

陈苗苗, 郑鑫, 李小方. 大型真菌重金属富集能力与机制研究进展[J]. 农业资源与环境学报, 2017, 34(6): 499-508.

CHEN Miao-miao, ZHENG Xin, LI Xiao-fang. Capability and Mechanisms of Macrofungi in Heavy Metal Accumulation: A Review[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2017, 34(6): 499-508.

大型真菌重金属富集能力与机制研究进展

陈苗苗, 郑鑫, 李小方*

(中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心, 中国科学院农业水资源重点实验室, 河北 石家庄 050021)

摘要:部分大型真菌有媲美甚至超过超累积植物的重金属富集能力,如蛹虫草(*Cordyceps militaris*)对Zn富集浓度可达20 000 mg·kg⁻¹以上,因而在污染环境的生态修复方面有着重要的应用前景。本文综述了近年报道的部分大型真菌的重金属富集能力,分析了不同生长时期、生长部位对重金属的富集特性,并对不同品种做了对比分析。大型真菌对自身重金属富集能力的调控有多种机制,包括胞外聚合物沉淀、细胞壁吸附和细胞内吸收,进入细胞的重金属可通过螯合、转运或引起氧化胁迫应激等途径来降低对细胞的毒害。基于大型真菌重金属富集能力强的优势,本文提出了拓展应用的方向及对目前存在问题的若干对策,从而为国内这一方向的发展提供参考。

关键词:大型真菌;重金属;富集;机制

中图分类号:X172

文献标志码:A

文章编号:2095-6819(2017)06-0499-10

doi: 10.13254/j.jare.2017.0170

Capability and Mechanisms of Macrofungi in Heavy Metal Accumulation: A Review

CHEN Miao-miao, ZHENG Xin, LI Xiao-fang*

(Key Laboratory of Agricultural Water Resources, Centre for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050021, China)

Abstract: Some macrofungi have the ability to accumulate heavy metals, which is comparable to hyper-accumulator plants. *Cordyceps militaris* can accumulate Zn up to 20 000 mg·kg⁻¹. Therefore, macrofungi have the potential to be used as an important bioremediation tool for heavy metals. In this review, we summarized the heavy metal resistant capacity of typical macrofungi and known relevant mechanisms. Generally, straw-decay fungi presented better capability for Cu, Ag and Cd enrichment than wood-decay fungi, while wood-decay fungi could accumulate Cr, Mg, Se and Pb. Different macrofungi species, different growth periods (mycelium and fruiting body) and different parts of fruiting body showed different capability for heavy metals accumulation. General mechanisms for heavy metals accumulation in macrofungi included extracellular precipitation in the forms of polymeric substances, cell wall adsorption and intracellular absorption. Macrofungi could also detoxify by chelating metal ions by metallothionein (MT), secreting antioxidant enzymes (SOD, CAT, POD) and degrading the misfolded proteins by ubiquitin-proteasome system (UPS). We also explored the potential of macrofungi in heavy metal remediation and pollution diagnostics as a biological indicator. Some macrofungi had been applied in the remediation of heavy metal contaminated soils and water. Finally, some future research areas including strain breeding and genetic engineering were discussed, which might provide references for the future studies.

Keywords: macrofungi; heavy metals; accumulation; mechanism

农业与工业生产过程已经不可避免地导致了土壤的重金属污染。据2014年4月发布的《全国土壤污染状况调查公报》,中国土壤总超标率达16.1%,耕地

土壤超标位点达到19.4%,镉、砷、铜等被鉴定为污染面积最广的重金属。这些基础数据表明我国土壤重金属污染形势非常严峻,重金属污染治理已经关系国计

收稿日期:2017-06-22 录用日期:2017-09-13

基金项目:中国科学院率先行动“百人计划”资助

作者简介:陈苗苗(1985—),女,河北沧州人,硕士,研究助理,主要从事重金属污染土壤生态修复。E-mail:miao7872209@163.com

*通信作者:李小方 E-mail:xfl@sjziam.ac.cn

民生。

与耕地土壤污染相对应,农产品重金属超标的报道也引起了全社会的关注。以镉为例,郭爱珍等^[1]的调研结果表明我国广东、陕西和华北等地多个城市市售蔬菜出现不同程度的镉污染。Ke 等^[2]的研究指出,我国产自重金属污染区域大米的镉超标率超过 18%。2014 年广州市食品药品监督管理局对湖南某地多批次大米质检结果更是引发了备受关注的湖南“镉大米”事件。因此,如何应对中国如此广泛的耕地镉面源污染是一个政府和民众都积极关注的问题。而中国地少人多、休耕压力大的特点决定了我们需要发展更容易结合农业生产实践、成本低廉且不造成二次污染的生物修复技术。

目前已经使用的生物修复材料既有大型植物,也有微生物如细菌和微型真菌等。超积累植物和细菌研究已经较多,而对于大型真菌的修复报道较少。本文在总结大型真菌重金属富集能力与机制的基础上,探讨了其在土壤重金属污染治理方面的应用前景。

1 大型真菌重金属富集能力

1.1 大型真菌富集重金属特性

大型真菌是具有大型子实体的一类真菌,泛指蘑菇。我国大型真菌资源丰富,截至 2009 年已发现可食用的大型真菌 936 种、23 变种、3 亚种和 4 变型^[3]。有些大型真菌表现出较强的重金属富集能力(表 1),某些食用菌如鸡油菌(*Cantharellus cibarius*)甚至可以不加选择地吸附重金属,且吸附量大。研究表明野生大型真菌富集能力强于栽培品种^[4],并且其中的菌根菌能够明显提高寄主植物抵御重金属毒害的能力^[5]。但是由于野生菌无法进行人工栽培,因而应用普通可栽培食用菌修复污染土壤是当下的备选手段。主栽食用菌栽培技术相对成熟,栽培周期短,年生物量相对较高,且易于回收处理(回收处理成本较其他生物低 70%~80%^[6]),这些特性为抗性绿色植物与微生物所不具备,成为当下极具发展潜力的修复方式。

可食用的大型真菌富集重金属最早是在蘑菇属(*Agaricus*)镉累积的研究中发现的^[7]。随后研究表明大部分食用菌都具有富集重金属的能力,并且这种能力远超于绿色植物。重金属超积累生物的现象和概念是在植物中首次发现并定义的^[8]。超富集植物重金属吸收能力一般在 $1\ 000\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (对于 Co、Cu、Cr、Pb 和 Ni)或 $10\ 000\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ (对于 Mn 和 Zn)以上^[9]。对于大型真菌而言,重金属富集能力只要达到此临界含量标

准,或者达到同基质下其他非超富集大型真菌的 100 倍以上,就可定义为超富集大型真菌^[10]。研究发现紫星裂盘菌(*Sarcosphaera coronaria*)对 As($7\ 090\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 干重)^[11]、松果鹅膏菌(*Amanita strobiliformis*)对 Ag($1\ 253\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)^[10]、以及蛹虫草(*Cordyceps militaris*)对 Zn($28\ 570\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)^[12]超富集,并且蛹虫草(*C. militaris*)位居已报道的锌超积累生物的第 3 位。

1.2 大型真菌对重金属富集能力对比

越来越多的大型真菌被发现具有重金属富集能力。在相同环境条件下,草腐菌对 Cu、Ag、Cd 亲和力强,而木腐菌对 Cr、Mg、Se 和 Pb 有较高亲和力^[13]。Vetter^[14]调查发现蘑菇属(*Agaricus*)真菌、金针菇(*Flammulina velutipes*)、香蘑属真菌(*Lepista nebularis*)可明显累积 As。牛肝菌属真菌(*Boletus badius*)能高效累积 Au、As 和 Cs,并储存在不同部位^[15]。羊肚菌(*Morchella deliciosa* Fr.)和黄伞(*Pholiota adiposa*)对 Cr 的富集能力很强^[16-17],远高于灵芝(*Ganoderma lucidum*)。双孢蘑菇(*Agaricus bisporus*)子实体对 Cu 富集能力较强;香菇(*Lentinula edodes*)^[18]、长根菇(*Oudemansiella radicata*)^[19]子实体对 Cd 富集能力较强;木耳(*Auricularia auricula*)子实体对各重金属富集能力顺序为 $\text{Cd} > \text{Cu} \approx \text{Zn} > \text{Pb}$ ^[20]。凤尾菇(*Pleurotus pulmonarius*)、香菇(*L. edodes*)、金针菇(*F. velutipes*)、木耳(*A. auricula*)子实体对 As、Cd、Hg 都表现出明显富集作用,富集能力按上述顺序依次减弱^[21]。猪肚菇(*Panus giganteus*)菌丝体对 Pb 超富集,在菌丝生长未受明显抑制时,最大积累量约 $1\ 125.56\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,对 Mn($4\ 443.33\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)也表现出较大的富集能力^[22]。双孢蘑菇(*A. bisporus*)、木耳(*A. auricula*)、糙皮侧耳(*Pleurotus ostreatus*)、香菇(*L. edodes*)、金针菇(*F. velutipes*)菌丝体对 Pb 富集能力呈依次减小的趋势^[23]。灵芝(*G. lucidum*)菌丝体对 Cd 耐受能力较强,最大耐受浓度达 $3\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ ^[24]。糙皮侧耳(*P. ostreatus*)菌丝体对 Cd(最大 $3\ 450\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)和 Cr(最大 $10\ 350\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)富集能力较强,富集量随重金属浓度的增加而增大,富集系数随重金属浓度增加呈现先增加后减小的趋势;子实体生物量及积累量在一定添加范围内随重金属添加量增加而增大,且对 Cd 的富集能力高于 Cr^[25],同时对 Hg 也有较大的富集能力,富集系数最大可达 140^[26]。综合多种大型真菌对重金属的富集特性(表 1),子实体对几种非必需重金属的富集能力一般为 $\text{Cd} > \text{Hg} > \text{As} > \text{Pb}$;各种大型真菌对 Cd 的富集能力:香菇>灵芝>长根菇>双孢蘑菇>凤尾菇>姬松茸>糙皮侧耳>金福

表 1 大型真菌重金属积累差异部分代表性数据
Table 1 Bioaccumulation ability of heavy metals in various macrofungi species

大型真菌	重金属	菌丝重金属 处理浓度/mg·L ⁻¹	菌丝累积 量/mg·kg ⁻¹	菌丝富集 系数(BCF)	菌丝最大耐受 浓度/mg·L ⁻¹	基质中重金属 浓度/mg·kg ⁻¹	子实体累积 量/mg·kg ⁻¹	子实体富集 系数(BCF)	参考 文献
糙皮侧耳	Cd	10~50	<3 450	69~80	50		11.6~15.6		[25]
(<i>Pleurotus ostreatus</i>)	Cr	50~250	<10 350	41.4~170	250		4.9~8.9		[25]
	Hg					0.05~0.2	<23.2	65~140	[26]
凤尾菇	As					5~100	10~110	>1	[21]
(<i>Pleurotus pulmonarius</i>)	Cd					5~50	10~140	0.478	[20~21]
	Hg					0~50	0~130		[11]
	Pb							0.006	[20]
	Zn							0.149	[20]
长根菇	Cd	1~16	378~1 998	125~277	16	5~30	2.6~18.5	0.41~1.09	[19]
(<i>Oudemansiella radicata</i>)									
灵芝(<i>Ganoderma lucidum</i>)	Cd				337	0~0.27	0.49~0.78	0.96~1.79	[18, 24]
	Pb	0~16	36.4~763	27.9~47.7	160	0~5	1.533~2.45	0.26~0.75	[18, 29]
	As	0~2.5	0.11~11.04	4.42~15.34					[27]
	Cr	0~500	0.1~233.2	23.3~28.5	600				[17]
	Hg	0~16	5.45~71.3	29.4~54.5	60				[29]
	Cu	0~160	<2 400	10.8~20.5	400				[29]
香菇(<i>Lentinula edodes</i>)	Cd				20	0~24	>181.5	5.69	[18, 20~21]
	Pb					>1 600	>4.8	0.05	[20]
	As				5	>10	0.3~26.3	1.67~2.13	[18, 21]
	Zn					20~200	60~200	0.125	[21]
	Hg					5~50	40~110		[21]
	Cu					>100	10~120	1.57~1.99	[18, 21]
金针菇	Zn					>200	40~160		[21]
(<i>Flammulina velutipes</i>)	Hg					>50	>110		[21]
	Cu					>100	>85		[21]
木耳(<i>Auricularia auricula</i>)	Zn					>200	30~80		[21]
	Cu					>1 600	700		[20]
猪肚菇(<i>Panus giganteus</i>)	Pb	>1 500	154~8 040		3 000				[22]
	Cr	>400	44~960		500				[22]
	Mn	>4 000	1 608~39 623		6 000				[22]
虫草(<i>Cordyceps militaris</i>)	Zn	453~4 530	9 812~43 578			226~2 265	1 146~28 570		[12]
黄伞(<i>Pholiota adiposa</i>)	Cr	>30	>116.212						[17]
双孢蘑菇	Cu					>1 600	>700	0.254	[20, 23]
(<i>Agaricus bisporus</i>)	Cd							0.753	[20]
	Pb							0.024	[20]
姬松茸	Cd	<5	4.9~229	45.8~94.2				27.8~32.4	[27, 30]
(<i>Agaricus Blazei</i> Murrill)	Pb	<5	0.65~2 408	153~481				0.22	[27, 30]
	As	<3	>15.47	5.16~12.7				0.56	[27, 30]
	Hg	<5	0.06~53.9	10.7~30.8				2.4~4	[27, 30]
金福菇	Cd	<5	4.2~54.5	10.9~41.53					[27]
(<i>Tricholoma lobynsis</i>)	Pb	<3	2.4~113.1	33.7~47.5					[27]
	As	0.2~2.5	1.69~7.98	3.19~13.86					[27]
	Hg	0.2~2.5	3.2~15.99	6.4~16.12					[27]
羊肚菌(<i>Morchella deliciosa</i>)	Cr	<700	82.4~378.4						[16~17]

菇;对As的富集能力:香菇>凤尾菇>姬松茸>金针菇,对As的耐受能力较差;大型真菌对Pb的耐受能力普遍偏高,猪肚菇(*P. giganteus*)菌丝最大耐受浓度可达 $3\,000\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,香菇(*L. edodes*)子实体耐受可高于 $1\,600\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$,菌丝体对Pb的富集能力较强,姬松茸(*Agaricus blazei*)富集系数可达481,高于灵芝(*G. lucidum*)、金福菇(*Tricholoma lobynsis*),而子实体对Pb的富集能力较差,富集系数均小于1,并按灵芝(*G. lucidum*)、姬松茸(*Agaricus blazei*)、双孢蘑菇(*A. bisporus*)、木耳(*A. auricula*)、凤尾菇(*P. pulmonarius*)、香菇(*L. edodes*)顺序依次降低;大型真菌对Cr的耐受性也较强,羊肚菌(*Morchella. deliciosa*)耐受浓度可达 $700\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 以上,富集能力按糙皮侧耳(*P. ostreatus*)、羊肚菌(*M. deliciosa*)、黄伞(*P. adiposa*)、灵芝(*G. lucidum*)顺序依次降低;香菇(*L. edodes*)、凤尾菇(*P. pulmonarius*)、金针菇(*F. velutipes*)、姬松茸(*A. blazei*)对Hg的富集能力相当。不同大型真菌对同种重金属的富集能力表现不同,同种大型真菌对不同重金属的富集能力也表现出一定的差异。不同研究相关结果存在一定的出入,可能菌种不同、试验条件不同等因素导致,所以开展更系统深入的研究是必要的。

1.3 同种大型真菌不同部位对重金属富集能力对比

大型真菌对重金属的能力富集不但表现出种属间的差异性,同一物种在不同的生长时期、不同的生长部位也表现出明显的差异性。

姬松茸(*A. blazei*)^[27-28]、灵芝(*G. lucidum*)^[29]在菌丝体阶段对Pb表现出明显的富集作用,而在子实体阶段对Pb的累积作用却不明显^[18,30],这与其他研究中报道的食用菌子实体对Pb不能明显富集结果是一致的^[20-21,28,30]。黄建成等^[30]、王小平等^[31]的研究表明,姬松茸(*A. blazei*)对As、Cu、Zn、Cd和Hg几种重金属也表现出菌丝富集能力大于子实体的现象,并且糙皮侧耳^[25](*P. ostreatus*)、长根菇^[19](*O. radicata*)中的也有同样的研究结果。可见不同生长时期大型真菌对同种重金属表现出不同的亲和能力。

同种大型真菌子实体不同部位重金属分布也是不均匀的。一般来说,菌盖浓度最大,菌柄最小^[32-33]。凤尾菇(*P. pulmonarius*)、双孢蘑菇(*A. bisporus*)、香菇(*L. edodes*)中,Fe和Cr几乎完全积累在菌盖中,而As、Zn在菌盖和菌柄均有分布^[33]。Cocchi等^[34]研究发现,绒盖牛肝菌(*Xerocomus badius*)中Pb、Cd、Ag、Cu等14种金属元素菌盖中浓度高于菌柄。Falandyse等^[35]对四孢蘑菇(*Agaricus campestris*)的研究指出菌

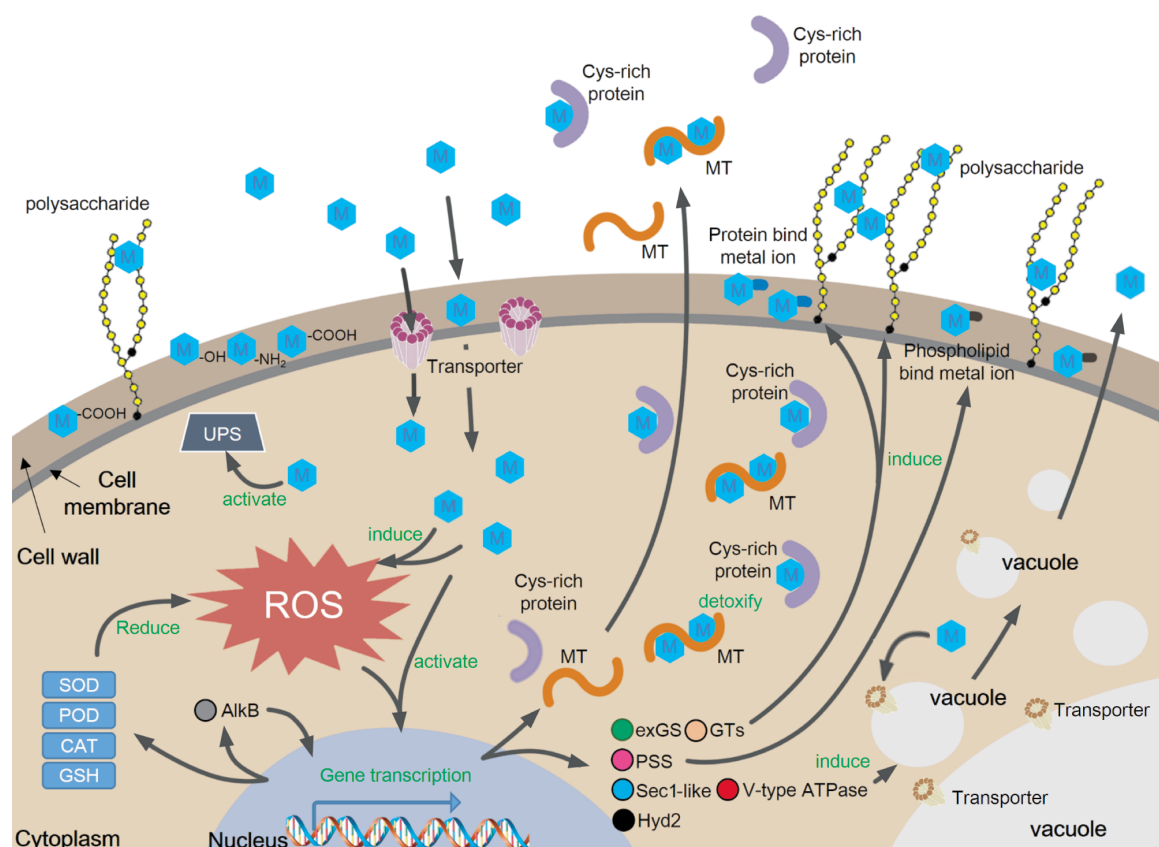
盖中Ag的富集高于菌柄。牛肝菌(*Boletus badius*)中Au优先积累在菌盖和菌柄,而As主要积累在子实层^[15]。在多种食药菌中,Cd在子实层中富集浓度均大于菌盖和菌柄^[30,36-37]。Garcia等^[38]研究发现,鸡腿菇(*Coprinus comatus*)中Pb主要累积在子实层中;在对姬松茸(*A. blazei*)中重金属分布情况研究结果显示,Cu、Zn、Cd、Hg、As从菌柄下部到上部、从菌盖中心到边缘重金属含量逐渐增加,而Pb在菌盖浓度小于菌柄浓度^[30-31]。

2 大型真菌重金属富集机理

在重金属胁迫环境下,大型真菌存在多种应对途径(图1)。Das等^[39]对鸡纵菌(*Termitomyces clypeatus*)Cr胁迫下扫描电镜(SEM)及红外光谱(FTIR)分析结果显示,细胞壁中多糖、蛋白所带的活性基团如氨基、羟基、羧基、硫酸基、磷酸基等可以与Cr离子反应生成不溶物,将其吸附在细胞壁上。Xu等^[40]研究也证明,绿藻(*Chlorella miniata*)表面的羧基、氨基和磷酸基团是络合 Cr^{3+} 的主要官能团。而细胞壁对重金属离子的络合符合单分子层、表面络合模型^[40-42]。吴涓等^[43]对黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)Pb吸附机制研究发现,Pb²⁺可与细胞壁上的Ca²⁺、Mg²⁺发生离子交换,从而吸附在细胞壁上。

Pohong等^[44]研究冬虫夏草(*Cordyceps sinensis*)胞外聚合物(EPS)发现,EPS是一种分泌在胞外的多糖蛋白类复合物,以多糖为主,还有少量(2.3%~15.8%)其他物质。草酸是木腐菌在重金属胁迫下产生的一种重要的代谢产物,Jarosz-Wilkolazka等^[45]通过SEM、能量散射X-射线光谱(EDXA)及高效液相色谱(HPLC)检测到高重金属浓度下培养的云芝(*Trametes versicolor*)菌丝周围产生了非常有序的草酸钙、草酸锌和草酸钴晶体;Machuca等^[46]在云芝(*T. versicolor*)和茯苓(*Wolfiporia cocos*)胞外也发现有高水平草酸盐晶体,推测草酸作为胞外聚合物可有效固定重金属。黑色素是酚类化合物氧化产物,可存在于真菌细胞壁或胞外聚合物中,受到胁迫分泌量增加^[47]。黑色素中含大量的氨基、羧基、羟基等官能团,为重金属吸附提供结合位点^[48-49]。据报道,菌根菌彩色豆马勃(*Pisolithus arhizus*)在含Cd、Cu和Fe的溶液生长时,重金属大部分集中于黑色素层中^[50],表明了黑色素对重金属有明显的吸附作用。

土壤中的重金属离子可以在细胞内外电位差的推动下被动进入质膜^[51],也可以通过主动运输进入细



重金属(M)可通过离子交换或化学键结合(细胞壁蛋白或多糖上的活性基团如氨基、羟基、羧基、硫酸基、磷酸基等)富集在细胞壁上,也可通过胞外聚合物(EPS)如草酸、黑色素等聚集在细胞表面。M通过自由扩散或主动运输进入细胞,进入细胞的重金属可与一些蛋白如金属硫蛋白(MT)、富含半胱氨酸的蛋白(Cys-rich protein)结合为螯合形式存在,也可引起细胞氧化应激反应。Transporter为转运蛋白。UPS为泛素蛋白酶系统。表达量上调基因包括:细胞壁多糖合成基因[Exo-b-1,3-glucanase(exGS)、Glycosyltransferase(GTs)],脂肪酸代谢相关基因[Phosphatidylserine synthase(PSS)],氧化应激相关基因[Trehalose synthase(treS)、DyP-type peroxidase]、胞内物质运输相关基因[Vesicle trafficking sec1-like protein(Sec1-like)、predicted V-type ATPase]、硫化物代谢[Metallothionein(MT)],DNA损伤相关基因[Alkylated DNA repair protein(AlkB)],真菌发育相关基因[Hydrophobin 2(Hyd2)]

Cell walls bind heavy metals(M) through ionic and chemical interaction. Cell walls contain carboxyl, phenolichydroxyl and amine groups which provide many potential binding or biosorption sites for metal ions. Fungal extracellular polymer substances(EPS) including oxalates and melanins absorb metal ions and form crystals or precipitations onto cell surface. Some macrofungi take more metals by active transportation. Macrofungi detoxify by metallothionein(MT) chelating metal ions and activating SOD, CAT, POD and GSH. The ubiquitin-proteasome system(UPS) can target misfolded proteins for degradation. Gene transcription involved in complex regulatory networks is activated in fungi in response to heavy metal stress. Upregulated genes: Exo-b-1,3-glucanase(exGS), Glycosyltransferase(GTs), Phosphatidylserine synthase(PSS), Trehalose synthase(treS), DyP-type peroxidase, Vesicle trafficking sec1-like, protein(Sec1-like), predicted V-type ATPase, Metallothionein(MT), Alkylated DNA repair protein(AlkB), Hydrophobin 2(Hyd2)

图 1 大型真菌重金属富集机制概念图

Figure 1 Schematic representation of heavy metal intake of macrofungi

胞^[52]。Zhu 等^[53]对中国云南省 14 种不同的野生食用菌进行取样发现调查,Cu、Zn、Fe、Mn、Cd、Cr、Ni 和 Pb 几种元素的含量范围分别为 6.8~31.9、42.9~94.3、67.5~843、13.5~113、0.06~0.58、10.7~42.7、0.76~5.1 mg·kg⁻¹ 和 0.67~12.9 mg·kg⁻¹,这说明某些大型真菌可以通过主动运输吸收更多重金属。Soylak 等^[54]、Tuzen 等^[55]对土耳其野生食用菌的研究结果也都暗示了食用菌对重金属的主动吸收。Bolchi 等^[56]通过对黑孢块菌(*Tuber melanosporum*)转录组分析,获得了一系列与特定重金属转运相关的蛋白及一些 ABC 转运蛋白,

同时在酵母细胞中验证了金属硫蛋白(MT)可以螯合 Cd 和 Cu 并降低其对真菌细胞的毒性。

金属硫蛋白(MT)普遍存在于真菌细胞内,由半胱氨酸、谷氨酸和甘氨酸以不同的比例组合而成^[57]。该蛋白可与进入细胞内的重金属以螯合物形式存在,从而降低金属离子的活性,减轻对食用菌的毒害。在对蛇根木(*Rauvolfia serpentina*)的研究结果显示,Ni、Cu、Zn、Ag、Sn、Sb、Te、W、Au、Hg、Pb 和 Bi 的硫酸盐、硝酸盐离子或砷酸盐、硒酸盐会诱导细胞合成 MT,而 Na、Mg、Al、Ca、V、Cr、Mn、Fe、Co、Cs 的无机盐、钼酸盐

没有此种诱导效应。虽然多种金属离子可诱导产生MT,但是MT与Cd的螯合物最普遍,还有少量的Cu、Zn、Hg的螯合物^[58-59]。MT的合成受植物螯合态合成酶(TmelPCS)催化,当MT足够多螯合细胞内Cd时,酶的催化效应终止^[60]。MT对重金属的结合具有特异性,不同重金属元素及同种重金属不同存在形式都会有特定的MT与其结合^[59],通常一个生物体内会存在多种MT基因,不同的重金属会诱导不同基因表达从而产生不同的MT蛋白^[61]。在松果鹅膏菌(*Amanita strobiliformis*)中,Ag和Cu可诱导AsMT1s蛋白产生,而Zn可诱导AsMT3产生^[61];在双色蜡蘑(*Laccaria bicolor*)中有2种差异表达的MT基因,Cu和Cd可诱导LbMT1上调表达,Cu可明显提高LbMT2的表达量^[62]。

另外,在重金属胁迫下,由于某些酶活被抑制产生大量活性氧自由基(ROS),食用菌会通过分泌抗氧化酶(SOD、CAT、POD)和抗氧化剂(还原型谷胱甘肽,GSH)来抵御活性氧毒害^[63]。Zhang等^[64]对长根菇(*O. radicata*)子实体Pb的耐受分析结果显示,菌盖和菌柄的GSH在Pb处理浓度范围内随浓度上升分泌量先上升后下降;SOD随浓度上升分泌量上升;子实体在短时间胁迫时,CAT随处理浓度上升分泌量增加,胁迫时间增长时,CAT分泌呈先上升后下降的趋势;POD表现出与SOD相似的趋势。除此之外,泛素蛋白酶系统(ubiquitin-proteasome system)可能在重金属解毒中存在重要作用,研究表明,酵母细胞^[65-67]在Cd胁迫下,该系统会快速结合在错误折叠的蛋白上并将其降解,从而增加对Cd胁迫的耐受性。Chuang等^[24]通过对灵芝(*G. lucidum*)Cd胁迫下转录组的结果分析获得了10条与双孢蘑菇(*A. bisporus*)、香菇(*L. edodes*)、灰树花(*Grifola frondosa*)基因高度同源的差异表达片段,分别涉及细胞壁多糖合成[Exo-b-1,3-glucanase(exGS)、Glycosyltransferase(GTs)]、脂肪酸代谢[Phosphatidylserine synthase(PSS)]、氧化应激[Trehalose synthase(treS)、DyP-type peroxidase]、胞内物质运输[Vesicle trafficking sec1-like protein(Sec1-like)、predicted V-type ATPase]、硫化物代谢[Metallothionein(MT)]、DNA损伤[Alkylated DNA repair protein(AlkB)]、真菌发育[Hydrophobin 2(Hyd2)]等生化过程,但此研究未曾涉及后续验证,没有确切的证据证明其相关性,更无法明确各基因的调控途径及调控方式。对墨汁鬼伞(*Coprinus atramentarius*)Cd抗性^[68]及Pb抗性^[69]研究中均发现14-3-3蛋白表达量上调,并受Cd和

Pb诱导产生,并且先前研究表明此蛋白在番茄中受Fe诱导、在藻类中受Cu^[70]诱导,众多研究发现14-3-3蛋白在金属转运过程中可与V-ATPase的A亚基^[71]及膜上的H⁺-ATPase^[72]相互作用,但此蛋白的功能仍然未知。

上述研究虽然已经揭示了不少与大型真菌重金属抗性有关的机制,但关于大型真菌累积重金属的生理生态学机制有待深入研究。

大型真菌对重金属的富集具有时期和部位的选择性,这与不同功能部位不同时期调控机制密切相关。为了将大型真菌更好地应用在土壤修复中,对其不同生长时期、生长部位的富集分子机理的研究必不可少。

3 大型真菌在土壤生物修复中的应用

3.1 土壤重金属污染生物指示剂

大型真菌作为环境污染的指示剂已有一些报道,如利用地衣类真菌监测大气中硫、氟、氯等有害成分及重金属离子浓度^[73];利用毛头鬼伞(*Coprinus comatus*)、鸡腿菇(*C. comatus*)监测环境中铅的污染^[38];利用灵芝(*G. lucidum*)作为生物指示剂检测空气中的铯污染^[74];这种生物指示剂不仅精准度高,而且花费极低。但是关于大型真菌被利用在土壤重金属检测方面的报道很少,作为一项经济实用的检测手段有待进一步研究和开发。

3.2 净化土壤重金属

土壤中重金属污染是环境治理的重点也是难点。一些大型真菌已经被用于与一些经济作物试种,如稻田套种木耳(*A. auricula*)^[75]、双孢蘑菇(*A. bisporus*)^[76]、玉米地套种平菇(*Pleurotus* spp.)^[77]、草菇(*Volvariella volvacea*)^[78]等菌-粮-菜套作模式来降低农作物对重金属的富集。大型真菌也可以改变土壤重金属存在形式,来降低植物对重金属吸收^[79]。食用菌栽培废料是很好的吸附材料,可以吸附土壤重金属来改善土壤条件^[80]。这些近年发展的食用菌修复方法丰富了土壤重金属治理的手段,正在逐渐展现出相对传统化学手段甚至超累积植物的优势。

3.3 净化重金属污染灌溉水

长满菌丝的基质材料可以制成各种过滤器,对各种污染水体进行拦截处理;微生物菌体本身或代谢物,可以对水体中污染物进行絮凝固定^[81-82]。目前利用大型真菌净化水体应用最多的是净化石油污染,现已发展到产业化生产阶段,在净化水体重金属污染方面报道较少。García-Delgado等^[80,83]研究结果表明,在农

业灌溉中,双孢蘑菇(*A. bisporus*)培养废料能有效吸收污染水中Cd和Pb。

4 扩展对策

4.1 菌种选育技术研究

加强育种工作,对一些富集能力强的野生菌加快人工驯化的步伐,这是将菌种应用于重金属富集研究的前提。对于已经驯化成功的大型真菌,扩大重金属耐受及富集筛选的范围,挖掘更多、富集能力更强的菌种应用于重金属土壤或水的治理;同时选育重金属低富集甚至不富集的菌种或通过改良降低食用菌的重金属富集,一方面可将污染土地加以利用,同时可以生产出安全优质的食用菌产品。在选育食用菌低富集重金属方面已取得了一定成效,江枝和等^[84]通过不同硒钼配施培养基,在显著增加姬松茸(*A. blazei*)产量的同时显著或极显著降低了姬松茸(*A. blazei*)对Pb、Cd、Hg、As的富集量;翁伯琦等、刘朋虎等^[85-87]以姬松茸(*A. blazei*)菌株J1为材料,用⁶⁰Co进行辐射,选育出镉、汞、铅、砷低富集的新菌株J3、福姬5号、福姬77;杨小红等^[88]通过不同平菇品种对4种重金属的吸收富集的研究,筛选出重金属低富集品种P-8;Zhu等^[53]通过对云南省14种野生食用菌重金属含量测定,确定出对Cu、Cd、Pb低吸收量的品种分别为杏鲍菇(*Pleurotus eryngii*)、杏鲍菇(*P. eryngii*)和香菇(*L. edodes*),富集量均远低于WHO规定的重金属安全限;雷敬敷等^[20]研究发现凤尾菇(*P. pulmonarius*)、香菇(*L. edodes*)的子实体对Pb富集量很低,加强低富集重金属食用菌品种的选育是今后研究的一个重要方向。

同时由于食用菌子实体形成条件比较苛刻,标本采集具有很强的时间限制,比如灵芝(*G. lucidum*)属高温型菌种,北方地区一般集中在夏季栽培,为了实现周年栽培,我们之前的研究已成功实现了北方地区冬季地栽灵芝的成功出菇^[89],因此培育适应性强的品种或者设计合理的、不受时间季节限制、易于广泛使用的栽培方式是今后研究的一个重要方向。

4.2 生物工程技术研究

土壤重金属修复是一个关系国计民生的大事,通过基因工程手段对某些大型真菌进行改良,获得重金属高富集或低吸收的“超级菌”是一个非常有前景的研究方向。“超级菌”的建立是以重金属富集机制为基础的,目前富集机理虽有部分研究,但是仍然很不完善,一些与富集相关的基因或蛋白虽已报道,但调控方式仍然未知,因此关于机理更深层次的研究是必不可

少的。

4.3 超标菇体处理

大型真菌作为一种新型的修复材料,修复效率高,易回收,但是回收后超标菇体的处理问题越来越受到更多人的关注。由于某些大型真菌如食药菌含有多种成分(如多糖、甾醇、维生素)对人体具有养生保健功能,对于回收的菇体,可以预先检测某些成分的重金属含量,对于没有重金属超标成分可以先对该种有效成分进行提取,加以利用,对于剩余成分烘干或晾干后焚烧,收集灰分交于其他部门对其中重金属进行回收。

5 结论

大型真菌作为一种新型重金属污染土壤修复材料研究刚刚起步,高的富集能力证明了其高的修复潜力。众多研究表明大型真菌在土壤重金属修复方面有很好的应用价值,虽然存在一定的问题,但会随科研的深入逐步解决。

参考文献:

- [1] 郭爱珍,陈 斌,程 曼,等. 我国蔬菜重金属污染现状及防控措施[J]. 山西农业科学, 2016, 44(4):560-564.
GUO Ai-zhen, CHEN Bin, CHENG Man, et al. Present situation of heavy metal pollution of vegetables in China and its prevention and control measures[J]. *Shanxi Agricultural Sciences*, 2016, 44(4):560-564. (in Chinese)
- [2] Ke S, Cheng X Y, Zhang J Y, et al. Estimation of the benchmark dose of urinary cadmium as the reference level for renal dysfunction: A large sample study in five cadmium polluted areas in China[J]. *BMC Public Health*, 2015, 15(1):656-665.
- [3] 戴玉成,周丽伟,杨祝良,等. 中国食用菌名录[J]. 菌物学报, 2010, 29(1):1-21.
DAI Yu-cheng, ZHOU Li-wei, YANG Zhu-liang, et al. A revised checklist of edible fungi in China[J]. *Mycosystema*, 2010, 29(1):1-21. (in Chinese)
- [4] Kalac P, Svoboda L. Heavy metals in edible mushrooms[J]. *Food Science*, 1998, 16(3):110-116.
- [5] Jentschke G, Godbold D L. Metal toxicity and ectomycorrhizas[J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, 109:107-116.
- [6] Paul Stamets. Can mushrooms help save the world[J]. *Explore*, 2006, 2(2):153-161.
- [7] Stijve T, Roschinc R. Mercury and methylmercury content of different species of fungi[J]. *Mitt Geb Lebensmit-telunters Hyg*, 1974, 65:209-220.
- [8] Brooks R R, Lee J, Reeves R D, et al. Detection of nickeliferous rocks by analysis of herbarium specimens of indicator plants[J]. *Geochemical Exploration*, 1977, 7(77):49-57.
- [9] Baker A J M, Brooks R R. Terrestrial higher plants which hyperaccu-

- multate metallic elements; A review of their distribution ecology and phytochemistry[J]. *Biorecovery*, 1989, 1(2):81-126.
- [10] Borovicka J, Randa Z, Jelinek E, et al. Hyperaccumulation of silver by *Amanita strobiliformis* and related species of the section *Lepidella*[J]. *Mycological Research*, 2007, 111(11):1339-1344.
- [11] Stijve T, Vellinga E C, Hermann A. Arsenic accumulation in some higher fungi[J]. *Persoonia*, 1990, 14(2):161-166.
- [12] 程显好, 盖宇鹏, 孙慧涌, 等. 蛹虫草(*Cordyceps militaris*)对锌的耐性与富集特征[J]. 生态学报, 2010, 30(6):1449-1455.
CHENG Xian-hao, GAI Yu-peng, SUN Hui-yong, et al. Zinc tolerance and accumulation characteristics of *Cordyceps militaris*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6):1449-1455. (in Chinese)
- [13] Michelot D, Siobud E, Dore J C, et al. Update of metal content profiles in mushrooms: Toxicological implications and tentative approach to the mechanisms of bioaccumulation[J]. *Toxicon*, 1998, 36(12):1997-2012.
- [14] Vetter J. Data on arsenic and cadmium contents of some common mushrooms[J]. *Toxicon*, 1994, 32:11-15.
- [15] Kalac P, Burda J, Stakova I. Concentrations of lead, cadmium, mercury and copper in mushrooms in the vicinity of a lead smelter[J]. *Science of The Total Environment*, 1991, 105(6):109-119.
- [16] 安 蔚, 苏岩友, 杨志孝, 等. 富铬食用菌菌株的筛选及研究[J]. 泰山医学院学报, 2004, 25(1):39-41.
AN Wei, SU Yan-you, YANG Zhi-xiao, et al. The research into selection of edible fungi of high ability of chromium and nutritive value[J]. *Journal of Taishan Medical College*, 2004, 25(1):39-41. (in Chinese)
- [17] 杨志孝, 苏延友, 安 蔚. 灵芝富铬性能的研究[J]. 泰山医学院学报, 2005, 26(2):120-122.
YANG Zhi-xiao, SU Yan-you, AN Wei. Studies on the capability of *Ganoderma lucidum* rich in chromium[J]. *Journal of Taishan Medical College*, 2005, 26(2):120-122. (in Chinese)
- [18] 徐丽红, 陈俏彪, 叶长文, 等. 食用菌对培养基中有害重金属的吸收富集规律研究[J]. 农业环境科学学报, 2005, 24(6):42-47.
XU Li-hong, CHEN Qiao-biao, YE Chang-wen, et al. Regularity of heavy metal absorption and accumulation in the cultivated fungi[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2005, 24(6):42-47. (in Chinese)
- [19] Chen R, Zhou Z, Liu Y X, et al. Mycoremediation potential and tolerance responses of *Oudemansiella radicata* in cadmium pyrene co-contaminated soil[J]. *Soils and Sediments*, 2015, 15(5):1083-1093.
- [20] 雷敬敷, 杨德芬. 食用菌的重金属含量及食用菌对重金属富集作用的研究[J]. 中国食用菌, 1990, 9(6):14-17.
LEI Jing-fu, YANG De-fen. Studies on the content and accumulation of heavy metal in edible fungi[J]. *Edible Fungi of China*, 1990, 9(6):14-17. (in Chinese)
- [21] 施巧琴, 林 琳, 陈哲超, 等. 重金属在食用菌中的富集及对其生长代谢的影响[J]. 真菌学报, 1991, 10(4):301-311.
SHI Qiao-qin, LIN Lin, CHEN Zhe-chao, et al. Studies on the accumulation of heavy metals and their effect on the growth and metabolism in edible fungi[J]. *Acta Mycologica Sinica*, 1991, 10(4):301-311. (in Chinese)
- [22] 李维焕, 于兰兰, 程显好, 等. 两种大型真菌菌丝体对重金属的耐受和富集特性[J]. 生态学报, 2011, 31(5):1240-1248.
LI Wei-huan, YU Lan-lan, CHENG Xian-hao, et al. Growth tolerance and accumulation characteristics of the mycelia of two macrofungi species to heavy metals[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(5):1240-1248. (in Chinese)
- [23] 张 亮. 双孢蘑菇生长过程中硒与铅的相互作用[D]. 南京:南京农业大学, 2012.
ZHANG Liang. Study on the interaction between selenium and lead on the growth of *Agaricus bisporus*[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012. (in Chinese)
- [24] Chuang H W, Wang I W, Lin S Y, et al. Transcriptome analysis of cadmium response in *Ganoderma lucidum*[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2009, 293(2):205-213.
- [25] Li X Z, Wang Y J, Pan Y S. Mechanisms of Cd and Cr removal and tolerance by macrofungus *Pleurotus ostreatus* HAU-2[J]. *Hazardous Materials*, 2017, 330:1-8.
- [26] Bressa G, Cima L, Costa P. Bioaccumulation of Hg in the mushroom *Pleurotus ostreatus*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 1988, 16(2):85-89.
- [27] 刘洁玉, 谢宝贵. 利用食用菌菌丝处理重金属污染的初步研究[J]. 农业环境科学学报, 2005, 24(S1):48-51.
LIU Jie-yu, XIE Bao-gui. Effect of edible fungi on heavy metals pollution[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2005, 24(S1):48-51. (in Chinese)
- [28] 李开本, 陈体强, 徐 洁, 等. 巴西蘑菇富镉特性研究初报[J]. 食用菌学报, 1999, 6(1):55-57.
LI Kai-ben, CHEN Ti-qiang, XU Jie, et al. A primary study on the Cd-enrichment characteristics of *Agaricus blazei Murrill*[J]. *Acta Edulis Fungi*, 1999, 6(1):55-57. (in Chinese)
- [29] 张晓柠. 灵芝对四种重金属富集作用的研究[D]. 北京:中国协和医科大学, 2007.
ZHANG Xiao-ning. Studies on the effects of four heavy-metals bioaccumulation in *Ganoderma lucidum*[D]. Beijing: Peking Union Medical College, 2007. (in Chinese)
- [30] 黄建成, 应正河, 余应瑞, 等. 姬松茸对重金属的富集规律及控制技术研究[J]. 中国农学通报, 2007, 23(3):406-409.
HUANG Jian-cheng, YING Zheng-he, YU Ying-rui, et al. Accumulation rule of heavy metal and the controlling technique by *Agaricus blazei Murrill*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(3):406-409. (in Chinese)
- [31] 王小平, 李 婷, 李 柏. 姬松茸中 Cu, Zn, Ag, Cd 和 Hg 累积特性的初步研究[J]. 环境化学, 2009, 28(1):94-98.
WANG Xiao-ping, LI Ting, LI Bai. A preliminary study on accumulation characteristics of copper, zinc, silver, cadmium and mercury in *Agaricus blazei Murrill*[J]. *Environmental Chemistry*, 2009, 28(1):94-98. (in Chinese)
- [32] Kalac P, Svoboda L. A review of trace element concentrations in edible mushrooms[J]. *Food Chemistry*, 2000, 69(3):273-281.
- [33] Latiff L A, Daran A B M, Mohamed A B. Relative distribution of minerals in the pileus and stalk of some selected edible mushrooms[J]. *Food Chemistry*, 1996, 56(2):115-121.
- [34] Cocchi L, Vescovi L, Petrini L E, et al. Heavy metals in edible mushrooms in Italy[J]. *Food Chemistry*, 2006, 98(2):277-284.
- [35] Falandysse J, Darusiewicz D. Bioconcentration factors(BCF) of silver in wild *Agaricus campestris*[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 1995, 55(1):122-129.

- [36] 邢增涛,王晨光,潘迎捷,等.食用菌中重金属的研究进展[J].食用菌学报,2000,7(2):58-64.
XING Zeng-tao, WANG Chen-guang, PAN Ying-jie, et al. The progress in the research of the heavy-metal-elements contained in edible fungi[J]. *Acta Edulis Fungi*, 2000, 7(2):58-64. (in Chinese)
- [37] Melgar M J, Alonso J, Perelopez M, et al. Influence of some factors in toxicity and accumulation of cadmium from edible wild macrofungi in northwest Spain[J]. *Environ Sci Health*, 1998, 33(4):439-455.
- [38] Garcia M A, Alonso J, Fernandez M I, et al. Lead content in edible wild mushrooms in northwest Spain as indicator of environmental contamination[J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 1998, 34(4):330-335.
- [39] Das S K, Guha A K. Biosorption of chromium by *Termitomyces clypeatus*[J]. *Colloids and Surfaces Biointerface*, 2007, 60(1):46-54.
- [40] Xu H, Wong Y S, Tam N F Y. Surface complexation mechanism and modeling in Cr^{3+} biosorption by a microalgal isolate, *Chlorella miniata*[J]. *Colloid and Interface Science*, 2006, 303(2):365-371.
- [41] Sun B C, Yun Y S. Biosorption of cadmium by various types of dried sludge: An equilibrium study and investigation of mechanisms[J]. *Hazard Mater*, 2006, 138(2):378-383.
- [42] 吴涓,钟升,李玉成.黄孢原毛平革菌(*Phanerochaete chrysosporium*)对 Pb^{2+} 的生物吸附特性及吸附机理[J].环境科学研究,2010,23(6):754-761.
WU Juan, ZHONG Sheng, LI Yu-cheng. Biosorption characteristics and mechanism of Pb^{2+} by *Phanerochaete chrysosporium*[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2010, 23(6):754-761. (in Chinese)
- [43] 吴涓,李清彪.黄孢原毛平革菌吸附铅离子机理的研究[J].环境科学学报,2001,21(3):291-295.
WU Juan, LI Qing-biao. Study on mechanism of lead biosorption by *Phanerochaete chrysosporium*[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2001, 21(3):291-295. (in Chinese)
- [44] Pohong L, Zhao S, Kwokping H, et al. Chemical properties and antioxidant activity of exopolysaccharides from mycelial culture of *Cordyceps sinensis* fungus Cs-HK1[J]. *Food Chemistry*, 2009, 114(4):1251-1256.
- [45] Jarosz-Wilkolazka A, Gadd G M. Oxalate production by wood-rotting fungi growing in toxic metal amended medium[J]. *Chemosphere*, 2003, 52(3):541-547.
- [46] Machuca A, Napoleao D, Milagres A M F. Detection of metal-chelating compounds from wood-rotting *Trametes versicolor* and *Wolfiporia cocos*[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2001, 17(7):687-690.
- [47] Fogarty R V, Tobin J M. Fungal melanins and their interactions with metals[J]. *Enzyme and Microbial Technology*, 1996, 19(4):311-317.
- [48] Schnitzer M, Neyroud J A. Further investigations on the chemistry of fungal "humic acids"[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1975, 7(6):365-371.
- [49] Meuzelaar H L C, Haider K, Nagar B R, et al. Comparative studies of pyrolysis-mass spectra of melanins, model phenolic polymers, and humic acids[J]. *Geoderma*, 1977, 17(3):239-252.
- [50] Turnau K, Botton B, Dexheimer J, et al. Element distribution in mycelium of *Pisolithus arrhizus* treated with cadmium dust[J]. *Annals of Botany*, 1994, 74(4):137-142.
- [51] 黄擎,李维,郭相,等.重金属在食用菌中的富集研究进展[J].中国食用菌,2014,33(2):4-6.
HUANG Qing, LI Wei, GUO Xiang, et al. Research progress on accumulation of heavy metal in edible fungi[J]. *Edible Fungi of China*, 2014, 33(2):4-6. (in Chinese)
- [52] Severoglu Z, Sumer S, Yalcin B, et al. Trace metal levels in edible wild fungi[J]. *Environmental Science and Technology*, 2013, 10(2):295-304.
- [53] Zhu F, Qu L, Fan W, et al. Assessment of heavy metals in some wild edible mushrooms collected from Yunnan province, China[J]. *Environmental Monitoring Assessment*, 2011, 179(1-4):191-199.
- [54] Soylak M, Saracoglu S, Tuzen M, et al. Determination of trace metals in mushroom samples from Kayseri, Turkey[J]. *Food Chemistry*, 2005, 92(4):649-652.
- [55] Tuzen M, Sesli E, Soylak M. Trace element levels of mushroom species from East Black Sea region of Turkey[J]. *Food Control*, 2007, 18(7):806-810.
- [56] Bolchi A, Ruotolo R, Marchini G, et al. Genome-wide inventory of metal homeostasis-related gene products including a functional phytochelatin synthase in the hypogeous mycorrhizal fungus *Tuber melanosporum*[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2011, 48(6):573-584.
- [57] Romeroy-Isart N, Vasak M. Advances in the structure and chemistry of metallothioneins[J]. *Inorganic Biochemistry*, 2002, 88(4):388-396.
- [58] Grill E, Winnacker E L, Zenk M H. Phytochelatin, a class of heavy-metal-binding peptides from plants, are functionally analogous to metallothioneins[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1987, 84(2):439-443.
- [59] Yasuhiro N, Sigeru N, Yoshio O, et al. Amino acids and peptides. XXVI. Synthesis of *Agaricus bisporus* metallothionein and related peptides and examination of their heavy metal-binding properties[J]. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, 1990, 38(8):2112-2117.
- [60] Grill E, Löffler S, Winnacker E L, et al. Phytochelatin, the heavy-metal-binding peptides of plants, are synthesized from glutathione by a specific γ -glutamylcysteine dipeptidyl transpeptidase (phytochelatin synthase)[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1989, 86(18):6838-6842.
- [61] Katerina H, Michaela M, Petra Z, et al. Characterization of three distinct metallothionein genes of the Ag-hyperaccumulating ectomycorrhizal fungus *Amanita strobiliformis*[J]. *Fungal Biology*, 2016, 120(3):358-369.
- [62] Reddy M S, Prasanna L, Marmesse R, et al. Differential expression of metallothioneins in response to heavy metals and their involvement in metal tolerance in the symbiotic basidiomycete *Laccaria bicolor*[J]. *Microbiology*, 2014, 160(10):2235-2242.
- [63] Liu S H, Zeng G M, Niu Q Y, et al. Bioremediation mechanisms of combined pollution of PAHs and heavy metals by bacteria and fungi: A mini review[J]. *Bioresour Technol*, 2017, 224:25-33.
- [64] Zhang W, Hu Y, Cao Y, et al. Tolerance of lead by the fruiting body of *Oudemansiella radicata*[J]. *Chemosphere*, 2012, 88(4):467-475.
- [65] Yen J L, Su N Y, Kaiser P. The yeast ubiquitin ligase SCF^{Met30} regulates heavy metal response[J]. *Molecular Biology of the Cell*, 2005, 16(4):1872-1882.
- [66] Kaiser P, Su N Y, Yen J L, et al. The yeast ubiquitin ligase SCF^{Met30}: Connecting environmental and intracellular conditions to cell division[J]. *Cell Division*, 2006, 1(1):16-24.
- [67] Hwang G W, Furuchi T, Naganuma A. Ubiquitin conjugating enzyme Cdc34 mediates cadmium resistance in budding yeast through ubiquitination of the transcription factor Met4[J]. *Biochemical Biophysical Re-*

- search Communication, 2007, 363(3): 873-878.
- [68] Xie C J, Hu L J, Yang Y Z, et al. Accumulation and tolerance to cadmium heavy metal ions and induction of 14-3-3 gene expression in response to cadmium exposure in *Coprinus atramentarius*[J]. *Microbiological Research*, 2017, 196: 1-6.
- [69] 魏运民, 李巧玲, 胡留杰, 等. 墨汁鬼伞对重金属铅离子的耐受与富集作用及其在铅离子胁迫下的差异表达蛋白鉴定[J]. 环境科学学报, 2016, 36(6): 1998-2004.
WEI Yun-min, LI Qiao-ling, HU Liu-jie, et al. Lead tolerance and accumulation in *Coprinus atramentarius* and identification of differential expression proteins under lead stress[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2016, 36(6): 1998-2004. (in Chinese)
- [70] Owen J R, Morris C A, Nicolaus B, et al. Induction of expression of a 14-3-3 gene in response to copper exposure in the marine alga, *Fucus vesiculosus*[J]. *Ecotoxicology*, 2012, 21(1): 124-138.
- [71] Klychnikov O I, Li K W, Lill H, et al. The V-ATPase from etiolated barley (*Hordeum vulgare* L.) shoots is activated by blue light and interacts with 14-3-3 proteins[J]. *Exp Bot*, 2007, 58(5): 1013-1023.
- [72] Chen Q, Kan Q, Wang P, et al. Phosphorylation and interaction with the 14-3-3 protein of the plasma membrane H⁺-ATPase are involved in the regulation of magnesium-mediated increases in aluminum-induced citrate exudation in broad bean (*Vicia faba* L.)[J]. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56(6): 1144-1153.
- [73] Garcia M A, Alonso J, Fernandez M I, et al. Lead content in edible wild mushrooms in northwest Spain as indicator of environmental contamination[J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 1998, 34(4): 330-335.
- [74] Van L T, Duy T L. Linhchi mushrooms as biological monitors for ¹³⁷Cs pollution[J]. *Radioanalytical and Nuclear Chemistry*, 1991, 155(6): 451-458.
- [75] 王德芝, 魏秋玉. 稻田套种食用菌高产配套技术研究[J]. 中国农学通报. 2005, 21(8): 143-145.
WANG De-zhi, WEI Qiu-yu. Study on high yield coordinated technology of interplant about edible fungi with rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(8): 143-145. (in Chinese)
- [76] 王军涛, 尹睿, 林先贵, 等. 番茄地套作蘑菇对土壤肥力和生物活性的影响[J]. 2012, 43(3): 627-630.
WANG Jun-tao, YIN Rui, LIN Xian-gui, et al. Effects of intercropping mushroom on the fertility and biological activity in a fluvo-aquic soil for planting tomato[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2012, 43(3): 627-630. (in Chinese)
- [77] 付玉红, 王先娥, 王克. 玉米地套种平菇高产技术研究[J]. 山西农业科学, 1998, 26(1): 74-75.
FU Yu-hong, WANG Xian-e, WANG Ke. A high-yielding technique of interplanting mushroom in maize field[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 1998, 26(1): 74-75. (in Chinese)
- [78] 张财先, 袁明新. 玉米田套种草菇高产稳产栽培技术[J]. 农村科技开发, 1998(7): 23.
ZHANG Cai-xian, YUAN Ming-xin. A high-yielding technique of interplanting *Volvariella volvacea* in maize field[J]. *Rural Science and Technology Development*, 1998(7): 23. (in Chinese)
- [79] Li H, Zhang X, Liu X, et al. Effect of rhizodeposition on alterations of soil structure and microbial community in pyrene-lead co-contaminated soils[J]. *Environmental Earth Sciences*, 2016, 75(2): 169-177.
- [80] García-delgado C, Yunta F, Eymar E. Bioremediation of multi-polluted soil by spent mushroom (*Agaricus bisporus*) substrate: Polycyclic aromatic hydrocarbons degradation and Pb availability[J]. *Journal of Hazard Materials*, 2015, 300: 281-288.
- [81] Nakamura J, Miyashiro S, Hirose Y. Modes of flocculation of yeast cells with flocculant produced by *Aspergillus sojae* AJ7002[J]. *Agricultural and Biological Chemistry*, 1976, 40(8): 1565-1571.
- [82] 潘素娟, 何玉凤, 李刚, 等. 生物大分子絮凝剂 BF SVI-SD 的絮凝性能[J]. 水处理技术, 2008, 34(8): 38-41.
PAN Su-juan, HE Yu-feng, LI Gang, et al. Study on the flocculating properties of biopolymeric flocculant BF SVI-SD[J]. *Technology of Water Treatment*, 2008, 34(8): 38-41. (in Chinese)
- [83] García-delgado C, Alonsoizquierdo M, Gonzalezizquierdo M. Purification of polluted water with spent mushroom (*Agaricus bisporus*) substrate: From agricultural waste to biosorbent of phenanthrene, Cd and Pb[J]. *Environmental Technology*, 2017, 38(13-14): 1792-1799.
- [84] 江枝和, 卢翠香, 肖淑霞, 等. 硒钼复合作用对巴西蘑菇产量、重金属和各类氨基酸含量的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20(6): 1011-1015.
JIANG Zhi-he, LU Cui-xiang, XIAO Shu-xia, et al. Effects of Se and La on the yield of *Agaricus brasiliensis* and its heavy metal and amino acid contents[J]. *Chin Appl Environ Biol*, 2014, 20(6): 1011-1015. (in Chinese)
- [85] 翁伯琦, 江枝和, 肖淑霞, 等. 姬松茸 ⁶⁰Co 辐射新菌株 J3 营养成分与农药残留分析[J]. 农业环境科学学报, 2011, 30(2): 244-248.
WENG Bo-qi, JIANG Zhi-he, XIAO Shu-xia, et al. Analysis on nutrients and pesticide residues in strain J3 *Agaricus blazei* Murill irradiated by ⁶⁰Co[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2011, 30(2): 244-248. (in Chinese)
- [86] 刘朋虎, 江枝和, 雷锦桂, 等. 姬松茸新品种 ‘福姬 5 号’[J]. 园艺学报, 2014, 41(4): 807-808.
LIU Peng-hu, JIANG Zhi-he, LEI Jin-gui, et al. A novel *Agaricus blazei* cultivar ‘Fuji 5’[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(4): 807-808. (in Chinese)
- [87] 刘朋虎, 江枝和, 雷锦桂, 等. ⁶⁰Co 与紫外复合诱变选育姬松茸新品种—福姬 77[J]. 核农学报, 2014, 28(3): 365-370.
LIU Peng-hu, JIANG Zhi-he, LEI Jin-gui, et al. Breeding of a new variety of *Agaricus blazei* ‘Fuji 77’ by ⁶⁰Co combining with UV mutagenesis[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2014, 28(3): 365-370. (in Chinese)
- [88] 杨小红, 陈慧君, 李俊, 等. 不同品种平菇对 4 种重金属的吸收富集与安全限量值研究[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(5): 868-874.
YANG Xiao-hong, CHEN Hui-jun, LI Jun, et al. Bioaccumulation of four kinds of heavy metals in different varieties of *Pleurotus* spp. and safety limits in culture substrate[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2014, 33(5): 868-874. (in Chinese)
- [89] 萧晋川, 陈苗苗, 郭尚. 北方地区冬季日光温室地栽灵芝技术研究[J]. 山西农业科学, 2014, 42(7): 704-707.
XIAO Jin-chuan, CHEN Miao-miao, GUO Shang. Study on the soil covered culture technology of *Ganoderma lucidum* in northern China sunlight greenhouse in winter[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2014, 42(7): 704-707. (in Chinese)