

接种丛枝菌根真菌 (*Glomus mosseae*) 对旱稻吸收砷及土壤砷形态变化的影响

刘云霞, 周益奇, 董妍, 孙国新*

中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085

摘要: 采用接种和不接种菌根真菌 (*Glomus mosseae*) 两种模式, 研究了菌根真菌对旱稻中砷积累的影响。结果表明接种菌根真菌能够明显提高旱稻地上部磷的含量 (对照 $0.84 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 接种 $2.23 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 和地下部 (对照 $0.76 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 接种 $1.04 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 对磷的吸收; 降低地上部 (对照 $2.40 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 接种 $0.69 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 和地下部 (对照 $8.90 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 接种 $4.87 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) 中砷的积累; 提高磷从地下部向地上部的转运能力, 从而有效抑制了砷从地下部到地上部的传输。进一步研究发现, 菌根真菌还可以降低土壤溶液中 As^{III} 和总砷含量, 即菌根真菌能够降低水稻可获得的砷含量, 从而减少砷对人体健康的威胁。

关键词: 水稻; 砷; 菌根真菌

文章编号: 1673-5897(2012)2-195-06 中图分类号: X171.5 文献标识码: A

Effect of Inoculation of Arbuscular Mycorrhizal Fungi (*Glomus mosseae*) on As Uptake of Upland Rice and Transformation of As Speciation in Soil

Liu Yunxia, Zhou Yiqi, Dong Yan, Sun Guoxin*

Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Received 30 November 2011 accepted 10 February 2012

Abstract: The accumulation of arsenic in rice was investigated by inoculation or non-inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus mosseae*). Inoculation of *G. mosseae* significantly increased the absorption of phosphate in rice shoot (control $0.84 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, inoculation $2.23 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) and root (control $0.76 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, inoculation $1.04 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$), while decreased the accumulation of arsenic in corresponding rice shoot (control $2.04 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, inoculation $0.69 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) and root (control $8.90 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, inoculation $4.87 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$). In the meantime, inoculation enhanced the migration of phosphate from root to shoot so that the migration of arsenic was effectively inhibited from root to shoot of rice. Further investigation showed that inoculation of *G. mosseae* decreased the concentrations of total arsenic and arsenite in soil solution, i. e. the amount of bioavailable arsenic in the soil decreased. Therefore, the inoculation of *G. mosseae* can reduce the health risk of arsenic from rice to the population.

Keywords: rice, arsenic, arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus mosseae*

环境中砷化物主要通过呼吸、饮水、食物和皮肤等途径进入人体。在人体所吸收的砷当中, 99% 来自食物和饮用水^[1]。水稻是人类生活中最重要的谷物, 世界上 50% 以上的人以水稻为主食。联合国

宣布 2004 年为“国际水稻年”。这是联合国第 1 次把单一作物——水稻命题为国际年。国际水稻年的主题为“稻米就是生命”, 突出了稻米对人类的重要地位。

收稿日期: 2011-11-30 录用日期: 2012-02-10

基金项目: 国家自然科学基金项目 (No. 40973058); 国家水体污染控制与治理科技重大专项 (2009ZX07212-001-05)

作者简介: 刘云霞 (1972-), 女, 研究方向: 重金属污染, E-mail: yxliu@rcees.ac.cn;

* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: gxsun@rcees.ac.cn

生命非必需元素砷(As)具有很强的生物毒性,它严重危害人类的健康,人在低水平的砷中暴露就可导致癌症等多种疾病的发生。美国毒物和疾病登记署(ATSDR)公布的最具危险性有毒物质中,砷排名第1位^[1-2]。稻类作为世界特别是亚洲地区的主要粮食作物,其食品安全问题受到人们的日益关注。大量研究表明在很多国家,大米是除饮用水之外的另一个主要含砷食物^[3-6],特别是对人毒性较大的无机砷。相对于其他谷物,如小麦和玉米等,水稻有更高的砷积累能力,大约是其他粮食作物的5~10倍。由于自然和人为等多种因素,目前国内很多稻类生产地土壤受到砷的污染,影响水稻的安全生产,对人类健康造成严重威胁^[7-8],因此如何改善砷污染土壤植物的生长或者降低水稻对砷的积累引起了人们的广泛关注^[9-11]。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhiza fungi, AMF)是直接联系土壤和植物的一类内生真菌,菌根共生体的存在降低了重金属污染对植物的不利影响^[12-14],AMF可以通过螯合作用和菌丝固持等作用抑制(非)重金属的移动性,从而抑制(非)重金属从植物根向地上部的转运^[15-18]。近年来的研究也显示,生长于砷污染土壤中的植物,其根部AMF可提高它们的抗砷能力^[19-21]。在AMF影响下,土壤中不同形态的砷如何在土壤-旱稻系统中运输等研究很少,因此在模拟实验条件下进行该项研究具有十分重要的意义。

1 材料与方法(Materials and methods)

1.1 供试材料

供试菌种:真菌菌种 *Glomus mosseae* 由北京市农林科学院植物营养与资源研究所提供。供试旱稻(*Oryza sativa*) LAPAR-9 种子产自巴西,购自中国农科院中农种业公司。

供试土壤:所用土壤采自浙江上虞,为自然砷污染土壤。其pH为4.50(土水比1:2.5(m:v)测定),属于酸性土壤;有效磷 $20\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (NaHCO_3 浸提半小时后用比色法测定);全As: $84\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$;Cr: $42\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$;Cu: $36\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$;Fe: $18\,000\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$;Mg: $4\,447\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$;Pb: $372\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$;Zn: $101\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (经浓 HNO_3 、浓HCl和浓 HClO_4 混合硝煮后用ICP-OES, Optima 2000DV, Perkin-Elmer Co., USA测定)。土壤使用前过2 mm筛,经 γ 射线灭菌(25 kGy, 10 MeV电子束)。将经过同样处理(过2 mm筛并灭菌)的河沙和土壤按1:1(质量比)比例混合使用作为培养基

质。下文中“土壤”均指该混合培养基质。

1.2 实验方法

实验所用盆栽系统均为 $\varnothing 14\text{ cm}\times 12\text{ cm}$ PVC花盆。设计 $\varnothing 14\text{ cm}\times 8\text{ cm}$ 根袋套住根系。这种根袋用孔径 $37\text{ }\mu\text{m}$ 的尼龙网做成,以限制根系在根袋中生长,而菌根真菌菌丝可以穿过尼龙网到根袋外吸收养分。

播种前向土壤中施入 NH_4NO_3 、 K_2SO_4 和微量元素做底肥,N、K施肥量均按Pearson等报道的方法添加^[22]。实验分为3个不同的接种处理和一个空白对照。*Glomus mosseae*接种处理:每盆按460 g土和40 g *Glomus mosseae*菌种剂量接种添加进根袋中;空白对照处理按每盆460 g土和40 g已灭菌接种剂添加进根袋中。对每个处理,另取500 g土,和已添加好菌剂的根袋一起放入花盆中,即每盆各含1 000 g培养基质。在根袋内和根袋外7 cm处各埋入1根土壤溶液采样器,以便于实验过程中采集土壤溶液。

1.3 实验过程

实验分为3个不同的接种处理和1个空白对照,总计4个处理,各处理均重复4次,总计16盆。取纯净旱稻种子用10% H_2O_2 溶液浸泡10 min消毒,再用去离子水漂洗数次,放在湿润的滤纸上,于室温 30°C 下催芽2 d,播种在洗净的珍珠盐中培养2周,取大小一致的14 d幼苗洗干净后移入水培箱($60\times 15\times 20\text{ cm}$),以国际水稻所推荐的水培液配方培养1周后,挑选大小一致的水稻苗移栽至盆栽系统中。每盆各移栽1棵幼苗于根袋中,按总干土重12%含水量浇水(土壤田间持水量33%左右)以维持水量。实验在温室中进行,白天 25°C 16 h,晚上 18°C 8 h。实验周期为6周,每周各抽取土壤溶液一次,所得土壤溶液样品避光保存于 -80°C 冰箱中待测。

旱稻地上部和根系分别收获。一部分鲜样用液氮速冻后放于 -80°C 冰箱中保存,剩余样品 70°C 烘干至恒重。

1.4 样品测定

称取0.2 g前述处理后的植物干样,加2 mL浓硝酸(优级纯),在微波消解仪中(Mars 5, CEM Corp.)进行微波辅助消解,冷却后用蒸馏水定容至20 mL,待测^[23-24]。采用电感耦合等离子体光谱(ICP-OES, Optima 2000 DV, Perkin-Elmer)测定植物消解液中磷的浓度,用原子荧光分光光度计(AFS-2202E, 北京海

光仪器公司)测定消解液中总砷浓度。

植物中不同砷形态浓度测定步骤如下:取出 -80°C 冰箱中保存的鲜样,在研钵中加液氮磨成粉末,放入冷冻干燥机中冷冻干燥,得植物干粉样。称取 0.2 g 植物干粉样加入 10 mL 1% 浓度硝酸浸泡过夜,微波硝煮(CEM Mars 5, CEM Corp., Matthews, NC),升温程序为 55°C ,保持 10 min ,升高至 75°C ,保持 10 min ,最后升高至 95°C 保持 30 min 。冷却至室温后用 6000 rpm 速度离心 10 min ,取上清液过滤($0.45\text{ }\mu\text{m}$)后使用液相色谱-电感耦合等离子体质谱(HPLC-IPC-MS)测定样品中砷形态^[23-24]。标准物质(灌木枝叶,GBW 07603,地矿部物化探研究所)采用相同的方法,与样品同步检测。

称取 0.25 g 土壤样品置于 100 mL 玻璃消煮管中,每管加入 5 mL 王水浸泡过夜,之后在 120°C 加热 12 h ;每管再加入 4 mL 高氯酸,在 140°C 继续加热 24 h 。冷却后过滤,用超纯水(Millipore Milli Q)稀释到 50 mL 。两个空白和标准土壤(GBW07405)与样品同步消解,进行质量控制。

土壤溶液自 -80°C 冰箱中取出后置于冰上过夜融化,过 $0.45\text{ }\mu\text{m}$ 滤膜后直接用 HPLC-IPC-MS 测定不同砷形态浓度。

植物菌根浸染率用曲利本蓝染色-方格交叉法测定^[25]。

2 结果与分析(Results and analysis)

2.1 接种真菌对旱稻生长的影响

未接种处理旱稻根系未见明显的菌根侵染迹象。接种处理菌根侵染率均在 11.2% 左右(表 1)。旱稻的地上部和地下部干重在接种处理后均无显著差异。接种处理下旱稻根冠比略低于对照,但差异不显著(表 1)。土壤重金属直接影响菌根共生体的建成和发育,一般情况下重金属浓度高时菌根真菌侵染会受到抑制,只有介质中重金属元素含量在一定的范围内,菌根才能充分发挥其有益作用^[26]。本实验结果表明,旱稻在中度砷污染下的菌根侵染率并不是很高(11.2% 左右,表 1),这说明土壤砷污染能抑制菌根真菌侵染旱稻根系。这与砷添加浓度较高时砷对小扁豆根系侵染状况的抑制作用基本一致^[27]。但 Liu 等^[28]对含不同浓度砷的土壤盆栽番茄进行的研究显示,菌根侵染率只有在砷添加到 $150\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 才显著降低;而张美庆和王幼珊^[29]针对灰钙土进行的研究发现,砷添加水平为 $10\sim 40\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 时,砷对小麦根系的侵染反而有刺激作用,

这说明土壤砷对菌根共生体建成的影响可能与土类、宿主植物种类以及菌种有关。

表 1 接种处理下旱稻干重、地下部/地上部干重比和菌根真菌侵染率

Table 1 Dry weight, ratio of root to shoot and inoculation rate of *G. mosseae* to upland rice

组别	地下部干重/g	地上部干重/g	地下部/地上部	浸染率/%
对照组	7.45 ± 1.77	5.87 ± 0.81	1.28 ± 0.30	-
接种组	7.16 ± 1.06	6.69 ± 0.90	1.09 ± 0.24	11.17

注:数据为 4 个重复样品的平均值。

2.2 旱稻对砷和磷的吸收及积累

接种后旱稻中总砷浓度降低,从而砷对旱稻的生理毒性降低(图 1)。该结果与以前报道的结果一致^[30]。在酵母中 As(V) 首先通过酶促反应还原为 As(III),然后 As(III) 在亚砷酸盐转运子的作用下转出细胞或者进入液泡储存起来,以便达到解毒目的。虽然植物砷解毒机制不如细菌和酵母中研究的透彻,但植物体内也存在 As(V) 还原为 As(III) 的过程^[31],

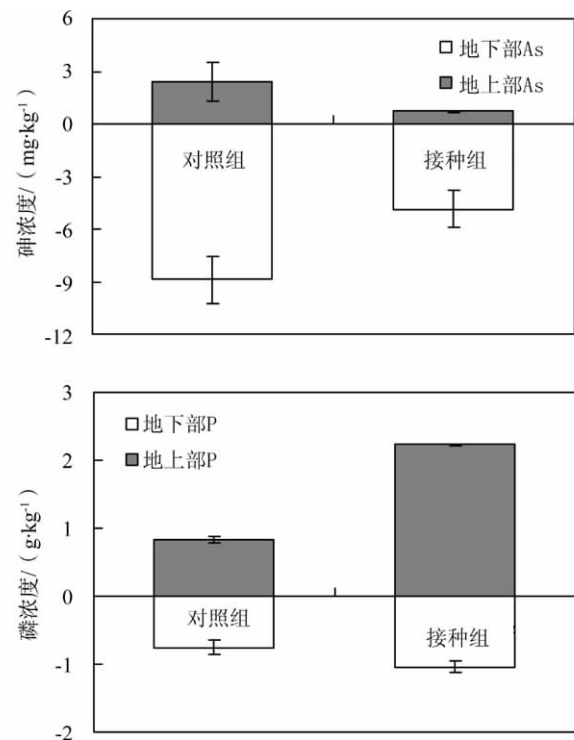


图 1 对照组和接种 *G. mosseae* 的旱稻地上部与地下部砷和磷的浓度

Fig. 1 Concentrations of As and P in shoot and root of rice in control group and inoculated with *G. mosseae*

而且 Duan 指出该过程可能为某些植物(例如蜈蚣草)砷解毒的关键步骤^[31]。在本实验中,无论接种与否,砷主要存储在旱稻的地下部中,地上部总砷量显著低于对照处理(对照 $2.40 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 接种 $0.69 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$), 地下部也有所降低(对照 $8.90 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 接种 $4.87 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$) (图1)。由此可见,菌根真菌在砷从地下部到地上部的传输过程中增强了旱稻对砷的吸收和转运,同时降低了砷的吸收和转运,从而导致旱稻体内砷含量减少,降低了砷的毒性。

As(V) 和磷因结构相似,在植物吸收时使用同一个植物吸收通道,因此表现出竞争关系^[32-33]。接种菌根真菌提高了旱稻对磷的吸收,不论是地上部(对照 $0.84 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 接种 $2.23 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 还是地下部(对照 $0.76 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 接种 $1.04 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$) 中的磷都显著提高,特别是地上部,磷浓度是未接种对照组的 2.7 倍(图1)。这可能是造成旱稻体内砷含量减少的主要原因。因为 As^V 和磷的竞争关系,接种菌根真菌造成磷吸收量增加,从而抑制了旱稻对砷的吸收,导致旱稻体内砷含量减少,从而降低了砷的毒性。

为了检验砷和磷在植物体内的运输,我们计算了旱稻地上部和地下部砷和磷浓度比值,即转运系数(图2)。结果显示,与对照相比,接种菌根真菌后的旱稻,砷的转运系数降低,但是磷的转运系数提高了。这说明接种菌根真菌可以提高磷从地下部向地上部的运输,并且能够降低砷从地下部向地上部的运输,从而降低砷在水稻籽粒中的积累,降低了砷对人类健康的风险。砷在水稻体内的运输机制,目前并不十分清楚,据报道主要以 As(III) 的形式在木质

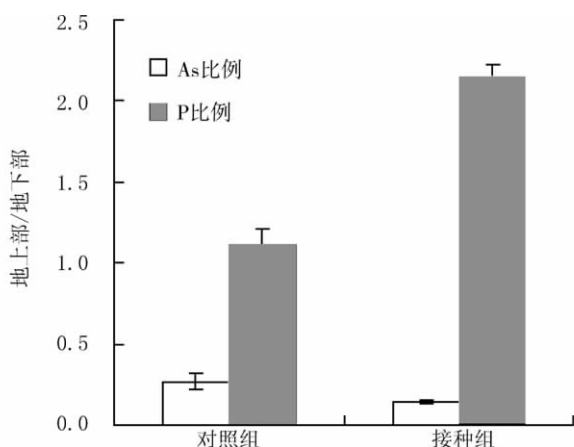


图2 对照中和接种 *G. mosseae* 的旱稻地上部与地下部砷的浓度比和磷的浓度比

Fig. 2 As and P concentration ratios between shoot and root of rice in control group and inoculated with *G. mosseae*

部中向上运输^[37]。但磷向地上部运输增强,磷的转运是如何影响砷的转运,或者菌根真菌是如何影响砷从地下部向地上部的转运,目前没有报道,需要进一步研究。其他研究结果也表明菌根真菌对磷的吸收和转运高于对砷的吸收和转运^[30, 34]。

2.3 接种 *G. mosseae* 对土壤溶液中砷形态的影响

为了进一步了解菌根真菌对植物吸收砷的影响,我们采集了旱稻根际土壤溶液,并检测了其中的砷含量及形态(图3)。随着时间的增加,不接种处理与接种处理的土壤溶液变化趋势相同,即 As(III) 和有机砷明显减少($p < 0.001$)。土壤溶液中总砷含量明显低于相应的对照组,即未接种菌根真菌的土壤溶液。在培养 2 星期时,未接种的土壤溶液中以 As(III) 为主,随后逐渐减少(第 4、6 周),之后主要以有机砷和 As(V) 为主。而接种菌种真菌的土壤溶液中 As(III) 的含量显著低于相应的对照,在第 4 周末检测到 As(III),而第 6 周只有 As(V) 存在。由此可见,菌根真菌主要减少了土壤溶液中 As(III) 和有机砷的浓度。Sharples 等^[35-36] 提出菌根真菌通过帮助植物根系排出 As(III) 来减少植物对砷的吸收。我们推测,在本试验中菌根真菌将吸收的 As(III) 排出体外,并在土壤中迅速被氧化为 As(V)。As(V) 在土壤溶液中砷以阴离子形式存在(H_2AsO_4^- 和 HAsO_4^{2-}), 并且很容易被吸附在土壤颗粒表面,包括粘土、铝、铁、锰氧化物或氢氧化物,碳酸盐或腐殖酸表面。随着时间的增加,氧化的 As(V) 被固定在土壤颗粒上,使得土壤溶液中砷含量降低,因此植物可获得的砷减少。接种菌根真菌,造成土壤溶液中砷含量降低,

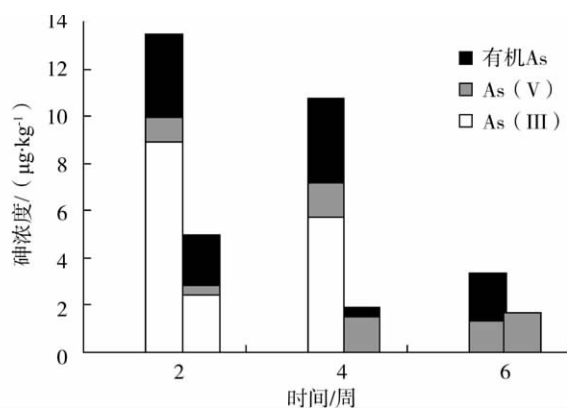


图3 不同时间根际土壤溶液中砷的形态 (每个取样时间左边的柱子为对照,右边为接种处理)

Fig. 3 Concentrations of arsenic species in soil solution at different times (left: control group, right: inoculation group)

水稻可获得的砷含量减少, 导致水稻体内砷积累降低, 这可能是植物中砷吸收和积累降低的又一个原因。

综上所述, 菌根真菌能够有效抑制水稻土中砷由旱稻地下部到地上部的传输, 增加磷的吸收, 降低旱稻对砷的吸收和积累。菌根真菌导致土壤中砷形态发生改变, 降低容易被植物吸收的 As(III) 的浓度, 是导致旱稻对砷的吸收和积累的又一原因。

通讯作者简介: 孙国新(1972—), 男, 环境科学博士, 副研, 主要研究方向: 环境微生物学和重金属生物地球化学循环, 发表论文 20 余篇。

参考文献:

- [1] Ontario Ministry of the Environment. Arsenic in the Environment [EB/OL]. 2001. <http://www.ene.gov.on.ca/cons/3792e.htm>
- [2] Meacher D M, Menzel D B, Dillencourt M D, et al. Estimation of multimedia inorganic arsenic intake in the US population [J]. Human and Ecological Risk Assessment, 2002, 8(7): 1697–1721
- [3] Meliker J R, Franzblau A, Slotnick M J, et al. Major contributors to inorganic arsenic intake in southeastern Michigan [J]. International Journal of Hygiene and Environmental Health, 2006, 209(5): 399–411
- [4] Schoof R A, Yost L J, Crecelius E, et al. Dietary arsenic intake in Taiwanese districts with elevated arsenic in drinking water [J]. Human and Ecological Risk Assessment, 1998, 4(1): 117–135
- [5] Tsuji J S, Yost L J, Barraj L M, et al. Use of background inorganic arsenic exposures to provide perspective on risk assessment results [J]. Regulatory Toxicology and Pharmacology, 2007, 48(1): 59–68
- [6] Williams P N, Raab A, Feldmann J, et al. Market basket survey shows elevated levels of As in south central U. S. processed rice compared to California: Consequences for human dietary exposure [J]. Environmental Science & Technology, 2007, 41(7): 2178–2183
- [7] Abedin M J, Cresser M S, Meharg A A, et al. Arsenic accumulation and metabolism in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Environmental Science & Technology, 2002, 36(5): 962–968
- [8] 陈怀满, 郑春荣, 涂从, 等. 中国土壤重金属污染现状与防治对策 [J]. 人类环境杂志, 1999, 28(2): 130–133
Chen H M, Zheng C R, Xu C, et al. Metal pollution in soils in China: Status and countermeasures [J]. AMBIO, 1999, 28(2): 130–133 (in Chinese)
- [9] 宋静, 朱荫澍. 土壤重金属污染修复技术 [J]. 农业环境保护, 1998, 17(6): 271–273
- [10] Khan A G, Kueck T M, Chaudhry C S, et al. Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation [J]. Chemosphere, 2000, 41(1–2): 197–207
- [11] 华建峰, 林先贵, 蒋倩. AM 真菌对烟草砷吸收及根际 pH 的影响 [J]. 生态环境学报, 2009, 18(5): 1746–1752
Hua J F, Lin X G, Jiang Q. Effects of arbuscular mycorrhizal inoculation on arsenic uptake and rhizosphere pH of *Nicotiana tabacum* L. [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2009, 18(5): 1746–1752 (in Chinese)
- [12] Leyval C, Turnau K, Haselwandter K. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonisation and function, physiological, ecological and applied aspects [J]. Mycorrhiza, 1997, 7(3): 139–153
- [13] Zhu Y G, Laidlaw A S, Christie P, et al. The specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in perennial ryegrass white clover pasture, agriculture [J]. Ecosystems and Environment, 1999, 77(3): 211–218
- [14] Chen B D, Tao H Q, Li X L, et al. The role of arbuscular mycorrhiza in zinc uptake by red clover growing in a calcareous soil spiked with various quantities of zinc [J]. Chemosphere, 2003, 50(6): 839–846
- [15] Christie P, Li X L, Chen B D. Arbuscular mycorrhiza can depress translocation of zinc to shoots of host plants in soils moderately polluted with zinc [J]. Plant and Soil, 2004, 261(1–2): 209–217
- [16] Galli U, Schuepp H, Brunold C. Heavy metal binding by mycorrhizal fungi [J]. Physiologia Plantarum, 1994, 92(2): 364–368
- [17] Janouskova M, Pavlikova D, Macek T, et al. Influence of arbuscular mycorrhiza on the growth and cadmium uptake of tobacco with inserted metallothionein gene [J]. Applied Soil Ecology, 2005, 29(3): 209–214
- [18] Tullio M, Pierandrei F, Salemo A, et al. Tolerance to cadmium of vesicular arbuscular mycorrhizae spores isolated from a cadmium-polluted and unpolluted soil [J]. Biology and Fertility of Soils, 2003, 37(4): 211–214
- [19] 夏运生, 陈保冬, 朱永官, 等. 外加不同铁源和丛枝菌根对砷污染土壤上玉米生长及磷、砷吸收的影响 [J]. 环境科学学报, 2008, 28(3): 516–524
Xia Y S, Chen B D, Zhu Y G, et al. Effects of different iron sources and arbuscular mycorrhiza on the growth and phosphorus and arsenic uptake by maize plants (*Zea mays* L.) in As contaminated soil [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2008, 28(3): 516–524 (in Chinese)
- [20] 白建峰, 林先贵, 尹睿, 等. 砷污染土壤的生物修复研

- 究进展[J]. 土壤, 2007, 39(5): 692-700
- Bai J F, Lin X G, Yin R, et al. Bio-remediation of arsenic-polluted soil: Recent advancements [J]. Soils, 2007, 39(5): 692-700
- [21] Dong Y, Zhu Y G, Smith F A. Arbuscular mycorrhiza enhanced arsenic resistance of both white clover (*Trifolium repens* Linn.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.) plants in an arsenic-contaminated soil [J]. Environmental Pollution, 2008, 155(1): 174-181
- [22] Pearson J N, Jackobsen I. The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants measured by dual labelling with ^{32}P and ^{33}P [J]. New Phytologist, 1993, 124(3): 489-494
- [23] Sun G X, Williams P N, Zhu Y G, et al. Survey of arsenic and its speciation in rice products such as breakfast cereals, rice crackers and Japanese rice condiments [J]. Environment International, 2009, 35(3): 473-475
- [24] Sun G X, Williams P N, Carey A-M, et al. Inorganic arsenic in rice bran and its products are an order of magnitude higher than in bulk grain [J]. Environmental Science & Technology, 2008, 42(19): 7542-7546
- [25] Giovannetti M, Mosse B. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots [J]. New Phytologist, 1980, 84(3): 489-500
- [26] 陈保冬. 丛枝菌根减轻宿主植物镉、铜毒害机理研究[D]. 北京: 中国农业大学, 博士学位论文, 2002
- [27] Ahmed F R S, Killham K, Alexander I. Influences of arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on growth and nutrition of lentil irrigated with arsenic contaminated water [J]. Plant and Soil, 2006, 258(1-2): 33-41
- [28] Liu Y, Zhu Y G, Chen B D, et al. Yield and arsenate uptake of arbuscular mycorrhizal tomato colonized by *Glomus mosseae* BEG167 in As spiked soil under glasshouse conditions [J]. Environment International, 2005, 31(6): 867-873
- [29] 张美庆, 王幼珊. 铅铜镉砷对 VA 真菌侵染小麦根的影响[J]. 农业新技术, 1990, 3: 47-48
- [30] Chen B D, Xiao X Y, Zhu Y G, et al. The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* gives contradictory effects on phosphorus and arsenic acquisition by *Medicago sativa* Linn [J]. Science of the Total Environment, 2007, 379(2-3): 226-234
- [31] Duan G L, Zhu Y G, Tong Y P, et al. Characterization of arsenate reductase in the extract of roots and fronds of Chinese brake fern, an arsenic hyperaccumulator [J]. Plant Physiology, 2005, 138(1): 461-469
- [32] Meharg A A, Macnair M R. Suppression of the high-affinity phosphate-uptake system: A mechanism of arsenate tolerance on *Holcus Lanatus* L. [J]. Journal of Experimental Botany, 1992, 43(4): 519-524
- [33] Rosen B P. Biochemistry of arsenic detoxification [J]. FEBS Letters, 2002, 529(1): 86-92
- [34] Chen B D, Zhu Y G, Duan J, et al. Effects of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on growth and metal uptake by four plant species in copper mine tailings [J]. Environmental Pollution, 2007, 147(2): 374-380
- [35] Sharples J M, Meharg A A, Chambers S M, et al. Mechanism of arsenate resistance in the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* [J]. Plant Physiology, 2000, 124(3): 1327-1334
- [36] Sharples J M, Meharg A A, Chambers S M, et al. Evolution: Symbiotic solution to arsenic contamination [J]. Nature, 2000, 404: 951-952
- [37] Ye W L, Wood B A, Stroud J L, et al. Arsenic speciation in phloem and xylem exudates of castor bean [J]. Plant Physiology, 2010, 154(3): 1505-1513
- [38] 孙国新. 大米及其制品中砷含量及形态研究与健康风险评估[D]. 北京: 中国科学院生态环境研究中心, 博士后出站报告, 2008 ◆