丛枝菌根真菌降低辣椒镉吸收和果实镉积累的机制

王 岩1, 王永平1, 毛明明2, 吴康云1, 郭 涛3, 邢 丹1*

(1贵州省农业科学院辣椒研究所,贵州贵阳 550000;2贵州大学,贵州贵阳 550000;3西南大学,重庆 400700)

摘要:【目的】丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 与作物存在互利共生关系,可增强宿主对镉 (Cd) 的耐受能力。研究 AMF 对不同 Cd 积累型辣椒 Cd 吸收积累的影响,探索 AMF 降低辣椒可食部位 Cd 的生 理生化机制。【方法】采用盆栽试验,供试土壤为石灰性黄壤,该土壤上已连续种植辣椒 8 年。丛枝菌根处理 包括接菌 (+AMF) 和不接菌 (-AMF); Cd 浓度包括 3 个水平:0、5、10 mg/kg,分别记作 Cd0、Cd5、Cd10; 辣椒品种包括 Cd 高积累型 '辣研 101'和 Cd 低积累型 '辣研 201', 3 个因素共组成 12 个处理。辣椒移栽 90 天 后收获,分别测定了辣椒根、地上部和果实干重、Cd 含量,以及根际土壤养分含量、根系分泌物成分。【结果】Cd 处理抑制了辣椒生长,随施 Cd 浓度的增加,株高、地上部和根部生物量显著下降;Cd10 处理下,与-AMF 处理相比,+AMF 处理 '辣研 101'地上部生物量增加了 31.72%,'辣研 201'增加了 20.09%;'辣研 101'根部 Cd 含量显著降低了 30.75%;'辣研 201'增加了 41.93%;+AMF 处理下'辣研 101'Cd 的转运系数(地上部/根部)显著增加了 48.96%,而'辣研 201'降低了 24.04%。+AMF 处理降低了各 Cd 浓度下两品种辣椒果实 Cd 的 富集系数,改变了辣椒根系分泌物化学组成及相对含量,不同品种间有所差异。结构方程模型分析表明,接菌、根部 Cd 含量对辣椒果实 Cd 含量表现出显著负向调节作用。【结论】在 Cd 胁迫条件下,AMF 通过减少低积累型辣椒 (辣研 201)根部 Cd 向地上部的转运,降低可食部位 Cd 积累;通过减少高积累型辣椒 (辣研 101)地上部 Cd 向果实的转运,降低可食部位 Cd 积累。

关键词: 丛枝菌根真菌; 辣椒; 品种; 镉

Mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi reducing cadmium uptake and cadmium accumulation in fruit of pepper

WANG Yan¹, WANG Yong-ping¹, MAO Ming-ming², WU Kang-yun¹, GUO Tao³, XING Dan^{1*} (1 Pepper Research Institute of Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang, Guizhou 550000, China; 2 Guizhou University, Guiyang, Guizhou 550000, China; 3 Southwest University, Chongqing 400700, China)

Abstract: [Objectives] The symbiotic relationship between arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and crops bolstered their cadmium (Cd) tolerance. The impact of AMF inoculation on Cd uptake across different accumulation types remained unclear. This study investigated the influence of AMF inoculation on Cd absorption and accumulation in diverse pepper varieties under varying Cd concentrations, while elucidating the physiological and biochemical mechanisms enhancing pepper tolerance to Cd stress. **[Methods]** A pot experiment was conducted, there were total of 12 treatments which were comprised by two AMF inoculation (with AMF and without AMF), three Cd addition levels (0, 5, 10 mg/kg, denoted as Cd0, Cd5, and Cd10), and two pepper cultivars (high Cd accumulation type 'Layan 101' and low Cd accumulation type 'Layan 201'). Growth parameters, Cd content in various plant organs, and soil nutrient content were measured post-harvest. **[Results]** Cd treatment hindered pepper growth, with plant height, above ground and root biomass decreasing significantly with increasing Cd concentration. In a high Cd environment (Cd10), AMF inoculation notably increased above

收稿日期: 2024-05-08 接受日期: 2024-07-28

基金项目: 黔农科青年基金项目([2022]14); 贵州省科技计划项目(黔科合中引地〔2023〕033); 贵州省现代农业产业技术建设专项 项目(GZLJCYJSTX-03)。

ground biomass, with 'Layan 101' and 'Layan 201' experiencing increases of 31.72% and 20.09%, respectively. AMF inoculation exerted varied effects on root Cd content depending on the variety. Under Cd10 conditions, inoculation significantly decreased root Cd content in 'Layan 101' by 30.75%, whereas it increased by 41.93% in 'Layan 201'; the transport coefficient (aboveground/root) of Cd in Layan 101 significantly increased by 48.96%, while Layan 201 decreased by 24.04%. Inoculation reduced Cd enrichment coefficient in pepper fruits across Cd concentrations. The inoculation of AMF changed the chemical composition and relative content of root exudates in chili peppers, and there were differences among different varieties. Structural equation modeling revealed a significant negative regulatory effect of inoculation and root Cd on Cd content in pepper fruits. **[Conclusion]** Under Cd stress, AMF enhances root Cd content in edible portions. Conversely, AMF boosts aboveground Cd content in high accumulation peppers (Layan 101), minimizing Cd transport to fruits and diminishing Cd content in edible parts.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; pepper; variety; cadmium

镉 (Cd) 是土壤中危害最大的重金属元素之一, 因其易于吸收、运输,可在植物体内长期存在^[1-2]。 镉胁迫可造成植物根系损伤,抑制必需营养元素的 吸收,进而导致植物生长发育受阻,严重时整株死 亡^[3]。镉胁迫可损害作物光合作用,导致固碳减 少^[4-5];镉胁迫可诱导氧化胁迫,表现为脂质的过氧 化反应、过氧化氢 (H₂O₂) 的产生和离子渗漏增加, 从而破坏植物正常的代谢平衡^[4]。Cd 的不可生物降 解性导致其在食物链中不断积累,严重影响农产品 食品安全和人类健康^[7-8]。

丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是一类土壤中广泛存在且能够与大多数陆地植 物形成菌根的真菌,包括重金属严重污染的矿山尾 矿土壤^[9]。植物-AMF 共生模式被认为有利于解决土 壤 Cd 污染问题,AMF 主要是通过改善宿主植物的 矿物质营养进而影响 Cd 的吸收积累^[10]。在细胞水 平,AMF 共生增强了 Cd 在细胞壁和 AMF 菌丝中的 固定、Cd 在细胞质中的螯合、Cd 在液泡中的区室化 作用^[11];AMF 共生还通过调节植物体内抗氧化系统 来缓解 Cd 毒害引起的氧化胁迫^[12]。在器官水平上, AMF 共生影响 Cd 从根向地上部的转运、根中植物 激素的合成及其在根与地上部之间的平衡^[13]。

辣椒是我国第一大蔬菜^[14],是西南地区重要的经 济来源。辣椒属于镉浓度高的蔬菜^[15]。据报道,辣椒 果实存在镉超标现象 (>0.05 mg/kg)^[16]。降低食品中 Cd 含量最经济有效的途径之一,是通过培育低 Cd 积累作物品种来降低作物可食部分的 Cd 含量。 目前,通过选择低 Cd 积累的水稻和小麦可降低其籽 粒中 Cd 浓度,通过培育低 Cd 积累的大白菜可降低 大白菜地上部 Cd 浓度^[17]。但由于作物对 Cd 吸收积 累机制的复杂性,目前关于 Cd 对作物的毒性以及 Cd 在可食部位富集的机制仍存在争议。AMF 作为作 物抗 Cd 的"第一道防线",其对不同 Cd 积累型作 物 Cd 吸收积累的影响尚不清楚。因此,本研究以前 期筛选的 Cd 高积累辣椒品种('辣研 101')、Cd 低积累辣椒品种('辣研 201')和喀斯特区域优势 AMF 菌种摩西斗管囊霉(Funneliformis mosseae, Fm)^[18-19]为研究对象,探索 AMF 对不同品种辣椒 Cd 吸收积累的影响,以期为辣椒的安全生产提供理 论与技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试作物为 Cd 高积累型辣椒 '辣研 101'和 Cd 低积累型辣椒 '辣研 201',由贵州省辣椒研究所自主选育。

供试菌剂: 摩西斗管囊霉 (Fm, 编号 BGCHUN03B) 为北京农林科学院植物营养与资源研究所微生物实 验室保存, 经以河砂土壤混合物为基质、三叶草和 玉米为宿主进行扩充繁殖得到,供试菌剂孢子密度 为11.2~13.7 个/g, 菌剂含有菌丝、菌种侵染根段及 河砂。

供试土壤:采自贵州省毕节市大方县羊场镇桶井村(105°41′0.62″E,27°03′42.20″N)。该地块为辣椒单作模式,取样前已经连续种植8年。种植规格: 行距130 cm×株距40 cm,种植密度38480株/hm²。 每年4月中旬移栽,移栽前一次性施入复合肥(N: P₂O₅:K₂O为15:15:15)750 kg/hm²,商品有机肥 800 kg/hm²。土壤类型为石灰性黄壤。采集辣椒耕层 土壤 (0—20 cm),去除土壤中石块及植物残根自然风 干后过 2 cm 筛待用。供试土壤基本理化性质如下: pH 7.27、有机质 45.66 g/kg、全氮 2.45 g/kg、全磷 1.15 g/kg、全钾 34.58 g/kg、碱解氮 220.44 mg/kg、 有效磷 35.96 mg/kg、速效钾 603.50 mg/kg,土壤总 镉含量 0.59 mg/kg。

1.2 试验设计

1.2.1 菌根苗培育 辣椒种子用 10% H₂O₂ 消毒 10 min,随后用蒸馏水冲洗 3 次,在 25℃ 恒温培养 箱中催芽 24 h。采用漂浮育苗方式进行育苗,接菌 组按 10% 质量比 (灭菌基质/菌剂)添加菌剂并与基质 混匀,未接菌组用等体积的灭菌基质与河沙混合物 (基质:河沙=2:1,体积比)代替。育苗期间视情况 补充养分 (1/2 浓度的无磷霍格兰氏液),待辣椒出现 4~5 片真叶时,选择生长状况一致的辣椒幼苗进行 移栽。

1.2.2 盆栽试验 试验于 2023 年 7—9 月在贵州省 农业科学院辣椒研究所植物生长室展开。12 个处理 由两个接菌处理 (+AMF、-AMF), 3 个 Cd 添加量 (0、5、10 mg/kg^[15,20],分别记为 Cd0、Cd5、Cd10), 和两个辣椒品种 (Cd 高积累型'辣研 101', Cd 低积 累型辣椒'辣研 201')构成,每个处理 4 次重复。供 试土壤首先在 121℃ 下灭菌 30 min,并将 25 mL 不 同浓度的氯化镉 (CdCl₂ 为 0、5、10 mg/kg) 溶液喷洒 于 2.5 kg 灭菌土壤,混匀后装入经 75% 乙醇消毒的 聚乙烯花盆中 (规格为上口径 15 cm、下口径 11 cm, 盆高 10.5 cm),每盆移栽 3 株辣椒幼苗。

辣椒生长期间,保持盆栽水分为田间最大持水 量的 60%。为保证辣椒正常生长所需的矿质营养, 盛花期之前每盆辣椒每 7 天补充营养液 500 mL,盛 花期之后每 5 天补充 500 mL 营养液。营养液配方: 0.5 mmol/L Ca(NO₃)₂·4H₂O, 0.05 mmol/L KH₂PO₄, 0.5 mmol/L CaSO₄, 0.5 mmol/L CaCl₂, 1 mmol/L KNO₃, 1 mmol/L K₂SO₄, 2.5 mmol/L (NH₄)₂SO₄, 1 mmol/L MgSO₄·7H₂O, 0.5 mmol/L NaCl, 200 µmol/L Fe-EDTA, 1 µmol/L H₃BO₃, 1 µmol/L MnSO₄·H₂O, 0.2 µmol/L CuSO₄·5H₂O, 0.1 µmol/L ZnSO₄·7H₂O, 0.01 µmol/L Na₂MoO₄。LED 植物生长灯补充光照 14 h/d,保持室 温 (25±3)℃,在植物生长室内培养 90 天后收获。

辣椒按根部、地上部、果实样品进行收获。采 集部分新鲜根系用于菌根侵染率测定,其他组织经 烘干、研磨过筛后用于干重、Cd含量的测定。收集 根系抖落下的土壤样品,一部分经除杂风干后,研 磨过筛 (0.84 或 0.15 mm) 用于土壤基本理化性质、 镉含量的测定;一部分用于根系分泌物的测定。

1.3 测定指标及方法

辣椒生长指标:辣椒株高、茎粗于收获前用刻 度尺、游标卡尺测定。植株地上部和根系样品洗净 后用滤纸吸干表面水分,放入烘箱中,先在105℃ 杀青30min,然后70℃烘干至样品恒重,计算干重。

菌根侵染率:新鲜根系用去离子水洗净,剪成 1 cm 左右的根段,混匀后随机取约 1 g,根系用 20% KOH 碱液透明处理并酸化后,放到 90℃ 的曲利苯 蓝 (0.05%)溶液中染色 10 min,乳酚溶液脱色,镜 检。按照方格交叉法测定 AMF 侵染率^[21]。

土壤相关指标的测定参照《土壤农化分析方 法》^[22]。pH值采用玻璃电极法(水土比2.5:1)测定; 全氮采用H₂SO₄-H₂O₂消解, 凯氏定氮仪(FOSS KT8000) 测定;全磷采用HClO₄-H₂SO₄法消解, HF 酶标仪 (Thermo Fisher Multiskan GO1510)测定;全钾采用 HF-HClO₄ 消解,火焰光度计测定;碱解氮采用碱 解扩散法进行测定;有效磷用 NaHCO₃ 浸提一钼 锑抗比色法测定;有机质采用 $K_2Cr_2O_7$ -H₂SO₄ 加热法 测定。

土壤总 Cd 含量测定:称取 0.1 g 过筛后的土 壤,置于密闭的聚四氟乙烯消煮管中,加入 5 mL HNO₃、1 mL HClO₄ 和 1 mL HF,静置过夜之后置于 微波消解炉 180℃ 消煮 10 h,并用电感耦合等离子 体质谱仪 (ICP-MS, Thermo Fisher Scientific X2)测定 土壤中的总 Cd 含量。

植株 Cd 含量测定:烘干的植物样品用磨样机 磨碎,称取 0.1 g 磨碎植物样品置于聚四氟乙烯消煮 管中,将样品在 HNO₃:H₂O₂=5:1(体积比, v/v)中 消化直至完全澄清。用电感耦合等离子体质谱仪 (ICP-MS, Thermo Fisher Scientific X2)测定 Cd 含 量。土壤样品采用标准物质 GBW07405 (GSS5)进 行质量控制,植物样品采用标准物质 GBW10010 (GSB-1)进行质量控制,试验中所有涉及到的试剂药 品纯度均为优级纯。

植株 Cd 转运系数计算公式如下:

Cd 转运系数 1 (translocation factors, TF1)=地上 部 Cd 含量/根部 Cd 含量

Cd 转运系数 2 (translocation factors, TF2)=果实 Cd 含量/地上部 Cd 含量

Cd 富集系数 (bioaccumulation factors, BF)=辣椒 果实 Cd 含量/土壤总 Cd 含量。

根系分泌物的收集与鉴定[23-24]:将辣椒整株取

出,采用"抖根法"收集根际土壤。称取 25.0 g 土壤 转移至 100 mL 的塑料瓶中,加入甲醇 (色谱纯) 50 mL 震荡浸提 24 h,后用超声波震荡 30 min,滤纸过滤 收集浸提液,浸提液用真空抽滤装置抽滤过 0.22 µm 的膜。于旋转蒸发仪减压浓缩至干,后用 2 mL 甲醇 (色谱纯)溶解,过 0.45 µm 的有机滤膜并转移至棕色 进样瓶中,保存于-4℃ 的冰箱中待测。

取 1 µL 待测液用气相色谱-质谱联用仪 (GC-MS) 分析。仪器型号为 Agilent-7890B/5975C,色谱柱为 AgilentDB-35ms (0.25 mm×0.25 µm×30 m)。GC 条 件:以 10℃/min 升温至 230℃,再以 5℃/min 升温 至 260℃,保持 2 min,再以 10℃/min 升温至 280℃ 保持 20 min,运行时间 48 min。载气为氦气,进样 方式为分流进样,分流比为 5:1。MS 分析条件: EI 离子源,温度为 230℃,电离电压 70 eV,溶剂延 迟时间为 3.0 min。通过计算机检索系统分析质谱 图,利用峰面积归一化法计算根系分泌物物质成分 的相对含量。

1.4 数据处理分析

采用 Amos 24.0 软件构建结构方程模型 (structural equation model, SEM)。采用极大似然法 (maximum-likelihood) 对所有数据在模型中进行拟合。模型的 拟合程度通过卡方自由度比 (χ^2 /DF<3.0), 拟合优度 指数 (goodness-of-fit index: GFI>0.9) 和近似误差 均方根 (rooted mean square error of approximation: RMSEA<0.08) 进行评估。数据的整理分析使用 Excel 2010 和 SPSS 19.0 进行, 绘图利用软件 Origin 9.1。

2 结果与分析

2.1 接种 AMF 对不同 Cd 积累型辣椒生长的影响

Cd 胁迫抑制了辣椒的生长,随着施 Cd 浓度的 增加,株高、地上部和根部生物量显著降低(图 1)。 AMF 处理与 Cd 处理对辣椒生长有一定的交互作





注: 101- '辣研 101'; 201- '辣研 201'; AMF--接菌水平; Cd---Cd 水平。柱上不同小写字母表示相同 Cd 条件下不同接菌处理间差异显著 (P<0.05); 横线上*、**、***分别表示同一品种不同 Cd 处理间在 0.05、0.01、0.001 水平差异显著。**--P<0.01; ****--P<0.001; NS---不显著)。柱上黑点表示 4 次重复。

Note: 101- 'Layan 101'; 201- 'Layan 201'; AMF—Inoculation; Cd—Cd levels. Different lowercase letters on the bars indicate significant difference between +AMF and – AMF treatments under the same Cd level (P<0.05); *, **, *** above the horizontal lines indicates significant difference among Cd levels of the same cultivar at 0.05, 0.01, 0.001 levels. **—P<0.01; ***—P<0.001; NS—Not significant. The black dot on the bars indicates four repetitions.

用,特别是高 Cd 背景下 (Cd10),与-AMF 处理相 比,+AMF 处理显著增加了地上部生物量,其中辣 研 101 增加了 31.72%,辣研 201 增加了 20.09%。然 而,不同品种辣椒根部干重对接菌的响应是不同 的。Cd10 条件下,辣研 201 在+AMF 处理下共生根 部干重是-AMF 处理的 1.87 倍;而+AMF 处理与 -AMF 处理辣研 101 根部干重则无显著差异。

不同 Cd 浓度条件下,+AMF 处理组各品种辣椒 根系菌根侵染率均高于 60%,且 Cd 高积累品种辣 研 101 的菌根侵染率均高于 Cd 低积累品种辣研 201 (图 2),但差异不显著。其中,Cd5 处理下辣研 101 和辣研 201 根系菌根侵染率达到最大,分别为 78.9%、 76.3%,与 Cd5 处理相比,当 Cd 处理浓度升高为 Cd10 mg/kg 时,两种辣椒根系侵染率分别显著降低 了 15.84%、20.41% (P<0.05)。

2.2 接种 AMF 对不同 Cd 积累型 Cd 吸收转运的 影响

随着 Cd 浓度的增加,辣椒不同器官中 Cd 含量 均有所增加(图 3)。接种 AMF 对根部 Cd 含量有显 著影响。与-AMF 处理相比,+AMF 处理辣研 101 根部 Cd 含量在 Cd0、Cd5、Cd10 处理下分别降低了 18.12%、27.43%、30.75%,而辣研 201 在 Cd0、 Cd5 处理下分别降低了 32.52%、23.07%,但在 Cd10 下增加了 41.93%。在 Cd0 处理下,+AMF 处理 对两个品种地上部 Cd 含量影响不显著;在 Cd5 处理 下,+AMF 处理分别降低了辣研 101、辣研 201 地上 部 Cd 含量 18.76%、13.53%;在 Cd10 处理下,+AMF





注: 101- '辣研 101'; 201- '辣研 201'。柱上不同小写字母表 示同一品种不同 Cd 处理间差异显著 (P<0.05)。

Note: 101— 'Layan 101'; 201— 'Layan 201'. Different lowercase letters above the bars indicate significant difference among different Cd treatments of the same cultivar (P<0.05).



图 3 不同处理下辣椒各器官 Cd 含量 Fig. 3 Cd content in pepper organs under different treatments

注: 101- '辣研 101'; 201- '辣研 201'; AMF--接菌水平; Cd---Cd水平。图中不同小写字母表示相同 Cd处理下不同接菌处 理间差异显著 (P<0.05)。*--P<0.05; **--P<0.01; ***--P< 0.001; NS---不显著。

Note: 101— 'Layan 101'; 201— 'Layan 201'; AMF—Inoculation; Cd—Cd levels. Different lowercase letters indicate significant difference between +AMF and – AMF treatments under the same Cd level (P<0.05). *—P<0.05; **—P<0.01; ***—P<0.001; NS—Not significant.

处理辣研 101 地上部 Cd 含量增加了 12.23%, 辣研 201 降低了 21.71%。Cd0 处理下+AMF 处理对两个 品种辣椒果实 Cd 含量无显著影响, Cd5、Cd10 处理 下显著降低了辣研 101 果实 Cd 的含量, Cd10 处理 下显著降低了辣研 201 果实中的 Cd 含量。



图 4 不同处理下辣椒体内 Cd 转运、富集系数 Fig. 4 Cd transport and enrichment coefficients under different treatments

注: 101- '辣研 101'; 201- '辣研 201'; AMF--接种水平; Cd--镉水平。图中不同小写字母表示同-- Cd 条件下不同接菌处理间 差异显著 (P<0.05); *--P<0.05; **--P<0.01; ***--P<0.001; NS---不显著。

Note: 101— 'Layan 101'; 201— 'Layan 201'; AMF—Inoculation; Cd—Cd levels. Different lowercase letters indicate significant difference between +AMF and – AMF treatments under the same Cd level (P<0.05). *—P<0.05; **—P<0.01; ***—P<0.001; NS—Not significant.

Cd 在土壤-辣椒系统迁移、富集特性可通过转运系数和富集系数进行表征。Cd 转运系数1 (TF1) 表示 Cd 从辣椒根部向地上部的迁移能力, Cd 转运 系数 2 (TF2)表示 Cd 从辣椒地上部向果实的迁移能 力。由图 4 可知,不同品种辣椒体内 Cd 运转对 AMF 的响应不同。在 Cd10 处理时,与-AMF 处理 相比,+AMF 处理辣研 101 Cd 由根部向地上部的转 运系数 (TF1)显著增加了 48.96%,而辣研 201 的 TF1 显著降低了 24.04%。无论施 Cd 浓度如何, +AMF 处理均可降低两种辣椒的 TF2。富集系数可体 现辣椒果实对土壤 Cd 的富集能力。随 Cd 浓度的增 加,两种辣椒果实 Cd 富集系数呈 "^"型变化趋势。 与未接菌相比,+AMF 处理均可降低辣椒 Cd 的富集 系数。

2.3 不同处理对根际土壤 Cd 含量及理化性状的 影响

不同浓度 Cd 处理下,+AMF 处理对辣研 101 土壤全钾、有效磷、碱解氮、速效钾含量以及辣 研 201 土壤全氮、全钾、碱解氮含量影响不显著 (表 1)。

在 Cd0 条件下, +AMF 处理提高了两个品种辣 椒根际土壤 pH 值, 但在 Cd10 条件下, +AMF 处理 降低了土壤 pH。随 Cd 胁迫浓度增加, 各处理土壤 Cd 含量均呈增加趋势 (图 5)。与-AMF 处理相比, +AMF 处理后辣研 201 土壤 Cd 含量变化不显著; 在 Cd5 处理时, +AMF 处理使辣研 101 土壤 Cd 含量显 著降低 24.7% (P<0.05)。

2.4 不同处理对不同 Cd 积累型辣椒根系分泌物 的影响

将不同处理下辣椒根系分泌物浸提液进行 GC-MS 分析得到总离子色谱图,根据未知物色谱图, 在 MS 谱库 (NIST08.L) 中筛选匹配度 85% 及以上的 目标化合物 (表 2)。结果表明, 辣研 101、辣研 201 根系分泌物中共有效命名了11种化合物,分属于 烃、醛、酚、酰胺、酯、胍类化合物。不同 Cd 浓度 条件下,两个辣椒品种根系分泌物化学成分中均以 酰胺类物质的相对含量最高,+AMF处理其相对含 量有所上升。Cd5条件下, 辣研 101 根系分泌物酯 类物质中的 2-(1-氧代丙基)-苯甲酸甲酯在+AMF 处理 表现出上升趋势,而辣研 201 则呈现下降趋势。此 外,在Cd5、Cd10条件下,辣研101根系分泌物中 2,4-二叔丁基苯酚的相对含量在+AMF处理下有所增 加, 而辣研 201 则呈现下降趋势。说明接种 AMF 能 改变辣椒根系分泌物化学组成及相对含量,不同品 种间有所差异。

2.5 Cd 胁迫下辣椒果实 Cd 积累的作用路径

采用结构方程模型 (structural equation model, SEM) 分析 Cd 胁迫下接菌处理、不同品种、土壤

Table 1 Soil nutrient contents under different conditions												
品种 Cultivar	Cd处理 Cd treatment	接菌处理 AMF treatment	рН	全氮 Total N (g/kg)	全磷 Total P (g/kg)	全钾 Total K (g/kg)	碱解氮 Available N (mg/kg)	有效磷 Available P (mg/kg)	速效钾 Available K (mg/kg)	有机质 Organic matter (g/kg)		
辣研 101 Layan 101 辣研 201 Layan 201	Cd0	-AMF	7.19±0.03 b	2.48±0.01 b	1.14±0.03 a	31.2±0.25 a	170±6 a	42.1±2.2 a	389±23 a	39.75±2.65 a		
		+AMF	7.33±0.03 a	2.52±0.02 a	1.11±0.01 b	30.4±0.10 a	165±5 a	39.3±3.4 a	418±22 a	41.67±1.14 a		
	Cd5	-AMF	7.24±0.03 a	2.50±0.02 a	1.11±0.01 b	31.4±0.49 a	171±5 a	40.8±2.6 a	471±17 a	40.71±0.79 a		
		+AMF	7.24±0.05 a	2.48±0.03 a	1.17±0.02 a	30.8±0.68 a	173±8 a	38.5±2.6 a	472±24 a	38.58±0.72 a		
	Cd10	-AMF	7.25±0.02 a	2.47±0.02 a	1.20±0.01 a	32.1±0.53 a	178±3 a	41.7±1.5 a	483±30 a	43.50±1.88 a		
		+AMF	7.16±0.02 b	2.48±0.03 a	1.16±0.01 b	32.3±0.34 a	177±9 a	40.2±1.6 a	509±44 a	40.11±0.97 b		
	Cd0	-AMF	7.07±0.04 b	2.50±0.03 a	1.13±0.01 a	31.3±0.28 a	163±4 a	40.9±0.6 a	385±22 a	38.99±0.86 b		
		+AMF	7.24±0.03 a	2.49±0.01 a	1.14±0.01 a	30.8±0.47 a	167±8 a	43.8±1.7 a	415±20 a	40.41±1.29 a		
	Cd5	-AMF	7.24±0.03 a	2.49±0.02 a	1.15±0.01 a	31.0±1.05 a	171±9 a	44.1±1.5 a	411±12 a	37.54±0.59 a		
		+AMF	7.25±0.06 a	2.50±0.01 a	1.07±0.03 a	31.1±0.17 a	174±6 a	40.9±1.6 b	419±21 a	39.29±2.61 a		
	Cd10	-AMF	7.22±0.02 a	2.47±0.02 a	1.19±0.01 a	32.2±0.86 a	168±6 a	40.0±0.7 a	556±18 a	43.42±2.08 b		
		+AMF	7.14±0.03 b	2.48±0.01 a	1.11±0.03 b	31.9±1.16 a	172±6 a	38.3±2.9 a	475±9 b	52.70±9.79 a		

表 1 不同条件下土壤养分含量 Table 1 Soil nutrient contents under different conditions

注:数据后不同小写字母表示相同辣椒品种同一镉水平下接菌与不接菌处理间差异显著(P<0.05)。

Note: Different lowercase letters after data indicate significant difference between +AMF and – AMF treatments of the same pepper cultivar under the same Cd level (P<0.05).



图 5 不同处理下土壤镉含量

Fig. 5 Soil Cd contents under different treatments

注: 柱上不同小写字母表示同一镉水平下接菌与不接菌处理间差 异显著 (P<0.05)。

Note: Different lowercase letters above the bars indicate significant difference between +AMF and – AMF treatments under the same Cd level (P<0.05).

Cd 含量、根部 Cd 含量、地上部 Cd 含量对辣椒果 实 Cd 含量的影响机制。结果 (图 6)表明,所有预测 变量分别解释了 86.4%、86.0% 的果实 Cd 积累特 征。接菌处理、根部 Cd 含量对辣椒果实 Cd 含量表 现出显著的负向调节作用 (P<0.01);根部 Cd 含量的 提高,可显著增加地上部 Cd 含量,使得更多的 Cd 储存在茎、叶中,减少 Cd 向果实的转运。

3 讨论

3.1 Cd 胁迫下 AMF 对不同 Cd 积累型辣椒菌根 侵染率和生长的影响

农田生态系统中的大多数农作物是 AMF 的优良 宿主植物, AMF 与这些宿主植物建立共生关系后, 可显著促进农作物生长,改善农田生态系统健康和 生产力^[25-26]。特别是重金属污染农田土壤, AMF 已 被证明可增强宿主的重金属胁迫耐受性^[9]。然而, 高浓度的重金属会抑制 AMF 的定殖^[23-24]。本研究也 发现,在 Cd5 条件下, AMF 的根定殖能力最强,而 在 Cd10 条件下, AMF 的根定殖能力最强,而 在 Cd10 条件下, AMF 的根定殖能力受到显著抑制 (图 2)。值得注意的是,两辣椒品种在不同浓度 Cd 胁迫下侵染率均大于 60%。因此,可以认为 Fm 具 有很强的 Cd 耐受性,可作为改良 Cd 污染土壤的候 选菌种。

接种 AMF 可促进 Cd 胁迫下作物的生长^[11,27]。本研究中, Cd 胁迫抑制了辣椒生长,随着施 Cd 浓度的增加,株高、地上部和根部生物量显著降低(图1)。与-AMF 处理相比,+AMF 处理在 Cd10条件下显著增加了地上部生物量,辣研 101 增加了 31.7 2%,辣研 201 增加了 20.09%;这是因为,AMF 可有效促进宿主植物对矿物质营养的吸收(尤

	化合物名称 Compound name	分子式 Molecular formula C ₁₀ H ₂₀ Cl ₂	辣研 101 Layan 101						辣研 201 Layan 201					
类别 Turna			Cd0		Cd5		Cd10		Cd0		Cd5		Cd10	
Type			-AMF	+AMF	-AMF	+AMF	-AMF	+AMF	-AMF	+AMF	-AMF	+AMF	-AMF	+AMF
烃类 Hydrocarbon	1,10-二氯癸烷 s 1,10-Dichlorodecane		2.28	1.54	2.54	_	-	1.51	1.29	1.70	1.85	1.67	4.00	-
	1-氯-癸烷 Decane, 1-chloro	$C_{10}H_{21}Cl$	-	-	-	_	-	-	2.78	1.30	1.96	1.96	-	-
	1-氯-壬烷 Nonane, 1-chloro	$C_9H_{19}Cl$	-	-	1.70	-	-	-	-	-	2.65	3.53	4.70	-
醛类 Aldehyde	2,4-二甲基-苯甲醛 Benzaldehyde, 2,4-dimethyl	$C_9H_{10}O$	1.31	2.06	1.73	2.67	1.27	1.94	1.13	1.13	1.83	1.72	2.18	1.35
酚类 Phenols	2,4-二叔丁基苯酚 2,4-Di-tert-butylphenol	$C_{14}H_{22}O$	8.14	14.15	3.38	9.30	7.05	12.2	17.42	18.6	12.5	11.2	13.11	7.38
	2,5-二(1,1-二甲基乙基)-苯酚 Phenol, 2,5-bis (1,1- dimethylethyl)	$C_{14}H_{22}O$	-	-	-	-	3.12	2.58	_	-	_	-	-	-
酰胺 Amides	乙酰胺 Acetamide	C ₂ H ₅ NO	40.73	49.18	33.14	35.15	49.2	50.18	59.82	60.37	45.32	53.55	41.17	46.15
	棕榈酸甲酯 Hexadecanoic acid, methyl ester	$C_{17}H_{34}O_2$	-	-	-	-	_	-	_	-	13.72	12.71	_	6.58
酯类 Esters	邻苯二甲酸二甲酯 Dimethyl phthalate	$C_{10}H_{10}O_4$	7.15	4.60	11.83	10.82	6.05	3.05	6.30	5.41	7.33	7.35	-	8.72
	2-(1-氧代丙基)-苯甲酸甲酯 Benzoic acid, 2-(1-oxopropyl)-, methyl ester	$C_{11}H_{12}O_3$	10.16	11.75	12.26	13.48	9.52	9.29	11.26	11.49	12.84	6.31	6.75	8.15
胍类 Guanidines	碳酸胍 Guanidine carbonate	C ₃ H ₁₂ N ₆ O ₃	30.23	16.72	33.42	28.58	23.79	19.25	-	-	-	-	28.09	21.67

表 2 不同处理下辣椒根系分泌物组分及相对含量 (%) Table 2 Components and their contents in root exudate of peppers under different treatments

注:"-"表示没有鉴定出该物质。

Note: "-" Indicates that the substance has not been identified.

其是磷)^[28],促进作物生长进而增强对 Cd 的耐受。然 而,在 Cd10 条件下,不同品种辣椒根部生物量对接 菌的响应不同:辣研 201-AMF 处理根部干重是未接 种处理的 1.87 倍;辣研 101 的根部干重在不同接菌 间无显著差异。这说明,Cd 胁迫下,AMF 的促生效 果与宿主品种密切相关。一方面,虽然 AMF 和宿主 植物不存在绝对的专一性,但由于土壤环境的限 制,不同宿主对某些 AMF 表现偏好,表现为定殖强 度的差异^[29];另一方面,AMF 的促生效应与宿主植 物的基因型以及土壤条件密切相关^[30]。因此,AMF 接种应考虑到不同作物品种对菌根依赖度的差异。 现代育种工作中,更应注意培育与 AMF 存在有益共 生关系的新品种。

3.2 Cd 胁迫下 AMF 对不同 Cd 积累型辣椒 Cd 吸收转运的影响

大多数植物通过根对 Cd 的保留限制 Cd 向地上

部分运输,因此Cd浓度在植物根中很高^[31]。尤其是 接种 AMF 后, 根系中 Cd 浓度显著升高^[32]。本研究 中,不同Cd处理下,两个辣椒品种根系Cd积累 量高于其他器官,说明 Cd 主要积累在辣椒根系。 AMF 与不同品种辣椒共生应对 Cd 胁迫表现出了不 同的策略。在Cd10条件下,与未接菌处理相比, AMF 使辣研 101 根部 Cd 含量降低了 30.75% (P< 0.05), 辣研 201 根部 Cd 含量增加了 41.93% (P< 0.05); AMF 使得辣研 101 地上部 Cd 含量升高了 12.23%, 辣研 201 降低了 21.71%。同时, 在 Cd10 处理下, 与-AMF 处理相比, +AMF 处理使辣研 101 Cd 转运系数 1 (TF1) 显著增加了 48.96%, 同等条件 下, AMF 使辣研 201 Cd 转运系数 1 (TF1) 显著降低 了 24.04%; AMF 使两种辣椒 Cd 转运系数 2 (TF2)、 富集指数降低。这与前人的研究相似,即不同品种 在重金属污染土壤中生长时对 AMF 的响应具有差



图 6 基于结构方程模型的辣椒果实 Cd 积累机制 Fig. 6 Mechanism of Cd accumulation in pepper fruits based on structural equation modeling

注:单向箭头表示假设的因果关系方向。红色和蓝色分别代表正相关和负相关。实线表示显著相关,虚线表示无显著相关性。箭头旁的数字表示标准化的路径系数。*—P<0.05,**—P<0.01,***—P<0.001。GFI—拟合优度指数;CFI—比较拟合指数;RMSEA—近似误差均方根。

Note: A one-way arrow indicates the direction of the assumed causal relationship. Red and blue represent positive and negative correlations, respectively. The solid line indicates significant correlation, while the dashed line indicates no significant correlation. The number next to the arrow represents the standardized path coefficient. P<0.05, P<0.01, P<0.01, P<0.01. GFI—Goodness-of-fit index; CFI—Comparative fit index; RMSEA—Root mean square error of approximation.

异^[33-34]。不同品种辣椒具有独特的 Cd 解毒机制, Cd 低积累品种的根、茎和叶细胞具有较强的 Cd 区 室化能力,限制了 Cd 向果实的迁移;Cd 高积累品 种果实具有较强的 Cd 趋避能力。这可能是 HMA、 NRAMP、FTP、PCS 基因的主要表达位点、表达水 平差异造成的^[20]。综上,本研究条件下,AMF 在不 同 Cd 解毒策略中均发挥作用,其作用机制需进一步 探究。

3.3 Cd 胁迫下 AMF 对土壤养分和根系分泌物的 影响

影响植物根系 Cd 吸收有诸多外部因素,其中 pH 和有机质影响较大,前者通过调节酸碱环境影响 Cd 离子的迁移性^[35],后者因其丰富的活性基团与 Cd 离子络合影响 Cd 活性^[36]。与-AMF 处理相比, +AMF 处理使得土壤在中、低 Cd 浓度 (Cd0、Cd5) 下表现出较高 pH 值,而在高 Cd 浓度 (Cd10) 下则没 有。这与前人的研究结果^[37]相似。有机质对 AMF 的 生长发育有一定影响,在一定范围内有机质的增加 可促进 AMF 生长^[38]。本研究中不同品种辣椒在 Cd

胁迫下土壤有机质含量变化并不明显,不同品种间 存在差异。Cd 低积累品种辣研 201 在各 Cd 条件下 有机质含量增加, 而 Cd 高积累品种辣研 101 在 Cd0条件下增加, Cd5、Cd10条件下降低。这可能 是不同品种在 Cd 胁迫下根系分泌物之间的差异造成 的[39]。本研究发现,辣研101根系分泌物酯类物质 中的 2-(1-氧代丙基)-苯甲酸甲酯在接种 Fm 后表现出 上升趋势, 而辣研 201 则呈现下降趋势; 在 Cd5、 Cd10条件下, 辣研 101 根系分泌物中 2,4-二叔丁基 苯酚的相对含量在接种 Fm 后有所增加, 而辣研 201 则呈现下降趋势。这说明接种 AMF 能改变辣椒根系 分泌物化学组成及相对含量,不同品种间有所差 异。AMF 接种可引起寄主植物根系分泌物的变化 (组成和含量)已有报道^[40],且最近的研究发现,Cd 胁迫下, AMF 通过增加根际黄酮类物质调控根际 微生物重组,进而减少 Cd 的迁移^[25]。然而,Cd 胁迫下, AMF 造成不同品种根系分泌物变化的原 因及根系分泌物与土壤 Cd 形态之间的关系需进一步 探索。

4 结论

AMF 通过增加低 Cd 积累型辣椒 (辣研 201) 根 部对 Cd 的吸收,减少 Cd 向地上部的转运,进而降 低可食部位 Cd 含量: AMF 通过增加高 Cd 积累型辣 椒 (辣研 101) 地上部 Cd 含量,减少 Cd 向果实的转 运,进而降低可食部位 Cd 含量。

参考文献:

- [1] Qiao K, Tian Y B, Hu Z L, Chai T Y. Wheat cell number regulator CNR10 enhances the tolerance, translocation, and accumulation of heavy metals in plants[J]. Environmental Science & Technology, 2019, 53(2): 860-867.
- [2] Wang J C, Chen X F, Chu S H, et al. Comparative cytology combined with transcriptomic and metabolomic analyses of Solanum nigrum L. in response to Cd toxicity[J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 423: 127168.
- [3] Haider F U, Liqun C, Coulter J A, et al. Cadmium toxicity in plants: Impacts and remediation strategies[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2021, 211: 111887.
- [4] Han Y, Zveushe O K, Dong F Q, et al. Unraveling the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on cadmium uptake and detoxification mechanisms in perennial ryegrass (Lolium perenne)[J]. Science of the Total Environment, 2021, 798: 149222.
- [5] Huang H L, Li M, Rizwan M, et al. Synergistic effect of silicon and selenium on the alleviation of cadmium toxicity in rice plants[J]. Journal of Hazardous Materials, 2021, 401: 123393.
- [6] Riaz M, Kamran M, Fang Y, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi-induced mitigation of heavy metal phytotoxicity in metal contaminated soils: A critical review[J]. Journal of Hazardous Materials, 2021, 402: 123919.
- [7] Khan A, Khan S, Alam M, et al. Toxic metal interactions affect the bioaccumulation and dietary intake of macro- and micro-nutrients[J]. Chemosphere, 2016, 146: 121-128.
- [8] Wang P, Chen H P, Kopittke P M, Zhao F J. Cadmium contamination in agricultural soils of China and the impact on food safety[J]. Environmental Pollution, 2019, 249: 1038-1048.
- [9] Kivlin S N, Hawkes C V, Treseder K K. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(11): 2294-2303.
- [10] Branco S, Schauster A, Liao H L, Ruytinx J. Mechanisms of stress tolerance and their effects on the ecology and evolution of mycorrhizal fungi[J]. New Phytologist, 2022, 235(6): 2158-2175.
- [11] Liu D, Zheng K Y, Wang Y, et al. Harnessing an arbuscular mycorrhizal fungus to improve the adaptability of a facultative metallophytic poplar (Populus yunnanensis) to cadmium stress: Physiological and molecular responses[J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 424: 127430.
- [12] Liang J, Wang Z, Ren Y, et al. The alleviation mechanisms of cadmium toxicity in Broussonetia papyrifera by arbuscular mycorrhizal symbiosis varied with different levels of cadmium stress[J]. Journal of Hazardous Materials, 2023, 459: 132076.

- [13] Sun S M, Fan X X, Feng Y H, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi influence the uptake of cadmium in industrial hemp (Cannabis sativa L.)[J]. Chemosphere, 2023, 330: 138728.
- [14] 邹学校,朱凡. 辣椒的起源、进化与栽培历史[J]. 园艺学报, 2022, 49(6): 1371-1381. Zou X X, Zhu F, Origin, evolution and cultivation history of the pepper[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2022, 49 (6): 1371-1381.
- [15] Xu D Y, Zhao Y, Zhou H D, et al. Effects of biochar amendment on relieving cadmium stress and reducing cadmium accumulation in pepper[J]. Environmental Science & Pollution Research International, 2016, 23(12): 12323-12331.
- [16] 彭秋,李桃,徐卫红,等.不同品种辣椒镉亚细胞分布和化学形态特 征差异[J]. 环境科学, 2019, 40(7): 3347-3354. Peng Q, Li T, Xu W H, et al. Differences in the cadmium-enrichment capacity and subcellular distribution and chemical form of cadmium in different varieties of pepper[J]. Environmental Science, 2019, 40(7): 3347-3354.
- [17] 黄志亮. 镉低积累蔬菜品种筛选及其镉积累与生理生化特性研究 [D]. 湖北武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 2013. Huang Z L. Screening of low Cd-accumulation vegetable cultivars and research on its properties of Cd-accumulation and physiology[D]. Wuhan, Hubei: MS Thesis of Huazhong Agricultural University, 2013
- [18] 毛明明, 刘鸿雁, 邢丹, 等. 丛枝菌根真菌对不同辣椒品种幼苗吸收 累积镉的影响[J]. 北方园艺, 2021, (22): 1-7. Mao M M, Liu H Y, Xing D, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the absorption and accumulation of cadmium in different capsicum varieties seedlings[J]. Northern Horticulture, 2021, (22): 1 - 7
- [19] 林艳,何跃军,何敏红,等.喀斯特植被演替过程土壤丛枝菌根真菌 (AMF)多样性[J]. 生态学报, 2019, 39(11): 4127-4137. Lin Y, He Y J, He M H, et al. Species diversity of soil arbuscular mycorrhizal fungi in karst vegetation succession process[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): 4127-4137.
- [20] Hu X T, Li T, Xu W J, Chai Y R. Distribution of cadmium in subcellular fraction and expression difference of its transport genes among three cultivars of pepper[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2021, 216: 112182.
- [21] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1970, 55(1): 158-161.
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析(3版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. Bao S D. Soil agrochemical analysis (3rd edition)[M]. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2000.
- [23] Cao Y, Du P H, Zhang J H, et al. Dopamine alleviates cadmium stress in apple trees by recruiting beneficial microorganisms to enhance the physiological resilience revealed by high-throughput sequencing and soil metabolomics[J]. Horticulture Research, 2023, 10(7): uhad112.
- [24] Xue X M, Chen R, Xu C, et al. Apple-marigold intercropping improves soil properties by changing soil metabolomics and bacterial community structures[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14:

1195985.

- [25] Wang H R, Du X R, Zhang Z Y, *et al*. Rhizosphere interface microbiome reassembly by arbuscular mycorrhizal fungi weakens cadmium migration dynamics[J]. iMeta, 2023, 2(4): e133.
- [26] Lutz S, Bodenhausen N, Hess J, et al. Soil microbiome indicators can predict crop growth response to large-scale inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Nature Microbiology, 2023, 8(12): 2277–2289.
- [27] Lu R R, Hu Z H, Zhang Q L, et al. The effect of Funneliformis mosseae on the plant growth, Cd translocation and accumulation in the new Cd-hyperaccumulator Sphagneticola calendulacea[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 203: 110988.
- [28] Wipf D, Krajinski F, Van Tuinen D, et al. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: From arbuscules to common mycorrhizal networks[J]. New Phytologist, 2019, 223(3): 1127–1142.
- [29] Sanders I R. Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis[J]. Trends in Plant Science, 2003, 8(4): 143-145.
- [30] Berger F, Gutjahr C. Factors affecting plant responsiveness to arbuscular mycorrhiza[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2021, 59: 101994.
- [31] Wang J G, Zhao J C, Feng S, *et al.* Comparison of cadmium uptake and transcriptional responses in roots reveal key transcripts from high and low-cadmium tolerance ryegrass cultivars[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 203: 110961.
- [32] Sterckeman T. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce cadmium accumulation in plants: Evidence and uncertainty[J]. Plant and Soil, 2021, 468(1): 37–43.
- [33] Mateus I D, Masclaux F G, Aletti C, et al. Dual RNA-seq reveals large-scale non-conserved genotype genotype-specific genetic reprograming and molecular crosstalk in the mycorrhizal symbiosis

[J]. The ISME Journal, 2019, 13(5): 1226–1238.

- [34] Yin Z P, Zhang Y, Hu N, *et al.* Differential responses of 23 maize cultivar seedlings to an arbuscular mycorrhizal fungus when grown in a metal-polluted soil[J]. Science of the Total Environment, 2021, 789: 148015.
- [35] Shi W G, Zhang Y H, Chen S L, et al. Physiological and molecular mechanisms of heavy metal accumulation in nonmycorrhizal versus mycorrhizal plants[J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(4): 1087–1103.
- [36] Xiao Z N, Duan C Q, Li S Y, *et al*. The microbial mechanisms by which long-term heavy metal contamination affects soil organic carbon levels[J]. Chemosphere, 2023, 340: 139770.
- [37] Jiang Y Y, Huang R H, Jiang L, et al. Alleviation of cadmium toxicity to medicago truncatula by AMF involves the changes of Cd speciation in rhizosphere soil and subcellular distribution[J]. Phyton, 2021, 90(2): 403–415.
- [38] Agnihotri R, Sharma M P, Prakash A, et al. Glycoproteins of arbuscular mycorrhiza for soil carbon sequestration: Review of mechanisms and controls[J]. Science of the Total Environment, 2022, 806: 150571.
- [39] Affholder M C, Moazzami A A, Weih M, et al. Cadmium reduction in spring wheat: Root exudate composition affects Cd partitioning between roots and shoots[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2023, 23(3): 3537–3547.
- [40] 孙晨瑜, 曾燕红, 马俊卿, 等. 丛枝菌根真菌对黄花蒿生长和根系分泌物化学组成的影响[J]. 热带作物学报, 2020, 41(9): 1831–1837. Sun C Y, Zeng Y H, Ma J Q, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on *Artemisia annua* L. growth and chemical composition of root exudates[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2020, 41(9): 1831–1837.