

· 热带作物 ·

DOI: 10.15886/j.cnki.rdswwb.20250045



主持人: 张洪亮, 徐 冉

灰黄青霉 CF3 对木薯促生作用机理的初步研究

臧文帅^{1,2#}, 谌昕伟², 卢东莹², 杨 琦², 杨健飞², 李慈云²,

李若彤², 杨 静², 牛晓磊^{1*}

(1. 海南大学 南繁学院, 海南 三亚 572025 中国; 2. 海南大学 热带农林学院, 海南 儋州 571737 中国)

摘 要: 植物根际促生菌可以显著促进植物生长, 已有研究表明, 灰黄青霉 CF3 能促进木薯生长。本研究为进一步探究灰黄青霉 CF3 促生作用的机理, 采用菌剂接种的盆栽试验, 通过木薯光合色素、光合速率、氮含量测定以及木薯氮转运和同化相关基因表达等指标, 从植物氮素吸收利用角度, 深入阐释 CF3 促进木薯生长的机理。结果表明: 接种 CF3 的木薯叶片相较对照组, 其叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素浓度分别提高了 44%、47%、38% 和 46%, 同时其净光合速率、气孔导度、水分利用效率和蒸腾速率分别提高了 55%、35%、43% 和 23%; 其叶片氮含量提高了 56%, 其根氮含量分别提高了 4.5%, 土壤总含氮量没有显著差异; 转录组结果表明, 根中铵转运蛋白基因 *MeAMT2.5*、硝态氮转运蛋白基因 *MeNPF6.5*、硝酸盐还原基因 *MeNR*、*MeNiR* 及铵同化基因 *MeGS* 和 *MeGOGAT* 在接种 CF3 后表达量显著升高。结论: 接种灰黄青霉 CF3 后, 激活了木薯根和叶片中氮转运相关基因、硝酸盐还原基因、铵同化基因等的表达, 从而提高了木薯根和叶片中氮含量, 进而提高了叶绿素的含量, 增强了光合作用, 从而促进了木薯生长。本研究为进一步阐释灰黄青霉 CF3 对木薯的促生机理, 并为灰黄青霉 CF3 的田间应用奠定了理论基础。

关键词: 灰黄青霉 CF3; 木薯; 促生; 氮转运蛋白

中图分类号: S533 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-7054(2025)04-0504-08

臧文帅, 谌昕伟, 卢东莹, 等. 灰黄青霉 CF3 对木薯促生作用机理的初步研究 [J]. 热带生物学报, 2025, 16(4): 504-511. doi: 10.15886/j.cnki.rdswwb.20250045

木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) 是大戟科木薯属植物。木薯、马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 和红薯 (*Ipomoea batatas* L.) 并称为世界三大薯类作物, 其块根富含淀粉, 是热带地区重要的粮食作物和能源作物^[1]。在中国, 木薯种植主要分布在华南地区, 其广泛应用于乙醇生产、淀粉生产、其他加工工业原料生产、饲用和食用等领域^[2]。当前随着木薯产业的蓬勃发展和大量需求, 为提高木薯产量而过度使用化肥严重地危害了土壤和环境的生态平衡, 因此迫切需要绿色环保的有益微生物菌肥来减少化肥的使用量^[3]。

有益微生物菌肥在改善土壤理化性质、促进

作物生长和改善作物品质、提高作物抗逆性和抗病性等方面均具有重要作用^[4]。在促进植物生长方面, 通过激活植物养分吸收利用基因的表达来促进植物对养分的吸收是有益微生物菌肥的重要促生原因之一。如接种假单胞菌 (*Pseudomonas nitroreducens*) IHBB13561 后, 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 和莴苣 (*Lactuca sativa* L.) 根中硝态氮转运蛋白基因 *NRT2.1*、*NRT2.2*、*NTR2.6* 表达量显著上升, 提高了拟南芥和莴苣的叶绿素含量、氮含量及生物量^[5]。接种芽孢杆菌 *Bacillus pumilus* INR-7、*Bacillus subtilis* IN937a 和 *Bacillus safensis* T4 后, 通过激活拟南芥根中的硝酸盐转运蛋白基

收稿日期: 2025-03-05

修回日期: 2025-03-25

基金项目: 海南省国际科技合作研发项目 (GHYF2022005); 海南省自然科学基金 (2019RC013); 海南省高等学校教育教学改革研究重点项目 (Hnjg2019ZD-2)

*第一作者: 臧文帅 (1999—), 男, 海南大学热带农林学院 2021 级硕士研究生。E-mail: 17861505733@163.com

*通信作者: 牛晓磊 (1979—), 男, 副教授, 博士生导师。研究方向: 作物遗传育种。E-mail: ninterxll@hainanu.edu.cn

因 *AtNRT1*、*AtNRT1.2*、*AtNRT2.3* 和铵转运蛋白基因 *AtAMT1.2*、*AtAMT1.3*、*AtAMT1.5* 的表达来增强了氮的吸收, 提高了拟南芥幼苗的含氮量以及叶绿素含量和生物量^[6]。接种芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) BsL1 后, 拟南芥硝态氮转运蛋白基因 *AtNRT2.1*、*AtNRT2.2*、*AtNRT2.5* 和 *AtNRT2.6* 的表达量较未接种显著上升, 同时硝酸还原酶活性显著上升, 提高了拟南芥的含氮量, 促进了拟南芥和莴苣的生长^[7]。Pii 等^[8]发现, 施用 *Azospirillum brasilense* Cd 菌后, 显著增强了玉米 (*Zea mays* L.) 根中硝态氮转运蛋白基因 *ZmNRT2.2* 及铵转运蛋白基因 *ZmAMT1.1* 的表达, 增强玉米对氮的吸收, 同时发现玉米根中 *ZmGOGAT* 蛋白基因表达量升高, 增强了氮的同化利用, 从而提高了玉米产量。接种芽孢杆菌 (*Bacillus velezensis*) SQR9 后, 通过诱导拟南芥和水稻根中硝态氮及铵转运蛋白基因 *AtNRT2.1*、*AtNRT2.2*、*AtAMT1.2*、*AtAMT1.3*、*OsNAR2.1*、*OsNRT2.3* 和 *OsAMT1* 的表达, 增强了对氮的吸收, 提高了根中的氮含量, 促进了拟南芥和水稻 (*Oryza sativa* L.) 的生长^[9]。接种芽孢杆菌 BS03 后, 通过提高了叶绿素含量及光合能力及含氮量, 显著提高了柑橘 (*Citrus reticulata*) 的产量^[10]。在木薯中发现, 接种丛枝菌根真菌异形根孢囊霉 DAOM197198 能够显著增强木薯根中 5 个铵转运蛋白基因和 11 个硝态氮转运蛋白基因的表达, 从而提高木薯的株高和根长^[11]。

灰黄青霉 (*Penicillium griseofulvum*) CF3 是一株对多种作物具有促生防病效果的生防真菌。申光辉等^[12]研究发现, 灰黄青霉 CF3 的无菌发酵滤液对草莓 (*Fragaria × ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier) 根腐病的致病病原真菌有较强的拮抗作用, 且稀释后的无菌发酵滤液能促进甜瓜种子的萌发和生长。陈杰等^[13]研究发现, 灰黄青霉 CF3 菌剂能促进马铃薯生长, 防治多种马铃薯常见的土传病原真菌。湛昕伟等^[14]研究发现, 灰黄青霉 CF3 在木薯促生和对木薯细菌性枯萎病具有良好的生物防治效果, 但其促生机理尚不清楚。

本研究在课题组前期研究基础上, 采用盆栽试验方法, 通过研究木薯叶片光合色素含量、光合速率指标、木薯根和叶片的养分含量、氮吸收转运同化等相关基因表达等指标, 从植物营养出发, 进一步阐释灰黄青霉 CF3 促进木薯生长的机理, 为

其推广应用提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料 灰黄青霉 (*P. griseofulvum*) CF3, 由实验室保存提供。‘华南 9 号’(SC9)木薯, 由海南大学儋州校区本课题组实验基地提供。

1.2 木薯盆栽种植 将红土与营养土按照质量比为 3 : 1 的比例拌匀后, 装入高 16.4 cm, 底部直径 12.8 cm, 盆口直径 17.5 cm 的花盆中, 每盆装土 1.5 kg。试验分为对照组 CK 和处理组 CF3, 各 10 盆重复。对照组不添加灰黄青霉 CF3, 试验组每盆添加 4.5 g 灰黄青霉 CF3 孢子粉 (CF3 孢子数为 2.75×10^9 cfu·g⁻¹), 与土壤混合搅拌均匀。随后将木薯剪成 15 cm 长的种茎, 插入上述准备好的钵钵土里面, 地上部分露出 2 个芽点。待木薯生长 30 d 后, 测定相关指标。

1.3 光合色素含量测定 取生长 30 d 的木薯倒三叶, 各处理分别选取 5 片叶片, 用体积分数 95% (v/v) 的乙醇浸提叶绿素, 使用 Biotek 公司生产的 Synergy H1 全波长分光光度计在波长 665、649 和 470 nm 下测吸光度值, 进行光合色素含量的计算。

1.4 光合指标测定 在晴朗天气上午九点半到十一点半, 使用 CIRAS - 3 便携式光合测定仪器 (汉莎科学仪器有限公司) 对生长 30 d 的木薯倒三叶进行净光合速率 (Assimilation Rate, A)、蒸腾速率 (Transpiration rate, E)、气孔导度 (Stomatal conductance, Gs) 和水分利用效率 (Water use efficiency, WUE) 的测定。

1.5 木薯根、叶片、盆栽土壤氮含量测定 木薯根和叶片烘干后, 称取 0.5 g, 采用浓硫酸消煮后加入过氧化氢氧化, 同时制作标准曲线, 使用德国布朗卢比公司生产的 SEAL Auto Analyzer 3 型连续流动分析仪进行全氮测定。土壤样品风干后, 过 100 目筛, 称取 0.5 g 加入浓硫酸消煮, 以硝普钠作为催化剂, 加入水杨酸钠和次氯酸钠反应生成蓝色化合物, 使用 AA3 型连续流动分析仪在 660 nm 波长处测定其吸收值。

1.6 转录组表达量分析 取 30 d 大小的木薯根系, 3 个独立重复, 清水洗掉土壤, 液氮速冻, 送北京诺禾致源公司进行转录组测序, 测序仪为 Illumina NovaSeq 6000, 原始数据过滤后采用 DEGseq2 分

析方法计算基因表达量 FPKM 值, 根据基因表达量 FPKM 值作图。

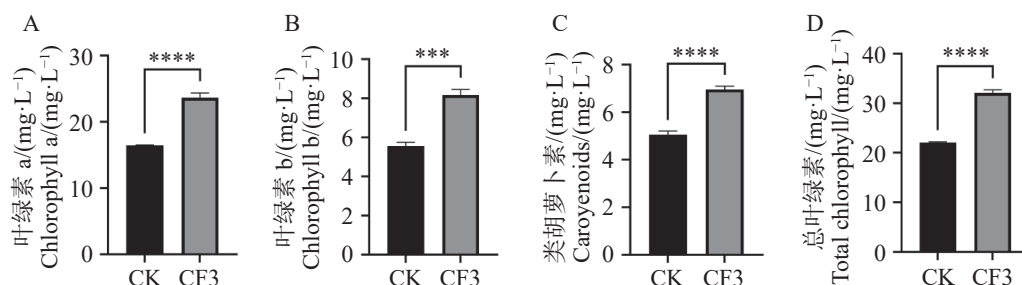
1.7 数据计算与统计分析 用 Excel 软件录入数据; 利用 Prism 软件作图, 数据来源于 3 个生物学重复, 误差棒为其平均值 $\pm$ 标准差; 采用 SPSS 的 t-检验法对两组数据进行显著性分析, 其中 ns 表示 $P>0.05$, *表示 $P<0.05$, **表示 $P<0.01$, ***表示 $P<0.001$, ****表示 $P<0.0001$ 。

2 结果与分析

2.1 灰黄青霉 CF3 对盆栽木薯光合色素含量的影响 植物叶片中光合色素负责光能的吸收传递和转换, 光合色素含量的高低则显著影响着作物

的产量。因此, 对盆栽接种 CF3 后的木薯叶片光合色素进行测定。由图 1 可知, 接种灰黄青霉 CF3 的木薯叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素浓度分别比未接种对照提高了 44%、47%、38% 和 46%, 表明接种 CF3 后, 显著提高了盆栽木薯叶片光合色素的含量。

2.2 灰黄青霉 CF3 对盆栽木薯光合速率的影响 光合色素含量的提高能够促进光合效率的提高, 对接种灰黄青霉 CF3 后的木薯叶片光合速率指标进行测定, 由图 2 可知, 接种 CF3 的盆栽木薯净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用效率分别比对照提高了 55%、23%、35% 和 43%, 表明接种 CF3 可以显著增强盆栽木薯的光合能力。

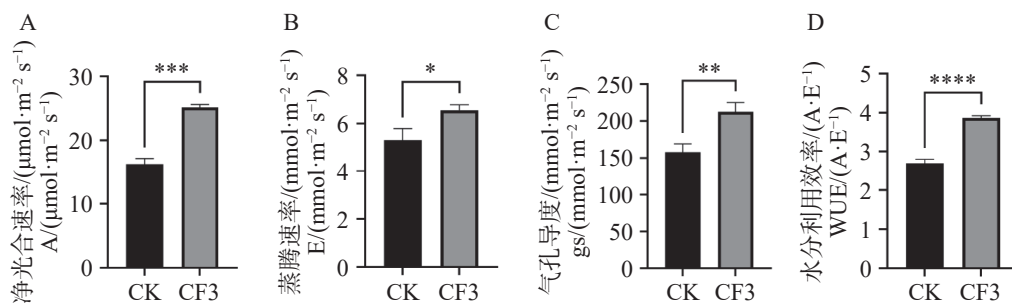


A. 叶绿素 a 含量; B. 叶绿素 b 含量; C. 类胡萝卜素含量; D. 总叶绿素含量; 数据为 3 个生物学重复的平均值 $\pm$ 标准差; ***表示 $P<0.001$; ****表示 $P<0.0001$ 。

A. Chlorophyll a; B. Chlorophyll b; C. Carotenoids; D. Total chlorophyll. Data are represented as means $\pm$ SD from three biological replicates; *** represents $P<0.001$; **** represents $P<0.0001$.

图 1 灰黄青霉 CF3 对盆栽木薯叶绿素含量的影响

Fig. 1 Effects of *Penicillium griseofulvum* CF3 on the chlorophyll content of cassava leaves in a pot experiment



A. 净光合速率; B. 蒸腾速率; C. 气孔导度; D. 水分利用效率; 数据为 3 个生物学重复的平均值 $\pm$ 标准差; *表示 $P<0.05$; **表示 $P<0.01$; ***表示 $P<0.001$; ****表示 $P<0.0001$ 。

A. Assimilation rate (A); B. Transpiration rate (E); C. Stomatal conductance (Gs); D. Water use efficiency (WUE). Data are represented as means $\pm$ SD from three biological replicates; * represents $P<0.05$; ** represents $P<0.01$; *** represents $P<0.001$; **** represents $P<0.0001$.

图 2 灰黄青霉 CF3 对盆栽木薯光合作用的影响

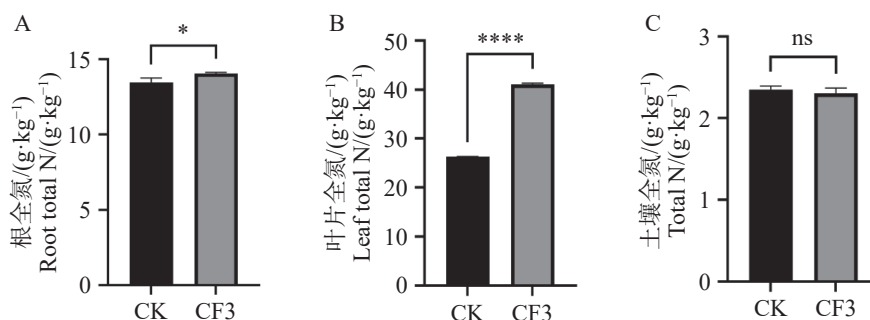
Fig. 2 Effects of *Penicillium griseofulvum* CF3 on the photosynthesis of potted cassava

2.3 灰黄青霉 CF3 对木薯根、叶片和土壤中氮含量的影响 氮元素为植物养分吸收利用最重要的元素之一, 光合色素的增高与氮元素的供应紧密相关, 因此, 本研究对接种灰黄青霉 CF3 后木薯根系和叶片中的含氮量进行了测定, 由图 3 可知,

接种灰黄青霉 CF3 的木薯根系中全氮含量较未接种显著提高了 4.5% (图 3-A), 接种灰黄青霉 CF3 的木薯叶片中全氮含量较未接种显著提高了 56% (图 3-B), 木薯叶片中的氮含量提升幅度显著高于根中的全氮含量。土壤全氮含量未有显著差

异(图 3-C), 表明接种灰黄青霉 CF3 后未能引起土壤全氮的变化, 而根中及叶片中氮含量的升高

可能与木薯氮转运蛋白基因及同化蛋白基因的表



A. 根全氮; B. 叶片全氮; C. 土壤全氮; *表示 $P<0.05$; ****表示 $P<0.0001$; ns 表示 $P>0.05$ 。

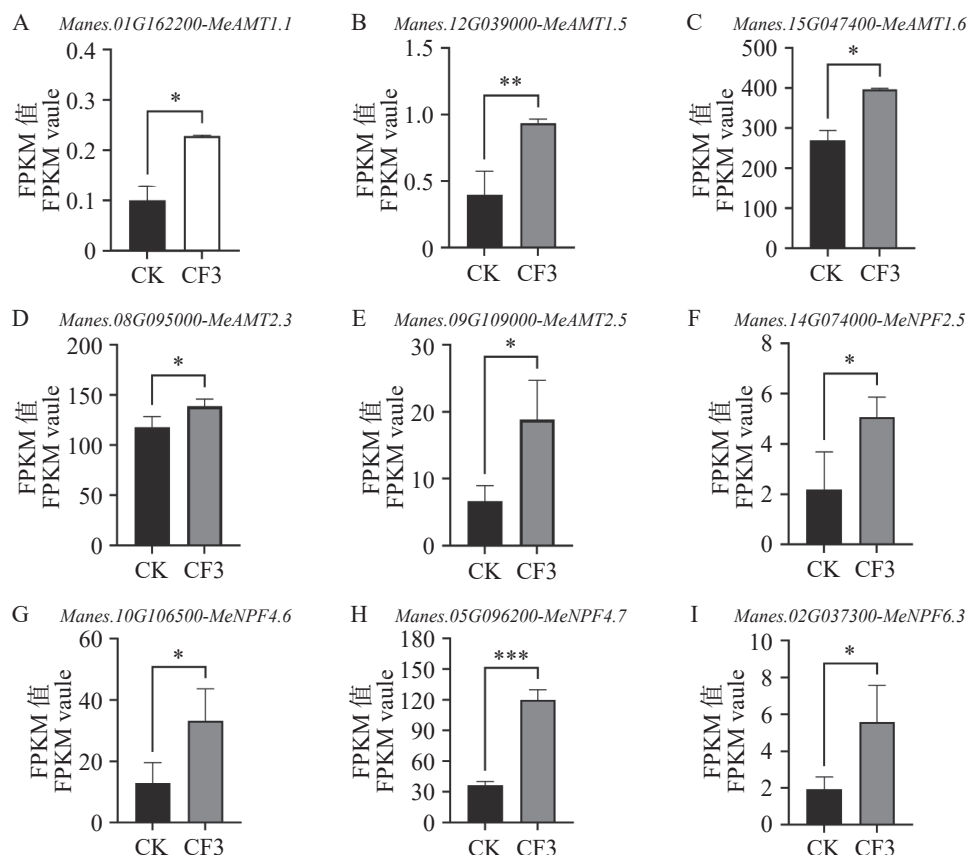
A. Total N content in root; B. Total N content in leaves; C. Total N content in soil. Data are represented as means $\pm$ SD from three biological replicates; * represents $P<0.05$; **** represents $P<0.0001$; ns represents $P>0.05$.

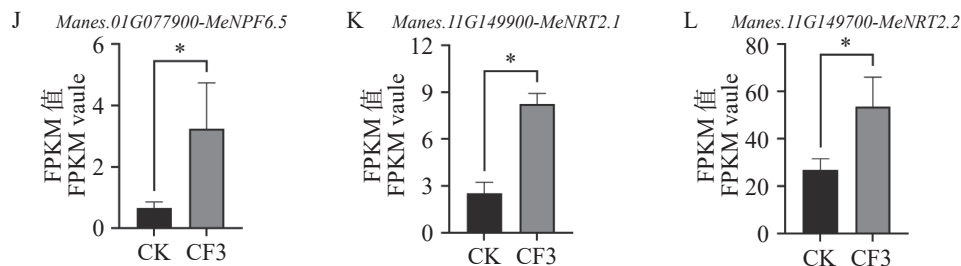
图 3 灰黄青霉 CF3 对盆栽木薯叶片和根养分含量的影响

Fig. 3 Effects of *Penicillium griseofulvum* CF3 on nutrient content of cassava leaves and roots in a pot experiment

2.4 灰黄青霉 CF3 对木薯根中氮转运相关基因表达的影响 接种灰黄青霉 CF3 后, 木薯根系和叶片的氮含量上升。对接种 CF3 及未接种对照的木薯根系进行转录组测序, 根系转录组测序结果表明, 木薯铵转运蛋白基因 *MeAMT1.1*、*MeAMT1.5*、*MeAMT1.6*、*MeAMT2.3*、*MeAMT2.5* 的表达量较未接种显著升高, 分别比对照提高了 127.71%、135.51%、47.55%、17.70% 和 182.25%,

其中, *MeAMT1.1*、*MeAMT1.5* 和 *MeAMT2.5* 的表达量变化均升高了一倍以上(图 4-A ~ E)。同时, 硝态氮转运蛋白基因 *MeNPF2.5*、*MeNPF4.6*、*MeNPF4.7*、*MeNPF6.3*、*MeNPF6.5* 和 *MeNRT2.1*、*MeNRT2.2* 的表达量较未接种也均显著增高, 其表达量较对照提高了 131.89%、158.47%、229.29%、188.98%、397.04%、225.62% 和 98.98%(图 4-F ~ L)。其中, *MeNPF6.5* 的表达量提高接近 4 倍, 且





A. 铵转运蛋白基因 *MeAMT1.1*; B. 铵转运蛋白基因 *MeAMT1.5*; C. 铵转运蛋白基因 *MeAMT1.6*; D. 铵转运蛋白基因 *MeAMT2.3*; E. 铵转运蛋白基因 *MeAMT2.5*; F. 硝态氮转运蛋白基因 *MeNPF2.5*; G. 硝态氮转运蛋白基因 *MeNPF4.6*; H. 硝态氮转运蛋白基因 *MeNPF4.7*; I. 硝态氮转运蛋白基因 *MeNPF6.3*; J. 硝态氮转运蛋白基因 *MeNPF6.5*; K. 硝态氮转运蛋白基因 *MeNRT2.1*; L. 硝态氮转运蛋白基因 *MeNRT2.2*; 数据为 3 个生物学重复的 FPKM 平均值 $\pm$ 标准差; *表示 $P<0.05$; **表示 $P<0.01$; *** 表示 $P<0.001$ 。

A. Ammonium transporter gene *MeAMT1.1*; B. Ammonium transporter gene *MeAMT1.5*; C. Ammonium transporter gene *MeAMT1.6*; D. Ammonium transporter gene *MeAMT2.3*; E. Ammonium transporter gene *MeAMT2.5*; F. Nitrate transporter gene *MeNPF2.5*; G. Nitrate transporter gene *MeNPF4.6*; H. Nitrate transporter gene *MeNPF4.7*; I. Nitrate transporter gene *MeNPF6.3*; J. Nitrate transporter gene *MeNPF6.5*; K. Nitrate transporter gene *MeNPF2.1*; L. Nitrate transporter gene *MeNPF2.2*. Data are represented as means $\pm$ SD from three biological replicates; * represents $P<0.05$; ** represents $P<0.01$; *** represents $P<0.001$.

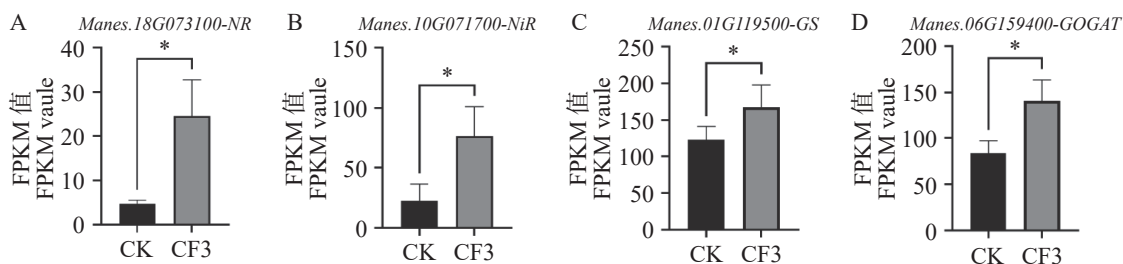
图 4 灰黄青霉 CF3 对木薯根系中氮转运基因表达量的影响

Fig. 4 Effects of *Penicillium griseofulvum* CF3 on expression level of nitrogen transporter genes in cassava roots

硝态氮转运蛋白基因的平均升高幅度高于铵转运蛋白基因,表明接种灰黄青霉 CF3 后,激活了木薯根中的铵态氮和硝态氮转运蛋白基因的表达来增加了对土壤氮元素的吸收。

2.5 灰黄青霉 CF3 对木薯根中氮同化基因表达的影响 硝酸盐被植物根系通过转运蛋白吸收后,再通过硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)和亚硝酸还原酶(nitrite reductase, NiR)被还原成铵盐,后在谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)和谷氨酸合成酶(glutamate synthase, GOGAT)的作用下同化成氨基酸,随后通过转氨作用生成多种氨基酸参与植物的生长发育各过程,完成了氮元

素的吸收利用^[15]。因此,我们对木薯根系的硝酸还原酶基因、亚硝酸还原酶基因、谷氨酰胺合酶基因、谷氨酸合酶基因的表达量变化进行了研究。结果表明,木薯根中硝酸还原酶基因 *NR* (图 5-A)、亚硝酸还原酶基因 *NiR* (图 5-B)、谷氨酰胺合酶基因 *GS* (图 5-C)和谷氨酸合酶基因 *GOGAT* (图 5-D)的表达量在接种 CF3 后均显著上升,较 CK 分别升高了 426.20%、234.89%、69.16% 和 36.86%。其中,硝酸还原酶 NR 作为诱导酶,在接种灰黄青霉 CF3 后表达量上升倍数最高,说明 CF3 可以通过诱导木薯根中硝酸盐的还原和氮的同化,促进了氮的吸收利用。



A. 硝酸还原酶基因 *NR*; B. 亚硝酸还原酶基因 *NiR*; C. 谷氨酰胺合酶基因 *GS*; D. 谷氨酸合成酶基因 *GOGAT* 数据为三个生物学重复的 FPKM 平均值 $\pm$ 标准差; *表示 $P<0.05$ 。

A. Nitrate reductase gene *NR*; B. Nitrite reductase gene *NiR*; C. Glutamine synthetase gene *GS*; D. Glutamate synthase gene *GOGAT*. Data are represented as means $\pm$ SD from three biological replicates; * represents $P<0.05$.

图 5 灰黄青霉 CF3 对木薯根系中硝酸根还原及氮同化基因表达量的影响

Fig. 5 Effects of *Penicillium griseofulvum* CF3 on the expression level of *NR*, *Nir*, *GS* and *GOGAT* in cassava roots

3 讨论

利用有益微生物菌肥来降低化肥使用量,提

高作物产量是维持农业可持续发展的一条重要途径^[16]。土壤中氮元素是作物生长发育所需的最重要的大量元素之一,土壤中氮素的缺少会导致植

物叶片发育不良、失绿,进一步严重影响产量,而氮肥的过量使用则会导致成本上升及环境污染如土壤酸化及富营养化等^[15]。有益微生物菌肥通过固氮、硝化、反硝化等方式改变土壤中氮素的存在形态及通过分泌挥发性有机化合物等方式来调节植物氮转运蛋白基因的表达^[17]。在植物对土壤中的氮元素吸收过程中,硝态氮和铵态氮是植物吸收的两种主要形式,植物通过根中的硝酸盐转运蛋白和铵转运蛋白分别进行硝态氮和铵态氮的吸收。硝酸盐转运蛋白主要包括低亲和力的 NPF 家族蛋白成员和高亲和力的 NRT2 家族成员,铵转运蛋白同样包括了低亲和力的 AMT1 家族蛋白成员和高亲和力的 AMT2 蛋白家族,两者协同促进了植物根系对氮的吸收。

已有文献表明,有益微生物能够促进植物对氮的吸收能力来促进植物生长,但不同有益微生物调控植物根系氮吸收同化基因表达的分子机理不尽相同。如接种芽孢杆菌属的不同小种及组合可以同时提高硝酸盐转运蛋白家族 NPF 和 NRT2 基因的表达及铵转运蛋白家族 AMT1 和 AMT2 基因的表达来促进拟南芥对氮的吸收并提高叶绿素含量及生物量^[6]。接种植物促生菌 *Phyllobacterium* STM196 主要诱导了拟南芥硝酸盐转运蛋白基因 *AtNRT2.5* 和 *AtNRT2.6*,促进了拟南芥的生长^[18-19]。接种荧光假单胞菌 Pf-16,在 48 h 前,通过提高了 *AMT1.3*(Solyc03g045070.1.1)的表达,而降低了 *NRT2.1*(Solyc00g090860.1.1)和 *NRT2.4*(Solyc11g-069760.1.1)基因的表达来促进番茄(*Solanum lycopersicum*)的生长^[20]。接种 *A. brasilense* FP2 后,诱导小麦(*Triticum aestivum* L.)根中的氮吸收基因 *NPF2.1* 和氮同化基因 *GSI* 的表达,增强了小麦对氮的吸收利用,促进了小麦的生长^[21]。接种细菌阿氏肠杆菌 BFD160、韩国假单胞菌 TFD26 和亚麻假单胞菌 BFS112 的组合菌剂可以通过显著增强甜瓜的氮吸收基因 *AMT2* 的表达和磷转运基因 *PHT1* 的表达增强了西瓜的叶绿素含量,光合效率及产量^[22]。接种木霉菌 T42 促进了烟草根系的生长、提高了烟草的生物量及总氮含量,其硝态氮转运蛋白基因 *NRT2.1*、*NRT2.2* 和谷氨酰胺合成酶 *GS* 基因的表达显著增高,但其铵转运蛋白基因 *AMT1* 表达量较未接种无显著差异^[23]。接种哈茨木霉菌 T-22 提高了 *NRT1* 基因的表达和光合系统 II 10 kD 多肽蛋白的表达、促进了高粱的根长、叶

绿素含量及氮含量^[24]。菌根真菌 *Rhizophagus irregularis* 通过提高水稻硝态氮转运蛋白基因 *OsNPF2.2*、*OsNPF1.3*、*OsNPF6.4* 和 *OsNPF4.12* 的高表达来促进水稻的生长,提高水稻生物量^[25]。随后, Wang 等^[26]又证实,水稻根中的 *OsNPF4.5* 被菌根真菌 *R. irregularis* 诱导高表达,同时 *OsAMT3.1*、*OsNR1*、*OsNR2*、*OsNiR*、*OsGS1*、*OsGS2* 基因也被诱导高表达,说明菌根真菌可以同时诱导硝态氮转运蛋白基因、铵转运蛋白基因及硝酸还原酶 *NR*、亚硝酸还原酶 *NiR*、谷氨酰胺合成酶基因的表达,促进对氮的吸收利用。

灰黄青霉 CF3 作为促生真菌,可以促进木薯的生长,但其作用机理未知。本试验表明,接种灰黄青霉 CF3 后,提高了木薯对土壤中氮元素的吸收、增加了木薯根和叶片中的氮含量,提高了叶片中叶绿素的含量及增强了木薯的光合效率,促进了木薯的生长。进一步的研究表明,接种灰黄青霉 CF3 后,显著激活了木薯根中的铵转运蛋白基因 *MeAMT1.1*、*MeAMT1.5*、*MeAMT1.6*、*MeAMT2.3* 和 *MeAMT2.5* 的表达。Wang 等^[27]发现,在拟南芥中过表达 *MeAMT1.5* 能够提高拟南芥对氮的吸收效率,显著促进了拟南芥的生长。本研究还发现,木薯根中 7 个硝态氮转运蛋白基因 *MeNPF2.5*、*MeNPF4.6*、*MeNPF4.7*、*MeNPF6.3*、*MeNPF6.5*、*MeNRT2.1* 和 *MeNRT2.2* 的表达被激活。Zou 等^[28]发现在拟南芥中过表达 *MeNRT2.1* 基因可以提高拟南芥叶片的叶绿素含量,同时增加了拟南芥的生物量。本研究发现 *MeAMT1.5*、*MeNRT2.1* 等基因在接种灰黄青霉 CF3 后,表达量上升,提高了木薯的氮吸收效率,显著促进了木薯的生长。上述在拟南芥中过表达 *MeAMT1.5* 和 *MeNRT2.1* 基因提高拟南芥氮吸收效率和促进了拟南芥的生长的结果也间接证明了我们的结果。此外,灰黄青霉还激活了木薯硝酸还原酶 *NR*、亚硝酸还原酶 *NiR*、谷氨酰胺合成酶基因的表达,增强了对土壤中氮的吸收,提高了叶片中叶绿素的含量及光合作用,促进了木薯的生长。然而,灰黄青霉是否可以通过促进其他养分的吸收如磷元素、钾元素,以及是否能够分泌植物激素如生长素、细胞分裂素等方式来促进木薯生长,还值得更进一步的深入研究。

4 结 论

盆栽实验接种灰黄青霉 CF3 后,可以增强木

薯铵转运蛋白基因、硝态氮转运蛋白基因及木薯硝酸还原酶 *NR*、亚硝酸还原酶 *NiR*、谷氨酰胺合成酶基因的表达,促进了木薯根系对土壤中氮的吸收,提高了木薯叶片中叶绿素的含量及光合作用,促进了木薯的生长。本研究结果为 CF3 的田间应用奠定了理论基础。

参考文献:

- [1] 严华兵, 叶剑秋, 李开绵. 中国木薯育种研究进展[J]. *中国农学通报*, 2015, 31(15): 63–70.
- [2] 时涛, 李超萍, 王国芬, 等. 中国木薯病害研究进展与展望[J]. *热带作物学报*, 2023, 44(12): 2355–2368.
- [3] 蔡杰, 张洁, 喻珊, 等. 施肥方式对木薯根际土壤细菌多样性与群落结构特征的影响[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2022, 51(1): 15–20.
- [4] 武杞蔓, 张金梅, 李玥莹, 等. 有益微生物菌肥对农作物的作用机制研究进展[J]. *生物技术通报*, 2021, 37(5): 221–230.
- [5] TRINH C S, LEE H, LEE W J, et al. Evaluation of the plant growth-promoting activity of *Pseudomonas nitroreducens* in *Arabidopsis thaliana* and *Lactuca sativa*[J]. *Plant Cell Reports*, 2018, 37(6): 873–885.
- [6] CALVO P, ZEBELO S, MCNEAR D, et al. Plant growth-promoting rhizobacteria induce changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression of nitrate and ammonium uptake genes[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2019, 14(1): 224–231.
- [7] LEE S, TRINH C S, LEE W J, et al. *Bacillus subtilis* strain L1 promotes nitrate reductase activity in *Arabidopsis* and elicits enhanced growth performance in *Arabidopsis*, lettuce, and wheat[J]. *Journal of Plant Research*, 2020, 133(2): 231–244.
- [8] PII Y, ALDRIGHETTI A, VALENTINUZZI F, et al. *Azospirillum brasilense* inoculation counteracts the induction of nitrate uptake in maize plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(4): 1313–1324.
- [9] CHEN Y, LI Y C, FU Y S, et al. The beneficial rhizobacterium *Bacillus velezensis* SQR9 regulates plant nitrogen uptake via an endogenous signaling pathway[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(11): 3388–3400.
- [10] PÉREZ-PIQUERES A, MARTÍNEZ-ALCÁNTARA B, CANET R, et al. Plant growth-promoting microorganisms as natural stimulators of nitrogen uptake in citrus[J]. *PLoS One*, 2025, 20(2): e0311400.
- [11] GAO Y, HUANG S Y, WANG Y J, et al. Analysis of the molecular and biochemical mechanisms involved in the symbiotic relationship between *Arbuscular mycorrhiza* fungi and *Manihot esculenta* Crantz[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1130924.
- [12] 申光辉, 薛泉宏, 张晶, 等. 草莓根腐病拮抗真菌筛选鉴定及其防病促生作用[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(22): 4612–4626.
- [13] 陈杰, 郭天文, 汤琳, 等. 灰黄青霉 CF3 对马铃薯土传病原真菌的拮抗性及其促生作用[J]. *植物保护学报*, 2013, 40(4): 301–308.
- [14] 湛昕伟, 朱柏光, 陈点华, 等. 灰黄青霉 CF3 对木薯病原菌的拮抗性及其促生作用[J]. *分子植物育种*, 2022, 20(24): 8231–8236.
- [15] LIU X J, HU B, CHU C C. Nitrogen assimilation in plants: current status and future prospects[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2022, 49(5): 394–404.
- [16] 沈仁芳, 赵学强. 土壤微生物在植物获得养分中的作用[J]. *生态学报*, 2015, 35(20): 6584–6591.
- [17] BARGAZ A, LYAMLOULI K, CHTOUKI M, et al. Soil microbial resources for improving fertilizers efficiency in an integrated plant nutrient management system[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1606.
- [18] MANTELIN S, DESBROSSES G, LARCHER M, et al. Nitrate-dependent control of root architecture and N nutrition are altered by a plant growth-promoting *Phyllobacterium* sp[J]. *Planta*, 2006, 223(3): 591–603.
- [19] KECHID M, DESBROSSES G, ROKHSI W, et al. The *NRT2.5* and *NRT2.6* genes are involved in growth promotion of *Arabidopsis* by the plant growth-promoting rhizobacterium (PGPR) strain *Phyllobacterium brassicacearum* STM196[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(2): 514–524.
- [20] SCOTTI R, D'AGOSTINO N, ZACCARDELLI M. Gene expression profiling of tomato roots interacting with *Pseudomonas fluorescens* unravels the molecular reprogramming that occurs during the early phases of colonization[J]. *Symbiosis*, 2019, 78(2): 177–192.
- [21] CAMILIOS-NETO D, BONATO P, WASSEM R, et al. Dual RNA-seq transcriptional analysis of wheat roots colonized by *Azospirillum brasilense* reveals up-regulation of nutrient acquisition and cell cycle genes[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 378.
- [22] MURGESE P, SANTAMARIA P, LEONI B, et al. Ameliorative effects of PGPB on yield, physiological parameters, and nutrient transporter genes expression in barattiere (*Cucumis melo* L.)[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2020, 20(2): 784–793.
- [23] SINGH B N, DWIVEDI P, SARMA B K, et al. *Trichoderma asperellum* T42 reprograms tobacco for enhanced nitrogen utilization efficiency and plant growth when fed with N nutrients[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 163.
- [24] KABIR A H, THAPA A, HASAN M R, et al. Local signal from *Trichoderma afroharzianum* T22 induces host transcriptome and endophytic microbiome leading to growth promotion in sorghum[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75(22): 7107–7126.
- [25] DRECHSLER N, COURTY P E, BRULÉ D, et al. Identification of arbuscular mycorrhiza-inducible *Nitrate*

- Transporter 1/Peptide Transporter Family (NPF)* genes in rice[J]. *Mycorrhiza*, 2018, 28(1): 93 – 100.
- [26] WANG S S, CHEN A Q, XIE K, et al. Functional analysis of the OsNPF4.5 nitrate transporter reveals a conserved mycorrhizal pathway of nitrogen acquisition in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(28): 16649 – 16659.
- [27] WANG Y, XIA Y Q, YOU L L, et al. Characterization of ammonium absorption by ammonium-preferential cassava[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2025, 304: 154401.
- [28] ZOU L P, QI D F, SUN J B, et al. Expression of the cassava nitrate transporter *NRT2.1* enables *Arabidopsis* low nitrate tolerance[J]. *Journal of Genetics*, 2019, 98(3): 74.

Mechanism of promoting growth of cassava by *Penicillium griseofulvum* CF3

ZANG Wenshuai^{1,2#}, SHEN Xinwei², LU Dongying², YANG Qi², YANG Jianfei², LI Ciyun²,
LI ruotong², YANG Jing², NIU Xiaolei^{1*}

(1. School of Breeding and Multiplication (Sanya Institute of Breeding and Multiplication), Hainan University, Sanya, Hainan 570225, China; 2. School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Danzhou, Hainan 571737, China)

Abstract: Previous studies have shown that *Penicillium griseofulvum* CF3 can promote the growth of cassava. In order to further explore the mechanism of the growth-promoting effect of *P. griseofulvum* CF3, cassava leaves were inoculated with CF3 in a pot experiment. The results showed that the cassava leaves inoculated with CF3 increased the concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids, and total chlorophyll by 44%, 47%, 38%, and 46%, respectively, compared to the control group. At the same time, their net photosynthetic rate, stomatal conductance, water use efficiency, and transpiration rate were increased by 55%, 35%, 43%, and 23%, respectively. The total nitrogen content in the leaves was increased by 56% while the total nitrogen in the roots increased by 4.5%, respectively. However, no significant alteration was observed in the total soil nitrogen content. The transcriptomic analysis showed that the expression of ammonium nitrogen transporter genes, nitrate nitrogen transporter genes, nitrate reduction genes and ammonium assimilation genes were significantly increased in the roots after inoculation with CF3. All these results indicated that inoculation with *P. griseofulvum* CF3 activated the expression of nitrogen transporter genes, nitrate reductase genes, ammonium assimilation gene in the cassava roots, thereby, increasing the nitrogen content in the cassava roots and leaves, which in turn increased the content of chlorophyll and enhanced photosynthesis, thus promoting the growth of cassava. This study lays a theoretical foundation for further elucidation of the growth-promoting mechanism of *P. griseofulvum* CF3 on cassava and for its field application.

Keywords: *Penicillium griseofulvum* CF3; cassava; growth promotion; nitrogen transporter

(责任编辑: 邹游兴)