C L, et al. A new species of *Harpophora* (*Magnaporthaceae*) recovered from healthy wild rice (*Oryza granulata*) roots, representing a novel member of a beneficial dark septate endophyte [J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2010, 307(1): 94-101.
- [42] GHORBANI A, TAFTEH M, ROODBARI N, et al. *Piriformospora indica* augments arsenic tolerance in rice (*Oryza sativa*) by immobilizing arsenic in roots and improving iron translocation to shoots[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 209: 1-11.
- [43] VERMA S, VARMA A, REXER K, et al. *Piriformospora indica*, gen. Et sp. Nov., a new root-colonizing fungus [J]. *Mycologia*, 1998, 90(5): 896-903.
- [44] DABRAL S, YASHASWEE, VARMA A, et al. Biopriming with *Piriformospora indica* ameliorates cadmium stress in rice by lowering oxidative stress and cell death in root cells[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 186: 1-12.
- [45] MA L J, LI X M, WANG L L, et al. Endophytic infection modulates ROS-scavenging systems and modifies cadmium distribution in rice seedlings exposed to cadmium stress [J]. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 2019, 31(4): 463-474.
- [46] 于 飞,谷 玥,张 奇,等. 一株碱蓬内生真菌的鉴定及促生活性产物的初步研究[J]. *生物技术通报*, 2016, 32(5): 151-157.
- [47] CHEN X W, WU L, LUO N, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi and the associated bacterial community influence the uptake of cadmium in rice[J]. *Geoderma*, 2019, 337: 749-757.
- [48] GAO M Y, CHEN X W, HUANG W X, et al. Cell wall modification induced by an arbuscular mycorrhizal fungus enhanced cadmium fixation in rice root[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 416: 1-9.
- [49] LI H, LUO N, ZHANG L J, et al. Do arbuscular mycorrhizal fungi affect cadmium uptake kinetics, subcellular distribution and chemical forms in rice? [J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 571: 1183-1190.
- [50] LUO N, LI X, CHEN A Y, et al. Does arbuscular mycorrhizal fungus affect cadmium uptake and chemical forms in rice at different growth stages? [J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 599: 1564-1572.
- [51] LI H, CHEN X W, WU L, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on redox homeostasis of rice under Cd stress[J]. *Plant and Soil*, 2020, 455(1): 121-138.
- [52] LI H, CHEN X W, WONG M H. Arbuscular mycorrhizal fungi reduced the ratios of inorganic/organic arsenic in rice grains [J]. *Chemosphere*, 2016, 145: 224-230.
- [53] HUANG X, AN G, ZHU S, et al. Can Cd translocation in *Oryza sativa* L. be attenuated by arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of EDTA? [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(10): 9380-9390.
- [54] YANG X, QIN J, LI J, et al. Upland rice intercropping with *Solanum nigrum* inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi reduces grain Cd while promoting phytoremediation of Cd-contaminated soil [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 406: 1-13.
- [55] LEI L, ZHU Q, XU P, et al. The intercropping and arbuscular mycorrhizal fungus decrease Cd accumulation in upland rice and improve phytoremediation of Cd-contaminated soil by *Sphagneticola calendulacea* (L.) Pruski[J]. *Journal of Environmental Management*, 2021, 298: 1-11.
- [56] ZHU Q, XU P, LEI L, et al. Transcriptome analysis reveals de-



- creased accumulation and toxicity of Cd in upland rice inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 177: 1-9.
- [57] 李信茹, 苏海磊, 周民, 等. 丛枝菌根真菌对汞胁迫下水稻叶片生理和光合特性的影响[J]. *环境科学研究*, 2021, 34(8): 1918-1927.
- [58] 李信茹. 汞胁迫下丛枝菌根真菌对水稻生长生理特性和吸收积累汞的影响[D]. 北京: 中国环境科学研究院, 2021.
- [59] 王幼珊, 张俊伶. 中国丛枝菌根真菌的保藏、共享服务与研究利用[J]. *菌物学报*, 2019, 38(11): 1760-1807.
- [60] ZHANG X H, YANG W J, WANG L M, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on growth of upland rice under soil Pb contamination [J]. *Agricultural Science & Technology*, 2013, 14(11): 1624-1628.
- [61] CHAN W F, LI H, WU F Y, et al. Arsenic uptake in upland rice inoculated with a combination or single arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2013, 262: 1116-1122.
- [62] ZHANG X H, LIN A J, GAO Y L, et al. Arbuscular mycorrhizal colonisation increases copper binding capacity of root cell walls of *Oryza sativa* L. and reduces copper uptake[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 930-935.
- [63] CHAN W F, LI W C, WONG M H. Uptake kinetics of arsenic in upland rice cultivar Zhonghan 221 inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2015, 17(11): 1073-1080.
- [64] WU F, HU J, WU S, et al. Grain yield and arsenic uptake of upland rice inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi in As-spiked soils[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(12): 8919-8926.
- [65] ZHANG X H, ZHU Y G, CHEN B D, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to resistance of upland rice to combined metal contamination of soil [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2005, 28(12): 2065-2077.
- [66] CHEN X, LI H, CHAN W F, et al. Arsenite transporters expression in rice (*Oryza sativa* L.) associated with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) colonization under different levels of arsenite stress[J]. *Chemosphere*, 2012, 89(10): 1248-1254.
- [67] SHUKLA A, SRIVASTAVA S, SUPRASANNA P. Genomics of metal stress-mediated signalling and plant adaptive responses in reference to phytohormones [J]. *Current Genomics*, 2017, 18(6): 512-522.
- [68] SUSSMILCH F C, ATALLAH N M, BRODRIBB T J, et al. Abscissic acid (ABA) and key proteins in its perception and signaling pathways are ancient, but their roles have changed through time [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2017, 12(9): 1-5.
- [69] KIM Y H, KHAN A L, KIM D H, et al. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones.[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1): 1-13.
- [70] SAVITA G, VIJAY P S, PRABHAT K S, et al. Modification of chromium (VI) phytotoxicity by exogenous gibberellic acid application in *Pisum sativum* (L.) seedlings [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(4): 1385-1397.
- [71] ATICI Ö, AGAR G, BATTAL P E, et al. Changes in phytohormone contents in chickpea seeds germinating under lead or zinc stress[J]. *Biologia Plantarum*, 2005, 49(2): 215-222.
- [72] HAN Y L, WANG R, YANG Z R, et al. 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from *Pseudomonas stutzeri* A1501 facilitates the growth of rice in the presence of salt or heavy metals[J]. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2015, 25(7): 1119-1128.
- [73] JAGNA E B, JAROSLAW E, RENATA E S, et al. The new insights into cadmium sensing[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 1-13.
- [74] BERNARD R G. Using soil bacteria to facilitate phytoremediation [J]. *Biotechnology Advances*, 2010, 28(3): 367-374.
- [75] BABU A G, SHEA P J, SUDHAKAR D, et al. Potential use of *Pseudomonas koreensis* AGB-1 in association with *Miscanthus sinensis* to remediate heavy metal (loid)-contaminated mining site soil [J]. *Journal of Environmental Management*, 2015, 151: 160-166.
- [76] ULLAH I, MATEEN A, AHMAD M A, et al. Heavy metal ATPase genes (*HMA*s) expression induced by endophytic bacteria, "AI001, and AI002" mediate cadmium translocation and phytoremediation[J]. *Environmental Pollution*, 2022, 293: 1-7.
- [77] 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.
- [78] SESSITSCH A, KUFFNER M, KIDD P, et al. The role of plant-associated bacteria in the mobilization and phytoextraction of trace elements in contaminated soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 60(100): 182-194.
- [79] CHI F, SHEN S H, CHENG H P, et al. Ascending migration of endophytic rhizobia, from roots to leaves, inside rice plants and assessment of benefits to rice growth physiology[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(11): 7271-7278.
- [80] MAGDZIAK Z, KOZLOWSKA M, KACZMAREK Z, et al. Influence of Ca/Mg ratio on phytoextraction properties of *Salix viminalis*. II. Secretion of low molecular weight organic acids to the rhizosphere [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2011, 74(1): 33-40.
- [81] LIU Y P, TAN H M, CAO L X, et al. Rice sprout endophytic *Enterobacter* sp. SE-5 could improve tolerance of mature rice plants to salt or Cd<sup>2+</sup> in soils[J]. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2020, 66(7): 873-883.
- [82] ISRAR M, JEWELL A, KUMAR D, et al. Interactive effects of lead, copper, nickel and zinc on growth, metal uptake and antioxidative metabolism of *Sesbania drummondii*[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2011, 186(2/3): 1520-1526.
- [83] LI X M, ZHANG L H. Endophytic infection alleviates Pb<sup>2+</sup> stress effects on photosystem II functioning of *Oryza sativa* leaves [J].

- Journal of Hazardous Materials, 2015, 295: 79-85.
- [84] LI X M, BU N, LI Y Y, et al. Growth, photosynthesis and antioxidant responses of endophyte infected and non-infected rice under lead stress conditions[J]. Journal of Hazardous Materials, 2012, 213/214: 55-61.
- [85] DE S K A, SENABIO J A, PIETRO-SOUZA W, et al. *Aspergillus* sp. A31 and *Curvularia geniculata* P1 mitigate mercury toxicity to *Oryza sativa* L.[J]. Archives of Microbiology, 2021, 203(9): 5345-5361.
- [86] DE A S A L, DOMINGUES JR A P, MAZZAFERA P. Photosynthesis is induced in rice plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi and are grown under arsenate and arsenite stress [J]. Chemosphere, 2015, 134: 141-149.
- [87] LESS H, GALILI G. Principal transcriptional programs regulating plant amino acid metabolism in response to abiotic stresses [J]. Plant Physiology, 2008, 147(1): 316-330.
- [88] GRATÃO P L, POLLE A, LEA P J, et al. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier[J]. Functional Plant Biology, 2005, 32(6): 481-494.
- [89] MØLLER I M, JENSEN P E, HANSSON A. Oxidative modifications to cellular components in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2007, 58(1): 459-481.
- [90] MILLER G, SUZUKI N, CIFTCI-YILMAZ S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses[J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(4): 453-467.
- [91] SHARMA S S, DIETZ K. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance[J]. Trends in Plant Science, 2009, 14(1): 43-50.
- [92] 叶芯妤,邱雪梅,王 月,等. 乙二醛酶系统及其在植物响应和适应环境胁迫中的作用[J]. 植物生理学报, 2019, 55(4): 401-410.
- [93] CHARANPREET K, SNEH L S, SUDHIR K S. Glyoxalase and methylglyoxal as biomarkers for plant stress tolerance[J]. Critical Reviews in Plant Science, 2014, 33(6): 429-456.
- [94] RAHMAN A, MOSTOFA M G, ALAM M M, et al. Calcium mitigates arsenic toxicity in rice seedlings by reducing arsenic uptake and modulating the antioxidant defense and glyoxalase systems and stress markers[J]. BioMed Research International, 2015, 2015: 1-12.
- [95] BARCELO J, POSCHENRIEDER C. Plant water relations as affected by heavy metal stress: a review[J]. Journal of Plant Nutrition, 1990, 13(1): 1-37.
- [96] OUZOUNIDOU G, MOUSTAKAS M, SYMEONIDIS L, et al. Response of wheat seedlings to ni stress: effects of supplemental calcium[J]. Archives of Environmental Contamination and Toxicology, 2006, 50(3): 346-352.
- [97] LI X M, MA L J, LI Y Y, et al. Endophyte infection enhances accumulation of organic acids and minerals in rice under Pb<sup>2+</sup> stress conditions[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 174: 255-262.
- [98] DIMKPA C O, MERTEN D, SVATOŠ A, et al. Siderophores mediate reduced and increased uptake of cadmium by *Streptomyces tendae* F4 and sunflower (*Helianthus annuus*), respectively[J]. Journal of Applied Microbiology, 2009, 107(5): 1687-1696.
- [99] IMRAN A, ZABTA K S, SHOMAILA S, et al. Plant beneficial endophytic bacteria: mechanisms, diversity, host range and genetic determinants[J]. Microbiological Research, 2019, 221: 36-49.
- [100] IHSAN U, BASSAM O A, KHALID M S A, et al. Endophytic bacteria isolated from *Solanum nigrum* L., alleviate cadmium (Cd) stress response by their antioxidant potentials, including SOD synthesis by *sodA* gene[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 174: 197-207.
- [101] ZHANG X H, ZHU Y G, CHEN B D, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to resistance of upland rice to combined metal contamination of soil [J]. Journal of Plant Nutrition, 2005, 28(12): 2065-2077.
- [102] MÜHLBACHOVÁ G, ŠIMON T, PECHOVÁ M. The availability of Cd, Pb and Zn and their relationships with soil pH and microbial biomass in soils amended by natural clinoptilolite[J]. Plant, Soil and Environment, 2005, 51(1): 26-33.
- [103] LI L J, ZENG X B, PAUL N W, et al. Arsenic resistance in fungi conferred by extracellular bonding and vacuole-septa compartmentalization[J]. Journal of Hazardous Materials, 2021, 401: 1-7.
- [104] QIU Q, WANG Y T, YANG Z Y, et al. Effects of phosphorus supplied in soil on subcellular distribution and chemical forms of cadmium in two Chinese flowering cabbage (*Brassica parachinensis* L.) cultivars differing in cadmium accumulation[J]. Food and Chemical Toxicology, 2011, 49(9): 2260-2267.
- [105] WANG X, LIU Y G, ZENG G M, et al. Subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Beckmeria nivea* (L.) Gaud [J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 62(3): 389-395.
- [106] WANG J, YUAN J G, YANG Z Y, et al. Variation in cadmium accumulation among 30 cultivars and cadmium subcellular distribution in 2 selected cultivars of water spinach (*Ipomoea aquatica* Forsk.) [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2009, 57(19): 8942-8949.
- [107] WENG B, XIE X, WEISS D J, et al. *Kandelia obovata* (S., L.) Yong tolerance mechanisms to cadmium: subcellular distribution, chemical forms and thiol pools [J]. Marine Pollution Bulletin, 2012, 64(11): 2453-2460.
- [108] HEBAT E, NEMAT M H, ALSHAFEI M A. Exogenous applications of polyamines modulate drought responses in wheat through osmolytes accumulation, increasing free polyamine levels and regulation of polyamine biosynthetic genes[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 118: 438-448.
- [109] HAN H, WANG Q, HE L Y, et al. Increased biomass and reduced rapeseed Cd accumulation of oilseed rape in the presence of Cd-immobilizing and polyamine-producing bacteria[J]. Journal of Hazardous Materials, 2018, 353: 280-289.

- [110] MAGDA P, GABRIELLA S, TIBOR J. Speculation: polyamines are important in abiotic stress signaling[J]. *Plant Science*, 2015, 237: 16-23.
- [111] YI T H, CHING H K. Cadmium-induced oxidative damage in rice leaves is reduced by polyamines[J]. *Plant and Soil*, 2007, 291(1): 27-37.
- [112] SUN L N, ZHANG Y F, HE L Y, et al. Genetic diversity and characterization of heavy metal-resistant-endophytic bacteria from two copper-tolerant plant species on copper mine wasteland[J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(2): 501-509.
- [113] SAHA M, SARKAR S, SARKAR B, et al. Microbial siderophores and their potential applications; a review[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(5): 3984-3999.
- [114] BRAUD A, HOEGY F, JEZEQUEL K, et al. New insights into the metal specificity of the *Pseudomonas aeruginosa* pyoverdine-iron uptake pathway[J]. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(5): 1079-1091.
- [115] HALL J L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(366): 1-11.
- [116] YAMAZAKI S, UEDA Y, MUKAI A, et al. Rice phytochelatins synthases *OsPCS1* and *OsPCS2* make different contributions to cadmium and arsenic tolerance[J]. *Plant Direct*, 2018, 2(1): 1-15.
- [117] MA J F, YAMAJI N, MITANI N, et al. Transporters of arsenite in rice and their role in arsenic accumulation in rice grain[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(29): 9931-9935.
- [118] PAN D D, HUANG G Y, YI J C, et al. Foliar application of silica nanoparticles alleviates arsenic accumulation in rice grain: co-localization of silicon and arsenic in nodes[J]. *Environmental Science: Nano*, 2022, 9(4): 1271-1281.
- [119] YAMAJI N, MITATNI N, MA J F. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots[J]. *The Plant Cell*, 2008, 20(5): 1381-1389.
- [120] KAUR R, DAS S, BANSAL S, et al. Heavy metal stress in rice: uptake, transport, signaling, and tolerance mechanisms[J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 173(1): 430-448.
- [121] SATOH-NAGASAWA N, MORI M, NAKAZAWA N, et al. Mutations in rice (*Oryza sativa*) heavy metal ATPase 2 (*OsHMA2*) restrict the translocation of zinc and cadmium[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2012, 53(1): 213-224.
- [122] SHAO J F, XIA J X, YAMAJI N, et al. Effective reduction of cadmium accumulation in rice grain by expressing *OsHMA3* under the control of the *OsHMA2* promoter[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(10): 2743-2752.
- [123] SASAKI A, YAMAJI N, MA J F. Overexpression of *OsHMA3* enhances Cd tolerance and expression of Zn transporter genes in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(20): 6013-6021.
- [124] SASAKI A, YAMAJI N, YOKOSHO K, et al. Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(5): 2155-2167.
- [125] CHANG J D, HUANG S, YAMAJI N, et al. OsNRAMP1 transporter contributes to cadmium and manganese uptake in rice[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43(10): 2476-2491.
- [126] TANG L, DONG J Y, QU M M, et al. Knockout of *OsNRAMP5* enhances rice tolerance to cadmium toxicity in response to varying external cadmium concentrations via distinct mechanisms[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 832: 1-11.
- [127] SYRANIDOU E, THIJS S, AVRAMIDOU M, et al. Responses of the endophytic bacterial communities of *Juncus acutus* to pollution with metals, emerging organic pollutants and to bioaugmentation with indigenous strains[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1-14.
- [128] SUN W H, XIONG Z, CHU L, et al. Bacterial communities of three plant species from Pb-Zn contaminated sites and plant-growth promotional benefits of endophytic *Microbacterium* sp. (strain BXGe71)[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2019, 370: 225-231.
- [129] URŠKA Z, JOSEPH N, BERNHARD M, et al. Changes induced by heavy metals in the plant-associated microbiome of *Miscanthus x giganteus*[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 711: 1-10.
- [130] MUEHE E M, OBST M, HITCHCOCK A, et al. Fate of Cd during microbial Fe(III) mineral reduction by a novel and Cd-tolerant *Geobacter* Species[J]. *Environmental Science & Technology*, 2013, 47(24): 14099-14109.
- [131] DAI J, TANG Z, JIANG N, et al. Increased arsenic mobilization in the rice rhizosphere is mediated by iron-reducing bacteria[J]. *Environmental Pollution*, 2020, 263: 1-11.
- [132] TSURUTA T, UMENAI D, HATANO T, et al. Screening microorganisms for cadmium absorption from aqueous solution and cadmium absorption properties of *Arthrobacter nicotianae*[J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2014, 78(10): 1791-1796.

(责任编辑:陈海霞)