

大型真菌子实体发生的形态学过程及调控机制

宋林丽 邢晓科[✉] 郭顺星[✉]

中国医学科学院北京协和医学院药用植物研究所 北京 100193

摘要: 大型真菌中很多种类具有较高的营养价值和药用价值, 而食药部位多为大型真菌的子实体, 所以子实体的形成对大型真菌的开发应用就显得尤为重要。在大型真菌生活史中, 子实体的发生揭示着真菌完成了从营养生长向生殖生长的转变。从理论上来说, 菌丝体只需完成营养生长, 即可进入生殖生长; 而实际上, 子实体的发生受到各种环境因素、遗传因素等的影响。因此, 本文从子实体发生的形态学过程、环境影响因素、分子调控机制等方面综述了近年国内外关于大型真菌子实体发生的研究概况, 为大型真菌的系统研究和重要食药菌的栽培驯化提供理论借鉴和参考依据。

关键词: 子实体发生, 形态过程, 环境条件, 分子机制

Morphological process and regulation mechanisms of fruiting body differentiation in macrofungi: a review

SONG Lin-Li XING Xiao-Ke[✉] GUO Shun-Xing[✉]

Institute of Medicinal Plant Development, Peking Union Medical College, Chinese Academy of Medical Sciences, Beijing 100193, China

Abstract: Many species of macrofungi are of high nutritional value and medicinal value, while the edible and medicinal parts mainly refer to fruiting bodies. The differentiation of fruiting body in macrofungi is very important for commercialized development and utilization. Differentiation of fruiting body reveals the fungi complete the transformation from vegetative growth to reproductive growth. Theoretically, mycelia can further turn into reproductive growth once the vegetative growth finishes. However, differentiation of fruiting body is affected by various environmental factors and genetic factors. This review summarizes the recent studies on the differentiation of fruiting body in terms of morphological processes, environmental factors and molecular regulatory mechanisms, providing reference for systematic study and cultivation of macrofungi.

Key words: differentiation of fruiting body, morphological process, environmental factors, molecular mechanisms

大型真菌指能够形成大型子实体的一类高等真菌, 它们“肉眼可见, 徒手可摘”, 在系统分类学上 90%–95%由担子菌组成, 5%–10%由子囊菌组成。按照用途可分为食用菌、药用菌、毒蕈等

(李玉等 2015)。自然状态下大型真菌的形态多种多样, 依据形态特征可分为子囊菌类、胶质菌类、珊瑚菌类、多孔菌、齿菌及革菌类、鸡油菌类、伞菌类、牛肝菌类、腹菌类等(李玉等 2015)。据

基金项目: 国家自然科学基金(31572180); 中国医学科学院医学与健康科技创新工程-重大协同创新项目(2016-I2M-2-002) Supported by the National Natural Science Foundation of China (31572180); CAMS Initiative for Innovative Medicine (2016-I2M-2-002).

✉ Corresponding authors. E-mail: xkxing2009@hotmail.com, sxguo1986@163.com

Received: 2018-02-05, accepted: 2018-03-22

统计全世界大约有大型真菌 1.5 万种以上,目前中国食用菌共有 966 个分类单元包括 936 种、23 变种、3 亚种和 4 变型(戴玉成等 2010),药用菌共有 473 种(戴玉成和杨祝良 2008),毒蕈共有 435 种(图力古尔等 2014)。2017 年 6 月在长春举办的第十九届中国科协年会上,李玉院士指出,我国是世界上最早认识利用食用菌的国家,也是世界上最早栽培食用菌的国家。大约有 200 种被用于试验性栽培,100 种进行了经济种植,约 60 种用于商业化栽培,而在许多国家进行大规模工业化生产的仅 10 多种(张树庭和 Wasser 2017),形成了大宗品种稳步发展、珍稀菇类较快发展、药用菌异军突起的一种百菌突起的局面。食用菌味道鲜美,备受人们喜爱,我国食用菌产量约占全球食用菌总产量的 70%。除了食用菌,冬虫夏草 *Cordyceps sinensis*、灵芝 *Ganoderma lucidum*、猪苓 *Polyporus umbellatus*、茯苓 *Poria cocos* 等含有活性多糖、三萜类以及核苷、不饱和脂肪酸、活性肽等活性成分,作为菌物药,已被广泛应用。

大型真菌开发应用最广泛的是食药两用菌,其食药两用部位则多为真菌的子实体,所以子实体的形成就显得尤为重要。理论上来说,子实体的形成只需要遗传学上亲和的菌丝组成的菌丝体,经过营养生长,达到生理成熟后,进入生殖生长,即可形成。实际上,大型真菌子实体的形成、生长和发育受到各种环境条件的制约,而这些外界因素又通过菌丝体内基因的表达调控发挥作用,菌丝在环境和遗传因素的双重调控下,聚集扭结,形成原基,进一步分化发育形成成熟子实体,释放孢子,形态上也表现出变化。然而,许多大型真菌的成熟营养菌丝体并不一定能形成原基,继续分化发育为成熟的子实体。目前一些具有重要食药两用价值的菌类仍然无法实现人工栽培生产,主要依赖于野生资源,随着人们需求的增加,导致过度开发,一些重要的野生菌类资源量急剧下降,野生存储量越来越少,甚至一些种类濒临灭绝(王建瑞等 2015)。鉴于大型真菌子实体重要的食药两用价值,如何突破从营养生长到生殖生长的束缚,诱导菌丝体分化出原基,形成

成熟的子实体,以期实现资源的可持续利用,已经受到越来越多科研工作者的重视。

本文概述了近一个世纪以来国内外有关大型真菌子实体形成的研究成果和最新进展,从子实体形成过程中形态学上的变化入手,结合环境因子、分子机制,综合探讨子实体发生机制,以期为大型真菌的系统研究和重要食药两用菌的驯化栽培提供理论借鉴和参考依据。

1 大型真菌子实体发育的形态学过程

真菌的个体发育指一生经历的生命活动周期。国外早在 20 世纪初就将个体发育研究应用于大型真菌的研究中(Atkinson 1906; Zeller 1914; Johnson 1941; Reijnders 1979, 1983; Ginns 1992),并将子实体不同的发育类型作为真菌分类的主要依据之一。而国内多对子实体部分结构的发育进行研究,或对重要的食用菌进行宏观形态研究(俞孕珍和贾显禄 1995; 李荣春 2001),进入 21 世纪后渐渐出现了关于子实体个体发育的研究(图力古尔等 2008, 2010, 2011)。

子实体发生时,可以分为 3 个阶段:菌丝扭结、分化和增长,宏观上可观察到原基出现,继而现蕾,最后发育为成熟子实体,而在微观上则是从有性孢子萌发开始,历经初生菌丝、次生菌丝、原基、子实体,直到子实体成熟弹射担孢子。Reijnders (1977)认为在大型真菌个体发育初期,存在着特有的组织,如基部密丝组织、菌丝结和拟分生组织。基部密丝组织菌丝多弯曲、环状或螺旋状,原基分化出的不同结构常起源于基部密丝组织;菌丝结是菌丝交织而成的菌丝束(Kües 2000),有时菌丝束外还有一层缠绕菌丝。Rosin & Moore (1985)发现菌丝结常见于外菌幕和内菌幕原基中,有时作为细胞分裂的中心参与原基的形态发育。Bret (1977)发现拟分生组织常分布在生长活跃或进行形态分化的区域,菌丝平行生长,排列紧密,生长一致,拟分生组织作为原基分化的中心,向上形成菌幕和皮层,向下形成子实层和菌柄上部结构。

在子实体的个体发育过程中,依次出现菌盖原基、菌柄原基、内外菌幕原基、子实层原基,随着发育的进行,出现菌盖、菌柄、子实层、内外菌幕、菌褶、子实层结构,直至发育为成熟的子实体。如库恩菇 *Kuehneromyces mutabilis*, 在其子实体发生伊始,圆形或卵圆形原基发育出菌盖原基和菌柄原基,外菌幕原基随着菌盖原基的出现而出现,随着菌盖原基的横向生长和菌柄原基的纵向生长,菌褶腔出现。菌褶腔基向菌丝交叉排列,部分菌丝成束,即菌丝结,内菌幕原基由此形成,之后菌褶腔内形成菌褶,栅栏状细胞环形排列在菌褶顶端,子实层出现,继而出现 Y 型菌褶。最后,内菌幕破裂,子实层暴露,成熟子实体形成(盖宇鹏 2012)。在库恩菇子实体发育过程中,既具外菌幕,又具内菌幕,属于双菌幕发育型,而在滑子蘑 *Pholiota microspora* (图力古尔等 2008; 戴玉成和李玉 2011) 子实体发育过程中,只具外菌幕,不具内菌幕,属于单菌幕发育型; 在滑子蘑 *P. microspora* 幼子实体阶段,菌盖菌幕表面菌丝开始辐射状的黏附于菌盖表面,胶黏的物质形成了放射状的黏盖皮,此外菌盖和菌柄连接处的外层菌丝也发生了胶质化,即整个菌盖外被胶质化层,随着发育的进行,较老的子实体菌盖变干,露出鳞片状的菌幕,菌柄菌幕变为成熟子实体中菌柄下部的毛状覆盖物。在子实层发育最初,有先分化形成菌盖的,如红蜡蘑 *Laccaria laccata*, 有先分化形成子实层的,如蜜环菌 *Armillaria mellea*, 有菌盖和子实层同时分化形成的,如蘑菇属 *Agaricus* 有菌环的种(Beer 1911)。胶质菌的发育则不同,例如木耳 *Auricularia auricula=A. heimuer*, 木耳原基横切面的显微结构分为绒毛层、致密菌丝构成的外层以及稀疏菌丝构成的内层; 随着发育的进行,木耳原基外侧的绒毛层发育成柔毛层,颗粒状原基顶端外侧没有绒毛,会向内凹陷,颗粒状原基变成耳片状,致密菌丝细胞紧密而有规律地排列在一起形成的外层,逐渐发育为致密层和子实层,内层稀疏菌丝则会发育成中间层; 随后在致密层、子实层和中间层交接的部位,菌丝细胞排列规则,但是变得稀疏,最后发育为亚致密上下层,成熟子

实体由此形成,包括上述的柔毛层、致密层、亚致密上层、中间层、亚致密下层和子实层(张鹏 2011)。

担子菌子实体发育过程的宏观特征和显微特征分析显示,不同真菌其子实体发育过程中会产生不同的组织类型、细胞类型,具有不同的发育模式,且易受环境和遗传变异的影响,很难使用简单的通用概念来描述各种类型子实体的发育过程。因此选择一些易于处理和操作的物种如库恩菇、滑子蘑等,将形态学、细胞学等研究结合起来,建立典型的发育模型,使用简单易懂的概念描述发育过程,有助于促进大型真菌子实体形态发育的研究。

2 环境因素对大型真菌子实体发育的影响机制

子实体的形成需要严苛的环境条件,研究子实体的形成与环境的关系,对于重要食药真菌子实体的人工栽培具有重要意义。在食用菌的栽培实践中发现,子实体发生的影响因素很多,如环境因子、菌种质量、品种、培养料配方等,其中环境因子影响作用最明显。具体而言,主要指光、温度、水分、通气等。

2.1 光

一般认为,大型真菌需要光照刺激,才能形成原基,即光照有利于产孢结构的形成。但也有一些大型真菌子实体发生时给予光照刺激,会抑制原基的形成。例如光会抑制波氏块菌 *Tuber borchii* 菌丝生长(Bieszke et al. 1999; Prado et al. 2004)。光照的有无还会影响到子实体中活性成分的多寡,如光照对古巴裸盖菇 *Psilocybe cubensis* 中活性成分含量的影响非常明显,活性成分 Psilocin (PC) 和 Psilocybin (PB) 含量在光照下和黑暗下相差 100 倍,在黑暗下几乎不产生(Rafati et al. 2009)。光照刺激子实体发生仅发生在光敏期,在菌丝体生长晚期进行光刺激不会促进形成子实体(Leatham & Stahmann 1987)。而且真菌对光照具有记忆功能(Badham 1980),即使接受的光照极少,也会影响随后在黑暗环境中的发育。古巴裸盖菇的子实体

原基只有在光照下才会发生,即使只有一瞬间的光照对于原基的形成也是足够的,进一步研究发现波长为 370nm 的紫外和波长为 440nm 蓝光、460nm 青光的可见光是最有效的,超过 510nm 的绿光和红光是无效的 (Badham 1980)。

除了光照的有无,光照对子实体发育形态的调控还体现在光质、光强、光周期等方面。在子实体发育的光敏期,只有适宜的光强才能促进原基形成,过强或过弱的光强,对子实体发生均会产生不利影响 (Kubiak *et al.* 2009)。

不同波长可见光对大型真菌菌丝生长、原基形成、子实体形态、色泽等均有影响。早期在研究长根鬼伞 *Coprinus macrorhizus* 子实体的紫外诱变时发现,紫外线处理可使长根鬼伞发生不同类型的变异:不产生菌丝结、不产生原基、不能发育为成熟子实体、菌柄不能正常伸长、菌盖不扩展、不产生或产生少量孢子、不能自溶以完成完整的生活史 (Takemaru & Kamada 1972)。杏鲍菇 *Pleurotus eryngii* 子实体发育形态的光调控机制中,LED 光质较白炽灯光照处理对杏鲍菇发育更有利,且外观形态佳 (白雪萍等 2016)。

地球上多数真核生物和部分原核生物都存在因光照变化而形成的内在生物钟节律,当前该节律形成的分子机制已基本明确 (Young 2000)。大型真菌子实体发生过程中,是否也存在类似的节律基因调控光周期反应呢?真菌在长期进化过程中,形成了极其精细完善的光感受系统,可以感受光的有无、方向、强度和长度,以便更好地适应生存环境。光受体蛋白可以感受光信号,不仅可以调控大型真菌的生理周期、形态变化,还能够影响大型真菌原基分化和子实体继续生长发育 (苏捷等 2006; Sano *et al.* 2007; Tisch & Schmoll 2010)。真菌中目前发现了 3 种光受体蛋白:(1)含有 LOV 结构域的蓝光受体 (Ballario *et al.* 1998; Carsten 2003);(2)光敏色素为代表的红光受体 (Froehlich *et al.* 2005);(3)视紫红质 (Bieszke *et al.* 1999; Ambra *et al.* 2004; Prado *et al.* 2004)。目前在大型真菌中关于光受体的报道仅限于蓝光受体 WC-1、WC-2

的同源蛋白 (郭明敏等 2015)。灰盖鬼伞 *Coprinopsis cinerea* 中的 *wc-1* 同源基因 *dst1* 自然缺失后,即使给予适宜的光照,也无法正常发育形成成熟菌体 (Terashima *et al.* 2005)。

2.2 温度

温度也是影响子实体发生的重要因素之一。依据子实体发生时对温度的不同要求,将大型真菌分为 3 种类型:低温型、中温型、高温型。子实体生长发育的不同阶段对温度有不一样的需求,如香菇 *Lentinula edodes* 孢子萌发的适宜温度为 22–26℃,菌丝生长的适宜温度为 20–25℃,子实体形成的适宜温度为 12–22℃。

只有当菌丝体完成营养生长,达到生理成熟,才能在一定的环境条件刺激下,向生殖生长转化。温度对子实体发生的影响,不仅在于其对菌丝体生长阶段的作用,更在于其对子实体生长阶段的作用。不论菌丝体阶段还是子实体阶段,菌丝生长快慢与菌丝细胞代谢有密切关系。无论是分解代谢还是合成代谢,都需要酶的参与,以提高代谢效率。酶作为具有生物催化活性的高分子物质,具有蛋白质的本质,温度对子实体发生的影响机制主要在于对酶活性的影响。温度过高或过低,都会使酶活性降低或失活。所以在漫长的进化过程中,每种酶都有一个最适温度范围,在该温度范围内,酶保持高活性,以维持细胞正常的代谢,从而表现出正常的生长发育。

在食用菌栽培实践中发现,子实体进入生殖生长需要低温诱导,而且子实体分化和发育的最适温度比菌丝体生长最适温度低 (刘玉芳 2016)。除了低温诱导原基形成,一定的昼夜温差刺激也有利于子实体的发生,例如,香菇在 10℃ 昼夜温差下,子实体不仅生长速度快,质量也好,而在恒温条件下,则不易形成原基 (周烁红等 2016)。关于低温及温差诱导子实体发生的深层机制,目前仍不清楚。近年来有观点认为,菌丝体由营养生长进入生殖生长是一种逆境适应,而低温提供了某种逆境 (黄年来等 2010)。

2.3 水分

水分在大型真菌整个生活史中具有重要影响。

子实体发生时,一方面菌丝在培养基中继续生长,另一方面形成的子实体生长在空气中,所以要控制好培养基的含水量和空气相对湿度。对于多数食用菌来说,子实体发生时培养基含水量控制在60%左右,太低不能满足子实体分化对水分的需求,太高会影响培养基的透气性,从而影响呼吸和代谢。空气相对湿度应控制在85%–90%之间,太低导致子实体发育缓慢,甚至脱水死亡,太高影响菇体的蒸腾速度,从而影响营养物质从菌丝向子实体的输送,并且容易滋生杂菌(贺世红 2000; 田景花等 2013)。子实体发育过程中的生长速率和蒸腾速率与空气相对湿度有直接联系。处于高空气相对湿度时,子实体具有最大的生长速率和最低的蒸腾速率。除了空气相对湿度,子实体的生长速率和蒸腾速率与形态也有关。子实体表面与空气接触面积大的子实体成熟时水分含量要比接触面积小的显著降低,子实体生长速率在高空气相对湿度条件下要更快一些(Badham 1985)。

形态学和生物化学的研究已证实真菌线粒体的功能与动植物类似。细胞有氧呼吸的第二阶段,需要水分子的参与,呼吸作用不仅可以为真菌的生长发育提供能量,呼吸过程中产生的小分子还可以作为合成其他化合物的原料。

2.4 通气

大型真菌多属于好气性真菌,通过呼吸作用将有机物质氧化分解,供给菌丝体和子实体生长发育。因此大型真菌无论是菌丝体阶段还是子实体阶段,只有在良好的通气条件下才能正常生长(于海龙等 2009)。

子实体发生时,细胞呼吸作用加强,往往比菌丝体阶段需要更多的氧气。大多数真菌子实体生长阶段CO₂适宜浓度为0.04%,浓度过高,会抑制子实体的继续发育。Leatham *et al.* (1987)通过限制香菇*L. edodes*子实体培养基的通气量,发现原基的生长受到抑制。若增加通气量,可显著促进原基发育。原基发育后,许多食用菌的子实体在高CO₂浓度下菌柄徒长,菌盖变小(Turner 1977)。

环境因子对大型真菌的营养生长和生殖生长

均具有重要的影响。不同菌类子实体发生时,对光照、温度、湿度、通气的要求不同,只有了解大型真菌子实体发生时的环境条件,才有可能使重要大型真菌的人工培育成为现实。

3 大型真菌子实体发育的分子机制

子实体形成与发育是大型真菌生活史中重要的生理过程,这是一个极其复杂的过程,除了需要一定的光照、温度、水分、通气等适宜的环境条件以及营养条件的调控外,还受到其固有遗传因素的控制。国际上在20世纪已经有很多研究涉及到了担子菌形态建成的遗传机理,特别是20世纪后半叶(Raper & Krongelb 1958; Kimura & Fujio 1961),尽管这些早期的研究没有直接分析子实体发生的遗传机制,但是确定了子实体发育过程主要是由遗传因素起决定性作用,这也为研究者进一步揭示子实体发生的遗传机制奠定了基础。近年来,随着分子生物学和生物信息学等的发展,子实体发生的遗传机制研究取得了重要进展,本文从交配型基因、子实体发育功能基因、子实体发育功能蛋白3个方面论述子实体发生的分子机理。

3.1 交配型基因

在真菌的有性生殖过程中,交配型基因调控性发育过程,通过对交配型基因的研究可以阐明真菌的遗传控制情况和有性生殖发展的过程(Coppin *et al.* 1997)。大型真菌中90%为担子菌,子实体的发育源自双核菌丝体,即只有在双核菌丝体上才能正常形成子实体,而双核体的形成受到交配型基因控制,交配型基因控制子实体的发生过程。已知真菌的交配系统分为同宗配合和异宗配合,大多数担子菌属异宗配合,即只有亲和的两个单核菌丝才能融合质配为双核菌丝,从而产生子实体。根据控制亲和性的交配型因子的数目,异宗配合分为二级性交配系统和四极性交配系统。已知控制交配的基因常称为A因子和B因子,在二级性交配系统中,A因子由两个紧密连锁的基因簇(α 和 β)组成,在四极性交配系统中,A、B因子分别对应于不同染色体上的两个交配型位点,两个单核菌丝相遇时,

只有形成 $A\alpha A\beta B\alpha B\beta$ ，即不同 A、B 因子时才能融合，进行有性生殖 (Chen *et al.* 2011)。

3.1.1 交配型 A 因子: 交配型 A 因子由一对或几对编码同源结构域蛋白的基因组成，典型的同源结构域包含 3 个螺旋，第 3 个螺旋称为识别螺旋，可以与特定的 DNA 序列结合 (Blakeslee 1904)。根据同源结构域识别螺旋的保守氨基酸残基序列不同分为两类 HD1 和 HD2。已有研究表明同源结构域蛋白与发育调控有关，在担子菌有性发育过程中，只有由来自不同复合物的交配型基因编码的分别含 HD1 和 HD2 的蛋白质之间形成异源二聚体时，才能发挥调节作用，即交配型基因通过两种编码含同源结构域的蛋白质间形成异源二聚体，发挥性发育过程的调控作用 (Song *et al.* 1991; Urban *et al.* 1996)。

3.1.2 交配型 B 因子: 交配型 B 因子同 A 因子一样，由两个基因簇组成，这两个基因簇结构相似，都编码 1 个信息素受体和 3 个信息素 (Tymon *et al.* 1992)。在担子菌的四极性交配系统中，B 因子的作用是控制核迁移和膜溶解。裂褶菌 *Schizophyllum commune* 中克隆得到信息素受体基因，其编码的蛋白质的二级结构具有 7 个疏水跨膜结构域，通过与 G 蛋白的 α 亚基相连，完成与信息素分子的特异性结合，继而诱发下游基因的表达 (Raper *et al.* 1965)。信息素基因编码的蛋白质含有 Caa X 或类似的保守结构，Caa X 是信息素前体的特有结构，可以进行异丙基修饰，修饰后的信息素高度保守，当 Caa X 缺失时，导致蛋白质不能被修饰，继而影响信息素与信息素受体的结合 (Koltin *et al.* 1967; Richardson *et al.* 1993; Regenfelder *et al.* 1997)。信息素与信息素受体之间是特异性反应，受体可以识别是否是由同一位点的基因编码的信息素。质配开始后，核进行迁移，只有两个可亲和的单核菌丝产生的信息素和信息素受体能互相识别，一方产生的信息素激活对方锚定在膜上的信息素受体，从而使核移动到对方细胞中，完成质配，形成双核菌丝，之后信息素水平下降 (Day 1960)。

交配型的研究是担子菌遗传学研究的重要内

容，交配控制着子实体的发生，只有交配型不同的两个单核菌丝相遇时，才能融合，进行质配、核配，最终发育为成熟子实体。

3.2 子实体发育功能基因

随着分子生物学的迅速发展，真菌生长发育机制的研究深入到分子水平。目前，已有不少研究报道了不同大型食药菌子实体发育功能基因 (Ohm *et al.* 2010; Stajich *et al.* 2010; Chen *et al.* 2012; Zhong *et al.* 2013; Zhou *et al.* 2014)，主要针对模式种灰盖鬼伞 *C. cinereus*、裂褶菌 *S. commune* 以及重要食药菌香菇 *L. edodes*、甄姬菇 *Hypsizygus marmoreus*、茶树菇 *Agrocybe aegerita*、金针菇 *Flammulina velutipes* 等。目前食用菌子实体发育机制的研究取得了许多突破性进展，研究者越来越多地从分子水平深入研究子实体发育过程中的功能基因。

3.2.1 上游调控基因: 裂褶菌 *S. commune* 已进行了基因组测序，在其基因组中鉴定出 472 个基因，通过生物信息学分析，预测这些基因编码转录因子，而且在单核菌丝、双核菌丝、原基和子实体中均有不同程度的表达 (Ohm *et al.* 2010)。Ohm *et al.* (2011) 在研究裂褶菌子实体发育调控时发现，*hom1*、*hom2*、*c2h2*、*gat1*、*bri1*、*fst3* 和 *fst4* 转录因子基因在裂褶菌原基和子实体发育过程中具有上游调控作用，而且在伞菌纲的很多成员中都存在这些基因的同源基因，基于此提出了子实体发育的调控模式。

fst3 和 *fst4*，编码含有真菌特异性 Zn(II)₂Cys₆ 锌指 DNA 结合结构域的转录因子，Ohm *et al.* (2010) 研究表明，敲除 *fst3* 基因的菌株倾向于形成更多但更小的子实体，但与野生型子实体形态相似，因此可以提出 *fst3* 基因具有抑制子实体原基形成的作用，并且表达产生一种阻遏物，这种抑制作用可以保证在有限的资源情况下，使蘑菇更好的发育。敲除 *fst4* 基因的菌株失去结实的能力，表明 *fst4* 可能是菌丝体从营养生长转到生殖生长的关键基因。

bri 编码含有 DNA 结合结构域 BRIGHT 蛋白质，

在原基形成过程中起上游调控作用;*hom1* 和 *hom2* 编码含同源结构域蛋白质。通过研究表明 *hom2* 和 *bri1* 与菌丝体菌落形态有关, *hom2* 和 *bri1* 可以调节疏水蛋白基因的转录因子, 通过参与 RAS 或信息素信号传导的基因来发挥其作用。原核菌群中的不对称性归因于自身抑制剂的分泌 (Klein *et al.* 1997), Ohm *et al.* (2010) 的研究表明 *hom2* 和 *bri1* 通过直接调节自身抑制剂的形成来影响菌落形态。

Plaza *et al.* (2014) 对裂褶菌 *S. commune* 的营养菌丝和原基两个发育阶段转录组学分析显示, 担孢子子实体发育过程中存在一条保守的转录调控路线, 促使转录因子及含 Velvet 结构域蛋白基因上调表达, 在担孢子菌有性发育中起重要作用。

3.2.2 光调控基因: 灰盖鬼伞 *C. cinereus* 的光形态建成是研究光对子实体发生的最典型的例子。Terashima *et al.* (2005) 在研究灰盖鬼伞光形态建成过程中发现, 在连续的黑暗条件下, 原基不能发育为成熟的子实体, 原基中菌柄原基和菌盖原基保持最初的状态, 原基基部轴向伸长, 形成 dark stipe。*dst1* 突变株在光的感知中具有缺陷, 通过克隆得到 *dst1* 基因, 经过 SMART 分析, 预测 *Dst1* 具有两个 PAS 结构域——PAS A (LOV) 和 PAS B, α 卷曲螺旋结构和 C 末端富含谷氨酰胺的转录激活区 (AD) 是由 1 175 个氨基酸组成的蛋白质, 而且 PAS B 结构域和 LOV 结构域表现出与真菌中已知蓝光受体 WC-1、VVD 的 LOV 结构域和 PAS B 结构域显著的相似性, 表明 *Dst1* 是灰盖鬼伞中的蓝光受体。但与 WC-1 不同的是, *Dst1* 缺乏 PAS C 结构域, 但通过手动比对显示, 在 *Dst1* 中存在 WC-1 中的 PAS C 区的相应区。在灰盖鬼伞中, 目前没有发现可以与 WC-1 相互作用的 WC-2 的同源基因, 推测与 *Dst1* 相互作用的伴侣似乎与 WC-2 的氨基酸序列有很大的不同, 目前 *dst2* 的克隆正在进行中。Ambra *et al.* (2004) 在子囊菌波氏块菌 *Tuber borchii* 和深绿木霉 *Trichoderma atroviride* 中也鉴定了 WC-1 的同源物。

李海峰 (2010) 利用 DDRT-PCR 技术研究香菇

L. edodes 菌株在菌丝、原基、子实体 3 个阶段的基因表达情况, 得到了 17 条差异片段, 其中差异片段 GP20-450 与香菇 *LephrA* 基因具有 98% 的相似性, 推测其可能是编码蓝光受体 A 的基因。

3.2.3 真菌凝集素基因: 植物凝集素在植物的防御反应中发挥重要作用, 真菌凝集素与植物凝集素具有较低相似性, 真菌凝集素主要执行基本的生物学功能 (Doolittle *et al.* 1996)。在动物中, 半乳糖凝集素在细胞黏附、分化发育、信号转导等多种生物学过程中发挥重要作用 (Garner & Baum 2008)。迄今为止, 从真菌中鉴定出了 4 种半乳糖凝集素: CGL1、CGL2、AAL、ACG。CGL1 和 CGL2 是从灰盖鬼伞中分离得到, 其本质是细胞壁蛋白 (Cooper *et al.* 1997)。Boulianne *et al.* (2000) 发现灰盖鬼伞发育过程中, 两个凝集素基因 *cgl1* 和 *cgl2* 对子实体的形成有调节作用, *cgl2* 在菌丝结形成时表达, 而 *cgl1* 在原基及之后的发育过程中均表达, 并且 *cgl1* 和 *cgl2* 的表达受到光、营养因子的调节。从茶树菇 *A. aegeritia* 中分离得到 AAL (Sun *et al.* 2003; Yang *et al.* 2005), 目前的研究表明, AAL 普遍存在于子实体中, 但在分化的菌丝体中没有发现 AAL 的存在。另外, 观察到 AAL 具有抑制菌丝生长的作用, 预测 AAL 在不同的培养条件下执行不同的生物学功能, 在应激或极端条件下, AAL 通过抑制菌丝的生长增强其存活率, 而在正常培养条件下, AAL 可以促进子实体的形成 (Luan *et al.* 2010)。ACG 是从柱状田头菇 *Agrocybe cylindracea* 中分离得到, 具有与 AAL 相似的结构, 但其生物学功能仍未知 (Ban *et al.* 2005)。

3.2.4 代谢相关基因: de Groot *et al.* (1997) 利用差异显示方法研究了双孢蘑菇 *Agaricus bisporus* 在子实体形成过程中涉及到的基因, 如 ATP 合成酶亚基基因 *atpD*、细胞色素 P450 基因 *cypA* 和隔膜蛋白基因 *sepA*, 并证实这些基因在子实体形成过程中高量表达。van Wetter *et al.* (2000) 利用 RNA-Seq 研究了灰盖鬼伞子实体发育, 对不同发育阶段差异表达基因进行分析, 发现细胞色素 P450 基因在菌丝期至菌丝扭结期表达量下调, 推测可

能与营养物质的降解有关, 并发现大量疏水蛋白基因在不同时期会呈现动态变化, 与子实体形成有关。Wagemaker *et al.* (2006) 通过 Northern blotting 法分析双孢蘑菇 *A. bisporus* 子实体不同发育时期, 发现疏水蛋白基因 *hypA*、脲酶基因及起渗透调节作用的甘露醇脱氢酶基因, 参与了双孢蘑菇子实体的形成过程。

Miyazaki *et al.* (2005) 以香菇菌丝体、原基和成熟子实体为材料, 通过 RAP-PCR 技术获得了 105 个差异基因, 与灰盖鬼伞、黄孢原毛平革菌 *Phanerochaete chrysosporium* 数据库进行比对, 显示这些差异基因除了涉及基础代谢、细胞结构、信号传导和胁迫响应等一般生理功能外, 还涉及到香菇子实体发育调控功能。王威等 (2015) 研究了金针菇单双核菌丝的差异表达基因, 发现双核菌丝较单核菌丝在脂肪酸、氨基酸以及大部分糖类合成相关基因具有比较活跃的上调表达, 说明双核菌丝主要进行营养物质的富集, 为下一步在合适条件下分化成原基、进入生殖生长阶段储备物质基础。

大型真菌菌丝体在受到环境胁迫条件下, 更容易产生原基, 而胁迫最终导致细胞内产生过量的活性氧自由基, 它们会对细胞产生毒害作用。连灵丹等 (2015) 在草菇中发现了在原基期高表达的一种过氧化氢酶基因 *VvDyP*, 这对于清除细胞内过量的活性氧自由基、维持细胞内环境的相对稳定具有重要作用。王健等 (2017) 在草菇基因组中获得 1 个在 VEGF 通路中编码 SPK 蛋白的基因 *vv-SPK*, 该基因的表达量与菌柄的伸长有关。

3.3 子实体发育功能蛋白

蛋白质是生命活动的物质基础和生理功能的直接参与者和执行者, 虽然基因决定蛋白质的水平, 但是基因表达的水平并不能代表细胞内活性蛋白的水平。蛋白质组通过在高通量水平上研究蛋白质表达水平、翻译后修饰、蛋白互作等, 全面地认识生命活动的规律, 是对蛋白质翻译和修饰水平等研究的一种补充, 是全面了解基因组表达、了解复杂生命活动的一种必不可少的手段。大型真菌蛋白组的研究主要是利用差异蛋白质组学来检测不同

发育阶段或不同环境刺激条件下蛋白差异表达(尹亚琳 2014), 从而对大型真菌的生长发育、子实体的发生以及栽培条件和食药功能的研究提供数据支持。

通过对金针菇菌盖分化以及菌盖特异性蛋白表达分析, 发现一种与菌盖形成相关的细胞壁相关蛋白, 该蛋白在菌盖分化过程中通过光诱导特异表达, 这就与金针菇在完全黑暗条件下无法形成菌盖有关 (Sakamoto *et al.* 2007)。美味牛肝菌 *Boletus meiweiniuganjun* 属于外生菌根菌, 而土壤盐渍化对这种菌根菌及其宿主生长造成极大威胁, 有研究对盐胁迫下的美味牛肝菌进行了 2D-PAGE 以及蛋白质组的分析, 发现有 22 个差异蛋白表达, 通过生物信息学分析, 发现这些差异蛋白与糖酵解、DNA 修复以及抗逆生物合成有关 (Li *et al.* 2006)。

利用 iTRAQ 标记结合二维液相色谱串联质谱技术研究草菇 *Volvariella volvacea* 5 个不同生长发育时期(原基期、纽扣期、蛋形期、伸长期、成熟期) 的差异蛋白, 共筛到差异蛋白总数 385 个, 通过生物信息学分析, 发现这些差异蛋白中的 163 个涉及到 80 个不同生物代谢途径, 其中 28 个可以定位到肌醇磷脂酰聚糖 (GPI) 锚生物合成途径、N-糖链生物合成途径、次生代谢物生物合成途径、萜类和聚酮化合物代谢、细胞周期-酵母、细胞减数分裂-酵母、泛素介导的蛋白裂解、蛋白酶体、色氨酸代谢等代谢途径, 表明这些差异蛋白在草菇 *V. volvacea* 菌丝体生长和子实体发育成熟的生理调控中起到重要作用 (刘靖宇 2012)。通过功能注释分析冬虫夏草 *C. sinensis* 的菌丝体和子实体差异蛋白表明, 通过菌丝体阶段特异性表达蛋白涉及细胞内核酸代谢、转录调控等生理过程, 子实体阶段特异性表达蛋白涉及到碳水化合物代谢、信号转导等生理过程 (张晗星等 2016)。

4 展望

真菌的生长发育是一个复杂的生命过程, 不同生长发育阶段涉及到新陈代谢、激素调控、营养物质合成及转运、细胞分裂及分化、信号转导等多个

代谢途径的协同调控。多年来,科研工作者对该机制进行了许多研究和探索,尤其是从模式真菌中取得了许多重要的研究成果。鉴于子实体发生机制对于人工栽培的食用菌栽培和育种工作的重要性,大型真菌尤其是大型可食用担子菌子实体的发生及形态建成机制一直是真菌学研究关注的热点内容之一。随着现代生物技术的发展,将会有越来越多的大型真菌或是食药菌子实体发生机制被清楚地揭示。

食用菌子实体发育分子机制的研究是一项复杂但重要的工作。通过对交配型基因、发育相关基因及发育功能蛋白的研究,可以从分子水平上阐明子实体发生机制,最终实现重要大型真菌的人工培育,既是减少野生采挖、保护产地环境的必要手段,也是开发新资源、解决供需矛盾的一项重要举措。

综上所述,子实体的发生伴随着一定的光照、温度、湿度、通气等环境因子的刺激,当菌丝体达到生理成熟,次生菌丝特化成特殊的组织结构,形成原基,原基内部进行着生长发育相关基因的表达,通过蛋白质来实现生理功能,从而发育为完整的子实体。而形态上,表现为菌盖原基、菌幕原基、菌柄原基的形成,随着菌盖菌柄原基的不断发育,形成菌褶腔,并形成子实层,最后发育出担孢子,形成完整成熟的子实体。子实体的发生既需要一定的环境条件,又需要分子水平的调控,通过对大型真菌子实体发生的环境条件和分子机制的研究,结合形态上的变化,可以为具有重要食药价值的真菌的驯化和人工栽培提供重要的理论依据。

[REFERENCES]

- Ambra R, Grimaldi B, Zamboni S, Filetici P, Macino G, Ballario P, 2004. Photomorphogenesis in the hypogeous fungus *Tuber borchii*: isolation and characterization of *Tbwc-1*, the homologue of the blue-light photoreceptor of *Neurospora crassa*. *Fungal Genetics & Biology*, 41(7): 688-697
- Atkinson GF, 1906. The development of *Agaricus campestris*. *Botanical Gazette*, 42(4): 241-264
- Badham ER, 1980. The effect of light upon basidiocarp initiation in *Psilocybe cubensis*. *Mycologia*, 72(1): 136-142
- Badham ER, 1985. The influence of humidity upon transpiration and growth in *Psilocybe cubensis*. *Mycologia*, 77(6): 932-939
- Bai XP, Zhao L, Zhou J, Zhao CC, Zhu XJ, 2016. The light regulation mechanism research on fruiting body developmental morphology of *Pleurotus eryngii*. *Hubei Agricultural Sciences*, 55(9): 2275-2278 (in Chinese)
- Ballario P, Talora C, Galli D, Linden H, Macino G, 1998. Roles in dimerization and blue light photoresponse of the PAS and LOV domains of *Neurospora crassa* white collar proteins. *Molecular Microbiology*, 29(3): 719-729
- Ban M, Yoon HJ, Demirkan E, Utsumi S, Mikami B, Yagi F, 2005. Structural basis of a fungal galectin from *Agrocybe cylindracea* for recognizing sialoconjugate. *Journal of Molecular Biology*, 351(4): 695-706
- Bau T, Bao HY, Li Y, 2014. A revised check list of poisonous mushrooms in China. *Mycosystema*, 33(3): 517-548 (in Chinese)
- Bau T, Song C, Gai YP, 2011. Fruiting body ontogeny of *Pholiota adiposa*. *Acta Edulis Fungi*, 18(2): 20-23 (in Chinese)
- Bau T, Song C, Li Y, 2010. Fruiting body ontogeny of *Omphalotus japonicus*. *Mycosystema*, 29(1): 132-137 (in Chinese)
- Bau T, Wang H, Song RQ, 2008. Ontogeny of fruiting body of *Pholiota nameko*. *Journal of Northeast Forestry University*, 36(1): 45-47 (in Chinese)
- Beer R, 1911. Notes on the development of the carpophore of some Agaricaceae. *Annals of Botany*, 25(99): 683-689
- Bieszke JA, Braun EL, Bean LE, Kang S, Natvig DO, Borkovich KA, 1999. The *nop-1* gene of *Neurospora crassa* encodes a seven transmembrane helix retinal-binding protein homologous to archaeal rhodopsins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(14): 8034-8039
- Blakeslee AF, 1904. Sexual reproduction in the Mucorineae. *Proceedings of the American Academy of Arts & Sciences*, 40(4): 205-319
- Boulianne RP, Liu Y, Aebi M, Lu BC, Kues U, 2000. Fruiting body development in *Coprinus cinereus*: regulated

- expression of two galectins secreted by a non-classical pathway. *Microbiology*, 146(8): 1841-1853
- Bret JP, 1977. Respective role of cap and mycelium on stipe elongation of *Coprinus congregatus*. *Transactions of the British Mycological Society*, 68(3): 363-369
- Carsten S, Hartmut L, 2003. VIVID is a flavoprotein and serves as a fungal blue light photoreceptor for photoadaptation. *Embo Journal*, 22(18): 4846-4855
- Chen MJ, Song WH, Song CY, Zhang MY, Chen X, Lin N, Bao DP, 2011. Molecular genetic structure of the B mating-type locus of *Lentinula edodes* I. Molecular organization of the B mating type locus of a *Lentinula edodes* monokaryon. *Mycosystema*, 30(1): 54-59
- Chen S, Xu J, Liu C, Zhu Y, Nelson DR, Zhou S, Li C, Wang L, Guo X, Sun Y, 2012. Genome sequence of the model medicinal mushroom *Ganoderma lucidum*. *Nature Communications*, 3(2): 1-9
- Cooper DN, Boulianne RP, Charlton S, Farrell EM, Sucher A, Lu BC, 1997. Fungal galectins, sequence and specificity of two isolectins from *Coprinus cinereus*. *The Journal of Biological Chemistry*, 72(3): 1514-1521
- Coppin E, Debuchy R, Arnaise S, Picard M, 1997. Mating types and sexual development in filamentous ascomycetes. *Microbiology & Molecular Biology Reviews*, 61(4): 411-428
- Dai YC, Li Y, 2011. Notes on the nomenclature of six important medicinal fungi in China. *Mycosystema*, 30(4): 516-518 (in Chinese)
- Dai YC, Yang ZL, 2008. A revised checklist of medicinal fungi in China. *Mycosystema*, 27(6): 801-824 (in Chinese)
- Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Bau T, Li TH, 2010. A revised checklist of edible fungi in China. *Mycosystema*, 29(1): 1-21 (in Chinese)
- Day PR, 1960. The structure of the A mating type locus in *Coprinus lagopus*. *Genetics*, 45(5): 641-650
- De Groot PW, Schaap PJ, Van Griensven LJ, Visser J, 1997. Isolation of developmentally regulated genes from the edible mushroom *Agaricus bisporus*. *Microbiology*, 143(6): 1993-2001
- Doolittle RF, Feng DF, Tsang S, Cho G, Little E, 1996. Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. *Science*, 271(5248): 470-477
- Froehlich AC, Noh B, Vierstra RD, Loros J, Dunlap JC, 2005. Genetic and molecular analysis of phytochromes from the filamentous fungus *Neurospora crassa*. *Eukaryotic Cell*, 4(12): 2140-2152
- Gai YP, 2012. The ontogeny of several species in Strophariaceae. Master Thesis, Jilin Agricultural University, Changchun. 24-27 (in Chinese)
- Garner OB, Baum LG, 2008. Galectine glycan lattices regulate cell-surface glycoprotein organization and signaling. *Biochemical Society Transactions*, 36(6): 1472-1477
- GINNS J, 1992. The development of the *Hymenophoral trama* in the Aphyllophorales and the Agaricales. *Mycologia*, 85(4): 718-719
- Guo MM, Yang T, Bu N, Dong CH, 2015. Photoreceptor and its functions in macrofungi: a review. *Mycosystema*, 34(5): 880-889 (in Chinese)
- He SH, 2000. The effect of moisture on mycelia and fruiting body of *Ganoderma lucidum*. *Edible Fungi of China*, 19(5): 16-17 (in Chinese)
- Huang NL, Lin ZB, Chen GL, 2010. Medicinal and edible fungi. Vol. 1. Shanghai Scientific and Technological Literature Press, Shanghai. 1-524 (in Chinese)
- Johnson GT, 1941. The development of a species of *Coprinus*. *Mycologia*, 33(2): 188-195
- Kimura K, Fujio M, 1961. Variation in the expansibility of pilei in *Coprinus macrorhizus* form microsporus. *Shokubutsugaku Zasshi*, 74(875): 259-265
- Klein KK, Landry J, Friesen T, Larimer T, 1997. Kinetics of asymmetric mycelial growth and control by dikaryosis and light in *Schizophyllum commune*. *Mycologia*, 89(6): 916-923
- Koltin Y, Raper JR, Simchen G, 1967. The genetic structure of the incompatibility factors of *Schizophyllum commune*: the A-factor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 57(1): 55-62
- Kubiak A, Jakimowicz P, Polanowski A, 2009. A Kazal-type serine proteinase inhibitor from chicken liver (cITI-1): purification, primary structure, and inhibitory properties. *International Journal of Biological Macromolecules*,

- 45(2): 194-199
- Kües U, 2000. Life History and developmental processes in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Microbiology & Molecular Biology Reviews*, 64(2): 316-353
- Leatham G, Stahmann M, 1987. Effect of light and aeration on fruiting of *Lentinula edodes*. *Transactions of the British Mycological Society*, 88(1): 9-20
- Li HF, 2010. Cloning and characterization of developmentally related genes from fruiting body of *Lentinula edodes*. Master Thesis, Huazhong Agricultural University, Wuhan. 37-39 (in Chinese)
- Li RC, 2001. Study on the ultra-structure features of the initial formation of the fruit-body of button mushroom (*Agaricus bisporus*). *Journal of Yunnan Agricultural University*, 16(4): 277-279 (in Chinese)
- Li SP, Yang FQ, Tsim KW, 2006. Quality control of *Cordyceps sinensis*, a valued traditional Chinese medicine. *Journal of Pharmaceutical & Biomedical Analysis*, 41(5): 1571-1584
- Li Y, Li TH, Yang ZL, Bau T, Dai YC, 2015. Atlas of Chinese Macrofungus Resources. Central China Farmer's Publishing House, Zhengzhou. 1-1351 (in Chinese)
- Lian LD, Wu XT, Lu YP, Zhang L, Xie B, Chen RL, Wu TJ, Li SJ, Xie BG, 2015. The gene structure and expression analysis of *VvDyP* related to primordial formation of *Volvariella volvacea*. *Mycosystema*, 34(4): 734-741 (in Chinese)
- Liu JY, 2012. Changes in proteomic profile at different development stages of *Volvariella volvacea* by comparative analysis. PhD Dissertation, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. 63-77 (in Chinese)
- Liu YF, 2016. Study on artificial domestication and cultivation technology of *Agaricus balchaschensis*. Master Thesis, Xinjiang Agricultural University, Urumchi. 1-2 (in Chinese)
- Luan R, Liang Y, Chen YJ, Liu HH, Jiang S, Chen, Wong B, Sun H, 2010. Opposing developmental functions of *Agrocybe aegerita* galectin (AAL) during mycelia differentiation. *Fungal Biology*, 114(8): 599-608
- Miyazaki Y, Nakamura M, Babasaki K, 2005. Molecular cloning of developmentally specific genes by representational difference analysis during the fruiting body formation in the basidiomycete *Lentinula edodes*. *Fungal Genetics & Biology*, 42(6): 493-505
- Ohm RA, de Jong JF, Lugones LG, Aerts A, Kothe E, Stajich JE, de Vries RP, Record E, Levasseur A, Baker SE, 2010. Genome sequence of the model mushroom *Schizophyllum commune*. *Nature Biotechnology*, 28(9): 957-963
- Ohm RA, Jong JFD, Bekker CD, Han ABW, Lugones LG, 2011. Transcription factor genes of *Schizophyllum commune* involved in regulation of mushroom formation. *Molecular Microbiology*, 81(6): 1433-1445
- Plaza DF, Lin CW, Ns VDV, Aebi M, Künzler M, 2014. Comparative transcriptomics of the model mushroom *Coprinopsis cinerea* reveals tissue-specific armories and a conserved circuitry for sexual development. *BMC Genomics*, 15(1): 492-509
- Prado MM, Prado-Cabrero A, Fernández-Martín R, Avalos J, 2004. A gene of the opsin family in the carotenoid gene cluster of *Fusarium fujikuroi*. *Current Genetics*, 46(1): 47-58
- Rafati H, Riahi H, Mohammadi A, 2009. Enhancement of indole alkaloids produced by *Psilocybe cubensis* (Earle) Singer (Agaricomycetidae) in controlled harvesting light conditions. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 11(4): 419-426
- Raper JR, Boyd DH, Raper CA, 1965. Primary and secondary mutations at the incompatibility loci in *Schizophyllum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 53(6): 1324-1332
- Raper JR, Krongelb GS, 1958. Genetic and environmental aspects of fruiting in *Schizophyllum commune* Fr. *Mycologia*, 50(5): 707-740
- Regenfelder E, Spellig T, Hartmann A, Lauenstein S, Bölker M, Kahmann R, 1997. G proteins in *Ustilago maydis*: transmission of multiple signals? *The EMBO Journal*, 16(8): 1934-1942
- Reijnders AFM, 1977. Histogenesis of bulb and trama tissue of the higher basidiomycetes and its phylogenetic implications. *Persoonia*, 9(3): 329-361
- Reijnders AFM, 1979. Developmental anatomy of *Coprinus*. *Persoonia*, 10(12): 383-424
- Reijnders AFM, 1983. Supplementary notes on basidiocarps

- ontogeny in agarics. *Persoonia*, 12(12): 1-20
- Richardson WV, Kües U, Casselton LA, 1993. The A mating-type genes of the mushroom *Coprinus cinereus* are not differentially transcribed in monokaryons and dikaryons. *Molecular & General Genetics*, 238(1-2): 304-307
- Rosin IV, Moore D, 1985. Origin of the hymenophore and establishment of major tissue domains during fruit body development in *Coprinus cinereus*. *Transactions of the British Mycological Society*, 84(4): 609-619
- Sakamoto Y, Ando A, Tamai Y, Yajima T, 2007. Pileus differentiation and pileus-specific protein expression in *Flammulina velutipes*. *Fungal Genetics & Biology*, 44(1): 14-24
- Sano H, Narikiyo T, Kaneko S, Yamazaki T, Shishido K, 2007. Sequence analysis and expression of a blue-light photoreceptor gene, *Le.phrA* from the basidiomycetous mushroom *Lentinula edodes*. *Bioscience Biotechnology & Biochemistry*, 71(9): 2206-2213
- Song D, Dolan JW, Yuan YL, Fields S, 1991. Pheromone-dependent phosphorylation of the yeast STE12 protein correlates with transcriptional activation. *Genes & Development*, 5(5): 741-750
- Stajich JE, Wilke SK, Ahrã ND, Au CH, Birren BW, Borodovsky M, Burns C, Canbã Ck B, Casselton LA, Cheng CK, 2010. Insights into evolution of multicellular fungi from the assembled chromosomes of the mushroom *Coprinopsis cinerea* (*Coprinus cinereus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(26): 11889-11894
- Su J, Zhu JZ, Yang RD, 2006. Regulation of blue light to fungi. *Journal of Microbiology*, 26(2): 82-85 (in Chinese)
- Sun H, Zhao CG, Tong X, Qi YP, 2003. A lectin with mycelia differentiation and antiphytovirus activities from the edible mushroom *Agrocybe aegerita*. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 36(2): 214-222
- Takemaru T, Kamada T, 1972. Basidiocarp development in *Coprinus macrorhizus*. *The Botanical Magazine*, 85(1): 51-57
- Terashima K, Yuki K, Muraguchi H, Akiyama M, Kamada T, 2005. The *dst1* gene involved in mushroom photomorphogenesis of *Coprinus cinereus* encodes a putative photoreceptor for blue light. *Genetics*, 171(1): 101-108
- Tian JH, Zhao RP, Li M, Li SM, 2013. Effects of temperature and humidity on fruitbody primordium differentiation of *Pleurotus eryngii*. *Hubei Agricultural Sciences*, 52(20): 4975-4976 (in Chinese)
- Tisch D, Schmoll M, 2010. Light regulation of metabolic pathways in fungi. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 85(5): 1259-1277
- Turner EM, 1977. Development of excised sporocarps of *Agaricus bisporus* and its control by CO₂. *Transactions of the British Mycological Society*, 69(2): 183-186
- Tymon AM, Kües U, Richardson WV, Casselton LA, 1992. A fungal mating type protein that regulates sexual and asexual development contains a POU-related domain. *The EMBO Journal*, 11(5): 1805-1813
- Urban M, Kahmann R, Bölker M, 1996. Identification of the pheromone response element in *Ustilago maydis*. *Molecular & General Genetics Mgg*, 251(1): 31-37
- van Wetter MA, Wösten HA, Sietsma JH, Wessels JG, 2000. Hydrophobin gene expression affects hyphal wall composition in *Schizophyllum commune*. *Fungal Genetics & Biology*, 31(2): 99-104
- Wagemaker MJ, Eastwood DC, Van DDC, Jetten MS, Burton K, Van Griensven LJ, Hj ODC, 2006. Expression of the urease gene of *Agaricus bisporus*: a tool for studying fruit body formation and post-harvest development. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 71(4): 486-492
- Wang J, Wan F, Li X, Yan JJ, Huang LL, Xie BG, 2017. Structure and expression analysis of vv-SPK gene in VEGF signaling pathway of *Volvariella volvacea*. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 32(3): 263-267 (in Chinese)
- Wang JR, Liu Y, Bau T, 2015. Evaluation of endangered status and conservation priority of macrofungi in Shandong Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 35(3): 837-848 (in Chinese)
- Wang W, Chou TS, Liu F, Yan JJ, Wu TJ, Li SJ, Xie BG, 2015. Comparison of gene expression patterns between the monokaryotic and dikaryotic mycelia of *Flammulina velutipes*. *Mycosystema*, 34(4): 683-693 (in Chinese)

- Yang N, Liang Y, Xiang Y, Zhang Y, Sun H, Wang DC, 2005. Crystallization and preliminary crystallographic studies of an antitumour lectin from the edible mushroom *Agrocybe aegerita*. *Protein & Peptide Letters*, 12(7): 705-707
- Yin YL, 2014. Research and application for mushroom proteins. PhD Dissertation, Wuhan University, Wuhan. 7-9 (in Chinese)
- Young MW, 2000. The tick-tock of the biological clock. *Scientific American*, 282(3): 64-71
- Yu HL, Wang RJ, Li Y, Zhou F, Guo Q, 2010. Advance in researching the effects of environmental factors on growth and development of edible fungi. *Acta Agriculturae Shanghai*, 25(3): 100-104 (in Chinese)
- Yu YZ, Jia XL, 1995. Scanning electron microscope obserbation of *Hericium erinaceus* basidiospore development. *Acta Edulis Fungi*, 2(1): 57-60 (in Chinese)
- Zeller SM, 1914. The Development of *Stropharia ambigua*. *Mycologia*, 6(3): 139-145
- Zhang HX, Qian ZM, Su Y, Liu XZ, Li WJ, Dong CH, 2016. Comparative analyses of proteomic profile at different development stages of Chinese cordyceps by iTRAQ-coupled 2D LC-MSMS. *Mycosystema*, 35(4): 411-423 (in Chinese)
- Zhang P, 2011. Study on the morphological development of *Auricularia auricula* and the anatomy about secondary mycelium and sporocarpium of *Auricularia* Bull. ex Merat. Master Thesis, Jilin Agricultural University, Changchun. 19-22 (in Chinese)
- Zhang ST, Wasser SP, 2017. The cultivation and environmental impact of mushrooms. *Edible and Medicinal Mushrooms*, 25(5): 275-279 (in Chinese)
- Zhong M, Liu B, Wang X, Liu L, Lun Y, Li X, Ning A, Cao J, Huang M, 2013. De novo characterization of *Lentinula edodes* C(91-3) transcriptome by deep Solexa sequencing. *Biochemical & Biophysical Research Communications*, 431(1): 111-115
- Zhou SH, Shen YY, Cai WM, Jin QL, Fan LJ, Song TT, Feng WL, Zhang XH, 2016. Cloning and functional prediction of the Ppchl-1 related to change-temperature fruiting of *Pleurotus pulmonarius*. *Mycosystema*, 35(8): 946-955 (in Chinese)
- Zhou Y, Chen L, Fan X, Bian Y, 2014. De novo assembly of *Auricularia polytricha* transcriptome using Illumina sequencing for gene discovery and SSR marker identification. *PLoS One*, 9(3): e91740

[附中文参考文献]

- 白雪萍, 赵丽, 周军, 赵晨晨, 朱学军, 2016. 杏鲍菇子实体发育形态的光调控机制研究. *湖北农业科学*, 55(9): 2275-2278
- 戴玉成, 李玉, 2011. 中国六种重要药用真菌名称的说明. *菌物学报*, 30(4): 516-518
- 戴玉成, 杨祝良, 2008. 中国药用真菌名录及部分名称的修订. *菌物学报*, 27(6): 801-824
- 戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文华安, 图力古尔, 李泰辉, 2010. 中国食用菌名录. *菌物学报*, 29(1): 1-21
- 盖宇鹏, 2012. 球盖菇科几个种的个体发育研究. 吉林农业大学硕士论文, 长春. 24-27
- 郭明敏, 杨涛, 卜宁, 董彩虹, 2015. 大型真菌光受体及其功能研究进展. *菌物学报*, 34(5): 880-889
- 贺世红, 2000. 水分对灵芝菌丝体和子实体的影响. *中国食用菌*, 19(5): 16-17
- 黄年来, 林志彬, 陈国良, 2010. 中国食药菌学(上篇). 上海: 上海科学技术文献出版社. 1-524
- 李海峰, 2010. 香菇子实体发育相关基因的克隆及分析. 华中农业大学硕士论文, 武汉. 37-39
- 李荣春, 2001. 双孢蘑菇子实体原基形成的超微结构研究. *云南农业大学学报*, 16(4): 277-279
- 李玉, 李泰辉, 杨祝良, 图力古尔, 戴玉成, 2015. 中国大型菌物资源图鉴. 郑州: 中原农民出版社. 1-1351
- 连玲丹, 吴小婷, 卢园萍, 张磊, 谢斌, 陈仁良, 吴塔菊, 李少杰, 谢宝贵, 2015. 与草菇原基形成相关的过氧化氢酶基因VvDyP的结构与表达分析. *菌物学报*, 34(4): 734-741
- 刘靖宇, 2012. 草菇不同生长发育时期的比较蛋白质组学分析. 福建农林大学博士论文, 福州. 63-77
- 刘玉芳, 2016. 巴尔喀什黑伞人工驯化栽培技术研究. 新疆农业大学硕士论文, 乌鲁木齐. 1-2
- 苏捷, 朱俊晨, 杨汝德, 2006. 蓝光对真菌的调控作用及研究进展. *微生物学杂志*, 26(2): 82-85
- 田景花, 赵润鹏, 李明, 李守勉, 2013. 温度和湿度对杏鲍菇子实体原基分化的影响. *湖北农业科学*, 52(20):

4975-4976

- 图力古尔, 包海鹰, 李玉, 2014. 中国毒蘑菇名录. 菌物学报, 33(3): 517-548
- 图力古尔, 宋超, 盖宇鹏, 2011. 多脂鳞伞 (*Pholiota adiposa*) 子实体个体发育. 食用菌学报, 18(2): 20-23
- 图力古尔, 宋超, 李玉, 2010. 月夜菌 *Omphalotus japonicus* 子实体个体发育. 菌物学报, 29(1): 132-137
- 图力古尔, 王欢, 宋瑞清, 2008. 光帽鳞伞子实体个体发育. 东北林业大学学报, 36(1): 45-47
- 王健, 万芳, 李肖, 严俊杰, 黄李琳, 谢宝贵, 2017. 草菇 VEGF 信号通路中 vv-SPK 基因的结构与表达分析. 福建农业学报, 32(3): 263-267
- 王建瑞, 刘宇, 图力古尔, 2015. 山东省大型真菌物种濒危程度与优先保育评价. 生态学报, 35(3): 837-848
- 王威, 丑天胜, 刘芳, 严俊杰, 吴塔菊, 李少杰, 谢宝贵, 2015. 金针菇单、双核菌丝差异表达基因分析. 菌物学报, 34(4): 683-693
- 尹亚琳, 2014. 大型真菌蛋白研究及应用. 武汉大学博士学位论文, 武汉. 7-9
- 于海龙, 郭倩, 杨娟, 王瑞娟, 唐利华, 袁涛, 冯志勇, 2009. 环境因子对食用菌生长发育影响的研究进展. 上海农业学报, 25(3): 100-104
- 俞孕珍, 贾显禄, 1995. 猴头菌担孢子形成的扫描电镜观察. 食用菌学报, 2(1): 57-60
- 张晗星, 钱正明, 苏尧, 刘杏忠, 李文佳, 董彩虹, 2016. 冬虫夏草不同发育时期蛋白质组 iTRAQ 质谱分析. 菌物学报, 35(4): 411-423
- 张鹏, 2011. 木耳形态发育及木耳属次生菌丝和子实体的解剖学研究. 吉林农业大学硕士论文, 长春. 19-22
- 张树庭, Solomon P. Wasser, 2017. 蕈菌的栽培及其对环境的影响. 食药菌, 25(5): 275-279
- 周烁红, 沈颖越, 蔡为明, 金群力, 范丽军, 宋婷婷, 冯伟林, 章宵华, 2016. 肺形侧耳变温结实相关基因 Ppccs1-1 的克隆及功能预测. 菌物学报, 35(8): 946-955

(本文责编: 韩丽)