

香菇单核菌丝生长速度差异的相关基因分析

黄万兵^{1,2}, 侯娣^{1,3}, 周陈力¹, 李燕¹, 杨瑞恒^{1*}, 鲍大鹏^{1*}

1 上海市农业科学院食用菌研究所 农业农村部南方食用菌资源利用重点实验室 国家食用菌工程技术研究中心 上海市农业遗传育种重点开放实验室, 上海 201403

2 贵州省农业科学院贵州省农作物品种资源研究所 贵州省食用菌育种重点实验室, 贵州 贵阳 550006

3 上海海洋大学食品学院, 上海 201306

摘要: 以双核香菇 *Lentinula edodes* 菌株中分离获得 2 个亲和的单核体 Y0040-1 和 Y0040-3 为材料, 在不同的培养基上进行培养, 进行差异性状评价和表达差异性分析。结果表明在不同的培养基(PDA 和 2%木屑 PDA)上 2 个单核体菌丝生长速度都存在差异, 其中 Y0040-1 的生长速度显著高于 Y0040-3。进一步分析转录组数据发现, 在不同培养基上 2 个单核体比较组(Y0040-3 vs. Y0040-1)有 1 633 个共同的差异基因, 这些共同变化的基因可能是导致两者性状差异的主要原因, 这些基因中共同上调的有 155 个, 共同下调的有 136 个。对这些基因进行注释分析, 发现共同上调的基因参与代谢过程中的氨基酸代谢和碳水化合物代谢等, 分析木质纤维素酶发现, Y0040-1 上调基因数量高于 Y0040-3, 且 Y0040-1 中的纤维素降解酶和木质素降解酶表达量都明显高于 Y0040-3。

关键词: 香菇; 单核体; 异核体; Cazymes 家族; 木质纤维素酶

[引用本文]

黄万兵, 侯娣, 周陈力, 李燕, 杨瑞恒, 鲍大鹏, 2023. 香菇单核菌丝生长速度差异的相关基因分析. 菌物学报, 42(10): 2111-2118

Huang WB, Hou D, Zhou CL, Li Y, Yang RH, Bao DP, 2023. Analyses of genes related to different mycelial growth rate of *Lentinula edodes* monokaryons. Mycosystema, 42(10): 2111-2118

资助项目: 国家自然科学基金(31800015); 贵州省食用菌育种重点实验室开放课题黔科合平台人才[2019]5105-2002 号; 黔科合支撑[2022]重点 025

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31800015), the Open Project of Key Laboratory of Edible Fungi Breeding of Guizhou ([2019]5105-2002), and the Guizhou Province Science and Technology Support Project (2022-025).

*Corresponding authors. E-mail: YANG Ruiheng, yangruiheng@126.com; BAO Dapeng, 1610301025@qq.com

Received: 2023-03-01; Accepted: 2023-03-27

Analyses of genes related to different mycelial growth rate of *Lentinula edodes* monokaryons

HUANG Wanbing^{1,2}, HOU Di^{1,3}, ZHOU Chenli¹, LI Yan¹, YANG Ruiheng^{1*}, BAO Dapeng^{1*}

1 Key Laboratory of Edible Fungal Resources and Utilization (South), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Engineering Research Center of Edible Fungi, Key Laboratory of Agricultural Genetics and Breeding of Shanghai, Institute of Edible Fungi, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403, China

2 Guizhou Key Laboratory of Breeding of Edible Fungi, Institute of Crop Germplasm Resources, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006, Guizhou, China

3 College of Food Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: Two compatible monokaryons (Y0040-1 and Y0040-3) isolated from dikaryotic *Lentinula edodes* were used for evaluating growth rate and gene expression differences. The results showed that the mycelial growth rate of the two monokaryons was different on different mediums (PDA and PDA+2% sawdust), and the growth rate of Y0040-1 was higher than that of Y0040-3. Further analysis of transcriptome indicated that a total of 1 633 genes detected had common differentially expressed genes, which might be the shared expression pathways leading to the difference between the two monokaryons. Among these genes, 155 genes were up-regulated and 136 down-regulated. Annotation and analysis of these genes showed that the co-up-regulated genes were involved in metabolic activities, of which amino acid metabolism and carbohydrate metabolism were the most enriched. Lignocellulase analysis showed that the number of up-regulated genes in Y0040-1 was higher than that in Y0040-3, and the expression levels of cellulose and lignin degrading enzymes in Y0040-1 strain were higher than those in Y0040-3.

Keywords: *Lentinula edodes*; monokaryotic strains; heterokaryons; Cazymes family; lignocellulose enzymes

原生质体分离技术是食用菌育种和基础研究中经常用到的方法,可以将食用菌中的 2 个异核体分开而获得单核体。但是在原生质体单核化中,经常发现 2 个单核菌丝的生长出现差异,这种生长性状差异在多种食用菌中都有存在(程水明 2005; 蚁瑞荣等 2008; 潘越等 2014; 叶丽云等 2016; 马丽娟等 2022; 侯娣等 2023),在香菇中这种差异性比较明显(侯娣等 2023; 姜珊等 2023)。

香菇 *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler 是我国食用菌产业中最重要的栽培品种之一,其年产量居于全国第一,基于原生质体单核化进行杂交育种,获得新的性状,产生新的品种,已经成为香

菇种质资源创新的重要路径(何志勇等 2000; 宋莹等 2016, 2017),同时香菇单核体是一种杂交配子可回溯材料,可以应用于分子标记开发和品种保护等方面(李安政 2006; 徐年生等 2012; 鲍大鹏 2019)。在试验中同样发现了香菇单核体分离过程中的生长差异和偏分离现象(程水明 2005; 程爽爽等 2019; 侯娣等 2023; 姜珊等 2023),并将此现象定义为强势核和弱势核(姜珊等 2023),但是产生这种生长差异现象的原因至今还没有阐述清楚。研究产生这种差异的分子机制是了解香菇双核体生理学特征、遗传学机制和调控机制的重要的应用性基础研究,可为解决食用真菌菌种培育、种性稳定等方面问

题提供理论指导。

在双孢蘑菇 *Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach. 中异核体差异性表达形成了细胞核特异性调控机制,从而产生了不同的生长状态,但是香菇这种异核体的遗传背景还不清楚,需要进一步研究。随着转录组技术的发展,其已经广泛应用于香菇的科学研究中,解析了香菇在不同环境条件下、不同发育阶段以及不同培养基质中的表达谱差异的遗传学背景(Song *et al.* 2018; Seung-Il *et al.* 2019; Yeon *et al.* 2021),转录组已经成为探索其遗传学背景的重要手段,也是了解其基础遗传学背景的重要途径。

1 材料与方法

1.1 供试菌株来源

本研究采用双核菌株 Y0040,保存于上海市农业科学院食用菌研究所。原生质单核体分离方法参考已有报道(宋莹等 2017; 侯娣等 2023),获得对应的单核体 Y0040-1 和 Y0040-3。

1.2 培养基制备

本研究使用 2 种培养基: PDA 和添加了 2% 木屑的 PDA,培养基配置方法和木屑处理方法参照侯娣等(2023)的报道。

1.3 香菇菌丝培养方法及数据测量

超净工作台紫外线灭菌 30 min 后,在香菇单核体菌丝边缘打孔,使用接种针分别接种于 PDA 培养基和添加 2.0%木屑 PDA 培养基的中间。每个处理设置 3 个平行样,在 25 °C 恒温培养箱避光培养。本研究采取十字交叉法测量菌丝的生长(聂建军等 2020),即平板接种后先对平板进行十字划线,待菌丝萌发,在其生长尖端标记最长半径 r_1 ,待双核和单核体菌丝生长 3 d、6 d 时,在菌丝最外围做标记 r_2 ,然后用游标卡尺测量 r_1 与 r_2 之间的距离(mm),再除以菌丝培养天数(d)即得菌丝平均生长速度。所获得的实验数据使用 SPSS Statistics 26 统计分析软件进

行显著性分析($P < 0.05$)。

1.4 转录组测序样品准备、测序以及数据分析

Y0040-1 和 Y0040-3 这一对异核体在 2 种培养基上培养 9 d 开始收集菌丝,每个试验设计设置 3 个重复,组名分别为 CK1、WP1、CK3 和 WP3。从样品中提取 total RNA,利用 Nanodrop2000 对所提 RNA 的浓度和纯度进行检测,琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 完整性, RNA 片段长度采用 Agilent 2100 检测,样品合格后,文库构建以及高通量测序在上海美吉生物医药科技有限公司完成。原始数据质控以及 mapping 信息请参照侯娣等(2023)的报道。使用 RSEM 软件(<http://deweylab.biostat.wisc.edu/rsem/>)对样品的基因表达水平进行定量分析,获得每个样本基因的 Read Counts。然后对其进行 TPM (Transcripts Per Million reads),进而得到标准化的基因表达水平,利用 DESeq2 软件(Simon & Wolfgang 2010)比较组间的差异表达基因(differentially expressed gene, DEG),使用参数为 $P\text{-adjust} < 0.05$ & $|\log_2FC| \geq 1$ 。对获得的差异性基因进行基于 GO 和 KEGG 注释,CAZyme 家族以及木质纤维素酶注释参考相关报道(Floudas *et al.* 2012; Morin *et al.* 2012; 杨瑞恒等 2018; 侯娣等 2023)。

2 结果与分析

2.1 生长速度的比较分析

本研究发现从同一出发菌株制备的一对亲和单核体菌丝的生长速度差异明显,其中一个单核体 Y0040-1 在 PDA 和木屑-PDA 培养基上菌丝增长率明显高于另一单核体 Y0040-3,而双核菌丝的生长速度高于单核菌丝(图 1)。

2.2 单核转录组测序分析

2.2.1 转录组差异表达基因分析

将 2 个差异核体进行转录组测序和分析,根据 DEG 的筛选标准 $|\log_2FC| > 1$ 且 $q\text{value} < 0.005$,2 个数据组 CK3 vs. CK1、WP3 vs. WP1 中共鉴

定出 5 659 个差异基因，分组比较进行韦恩图 (Venn)分析发现，CK3 vs. CK1、WP3 vs. WP1 差异基因数量分别为 2 510 个和 4 782 个，WP3 vs. WP1 显著性差异表达的基因数目最多。在这两组中分别有 877 个、3 149 个特有差异表达基因，WP3 vs. WP1 组特有差异表达基因数量最高 (图 2)。

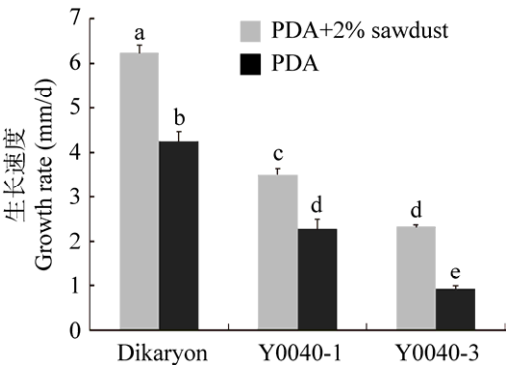


图 1 双核体、单核体在 PDA 培养基与 2%木屑粉 PDA 培养基上菌丝生长对比图 不同小写字母表示 $P<0.05$ 水平有显著差异

Fig. 1 Comparison of mycelial growth between monokaryon strains Y0040-1 and Y0040-3 on PDA and PDA + 2% sawdust. Different lowercase letters represent significant level at $P<0.05$.

2.2.2 单核体差异表达

通过 Venn 分析发现 1 633 个基因发生了共同的变化,这些共同变化的基因可能是导致两者性状差异的共同表达通路,这些基因中共同上调的基因有 155 个,共同下调的基因有 136 个。进

一步对这些基因进行 KEGG 注释分析，发现共同上调基因在氨基酸代谢、能量代谢和碳水化合物代谢等过程中得到富集;而下调的基因主要参与氨基酸代谢、碳水化合物代谢、脂类代谢等过程，可见两者在氨基酸代谢和碳水化合物代谢都得到了富集(图 3)，而碳水化合物代谢与 Cazymes 家族基因密切相关。

2.3 在不同的细胞核中 Cazymes 家族基因表达

通过分析 Cazymes 家族差异基因，在比较组 CK3 vs. CK1、WP3 vs. WP1 差异表达的基因分别为 116 和 49 个(表 1)，且上调表达基因的数量占优。

进一步分析纤维素酶和木质素酶基因的表达，发现在 WP3 vs. WP1 和 CK3 vs. CK1 组中，只有多铜氧化酶、锰过氧化物酶、 β -葡萄糖苷酶和内切 β -1,4-葡聚糖酶表达有差异(表 2)，1,4- β -纤维素酶、木质素过氧化物酶和通用过氧化物酶表达无差异。异核体 WP1 和 WP3 的多铜氧化酶表达有 6 个基因表达有差异，在 WP1 中 Le3001008 和 Le2000049 表达最高,远远高于 WP3,而 WP3 中 Le3000250 表达最高达到了 935.57，是 WP1 的 5 倍。锰过氧化物酶都表现为 WP1 高于 WP3； β -葡聚糖苷酶有 5 个基因表达有差异，WP1 有 2 个高表达，3 个低表达，特别是 Le2000265，是 WP3 的 30 倍以上；内切 β -1,4-葡聚糖酶有 3 个表达差异，WP3 有 2 个高表达，WP1 有 1 个高

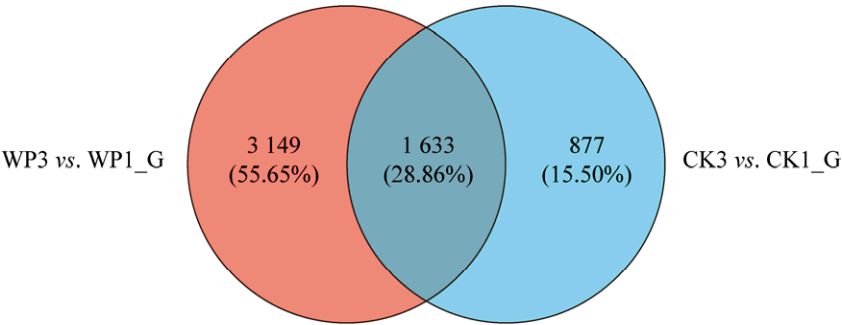


图 2 差异表达基因 Venn 分析

Fig. 2 Venn diagram of different gene expressions.

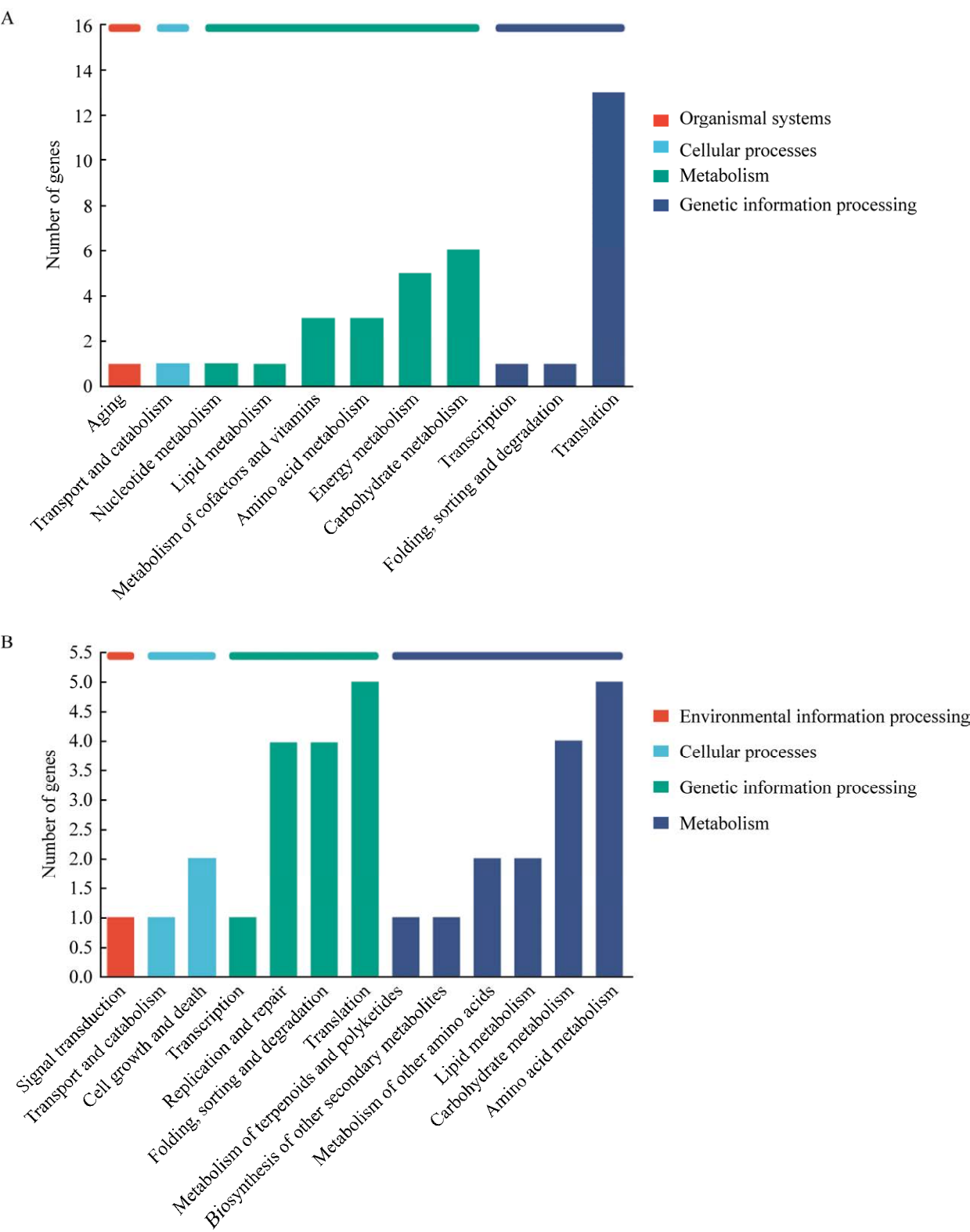


图 3 在比较组 CK3 vs. CK1 和 WP3 vs. WP1 共同调节基因的 KEGG 富集 A: 上调基因. B: 下调基因

Fig. 3 KEGG enrichment of co-regulated genes in CK3 vs. CK1 and WP3 vs. WP1. A: Co-upregulated genes. B: Co-downregulated genes.

表 1 在两组比较组中 Cazymes 家族上调下调情况
Table 1 The numbers of downregulated and upregulated genes in different samples

	CK3 vs. CK1		WP3 vs. WP1	
	Up	Down	Up	Down
Auxiliary activities (AAs)	5	3	17	0
Carbohydrate esterases (CEs)	5	3	12	0
Glycoside hydrolases (GHs)	15	15	57	7
Glycosyl transferases (GTs)	1	1	12	7
Polysaccharide lyases (PLs)	1	0	4	0
Total	27	22	102	14

表 2 不同异核体中木质纤维素降解酶基因表达情况
Table 2 The gene expression profiles of lignocellulose degrading genes in the two monokaryons

Genes	Gene_id	WP3	WP1	CK1	CK3	WP3 vs. WP1	CK3 vs. CK1
多铜氧化酶	Le3001008	0.22±0.15	311.05±253.88	91.19±36.19	0.12±0.14	Yes Up	Yes Up
Multicopper oxidase	Le1001852	0.38±0.07	39.58±25.90	0.14±0.17	0.03±0.05	Yes Up	
	Le5001036	13.09±1.31	1.32±0.69	3.20±0.54	2.06±0.82	Yes Down	
	Le2000806	19.03±1.89	8.36±3.67	11.86±2.21	3.38±0.62		Yes Up
	Le2000049	19.92±1.13	655.97±417.41	55.54±35.11	39.13±1.48	Yes Up	
	Le6000624	51.09±8.52	117.65±30.49	59.50±7.93	20.27±5.39	Yes Up	Yes Up
	Le3000250	935.57±34.93	188.46±47.04	123.00±57.96	51.82±12.71	Yes Down	
锰过氧化物酶	Le3000125	14.38±0.73	52.82±47.44	11.48±0.88	4.08±0.16	Yes Up	Yes Up
Manganese peroxidase	Le2000852	3.13±0.69	18.30±5.86	7.77±5.27	0.76±0.19	Yes Up	Yes Up
	Le2000871	9.14±1.34	320.34±340.37	30.02±20.24	2.87±0.32	Yes Up	Yes Up
β-葡萄糖苷酶	Le2000265	33.71±6.41	1011.49±124.79	281.73±32.01	72.59±9.01	Yes Up	Yes Up
β-glucosidase	Le2001102	10.07±2.01	39.79±1.55	45.15±4.80	6.11±0.44	Yes Up	Yes Up
	Le10000333	11.10±0.89	0.16±0.20	2.56±0.45	2.45±0.48	Yes Down	
	Le7000070	11.67±0.93	0.51±0.22	2.29±0.51	2.27±0.12	Yes Down	
	Le5000652	25.59±0.46	2.26±1.45	10.53±1.79	8.03±1.18	Yes Down	
	Le5000298	113.29±7.81	33.51±5.42	26.13±2.64	44.80±6.92	Yes Down	
内切 β-1,4-葡聚糖酶	Le4000095	3.47±0.69	4.82±4.22	25.71±5.54	4.99±1.42		Yes Up
Endo-beta-1,4-glucanase	Le8000310	37.00±2.48	2.34±1.50	9.48±2.53	5.88±1.59	Yes Down	
	Le6000389	5.34±1.86	11.79±6.16	37.61±9.77	6.95±1.43	Yes Up	Yes Up
	Le4000845	5.57±0.84	1.94±0.48	16.77±2.93	1.32±0.37		Yes Up

表达，且 Le5000298 在 WP3 中表达最高。进一步比较 CK1 vs. CK3，多铜氧化酶有 3 个基因表达有差异，且全部为 CK1 全部上调，表达最高的为 Le3000250；锰过氧化物酶表达差异基因有 3 个，全部表现为 CK1 高于 CK3；β-葡聚糖苷酶有 2 个基因表达差异，且都为 CK1 上调；CK1 的 3 个内切 β-1,4-葡聚糖酶基因表达高于 CK3 (表 3)。

3 讨论

通过试验比较发现，异核体之间的生长速度

存在差异，而这种生长差异性在其他的食药菌中也有发现，例如金针菇、斑玉蕈、灵芝和茯苓等(蚁瑞荣等 2008；潘越等 2014；叶丽云等 2016；马丽娟等 2022)。其中从茯苓异核体菌株 776 单核化分离获得不同核型的原生质体之间的生长速度存在明显差异(李建寿和董彩虹 2023)。说明在不同核型菌株之间出现的生长差异在不同种类的食药菌中都存在，但是不是一种普遍现象还需要进一步验证。

研究发现香菇单菌丝的生长速度与交配型具有相关性，不同交配型的生长速度以及菌落形

态有较大的差异(程水明 2005; 林范学等 2013; 程爽爽等 2019), 这些差异的产生可能与其遗传背景相关, 通过分析发现香菇双核菌株的异核体的基因组存在着遗传背景差异大的问题, 包括大段的染色体重排、同源染色体间的长度差异较大、Cazymes 数量和基因功能以及代谢通路上都存在差异。通过本研究中异核体转录组分析发现, 2 个异核菌株的表达谱同样存在差异, 从细胞代谢到细胞结构等途径都存在差异, 其中碳水化合物和氨基酸代谢等都得到了富集, 特别是 Y0040-1 比 Y0040-3 菌株的 Cazymes 家族, 包括纤维素酶和木质素酶上调基因占优, 这说明 Y0040-1 可能潜在的木质纤维素降解能力较强。在双孢蘑菇中发现其中一个核的代谢相关基因和 Cazymes 家族的基因表达占优势, 是导致异核体生长不同的原因(Thies *et al.* 2018), 基于此可能也是 Y0040-1 比 Y0040-3 生长速度快的原因。

[REFERENCES]

- Bao DP, 2019. Research progress on the mating-typing locus structures of basidiomycete mushrooms. *Mycosystema*, 38(12): 2061-2077 (in Chinese)
- Cheng SM, 2005. Study on the phenomenon and genetic basis of segregation distribution of mating-type factors in *Lentinus edodes*. PhD Dissertation, Huazhong Agricultural University, Wuhan. 1-131 (in Chinese)
- Cheng SS, Zhang J, Du ST, 2019. Analysis of mycelial growth characteristics of *Lentinus edodes* monokaryons strains. *Edible Fungi of China*, 38(7): 32-37, 42 (in Chinese)
- Floudas D, Binder M, Riley, Barry K, Riley R, Al E, Blanchette RA, 2012. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes. *Science*, 336 (6089): 1715-1719
- He ZY, Wang P, Xu JL, Zhang WJ, 2000. Optimization of culture conditions for *Lentinus* sp. protoplast fusant. *Acta Edulis Fungi*, 7(1): 8-10 (in Chinese)
- Hou D, Zhou CL, Li Y, Yang RH, Bao DP, 2023. The gene expression profiles of promoting mycelial growth of monokaryotic strains of *Lentinula edodes* cultured on PDA with additional sawdust. *Mycosystema*, 42(2): 507-519 (in Chinese)
- Jiang S, Ming PH, Yang RH, Wang Y, Hou D, Yu M, Bao DP, 2023. A study on relative dominance of the nuclei during protoplast monokaryotization of *Lentinula edodes*. *Mycosystema*, 42(1): 187-195 (in Chinese)
- Li AZ, 2006. Identification of secondary recombinants and linked molecular markers for mating-type factors in *Lentinula edodes*. PhD Dissertation, Huazhong Agricultural University, Wuhan. 1-122 (in Chinese)
- Li SJ, Dong CH, 2023. Protoplast monokaryogenesis and cross of the homokaryotic strains of *Wolfiporia hoelen*. *Mycosystema*, <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.5180.Q.20221116.0921.004.html> (in Chinese)
- Lin FX, Li HS, Feng L, Liang BD, Bao DP, 2013. The relationships between mating types and mycelial growth rates of monokaryons and dikaryons in *Lentinula edodes*. *Acta Agriculturae Shanghai*, 29(5): 15-22 (in Chinese)
- Ma LJ, Li XL, Bao DP, Shang JJ, Zhou CL, Yang RH, 2022. Genetic structure and polymorphism of mating-type loci in different *Hypsizygus marmoreus* strains. *Acta Edulis Fungi*, 29(2): 23-30 (in Chinese)
- Morin E, Kohler A, Baker AR, Foulongne-Oriol M, Lombard V, Al E, 2012. Genome sequence of the button mushroom *Agaricus bisporus* reveals mechanisms governing adaptation to a humic-rich ecological niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(43): 17501-17506
- Nie JJ, Pan BH, Li CP, Niu Y, Xu QF, Feng WJ, Meng QX, 2020. Optimum of stock culture medium formula of *Auricularia fucosuccinea* by orthogonal test. *Edible and Medicinal Mushrooms*, 28(5): 318-320, 327 (in Chinese)
- Pan Y, Chen H, Feng ZY, Zhao J, 2014. Variance analysis of different mating type strains in mononuclear protoplast of *Hypsizygus marmoreus*. *Biotechnology Bulletin*, 9: 131-135 (in Chinese)
- Seung-II Y, Yong LH, Kesavan M, Moon SY, Ahn YJ, Ji S, Ko J, Kim SJ, Ryu HJ, Hong CP, 2019. Comparative transcriptome analysis identified candidate genes involved in mycelium browning in *Lentinula edodes*. *BMC Genomics*, 20(1): 1471-2164
- Simon A, Wolfgang H, 2010. Differential expression analysis for sequence count data. *Genome Biology*, 11(1): 1465-6906
- Song HY, Kim DH, Kim JM, 2018. Comparative transcriptome analysis of dikaryotic mycelia and mature fruiting bodies in the edible mushroom *Lentinula edodes*. *Scientific Reports*, 8(1): 8983
- Song Y, Liu JJ, Zhang M, Liu YY, Liu N, Li HL, 2017. Innovation of *Lentinus edodes* germplasm by protoplast monokaryon hybridization technology. *Northern Horticulture*, 41(19): 165-169 (in Chinese)
- Song Y, Yang Z, Liu JJ, Li HL, Liu YY, Zhang SY, Liu N,

- Zhang JJ, Zhang M, 2016. Breeding of protoplast mononuclear hybrid strain “LNX” series of *Lentinus edodes*. 2016 Academic Annual Meeting of Chinese Mycological Society, Fuzhou. 128 (in Chinese)
- Thies G, Pelkmans JF, Ohm RA, Vos AM, Sonnenberg A, Baars JP, Wösten HA, Reinders MJ, Thomas A, 2018. Nucleus-specific expression in the multinuclear mushroom-forming fungus *Agaricus bisporus* reveals different nuclear regulatory programs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 115(17): 27-8424
- Xu NS, Luo XC, Ai DF, 2012. Selection and breeding for new strains in *Lentinula edodes*. Journal of Fungal Research, 10(4): 255-262 (in Chinese)
- Yang RH, Li Y, Wu YY, Tang LH, Shang JJ, Bao DP, 2018. Comparative genomic analysis of lignocellulolytic enzymes in different *Lentinula edodes* strains. Acta Edulis Fungi, 25(3): 15-22 (in Chinese)
- Ye LY, Lu X, Lin Q, Wu XP, 2016. Study on the differences of monokaryotic mycelium and dikaryotic mycelium of *Ganoderma lucidum*. Science and Technology of Food Industry, 37(20): 211-215 (in Chinese)
- Yeon KD, Jang MJ, Park YJ, Kim JY, 2021. Transcriptome analysis identified candidate genes involved in fruit body development under blue light in *Lentinula edodes*. Applied Sciences, 11(15): 6997
- Yi RR, Cao H, Pan YJ, 2008. Isolation and comparison of different types of protoplast monokaryons from *Flammulina velutipes*. Acta Agriculturae Shanghai, 2008(3): 50-53 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 鲍大鹏, 2019. 担子菌类食用菌交配型位点结构的研究进展. 菌物学报, 38(12): 2061-2077
- 程爽爽, 张姣, 杜双田, 2019. 香菇单核菌株菌丝生长特性分析. 中国食用菌, 38(7): 32-37, 42
- 程水明, 2005. 香菇交配型偏分离现象及其遗传基础研究. 华中农业大学博士论文, 武汉. 1-131
- 何志勇, 王锴, 徐晋麟, 张惟杰, 2000. 香菇原生质体融合菌株培养条件的优化. 食用菌学报, 7(1): 8-10
- 侯娣, 周陈力, 李燕, 杨瑞恒, 鲍大鹏, 2023. 木屑马铃薯培养基促进香菇单核体菌丝体生长的表达谱分析. 菌物学报, 42(2): 507-519
- 姜珊, 明鹏辉, 杨瑞恒, 汪滢, 侯娣, 余梅, 鲍大鹏, 2023. 香菇原生质体单核化过程中细胞核相对优势等级的研究. 菌物学报, 42(1): 187-195
- 李安政, 2006. 香菇交配型因子次级重组体及与交配型因子连锁的分子标记的鉴定. 华中农业大学博士论文, 武汉. 1-122
- 李寿建, 董彩虹, 2023. 茯苓原生质体单核化及同核体杂交. 菌物学报, <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.5180.Q.20221116.0921.004.html>
- 林范学, 李宏盛, 冯磊, 梁保东, 鲍大鹏, 2013. 交配型对香菇单、双核菌丝体菌丝生长速度的影响. 上海农业学报, 29(5): 15-22
- 马丽娟, 李晓玲, 鲍大鹏, 尚俊军, 周陈力, 杨瑞恒, 2022. 斑玉蕈交配型位点结构及其多态性分析. 食用菌学报, 29(2): 23-30
- 聂建军, 潘保华, 李彩萍, 牛宇, 徐全飞, 冯婉君, 蒙秋霞, 2020. 运用正交试验法优化褐黄木耳母种培养基的配方研究. 食药菌, 28(5): 318-320, 327
- 潘越, 陈辉, 冯志勇, 赵静, 2014. 斑玉蕈不同交配型的原生质体单核菌株差异分析. 生物技术通报, 9: 131-135
- 宋莹, 刘俊杰, 张敏, 刘岩岩, 刘娜, 李宏亮, 2017. 采用原生质体单核体杂交技术创新香菇种质资源. 北方园艺, 41(19): 165-169
- 宋莹, 杨镇, 刘俊杰, 李宏亮, 刘岩岩, 张士义, 刘娜, 张季军, 张敏, 2016. 香菇原生质体单核杂交菌株“LNX”系列的选育初报. 中国菌物学会 2016 年学术年会, 福州. 128
- 徐年生, 罗信昌, 艾德甫, 2012. 香菇新菌株选育. 菌物研究, 10(4): 255-262
- 杨瑞恒, 李焱, 吴莹莹, 唐利华, 尚俊军, 鲍大鹏, 2018. 基于基因组解析不同香菇菌株木质纤维素降解酶体系的差异. 食用菌学报, 25(3): 15-22
- 叶丽云, 鲁欣, 林强, 吴小平, 2016. 灵芝单、双核菌丝差异研究. 食品工业科技, 37(20): 211-215
- 蚁瑞荣, 曹晖, 潘迎捷, 2008. 金针菇不同类型单核原生质体的分离及其差异比较. 上海农业学报, 2008(3): 50-53