

香菇 *LeATG* 基因家族及其在菌丝转色过程中的表达

胡梦佳^{1,2}, 高琪¹, 范阳阳¹, 严冬¹, 王守现¹, 刘宇¹, 宗宪春², 刘媛媛^{1*}

1 北京市农林科学院植物保护研究所 北京市食用菌工程技术研究中心, 北京 100097

2 牡丹江师范学院生命科学与技术学院, 黑龙江 牡丹江 157011

摘要: 为解析香菇 *Lentinula edodes* 自噬相关基因 (autophagy-related gene, ATG) 家族成员在菌丝转色过程中的功能, 本研究基于香菇全基因组数据, 采用同源比对的方法筛选 *LeATG* 家族成员, 并对其进行生物信息学分析。同时, 结合转录组测序数据和 RT-qPCR, 分析了该家族成员在菌丝转色过程中的表达模式。结果表明, 在香菇全基因组中共鉴定出 29 个 *LeATG* 家族成员, 属于 23 类自噬相关基因。染色体定位分析显示, 其主要分布于 4 号和 1 号染色体, 9 号染色体中未发现分布。*LeATG* 家族成员基因全长在 595–6 772 bp 之间, *LeATG* 基因编码蛋白序列长度介于 127–1 998 aa, 蛋白相对分子量为 14.8–219.7 kDa, 理论等电点为 4.27–9.51, 除 *LeATG9*、*LeATG22* 和 *LeATG27* 外, 其余 24 个 *LeATG* 蛋白均不含跨膜结构。进化分析结果显示 29 个 *LeATG* 蛋白聚类为 3 个进化分支, 同一类 *LeATG* 蛋白分散于不同亚支, 说明蛋白结构可能存在显著差异。转录组数据和 RT-qPCR 分析结果表明不同 *LeATG* 基因在菌丝转色前后的差异表达模式, 其中 2 个 *LeATG* 基因在转色前高表达, 5 个在转色后高表达, 推测以上 7 个基因可能参与调控菌丝的转色过程。本研究系统鉴定了香菇 *LeATG* 基因家族, 初步揭示了该家族成员在菌丝转色过程中的表达调控模式, 为深入解析 *LeATG* 基因在香菇转色过程中的分子机制奠定了重要基础。

关键词: 香菇; 自噬相关基因; 菌丝转色; 基因表达

[引用本文]

胡梦佳, 高琪, 范阳阳, 严冬, 王守现, 刘宇, 宗宪春, 刘媛媛, 2026. 香菇 *LeATG* 基因家族及其在菌丝转色过程中的表达. 菌物学报, 45(4): 250259

Hu MJ, Gao Q, Fan YY, Yan D, Wang SX, Liu Y, Zong XC, Liu YY, 2026. Members of the *LeATG* gene family and their expression during mycelial colouring process of *Lentinula edodes*. *Mycosystema*, 45(4): 250259

资助项目: 国家自然科学基金(32202568); 北京市农林科学院植物保护研究所改革与发展项目(GGYFZ202512); 现代农业产业技术体系北京市食用菌创新团队(BAIC03)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32202568), the Reform and Development Project, Institute of Plant Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences (GGYFZ202512), and the Beijing Innovation Consortium of Agriculture Research System (BAIC03).

*Corresponding author. E-mail: lyuanyuan@baafs.net.cn

ORCID: LIU Yuanyuan (0009-0000-7180-0601)

Received: 2025-08-29; Accepted: 2025-11-04

Members of the *LeATG* gene family and their expression during mycelial colouring process of *Lentinula edodes*

HU Mengjia^{1,2}, GAO Qi¹, FAN Yangyang¹, YAN Dong¹, WANG Shouxian¹, LIU Yu¹, ZONG Xianchun², LIU Yuanyuan^{1*}

1 Beijing Engineering Research Center for Edible Mushroom, Institute of Plant Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China

2 College of Life Sciences and Technology, Mudanjiang Normal University, Mudanjiang 157011, Heilongjiang, China

Abstract: The autophagy-related gene family members in *Lentinula edodes* (*LeATG* family members) were identified based on the whole genome data of *L. edodes* using homologous alignment methods, and their biological information was analyzed. The expression patterns of these family members during mycelial colouring process were analyzed by combining transcriptome sequencing data and RT-qPCR. The results showed that 29 *LeATG* family members belonging to 23 classes of autophagy-related genes were identified in the *L. edodes* genome. Chromosomal localization analysis revealed that they were mainly distributed on chromosomes 4 and 1; no distribution was detected on chromosome 9. The full length of *LeATG* family members ranges from 595 to 6 772 bp. The length of protein sequence encoded by the *LeATG* gene ranged from 127 to 1 998 aa, with relative molecular weights of 14.8–219.7 kDa and theoretical isoelectric points of 4.27–9.51. Except for LeATG9, LeATG22, and LeATG27, the other 24 *LeATG* proteins contained no transmembrane domains. The phylogenetic analysis showed that the 29 *LeATG* proteins clustered into three evolutionary branches, and proteins of the same class were dispersed across different sub-branches, suggesting significant differences in protein structure. Transcriptome data analysis and RT-qPCR revealed differential expression patterns of *LeATG* genes before and after mycelial colouring process: 2 *LeATG* genes were highly expressed before browning, 5 were highly expressed after colouring. It was speculated that these 7 genes might be involved in regulating the mycelial colouring process. This study systematically identified the *LeATG* gene family in *L. edodes*, and preliminarily revealed their expression regulation patterns during mycelial colouring process, laying an important foundation for further analysis of the molecular mechanism of the *LeATG* gene during mycelial colouring process of *L. edodes*.

Keywords: *Lentinula edodes*; autophagy-related genes; mycelial colouring; gene expression

香菇 *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler 是一种食药菌(Wu *et al.* 2019), 因其丰富的营养成分和显著的生物活性在全球受到广泛欢迎 (Meng *et al.* 2025; Ren *et al.* 2025)。据中国食用菌协会统计, 2023 年食用菌年产量为 4 334.17 万 t (谷莉等 2025), 其中香菇的总产量达 1 303.75 万 t, 占全国 30%, 稳居我国食用菌总产量的第一位。作为重要的经济作物, 香菇转色能力会直接影响子实体的产量和质量(管婉等 2022a), 在经济效益中起到关键作用。因此, 探索香菇转色的分子机制对香菇高品质的性状改良具有重要意义。

自噬是真核生物中高度保守的细胞过程, 包括自噬诱导、脂质输送及囊泡成核、吞噬泡的扩张与闭合、自噬体的运输、自噬体与液泡膜的融

合、物质降解等步骤(Yang *et al.* 2021), 主要用于降解不必要或功能失调的细胞成分(Kanayama & Shinohara 2016)。正常条件下, 低水平自噬可以清除细胞损伤, 维持代谢稳态(刘晓良等 2025); 当受到干旱、极端温度和营养亏缺等非生物胁迫时, 自噬过程增强, 从而提高生物抗逆性(任云儿等 2025)。Takeshige *et al.* (1992)在酿酒酵母中发现营养缺乏会诱导自噬降解, 后续又通过筛选自噬缺陷突变体鉴定了一系列 *ApG* 自噬相关基因。迄今为止, 在真核生物中共鉴定出 42 个负责自噬体形成和选择性调节自噬的 *Atg* 自噬相关基因(Sheng & Qin 2019)。自噬相关基因能够直接或间接调控生物的生长发育和抗胁迫能力。在水稻中, 自噬相关基因 *OsATG7* 能响

应黑暗胁迫,且胁迫时间与基因表达量呈正相关,敲除该基因后会致使菌株高度不育,衰老相关基因 *SGR* 表达显著上调,叶绿素含量降低,呈现早衰表型(孟盼盼等 2017);在酵母中,过表达自噬相关基因 *ATG8* 后会导致活性氧含量降低,氧化应激相关的基因表达上调(杨晓迪等 2025);在桃褐腐病菌中,基于转录组及基因组数据,鉴定了 1 个自噬相关基因 *MfATG1*,通过敲除技术发现突变株的生长速度和致病力下降,提高了对 NaCl 的敏感性(黄松等 2025)。对于食用菌来说,在蛹虫草中, Wang *et al.* (2025) 分别构建了自噬相关基因 *CmATG1* 和 *CmATG13* 敲除菌株,表型结果发现两种突变株与野生型相比无法形成正常子实体,且菌丝形态异常,分生孢子产量和萌发率显著降低。在香菇中,房丽丽等(2017)通过 western blot 技术发现菌丝转色后 Atg8 蛋白的表达量比转色前高,管婉等(2022a, 2022b)通过检测转色前后该基因的表达量及自噬特征进一步证明自噬与转色过程紧密相关。目前大量研究均集中在对单个自噬相关基因功能的探究,而关于香菇自噬家族基因成员的系统性研究以及其是否参与菌丝转色过程尚不明确。

本研究基于香菇全基因组数据,利用同源比对筛选获得自噬相关基因 *LeATG* 家族成员,并确定其基因定位。采用生物信息学的方法,预测并分析了各家族成员基因结构、蛋白理化性质,初步解析其序列特征,同时构建系统进化树以分析其进化关系。结合菌丝转色前后的转录组数据和 RT-qPCR,分析了 *LeATG* 家族成员不同的表达模式。本研究结果将为解析 *LeATG* 家族成员的生物学功能奠定基础。

1 材料与amp;方法

1.1 供试菌株

北方香菇主栽品种 BIPP21020482 及其原生质体单核化菌株 SP3 均保藏于北京市食用菌种质资源库。

1.2 基因组及转录组数据

本实验室已采用 Illumina HiSeq X Ten 和 PacBio SequelII 平台对 SP3 的基因组进行测序,

并通过 Hi-C 数据辅助组装,获得 10 条染色体。采用 Illumina 双端测序法对 BIPP21020482 的白色菌丝阶段、转色菌丝阶段、小原基、大原基菌柄、大原基菌盖、菌盖表皮、菌盖菌肉、菌盖菌柄连接处、菌褶、菌柄表皮、菌柄外侧菌肉、菌柄中心菌肉样品进行二代转录组测序,并结合 Genescan 软件(<http://hollywood.mit.edu/GENSCAN.html>)、Augustus 软件(<https://bioinf.uni-greifswald.de/augustus/>)和 Exonerate 软件(http://ftp.ebi.ac.uk/pub/software/vertebrategenomics/exonerate/exonerate-2.2.0-x86_64.tar.gz)等对 SP3 基因组进行基因预测,获得 15 864 个转录本。

1.3 *LeATG* 家族成员基因序列鉴定

从 NCBI 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)中下载酿酒酵母中已报道的 ATG 的氨基酸序列,利用 BioEdit 软件将其与香菇单核菌株 SP3 蛋白序列进行本地 BlastP 比对,设置 e-value 为 $1e-5$,获取相似性较高的香菇 ATG 蛋白序列。基于香菇 SP3 基因组的预测信息,以鉴定的香菇 *LeATG* 基因序列为参考,采用 BWA 软件(<https://github.com/lh3/bwa>)将转录组 reads 与之进行比对,结合 GT-AG 的内含子保守结构判断规则,获取基因的结构信息。将内含子剪切后的基因序列提交至 NCBI 数据库中的 ORF finder (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/>) 在线网站预测开放阅读框,并获取校正后的氨基酸序列。采用 GSDS 2.0 (<http://gsds.gao-lab.org/index.php>)在线网站绘制基因结构图。

1.4 *LeATG* 家族成员基因的定位

基于香菇 SP3 基因组的注释文件及校正后的基因序列。采用 MapGene2Chromosome 软件(http://mg2c.iask.in/mg2c_v2.0/)绘制 *LeATG* 家族成员在基因组中的定位图。

1.5 *LeATG* 家族成员蛋白的生物信息学分析

将校正正确的 *LeATG* 氨基酸序列分别提交至 Batch CD-Search (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>)和 InterProScan (<https://www.ebi.ac.uk/interpro/>)数据库进行保守结构域预测和功能注释;采用 ProtParam (<https://web.expasy.org/protparam/>)在线网站对 *LeATG* 氨基酸序列进行理化性质分析;采用 CELLO v.2.5

(<https://cello.life.nctu.edu.tw/>)在线网站对 LeATG 蛋白进行亚细胞定位分析;采用 DeepTMHMM-1.0 (<https://services.healthtech.dtu.dk/services/DeepTMHMM-1.0/>)在线网站对 LeATG 蛋白进行跨膜结构分析;采用 SignalP-4.1 (<https://services.healthtech.dtu.dk/services/SignalP-4.1/>)在线网站对蛋白进行信号肽预测。

1.6 LeATG 家族成员蛋白的多序列比对及保守结构分析

从 NCBI 数据库中下载担子菌和子囊菌的 ATG8 氨基酸序列,采用 Muscle 方法分别对 LeATG15 成员及 LeATG8 家族成员蛋白进行多序列比对,并利用 GeneDoc 软件分析保守性。同时,采用 MEME 在线软件(<https://meme-suite.org/meme/>)预测其保守基序。

1.7 LeATG 家族成员蛋白的系统进化分析

采用 Muscle 方法对鉴定的 LeATG 家族成员蛋白进行多序列比对,并利用 MEGA11.0 软件基于邻接法(neighbor-joining, NJ)构建成系统发育树,bootstrap 设置为 1 000。

1.8 香菇样品收集

将 BIPP21020482 菌株转接至 90 mm 的 PDA 平板中进行活化,25 °C 避光静置培养 8 d 后转接至装有 1 200 g 栽培料(78%细木屑、20%麦麸、1%石灰、1%绵白糖、55%含水量)的菌袋中进行栽培种制种,45 d 后菌丝体长满菌袋。后续将等量栽培种接种至 2 500 g 菌棒(78%木屑、20%麦麸、1%石膏、1%轻钙,55%含水量)上,参照胡建平和陈青(2025)的方法进行出菇试验。待菌丝长满菌棒时,收集未转色菌丝;待菌丝完全转色后,收集褐色转色菌丝。每组样品共收集 3 个生物重复,并用液氮速冻保存,-80 °C 备用。

1.9 LeATG 家族成员基因的表达量分析

将上述两组样品委托武汉菲沙基因信息有限公司采用 Illumina HiSeq 平台进行 RNA 双端测序。原始测序数据 Raw data 经 FastQC 软件(<https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>)和 fastap 软件(<https://github.com/OpenGene/fastp>)进行质量评估与质控处理,获得高质量的 Clean data。利用 HISAT2 软件(<https://github.com/DaehwanKimLab/hisat2.git>)将 Clean data 比

对至 SP3 参考基因组。采用 Samtools 软件(<https://github.com/lh3/samtools>)将 SAM 文件转换为 BAM 文件并重新排序后,利用 Featurecounts 软件(<http://subread.sourceforge.net/>)对获得的每个基因在各个样本中的 reads 计数,采用 TBtools 软件(<https://github.com/CJ-Chen/TBtools>)将 count 值转换为 FPKM 值。基于百迈客云平台(<https://international.biocloud.net/zh/dashboard>)对样本进行相关性分析。抽提鉴定的 LeATG 家族成员基因表达量的 FPKM 值,采用基迪奥云平台(<http://www.omicshare.com/tools/>)绘制基因表达热图,分析 LeATG 家族成员基因的表达水平。

1.10 定量 PCR 检测基因相对表达量

采用 RNAsimple 总 RNA 提取试剂盒(TIANGEN)提取菌株 BIPP21020482 在菌丝转色前后样品的总 RNA,并采用 PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser (Perfect Real Time)试剂盒(TaKaRa)将 RNA 反转录为 cDNA,以上操作方法均严格按照说明书进行。采用 TB Green® Premix Ex Taq™ II (Tli RNaseH Plus)定量试剂盒,在 Biosystems® QuantStudio™ 7 Flex 实时荧光定量 PCR 仪(赛默飞)上检测基因相对表达量,退火温度为 60 °C,循环 40 个。采用 Primer Premier 5 软件设计定量引物并委托生工生物工程(上海)股份有限公司合成,以 β -微管蛋白基因(*tubulin*)为内参基因,引物序列见表 1。基因的相对表达量采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 方法进行计算(Livak & Schmittgen 2001)。

1.11 数据统计

采用 GraphPad Prism 软件进行作图,基于 Student's *t*-test 比较两组之间的差异显著性。两组间以概率值表示(* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$)。

2 结果与分析

2.1 LeATG 家族成员基因的鉴定及基因结构分析

以 NCBI 数据库中下载的各亚家族酿酒酵母自噬相关蛋白序列为参考,与香菇 SP3 的全部蛋白序列进行同源比对,共鉴定出 29 个 LeATG 家族成员蛋白。转录组 reads 校正基因结构(表 2),该家族成员序列全长介于 595–6 772 bp,

表 1 引物序列

Table 1 Primers sequences

引物名称 Primer	引物序列 Primer sequence (5'→3')	用途 Function
Btu-1	F: CAGTTCACGGCCATGTTCA R: CGACGGTGGCATCCTGGTA	荧光定量 PCR 检测 RT-qPCR
LeATG8-1Q	F: ATCGTATTCCTGTAATCTGCG R: TAGACGAACTGCCCCACA	荧光定量 PCR 检测 RT-qPCR
LeATG27-1Q	F: TGATGGCAGCGACAAT R: TGCACCGAGCACAAAG	荧光定量 PCR 检测 RT-qPCR

表 2 *LeATG* 家族成员基因序列信息Table 2 Gene sequence information of the *LeATG* family members

基因名称 Gene	外显子个数 Number of exons	内含子个数 Number of introns	开放阅读框长度 ORF length/bp	5'端非翻译区长度 Length of the 5'-untranslated region (5'-UTR)/bp	3'端非翻译区长度 Length of the 3'-untranslated region (3'-UTR)/bp	基因全长 Gene length /bp
<i>LeATG1-1</i>	10	9	2 652	213	305	3 152
<i>LeATG2-1</i>	16	15	5 997	140	71	6 772
<i>LeATG2-2</i>	11	17	1 617	1 339	56	2 248
<i>LeATG3-1</i>	7	6	1 116	40	156	1 458
<i>LeATG4-1</i>	5	9	3 405	577	377	3 630
<i>LeATG5-1</i>	4	3	1 101	75	112	1 257
<i>LeATG6-1</i>	6	5	1 455	17	94	1 710
<i>LeATG7-1</i>	10	9	2 127	34	36	2 614
<i>LeATG8-1</i>	5	4	384	122	221	603
<i>LeATG9-1</i>	10	9	2 865	65	208	3 355
<i>LeATG10-1</i>	3	2	636	8	80	741
<i>LeATG11-1</i>	16	15	4 020	63	271	4 803
<i>LeATG12-1</i>	5	4	375	19	76	595
<i>LeATG13-1</i>	3	2	2 877	152	406	3 009
<i>LeATG15-1</i>	5	4	1 584	155	132	1 996
<i>LeATG15-2</i>	3	2	681	332	151	876
<i>LeATG15-3</i>	6	5	1 254	23	136	1 544
<i>LeATG15-4</i>	4	3	1 269	34	333	1 438
<i>LeATG16-1</i>	4	3	822	17	134	1 006
<i>LeATG17-1</i>	9	8	1 449	21	165	1 881
<i>LeATG18-1</i>	7	6	1 275	20	214	1 587
<i>LeATG20-1</i>	8	7	1 728	40	216	2 150
<i>LeATG22-1</i>	8	7	1 674	1	119	2 041
<i>LeATG22-2</i>	14	13	1 608	60	87	2 305
<i>LeATG22-3</i>	19	18	1 617	58	200	2 626
<i>LeATG24-1</i>	8	7	1 401	25	214	1 768
<i>LeATG26-1</i>	19	18	4 425	64	144	5 415
<i>LeATG27-1</i>	5	4	681	204	123	931
<i>LeATG29-1</i>	5	4	1 299	78	88	1 508

其中, *LeATG2-1* 基因长度最长, *LeATG12-1* 基因长度最短。外显子结构分析表明, 6 个家族成员基因 *LeATG4-1*、*LeATG8-1*、*LeATG12-1*、*LeATG15-1*、*LeATG27-1*、*LeATG29-1* 分别包含 5 个外显子, 含有 3、4、8 和 10 个外显子的家族成员均有 3 个。经 ORF finder 预测后发现 29 个家族成员基因的完整开放阅读框长度为

375–5 997 bp, 5'端非翻译区及 3'端非翻译区长度范围分别为 1–1 339 bp 和 36–406 bp。基因序列结构示意图见图 1。

2.2 *LeATG* 家族成员基因的染色体分布

基于香菇 SP3 基因组的 GFF 注释文件, 用 MapGene2Chromosome 软件分析 *LeATG* 家族成员基因在染色体中的位置。28 个 *LeATG* 家族成

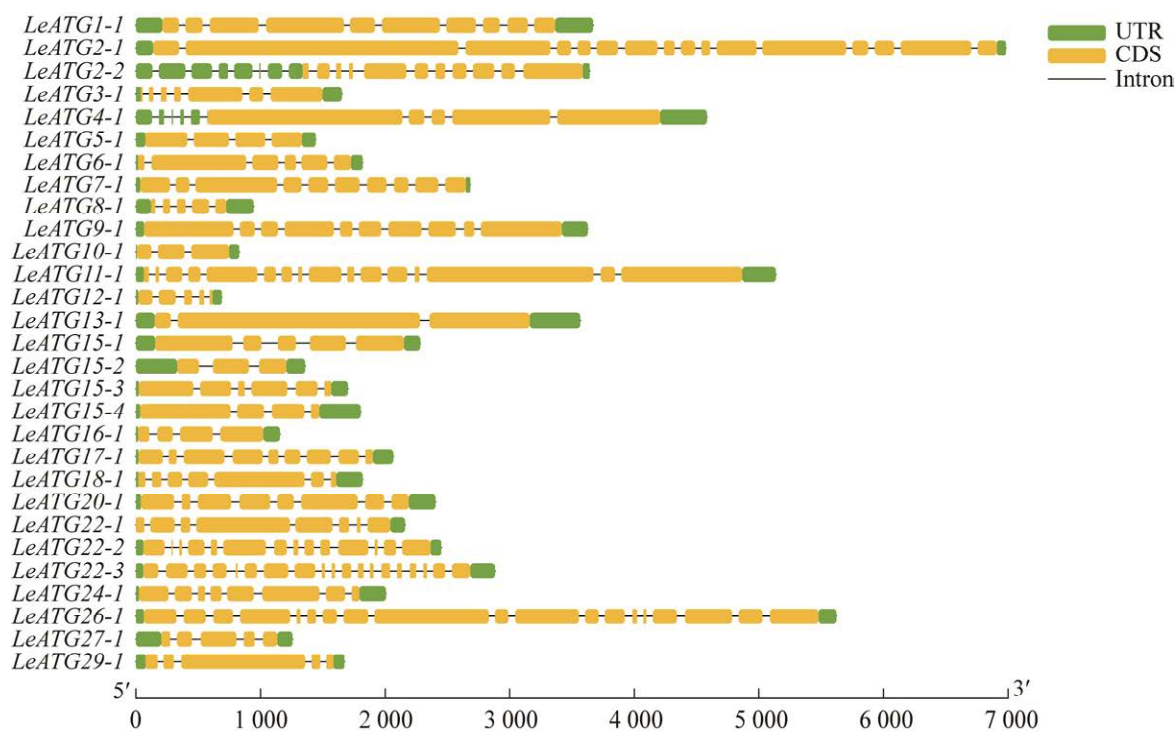


图 1 *LeATG* 家族成员基因序列结构示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the gene structures of *LeATG* family members.

员基因非均匀分布于 9 条染色体, 1 个定位于未组装成染色体的 contig 上, Chr09 未见分布; Chr04、Chr01、Chr03 和 Chr08 分布的基因数量较多, 分别具有 6、5、4 和 4 个基因, 而 Chr06、Chr10、Chr05 和 Chr07 分布的基因数量较少, 分别具有 2、2、1 和 1 个基因(图 2)。亚家族分析显示, 3 个 *LeATG15* 成员分布于 2 条染色体, 其中 *LeATG15-1* 和 *LeATG15-4* 位于 Chr01, *LeATG15-3* 位于 Chr08; 3 个 *LeATG22* 成员分布于 Chr03、Chr04 和 Chr08; 2 个 *LeATG2* 类型成员分布于 Chr01 和 Chr08, 说明同一亚家族成员无染色体区域化集中分布特征。

2.3 *LeATG* 家族成员蛋白的生物信息学分析

采用 ProtParam 等系列在线网站分析 *LeATG* 家族成员蛋白相关特征(表 3), *LeATG* 家族成员蛋白序列长度范围为 127–1 998 aa, 蛋白相对分子量为 14.8–219.7 kDa, 表明该家族成员间存在较大的结构差异。理论等电点范围为 4.27–9.51, 其中 *LeATG1-1*、*LeATG13-1*、*LeATG18-1*、*LeATG22-1*、*LeATG22-2* 和 *LeATG29-1* 蛋白的 PI 值大于 7, 分别为 8.89、9.45、7.58、7.58、

8.31 和 9.51, 均为碱性蛋白。跨膜结构域结果显示, *LeATG9*、*LeATG22* 和 *LeATG27* 亚家族成员均包含跨膜结构, 分别为 4、12 和 1 个, 其余 24 个 *LeATG* 蛋白不含跨膜结构。信号肽结果显示, *LeATG15-2* 和 *LeATG15-4* 分别在第 17–18 位和第 18–19 位氨基酸残基间有信号肽, 其余 27 个 *LeATG* 蛋白均不含信号肽。亚细胞定位结果显示, 有 13 个成员分布在细胞核中、有 6 个成员分布在质膜中、有 5 个成员分布在细胞质中、有 4 个成员分布在细胞外, 还有 1 个成员分布在线粒体中。

2.4 *LeATG* 家族成员的保守结构域分析

利用 InterProScan 数据库和 NCBI 数据库中的 Batch CD-Search 在线网站对香菇 29 个 *LeATG* 的蛋白序列进行保守结构域分析, 结果表明 *LeATG* 蛋白均具有亚家族的保守结构域, Batch CD-Search 的预测结果见图 3。*LeATG1-1* 的 N 末端含激酶结构域; 2 个 *LeATG2* 的 C 端均包含自噬相关蛋白 C 末端结构域, 在细胞质到液泡靶向和自噬中发挥作用; *LeATG3-1* 和 *LeATG10-1* 均具有自噬相关蛋白活性位点结构

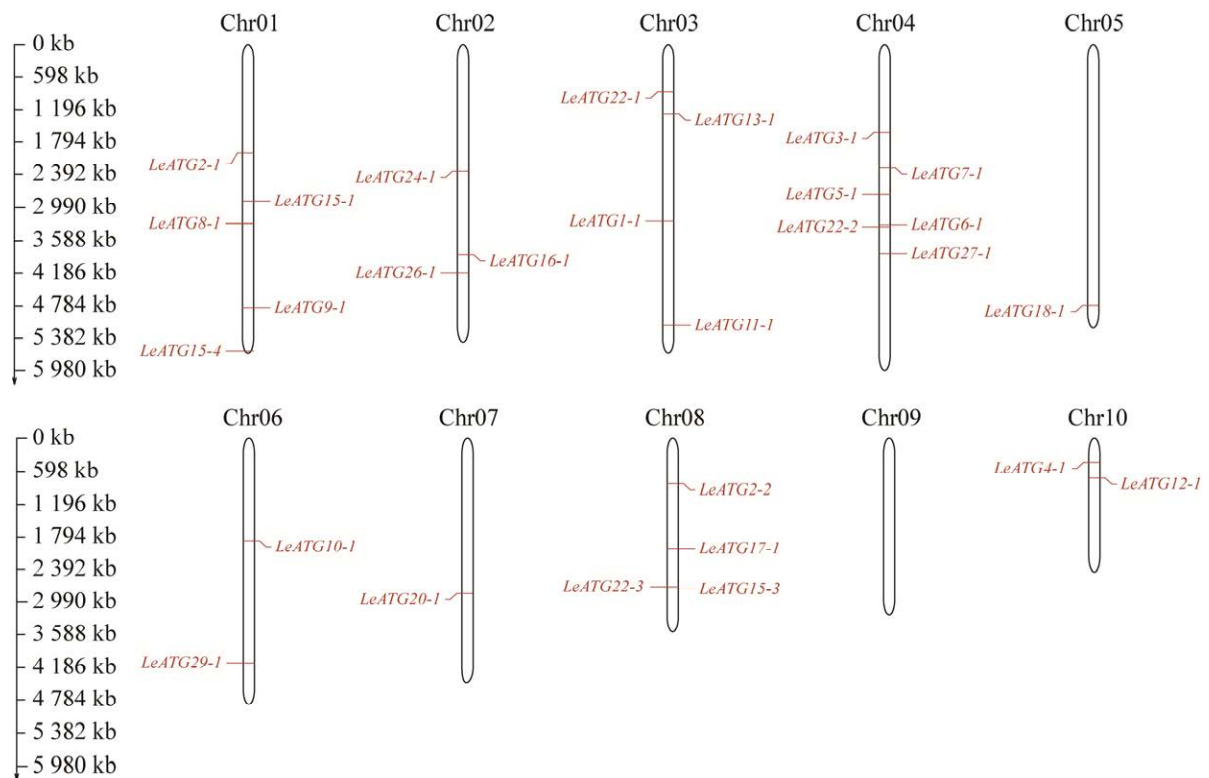


图 2 *LeATG* 家族成员染色体分布情况 红色代表 *LeATG* 家族成员基因

Fig. 2 Chromosomal distribution of the *LeATG* family members. Red color represents the members of the *LeATG* family gene.

域; *LeATG4-1* 具肽酶催化结构域; *LeATG5-1* 含“APG5 结构域”, 参与自噬囊泡形成; *LeATG6-1* 包含 ATG6 卷曲螺旋区和“Apg6 BARA 结构域”, 在自噬中起到重要作用; *LeATG7-1* 具有非典型的 E1 酶结构域; *LeATG8-1* 和 *LeATG12-1* 均包含泛素样(Ubl)结构域; *LeATG9-1*、*ATG13-1*、*ATG16-1* 和 *ATG27-1* 分别属于相应自噬相关蛋白 ATG9、ATG13、ATG16 和 ATG27 超家族; *LeATG11-1* 和 *LeATG17-1* 均包含自噬蛋白 ATG17 样结构域; 4 个 *LeATG15* 均包含脂肪酶催化结构域; *LeATG18-1* 具有 WD40 结构域; *LeATG20-1* 和 *LeATG24-1* 均包含 PX 和 BAR 结构域; 3 个 *LeATG22* 均具有主要促进因子 MFS 结构域; *LeATG26-1* 包含 PH-GRAM1_AGT26 结构域; *LeATG29-1* 具有 ATG29 的 N 端结构域, 可以与 ATG31 相结合。

LeATG8 作为自噬过程中的核心蛋白, 我们对其进行解析。将香菇 *LeATG8* 与酿酒酵母 *Saccharomyces cerevisiae*、双色蜡蘑 *Laccaria bicolor* 和红菇 *Russula earlei* 的 ATG8 蛋白进行

多序列比对, 预测其保守基序(图 4)。所有比对的 N 端及中间区域保守性较高, 而 C 端区域变异较强。其中, 属于“ubiquitin-like (Ubl) domain”的序列在所有物种中均高度保守。保守基序分析显示, 4 条序列均包含 Motif1、Motif2 和 Motif3 这 3 个核心基序。此外, 所有担子菌(香菇、双色蜡蘑和红菇)均含有 Motif4 基序, 而香菇和双色蜡蘑还共同具有特有的 Motif5 基序, 表示二者在 ATG8 蛋白结构上更为接近, 可能反映了功能上的细化。

2.5 *LeATG* 家族成员蛋白的系统进化树分析

为进一步探究香菇内 *LeATG* 家族成员蛋白的进化关系, 采用 NJ 法构建 29 个 *LeATG* 蛋白序列的系统发育树(图 5), 该家族可分为 3 个进化分支, 其中 *LeATG2*、*LeATG5*、*LeATG12*、*LeATG13* 和 *LeATG24* 聚集在 Clade I 分支中; *LeATG4*、*LeATG9*、*LeATG10*、*LeATG17*、*LeATG18*、*LeATG22* 和 *LeATG27* 聚集在 Clade II 分支; 剩余 10 类亚家族聚集在 Clade III 分支, 包含 14 个 *LeATG* 蛋白。值得注意的是, *LeATG2*、

表 3 LeATG 家族成员理化性质

Table 3 Physicochemical properties of LeATG family members

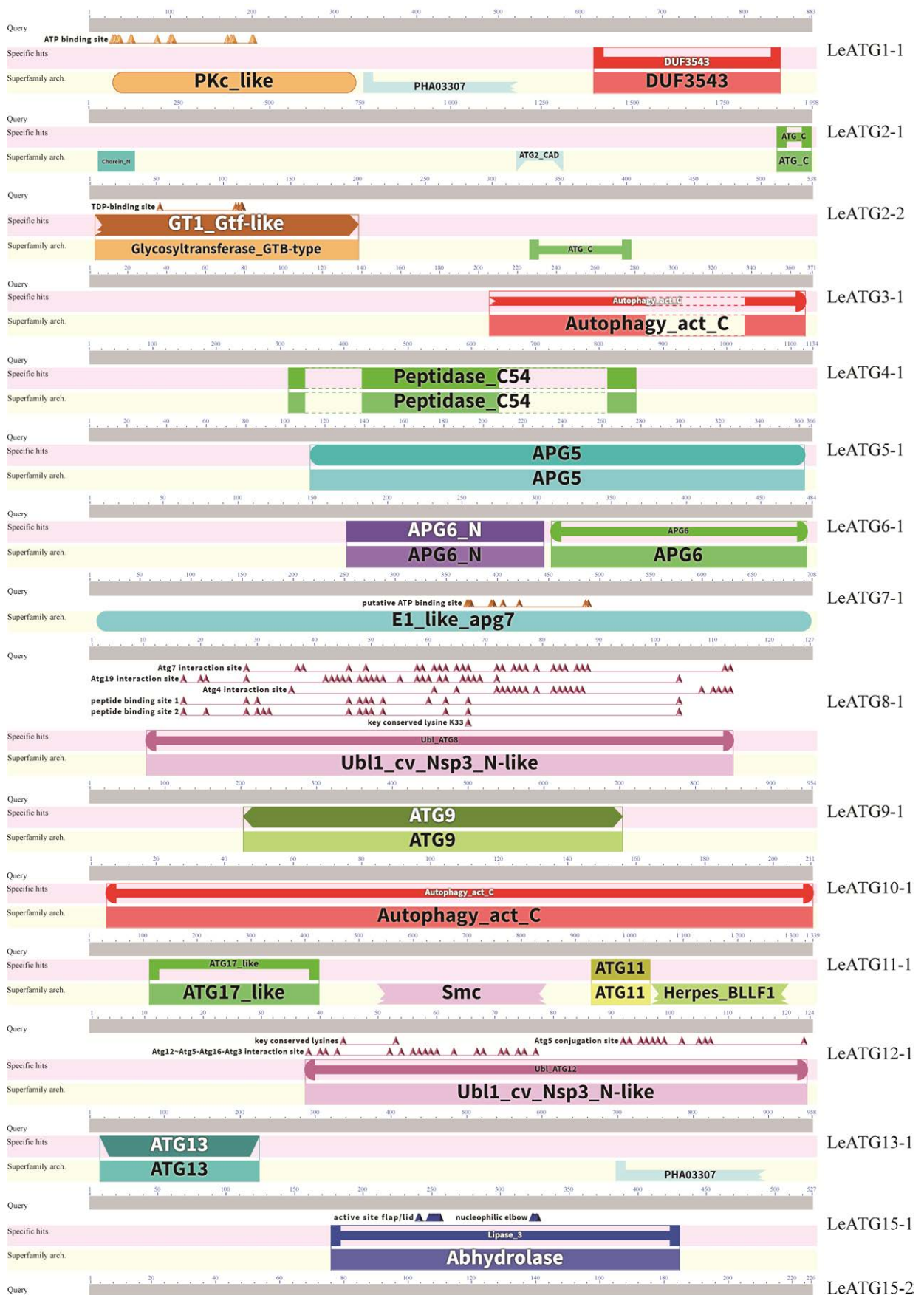
基因名称 Gene	蛋白序列长度 Protein length/aa	分子量 Molecular weight/kDa	等电点 Isoelectric point	跨膜结构个数 Transmembrane domain	信号肽 Signal peptide	亚细胞定位 Subcellular localization
<i>LeATG1-1</i>	883	98.62	8.89	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG2-1</i>	1 998	219.70	5.43	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG2-2</i>	538	58.83	6.99	0	No	细胞质 Cytoplasmic
<i>LeATG3-1</i>	371	40.86	4.62	0	No	细胞质 Cytoplasmic
<i>LeATG4-1</i>	1 134	120.63	6.75	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG5-1</i>	366	40.94	6.46	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG6-1</i>	484	54.24	6.96	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG7-1</i>	708	78.23	5.31	0	No	细胞质 Cytoplasmic
<i>LeATG8-1</i>	127	14.8	5.76	0	No	细胞质 Cytoplasmic
<i>LeATG9-1</i>	954	107.87	6.64	4	No	质膜 Plasma Membrane
<i>LeATG10-1</i>	211	24.11	4.66	0	No	质膜 Plasma Membrane
<i>LeATG11-1</i>	1 339	149.36	6.22	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG12-1</i>	772	86.58	5.89	0	No	线粒体 Mitochondrial
<i>LeATG13-1</i>	958	100.10	9.45	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG15-1</i>	527	58.31	5.46	0	No	细胞外 Extracellular
<i>LeATG15-2</i>	226	24.81	4.76	0	Yes	细胞外 Extracellular
<i>LeATG15-3</i>	417	46.10	4.88	0	No	细胞外 Extracellular
<i>LeATG15-4</i>	422	46.67	5.55	0	Yes	细胞外 Extracellular
<i>LeATG16-1</i>	273	30.71	5.45	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG17-1</i>	482	54.93	4.56	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG18-1</i>	424	45.62	7.58	0	No	质膜 Plasma membrane
<i>LeATG20-1</i>	575	64.49	5.99	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG22-1</i>	557	61.63	7.58	12	No	质膜 Plasma membrane
<i>LeATG22-2</i>	535	59.72	8.31	12	No	质膜 Plasma membrane
<i>LeATG22-3</i>	538	59.94	5.91	12	No	质膜 Plasma membrane
<i>LeATG24-1</i>	466	53.03	5.41	0	No	细胞质 Cytoplasmic
<i>LeATG26-1</i>	1 474	162.88	6.39	0	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG27-1</i>	226	24.59	4.27	1	No	细胞核 Nuclear
<i>LeATG29-1</i>	432	46.46	9.51	0	No	细胞核 Nuclear

LeATG15 和 LeATG22 为多拷贝蛋白亚家族, 呈现差异化进化模式, 其中 4 个 LeATG15 家族成员亲缘关系较近, 在 Clade III 内形成高支持度的小分支, 置信度在 98 以上; 2 个 LeATG2 和 3 个 LeATG22 家族成员虽分别同属 Clade I 和 Clade II 分支, 却分散于不同亚支, 表明同一亚家族的蛋白结构可能存在显著差异。

2.6 LeATG 家族成员基因在菌丝转色过程中的表达模式

采用百迈客云平台对未转色菌丝和转色菌

丝样品获得的 FPKM 值进行相关性分析(图 6A), 组内样品的相关性在 0.923–0.965 之间, 说明样品组内相关性较强, 重复性较好; 组间样品的相关性在 0.673–0.87 之间, 表明两组之间差异较大, 为后续探索样品间的差异性提供数据支撑。抽提 *LeATG* 家族成员基因在菌丝转色前后 FPKM 值, 分析其表达情况(图 6B, 6C), 29 个家族成员在两组样品中的表达模式不同, 其中 22 个基因无显著差异; *LeATG22-3* 和 *LeATG27-1* 基因在菌丝转色前高表达, 表达量分别是菌丝未



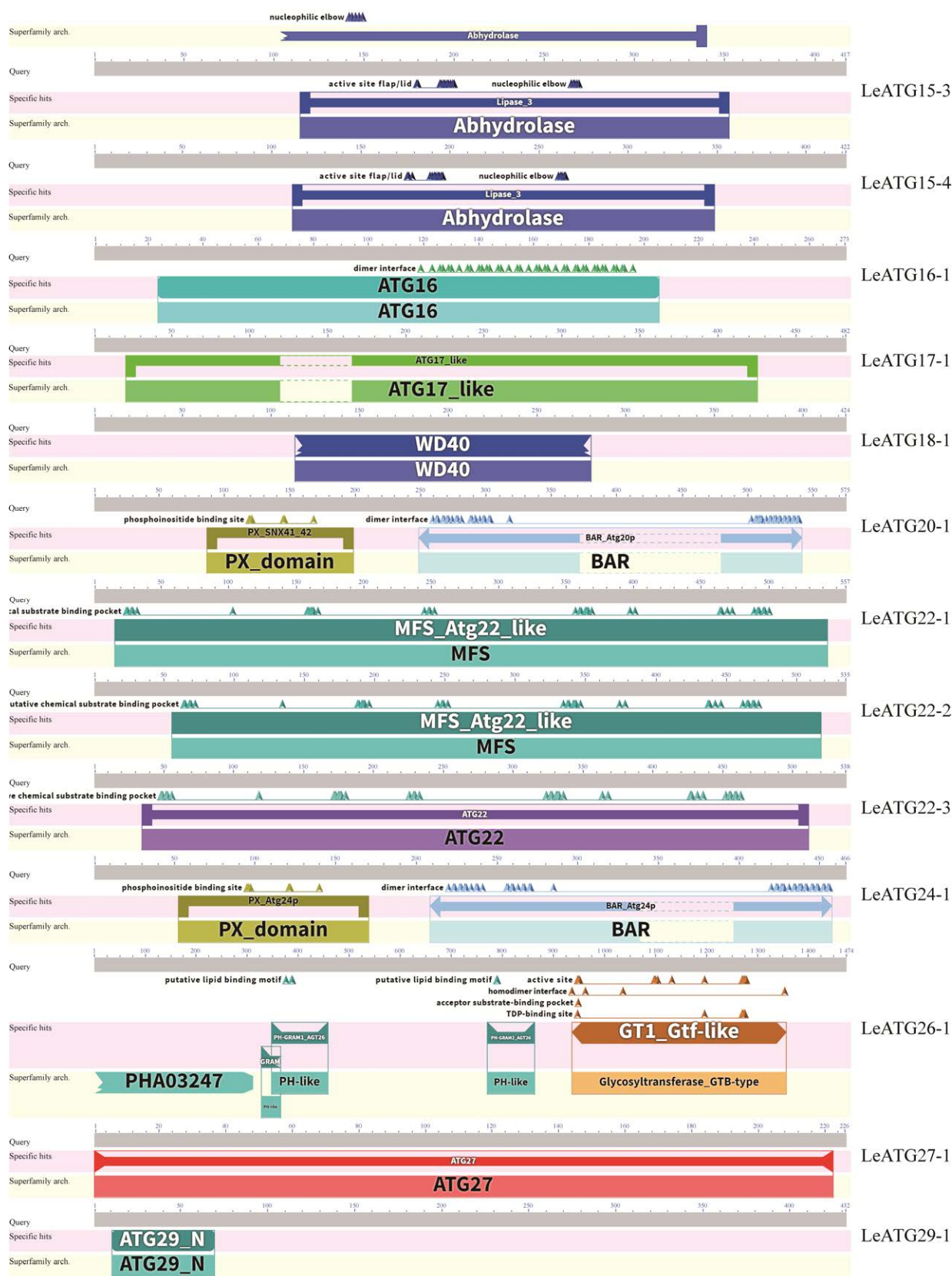


图 3 LeATG 家族保守结构域预测
Fig. 3 Prediction of conserved domains in the LeATG family.

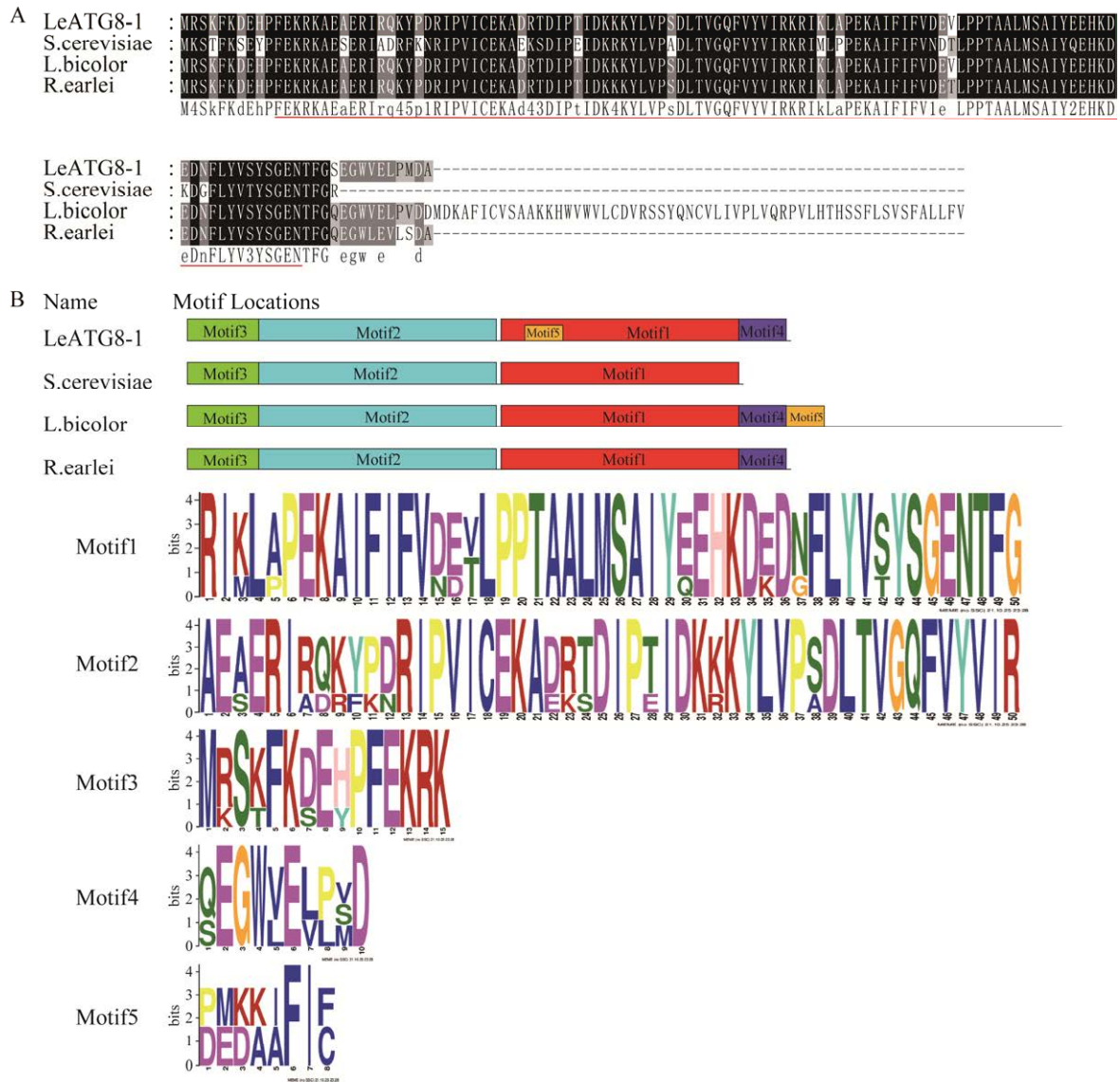


图 4 香菇与其他真菌 *ATG8* 蛋白的多序列比对与保守基序分析 **A**: 香菇与其他真菌 *ATG8* 蛋白的多序列比对, 碱基的背景色越深代表该位点的保守性越高, 下划线所示为 ubiquitin-like (Ubl) domain 的保守结构域, *S.cerevisiae*: *Saccharomyces cerevisiae*, *L.bicolor*: *Laccaria bicolor*, *R.earlei*: *Russula earlei*; **B**: 香菇与其他真菌 *ATG8* 蛋白的保守基序分析

Fig. 4 Multiple sequence alignment and conserved motif analysis of *ATG8* proteins in *Lentinula edodes* and other fungi. **A**: Multisequence alignment of *ATG8* protein in *L. edodes* and other fungi; Sequence similarity is graded from light grey (low similarity) to black (highest similarity); Underlined ones indicate the conservative domains of ubiquitin-like (Ubl) domains; *S.cerevisiae*: *Saccharomyces cerevisiae*; *L.bicolor*: *Laccaria bicolor*; *R.earlei*: *Russula earlei*; **B**: Conserved motif analysis of *ATG8* protein in *L. edodes* and other fungi.

转色样品的 13.46 倍和 43.03 倍; *LeATG7-1*、*LeATG8-1*、*LeATG15-1*、*LeATG15-3* 和 *LeATG29-1* 在菌丝转色后高表达, 相比于未转色样品表达量分别提高了 47.02%、58.09%、57.94%、320.27%和 34.72%, 且 *LeATG15-3* 差异最显著。推测以上 7 个基因可能参与调控菌丝的转

色过程。此外, 选取在菌丝转色前高表达的 *LeATG27-1* 基因与在菌丝转色后高表达的 *LeATG8-1* 基因进行了 RT-qPCR 验证(图 6C), 二者的表达趋势与转录组数据分析结果一致, 从而证实了本研究转录组数据的可靠性, 可用于后续深入分析。

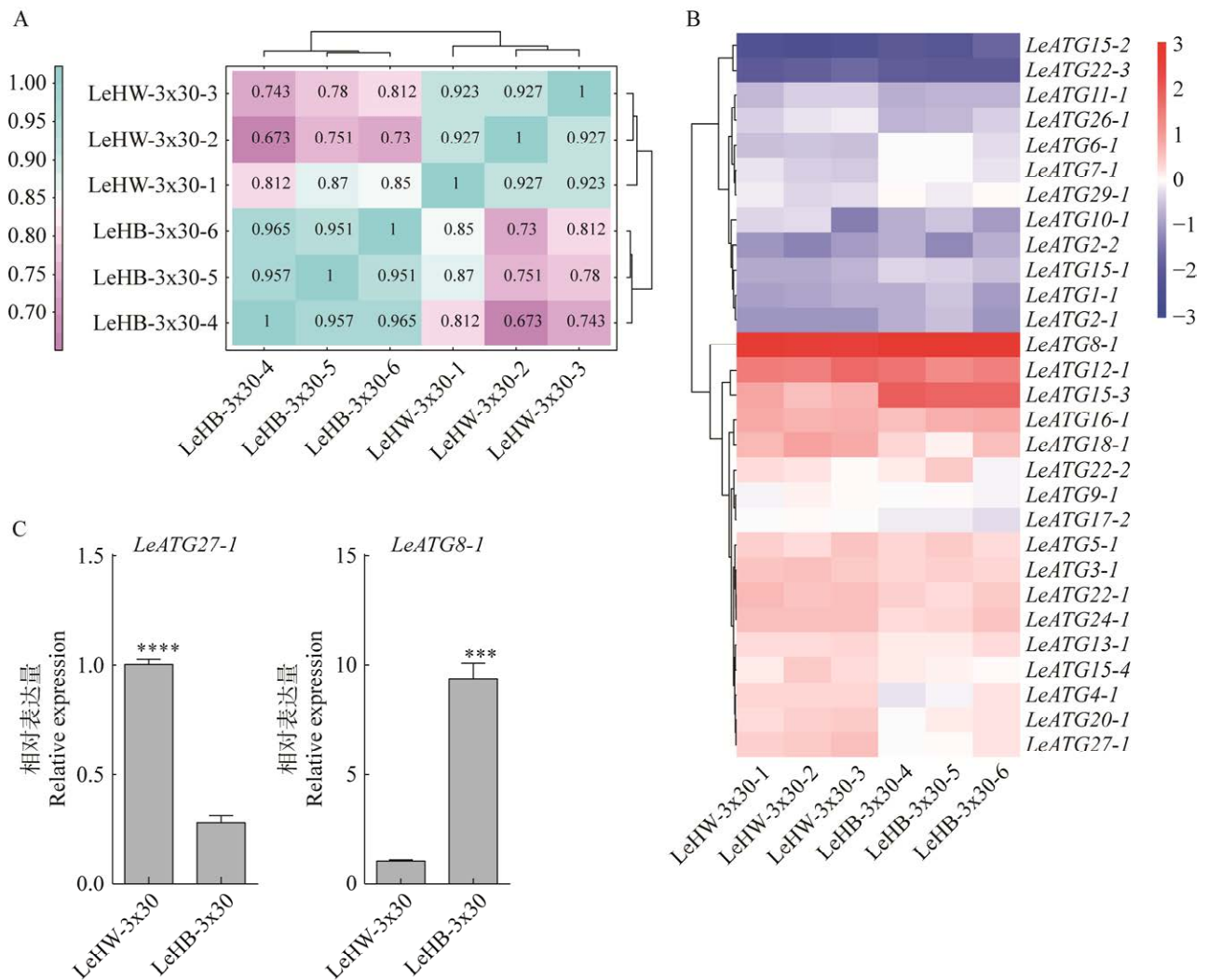


图 6 *LeATG* 家族成员基因的转录组分析结果 A: 相关性分析图; B: *LeATG* 家族基因的转录组表达量热图; C: *LeATG* 家族中部分差异表达基因的柱状图; LeHW-3×30: BIPP21020482 未转色菌丝; LeHB-3×30: BIPP21020482 转色菌丝; ***和****分别表示在 $P<0.001$ 、 $P<0.0001$ 水平上差异显著($n=3$)

Fig. 6 Transcriptomic analysis of *LeATG* family genes. A: Correlation analysis plot; B: Heatmap of transcriptomic expression levels of *LeATG* family genes; C: Bar chart of some differentially expressed genes (DEGs) within the *LeATG* family. LeHW-3×30: Uncoloured mycelia of BIPP21020482; LeHB-3×30: Coloured mycelia of BIPP21020482. ***and **** represent significance at $P<0.001$ and $P<0.0001$, respectively ($n=3$).

菌丝转色是香菇生长发育过程中特有的关键生理环节,也是由其营养生长转向为子实体发育的重要标志(Hong *et al.* 2020)。该过程是指白色菌丝长满菌棒表面后,在适宜的环境条件下,气生菌丝和瘤状物发生细胞死亡,同时伴随着色素的合成与分泌,最终在菌棒表面形成一层棕褐色菌膜(刘阳 2025)。菌丝转色在保护菌丝、内部支撑和催蕾促菇等方面起到重要作用(王贺祥和刘庆洪 2014)。Sano *et al.* (2009)研究指出香菇

转色是色素及醌类物质积累的过程,本团队前期研究发现在转色后的菌丝超微结构中存在 4 种类黑素体和自噬体类似结构,推测细胞自噬可能参与黑素体形成,黑色素以黑素体的形式在细胞内运输并积累,最终导致菌丝转色发生(Gao *et al.* 2019; Yan *et al.* 2020)。多项研究表明自噬相关基因与蛋白在香菇菌丝转色过程中发挥重要调控作用。Tang *et al.* (2022)通过蛋白质组学和代谢组学分析发现,在菌丝转色样品中自噬相

关的蛋白质(RPD3、TOR1、VAC8、VPS1 和 VPS27)表达显著上调。Yan *et al.* (2023)通过外源 H₂O₂ 诱导菌丝氧化应激实验证实高渗透压甘油蛋白 LeHOG1 的活化/磷酸化和自噬相关蛋白 LeATG8 的表达协同调节 ROS 诱导的自噬过程,进而参与调控香菇的老化和转色;此外,荧光定量 PCR 和 western blot 分析结果显示转色菌丝中 ATG8 基因和蛋白表达水平均显著高于未转色菌丝,进一步证实 ATG8 在香菇菌丝转色过程中的关键作用(房丽丽等 2017; 管婉等 2022a, 2022b)。本研究通过对菌丝转色前后的转录组分析发现,多数自噬相关基因表达稳定,可能主要维持细胞内基本的自噬过程;7 个基因呈现差异表达模式,其中 *LeATG22-3* 和 *LeATG27-1* 基因在菌丝转色前表达较高,*LeATG7-1*、*LeATG8-1*、*LeATG15-1*、*LeATG15-3* 和 *LeATG29-1* 则在菌丝转色后显著上调。推测以上 7 个自噬相关基因可能共同调控菌丝的转色过程。*ATG7* 基因编码 E1 样泛素激活酶,参与 ATG8 和 ATG12 的共价结合过程,Yu *et al.* (2022)敲除稻绿核菌中的 *UvAtg7* 基因后会导致自噬降解受阻,菌丝生长变慢,气生菌丝稀疏,分生孢子数量减少,但回补 *UvAtg7* 基因后菌丝表型恢复;*ATG8* 基因编码的家族蛋白是自噬过程的关键参与者,其不仅与磷脂酰乙醇胺(PE)结合定位于自噬体膜上,参与调控自噬发生的各个环节(Bu *et al.* 2020),还能应用于自噬体标记和细胞自噬程度评价研究(赵修明等 2021),在黄曲霉中,*ATG8* 基因缺失会导致菌丝生长和分生孢子形成显著减少(Geng *et al.* 2024); Yu *et al.* (2023)敲除荔枝霜疫霉中的 *PLAtg8* 基因后,菌落生长速率、孢子囊数量和游动孢子释放率显著降低;*ATG15* 是一种脂酶,参与自噬体降解,赫可伟等(2021)沉默拟轮枝镰孢的 *Atg15* 基因后,孢子的萌发率和菌丝生长速度明显受到抑制。综上所述表明,自噬相关基因 *ATG7*、*ATG8* 及 *ATG15* 在多种真菌的菌丝生长、发育、细胞分化和次生代谢中发挥了关键作用,而在本研究中,属于这 3 类基因中的 4 个同源基因在香菇菌丝转色后表达显著上调,该结果进一步说明其可能共同参与调控菌丝转色过程,但其具体的功能

机制还需进一步深入研究。

本研究对香菇 29 个 LeATG 家族成员进行了系统性分析,发现 LeATG15 为多蛋白亚家族。进一步对该亚家族 4 个成员的分析表明,其亚细胞定位与表达模式存在显著差异。*ATG15* 是一种液泡磷脂酶,对于细胞质至液泡靶向(Cvt)体和自噬体的降解至关重要(Watanabe *et al.* 2023; Watanabe & Suzuki 2024)。Epple *et al.* (2001)和 Marquardt *et al.* (2023)通过构建带有荧光标记的酿酒酵母突变株证实 *ATG15* 位于液泡,这与本研究基于香菇的预测结果在细胞外存在差异。我们推测 *ATG15* 不属于自噬过程中的核心蛋白(Suzuki *et al.* 2017),其在不同物种间可能存在功能分化,从而导致亚细胞定位的差异。转录组数据显示 *LeATG15-1* 和 *LeATG15-3* 基因在菌丝转色后表达量显著上升,而 *LeATG15-2* 和 *LeATG15-4* 基因在转色前后表达均无显著差异(图 7A)。为探索其表达差异的潜在机制,我们开展了序列比对分析,结果显示 4 个 LeATG15 成员在核酸水平的一致性为 42.27%,在氨基酸水平上的一致性为 44.97%,表明该家族成员间序列差异较大,推测其结构差异可能是导致表达模式不同的主要原因。蛋白多序列比对进一步发现(图 7B),这些 LeATG15 蛋白的 C 端保守性较高,而 N 端具有较强的变异性。保守基序分析表明(图 7C),4 个成员共包含 4 个共有的保守 Motif 基序(Motif1、Motif2、Motif3、Motif4),且均靠近 C 端。值得注意的是,除 *LeATG15-2* 外,其余 3 个成员均含有 Motif5,据此推测 *LeATG15-2* 基因在转色前后表达量较低且无显著变化,可能与缺乏 Motif5 基序有关。而 *LeATG15-4* 基因在转色过程中表达未发生明显变化,是否也与其结构特征相关还需进一步的实验验证。本研究结果与植物中自噬相关基因的研究相似,Wang *et al.* (2024)通过对茄子全基因数据分析,共鉴定到 7 个 *SmATG8* 基因,其氨基酸序列长度介于 118–166 aa 之间,当受到低温、高温及盐胁迫等非生物胁迫时,不同的 *SmATG8* 基因会表现出明显的表达差异。本研究结果进一步支持自噬相关基因家族在进化过程中可能存在功能分化现

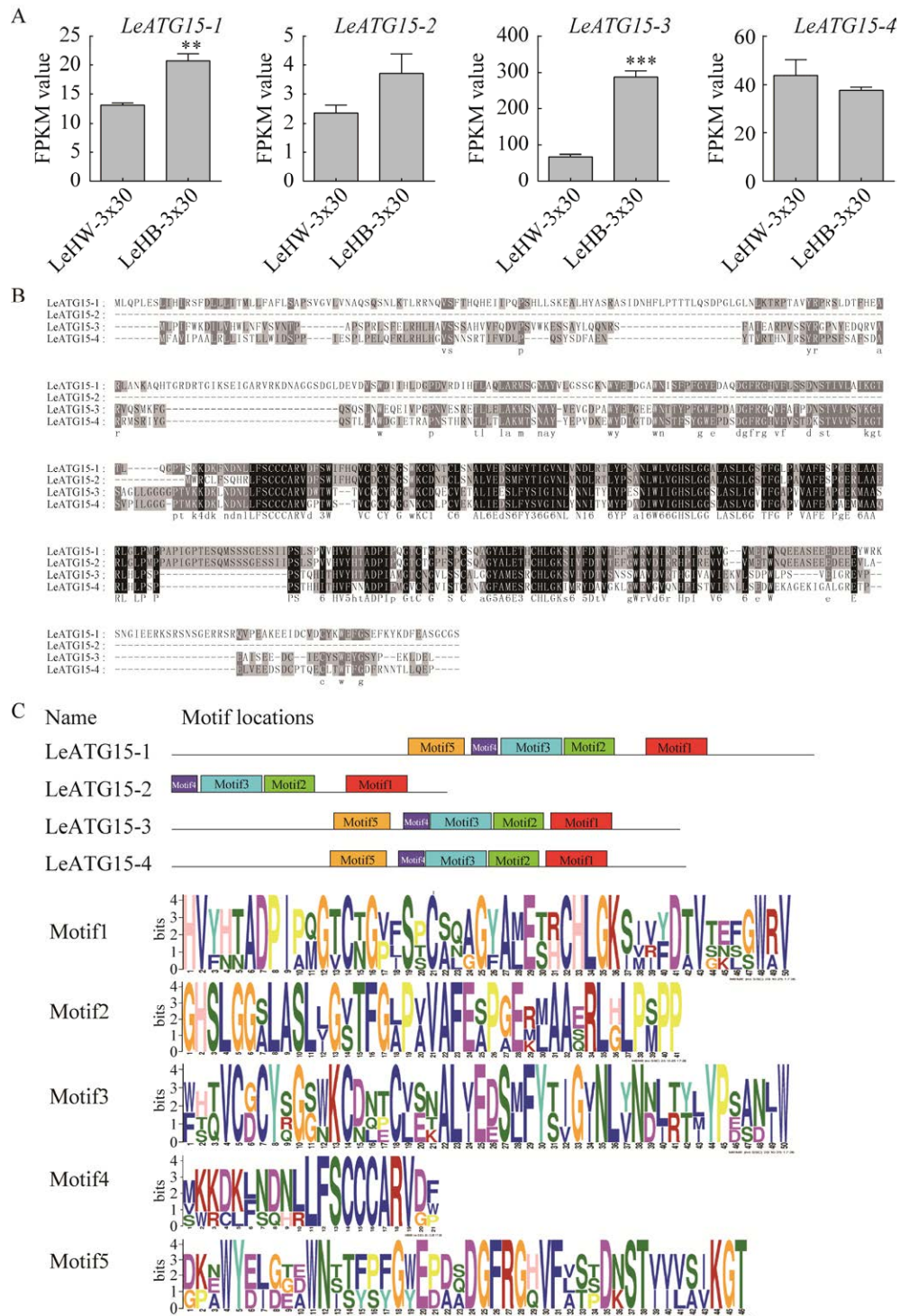


图 7 *LeATG15* 家族成员的表达分析及保守结构分析 A: *LeATG15* 基因的差异表达柱状图, LeHW-3×30: BIPP21020482 未转色菌丝; LeHB-3×30: BIPP21020482 转色菌丝, **和***分别表示在 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平上差异显著($n=3$); B: *LeATG15* 的蛋白多序列比对图, 碱基的背景色越深代表该位点的保守性越高; C: *LeATG15* 的保守基序分析图

Fig. 7 Expression analysis and conserved structure analysis of *LeATG15* family members. A: Bar chart of differential expression of the *LeATG15* gene, LeHW-3×30: Uncoloured mycelia of BIPP21020482; LeHB-3×30: Coloured mycelia of BIPP21020482; **and *** represent significance at $P<0.01$ and $P<0.001$, respectively ($n=3$). B: Multiple sequence alignment of *LeATG15* protein; Sequence similarity is graded from light grey (low similarity) to black (highest similarity). C: Conserved motif analysis of *LeATG15*.

象,后续研究可通过基因功能验证实验进一步深入探索。

作者贡献

胡梦佳: 试验、图表制作、数据分析及论文撰写; 高琪: 提供实验材料、论文构思与实验指导; 范阳阳: 数据统计及分析; 严冬: 论文构思及指导; 王守现: 试验指导; 刘宇: 论文指导; 宗宪春: 论文审核; 刘媛媛: 论文构思、实验指导、论文指导和修改。

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]

- Bozhkov PV, 2018. Plant autophagy: mechanisms and functions. *Journal of Experimental Botany*, 69(6): 1281-1285
- Bu F, Yang M, Guo X, Huang W, Chen L, 2020. Multiple functions of ATG8 family proteins in plant autophagy. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 8: 466
- Epple UD, Suriapranata I, Eskelinen EL, Thumm M, 2001. Aut5/Cvt17p, a putative lipase essential for disintegration of autophagic bodies inside the vacuole. *Journal of Bacteriology*, 183(20): 5942-5955
- Fang LL, Yang L, Li CX, Liu QH, 2017. Research on color-turning changes of Atg8 protein expression in *Lentinula edodes*. *Edible Fungi of China*, 36(3): 44-49 (in Chinese)
- Gao Q, Yan D, Wang D, Gao S, Zhao S, Wang S, Liu Y, 2019. Variations in nuclear number and size in vegetative hyphae of the edible mushroom *Lentinula edodes*. *Frontiers in Microbiology*, 10: 1987
- Geng Q, Hu J, Xu P, Sun T, Qiu H, Wang S, Song F, Shen L, Li Y, Liu M, Peng X, Tian J, Yang K, 2024. The autophagy-related protein ATG8 orchestrates asexual development and AFB1 biosynthesis in *Aspergillus flavus*. *Journal of Fungi*, 10(5): 349
- Gu L, Gao Q, Yan D, Song S, Wang SX, Liu Y, Zong XC, Fang YY, 2025. Research status of edible fungi breeding in China. *Vegetables*, 43(6): 27-42 (in Chinese)
- Guan W, Chu T, Bao DP, Huang TY, Zhang J, Huang WH, Li FH, Tang LH, 2022a. Effects of light on reactive oxygen species content and autophagy at brown mycelium film formation stage in *Lentinula edodes*. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 36(9): 1834-1840 (in Chinese)
- Guan W, Chu T, Bao DP, Zhang J, Li FH, Tang LH, 2022b. Effects of reactive oxygen species and autophagy characteristics of *Lentinula edodes* during postripeness of mycelia. *Mycosystema*, 41(1): 88-97 (in Chinese)
- He KW, Chen JF, Zhou ZJ, Wu JY, 2021. *Fusarium verticillioides* resistant maize inbred line development using host-induced gene silencing technology. *Scientia Agricultura Sinica*, 54(9): 1835-1846 (in Chinese)
- Hong CP, Moon S, Yoo SI, Noh JH, Ko HG, Kim HA, Ro HS, Cho H, Chung JW, Lee HY, Ryu H, 2020. Functional analysis of a novel *ABL (Abnormal Browning Related to Light)* gene in mycelial brown film formation of *Lentinula edodes*. *Journal of Fungi*, 6(4): 272
- Hu JP, Chen Q, 2025. Key technologies for the preparation of *Lentinula edodes* artificial bed-log and the controlled-temperature cultivation of mycelium. *Edible Fungi of China*, 44(3): 49-58 (in Chinese)
- Huang S, Zeng ZZ, Yin LF, Yin WX, Luo CX, 2025. Study on the biological functions of the autophagy-related gene *MfATG1* in *Monilinia fructicola*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 55(2): 225-236 (in Chinese)
- Kanayama M, Shinohara ML, 2016. Roles of autophagy and autophagy-related proteins in antifungal immunity. *Frontiers in Immunology*, 7: 47
- Katz MJ, Rodríguez F, Evangelisti F, Borrat AG, Perez-Pandolfo S, Peters T, Sommario N, Boccaccio GL, Melani M, Wappner P, 2025. Autophagy controls differentiation of *Drosophila* blood cells by regulating notch levels in response to nutrient availability. *Nature Communications*, 16(1): 5858
- Kershaw MJ, Talbot NJ, 2009. Genome-wide functional analysis reveals that infection-associated fungal autophagy is necessary for rice blast disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(37): 15967-15972
- Liu W, Du CM, 2021. Research progress on autophagy of plant pathogenic fungi. *Acta Microbiologica Sinica*, 61(11): 3363-3376 (in Chinese)
- Liu XL, Feng J, Sun T, Jiang JL, 2025. Research progress on yeast as a model organism in anti-aging studies. *China Biotechnology*, 45(9): 101-109 (in Chinese)
- Liu Y, 2025. Optimization of the color transformation conditions of *Lentinus edodes* logs and analysis of metabolites during the color transformation period. MS Thesis, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang. 1-99 (in Chinese)
- Livak KJ, Schmittgen TD, 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method. *Methods*, 25(4): 402-408

- Lv W, Wang C, Yang N, Que Y, Talbot NJ, Wang Z, 2017. Genome-wide functional analysis reveals that autophagy is necessary for growth, sporulation, deoxynivalenol production and virulence in *Fusarium graminearum*. *Scientific Reports*, 7(1): 11062
- Ma QQ, Wang YS, Liang K, Han Y, Yi HY, Deng XJ, 2021. Identification of autophagy-related genes in fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Journal of South China Agricultural University*, 42(1): 93-100 (in Chinese)
- Marquardt L, Montino M, Mühe Y, Schlotterhose P, Thumm M, 2023. Topology and function of the *S. cerevisiae* autophagy protein Atg15. *Cells*, 12(16): 2056
- Meng PP, Chen QH, Lin YJ, 2017. Functions of autophagy related gene *OsATG7* in rice. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 36(2): 1-7 (in Chinese)
- Meng Y, Shen X, Liu X, Ma Q, Guo S, Zhang H, Li Y, 2025. Effects of different shiitake mushroom (*Lentinula edodes*) cut shapes on the physicochemical properties and nutrients of shiitake mushroom soup during boiling process. *International Journal of Gastronomy and Food Science*, 41: 101226
- Ren S, Xie C, Liu H, Li L, Han X, Chen W, 2025. Recent advances in the extraction technology and bioactivity of lentinan. *Journal of Functional Foods*, 125: 106680
- Ren YE, Wu GQ, Wei M, 2025. Functions and mechanisms of autophagy-related genes in plant responses to adversity stresses. *Chinese Journal of Biotechnology*, 41(2): 510-529 (in Chinese)
- Sano H, Kaneko S, Sakamoto Y, Sato T, Shishido K, 2009. The basidiomycetous mushroom *Lentinula edodes* white collar-2 homolog PHRB, a partner of putative blue-light photoreceptor PHRA, binds to a specific site in the promoter region of the *L. edodes* tyrosinase gene. *Fungal Genetics and Biology*, 46(4): 333-341
- Sheng R, Qin ZH, 2019. History and current status of autophagy research. *Autophagy: biology and diseases: basic science*. Springer, Singapore. 1-727
- Suzuki H, Osawa T, Fujioka Y, Noda NN, 2017. Structural biology of the core autophagy machinery. *Current Opinion in Structural Biology*, 43: 10-17
- Takeshige K, Baba M, Tsuboi S, Noda T, Ohsumi Y, 1992. Autophagy in yeast demonstrated with proteinase-deficient mutants and conditions for its induction. *Journal of Cell Biology*, 119(2): 301-311
- Tang L, Chu T, Shang J, Yang R, Song C, Bao D, Tan Q, Jian H, 2022. Oxidative stress and autophagy are important processes in post ripeness and brown film formation in mycelium of *Lentinula edodes*. *Frontiers in Microbiology*, 13: 811673
- Wang H, Li YR, Li K, Lu Y, Zou DF, Ou JH, Miao SY, Wang LF, Song W, 2019. Dynamic change of autophagy in mouse spermatogenesis identified by RNA-Seq. *Basic & Clinical Medicine*, 39(5): 663-667 (in Chinese)
- Wang HX, Liu QH, 2014. *Cultivation of edible fungi*. 2nd ed. China Agricultural University Press, Beijing. 1-306 (in Chinese)
- Wang Y, Ban Q, Liu T, Zhou L, Wu Y, Cui Q, 2024. Genome-wide identification and expression analysis of autophagy-related genes in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Scientia Horticulturae*, 330: 113085
- Wang Y, Li B, Shao Y, Chen H, Gong M, Zhang R, Liu Y, Chen W, Li N, Zou G, 2025. Multilayered regulation of autophagy-related protein kinase in *Cordyceps militaris*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 311: 143523
- Watanabe Y, Iwasaki Y, Sasaki K, Motono C, Imai K, Suzuki K, 2023. Atg15 is a vacuolar phospholipase that disintegrates organelle membranes. *Cell Reports*, 42(12): 113567
- Watanabe Y, Suzuki K, 2024. The activation mechanism of Atg15, a vacuolar phospholipase required for the disintegration of organelle membranes. *Autophagy*, 20(8): 1899-1900
- 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
- Yan D, Fan Y, Song S, Guo Y, Liu Y, Xu X, Liu F, Gao Q, Wang S, 2023. HOG1 mitogen-activated protein kinase pathway-related autophagy induced by H₂O₂ in *Lentinula edodes* mycelia. *Journal of Fungi*, 9(4): 413
- Yan D, Liu Y, Rong C, Song S, Zhao S, Qin L, Wang S, Gao Q, 2020. Characterization of brown film formed by *Lentinula edodes*. *Fungal Biology*, 124(2): 135-143
- Yang XD, Yan D, Cui XJ, Hua W, Deng YW, Chen YQ, Cui HJ, 2025. The autophagy-related gene *ATG8* regulates the chronological lifespan of yeast cells. *Microbiology China*, 52(1): 363-372 (in Chinese)
- Yang Y, Xiang Y, Niu Y, 2021. An overview of the molecular mechanisms and functions of autophagic pathways in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 16(12): 1977527
- Young PG, Passalacqua MJ, Chappell K, Llinas RJ, Bartel B, 2019. A facile forward-genetic screen for *Arabidopsis* autophagy mutants reveals twenty-one loss-of-function mutations disrupting six *ATG* genes. *Autophagy*, 15(6): 941-959
- Yu G, Li W, Yang C, Zhang X, Luo M, Chen T, Wang X, Wang R, Chen Q, 2023. PIAtg8-mediated autophagy regulates vegetative growth, sporangial cleavage, and pathogenesis in *Peronophythora litchii*. *Microbiology*

Spectrum, 12(1): e03531-23

- Yu J, He X, Xu C, Yu M, Song T, Cao H, Pan X, Qi Z, Du Y, Zhang R, Liang D, Liu Y, 2022. Autophagy-related protein UvAtg7 contributes to mycelial growth, virulence, asexual reproduction and cell stress response in rice false smut fungus *Ustilaginoidea virens*. *Fungal Genetics and Biology*, 159: 103668
- Zhao XM, Min DD, Zhang XH, Li FJ, Li XA, 2021. Research progress of autophagy and its regulation on the stress response and senescence of fruits and vegetables. *Plant Physiology Journal*, 57(10): 1871-1878 (in Chinese)
- Zheng ZG, Zhang PH, 2016. Advances in the molecular mechanism of autophagy formation. *Chinese Journal of Cell Biology*, 38(12): 1541-1548 (in Chinese)

[附中文参考文献]

- 房丽丽, 杨丽, 李翠新, 刘庆洪, 2017. 香菇转色前后 Atg8 表达的变化规律研究. *中国食用菌*, 36(3): 44-49
- 谷莉, 高琪, 严冬, 宋爽, 王守现, 刘宇, 宗宪春, 范阳, 2025. 我国食用菌育种研究现状. *蔬菜*, 43(6): 27-42
- 管婉, 储婷, 鲍大鹏, 黄天宇, 张建, 黄卫华, 李福后, 唐利华, 2022a. 光照对香菇菌丝后熟转色过程中活性氧代谢及自噬的影响. *核农学报*, 36(9): 1834-1840
- 管婉, 储婷, 鲍大鹏, 张建, 李福后, 唐利华, 2022b. 香菇菌丝后熟转色形成的活性氧作用与自噬特征. *菌物学报*, 41(1): 88-97
- 赫可伟, 陈甲法, 周子键, 吴建宇, 2021. 基于宿主诱导的基因沉默技术创制抗拟轮枝镰孢玉米自交系. *中国农业科学*, 54(9): 1835-1846
- 胡建平, 陈青, 2025. 香菇菌棒制备和菌丝控温培养关键技术. *中国食用菌*, 44(3): 49-58
- 黄松, 曾哲政, 尹良芬, 阴伟晓, 罗朝喜, 2025. 桃褐腐病菌自噬相关基因 *MfATG1* 生物学功能研究. *植物病理学报*, 55(2): 225-236
- 刘伟, 杜春梅, 2021. 植物病原真菌的自噬. *微生物学报*, 61(11): 3363-3376
- 刘晓良, 冯佳, 孙韬, 蒋建兰, 2025. 酵母作为模式生物在抗衰老方面的研究进展. *中国生物工程杂志*, 45(9): 101-109
- 刘阳, 2025. 香菇菌棒转色条件优化及转色期代谢产物分析. 河南科技学院硕士论文, 新乡. 1-99
- 马秋琴, 王禹生, 梁宽, 韩勇, 易辉玉, 邓小娟, 2021. 草地贪夜蛾自噬相关基因的鉴定. *华南农业大学学报*, 42(1): 93-100
- 孟盼盼, 陈秋红, 林拥军, 2017. 水稻自噬相关基因 *OsATG7* 的功能. *华中农业大学学报*, 36(2): 1-7
- 任云儿, 伍国强, 魏明, 2025. 植物自噬相关基因在响应逆境胁迫中的功能和作用机制. *生物工程学报*, 41(2): 510-529
- 王晗, 李怡然, 李凯, 卢艳, 邹定峰, 欧金环, 缪时英, 王琳芳, 宋伟, 2019. 基于转录组测序鉴定自噬在小鼠精子发生过程中的动态变化. *基础医学与临床*, 39(5): 663-667
- 王贺祥, 刘庆洪, 2014. 食用菌栽培学. 第2版. 北京: 中国农业大学出版社. 1-306
- 杨晓迪, 袁頔, 崔晓静, 华伟, 邓雁文, 陈亚芹, 崔红晶, 2025. 自噬相关基因 *ATG8* 在酵母细胞时序性寿命调控中的作用. *微生物学通报*, 52(1): 363-372
- 赵修明, 闵德栋, 张新华, 李富军, 李晓安, 2021. 自噬及其调控果蔬作物胁迫响应及衰老的研究进展. *植物生理学报*, 57(10): 1871-1878
- 郑祖国, 张评许, 2016. 细胞自噬形成机制及其功能研究进展. *中国细胞生物学学报*, 38(12): 1541-1548