

# 光照对高等真菌生长发育影响的研究进展

王媛媛,朱涵予,刘冬梅,马爱民

(华中农业大学食品科技学院,湖北武汉 430070)

**摘要:**光照是高等真菌生长发育所需的环境因子之一,对调控其生理周期、形态建成及代谢产物合成起重要作用。本文综述了光质、光强、光周期等方面对菌丝体生长、子实体发育的影响以及光诱导机制的研究进展,并探讨了光照对真菌生长发育作用的研究方向。然而,全面阐述光诱导机制则还需要进一步的研究。

**关键词:**高等真菌,光照,生长发育,光诱导机制

## Research progress in the effects of light on the growth and development of higher fungi

WANG Yuan-yuan, ZHU Han-yu, LIU Dong-mei, MA Ai-min

(College of Food Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

**Abstract:** Light is one of the environmental factors for the growth and development of higher fungi, which plays a significant role in the regulation of physiological cycle, morphogenesis and synthesis of metabolites. Advances of recent researches on the effects of light quality, light intensity and photoperiod on the growth of mycelia and the development of fruit body were summarized in this review paper. The effects and mechanism of light stimuli on the growth and development of higher fungi were also discussed. However, it still remains to be further studied on elaborating the light induction mechanism.

**Key words:** higher fungi; light; growth and development; photoinduction mechanism

中图分类号: TS255.1

文献标识码: A

文章编号: 1002-0306(2017)21-0324-06

doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2017.21.063

高等真菌是菌物中拥有大型子实体的一类真菌,主要包含食用菌和药用菌<sup>[1]</sup>。中国是多种食、药用菌人工栽培的发源地,也是目前世界上最大的食、药用菌生产国和消费国<sup>[2-3]</sup>。现今,高等真菌的栽培模式逐渐呈现出散户手工小规模栽培、工厂化中等规模栽培及工厂化大规模栽培多元共存渐趋的局面。实现高等真菌规模化、集约化、智能化、标准化、周年化的生产,需根据其生物学特性采用工业化的技术,合理调控营养因子和环境因子。

光照是高等真菌生长发育所需的环境因子之一,不同种类的高等真菌对光的需求各异,然而由于研究不够深入和系统,目前工厂化栽培中多凭借以往的生产实践经验进行光照调控。近几年相关研究逐步增多,理论知识逐渐丰富,并且通过冷光源 LED (Light Emitting Diode) 的引入及应用弥补了传统电光源无法精准调控光照的缺陷<sup>[4]</sup>。目前,研究人员研究了光质、光强和光周期对高等真菌生长发育的影响<sup>[5]</sup>,另外研究人员也开始尝试用分子生物学方面的

知识和技术探究高等真菌从营养生长阶段转为生殖发育阶段中光诱导的机理,已陆续发现一些光受体蛋白、转录因子和差异表达基因,企图从分子水平上解读在光信号通路中信号是如何被接受及被传递的,从而更精细、科学地指导高等真菌的工业化生产<sup>[6]</sup>。本文综述了光质、光强、光周期对高等真菌生长发育的影响以及光诱导机制的研究进展。

### 1 高等真菌的光生物学特性

一般认为真菌和植物不同,无法进行光合作用,只能通过胞外酶分解栽培基质获取所需营养产生菌丝和子实体,即真菌使用光作为信息源而不是能源<sup>[7]</sup>。光照与促进高等真菌原基分化,子实体形成、色泽、形态、产量及代谢产物关系密切。Colavolpe 等人已证明了光是裸伞属菌 (*Gymnopilus pampeanus*) 原基形成的必要条件之一<sup>[8]</sup>。通常高等真菌菌丝在黑暗状态下即可生长,但完全黑暗不一定最有利于菌丝生长,一定的散射光对部分高等真菌菌丝生长起促进作用,但避免强光直射菌丝;待菌丝长满培养料

收稿日期: 2017-03-03

作者简介: 王媛媛(1994-),女,硕士,研究方向:食品生物技术, E-mail: majestywyy@163.com。

\* 通讯作者: 马爱民(1965-),男,博士,教授,研究方向:食品生物技术, E-mail: aiminma@mail.hzau.edu.cn。

基金项目: 国家自然科学基金项目(30771502)。

时,给予其散射光可以诱导菌丝形成原基,并影响其分化及子实体的生长,李玉等已对2010年以前有关光质、光强、光周期对食用菌生长发育的影响的相关研究进行了综述<sup>[5]</sup>。

研究人员从光质、光强、光周期等方面进一步深入研究,对常见的高等真菌,如:平菇(*Pleurotus ostreatus*)<sup>[9]</sup>、香菇(*Lentinula edodes*)<sup>[10]</sup>、金针菇(*Flammulina velutipes*)<sup>[11]</sup>、黑木耳(*Auricularia auricula*)<sup>[12]</sup>、杏鲍菇(*Pleurotus eryngii*)<sup>[13]</sup>、灵芝(*Ganoderma lucidum*)<sup>[14]</sup>、蛹虫草(*Cordyceps militaris*)<sup>[15]</sup>等进行了研究,研究发现不同的光照条件对不同种类高等真菌的生长发育有不同的影响,而且对同一种高等真菌各个生长阶段的影响也存在差异。

## 2 光照对高等真菌生长发育的影响

### 2.1 光质对高等真菌生长发育的影响

2.1.1 菌丝体时期 Wu等发现红光和黄光可以促进杏鲍菇菌丝的生长<sup>[13]</sup>。应正河等通过研究白、红、黄、绿、蓝光5种不同光质对绣球菌(*Sparassis crispa*)菌丝、原基形成的影响,综合菌丝长势和节约能源考虑,发现红光对菌丝生长最为有利,黄光则对原基形成有较强的诱导作用<sup>[16]</sup>。邹莉等发现蓝光和黑暗条件有利于黑木耳菌丝体生长,绿光和黄光则不利于其生长<sup>[12]</sup>。王立华等通过实验发现在蓝光处理及黑暗条件下灵芝菌丝体生长较快,但是黑暗条件下菌丝体形态不如蓝光处理条件下好<sup>[17]</sup>。梅锡玲等人也发现用蓝光处理灵芝菌丝体,整个培养期菌丝的增长始终保持稳定<sup>[18]</sup>。而蓝光却抑制在液体培养条件下蛹虫草菌丝的生长<sup>[19]</sup>。

LED光源是一种半导体固态冷光源,这种光源光质纯、光效高、波长类型丰富、光强可调节,实用性强,被越来越广泛地应用于高等真菌的栽培实践中<sup>[4]</sup>。研究发现,用LED白光照射的平菇菌丝比在自然光下生长得快,可见平菇菌丝对光质的敏感度较高。另外在不同的LED光质下平菇菌丝生长的速度也不尽相同,先后顺序为:红色、橙色、绿色、黄蓝色、白色<sup>[9]</sup>。

光质不仅影响菌丝的生长速度,而且也会影响菌丝营养物质的合成。不同的光质处理灵芝菌丝体对于超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)酶活性以及内源吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)水平波动变化有着不同的影响<sup>[18,20]</sup>。蓝光光质对提高灵芝菌丝三萜酸种类和含量,灵芝现蕾期、开伞期及弹孢后期的灵芝多糖含量有显著促进作用<sup>[14,20]</sup>。吴铄溟等发现蛹虫草菌丝中类胡萝卜素的合成必须有光的处理,尤其是蓝光和白光有利于类胡萝卜素的合成<sup>[15]</sup>。另外Kojima等发现接受蓝光照射的平菇菌丝比在暗室里生长的菌丝能多积累超过200倍的莽草酸<sup>[21]</sup>。

2.1.2 子实体时期 光质会影响子实体的形态、色泽和产量。在波长为720 nm的光照射下,金顶侧耳(*Pleurotus citrinopileatus*)的生物效率和产量最高<sup>[22]</sup>。

孙雅洁等通过实验验证了红光(628 nm)为杏鲍菇子实体原基形成和发育阶段的最适光质<sup>[23]</sup>。罗茂春等用黄、绿、红、白四种颜色15 W的白炽灯照射,并设立黑暗和自然光对照,结果发现在白光和自然光照射条件下,红平菇(*Pleurotus djamor*)原基出现时间早,原基、子实体数目多,成菇率高,外观整齐、颜色鲜艳,商业应用价值高,明显优于其他光质的光照<sup>[24]</sup>。简利茹发现蓝、红、黄、绿光对于蛹虫草的产量都有一定的促进作用,但蓝光和绿光的促进作用比较明显<sup>[25]</sup>。但是廉添添的研究结果表明LED蓝光照射对于蛹虫草子实体产量没有明显的促进和抑制作用<sup>[26]</sup>。

冯伟林等在金针菇催蕾期用黄、蓝、白三种不同光质的LED光源照射,发现黄光比蓝光、白光能更好地促进菌柄伸长,抑制菌盖增大,提高整齐度<sup>[11]</sup>。Jang等用蓝白、绿白、蓝绿、红绿这四种两两混合的LED混合光照射以诱导平菇子实体的形成,发现不同组合的混合光对平菇子实体菌盖的颜色,菌柄的硬度、脆性及弹性,子实体的性能和产量都有不同的影响,其中蓝白LED混合光是用于平菇栽培的最佳光质<sup>[27]</sup>。在密闭培养室内培养,LED白光和蓝光照射下蟹味菇(*Hypsizygus marmoreus*)的高度和生物量都较其他光处理要高<sup>[28]</sup>。Baek等用不同波长的LED灯处理在木屑上生长的香菇发现:接受绿灯照射生产出的香菇产量高,且畸形菇率低,但在蓝色和绿色灯光下生长的香菇菌盖比在红灯和黄色灯光下的颜色要稍深,菌柄的长度则是随着波长的增长而增加<sup>[10]</sup>。

光质也会影响子实体的营养物质合成。蓝光有利于蛹虫草生长及子座虫草素的积累<sup>[25]</sup>。廉添添等的实验结果表明在自然光照条件下成熟子实体的SOD活性显著高于蓝光光照,CAT活性没有明显差别,POD活性表现出菌株差异;在LED蓝光光照条件下类胡萝卜素含量极显著高于自然光光照,腺苷、甘露醇含量不受影响,虫草素、粗多糖含量存在菌株差异<sup>[26]</sup>。Jang等探究了蓝绿黄红四种LED光质对于杏鲍菇原基形成、子实体形态、麦角固醇的含量及其抗氧化活性的影响,旨在筛选出最有利于杏鲍菇原基形成和子实体生长的光质,从产量和营养物质积累方面综合考虑,绿光最合适<sup>[29]</sup>。Wu等经研究发现杏鲍菇在进行深度发酵时,环境中光波长越短,积累的多糖量越高,在LED蓝光下进行深度发酵积累的多糖含量最高<sup>[13]</sup>。Jang等发现经LED蓝光照射的真姬菇(*Hypsizygus marmoreus*)子实体内麦角固醇、总多酚的含量有所增加,对自由基的清除能力有所增强<sup>[30]</sup>。

光质会影响高等真菌菌丝和子实体的生长发育,但综合分析以上的研究结果,我们并没有发现某一种光质适合大多数高等真菌的生长发育。不同的高等真菌的最适光质不同,同一种高等真菌不同时期的最适光质也不相同。

## 2.2 光照强度对高等真菌生长发育的影响

2.2.1 菌丝体时期 适当的光照强度有利于菌丝的

生长,过强反而会产生负效应。廉添添等也在实验中发现蓝光光强在 100 lux 时对蛹虫草菌丝生长的抑制作用较为明显,所以选择 50 lux 的光照强度照射菌丝以便能形成子实体供后续实验用<sup>[26]</sup>。应正河等<sup>[16]</sup>曾用 5 个不同的光量照射绣球菌菌丝,随着光照强度的增加,菌丝生长速度逐渐减小,菌丝生长密度逐渐增大,光量达到 300 lux 长时势最好,之后逐渐减小。从菌丝长势、生长速度和节约能源方面综合考虑,200 lux 为最佳光量。

**2.2.2 子实体时期** 在子实体发育阶段,不同种类的高等真菌对光强的需求量不同。不同光强对平菇菌盖的颜色、直径,菌柄的长度、硬度、脆性、弹性和子实体的产量有不同的影响<sup>[27]</sup>。杏鲍菇子实体生长也需要光的刺激。白雪萍等通过实验得到最适宜杏鲍菇子实体生长发育的光照度为 130~160 lux,而姜性坚等认为 100 lux 的光照强度有利于杏鲍菇子实体的生长发育<sup>[31-32]</sup>。罗茂春等<sup>[24]</sup>的研究结果也表明,不同光照强度对红平菇子实体生长发育影响较大。相对于黑暗条件,较强的光照(15、40 W)能使红平菇呈现出较鲜艳的颜色,产量也较高,但随着光照亮度继续增加(60、100 W),红平菇子实体颜色又开始变浅,产量也下降。18 W 的 LED 灯产生的光强度约为 200 lux,与 40 W 的日光灯相当,可满足北虫草(*Cordyceps militaris*)子实体生长所需的光刺激作用<sup>[33]</sup>。Wu 等<sup>[34]</sup>研究了在菌丝生长、原基形成、子实体发育三个培养阶段光照强度对蛹虫草子实体产量和生物活性物质的影响。在原基形成和子实体发育阶段给予(1750±250) lux 光照,多糖含量最高,子实体产量及生物学效率最高,为 4.06 g 干重/瓶和 86.83%;给予(1250±250) lux 光照,甘露醇、虫草素含量最高。

### 2.3 光周期对高等真菌生长发育的影响

高等真菌在自然界中的生长经历了昼夜交替,这给我们启发:在实现工厂化栽培的时候是否也应该考虑间歇照射的方式。国内外的研究人员也曾就光照周期对高等真菌菌丝生长、原基形成及子实体生长发育的影响进行过研究。

研究发现,用 LED 光源间歇照射培养,即每天连续光照 12 h,闭光 12 h 可促进秀珍菇(*Pleurotus geesteranus*)菌丝生长,并能提高其对硒强化麦麸的降解代谢与硒营养转化作用<sup>[35]</sup>。Glukhova 等发现用 0.4 W/m<sup>2</sup> 的 LED 绿光 1 min/d 照射香菇菌丝,其生物量可以提高 50%~100%,为香菇的工业化生产减少成本,提高利润,也为之后研究香菇光感受器机制奠定了基础<sup>[36]</sup>。Siwulski 等探究光强和光周期对四种平菇品种的产量和子实体形态(菌盖的直径、菌柄的长度和厚度)的影响,结果发现在 500~700 lux 的光强下,每天给予 14 h 的光照可以得到最大产量<sup>[37]</sup>。也有研究表明在金针菇发好菌后,每天给予白色品种 30 min 红光(56 lux)或黄光(43 lux)照射诱导原基形成,1 h 蓝光(180 lux)照射作为生长期补光;每天给予黄色品种 10 min 红光(56 lux)照射诱导原基形成,30 min 蓝光(180 lux)照射作为生长期补光,金针菇与光源距离为 15~25 cm,该方法可以避免盲目

补光等造成的资源浪费及所引起的反作用<sup>[38]</sup>。

综上,光照调控高等真菌的生理周期、形态建成和代谢产物的积累,实际生产中可根据高等真菌的种类对光照、光强和光周期进行合理调整。另外,用生物电作为指标来控制光环境的研究目前已在国内外兴起。Oguntoyinbo 等<sup>[39]</sup>设计了一种 SMA(Speaking Mushroom Approach)系统,该系统将实时监测到的灰树花(*Grifola frondosa*)生物电作为控制参数对光照条件实行智能化调控。SMA 设有四种不同的函数,能根据灰树花的实时需求给予四种不同的光照条件。该系统能有效提高灰树花的产量,降低成本并节约能源,目前尚在调试阶段,不久之后有望实现工厂化应用。

## 3 高等真菌光诱导机制的探究

### 3.1 光受体蛋白的发现

高等真菌究竟如何感受光并受光调控的?近年来,高等真菌光受体蛋白、转录因子及差异表达基因相继被报道,为解读光信号通路奠定了一定基础。

董彩虹的研究团队一直致力于蛹虫草光受体蛋白及其功能的研究,曾就近年来大型真菌的光反应和光受体研究进行了综述<sup>[6]</sup>。目前发现的光受体蛋白仅限于粗糙脉孢菌(*Neurospora crassa*)中蓝光受体蛋白 White Collar-1(WC-1)和 White Collar-2(WC-2)的同源蛋白,其他光质的受体蛋白基本未曾见有报道。Yang 等<sup>[40-41]</sup>先后从冬虫夏草和蛹虫草中分别克隆得到 *Oswc-1* 基因和 *Cmwc-1* 基因。经光照刺激 *Oswc-1* mRNA 和 *Cmwc-1* mRNA 的表达量显著提升,可见 *Oswc-1* mRNA 和 *Cmwc-1* mRNA 的表达是受光诱导调控的。Yang 推测 *Oswc-1* 蛋白具有转录激活结构域、LOV(Light, Oxygen, or Voltage)结构域、PAS(Per-Arnt-Sim)结构域和锌指(Zinc Finger)结构域,*Cmwc-1* 蛋白具有 LOV、PAS 和 GATA 型的锌指结构域,用系统树分析亲缘关系进一步确定了 *Oswc-1* 和 *Cmwc-1* 都是蓝光受体蛋白基因。敲除蛹虫草 *Cmwc-1* 基因,菌丝变厚,子实体畸形,产孢量降低,类胡萝卜素和虫草素含量也有所下降,类固醇合成量增多,*Cmwc-1* 调控腺苷酸琥珀酸和 G 蛋白偶联受体的合成,更加证明了 *Cmwc-1* 蛋白是调节蛹虫草从营养阶段转向生殖发育阶段的关键物质<sup>[42]</sup>。

Terashima 等<sup>[43]</sup>从灰盖鬼伞(*Coprinus cinereus*)中克隆得到 *dst1* 基因,预测 *Dst1* 蛋白包含 1175 个氨基酸,2 个 PAS 结构域,2 个卷曲螺旋结构,1 个假定的谷氨酰胺富集域和 1 个转录激活结构域。其中 1 个 PAS 结构域和已经发现的蓝光受体蛋白的结构域 LOV 很相似,证明了 *dst1* 是灰盖鬼伞中的蓝光受体蛋白基因。Kuratani 等从在黑暗环境下生长的灰盖鬼伞突变株中克隆得到 *dst2* 基因,推测其编码的蛋白含有 1 个假定的结合黄素腺嘌呤二核苷酸(flavin adenine dinucleotide, FAD)的结构域,并且和感知蓝光有重要关联<sup>[44]</sup>。从根本上来说,伞菌纲中的蓝光感受机制和粗糙脉孢菌中 WC-1 和 WC-2 复合物共同作用机制是相似的。下一步的研究则是分离 WC-1 和 WC-2 复合物的靶基因和阐述在蓝光感受

机制中 Dst2 蛋白的作用<sup>[45]</sup>。

Sano 等<sup>[46-47]</sup>先后从香菇中克隆得到 *Le.phrA* 和 *phrB* 基因。*Le.PHRA* 含有 1 个丝氨酸富集域, 1 个 LOV (PAS A) 结构域和 2 个 PAS 结构域 (PAS B 和 PAS C), 与 WC-1 同源。*PHRB* 包含 1 个 PAS 结构域和 1 个锌指结构模序, 与 WC-2 同源。*Le.phrA* 在子实体形成的各个阶段皆有转录, 且在未成熟的子实体中大量转录, 另外在有光的环境下转录水平比持续黑暗的环境下高, 菌盖中转录水平比菌柄中高。电泳分析表明 *phrB* 作用于香菇酪氨酸酶的启动子区域, 通过体外 GST 融合蛋白沉降技术 (GST-pulldown) 得知 *PHRB* 与 *PHRA* 的 PAS B 和 (或) PAS C 结构域结合形成复合物, 光诱导原基阶段前的菌丝体中酪氨酸和 *phrB* 的表达, 表明 *PHRB* 依赖光能调控酪氨酸酶的表达。这可能与光诱导香菇菌丝色转色有关。

Ohm 等发现裂褶菌 (*Schizophyllum commune*) 中有与 *wc-1* 和 *wc-2* 同源的基因, 目前认为这些基因和子实体的形成以及防止裂褶菌受到紫外线侵害有关<sup>[48]</sup>。

### 3.2 转录因子的调控

唐利华等<sup>[49]</sup>人提取光照条件下初始未转色的香菇菌丝、转色的香菇菌丝及黑暗条件下未转色的香菇菌丝的 RNA, 利用转录组测序 (RNA-Seq) 技术研究光诱导香菇菌丝转色过程中转录因子的表达变化, 发现上调表达和下调表达的差异表达转录因子, 包括 WD-40、Jumonji、MADS-box、MYB、DEAD-box 和 GATA 等家族。将转色的香菇菌丝和初始未转色的香菇菌丝、转色的香菇菌丝和黑暗条件下未转色的香菇菌丝的差异表达的转录因子进行比较发现, 这些转录因子既存在部分重叠, 也表现特异性, 这些特异性的转录因子很可能与光诱导香菇菌丝转色联系密切<sup>[49]</sup>。这些数据为进一步研究香菇菌丝转色的转录调控奠定了一定的基础。Kurahashi 等<sup>[50]</sup>发现近紫外光使得灰树花菌盖颜色变深, 且体积比在蓝光照射下膨胀 2 倍, 说明灰树花可以区分出近紫外光和蓝光这两种光质。克隆得到紫外光下被诱导的转录因子 *Gf.BMR1*, 但是该基因在蓝光和近紫外光下的表达量一样, 这表明菌盖的颜色变深和体积膨胀不单单由这一个基因调控。转录因子具体的调控机制有待进一步研究。

### 3.3 差异表达基因的克隆

Nakano 等应用 RAPD 差异显示技术分析发现平菇菌丝经蓝光诱导后有 15 个基因上调和 13 个基因下调, 表明这些基因对蓝光敏感, 然而这些基因的功能及基因间的相互作用并不清楚, 将这些基因进行 BLASTX 同源性比较并和 Interpro 数据库比对, 发现它们编码的是一些假定蛋白<sup>[51]</sup>。本实验室通过 LongSAGE 技术构建了平菇菌丝体和子实体原基的基因表达谱, 通过 RACE 技术克隆到 2 个差异表达蓝光调控基因<sup>[52-53]</sup>。之后需要对这些差异表达基因的功能进行鉴定从而进一步确定其具体功能。

迄今为止, 由于发现的光受体数量十分有限, 转

录因子家族众多, 调控对象待定, 差异表达基因功能有待鉴定, 不同的光信号通路之间也可能存在相互作用, 所以不能确定和清楚地阐述光诱导机制, 今后需进行深入研究。

## 4 总结与展望

目前, 科研人员研究了光质、光强和光周期对高等真菌生长发育的影响, 在研究中所用到的光源逐渐升级, 特别是 LED 光源的出现, 使得研究和生产更为精准和便捷。在今后的高等真菌工业化栽培中, 可以加强 LED 的应用, 实现环保、节能、降低成本的目标。

高等真菌分子生物学研究方面也有新的进展, 已发现光受体蛋白、转录因子和差异表达基因, 但在高等真菌中发现的光受体蛋白仅限于粗糙脉孢菌蓝光受体蛋白 WC-1 和 WC-2 的同源蛋白, 转录因子家族众多, 差异表达基因功能有待鉴定, 而且不同的光信号通路之间是否存在相互作用需要进行深入研究。今后需尽可能详细地阐述光信号通路, 形成较为深入和系统的理论体系, 推进高等真菌的工业化生产。

此外, 利用生物电为参数的反馈系统来控制光环境条件也是研究热点之一, 未来可能会出现更先进的智能调控系统用于高等真菌工业化生产。

## 参考文献

- [1] 刘吉开. 高等真菌化学 [M]. 中国科学技术出版社, 2004.
- [2] 戴玉成. 我国 8 种重要药用真菌研究进展——药用真菌专刊序言 [J]. 菌物学报, 2017, 36(1): 1-5.
- [3] 张金霞. “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 [J]. 菌物学报, 2015, 34(4): 511-523.
- [4] 刘文科, 杨其长. 食用菌光生物学及 LED 应用进展 [J]. 科技导报, 2013, 31(18): 73-79.
- [5] 李玉, 于海龙, 周峰, 等. 光照对食用菌生长发育影响的研究进展 [J]. 食用菌, 2011, 33(2): 3-4.
- [6] 郭明敏, 杨涛, 卜宁, 等. 大型真菌光受体及其功能研究进展 [J]. 菌物学报, 2015, 34(5): 880-889.
- [7] 杨新美. 中国食用菌栽培学 [M]. 农业出版社, 1988.
- [8] Colavolpe M B, Albertó E. Cultivation requirements and substrate degradation of the edible mushroom *Gymnopilus pampeanus*—A novel species for mushroom cultivation [J]. Scientia Horticulturae, 2014, 180(1082): 161-166.
- [9] 于丽丽, 杨方, 王润涛, 等. LED 光源对平菇菌丝生长影响的研究 [J]. 农机化研究, 2015, 37(4): 155-158.
- [10] Baek I S, Lee Y H, Jang M J, et al. Effects of cultural characteristics of *Lentinula edodes* according to LED wavelength with sawdust substrate cultivation [J]. Journal of Mushroom Science and Production, 2013, 11(4): 226-229.
- [11] 冯伟林, 蔡为明, 金群力, 等. 不同光质的 LED 光源对工厂化金针菇菌株生长的影响 [J]. 食药菌, 2014, 22(5): 268-269.
- [12] 邹莉, 姜童童, 王玥, 等. LED 光源不同光质对黑木耳菌丝体生长的影响 [J]. 安徽农业科学, 2014, 42(10): 2855-2856.

- [13] Wu J Y, Chen H B, Chen M J, et al. Quantitative analysis of LED effects on edible mushroom *Pleurotus eryngii* in solid and submerged cultures [J]. Journal of Chemical Technology & Biotechnology, 2013, 88(10): 1841-1846.
- [14] 郝俊江, 陈向东, 兰进. 光质对灵芝生长与灵芝多糖含量的影响[J]. 中国中药杂志, 2010, 35(17): 2242-2245.
- [15] 吴铄溟, 周礼红, 史炜, 等. 光照对蛹虫草菌丝体生长发育及类胡萝卜素含量的影响[J]. 广东农业科学, 2013, 40(7): 24-25.
- [16] 应正河, 林衍铨, 马路, 等. 不同光质光量对绣球菌菌丝生长及原基形成的影响[J]. 福建农业学报, 2013, 28(6): 538-540.
- [17] 王立华, 陈向东, 王秋颖, 等. LED光源的不同光质对灵芝菌丝体生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 中国中药杂志, 2011, 36(18): 2471-2474.
- [18] 梅锡玲, 赵洲, 陈向东, 等. 光质对灵芝菌丝体生长及内源 IAA 代谢调控的研究[J]. 中国中药杂志, 2013, 38(12): 1887-1892.
- [19] Dong J Z, Lei C, Zheng X J, et al. Effects of selenium and light wavelengths on liquid culture of *Cordyceps militaris* link [J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2012, 166(8): 2030-2036.
- [20] 梅锡玲, 陈若芸, 李保明, 等. 光质对灵芝菌丝体生长及三萜酸量影响的研究[J]. 中草药, 2013, 44(24): 3546-3550.
- [21] Kojima M, Kimura N, Miura R. Regulation of primary metabolic pathways in oyster mushroom mycelia induced by blue light stimulation: accumulation of shikimic acid [J]. Scientific Reports, 2014, 5(8630): 1-7.
- [22] Hu S H, Wu C Y, Chen Y K, et al. Effect of light and atmosphere on the cultivation of the golden oyster culinary - medicinal mushroom, *Pleurotus citrinopileatus* (Higher Basidiomycetes) [J]. International Journal of Medicinal Mushrooms, 2013, 15(15): 101-111.
- [23] 孙雅洁, 李明, 李守勉, 等. 不同光质对杏鲍菇生长发育的影响[J]. 北方园艺, 2014, 38(19): 142-144.
- [24] 罗茂春, 林标声, 林跃鑫. 光质对红平菇菌丝体和子实体生长发育的影响[J]. 食品工业科技, 2012, 33(8): 188-190.
- [25] 简利茹, 纪晓鹏, 杜双田. 光条件对人工培养蛹虫草子座产量及虫草素和腺苷的影响[J]. 西北农业学报, 2015, 24(4): 163-167.
- [26] 廉添添, 董彩虹, 杨涛, 等. 蓝光光照对蛹虫草子实体生长和主要活性成分的影响[J]. 菌物学报, 2014, 33(4): 838-846.
- [27] Jang M J, Lee Y H. The suitable mixed LED and light intensity for cultivation of oyster mushroom [J]. Journal of Mushrooms, 2014, 12(4): 258-262.
- [28] 刘文科, 杨其长, 赵姣姣. LED光质对蟹味菇子实体生长的影响[J]. 中国食用菌, 2014, 33(1): 42-43.
- [29] Jang M J, Lee Y H, Kim J H, et al. Effect of LED light on primordium formation, morphological properties, ergosterol content and antioxidant activity of fruit body in *Pleurotus eryngii* [J]. The Korean Journal of Mycology, 2011, 39(3): 175-179.
- [30] Jang M J, Lee Y H, Ju Y C, et al. Effect of color of light emitting diode on development of fruit body in *Hypsizygus marmoreus* [J]. Mycobiology, 2013, 41(1): 63-66.
- [31] 白雪萍, 赵丽, 周军, 等. 杏鲍菇子实体发育形态的光调控机制研究[J]. 湖北农业科学, 2016, 55(9): 2275-2278.
- [32] 姜性坚, 王春晖, 胡晓敏, 等. 杏鲍菇工厂化生产关键技术的研究[J]. 中国食用菌, 2011, 30(1): 23-25.
- [33] 胡惠萍, 曹仁润, 周振辉, 等. 食用菌工厂化栽培中采用LED灯进行节能实验的研究[J]. 微生物学杂志, 2014, 34(5): 106-108.
- [34] Wu C Y, Liang Z C, Tseng C Y, et al. Effects of illumination pattern during cultivation of fruiting body and bioactive compound production by the caterpillar medicinal mushroom, *Cordyceps militaris* (Ascomycetes) [J]. International Journal of Medicinal Mushrooms, 2016, 18(7): 589-597.
- [35] 汤葆莎, 吴俐, 陈君琛, 等. LED光源在促进秀珍菇菌丝降解代谢麦麸中的作用[J]. 福建农业学报, 2016, 31(4): 371-376.
- [36] Glukhova L B, Sokolyanskaya L O, Plotnikov E V, et al. Increased mycelial biomass production by *Lentinula edodes* intermittently illuminated by green light emitting diodes [J]. Biotechnology Letters, 2014, 36(11): 2283-2289.
- [37] Siwulski M, Ziombra M, Sobieralski K. Impact of light on yielding of some *Pleurotus* sp. strains [J]. Acta Mycologica, 2012, 47(1): 65-73.
- [38] 佟希丹, 李丹, 李玉. 一种促进金针菇增产的种植方法: 中国, 102696394A [P]. 2012-10-03.
- [39] Oguntoyinbo B, Hiram J, Yanagibashi H, et al. Development of the SMA (Speaking Mushroom Approach) environmental control system: Automated cultivation control system characterization [J]. Environmental Control in Biology, 2015, 53(2): 55-62.
- [40] Yang T, Xiong W, Dong C. Cloning and analysis of the *Oswc-1* gene encoding a putative blue light photoreceptor from *Ophiocordyceps sinensis* [J]. Mycoscience, 2013, 55(4): 241-245.
- [41] Yang T, Dong C. Photo morphogenesis and photo response of the blue - light receptor gene *Cmuc - 1* in different strains of *Cordyceps militaris* [J]. FEMS Microbiology Letters, 2014, 352(2): 190-197.
- [42] Yang T, Guo M, Yang H, et al. The blue-light receptor *Cmuc-1* mediates fruit body development and secondary metabolism in *Cordyceps militaris* [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2016, 100(2): 743-755.
- [43] Terashima K, Yuki K, Muraguchi H, et al. The *dst1* gene involved in mushroom photomorphogenesis of *Coprinus cinereus* encodes a putative photoreceptor for blue light [J]. Genetics, 2005, 171(1): 101-108.
- [44] Kuratani M, Tanaka K, Terashima K, et al. The *dst2* gene essential for photomorphogenesis of *Coprinopsis cinerea* encodes a protein with a putative FAD - binding - 4 domain [J]. Fungal Genetics & Biology, 2010, 47(2): 152-158.
- [45] Kamada T, Sano H, Nakazawa T, et al. Regulation of fruiting body photomorphogenesis in *Coprinopsis cinerea* [J]. Fungal Genetics & Biology, 2010, 47(11): 917-21.
- [46] Sano H, Narikiyo T, Kaneko S, et al. Sequence analysis and

expression of a blue-light photoreceptor gene, *Le.phrA* from the basidiomycetous mushroom *Lentinula edodes* [J]. *Bioscience Biotechnology & Biochemistry*, 2007, 71(71): 2206-2213.

[47] Sano H, Kaneko S, Sakamoto Y, et al. The basidiomycetous mushroom *Lentinula edodes* white collar-2 homolog PHRB, a partner of putative blue-light photoreceptor PHRA, binds to a specific site in the promoter region of the *L.edodes* tyrosinase gene [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2009, 46(4): 333-341.

[48] Ohm R A, Aerts D, Wösten H A B, et al. The blue light receptor complex WC-1/2 of *Schizophyllum commune* is involved in mushroom formation and protection against phototoxicity [J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(3): 943-955.

[49] 唐利华, 鲍大鹏, 万佳宁, 等. 光诱导香菇菌丝转色阶段

的转录因子表达分析[J]. *菌物学报*, 2016, 35(9): 1106-1116.

[50] Kurahashi A, Shimoda T, Sato M, et al. A putative transcription factor *Gf.BMR1* in *Grifola frondosa*, the homolog of *BMR1* in *Bipolaris oryzae*, was strongly induced by near-ultraviolet light and blue light [J]. *Mycoscience*, 2015, 56(2): 177-182.

[51] Nakano Y, Fujii H, Kojima M. Identification of blue-light photoresponse genes in oyster mushroom mycelia [J]. *Bioscience Biotechnology & Biochemistry*, 2010, 74(10): 2160-2165.

[52] 陈叶叶. 糙皮侧耳子实体原基特异表达基因的克隆及初步功能研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.

[53] 殷朝敏. 基于DGE技术的糙皮侧耳生长发育相关基因的鉴定及功能研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.

(上接第288页)

夏中宁舟塔乡 > 甘肃瓜州县 > 青海德令哈农场 > 青海格尔木新乐村, 宁夏各产地均表现出较高的硒含量。高宇等报道, 宁夏为富硒地区<sup>[12]</sup>。本研究与此相一致。硒特别是有机硒具有多种生理功能和功效作用, 如预防心血管疾病、抗癌、增强免疫、促进生育等<sup>[13]</sup>, 但硒在枸杞中的存在形式、功效作用特别是其对枸杞的功效作用的贡献度有待于进一步研究。

综上所述, 宁夏地区所产枸杞在枸杞多糖、枸杞黄酮和硒的累积方面具有优势, 这与雷建刚等人的报道较一致<sup>[2]</sup>。前人研究报道, 生态条件对道地性药材枸杞的主要功效成分影响较大, 即枸杞主要化学成分与生态环境、地理分布密切相关, 在品种和栽培条件特定的条件下, 枸杞药材品质基于特有的生态条件<sup>[3, 14-15]</sup>。但其和气候、土壤等条件的相关性如何? 有待于进一步进行深入研究。枸杞不同品种或品系、不同树龄、栽培条件对其功效成分的差异较大, 本文采用同一品种、同一树龄及同一批次的枸杞进行分析, 但是, 不同年份数据重复性如何, 还有待于进一步验证。

### 3 结论

在全国宁夏、内蒙、青海、新疆及甘肃等五省区产区中, ‘宁杞1号’枸杞化学成分胡萝卜素、灰分等含量五省区差异不显著( $p > 0.05$ ); 宁夏产区的总糖和还原糖最低( $p < 0.05$ ), 但功效成分枸杞多糖(3.61%)、黄酮(0.56%)以及硒(0.62 mg/kg)含量居首位。即宁夏地区所产枸杞在枸杞多糖、枸杞黄酮和硒的累积方面具有优势。但其和气候、土壤等条件的相关性如何? 有待于进一步进行深入研究, 从而为枸杞引种栽培及其资源可持续发展提供科学依据。

### 参考文献

[1] Amagase H, Farnsworth NR. A review of botanical characteristics, phytochemistry, clinical relevance in efficacy and safety of *Lycium barbarum* fruit (Goji) [J]. *Food Research International*, 2011, 44(7): 1702-1717.

[2] 雷建刚, 刘敦华, 郭进. 不同产地枸杞干果品质的差异性研究[J]. *现代食品科技*, 2013(3): 494-497, 522.

[3] 牛艳. 宁夏枸杞有效成分及其与生态因子关系的研究[D]. 宁夏大学, 2005: 1-50.

[4] 林楠, 杨宗学, 蔺海明, 等. 不同产地枸杞质量的比较研究[J]. *甘肃农业大学学报*, 2013(2): 34-39.

[5] 杨仁明, 景年华, 王洪伦, 等. 青海不同地区枸杞营养成分与活性成分含量分析[J]. *食品科学*, 2012, 20: 265-269.

[6] 汤丽华, 刘敦华. 基于近红外光谱的枸杞化学成分定量分析[J]. *现代食品科技*, 2013(9): 2306-2310.

[7] 吴中华, 李文丽, 赵丽娟, 等. 枸杞分段式变温热风干燥特性及干燥品质[J]. *农业工程学报*, 2015, 31(11): 287-293.

[8] Jian-Hua Xie, Wei Tang, Ming-Liang Jin, et al. Recent advances in bioactive polysaccharides from *Lycium barbarum* L., *Zizyphus jujuba* Mill, *Plantago* spp., and *Morus* spp.: Structures and functionalities [J]. *Food Hydrocolloids*, 2016, 60: 148-160.

[9] Yingjuan Liu, Liping Cao, Jinliang Du, et al. Protective effects of *Lycium barbarum* polysaccharides against carbon tetrachloride-induced hepatotoxicity in precision-cut liver slices *in vitro* and *in vivo* in common carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C*, 2015, 169(3): 65-72.

[10] 董静洲, 杨俊军, 王瑛. 我国枸杞属物种资源及国内外研究进展[J]. *中国中药杂志*, 2008, 33(18): 2020-2027.

[11] ZHANG Qiuyun, CHEN Weiwei, ZHAO Jianhua, et al. Functional constituents and antioxidant activities of eight Chinese native goji genotypes [J]. *Food Chemistry*, 2016, 200: 230-236.

[12] 高宇, 李晓慧, 张玲燕, 等. 银川盆地富硒土地资源研究[J]. *农业科学研究*, 2011, 32(4): 88-89.

[13] Susan J. Fairweather - Tait, Yongping Bao, Martin R. Broadley, et al. Selenium in Human Health and Disease [J]. *Antioxidants and Redox Signaling*, 2011, 14(7): 1337-1383.

[14] 王振宇. 不同地域宁夏枸杞活性成分的研究[J]. *植物研究*, 2003, 23(3): 337-339.

[15] 张晓煜, 刘静, 袁海燕, 等. 枸杞多糖与土壤养分、气象条件的量化关系研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2003, 21(3): 43-46.