

五种植物激素对干旱和高温胁迫下糙皮侧耳菌丝生长的影响

文晴, 赵俊朝, 李沛麟, 胡延如, 申进文*, 戚元成, 王风芹, 刘晴*

河南农业大学生命科学学院, 河南 郑州 450002

摘要: 植物激素在调控植物生长、发育和胁迫响应中发挥着重要作用。为了揭示不同植物激素在调控糙皮侧耳响应高温和干旱胁迫中的作用, 本文探究了不同浓度的吲哚乙酸(IAA)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)、赤霉素(GA3)、反式玉米素(tZ)对干旱胁迫(5%山梨醇)、高温胁迫(40 °C处理 24 h)和干旱高温复合胁迫(5%山梨醇+40 °C处理 24 h)下糙皮侧耳菌丝生长的影响。结果表明, 不同浓度的 5 种激素对糙皮侧耳菌丝生长的影响存在差异。在正常条件下, 添加 0.01–10 nmol/L IAA、50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ ABA、50–200 $\mu\text{mol/L}$ JA 和 10 $\mu\text{mol/L}$ GA3 可促进糙皮侧耳菌丝生长, 但添加 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ tZ 则抑制糙皮侧耳菌丝生长; 在干旱胁迫下, 添加 0.01–0.1 nmol/L IAA、500–1 000 $\mu\text{mol/L}$ ABA、10 $\mu\text{mol/L}$ JA、50–500 $\mu\text{mol/L}$ GA3 和 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ tZ 可促进糙皮侧耳菌丝生长, 提高其干旱胁迫抗性; 在高温胁迫下, 添加 0.01–10 nmol/L IAA、100–500 $\mu\text{mol/L}$ ABA、10–100 $\mu\text{mol/L}$ JA、50–500 $\mu\text{mol/L}$ GA3 和 50–500 $\mu\text{mol/L}$ tZ 可促进糙皮侧耳菌丝恢复生长, 提高其高温胁迫抗性; 在干旱高温复合胁迫下, 添加 100 $\mu\text{mol/L}$ ABA、10–100 $\mu\text{mol/L}$ JA、10–500 $\mu\text{mol/L}$ GA3 和 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ tZ 可促进糙皮侧耳菌丝恢复生长, 提高其干旱高温复合胁迫抗性。本文研究结果为探究植物激素在糙皮侧耳栽培中的实用性和解析植物激素影响糙皮侧耳非生物胁迫抗性的机制奠定了理论基础。

关键词: 糙皮侧耳; 植物激素; 菌丝生长; 干旱胁迫; 高温胁迫

[引用本文]

文晴, 赵俊朝, 李沛麟, 胡延如, 申进文, 戚元成, 王风芹, 刘晴, 2025. 五种植物激素对干旱和高温胁迫下糙皮侧耳菌丝生长的影响. 菌物学报, 44(9): 250067

Wen Q, Zhao JZ, Li PL, Hu YR, Shen JW, Qi YC, Wang FQ, Liu Q, 2025. Effects of five phytohormones on the mycelial growth of *Pleurotus ostreatus* cultivated under drought and high-temperature stress. Mycosystema, 44(9): 250067

资助项目: 国家现代农业技术体系建设专项(CARS-20); 河南省科技攻关项目(232102111111); 河南省农业良种联合攻关项目(2022030101)

This work was supported by the China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-20), the Key Program for Science and Technology Development of Henan Province (232102111111), and the Joint Research Project for Improved Agricultural Variety in Henan Province (2022030101).

*Corresponding authors. E-mail: SHEN Jinwen, shenjinwen369@163.com; LIU Qing, 2454895709@qq.com

ORCID: SHEN Jinwen (0000-0002-2210-317X), LIU Qing (0000-0002-3453-9376)

Received: 2025-03-17; Accepted: 2025-04-29

Effects of five phytohormones on the mycelial growth of *Pleurotus ostreatus* cultivated under drought and high-temperature stress

WEN Qing, ZHAO Junzhao, LI Peilin, HU Yanru, SHEN Jinwen*, QI Yuancheng, WANG Fengqin, LIU Qing*

College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, Henan, China

Abstract: Phytohormones play pivotal roles in regulating growth, development, and stress response of plant. To elucidate the roles of different phytohormones in regulating drought and high-temperature stress response of *Pleurotus ostreatus*, the effects of different concentrations of indole-3-acetic acid (IAA), abscisic acid (ABA), jasmonic acid (JA), gibberellic acid (GA3), trans-zeatin (tZ) on *P. ostreatus* mycelial growth were investigated under drought stress (5% sorbitol), high-temperature stress (40 °C for 24 h), and the combined drought and high-temperature stress (5% sorbitol+40 °C for 24 h). The results showed that there were differences in the effects of different concentrations of five phytohormones on *P. ostreatus* mycelial growth. Under normal growth condition, addition of 0.01–10 nmol/L IAA, 50–1 000 µmol/L ABA, 50–200 µmol/L JA and 10 µmol/L GA3 could promote mycelial growth, whereas addition of 50–1 000 µmol/L tZ inhibited mycelial growth. Under drought stress, addition of 0.01–0.1 nmol/L IAA, 500–1 000 µmol/L ABA, 10 µmol/L JA, 50–500 µmol/L GA3 and 50–1 000 µmol/L tZ could promote the mycelial growth and enhance drought stress tolerance of *P. ostreatus*. Under high-temperature stress, addition of 0.01–10 nmol/L IAA, 100–500 µmol/L ABA, 10–100 µmol/L JA, 50–500 µmol/L GA3 and 50–500 µmol/L tZ could promote the recovery growth and enhance high-temperature stress tolerance of *P. ostreatus*. Under the combined drought and high-temperature stress, addition of 100 µmol/L ABA, 10–100 µmol/L JA, 10–500 µmol/L GA3, and 50–1 000 µmol/L tZ could promote the recovery growth and enhance tolerance to the combined drought and high-temperature stress of *P. ostreatus*. The results of this study lay a theoretical foundation for future exploration of the practicality of phytohormones in *P. ostreatus* cultivation and mechanism clarification of phytohormones influencing the abiotic stress resistance of *P. ostreatus*.

Keywords: *Pleurotus ostreatus*; phytohormone; mycelial growth; drought stress; high-temperature stress

糙皮侧耳 *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. 肉厚质嫩、味道鲜美、营养丰富,同时具有抗氧化和抗肿瘤等多种药用功能(戴玉成和杨祝良 2008; Wu *et al.* 2019),是我国第三大主栽食用菌,2023 年我国糙皮侧耳总产量为 613.66 万 t, 占我国食用菌总产量的 14.15% (中国食用菌协会 2025)。我国糙皮侧耳栽培主要采用农法栽培,

易受外界环境影响,从而对糙皮侧耳生长发育造成胁迫。高温胁迫是糙皮侧耳栽培尤其是高温季节栽培时经常遭遇的一种非生物胁迫,可严重影响糙皮侧耳菌丝生长、发育和产量(Qiu *et al.* 2018; Hu *et al.* 2023)。培养料含水量是影响糙皮侧耳生长发育和产量的重要环境因素之一,棉籽壳熟料栽培糙皮侧耳的最适含水量为 62.5%,

培养料含水量低于或高于最适含水量均会抑制菌丝生长、降低产量,当培养料含水量低于 57% 时,糙皮侧耳菌丝生长速度和生物学效率较最适含水量下分别下降 34.48%和 39.66%以上(孔维丽等 2013)。由于自然蒸发和子实体采收带走水分,糙皮侧耳培养料含水量随着栽培时间延长而逐渐降低,二茬菇采收后的培养料含水量降至 57%以下(未发表),从而造成一定干旱胁迫。因此,探索提高糙皮侧耳抗高温胁迫和干旱胁迫的有效途径,对糙皮侧耳高产、稳产栽培至关重要。

植物激素或植物生长调节剂,包括生长素(auxin)、脱落酸(abscisic acid)、茉莉酸(jasmonic acid)、赤霉素(gibberellin)、细胞分裂素(cytokinin)、独脚金内酯(brassinosteroid)、乙烯(ethylene)和水杨酸(salicylic acid)等,是一类植物自身合成的微量有机物质,在调节植物生长、发育、果实成熟和品质、次级代谢产物合成和胁迫响应等方面发挥着重要作用(Fenn & Giovannoni 2020; 代红洋等 2021; Waadt *et al.* 2022; 刘洋等 2023)。在遭遇高温、低温、干旱、盐碱等非生物胁迫时,植物可通过改变自身激素含量来应对非生物胁迫,以提高植物的环境适应性(Waadt *et al.* 2022)。例如,在盐胁迫下,水稻根系的脱落酸含量升高,升高的脱落酸可促进生长素合成,进而促进盐胁迫下根系的向地性生长来应对干旱胁迫(Xiong *et al.* 2025);在高温胁迫下,耐热玉米幼穗中的细胞分裂素含量降低,赤霉素、脱落酸、水杨酸和茉莉酸含量升高,热敏感玉米幼穗中细胞分裂素、水杨酸和茉莉酸含量降低,赤霉素和脱落酸含量升高(Wang *et al.* 2020)。此外,施加外源植物激素可提高植物对多种非生物胁迫的抗性。例如,外源添加脱落酸和生长素可促进水稻根系的向地性生长,从而提高其耐旱能力(Xiong *et al.* 2025);外源喷施脱落酸可降低高温胁迫引起的水稻花粉不育,提高水稻结实率,但喷施脱落酸合成抑制剂——氟啶酮则降低水稻的耐热性(Rezaul *et al.* 2019; Zhu *et al.* 2022);外源喷施脱落酸可降低干旱胁迫对油茶幼苗造成的氧化损伤,提高其耐旱能力(Yang *et al.*

2024);外源茉莉酸处理可提高植物抗盐胁迫、干旱胁迫、重金属胁迫和冰冻胁迫的能力(Ali & Baek 2020);外源喷施脱落酸和细胞分裂素(6-BA)可提高香根草的抗旱性(胡志群等 2015)。

据报道,外源植物激素也可影响食用菌的生长发育和抗非生物胁迫能力等(周莎莎等 2018; 崔筱等 2020; Hu *et al.* 2022; Hu *et al.* 2024; 任思竹等 2024)。例如,外源添加适量的吲哚乙酸(IAA)可促进糙皮侧耳菌丝生长、缩短现蕾时间、提高菇蕾数量和子实体生物学效率(崔筱等 2020);外源添加适量的吲哚乙酸(IAA)及生长素类似物(萘乙酸 NAA 和 2,4-二氯苯氧乙酸 2,4-D)可显著提高香菇热敏感菌株 YS3357 的菌丝生长速度和耐热能力(周莎莎等 2018);外源添加适宜浓度的水杨酸可提高高温胁迫处理后的糙皮侧耳菌丝恢复生长速度、子实体产量和次级代谢产物含量(Hu *et al.* 2022; Hu *et al.* 2024)。

目前,关于外源植物激素对非生物胁迫下糙皮侧耳菌丝生长的影响仅限于上述报道,而外源生长素、脱落酸、茉莉酸、赤霉素、细胞分裂素在植物应对非生物胁迫中均发挥着重要作用。为了探索提高糙皮侧耳菌丝抗高温和干旱胁迫的有效途径,本文研究了外源添加不同浓度的吲哚乙酸、脱落酸、茉莉酸、赤霉素、反式玉米素 5 种植物激素对干旱胁迫(5%山梨醇)、高温胁迫(40 °C处理 24 h)及干旱高温复合胁迫(5%山梨醇+40 °C处理 24 h)下糙皮侧耳菌丝生长的影响,为后续探究植物激素对糙皮侧耳栽培的影响和解析植物激素影响糙皮侧耳抗干旱和高温胁迫抗性的机制奠定了理论基础,同时为探究 5 种植物激素对干旱和高温胁迫下其他食用菌生长的影响提供了一定参考。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 菌株和试剂

糙皮侧耳 ACCC50915 菌株源自河南农业大学食用菌种质资源保藏库。吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、赤霉素(gibberellic

acid 3, GA3)、反式玉米素(trans-zeatin, tZ)购自生工生物工程(上海)股份有限公司; KH_2PO_4 等常见生化试剂, 均为分析纯, 购自国药集团化学试剂有限公司; 酵母粉购自 Oxiod 公司。

1.1.2 培养基

GYE 固体培养基: 葡萄糖 20 g/L、酵母粉 5 g/L、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.5 g/L、维生素 B_1 0.01 g/L、 KH_2PO_4 1 g/L、琼脂粉 20 g/L。GYE+5%山梨醇培养基(干旱胁迫培养基): 葡萄糖 20 g/L、酵母粉 5 g/L、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.5 g/L、维生素 B_1 0.01 g/L、 KH_2PO_4 1 g/L、山梨醇 50 g/L、琼脂粉 20 g/L。

1.1.3 溶液

10 $\mu\text{mol/L}$ IAA 溶液: 取 3.5 mg IAA 加 2 mL DMSO 制备 10 mmol/L 的 IAA 母液, 用 DMSO 将配制好的 IAA 母液稀释至 10 $\mu\text{mol/L}$ 。100 mmol/L ABA 溶液: 取 50 mg ABA 加入 190 μL DMSO 充分溶解, 得 1 mol/L 母液。用 DMSO 将配制好的 ABA 母液稀释至 100 mmol/L。100 mmol/L tZ 溶液: 称取 40 mg tZ 至 2 mL 离心管中, 加入 1 840 μL DMSO, 旋涡振荡溶解。100 mmol/L GA3 溶液: 取 69 mg GA3 加入 200 μL DMSO, 充分混匀, 得 1 mol/L 母液, 用 DMSO 将配制好的 GA3 母液稀释至 100 mmol/L。100 mmol/L JA 溶液: 吸取 30.3 μL JA 至 2 mL 离心管中, 加入 1.5 mL DMSO, 旋涡振荡充分混匀, 制备 100 mmol/L 的 JA 母液。上述溶液过滤除菌后, -20°C 保存备用。

1.2 方法

1.2.1 IAA、ABA、tZ、GA3 和 JA 浓度设置

基于前期预实验结果, 向 GYE 固体培养基和 GYE+5%山梨醇固体培养基中, 分别添加适当体积的 IAA、ABA、tZ、GA3 和 JA 母液以及 DMSO 溶液, 至 IAA 终浓度为 0、0.01、0.1、1、10 nmol/L, ABA 终浓度为 0、50、100、500、1 000 $\mu\text{mol/L}$, tZ 终浓度为 0、50、100、500、1 000 $\mu\text{mol/L}$, GA3 终浓度为 0、10、50、100、300、500 $\mu\text{mol/L}$, JA 终浓度为 0、10、50、100、200、500 $\mu\text{mol/L}$ 。

1.2.2 菌丝培养和生长速度测定

用孔径为 5 mm 的打孔器, 在活化的糙皮侧

耳菌种平板边缘打取菌块, 然后将其接种到上述含有不同浓度激素的 GYE 固体培养基平板中央, 25°C 培养至各激素的某一个处理的菌丝满板。测量菌落半径, 并计算菌丝生长速度, 拍照记录菌丝长势。每个处理重复 5 次。

菌丝生长速度(mm/d)=菌落半径(mm)/培养时间(d)

1.2.3 非生物胁迫处理

干旱胁迫处理: 按照 1.2.2 的方法将糙皮侧耳菌丝块接种于不同浓度激素的 GYE+5%山梨醇平板, 25°C 培养至各激素的某一个处理的菌丝满板。按照 1.2.2 的方法测量菌丝生长速度。每个处理重复 5 次。

高温胁迫处理: 按照 1.2.2 的方法将糙皮侧耳菌丝块接种于不同浓度激素的 GYE 平板, 25°C 培养至各激素的某一个处理的菌落直径达到 4 cm。在菌丝尖端划线后, 将所有平板放入 40°C 培养箱处理 24 h, 然后将平板放回 25°C 继续培养至各激素的某一个处理的菌丝接近满板。测量恢复生长距离, 并计算恢复生长速度。每个处理重复 5 次。

恢复生长速度(mm/d)=恢复生长距离(mm)/恢复生长时间(d)

干旱高温复合胁迫处理: 按照 1.2.2 的方法将糙皮侧耳菌丝块接种于不同浓度激素的 GYE+5%山梨醇平板中央。按照 1.2.3 的方法进行高温胁迫处理, 测量恢复生长距离, 并计算恢复生长速度。每个处理重复 5 次。

1.2.4 数据处理

利用 Microsoft Excel 进行数据处理和误差分析; 利用 IBS SPSS Statistics 19 软件进行单因素方差分析; 利用 OriginPro 8.5 软件进行作图分析; 利用 Adobe Photoshop CC 2018 软件进行图片处理。

2 结果与分析

2.1 添加不同浓度的 5 种植物激素对正常条件下糙皮侧耳菌丝生长的影响

在测试浓度范围内, 不同浓度的 5 种植物激素对正常条件下糙皮侧耳菌丝生长的影响存在差异(图 1)。随着 IAA 浓度升高, 菌丝生长速度逐渐升高, 各处理组的菌丝生长速度比对照组高

0.11–0.20 mm/d (图 1A)。随着 ABA 浓度升高，菌丝生长速度逐渐升高，各处理组的菌丝生长速度比对照组高 0.21–0.46 mm/d (图 1B)。随着 JA 浓度升高，菌丝生长速度呈现先升高后降低的趋势，当 JA 浓度为 50–200 $\mu\text{mol/L}$ 时，菌丝生长速度均显著高于对照组，比对照组高 0.16–0.22 mm/d (图 1C)。随着 GA3 浓度升高，菌丝生长速度呈现先升高后降低的趋势，在 GA3 浓度为 10 $\mu\text{mol/L}$ 时达到最大值，比对照组高 0.12 mm/d；但添加 50–500 $\mu\text{mol/L}$ GA3 的各处理的菌丝生长速度略低于对照组，比对照组低 0.06–0.21 mm/d (图 1D)。添加 tZ 均可显著抑制糙皮侧耳菌丝生长，且随着 tZ 浓度升高，菌丝

生长速度显著降低，比对照组低 0.32–1.19 mm/d (图 1E)。综上可知，添加 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ ABA 对糙皮侧耳菌丝生长的促进效果最好，其次为 0.01–10 nmol/L IAA、50–200 $\mu\text{mol/L}$ JA 和 10 $\mu\text{mol/L}$ GA3。

2.2 添加不同浓度的 5 种植物激素对干旱胁迫下糙皮侧耳菌丝生长的影响

在不添加植物激素的条件下，干旱胁迫下的菌丝生长速度显著低于正常条件下的菌丝生长速度，而添加适宜浓度的 IAA、ABA、JA、GA3 和 tZ 可降低干旱胁迫与正常条件下菌丝生长速度之间的差值，提高糙皮侧耳菌丝的抗干旱胁迫能力(图 1)。

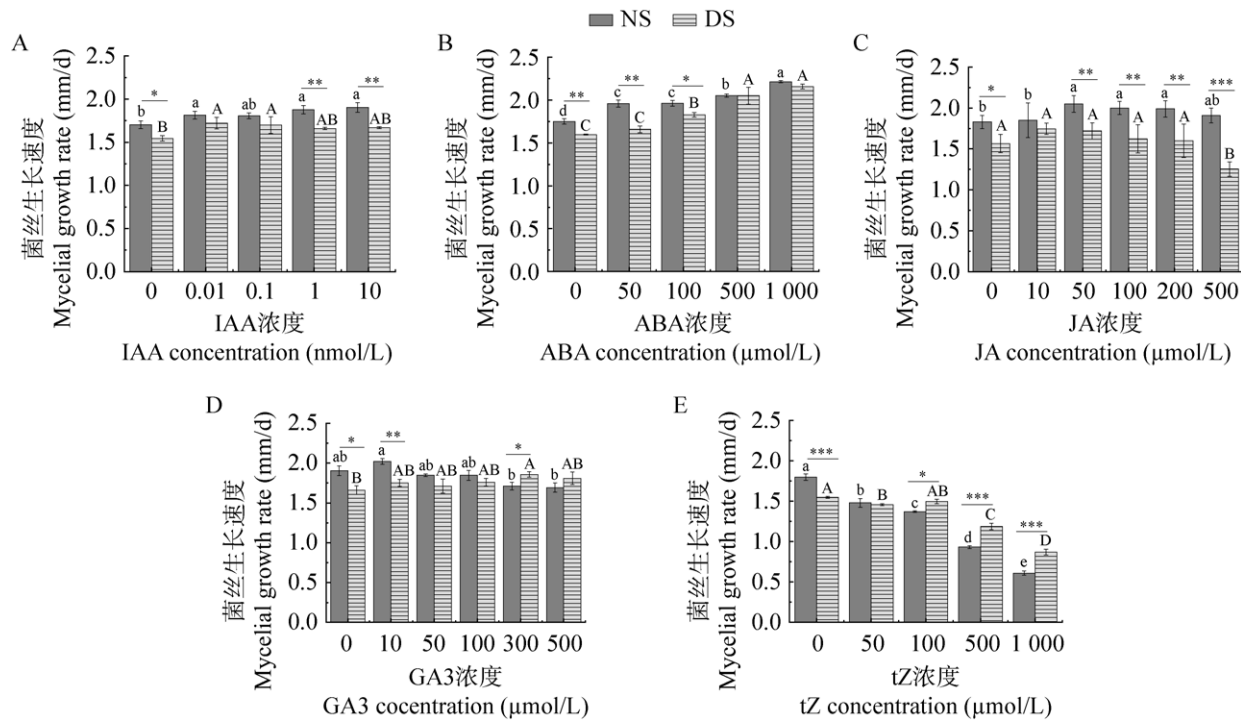


图 1 不同浓度的 IAA (A)、ABA (B)、JA (C)、GA3 (D) 和 tZ (E) 对正常条件和干旱胁迫下糙皮侧耳菌丝生长速度的影响 NS 代表无胁迫(正常条件)，DS 代表干旱胁迫；不同小写字母代表正常条件下各组的菌丝生长速度之间存在显著差异($P < 0.05$)，不同大写字母代表干旱胁迫下各组的菌丝生长速度之间存在显著差异($P < 0.05$)，*、**、*** 分别代表正常条件与干旱胁迫下的菌丝生长速度在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平存在显著差异

Fig. 1 Effects of different concentrations of IAA (A), ABA (B), JA (C), GA3 (D) and tZ (E) on the mycelial growth rate of *Pleurotus ostreatus* under normal and drought stress condition. NS indicates no stress (normal condition); DS indicates drought stress; different lowercase letters indicate significant differences in the mycelial growth rate among different groups under normal condition ($P < 0.05$); different capital letters indicate significant differences in the mycelial growth rate among different groups under drought stress condition ($P < 0.05$); *, ** and *** indicate significant difference in the mycelial growth rate between normal and drought stress condition at the level of $P < 0.05$, $P < 0.01$ and $P < 0.001$, respectively.

随着 IAA 浓度升高,菌丝生长速度呈现先升高后降低的趋势,在 IAA 浓度为 0.01 和 0.1 nmol/L 时达到最大值。当 IAA 浓度为 0.01–0.1 nmol/L 时,干旱胁迫与正常条件下菌丝生长速度之间的差值(0.09–0.11 mm/d)显著小于对照组(0.16 mm/d),但当 IAA 浓度高于 1 nmol/L 时,干旱胁迫与正常条件下菌丝生长速度之间的差值(0.22–0.23 mm/d)显著大于对照组(图 1A),由此说明,添加 0.01 和 0.1 nmol/L 的 IAA 可提高糙皮侧耳菌丝的抗干旱胁迫能力,但高浓度(1 nmol/L 以上)的 IAA 降低糙皮侧耳菌丝的抗干旱胁迫能力。

随着 ABA 浓度升高,菌丝生长速度逐渐升高。当 ABA 浓度为 500–1 000 $\mu\text{mol/L}$ 时,干旱胁迫与正常条件下菌丝生长速度之间的差值(0.002–0.06 mm/d)显著小于对照组(0.15 mm/d,图 1B),由此说明,添加 500–1 000 $\mu\text{mol/L}$ 的 ABA 可提高糙皮侧耳菌丝的抗干旱胁迫能力。

随着 JA 浓度升高,菌丝生长速度呈现先升高后降低的趋势,在 JA 浓度为 10 $\mu\text{mol/L}$ 时达到最大值,且与正常条件下的菌丝生长速度无显著差异。当 JA 浓度为 50–500 $\mu\text{mol/L}$ 时,干旱胁迫与正常条件下菌丝生长速度之间的差值(0.33–0.66 mm/d)显著大于对照组(0.26 mm/d),其中 JA 浓度为 500 $\mu\text{mol/L}$ 时的差值最大(图 1C),由此说明,添加 10 $\mu\text{mol/L}$ 的 JA 可提高糙皮侧耳菌丝的抗干旱胁迫能力,但高浓度的 JA 降低糙皮侧耳菌丝的抗干旱胁迫能力。

添加 10–500 $\mu\text{mol/L}$ GA3 处理组的菌丝生长速度均高于对照组,其中添加 300 $\mu\text{mol/L}$ GA3 处理组的菌丝生长速度最快。当 GA3 浓度为 50–500 $\mu\text{mol/L}$ 时,干旱胁迫与正常条件下菌丝生长速度之间的差值(0.15–0.14 mm/d)显著小于对照组(0.24 mm/d),尤其当 GA3 浓度为 300 和 500 $\mu\text{mol/L}$ 时,干旱胁迫下的菌丝生长速度甚至高于正常条件下的生长速度(图 1D),由此说明,添加 50–500 $\mu\text{mol/L}$ 的 GA3 可提高糙皮侧耳菌丝的抗干旱胁迫能力。

随着 tZ 浓度升高,菌丝生长速度呈现逐渐降低的趋势,但添加 50 $\mu\text{mol/L}$ tZ 时,干旱胁迫

下的菌丝生长速度与正常条件下的生长速度无显著差异,添加 100–1 000 $\mu\text{mol/L}$ tZ 时,干旱胁迫下的菌丝生长速度显著高于正常条件下的生长速度(图 1E),由此说明,添加 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ 的 tZ 可提高糙皮侧耳菌丝的抗干旱胁迫能力。

综上所述,添加 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ tZ 提高糙皮侧耳菌丝抗干旱胁迫的效果最显著,其次为 50–500 $\mu\text{mol/L}$ GA3、500–1 000 $\mu\text{mol/L}$ ABA、0.01–0.1 nmol/L IAA、10 $\mu\text{mol/L}$ JA。

2.3 添加不同浓度的 5 种激素对高温胁迫下糙皮侧耳菌丝恢复生长的影响

在不添加植物激素的条件下,高温胁迫下的菌丝恢复生长速度显著低于正常条件下的菌丝恢复生长速度,而添加适宜浓度的 IAA、ABA、JA、GA3 和 tZ 可降低高温胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值,提高糙皮侧耳菌丝的抗高温胁迫能力(图 2)。

添加 0.01–10 nmol/L 的 IAA 均可显著提高菌丝恢复生长速度,且各处理组在高温胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.31–0.36 mm/d)均显著小于对照组(0.44 mm/d)(图 2A),由此说明,添加 0.01–10 nmol/L 的 IAA 可提高糙皮侧耳菌丝的抗高温胁迫能力。

随着 ABA 浓度升高,菌丝恢复生长速度呈现先升高后降低的趋势,在 ABA 浓度为 500 $\mu\text{mol/L}$ 时最高。当 ABA 浓度为 100–1 000 $\mu\text{mol/L}$ 时,菌丝恢复生长速度显著高于 ABA 浓度为 0 和 50 $\mu\text{mol/L}$ 时的菌丝恢复生长速度;当 ABA 浓度为 100–500 $\mu\text{mol/L}$ 时,各处理组在高温胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.16–0.28 mm/d)显著小于对照组(0.49 mm/d)(图 2B),由此说明,添加 100–500 $\mu\text{mol/L}$ 的 ABA 可提高糙皮侧耳菌丝的抗高温胁迫能力。

随着 JA 浓度升高,菌丝恢复生长速度呈现先升高后降低的趋势,在 JA 浓度为 100 $\mu\text{mol/L}$ 时最高。当 JA 浓度为 10–100 $\mu\text{mol/L}$ 时,菌丝恢复生长速度均高于对照,且该浓度范围下的各处理组在高温胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.21–0.37 mm/d)显著小于对照组(0.43 mm/d)(图 2C),由此说明,添加

10–100 $\mu\text{mol/L}$ 的 JA 可提高糙皮侧耳菌丝的抗高温胁迫能力。

随着 GA3 浓度升高, 菌丝恢复生长速度呈现先升高后降低的趋势, 在 GA3 浓度为 300 $\mu\text{mol/L}$ 时最高。当 GA3 浓度为 50–500 $\mu\text{mol/L}$ 时, 各处理组在高温胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.19–0.41 mm/d)显著小于对照组(0.57 mm/d) (图 2D), 由此说明, 添加 50–500 $\mu\text{mol/L}$ 的 GA3 可提高糙皮侧耳菌丝的抗高温胁迫能力。

随着 tZ 浓度升高, 菌丝恢复生长速度逐渐降低, 但当 tZ 浓度为 50–500 $\mu\text{mol/L}$ 时, 各处理组在高温胁迫与正常条件下菌丝恢复生

长速度之间的差值(0.27–0.35 mm/d)显著小于对照组(0.54 mm/d, 图 2E), 由此说明, 添加 50–500 $\mu\text{mol/L}$ 的 tZ 可提高糙皮侧耳菌丝的抗高温胁迫能力。

综上所述, 添加 100–500 $\mu\text{mol/L}$ ABA、50–500 $\mu\text{mol/L}$ GA3、50–500 $\mu\text{mol/L}$ tZ 提高糙皮侧耳菌丝抗高温胁迫能力的效果较显著, 其次为 10–100 $\mu\text{mol/L}$ JA、0.01–10 nmol/L IAA。

2.4 添加不同浓度的 5 种激素对干旱高温复合胁迫下糙皮侧耳菌丝恢复生长的影响

在糙皮侧耳实际生产中, 高温和干旱胁迫往往相伴发生, 相对于单一胁迫, 干旱高温复合胁迫对糙皮侧耳菌丝造成的损伤更严重。在不添加

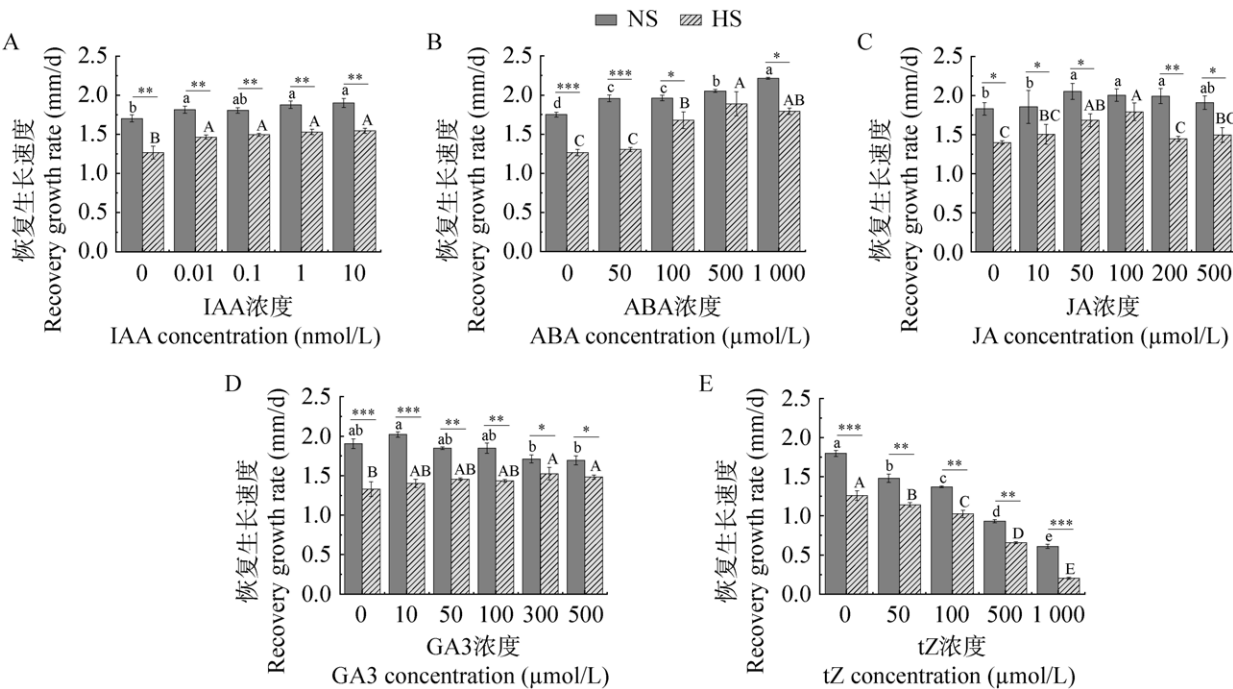


图2 不同浓度的 IAA (A)、ABA (B)、JA (C)、GA3 (D)和 tZ (E)对正常条件和高温胁迫下糙皮侧耳菌丝恢复生长速度的影响 NS代表无胁迫(正常条件), HS代表热胁迫;不同小写字母代表正常条件下各组的恢复生长速度之间存在显著差异($P<0.05$), 不同大写字母代表高温胁迫下各组的恢复生长速度之间存在显著差异($P<0.05$), *, **, ***分别代表正常条件与高温胁迫下的恢复生长速度在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平存在显著差异

Fig. 2 Effects of different concentrations of IAA (A), ABA (B), JA (C), GA3 (D) and tZ (E) on the recovery growth rate of *Pleurotus ostreatus* mycelia under normal and high-temperature stress condition. NS indicates no stress (normal condition); HS indicates high-temperature stress; different lowercase letters indicate significant differences in the recovery growth rate among different groups under normal condition ($P<0.05$); different capital letters indicate significant differences in the recovery growth rate among different groups under high-temperature stress condition ($P<0.05$); *, ** and *** indicate significant difference in the recovery growth rate between normal and high-temperature stress condition at the level of $P<0.05$, $P<0.01$ and $P<0.001$, respectively.

植物激素的条件下,干旱高温复合胁迫下的菌丝恢复生长速度显著低于正常条件、干旱胁迫、高温胁迫下的菌丝生长速度或恢复生长速度(图 1, 图 2, 图 3),而添加适宜浓度的 ABA、JA、GA3 和 tZ 可降低干旱高温复合胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值,提高糙皮侧耳菌丝的抗干旱高温复合胁迫能力(图 3)。

随着 IAA 浓度升高,菌丝恢复生长速度呈先升高后降低的趋势,当 IAA 浓度为 1 nmol/L 时最高。当 IAA 浓度为 0.01–1 nmol/L,干旱高温复合胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值与对照组无差异,当 IAA 浓度为 10 nmol/L,

干旱高温复合胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(1.16 mm/d)显著大于对照组(0.75 mm/d, 图 3A),由此说明,添加 10 nmol/L 以上的 IAA 降低了糙皮侧耳菌丝抗干旱高温复合胁迫的能力。

随着 ABA 浓度升高,菌丝恢复生长速度呈先升高后降低的趋势,当 ABA 浓度为 100 $\mu\text{mol/L}$ 和 500 $\mu\text{mol/L}$ 时,菌丝恢复生长速度显著高于对照组。当 ABA 浓度为 100 $\mu\text{mol/L}$ 时,干旱高温复合胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.42 mm/d)显著小于对照组(0.59 mm/d),当 ABA 浓度为 50 $\mu\text{mol/L}$ 和 1 000 $\mu\text{mol/L}$ 时,干

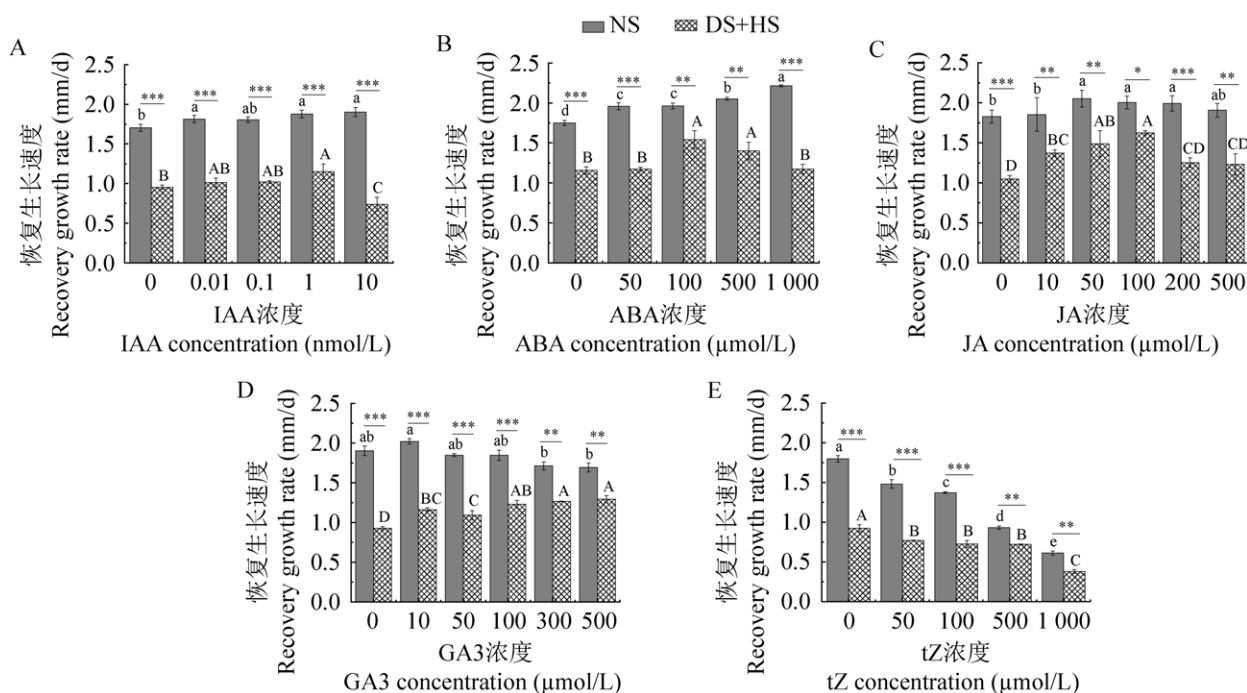


图3 不同浓度的 IAA (A)、ABA (B)、JA (C)、GA3 (D)和 tZ (E)对正常条件和干旱高温复合胁迫下糙皮侧耳菌丝恢复生长速度的影响 NS 代表无胁迫(正常条件), DS+HS 代表干旱和高温复合胁迫;不同小写字母代表正常条件下各组的恢复生长速度之间存在显著差异($P<0.05$), 不同大写字母代表干旱高温复合胁迫下各组的恢复生长速度之间存在显著差异($P<0.05$), *, **, *** 分别代表正常条件与干旱高温复合胁迫下的恢复生长速度在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平存在显著差异

Fig. 3 Effects of different concentrations of IAA (A), ABA (B), JA (C), GA3 (D) and tZ (E) on the recovery growth rate of *Pleurotus ostreatus* mycelia under normal and the combined drought and high-temperature stress condition. NS indicates no stress (normal condition); DS+HS indicates the combined drought and high-temperature stress; different lowercase letters indicate significant differences in the recovery growth rate among different groups under normal condition ($P<0.05$); different capital letters indicate significant differences in the recovery growth rate among different groups under the combined drought and high-temperature stress condition ($P<0.05$); *, ** and *** indicate significant difference in the recovery growth rate between normal and the combined drought and high-temperature stress condition at the level of $P<0.05$, $P<0.01$ and $P<0.001$, respectively.

旱高温复合胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.77 mm/d 和 1.07 mm/d)显著大于对照组(图 3B), 由此说明, 添加 100 $\mu\text{mol/L}$ 的 ABA 显著提高糙皮侧耳菌丝抗干旱高温复合胁迫的能力。

随着 JA 浓度升高, 菌丝恢复生长速度呈先升高后降低的趋势, 在 JA 浓度为 100 $\mu\text{mol/L}$ 时最高, 添加 10–100 $\mu\text{mol/L}$ JA 的菌丝恢复生长速度显著高于对照组。当 JA 浓度为 10–100 $\mu\text{mol/L}$ 时, 干旱高温复合胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.38–0.56 mm/d)显著小于对照组(0.78 mm/d, 图 3C), 由此说明, 添加 10–100 $\mu\text{mol/L}$ 的 JA 可显著提高糙皮侧耳菌丝抗干旱高温复合胁迫的能力。

随着 GA3 浓度升高, 菌丝恢复生长速度逐渐升高, 添加 GA3 处理组的菌丝恢复生长速度均显著高于对照组。当 GA3 浓度为 10–500 $\mu\text{mol/L}$ 时, 干旱高温复合胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.40–0.86 mm/d)显著小于对照组(0.98 mm/d, 图 3D), 由此说明, 添加 10–500 $\mu\text{mol/L}$ 的 GA3 可提高糙皮侧耳菌丝抗干旱高温复合胁迫的能力。

添加 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ tZ 处理组的菌丝恢复生长速度均显著低于对照组, 且在浓度范围内, 干旱高温复合胁迫与正常条件下菌丝恢复生长速度之间的差值(0.21–0.71 mm/d)均显著小于对照组(0.88 mm/d, 图 3E), 由此说明, 添加 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ 的 tZ 可显著提高糙皮侧耳菌丝抗干旱高温复合胁迫的能力。

综上所述, 添加 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ tZ、10–500 $\mu\text{mol/L}$ GA3、10–100 $\mu\text{mol/L}$ JA 提高糙皮侧耳菌丝抗干旱高温复合胁迫能力的效果较显著, 其次为 100 $\mu\text{mol/L}$ ABA。

由上述结果可知, 添加适宜浓度的 IAA、ABA、JA、GA3 可促进正常条件、干旱胁迫、高温胁迫和干旱高温复合胁迫下糙皮侧耳菌丝生长/恢复生长, 而添加试验浓度的 tZ 均显著抑制上述条件下糙皮侧耳菌丝生长/恢复生长。从干旱/高温/干旱高温复合胁迫与正常条件下糙皮侧耳菌丝生长速度/恢复生长速度之间的差

值来看, 添加适宜浓度的 IAA、ABA、JA、GA3 和 tZ 可提高糙皮侧耳抗干旱胁迫的能力, 添加适宜浓度的 IAA、ABA、JA、GA3 和 tZ 可提高糙皮侧耳抗高温胁迫的能力, 添加适宜浓度的 ABA、JA、GA3 和 tZ 可提高糙皮侧耳抗干旱高温复合胁迫的能力。反式玉米素(tZ)是一种重要的天然细胞分裂素, 在植物抗非生物胁迫中发挥重要作用(Albrecht & Argueso 2017; Devireddy *et al.* 2021), 添加试验浓度的 tZ 均可显著提高糙皮侧耳菌丝抗干旱、高温、干旱高温复合胁迫的能力, 且随着 tZ 浓度升高, 其提高胁迫抗性的能力增强, 但由于 tZ 显著抑制糙皮侧耳菌丝生长, 在实际生产中不宜添加 tZ。

3 讨论

目前, 关于植物激素对食用菌的影响多聚焦在生长发育方面(任思竹等 2024), 在非生物胁迫响应方面的研究相对较少(周莎莎等 2018; Hu *et al.* 2022; Hu *et al.* 2024)。本研究探究了不同浓度的吲哚乙酸(IAA)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)、赤霉素(GA3)和反式玉米素(tZ) 5 种植物激素对正常条件、干旱胁迫、高温胁迫和干旱高温复合胁迫下糙皮侧耳菌丝生长的影响。

本研究发现, 在正常条件下, 添加 0.01–10 nmol/L IAA、50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ ABA、50–200 $\mu\text{mol/L}$ JA 和 10 $\mu\text{mol/L}$ GA3 可促进糙皮侧耳菌丝生长, 添加 50–1 000 $\mu\text{mol/L}$ tZ 显著抑制糙皮侧耳菌丝生长。在栎木屑固体培养基中添加 100 $\mu\text{mol/L}$ –10 nmol/L IAA 可促进香菇热敏感菌株 YS3357 的菌丝生长(周莎莎等 2018); 在 PDA 固体培养基中添加 0.01–10 nmol/L IAA 可促进糙皮侧耳 P99 菌丝生长, 添加 10 $\mu\text{mol/L}$ IAA 对菌丝生长无影响, 添加 1 mmol/L IAA 则显著抑制菌丝生长, 与崔筱等(2020)的结果一致; 在 PDA 固体培养基中添加 4–8 mg/L (即 11.5–23.09 $\mu\text{mol/L}$)赤霉素可显著促进刺芹侧耳菌丝生长(魏原芝等 2012); 在 PDA 培养基中, 添加 50 $\mu\text{mol/L}$ 茉莉酸甲酯可显著促进灵芝菌丝生长、提高菌丝分叉之间的距离, 进一步研究发现茉莉酸甲酯是通过提高胞内活性氧 ROS 含量

调节菌丝生长和分叉(巩丽 2015)。同一类激素在不同种类食用菌中的作用浓度存在一定差异,这可能与不同食用菌的遗传背景和内源激素含量水平有关。

适宜浓度的外源植物激素可提高植物抗干旱胁迫的能力。外源添加 100 nmol/L IAA 或 1 μ mol/L ABA 可提高水稻抗干旱胁迫的能力(Xiong *et al.* 2025); 用 50–100 mg/L (即 285.47–570.94 μ mol/L) IAA 和 10–400 mg/L (即 28.87–1 154.8 μ mol/L)赤霉素浸泡棉花种子可提高种子的出土率、缓解干旱胁迫对幼苗造成的损伤(孟令浩 2024); 外源喷施 50 μ g/L (即 0.19 μ mol/L)和 100 μ g/L (即 0.38 μ mol/L) ABA 可提高油茶幼苗抗干旱胁迫的能力(Yang *et al.* 2024); 外源喷施 0.4 mmol/L 茉莉酸甲酯可缓解干旱胁迫对红椿苗木造成的损伤(周凡博等 2024); 外源喷施试验浓度的 ABA (5–50 mg/L, 即 37.8–378 μ mol/L)或细胞分裂素(6-BA) (5–50 mg/L, 即 22.20–221.96 μ mol/L)可提高香根草抗干旱胁迫的能力(胡志群等 2015)。然而,关于外源激素对食用菌抗干旱胁迫的影响尚未见报道,本研究发现,在干旱胁迫下,0.01–0.1 nmol/L IAA、500–1 000 μ mol/L ABA、10 μ mol/L JA、50–500 μ mol/L GA₃、50–1 000 μ mol/L tZ 可提高糙皮侧耳菌丝抗干旱胁迫的能力,为探究外源植物激素对其他食用菌干旱胁迫抗性的影响提供了参考。

适宜浓度的外源植物激素可提高食用菌和植物抗高温胁迫的能力。外源添加 0.01 mmol/L 的生长素类似物 NAA 和 2,4-D 可提高高温胁迫下香菇热敏感菌株 YS3357 的抗氧化酶活性,进而提高其高温胁迫(40 °C处理 24 h)抗性(周莎莎等 2018)。外源喷施脱落酸可降低高温胁迫引起的水稻花粉不育,提高水稻结实率(Rezaul *et al.* 2019; Zhu *et al.* 2022)。添加 400 μ mol/L 和 600 μ mol/L 的茉莉酸甲酯可提高高温胁迫下花铃期棉花的抗氧化酶活性,降低叶片受损伤程度,提高花粉活力,从而增强棉花的耐高温能力(谢贤运等 2023)。添加 0.15–1.2 μ mol/L GA₃ 对正常条件下的水稻幼苗存活率无影响,但可抑制高温胁迫下 ROS 积累,从而增强水稻耐热性(李

素素 2022)。外源添加细胞分裂素可上调表达热激蛋白和提高抗氧化酶系统的活性,进而提高植物抗高温胁迫的能力(Devireddy *et al.* 2021)。本研究发现,在高温胁迫下,添加 0.01–10 nmol/L IAA、100–500 μ mol/L ABA、10–100 μ mol/L JA、50–500 μ mol/L GA₃、50–500 μ mol/L tZ 可提高糙皮侧耳菌丝抗高温胁迫的能力,为探究外源植物激素对其他食用菌高温胁迫抗性的影响提供了参考。

干旱、高温和干旱高温复合胁迫对糙皮侧耳菌丝的伤害程度存在差异,其中干旱高温复合胁迫对糙皮侧耳菌丝的伤害最严重,其次为高温胁迫,干旱胁迫对糙皮侧耳菌丝的伤害相对较轻,在植物中也存在类似现象(Rizhsky *et al.* 2004; Suzuki *et al.* 2014)。目前已经对糙皮侧耳响应高温胁迫的机制进行了研究(Qiu *et al.* 2018; 戴玉成 2022),但对糙皮侧耳响应干旱和干旱高温复合胁迫的机制尚不清楚。本研究发现,在干旱高温胁迫下,添加 100 μ mol/L ABA、10–500 μ mol/L GA₃、10–100 μ mol/L JA、50–1 000 μ mol/L tZ 可提高糙皮侧耳菌丝抗干旱高温复合胁迫的能力,为探究外源植物激素对其他食用菌干旱高温复合胁迫抗性的影响提供了参考。此外,同一类激素对干旱、高温和干旱高温胁迫下糙皮侧耳菌丝生长的影响存在差异,这应该与糙皮侧耳对 3 种胁迫的响应机制不同有关,需要进一步研究。

据报道,外源激素通过调控抗氧化酶活性、抗氧化物质和渗透保护物质含量、信号转导、代谢重编程、热激蛋白表达等来缓解非生物胁迫对机体造成的损伤(胡志群等 2015; Ali & Baek 2020; Devireddy *et al.* 2021; Hu *et al.* 2022; Hu *et al.* 2024; 周凡博等 2024),本研究发现适宜浓度的 5 种激素可提高糙皮侧耳菌丝抗干旱、抗高温和抗干旱高温复合胁迫的能力,具体调控机制尚不清楚,值得深入研究。此外,为更好地指导糙皮侧耳的生产,后续需要通过外源喷施、浸泡或补液的方式,探究植物激素对正常条件、干旱胁迫、高温胁迫和干旱高温复合胁迫下糙皮侧耳栽培的影响。

作者贡献

刘晴：数据分析、论文撰写；赵俊朝：试验、数据处理；李沛麟：试验；胡延如：图片绘制；申进文：提供试验材料；戚元成：论文审核与修改；王凤芹：论文审核与修改；文晴：论文构思、数据管理、论文修改。

利益冲突

作者声明，该研究不存在任何潜在利益冲突的商业或财务关系。

[REFERENCES]

- Albrecht T, Argueso CT, 2017. Should I fight or should I grow now? The role of cytokinins in plant growth and immunity and in the growth-defence trade-off. *Annals of Botany*, 119(5): 725-735
- Ali MS, Baek KH, 2020. Jasmonic acid signaling pathway in response to abiotic stresses in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(2): 621
- China Association of Edible Fungi, 2025. Analysis of statistical survey results of edible fungi in China in 2023. *Edible Fungi of China*, 44(1): 120-129 (in Chinese)
- Cui X, Zhang YT, Liu Q, Kong WW, Kang YC, Hu SJ, Yuan RQ, Song ZB, Kong WL, 2020. Changes of IAA content and IAA oxidase activity in *Pleurotus ostreatus* during growth and development. *Tianjin Agricultural Sciences*, 26(10): 31-36, 42 (in Chinese)
- Dai HY, Bo X, Li XG, Zhang XK, Luo L, Zhang XQ, Cao GH, He S, 2021. Research progress on roles of phytohormone in biosynthesis of triterpenoids and their regulatory mechanisms. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 52(20): 6391-6402 (in Chinese)
- Dai YC, 2022. New trend of edible and medicinal fungi research in China—based on publications in *Mycosystema* during 2000–2021. *Journal of Fungal Research*, 20(2): 141-156 (in Chinese)
- Dai YC, Yang ZL, 2008. A revised checklist of medicinal fungi in China. *Mycosystema*, 27: 801-824 (in Chinese)
- Devireddy AR, Zandalinas SI, Fichman Y, Mittler R, 2021. Integration of reactive oxygen species and hormone signaling during abiotic stress. *The Plant Journal*, 105(2): 459-476
- Fenn MA, Giovannoni JJ, 2020. Phytohormones in fruit development and maturation. *The Plant Journal*, 105(2): 446-458
- Gong L, 2015. The regulation of methyl jasmonate on hyphal branching, GA biosynthesis and NO signaling pathway in *Ganoderma lucidum* partly via ROS. MS Thesis, Nanjing Agricultural University, Nanjing. 1-90 (in Chinese)
- Hu Y, Chen H, Li H, Wang Y, Zheng X, Liu Q, Wen Q, Shen X, Wang F, Qi Y, Shen J, 2024. Exogenous salicylic acid regulates fruiting body development, secondary metabolite accumulation, cell wall integrity, and endogenous salicylic acid content under heat stress in *Pleurotus ostreatus*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 72(45): 25054-25065
- Hu YR, Wang Y, Chen YJ, Chai QQ, Dong HZ, Shen JW, Qi YC, Wang FQ, Wen Q, 2022. Salicylic acid enhances heat stress resistance of *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. through metabolic rearrangement. *Antioxidants*, 11(5): 968
- Hu YR, Xue FF, Chen YJ, Qi YC, Zhu W, Wang FQ, Wen Q, Shen JW, 2023. Effects and mechanism of the mycelial culture temperature on the growth and development of *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. *Horticulturae*, 9(1): 95
- Hu ZQ, Feng XL, Wu CS, Zhou BY, 2015. Effects of abscisic acid and 6-benzylaminopurine on the drought resistance of *Vetiveria zizanioides*. *Acta Agrestia Sinica*, 23(6): 1220-1225 (in Chinese)
- Kong WL, Zhang YT, Kang YC, Kong WW, Yuan RQ, Zhu XH, Han YE, 2013. Effect of substrate moisture on mycelial growth and biological efficiency of *Pleurotus ostreatus*. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 42(12): 110-111, 114 (in Chinese)
- Li SS, 2022. Regulation of gibberellin in response to high temperature stress in rice. MS Thesis, Huazhong Agricultural University, Wuhan. 1-67 (in Chinese)
- Liu Y, Xiao WH, Cai WL, Zhang WY, Wang ZQ, Xu YJ, 2023. Advances in studies on the roles of plant hormones in grain filling, grain weight and quality of rice. *China Rice*, 29(3): 9-14, 23 (in Chinese)
- Meng LH, 2024. Effect of seed soaking with auxin and gibberellin on drought stress alleviation of cotton seedlings. MS Thesis, Huazhong Agricultural University, Wuhan. 1-81 (in Chinese)
- Qiu Z, Wu X, Gao W, Zhang J, Huang C, 2018. High temperature induced disruption of the cell wall integrity and structure in *Pleurotus ostreatus* mycelia. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(15): 6627-6636
- Ren SZ, Sang Q, Liu H, Gao Q, Yang ZH, Chen WJ, 2024. Research progress on the effects of plant hormones on the growth and development of edible fungi. *Edible Fungi of China*, 43(6): 1-8 (in Chinese)
- Rezaul IM, Baohua F, Tingting C, Weimeng F, Caixia Z, Longxing T, Guanfu F, 2019. Abscisic acid prevents pollen abortion under high-temperature stress by

- mediating sugar metabolism in rice spikelets. *Physiologia Plantarum*, 165(3): 644-663
- Rizhsky L, Liang H, Shuman J, Shulaev V, Davletova S, Mittler R, 2004. When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology*, 134(4): 1683-1696
- Suzuki N, Rivero RM, Shulaev V, Blumwald E, Mittler R, 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *The New Phytologist*, 203(1): 32-43
- Waadt R, Sella CA, Hsu PK, Takahashi Y, Munemasa S, Schroeder JI, 2022. Plant hormone regulation of abiotic stress responses. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 23(10): 680-694
- Wang HQ, Liu P, Zhang JW, Zhao B, Ren BZ, 2020. Endogenous hormones inhibit differentiation of young ears in maize (*Zea mays* L.) under heat stress. *Frontiers in Plant Science*, 11: 533046
- Wei YZ, Chen SJ, Zhao P, Chen YQ, Wang SQ, 2012. Influence of plant hormones on the hypha growth and enzyme activity of *Pleurotus eryngii*. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 40(29): 14179-14180, 14205 (in Chinese)
- Wu F, Zhou LW, Yang ZL, Bau T, Li TH, Dai YC, 2019. Resource diversity of Chinese macrofungi: edible, medicinal and poisonous species. *Fungal Diversity*, 98(1): 1-76
- Xie XY, Feng CH, Wang XG, Xia SB, Zhang JH, Zhang YC, Wang QS, Qin HD, Bie S, 2023. Effects of exogenous methyl jasmonate on cotton tolerance to heat stress during flowering and boll-setting stage. *Cotton Science*, 35(5): 365-377 (in Chinese)
- Xiong Y, Song X, Mehra P, Yu S, Li Q, Tashenmaimaiti D, Bennett M, Kong X, Bhosale R, Huang G, 2025. ABA-auxin cascade regulates crop root angle in response to drought. *Current Biology*, 35(3): 542-553. e4
- Yang D, Chen Y, Wang R, He Y, Ma X, Shen J, He Z, Lai H, 2024. Effects of exogenous abscisic acid on the physiological and biochemical responses of *Camellia oleifera* seedlings under drought stress. *Plants*, 13(2): 225
- Zhou FB, Liu YM, Liu YM, Dai CW, Gao Q, Zhang YL, Zhu YT, 2024. Alleviation effect and physiological mechanism of exogenous methyl jasmonate on drought damage of *Toona ciliata* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 60(12): 58-71 (in Chinese)
- Zhou SS, Wang GZ, Luo Y, Ma CJ, Gong YH, Bian YB, Zhou Y, 2018. Auxin and auxin analogues enhancing the thermotolerance of *Lentinula edodes*. *Mycosystema*, 37(12): 1723-1730 (in Chinese)
- Zhu A, Li J, Fu W, Wang W, Tao L, Fu G, Chen T, Feng B, 2022. Abscisic acid improves rice thermo-tolerance by affecting trehalose metabolism. *International Journal of Molecule Sciences*, 23(18): 10615

[附中文参考文献]

- 崔筱, 张玉亭, 刘芹, 孔维威, 康源春, 胡素娟, 袁瑞奇, 宋志波, 孔维丽, 2020. 平菇生长发育过程中 IAA 含量及 IAA 氧化酶活性变化研究. *天津农业科学*, 26(10): 31-36, 42
- 代红洋, 柏旭, 李晓岗, 张兴开, 罗霖, 张熙琪, 曹冠华, 贺森, 2021. 植物激素在三萜类化合物生物合成中的作用及调控机制研究进展. *中草药*, 52(20): 6391-6402
- 戴玉成, 2022. 中国食药真菌研究发展的新趋势——以《菌物学报》2000–2021 年发表论文分析. *菌物研究*, 20(2): 141-156
- 戴玉成, 杨祝良, 2008. 中国药用真菌名录及部分名称的修订. *菌物学报*, 27: 801-824
- 巩丽, 2015. 外源茉莉酸甲酯通过 ROS 影响灵芝菌丝生长、次级代谢和 NO 信号途径的机理研究. 南京农业大学硕士论文, 南京. 1-90
- 胡志群, 冯学兰, 吴楚彬, 周碧燕, 2015. 脱落酸和细胞分裂素对香根草抗旱性的影响. *草地学报*, 23(6): 1220-1225
- 孔维丽, 张玉亭, 康源春, 孔维威, 袁瑞奇, 祝秀花, 韩玉娥, 2013. 培养料含水量对平菇菌丝生长和生物学效率的影响. *河南农业科学*, 42(12): 110-111, 114
- 李素素, 2022. 赤霉素在水稻响应高温胁迫中的调控作用. 华中农业大学硕士论文, 武汉. 1-67
- 刘洋, 肖文惠, 蔡文璐, 张伟杨, 王志琴, 徐云姬, 2023. 植物激素对水稻籽粒灌浆、粒质量与品质的调控作用研究进展. *中国稻米*, 29(3): 9-14, 23
- 孟令浩, 2024. 生长素和赤霉素浸种缓解棉花幼苗干旱胁迫的效应. 华中农业大学硕士论文, 武汉. 1-81
- 任思竹, 桑青, 刘华, 高晴, 杨子涵, 陈文杰, 2024. 植物激素影响食用菌生长发育的研究进展. *中国食用菌*, 43(6): 1-8
- 魏原芝, 陈书进, 赵盼, 陈砚秋, 王世强, 2012. 植物激素对杏鲍菇菌丝生长及酶活性的影响. *安徽农业科学*, 40(29): 14179-14180, 14205
- 谢贤运, 冯常辉, 王孝刚, 夏松波, 张教海, 张友昌, 王琼珊, 秦鸿德, 别墅, 2023. 外源茉莉酸甲酯对花铃期棉花耐高温能力的影响. *棉花学报*, 35(5): 365-377
- 中国食用菌协会, 2025. 2023 年度全国食用菌统计调查结果分析. *中国食用菌*, 44(1): 120-129
- 周凡博, 刘玉民, 刘亚敏, 代崇雯, 高琦, 张钰林, 朱娅婷, 2024. 外源茉莉酸甲酯对红椿苗木干旱损伤的缓解作用及生理机制. *林业科学*, 60(12): 58-71
- 周莎莎, 王刚正, 罗义, 马超君, 龚钰华, 边银丙, 周雁, 2018. 生长素及其类似物增强香菇耐高温性的研究. *菌物学报*, 37(12): 1723-1730