

14 株食药菌 CAZy 胞外降解酶分析

贾定洪*, 王迪, 刘询, 何晓兰

四川省食用菌研究所, 四川 成都 610066

摘要: 以 14 株食药菌的注释蛋白为研究对象, 分析获得其系统发育关系、蛋白 CAZy 注释及其胞外分泌特性, 结合基因功能与降解底物的关系, 推断 CAZy 胞外分泌酶的降解属性与木质素、纤维素、半纤维素、果胶、几丁质、淀粉等基质的对应关系。系统发育分析结果显示分属于子囊菌的块菌、羊肚菌聚在一个分支, 其余担子菌门的菌株聚在另一个分支, 结果符合真菌分类框架, 支持其早期演化地位; 胞外 CAZy 降解酶预测结果显示, 数量前 3 位的菌株是拟光滑木耳、毛木耳、糙皮侧耳, 末 3 位是松口蘑、波氏块菌、黑孢块菌; 木质纤维素降解酶的数量由高到低排序为拟光滑木耳、毛木耳、草菇、糙皮侧耳、紫芝、白肉灵芝、双孢蘑菇、金针菇 ym5、六妹羊肚菌、金针菇 wm14、尖顶羊肚菌、松口蘑、波氏块菌、黑孢块菌。本研究旨在为这些食药菌的基料配方开发、生态适应性研究等后续分析提供初步参考。

关键词: 食药菌; 蛋白; 胞外酶; CAZy

[引用本文]

贾定洪, 王迪, 刘询, 何晓兰, 2026. 14 株食药菌 CAZy 胞外降解酶分析. 菌物学报, 45(4): 250252

Jia DH, Wang D, Liu X, He XL, 2026. Analyses of CAZy extracellular degradative enzymes in 14 strains of edible and medicinal fungi. *Mycosystema*, 45(4): 250252

Analyses of CAZy extracellular degradative enzymes in 14 strains of edible and medicinal fungi

JIA Dinghong*, WANG Di, LIU Xun, HE Xiaolan

Sichuan Institute of Edible Fungi, Chengdu 610066, Sichuan, China

Abstract: Phylogenetic relationships and the characteristics of CAZy extracellular degradative enzymes of

资助项目: 国家重点研发计划(2022YFD1200603); 四川省农业科学院中试熟化与示范转化项目(2025ZSSFTP32); 四川省农业科学院自主创新项目(2022ZZCX098); 国家食用菌产业技术体系(CARS-20-2)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2022YFD1200603), the Scientific and Technological Achievement Transformation Project of the Sichuan Academy of Agricultural Sciences (2025ZSSFTP32), the Independent Innovation Project of Sichuan Academy of Agricultural Sciences (2022ZZCX098), and the China Agriculture Research System (CARS-20-2).

*Corresponding author. E-mail: jdhdragon@163.com

ORCID: JIA Dinghong (0000-0001-8406-7197)

Received: 2025-08-23; Accepted: 2025-09-25

edible and medicinal fungi, were analyzed based on annotated proteins from 14 strains of edible and medicinal fungi. By combining gene functions with substrate degradation capabilities, the degradation attributes of CAZy extracellular secretory enzymes in relation to substrates such as lignin, cellulose, hemicellulose, pectin, chitin, and starch were inferred. The phylogenetic analysis results showed that truffles and morels belonging to the Ascomycota, clustered into one branch, while the remaining strains belonging to the Basidiomycota clustered into another, being consistent with the fungal classification framework and supporting their early evolutionary status. Analysis of extracellular CAZy degradation enzymes showed that the top three strains with the highest quantity of such enzymes were *Auricularia subglabra*, *A. cornea*, and *Pleurotus ostreatus*, whereas the bottom three were *Tricholoma matsutake*, *Tuber borchii*, and *T. melanosporum*. The arrangement of strains based on the quantity of lignocellulose-degrading enzymes from high to low was: *Auricularia subglabra*, *A. cornea*, *Volvariella volvacea*, *Pleurotus ostreatus*, *Ganoderma sinense*, *G. leucocontextum*, *Agaricus bisporus*, *Flammulina filiformis ym5*, *Morchella sextelata*, *Flammulina filiformis wm14*, *Morchella conica*, *Tricholoma matsutake*, *Tuber borchii*, and *T. melanosporum*. This study aims at providing preliminary reference for subsequent development of cultivation substrate formulations and ecological adaptability studies for these edible and medicinal fungi.

Keywords: edible and medicinal fungi; protein; extracellular enzyme; CAZy

食药菌集营养、药用、经济与生态价值于一体, 常见种类有香菇、黑木耳、糙皮侧耳、毛木耳、金针菇、刺芹侧耳、双孢蘑菇、灵芝、松口蘑(松茸)、虫草、块菌等种类, 多属于担子菌亚门, 少数属于子囊菌亚门(Wu *et al.* 2019; 侯娣等 2023)。

它们在生态系统中扮演着多样化的角色, 其分布与营养方式、环境适应性及生物互作密切相关。比如木腐型种类通过分泌胞外酶(如纤维素酶、木质素酶)分解死亡有机质, 促进碳氮循环(司静等 2011), 代表种类有香菇(杨瑞恒等 2018)、木耳(王相刚等 2015; 郝振坤等 2022)、灵芝(Chen *et al.* 2014; 陈永敢等 2018; 程乐乐等 2018); 土生型种类有羊肚菌(韩雨潼等 2023)、鸡油菌(茶丽娟等 2020), 它们主要分解落叶/根系残体; 粪草生型种类有草菇(陈志宏等 2012; 贵甫 2012; 陶永新等 2015)、蘑菇(蔡盼盼等 2019), 以纤维素等降解基质为主, 这些种类具有加速有机物矿化、维持土壤肥力的生态功能。共生型的种类有松口蘑(曾东方等 2010; 李强等 2015)、牛肝菌(谢宪等 2019; 杨利梅等 2020)、块菌(李杨等 2021; 韩利红等 2022)等, 它们的菌丝可以与松树、栎树等植物根系形成菌根, 扩展根系吸收范围, 形成互惠共生的关系。兼性寄生的蜜环菌(黄靖雯等 2019)分解木质素和纤维素, 促进腐殖质形成, 同时作为“营养桥梁”将

树木养分传递给天麻, 构成“天麻-蜜环菌-树木”共生链。还有一类为寄生型, 如冬虫夏草(张四维等 2018; 过立农等 2019; 李苗苗等 2024), 该虫草真菌寄生在蝙蝠蛾幼虫体内, 后期形成棒状子实体, 伸出地表。

食药菌能够定植于不同海拔、不同森林土壤类型的生态环境, 与其分泌的碳水化合物活性酶(CAZyme)种类及数量有着紧密的关系。比如陶永新(2015)在草菇转录组中发现降解纤维素的AA9家族基因高达32个, 与其草腐菌的生态角色比较吻合。Shankar *et al.* (2025)在灵芝蛋白中鉴定出AA1、AA2和AA9几种降解酶类型, AA1、AA2家族蛋白酶可直接降解木质素, AA9类型的酶则可以切断纤维素微纤丝与木质素的共价键, 释放被包裹的木质素片段, 间接促进木质素降解。这些蛋白酶的发现也是其木质素降解能力的重要佐证。据报道, 外生菌根菌丢失了降解植物细胞壁的主要基因家族, 使得松口蘑菌丝不会主动降解宿主细胞壁(Min *et al.* 2020), 从而侵害宿主, 反而形成了互利互惠的共生关系。

食药菌不仅分属不同的生态角色, 同样也包含诸多的栽培种类, 如金针菇、木耳、灵芝等, 其生物转化率直接决定着经济产量和栽培效益, 需要“良种良法”的优势配合, 达到优良遗传资源(内在潜力)与最优环境管理(外部条件)完美结合。“良种”是指在全基因组层面具备综合优良

性状的菌株,其特性包括 CAZy 相关的基质降解能力以及菌丝活力、抗逆性、丰产性、品质等关键农艺性状。“良法”则是根据“良种”基因组赋予 CAZy 等酶谱为基础的生物学特性研制的一套栽培管理技术体系,包括优化的基质配方,以及温、光、水、肥、气等环境因子的精准调控,最大限度地发挥菌株的遗传潜能,提升菌株的产量或有效物质的产率。因此,分析 CAZyme 数量及基因家族组合可以为菌株降解等能力提供依据。如李庭枢(2024)发现广叶绣球菌 CAZyme 中与侵染相关的 GH 和 AA 家族基因以及木质素酶数量较少,导致其对宿主的侵染和对木质素的分解代谢能力较弱,但 GH28 家族基因数量有优势,推测果胶降解能力较强。Tan *et al.* (2019) 通过 CAZymes 的研究,发现羊肚菌丝体分泌的多种水解和氧化还原 CAZyme 是驱动底物分解的主要力量,使得营养袋中的小麦、稻壳等基质中的淀粉和纤维素等植物多糖迅速降解,导致厢面表层土壤有机碳含量迅速增加,此后又在羊肚菌子实体形成期被消耗掉。这些研究表明 CAZyme 数量及种类也可作为栽培食药菌特性发掘和优化栽培技术的重要指标。

因此,通过分析食药菌中 CAZyme 的种类与丰度,可揭示其生态角色(如腐生、共生、寄生)和种性特征的酶学基础,评估其对不同碳源的降解能力。基于此,本研究整合了当前 NCBI 数据库中已注释的食药菌蛋白质数据,系统进行了 CAZy、GO、Pfam、Secretome (非经典分泌蛋白组)及信号肽(SignalP)注释分析。重点解析了不同食药菌整体 CAZyme 谱系及具有 CAZy 底物降解潜力的胞外酶的种类与丰度,从而为栽培食药菌的基质配方优化、生态角色分析等提供参考。

1 材料与amp;方法

1.1 蛋白数据准备及系统发育分析

实验分析数据为 NCBI 数据库下载的 11 个食药菌基因组及蛋白质数据,以及实验室注释的金针菇、毛木耳 3 个菌株的基因组及蛋白数据,具体信息见表 1。实验菌株涵盖了担子菌门

Basidiomycota 和子囊菌门 Ascomycota 2 个门和伞菌科 Agaricaceae、木耳科 Auriculariaceae、泡头菌科 Physalacriaceae、多孔菌科 Polyporaceae、侧耳科 Pleurotaceae、口蘑科 Tricholomataceae、光柄菇科 Pluteaceae 等 9 个科,分别是大宗食用菌、珍稀食用菌、药用菌、野生菌等类群的重要菌株。利用 OrthoFinder 分析所有物种蛋白质序列,获得一个基于全基因组尺度直系同源基因推断的、有根且带支持度的物种系统发育树(Emms & Kelly 2019; 邓凌帆 2022)。

1.2 CAZy 注释

利用 CAZy 注释工具 run_dbcan 对获取的所有蛋白进行 CAZy 注释(夏雄飞等 2022; 吴佳椰露等 2025)。

1.3 CAZy 的经典分泌酶及非经典分泌酶分析

使用 SignalP6.0 对所有物种的 CAZyme 蛋白质序列进行注释,获得以信号肽为基础的经典分泌酶信息(Teufel *et al.* 2022); 通过 SecretomeP2.0 对 CAZyme 蛋白质序列进行非经典分泌酶分析(Pestereva *et al.* 2023), NN-score 阈值为 0.6; 合并经典分泌酶及非经典分泌酶,通过 DeepTMHMM 预测蛋白的跨膜结构域(Ramirez & Romero 2024),筛选无跨膜结构域的蛋白质为胞外分泌酶。

1.4 分泌酶的 GO、KEGG、Pfam 注释

利用 GFAP 软件对胞外分泌酶进行 GO、KEGG、Pfam 注释(Xu *et al.* 2023),结合文献报道 CAZy 家族与降解底物的关系(Riley *et al.* 2014; Wu *et al.* 2015; Andlar *et al.* 2018; Tan *et al.* 2019; Steindorff *et al.* 2021),以及 dbCAN2 数据库对酶与底物的注解(<https://bcb.unl.edu/dbCAN2/download/Databases/>),推断蛋白酶的基质降解酶属性或其他属性。

2 结果与分析

2.1 食药菌的基因组大小、注释蛋白数及物种树分析

实验利用 OrthoFinder 软件,整合 1 150 个直系同源基因簇,减少单基因树(如 rRNA)可能受基因特异性进化事件(如水平转移、不完全谱系分选)干扰,推断出更接近真实物种进化关系的物种树(图 1)。分析结果发现归属于子囊菌的

块菌与羊肚菌聚在一个分支,与其余担子菌门的食药菌种类发生分离,符合真菌分类框架,支持其早期演化地位。同一菌株单孢分离得到的金针菇wm14与ym5单核菌株(为课题组王波研究

员前期工作获得),分支长度极短(0.003 7),表明它们遗传距离很近,这与其较近的遗传亲缘关系事实相符;白肉灵芝与紫芝分化程度高,其分支长度 0.090 6,大于金针菇菌株间分支长

表 1 食药菌基因组及注释蛋白质信息

Table 1 Genomic and annotated protein information of edible and medicinal fungi

菌株 Strains	学名 Scientific name	分类地位 Taxonomic status	组装类型 Assembly type	基因组大小 Genome size /Mb	GenBank 收录号 GenBank accession No.	组装水平 Assembly level	注释蛋白数 Quantity of annotated proteins
双孢蘑菇(H97) <i>Agaricus bisporus</i> (H97)	<i>Agaricus bisporus</i>	Agaricaceae, Basidiomycota	Haploid	30.2	GCA_000300575.1	Scaffold	10 448
毛木耳(SH3-3) <i>Auricularia cornea</i> (SH3-3)	<i>Auricularia cornea</i>	Auriculariaceae, Basidiomycota	Haploid	69.1	/	Contig	16 604
拟光滑木耳 (TFB-10046 SS5) <i>Auricularia subglabra</i> (TFB-10046 SS5)	<i>Auricularia subglabra</i>	Auriculariaceae, Basidiomycota	Haploid	74.9 Mb	GCA_000265015.1	Scaffold	23 555
金针菇(wm14) <i>Flammulina filiformis</i> (wm14)	<i>Flammulina filiformis</i>	Physalacriaceae, Basidiomycota	Haploid	33.9	/	Contig	12 874
金针菇(ym5) <i>F. filiformis</i> (ym5)	<i>F. filiformis</i>	Physalacriaceae, Basidiomycota	Haploid	36.5	/	Contig	13 339
白肉灵芝(Dai12418) <i>Ganoderma leucocontextum</i> (Dai12418)	<i>Ganoderma leucocontextum</i>	Polyporaceae, Basidiomycota	Haploid	60.3	GCA_022813035.1	Scaffold	16 950
紫芝(ZZ0214-1) <i>G. sinense</i> (ZZ0214-1)	<i>G. sinense</i>	Polyporaceae, Basidiomycota	Haploid	49	GCA_002760635.1	Scaffold	15 478
尖顶羊肚菌 (CCBAS932) <i>Morchella conica</i> (CCBAS932)	<i>Morchella conica</i>	Morchellaceae, Ascomycota	Haploid	48.2	GCA_003790465.1	Scaffold	11 593
六妹羊肚菌(SCLS) <i>M. sextelata</i> (SCLS)	<i>M. sextelata</i>	Morchellaceae, Ascomycota	Haploid	53.6	GCF_020137385.1	Contig	13 182
糙皮侧耳(PC9) <i>Pleurotus ostreatus</i> (PC9)	<i>Pleurotus ostreatus</i>	Pleurotaceae, Basidiomycota	Haploid	34.9	GCF_014466165.1	Contig	11 717
松口蘑(945) <i>Tricholoma matsutake</i> (945)	<i>Tricholoma matsutake</i>	Tricholomataceae, Basidiomycota	Haploid	175.8	GCA_014904895.1	Scaffold	22781
波氏块菌(Tbo3840) <i>Tuber borchii</i> (Tbo3840)	<i>Tuber borchii</i>	Tuberaceae, Ascomycota	Haploid	97.2	GCA_003070745.1	Contig	12 345
黑孢块菌(Mel28) <i>T. melanosporum</i> (Mel28)	<i>T. melanosporum</i>	Tuberaceae, Ascomycota	Haploid	124.9	GCF_000151645.1	Scaffold	7 420
草菇(WC 439) <i>Volvariella volvacea</i> (WC 439)	<i>Volvariella volvacea</i>	Pluteaceae, Basidiomycota	Haploid	35.3	GCA_001691835.3	Scaffold	11 448

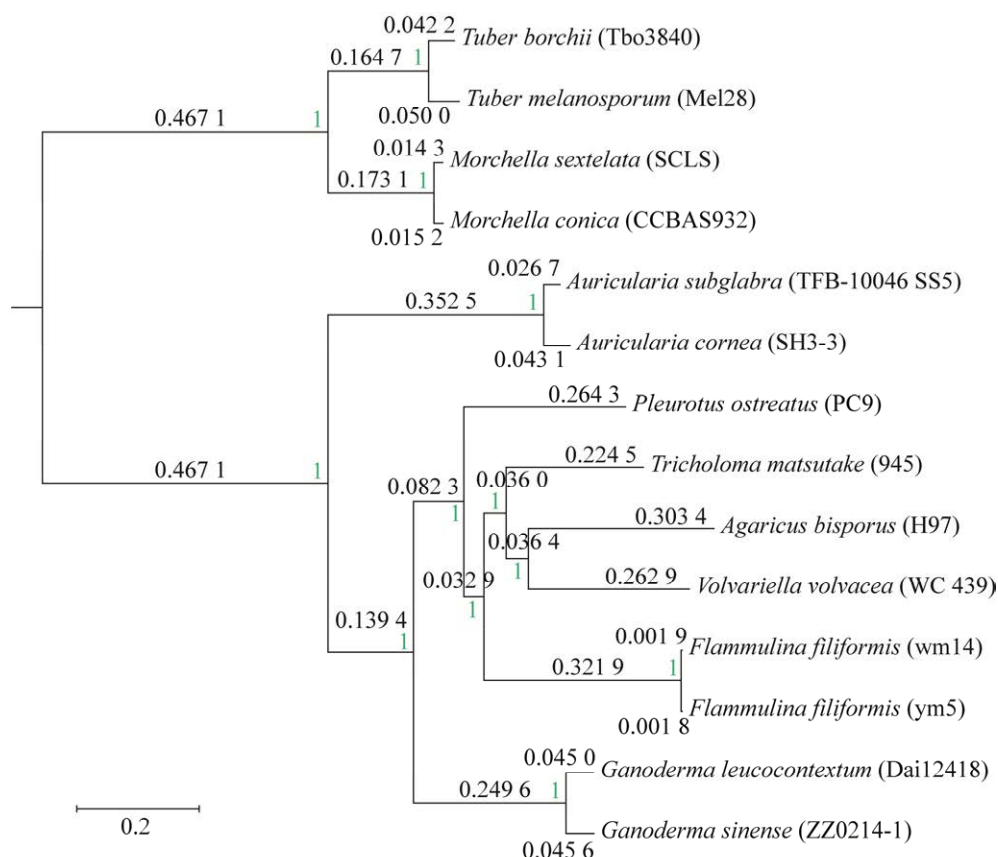


图 1 基于 14 个食药菌注释蛋白的物种树
Fig. 1 Species tree based on annotated proteins from 14 edible and medicinal fungi.

度 0.003 7, 差异约 24 倍, 这与种间差异明显大于种内差异的事实吻合。这些结果也侧面验证了该遗传聚类的可靠性。

2.2 CAZy 注释结果分析

实验利用 run_dbcan 软件对所有菌株的注释蛋白进行了 CAZy 注释, 结果发现糖苷水解酶 (GH) 数量变化大, 木耳属普遍高; 糖基转移酶 (GT) 相对稳定, 毛木耳最高, 双孢蘑菇最低; 多糖裂解酶 (PL) 中草菇最高, 波氏块菌最低; 碳水化合物酯酶 (CE) 木耳属最高, 黑孢块菌最低; 碳水化合物结合模块 (CBM), 糙皮侧耳显著高 (23), 灵芝属普遍低; 辅助活性酶 (AA), 毛木耳和糙皮侧耳最高, 块菌属最低 (图 2)。总体上, 所有指标均显示较大变异 (例如 GH 范围 80–335, PL 范围 2–28)。GT 指标最稳定 (范围 53–74, 差异较小), 表明糖基转移酶在不同真菌中相对保守。CBM 和 PL 等指标呈右偏分布 (多数值偏低, 少数极

高), 例如 CBM 中位数为 5, 但糙皮侧耳高达 23。

在物种类群上, 木耳属 (毛木耳和拟光滑木耳) 在多个指标领先 (GH、CE、AA), 预示着其强大的碳水化合物降解能力, 可能与其作为木腐真菌的生态角色相关 (需降解木质纤维素)。糙皮侧耳在 CBM 和 AA 上突出, 提示其高效底物结合和氧化辅助能力。块菌属 (波氏块菌和黑孢块菌) 在所有指标上均最低, 尤其 GH、CE 和 AA, 这可能因其是菌根真菌, 依赖宿主植物提供营养, 自身酶系统简化。松口蘑 (GH=121, AA=67) 也相对较低, 符合其共生特性。木耳属内毛木耳与拟光滑木耳两者高度相似, 但拟光滑木耳在 GH、PL、CE 和 CBM 上略高, GT 略低, 这可能反映菌株间降解策略的微小差异, 拟光滑木耳更侧重多糖裂解和酯酶活性。灵芝属内白肉灵芝与紫芝比较, 紫芝 GH 和 AA 较高, 但 GT 和 CBM 较低; 两者 PL 和 CE 相同, 预测在核心降

解酶上保守,但紫芝可能更依赖糖苷水解酶。羊肚菌属的尖顶羊肚菌与六妹羊肚菌,它们 GH 数量相同,六妹羊肚菌在 GT、PL、CE 和 AA 上微升,CBM 微降,提示其糖基转移酶和裂解酶活性稍强,但底物结合略弱。草菇的 PL 值最高(28),CBM (17)和 AA (134)也较高,预示着其高效的多糖裂解能力,适合降解农业废弃物。糙皮侧耳 CBM 数量异常高(23,是平均值的 3 倍以上),且 GH 也处于上游水平,结合高 AA (140),

预测其在底物结合和氧化辅助上有优势,可能增强其在木质纤维素降解中的竞争力。双孢蘑菇 GT 最低(53),GH (160)和 AA (93)中等,暗示着其糖基转移酶系统相对简单。

2.3 CAZyme 的胞外分泌酶预测

SignalP6.0 软件预测的是带有信号肽的蛋白数量,SecretomeP2.0 软件预测的是通过非经典分泌途径分泌的蛋白数量(独立于信号肽预测)。总体胞外酶是 signalP6.0 和 SecretomeP2.0 这两组预

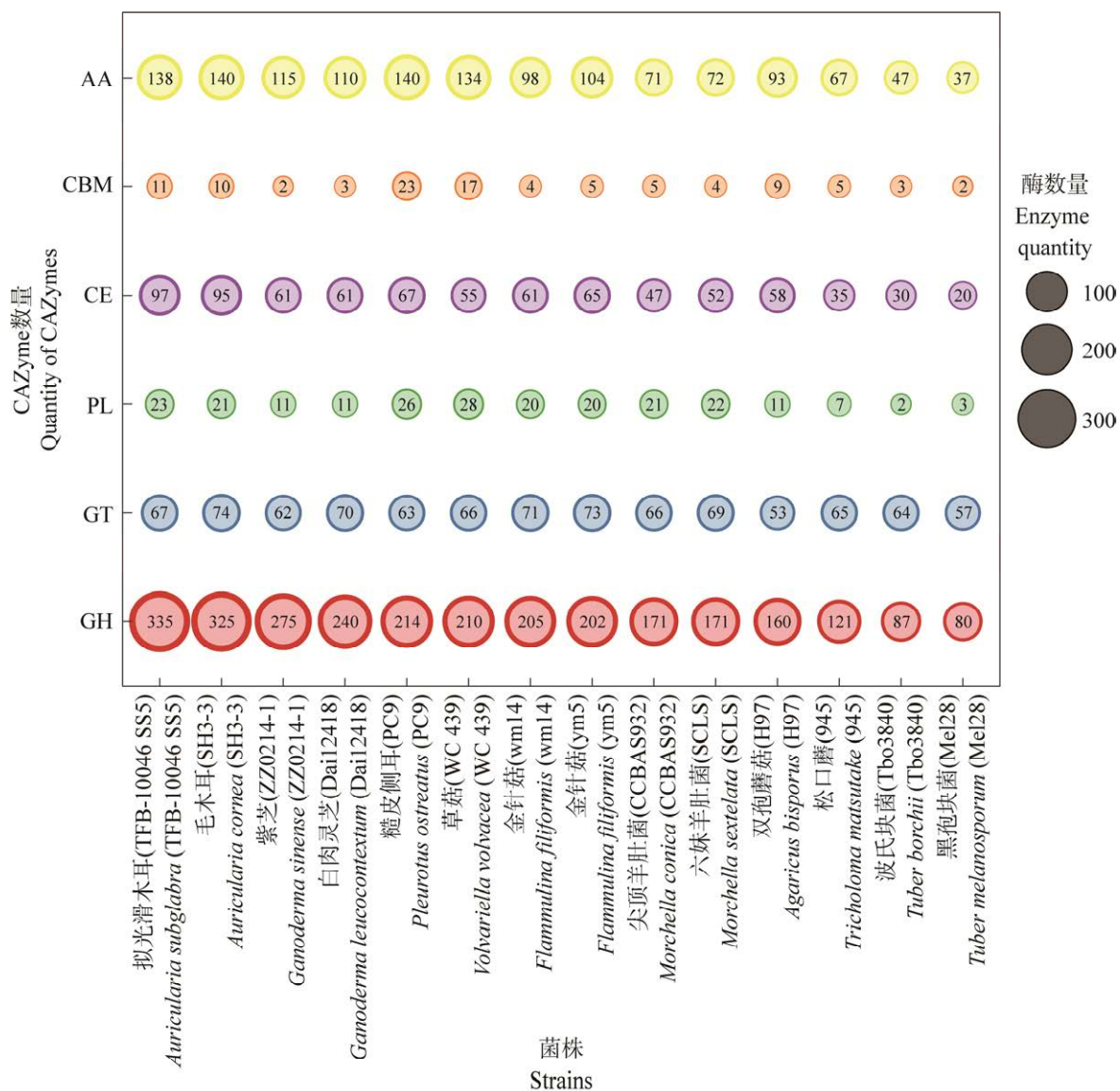


图2 14种食药菌CAZy家族酶数量气泡图 AA: 辅助活性酶; CBM: 碳水化合物结合模块; CE: 碳水化合物酯酶; PL: 多糖裂解酶; GT: 糖基转移酶; GH: 糖苷水解酶

Fig. 2 Bubble chart of the quantity of CAZy families in 14 edible and medicinal fungi. AA: Auxiliary activity; CBM: Carbohydrate binding module; CE: Carbohydrate esterase; PL: Polysaccharide lyase; GT: Glycosyltransferase; GH: Glycoside hydrolase.

测结果合并, 去除重复项, 再去除 DeepTMHMM 预测的跨膜蛋白后计算得来, 最后预测得到的胞外分泌酶是通过任何一种分泌途径(经典或非经典)输出到细胞外的蛋白总体, 具体预测情况见表 2。

总体胞外 CAZy 降解酶数量排序为: 拟光滑木耳(512) >毛木耳(457) >糙皮侧耳(410) >紫芝

(371) >草菇(348) >白肉灵芝(336) >金针菇(ym5) (292) >金针菇(wm14) (290) >双孢蘑菇(281) >六妹羊肚菌(279) >尖顶羊肚菌(239) >松口蘑(172) >波氏块菌(117) >黑孢块菌(106), 其中木耳属菌株(拟光滑木耳、毛木耳)和糙皮侧耳表现出分泌的胞外 CAZy 酶数量最多, 而块菌属(波氏、黑孢)最少。

表 2 14 种食药菌 CAZyme 中的胞外酶数量及比例

Table 2 The quantity and proportion of extracellular enzymes in 14 medicinal and edible fungi

菌株 Strains	CAZyme 数量及比值 The quantity and ratio of CAZymes				
	碳水化合物 活性酶 CAZyme	Signal P6.0	Secretome P2.0	总体胞外酶 Total extracellular enzymes	总体胞外酶(CAZyme) Total extracellular enzymes (CAZymes)/%
糙皮侧耳(PC9) <i>Pleurotus ostreatus</i> (PC9)	533	303	296	410	76.9
拟光滑木耳(TFB-10046 SS5) <i>Auricularia subglabra</i> (TFB-10046 SS5)	671	380	366	512	76.3
双孢蘑菇(H97) <i>Agaricus bisporus</i> (H97)	384	210	202	281	73.2
六妹羊肚菌(SCLS) <i>Morchella sextelata</i> (SCLS)	390	220	216	279	71.5
紫芝(ZZ0214-1) <i>Ganoderma sinense</i> (ZZ0214-1)	526	307	393	371	70.5
毛木耳(SH3-3) <i>Auricularia cornea</i> (SH3-3)	665	367	436	457	68.7
草菇(WC 439) <i>Volvariella volvacea</i> (WC 439)	510	284	371	348	68.2
白肉灵芝(Dai12418) <i>Ganoderma leucocontextum</i> (Dai12418)	495	263	364	336	67.9
金针菇(wm14) <i>Flammulina filiformis</i> (wm14)	459	242	334	290	63.2
尖顶羊肚菌(CCBAS932) <i>Morchella conica</i> (CCBAS932)	381	209	250	239	62.7
金针菇(ym5) <i>Flammulina filiformis</i> (ym5)	469	244	343	292	62.3
松口蘑(945) <i>Tricholoma matsutake</i> (945)	300	122	195	172	57.3
黑孢块菌(Mel28) <i>Tuber melanosporum</i> (Mel28)	199	73	82	106	53.3
波氏块菌(Tbo3840) <i>T. borchii</i> (Tbo3840)	233	93	128	117	50.2

注: 总体胞外酶是 signalP6.0 和 SecretomeP2.0 预测蛋白合并、去重、去跨膜蛋白后计算得来, 值可能小于 signalP6.0 和 SecretomeP2.0 预测蛋白数量

Note: The total extracellular enzymes were derived by merging, deduplicating, and removing transmembrane proteins from the proteins predicted by SignalP6.0 and SecretomeP2.0. The resulting value may be lower than the number of proteins predicted by SignalP6.0 and SecretomeP2.0.

“总体胞外酶/CAZyme”比值，反映了CAZyme的胞外分泌潜力。这方面高分泌潜力(设定在60%以上)的菌株有毛木耳(68.7%)、拟光滑木耳(76.3%)、糙皮侧耳(76.9%)、草菇(68.2%);相对较低的是块菌和松口蘑:波氏块菌(50.2%)、黑孢块菌(53.3%)、松口蘑(57.3%)，其预测分泌潜力占比相对较低，胞外酶的绝对数量也少得多。总体上，无论哪种营养类型(腐生或共生)，这些食药菌基因组中都编码了大量预测可能被分泌的CAZyme，腐生菌的比例和绝对数量最高。羊肚菌中，六妹羊肚菌总体胞外酶比尖顶羊肚菌多40个，预示着其可能更善于利用外源碳水化合物营养。

预测值差异方面，signalP6.0和SecretomeP2.0的预测值在大多数菌株上存在差异(如毛木耳:

367 vs. 436; 金针菇 wm14: 242 vs. 334; 拟光滑木耳: 380 vs. 366)。这反映了两种工具基于不同的算法原理(信号肽识别 vs. 非经典分泌特征预测)，预测结果有交集但也有各自独特的预测。

分泌CAZy蛋白酶数量范围从最低的106(黑孢块菌)到最高的512(拟光滑木耳)(表3)。总体CAZy分泌酶占比范围从最低的7.6‰(松口蘑)到最高的35.0‰(糙皮侧耳)。高于平均值的菌株有糙皮侧耳、草菇、毛木耳、双孢蘑菇、紫芝、金针菇 wm14、金针菇 ym5，共7个。低于平均值的菌株有拟光滑木耳、六妹羊肚菌、尖顶羊肚菌、白肉灵芝、黑孢块菌、波氏块菌、松口蘑，共7个。酶占比主要集中在19.8‰–30.4‰之间(10个菌株)，而波氏块菌(9.5‰)和松口蘑(7.6‰)明显偏低，糙皮侧耳(35.0‰)则显著偏高

表 3 14 种食药菌胞外 CAZyme 数量及比例

Table 3 The quantity and proportion of extracellular enzymes in 14 medicinal and edible fungi

菌株 Strains	总蛋白数 Total protein count	胞外 CAZyme 数量 Extracellular CAZyme count	胞外 CAZyme 占比 The proportion of extracellular CAZymes/‰
糙皮侧耳(PC9) <i>Pleurotus ostreatus</i> (PC9)	11 717	410	35.0
草菇(WC 439) <i>Volvariella volvacea</i> (WC 439)	11 448	348	30.4
毛木耳(SH3-3) <i>Auricularia cornea</i> (SH3-3)	16 604	457	27.5
双孢蘑菇(H97) <i>Agaricus bisporus</i> (H97)	10 448	281	26.9
紫芝(ZZ0214-1) <i>Ganoderma sinense</i> (ZZ0214-1)	15 478	371	24.0
金针菇(wm14) <i>Flammulina filiformis</i> (wm14)	12 874	290	22.5
金针菇(ym5) <i>F. filiformis</i> (ym5)	13 339	292	21.9
拟光滑木耳(TFB-10046 SS5) <i>Auricularia subglabra</i> (TFB-10046 SS5)	23 555	512	21.7
六妹羊肚菌(SCLS) <i>Morchella sextelata</i> (SCLS)	13 182	279	21.2
尖顶羊肚菌(CCBAS932) <i>M. conica</i> (CCBAS932)	11 593	239	20.6
白肉灵芝(Dai12418) <i>Ganoderma leucocontextum</i> (Dai12418)	16 950	336	19.8
黑孢块菌(Mel28) <i>Tuber melanosporum</i> (Mel28)	7 420	106	14.3
波氏块菌(Tbo3840) <i>T. borchii</i> (Tbo3840)	12 345	117	9.5
松口蘑(945) <i>Tricholoma matsutake</i> (945)	22 781	172	7.6

(表 3)。实验中松口蘑酶占比最低(7.6%)，但分泌蛋白酶绝对数量明显高出块菌，预示着其在这方面的代谢活动较弱，却强于块菌。

2.4 不同胞外 CAZy 基质降解酶分析

实验结合 GFAP 软件注释、文献报道以及 dbCAN2 软件数据库注解，获得不同胞外 CAZy 基质降解酶信息，预测结果发现木质素降解酶数量前 3 的是紫芝(37)、糙皮侧耳(35)、毛木耳/拟光滑木耳/白肉灵芝(33)；纤维素降解酶数量前 3 的是草菇(69)、糙皮侧耳(61)、毛木耳(57)；半纤维素降解酶数量前 3 的是拟光滑木耳(59)、毛木

耳(46)、紫芝(43)；果胶降解酶数量前 3 的是拟光滑木耳(66)、毛木耳(62)、六妹羊肚菌(42)；几丁质降解酶数量前 3 的是紫芝(37)、拟光滑木耳(32)、白肉灵芝(27)；淀粉降解酶数量前 3 的是紫芝(15)、毛木耳(13)、拟光滑木耳/糙皮侧耳/草菇(12)。综合结果预示着紫芝在木质素和几丁质降解方面比较突出(37, 37)，草菇在纤维素降解能力上有优势(69)，拟光滑木耳的果胶降解酶数量最高(66)，且总体酶类分布较为均衡，羊肚菌属果胶降解较强(36, 42)但木质素/几丁质降解弱(图 3)。

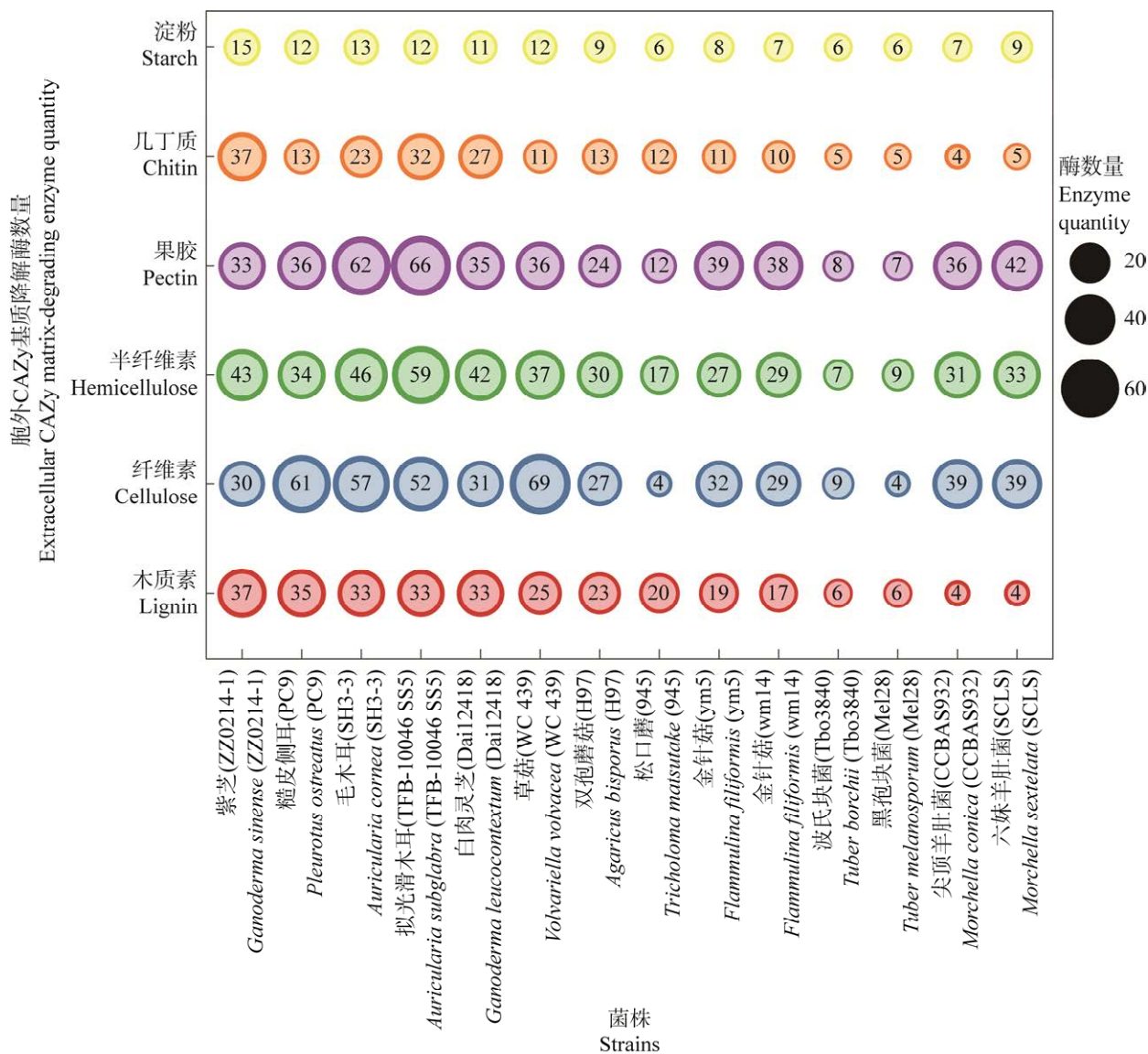


图 3 不同菌株的胞外 CAZy 基质降解酶数量分布

Fig. 3 The distribution of extracellular substrate-degrading enzymes of CAZy of different strains.

木质纤维素(lignocellulose)是由木质素、纤维素和半纤维素组成的天然生物质材料,广泛存在于植物细胞壁中(Zhang *et al.* 2021)。该物质通过木质素与纤维素、半纤维素交联形成致密结构,是限制生物质降解效率的主要因素,也是栽培菌株生物转化率的重要酶学基础。木质纤维素降解酶的排序为拟光滑木耳(144)>毛木耳(136)>草菇(131)>糙皮侧耳(130)>紫芝(110)>白肉灵芝(106)>双孢蘑菇(80)>金针菇(ym5) (78)>六妹羊肚菌(76)>金针菇(wm14) (75)>尖顶羊肚菌(74)>松口蘑(41)>波氏块菌(22)>黑孢块菌(19)。14个菌株中,木质纤维素降解酶数量超过100的有6个,为第一梯队,预测这些菌株对于木质纤维素可能具有较强的降解能力,这些菌株的栽培基质中一般可以有较高的木质素含量;双孢蘑菇、金针菇、羊肚菌处于第二梯队(木质纤维素降解酶数量50–100),尽管它们的木质纤维素降解酶相对较少,但是其果胶降解酶数量部分与第一梯队相当,明显高出其余的子囊菌菌株,预示着它们在纤维素、半纤维素及果胶基质降解方面也具有较大潜力。其中双孢蘑菇在栽培中的稻草等基质腐熟质量直接影响其产量,金针菇经常使用棉籽壳、棉渣、麦麸等高纤维材料,羊肚菌的营养袋主要以小麦、谷壳为主,其中小麦含量也是评价羊肚菌营养袋增产潜力的重要指标,这些栽培经验与这些菌株木质素降解酶数量布局略少,但纤维素、半纤维素及果胶基质降解能力并不逊色的实验数据吻合;块菌及松口蘑处于第三梯队(木质纤维素降解酶数量低于50),其纤维素、半纤维素及果胶基质降解酶数量全面落后,其中松口蘑在木质素降解酶预测数量上有一定优势,而块菌则没有优势项,第三梯队的食药菌基质降解酶数量较少,没有构成完善的木质纤维素、果胶降解系统,无法仅靠自身完成木质纤维素等物质的降解和吸收转化,只能与宿主植物共建营养系统,形成独特的菌根结构。

3 讨论

3.1 基因组大小和基因密度

基因组大小方面,其数值反映物种基因组的

基本规模和复杂性,与基因数量、重复序列含量、内含子大小、基因组扩张/收缩事件等有关。研究表明松口蘑的基因组大小比其他物种大,原因在于其重复序列、内含子比例很高(Gregory 2005)。另外该种类具有较高的杂合度,不适合采用短读长测序方法对松口蘑基因组进行测序组装(Kurokochi *et al.* 2023)。块菌属中的波氏块菌与黑孢块菌,后者密度骤降,可能与基因组碎片化或特异重复序列爆发有关。本实验中也发现松口蘑和块菌的基因组巨大(松口蘑175.8 Mb,块菌97–125 Mb),与前期文献报道一致,但基因密度极低(松口蘑129.58个/Mb,黑孢块菌仅59.41个/Mb)。

3.2 实验菌株中的子囊菌 CAZy 家族基因特点

共生菌研究中,Min *et al.* (2020)发现松口蘑基因组中没有降解结晶纤维素的GH6家族蛋白酶,如此松口蘑菌丝则不会主动降解宿主细胞壁,本实验同样没有在松口蘑基因组中发现GH6家族蛋白酶存在。松口蘑基因家族扩增的功能主要与酰胺、肽、甘油和水的运输,以及核膜和RNA聚合酶相关,主要涉及跨膜运输、水解酶活性和真菌型液泡等。完全删除的基因家族酶包括各种降解酶,如氧合酶、肽酶和葡糖苷酶,与植物成分如纤维素、果胶和甘油酯的降解过程有关(Kim *et al.* 2024)。这种酶谱布局应该与其共生菌的生态角色有关。

Martin *et al.* (2010)在黑松露基因组中预测到7496个蛋白质编码基因,与本实验中的黑松露注释蛋白数量相当(7420个),他在研究中发现该菌株缺乏大量的碳水化合物裂解酶,仅在共生组织中诱导了一些植物细胞壁降解酶,本实验也仅注释到了极低数量的CAZy胞外降解酶,两者结果比较一致。块菌是一类生长在地下的珍稀药食兼用的大型真菌,具有极高的营养保健价值,常生于针阔混交林,与多种宿主植物形成专性菌根共生体,主要分布在欧洲、大洋洲和我国西南地区,目前块菌还无法完全实现人工栽培(韩利红等2022),这种生态类型应该是与其几乎全面落后的CAZy基质降解酶布局存在关联。

羊肚菌属的营养类型包含土壤腐生型和共

生型, 属内的六妹羊肚菌为土壤腐生型(Zhang *et al.* 2023), 栽培面积最大(贾秉鑫等 2025), 栽培过程中覆土掩盖菌丝, 并在土壤表面形成白色菌霜后摆放含有大量小麦的营养袋, 以便菌丝从土壤及周围基质中获取养分。在六妹羊肚菌与尖顶羊肚菌的酶谱中, 胞外 CAZyme 总量中等偏低(239–279), 高于菌根菌中的块菌及松口蘑, 但显著低于其余腐生菌。它们的木质素降解酶数量最低(仅为 4), 半纤维素/纤维素降解酶数量中等(31/39), 果胶降解能力突出(36–42), GH 家族酶数量高于双孢蘑菇, PL 多糖裂解酶丰富(21–22), 接近甚至超过部分腐生菌, 预示着实验中的羊肚菌对木质素的降解能力不足, 但对纤维素、果胶的降解有一定潜力, 基于此, 栽培上可以尝试在营养袋中增加果皮等物质部分替代小麦, 以实现产业降本增效的目的。实验分析中的羊肚菌仅有很少的几个几丁质降解酶, 这可能导致其抗病性和生态适应性减弱等问题, 但实验室中它也有菌丝生长速度非常快的优势, 能够在全新无菌的环境中快速占据生存空间。这可能就解释了野外火烧过后的地上容易生长羊肚菌的奇特现象。

相对于尖顶羊肚菌, 六妹羊肚菌在总蛋白数、胞外 CAZyme 数量、胞外 CAZyme 占比及半纤维素、果胶、淀粉、几丁质降解酶数量上全面占据优势, 暗示着它比尖顶羊肚菌在这些基质降解方面更有能力, 这与其在生产中作为主导栽培种类之一的事实相符(冉永红等 2023; 刘理旭等 2024)。反之, 尖顶羊肚菌则少有品种应用于生产。羊肚菌属的种类分为可栽培种类(如六妹羊肚菌 *Morchella sextelata*、七妹羊肚菌 *M. eximia* 和梯棱羊肚菌 *M. importuna*) (刘理旭等 2024) 及非可栽培种类(如黑脉羊肚菌 *M. angusticeps*、高羊肚菌 *M. elata*、黄色羊肚菌类群 *Esculenta clade* 等) (刘伟等 2022), 预示着这个属的种类在生态定位上差异较大, 分化出了不同的生存策略。

3.3 草菇 CAZy 基因家族分布特点

在草菇的研究中, 陶永新(2015)在草菇转录组中找到 AA9 家族基因高达 32 个, 本实验利用 HMMER 工具也注释到了该家族基因 33 个, 数据

比较吻合。实验在其胞外 CAZyme 酶中还发现了纤维素降解酶 69 个、半纤维素降解酶 37 个, 2 个数据合并值仅比拟光滑木耳少 5 个, 高于其余食药菌实验菌株, 是强力降解纤维素类基质的代表, 也与其草腐菌的生态角色相匹配。

3.4 食药菌生态类型及胞外 CAZy 基因家族分布的适应性

生态类型与酶谱方面, 双孢蘑菇、毛木耳、拟光滑木耳、金针菇、白肉灵芝、紫芝、糙皮侧耳、草菇这些菌株作为腐生真菌, 为木质纤维素等基质的高效分解者, 胞外 CAZyme 总量极高(281–512), 占比也高(62%–77%), 远超其他类型, 表明基因组资源大力支持降解酶的生产 and 分泌, 以此可以分泌大量的 CAZy 胞外酶到细胞外的基质空间, 赋予了它们具有降解复杂底物的能力。外生菌根真菌代表菌株为松口蘑、波氏块菌、黑孢块菌。它们与活体树木根系共生, 从宿主获取简单碳源, 避免分解宿主组织, 其胞外 CAZy 总量极低(106–172), 不足腐生菌的 1/2 甚至 1/5, 胞外 CAZy 占比最低(50%–57%), 表明其基因组资源没有优先投入胞外分解酶, 木质纤维素降解能力已逐渐弱化, 仅保留最低限度的 AA 家族基因(27–48)。纤维素/半纤维素/果胶降解能力弱, 远低于腐生菌。辅助模块 CBM 匮乏, 底物适应能力也较弱。

3.5 降解酶分布对生态修复的启示

生态修复方面, 一些食药菌能够应用到土壤修复、废水处理及固废资源化等领域。如灵芝菌糠对水中重金属 Cu^{2+} 具有较好的吸附性能(饶毅萍等 2021), 有较好的废水处理应用前景。而有一些后果十分严重的生态灾害, 如 2021 年四川九龙森林火灾过火面积约 6 670 m^2 , 2020 年 3 月的西昌森林火灾过火面积 1 000 余 ha, 毁坏面积为 80 余 ha。这些灾害的事后微生物菌落及植被恢复等生态修复也面临着挑战。这些事件往往发生在高海拔地区, 森林植被丰富, 地面枯枝落叶厚实, 也是松口蘑、块菌等珍稀野生食用菌的产地。基于实验分析结果, 松口蘑和块菌的木质素、纤维素、几丁质等降解酶布局不足, 影响了它们的基质降解力和与环境微生物的竞争力。因此,

在这些地方及时撒施菌株的孢子液,让松口蘑、块菌等真菌快速占据森林土壤基质空间,形成优势生态位,利于松口蘑的快速种群恢复,也能通过菌根菌与宿主的共生关系,促进森林生态的尽速恢复。

本实验以当前获得的生物信息学手段,从14种食药菌的注释蛋白中分析它们的系统发育关系,获得所有物种蛋白的CAZy基因家族类型、胞外酶分泌特性及木质素、纤维素、半纤维素、果胶、几丁质、淀粉等基质降解酶数量,为这些菌株的基料配方开发及生态适应性分析提供数据支持,也希望能够为酶谱互补性筛选细胞融合亲本的研究提供初步参考。

作者贡献

贾定洪: 论文撰写、试验数据调查及分析;
王迪、刘询: 野生资源搜集;何晓兰: 论文构思。

利益冲突声明

该研究不存在任何潜在利益冲突的商业或财务关系。

[REFERENCES]

- Andlar M, Rezić T, Mardetko N, Kracher D, Ludwig R, Santek B, 2018. Lignocellulose degradation: an overview of fungi and fungal enzymes involved in lignocellulose degradation. *Engineering in Life Sciences*, 18(11): 768-778
- Cai PP, Zhang WQ, Zhang HL, Wang QH, Zhang GQ, Chen QJ, 2019. Multiple analysis of relationship between yield of *Agaricus bisporus* with physicochemical properties and enzyme activity of substrates. *Transactions of the CSAE*, 35(7): 231-237 (in Chinese)
- Cha LJ, Zhao SY, Feng HJ, Zhou DD, 2020. Study on influencing factors of heavy metal forms in wild fungi growth soil. *Ecology and Environmental Sciences*, 29(12): 2457-2464 (in Chinese)
- Chen YG, Chen GZ, Yuan XJ, Chen ZY, Chen CP, Zhang LJ, 2014. Phylogenetic analysis and cultivation technique of *Ganoderma lucidum* from China. *Northern Horticulture*, 2014(8): 92-96
- Chen YG, Li Z, Yang YP, Fu LS, Zhang LJ, 2018. Identification of *Ganoderma lingzhi* germplasm in Hainan Province. *Seed*, 37(4): 59-61 (in Chinese)
- Chen ZH, Zheng L, Liu XR, Xie BG, 2012. Comparison of the effects of different preservation methods for *Volvariella volvacea* spawn. *Edible and Medicinal Mushrooms*, 20(6): 337-338 (in Chinese)
- Cheng LL, Li ZP, Ding JY, Wu RH, Bo R, 2018. The species diversity of wood-decaying fungi from nine kinds of palm trees in Hainan and its correlation analysis with temperature and humidity. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 39(3): 534-539 (in Chinese)
- Deng LF, 2022. Cloning and preliminary functional studies of *SgMLPK* gene in *Sinomanglietia glauca*. MS thesis, Jiangxi Agricultural University, Nanchang. 1-48 (in Chinese)
- Emms DM, Kelly S, 2019. OrthoFinder: phylogenetic orthology inference for comparative genomics. *Genome Biology*, 20(1): 238
- Gregory TR, 2005. The C-value enigma in plants and animals: a review of parallels and an appeal for partnership. *Annals of Botany*, 95: 133-146
- Gui F, 2012. Differential CAZyme gene expression of homo- and hetero-karyon of the straw-degrading mushroom *Volvariella volvacea* identified by 3'-tag digital gene expression profiling. MS Thesis, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. 1-110 (in Chinese)
- Guo LN, Liu J, Yuan H, Zan K, Zheng J, Ma SC, Qian ZM, Li WJ, 2019. Comparative study of DNA barcoding of cultivated and natural *Cordyceps sinensis*. *Journal of Pharmaceutical Analysis*, 39(1): 147-155 (in Chinese)
- Han LH, Tian XL, Liu C, Fu XL, Wang YX, 2022. Codon usage bias and its influencing factors in the whole genome of three truffles. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 34(7): 1439-1448 (in Chinese)
- Han YT, Yue ZL, Zhang GY, Gao J, Li P, Wang LA, Li SM, Zhao ZZ, Liu XW, Wang L, 2023. Diversity and metabolic pathways of fungal communities in the rhizosphere soil of *Morchella* cultivated for different durations. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 51(3): 212-218 (in Chinese)
- Hao ZK, Zhang WE, Tian FH, Wei R, Fu LR, Pan XJ, 2022. Comprehensive evaluation on the adaptability of 11 edible mushrooms in *Juglans sigillata* Dode sawdust substrate. *Seed*, 41(9): 59-67 (in Chinese)
- Hou D, Yang RH, Bao DP, 2023. Checklist of edible and officinal fungi domesticated and cultivated species in China. *Journal of Microbiology*, 43(6): 62-74 (in Chinese)
- Huang JW, Liu J, Zhou JH, Yuan Y, Yang Q, Huang LQ,

2019. Bioinformatics analysis and expression of chitinase genes in *Armillaria gallica*. China Journal of Chinese Materia Medica, 44(6): 1151-1155 (in Chinese)
- Jia BX, Tian ZJ, Zeng JY, Ma YY, Ma XJ, Chen B, Li Q, Qian WJ, Ma JR, Guo XY, 2025. Artificial cultivation techniques of *Morchella sextelata* in northern Xinjiang region. Edible Fungi, 47(2): 49-54 (in Chinese)
- Kim JH, Bae E, Hue Y, Choi B, Kang M, Park E, Kim K, 2024. Comparative genomics reveals species-specific genes and symbiotic adaptations in *Tricholoma matsutake*. Journal of Fungi, 10(11): 746
- Kurokochi H, Tajima N, Sato MP, Yoshitake K, Asakawa S, Isobe S, Shirasawa K, 2023. Telomere-to-telomere genome assembly of matsutake (*Tricholoma matsutake*). DNA Research, 30(3): 1-6
- Li MM, Meng Q, Zhang JH, 2024. Transcriptome analyses of *Ophiocordyceps sinensis* blastospores developed *in vitro* and in hemocoel of host ghost moth. Mycosystema, 43(10): 95-106 (in Chinese)
- Li Q, Zhang L, Li XL, Huang WL, Chen C, Yang ZR, Zheng LY, 2015. Volatile components of *Tricholoma matsutake* from five different areas of Sichuan. Natural Product Research and Development, 27(8): 1368-1373 (in Chinese)
- Li TS, 2024. Optimization of nutritional characteristics and cultivation technology of *Sparassis latifolia* in mycelial stage. MS Thesis, Shenyang Agricultural University, Shenyang. 1-47 (in Chinese)
- Li Y, Guo SX, Chen J, 2021. Research progress on chemical constituents and pharmacological effects of *Tuber* (Pezizales, Ascomycota). Mycosystema, 40(4): 873-894 (in Chinese)
- Liu LX, Tang J, Chen Y, Wang Y, Yan SJ, Peng WH, Hou YL, 2024. Three new cultivars of *Morchella*. Mycosystema, 43(12): 255-258 (in Chinese)
- Liu W, Cai YL, Ma XL, He PX, 2022. Evaluation system of cultivating suitability for the productive strains of *Morchella* mushrooms. Journal of Light Industry, 37(3): 50-57 (in Chinese)
- Martin F, Kohler A, Murat C, *et al.* (more than 20 authors), 2010. Perigord black truffle genome uncovers evolutionary origins and mechanisms of symbiosis. Nature, 464(7291): 1033-1038
- Min B, Yoon H, Park J, Oh YL, Kong WS, Kim JG, Choi IG, 2020. Unusual genome expansion and transcription suppression in ectomycorrhizal *Tricholoma matsutake* by insertions of transposable elements. PLoS One, 15(1): e0227923
- Pestereva N, Ivleva I, Zubov A, Tikhomirova M, Karpenko M, 2023. m-Calpain is released from striatal synaptosomes. The International Journal of Neuroscience, 133(2): 215-221
- Ramirez C, Romero J, 2024. Unveiling hidden allies: in silico discovery of prophages in *Tenacibaculum* species. Antibiotics, 13(12): 1184
- Ran YH, Ye BX, Cheng YL, Zhang TK, Xie SQ, 2023. Regional adaptability test of *Morchella* strains. Forest Science and Technology, 2023(6): 115-117 (in Chinese)
- Rao YP, Wei JH, Ye XY, Yu HQ, Zhang SY, 2021. Study on the adsorption performance of *Ganoderma lucidum* bran on heavy metal Cu(II) in water. Hubei Agricultural Sciences, 60(19): 55-58 (in Chinese)
- Riley R, Salamov AA, Brown DW, *et al.* (more than 20 authors), 2014. Extensive sampling of basidiomycete genomes demonstrates inadequacy of the white-rot/brown-rot paradigm for wood decay fungi. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 111(27): 9923-9928
- Shankar A, Jain KK, Kuhad RC, Sharma KK, 2025. Comparison of lignocellulosic enzymes and CAZymes between ascomycetes (*Trichoderma*) and basidiomycetes (*Ganoderma*) species: a proteomic approach. Zeitschrift für Naturforschung C: A Journal of Biosciences, 80(1-2): 21-32
- Si J, Cui BK, He S, Dai YC, 2011. Optimization of conditions for laccase production by *Perenniporia subacida* and its application in dye decolorization. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 17(5): 736-741 (in Chinese)
- Steindorff AS, Serra LA, Formighieri EF, de Faria FP, Pocas-Fonseca MJ, de Almeida J, 2021. Insights into the lignocellulose-degrading enzyme system of *Humicola grisea* var. *thermoidea* based on genome and transcriptome analysis. Microbiology Spectrum, 9(2): e0108821
- Tan H, Kohler A, Miao R, Liu T, Zhang Q, Zhang B, Jiang L, Wang Y, Xie L, Tang J, Li X, Liu L, Grigoriev IV, Daum C, Labutti K, Lipzen A, Kuo A, Morin E, Drula E, Henrissat B, Wang B, Huang Z, Gan B, Peng W, Martin FM, 2019. Multi-omic analyses of exogenous nutrient bag decomposition by the black morel *Morchella importuna* reveal sustained carbon acquisition and transferring. Environmental Microbiology, 21(10): 3909-3926

- Tao YX, 2015. Expression and regulation of CAZy family genes of *Volvariella volvacea* grown on the rice straw as well as during stipe elongation. PhD Dissertation, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. 1-203 (in Chinese)
- Tao YX, Huang QH, Chen RL, Xie B, Lian LD, Zhang L, Ding YS, Jiang YJ, Xie BG, 2015. Sequence characterization and expression pattern of lytic polysaccharide monoxygenase encoding gene (*Vv-lpm1*) in *Volvariella volvacea*. *Acta Edulis Fungi*, 22(1): 8-14 (in Chinese)
- Teufel F, Almagro AJ, Johansen AR, Gislason MH, Pihl SI, Tsirigos KD, Winther O, Brunak S, von Heijne G, Nielsen H, 2022. SignalP 6.0 predicts all five types of signal peptides using protein language models. *Nature Biotechnology*, 40(7): 1023-1025
- Wang XG, Xu XH, Mou YX, Wang B, Zhang TX, Li H, 2015. The key technology of black fungus cultivation using crop straw instead of sawdust. *Northern Horticulture*, 2015(5): 160-163 (in Chinese)
- Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC, 2019. Resource diversity of Chinese macrofungi: edible, medicinal and poisonous species. *Fungal Diversity*, 98: 1-76
- Wu JYL, Fu YW, Bao CL, Yan YQ, 2025. Genome-wide prediction and analysis of secreted proteins and effectors in *Fusarium solani*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 55(1): 32-46 (in Chinese)
- Wu S, Ren Y, Peng C, Hao Y, Xiong F, Wang G, Li W, Zou H, Angert ER, 2015. Metatranscriptomic discovery of plant biomass-degrading capacity from grass carp intestinal microbiomes. *FEMS Microbiology Ecology*, 91(10): fiv107
- Xia XF, Chen YF, Tan Y, Han ZZ, 2022. Comparative study of secretory proteins and CAZymes in different types of plant pathogens. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 37(6): 949-956 (in Chinese)
- Xie X, Liang J, Ni Y, Hu RR, Zhang XY, 2019. Construction and response of stress-resistant genes to signaling factors of hydroponic interaction system of *Boletus edulis* and *Populus tomentosa*. *Plant Physiology Journal*, 55(4): 530-538 (in Chinese)
- Xu D, Yang Y, Gong D, Chen X, Jin K, Jiang H, Yu W, Li J, Zhang J, Pan W, 2023. GFAP: ultrafast and accurate gene functional annotation software for plants. *Plant Physiology*, 193(3): 1745-1748
- Yang LM, Zhou GP, Yuan PY, Zhang XY, Cui FX, Li ZJ, 2020. Nuclear phases of edible ectomycorrhizal fungus *Lanmaoa asiatica* at different developmental stages under pure culture conditions. *Mycosystema*, 39(2): 335-342 (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)
- Zeng DF, Chen B, Deng WP, 2010. Primary study on growth of *Tricholoma matsutake* in starch media. *Biotechnology*, 20(3): 71-73 (in Chinese)
- Zhang C, Shi X, Zhang J, Zhang Y, Wang W, 2023. Dynamics of soil microbiome throughout the cultivation life cycle of morel (*Morchella sextelata*). *Frontiers in Microbiology*, 14: 979835
- Zhang H, Zhang H, Tian S, Fu S, 2021. Deconstruction of biomass into lignin oil and platform chemicals over heteropoly acids with carbon-supported palladium as a hybrid catalyst under mild conditions. *Bioresource Technology*, 341: 125848
- Zhang SW, Cen K, Liu Y, Zhou XW, Wang CS, 2018. Metatranscriptomics analysis of the fruiting caterpillar fungus collected from the Qinghai-Xizang Plateau. *Scientia Sinica Vitae*, 48(5): 562-570 (in Chinese)
- ### [附中文参考文献]
- 蔡盼盼, 张文强, 张昊琳, 王清辉, 张国庆, 陈青君, 2019. 双孢蘑菇培养料理化指标及酶活与其产量相关的多重分析. *农业工程学报*, 35(7): 231-237
- 茶丽娟, 赵淑媛, 冯鸿娟, 周丹丹, 2020. 野生菌生长土壤中重金属形态影响因素研究. *生态环境学报*, 29(12): 2457-2464
- 陈永敢, 李珍, 羊燕萍, 符兰事, 张来军, 2018. 海南产 *Ganoderma lingzhi* 种质的鉴定. *种子*, 37(4): 59-61
- 陈志宏, 郑铃, 刘新锐, 谢宝贵, 2012. 草菇菌种不同保藏方法的效果比较. *食药菌*, 20(6): 337-338
- 程乐乐, 李增平, 丁婧钰, 吴如慧, 柏睿, 2018. 海南9种棕榈科植物木腐菌的物种多样性及其与温湿度相关性分析. *热带作物学报*, 39(3): 534-539
- 邓凌帆, 2022. 华木莲 *SgMLPK* 基因的克隆与功能的初步研究. 江西农业大学硕士论文, 南昌. 1-48
- 贵甫, 2012. 草菇数字基因表达谱揭示同核体与异核体 CAZymes 表达差异. 福建农林大学硕士论文, 福州. 1-110
- 过立农, 刘杰, 袁航, 咎珂, 郑健, 马双成, 钱正明, 李文佳, 2019. 冬虫夏草人工繁育品与野生冬虫夏草 DNA 条形码比较研究. *药物分析杂志*, 39(1): 147-155
- 韩利红, 田雪莲, 刘潮, 付小林, 王远献, 2022. 三种块

- 菌(松露)全基因组密码子使用偏性及其影响因素. 浙江农业学报, 34(7): 1439-1448
- 韩雨潼, 岳增良, 张国印, 郜静, 李玘, 王立安, 李守勉, 赵振重, 刘晓薇, 王凌, 2023. 不同种植年限羊肚菌根际土壤真菌多样性及代谢通路. 江苏农业科学, 51(3): 212-218
- 郝振坤, 张文娥, 田风华, 魏蓉, 付丽蓉, 潘学军, 2022. 11种食用菌在泡核桃木屑基质中的适应性综合评价. 种子, 41(9): 59-67
- 侯娣, 杨瑞恒, 鲍大鹏, 2023. 我国食药菌驯化栽培物种名录. 微生物学杂志, 43(6): 62-74
- 黄靖雯, 刘娟, 周骏辉, 袁媛, 杨全, 黄璐琦, 2019. 高卢蜜环菌几丁质酶基因的生物信息学分析与表达. 中国中药杂志, 44(6): 1151-1155
- 贾秉鑫, 田志佳, 曾江宇, 马悦悦, 马旭杰, 陈博, 李倩, 钱雯婕, 马静茹, 郭新勇, 2025. 北疆地区六妹羊肚菌人工栽培技术. 食用菌, 47(2): 49-54
- 李苗苗, 孟茜, 张继红, 2024. 冬虫夏草菌芽生孢子体外及寄主蝠蛾血腔内发育的转录组分析. 菌物学报, 43(10): 95-106
- 李强, 张利, 李小林, 黄文丽, 陈诚, 杨志荣, 郑林用, 2015. 四川5个产区松茸挥发性成分比较研究. 天然产物研究与开发, 27(8): 1368-1373
- 李庭枢, 2024. 广叶绣球菌菌丝期营养特性及栽培技术优化研究. 沈阳农业大学硕士论文, 沈阳. 1-47
- 李杨, 郭顺星, 陈娟, 2021. 珍稀名贵食药菌真菌块菌属的化学成分及药理活性研究进展. 菌物学报, 40(4): 873-894
- 刘理旭, 唐杰, 陈影, 王勇, 闫世杰, 彭卫红, 侯怡铃, 2024. 羊肚菌三个新品种的选育报告. 菌物学报, 43(12): 255-258
- 刘伟, 蔡英丽, 马晓龙, 何培新, 2022. 羊肚菌生产菌株栽培适宜性评价系统. 轻工学报, 37(3): 50-57
- 冉永红, 叶丙鑫, 程永龙, 张同科, 谢淑琴, 2023. 羊肚菌菌株区域适应性试验. 林业科技通讯, 2023(6): 115-117
- 饶毅萍, 魏建华, 叶湘瑜, 余海侨, 张淑怡, 2021. 灵芝菌糠对水中重金属 Cu(II)的吸附性能研究. 湖北农业科学, 60(19): 55-58
- 陶永新, 2015. 草菇分别在稻草诱导下和菌柄伸长中CAZy家族的表达调控. 福建农林大学博士论文, 福州. 1-203
- 陶永新, 黄千慧, 陈仁良, 谢斌, 连玲丹, 张磊, 丁宇斯, 江玉姬, 谢宝贵, 2015. 草菇多糖单加氧酶基因 *Vv-lpmo1* 的序列分析及其表达规律. 食用菌学报, 22(1): 8-14
- 司静, 崔宝凯, 贺帅, 戴玉成, 2011. 微酸多年卧孔菌产漆酶条件优化及其在染料脱色中的应用. 应用与环境生物学报, 17(5): 736-741
- 王相刚, 许修宏, 缪元霞, 王斌, 张腾霄, 李贺, 2015. 农作物秸秆替代木屑栽培黑木耳的关键性技术. 北方园艺, 2015(5): 160-163
- 吴佳椰露, 傅艺炜, 包崇来, 严亚琴, 2025. 茄腐镰孢菌分泌蛋白与效应子的预测分析. 植物病理学报, 55(1): 32-46
- 夏雄飞, 陈云芳, 覃悦, 韩长志, 2022. 不同类型植物病原物中分泌蛋白及CAZymes对比研究. 云南农业大学学报(自然科学), 37(6): 949-956
- 谢宪, 梁军, 倪杨, 胡瑞瑞, 张星耀, 2019. 美味牛肝菌-毛白杨根系水培互作体系的构建以及抗逆相关基因对信号因子的响应. 植物生理学报, 55(4): 530-538
- 杨利梅, 周国平, 袁鹏宇, 张曦予, 崔凤仙, 李宗菊, 2020. 食用外共生菌根真菌兰茂牛肝菌 *Lanmaoa asiatica* 纯培养条件下不同发育时期的核相. 菌物学报, 39(2): 335-342
- 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
- 曾东方, 陈玢, 邓王平, 2010. 松茸利用淀粉的初步研究. 生物技术, 20(3): 71-73
- 张四维, 岑凯, 刘艳, 周选围, 王成树, 2018. 青藏高原野生冬虫夏草子实体发育时期的宏转录组研究. 中国科学: 生命科学, 48(5): 562-570