



陈辉

博士，副研究员。2007年毕业于合肥工业大学食品科学专业，2008年至今工作于上海市农业科学院食用菌研究所；主要从事食用菌栽培生理研究和技术推广；先后主持市科委重点攻关项目和国家自然科学基金项目，现任上海食用菌产业技术体系农林废弃物循环利用专业组组长；近年来，主要从事珍稀食用菌品种的栽培技术研发和推广工作；目前发表专业学术论文41篇，其中SCI论文12篇，已授权发明专利6项。



张津京

博士，副研究员。2014年毕业于南京农业大学微生物学专业，2014年至今工作于上海市农业科学院食用菌研究所，上海食用菌产业体系崇明综合试验站站长；主要从事食用菌栽培生理及其生态作用研究；主持项目4个，包括国家自然科学基金和上海市农委青年人才成长计划等，发表学术论文29篇，其中SCI论文12篇，已授权发明专利3项。

温度对梯棱羊肚菌抗氧化酶活及其基因表达的影响

白静^{1,2} 陈明杰¹ 唐利华¹ 杜军华³ 冯志勇¹ 张津京^{1*} 陈辉^{1,2*}

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

②上海海洋大学食品学院 上海 201306

③青海师范大学 青海 西宁 810008

摘要：大田栽培条件下，环境温度无法精确调控，温度胁迫是影响羊肚菌生长发育的重要因素。抗氧化酶和抗氧化活性物质是羊肚菌抵御逆境胁迫的重要因子。温度胁迫下，羊肚菌菌丝会通过增加相应酶活性来减少活性氧的积累，降低对细胞的损伤。作者研究了不同温度对梯棱羊肚菌菌丝生长、抗氧化酶

基金项目：上海市科技兴农项目（2021-02-08-00-12-F00786）；青海省科技厅应用基础研究计划项目（2018-ZJ-790）

Supported by Shanghai Agriculture Applied Technology Development Program, China (2021-02-08-00-12-F00786), and Application Basic Research Plan Project of Qinghai Provincial Department of Science and Technology (2018-ZJ-790).

* Corresponding authors. E-mail: huichen_js@aliyun.com, hf.zjj6688@163.com

ORCID: CHEN Hui (0000-0002-2639-5552)

Received: 2021-06-08, accepted: 2021-09-07

(超氧化物歧化酶 SOD、过氧化氢酶 CAT、谷胱甘肽还原酶 GR、谷胱甘肽过氧化物酶 GPX) 活性及其基因表达和抗氧化活性物质的影响, 结果显示: 在 5–25℃ 的温度区间内, 随着温度的增加, 菌丝生长速度加快, 菌丝的老化速度也加快; 对抗氧化酶活性研究发现, SOD、GPX 和 GR 在低温下活性更高, CAT 在高温下活性更高; 抗氧化活性物质含量会随温度升高而增加, 如还原型抗坏血酸 (AsA) 和还原型谷胱甘肽 (GSH); 温度越高, 羊肚菌菌丝中 H_2O_2 、 O^{2-} 和丙二醛含量也随之增加。因此, 在温度胁迫下, 羊肚菌通过启动不同的抗氧化酶和抗氧化活性物质来减少活性氧含量, 缓解菌丝损伤, 本研究为探讨温度对羊肚菌种质质量的影响和栽培条件优化提供了基础数据支撑。

关键词: 梯棱羊肚菌, 抗氧化酶, 基因表达, 活性氧

[引用本文] 白静, 陈明杰, 唐利华, 杜军华, 冯志勇, 张津京, 陈辉, 2021. 温度对梯棱羊肚菌抗氧化酶活及其基因表达的影响. 菌物学报, 40(12): 3276-3285

Bai J, Chen MJ, Tang LH, Du JH, Feng ZY, Zhang JJ, Chen H, 2021. Effects of temperature on antioxidant enzyme activities and gene expression in *Morchella importuna*. Mycosystema, 40(12): 3276-3285

Effects of temperature on antioxidant enzyme activities and gene expression in *Morchella importuna*

BAI Jing^{1, 2} CHEN Ming-Jie¹ TANG Li-Hua¹ DU Jun-Hua³ FENG Zhi-Yong¹
ZHANG Jin-Jing^{1*} CHEN Hui^{1, 2*}

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

②College of Food Science and Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

③Qinghai Normal University, Xining, Qinghai 810008, China

Abstract: In filed cultivation, the ambient temperature cannot be precisely regulated, then temperature stress is an important factor affecting the growth and development of *Morchella importuna*. Antioxidant enzymes and antioxidant active substances are important factors for *M. importuna* to resist stress. Under temperature stress, mycelia are able to increase corresponding enzyme activity to reduce the accumulation of reactive oxygen species and to reduce the damage to cells. The effects of different temperatures on the growth of mycelium, antioxidant enzyme activity (superoxide dismutase, catalase, glutathione reductase, and glutathione peroxidase), gene expression and antioxidant active substances are studied. As a result, in the temperature range of 5–25°C, with the increase of temperature, the growth rate of mycelia is accelerated, and the aging rate of mycelia is accelerated. It was found that SOD, GPX and GR had higher activity at low temperature, and CAT had higher activity at high temperature. The content of antioxidant active substances, such as reduced ascorbic acid (AsA) and reduced glutathione (GSH), increased with the increase of temperature. The content of H_2O_2 , O^{2-} and MDA in *M.*

importuna hyphae increased with the increase of temperature. Therefore, under temperature stress, *M. importuna* activate different antioxidant enzymes and antioxidant active substances to reduce the content of reactive oxygen species and alleviate mycelial damage. Our study provides basic data support for regulation of temperature effecting quality of spawn and the optimization of cultivation conditions of *M. importuna*.

Key words: *Morchella importuna*, antioxidant enzymes, gene expression, active oxygen

羊肚菌 *Morchella* spp. 属于低温食用菌, 温度是影响其生长发育的关键因子之一 (郝海波等 2021)。近年来, 温度异常导致当地羊肚菌生产的减产甚至绝收的现象时有发生报道。肖锋等 (2000) 应用正交试验方法研究了温度、pH 值、光照对羊肚菌 *M. esculenta* 菌丝生长的影响, 结果显示温度是影响羊肚菌菌丝生长的主要因素。食用菌的温度响应机制已经成为食用菌研究热点之一 (张金霞 2015)。刘秀明等 (2015) 研究发现高温胁迫下白灵侧耳 *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis* C.J. Mou 的栽培种质和微观菌丝形态均发生了显著变化。程泳春等 (2020) 研究了温度对斑玉蕈 *Hypsizygus marmoreus* 后熟阶段生理活性的影响, 结果显示随温度升高, 菌包颜色由白色变为浅黄色, 过高的培养温度还造成了菌丝大量死亡, 无法正常出菇。

温度胁迫会使生物体发生氧化应激反应, 并伴随活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 的积累。ROS 包括超氧阴离子 (superoxide anions, $O_2^{\cdot-}$)、过氧化氢 (H_2O_2) 和羟基自由基 ($HO^{\cdot}$) (D'Autréaux & Toledano 2007)。已有研究表明, 低温胁迫会对草菇造成氧化损伤, 低温胁迫过程中超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 活性前期上升后期下降, 过氧化氢酶 (catalase, CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX) 活性总体上升, 谷胱甘肽 (reduced glutathione, GSH) 含量增加 (姜威 2014); 在高温胁迫中糙皮侧耳会增加过氧化氢酶

(CAT) 活性来缓解损伤 (王丽宁等 2019)。赵旭 (2019) 关于香菇 *Lentinula edodes* 高温胁迫的研究表明, 香菇高温表型分析的最佳胁迫温度为 $37^{\circ}C$, 不同高温胁迫 24h, 香菇主栽品种 18 菌株及经诱变筛选得到的高温恢复型菌株 18N44 两个香菇菌株在基因、蛋白和代谢物方面均有显著差异。当食用菌生长环境温度与其适宜培养温度相差过大时, 食用菌体内活性氧以及抗氧化机制发生应激变化, 以此缓解逆境胁迫的伤害 (管道平 2004)。

羊肚菌作为需氧生物, 细胞进行生命活动时, 线粒体等会产生活性氧 (ROS), 不同温度处理会影响细胞内 ROS 的动态平衡, 导致细胞结构、糖类和 DNA 等的损伤, 影响细胞正常生命活动。生物体为了正常的生长发育, 利用自身生理发展出一套抗氧化防御机制用以清除 ROS (Krengel & Törnroth-Horsefield 2015), 分为酶促清除机制和非酶促清除机制。其中酶促机制包括超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR) 和谷胱甘肽过氧化物酶 (glutathione peroxidase, GPX) 等。非酶促机制主要是一些抗氧化剂, 包括还原型抗坏血酸 (ascorbic acid, AsA) 和还原型谷胱甘肽 (GSH) 等。温度对羊肚菌菌丝细胞内抗氧化系统影响的研究尚未有报道。因此, 本研究对不同温度下羊肚菌菌丝生长速度, 抗氧化酶 (SOD、CAT、GR 和 GPX) 活性及其基因表达水平、抗氧化物质、活性氧 (H_2O_2)

和 O^{2-} 含量和丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 含量的变化进行研究, 以期了解温度对羊肚菌菌丝胞内抗氧化酶的影响及其变化趋势, 为羊肚菌栽培条件优化提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌株: 梯棱羊肚菌 *Morchella importuna* (M. Kuo, O'Donnell & T.J. Volk) 菌株“申羊一号”由上海市农业科学院食用菌研究所菌种保藏中心提供。

1.1.2 培养基和试剂: PDA 培养基、PDB 液体培养基、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性测定试剂盒、还原型抗坏血酸 (AsA) 含量测定试剂盒、BCA 法蛋白含量测定试剂盒、谷胱甘肽过氧化物酶 (GSH-Px) 活性测定试剂盒、谷胱甘肽还原酶 (GR) 活性测定试剂盒、还原型谷胱甘肽 (GSH) 含量测定试剂盒、超氧化物歧化酶 (SOD) 活性测定试剂盒、丙二醛 (MDA) 含量测定试剂盒、超氧阴离子 (OFR) 含量测定试剂盒、过氧化氢 (H_2O_2) 含量测定试剂盒、过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性测定试剂盒等购买于苏州科铭生物技术有限公司。

1.2 方法

1.2.1 不同温度处理后菌丝生长速度测定: 将试管菌种转接到 PDA 培养基上进行活化, 菌种活化后转接相同直径的菌块在 PDA 培养基中央, $25^{\circ}C$ 下培养 2d, 再置于不同的温度处理 5、10、15、20、 $25^{\circ}C$, 处理时间 5d。分别记录不同温度处理下 24h 和 48h 时菌丝在平板上的延伸程度以标记菌落直径, 菌丝生长速度=48h 测量直径-24h 测量直径。

1.2.2 菌丝形态观察: 将 5 个温度处理, 每个处理 5 个重复共计 25 个培养基平板, 使用倒置显微镜 (蔡司 LSM 880) 40x 条件下, 观察

菌丝的微观形态。

1.2.3 酶活及其抗氧化物质变化测定: 活化后的菌种采用 PDB 液体培养基培养, 然后分别置于不同的温度下处理 24h, 收集菌丝, 备用。SOD、CAT、GR、GPX、超氧阴离子、MDA 等含量测定方法参照苏州科铭生物科技股份有限公司的试剂盒说明书进行。

1.2.4 不同温度处理后抗氧化酶基因表达水平变化: 收集 5 个温度处理, 每个处理 5 个重复, 共计 25 个平板菌丝, 用 Redzol 法提取 RNA, 按照反转录试剂盒操作说明将 RNA 反转录成 cDNA。将反转录产物 cDNA 放入 $-20^{\circ}C$ 冰箱中待后续荧光定量使用。荧光定量 PCR (RT-PCR) 的内参基因是 *act1*, 以 $5^{\circ}C$ 作为对照组, 反应条件: 第一阶段 $95^{\circ}C$ 20s; 第二阶段 $95^{\circ}C$ 5s, $60^{\circ}C$ 15s, $72^{\circ}C$ 15s, 循环 40 次; 第三阶段 $95^{\circ}C$ 15s, $60^{\circ}C$ 1min。每个样品设 3 个重复。RT-PCR 数据由仪器 StepOnePlus 的软件 StepOneSoftwarev2.2.2 获取。

1.3 统计学分析

记录酶活性、氧化物质含量数据以及基因表达量数据, 用 Graph Pad Prism 6.0 对记录处理后的数据进行绘图, 用 SPSS 26.0 对记录处理数据进行 Duncan 多重比较分析, $P<0.05$ 为组间差异, 具有统计学意义。

2 结果与分析

2.1 不同温度处理对菌丝生长速度的影响

羊肚菌菌丝生长速度测定结果表明, 在 $5-25^{\circ}C$ 这个温度区间, 菌丝生长速度随着温度升高而增加, 存在显著性差异 ($P<0.05$) (图 1A)。同时发现随着处理温度的升高, 羊肚菌菌丝逐渐出现菌核现象, $20^{\circ}C$ 下可见羊肚菌菌丝已经出现黄褐色菌丝, $25^{\circ}C$ 下黄褐色更加明显 (图 1B)。此外, 在显微镜下观察到随着温度上升, 羊肚菌菌丝分叉增多 (图 1C), 因此, 温度升高会诱导羊肚菌菌丝分叉。

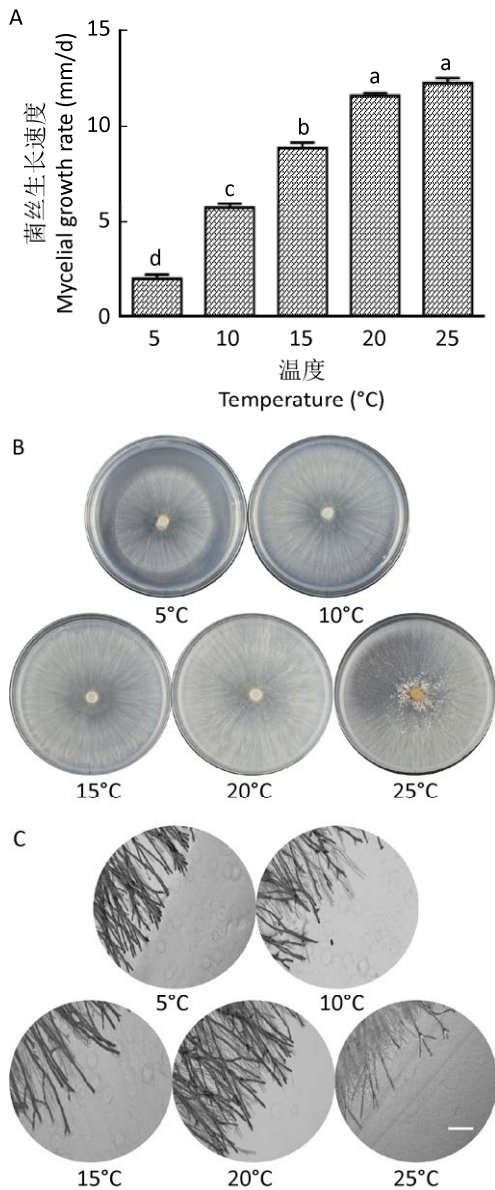


图 1 不同温度处理对羊肚菌菌丝生长和形态的影响 A: 菌丝生长速度; B: 不同温度下培养皿中羊肚菌菌落形态; C: 不同温度下菌丝的微观形态, 标尺=10 μ m. 不同小写字母表示差异显著性 ($P<0.05$). 下同

Fig. 1 Effects of different temperature treatments on the growth and morphology of *Morchella importuna* hyphae. A: Growth rate of mycelia; B: Growth of mycelia in petri dishes at different temperatures; C: Microscopic morphology of mycelia at different temperatures, bars=10 μ m. Different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$). The same below.

2.2 不同温度处理对羊肚菌活性氧和丙二醛含量的影响

逆境胁迫下, 胞内活性氧产生和清除的平衡被打破, 随着活性氧逐渐增加, 细胞中蛋白质、DNA 和不饱和脂肪酸等受损, 引起膜脂过氧化, 而 MDA 就是膜脂过氧化的指标。MDA 含量随处理温度的升高显著上升 ($P<0.05$) (图 2A)。超氧阴离子含量也随着

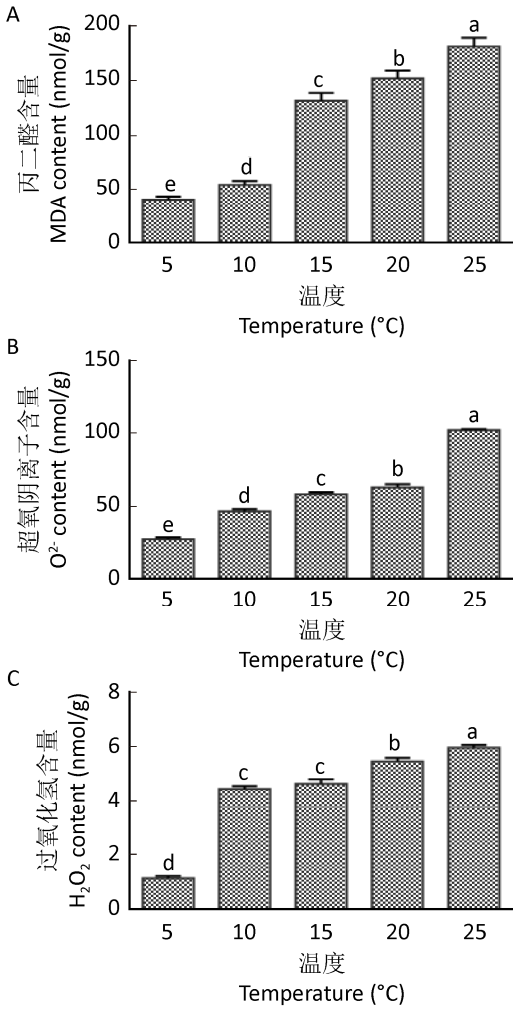


图 2 不同温度处理对羊肚菌活性氧含量的影响 A: 不同温度下菌丝中 MDA 含量; B: 不同温度下菌丝中 O²⁻含量; C: 不同温度下菌丝中 H₂O₂ 含量 Fig. 2 Effects of different temperature treatments on ROS content of *Morchella importuna*. A: MDA content in mycelia at different temperatures; B: O²⁻ content in mycelia at different temperatures; C: H₂O₂ content in mycelia at different temperatures.

温度升高显著上升 ($P<0.05$), 与 MDA 相似, 其含量也在 25℃时达到最大值。H₂O₂ 含量也随着温度升高显著升高 ($P<0.05$) (图 2C), 但与 MDA 和超氧阴离子不同的是, H₂O₂ 的含量在 10–15℃无显著差异 ($P>0.05$) (图 2B)。

2.3 不同温度处理对羊肚菌抗氧化酶活性的影响

研究发现, SOD 酶活性随着处理温度的升高呈现下降的趋势, 酶活性在 5℃处理下达到最大值, 且差异显著 ($P<0.05$) (图 3A)。CAT 的酶活性随着处理温度的升高显著上升

($P<0.05$), 酶活性在 25℃处理下达到最大值, 在 10–20℃无显著差异 ($P>0.05$) (图 3B)。GR 的活性随温度升高显著降低 ($P<0.05$), 5℃下酶活性最高, 在 20–25℃无显著差异 ($P>0.05$); GPX 的活性 (图 3C) 也随温度升高显著降低 ($P<0.05$) (图 3D)。

2.4 不同温度处理对羊肚菌抗氧化活性物质的影响

非酶促清除系统主要包括一些抗氧化剂, 如抗坏血酸 (ascorbic acid, AsA)、谷胱甘肽 (GSH)、酶类、生物碱、非蛋白氮

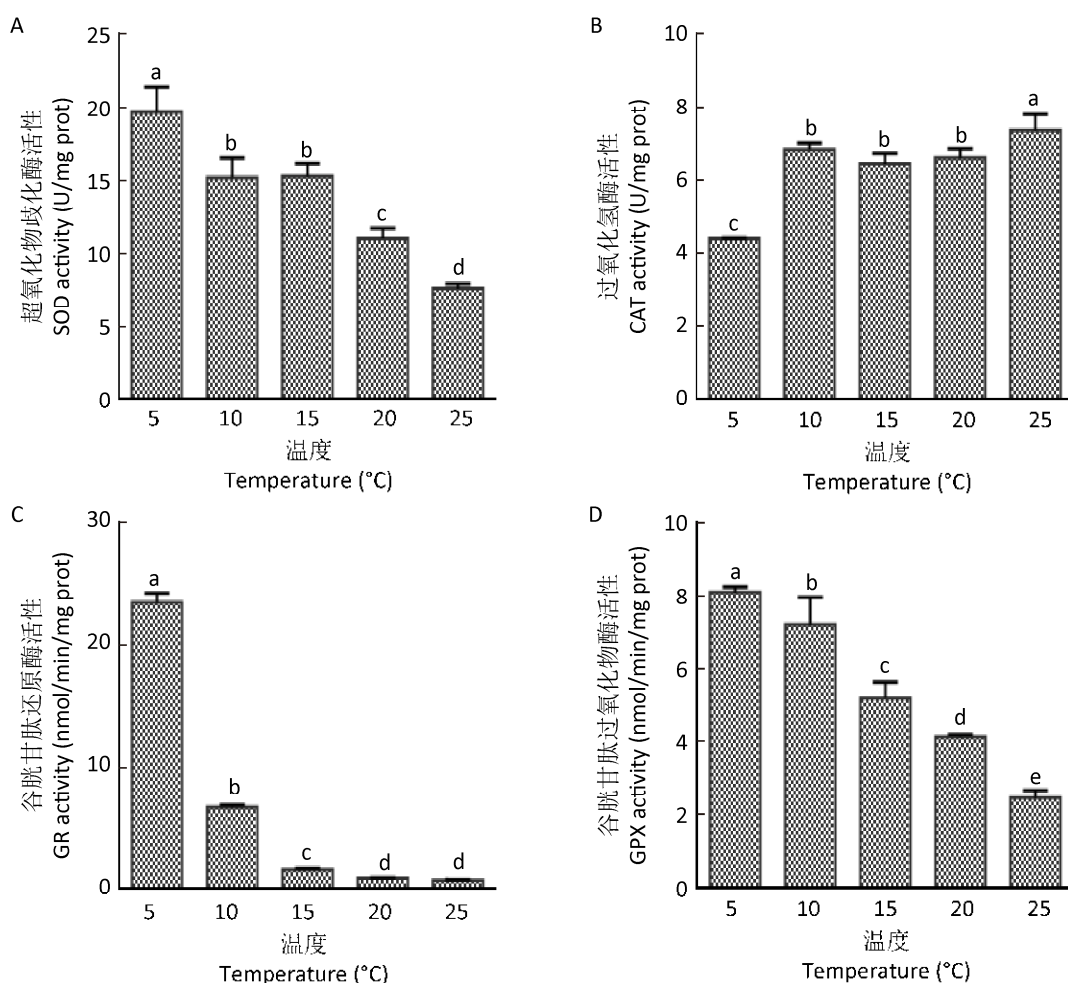


图 3 不同温度处理对羊肚菌抗氧化酶活性的影响 A: 不同温度下菌丝中 SOD 活性; B: 不同温度下菌丝中 CAT 活性; C: 不同温度下菌丝中 GR 活性; D: 不同温度下菌丝中 GPX 活性

Fig. 3 Effects of different temperature treatments on antioxidant enzyme activity of *Morchella importuna*. A: SOD activity in mycelia at different temperatures; B: CAT activity in mycelia at different temperatures; C: GR activity in mycelia at different temperatures; D: GPX activity in mycelia at different temperatures.

基酸等 (Taha *et al.* 2020)。抗氧化酶和抗氧化剂能够共同清除活性氧,减轻不同温度胁迫对生物细胞的损伤。APX 在抗坏血酸-谷胱甘肽循环中,以抗坏血酸作为电子受体,发挥清除 H_2O_2 的作用。APX 与 H_2O_2 的亲合力比 CAT 和 POD (peroxidase, 过氧化物酶) 更强,已经证明在不同的胁迫条件下,植物中的 APX 表达量增大。AsA 含量随处理温度升高先上升后下降,在 20°C 处理下达到最大值 (图 4A); 还原型 GSH 的含量随温度升高显著上升 ($P<0.05$) (图 4B)。

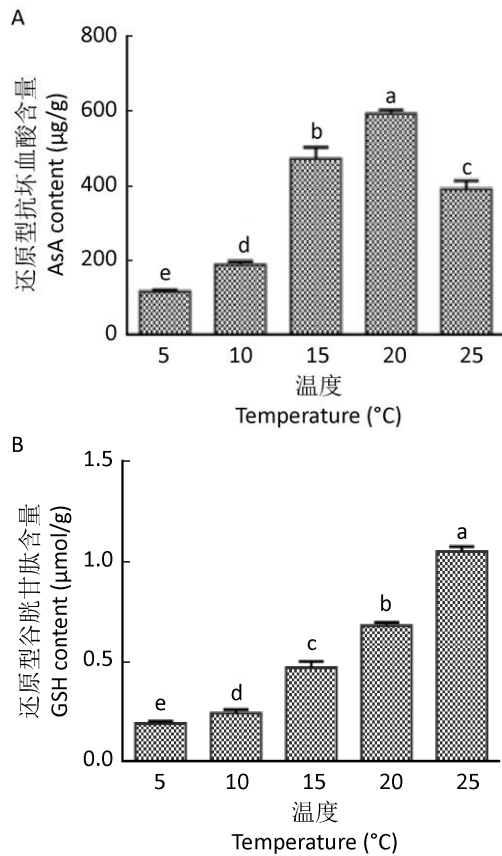


图 4 不同温度处理对羊肚菌抗氧化活性物质的影响 A: 不同温度下菌丝中 AsA 含量; B: 不同温度下菌丝中 GSH 含量

Fig. 4 Effects of different temperature treatments on antioxidant active substances in *Morchella importuna*. A: AsA content in mycelia at different temperatures; B: GSH content in mycelia at different temperatures.

2.5 不同温度处理对羊肚菌抗氧化酶基因表达的影响

以 *act1* 为内参基因, 5°C 下各酶基因表达量作为对照组。*cat* 基因表达量在 20°C 下达到最高; *sod* 基因表达量在 10°C 下达到最高, 20°C 其次; *gpx* 和 *gr* 的基因表达量变化趋势相似, 都在 20°C 下达到最高, 15°C 下最低。总体来说各酶基因表达量在 15°C 下最低, 其中 *cat*、*gpx*、*gr* 的基因表达量在 20°C 达到最高, *sod* 在 10°C 下达到最高 (图 5)。

3 讨论

羊肚菌属于低温型食用菌。近年来, 我国羊肚菌栽培面积不断扩大, 栽培区域遍布除热带地区外的全国各地 (刘伟等 2019)。温度已成为限制羊肚菌推广区域的重要因素。因人们缺乏温度对羊肚菌生长规律的认识和相关基础研究的开展, 所以温度影响羊肚菌种质和生产的情况时常发生。本研究通过不同的温度处理, 深入研究了温度对羊肚菌外部形态及胞内抗氧化系统的影响, 结果显示, 羊肚菌生长速度在 $5\text{--}25^\circ\text{C}$ 之间随着温度升高一直增加, 在 $20\text{--}25^\circ\text{C}$ 区间内的增幅减缓。李洁等 (2004) 研究发现, 25°C 条件下, 羊肚菌菌丝生长最好, 而在 30°C 时菌丝变褐, 较早出现老化现象, 并认为 25°C 是羊肚菌菌丝生长和孢子萌发的最佳温度条件。朱永真 (2011) 认为羊肚菌菌丝在 4°C 下生长缓慢, 在 $10\text{--}22^\circ\text{C}$ 之间, 随着温度升高, 菌丝生长速率增加, 并且在 22°C 达到最大值, 在 $22\text{--}34^\circ\text{C}$ 之间, 随着温度升高, 菌丝生长速率降低, 并且在 34°C 停止生长。上述研究结果与本研究观测的羊肚菌生长速度趋势基本一致, 其菌丝生长速度最快的温度在 $20\text{--}25^\circ\text{C}$ 。但此温度下, 菌丝易发生分泌色素、出现菌核的菌丝老化现象 (图 1B), 同时微观形态显示菌丝分叉明显增多 (图 1C)。因此,

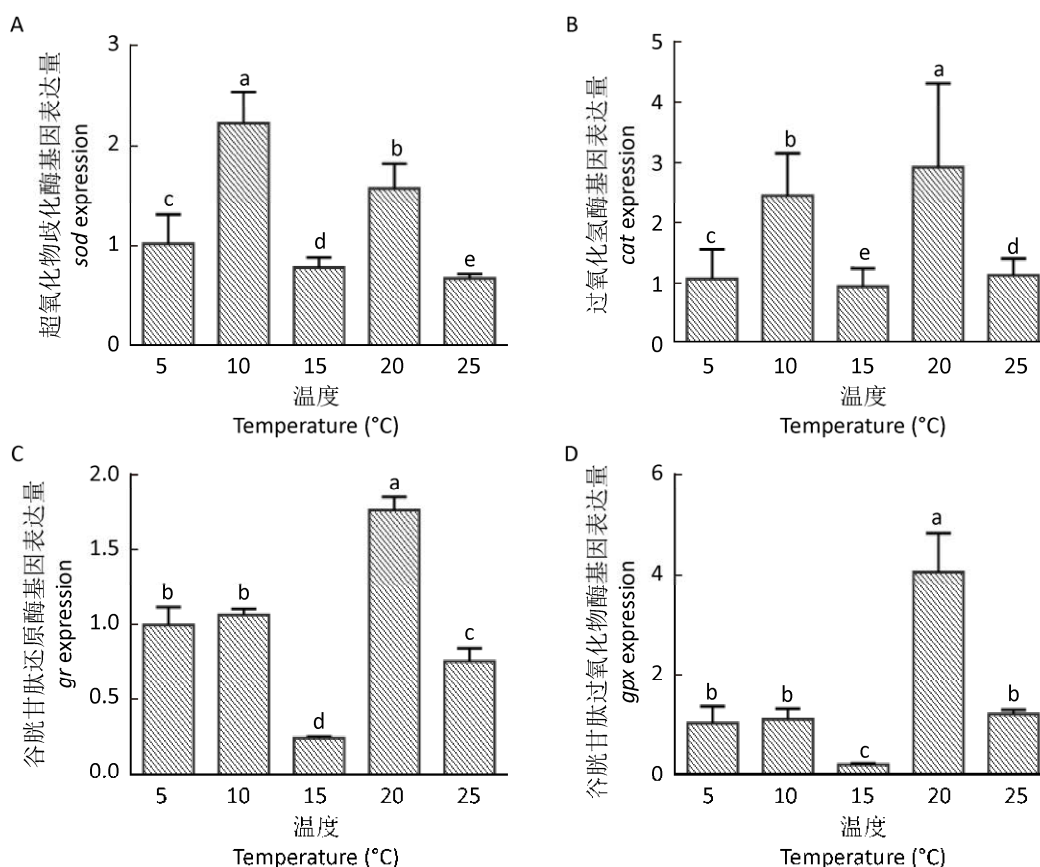


图 5 不同温度处理对羊肚菌抗氧化酶基因表达的影响 A: 不同温度下菌丝 *sod* 表达量; B: 不同温度下菌丝 *cat* 表达量; C: 不同温度下菌丝 *gr* 表达量; D: 不同温度下菌丝 *gpx* 表达量

Fig. 5 Effects of different temperature treatments on antioxidant enzyme gene expression in *Morchella importuna*. A: The expression level of *sod* in mycelia at different temperatures; B: The expression level of *cat* in mycelia at different temperatures; C: The expression level of *gr* in mycelia at different temperatures; D: The expression level of *gpx* in mycelia at different temperatures.

为了保证菌种质量,羊肚菌菌丝培养时,除了考虑菌丝生长速度指标外,可能还需要兼顾菌落形态和菌丝微观形态等特征。

温度胁迫是重要的非生物胁迫因子之一,影响生物体的生长发育和产量,并诱导植物在分子、生理和生化水平上发生显著变化 (Kotak *et al.* 2007),从而使其能够应对温度胁迫的影响。胡开辉等 (2009) 研究表明斑玉蕈菌丝在低温胁迫下,体内抗氧化机制也会做出相应改变,SOD、CAT 的活性在最初 9h 内上升较快,MDA 含量相应时间内也在上升。而本研究表明,随着温度升高,羊肚菌

菌丝中的活性氧 (超氧阴离子、 H_2O_2) 含量都显著增加,与上述研究结果一致。黄年来 (2000) 认为当食用菌遭受到温度胁迫时,菌丝体内超氧阴离子等活性氧产生速率增加,引起结构和功能上的损伤,同时机体内 SOD 活性氧清除酶发生应激性变化,缓解逆境胁迫的伤害。本研究结果表明 SOD、GPX、GR 这 3 种酶的活性在 5 °C 时达到最高,而 CAT 在 25 °C 时达到最高。温度过高或过低都会造成胁迫,不适合羊肚菌的生长。低温胁迫时 SOD、GPX、GR 3 种酶发挥清除活性氧的主要作用,并可以有效保持 MDA、 O^{2-} 和 H_2O_2 含

量在较低水平(图2)。温度在5–10℃时, *cat* 和 *sod* 的基因表达量增加, *gpx* 和 *gr* 无显著变化, SOD、GPX、GR 3种酶活性较5℃时下降, MDA、 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 含量增加, 但氧化还原系统整体处于平衡状态, 15℃时 *cat*、*gpx*、*gr* 和 *sod* 的基因表达量最低(图5)。当温度达到20℃时 *cat*、*gpx*、*gr* 的基因表达量均达到最高, *sod* 基因表达量达次高(图5), 原有胞内氧化还原系统的平衡被打破, AsA 含量也达到最大值, 此时高温胁迫已经发生, 羊肚菌菌丝细胞为了应对胁迫启动了相关基因的表达。当温度25℃时, 除了分子和生化水平上的变化, 菌丝微观形态和菌落宏观表型上也已经有显著变化。

综上所述, 不同温度对羊肚菌菌丝形态及生长速度都有影响, 随着温度升高, 菌丝生长速度增加, 其出现菌核以及菌丝老化的速度也随之增加。菌丝胞内抗氧化体系的酶活及抗氧化物质也随温度改变而改变, 其中SOD、GPX、GR的酶活性都在低温胁迫时发挥清除活性氧的主要作用, 而CAT在高温胁迫时起清除活性氧的主要作用。对于抗氧化活性物质而言, AsA含量在20℃达到最高, GSH含量在25℃达到最高。羊肚菌菌丝中活性氧物质($O_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2)含量也都在25℃时达到最高。这说明高温较低温而言, 会使羊肚菌菌丝细胞产生更多活性氧物质, 并伤害菌丝细胞, 而菌丝则通过产生抗氧化活性物质和CAT来清除大量活性氧, 以缓解对菌丝细胞的氧化伤害。低温下, 菌丝也会通过产生SOD、GPX和GR来缓解细胞损伤。本研究对不同温度下羊肚菌的菌丝性状、抗氧化酶活性和抗氧化酶基因表达的研究, 为今后了解温度对羊肚菌菌丝胞内抗氧化酶的影响及其变化趋势, 为羊肚菌栽培条件优化提供了数据支撑。

[REFERENCES]

- Cheng YC, Li JH, Su CZ, Zhang ZH, Hu KH, 2020. Effects of cultivation temperature to physiological activity for *Hypsizygus marmoreus* during post-ripening period. *Edible Fungi of China*, 39(4): 26-31+36 (in Chinese)
- D'Autréaux B, Toledano MB, 2007. ROS as signaling molecules: mechanisms that generate specificity in ROS homeostasis. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 8: 813-824
- Guan DP, 2004. Study on changes of mycelial enzyme activity of some edible fungi under environmental stress. Master Thesis, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou. 1-47 (in Chinese)
- Hao HB, Huang JC, Wang Q, Juan JX, Xiao TT, Song XX, Chen H, Zhang JJ, 2021. Effects of heat stress on the differential expression of antioxidant enzyme and heat shock protein genes in *Agaricus bicarporus*. *Mycosystema*, 40(3): 616-625 (in Chinese)
- Hu KH, Huang GY, Yan S, Zhuang YH, Wei XF, Zhu HX, 2009. Differential proteomics and enzyme changes of *Hypsizygus marmoreus* mycelium under cold stress. *Mycosystema*, 28(4): 584-590 (in Chinese)
- Huang NL, 2000. Present situation and future of edible fungus industry in China. *Edible Fungi of China*, 2000 (4): 3-5 (in Chinese)
- Jiang W, 2014. Studies on the changes of expression levels and activities of key enzymes in the antioxidant response of *Volvariella volvacea* under low temperature stress. Masters Thesis, Nanjing Agricultural University, Nanjing. 1-103 (in Chinese)
- Kotak S, Larkindale J, Lee U, Pascal VK, Vierling E, Scharf KD, 2007. Complexity of the heat stress response in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 10(3): 310-316
- Krengel U, Törnroth-Horsefield S, 2015. Coping with oxidative stress. *Science*, 347(6218): 125-126
- Li J, Zhang YX, Qiu DJ, 2004. Effects of different

- factors on spore germination and mycelial growth of *Morchella*. Hebei Forestry Science and Technology, 2004(2): 1-2 (in Chinese)
- Liu W, Zhang QQ, Shu F, Cai YL, Ma XL, Bian YB, 2019. Genoide SNP/Indel analysis and constuction of genetic linkage maps based on Indel markers of *Mochella importuna*. Mycosystema, 38(12): 2195-2204 (in Chinese)
- Liu XM, Wu XL, Zhang JX, Huang CY, 2015. Heat stress response of cultivated *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis* germplasms. Mycosystema, 34(4): 640-646 (in Chinese)
- Taha RS, Alharbya HF, Bamagoos A, Medani RA, Rady MM, 2020. Elevating tolerance of drought stress in *Ocimum basilicum* using pollen grains extract; a natural biostimulant by regulation of plant performance and antioxidant defense system. South African Journal of Botany, 128: 42-53
- Wang LN, Zhao MR, Wu XL, Huang CY, Qu JB, 2019. Comparative genomics of two strains of *Pleurotus pellagens*. Mycosystema, 38(12): 2133-2143 (in Chinese)
- Xiao F, Wang DX, Yang DM, 2000. Effect of temperature, pH value, light on the growth of *Morchella* mycelia. Edible Fungi of China, 19(5): 13-15 (in Chinese)
- Zhang JX, 2015. An introduction of the project “molecular mechanisms and regulations of yield and quality of edible mushrooms”-scientific basis of the industrial development and technological innovation of the edible mushroom production. Mycosystema, 34(4): 511-523 (in Chinese)
- Zhao X, 2019. Study on high temperature stress of *Lentinus edodes* based on multi-omics analysis. PhD Dissertation, University of Science and Technology of China, Hefei. 1-179 (in Chinese)
- Zhu YZ, 2011. Study on the key factors of mycelium growth and sclerotial formation of *Morchella*. Master Thesis, Northwest Agricutual and Forestry University, Yangling. 1-75 (in Chinese)
- [附中文参考文献]
- 程泳春, 李佳欢, 苏财自, 张紫华, 胡开辉, 2020. 温度对斑玉蕈后熟阶段生理活性影响. 中国食用菌, 39(4): 26-31+36
- 管道平, 2004. 环境胁迫下部分食用菌菌丝酶活性变化的研究. 福建农林大学硕士论文, 福州. 1-47
- 郝海波, 黄建春, 王倩, 隗加香, 肖婷婷, 宋晓霞, 陈辉, 张津京, 2021. 热胁迫对双孢蘑菇抗氧化酶及热激蛋白基因的差异表达的影响. 菌物学报, 40(3): 616-625
- 胡开辉, 黄桂英, 颜松, 庄燕煌, 危秀芬, 朱海潇, 2009. 斑玉蕈低温胁迫下菌丝体酶活变化及差异蛋白质组学研究. 菌物学报, 28(4): 584-590
- 黄年来, 2000. 我国食用菌产业的现状与未来. 中国食用菌, 2000(4): 3-5
- 姜威, 2014. 低温胁迫下草菇抗氧化应答反应中关键酶的表达量变化及活性研究. 南京农业大学硕士论文, 南京. 1-103
- 李洁, 张云霞, 邱德江, 2004. 不同因素对羊肚菌孢子萌发和菌丝生长的影响. 河北林业科技, 2004(2): 1-2
- 刘伟, 张倩倩, 舒芳, 蔡英丽, 马晓龙, 边银丙, 2019. 梯棱羊肚菌全基因组 SNP/Indel 分析及基于 Indel 标记的遗传连锁图谱构建. 菌物学报, 38(12): 2195-2204
- 刘秀明, 邬向丽, 张金霞, 黄晨阳, 2015. 白灵侧耳栽培种质对高温胁迫的反应研究. 菌物学报, 34(4): 640-646
- 王丽宁, 赵梦然, 邬向丽, 黄晨阳, 曲积彬, 2019. 两个糙皮侧耳菌株的比较基因组学研究. 菌物学报, 38(12): 2133-2143
- 肖锋, 王得贤, 杨冬梅, 2000. 温度 pH 值光照对羊肚菌菌丝生长的影响. 中国食用菌, 19(5): 13-15
- 张金霞, 2015. “食用菌产量和品质形成的分子机理及调控”项目简介——食用菌产业发展与技术创新的科学基础. 菌物学报, 34(4): 511-523
- 赵旭, 2019. 基于多组学联合分析的香菇高温胁迫研究. 中国科学技术大学博士论文, 合肥. 1-179
- 朱永真, 2011. 羊肚菌菌丝生长及菌核形成的关键因素研究. 西北农林科技大学硕士论文, 杨凌. 1-75

(本文责编: 韩丽)