齐鲁工业大学学报 第40卷 第5期 2026年10月出版
JOURNAL OF QILU UNIVERSITY OF TECHNOLOGY Vol.40 No.5 Oct.2026
DOI:10.16442/j.cnki.qlgydxxb.2026.05.001 【食品与生物工程】

粗毛纤孔菌不同生长阶段的代谢动态及其调控网络解析——基于代谢组学与转录组学的联合研究

朱德强[a],徐艳秋[a],祝文兴[a],亓正良[a],刘新利[a,b*]
齐鲁工业大学(山东省科学院) a.生物工程学院 山东省微生物工程重点实验室;
b.生物基材料与绿色造纸国家重点实验室,山东 济南 250353

摘要:粗毛纤孔菌是一种富含多种活性成分的珍贵药用真菌,但其代谢产物在不同生长阶段的合成与积累规律尚不清楚。本研究整合广泛靶向代谢组学与转录组学技术,对3个发育阶段(菌蕾期、生长期、成熟期)的子实体进行分析。UPLC-MS/MS共鉴定到1 575种代谢物,并发现酚酸类、黄酮类和萜类物质变化显著。酚酸类持续下降,黄酮类与萜类在生长期达到峰值后回落。转录组学检测到3 436个差异表达基因,主要富集于代谢途径和次级代谢产物生物合成。其中,酪氨酸代谢及苯丙氨酸/酪氨酸/色氨酸生物合成途径可为酚酸类、萜类和黄酮类提供前体与能量。本研究阐明了其阶段特异性代谢变化与调控网络,为优化人工栽培提供了理论依据。

关键词:粗毛纤孔菌;转录组学;代谢组学;代谢途径;生长阶段
中图分类号:Q819 **文献标志码**:A **文章编号**:2097-2792(2026)05-01-08

Decoding the temporal metabolic shifts and regulatory networks in *Inonotus hispidus*: a combined metabolomic and transcriptomic investigation across growth stages

ZHU Deqiang[a], XU Yanqiu[a], ZHU Wenxing[a], QI Zhengliang[a], LIU Xinli[a,b*]
a.Shandong Provincial Key Laboratory of Microbial Engineering, College of Biological Engineering;
b.State Key Laboratory of Biobased Material and Green Papermaking, Qilu University of Technology (Shandong Academy of Sciences), Jinan 250353, China

Abstract: *Inonotus hispidus* is a valuable medicinal fungus with diverse bioactive compounds. However, the synthesis and accumulation patterns of its metabolites across growth stages remain unclear. This study integrated extensively targeted metabolomics and transcriptomics to analyze I. *hispidus* fruiting bodies at three developmental stages (juvenile, growth, and maturation). UPLC-MS/MS identified 1 575 metabolites, revealing significant variations in phenolic acids, flavonoids, and terpenoids. Phenolic acids declined progressively, whereas flavonoids and terpenoids peaked during growth before decreasing. Transcriptomic analysis uncovered 3 436 differentially expressed genes predominantly enriched in metabolic pathways and secondary metabolite biosynthesis. Key pathways including tyrosine metabolism and phenylalanine/tyrosine/tryptophan biosynthesis can provide precursors and energy for the synthesis of phenolic acids, terpenoids, and flavonoids. These findings elucidated stage-specific metabolic shifts and regulatory networks, offering insights into optimizing the cultivation of I. *hispidus*.

Key words: *Inonotus hispidus*; transcriptomic; metabolomic; metabolic pathway; growth stage

收稿日期:2025-10-15 **网络出版时间**:2026-10-31
基金项目:齐鲁工业大学(山东省科学院)科教产重大创新科研专项(2026ZDCX08)
作者简介:朱德强,博士、副教授;研究方向:食品生物技术、发酵工程、合成生物学
* **通信作者**:刘新利,博士、教授;研究方向:微生物活性代谢产物研究;vip.lxl@163.com

粗毛纤孔菌 *Inonotus hispidus*（Bull.）P.Karst.为担子菌门 Basidiomycota、蘑菇纲 Agaricomycetes、锈革孔菌目 Hymenochaetales、锈革孔菌科 Hymenochaetaceae 真菌[1-3]，其子实体是我国传统中药桑黄的正源之一[4]。在中医典籍中，粗毛纤孔菌的功效主要包括活血、止血、化饮、止泻等。近年来，研究证实其具有抗肿瘤、抗氧化、降血糖、降尿酸、增强免疫等功效[5-6]，进一步提升了粗毛纤孔菌在医药领域的应用价值[7]。在世界范围内，野生粗毛纤孔菌主要分布在中国、韩国、日本、缅甸等东亚及东南亚地区，以及印度、尼泊尔、不丹等南亚国家。在中国，野生粗毛纤孔菌主要分布在东北、华北、西北及四川、云南、西藏、秦岭以南的原始山林地区，山东夏津黄河故道的古桑树群是一个重要的野生粗毛纤孔菌生长聚集区。

在我们前期研究中，我们从中国夏津的黄河故道古桑树群中采集到一株野生粗毛纤孔菌，该菌株经分子鉴定与形态学分析，已保藏于广东省微生物菌种保藏中心（GDMCC 62276）[3]，其 ITS 序列上传至 NCBI（GeneID_OM438243）。

基于液相色谱-串联质谱法（Liquid Chromatography-Tandem Mass Spectrometry，LC-MS/MS）的代谢组学技术是研究食用菌化合物谱的重要手段，能够在复杂的蘑菇样品中同时鉴定和半定量分析广泛的代谢物。由于其高灵敏度和特异性，它在检测代谢物谱的细微差别方面特别有效，并提供对食用菌分子景观的全面了解。该技术通过收集大量代谢物数据，并对其进行处理，以识别差异代谢物，系统、全面地分析生物系统内的内源性代谢物。一些基于 LC-MS/MS 的研究揭示了多种菌菇物种的显著代谢特征及其在不同生物过程中的核心作用：Lei Ye 等[8]利用 LC-MS/MS 开创性地研究探索了生长在不同松果基质上黑木耳的 94 种氨基酸代谢谱，检测到 79 种氨基酸代谢物，33 种氨基酸代谢物组间差异显著。Deng Kejun 等[9]整合转录组学和代谢组学研究 3 个发育阶段的羊肚菌营养生长的差异，关键基因、代谢物和途径。相比单一组学，代谢组学和转录组学的联用策略具有系统性优势：转录组学弥补了代谢组学无法解释基因调控机制的缺陷，而代谢组学为基因表达提供了表型层面的直接证据，两者结合可构建“基因-代谢物-通路”多维调控网络[10]。

粗毛纤孔菌的代谢组学研究已有初步研究[11-12]，但对其生长阶段代谢物的动态分析以及与转录组学的联合分析缺乏直接研究，粗毛纤孔菌不同生长阶段的活性成分合成及积累规律的研究尚不充分，缺乏关键活性成分合成代谢机制的深入研究。本研究利用代谢组学和转录组学，基于 UPLC-MS/MS 和高通量测序技术，系统研究 3 个不同生长阶段的桑黄子实体的代谢谱，并结合转录组学信息共同揭示它们的差异积累代谢物、代谢途径及其调控机制。研究 3 个不同阶段的桑黄的代谢特征，旨在揭示其代谢产物组成的差异。通过识别和比较每个子实体特有的代谢物，并深入了解特定的代谢特征和潜在的生物活性化合物。这使得本研究对于桑黄的后续种植、药效分析等工作具有重要的借鉴意义。

1 材料与方法

1.1 样品

本实验采用的桑黄 SH-18（GDMCC No.62276），其 ITS 序列的 Gene ID OM438243[3]，该菌株原始采集于中国德州黄河故道古桑树群的野生桑黄，并由本课题组鉴定。在人工培养过程中，培养基采用以下组分（干重计）：80%陈年桑树枝木屑、15%麸皮与 10%玉米粉，培养基含水质量分数为 60%。将菌种接种于马铃薯葡萄糖（PD）培养基中，置于摇床以 150 r/min、25~28 ℃条件下培养 8 d 后收集菌丝体。随后将菌丝体接种至装有培养料的聚丙烯袋中进行原基培养，在 25℃、60%~70%相对湿度的黑暗环境下培养一个月后采集样品。从温室大棚分别采摘了菌蕾期（7 d 左右，当菌丝在菌袋中充满并达到生理成熟后，菌袋表面出现黄白色的小凸起，即菌蕾），延展期（约需 20~25 d，菌蕾迅速向外扩展，形成扇形或马蹄形，并保持明显的金黄色边缘），成熟期（35~40 d，子实体基本停止扩大，颜色从边缘开始加深、金边逐渐消失时，即进入成熟期）3 个时期新鲜的桑黄子实体。采集回来的样品用 PBS/RNase-free 水对菌体进行清洗，将菌体沿着垂直轴的中心线进行切割，切割成直径为 1~2 cm 大小的块状。然后将样品均匀的分装在 15~50 mL 的无菌离心管中，液氮速冻 15 min 后，-80 ℃暂时保存。必要的样品运输在干冰环境中进行。

1.2 代谢物的提取、鉴别和定量

采用真空冷冻干燥技术，将生物样本置于冷冻干燥机（Scientz-100F）中处理，随后使用研磨仪（MM 400，Retsch）将样本粉碎成粉末（30 Hz，1.5 min）。精确称取 50 mg 样本粉末（电子天平 MS105DM），加入 1 200 μL 经-20 ℃预冷的 70%甲醇水溶液内标提取液（提取剂添加质量分数按每 50 mg 样本对应 1 200 μL 计算，实际样本量不足 50 mg 时按比例调整）。每间隔 30 min 涡旋振荡 30 s，累计处理 6 次。经离心处理（转速 12 000 r/min，时长 3 min）后吸取上清液，通过微孔滤膜（孔径 0.22 μm）进行过滤，最终将滤液保存于进样瓶中以备超高效液相色谱-质谱联用（UPLC-MS/MS）（SCIEX，ExionLC™ AD）分析。

基于本地代谢物数据库,我们通过质谱技术对样品中的代谢物进行了定性与定量分析。使用了高分辨质谱 AB sciex TripleTOF6600 对混样进行定性检测,然后利用 AB sciex4500 QTRAP 进行定量,利用高分辨质谱进行定性,将具有高灵敏度、高特异性和出色的定量能力的三重四极杆质谱作为一种补充工具。代谢物鉴定中匹配的参数有 Q1 精确分子质量、二级碎片、保留时间、同位素。项目样本中代谢物的定性和定量质谱分析基于 MetWare 数据(MWDB)和多反应监测(MRM)。代谢物鉴定是基于代谢物精确质量、MS2 碎片、MS2 碎片同位素分布和保留时间(RT),通过二级谱匹配方法,将项目样本中代谢物的二级谱、RT 与数据库二级谱、RT 逐一进行智能匹配,MS 容差和 MS2 容差设置为 20×10^{-6},RT 容差为 0.2 min。

采用 MultiQuant 软件对原始质谱数据进行峰积分与定量处理,其中各色谱峰面积反映对应代谢物的相对含量。所有积分峰面积数据经导出后存储。为评估不同样品间代谢物含量差异,我们根据保留时间和峰形对色谱峰进行校准,从而确保定性与定量分析的准确性。

1.3　RNA 提取、文库构建和 RNA 测序

RNA 提取采用乙醇沉淀联合 CTAB-PBIOZOL 法。提取成功后的 RNA 加入 50 μL DEPC 处理过的水溶解,并使用 Qubit 荧光定量仪和 Qsep400 高通量生物片段分析仪对总 RNA 进行鉴定和定量。

通过 Oligo(dT)磁珠富集带 poly(A)尾的 mRNA,随后在温控缓冲液中片段化;以随机六聚体引物反转录合成第一链 cDNA。第二链合成时以 dUTP 替代 dTTP,实现链特异性(因本实验使用高保真 DNA 聚合酶无法扩增含尿嘧啶的模板)。后续步骤包括末端修复、dA-Tailing 及接头连接。经 DNA 磁珠纯化和片段选择获得 250~350 bp 插入片段的文库,再进行 PCR 扩增并二次纯化。

库检合格后,把不同文库按照有效浓度及目标下机数据量的需求 pooling 后进行 Illumina 测序,并产生 150 bp 配对末端读数。测序的基本原理是边合成边测序。在测序的 flow cell 中加入 4 种荧光标记的 dNTP、DNA 聚合酶以及接头引物进行扩增,在每一个测序簇延伸互补链时,每加入一个被荧光标记的 dNTP 就能释放出相对应的荧光,测序仪通过捕获荧光信号,并通过计算机软件将光信号转化为测序峰,从而获得待测片段的序列信息。

1.4　广泛靶向代谢组学质控

质量控制(Quality Control,QC),样本通过合并所有样本提取液制备而成,用于评估稳定处理条件下样本分析的重现性。在仪器分析过程中,通常每 10 个检测样本插入一个 QC 样本,以监控分析过程的重现性。通过叠加分析各 QC 样本的总离子流图(TIC),我们评估了代谢物提取与检测的重现性,并将其作为技术重复的衡量标准。仪器的高稳定性确保了数据的重现性与可靠性。变异系数(Coefficient of Variation,CV)为数据集标准差与均值的比值,用于反映数据离散程度。经验累积分布函数可用于考察低于特定阈值的 CV 值出现频率;当 QC 样本中低 CV 值化合物占比越高,表明实验结果越稳定。具体而言,若超过 85%物质的 CV 值低于 0.5,表明数据稳定性较好;若超过 75%物质的 CV 值低于 0.3,则表明数据具有高度稳定性。

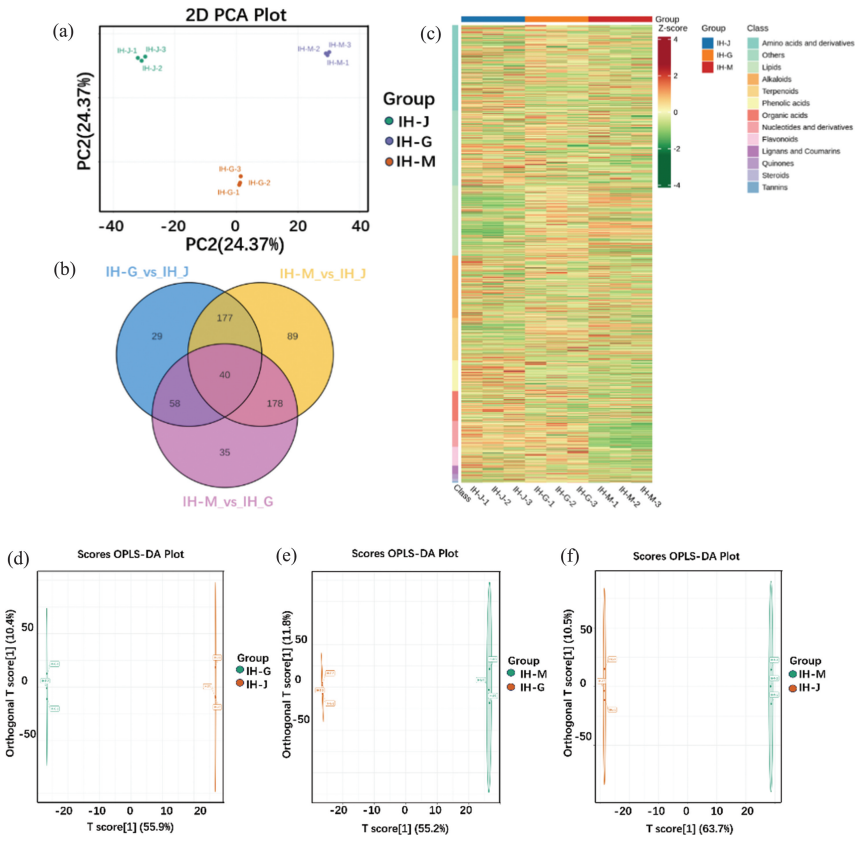
1.5　转录组学质控

数据质控通过 fastp 软件进行,以剔除含接头的测序序列。当任意测序序列中 N 碱基数超过该序列长度的 10%,或低质量碱基($Q\leqslant20$)占比超过序列长度的 50%时,对应的双端测序序列均被去除。后续分析均基于质控后所得的有效序列。

2　结果与讨论

2.1　桑黄中的差异积累代谢物(DMAs)

为确定不同生长阶段桑黄代谢物的组成,使用广泛靶向代谢组学方法进行代谢组检测,采用 UPLC-MS/MS 分析,鉴定了菌蕾期(IH-J)、生长期(IH-G)、成熟期(IH-M)3 个不同生长阶段的桑黄代谢产物的差异积累。数据预处理后,主成分结果分析显示,前两个主成分占总方差的 67.91%(PC1 = 43.54%,PC2 = 24.37%)(图 1(a))。PCA 图显示不同生长阶段桑黄子实体代谢物存在显著差异,生物重复聚类在一起,表明代谢组学数据具有可重复性。每个样品的代谢组学数据集随着时期的不同而变化,在正离子和负离子模式下共鉴定出1 575种代谢物。根据韦恩图 1(b)和聚类热图 1(c)的筛选标准,我们对鉴定出的代谢物进行了进一步的细分,化学分类得到 13 类,包括各种各样的类别,如氨基酸及其衍生物占 19%,酚酸类占 7%,核苷酸及其衍生物占 6%,黄酮类占 4%,醌类占 1%,木质素和香豆素占 2%,生物碱类占 14%,萜类占 9%,有机酸类占 6%,脂质类占 15%,其他类占 16%。此外,通过 OPLS-DA 得分图分析,观察到 IH-J、IH-G、IH-M 3 个不同时期的桑黄样品之间明显的区别(图 1(d),1(e),1(f)),强调了不同时期对桑黄子实体代谢物的影响。

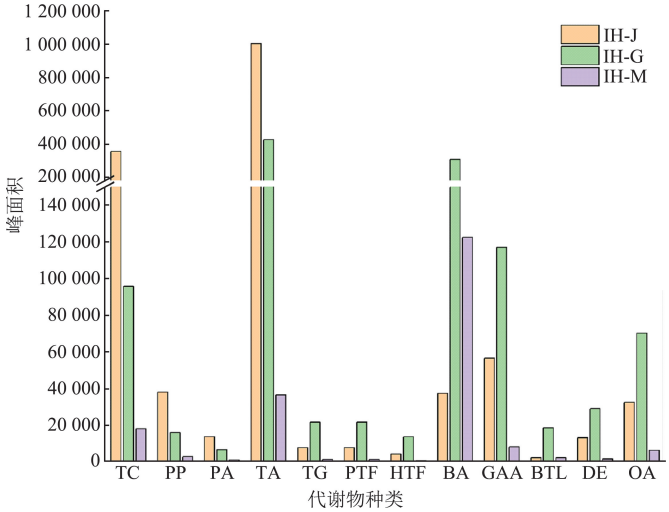


注:(a)不同样品代谢物的 PCA 图分析;(b)各差异组的韦恩图分析;(c)不同样品代谢物的聚类热图分析;(d~f)各差异组的 OPLS-DA 得分图分析。

图 1 不同阶段桑黄代谢谱

2.2 差异积累代谢物分析及生物标志物筛选

根据以往的文献得知,萜类,黄酮类,酚酸类物质具有抗氧化[13-14]、抗炎、抗肿瘤、心血管保护[15]等活性价值。因此,本研究将萜类[16-17]、黄酮类[18]和酚酸类[19]作为重点关注的次生代谢产物。根据韦恩图中描述的筛选标准,得出 1 099 种差异代谢物(图 1(b))。对 3 个不同时期共有的代谢物进行筛选和分类,筛选出黄酮类,酚酸类,萜类物质各 4 种物质作为生物标志物。并根据这几类物质在不同时期的相对含量做了柱状图(图 2)。从图中整体分析可知酚酸类物质的相对含量从 IH-J 到 IH-M 时期是逐渐下降,而黄酮类和萜类物质的相对含量从 IH-J 到 IH-G 时期上升,IH-G 到 IH-M 时期下降。



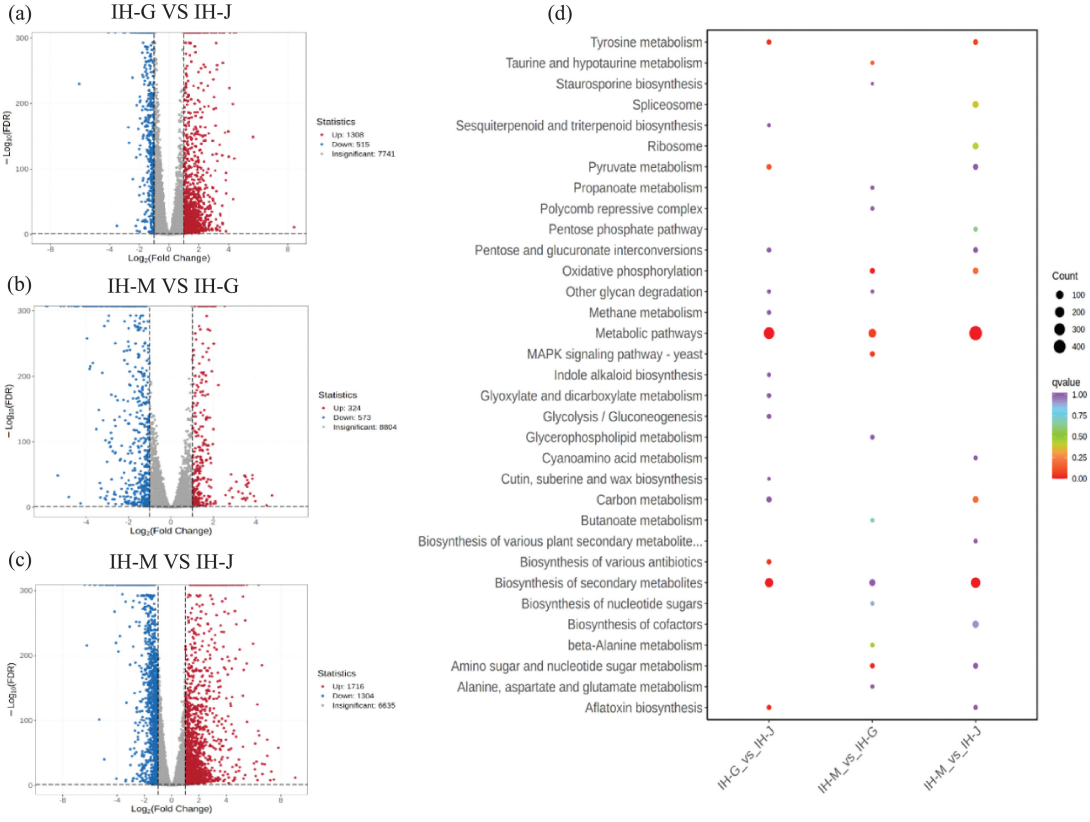
注:从左到右 4 个一组依次为为酚酸类,黄酮类,萜类。横坐标为代谢物简称,TC 为 trans-Cinnamate(肉桂酸),PP 为 Phenylpropanoate(氢化肉桂酸),PA 为 Phelligridin A(木层孔菌素 A),TA 为 Terephthalate(对苯二甲酸),TG 为 Tangeretin(桔皮素),PTF 为 3′,4′,5′,5,7-Pentamethoxyflavone(3′,4′,5′,5,7-五甲氧基黄酮),HTF 为 3′,4′,5,5′,6,7-Hexamethoxyflavone(3′,4′,5,5′,6,7-六甲氧基黄酮),BA 为 Bonannione A(6-牻牛儿基柚皮素),GAA 为 Ganoderenic Acid A(灵芝烯酸 A),BTL 为 Betulin(白桦脂醇),DE 为 1,6-Dihydroxy-4(14)-eudesmene(1,6-二羟基-4(14)-桉叶烯),OA 为 orthosphenic acid(直喙草酸),纵坐标以峰面积代表代谢物在不同时期的相对含量值。

图 2 生物标志物的筛选

2.3　差异表达基因(DEGs)的功能和通路分析

进一步整合转录组学信息旨在揭示 DMAs、代谢途径及其调控机制。对 3 个差异组整体进行了差异基因的统计分析展示,共鉴定出 3 436 个 DEGs (如图 3(a)~(c))。由差异基因结果分析可知,在 IH-G 与 IH-J 的差异组中,随着桑黄植株的生长,基因上调数目明显多于下调数目,说明基因的表达促使桑黄生长旺盛。在 IH-M 与 IH-G 差异组中,下调基因数目的增加说明在桑黄生长成熟过程中,桑黄代谢活动需求降低,进而基因转录强度也随之下降。

对样本组间的差异基因进行 KEGG 通路分析时,从 3 个差异组样本总体来看,可以看出差异基因注释的比例和数量主要集中在代谢途径和次级代谢产物的合成,遗传信息处理过程中的拼接体、真核生物核糖体生物合成等途径。而对样品之间的差异基因进行 GO 功能注释时,在生物过程的核糖核蛋白复合物的生物合成,细胞成分的核糖核蛋白复合物等条目上差异基因的数量最为显著。通过多组学联用技术(如图 3(d))来分析桑黄活性成分的生成及代谢路径。其中,差异代谢物和差异基因在代谢途径、次级代谢产物的合成、酪氨酸代谢、氨基糖与核苷酸糖代谢以及牛磺酸和次牛磺酸代谢等途径中富集程度比较高,代谢通路是不同样本组间 DEGs 与 DAMs 共同富集最为显著的通路,且随着桑黄子实体的成熟,该通路所注释的 DEGs 与 DAMs 数量呈递增趋势。进一步证实不同时期桑黄子实体在生长过程中主要受到代谢途径的正调控,随后分析确定了影响不同时期桑黄代谢差异的关键途径。包括糖酵解、淀粉和蔗糖代谢、嘌呤代谢、丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢、甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢、酪氨酸代谢、苯丙氨酸代谢、苯丙氨酸,酪氨酸和色氨酸的生物合成、泛醌和其他萜类醌的生物合成等途径分别检测到代谢物和基因转录水平的显著差异。



注:(a~c)差异基因火山图;(d)差异组间多组合 KEGG 富集散点图。

图 3　差异基因的整体分布和 KEGG 富集分析

2.4　关键通路分析

萜类、黄酮类及酚酸类化合物是本研究的关键次生代谢物。基于此,我们从大量代谢通路中筛选出与这些次生代谢物合成密切相关的两条通路[9],即 K00350 和 K00400 通路。通过整合转录组学与代谢组学分析,发现两组学数据在 K00350 和 K00400 通路中均呈现显著富集特征(图 4(a)和 4(b))。通过 K00350 通路(即酪氨酸代谢通路)的转录组数据进一步分析,发现该通路基因表达整体呈现上调趋势,其中 36 个基因

表达上调,9 个基因下调,从而揭示了桑黄在整个生长过程中分解代谢活动比较活跃。尽管 K00350 通路并非酚酸类、萜类及黄酮类物质合成的直接通路,但我们推测该通路仍通过间接机制调控上述化合物的生物合成。这些次生代谢物的合成主要受苯丙烷代谢途径、甲羟戊酸(MVA)途径与 2-甲基-D-赤藓糖醇-4-磷酸(MEP)途径的共同调控[20-21]。K00350 通路参与芳香族化合物的降解过程[22],该过程可通过两种机制影响目标代谢物的合成。(1)前体供给机制:酪氨酸降解产生的中间产物可能作为前体物质,经苯丙烷代谢途径转化为酚酸类化合物。(2)能量及还原力调节机制:芳香族化合物的分解代谢可能会调控细胞内能量水平及还原力(NADH)的供应,进而影响萜类与黄酮类化合物的合成效率。

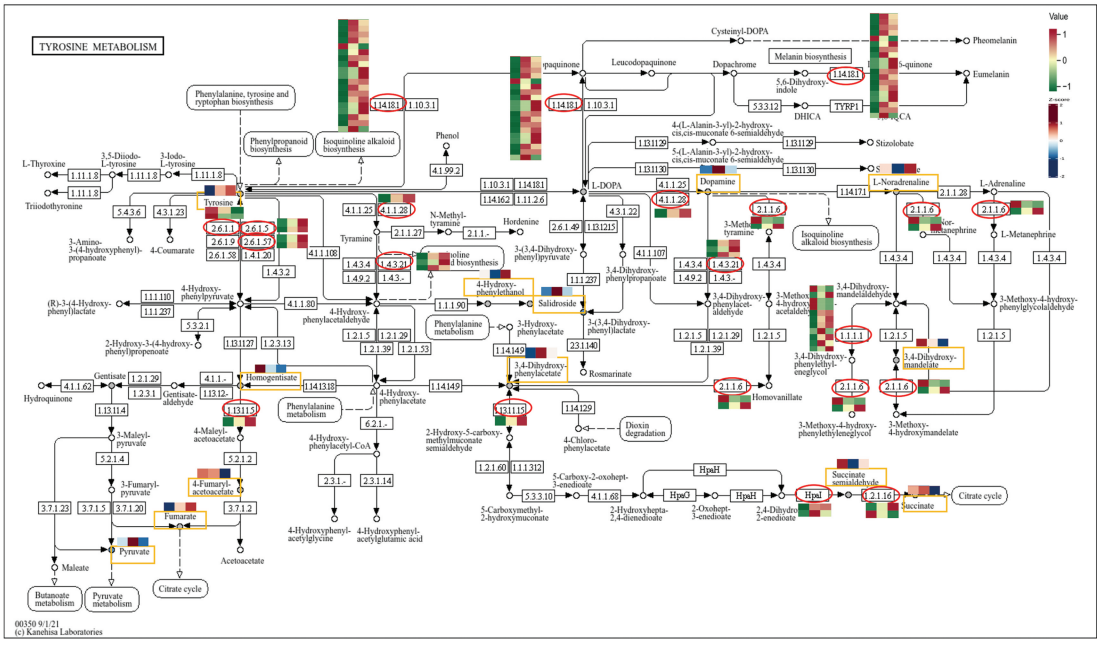
基于以上推测,K00350 通路对桑黄中酚酸类、萜类及黄酮类化合物的合成可能具有双向调控作用。一方面,芳香族化合物的降解反应可为这些次生代谢物的合成提供前体物质与能量。另一方面,其分解代谢过程也可能与合成途径竞争共同的前体底物和能量资源,从而抑制上述 3 类代谢物的生物合成。

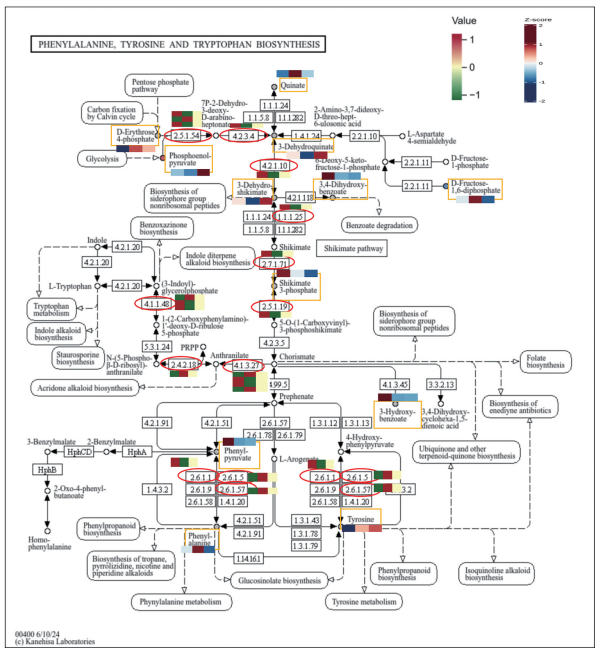
K00400 通路涵盖苯丙氨酸、酪氨酸及色氨酸的生物合成过程[23-25],通过对该通路的转录组数据分析显示,6 个基因表达上调,7 个基因下调,表明桑黄生长过程中相关物质的合成能力逐渐减弱。尽管如此,我们推测其仍可通过以下层级机制对次生代谢物施加正向调控:(1)直接前体供给:酚酸类与黄酮类化合物通过苯丙烷代谢途径合成,该途径以苯丙氨酸为起始前体[26]。K00400 通路直接提供的苯丙氨酸经苯丙氨酸解氨酶(PAL)催化转化为肉桂酸,后者可能是多种酚酸合成的关键中间体。同时,该通路提供的苯丙氨酸还可转化为香豆酰辅酶 A[27-28],推测该物质是黄酮类化合物生物合成的核心中间体。(2)间接能量/还原力支持:对于萜类化合物而言,虽然 K00400 通路不直接提供其合成前体,但通过间接机制支持该过程,通路中氨基酸代谢产生的能量与还原力可能被 MVA 和 MEP 途径利用,从而促进萜类化合物的生物合成。

综上所述,K00400 通路与桑黄中酚酸类、萜类及黄酮类化合物的合成呈正相关。该通路通过双重机制发挥作用,直接为酚酸和黄酮类物质提供合成前体,并通过供应能量与还原力间接支持萜类化合物的生物合成。从菌蕾期到成熟期,黄酮类、酚酸类及其他代谢物的整体代谢水平呈现下降趋势,此发现与前期聚类热图分析结论相互印证(如图 1(c))。鉴于上述结论基于转录-代谢关联推断,后续还需通过稳定同位素标记及基因过表达/沉默实验确证其因果关系。

这种联合代谢组学和转录组学的综合性分析不仅提供了不同生长阶段桑黄中的代谢谱的全景图,而且助于差异代谢物的筛选和差异基因的鉴定。本研究从转录和代谢水平上对不同生长阶段桑黄的独特差异代谢物和差异基因有了进一步的认识。这些发现对于了解不同时期桑黄的代谢特性具有重要意义,并在食品、营养补充剂或药物开发等领域提供有价值的见解和潜在应用。

(a)





注:(a)K00350 酪氨酸代谢途径通路图;(b)K00400 苯丙氨酸,酪氨酸,色氨酸合成途径通路图。方框标出的是代谢物,圆圈标出的是酶,并用热图来分别表示代谢物和基因在不同时期的 Z-score 值和 Value 值的变化。

图 4　代谢通路图

3　结　论

本研究分析了 IH-J、IH-G、IH-M 等 3 个不同时期的桑黄子实体样品,共鉴定出 1 575 种代谢物和 3 436 个 DEGs。其中,萜类,黄酮类,酚酸类物质等物质由于较为丰富的活性价值,因此作为重点关注的次级代谢物。由 DAMs 结果分析可知,酚酸类物质的相对含量从 IH-J 到 IH-M 时期是逐渐下降的,而黄酮类和萜类物质的相对含量从 IH-J 到 IH-G 时期上升,IH-G 到 IH-M 时期下降。此外,在众多代谢通路中,我们筛选出与这些次生代谢产物密切相关的两条代谢通路,分别是 K00350、K00400 通路。K00350 通路能够调控酚酸类、萜类及黄酮类化合物合成所需的前体,而 K00400 通路则为这些次生代谢物提供初始合成前体。本研究通过代谢组学与转录组学的联合分析揭示了桑黄中的代谢谱、生物标志物、关键的代谢途径,提供了对不同代谢特征的见解,并指导了该领域未来的研究。

参考文献:

[1]　吴声华,戴玉成.药用真菌桑黄的种类解析[J].菌物学报,2020,39(5):781-794.

[2]　Li Zhijun, Bao Haiying. Comparative analysis of metabolic compositions and trace elements of Inonotus hispidus mushroom grown on five different tree species[J]. ACS Omega, 2022, 7(11): 9343-9358.

[3]　Wang Wenjuan, Dong Shuhan, Zhang Wenyue, et al. Study on adsorption/resolution properties, enrichment and purification of phenolic substances of Inonotus hispidus by macroporous adsorption resin[J]. Industrial Crops and Products, 2024, 216: 118661.

[4]　吕雪,包海鹰,李玉,等.粗毛纤孔菌乙酸乙酯提取物及活性成分的抗氧化作用机理[J].菌物学报,2025,44(9):141-165.

[5]　吴静,贺嘉,史晶晶,等.桑黄化学、药理现代研究及质量标志物(Q-Marker)的预测分析[J/OL].中华中医药学刊,2025-08-15.https://link.cnki.net/urlid/21.1546.r.20250825.1106.002.

[6]　刘帅,莫俊恺,潘丹阳,等.桑黄多糖的药理作用及提取方法研究进展[J].生物技术通报,2018,34(12):63-67.

[7]　贾淞贺,包海鹰.大棚栽培粗毛纤孔菌主要病虫害调查及鉴定[J].菌物研究,2025,23(5):390-398.

[8]　Ye Lei, Zhang Bo, Zhou Jie, et al. LC-MS/MS-based targeted amino acid metabolic profile of Auricularia cornea grown on pinecone substrate[J]. Food Chemistry, 2024, 432: 137247.

[9]　Deng Kejun, Lan Xiuhua, Chen Ying, et al. Integration of transcriptomics and metabolomics for understanding the different vegetative growth in Morchella sextelata[J]. Frontiers in Genetics, 2021, 12: 829379.

[10] Mai Chunhai, Zhao Xiaorui, Li Xiangguo, et al. Integrated metabolomic and transcriptomic assisted identification of nodulated Sophora flavescens SfIF7GT for improvement of flavonoid content[J]. Industrial Crops and Products, 2024, 220: 119194.

[11] Xu Congtao, Zhao Shuang, Li Zihao, et al. Identification of altered metabolic functional components using metabolomics to analyze the different ages of fruiting bodies of Sanghuangporus vaninii cultivated on cut log substrates[J]. Frontiers in Nutrition, 2023, 10: 1197998.

[12] Liu Zengcai, Tong Xinyu, Liu Ruipeng, et al. Metabolome and transcriptome profiling reveal that four terpenoid hormones dominate the growth and development of Sanghuangporus baumii[J]. Journal of Fungi, 2022, 8(7): 648.

[13] Zhang Jinjin, Chen Baosong, Dai Huanqin, et al. Sesquiterpenes and polyphenols with glucose-uptake stimulatory and antioxidant activities from the medicinal mushroom Sanghuangporus Sanghuang[J]. Chinese Journal of Natural Medicines, 2021, 19(9): 693-699.

[14] Gao Hong, Yin Chaomin, Li Chen, et al. Phenolic profile, antioxidation and anti-proliferation activity of phenolic-rich extracts from Sanghuangporus vaninii[J]. Current Research in Food Science, 2023, 6: 100519.

[15] Yin Chaomin, Li Yuhong, Li Jiangtao, et al. Gastrointestinal digestion, probiotic fermentation behaviors and immunomodulatory effects of polysaccharides from Sanghuangporus vaninii[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2022, 223: 606-617.

[16] Zhang Yaqun, Zhang Meng, Wang Zilong, et al. Identification of key post-modification enzymes involved in the biosynthesis of lanostane-type triterpenoids in the medicinal mushroom Antrodia camphorata[J]. Angewandte Chemie International Edition, 2025, 64(7): e202420104.

[17] Wold C W, Gerwick W H, Wangensteen H, et al. Bioactive triterpenoids and water-soluble melanin from Inonotus obliquus (Chaga) with immunomodulatory activity[J]. Journal of Functional Foods, 2020, 71: 104025.

[18] Pukalski J, Latowski D. Secrets of flavonoid synthesis in mushroom cells[J]. Cells, 2022, 11(19): 3052.

[19] Zhang Henan, Chen Ruibing, Zhang Jingsong, et al. The integration of metabolome and proteome reveals bioactive polyphenols and hispidin in ARTP mutagenized Phellinus baumii[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 16172.

[20] Duan Lijin, Ding Wentao, Liu Xiaonan, et al. Biosynthesis and engineering of kaempferol in Saccharomyces cerevisiae[J]. Microbial Cell Factories, 2017, 16(1): 165.

[21] Lou Hanghang, Hu Lifei, Lu Hongyun, et al. Metabolic engineering of microbial cell factories for biosynthesis of flavonoids: A review[J]. Molecules, 2021, 26(15): 4522.

[22] Sun Ling, Liu Liping, Wang Yazhen, et al. Effect of ultrasonication on the metabolome and transcriptome profile changes in the fermentation of Ganoderma lucidum[J]. Microbiological Research, 2022, 254: 126916.

[23] Zuo Youwei, Quan Miaohua, Liu Guanghua, et al. Multi-omics analysis reveals molecular responses of alkaloid content variations in Lycoris aurea across different locations[J]. Plant, Cell & Environment, 2025, 48(2): 953-964.

[24] Li Jianhua, Tian Chenfei, Xia Yuhui, et al. Production of plant-specific flavones baicalein and scutellarein in an engineered E. Coli from available phenylalanine and tyrosine[J]. Metabolic Engineering, 2019, 52: 124-133.

[25] Wu Jie, Chen Yanhong, Huang Yuxin, et al. The cytosolic aminotransferase VAS1 coordinates aromatic amino acid biosynthesis and metabolism[J]. Science Advances, 2024, 10(2): eadk0738.

[26] Trantas E, Panopoulos N, Ververidis F. Metabolic engineering of the complete pathway leading to heterologous biosynthesis of various flavonoids and stilbenoids in Saccharomyces cerevisiae[J]. Metabolic Engineering, 2009, 11(6): 355-366.

[27] Li Mingji, Kildegaard K R, Chen Yun, et al. De novo production of resveratrol from glucose or ethanol by engineered Saccharomyces cerevisiae[J]. Metabolic Engineering, 2015, 32: 1-11.

[28] Sun Haiyan, Li Ying, Feng Shengqiu, et al. Analysis of five rice 4-coumarate: Coenzyme A ligase enzyme activity and stress response for potential roles in lignin and flavonoid biosynthesis in rice[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2013, 430(3): 1151-1156.

(责任编辑:王亚宾;校　对:孙洪清)