

## 膜荚黄芪与蒙古黄芪种子休眠与萌发研究进展

昌秦湘<sup>1,2</sup> 高文鑫<sup>2</sup> 张东红<sup>3</sup> 李林<sup>1</sup> 张强<sup>2</sup> 梁宗锁<sup>1,2\*</sup>

(1. 太原学院药用植物研究中心, 太原 030032; 2. 浙江理工大学生命科学与医药学院, 杭州 310018; 3. 陕西省药品和疫苗检查中心渭南分中心, 渭南 714099)

**摘要** 膜荚黄芪(*Astragalus membranaceus*)和蒙古黄芪(*A. membranaceus* var. *mongholicus*)是大宗药用植物黄芪(*Astragali Radix*)基原物种,是全球天然药物与功能性食品的战略资源,其种子休眠与萌发研究,是保障药材道地性与产业可持续性的核心支撑。该文系统综述1975年以来的研究成果,旨在阐明2种黄芪种子休眠与萌发共性特征与差异。2种黄芪种子均属复合休眠类型,致密种皮形成的物理屏障、内源抑制物的抑制效应,与脱落酸(ABA)/赤霉素(GA)信号通路介导的生理休眠,共同决定其休眠特征。2种黄芪种子休眠与萌发存在类群间异质性,是生态位分化的适应策略;研究人员根据上述特点已开发物理、化学、微生物及引发剂处理等方法靶向休眠破除技术。2种黄芪种子的萌发对温度、水分、盐碱等环境因子的响应也具有类群间异质性。2种黄芪种子在“GA中间产物预储存”特征下,休眠-萌发的分子调控策略存在分化。黄芪种子休眠与萌发研究已从经验探索向机制驱动发展,但仍存在分子机制解析不彻底、微生物互作认知薄弱等瓶颈问题。未来研究需采用多组学与基因编辑技术,深入解析休眠与萌发机制并建立类群精准调控方案,为黄芪产业可持续发展及种子休眠与萌发理论创新提供支撑。

**关键词** 膜荚黄芪;蒙古黄芪;种子休眠;种子萌发

中图分类号:Q945 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2026.01.003

## Research Progress on the Seed Dormancy and Germination of *Astragalus membranaceus* and *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus*

CHANG Qinxiang<sup>1,2</sup> GAO Wenxin<sup>2</sup> ZHANG Donghong<sup>3</sup> LI Lin<sup>1</sup> ZHANG Qiang<sup>2</sup> LIANG Zongsuo<sup>1,2\*</sup>

(1. Medicinal Plant Research Center, Taiyuan University, Taiyuan 030032; 2. College of Life Sciences and Medicine, Zhejiang Sci-Tech University, Hangzhou 310018; 3. Weinan Branch Center, Shaanxi Provincial Pharmaceutical and Vaccine Inspection Center, Weinan 714099)

**Abstract** *Astragalus membranaceus* and *A. membranaceus* var. *mongholicus* are the source species of the bulk medicinal herb *Astragali Radix* (Huangqi), and they serve as strategic resources for global natural medicines and functional foods. Research on seed dormancy and germination in the two taxa is crucial for ensuring the authenticity of medicinal materials and industrial sustainability. This article systematically reviewed studies published since 1975 on their seeds, aiming to clarify the commonalities and differences in the seed dormancy and germination between the two *Astragalus* taxa. Seeds of the two *Astragalus* taxa exhibited combinational dormancy (physical dormancy+physiological dormancy), whose dormancy characteristics were collectively determined by the physical barrier formed by the dense seed coat, the inhibitory effect of endogenous inhibitors, and the physiological dormancy mediated by the abscisic acid (ABA)/gibberellic acid (GA) signaling pathway. The interspecific heterogeneity in dormancy and germination of the two *Astragalus* seeds represented an adaptive strategy for niche differentiation. Based on these traits, targeted dormancy-breaking techniques have been developed, including physical, chemical, microbial, and priming treatments. Additionally, seed germination of the two *Astragalus* taxa in response to environmental factors (temperature, water, and salinity-alkalinity) also showed significant inter-taxonomic heterogeneity. Despite sharing the “GA intermediate pre-

基金项目:国家重点研发计划项目(2024YFC3506403)。

第一作者简介:昌秦湘(1983—),女,博士研究生,副教授,从事药用植物资源与持续利用研究。

\* 通信作者:E-mail:liangzs@ms.iswc.ac.cn。

收稿日期:2025年8月3日。

storage” trait, the two *Astragalus* taxa had divergent molecular regulatory strategies for dormancy and germination. Current research on seed dormancy and germination of the two *Astragalus* taxa has advanced from empirical exploration to mechanism-driven investigation; however, bottlenecks remain, such as incomplete elucidation of molecular mechanisms and insufficient understanding of microbe-seed interactions. Future studies should integrate multi-omics and gene editing technologies to further elucidate the mechanisms underlying dormancy and germination, and establish taxon-specific precision regulation protocols. This review will provide robust support for the sustainable development of the *Astragali Radix* industry and the advancement of theories related to seed dormancy and germination.

**Key words** *Astragalus membranaceus*; *A. membranaceus* var. *mongholicus*; seed dormancy; seed germination

中药黄芪(*Astragali Radix*)基原物种为豆科(Fabaceae)黄芪属(*Astragalus*)的膜荚黄芪(*Astragalus membranaceus*)及蒙古黄芪(*Astragalus membranaceus* var. *mongholicus*),其药材为两者干燥的根<sup>[1]</sup>,含多种生物活性成分,药理作用显著<sup>[2]</sup>,既是传统药用植物,更是全球天然药物与功能性食品的重要战略资源<sup>[3]</sup>。黄芪经济价值高,人工栽培规模逐年扩大,其栽培产业已成为我国多地农业经济的重要组成部分。然而,商用黄芪的繁育依赖于种子播种,而种子萌发受复杂休眠性状的制约,其萌发效率直接决定药材道地性、产量稳定性及产业经济效益<sup>[4]</sup>。因此,系统研究黄芪种子,特别是破解“难以萌发”这一关键科学问题,不仅可加深对黄芪生物学特性的理解,还对黄芪规范化生产和生态保护具有重要意义。

种子休眠与萌发是平衡生存与更新的核心生活史性状,对种子植物的繁衍、农业生产及生态平衡至关重要,也是植物生物学研究的重要内容<sup>[5]</sup>。黄芪种子萌发受环境和遗传因素共同影响<sup>[6-7]</sup>,自然条件下发芽率低,休眠机制复杂等问题长期制约产业发展<sup>[8-9]</sup>。尽管黄芪研究备受学界关注,但成果主要集中在化学成分和药理活性研究方面;而在种子生物学中,针对休眠与萌发核心环节的系统性研究明显不足,休眠机制还未形成系统认知。此外,2种黄芪的地理分布格局差异,如膜荚黄芪分布在偏北森林带、蒙古黄芪分布在半湿润-半干旱的森林草原带<sup>[10]</sup>,与其种子生态适应策略的关联机制仍缺乏系统整理。

本文以2种黄芪种子“难以萌发”为关键科学问题,系统总结了1975年以来膜荚黄芪种子和蒙古黄芪种子休眠与萌发的研究文献,解析2种黄芪种子休眠特征,厘清类群间差异;总结休眠破除技术的靶向性、萌发对环境因子的响应和调控机制;凝练尚未解决的关键科学问题并提出未来研究方向;同时整合共性机制、凝练类群间差异,以期为

黄芪种子精准破除休眠、制定物种特异性萌发调控方案提供系统总结与参考,并为后续机制解析与技术转化指明研究方向。

## 1 膜荚黄芪与蒙古黄芪种子休眠特征与类群差异

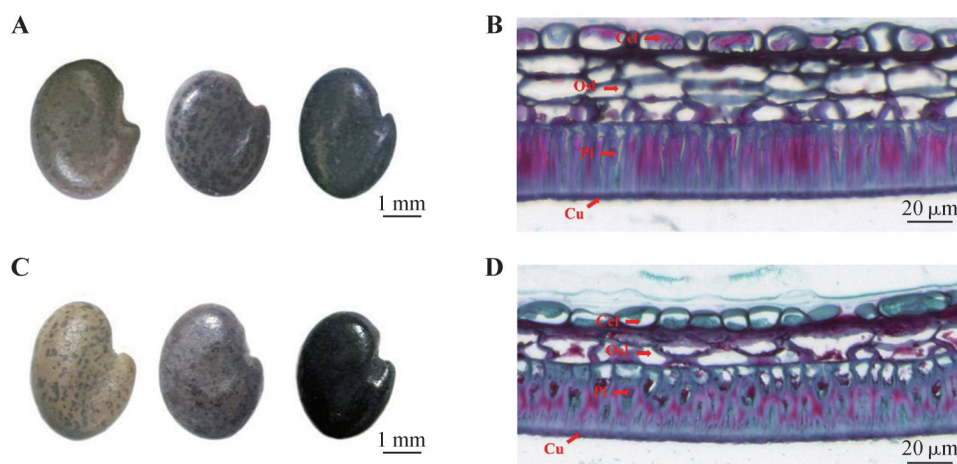
### 1.1 休眠特征

2种黄芪种子休眠的核心表现为“硬实率高”与“萌发延迟”,且类群间差异显著<sup>[11-12]</sup>。黄芪种子产生于一种叫荚果的果实中,于当年7—9月成熟<sup>[13]</sup>,多为肾形,少数为近圆形,表面光滑或有细小纹理,褐色或黑褐色,多有明显深色斑纹(图1A、1C)。黄芪在开花后50d左右完成灌浆,随着成熟期推进,种子含水量逐步降至3.0%左右,颜色由褐色逐步变为黑褐色,硬实率逐步升高<sup>[14]</sup>。自然状态下膜荚黄芪种子硬实率为27%<sup>[15]</sup>,而蒙古黄芪种子硬实率达85%<sup>[16]</sup>,后者的硬实率明显高于前者,意味着2种黄芪的休眠程度存在差异。

### 1.2 休眠原因

#### 1.2.1 种皮结构

种皮结构是导致黄芪休眠的关键物理因素。通过观察蒙古黄芪种子完全成熟时期的石蜡切片,发现其种皮较厚,栅栏组织排列紧密,且具有多层石细胞与颓废细胞层结构,增加了种皮的硬实度(图1B、1D)。此外,黄芪种子角质层纤维素含量高,大量果胶成凝胶状,进一步减少了水分渗透的通道<sup>[17]</sup>。这些结构共同构成了阻止水分和氧气进入的物理屏障,有利于黄芪种子将胚胎封闭于干燥的环境。尽管2种黄芪种子都有种皮结构致密的特点,但电镜观察与石蜡切片分析表明,2种黄芪种子的种皮微观结构存在明显差异:与膜荚黄芪相比,蒙古黄芪种子种皮表面排列更致密、萌发孔相对较窄,骨状石细胞层更厚<sup>[18-19]</sup>,这是导致蒙古黄芪种子硬实率高于膜荚黄芪种子的重要原因之一。



A~B. 蒙古黄芪; C~D. 膜荚黄芪; Cu. 角质层; Pl. 栅栏层; Osl. 骨状石细胞层; Ccl. 颓废细胞层。

A~B. *A. membranaceus* var. *mongholicus*; C~D. *A. membranaceus*; Cu. Cuticle; Pl. Palisade layer; Osl. Bone-like stone cell layer; Ccl. Senescent cell layer.

图1 不同成熟度种子外观形态(A、C)与种皮结构(B、D)

Fig.1 Seed morphology at different maturity levels(A, C) and seed-coat structure(B, D)

### 1.2.2 内源抑制物

黄芪种子的种皮和种仁中都含有生物活性较强且种类较多的内源抑制物,如有机酸、黄酮类等;其抑制活性随浓度升高而增强,是导致黄芪种子生理休眠的主要原因之一<sup>[20-21]</sup>。植物内源激素的动态平衡,特别是脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellin A, GA)之间经典的拮抗作用,也是种子休眠的重要原因之一。该机制在水稻(*Oryza sativa*)、大豆(*Glycine max*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)等模式植物中均得到验证:种子萌发是ABA和GA在参与储备物利用过程中,各自发挥延缓与促进2种不同功能之间平衡的结果,二者在种子内的相对浓度和信号响应强度,决定种子是继续休眠还是启动萌发<sup>[22-24]</sup>。研究<sup>[25]</sup>发现,蒙古黄芪种子初始ABA含量高于膜荚黄芪,这也进一步揭示了蒙古黄芪种子休眠程度比膜荚黄芪更深的原因。

### 1.3 休眠类型

种子休眠受多种因素影响,通常分为形态休眠(morphological dormancy, MD)、形态生理休眠(morphophysiological dormancy, MPD)、物理休眠(physical dormancy, PY)、生理休眠(physiological dormancy, PD)及两者结合的复合休眠(combination dormancy, PY+PD)<sup>[26]</sup>。大部分豆科植物的种子具有复合休眠特点,其在演化过程中先形成物理休眠以应对干旱,后结合生理休眠策略,以适

应季节性温度波动。复合型休眠往往以种皮的硬实度与种子内源“ABA响应”作为鉴别指标<sup>[27-29]</sup>。2种黄芪种子同其他黄芪属植物,如紫云英(*A. sinicus*)一样<sup>[30]</sup>,均属于具有高度硬实的外壳和内源抑制物存在的复合休眠(PY+PD)类型<sup>[2,31-33]</sup>。2种黄芪种子的这种复合休眠特点,使得解除其休眠需同时突破物理屏障与生理抑制。

## 2 膜荚黄芪与蒙古黄芪种子萌发特征与调控策略

### 2.1 萌发特征

膜荚黄芪和蒙古黄芪种子在萌发特性上既存在共性,也因长期生态位分化而形成了类群间异质性,且这些特征均与其对生境的适应性响应密切相关。从共性来看,2种黄芪种子的硬实率与自然状态下的萌发率均呈负相关<sup>[34-35]</sup>;同时,在对环境因子的响应中呈现“萌发窗口狭窄”的共性特征:如在温度维度上,低温(<10 °C)与高温(>30 °C)均会抑制其萌发<sup>[11,36]</sup>;在干旱维度上,表现出“适度诱导萌发、重度维持休眠”的特点<sup>[37-39]</sup>。从类群间异质性来看,二者对温度与干旱的响应存在分化:膜荚黄芪种子的萌发对低温环境具有更高的耐受性,5 °C时,膜荚黄芪种子虽然发芽势在前72 h内被显著抑制,但仍能维持较高的萌发率(达25 °C时的90%以上),且经积温模型测算,理论上可启动萌发的最低温度为0.2 °C<sup>[40]</sup>;而蒙古黄芪在10 °C时

萌发被显著抑制,萌发率不足 20 °C 时的 50%,萌发势不足 20 °C 时的 20%<sup>[41]</sup>。蒙古黄芪种子的萌发对干旱更有耐受性,膜荚黄芪种子在中度干旱下(15%,聚乙二醇 6000(PEG-6000))萌发受阻,而蒙古黄芪种子在重度干旱下(>20%,PEG-6000)表现为萌发受阻<sup>[41-42]</sup>。2 种黄芪种子萌发的差异与各自长期演化形成的生态位分化有关,虽然二者的分布区域存在重叠,但还是存在明显的地理替代分布格局<sup>[10]</sup>:膜荚黄芪作为东亚北部—西伯利亚南部森林带的中生植物,依赖相对稳定的中等水分环境,其种子萌发对干旱的响应特征是规避在

水分不足环境中萌发后幼苗难以存活的适应性策略;蒙古黄芪作为华北森林草原带的旱中生植物,可耐受短期水分不足,其种子萌发对低温的敏感特性,是规避低温胁迫导致幼苗生长受阻的生存策略。

## 2.2 破除休眠

黄芪种子的休眠可防止其在不适宜的条件下萌发,是一种生存保护机制,但不利于农业生产。1975 年以来,通过对黄芪休眠机制的深入理解,研究人员通过物理、化学、微生物处理等方法破除黄芪种子休眠并促进其萌发(图 2)。

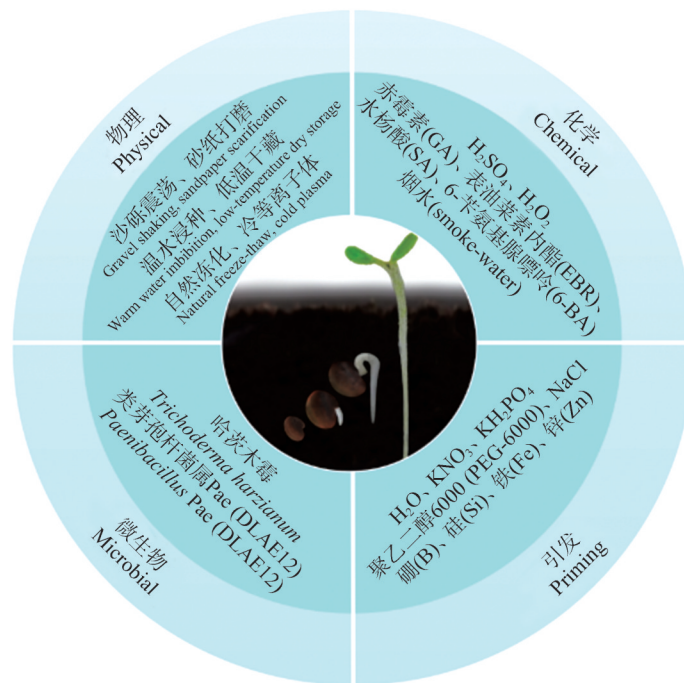


图 2 膜荚黄芪和蒙古黄芪种子休眠破除方法

Fig.2 Methods of breaking dormancy for seeds of *Astragalus membranaceus* and *A. membranaceus* var. *mongholicus*

### 2.2.1 物理处理

物理处理方法主要针对黄芪种子的物理休眠和生理休眠:如沙砾震荡和砂纸打磨等机械损伤法<sup>[9]</sup>及近年应用的冷等离子体处理<sup>[43-44]</sup>,可破坏种皮表面蜡质、角质等疏水性物质,促使其出现裂纹并增强亲水性,破除物理休眠;温水浸种通过软化果胶层增加亲水性(破除物理休眠),同时析出内源抑制物,降低内源抑制物浓度(辅助破除生理休眠),从而协同破除休眠;低温干藏、自然冻化处理,则在破坏种皮物理结构的同时通过调控酶活等破除生理休眠的方式促进其萌发<sup>[11, 45-46]</sup>。物理

处理对种皮结构的破坏或酶活的调控,为后续激素信号激活、代谢通路启动创造了条件。

### 2.2.2 化学处理

早期研究主要关注黄芪种子的物理休眠机制,因此多采用浓硫酸( $H_2SO_4$ )<sup>[47]</sup>、过氧化氢( $H_2O_2$ )水溶液<sup>[32]</sup>等处理方式以消解种皮结构;随着对其生理休眠机制的认知,激素处理作用靶点更广泛,被普遍应用:如 GA 和 24-表油菜素内酯(24-epibrassinolide, EBR)可促进淀粉和蛋白质分解,加速萌发过程中的营养动员,同时促进细胞伸长和分裂,提高萌发率<sup>[33, 42]</sup>;水杨酸(salicylic acid, SA)减

少种子休眠与萌发过程中自由基对细胞的损伤<sup>[48]</sup>;6-苄氨基腺嘌呤(6-benzylaminopurine, 6-BA)可通过促进细胞伸长和分裂<sup>[49]</sup>等方式促进种子萌发。此外,如烟水(smoke-water)<sup>[50-51]</sup>等具有生长调节剂作用的生物活性混合物,通过外源浸种处理也可促进种子萌发。化学处理与黄芪种子营养代谢的调控、内源激素平衡、活性氧(reactive oxygen species, ROS)信号调节等机制紧密相关。

### 2.2.3 引发剂处理

引发剂处理通过可控的“吸胀和干燥”循环,提高种子活力和抗逆性,常用于提高种子逆境生存能力<sup>[52]</sup>。适当浓度的硼(B)、硅(Si)、铁(Fe)、锌(Zn)引发剂处理,可提升黄芪种子萌发过程中超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性,减少胁迫环境中ROS的过量积累,从而显著促进种子萌发<sup>[53-54]</sup>。采用H<sub>2</sub>O及适当浓度PEG-6000、NaCl、KNO<sub>3</sub>及KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>的引发剂处理,通过渗透调节,促进黄芪种子萌发<sup>[37,55]</sup>。引发剂处理的本质是维持ROS稳态,从而破除休眠。

### 2.2.4 微生物处理

最早被应用于提高黄芪种子萌发率的生防菌是哈茨木霉(*Trichoderma harzianum*),可缓解中性盐(NaCl)对黄芪种子萌发的抑制作用,提高萌发率<sup>[56]</sup>;研究<sup>[17]</sup>发现,类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)中的Pae(DLAE12)菌株,不仅能抑制黄芪种子病原体侵染,还可通过促进纤维素降解,破除物理休眠屏障,显著提高蒙古黄芪种子萌发率。这类促进种子萌发的生防菌可作为“生物接种剂”,替代传统化学处理,提高黄芪种子发芽率。除此之外,种子表面及其周围微生物可能通过分泌激素类似物、激活降解酶基因等方式发挥促生作用<sup>[57-58]</sup>。

## 2.3 萌发调控

种子萌发是种子生理状态与外部环境因子互作的结果。明确不同环境下黄芪种子萌发生理规律及调控机制,对提升田间萌发率与理解生态适应性具有重要意义。

### 2.3.1 温度

温度是黄芪种子萌发的关键因子。2种黄芪种子的最适萌发温度有差异:25℃是蒙古黄芪最适种子萌发条件,10~25℃的变温环境是膜荚黄芪最适种子萌发条件,适宜的温度条件可软化黄芪种子种皮、激活代谢,促进萌发<sup>[50,59-60]</sup>;当环境温度

高于30℃时,会加剧黄芪种子老化,萌发率与幼苗活力显著下降<sup>[39]</sup>。

### 2.3.2 水分

黄芪种子具有一定耐旱性,蒙古黄芪种子的抗旱性优于膜荚黄芪<sup>[61]</sup>。渗透胁迫的强度与持续时间对种子萌发影响显著:适度渗透胁迫(如-0.04 MPa,以10%、20% PEG模拟)可在短时间内促进种子萌发;但随着干旱程度加剧和时间的延长,则会抑制其萌发<sup>[41,62]</sup>。外源施用GA<sup>[33]</sup>、EBR<sup>[42]</sup>或Si<sup>[63]</sup>,可通过增强抗氧化酶活性、调节渗透平衡等途径,提高干旱胁迫下黄芪种子萌发效率。

### 2.3.3 盐碱

黄芪种子对盐碱环境具有一定适应性,且对中性盐的适应性要强于碱性盐<sup>[64]</sup>。浓度效应分析<sup>[65]</sup>表明,低浓度盐(如NaCl<0.6%, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub><0.8%、NaHCO<sub>3</sub><0.3%),能促进蒙古黄芪种子萌发和幼苗生长发育,尽管高浓度盐会抑制,但在4 mmol·L<sup>-1</sup> Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>或100 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl处理下,其萌发率仍然可达对照的50%以上,意味着蒙古黄芪具有一定的耐盐碱能力;在对比试验中,2种黄芪种子均表现为低浓度促进萌发,而高浓度抑制萌发。在100 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl处理下,2种黄芪种子萌发未表现出显著差异<sup>[66-68]</sup>。外源施用甜菜碱(glycinebetaine, GB)、SA<sup>[48]</sup>、独脚金内酯(strigolactones, SLs)<sup>[69]</sup>上调抗氧化体系功能,减缓高盐碱环境对种子萌发的抑制作用。接种丛枝菌根真菌等微生物,可通过改善根系微环境、增强养分吸收等途径协同提升种子萌发能力<sup>[70]</sup>。

### 2.3.4 重金属

黄芪种子对Cu<sup>2+</sup>、Cd<sup>2+</sup>、Pb<sup>2+</sup>等重金属的响应呈现“低抑高耐”特征。Cu(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>·3H<sub>2</sub>O(0.05, 0.5 mg·L<sup>-1</sup>)、Cd(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>·4H<sub>2</sub>O(10, 20 mg·L<sup>-1</sup>)、Pb(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>(10~50 mg·L<sup>-1</sup>)通过破坏黄芪抗氧化系统与细胞膜结构显著抑制种子萌发后根尖的生长<sup>[71]</sup>。在较高质量浓度的Cu<sup>2+</sup>、Pb<sup>2+</sup>、Zn<sup>2+</sup>环境下(300 mg·L<sup>-1</sup>),黄芪仍然有部分种子可完成萌发并出苗,对土壤中重金属具有一定的吸附能力,迁移累积率为镉( $\beta=0.6820$ )>铜( $\beta=0.2438$ )>铅( $\beta=0.0258$ ),提示黄芪对重金属具有一定耐受性<sup>[72-73]</sup>,在重金属污染区域可作为生态恢复的先锋物种。虽然该特性在生态恢复中具有应用价值,但是,在药用黄芪栽培中必须予以严格监控,以免因重金属超标,影响药材质量。调控研究表明,接种菌根真

菌(mycorrhizal fungi)等微生物能够提高黄芪对重金属的抗性<sup>[74]</sup>;添加硒(Se)可通过拮抗作用降低黄芪各部位镉(Cd)含量,以提高对Cd的耐受性<sup>[75]</sup>。

### 3 膜荚黄芪与蒙古黄芪种子休眠-萌发调控机制

#### 3.1 生理机制

##### 3.1.1 ABA/GA平衡

ABA与GA的拮抗平衡是2种黄芪休眠调控的核心生理机制,这与植物种子休眠的普遍规律一致<sup>[76]</sup>。休眠阶段,2种黄芪种子ABA含量高、GA含量低。外源添加ABA试验<sup>[25,77]</sup>发现,ABA通过抑制种子蛋白质、脂肪的调动,导致碳能源过度消耗,改变子叶脂肪酸组成,最终延缓胚根突破种皮;在萌发启动后,GA含量上升,促进细胞伸长与分裂,同时下调ABA合成基因表达,打破休眠平衡,促进萌发。

##### 3.1.2 ROS的双重调控

ROS信号整合贮藏物质动员、激素平衡与次生代谢,在黄芪种子生理休眠调控中呈“低促高抑”双重效应,是2种黄芪种子萌发调节的另一共性机制<sup>[78]</sup>。在干旱、盐碱等环境下,黄芪种子通过触发ROS爆发、上调ABA/GA、抑制萌发,规避不利环境<sup>[62,79]</sup>。萌发初期,ROS浓度低,促萌发,此时淀粉与非水溶性储存蛋白最先被调动,而脂质在萌发后期被调动。随着黄芪种子吸胀开始、呼吸跃升,ROS迅速升高,则会形成“生理休眠”信号<sup>[77]</sup>。研究<sup>[80]</sup>发现,黄芪种子萌发过程中,毛蕊异黄酮苷、毛蕊异黄酮、芒柄花素等黄酮类物质在萌发后期积累升高,可能通过清除ROS、调节渗透压间接促进萌发,这个过程中蒙古黄芪和膜荚黄芪种子中黄酮类物质的变化并不一致。黄芪种子的元素引发、适度PEG及SA处理都通过控制ROS浓度实现萌发调控。

#### 3.2 分子机制

##### 3.2.1 共性机制:激素信号通路基因

转录组分析<sup>[25]</sup>表明,2种黄芪种子萌发过程中均存在大量动态调整的基因网络,在相同萌发时间内,二者差异表达基因中上调(11.0%)与下调(11.5%)基因占比接近,意味着2种黄芪在萌发机制上有一定相似性;GA可促进黄芪种子休眠解除的KAO、GA20ox、GA3ox等分子靶点;而ABA信号

通路基因集中调控BG1酶的活性,调节ABA的活性状态。该研究还发现,黄芪种子萌发过程中存在GA和ABA的上游合成基因表达并不活跃的特点,这可能意味着,黄芪种子有“GA中间产物预储存”特征:种子发育末期储存GA前体物质,萌发时快速转化为活性GA,缩短萌发启动时间。

##### 3.2.2 差异机制:代谢相关基因与调控网络

蒙古黄芪与膜荚黄芪种子萌发调控分子机制差异,主要体现在代谢基因表达模式与调控网络的分化上。蒙古黄芪种子萌发依赖黄酮代谢上游酶基因(*PAL*、*C4H*、*CHS*等)表达,以快速激活储备物质;而膜荚黄芪种子萌发依赖黄酮合成全途径酶基因(上游*PAL*、*C4H*、*4CL*及下游*CHI*、*IFS*、*I3'H*等)的协同表达,以响应更快吸胀<sup>[80]</sup>。这种差异可能与二者生态适应性差异有关:蒙古黄芪通过黄酮合成上游途径酶基因的特异性上调,适应其种子高休眠、高抗逆特性,满足快速调动能量打破深休眠的需求;膜荚黄芪则通过黄酮合成全途径酶基因的协同表达适应其变温敏感、需快速感知环境水分的特性。

在最近的一项研究<sup>[81]</sup>中,通过“转录组+WGC-NA+机器学习策略”筛选出与蒙古黄芪种子萌发过程相关的4个关键基因:*Cluster-28554.0*、*FAS4*、*EPN2*及*T10024.10*,分别参与萌发过程中的防御反应、RNA代谢、蛋白质运输和RNA修饰;首次注释到*T10024.10*编码蛋白可催化N4-乙酰胞苷修饰,为萌发提供必需蛋白质。2种黄芪种子萌发调控的共性与差异共同构成了黄芪属种子休眠解除的分子基础。目前,黄芪种子萌发过程中关键基因的功能及其调控分子网络均基于生物信息学推断,与其他模式植物相比,黄芪种子休眠与萌发的分子机制研究还处于初级阶段,关键基因的作用机制仍不清楚,直接证据还有待进一步完善。

## 4 总结与展望

### 4.1 总结

膜荚黄芪与蒙古黄芪作为我国传统大宗药用植物,其种子的休眠与萌发特性是制约规模化栽培与资源高效利用的核心瓶颈。1975年以来的研究围绕这2种黄芪种子“休眠特点、原因、类型、调控方法和机制初步解析”形成认知框架,为理解不同生态位黄芪的生态适应性与种子质量提升等提供重要支持(图3)。在休眠特征与成因方面,明确

2种黄芪种子均属复合休眠类型(PY+PD),致密种皮形成的物理屏障、内源抑制物的抑制效应,与ABA/GA信号通路介导的生理休眠,共同决定其休眠特征;在破除休眠与萌发调控技术方面,基于复合休眠的特性已开发多种物理、化学、微生物及引发剂处理靶向破除休眠方法。同时,环境调控研究明确了2种黄芪的特异性需求:蒙古黄芪最适种子萌发温度为25℃恒温,膜荚黄芪偏好10~25℃变温,且蒙古黄芪在抗旱、耐盐碱能力上显著优于膜荚黄芪,为不同生态区田间栽培的环境适配提供了关键参数;在休眠与萌发调控机制方面,生理与分子层面的研究逐步揭示了核心调控网络:生

理机制上,ABA/GA拮抗平衡是休眠与萌发转换的“核心开关”,ROS信号以“低促高抑”效应整合激素平衡与次生代谢,萌发后期黄酮类物质通过清除过量ROS、调节渗透压辅助萌发。分子机制上,明确了参与GA调控的靶点,且发现黄芪种子“GA中间产物预储存”特性;蒙古黄芪种子萌发依赖黄酮代谢上游代谢酶基因表达,以快速激活储备物质,而膜荚黄芪种子萌发依赖黄酮类化合物合成全途径酶基因响应吸胀过程,这一认识为类群特异性调控提供分子线索。2种黄芪种子在休眠-萌发特性的共性之外的类群差异,可能与各自不同的生活史和生态位分化有关。

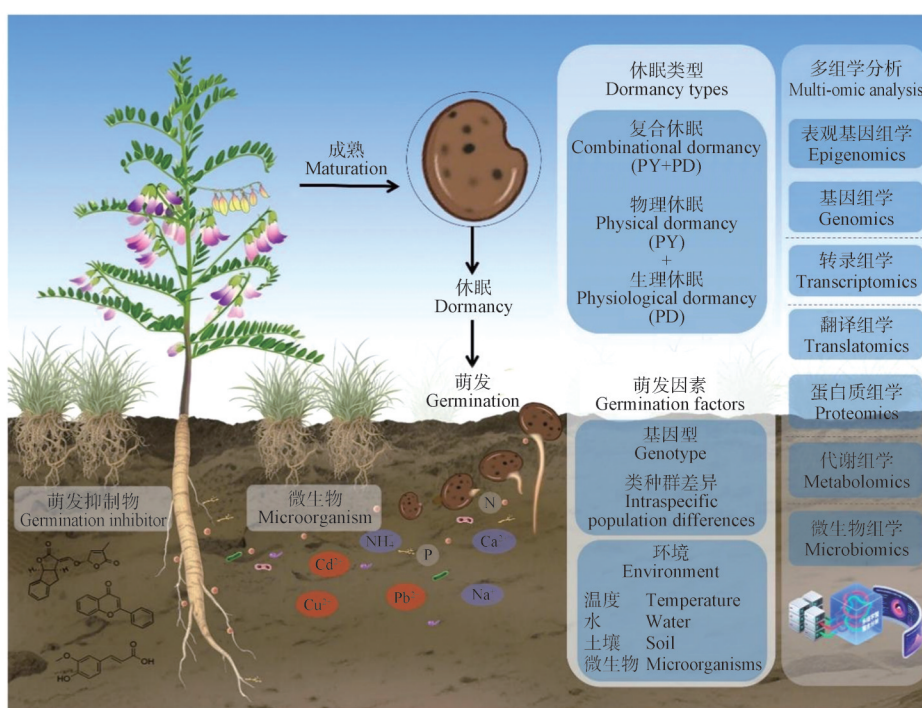


图3 膜荚黄芪和蒙古黄芪种子休眠-萌发研究及多组学分析

Fig.3 Research on *Astragalus membranaceus* and *A. membranaceus* var. *mongholicus* seed dormancy-germination and multi-omics analysis

## 4.2 展望

尽管黄芪种子休眠-萌发研究已取得阶段性进展,但当前研究仍存在分子机制验证不足、微生物互作认知薄弱、类群调控精准度低等瓶颈,未来需围绕以下方向深化研究,推动理论突破与产业应用的协同发展。

### 4.2.1 深度解析分子机制

目前虽推测苯丙素类、黄酮类、皂苷、ABA/GA,以及类似于DNA连接酶的萌发标志物<sup>[82]</sup>参与

休眠调控,但其分子结构、靶点蛋白及信号通路缺乏直接验证;ABA/GA平衡与ROS信号的交叉调控网络,如种子萌发过程中,ROS如何调控激素合成基因表达等问题,还缺乏黄芪体内的直接证据。未来需通过代谢组学、高分辨质谱,鉴定抑制物和萌发标志物,验证其通过ROS稳态调控ABA/GA平衡,影响胚根突破力等功能,并绘制种子动态代谢谱;采用WGBS、ChIP-seq等技术分析逆境下黄芪种子休眠与萌发表观遗传动态,追踪“耐逆记

忆”传递规律、解析关键基因的表达模式与调控靶标,验证“GA中间产物预储存”的分子调控通路;探索休眠差异的表观遗传机制(如DNA甲基化、组蛋白修饰),解析生态适应驱动休眠分化的分子基础,明确2种黄芪休眠与萌发类群差异的分子本质等问题。

#### 4.2.2 微生物组学研究

目前,黄芪种子微生物调控研究较少,且多聚焦于单一菌株,对黄芪种子际微生物群落的结构组成、组装规律及对微生物-种子-土壤三方互作的认知还不足,次生代谢物与种子际微生物协同调控萌发的信号机制也还缺乏实证支持,限制了微生物干预处理促进黄芪种子萌发的精准设计。未来需通过多组学技术(multi-omics)<sup>[83]</sup>解析不同生态位种子际核心菌群,明确其在破除种皮屏障、调控激素平衡中的作用。

#### 4.2.3 类群精准调控

2种黄芪在休眠程度、环境响应、分子机制上的显著差异,要根据类群特征精准设计调控策略,如利用高分辨率计算机断层扫描技术与扫描电镜,原位量化黄芪种皮结构参数,建立“种皮微结构-硬实率-吸水速率”模型;针对蒙古黄芪种子高休眠、高抗逆特性,优化“物理破障与微生物促生”的协同策略;针对膜荚黄芪变温敏感特点,开发“变温调控+PEG渗透引发”的组合技术;同时结合分子标记建立调控效果快速的检测方法,实现类群特异性休眠-萌发调控的精准匹配。

过去50年,围绕黄芪种子“休眠与萌发”问题,产生了大量成果,为豆科植物的复合休眠研究积累了非模式植物的实证数据。但黄芪种子休眠机制与萌发调控至今还有许多未解之谜:尽管在拟南芥、大豆等模式植物中已有大量休眠-萌发分子机制的研究<sup>[84]</sup>,但仍缺乏黄芪种子中的直接实证,限制了对黄芪生长发育的深度理解,也制约了其精准繁育、科学贮藏及产业化开发的进程。近年来,等离子技术及空间转录组学、代谢组学、微生物组学等多组学新技术的系统引入<sup>[85]</sup>,尤其是膜荚黄芪和蒙古黄芪基因组图谱相继公布<sup>[86-87]</sup>,为阐明黄芪休眠与萌发机制等研究提供了重要的理论与数据支撑。未来,黄芪种子休眠与萌发的研究策略应从现象描述跃升为机制驱动,通过联合运用多组学技术,深入探究黄芪种子休眠维持、萌发启动、环境适应及遗传分化的分子调控机制,为黄

芪资源的可持续利用、生态修复功能的发挥及植物种子的休眠与萌发理论提供科学支撑。

### 参 考 文 献

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2025.  
Chinese Pharmacopoeia Commission. Pharmacopoeia of the People's Republic of China[M]. Beijing: China Medical Science and Technology Press, 2025.
- [2] 段琦梅, 梁宗锁, 聂小妮, 等. 黄芪和党参提取物的抗氧化活性研究[J]. 西北植物学报, 2010, 30(10): 2123-2127.  
DUAN Q M, LIANG Z S, NIE X N, *et al.* Antioxidant activity detection of *Astragalus membranaceus* and *Codonopsis pilosula* ethanol extracts by DPPH method[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(10): 2123-2127.
- [3] 秦雪梅, 李震宇, 孙海峰, 等. 我国黄芪药材资源现状与分析[J]. 中国中药杂志, 2013, 38(19): 3234-3238.  
QIN X M, LI Z Y, SUN H F, *et al.* Status and analysis of *Astragali Radix* resource in China [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2013, 38(19): 3234-3238.
- [4] 周盛茂, 吴卫刚, 郭亮, 等. 中国黄芪产区变迁及栽培产业发展历程[J]. 中国现代中药, 2023, 25(11): 2428-2433.  
ZHOU S M, WU W G, GUO L, *et al.* Changes of *Astragali Radix* producing regions and development process of cultivation industry in China [J]. Modern Chinese Medicine, 2023, 25(11): 2428-2433.
- [5] PAGANO A, MACOVEI A, BALESTRAZZI A. Molecular dynamics of seed priming at the crossroads between basic and applied research[J]. Plant Cell Reports, 2023, 42(4): 657-688.
- [6] 樊良帅, 尚兴朴, 朱勇, 等. 蒙古黄芪种子质量评价研究[J]. 种子, 2022, 41(8): 116-120.  
FAN L S, SANG X P, ZHU Y, *et al.* Evaluation on seed quality of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* [J]. Seed, 2022, 41(8): 116-120.
- [7] LIU X D, ZHANG H, ZHAO Y, *et al.* Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated *ABI3* activation in *Arabidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2013, 110(38): 15485-15490.
- [8] YANG M, LI Z Y, LIU L B, *et al.* Ecological niche modeling of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* medicinal plants in Inner Mongolia, China [J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 12482.
- [9] 药用植物试验场中草药组. 黄芪硬实种子处理试验初

- 报[J].特产科学实验,1975(2):44-46.
- Medicinal Plant Experimental Station, Chinese herbal medicine group. Preliminary report on the treatment of hard seeds in *Astragalus membranaceus*[J].Special Wild Economic Animal and Plant Research, 1975(2):44-46.
- [10] 赵一之.中药黄芪植物分类及其区系地理分布研究[J].植物研究,2006,26(5):532-538.
- ZHAO Y Z.Taxonomy and floristic geographical distribution of the Chinese medicinal Huangqi[J].Bulletin of Botanical Research, 2006, 26(5):532-538.
- [11] 刘宇.膜荚黄芪种子萌发生态特性及生理生化活性的研究[D].长春:吉林农业大学,2006.
- LIU Y.Study on ecology characteristics and physiology and biochemistry activity for seed germination of *Astragalus membranaceus* [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2006.
- [12] 段琦梅,梁宗锁,慕小倩,等.黄芪种子萌发特性的研究[J].西北植物学报,2005,25(6):1246-1249.
- DUAN Q M, LIANG Z S, MU X Q, *et al.* Germination characteristics of *Astragalus membranaceus* seeds[J].Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(6):1246-1249.
- [13] 王尔彤,刘鸣远.两种药用黄芪比较生物学研究[J].植物研究,1996,16(1):85-91.
- WANG E T, LIU M Y.A comparative biology study on the two medicinal *Astragalus* [J]. Bulletin of Botanical Research, 1996, 16(1):85-91.
- [14] 荆志宇,郭凤霞,陈垣,等.蒙古黄芪种子灌浆特性研究[J].草业学报,2011,20(1):161-166.
- JING Z Y, GUO F X, CHEN Y, *et al.* Studies on seed filling characteristics of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2011, 20(1):161-166.
- [15] 刘宇,王萍娟,李天昊,等.聚乙二醇渗透处理对膜荚黄芪种子发芽及幼苗抗冷害的影响[J].吉林农业大学学报,2007,29(1):61-64.
- LIU Y, WANG P J, LI T H, *et al.* Effect of PEG on seed germination and chilling resistance of seedling in *Astragalus membranaceus*[J].Journal of Jilin Agricultural University, 2007, 29(1):61-64.
- [16] 张琳,秦雪梅.黄芪种子萌发实验[J].中药材,1994(11):9-10.
- ZHANG L, QIN X M.Seed germination experiments of *Astragalus mongholicus*[J].Journal of Chinese Medicinal Materials, 1994(11):9-10.
- [17] LI D, CHEN W M, LUO W, *et al.* Seed microbiomes promote *Astragalus mongholicus* seed germination through pathogen suppression and cellulose degradation [J]. Microbiome, 2025, 13(1):23.
- [18] 闫冲,聂凤褪,董兰凤,等.两种黄芪种子的扫描电镜与紫外光谱鉴别[J].时珍国医国药,2005,16(8):720-721.
- YAN C, NIE F Z, DONG L F, *et al.* Identification of two species of Huangqi seeds by SEM and UV spectrophotometry[J].Lishizhen Medicine and Materia Medica Research, 2005, 16(8):720-721.
- [19] 王俊杰,张红霞,金雄.蒙古黄芪与膜荚黄芪种子形态特征及其鉴别方法的研究[J].中草药,2005,36(7):1072-1075.
- WANG J J, ZHANG H X, JIN X, Morphologic characteristics and identification methods of seeds in *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* and *A.membranaceus*[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2005, 36(7):1072-1075.
- [20] 常晖,张小燕,张跃进,等.黄芪种子内源抑制物质的初步研究[J].种子,2015,34(1):44-47.
- CHANG H, ZHANG X Y, ZHANG Y J, *et al.* Study on endogenesis inhibitory substances in seed of *Astragalus membranaceus*[J].Seed, 2015, 34(1):44-47.
- [21] 赵敏,王炎.膜荚黄芪种子萌发抑制物质特性的初步研究[J].中草药,2001,32(7):643-646.
- ZHAO M, WANG Y.Elementary studies on intrinsic inhibitor that retards germination of seed of *Astragalus membranaceus*[J].Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2001, 32(7):643-646.
- [22] XU F, TANG J Y, WANG S X, *et al.* Antagonistic control of seed dormancy in rice by two bHLH transcription factors[J].Nature Genetics, 2022, 54(12):1972-1982.
- [23] TUAN P A, KUMAR R, REHAL P K, *et al.* Molecular mechanisms underlying abscisic acid/gibberellin balance in the control of seed dormancy and germination in cereals[J].Frontiers in Plant Science, 2018, 9:668.
- [24] BEAUDOIN N, SERIZET C, GOSTI F, *et al.* Interactions between abscisic acid and ethylene signaling cascades[J].The Plant Cell, 2000, 12(7):1103-1115.
- [25] 于倩.基于转录组对黄芪种子萌发过程及其内源激素分析[D].呼和浩特:内蒙古大学,2016.
- YU Q.Integrating transcriptomics to analyse the process of *Astragalus* seed germination and endogenous hormones[D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2016.
- [26] BASKIN J M, BASKIN C C. A classification system for seed dormancy[J].Seed Science Research, 2004, 14(1):1-16.
- [27] FINCH-SAVAGE W E, FOOTITT S.To germinate or not to germinate: a question of dormancy relief not germination stimulation[J].Seed Science Research, 2012, 22(4):

- 243-248.
- [28] BASKIN J M, BASKIN C C, LI X J. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds [J]. *Plant Species Biology*, 2000, 15(2): 139-152.
- [29] JAGANATHAN G K, BERRY K. Climate change during cretaceous/paleogene as a driving force for the evolutionary radiation of physical dormancy in Fabaceae [J]. *Seeds*, 2023, 2(3): 309-317.
- [30] 陈家裘, 侯兆新, 覃初贤, 等. 几种作物种子破休眠法试验[J]. *广西农业科学*, 1991(5): 214-216.  
CHEN J Q, HOU Z X, QIN C X, *et al.* Experiments on dormancy breaking methods of several crop seeds [J]. *Guangxi Agricultural Sciences*, 1991(5): 214-216.
- [31] 王晓飞, 魏国江, 关向军, 等. 不同种子处理方法对两种黄芪种子萌发的影响[J]. *贵州农业科学*, 2019, 47(5): 116-119.  
WANG X F, WEI G J, GUAN X J, *et al.* Effects of different seed treatment methods on germination of two kinds of *Astragalus membranaceus* seeds [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2019, 47(5): 116-119.
- [32] 郑天翔, 陈叶. 黄芪硬实种子的破除方法研究[J]. *种子*, 2016, 35(6): 90-93.  
ZHENG T X, CHEN Y. Study on the method of breaking hard seed of *Astragalus* [J]. *Seed*, 2016, 35(6): 90-93.
- [33] 王楠, 高静, 黄文静, 等. 赤霉素浸种时长和施用浓度对重度干旱和盐胁迫下黄芪种子萌发的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(8): 2339-2344.  
WANG N, GAO J, HUANG W J, *et al.* Time-concentration effects of GA3 on germination of *Astragalus membranaceus* under severe drought and salt stresses [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(8): 2339-2344.
- [34] 郭先龙, 冯津, 王君杰, 等. 77份山西恒山野生蒙古黄芪种子萌发特性研究[J]. *种子*, 2018, 37(10): 64-67.  
GUO X L, FENG J, WANG J J, *et al.* Study on seed germination characteristics of 77 wild *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* accessions from Shanxi Hengshan [J]. *Seed*, 2018, 37(10): 64-67.
- [35] 胡艳改, 杜宇忠, 郝磊, 等. 中药材蒙古黄芪与膜荚黄芪优质种源的研究[J]. *山西农业科学*, 2017, 45(10): 1662-1666.  
HU Y G, DU Y Z, HAO L, *et al.* Study on high quality provenances of *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao and *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2017, 45(10): 1662-1666.
- [36] 张延红, 李金田, 卢有媛, 等. 黄芪种子发芽检验标准化研究[J]. *中国药房*, 2016, 27(7): 998-1001.  
ZHANG Y H, LI J T, LU Y Y, *et al.* Study on standardization of germination test of *Astragalus membranaceus* seed [J]. *China Pharmacy*, 2016, 27(7): 998-1001.
- [37] 何军, 浦俊, 王渭玲, 等. 引发对黄芪种子萌发及幼苗抗旱性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2013, 31(5): 233-237.  
HE J, PU J, WANG W L, *et al.* Effects of different priming treatments on germination and seedling drought-resistances of *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2013, 31(5): 233-237.
- [38] TAN Y, LIANG Z S, SHAO H B, *et al.* Effect of water deficits on the activity of anti-oxidative enzymes and osmoregulation among three different genotypes of *Radix Astragali* at seeding stage [J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2006, 49(1): 60-65.
- [39] 王楠, 高静, 岳正刚, 等. 黄芪种子萌发对光温条件和旱盐胁迫的响应特征[J]. *中国中药杂志*, 2019, 44(12): 2444-2451.  
WANG N, GAO J, YUE Z G, *et al.* Responses of seed germination of *Astragalus membranaceus* to light and temperature conditions accompanied with drought and salt stresses [J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2019, 44(12): 2444-2451.
- [40] 鲁小名, 魏永胜, 梁宗锁. 黄芪种子萌发的基础温度与积温需要: 一种模型方法[J]. *西北农业学报*, 2012, 21(7): 127-133.  
LU X M, WEI Y S, LIANG Z S. Basal temperature and thermal time requirement for the germination of *Astragalus membranaceus* seeds: a modeling approach [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2012, 21(7): 127-133.
- [41] 徐蓉蓉, 高静, 任炳浩, 等. 温度对干旱、盐胁迫下两种黄芪属种子萌发和幼苗生长的影响[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(9): 2930-2943.  
XU R R, GAO J, REN B H, *et al.* Effects of temperature on seed germination and seedling growth of two *Astragalus* species under drought and salt stresses [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(9): 2930-2943.
- [42] 梁泰帅, 赵肖琼, 高建平. EBR对PEG胁迫下蒙古黄芪种子萌发、幼苗生长和类黄酮合成关键酶活性的影响[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2021, 27(17): 139-145.  
LIANG T S, ZHAO X Q, GAO J P. Effect of EBR on seed germination, seedling growth and key enzyme activities for flavonoid biosynthesis in *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* under PEG-induced drought stress [J]. *Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae*, 2021, 27(17): 139-145.
- [43] ZHAO C R, BAI A Z, REN J Q, *et al.* Effect of negative

- high-voltage corona field on hydrophilicity and vigor of *Astragalus mongolicus* seeds [J]. IEEE Transactions on Plasma Science, 2022, 50(9):2917-2925.
- [44] WEI S C, ZHAO L, LIU Z, *et al.* Cold plasma treatment for *Astragalus membranaceus* seed germination and seedling growth improvement [J]. Legume Research, 2023, 46(5):609-615.
- [45] 刘杰, 张雄杰, 霍秉新, 等. 蒙古黄芪种子处理方式的响应面优化[J]. 种子, 2021, 40(3):23-28.  
LIU J, ZHANG X J, HUO B X, *et al.* Response surface optimization of seed treatment of *Astragalus mongholicus* [J]. Seed, 2021, 40(3):23-28.
- [46] 程瑶, 方向文, 蒋志荣, 等. 温水浸种对蒙古黄芪种子萌发特性的影响[J]. 植物科学学报, 2017, 35(3):413-420.  
CHENG Y, FANG X W, JIANG Z R, *et al.* Effect of warm water treatment on seed germination characteristics of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* L. [J]. Plant Science Journal, 2017, 35(3):413-420.
- [47] 白效令, 陈素萍, 颜雪琴. 硫酸处理黄芪硬实种子的实验简报[J]. 中药材科技, 1983(1):12.  
BAI X L, CHEN S P, YAN X Q. Brief report on sulfuric acid treatment of hard seeds of *Astragalus membranaceus* [J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 1983(1):12.
- [48] 李红玲, 陈垣, 郭凤霞, 等. 水杨酸对 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下黄芪幼苗生长及生理特性的调节效应[J]. 江西农业大学学报, 2024, 46(1):50-59.  
LI H L, CHEN Y, GUO F X, *et al.* Effects of salicylic acid on growth and physiological characteristics of *Astragalus mongholicus* seedlings under NaHCO<sub>3</sub> stress [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2024, 46(1):50-59.
- [49] 冀瑞朴, 李晗, 胡凯基, 等. 外源物质对黄芪种子萌发的影响[J]. 河北北方学院学报(自然科学版), 2021, 37(9):9-12.  
JI R P, LI H, HU K J, *et al.* Effects of exogenous substances on germination of *Astragalus* seeds [J]. Journal of Hebei North University (Natural Science Edition), 2021, 37(9):9-12.
- [50] ZHOU J, KULKARNI M G, HUANG L Q, *et al.* Effects of temperature, light, nutrients and smoke-water on seed germination and seedling growth of *Astragalus membranaceus*, *Panax notoginseng* and *Magnolia officinalis*: highly traded Chinese medicinal plants [J]. South African Journal of Botany, 2012, 79:62-70.
- [51] 边丽华, 周冰谦, 刘伟, 等. 植物源烟水及生长调节剂对5种常用中药材种子萌发的影响[J]. 中国实验方剂学杂志, 2017, 23(4):47-51.  
BIAN L H, ZHOU B Q, LIU W, *et al.* Effect of smoke water and other plant growth regulators on seed germination of five commonly used traditional Chinese medicinal plants [J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae, 2017, 23(4):47-51.
- [52] PAPARELLA S, ARAÚJO S S, ROSSI G, *et al.* Seed priming: state of the art and new perspectives [J]. Plant Cell Reports, 2015, 34(8):1281-1293.
- [53] 尹琦翔, 刘霞. 元素引发对 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 胁迫下膜荚黄芪种子萌发的影响[J]. 东北师大学报(自然科学版), 2024, 56(3):111-120.  
YIN Q X, LIU X. The effect of elemental priming on the germination of membranous *Astragalus membranaceus* seeds under Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> stress [J]. Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition), 2024, 56(3):111-120.
- [54] FAROOQ M A, ZHANG X M, ZAFAR M M, *et al.* Roles of reactive oxygen species and mitochondria in seed germination [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:781734.
- [55] 杨宗鹏, 孙倩, 朱荣, 等. 黄芪种子引发及质量分级标准研究[J]. 农业科学研究, 2017, 38(2):23-26.  
YANG Z P, SUN Q, ZHU R, *et al.* Study on seed priming and seed quality classification standard of *Astragalus membranaceus* [J]. Journal of Agricultural Sciences, 2017, 38(2):23-26.
- [56] 陈臻, 曾翠云. 盐胁迫下哈茨木霉对黄芪种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 磷肥与复肥, 2022, 37(12):50-52.  
CHEN Z, ZENG C Y. Effects of *Trichoderma harzianum* on seed germination and seedling growth of *Astragalus mongolicus* under salt stress [J]. Phosphate & Compound Fertilizer, 2022, 37(12):50-52.
- [57] NELSON E B. The seed microbiome: origins, interactions, and impacts [J]. Plant and Soil, 2018, 422(1/2):7-34.
- [58] ZHOU X, WANG J T, LIU F, *et al.* Cross-kingdom synthetic microbiota supports tomato suppression of *Fusarium* wilt disease [J]. Nature Communications, 2022, 13(1):7890.
- [59] CHOI J H, LEE J G, SEONG E S, *et al.* The germination characteristics of seed by storage and germination temperature in *Astragalus membranaceus* [J]. Korean Journal of Medicinal Crop Science, 2013, 21(6):461-465.
- [60] 贾文秀, 王俊杰, 侯永霞. 蒙古黄芪种子发芽检验方法研究[J]. 中国草地学报, 2011, 33(5):115-119.  
JIA W X, WANG J J, HOU Y X. Studies on germination testing methods of seeds of *Astragalus membranaceus*

- (Fisch.) Bge. var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao [J]. Chinese Journal of Grassland, 2011, 33(5): 115-119.
- [61] 孙淑英, 陈贵林. 不同种源黄芪种子萌发期抗旱性鉴定 [J]. 分子植物育种, 2017, 15(10): 4248-4255.  
SUN S Y, CHEN G L. Drought resistance identification of *Astragalus membranaceus* seeds germination from different provenances [J]. Molecular Plant Breeding, 2017, 15(10): 4248-4255.
- [62] 杨祎辰, 牛惠杰, 张跃进, 等. 干旱胁迫对蒙古黄芪种子萌发及生长生理的影响 [J]. 种子, 2015, 34(3): 30-35.  
YANG Y C, NIU H J, ZHANG Y J, et al. Effects of drought stress on germination and growth physiology of Mongolian *Astragalus* [J]. Seed, 2015, 34(3): 30-35.
- [63] 王惠珍, 陆国弟, 胡茹英, 等. 聚乙二醇-6000模拟干旱胁迫下硅对蒙古黄芪种子萌发特性和幼苗质量的影响 [J]. 甘肃中医药大学学报, 2020, 37(1): 31-36.  
WANG H Z, LU G D, HU R Y, et al. Effects of silicon on seed germination characteristics and seedling quality of *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. var. *mongholicus* (Bunge.) Hsiao under PEG-6000 simulated drought stress [J]. Journal of Gansu University of Chinese Medicine, 2020, 37(1): 31-36.
- [64] 曹阳, 张奥, 张传领, 等. 蒙古黄芪种子萌发和幼苗生长对盐碱胁迫的响应 [J]. 种子, 2023, 42(11): 101-105.  
CAO Y, ZHANG A, ZHANG C L, et al. Responses of seed germination and seedling growth of *Astragalus mongholicus* Bunge to saline-sodic stress [J]. Seed, 2023, 42(11): 101-105.
- [65] 马彦军, 倪强, 杨永义, 等. 盐胁迫对蒙古黄芪种子萌发与幼苗生长的影响 [J]. 水土保持通报, 2018, 38(3): 106-111.  
MA Y J, NI Q, YANG Y Y, et al. Effect of salt stress on seed germination and seedling growth of *Astragalus mongholicus* [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2018, 38(3): 106-111.
- [66] 苏丹, 赵凯鑫, 张永霞, 等. 不同盐碱条件对黄芪种子及幼苗的影响 [J]. 人参研究, 2010, 22(1): 29-34.  
SU D, ZHAO K X, ZHANG Y X, et al. Effects of different saline-alkali conditions on germination rate of *Astragalus membranaceus* seeds and seedlings [J]. Ginseng Research, 2010, 22(1): 29-34.
- [67] 戈珍梅, 刘治国, 赵露, 等. 盐胁迫对膜荚黄芪种子萌发的影响 [J]. 作物杂志, 2019, 35(6): 187-194.  
GE Z M, LIU Z G, ZHAO L, et al. Effects of salt stress on seeds germination of *Astragalus membranaceus* [J]. Crops, 2019, 35(6): 187-194.
- [68] 韩多红, 王恩军, 张勇. 外源 GB 对盐胁迫下 2 种黄芪种子萌发及幼苗抗氧化酶的影响 [J]. 福建农业学报, 2020, 35(8): 891-895.  
HAN D H, WANG E J, ZHANG Y. Effect of glycine betaine on seed germination and antioxidant enzymes in seedlings of *Astragalus membranaceus* under salt stress [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2020, 35(8): 891-895.
- [69] 梁泰帅, 郑淑涵, 赵肖琼. 独脚金内酯(SLs)对盐碱胁迫下恒山黄芪种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 种子, 2023, 42(12): 90-95.  
LIANG T S, ZHENG S H, ZHAO X Q. Effects of strigolactones on seed germination and seedling growth of Hengshan *Astragalus membranaceus* under saline-alkali stress [J]. Seed, 2023, 42(12): 90-95.
- [70] 刘旭光. 盐碱胁迫下接种 AMF 对蒙古黄芪幼苗生长及有效成分含量的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2017.  
LIU X G. Effects of AMF on growth and effective constituent content of *Astragalus mongholicus* under salt-alkaline stresses [D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2017.
- [71] 杨光, 钱丹, 郭兰萍, 等. 重金属对膜荚黄芪种子生长及抗氧化系统的影响 [J]. 中国中药杂志, 2010, 35(9): 1095-1099.  
YANG G, QIAN D, GUO L P, et al. Effects of heavy metal on *Astragalus membranaceus* seeds germination and physiological target [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2010, 35(9): 1095-1099.
- [72] 姜志艳, 王建英, 杨雪梅. 铜、铅、锌对黄芪生长及其 DNA 损伤的影响 [J]. 南方农业学报, 2013, 44(2): 205-209.  
JIANG Z Y, WANG J Y, YANG X M. Effect of copper, lead and zinc on growth of *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao and its DNA damage [J]. Journal of Southern Agriculture, 2013, 44(2): 205-209.
- [73] 田伟, 谢晓亮, 温春秀, 等. 土壤重金属污染度与黄芪药材重金属含量关系的研究 [J]. 河北农业科学, 2008, 12(9): 6-7.  
TIAN W, XIE X L, WEN C X, et al. Study on the relationship between heavy metal contamination of soil and heavy metal contents in *Astragalus membranaceus* [J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2008, 12(9): 6-7.
- [74] 吴洁婷, 杨东广, 王立, 等. 植物-菌根真菌联合修复重金属污染土壤 [J]. 微生物学通报, 2018, 45(11): 2503-2516.  
WU J T, YANG D G, WANG L, et al. Remediation of

- heavy-metal contaminated soil by plant-mycorrhizal fungal combinations[J]. *Microbiology China*, 2018, 45(11): 2503-2516.
- [75] 王洪政, 余绍莲, 马月花, 等. 硒对膜荚黄芪镉胁迫的缓解机制解析[J]. *植物研究*, 2024, 44(4): 565-575.  
WANG H Z, YU S L, MA Y H, *et al.* Analysis of the alleviating mechanism of selenium on cadmium stress in *Astragalus membranaceus* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2024, 44(4): 565-575.
- [76] LIU X, HOU X L. Antagonistic regulation of ABA and GA in metabolism and signaling pathways [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 251.
- [77] YANG N, GUO X R, WU Y, *et al.* The inhibited seed germination by ABA and MeJA is associated with the disturbance of reserve utilizations in *Astragalus membranaceus* [J]. *Journal of Plant Interactions*, 2018, 13(1): 388-397.
- [78] 鲁海坤, 姜业成, 隋昕, 等. 不同贮藏条件对蒙古黄芪种子生理生化及活力的影响[J]. *种子*, 2022, 41(3): 18-24.  
LU H K, JIANG Y C, SUI X, *et al.* Effects of different storage conditions on physiology and biochemistry and seed vigor of *Astragalus mongolicus* [J]. *Seed*, 2022, 41(3): 18-24.
- [79] 韩多红, 晋玲, 张勇. NaCl胁迫对膜荚黄芪种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. *中草药*, 2012, 43(10): 2045-2049.  
HAN D H, JIN L, ZHANG Y. Effects of NaCl stress on seed germination and seedling physiological characteristics of *Astragalus membranaceus* [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2012, 43(10): 2045-2049.
- [80] 杨楠, 王曦, 郭晓瑞, 等. 黄芪种子萌发及萌发后生长过程中黄酮类化合物合成的动态变化[J]. *植物研究*, 2018, 38(2): 298-305.  
YANG N, WANG X, GUO X R, *et al.* Variation in flavonoids biosynthesis during seed germination and post-germination growth in *Astragalus membranaceus* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2018, 38(2): 298-305.
- [81] LI J L, GUO S H, ZHANG X, *et al.* Identification of key genes involved in seed germination of *Astragalus mongolicus* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(22): 12342.
- [82] WATERWORTH W M, MASNAVI G, BHARDWAJ R M, *et al.* A plant DNA ligase is an important determinant of seed longevity [J]. *The Plant Journal*, 2010, 63(5): 848-860.
- [83] BAYSOY A, BAI Z L, SATIJA R, *et al.* The technological landscape and applications of single-cell multiomics [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2023, 24(10): 695-713.
- [84] SAJEEV N, KOORNNEEF M, BENTSINK L. A commitment for *life*: decades of unraveling the molecular mechanisms behind seed dormancy and germination [J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(5): 1358-1376.
- [85] 徐志超, 陈士林. 本草基因组学赋能中药资源可持续利用[J]. *植物研究*, 2025, 45(4): 471-478.  
XU Z C, CHEN S L. Herbgonomics empowers sustainable utilization of traditional Chinese medicine resources [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2025, 45(4): 471-478.
- [86] CHEN Y, FANG T, SU H, *et al.* A reference-grade genome assembly for *Astragalus mongholicus* and insights into the biosynthesis and high accumulation of triterpenoids and flavonoids in its roots [J]. *Plant Communications*, 2023, 4(2): 100469.
- [87] XU B Y, HUANG J P, PENG G Q. *et al.* Total biosynthesis of the medicinal triterpenoid saponin astragalosides [J]. *Nature Plants*, 2024, 10: 1826-1837.