

李泉岑, 肖媚方, 刘斌, 等. 食药菌多糖经由肠道菌群调节脂质代谢的研究进展 [J]. 食品工业科技, 2022, 43(16): 476–485. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2021080196

LI Quancen, XIAO Meifang, LIU Bin, et al. Research Progress of Polysaccharides from Edible and Medicinal Fungi in Regulating Lipid Metabolism through Gut Microbiota[J]. Science and Technology of Food Industry, 2022, 43(16): 476–485. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2021080196

· 专题综述 ·

食药菌多糖经由肠道菌群调节脂质代谢的研究进展

李泉岑^{1,2}, 肖媚方^{1,2}, 刘斌^{1,3}, 陈海明^{2,*}, 曾峰^{1,2,*}

(1. 福建农林大学食品科学学院, 福建福州 350002;

2. 海南省食品营养与功能食品重点实验室, 海南海口 570228;

3. 国家菌草工程技术研究中心, 福建福州 350002)

摘要: 肥胖和高血脂症已成为当今社会严重的公共卫生问题。研究发现食药菌多糖可以通过促进肠道内益生菌的增殖、抑制有害菌的生长, 改善肠道菌群, 发挥脂质代谢的调节作用, 但目前, 其调节脂质代谢的具体机理还未能确定和统一。本文主要围绕食药菌多糖、肠道菌群、脂质代谢三者之间的相互联系及其作用, 以及食药菌多糖经肠道菌群调节脂质代谢可能的机理, 主要包括短链脂肪酸合成途径和减少炎症反应进行了综述, 并讨论了食药菌多糖经肠道菌群调节脂质代谢现有研究的不足之处及未来的发展方向, 旨在为食药菌活性成分の利用及营养功能性食品的研发提供参考。

关键词: 食药菌, 多糖, 肠道菌群, 脂质代谢, 肥胖, 高血脂症

中图分类号: TS201.4

文献标识码: A

文章编号: 1002-0306(2022)16-0476-10

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2021080196



本文网刊:

Research Progress of Polysaccharides from Edible and Medicinal Fungi in Regulating Lipid Metabolism through Gut Microbiota

LI Quancen^{1,2}, XIAO Meifang^{1,2}, LIU Bin^{1,3}, CHEN Haiming^{2,*}, ZENG Feng^{1,2,*}

(1. College of Food Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;

2. Key Laboratory of Food Nutrition and Functional Food of Hainan Province, Haikou 570228, China;

3. National Engineering Research Center of JUNCAO Technology, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Obesity and hyperlipidemia have become serious public health problems in today's society. Studies have found that edible and medicinal fungi polysaccharides can promote the proliferation of probiotics in the intestines, inhibit the growth of harmful bacteria, improve the intestinal flora, and play a role in regulating lipid metabolism. But at present, its specific mechanism has not been determined and unified in regulating lipid metabolism. This article mainly focused on the interaction and effects between polysaccharides of edible and medicinal bacteria, gut microbiota and lipid metabolism, as well as the possible mechanism of edible and medicinal fungi polysaccharides in regulating lipid metabolism through gut microbiota, mainly including the short-chain fatty acid pathway and the activity of reducing inflammation are reviewed. The aim of this study would provide a reference for the utilization of active ingredients of edible and medicinal fungi and the research and development of nutritional functional foods.

Key words: edible and medical fungi; polysaccharide; gut microbiota; lipid metabolism; obesity; hyperlipidemia

收稿日期: 2021-08-19

基金项目: 江西省重点研发计划项目 (20192ACB60008); 吉安市重大科技专项 (吉财教 [2019]55 号); 海南省食品营养与功能食品重点实验室开放基金 (KF202003)。

作者简介: 李泉岑 (1999-), 男, 硕士研究生, 研究方向: 功能性食品, E-mail: liqc1109@163.com。

* 通信作者: 陈海明 (1984-), 男, 博士, 副教授, 研究方向: 功能性食品, E-mail: hmchen168@126.com。

曾峰 (1984-), 男, 博士, 讲师, 研究方向: 功能性食品与分子营养学, E-mail: fengzengfz@163.com。

近年来,由于社会的飞速发展以及人们生活水平的迅速提高,人们饮食习惯及方式发生了变化,随之而来的一些疾病例如肥胖、营养不良、糖尿病、高血糖血脂症等,患病人数每年逐增,形势严峻^[1]。研究表明,脂质代谢紊乱会引起人体 BMI 指数、总胆固醇(TC)、总甘油三酯(TG)等用于判断肥胖和高血脂症的生化指标升高,并且如果不加以控制,将增加患糖尿病、非酒精性脂肪肝、主动脉粥样硬化等疾病的风险^[2-3]。

食药菌,如灵芝、灰树花、香菇、竹荪、黑木耳等,作为一种广泛存在于自然界中的天然产物,既可作为食物供人食用,又因其富含多酚^[4]、多糖^[5-6]、蛋白质^[7]、维生素、纤维等活性成分和营养物质,具有极高的保健和药用价值。目前,随着人们越来越关注饮食结构和身体健康,关于天然产物中活性成分及其生理功能和作用机制的研究成为了现代食品科学与营养科学研究中一个重要的内容,其中多糖作为广泛存在于食药菌中的一种活性物质,已经发现其具有抗氧化、降血糖、降血脂、调节免疫、抗肿瘤等功能^[8-11],但关于食药菌活性物质在调节脂质代谢功能的具体作用机制还尚未统一和确定。

本文基于食药菌中多糖提取物、肠道菌群和脂质代谢的紧密相关性,主要综述了食药菌中多糖提取物经肠道菌群调节脂质代谢的生理功能及可能的作用机制等内容,旨在更加深入认识食药菌多糖提取物的脂质代谢调节功能,以期食药菌活性成分的开发及其在调节肠道菌群、辅助改善机体脂质代谢异常等方向的应用提供新思路。

1 食药菌中多糖的提取方法

1.1 多糖的概念及分类

多糖是指至少 10 个以上单糖通过糖苷键结合形成高度聚合的高分子碳水化合物,化学式一般为 $(C_6H_{10}O_5)_n$ 。多糖不溶于醇,可溶于水,其彻底水解产物为单糖,因此天然产物中的多糖一般用水提取。按照构成多糖的单糖结构是否相同,多糖可分为同多糖与杂多糖,同多糖中最常见的主要包括淀粉、纤维素等^[12]。

1.2 食药菌中多糖的提取方法

多糖作为食药菌活性物质的主要成分之一,其提取工艺研究相对成熟。食药菌多糖的提取方法主要为高温水提、酸法提取、碱法提取、酶法提取、超声提取、超声辅助酶提取等传统方法^[13-17]。不同方法提取多糖的原理基本相同,都是将细胞壁破坏后使多糖分子溶出。高温水提是通过热水提取获得水溶性多糖,这是多糖提取中一种传统且常用的方法,主要依靠高温的效果破坏细胞壁使多糖分子溶解到水中,但耗费时间长、需要温度高且得率较低。酶法提取使细胞壁被相应的酶溶解破坏,进而促进多糖溶出,其提取率较热水提取有较大的提升,但酶的价格昂贵且提取条件相对苛刻。超声提取主要利用了

空化效应破坏细胞壁,超声辅助酶提取结合了超声的空化效应和酶对细胞壁的破坏作用从而提高多糖得率^[18-19]。此外,近几年研究发现双水相提取和超声辅助低共熔溶剂提取多糖与传统提取方法相比具有提取率高、提取时间短、提取试剂绿色、损耗量少等优点^[20],可能成为未来食药菌多糖提取的主要方法。

2 脂质代谢过程机理及食药菌中多糖的脂质代谢调节功能

2.1 脂质代谢过程机理

脂质由脂肪(甘油三酯)、固醇及其脂、磷脂、糖脂和功能性类脂构成。脂质代谢是生物体内非常重要并且复杂的生化反应,主要包括甘油三酯代谢、磷脂代谢、胆固醇代谢和血浆脂蛋白代谢(血脂代谢)四大类。其中甘油三酯代谢主要是通过血液运输或经甘油激酶作用被身体组织利用,或者通过 β 氧化获得 ATP 为机体提供能量;磷脂主要通过磷脂酶或神经鞘磷脂酶催化降解被机体利用;胆固醇代谢主要是指胆固醇在肝内被转化为胆汁酸、在皮肤上经氧化和紫外线照射后转变为维生素等;血脂可以通过氧化分解、构成生物膜、在脂库中储存以及转变为其他方式来完成代谢过程^[21-22]。因脂质代谢的复杂性和重要性,其中一条代谢通路出现问题,都会引起脂质代谢的紊乱。

2.2 食药菌中多糖的脂质代谢调节功能

多糖类化合物具有极高的生理功能及药用价值,研究表明,多糖能够抗癌、抗糖尿病、降低血糖血脂、抗炎、抑菌、预防心脑血管疾病、提高机体免疫力等,并具有极强的抗氧化活性^[23-28]。

脂质代谢紊乱最直观的表现是引起肥胖和高血脂症,当血清中 TC 含量超过 5.72 mmol/L 或 TG 含量超过 1.70 mmol/L 时,通常认定为高脂血症。因此人们通常把体重、TC、TG 等生化指标作为判断脂质代谢是否紊乱的标准。为探究食药菌中多糖提取物对脂质代谢的调节功能,曾琳娜^[29]通过构建雄性高脂小鼠模型,发现在 11 周后,经高剂量(500 mg/kg)和中剂量(250 mg/kg)香菇多糖灌胃的小鼠,除小鼠体重、肝脏指数有明显降低,其低密度脂蛋白胆固醇(LDL-C)、TG、TC 均有所下降,其中 LDL-C 水平降低显著($P<0.01$)。Chen 等^[30]通过热水提取杏鲍菇中的多糖,构建高脂小鼠模型并连续灌胃 6 周后发现,小鼠的体重增加速度、TG、TC 和 LDL-C 均有明显下降。于美汇等^[31]通过构建高血脂小鼠模型,每天分别灌胃 100 mg/kg 和 200 mg/kg 的黑木耳多糖粗提物,发现经过黑木耳多糖干预的高脂血症小鼠 TC、TG 水平显著下降,且下降水平与受试剂量成正比。董博斐等^[32]提取了红平菇多糖,对高血脂小鼠进行灌胃处理后发现红平菇多糖可以提高抗氧化酶的活性并降低脂质过氧化物活性,表明红平菇多糖具有调节脂质代谢功能。Xu 等^[33]分别采用酸、碱提取杏鲍菇多糖并构建高脂血症小鼠,研究发现血清中

的 LDL-C、极低密度脂蛋白胆固醇(VLDL-C)、TC、TG、谷丙转氨酶(ALT)、谷草转氨酶(AST)、血清碱性磷酸酶(ALP)、丙二醛(MDA)和脂质过氧化物(LPO)水平显著降低,高密度脂蛋白胆固醇(HDL-C)、超氧化物歧化酶(SOD)、谷胱甘肽过氧化物酶(GSH-Px)和过氧化氢酶(CAT)水平显著升高。

因此,食药菌多糖能够通过下调肥胖或高脂血症动物模型的体重、肝脏指数、TG、TC 和 LDL-C 水平,起到以调节脂质代谢为目的的减肥和减轻高脂血症的效果,意味着食药菌不仅可以作为食材供人食用,其多糖提取物也具有调节脂质代谢系统平衡,起到辅助改善高血脂等代谢疾病的作用。

3 肠道菌群与脂质代谢相关疾病的联系

除基因、环境等因素外,肠道菌群在人体消化及吸收营养物质方面起着重要作用,是影响人体健康的主要因素^[34]。肠道微生态系统中菌落种类丰富,数量繁多,各物种共同调节脂质代谢及人体其他代谢系统的稳定^[35]。当人体由于饮食习惯及膳食结构向不健康的方向发展时,就会引起肠道菌群数量或结构发生变化,从而导致肠道菌群稳态失衡,引起肥胖、高血脂等脂质代谢紊乱,继而发展为糖尿病、非酒精性脂肪肝、心脑血管异常及动脉粥样硬化等疾病^[36-37]。

3.1 肥胖受肠道菌群变化的影响

肥胖已经成为近年来严重的公共卫生问题之一。肥胖主要是由机体脂质代谢紊乱引起,并且与肠道微生物体系稳态失衡有密切联系。张翠兰等^[38]以 125 例肥胖引起的 2 型糖尿病患者为研究对象,比较手术治疗前后其肠道菌群的变化,发现患者手术前后肠道菌群拟杆菌门、双歧杆菌、大肠埃希氏杆菌变化显著,并结合肠道菌群与代谢组学相关性分析,发现拟杆菌门、双歧杆菌与总胆汁酸、氧化三甲胺、脂多糖、乙酸盐含量呈现负相关,与丙酸盐含量成正相关;大肠杆菌则与总胆汁酸、氧化三甲胺、脂多糖、乙酸盐含量呈现正相关,与丙酸盐含量呈负相关。He 等^[39]构建高脂饮食小鼠模型,通过灌胃 L-茶氨酸发现小鼠体重下降,经 16S RNA 测序鉴定为摄入 L-茶氨酸可以增加厚壁菌门与拟杆菌门的比率,

从而使肠道菌群恢复稳态。傅灵艳^[40]通过构建高甘油三酯肥胖大鼠模型,采用 16S RNA 测序对比模型组与空白组肠道菌群的水平,研究发现两组大鼠均含有拟杆菌门、厚壁菌门、疣微菌门,但菌落数不同,空白组中拟杆菌门菌落水平最高为 56.32%,模型组中厚壁菌门水平最高为 57.00%,表明模型组大鼠的肠道生态系统确实发生了改变。总之,代谢紊乱引起的肥胖症状确实与肠道菌群变化有关,脂质代谢紊乱引起的肥胖与肠道内环境中稳态变化情况关系见表 1。此外,研究人员的研究对象、检测手段以及其他因素的不同,也会导致肠道菌群中各菌落变化不同,在上述研究中发现肠道微生态体系中厚壁菌门/拟杆菌门比率变化对脂质代谢紊乱影响最大。

3.2 高脂血症受肠道菌群变化的影响

高脂血症作为脂质代谢紊乱的又一具体表现,其发生与肠道微生物体系失衡也有极大的关联^[48]。王华文^[49]通过临床研究和构建大鼠模型,研究高血脂症肠道菌群的变化情况,通过 16S rRNA 高通量测序发现高脂血症病人组的变形菌门、放线菌门、拟杆菌门比例普遍高于非血脂异常组,而厚壁菌门比例相对较低;在对大鼠进行实验时,发现与正常组相比,高血脂组大鼠优势菌变为厚壁菌门、放线菌门、变形菌门和梭菌门。熊静芳等^[50]选取健康人与高血脂患者各 50 名,采用定量 PCR 技术检测肠道菌群,发现肠杆菌科细菌和肠球菌属细菌含量与健康人群相比均较高,并发现血清 TG 水平与这两种菌属均呈显著正相关。Gao 等^[51]通过构建高脂小鼠模型,通过对比正常组和高脂组小鼠发现,高脂喂养 1 周后出现拟杆菌属含量显著增加,喂养 8 周后厚壁菌门/拟杆菌门比例由 0.86 变为 1.77,高脂组疣微菌门含量显著升高,大肠杆菌显著下降。

综上所述,大部分高脂血症患者的肠道菌群中乳酸菌和双歧杆菌的含量下降,拟杆菌门、变形菌门含量上升。关于代谢紊乱引起的高血脂症与肠道菌群变化关系的解释,大致分为三种,一种为肠道菌群中双歧杆菌含量异常变化,引起肠道内脂多糖水平升高,促进促炎因子的分泌引发炎症,导致高脂血症的

表 1 脂质代谢紊乱引起的肥胖与肠道内环境中稳态变化情况关系

Table 1 Relationship between obesity caused by lipid metabolism disorder and homeostasis changes in intestinal environment

实验对象	研究方法	年龄段/分组	肠道菌群变化情况	参考文献
人体	随机对照	青少年	肥胖青少年的厚壁菌门/拟杆菌门比率和短链脂肪酸浓度明显升高	[41]
人体	随机对照	中老年	在肥胖群体的肠道中发现 <i>Methanobrevibacter smithii</i> 水平显著降低; <i>Lactobacillus reuteri</i> 水平显著升高	[42]
人体	随机对照	成年人	肥胖组肠道中 <i>Akkermansia</i> 、 <i>Enterococcus</i> 和 <i>Faecalibacterium</i> 菌落含量较低,而乳酸菌含量较高	[43]
人体	随机单盲干预对照	患有妊娠期代谢性疾病的肥胖孕妇	在妊娠 16 周和 28 周时肠道菌群变化较小	[44]
人体	随机对照	青少年	在肥胖青少年肠道中发现含量较高的 <i>Faecalibacterium prausnitzii</i> 菌	[45]
小鼠	随机干预对照	高脂组/含氮纳米气泡水饲喂组	高脂肪饮食肥胖小鼠厚壁菌门/拟杆菌门比例显著升高	[46]
小鼠	随机对照	高脂组/正常组	高脂膳食导致肥胖的小鼠肠道菌群中厚壁菌门和放线菌门比例升高,拟杆菌门比例减少	[47]

出现^[52-53];第二种为双歧杆菌和拟杆菌门的变化使 AMPK 能量代谢路径受阻,从而导致短链脂肪酸含量下降,加速肝脏胆固醇合成并且抑制了胆汁酸的分泌,引发高血脂症;第三种为肠道菌群中拟杆菌门的含量异常,导致三酰甘油生成增多,肝脏中脂肪的堆积,引起高血脂症^[46]。

4 食药菌多糖经由肠道菌群调节脂质代谢

4.1 食药菌多糖改变肠道菌群结构调节脂质代谢

肠道菌群结构如厚壁菌门、拟杆菌门比例和有益菌丰度以及肠道多样性变化综合影响着脂质代谢^[47]。研究表明,食药菌多糖对肠道菌群的稳态有积极作用,对高血脂症的动物进行肠道菌群分析,发现其肠道多样性和肠道内部分菌属的丰度与正常组相比均有下降,而经饲喂食药菌多糖后,模型组的肠道内环境逐渐恢复至正常水平,并通过促进短链脂肪酸合成和抑制炎症因子表达来达到调节脂质代谢的目的(图 1、表 2)。Zhang 等^[54]饲喂高脂大鼠黑木耳多糖 10 周后发现经干预后的高脂血症大鼠总胆

固醇和 HDL-C 分别为 44.03% 和 66.21%,较高脂组大鼠有了明显改善,并进行高通量测序分析后发现不仅肠道菌群丰度有不同程度的上升,与高脂组相比,在实验组中还发现有 *Parabacteroides* 菌种富集。Khan 等^[55]构建小鼠模型研究了灵芝多糖对肠道菌群的影响,发现灵芝多糖能够增加 *Actinobacteria* 的丰度,包括 *Propionibacterium*、*Bifidobacterium* 和 *Corynebacterium* 等有益菌属。总之,食药菌多糖提取物可以通过改变肠道菌群的组成结构来调节脂质代谢,但目前关于其具体机制尚未确定和统一,并且有研究表明某一菌属的改变可能对很多疾病都有一定的影响作用,如拟杆菌门对 2 型糖尿病^[56]、结肠炎^[57]有一定的影响,认知功能障碍也与肠道菌群中厚壁菌门的变化有关^[58]。

4.2 食药菌多糖经肠道菌群调节短链脂肪酸合成改善脂质代谢的作用

短链脂肪酸是含 1~6 个碳原子的有机羧酸,乙酸、丙酸、丁酸为其主要组成成分。短链脂肪酸具有

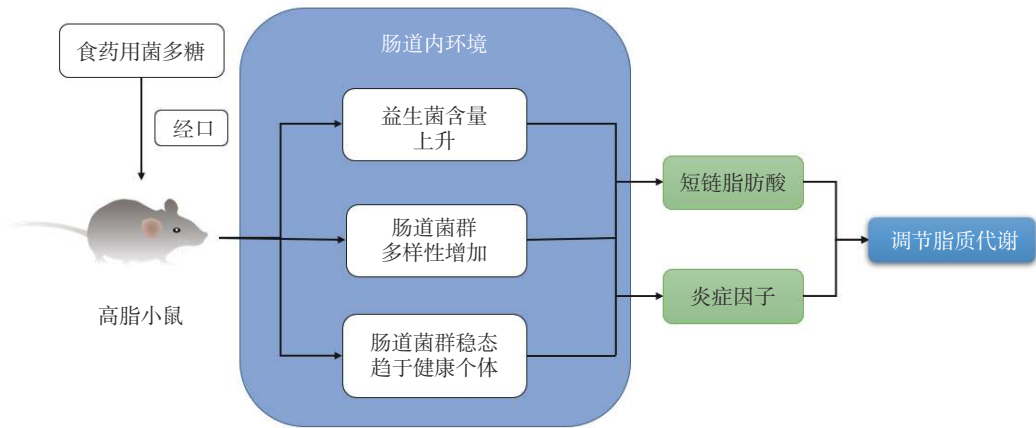


图 1 食药菌多糖经肠道菌群调节脂质代谢的途径

Fig.1 Diagram of polysaccharides from edible and medicinal fungi regulating lipid metabolism through gut microbiota

表 2 食药菌多糖调节脂质代谢时肠道菌群和各指标变化情况

Table 2 Changes of gut microbiota and various indexes when polysaccharides from edible and medicinal fungi regulate lipid metabolism

原料	实验模型	灌喂剂量	灌胃周期	肠道菌群变化情况	各项指标变化情况	参考文献
灰树花	小鼠	900 mg/kg	4周	<i>Alistipes</i> 相对丰度升高;链球菌、肠球菌、葡萄球菌和气球菌的相对丰度降低	肝脏中TC、TG、游离脂肪酸含量下降	[59]
青灵芝	小鼠	200 mg/kg	8周	乳杆菌、毛螺菌科、拟杆菌属丰度显著增加; <i>unclassified Porphyromonadaceae</i> 丰度降低	有效防止了小鼠的体重增加和脂肪积累,降低了血清中脂质浓度	[60]
竹荪	小鼠	400 mg/kg	8周	厚壁菌门/拟杆菌门比例下降,肠杆菌和脱硫弧菌的丰度降低;有益菌的相对丰度上升	体重、血清TC、T-CHO、LDL-C、FFA均明显降低	[61]
银耳孢子	猪	—	—	拟杆菌数量、拟杆菌/总细菌比例下降	血清TG、TC、游离脂肪酸含量显著下降	[62]
黑木耳	小鼠	400 mg/kg	8周	厚壁菌门和拟杆菌门的比例下降;脱铁杆菌门、疣微菌门相对丰度增加	体重、肝脏脂肪和血清TC、TG、LDL-C含量下降	[63]
金针菇	小鼠	200 mg/kg	8周	肠道菌群丰富度增加,厚壁菌门比例降低,拟杆菌门比例上升; <i>Lactobacillus</i> 水平显著降低, <i>Oscillospira</i> 水平显著增加	小鼠体重增长缓慢、肝脏指数、TG、TG、LDL-C水平下降;HDL-C水平上升	[64]
灰树花	大鼠	400 mg/kg	8周	<i>Helicobater</i> 、 <i>Intestinimonas</i> 、 <i>Barnesiella</i> 、 <i>Parasutterella</i> 、 <i>Ruminococcus</i> 和 <i>Flavonifracter</i> 的相对丰度升高; <i>Clostridium-XVIII</i> 、 <i>Butyricoccus</i> 和 <i>Turicibacter</i> 的相对丰度下降	TG、TC、FFA、AST和ALT水平显著降低	[65]
灵芝	小鼠	300 mg/kg	12周	双歧杆菌和拟杆菌门相对丰度升高	体重、脂肪组织中的脂肪积累水平下降	[66]

重要的生理调控作用,如调控细胞的增殖与分化、细胞凋亡、免疫反应、能量代谢、营养物质吸收和脂类代谢等^[67-68]。丙酸和丙酸盐通过抑制体内胆固醇的合成,从而降低体内胆固醇含量,达到防治脂质代谢紊乱及高脂血症的效果^[69]。肠道中双歧杆菌和拟杆菌门发酵能够生成丙酸^[70-71],合成途径是肠道中双歧杆菌和拟杆菌门发酵生成琥珀酸,琥珀酸通过琥珀酸途径转化为甲基丙二酰辅酶A,以丙烯酸与乳酸为前体物质通过丙烯酸酯途径合成丙酸^[72](图2)。研究发现 AMPK 路径在研究脂代谢方面起着重要作用,肠道菌群可以通过调节 AMPK 路径使下游的 ACC 酶比例上升,通过影响脂肪酸的合成直接影响脂质代谢^[73]。Pan 等^[74]研究了灰树花多糖对高脂大鼠的脂质代谢和肠道菌群的影响,发现灌胃 150 mg/kg 灰树花多糖的大鼠肠道菌群中拟杆菌门和变形菌门的丰度以及拟杆菌门/厚壁菌门的比例增加,并发现实验组与模型组相比,乙酸、丙酸、丁酸和戊酸含量显著上升,其作用机制可能是多糖的摄入引起肠道菌群的良性变化,导致与脂质代谢相关的 mRNA 和蛋白质水平如 AMPK、ACC 的表达量增加,从而使乙酸、丙酸和丁酸等短链脂肪酸增加,短链脂肪酸通过调节胆固醇合成和胆汁酸分泌直接影响脂质代谢,使脂质代谢功能逐渐恢复正常。Shimizu 等^[75]对绒菇、毛菇、香菇、灰树花和杏菇的混合物提取粗多糖,通过饲喂高脂小鼠后发现实验组小鼠肠道菌群趋近于正常组,丙酸等短链脂肪酸含量显著升高且小鼠 TG、TC 水平显著下降。

综上所述,尽管食药菌多糖改变肠道菌群调节短链脂肪酸起到调节脂质代谢的作用这一机制尚未完全确定和统一,但上述研究表明食药菌多糖可以通过上调有益菌的含量影响 AMPK 通路激活

ACC 因子的表达促进短链脂肪酸合成,从而抑制肝脏内胆固醇的合成以及促进胆汁酸分泌达到调节脂质代谢的作用。

4.3 食药菌多糖经肠道菌群调节炎症因子改善脂质代谢的作用

高脂血症群体与健康群体相比,血清脂多糖含量较高^[76]。大量研究表明,肥胖和高脂血症患者的炎症水平较高,因此炎症与脂质代谢紊乱有着密切的联系^[77-78]。脂多糖、肠道菌群和脂质代谢之间相互影响,相互作用,脂质代谢紊乱的患者肠道益生菌比例较低,使体内脂多糖因分泌增多或代谢减慢引起蓄积,蓄积的脂多糖一部分进入血液引起内毒素血症,一部分会与 TOLL 样受体结合,促进 MAPK、IRF、PI3K/Akt 以及 NF- κ B 途径释放大量的 IL-1、IL-6、TNF- α 以及 iNOS 等炎症因子,引发炎症反应,炎症反应同时加重脂质代谢紊乱症状,造成恶性循环(图3)。而食药菌多糖可以通过调节肠道菌群从而使该循环终止或向良性发展,对人体有益。Yang 等^[79]通过构建高脂小鼠模型,发现口服猴头菇多糖可以通过改变肠道微生物群的多样性和丰度以及益生菌比例来抑制 NF- κ B、MAPK 和 PI3K/Akt 信号通路阻止炎症反应从而发挥调节免疫功能作用。曾琳娜^[29]研究香菇多糖降脂作用的分子机制,在饲喂高脂小鼠 500 mg/kg 浓度的香菇多糖 11 周后发现香菇多糖通过抑制与高脂血症相关的炎症因子例如 TNF- α 、IL-6、iNOS 表达从而使肝脏指数、TC、TG、LDL-C 水平下降, HDL-C 水平上升。

综上所述,食药菌多糖能够上调肠道内环境中益生菌比例,使 NF- κ B、MAPK 和 PI3K/Akt 等信号通路中断以及相关炎症因子被抑制,从而减少炎症

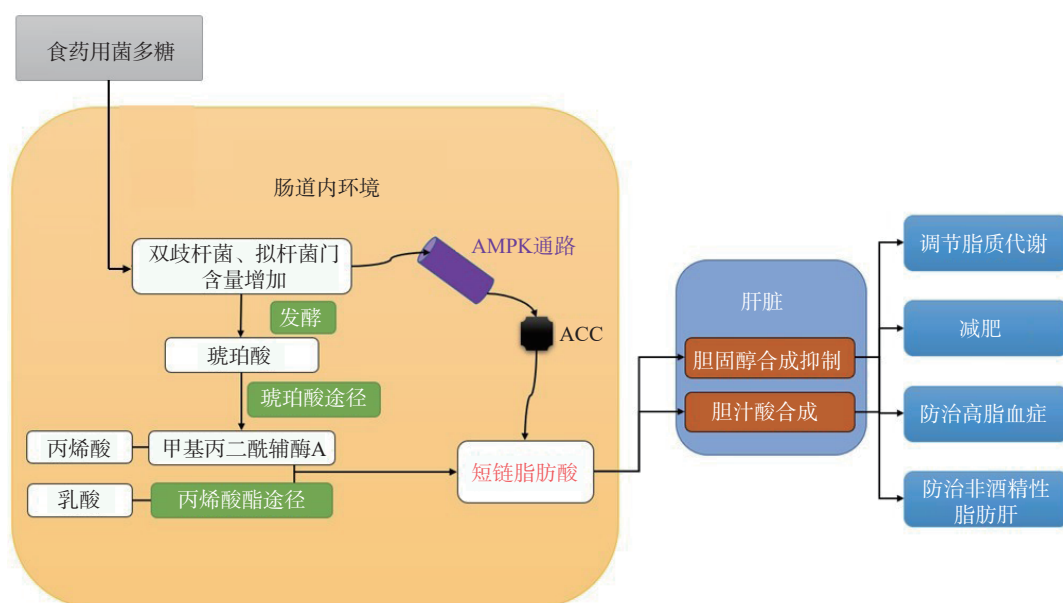


图2 食药菌多糖经肠道菌群调节短链脂肪酸合成改善脂质代谢的机制

Fig.2 Polysaccharides from edible and medicinal fungi regulate the synthesis of short-chain fatty acids by changing gut microbiota to achieve the purpose of improving lipid metabolism

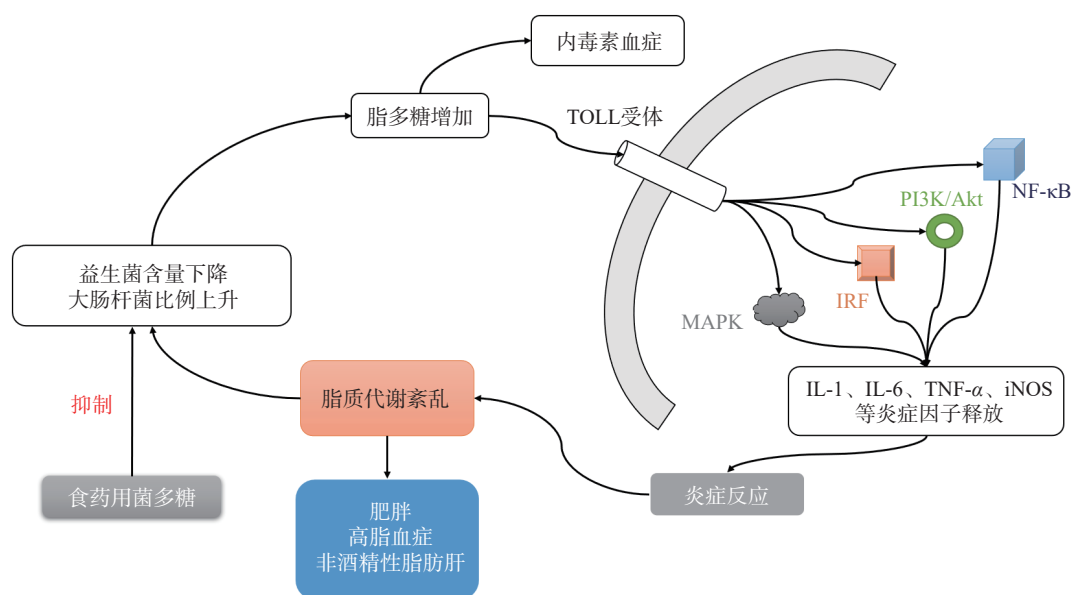


图 3 脂多糖、肠道菌群、炎症和脂质代谢紊乱的相互作用

Fig.3 Interaction of lipopolysaccharide, gut microbiota, inflammation, and lipid metabolism disorders

反应,为维持脂质代谢稳态起到了积极的作用。

5 结论与展望

食药菌多糖可通过调节肠道微生物稳态发挥调节脂质代谢的功能。本文综述了食药菌多糖、肠道菌群以及脂质代谢相互作用的最新研究进展,食药菌多糖可以增加肠道菌群中益生菌水平、降低致病菌的比例,主要调节了以厚壁菌门、双歧杆菌、拟杆菌门等为代表的肠道菌群丰度,并通过增加短链脂肪酸的含量和降低炎症反应达到调节脂质代谢的功能,促进人体的健康。

虽然食药菌中活性物质经肠道菌群达到调节脂质代谢功能的研究得到了学者们的广泛关注,但仍有很多问题值得进一步探索。今后针对食药菌活性成分经由肠道菌群调节脂质代谢及其他疾病的研究可集中在以下几点:为了提高食药菌中活性物质在机体中调节脂质代谢及其他疾病的利用率,需明确食药菌活性物质中具体某种成分对肠道菌群及代谢性疾病起到了关键作用,并揭露其起关键作用的调控因子;目前关于活性物质经由肠道菌群调节脂质代谢的研究主要集中在活性物质对肠道中厚壁菌门、拟杆菌门、双歧杆菌等几种单一菌种或混合菌种的影响,关于活性物质对肠道菌群中复杂系统的作用研究尚不明确;为了更加明确食药菌中活性物质经调节肠道微生物体系稳态达到调节脂质代谢及其他疾病目的的分子作用通路,可以结合基因组学、转录组学等技术手段,共同分析活性物质在肠道中的代谢通路。因此,未来应继续探索食药菌在预防和辅助改善代谢综合症的生理功能和作用,加强对其在疾病防治机理方面的研究,开发出相关的营养功能性食品和保健食品,积极推动代谢疾病的防治。

参考文献

[1] 王茹,曹乾,兰莹利,等. 2011 年与 2015 年我国成人超重和

肥胖近期流行趋势分析[J]. 中国预防医学杂志, 2020, 21(1): 22-26. [WANG R, CAO Q, LAN Y L et al. The epidemic trend of overweight and obesity of adults in China in 2011 and 2015[J]. Chinese Preventive Medicine, 2020, 21(1): 22-26.]

[2] CHEN C, CUI Q M, ZHANG X, et al. Long non-coding RNAs regulation in adipogenesis and lipid metabolism: Emerging insights in obesity[J]. Cellular Signalling, 2018, 51: 47-58.

[3] 孙倩, 万向元. 益生菌缓解高血脂和高血糖的研究进展[J]. 河南工业大学学报(自然科学版), 2018, 39(6): 125-132. [SUN Q, WAN X Y. Research advances on the alleviation of hyperlipidemia and hyperglycemia by probiotics[J]. Journal of Henan University of Technology (Natural Science Edition), 2018, 39(6): 125-132.]

[4] SUN L, BAO L, PHURBU D, et al. Amelioration of metabolic disorders by a mushroom-derived polyphenol correlates with the reduction of *Ruminococcaceae* in gut of DIO mice[J]. Food Science and Human Wellness, 2021, 10(4): 442-451.

[5] RODRIGUEZ S P, DIAZ R B, GONZALEZ M M J, et al. Innovative technologies for the extraction of saccharidic and phenolic fractions from *Pleurotus eryngii*[J]. LWT-Food Science and Technology, 2019, 101: 774-782.

[6] ZHAO H Q, LAI C J S, YU Y, et al. Acidic hydrolysate fingerprints based on HILIC-ELSD/MS combined with multivariate analysis for investigating the quality of *Ganoderma lucidum* polysaccharides[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2020, 163: 476-484.

[7] GOSWAMI B, MAJUMDAR S, DAS A, et al. Evaluation of bioactive properties of *Pleurotus ostreatus* mushroom protein hydrolysate of different degree of hydrolysis[J]. LWT- Food Science and Technology, 2021, 149: 111768.

[8] 田淑雨. 灵芝活性成分的提取分离纯化及抗氧化活性研究[D]. 聊城: 聊城大学, 2019. [TIAN S Y. Study on extraction, isola-

tion, and antioxidant activities of active compositions from *Ganoderma lucidum*[D]. Liaocheng: Liaocheng University, 2019.]

[9] 汪梦雯. 灵芝、香菇和茯苓多糖的提取、结构表征及降糖活性研究[D]. 西安: 陕西科技大学, 2021. [WANG M W. Optimization of extraction technology and biological activity of polysaccharides from *Ganoderma lucidum*, *Lentinus edodes* and *Fu brick tea*[D]. Xi'an: Shaanxi University of Science and Technology, 2021.]

[10] ASGIS K N, SURAJIT S, SAIKAT M, et al. Antioxidant and immunostimulant β -glucan from edible mushroom *Russula albognira* (Krombh.) Fr.[J]. Carbohydrate Polymers, 2014, 99(2): 774–782.

[11] PRASENTJIT M, IPSITA K S, INDRANIL C, et al. Biologically active polysaccharide from edible mushrooms: A review[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2021, 172: 408–417.

[12] 陈文博. 西藏绵头雪莲花多糖的结构鉴定及生物活性的研究[D]. 广州: 华南理工大学, 2020. [CHEN W B. Structural elucidation and the biological activity of polysaccharides from *Saussurea laniceps*[D]. Guangzhou: South China University of Technology, 2019.]

[13] 王银平. 玉木耳多糖的制备、结构表征及其与乳清蛋白相互作用研究[D]. 长春: 吉林大学, 2020. [WANG Y P. Preparation and structural characterization of polysaccharides from *Auricularia cornea* var. *Li*. and their interactions with whey protein[D]. Changchun: Jilin University, 2020.]

[14] BAO H, YOU S G, CAO L, et al. Chemical and rheological properties of polysaccharides from fruit body of *Auricularia auricular-judae*[J]. Food Hydrocolloids, 2016, 57: 30–37.

[15] 吴龙月, 陈瑶, 向福, 等. 杏鲍菇多糖的酶法提取及其保湿和抗氧化活性评价[J]. 中国酿造, 2017, 36(5): 161–165. [WU L Y, CHEN Y, XIANG F et al. Optimization of enzyme extraction conditions of polysaccharide from *Pleurotus eryngii* and its moisture retention and antioxidant activity[J]. China Brewing, 2017, 36(5): 161–165.]

[16] 揣东华, 王洪杰, 张胜抗, 等. 响应面法优化杏鲍菇多糖提取工艺[J]. 食品研究与开发, 2018, 39(7): 47–51. [CHUAI D H, WANG H J, ZHANG S K, et al. Optimization of *Pleurotus eryngii* polysaccharide extraction process by response surface method[J]. Food Research and Development, 2018, 39(7): 47–51.]

[17] 滕春丽, 颜蜜, 向瑞琪, 等. 红托竹荪多糖的提取优化及膜分级分离的研究[J]. 食品安全质量检测学报, 2021, 12(12): 4984–4990. [TENG C L, YAN M, XIANG R Q, et al. Study on optimization of extraction and membrane fractionation of polysaccharide from *Dictyophora rubrovolvata*[J]. Journal of Food Safety & Quality, 2021, 12(12): 4984–4990.]

[18] 马传贵, 张志秀, 孙思胜, 等. 食用菌的活性成分及其物理提取技术研究[J]. 中国果菜, 2021, 41(6): 94–100. [MA C G, ZHANG Z X, SUN S S, et al. Study on active components and physical extraction technologies of edible fungi[J]. China Fruit & Vegetable, 2021, 41(6): 94–100.]

[19] 殷微. 榛蘑多糖提取理化特征及抗氧化活性研究[D]. 长春: 长春师范大学, 2020. [YIN W. Research on physicochemical characteristics and antioxidant activity of polysaccharides extracted from *Armillariellamellea*[D]. Changchun: Changchun Normal University, 2020.]

[20] 魏苏宁, 苏雪莹, 徐国恒. 肝细胞甘油三酯代谢途径异常与脂肪肝[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2016, 32(2): 123–132. [WEI S N, SU X Y, XU G H. Anomaly of triglyceride metabolism in liver lead to NAFLD[J]. Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2016, 32(2): 123–132.]

[21] 李权威, 张开屏, 赵艳红, 等. 乳酸菌调控胆固醇代谢关键因子的研究进展[J]. 中国食品学报, 2021, 21(1): 341–350. [LI Q W, ZHANG K P, ZHAO Y H, et al. Research progress of regulatory key factors involved in cholesterol metabolism by lactic acid bacteria[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2021, 21(1): 341–350.]

[22] 唐兰芳, 王锋, 苏小军, 等. 低共熔溶剂提取对黄精多糖性质及抗氧化活性的影响[J]. 食品与发酵工业, 2021, 47(11): 151–157. [TANG L F, WANG F, SU X J, et al. Effects of deep eutectic solvents on the properties and antioxidant activity of polysaccharides from *Polygonatum cyrtonema* Hua[J]. Food and Fermentation Industries, 2021, 47(11): 151–157.]

[23] MISHRA V, TOMAR S, YADAV P, et al. Promising anticancer activity of polysaccharides and other macromolecules derived from oyster mushroom (*Pleurotus* sp.): An updated review[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2021, 182(1): 1628–1637.

[24] GONG T, LIU S L, WANG H Z, et al. Supercritical CO₂ fluid extraction, physicochemical properties, antioxidant activities and hypoglycemic activity of polysaccharides derived from fallen *Ginkgo leaves*[J]. Food Bioscience, 2021, 42: 101153.

[25] GONG Y F, MA Y X, CHEUNG P C K, et al. Structural characteristics and anti-inflammatory activity of UV/H₂O₂-treated algal sulfated polysaccharide from *Gracilaria lemaneiformis*[J]. Food and Chemical Toxicology, 2021, 152: 112157.

[26] LI S, SHAN N P. Antioxidant and antibacterial activities of sulphated polysaccharides from *Pleurotus eryngii* and *Streptococcus thermophilus* ASCC 1275[J]. Food Chemistry, 2014, 165(15): 262–270.

[27] THAMBIRAJ S R, PHILLIPS M, KOYYALAMUDI S R, et al. Yellow lupin (*Lupinus luteus* L.) polysaccharides: Antioxidant, immunomodulatory and prebiotic activities and their structural characterisation[J]. Food Chemistry, 2018, 267(30): 319–328.

[28] YAN S, PAN C, YANG X, et al. Degradation of *Codium cylindricum* polysaccharides by H₂O₂-Vc-ultrasonic and H₂O₂-Fe²⁺-ultrasonic treatment: Structural characterization and antioxidant activity[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2021, 182: 129–135.

[29] 曾琳娜. 香菇多糖降脂作用的评估及分子机制的研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2016. [ZENG L N. Study the lipid-

- lowering effect of lentinan and its molecular mechanism[D]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2016.]
- [30] CHEN L, ZHANG Y P, SHA O, et al. Hypolipidaemic and hypoglycaemic activities of polysaccharide from *Pleurotus eryngii* in Kunming mice[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2016, 93: 1206–1209.
- [31] 于美汇, 赵鑫, 尹红力, 等. 碱提醇沉黑木耳多糖体外和体内降血脂功能[J]. *食品科学*, 2017, 38(1): 232–237. [YU M H, ZHAO X, YIN H L, et al. *In vitro* and *in vivo* hypolipidemic effect of *Auricularia auricular* polysaccharides[J]. *Food Science*, 2017, 38(1): 232–237.]
- [32] 董博斐, 彭文欣, 杨凤霞, 等. 红平菇胞外多糖体外抗氧化及对高血脂小鼠体内抗氧化能力探究[J]. *食品工业科技*, 2021, 42(5): 305–310. [DONG B F, PENG W X, YANG F X, et al. Study on the antioxidant capacity of extracellular polysaccharides of *Pleurotus djamo* *in vitro* and in hyperlipidemia mice[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2021, 42(5): 305–310.]
- [33] XU N, REN Z Z, ZHANG J J, et al. Antioxidant and anti-hyperlipidemic effects of mycelia zinc polysaccharides by *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis*[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2017, 95: 204–214.
- [34] 赵媚, 常凌, 宋泽和, 等. 植物多酚与肠道微生物群的相互作用及其对代谢性疾病影响的研究进展[J]. *食品科学*, 2021, 42(5): 305–313. [ZHAO M, CHANG L, SONG Z H, et al. Interactions between plant polyphenols and intestinal microbiota and their effects on metabolic diseases[J]. *Food Science*, 2021, 42(5): 305–313.]
- [35] SONG Q Q, WANG Y K, HUANG L X, et al. Review of the relationships among polysaccharides, gut microbiota, and human health[J]. *Food Research International*, 2020, 140: 109858.
- [36] PAN Y L, WU B B, YAN X Q, et al. Research on intestinal flora of obese patients by intervention of plant fermentation extraction[J]. *Clinical Gastroenterology & Hepatology*, 2017, 15(1): 156–157.
- [37] GHOLIZADEH P, MAHALLEI M, PORMOHAMMAD A, et al. Microbial balance in the intestinal normal microbiome and its association with diabetes, obesity and allergic disease[J]. *Microbial Pathogenesis*, 2019, 127: 48–55.
- [38] 张翠兰, 李杨, 苏佩琼, 等. 肥胖 2 型糖尿病患者代谢性手术治疗后肠道菌群的变化[J]. *中国病原生物学杂志*, 2021, 16(3): 348–351, 358. [ZHANG C L, LI Y, SU P Q, et al. Changes in intestinal flora in obese patients with type 2 diabetes after metabolic surgery[J]. *Journal of Pathogen Biology*, 2021, 16(3): 348–351, 358.]
- [39] HE J, CHEN J, HE Q, et al. Oral L-theanine administration promotes fat browning and prevents obesity in mice fed high-fat diet associated with the modulation of gut microbiota[J]. *Journal of Functional Foods*, 2021, 81: 104476.
- [40] 傅灵艳. 肥胖大鼠肝脏生物节律与肠道菌群关系研究[D]. 南昌: 江西中医药大学, 2019. [FU L Y. Relationship between liver biological rhythm and intestinal flora in obese rats[D]. Nanchang: Jiangxi University of Chinese Medicine, 2019.]
- [41] RIVA A, BORGIO F, LASSANDRO C, et al. Pediatric obesity is associated with an altered gut microbiota and discordant shifts in *Firmicutes* populations[J]. *Digestive & Liver Disease*, 2016, 48: e268.
- [42] MILLION M, MARANINCHI M, HENRY M, et al. Obesity-associated gut microbiota is enriched in *Lactobacillus reuteri* and depleted in *Bifidobacterium animalis* and *Methanobrevibacter smithii*[J]. *International Journal of Obesity*, 2012, 36(6): 817–825.
- [43] REQUENA T, SONG Y, PELAEZ C, et al. Modulation and metabolism of obesity-associated microbiota in a dynamic simulator of the human gut microbiota[J]. *LWT- Food Science and Technology*, 2021, 141: 110921.
- [44] MULLINS T P, TOMSETT K I, GALLO L A, et al. Maternal gut microbiota displays minor changes in overweight and obese women with GDM[J]. *Nutrition Metabolism and Cardiovascular Diseases*, 2021, 31(7): 2131–2139.
- [45] BALAMURUGAN R, GEORGE G, KABERDOSS J, et al. Quantitative differences in intestinal *Faecalibacterium prausnitzii* in obese Indian children[J]. *British Journal of Nutrition*, 2010, 103(3): 335–338.
- [46] GUO Z T, WANG H X, KONG L Q, et al. Supplementation with nanobubble water alleviates obesity-associated markers through modulation of gut microbiota in high-fat diet fed mice[J]. *Journal of Functional Foods*, 2020, 67: 103820.
- [47] JUNIOR R E M, CARVALHO L M D, REIS D C D, et al. Diet-induced obesity leads to alterations in behavior and gut microbiota composition in mice[J]. *The Journal of Nutritional Biochemistry*, 2021, 92: 108622.
- [48] BORDOLOI J, OZAH D, BORA T, et al. Gamma-glutamyl carboxylated Gas6 mediates the beneficial effect of vitamin K on lowering hyperlipidemia via regulating the AMPK/SREBP1/PPAR α signaling cascade of lipid metabolism[J]. *The Journal of Nutritional Biochemistry*, 2019, 70: 174–184.
- [49] 王华文. 健脾祛痰法通过调节肠道菌群和胆汁酸代谢改善血脂异常的作用及机制研究[D]. 沈阳: 辽宁中医药大学, 2020. [WANG H W. Study on the effect and mechanism of invigorating spleen and removing phlegm to improve dyslipidemia by regulating intestinal flora and bile acid metabolism [D]. Shenyang: Liaoning University of Traditional Chinese Medicine, 2020.]
- [50] 熊静芳, 傅国胜. 高脂血症患者肠道优势菌群与血清脂质水平相关性研究[J]. *中国微生态学杂志*, 2013, 25(11): 1282–1285, 1289. [XIONG J F, FU G S. Correlations between gut predominant bacteria and serum lipids in patients with hyperlipidemia[J]. *Chinese Journal of Microecology*, 2013, 25(11): 1282–1285, 1289.]
- [51] GAO J, DING G Q, LI Q, et al. Tibet kefir milk decreases fat deposition by regulating the gut microbiota and gene expression of Lpl and Angptl4 in high fat diet-fed rats[J]. *Food Research International*

tional, 2019, 121: 278–287.

[52] BERNINI L J, SIMAO A N C, ALFIERI D F, et al. Beneficial effects of *Bifidobacterium lactis* on lipid profile and cytokines in patients with metabolic syndrome: A randomized trial. Effects of probiotics on metabolic syndrome[J]. *Nutrition*, 2016, 32(6): 716–719.

[53] ALESSANDRI G, SINDEREN D V, VENTURA M. The genus *Bifidobacterium*: From genomics to functionality of an important component of the mammalian gut microbiota[J]. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2021, 19: 1472–1487.

[54] ZHANG T T, ZHAO W Y, XIE B Z, et al. Effects of *Auricularia auricula* and its polysaccharide on diet-induced hyperlipidemia rats by modulating gut microbiota[J]. *Journal of Functional Foods*, 2020, 72: 104038.

[55] KHAN I, HUANG G X, LI X, et al. Mushroom polysaccharides from *Ganoderma lucidum* and *Poria cocos* reveal prebiotic functions[J]. *Journal of Functional Foods*, 2018, 41: 191–201.

[56] 孙婷, 张之. 尿石素 A 对 2 型糖尿病小鼠肠道菌群的影响[J]. *新疆医学*, 2021, 51(6): 634–637, 650. [SUN T, ZHANG Z. Effects of urolithin A on intestinal microflora in type-2-diabetic mice[J]. *Xinjiang Medical Journal*, 2021, 51(6): 634–637, 650.]

[57] 乔高翔. 茯苓多糖对 DSS 诱导的小鼠溃疡性结肠炎与肠道菌群相关性的探究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2020. [QIAO G X. Study on effects of *Smilax china* L. polysaccharide in DSS-induced ulcerative colitis and intestinal flora in mice [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2020.]

[58] 练新荣, 承耀中, 董彦鹏, 等. 老龄小鼠术后认知功能障碍和肠道菌群失调的关系[J]. *现代生物医学进展*, 2021, 21(10): 1801–1805. [LIAN X R, CHENG Y Z, DONG Y P, et al. Relationship between postoperative cognitive dysfunction and intestinal dysbacteriosis in aged mice, *Progress in Modern Biomedicine*, 2021, 21(10): 1801–1805.]

[59] GUO W L, DENG J C, PAN Y Y, et al. Hypoglycemic and hypolipidemic activities of *Grifola frondosa* polysaccharides and their relationships with the modulation of intestinal microflora in diabetic mice induced by high-fat diet and streptozotocin[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 153: 1231–1240.

[60] REN F, MENG C, CHEN W J, et al. *Ganoderma* amboinense polysaccharide prevents obesity by regulating gut microbiota in high-fat-diet mice[J]. *Food Bioscience*, 2021, 42: 101107.

[61] CHEN Y F, JIN L, LI Y H, et al. Bamboo-shaving polysaccharide protects against high-diet induced obesity and modulates the gut microbiota of mice[J]. *Journal of Functional Foods*, 2018, 49: 20–31.

[62] 崔成. 抗生素、益生菌及银耳孢子发酵物对猪肠道硬壁门菌和拟杆菌、脂肪沉积和脂肪代谢相关基因表达的影响及其作用机理[D]. 成都: 四川农业大学, 2013. [CUI C. Effect and mechanism of antibiotics, probiotics and *Tremella fuciformis* ferment substance on pig intestinal Firmicutes and Bacteroidetes, fat

deposition and fat metabolism-related gene expression[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2013.]

[63] FANG D L, WANG D, MA G X, et al. *Auricularia polytricha* noodles prevent hyperlipemia and modulate gut microbiota in high-fat diet fed mice[J]. *Food Science and Human Wellness*, 2021, 10: 431–441.

[64] 刘肖肖. 金针菇子实体多糖 FVP60 调节肠道菌群发挥降血脂功能研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2020. [LIU X X. Polysaccharides FVP60 from *Flammulina velutipes* ameliorate hyperlipidemia via modulating gut microbiota[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2020.]

[65] LI L, GUO W L, ZHANG W, et al. *Grifola frondosa* polysaccharides ameliorate lipid metabolic disorders and gut microbiota dysbiosis in high-fat diet fed rats[J]. *Food & Function*, 2019, 10(5): 2560–2572.

[66] SANG T T, GUO C J, GUO D D, et al. Suppression of obesity and inflammation by polysaccharide from sporoderm-broken spore of *Ganoderma lucidum* via gut microbiota regulation[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2021, 256: 117594.

[67] XU Y Q, ZHU Y, LI X T, et al. Dynamic balancing of intestinal short-chain fatty acids: The crucial role of bacterial metabolism[J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2020, 100: 118–130.

[68] KAUNA C J, GTAREK P, CHARTRAND M S, et al. Is there a relationship between intestinal microbiota, dietary compounds, and obesity?[J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2017, 70: 105–113.

[69] MEENU M, XU B J. A critical review on anti-diabetic and anti-obesity effects of dietary resistant starch[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2019, 59(18): 3019–3031.

[70] GIUBERTI G, GALLO A, MOSCHINI M, et al. *In vitro* production of short-chain fatty acids from resistant starch by pig faecal inoculum[J]. *Animal*, 2013, 7(9): 1446–1453.

[71] 连晓蔚. 肠道菌群利用几种膳食纤维体外发酵产短链脂肪酸的研究[D]. 广州: 暨南大学, 2011. [LIAN X W. Gut microbiota *in vitro* fermenting destarched dietary fiber to produce SCFA[D]. Guangzhou: Jinan University, 2011.]

[72] YANG F, FENG B, NIU Y J, et al. Fu instant tea ameliorates fatty liver by improving microbiota dysbiosis and elevating short-chain fatty acids in the intestine of mice fed a high-fat diet[J]. *Food Bioscience*, 2021, 42: 101207.

[73] PARK H, KAUSHIK V K, CONSTANT S, et al. Coordinate regulation of Malonyl-CoA Decarboxylase, sn-Glycerol-3-phosphate Acyltransferase, and Acetyl-CoA Carboxylase by AMP-activated protein kinase in rat tissues in response to exercise[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(36): 32571–32577.

[74] PAN Y Y, WAN X Z, ZENG F, et al. Regulatory effect of *Grifola frondosa* extract rich in polysaccharides and organic acids on glycolipid metabolism and gut microbiota in rats[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2020, 155: 1030–1039.

[75] SHIMIZU T, MORI K, KOBAYASHI H, et al. Japanese

mushroom consumption alters the lipid metabolomic profile of high-fat diet-fed mice[J]. [Heliyon](#), 2020, 6(7): e04438.

[76] 缪福俊, 单春兰, 耿树香, 等. 核桃油对脂多糖诱导小鼠小肠炎性因子 TNF- α 的影响[J] 中国粮油学报, 2021, 36(5): 76-81.

[MIAO F J, SHAN C L, GENG S X, et al. Effect of walnut oil on intestine inflammatory factor TNF- α induced by lipopolysaccharide in mice[J] Journal of the Chinese Cereals and Oils Association 2021, 36(5): 76-81.]

[77] 马长路. 干酪乳杆菌对高脂膳食仓鼠肠道菌群及脂质代谢的影响与机理研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2020. [MA C L. Effect and mechanism of *Lactobacillus casei* on intestinal flora and

lipid metabolism of high-fat diet hamsters[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences Thesis, 2020.]

[78] 龚勇珍, 孙少卫, 廖端芳. 细胞炎症反应与脂质代谢的相互作用及调节[J]. [中国动脉硬化杂志](#), 2017, 25(6): 623-629.

[GONG Y Z, SUN S W, LIAO D F. Interaction and regulation of cell inflammation and lipid metabolism[J]. [Chinese Journal of Arteriosclerosis](#), 2017, 25(6): 623-629.]

[79] YANG Y, YE H Q, ZHAO C H, et al. Value added immunoregulatory polysaccharides of *Hericium erinaceus* and their effect on the gut microbiota[J]. [Carbohydrate Polymers](#), 2021, 262: 117668.