生物技术通报
· 研究报告 · BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2026, 42(10):257-268

丛枝菌根真菌共生对黄芪幼苗促生机理研究

刘红军[1] 张胜[1] 杨卫平[1] 卢庚龙[1] 白雨果[1] 李婉迪[1] 牛景萍[1,2] 梁建萍[1,2*] 石志勇[1,2*]

（1.山西农业大学生命科学学院,太谷 030801；2.山西农业大学中兽医药现代化山西省重点实验室,太原 030006）

摘 要:【目的】探究摩西球囊霉（*Glomus mosseae*）接种对黄芪的促生作用及其内在机制。【方法】设未接种摩西球囊霉菌剂的CK组与接种摩西球囊霉菌剂的AMF组。栽培后，在黄芪快速生长期采集样本，测定摩西球囊霉对黄芪根的侵染率，以及株高、根长、主根直径、鲜干重等生长指标；利用RNA-Seq筛选不同处理的差异表达基因（DEGs），进一步分析不同处理对黄芪基因表达和分子机制的影响。【结果】接种摩西球囊霉促进了黄芪的生长发育。其中侧根数提升100%、株高提升42.01%、主根直径提升50%、地上部分鲜重提升37.84%、地下部分鲜重提升97.67%、地上部分干重提升75.36%、地下部分干重提升100%，根长因盆栽空间受限无显著差异。且摩西球囊霉对黄芪的侵染率达91.26%，形成稳定共生关系。转录组共筛选出584个DEGs，主要富集于苯丙烷生物合成、异黄酮生物合成及植物激素信号转导通路，bHLH、ERF等转录因子在通路中发挥核心调控作用。【结论】摩西球囊霉可通过植物激素信号调控关键次生代谢，优化黄芪根系发育，促进黄芪生长。

关键词： 丛枝菌根真菌；黄芪；互作关系；生长指标；促生效应；转录组

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2025-1317

Mechanisms of Arbuscular Mycorrhizal Fungal Symbiosis in Promoting Growth of Astragalus Seedlings

LIU Hong-jun[1] ZHANG sheng[1] YANG Wei-ping[1] LU Geng-long[1] BAI Yu-guo[1] LI Wan-di[1] NIU Jing-ping[1,2] LIANG Jian-ping[1,2*] SHI Zhi-yong[1,2*]

（1. *College of Life Sciences, Shanxi Agricultural University, Taigu* 030801; 2. *Shanxi Key Laboratory of Chinese Veterinary Medicine Modernization, Shanxi Agricultural University, Taiyuan* 030006）

Abstract: 【Objective】 To explore the growth-promoting effect and mechanism of *Glomus mosseae* inoculation on *A. mongholicus*. 【Method】 The experiment included two groups: a control group (CK) without *Glomus mosseae* and an AMF group inoculated with *G. mosseae*. After cultivation, samples were collected during the rapid growth period of *A. mongholicus*. The root colonization rate of *G. mosseae*, as well as growth parameters including plant height, root length, taproot diameter, and fresh and dry weights, were measured. RNA-Seq technology was used to analyze differentially expressed genes (DEGs) between treatments to further explore the effects on gene expression and molecular mechanisms in *A. mongholicus*. 【Result】 Inoculation with *Glomus mosseae* promoted the growth and development of *A. mongholicus*. Specifically, the number of lateral roots increased by 100%, plant height by 42.01%, taproot diameter by 50%, fresh weight of aboveground parts by 37.84%, fresh weight of belowground parts by 97.67%, dry weight of aboveground parts by 75.36%, and dry weight of belowground parts by 100%. No significant difference was observed in root length due to limited pot space. The root colonization rate of *G. mosseae* on *A. mongholicus* reached 91.26%, indicating the formation of a stable symbiotic relationship. A total of 584 DEGs were identified from the transcriptome data. Functional enrichment analysis showed that these DEGs were mainly enriched in the biosynthesis pathways of phenylpropanoids and isoflavonoids, as well as the plant hormone signal transduction pathway. Transcription factors such as bHLH and ERF played central regulatory roles in these pathways.

收稿日期： 2025-12-04

基金项目： 山西省科技重大专项计划“揭榜挂帅”项目（202401140601020），山西省科技成果转化引导专项（202304021301059），山西省现代农业中药材产业技术体系建设专项（2026-ZYC09），中兽医药现代化山西省重点实验室开放课题项目（SXKL2025006）

*通信作者： 梁建萍 liangjp@sxau.edu.cn，石志勇 shizy@sxau.edu.cn

【Conclusion】*Glomus mosseae* can regulate key secondary metabolic processes through plant hormone signals, optimize root development, and thereby promote the growth of *A. mongholicus*.

Keywords: Arbuscular mycorrhizal fungi; *Astragalus membranaceus*; interaction; growth indicators; promoting effect; transcriptome

黄芪（*Astragalus membranaceus*）隶属于豆科黄芪属，是一种多年生草本植物，其核心品类主要包括蒙古黄芪与膜荚黄芪两类[1]。其中，蒙古黄芪是山西省极具代表性的道地药材，富含黄芪多糖、黄芪甲苷、毛蕊异黄酮等多种活性化合物[2]。现代研究表明，这类成分赋予了黄芪诸多药用价值，例如能够清除体内氧化物质、对抗心肌缺血症状、辅助调节血压、发挥镇痛作用，同时还能有效增强机体自身的免疫功能[3-4]。

位于山西省浑源县的恒山山脉是蒙古黄芪的核心产区之一，该区域的黄芪生产主要采用野生和仿野生种植模式[5-6]。仿野生黄芪栽培周期长，长期的人种天养种植模式导致土壤可利用营养元素流失，黄芪产量和质量参差不齐，成为制约山西黄芪产业可持续发展的重要因素之一[7]。在此背景下，利用微生物菌剂改善根际微生态、强化养分循环，已被证实是药用植物生态栽培中极具潜力的调控策略[8-11]。其中，丛枝菌根真菌（arbuscular mycorrhizal fungi, AMF）因其独特的生态功能而备受关注。AMF是土壤微生物群落中的关键成员，可以与陆地生态系统80%以上的高等植物形成共生体系[12]。现有研究表明，不同AMF类群对宿主植物的亲和力存在显著差异，呈现出宿主偏好性特征[13]。其独特的宿主根内丛枝结构，和在地下形成的庞大菌丝网络，将植物与土壤环境紧密连接起来。丛枝菌根真菌与植物共生有利于植物生长，包括增加植物对水分和矿质元素的吸收[14-15]，提高植物对生物胁迫（害虫、细菌和真菌）和非生物胁迫（干旱、盐和重金属）的抗性[16-19]。同时丛枝菌根真菌招募土壤中的有益微生物，改善土壤微生物群落，调节土壤理化性质从而促进植物生长[15, 20]。尽管AMF的促生效应已在多种植物中得到验证，但对于AMF促进黄芪生长的植物体内机制变化尚未深入研究。

本研究以山西道地药材蒙古黄芪为对象，针对其仿野生种植中土壤肥力下降、产量与品质不稳的产业问题，探究摩西球囊霉（*G. mosseae*）对黄芪生长的促进效果，结合表型测定与转录组分析，研究摩西球囊霉对黄芪促生的分子机制，为蒙古黄芪仿野生栽培提供高效微生物菌剂和理论支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

试验所用黄芪种子均来自山西省浑源县，摩西球囊霉（*G. mosseae*）菌株筛选于山西省大同市浑源县野生或仿野生黄芪根际土壤。将摩西球囊霉（*G. mosseae*）菌株接种于生长1周的高粱和苜蓿根部，温室单孢培养3个月，之后将高粱和苜蓿根部粉碎，得到含有AMF的固体接种物粉末。将经过121 ℃高压灭菌处理沙土与含有AMF的粉末按3∶1（w∶w）比例充分搅拌混合均匀，随后播种消毒后的高粱和苜蓿种子，在温室、盆栽条件下扩大繁殖。3个月后检测侵染率，去掉地上部分，将根部与基质一起粉碎，获得AMF菌剂以供后续试验使用，阴凉处风干，4 ℃保存。

1.2 方法

1.2.1 盆栽实验 选取颗粒饱满状态一致的黄芪种子，经2%次氯酸钠消毒后，30 ℃水浴3 h，避光萌发1-2 d。土壤选择沙土、园土和蛭石等比例混合，经120 ℃、121 kPa灭菌处理2 h。选取萌发一致的黄芪种子种植于直径15 cm、高12 cm的花盆中。对照（CK）为未添加摩西球囊霉（*G. mosseae*）菌剂土壤，AMF处理为添加摩西球囊霉（*G. mosseae*）菌剂（质量比10%）。每个处理10盆。培养箱温度25 ℃、光照16 h/黑暗8 h。

1.2.2 菌根侵染率测定 菌根侵染率参照Bohrer等[21]方法测定。选取1 cm左右的新鲜根段，于10% KOH溶液高温消煮脱色20 min，2% HCl酸化5 min，0.05%台盼蓝乳酸甘油溶液（乳酸∶甘油∶水=1∶1∶1）高温染色30 min，最终置于乳酸甘油溶液（乳酸∶甘油∶水=1∶1∶1）脱色过夜，显微镜下用十字交叉法观察染色根段[22]，记录交叉点上菌丝、泡囊、丛枝等数据。菌根侵染率计算公式：菌根侵染率（%）=（根段总交叉点数-无侵染交叉

点数）/根段总交叉点数×100%。

1.2.3　黄芪生长指标的测定　盆栽生长90 d后，剔除长势不一致的植株，挑选30株黄芪进行株高、根长、主根直径、鲜重、干重以及侧根数测定。

1.2.4　黄芪根部RNA提取、文库构建和测序　对黄芪根部组织样本采用Trizol法提取总RNA，对提取产物的纯度及浓度利用NanoDrop 2000进行测定。采用1%琼脂糖凝胶电泳和Agilent 5300生物分析仪联合检测RNA完整性。将符合质量的RNA样品委托上海美吉生物技术有限公司完成转录组文库的构建工作，采用Illumina NovaSeq 6000测序平台测序。对下机数据使用FASTP（v0.19.5）进行质量评估和预处理，包括接头序列切除、低质量reads（质量值Q<20）剔除及含N比例过高（>5%）序列的过滤，最终得到高质量clean reads用于后续分析。

1.2.5　测序组装及差异基因表达分析　采用HISAT2（v2.1.0）将clean reads与黄芪参考基因组进行序列比对。通过TransRate（v1.0.3）和BUSCO（v3.0.2）两种方法对组装结果进行质量评估。基于RSEM（v1.3.3）软件进行基因表达水平的定量分析，以TPM（Transcripts Per Million）作为表达量的标准化指标。针对CK与AMF之间的差异表达基因采用DESeq2（v1.26.0）进行筛选，设置筛选条件为$|\log_2FC|\geq1$且校正后P值<0.05。利用GO数据库和KEGG数据库对筛选出的差异表达基因进行功能注释和富集分析。

1.2.6　转录组数据验证　以黄芪根样本提取的总RNA为模板，使用MonScriptTM RTIII Super All-in-One Mix with dsDNase（Monad Biotech）进行反转录反应，合成cDNA链。利用Primer Premier 5软件设计特异性定量PCR引物（附表1），选取*Am18S*基因作为内参基因进行表达量归一化。实时荧光定量PCR扩增体系总体积为20 μL，反应条件：95 ℃预变性30 s；95 ℃变性10 s，60 ℃退火延伸30 s，40个循环。采用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法测定每个基因的相对表达量[23]。

2　结果

2.1　接种AMF后黄芪的生长和生理反应

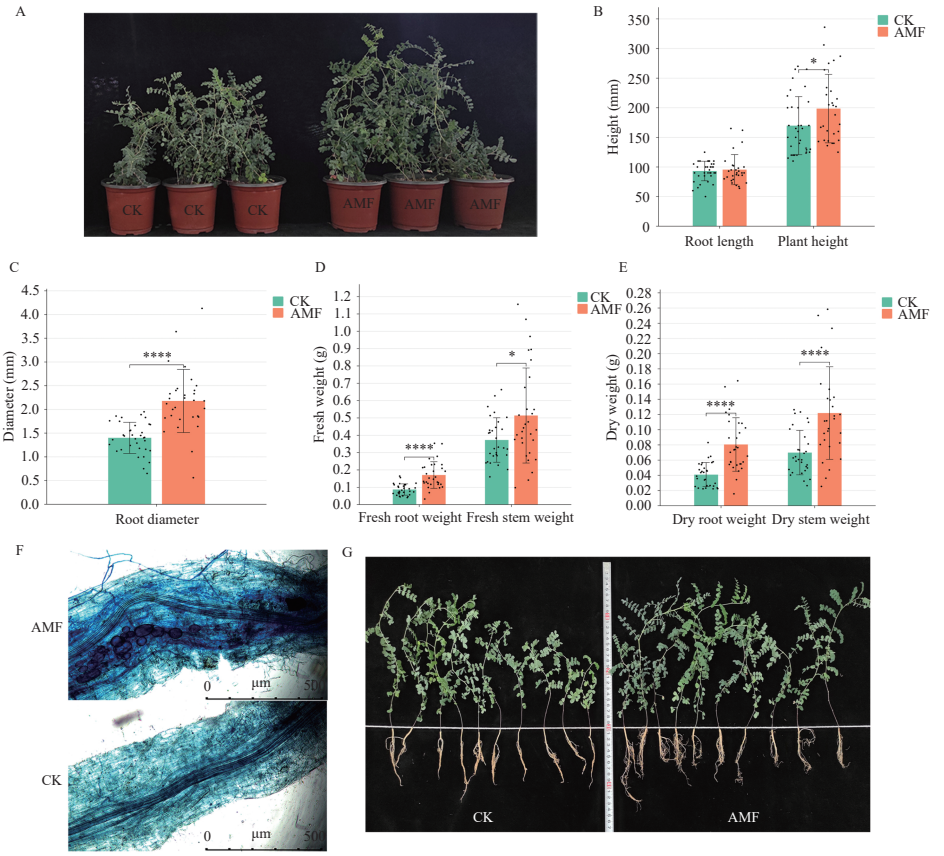
接种AMF 90 d后，接菌黄芪平均株高为19.8 cm，显著高于未接菌植株的16.9 cm（图1-A, B）。接菌与未接菌植株根系平均长度分别为9.5 cm和9.3 cm，差异较小，可能与盆栽条件下根系生长空间受限有关（图1-B）。接菌植株主根平均直径为2.1 mm，显著粗于未接菌植株（1.4 mm）（图1-C）。接菌植株地下、地上鲜重分别为0.17 g和0.53 g，显著高于未接菌植株的0.08 g和0.41 g（图1-D），且地下干重与地上干重的比值亦存在显著差异（图1-E）。同时，AMF与黄芪之间存在良好的共生关系（图1-F），侵染率达91.26%；CK组没有侵染情况出现。此外，接菌黄芪侧根数平均为10，未接菌侧根数为5，接种AMF 90 d后侧根数显著增加（图1-G）。结果表明，AMF接种能够有效促进黄芪幼苗期根、茎的生长以及侧根的发育。

2.2　接种AMF对黄芪基因表达的影响

采集6份接种AMF 90 d的黄芪和未接菌黄芪根样品进行转录组测序分析，得到40.77 Gb的有效测序数据（clean data）。经质量评估，每个样品的有效数据量均超过6.47 Gb，Q30质量值碱基占比均在96.56%以上（附表2）。共鉴定出40 227个表达基因。在这些基因中，已有注释信息的已知基因25 087个，通过组装新预测得到的未知基因15 140个。鉴定得到表达的转录本总数为61 829个，其中包含已知注释的转录本24 205个，以及新转录本37 624个。组内重复性较好，PCA分析显示接种和未接种之间存在较显著的转录差异性（图2-A）。基于表达量定量数据，采用DESeq2进行组间差异基因分析，设置筛选阈值为：差异倍数的绝对值$|\log_2FC|>=1$，同时P_{adjust}<0.05。获得两组间差异表达的基因，结果显示，有584个差异表达基因（DEGs），其中上调320个，下调267个（图2-B）。

2.3　AMF共生黄芪根差异表达基因功能注释分析

为深入解析黄芪根部584个差异表达基因（DEGs）的生物学功能特征，本研究对差异表达基因分别进行了GO功能注释和KEGG通路注释分析。GO功能注释分析结果显示（图3-A）：差异表达基因在生物学过程（biological process）类别中，主要富集于细胞过程（cellular process）和代谢过程（metabolic process）；在细胞组分（cellular component）类别中，细胞解剖实体（cellular anatomical entity）和含蛋白质复合物（protein-containing complex）为主要富集对象；而在分子功能（molecular function）类别中，则为结合功能（binding）和催化活性（catalytic activ-



A、G:植株生长90 d后菌根和非菌根植物表型。B–E:植株生长90 d后菌根和非菌根植物的根长、株高、主根直径、地下部分和地上部分鲜重和干重。F:接种和未接种90 d后植物根系染色。*P<0.05,****P<0.000 1

A, G: Phenotypic characteristics of mycorrhizal and non-mycorrhizal plants after 90 days of growth. B–E: Root length, plant height, taproot diameter, and fresh and dry weights of belowground and aboveground parts of mycorrhizal and non-mycorrhizal plants after 90 days of growth. F: Root staining of inoculated and non-inoculated plants after 90 days. *P<0.05. ****P<0.000 1

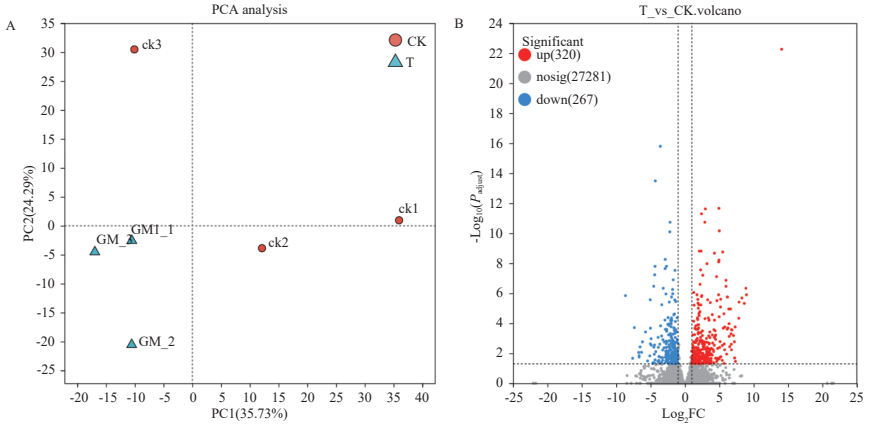
图1 AMF接种处理对黄芪生长发育的影响

Fig. 1 The influence of AMF inoculation treatment on growth and development of *Astragalus membranaceus*

ity)。KEGG功能注释分析结果表明(图3-B):碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)基因数量超过25,是代谢(metabolism)类中基因最富集的通路。遗传信息处理(genetic information processing)类中折叠、分选与降解(folding, sorting and degradation)基因数量约15;复制与修复(replication and repair)基因数量约10。信号转导(signal transduction)是环境信息处理(environmental information processing)类中基因最富集的通路,说明差异基因大量参与细胞信号传递。运输与分解代谢(transport and catabolism)和细胞运动(cell motility)是细胞过程(cellular processes)类主要富集通路。

2.4 AMF共生黄芪根差异表达基因KEGG富集分析

对584个差异表达基因(DEGs)的KEGG功能富集分析结果显示(图4),苯丙烷生物合成(phenylpropanoid biosynthesis)、DNA复制(DNA replication)、异黄酮生物合成(isoflavonoid biosynthesis)、ATP依赖性染色质重塑(ATP-dependent chromatin remodeling)、植物激素信号转导(plant hormone signal transduction)、叶酸生物合成(folate biosynthesis)、丙酮酸代谢(pyruvate metabolism)、脂肪酸降解(fatty acid degradation)、角质素、软木脂和蜡质生物合成(cutin, suberine and wax biosynthesis)及ABC转运器(ABC transporters)。其中苯丙烷生物合成通路、异黄

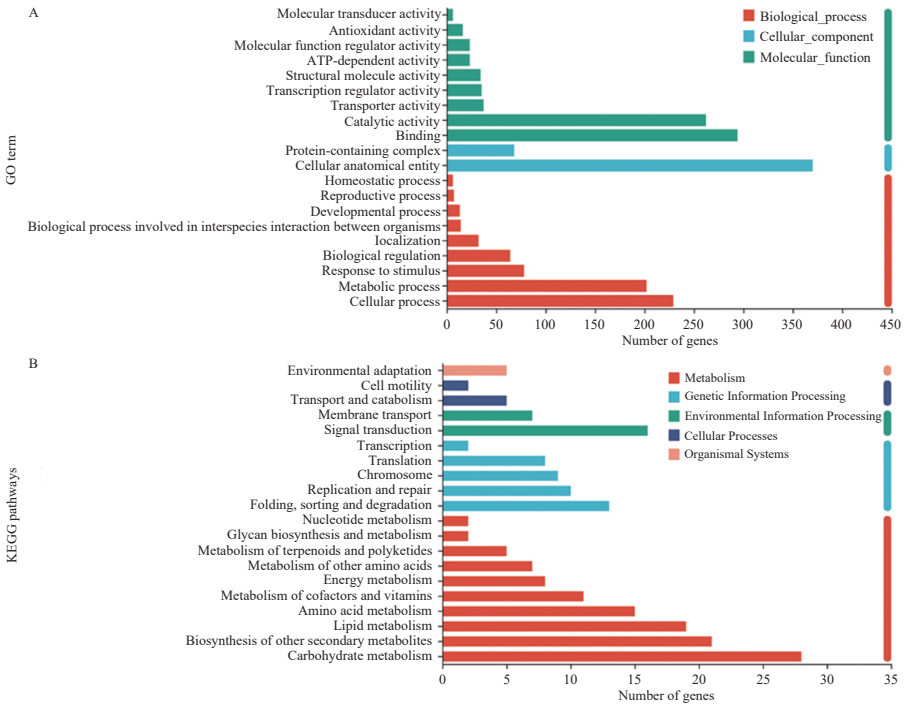


A：各样本间PCA分析；B：AMF与CK比较分析得出的差异基因，筛选阈值参照$|\log_2FC|>=1$ & $P_{adjust}<0.05$。上调基因320个，以红色标注；下调基因267个，以蓝色标注

A: PCA analysis among samples. B: Differentially expressed genes identified by comparative analysis between AMF and CK groups, with screening thresholds set as $|\log_2FC|\geq1$ & $P_{adjust}<0.05$. A total of 320 up-regulated genes are marked in red, and 267 down-regulated genes are marked in blue

图2　转录组数据PCA分析与差异基因火山图

Fig. 2　PCA analysis and volcano plot of differentially expressed genes of transcriptome data



A：GO功能注释；B：KEGG功能注释

A: GO functional annotation; B: KEGG functional annotation

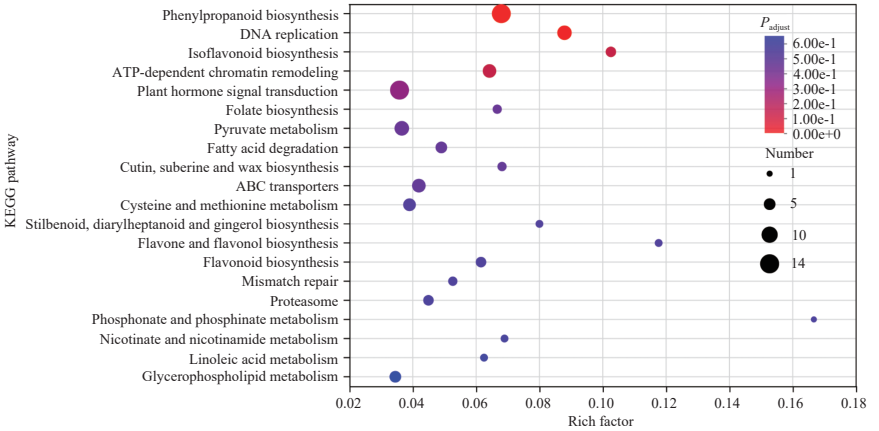
图3　差异表达基因功能注释

Fig. 3　Functional annotation of differentially expressed genes

酮生物合成通路与植物激素信号转导通路，均属于与植物生长发育及次生代谢过程密切相关的核心通路。

2.5　苯丙烷生物合成通路

苯丙烷生物合成通路是植物中一条重要的次生



横坐标指通路中富集的差异基因占总差异基因的比例,纵坐标指富集的KEGG通路

The *x*-axis indicates to the number of pathway-specific DEGs divided by the total number of DEGs, the *y*-axis represents the KEGG pathways

图4 差异基因KEGG通路富集分析

Fig. 4 KEGG pathway enrichment of DEGs

代谢途径，对植物生长有多方面的影响。KEGG富集分析结果表明，苯丙烷生物合成通路富集结果在统计学上极为显著，差异基因在苯丙烷生物合成通路中的聚集不是随机现象。本研究挑选并绘制出富集在苯丙烷生物合成通路中的DEGs观察其表达状况（图5）。苯丙氨酸→肉桂酸：由PAL（苯丙氨酸解氨酶）催化，这是苯丙烷代谢的限速步骤，将苯丙氨酸脱氨转化为肉桂酸；肉桂酸→肉桂酰-CoA：由CYP73A（肉桂酸-4-羟化酶的同源酶类）催化，使肉桂酸活化成肉桂酰-CoA，进入后续分支代谢；CAD6（肉桂醇脱氢酶6）将p-香豆酰-CoA还原为p-香豆醇，是H型木质素（对羟基苯木质素）的直接前体，可进一步参与黄酮、木质素的合成；同时CAD6还参与咖啡酰-CoA向咖啡醇的转化；最终生成G型木质素前体。PER家族酶（过氧化物酶类，如PER51/PER5等）参与羟基化、氧化反应；ALDH2（醛脱氢酶2）催化中间代谢物的氧化，最终生成S型木质素前体芥子醇（紫丁香基木质素）。

2.6 异黄酮生物合成通路

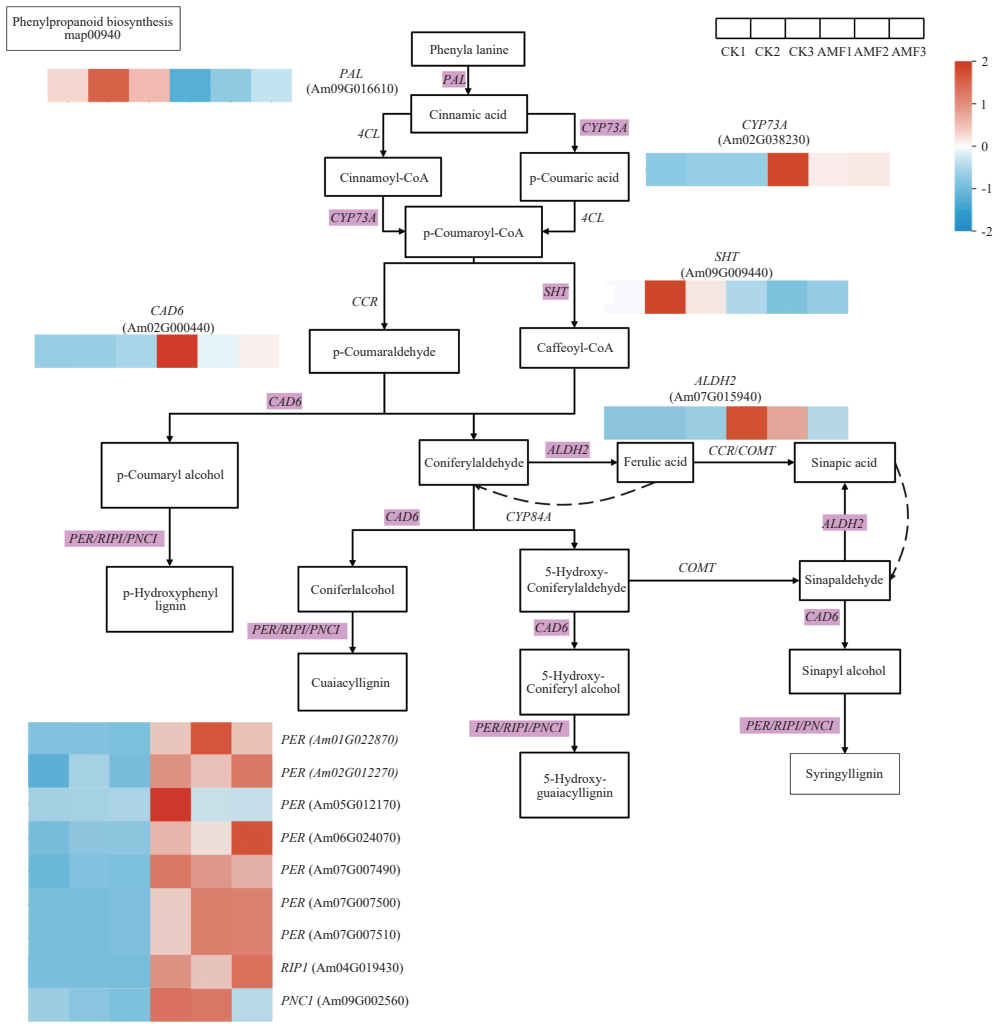
异黄酮生物合成通路是植物次生代谢的核心通路之一。KEGG结果表明4个DEGs在异黄酮生物合成中富集（图6）。*CYP81E1/E7*属于细胞色素P450酶家族，催化异黄酮的2′-羟基化反应，是异黄酮结构修饰的关键步骤；PTS（紫檀烷合成酶）催化环化反应，转化为Medicarpin的前体，最终生成Medicarpin。

2.7 植物激素信号转导通路

植物激素信号转导是植物通过一系列分子机制，感知激素信号并将其转化为细胞内反应，从而调控生长发育、应对环境胁迫等生命活动的过程。不同植物激素的信号转导通路精准调控植物的各个生长阶段。KEGG结果表明有14个DEGs在植物激素信号转导通路中富集（图7）。其中，生长素（auxin）信号转导通路，基因*IAA26-1*、*IAA26-2*、*IAA27*、*SAUR*下调，基因*GH3*上调；细胞分裂素（cytokinin）信号转导通路，基因*ARR-A*显著上调；脱落酸（abscisic acid）信号转导中，基因*SNRK2*显著下降；茉莉酸（jasmonic acid）信号转导通路，基因*COI-1*、*TIFY10B*显著下调；水杨酸（salicylic acid）信号转导通路，基因*PR1-1*、*PR1-2*、*At2g1*显著上调。

2.8 转录因子与差异基因的调控网络

基于苯丙烷生物合成、异黄酮生物合成和植物激素信号转导通路中的32个DEGs筛选出11个转录因子家族（图8-A），其中有多个基因对应同一转录因子，也有多个转录因子调控同一基因现象存在。苯丙烷生物合成通路中bHLH、MYB家族包含的DEG数量为4个；其次是ERF、NAC、WRKY家族，均包含2个；最后是TCP家族包含1个差异基因。异黄酮生物合成通路中bHLH家族中包含的DEGs数量为2个；ERF家族包含1个。植物激素信号转导通路中bHLH、ERF、FAR1家族中包含的DEGs数量为6个；其次是



PAL：苯丙氨酸解氨酶；*CYP73A*：肉桂酸-4-羟化酶；*4CL*：4-香豆酸辅酶A连接酶；*SHT*：5-羟色胺N-羟基肉桂酰基转移酶；*CCR*：肉桂酰辅酶A还原酶；*CAD6*：肉桂醇脱氢酶6；*PER/RIP1/PNC1*：过氧化物酶类；*ALDH2*：醛脱氢酶2。紫色标注的基因为差异表达基因并附带表达量热图

PAL: Phenylalanine ammonia-lyase; *CYP73A*: Cinnamate-4-hydroxylase; *4CL*: 4-coumarate: CoA ligase; *SHT*: Serotonin N-hydroxycinnamoyltransferase; *CCR*: Cinnamoyl-CoA reductase; *CAD6*: Cinnamyl alcohol dehydrogenase 6; *PER/RIP1/PNC1*: Peroxidases; *ALDH2*: Aldehyde dehydrogenase 2. Genes marked in purple are differentially expressed genes, accompanied by a gene expression heatmap

图5　苯丙烷生物合成通路

Fig. 5　Phenylpropanoid biosynthesis pathway

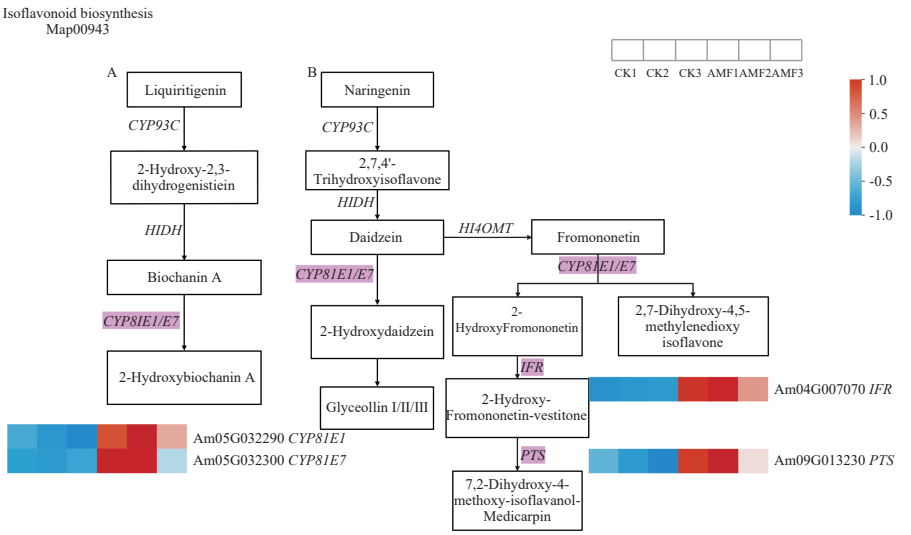
bZIP家族，包含4个DEGs；TCP、BBR-BPC、Dof家族均包含2个DEGs；NAC、MYB、CAMTA家族包含1个差异基因。综上，bHLH、ERF家族在3个通路中调控DEGs数量最多，推测其为核心转录因子（图8-B）。

2.9　基因表达验证

对丙烷生物合成、异黄酮生物合成和植物激素信号转导各通路中的部分基因利用RT-qPCR方法进行表达验证，7个基因的表达趋势与转录组数据分析结果一致（图9），证明测序数据及后续分析的可靠性。

3　讨论

接种摩西球囊霉（*G. mosseae*）90 d后，黄芪生长表型显著改善，同时摩西球囊霉与黄芪根系形成稳定共生关系，该结果与刘云龙等[24]研究结论一致，进一步证实AMF对豆科植物生长的普遍促进作用。尤其在根系结构优化方面，侧根数量成倍增长的现象与AMF在苹果根系上的作用结果相符[25]。



CYP93C:细胞色素P450酶家族;*CYP81E1/E7*:细胞色素P450酶;*IFR*:细胞色素P450单加氧酶;*PTS*:紫檀烷合成酶。紫色标注的基因为差异基因并附带表达量热图

CYP93C: Cytochrome P450 enzyme family; *CYP81E1/E7*: Cytochrome P450 enzyme; *IFR*: Cytochrome P450 monooxygenase; *PTS*: Pterocarpan synthase. Genes marked in purple are differentially expressed genes, accompanied by a gene expression heatmap

图6 异黄酮生物合成通路

Fig. 6 Isoflavonoid biosynthesis pathway

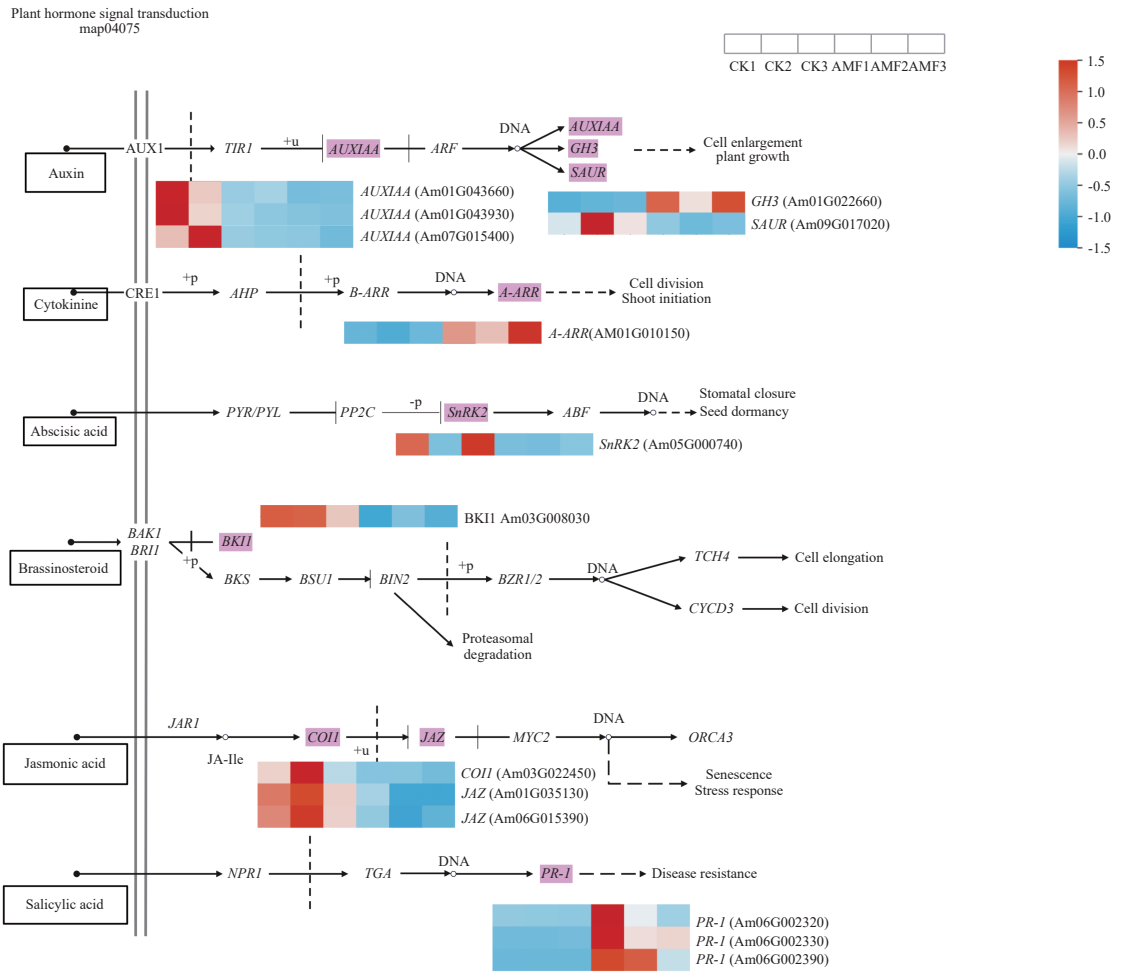
意味着黄芪根系与土壤的接触面积显著扩大，这在仿野生栽培的干旱、贫瘠土壤条件下，能有效提升水分与氮、磷等矿质元素的吸收效率，进而为地上部株高增长和地下根茎加粗提供关键物质保障[26]，为株高提升和地下根茎加粗奠定物质基础。

转录组测序分析共获得584个差异表达基因，上调基因与下调基因数目分别为320个和267个。经GO/KEGG注释与富集分析，确定苯丙烷生物合成、异黄酮生物合成、植物激素信号转导为三大核心通路，同时明确了关键转录因子家族的调控作用，为AMF和黄芪共生的分子机制提供了重要依据。

苯丙烷生物合成通路在植物中兼具生长与抗逆防御的双重作用[27]，与本研究中AMF对黄芪的表型调控效果高度契合。Boerjan等[28]研究表明该通路的中间产物可合成木质素，该通路的木质素合成关键基因*PER*、*CAD6*显著上调，可推动木质素积累，既增强黄芪茎秆机械支撑力、解释株高增加的表型，也能稳固根系结构、保障须根发育[29]。转录因子层面，bHLH与MYB家族各有4个差异表达基因，二者可协同激活*PER*、*CAD6*等基因表达，是AMF调控黄芪生长与抗逆平衡的核心因子。

异黄酮是一类主要存在于豆科植物中的酚类次生代谢产物，具有抗氧化、抗炎、调节植物防御反应等功能，同时对人类健康有重要价值[30]。本研究发现该通路有4个DEGs富集，且bHLH家族（2个DEGs）为主要调控因子。有研究发现异黄酮可诱导根瘤菌趋化性及*nod*基因表达[31]，本研究中异黄酮通路的*IFR*、*CYP81E1*等基因上调，可能通过增强黄芪与土壤微生物的互作，优化根际微环境，间接促进养分吸收；异黄酮可通过交叉作用影响植物激素信号[32]，本研究中异黄酮通路与植物激素信号转导通路的DEGs存在协同变化，*IFR*、*CYP81E1*的上调与细胞分裂素通路*ARR-A*基因的激活、生长素通路*IAA26*基因的下调形成呼应。构建了“异黄酮–激素”交叉网络，通过精准调控根、茎生长的资源分配，既促进须根萌发与根茎加粗，又保障地上部株高合理增长，契合黄芪以根为药用部位的栽培需求。

植物激素信号转导通路是调控植物生长发育的关键途径[33]，该通路有14个DEGs富集，且bHLH、ERF、FAR1家族（各6个DEGs）为核心调控因子。其中，细胞分裂素通路*ARR-A*基因显著上调，增强细胞对细胞分裂素的响应，推动细胞分裂与伸长，直接促进黄芪株高与根茎粗度提升[34]，这直接解



Auxin：生长素；*AUX/IAA*、*GH3*、*SAUR*：生长素早期响应基因。Cytokinin：细胞分裂素；*A-ARR*：细胞分裂素响应因子。Abscisic acid：脱落酸；*SnRK2*：蔗糖非发酵-1-相关蛋白激酶2。Brassinosteroid：油菜素甾醇；*BKI1*：油菜素内酯受体激酶BRI1的负调控因子。Jasmonic acid：茉莉酸；*COI1*：茉莉酸受体；*JAZ*：转录抑制因子；Salicylic acid：水杨酸；*PR-1*：病程相关蛋白1。紫色标注的基因为差异表达基因并附带表达量热图

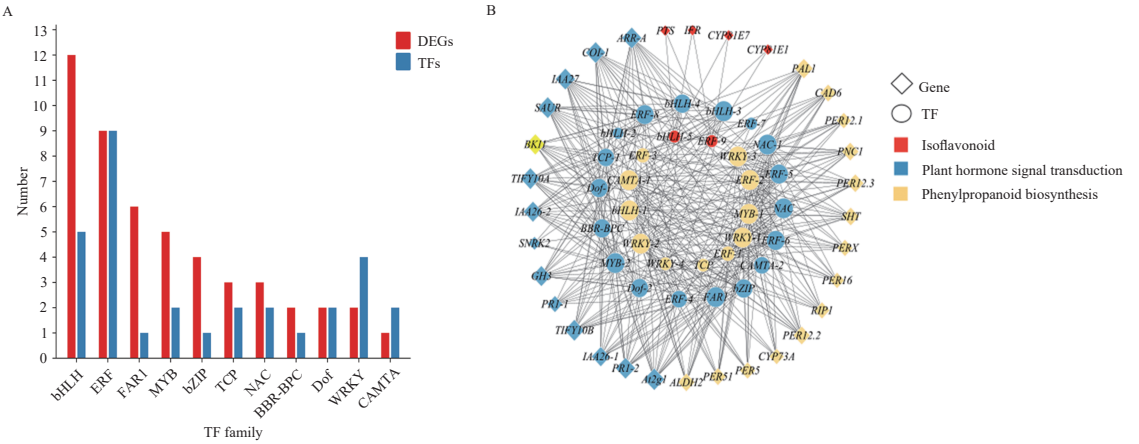
Auxin: Auxin; *AUX/IAA*, *GH3*, *SAUR*: Early auxin-responsive genes. Cytokinin: Cytokinin; *A-ARR*: Cytokinin response factor. Abscisic acid: Abscisic acid; *SnRK2*: Sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 2. Brassinosteroid: Brassinosteroid; *BKI1*: Negative regulator of brassinolide receptor kinase BRI1. Jasmonic acid: Jasmonic acid; *COI1*: Jasmonate receptor; *JAZ*: Transcriptional repressor. Salicylic acid: Salicylic acid; *PR-1*: Pathogenesis-related protein 1. Genes marked in purple are differentially expressed genes, accompanied by a gene expression heatmap

图7　植物激素信号转导通路

Fig. 7　Plant hormone signal transduction pathway

释了株高增加、根茎粗度提升的表型，是AMF促进黄芪地上部生长的关键信号；生长素通路：*IAA26-1*、*IAA26-2*、*SAUR*等基因下调，这可能与盆栽根系生长受限的环境有关——生长素下调可避免根系过度纵向伸长，转而促进须根萌发，与须根数翻倍表型一致，体现了AMF对黄芪根系生长的适应性调控；脱落酸与茉莉酸通路*SNRK2*、*COI-1*显著下调，而脱落酸与茉莉酸是典型的胁迫响应激素，其基因下调可能表明AMF通过缓解黄芪的胁迫感知，减少能量消耗于防御，转而将资源分配至生长[35]。水杨酸通路*PR1*上调，可增强植物免疫[36]。AMF通过调控植物激素信号转导通路的促生长基因上调、胁迫基因下调，实现了黄芪生长与抗逆的资源优化分配，而bHLH、ERF、FAR1家族则是这一调控过程的“核心开关”。

综上，摩西球囊霉（*G. mosseae*）接种黄芪后，

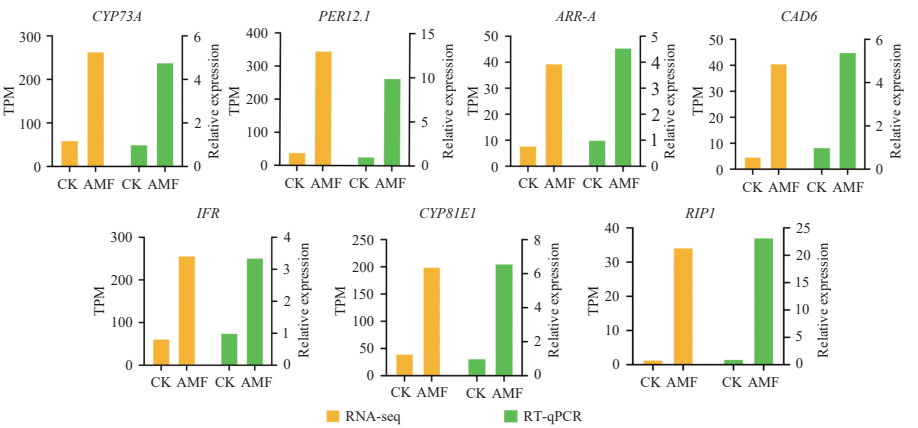


A:不同转录因子家族调控的差异基因数,以及转录因子家族中转录因子的数量。B:3个通路差异基因与转录因子的调控网络图

A: The number of DEGs regulated by different transcription factor families, and the size of each respective family. B: Regulatory network diagram of differentially expressed genes and transcription factors in the three pathways

图8 转录因子调控网络

Fig. 8 Transcription factor regulatory network



CK:未接种摩西球囊霉;AMF:接种摩西球囊霉

CK: Samples not inoculated with *G. mosseae*; AMF: Samples inoculated with *G. mosseae*

图9 差异表达基因的实时荧光定量PCR验证

Fig. 9 Validation of differentially expressed genes using RT-qPCR

通过调控bHLH、MYB、ERF等关键转录因子家族的差异表达，精准调控三大核心通路的功能，诱导苯丙烷生物合成通路中*PER*、*CAD6*基因上调，促进木质素积累，强化茎秆支撑与根系稳固，支撑株高增加的表型；激活异黄酮生物合成通路中*IFR*、*CYP81E1*基因，通过“异黄酮–激素”交叉网络优化根际微环境、调控根茎生长分配，契合黄芪药用部位发育需求；调控植物激素信号转导通路中14个DEGs的差异化表达，通过细胞分裂素促生长、生长素适应性调控、脱落酸与茉莉酸胁迫激素下调的协同作用，实现黄芪生长与抗逆的资源优化分配。最终，通过上述分子调控机制，显著促进黄芪幼苗期株高、根茎粗度提升及根系发育，为黄芪仿野生栽培中AMF的应用及分子调控提供了精准的理论支撑与实践依据。

4 结论

摩西球囊霉（*Glomus mosseae*）通过bHLH、MYB

和ERF等关键转录因子家族的精准调控，协同激活植物生长代谢相关通路（包括苯丙烷生物合成通路、异黄酮生物合成途径和植物激素信号转导通路），在强化黄芪根茎结构、优化根际微环境、平衡生长与抗逆资源分配3个层面发挥系统性调控作用，实现其对黄芪幼苗株高、根茎粗度及根系发育的显著促进作用。

文章所有附图附表请点击链接查看（https://biotech.aiijournal.com/fileup/1002-5464/NEWS/20260506103916_NewsFile_7.pdf）

参考文献

[1] Dong PB, Wang LJ, Qiu DY, et al. Evaluation of the environmental factors influencing the quality of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* based on HPLC and the Maxent model [J]. BMC Plant Biol, 2024, 24: 697.

[2] 胡明勋, 陈安家, 郭宝林, 等. 影响山西恒山野生蒙古黄芪质量的环境因素研究 [J]. 中草药, 2012, 43(5): 984-989.
Hu MX, Chen AJ, Guo BL, et al. Effects of environmental factors on quality of wild *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* grown in Hengshan Mountain, Shanxi Province [J]. Chin Tradit Herb Drugs, 2012, 43(5): 984-989.

[3] 张雨晴, 王蕾. 黄芪双向调节血压的作用机制研究进展 [J]. 国际中医中药杂志, 2019, 41(8): 907-910.
Zhang YQ, Wang L. Review of mechanism on Astragalus membranaceus in two-ways regulation of blood pressure [J]. Inter J Tradit Chin Med, 2019, 41(8):907-910.

[4] Fu J, Wang ZH, Huang LF, et al. Review of the botanical characteristics, phytochemistry, and pharmacology of *Astragalus membranaceus* (Huangqi) [J]. Phytother Res, 2014, 28(9): 1275-1283.

[5] 周易, 李新星, 邹宇轩, 等. 不同种植模式黄芪药材质量与综合效益评价 [J]. 中国现代中药, 2025, 27(2): 296-303.
Zhou Y, Li XX, Zou YX, et al. Quality and comprehensive benefits of *Astragalus membranaceus* var. mongholicus cultivated in different patterns [J]. Mod Chin Med, 2025, 27(2): 296-303.

[6] 关佳莉, 丛悦, 徐媛媛, 等. 不同种植模式下黄芪根际环境与活性成分相关性研究 [J]. 中草药, 2025, 56(12): 4399-4409.
Guan JL, Cong Y, Xu YY, et al. Correlation between rhizosphere environment and contents of active components of Astragali *Radix* from different cropping modes [J]. Chin Tradit Herb Drugs, 2025, 56(12): 4399-4409.

[7] 李志军, 孙德智, 贾俊英, 等. 不同栽培方式对蒙古黄芪药效品质及土壤微生态的影响 [J]. 时珍国医国药, 2024, 35(1): 197-200.
Li ZJ, Sun DZ, Jia JY, et al. Effects of different cultivation methods on pharmacological quality and soil microecology of *Astragalus mongholicus* [J]. Lishizhen Med Mater Med Res, 2024, 35(1): 197-200.

[8] 陈燕, 张鑫, 张丹, 等. 微生物菌肥对黄芪生长、活性物质积累及土壤养分吸收的影响 [J]. 中草药, 2025, 56(11): 4057-4068.
Chen Y, Zhang X, Zhang D, et al. Effects of microbial fertilizers on plant growth, bioactive metabolites accumulation, and soil nutrient absorption of *Astragalus mongholicus* [J]. Chin Tradit Herb Drugs, 2025, 56(11): 4057-4068.

[9] 杨振宇, 王宝慧, 宋诗娟, 等. 固氮菌剂对黄芪生长、土壤养分及酶活性的影响 [J]. 山西农业科学, 2022, 50(6): 861-868.
Yang ZY, Wang BH, Song SJ, et al. Effects of nitrogen-fixing bacteria on growth of *Astragalus membranaceus*, soil nutrient, and enzyme activity [J]. J Shanxi Agric Sci, 2022, 50(6): 861-868.

[10] Liang JP, Xue ZQ, Yang ZY, et al. Effects of microbial organic fertilizers on *Astragalus membranaceus* growth and rhizosphere microbial community [J]. Ann Microbiol, 2021, 71: 11.

[11] 樊良帅, 黄振斌, 晋小军, 等. 三种生物菌剂对黄芪根腐病防效及生长发育的影响 [J]. 农药学学报, 2025, 27(1): 160-170.
Fan LS, Huang ZB, Jin XJ, et al. Effects of three microbial agents on the control of *Astragalus membranaceus* var. mongholicus root rot and their influence growth and development [J]. Chin J Pestic Sci, 2025, 27(1): 160-170.

[12] Genre A, Lanfranco L, Perotto S, et al. Unique and common traits in mycorrhizal symbioses [J]. Nat Rev Microbiol, 2020, 18(11): 649-660.

[13] Kaur S, Campbell BJ, Suseela V. Root metabolome of plant-arbuscular mycorrhizal symbiosis mirrors the mutualistic or parasitic mycorrhizal phenotype [J]. New Phytol, 2022, 234(2): 672-687.

[14] Kakouridis A, Hagen JA, Kan MP, et al. Routes to roots: direct evidence of water transport by arbuscular mycorrhizal fungi to host plants [J]. New Phytol, 2022, 236(1): 210-221.

[15] Wang GW, Jin ZX, George TS, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance plant phosphorus uptake through stimulating hyphosphere soil microbiome functional profiles for phosphorus turnover [J]. New Phytol, 2023, 238(6): 2578-2593.

[16] Karthikeyan B, Abitha B, Henry AJ, et al. Interaction of rhizobacteria with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and their role in stress abetment in agriculture [M]//Pagano MC. Recent Advances on Mycorrhizal Fungi. Cham: Springer International Publishing, 2016: 117-142.

[17] Gao TT, Liu XM, Shan L, et al. Dopamine and arbuscular mycorrhizal fungi act synergistically to promote apple growth under salt stress [J]. Environ Exp Bot, 2020, 178: 104159.

[18] Huang D, Ma MN, Wang Q, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhanced drought resistance in apple by regulating genes in the MAPK pathway [J]. Plant Physiol Biochem, 2020, 149: 245-255.

[19] Adeyemi NO, Atayese MO, Sakariyawo OS, et al. Alleviation of heavy metal stress by arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Glycine*

max (L.) grown in copper, lead and zinc contaminated soils [J]. Rhizosphere, 2021, 18: 100325.

[20] Zhang CF, van der Heijden MGA, Dodds BK, et al. Correction: a tripartite bacterial-fungal-plant symbiosis in the mycorrhiza-shaped microbiome drives plant growth and mycorrhization [J]. Microbiome, 2024, 12: 30.

[21] Bohrer KE, Friese CF, Amon JP. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats [J]. Mycorrhiza, 2004, 14(5): 329-337.

[22] Wang SY, Wei H, Chen KY, et al. Practical Methods for Arbuscular Mycorrhizal Fungal Spore Density, Hyphal Density and Colonization Rate of AMF[M]//Microbiome Protocols eBook. Bio-101: e2104253.

[23] Yang CQ, Fang X, Wu XM, et al. Transcriptional regulation of plant secondary metabolism [J]. J Integr Plant Biol, 2012, 54(10): 703-712.

[24] 刘云龙, 钱浩宇, 张鑫, 等. 丛枝菌根真菌对豆科作物生长和生物固氮及磷素吸收的影响 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(5): 1761-1767.
Liu YL, Qian HY, Zhang X, et al. Impacts of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on growth, N bio-fixation, and phosphor-us uptake of legume crop [J]. Chin J Appl Ecol, 2021, 32(5): 1761-1767.

[25] Jing S, Li YC, Zhu LC, et al. Transcriptomics and metabolomics reveal effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and development of apple plants [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 1052464.

[26] Lynch J. Root architecture and plant productivity [J]. Plant Physiol, 1995, 109(1): 7-13.

[27] Dong NQ, Lin HX. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions [J]. J Integr Plant Biol, 2021, 63(1): 180-209.

[28] Boerjan W, Ralph J, Baucher M. Lignin biosynthesis [J]. Annu Rev Plant Biol, 2003, 54: 519-546.

[29] Li MT, Cheng CX, Zhang XF, et al. Overexpression of pear (*Pyrus pyrifolia*) CAD2 in tomato affects lignin content [J]. Molecules, 2019, 24(14): 2595.

[30] Cao KF, Wang SJ, Zhang HM, et al. Transcriptomic regulatory mechanisms of isoflavone biosynthesis in *Trifolium pratense* [J]. Agronomy, 2025, 15(5): 1061.

[31] Sugiyama A, Yamazaki Y, Yamashita K, et al. Developmental and nutritional regulation of isoflavone secretion from soybean roots [J]. Biosci Biotechnol Biochem, 2016, 80(1): 89-94.

[32] Tian F, Jia TJ, Yu BJ. Physiological regulation of seed soaking with soybean isoflavones on drought tolerance of *Glycine max* and *Glycine soja* [J]. Plant Growth Regul, 2014, 74(3): 229-237.

[33] Waadt R, Seller CA, Hsu PK, et al. Plant hormone regulation of abiotic stress responses [J]. Nat Rev Mol Cell Biol, 2022, 23(10): 680-694.

[34] Kang NY, Kim MJ, Jeong S, et al. HIGH PLOIDY2-mediated SUMOylation of transcription factor ARR1 controls two-component signaling in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2024, 36(9): 3521-3542.

[35] Dar MH, Razvi SM, Singh N, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi for salinity stress: Anti-stress role and mechanisms [J]. Pedosphere, 2023, 33(1): 212-224.

[36] Ruiz-Lozano JM, Aroca R, Zamarreño ÁM, et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato [J]. Plant Cell Environ, 2016, 39(2): 441-452.

（责任编辑　张婷婷）