

高温胁迫对蜜环菌生长特性的影响

黄莹¹, 徐娇¹, 周涛^{1*}, 欧小宏¹, 袁青松¹, 张进强¹, 江维克¹, 袁媛², 王晓³,
刘大会⁴, 张光文⁵

(1. 贵州中医药大学, 贵阳 550025; 2. 中国中医科学院中药资源中心, 北京 100700;
3. 山东省分析测试中心, 济南 250014; 4. 湖北中医药大学, 武汉 430065;
5. 贵州乌蒙菌业有限公司, 贵州大方 551600)

[摘要] 目的:探究高温胁迫对不同蜜环菌生长特性的影响,为筛选耐高温的优良蜜环菌菌株提供指导。方法:以14株不同天麻产区的蜜环菌为实验材料,观察各蜜环菌菌株的生长特性并进行表型分类;采用rDNA-IGS序列分析进行分子鉴定,进一步确定供试菌株的亲缘关系;以23℃条件为对照(CK),30℃为高温胁迫,记录各菌株生长速度,生物量,菌索长度等指标。结果:14株蜜环菌均与高卢蜜环菌 *Armillaria gallica* 相似性最高,亲缘关系最相近;但不同天麻产区的蜜环菌菌株生长特性存在明显差异,将14株蜜环菌分为IV个类群,其中生长状态:第I类群>第II类群>第III类群>第IV类群;高温胁迫后,各菌株对高温的耐受性也存在明显差异,表现在菌索平均生长速度 GZ16>SX1>GZ1;相对菌索长度 GZ16>SX1>GZ3;相对生物量 GZ16>SX4>GZ1>HB1>AH2;生长状态 GZ16>SX1>GZ1。结论:高温胁迫下,GZ16在生长速度,相对菌索长度,相对生物量及生长状态等均最优,SX1,GZ1菌株次之。表明菌株GZ16,SX1,GZ1耐高温能力较强,且这3个菌株在正常温度下生长特性也优良,适宜全国主要天麻产区生产。

[关键词] 蜜环菌;天麻;高温胁迫;生长特性

[中图分类号] R284.2;R289;R22;R2-031 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2020)19-0017-06

[doi] 10.13422/j.cnki.syfjx.20202017

[网络出版地址] <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.R.20200723.0901.003.html>

[网络出版日期] 2020-7-23 09:15

Effects of High Temperature Stress on Growth Characteristics of *Armillaria*

HUANG Xuan¹, XU Jiao¹, ZHOU Tao^{1*}, OU Xiao-hong¹, YUAN Qing-song¹, ZHANG Jin-qiang¹,
JIANG Wei-ke¹, YUAN Yuan², WANG Xiao³, LIU Da-hui⁴, ZHANG Guang-wen⁵

(1. Guizhou University of Traditional Chinese Medicine, Guiyang 550025, China;
2. National Resource Center for Chinese Meteria Medica, Chinese Academy of Chinese Medical Sciences,
Beijing 100700, China; 3. Shandong Analysis and Test Center, Ji'nan 250014, China;
4. Hubei University of Chinese Medicine, Wuhan 430065, China;
5. Guizhou Wumengteng Fungus Industry Limited Company, Dafang 551600, China)

[Abstract] **Objective:** To explore the effects of high temperature stress on the growth characteristics of different *Armillaria* strains, and to provide guidance for screening excellent *Armillaria* strains with high-temperature resistance. **Method:** 14 strains of *Armillaria* from different *G. elata* producing areas were used as experimental materials to observe the growth characteristics and conduct phenotypic classification for the strains.

[收稿日期] 20200216(016)

[基金项目] 国家自然科学基金项目(81960694);中央本级重大增减支项目(2060302);贵州省科技平台及人才计划项目(黔科合平台人才[2019]5611号);贵州省高层次创新型人才项目(黔科合平台人才[2018]5638);贵州省教育厅创新群体重大研究项目(黔教合KY字[2018]022);现代农业产业技术体系建设专项(CARS-21)

[第一作者] 黄莹,在读硕士,从事中药及民族药资源分类鉴定与质量控制研究,E-mail:1160966200@qq.com

[通信作者] *周涛,博士,教授,从事中药资源调查与整理研究,E-mail:taozhou88@163.com

rDNA-IGS sequence analysis was used for molecular identification to further determine the genetic relationship of the tested strains. The strain growth rate, biomass, mycelial length and other indicators under the condition of 23 °C (CK) and 30 °C high temperature stress were recorded. **Result:** All the 14 strains of *Armillaria* had the highest similarity and the closest relationship with *Armillaria gallica*, but there were significant differences in growth characteristics among different *G. elata* producing areas. The 14 strains of *Armillaria* were classified into IV groups, and the growth status was group I > group II > group III > group IV. After treatment with high temperature stress, the tolerance of each strain to high temperature also showed obvious differences, as shown in the average growth rate of the mycelial was GZ16>SX1>GZ1. The rank of relative mycelial length was GZ16>SX1>GZ3 and the relative biomass was GZ16>SX4>GZ1>HB1>AH2. **Conclusion:** Under high temperature stress, GZ16 was best in growth rate, relative length of mycelial, relative biomass and growth state, followed by SX1 and GZ1 strains. The results indicate that strains GZ16, SX1 and GZ1 have the strong resistance to high temperature and excellent growth characteristics at normal temperature, so these three strains are suitable to be produced in main *G. elata* producing areas in China.

[Key words] *Armillaria*; *Gastrodia elata*; high temperature stress; growth characteristics

天麻 *Gastrodia elata* 为兰科天麻属植物,以干燥块茎入药,是我国名贵中药材,具有祛风通络,息风止痉等功效^[1];天麻为真菌异养型植物,无根无叶,整个生长发育过程需与蜜环菌建立共生关系,依靠蜜环菌为其提供营养^[2];蜜环菌属担子菌门 Basidiomycota 伞菌目 Agaricales 蜜环菌属 *Armillaria*^[3]。大量研究表明天麻的产量和品质与蜜环菌有着密切的关系,其中生长速度快,菌索分支多,菌索粗壮的蜜环菌菌株与天麻伴栽,天麻产量高,品质好^[4-5];而生长较差的蜜环菌与天麻伴栽,天麻瘦小甚至绝收^[6]。

现今,天麻的人工种植有多个主产区,从南到北,从低海拔到高海拔,环境气候、土壤各有千秋。据报道,安徽金寨、陕西汉中、宁强、西乡等天麻主产区夏季高温现象严重,夏季7~8月,高于35 °C的高温天气长达数日;在低海拔地区,极端最高气温甚至达36 °C以上^[7-8]。

高温是影响生物生长发育的重要因素之一,在真菌担子菌门中,高温胁迫导致双孢蘑菇子实体显著缩小,变褐色^[9];香菇、灵芝菌丝活力下降,菌丝分支减少,生长受到抑制甚至死亡^[10-11]。对于蜜环菌,在与天麻伴栽过程中其适宜生长温度为20~25 °C,以23~25 °C最适宜^[12-13],当温度高于30 °C时,蜜环菌的生长将受到抑制,活力退化,浸染天麻的能力大大降低,长时间高温,可能造成天麻减产甚至绝收。因此,筛选耐高温的优良蜜环菌以促进天麻产量和质量的提高是亟待解决的问题。然而高温胁迫对蜜环菌生长特性的研究目前尚未见报道,基于此,本研究通过对不同天麻产区的蜜环菌菌株进行

高温胁迫处理,比较高温胁迫下不同蜜环菌的生长速度,菌索长度,生物量等特性,以期筛选耐高温的优良蜜环菌菌株,为天麻栽培选择优质的种质资源以及提高天麻产量和质量提供科学参考。

1 材料

2019年课题组分别从贵州毕节、铜仁、大方,湖北黄冈、宜昌、武汉,陕西省汉中、宁强,云南昭通,安徽六安、河南洛阳天麻种植产区及相关科研单位采集14份蜜环菌菌株,其中SX1, SX4, SX7为商业标准菌株,原命名分别为羌蜜5-1、森蜜6号、陕A25。

硫酸镁、葡萄糖(天津市永大化学试剂有限公司,批号20180419, 20190801);磷酸二氢钾(天津市科密欧化学试剂有限公司,批号20170110);琼脂粉(批号909A024,索莱宝生物科技有限公司);Ezup柱式真菌基因组DNA抽提试剂盒[生工生物工程(上海)股份有限公司,批号F109KA0747];Mix酶Premix *Taq*TM(Ex *Taq*TM Version 2.0 plus dye)[宝生物工程(大连)有限公司],引物CNL12(5'-CTGAACGCCTCTAAGTCAG-3'),5SA(5'-CAGAGTCCTATGGCCGTGGAT-3')由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。PDA固体培养基、半固体培养基均在101 kPa, 121 °C下灭菌25 min。

2 方法

2.1 蜜环菌的分离纯化 取蜜环菌菌索,自来水洗净,超净工作台依次用75%乙醇浸泡45 s, 1%次氯酸钠浸泡6 min,无菌水冲洗3~4次,无菌滤纸吸干水分,接种于PDA固体培养基中。

2.2 蜜环菌生长特性 将14份菌株分别接种于

PDA半固体培养基。每皿接种量为3段大约长0.5 cm的新生菌索,23℃暗培养。观察菌丝、菌索萌发时间,20 d后记录菌索颜色、粗细、分支状况及菌索平均生长速度[生长速度=最长菌索长度/(培养时间-菌索开始萌发时间)]等。3个以上生物学重复。

2.3 蜜环菌分子生物学鉴定 DNA抽提试剂盒提取蜜环菌DNA,扩增rDNA-IGS序列,与GenBank中的蜜环菌生物种序列进行比对,Mega6.0软件构建系统发育树,确定供试菌株的亲缘关系。

2.4 高温胁迫对各蜜环菌菌株生长的影响

2.4.1 温度处理 分别接种14株材料于PDA半固体培养基中,以23℃处理为对照,30℃处理为高温胁迫。暗培养,记录各菌株菌丝、菌索的萌发时间,20 d后观察各菌株生长指标。每株2个处理,3个以上生物学重复。

2.4.2 菌索长度的测定 培养20 d测量菌索长度,每个重复至少测量5段菌索,平均值为该菌株菌索长;根据相对菌索长=(实验组平均菌索长-对照组平均菌索长)/对照组平均菌索长×100%,比较高温胁迫后各菌株相对菌索长度。

2.4.3 生物量的测定 将培养20 d的菌株取出,洗掉培养基,滤纸吸干,50℃烘干,冷却后称其质量。根据公式相对生物量=(实验组平均生物量-对照组平均生物量)/对照组平均生物量×100%,比较高温胁迫下各菌株的相对生物量。

2.5 数据处理 GraphPad Prism 5作图及数据分析,单因素方差分析(One-way ANOVA)进行数据显著性分析。

3 结果与分析

3.1 分子生物学鉴定分析 系统发育树结果显示,14株蜜环菌均与高卢蜜环菌 *Armillaria gallica* 相似性最高,亲缘关系最相近,见图1。说明14株供试蜜环菌主要由高卢蜜环菌进化而来,天麻伴生的蜜环菌主要是高卢蜜环菌。

3.2 生长特性分析 供试菌株中,GZ1,AH2菌株菌丝最快1天萌发,菌索最快在1~4 d萌发;其余菌株菌丝萌发时间均在3 d左右,菌索萌发时间在4~6 d。根据生长特性可将样本分为IV个类群;GZ1,HB1,HB3,HB5,SX1,AH2,SX7菌株生长特性较相似,菌索大多为黄棕色,较粗,且菌索分支多,菌丝量较多,生长较均匀,爆发力较强,为第I类群,其中以GZ1生长特性最好;GZ12,GZ16,HN1,GZ3,YN1 5株菌株中除HN1,GZ3分支相对较多外,其余

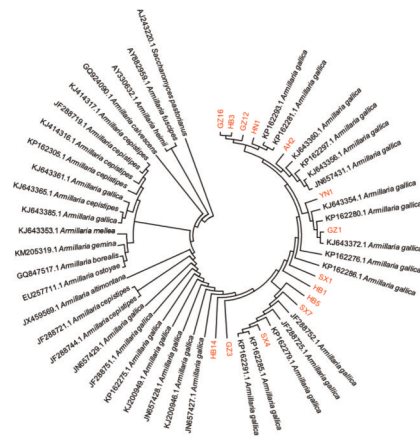


图1 基于蜜环菌IGS的系统发育树
Fig. 1 Phylogenetic tree of IGS based on *Armillaria*

菌株菌索分支较少且较纤细,菌丝量少,生长特性较好,为第II类群;HB14菌索黄白色,菌丝量多,菌索粗壮但分支少,为第III类群;SX4菌索短且分支少,生长状态最差,为第IV类群。整体结果显示:第I类群>第II类群>第III类群>第IV类群,见表1,图2。

3.3 高温胁迫对菌株生长的影响 高温30℃胁迫下,14株蜜环菌平均生长速度存在差异,其中菌株GZ16菌索生长速度最快,平均达到0.53 cm·d⁻¹;其次是SX1,平均生长速度为0.46 cm·d⁻¹;GZ1为0.31 cm·d⁻¹,但GZ1菌索萌发时间最快;SX4菌株平均生长速度最慢,仅为0.03 cm·d⁻¹,与GZ16,SX1,GZ1,GZ3等菌株均呈显著差异,且其菌索萌发时间最晚。在高温条件下,GZ16菌索的生长受到抑制程度最小,耐高温能力最强;菌株SX1,GZ1菌索的生长受到抑制程度大于GZ16,但小于其余12株菌株,耐高温能力较好。见表2。

菌索长度分析结果显示,与对照(23℃培养)相比,30℃高温胁迫下,菌株GZ16菌索长度的抑制率最小,为0.21%,说明其耐高温能力最好;其次SX1,菌索长抑制率为0.32%,耐高温能力次之,上述2株蜜环菌与其余菌株相比有显著差异;GZ3,GZ12,SX4,HB3,AH2,GZ1,HB1 7株蜜环菌菌索长抑制率在59.31%~65.07%,耐高温能力中等;而HB14,HN1菌株菌索长抑制率最大,分别为79.13%,80.02%,说明高温严重影响其菌索伸长,耐高温能力最差。

生物量分析结果显示,与对照(23℃培养)相比,30℃高温胁迫下GZ16,SX4,GZ1,HB1,AH2菌株生物量分别增加了62.60%,53.94%,19.89%,17.97%,11.61%,分析是高温胁迫下菌株通过增加

表1 各蜜环菌菌株在23℃及30℃高温胁迫下的生长特性($\bar{x} \pm s, n \geq 3$)

Table 1 Growth characteristics of *Armillaria* strain at 23℃ and 30℃ ($\bar{x} \pm s, n \geq 3$)

菌株	菌丝萌发时间/d	菌索开始生长时间/d	菌索平均生长速度/ $\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$	生长特性	
				23℃培养下生长特性	30℃高温胁迫下生长特性
GZ1	1	1~4	0.63±0.11 ^{AB}	菌索棕色,主分支很多,较粗,次级菌索也多,呈网状分布,菌丝生长较旺,整体生长均匀,生长状态最好	菌索棕色,主分支多,变短,菌丝量较多,生长状态较好
HB1	3	4~6	0.60±0.08 ^{AB}	菌索黄白色至黄棕色,主分支多,较粗,次级分支较多,菌丝生长较旺,整体生长均匀,生长状态好	菌索黄色,分支极多,较短,向四周分布,生长状态一般
HB3	3	4~6	0.63±0.14 ^{AB}	菌索黄棕色,主分支较多,较粗,次分支少,菌丝生长较旺,整体生长均匀,生长状态好	菌索棕色,主分支少,较细,无次级分支,菌丝量少,生长状态较差
HB5	3	5~6	0.56±0.09 ^{ABC}	菌索黄棕色,主分支多,较粗,次分支少,菌丝生长较旺,整体生长均匀,生长状态好	菌索黄白色至黄色,主分支较少,较短而粗壮,次级分支多,菌丝较多,生长不均匀,生长状态一般
SX1	3~4	4~5	0.83±0.21 ^A	菌索黄棕色,主分支较多,较粗,次分支多,菌丝生长较旺,整体生长较均匀,生长状态好	菌索黄白色,粗壮,主分支较多,次级分支多,生长均匀,菌索部分卷曲,菌丝较多,生长状态较好
AH2	1	1~3	0.53±0.14 ^{ABC}	菌索黄棕色,主分支较多,较粗,次分支较多,菌丝生长较旺,整体生长较均匀,生长状态好	菌索黄白色,主分支少,较短而粗壮,次级分支多,菌丝较多,生长不均匀,生长状态一般
SX7	3	4~5	0.68±0.13 ^{AB}	菌索黄棕色,主分支较多,较粗,次分支少,菌丝生长较旺,整体生长较均匀,生长状态好	菌索黄白色至黄色,主分支少而短,多为细小分支,菌丝较多,生长不均匀,生长状态较差
GZ12	3	4~6	0.67±0.10 ^{AB}	菌索黄棕色,主分支较多,较细,次分支少,菌丝较少,生长较均匀,生长状态较好	菌索黄白色至黄色,主分支少,较短粗,次级分支较多,菌丝较多,生长不均匀,生长状态一般
GZ16	3~4	4	0.83±0.55 ^A	菌索黄棕色,主分支较少,较细,次分支较多,菌丝少,整体生长较均匀,生长状态较好	菌索黄白色,主分支较多,粗壮,次级分支多,生长均匀,菌丝较多,生长状态较好
HN1	3	5~6	0.69±0.12 ^{AB}	菌索黄棕色,主分支多,较细,次分支少,菌丝少,整体生长较均匀,爆发力,生长状态较好	菌索黄白色至黄色,分支短,多为细小分支,菌丝较多,生长不均匀,生长状态差
GZ3	3	4	0.59±0.14 ^{AB}	菌索黄棕色,主分支较多,较细,次级分支较多,菌丝少,整体生长较不均匀,生长状态较好	菌索黄白色至黄色,主分支少,较短,细小分支多,菌丝较多,生长不均匀,生长状态一般
YN1	3	4~7	0.61±0.09 ^{AB}	菌索棕色,主分支较少,较细,次分支少,菌丝少,生长较不均匀,生长状态一般	菌索黄色,分支短,多为细小分支,菌丝较多,生长不均匀,生长状态差
HB14	3	4~7	0.30±0.09 ^{BC}	菌索黄白色,主分支少,粗壮,次分支多,菌丝生长旺盛,整体生长不均匀,生长状态一般	菌索黄色,分支极少,菌丝较多,生长状态差
SX4	3~4	4~8	0.09±0.06 ^C	菌索深棕色,分支极少,菌丝也少,生长状态差	几乎不长新生菌索,只有少量菌丝,呈壳状,生长状态最差

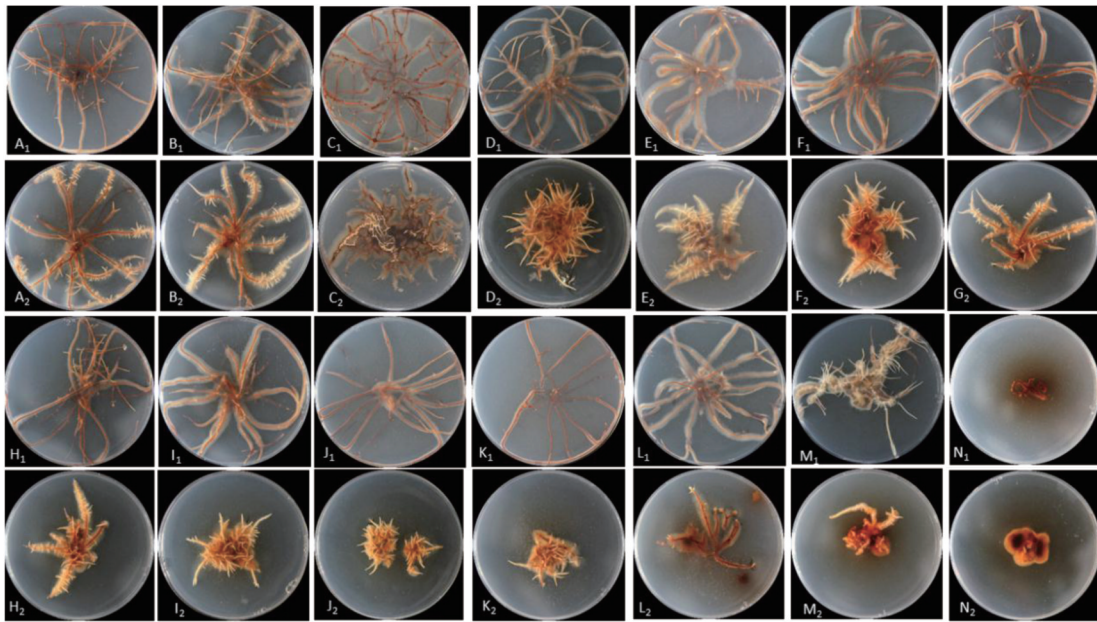
注:同列数据不同大写字母表示 $P < 0.05$ (表2同)。

次级菌索数,主分支变短变粗以求生存,总生物量增加。其中GZ16生物量增加率最高,其耐高温能力最好;其次为SX4,次之则为GZ1,HB1,AH2;耐高温能力最差的是HB14,生物量减少70.10%。

30℃高温胁迫下,菌株生长性状共性表现为菌索萌发时间变长,菌索变短而粗,主分支数变少,但次级菌索数明显增多,菌丝生长较旺盛。差异表现为菌株GZ16,SX1,GZ1生长状态较好,其中前2株菌株生长特性相似,菌索黄白色,粗壮,分支多且长,且主干上还有许多细小分支,生长均匀;SX4生长状态最差,只有少量菌丝,几乎不长新生菌索,见表1,图2。

4 讨论

天麻各产区之间天麻产量及质量差异较大^[14-15],除了种植方式和生长环境不同等因素外,蜜环菌和天麻种源差异也是一个重要的影响因素^[16-17]。陈明义等^[18]研究表明在生境、种麻等因素相同时,采用生长速度快,菌索分支多,菌索粗壮的天麻。本研究筛选评价的14株蜜环菌种质虽均来自高卢蜜环菌,但生长特性各有千秋,其中菌株GZ1菌索分支多较粗壮,生长特性最好;而SX4菌索分支少而短,只长出少量新生菌索,生长特性最差;说明相同种源的蜜环菌在不同的生长环境下其生长特性有显著差异。



A.GZ16菌株;B.SX1菌株;C.GZ1菌株;D.HB1菌株;E.AH2菌株;F.HB5菌株;G.GZ12菌株;H.GZ3菌株;I.SX7菌株;J.HN1菌株;K.YN1菌株;L.HB3菌株;M.HB14菌株;N.SX4菌株;1.对照(正常温度);2.高温胁迫处理

图2 各菌株在正常温度及高温胁迫下的生长特性比较

Fig. 2 Comparison of growth characteristics of *Armillaria* strains under normal temperature and high temperature stress

表2 高温胁迫下各蜜环菌菌株生长特性比较($\bar{x} \pm s, n \geq 3$)

Table 2 Comparison of growth characteristics of *Armillaria* strains under high temperature stress($\bar{x} \pm s, n \geq 3$)

菌株	菌索开始萌发时间/d	平均菌索生长速度/cm·d ⁻¹	相对菌索长度/%	相对生物量/%
GZ1	2~3	0.31±0.09 ^B	-62.94±0.15 ^B	19.89±0.42 ^{AB}
GZ3	5~8	0.28±0.05 ^{BC}	-64.68±0.13 ^B	-28.70±0.39 ^{AB}
GZ12	5~6	0.25±0.05 ^{BCD}	-59.37±0.08 ^B	-24.24±0.34 ^{AB}
GZ16	5~8	0.53±0.06 ^A	-20.90±0.09 ^A	62.60±0.93 ^A
HB1	4~6	0.23±0.02 ^{BCD}	-65.07±0.05 ^B	17.97±0.23 ^{AB}
HB3	4~5	0.23±0.02 ^{BCD}	-60.70±0.02 ^B	-35.44±0.35 ^{AB}
HB5	5~6	0.19±0.05 ^{BCD}	-69.65±0.09 ^B	-10.99±0.29 ^{AB}
HB14	6~7	0.19±0.14 ^{BCDE}	-79.13±0.32 ^B	-70.10±0.32 ^B
SX1	4~8	0.46±0.01 ^A	-32.29±0.09 ^A	-14.58±0.70 ^{AB}
SX4	6~12	0.03±0.01 ^E	-59.96±0.14 ^B	53.94±1.35 ^{AB}
SX7	4~6	0.17±0.02 ^{CDE}	-71.58±0.04 ^B	-25.68±0.38 ^{AB}
YN1	4~7	0.15±0.04 ^{CDE}	-74.71±0.06 ^B	-23.00±0.45 ^{AB}
HN1	4~7	0.13±0.05 ^{DE}	-80.02±0.06 ^B	-27.45±0.42 ^{AB}
AH2	3~5	0.21±0.07 ^{BCD}	-61.89±0.09 ^B	11.61±0.15 ^{AB}

研究表明蜜环菌生长适宜在20~25℃,高于30℃,蜜环菌的生长受到抑制^[12],可知高温是蜜环菌面临的逆境胁迫之一。本研究的高温胁迫适应性考察结果证实,30℃高温胁迫下菌株生长速度下降,菌索伸长受到抑制,主分支减少,生长不均匀,生长状态变差。

然而,一些天麻产区夏季常遇到高温问题,为

了维持蜜环菌和天麻在高温天气中的正常生长,除了生产上常采用搭棚遮荫或者灌溉降温等栽培措施外,比较有效的措施是筛选耐高温的蜜环菌进行生产。为此,本文对蜜环菌生产用种进行高温胁迫,以生长速度、菌索长度、生物量及生长状态等综合评价:发现GZ16菌株抗高温胁迫方面表现最突出,菌株SX1,GZ1次之,而且这3个菌株在正常温

度下生长特性也优良,可进一步通过天麻大田试验验证后,作为优良新菌种选育。

[参考文献]

- [1] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典:一部[M]. 北京:中国医药科技出版社,2015:58.
- [2] 兰进,徐锦堂,李京淑. 蜜环菌和天麻共生营养关系的放射性自显影研究[J]. 真菌学报,1994(3):219-222,248.
- [3] 徐锦堂,兰进. 中国药用真菌学[J]. 医学研究通讯,2002,31(1):29.
- [4] 王秋颖,郭顺星,关凤斌. 不同来源蜜环菌对天麻产量影响的研究[J]. 中草药,2001,32(9):839-841.
- [5] 季宁,李玉. 不同蜜环菌菌株对乌天麻产量的影响[J]. 菌物研究,2008,6(4):231-233.
- [6] 何海艳,王玉川,丁培超,等. 天麻种植生态气候条件及增产技术[J]. 南方农业,2018,12(36):5-7.
- [7] 张中平,杨威贵,翟武全,等. 大别山东段反季蔬菜生产中的气候问题[J]. 气象,2000,26(3):43-46.
- [8] 张维敏. 2017年陕西茶叶主要生长季气候影响评价[J]. 陕西气象,2019(1):45-47.
- [9] LU Z, KONG X, LU Z, et al. Para-aminobenzoic acid (PABA) synthase enhances thermotolerance of mushroom *Agaricus bisporus* [J]. PLoS One, 2014, 9(3):e91298.
- [10] WANG G, ZHOU S, LUO Y, et al. The heat shock protein 40 LeDnaJ regulates stress resistance and indole-3-acetic acid biosynthesis in *Lentinula edodes* [J]. Fungal Genet Biol, 2018, 118:37-44.
- [11] ZHANG X, REN A, LI M, et al. Heat stress modulates mycelium growth, heat shock protein expression, ganoderic acid biosynthesis, and hyphal branching of *Ganoderma lucidum* via cytosolic Ca^{2+} [J]. Appl Environ Microbiol, 2016, 82(14):4112-4125.
- [12] 赵香娜,胡亚平,张鹏,等. 蜜环菌的特性及其对天麻生长的影响[J]. 中国果菜,2016,36(6):57-59.
- [13] 程显好,郭顺星. 蜜环菌固体培养特性[J]. 中国医学科学院学报,2006,28(4):553-557.
- [14] 康传志,吕朝耕,杨健,等. 基于UPLC-MS/MS的不同主产区天麻药材质量评价研究[J]. 中华中医药杂志,2017,32(5):2010-2015.
- [15] 王庆,李丹丹,陈艾萌,等. 西南不同产区3种天麻变型主要化学成分含量比较[J]. 中草药,2018,49(11):2646-2652.
- [16] 赵红兵,赵春锋,黄怡. 天麻高产的关键技术因素分析[J]. 食用菌,2013,35(5):55.
- [17] 孙士青,陈贯虹,邱维忠,等. 乙型蜜环菌对不同品种天麻产量及天麻素含量的影响[J]. 山东科学,2004(2):37-39.
- [18] 陈明义,李福后,边银丙. 蜜环菌不同菌株对天麻产量的影响[J]. 食用菌学报,2004,11(1):46-48.

[责任编辑 顾雪竹]