木古丽·木哈西,玛依拉·吐尔地别克,吾尔恩·阿合别尔迪,等. 基于转录组测序的新疆伊犁野生阿魏菇子实体发育及多糖合成相关基因的挖掘 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(3): 163−171. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025010085
Muguli MUHAXI, Mayira TURDIBEK, Oren AKHBERDI, et al. Mining of Genes Involved in Fruiting Body Development and Polysaccharide Synthesis of Wild *Pleurotus ferulae* in Yili Xinjiang Based on Transcriptome Sequencing[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(3): 163−171. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025010085

·生物工程·

基于转录组测序的新疆伊犁野生阿魏菇子实体发育及多糖合成相关基因的挖掘

木古丽·木哈西[1,2],玛依拉·吐尔地别克[1,2],吾尔恩·阿合别尔迪[1,2],王广权[2],庞克坚[2,*]
(1.伊犁师范大学资源与生态研究所,新疆伊宁 835000;
2.伊犁师范大学生物科学与技术学院,新疆伊宁 835000)

摘　要: 本研究通过转录组测序及生物信息学分析，探究了伊犁野生阿魏菇（*Pleurotus ferulae*）子实体和菌丝体阶段的基因表达差异，聚焦其子实体发育及多糖生物合成的分子机制。结果显示，在这两个阶段共表达了 6458 个基因，但菌丝体特有基因数量（12218 个）显著高于子实体（1022 个），表明子实体特有基因驱动子实体形态发生和生物活性成分合成。进一步以菌丝体转录组为对照进行比较分析，发现子实体转录组中有 5339 个显著差异表达基因（DEGs）（上调 60 个，下调 5279 个），这些 DEGs 富集于碳水化合物代谢、能量代谢（氧化磷酸化、TCA 循环）及遗传信息处理相关的通路中，揭示子实体发育伴随代谢活性的显著增强。此外，从 73 条 KEGG 通路中定位 9 条多糖合成相关通路，并从中鉴定出 23 个关键酶基因，其主要涉及丙酮酸代谢、淀粉和蔗糖代谢、糖酵解/葡萄糖生成及氨基糖和核苷酸糖代谢等途径，进一步明确了多糖合成的核心代谢节点。本研究首次构建了阿魏菇发育与多糖合成的分子调控框架，为解析其生物活性多糖合成机制、提升栽培效率与食品加工适应性，以及开发分子标记驱动的品质改良技术提供了关键理论依据和基因资源，为功能性食品开发（如多糖类增稠剂、营养强化剂）及食品工业中高附加值菌菇产品的定向培育奠定了分子基础。

关键词: 阿魏菇,转录组,差异分析,发育,多糖合成通路
中图分类号: Q936　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)03−0163−09
DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025010085
本文网刊:

Mining of Genes Involved in Fruiting Body Development and Polysaccharide Synthesis of Wild *Pleurotus ferulae* in Yili Xinjiang Based on Transcriptome Sequencing

Muguli MUHAXI[1,2], Mayira TURDIBEK[1,2], Oren AKHBERDI[1,2], WANG Guangquan[2], PANG Kejian[2,*]
(1.Institute of Resources and Ecology, Yili Normal University, Yining 835000, China;
2.College of Biological Sciences and Technology, Yili Normal University, Yining 835000, China)

Abstract: This study investigated the gene expression differences between the fruiting body and mycelium stages of *Pleurotus ferulae* through transcriptome sequencing and bioinformatics analysis, focusing on the molecular mechanisms underlying fruiting body development and polysaccharide biosynthesis. The results revealed that 6458 genes were co-expressed in both fruiting body and mycelium, while the mycelium exhibited a significantly higher number of unique genes (12218) compared to the fruiting body (1022), suggesting that fruiting body-specific genes predominantly drive morphogenesis and the biosynthesis of bioactive compounds. Further comparative analysis using the mycelium transcriptome as a control identified 5339 significantly differentially expressed genes (DEGs) (60 upregulated, 5279

收稿日期: 2025−01−09
基金项目: 伊犁师范大学资源与生态研究所开放课题重点项目（YLNURE202201）;伊犁哈萨克自治州科技计划项目（YYD2023A08）。
作者简介: 木古丽·木哈西（1980−）,女,博士,副教授,研究方向:资源与应用微生物学,E-mail:muguli@163.com。
*** 通信作者:** 庞克坚（1965−）,男,硕士,高级工程师,研究方向:药学,E-mail:arnebia@126.com。

downregulated) in the fruiting body transcriptome. These DEGs were enriched in pathways related to carbohydrate metabolism, energy metabolism (including oxidative phosphorylation and the TCA cycle), and genetic information processing, revealing a substantial activation of metabolic activity during fruiting body development. Furthermore, 9 polysaccharide biosynthesis-related pathways were pinpointed from 73 KEGG pathways, and 23 key enzyme genes were identified. These genes were primarily associated with pyruvate metabolism, starch and sucrose metabolism, glycolysis/gluconeogenesis, and amino sugar/nucleotide sugar metabolism, thereby delineating core metabolic nodes in polysaccharide biosynthesis. This study pioneered the molecular regulatory framework governing the development and polysaccharide biosynthesis in *Pleurotus ferulae*. It provided critical theoretical foundations and genetic resources for elucidating the synthesis mechanisms of bioactive polysaccharides, enhancing cultivation efficiency and processing adaptability for food applications, and developing molecular marker-driven quality improvement techniques. These findings laid a molecular foundation for functional food development (e.g., polysaccharide-based thickeners and nutritional enhancers) and the targeted breeding of high-value-added mushroom products tailored to the food industry.

Key words: *Pleurotus ferulae*; transcriptome; differential analysis; development; polysaccharide synthesis pathway

药食两用大型真菌是重要的天然产物资源，其所产生的药理活性成分在中药领域发挥着重要作用，而大型真菌的药理活性成分主要经子实体获得。因此，研究药食两用真菌子实体的生长发育机制及次级代谢产物的生物合成途径，具有重要意义。据研究显示，大型真菌子实体的形成是某一信号对子实体发育关键通路中功能基因的刺激和调控，而子实体中药理成分的合成是其合成途径中关键酶基因的表达和调控[1−2]。因此，采用转录组测序对药食两用大型真菌子实体 RNA 进行基因表达量差异分析，可筛选出与子实体发育相关的功能基因和活性物质生物合成关键酶基因，并揭示出各基因的功能和调控机制，为进一步开发利用其活性成分奠定基础[3−4]。

近年大型真菌转录组学研究在发育生物学与合成生物学交叉领域取得突破性进展，重点聚焦两大核心方向：其一，通过多组学技术系统解析子实体形态建成的分子调控网络，如桑黄中 368 个发育阶段特异性基因簇的鉴定揭示了真菌器官分化的遗传编程规律[5]，而棒瑚菌 MAPK 信号通路磷酸化级联反应与菌盖形态发生的剂量效应[6]，则从信号转导层面阐明了环境因子与发育时序的耦合机制；其二，药用活性成分合成通路的精细化解析取得重大突破，猪苓多糖生物合成限速酶基因簇（*HK/TNV/GPI-pgm/MPI*）的定位[7]、蜜环菌 17 个前体代谢基因的时空调控特征[2]，以及灰树花中 8 个长链非编码 RNA 分子开关的发现[8]，共同构建了从基因表达调控到表观遗传修饰的多层次代谢调控模型。这些发现不仅深化了对真菌生命过程的理论认知，更为构建代谢工程菌株和实现药用成分定向生物合成提供了精准的分子操作靶点。然而，现有研究多集中于模式物种或商业化菌株，对濒危珍稀真菌（如新疆特有物种阿魏菇）的分子机制研究严重滞后。阿魏菇（*Pleurotus ferulae*），又名阿魏侧耳，隶属于担子菌纲，伞菌目，口蘑科，侧耳属，通常寄生或腐生于药用植物新疆阿魏（*Ferula sinkiangensis* KM. Shen）腐烂的根茎上，是一种新疆特有的珍稀食、药用菌。其野生种群因栖息地破坏濒临灭绝，且人工栽培面临菌种混乱、菌丝体-子实体转化率低等难题[9]。此外，多糖是阿魏菇的主要活性成分，具有抗氧化、保肝、抗肿瘤等活性，展现了良好的应用潜力[10−12]。但其子实体发育的遗传调控网络尚未阐明，多糖合成途径中限速酶基因的功能注释与调控机制仍属空白，这直接制约了种质资源保护与产业化开发[12]。

因此，本研究采用高通量测序技术，对伊犁野生阿魏菇子实体和菌丝体样本进行全转录组测序，通过差异表达分析，系统挖掘调控子实体形态建成的关键基因模块及多糖生物合成途径的核心酶。这不仅可为解析阿魏菇子实体发育的分子调控网络和多糖合成的代谢途径提供关键理论依据，也可为开发分子标记驱动的品质改良技术提供关键理论依据和基因资源，也将为功能性食品开发（如多糖类增稠剂、营养强化剂）及食品工业中高附加值菌菇产品的定向培育奠定分子基础。

1 材料与方法

1.1 材料与仪器

野生阿魏菇子实体　2024 年 4 月末野外采集获得（E82°06'38″、N43°44'33″，海拔 1157~1161 m）（图 1A），伊犁师范大学生物科学与技术学院生物科学教研室鉴定为口蘑科大型真菌阿魏菇（*Pleurotus ferulae*）的新鲜子实体；RNAiso Plus（Trizol）　日本 TaKaRa 公司；焦碳酸二乙酯（Diethyl pyrocarbonate, DEPC）　鼎国生物；葡萄糖、蛋白胨、KH_2PO_4、琼脂、无水乙醇、三氯甲烷、正丁醇等　均为国产分析纯；阿魏菇菌丝体培养基配方　马铃薯 200 g/L，葡萄糖

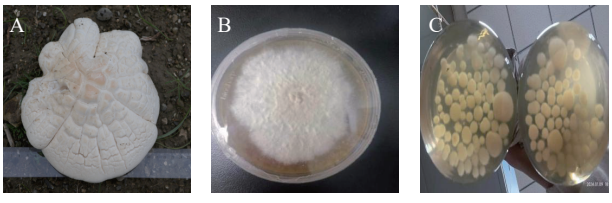


图 1　实验材料

Fig.1　Experimental materials

注：（A）伊犁野生阿魏菇子实体，（B）菌丝体纯培养物，（C）液体发酵培养菌丝体。

20 g/L，蛋白胨 4 g/L，KH_2PO_4 1 g/L，琼脂 20 g /L（固体培养基），于 121 ℃ 灭菌 30 min 备用。

YXQ-LS-75SII 立式压力蒸汽灭菌器　上海博讯实业有限公司；GHP-9050 隔水电热恒温培养箱　上海艾牧生物科技有限公司；JJ-CJ-2FDJJ-CJ-2FD 超净工作台　苏州净化；TP-213 电子天平　北京赛多利斯仪器系统有限公司；ZWY-2102C 恒温培养振荡器　上海智城分析仪器制造有限公司；HH-S1 数显恒温水浴锅　金坛市医疗仪器厂；RP52-59 旋转蒸发仪　上海亚荣生化仪厂；LGJ-12A 冷冻干燥机　北京四环科学仪器厂。

1.2　实验方法

1.2.1　样品处理　采用无菌刀片切取 1 g 子实体样品（分别是三个平行样本 PF_FB1、PF_FB2 和 PF_FB3），装入灭菌离心管后液氮速冻，带回实验室 −80 ℃ 保存，用于总 RNA 提取（图 1A）。其余部分带回实验室，参照阿魏菇菌种分离纯化方法[13]，获得伊犁阿魏菇菌丝体纯培养物（图 1B）。并接种于液体培养基中 25 ℃、120 r/min 恒温振荡培养 10 d，获得足量菌丝体（图 1C）。将阿魏菇菌丝体样品（分别是三个平行样本 PF_M1、PF_M2 和 PF_M3）经液氮冷冻 1 h 后置于−80 ℃ 保存，用于总 RNA 提取。

将野生阿魏菇子实体及菌丝体在 45 ℃ 下干燥后，采用水提醇沉法提取粗多糖，经去蛋白及透析后，冷冻干燥，分别获得子实体和菌丝体粗多糖[12]。多糖的得率（%）按以下公式计算：得率（%，W/W）=[干燥多糖重量（g）/原料重量（g）]×100。根据公式测得子实体和菌丝体粗多糖的得率分别为 12.83% 和 5.12%。

1.2.2　总 RNA 的提取、检测及测序　采用 TRIzol 法提取阿魏菇子实体和菌丝体总 RNA，液氮速冻保存。RNA 的检测及测序由上海美吉生物医药科技有限公司负责完成。即 NanoDrop 2000 检测总 RNA 的纯度和浓度（$OD_{260/280}$ 及 $OD_{260/230}$ 比值），琼脂糖凝胶电泳检测总 RNA 的完整性，Agilent 5300 测定 RQN 值。通过 Illumina NovaSeq™ X Plus 高通量测序平台对检测合格的总 RNA 进行测序。

1.2.3　转录组测序数据处理及分析　利用 fastp 软件对原始测序数据（raw reads）进行质控（去除低质量 reads 和接头序列），再利用 Trinity 软件对高质量测序数据（clean reads）进行从头组装，得到转录本（Transcripts）及非冗余转录本序列集合（Unigene），并利用 TransRate 和 BSUCO 软件对组装结果进行整体评估，以获取后续分析的参考序列[14]。建立伊犁野生阿魏菇子实体和菌丝体的转录组数据库，阿魏菇子实体为实验组，菌丝体为对照组。将所有转录本在 NR[15]、Swiss-Prot[16]、Pfam[17]、EggCOG[18]、GO[19] 和 KEGG[20] 数据库中获得注释信息。利用 RSEM[21] 软件，以 TPM 为定量指标进行表达定量分析。基于表达量分析结果，对阿魏菇两个发育时期的差异表达基因进行筛选，获得两组间的差异表达基因（DEGs），差异分析软件为：DESeq2，筛选阈值为：$|\log_2FC| \geq 1$ 和 P-adjust<0.05[14]。再通过 Goatools 软件，采用 Fisher 精确检验，对差异基因进行 GO 和 KEGG 富集分析[22]。

1.3　数据处理

利用 SPSS27.0 统计软件对已有的数据进行分析，实验数据以平均值±标准差（$\overline{X}$±S）表示，多个平均值比较用单因素方差（One-WayANOVA）进行分析，两个平均值比较使用 t 检验，P<0.05 表示差异显著。

2　结果与分析

2.1　转录组测序数据质量分析

本研究中伊犁野生阿魏菇两个发育阶段样品的 RNA 总量 ≥1 μg，浓度 ≥35 ng/μL，$OD_{260/280}$ ≥1.8，$OD_{260/230}$ ≥1.0，RQN 值 ≥8.0，符合 cDNA 文库构建的要求。由表 1 可以看出，原始数据经质控后，共获得 39.48 Gb 的测序总数据量（Clean bases），各样品 Clean bases 均达到 6.18 Gb 以上。碱基错误率为 0.011%。所有样品的 Q20 碱基百分比均在 98.79% 以上，Q30 碱基百分比在 96.15% 以上，GC 含量的均值为 53.34%。对所有样本 Clean reads 经从头组装，共获得 20594 个 Unigene，N50 平均长度为 2973 bp。以上数据从宏观上直观地反映出该转录组测序数据量丰富且质量较高，有较高的可靠性，可用于进一步生物信息学分析。

2.2　基因功能注释和功能分类

将转录本组装后获得的 Unigene 在六大数据库中比对注释，结果显示，伊犁阿魏菇转录组共有 16880（81.97%）个基因得到注释（图 2A）。在 NR 数据库中注释得到 16774 个基因，占比 81.45%，其中与刺芹侧耳（*Pleurotus eryngii*）的基因配比率最高，有 2733 个基因，占比为 16.29%，表明它们在进化上

表 1　转录组测序的数据质量统计

Table 1　Transcriptome sequencing data quality statistics

时期		RQN值	Raw reads	Clean reads	Clean bases	错误率(%)	Q20(%)	Q30(%)	GC含量(%)
子实体期	PF_FB1	8.10	43990752	43690512	6569163089	0.0118	98.84	96.29	53.19
	PF_FB2	10.00	41421510	41136512	6178602713	0.0119	98.8	96.2	53.21
	PF_FB3	9.90	44306710	45207750	6796469194	0.0119	98.79	96.15	53.2
菌丝体期	PF_M1	8.70	44306710	43964742	6622635764	0.0117	98.95	96.55	53.16
	PF_M2	10.00	44172172	43829734	6589211149	0.0118	98.91	96.43	53.09
	PF_M3	9.90	45033538	44671344	6728182626	0.0118	98.88	96.36	54.21

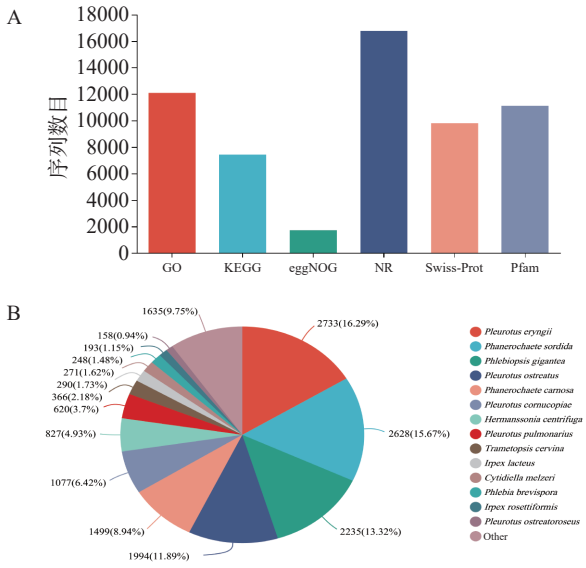


图 2　功能注释统计(A)和 NR 数据库中注释转录本的物种分布(B)

Fig.2　Summary of functional annotation (A) and species distribution of annotated transcripts in NR database (B)

关系密切，可能具有相似的生物学特性和代谢途径。其他基因配比率高的物种分别为索迪毛平革菌(*Phanerochaete sordida*)、大拟射脉菌(*Phlebiopsis gigantea*)、糙皮侧耳(*Pleurotus ostreatus*)、肉原毛平革菌(*Phanerochaete carnosa*)和黄白侧耳(*Pleurotus cornucopiae*)，占比分别为 15.67%、13.32%、11.89%、8.94% 和 6.42%(图 2B)。基于这些物种的已知功能，可以推测伊犁阿魏菇可能具有类似的代谢途径(如多糖合成、木质素降解)和环境适应性机制，可为伊犁阿魏菇的代谢途径研究提供重要参考。

对伊犁阿魏菇转录组测序结果进行 GO 注释(图 3)，共有 12067 个基因(58.59%)被成功注释，其中包括 11579 个基因参与生物学过程(Biological Process)，13435 个基因涉及细胞组分(Cellular Component)，以及 13794 个基因与分子功能(Molecular Function)相关。在每一功能分类中，丰度最高的基因条目分别为代谢过程(Metabolic process)、膜(Membrane)和催化活性(Catalytic activity)。这一结果提示，伊犁阿魏菇转录组具有丰富的代谢、膜相关和催化活性基因，这与其药食用真菌的特性高度一致[23]。因此，其 GO 注释结果将为其代谢途径、环境适应性和活性成分合成研究提供重要线索。

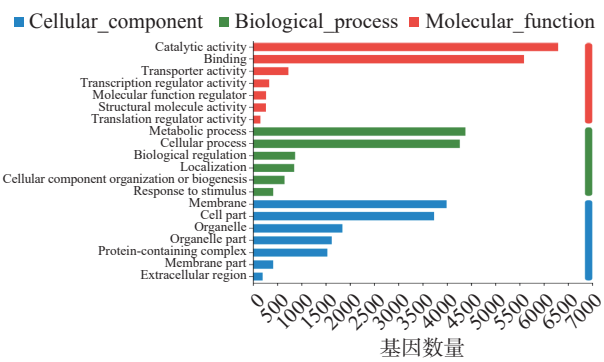


图 3　阿魏菇转录组的 GO 分类图

Fig.3　GO classification map of the transcriptome of *Pleurotus ferulae*

对伊犁阿魏菇转录组测序结果进行 KEGG 功能注释(图 4)，共有 7403 个基因(35.95%)被成功注释。这些基因参与的 KEGG 代谢通路主要包括代谢(Metabolism)、遗传信息处理(Genetic Information Processing)、细胞过程(Cellular Processes)、环境信息处理(Environmental Information Processing)和生物体系统(Organismal Systems)。其中参与代谢的基因数量为 2638 个，主要涉及碳水化合物代谢、氨基酸代谢、脂质代谢，表明伊犁阿魏菇具有活跃的代谢活动，这些基因可能在活性成分(如多糖、抗氧化物质)的生物合成中具有重要作用。参与遗传信息处理的基因数量为 1658 个，涉及基因表达调控、DNA 复制与修复、转录和翻译，这些基因可能与其在极端环境(如荒漠)中的适应性进化有关，例如通过调控基因表达来应对外界胁迫[24]。参与细胞过程的基因数量为 821 个，这些富集的基因主要涉及细胞生长、分裂和运输等方面，表明其可能与阿魏菇子实体发育、菌丝生长及环境适应性密切相关。参与环境信息处理的基因数量为 302 个，主要涉及信号转导，这些基因的富集提示伊犁阿魏菇能够感知并响应外界环境变化(如干旱、温度波动、营养胁迫等)，以增强其环境适应能力[25]。参与生物体系统的基因数量为 67 个，这些基因可能与其在复杂生态系统中的生存和竞争能力有关。

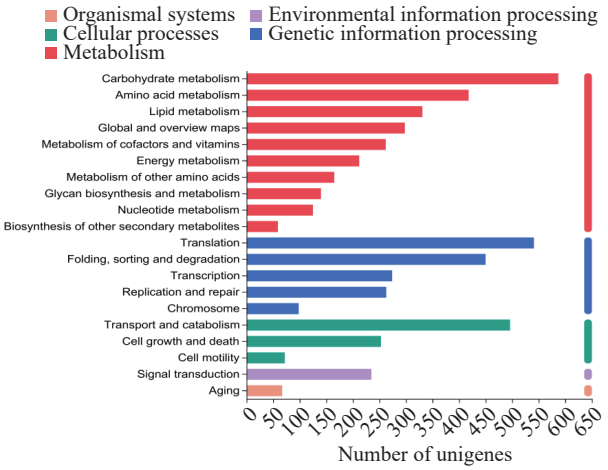


图 4　阿魏菇转录组的 KEGG 代谢通路图

Fig.4　KEGG metabolic pathway diagram of the transcriptome of *Pleurotus ferulae*

2.3　伊犁阿魏菇子实体和菌丝体的基因表达量分析

为了便于后续分析伊犁阿魏菇子实体(PF_FB)和菌丝体(PF_M)样本间的基因表达差异，首先对两组样本的基因表达水平进行了定量分析(图 5)。结果显示，子实体和菌丝体中共有 6458 个基因(32.79%)共同表达，表明两者在基础代谢和细胞功

能方面具有较高的相似性。这些基因可能参与细胞生长、能量代谢、DNA 复制与修复等基本生物学过程，是维持真菌生命活动所必需的。然而，菌丝体特有基因的数量（12218 个）显著高于子实体特有基因（1022 个），表明菌丝体在基因表达上具有更高的复杂性和多样性。阿魏菇菌丝体特有基因可能参与菌丝网络构建、营养吸收与代谢以及环境适应，而子实体特有基因可能参与子实体形态建成、生殖发育及药用活性成分（如多糖）的合成[26−27]。此外，这一结果提示阿魏菇子实体的发育可能依赖于菌丝体阶段积累的资源和信号[28]。

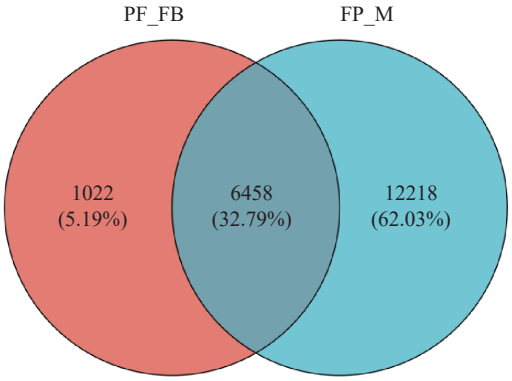


图 5　阿魏菇不同发育阶段基因表达量分析

Fig.5　Analysis of gene expression in different developmental stages of *Pleurotus ferulae*

2.4　伊犁阿魏菇子实体和菌丝体差异表达基因的筛选与功能分析

采用 DESeq 软件筛选阿魏菇子实体和菌丝体的差异表达基因，筛选标准设置为 *P*-adjust<0.05 且 $|\log_2 FC| \geq 1$，以培养 10 d 的阿魏菇菌丝体转录组为对照组。经过差异分析并校验后，在野生阿魏菇子实体转录组中共筛选出显著性差异表达基因 5339 个，其中上调表达基因数量为 60 个，而更多的差异基因发生了下调（5279 个）（图 6）。

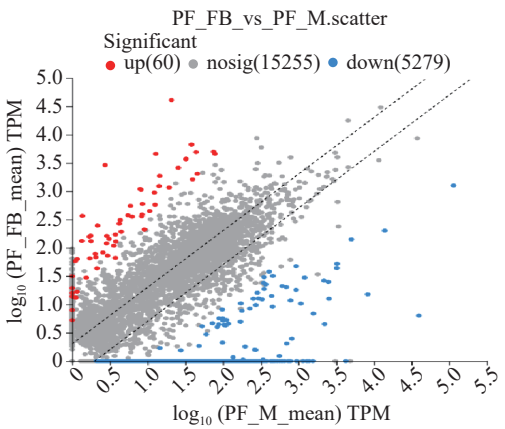


图 6　阿魏菇子实体与菌丝体差异表达基因数量对比的散点图

Fig.6　Scatter map of DEGs in the fruiting body and mycelium of *Pleurotus ferulae*

2.4.1　差异表达基因的 GO 注释和功能富集分析

在 GO 数据库中对伊犁阿魏菇子实体与菌丝体阶段差异表达的 5339 个基因进行注释及功能富集分析，结果见图 7。由图可得具有 32 个明显差异的 Go Term，其中分子功能（molecular function）中包含 12 个细类，其中催化活性（catalytic activity）（35.9%）和结合（binding）（34.1%）相关的基因差异表达数量最多，分子载体活性（molecular carrier activity）所含差异表达基因最少（1 个）。细胞组分（cellular component）中包含 10 个细类，细胞组分（cell part）（25.8%）和膜（membrane）（25.6%）的基因差异表达数量最多，在胞外区域部分（extracellular region part）相关差异表达基因最少（6 个）。在生物学过程（biological process）中包含的 10 个细类中，差异表达基因占比最高的是细胞过程（cellular process）（27.2%）和代谢过程（metabolic process）（27.0%）。其中，在多生物过程（multi-organism process）、生殖过程（reproductive process）和发育过程（developmental process）条目下的差异基因上调表达，细胞成分组织或生物发生（cellular component organization or biogenesis）条目下的差异基因也部分上调表达。该结果揭示了阿魏菇子实体分化过程中基因在代谢、结构形成和发育调控方面的动态变化，符合其生长发育的生物学规律。

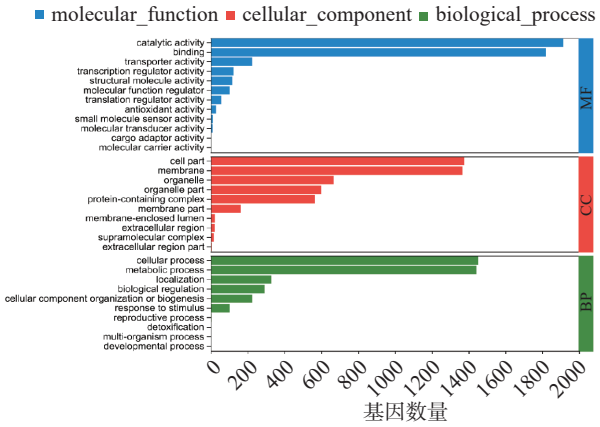


图 7　阿魏菇子实体与菌丝体差异表达基因 GO 注释分类统计图

Fig.7　GO classification of the gene differential expression between fruiting body and mycelium of *Pleurotus ferulae*

进一步对伊犁阿魏菇子实体和菌丝体的差异表达基因进行显著性富集分析，结果见图 8。共筛选出 4042 个差异基因，这些基因主要富集在三大功能分类的 133 个 GO 功能细类中。在分子功能分支中，最显著富集的细类是氧化还原酶活性（oxidoreductase activity）和结构分子活性（structural molecule activity）。细胞组分分支中，细胞壁的结构成分（structural constituent of cell wall）、外部封装结构（external encapsulating structure）等膜组分相关功能显著富集。在生物学过程分支中，差异表达基因主要

富集在对化学物质的反应(response to chemical)和对氧化应激的反应(response to oxidative stress)等代谢和细胞过程。推测这些基因可能与阿魏菇子实体细胞生长发育相关,可以促进发育和细胞再生。大型真菌子实体发育涉及多类过程[29]。本研究中发现,各种氧化酶活力的提升可能促进阿魏菇吸收转化物质能量,这将为揭示子实体形成机制的深入研究奠定基础。此外,RNA 聚合酶 II 转录因子在阿魏菇子实体时期明显高表达[30]。本研究还发现阿魏菇子实体形成期细胞周期蛋白基因上调表达,而细胞周期蛋白通过调控细胞周期的活动,影响细胞的增殖和分化[31]。这种调控机制在大型真菌子实体的生长发育中起着关键作用,确保了子实体能够正常发育和成熟[32]。

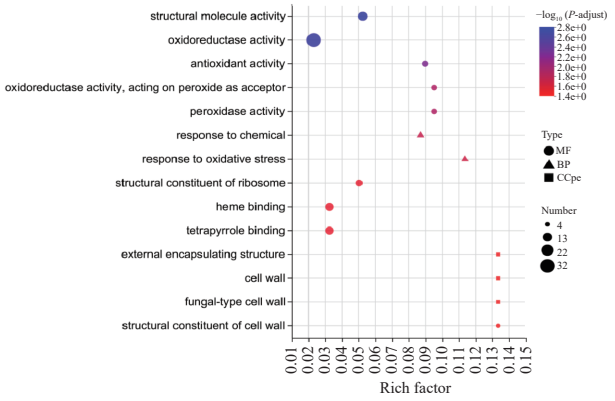


图 8 阿魏菇子实体与菌丝体差异表达基因 GO 功能富集分析

Fig.8 GO enrichment analysis of gene differential expression between fruiting body and mycelium of *Pleurotus ferulae*

注:该图在 *P*-adjust<0.05 的前提下展示 Top20 的富集结果。纵轴表示 GO Term,横轴表示富集程度,点的大小表示此 GO Term 中的基因个数,点的颜色对应于不同的 *P*-adjust 范围(图中对 *P* 值进行了-$\log_{10}$ 转换,并以科学计数法展示)。

2.4.2 差异表达基因的 KEGG 通路富集分析 对伊犁阿魏菇子实体和菌丝体的差异表达基因进行 KEGG 通路富集,发现差异表达基因注释到 125 条通路中,选取显著性富集(校正的 *P*<0.05)的 73 条通路进行分析(图 9 展示显著性水平前 20 位的通路)。这些富集的通路在 KEGG 一级分类中与代谢(Metabolism)相关的有 47 条,主要有卟啉代谢(Porphyrin metabolism)、缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸生物合成(Valine, leucine and isoleucine biosynthesis)、柠檬酸循环(TCA 循环)(TCA cycle)、氧化磷酸化(Oxidative phosphorylation)、丙酸代谢(Propanoate metabolism)、半胱氨酸和蛋氨酸代谢(Cysteine and methionine metabolism)、脂肪酸延伸(Fatty acid elongation)、泛酸和辅酶 A 生物合成(Pantothenate and CoA biosynthesis)等通路,而这些通路在 KEGG 二级分类中涉及辅因子和维生素代谢(Metabolism of cofactors and vitamins)、氨基酸代谢(Amino acid metabolism)、碳水化合物代谢(Carbohydrate metabolism)、能量代谢(Energy metabolism)和脂质代谢

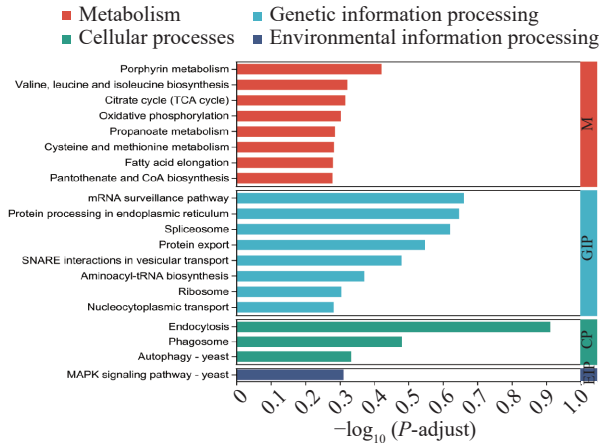


图 9 阿魏菇子实体与菌丝体间差异表达基因 KEGG 功能富集分析

Fig.9 KEGG enrichment analysis of gene differential expression between fruiting body and mycelium of *Pleurotus ferulae*

(Lipid metabolism)。其中碳水化合物代谢主要为丙酮酸代谢、糖酵解/糖异生、戊糖磷酸途径、果糖和甘露糖代谢、氨基糖和核苷酸糖代谢及柠檬酸循环(TCA 循环)等,氨基酸代谢主要为半胱氨酸、蛋氨酸、缬氨酸、苏氨酸、丝氨酸和亮氨酸代谢,能量代谢主要为氧化磷酸化(46 个差异基因),表明阿魏菇子实体在发育时处于能量代谢和物质合成的活跃状态。与遗传信息处理(Genetic Information Processing)相关的通路有 16 条,主要有 mRNA 监视通路(mRNA surveillance pathway)、内质网中的蛋白质加工(Protein processing in endoplasmic reticulum)、剪接体(Spliceosome)、蛋白质输出(Protein export)、囊泡运输中的 SNARE 相互作用(SNARE interactions in vesicular transport)、氨酰-tRNA 生物合成(Aminoacyl-tRNA biosynthesis)、核糖体(Ribosome)、核质运输(Nucleocytoplasmic transport)等通路,这些通路在 KEGG 二级分类中涉及翻译(Translation)、折叠、分类和降解(Folding, sorting and degradation)及转录(Transcription),表明子实体发育需要精确的基因表达调控和高效的蛋白质合成。与细胞过程(Cellular Processes)相关的通路有 7 条,主要有内吞作用(Endocytosis)、吞噬体(Phagosome)和自噬-酵母(Autophagy-yeast)等通路,这些通路在 KEGG 二级分类中涉及运输和分解代谢(Transport and catabolism),表明细胞内部物质运输和再利用的动态平衡,支持发育过程中的结构重塑。与环境信息处理(Environmental Information Processing)相关的通路有 3 条,其中可能调控伊犁阿魏菇的生长发育及子实体形成的信号通路是 MAPK 信号通路(MAPK signaling pathway),其可能通过整合外界刺激驱动发育程序的启动和维持[33]。这些结果揭示了伊犁阿魏菇子实体发育的多维度调控网络,可为进一步研究真菌发育机制和人工栽培调控提供重要线索。

2.5　多糖合成通路分析

作为药食同源大型真菌，伊犁野生阿魏菇子实体粗多糖的得率为 12.83%，高于菌丝体，表明阿魏菇子实体是提取其药用多糖组分的优良材料，具有十分广阔的发展前景。但是阿魏菇多糖合成途径尚不明确。因此，为了挖掘与阿魏菇多糖生物合成相关的基因，并识别与其代谢相关的关键基因，进一步对 KEGG 代谢通路相关的基因进行了注释，以便确定参与这些途径的关键酶基因[34]。从 73 条显著性富集的 KEGG 代谢通路中筛选出与碳水化合物代谢相关的 9 条主要通路（表 2）。这些通路涉及多糖合成的关键代谢过程，包括能量供应、前体物质合成和糖链延伸等。再根据每条通路中的差异基因表达量，从中筛选出 23 个差异表达基因（表 3），主要分布在丙酮酸代谢、淀粉和蔗糖代谢、糖酵解/葡萄糖生成及氨基糖和核苷酸糖代谢的途径中。将这 23 个关键酶基因的序列在 NCBI 数据库进行检索，从而可确定基因名称[35]。其中己糖激酶和果糖激酶都是参与阿魏菇多糖生物合成的关键酶，该酶基因参与丙酮酸代谢、淀粉和蔗糖代谢及糖酵解/葡萄糖生成途径[34]。甘油醛-3-磷酸脱氢酶催化 3-磷酸甘油醛氧化和磷酸化，生成 1,3-二磷酸甘油酸，是糖代谢的中心环节，该酶基因参与戊糖磷酸途径[36]。糖苷水解酶在生物体糖和糖生成的水解与合成过程中起着非常重要的作用，此酶基因在氨基糖和核苷酸糖代谢途径中发挥作用[37]。葡萄糖-6-磷酸脱氢酶催化戊糖磷酸途径的不可逆氧化反应，是关键性调控酶，该酶在戊糖磷酸途径中催化戊糖磷酸[38]。综上，本研究初步揭示了伊犁阿魏菇多糖合成的代谢网络及其关键酶基因。这些基因及其注释信息可为今后深入开展阿魏菇多糖代谢途径及相关功能基因的研究提供理论支持。未来研究可进一步聚焦于关键酶的功能验证和代谢途径的优化方面，推动阿魏菇药用成分多糖的产业化应用。

表 2　阿魏菇多糖生物合成相关代谢通路

Table 2　Metabolic pathways associated with polysaccharide biosynthesis of *Pleurotus ferulae*

代谢通路	基因数量	通路号
丙酮酸代谢	40	map00620
淀粉和蔗糖代谢	35	map00500
糖酵解/葡萄糖生成	33	map00010
氨基糖和核苷酸糖代谢	31	map00520
柠檬酸循环（TCA循环）	22	map00020
N-聚糖生物合成	20	map00510
糖基磷脂酰肌醇（GPI）锚定生物合成	17	map00563
戊糖磷酸途径	15	map00030
果糖和甘露糖代谢	14	map00051

表 3　阿魏菇中与多糖生物合成相关的差异表达基因

Table 3　Differential genes related to polysaccharide biosynthesis of *Pleurotus ferulae*

酶名称	KO名称	KO编号
己糖激酶	*HK*	K00844
6-磷酸果糖激酶	*pfkA, PFK*	K00850
果糖-1,6-二磷酸酶	*FBP, fbp*	K03841
果糖-二磷酸醛缩酶	*FBA, fbaA*	K01624
甘油醛-3-磷酸脱氢酶	*GAPDH, gapA*	K00134
D -己糖-6-磷酸变化酶	*E5.1.3.15*	K01792
二磷酸果糖酶	*HMGCL, hmgL*	K01640
GDP-甘露糖4,6-脱水酶	*gmd, GMDS*	K01711
果糖-2,6-二磷酸2-磷酸酶	*PFKFB2*	K19029
转醛缩酶	*TALDO1, talB, talA*	K00616
葡萄糖苷激酶	*idnK, gntK*	K00851
核糖激酶	*rbsK, RBKS*	K00852
6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶	*PGD, gnd, gntZ*	K00033
糖苷水解酶	*abfA*	K01209
UDP-葡萄糖4-差向异构酶	*galE, GALE*	K01784
UTP—葡萄糖-1-磷酸尿苷基转移酶	*UGP2, galU, galF*	K00963
α-1,3-*β*-d-葡聚糖合成酶	*E2.4.1.34*	K00706
葡萄糖淀粉酶	*SGA1*	K01178
β-葡萄糖苷酶	*bglX*	K05349
磷脂酰肌醇N -乙酰氨基葡萄糖转移酶亚基Q/GPI1	*PIGQ, GPI1*	K03860
GPI-甘露糖基转移酶1	*PIGM*	K05284
N-乙酰氨基葡萄糖磷酸转移酶	*ALG7*	K01001
α-1,3-甘露糖基转移酶ALG2	*ALG2*	K03843

3　结论

本研究通过对伊犁野生阿魏菇子实体和菌丝体的转录组测序及生物信息学分析，系统揭示了其在不同发育阶段的基因表达特征及代谢调控网络。研究获得 20594 个 Unigene（81.97% 成功注释），NR 数据库注释发现其与刺芹侧耳等近缘物种可能具有相似的代谢途径（如多糖合成和木质素降解）。GO/KEGG 功能富集进一步表明代谢、催化活性相关基因显著表达，印证其药食用真菌特性。伊犁阿魏菇子实体与菌丝体共有 6458 个基础代谢基因，但菌丝体特有基因（12218 个）表现出基因表达上更高的复杂性和多样性，而子实体特有基因（1022 个）则富集于子实体形态建成、生殖发育及药用活性成分（如多糖）的合成。子实体和菌丝体的差异表达基因中有 4042 个基因显著富集，对其进行 KEGG 通路富集分析，并选取显著性富集（校正的 P<0.05）的 73 条通路，从中鉴定出 23 个关键酶基因（如糖基转移酶、丙酮酸脱氢酶），聚焦于丙酮酸代谢、淀粉/蔗糖代谢等 9 条碳水化合物代谢通路，揭示了多糖合成的多层级调控机制。为药食同源真菌在天然抗氧化剂、营养强化剂及功能性食品添加剂开发中的分子机制解析奠定了基础。

© The Author(s) 2026. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

参考文献

［1］ 陈正启，余金凤，冯云利，等. 金耳菌丝及子实体的转录组差

异分析[J]. 生物技术通报, 2021(6): 73−84. [CHEN Zhengqi, YU Jinfeng, FENG Yunli, et al. Transcriptome different analysis of *Tremella aurantialba* at mycelium and fruiting body stages[J]. Biotechnology Bulletin, 2021(6): 73−84.]

[2] 赵文君, 艾鑫, 敬隆鑫, 等. 野生蜜环菌菌丝体与子实体转录组差异表达分析[J/OL]. 分子植物育种, 2023: 1−11. (2023-05-08). https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230508.1110.005.html. [ZHAO Wenjun, AI Xin, JING Longxin, et al. Analysis of differentially expressed genes between *Armillaria* hypha and primordium in *Amillaria mellea*[J/OL]. Molecular Plant Breeding, 2023: 1−11.(2023-05-08).https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230508.1110.005.html.]

[3] 彭博, 李炳娟, 关文强, 等. 双孢蘑菇转录组测序及褐变相关基因的挖掘[J]. 食品科学, 2019, 40(2): 126−132. [PENG Bo, LI Bingjuan, GUAN Wenqiang, et al. Transcriptome sequencing of *Agaricus bisporus* and mining of genes involved in browning[J]. Food Science, 2019, 40(2): 126−132.]

[4] 夏樱霞, 谢放, 苏强军, 等. 转录组测序技术在食药用菌研究中的应用[J]. 现代食品, 2020, 26(24): 31−33. [XIA Yingxia, XIE Fang, SU Qiangjun, et al. Application of transcriptome sequencing technology in study of edible and medicinal fungi[J]. Modern Food, 2020, 26(24): 31−33.]

[5] 王伟科, 宋吉玲, 闫静, 等. 桑树桑黄菌丝体和子实体基因差异表达分析[J]. 菌物学报, 2020, 39(10): 1874−1885. [WANG Weike, SONG Jiling, YAN Jing, et al. Analysis of gene differential expressions between mycelia and fruiting bodies of *Sanghuangporus sanghuang*[J]. Mycosystema, 2020, 39(10): 1874−1885.]

[6] 唐贤, 丁祥, 董明明, 等. 棒瑚菌子实体不同发育时期的转录组分析[J]. 生物技术通报, 2019, 35(10): 119−129. [TANG Xian, DING Xiang, DONG Mingming, et al. Transcriptome analysis of *Clavariadelphus pistillaris* fruiting bodies at different development stages[J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(10): 119−129.]

[7] 边小禹. 基于转录组学研究药用真菌猪苓菌核的发育机制[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019: 25]. [BIAN Xiaoyu. Exploring the developmental mechanism of the medicinal fungus *Polyporus umbellatus* sclerotia based on transcriptomic[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2019: 25.]

[8] 聂文强, 吴天祥, 钟敏, 等. 真菌灰树花菌丝体转录组测序及分析[J]. 食品科学, 2017, 38(20): 6−11. [NIE Wenqiang, WU Tianxiang, ZHONG Min, et al. Transcriptome sequencing and analysis of *Grifola frondosa* mycelia[J]. Food Science, 2017, 38(20): 6−11.]

[9] 木古丽·木哈西, 博涛, 吾尔恩·阿合别尔迪, 等. 新疆伊犁野生阿魏菇的生长发育规律及生境分析[J]. 干旱区资源与环境, 2021, 35(4): 160−164. [MUGULI M, BO T, OERN A, et al. Growth and development patterns and habitat analysis of wild *Pleurotus ferulae* in Yili, Xinjiang[J]. Resources and Environment in Arid Regions, 2021, 35(4): 160−164.]

[10] 王莹, 李国玉, 王金辉. 阿魏侧耳药理活性研究进展[J]. 农垦医学, 2011, 33(2): 187−189. [WANG Y, LI G Y, WANG J H. Research progress on pharmacological activity of *Pleurotus ferulae*[J]. Agricultural Reclamation Medicine, 2011, 33(2): 187−189.]

[11] LIU Menghan, LIU Fang, NG T B, et al. Purification and characterization of pleuroferin, a novel protein with *in vitro* anti-non-small cell lung cancer activity from the mushroom *Pleurotus ferulae* Lanzi[J]. Process Biochemistry, 2022, 122: 16−25.

[12] MUHAXI M, LIU Fang, NG T B. Structural characterization and *in vitro* hepatoprotective activity of a novel antioxidant polysaccharide from fruiting bodies of the mushroom *Pleurotus ferulae*[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2023, 243: 125124.

[13] 木古丽·木哈西, 吾尔恩·阿合别尔迪, 刘方. 新疆伊犁野生阿魏菇菌株的分离鉴定与培养特性[J]. 微生物学杂志, 2021, 41(6): 103−110. [MUGULI M, OERN A, LIU F. Isolation, identification, and cultivation characteristics of wild *Pleurotus ferulae* strains in Yili, Xinjiang[J]. Microbiology Journal, 2021, 41(6): 103−110.]

[14] LOVE M I, HUBER W, ANDERS S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2[J]. Genome Biology, 2014, 15(12): 550.

[15] DENG Y, JIANG L I, SONG F, et al. Integrated nr database in protein annotation system and its localization[J]. Computer Engineering, 2006, 32(5): 71−72.

[16] ROLF A, AMOS B, WU C H, et al. UniProt: The universal protein knowledgebase[J]. Nucleic Acids Research, 2004, 32: D115−9.

[17] BATEMAN A, BIRNEY E, DURBIN R, et al. The Pfam protein families database[J]. Nucleic Acids Research, 2000, 28(1): 263−266.

[18] TATUSOV R L, GALPERIN M Y, NATALE D A, et al. The COG database: A tool for genome-scale analysis of protein functions and evolution[J]. Nucleic Acids Research, 2000, 28(1): 33−36.

[19] ASHBURNER M, BALL C A, BLAKE J A, et al. Gene Ontology: Tool for the unification of biology[J]. Nature Genetics, 2000, 25(1): 25−29.

[20] KANEHISA M, GOTO S, KAWASHIMA S, et al. The KEGG resource for deciphering the genome[J]. Nucleic Acids Research, 2004, 32(Database issue): D277-D280.

[21] LI Bo, DEWEY C N. RSEM: Accurate transcript quantification from RNA-Seq data with or without a reference genome[J]. BMC Bioinformatics, 2011, 12: 323.

[22] KLOPFENSTEIN D V, ZHANG Liangsheng, PEDERSEN B S, et al. GOATOOLS A Python library for Gene Ontology analyses[J]. Scientific Reports, 2018, 8: 10872.

[23] CAO Luping, ZHANG Qin, MIAO Renyun, et al. Application of omics technology in the research on edible fungi[J]. Current Research in Food Science, 2023, 6: 100430.

[24] RANGEL D E N, BRAGA G U L, FERNANDES É K K, et al. Stress tolerance and virulence of insect-pathogenic fungi are determined by environmental conditions during conidial formation[J]. Current Genetics, 2015, 61(3): 383−404.

[25] GONZÁLEZ-RUBIO G, FERNÁNDEZ-ACERO T, MARTÍN H, et al. Mitogen-activated protein kinase phosphatases (MKPs) in fungal signaling: Conservation, function, and regulation[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(7): 1709.

[26] FISCHER R, REINHARD F, URSULA K. Asexual sporulation in mycelial fungi[J]. The Mycota, 2006, 10(14): 263−292.

[27] KÜES U, LIU Y. Fruiting body production in basidiomycetes[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2000, 54(2): 141−152.

[28] LIN X, ALSPAUGH J A, LIU H, et al. Fungal morphogenesis[J]. Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine, 2015, 5(2): a019679.

[29] ZHANG Lin, GONG Wenbing, LI Chuang, et al. RNA-Seq-based high-resolution linkage map reveals the genetic architecture of fruiting body development in shiitake mushroom, *Lentinula edodes*[J]. Computational and Structural Biotechnology Journal, 2021, 19:

1641−1653.
［30］ 杨宁, 肖桂林. 真核生物 RNA 聚合酶 II 的研究进展[J]. 国际病理科学与临床杂志, 2005(4): 333−335. ［YANG N, XIAO G L. Research progress of eukaryotic RNA polymerase II[J]. International Journal of Pathology and Clinical Sciences, 2005(4): 333−335.］
［31］ 卢静. 基于 RNA-Seq 的平菇不同发育阶段转录组研究及凝集素基因的生物信息学分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016. ［LU Jing. The transcriptome research of different developmental stages based on RNA-seq and bioinformatics analysis of lectin genes in *Pleurotus ostreatus*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016.］
［32］ 刘靖宇. 草菇不同生长发育时期的比较蛋白质组学分析[D]. 福州: 福建农林大学, 2012. ［LIU Jingyu. Changes in proteomic profile at different development stages of *Volvariella volvacea* by comparative analysis[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2012.］
［33］ 宋志强, 丁祥, 唐贤, 等. 松乳菇子实体两个发育时期的转录组分析[J]. 浙江农业学报, 2020, 32(2): 337−347. ［SONG Zhiqiang, DING Xiang, TANG Xian, et al. Transcriptome analysis of fruiting bodies of *Lactarius deliciosus* at two developmental stages [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2020, 32(2): 337−347.］
［34］ WANG Shiqiang, WANG Bin, HUA Wenping, et al. *De novo* assembly and analysis of *Polygonatum sibiricum* transcriptome and identification of genes involved in polysaccharide biosynthesis [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(9): 1950.
［35］ 汪蓉, 孟然, 陈雪梅, 等. 利用 WGCNA 挖掘黄精属植物多糖合成通路关键基因[J]. 吉首大学学报(自然科学版), 2023, 44(5): 64−71. ［WANG Rong, MENG Ran, CHEN Xuemei, et al. Key genes for polysaccharide synthesis pathway from *Polygonatum* based on WGCNA[J]. Journal of Jishou University (Natural Sciences Edition), 2023, 44(5): 64−71.］
［36］ 李晓岗, 张雪, 俞捷, 等. 药用植物质量标志物多糖生物合成通路及关键酶研究进展[J]. 中草药, 2021, 52(15): 4752−4762. ［LI Xiaogang, ZHANG Xue, YU Jie, et al. Research progress on biosynthesis pathway of quality marker polysaccharide and involved key enzymes for medicinal plants[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2021, 52(15): 4752−4762.］
［37］ WU Na, GE Xiaodong, YIN Xuemei, et al. A review on polysaccharide biosynthesis in *Cordyceps militaris*[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2024, 260: 129336.
［38］ MI S, BEOM K, YOUNG K, et al. Genes expressed during fruiting body formation of *Agrocybe cylindracea*[J]. Mycobiology, 2006, 34(4): 209−213.