

# 生长素 IAA 对食用菌生长发育影响的研究进展

崔筱, 孔维丽

(河南省农业科学院食用菌研究所 郑州 450002)

**摘要:** 吲哚-3-乙酸(Indole-3-acetic acid, IAA)属于生长素吲哚衍生物家族,是最重要的植物激素之一,在植物、真菌、细菌中广泛存在。IAA 在食用菌中的作用和功能研究越来越受到重视。综合比较了 IAA 的生物合成途径,分析了 IAA 对食用菌生长、发育的影响,以及提高食用菌抗性和促进共生宿主植物生长的作用。最后系统总结了 IAA 在食用菌中可能的作用机制,为研究 IAA 在食用菌生长发育中的调控机制及其应用提供了理论依据。

**关键词:** 食用菌; 吲哚-3-乙酸; 生长; 机制

中图分类号: S646

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2024)08-008-07

## Research progress of auxin IAA on the growth and development of edible fungi

CUI Xiao, KONG Weili

(Institute of Edible Fungi, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan, China)

**Abstract:** Indole-3-acetic acid (IAA) belongs to the indole derivative family of auxin and is one of the most important plant hormones, which widely presents in plants, fungi and bacteria. The role and function of IAA in edible mushrooms are receiving increasing attention. The author comprehensively compared the biosynthesis pathways of IAA, analyzed the effects of IAA on the growth and development of edible mushrooms, as well as its role in improving the resistance of edible mushrooms and promoting the growth of symbiotic host plants. Finally, the possible mechanism of IAA in edible fungi was summarized systematically, providing a theoretical basis for studying the regulation mechanism and application of IAA in the growth and development of edible mushrooms.

**Key words:** Edible mushrooms; Indole-3-acetic acid; Growth; Mechanism

吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)是植物中天然存在的生长素,属于吲哚衍生物的生长素家族。2010年 IAA 作为第一个生长素分子被报道出来<sup>[1]</sup>。IAA 是植物中最丰富和最基本的天然生长激素,几乎控制着植物生长和发育的各个方面,如细胞分裂、伸长、果实发育和衰老,还可以增强植物对外部压力的应对能力<sup>[2]</sup>。IAA 不仅可以在植物中合成,也可以在许多与植物相互作用的微生物中合成,包括细菌和真菌<sup>[3]</sup>。目前,已经确定生长素不仅参与向性的控制,还调节许多植物发育反应,这些反应主要依赖于细胞分裂、生长和分化的时空控制<sup>[4]</sup>。除 IAA 外,苯乙酸(phenylacetic acid, PAA)和 4-氯吲哚-3-乙酸(4-chloro-indole-3-acetic acid, 4-Cl-IAA)也是植物中天然存在的生长素<sup>[4]</sup>。尽管

两者都可以被生长素信号机制感知,但 4-Cl-IAA 并不普遍,而 PAA 因作用通常较弱,对两者的研究远远少于 IAA<sup>[5]</sup>。

真菌产生的 IAA 除了调节其自身生理功能、适应外部胁迫和微生物-微生物通信外,还可以作为信号分子参与微生物和植物的相互作用,调节植物生长发育,引起植物的生理和病理变化。因此,阐明真菌中,特别是食用菌中 IAA 的生物合成途径及作用,对研究微生物中 IAA 的功能具有重要意义。笔者在前期研究中发现,IAA 可以促进平菇的生长发育<sup>[6]</sup>,且色氨酸代谢通路中相关基因参与调控其生长发育<sup>[7-8]</sup>,但是目前对于 IAA 在食用菌中作用和功能的综述较少。因此,笔者在前期 IAA 对平菇生长发育影响及调控机制研究的基础上,总结了 IAA 对

收稿日期: 2024-04-22; 修回日期: 2024-06-14

基金项目: 河南省现代农业产业技术体系专项(HARS-22-08-S, HARS-22-08-G1)

作者简介: 崔筱,女,副研究员,主要从事食用菌育种及功能基因研究。E-mail: cuixiao21255@163.com

通信作者: 孔维丽,女,研究员,主要从事食用菌育种及平菇发酵料栽培机制研究。E-mail: kongweili2005@126.com

食用菌生长发育的影响及可能的调控机制,同时比较了与植物体内 IAA 的可能合成途径,以期研究 IAA 在食用菌生长发育中的调控机制及应用提供理论依据。

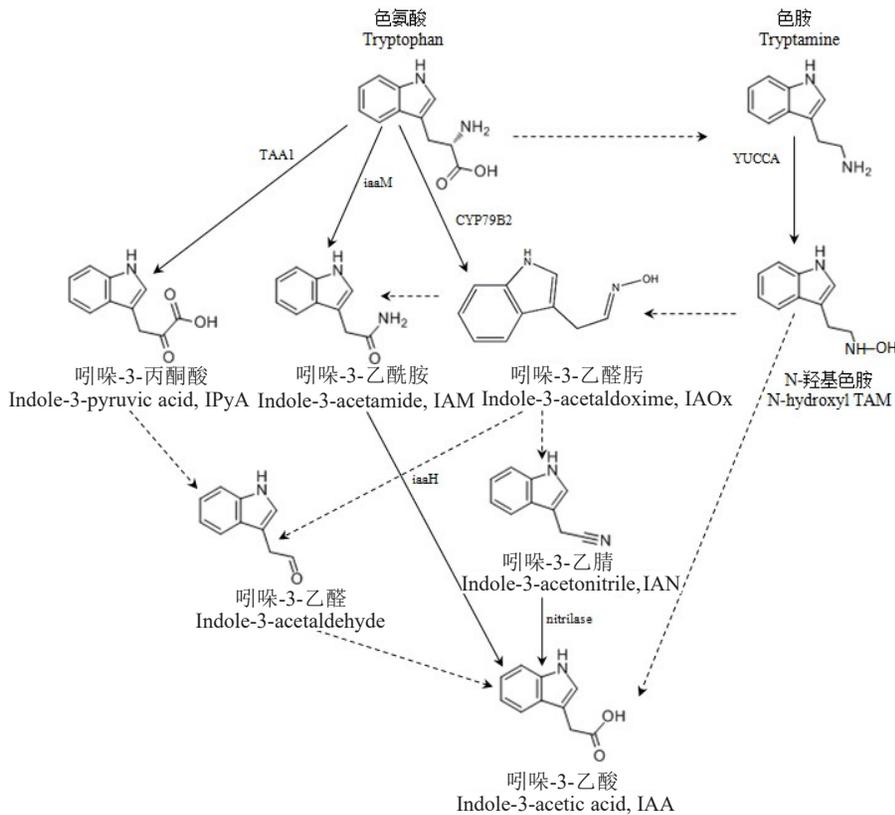
## 1 IAA 的合成

根据是否使用色氨酸(tryptophan, Trp)作为前体,IAA 的生物合成可分为色氨酸依赖和色氨酸非依赖途径。

### 1.1 色氨酸依赖途径

在 20 世纪 90 年代,对生长素代谢的研究已经确定芳香族氨基酸 L-色氨酸是植物中 IAA 生物合成的前体<sup>[9]</sup>。Trp 在植物中通过莽草酸途径产生,除动物外,大多数生物都通过该途径产生芳香氨基酸<sup>[10]</sup>。Trp 依赖途径的 IAA 合成不是单线的,它涉及多种平行途径,这些途径在 IAA 的产生过程中汇合,其中吲哚-3-乙醛肟(indole-3-acetaldoxime, IAOx)/吲哚-3-乙酰胺(indole-3-acetamide, IAM)和吲哚-3-丙酮酸(indole-3-pyruvic acid, IPyA)是最常见

的中间体<sup>[2]</sup>(图 1)。IAOx 是色氨酸依赖途径生长素生物合成中的一种特别相关分子。IAOx 可以在不同氮营养条件下诱导蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)产生 SUR 表型和 IAA 的差异信号传导<sup>[11]</sup>。IAM 合成 IAA 需要 2 个同源的 IAM 水解酶基因,外源性应用 IAM 或通过拟南芥中过表达细菌 *iaaM* 基因产生 IAM 导致生长素过度产生表型<sup>[12]</sup>。IPyA 途径已被确定为植物 IAA 生物合成的主要和必要途径。它由两步反应组成,其中 Trp 首先通过拟南芥色氨酸氨基转移酶 1 (tryptophan aminotransferase of *Arabidopsis* 1, TAA1)和 TAA1 相关蛋白(TARs)脱氨基为 IPyA。IPyA 然后在来自 YUCCA(YUC)家族的含黄素单加氧酶催化的限速和不可逆反应中脱羧为 IAA<sup>[13]</sup>。Sato 等<sup>[14]</sup>研究发现,吲哚-3-丙酮酸可以调节 TAA1 活性,TAA1 在避免 IPyA 过度积累或积累不足方面发挥着关键的调节作用,这种负反馈调节似乎是通过 Trp 氨基转移酶活性的可逆性和 IPyA 对 TAA1 活性的竞争性抑制来实现的。



注:实箭头-已经在植物或微生物中克隆到的基因;虚线箭头-可能的途径,但尚未克隆到相关基因。

Note: Solid arrow-genes responsible for the steps have been identified in plants or microbes; Dashed arrow-proposed steps, but genes for the steps have not been conclusively determined.

图 1 依赖色氨酸的吲哚-3-乙酸生物合成途径<sup>[9]</sup>

Fig. 1 Tryptophan-dependent biosynthetic pathway of indole-3-acetic acid

## 1.2 色氨酸非依赖途径

在 Trp 生物合成有缺陷的玉米和拟南芥突变体中仍可产生 IAA,这使得生长素合成的非依赖 Trp 途径被发现<sup>[15]</sup>。有研究者认为,胞质吲哚合酶(cytosolic indole synthase, INS)可以通过吲哚-3-甘油磷酸转化为吲哚,从而介导非 Trp 依赖途径 IAA 的产生<sup>[16]</sup>。后来有研究者通过对拟南芥基因组的分析来阐明 INS 的途径,发现在 IAA 合成起作用的酶中,酰胺酶在一般和光照条件下与 INS 呈共表达、正相关关系,表明酰胺酶可能参与 Trp 非依赖途径<sup>[17]</sup>。Ostrowski 等<sup>[18]</sup>研究玉米种子发育过程中 IAA 酯偶联物吲哚-3-乙酰基-肌醇的生物合成途径发现,1-O-吲哚-3-乙酰基- $\beta$ -D-葡萄糖(1-O-indole-3-acetyl- $\beta$ -D-glucose, IAGlc)合酶和吲哚-3-乙酰转移酶(indole-3-acetyl transferase)是 IAA 肌醇(IAA-inositol, IAINos)合成的两步途径中的关键酶。在广东虫草中,IAA 可以通过色氨酸依赖途径和吲哚丙酮酸途径合成<sup>[19]</sup>。

## 2 IAA 对食用菌的影响

### 2.1 促进食用菌生长发育

IAA 在促进食用菌生长发育等方面的作用极为重要。首先,IAA 可以促进食用菌菌丝、菌盖生长,增加产量。Ramachela 等<sup>[20]</sup>研究了不同激素处理基质对平菇菌丝体发育、原基形成和生物量的影响,结果表明,用 IAA 处理的基质产生的菌盖平均直径可达 13.42 cm。IAA 对白灵菇生长发育的调节作用也较强,能够促进白灵菇提前现蕾,提高出菇率<sup>[21]</sup>。IAA 可以诱导猴头菇子实体生长发育,0.5 mg·kg<sup>-1</sup> IAA 既能将猴头菇生长周期缩短 4 d,还可以将其产量提高 22.18%,有望进一步应用到生产中<sup>[22]</sup>。Krause 等<sup>[23]</sup>发现,IAA 及其前体的加入可以诱导褐黄口蘑菌根的伸长和菌丝分枝;但是,IAA 没有诱导腐生菌裂褶菌(*Schizophyllum commune*)的形态发生变化。草菇广泛种植于热带和亚热带地区,具有较高的商业、营养和药用价值。乙酸钠能显著提高草菇子实体发育早期的 IAA 含量,影响草菇的子实体分化,产量提高 30.22%<sup>[24]</sup>。喷洒 10<sup>-5</sup> mol·L<sup>-1</sup> 的生长素可以促进草菇出菇,提高产量,而且现蕾提前,这可缩短草菇上市周期<sup>[25]</sup>。

不同浓度 IAA 对食用菌的影响不同。高质量浓度 IAA (10~80 mg·L<sup>-1</sup>)会降低平菇菌丝生长速度;当 IAA 质量浓度为 0.2、0.4 mg·L<sup>-1</sup> 时,对平菇菌丝生长速度基本无影响<sup>[26]</sup>。在植物中有研究报告

称,高浓度的 IAA 会抑制种子发芽和植物生长<sup>[27]</sup>,抑制情况是由高水平生长素积累刺激 1-氨基环丙烷-1-羧酸合酶诱导乙烯生产引起的,导致植物生长异常和衰老。为了找出合适的 IAA 浓度,崔筱等<sup>[6]</sup>以平菇菌株 P99 为对象,研究了不同浓度的外源 IAA 对平菇菌丝的菌落直径、菌丝干质量、平菇原基形成时间、菇蕾数量和平菇产量的影响,发现 IAA 在不同的生长阶段发挥不同的作用。在菌丝体发育阶段,外源 IAA 浓度降低会导致菌丝生长速度增快,但当 IAA 浓度低至 10<sup>-10</sup> mol·L<sup>-1</sup> 时,菌丝生长速度变慢;在子实体发育阶段,添加 10<sup>-8</sup> mol·L<sup>-1</sup> 的外源生长素可增加菇蕾数量和子实体产量,生长素含量和生长素氧化酶活性的变化影响了不同浓度处理条件下的平菇生长。为缩短金福菇母种的生长周期,王谦等<sup>[28]</sup>研究了 5 种不同浓度的 IAA 对金福菇菌丝生长的影响,通过菌丝日平均生长速度筛选出适宜的质量浓度,试验结果表明,IAA 的适宜质量浓度为 1.0 mg·L<sup>-1</sup>。

发酵料栽培平菇技术在整个平菇生产过程中占据较为重要的地位<sup>[29]</sup>。胡素娟等<sup>[30]</sup>研究发现,发酵后的培养料能够抑制霉菌生长并促进平菇生长,张俊杰等<sup>[31]</sup>通过采集不同时期的平菇发酵料样品,对其中细菌菌株产 IAA 的能力进行定量测定,并采用 16S rRNA 基因扩增及测序对产 IAA 能力强的菌株进行定性和系统发育分析,发现 116 株细菌有产 IAA 的能力,并确定 AFX-13-3(巨大芽孢杆菌属)和 XWW-4-3(谷氨酸杆菌属)产 IAA 的能力较强。

### 2.2 提高食用菌抗逆性

IAA 还可以增强食用菌在极端条件下的耐受性。在我国香菇种植地区,高温胁迫给我国香菇生产造成巨大损失<sup>[32-33]</sup>。周莎莎等<sup>[34]</sup>使用香菇热敏感菌株 YS3357,外源添加 IAA,发现 IAA 能够显著提高热敏感菌株的耐热能力,增强香菇对高温胁迫的耐受能力。高温会对香菇菌丝体的生长产生不良影响,导致腐烂的原木或菌袋被其他病原体感染,香菇产量和品质下降。Wang 等<sup>[35]</sup>发现,在香菇耐热菌株 S606 菌株中,色氨酸合成限速酶邻氨基苯甲酸(o-aminobenzoic acid, OABA)合成酶的蛋白质表达水平在热应激 24 h 后显著增加,但在热敏菌株 YS3357 中的下降水平可忽略不计,而且热应激后 S606 中 IAA 生物合成的重要酶吲哚-3-丙酮酸单加氧酶(Indole-3-pyruvate monooxygenase) *LeYUCCA* 基因上调,但在 YS3357 中下调,推测色氨酸和 IAA

途径在香菇菌丝体防御热胁迫中起着重要作用, IAA 可能在增强机体耐热性方面发挥关键作用。此外,通过在固体培养基和液体培养基中添加  $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  IAA 可以显著提高金针菇菌丝体的生物量,并且能显著提高菌丝体抗冻多糖的活性,增强金针菇对低温的耐受性<sup>[36]</sup>。在植物中,也发现了 IAA 可提高植物的抗逆性,研究表明,内源性吲哚-3-乙酸和一氧化氮是减轻小麦幼苗中氧化铜纳米颗粒毒性所必需的<sup>[37]</sup>。

### 2.3 提高食用菌功能成分含量

IAA 还可以提高食用菌中某些成分的含量。例如,虫草素是真菌虫草中的一种重要活性物质,但野生虫草中虫草素含量较低。有研究通过添加各种生长补充剂,在浸没条件下提高虫草素的产量。通过反相高效液相色谱法评价,结果表明,与未加 IAA 的空白对照组虫草素产量 ( $13.66 \pm 0.64$ )  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  相比,补充 IAA 后虫草素产量为 ( $226.02 \pm 1.69$ )  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ,说明在浸没条件下使用 IAA 可以提高冬虫夏草中的虫草素产量<sup>[38]</sup>。在转录水平上,与虫草素生物合成相关的基因,如 *NT5E*、*RNR*、*purA* 和 *ADEK* 显著上调<sup>[38]</sup>。在植物中,Bunsangiam 等<sup>[39]</sup>发现,外源 IAA 处理后青蒿中的青蒿素和二氢青蒿素酸含量可增加近 2 倍。说明 IAA 在提高生物体功能成分含量方面作用显著。

### 2.4 影响真菌与共生植物的关系

有研究表明,微生物合成的生长素在植物-微生物相互作用中起着重要作用。从浮萍上分离的细菌菌株中,较高水平的 IAA 产生能力与其改变拟南芥幼苗根系发育能力之间的相关性是显著的<sup>[40]</sup>。苏云金芽孢杆菌定植于玉米,其合成的 IAA 可以促进玉米生长,包括总根长、根投影面积、侧根、地上部分干物质和发芽速度指数<sup>[41]</sup>。吲哚丙酮酸脱羧酶基因可以通过与吲哚-3-乙酰酰胺合成酶基因相互作用调节水稻生长素合成途径,促进镉胁迫下的根毛发育<sup>[42]</sup>。

外生菌根共生对森林生态系统的功能非常重要,树木与真菌的合作可以提高树木对抗压力的能力。IAA 可以将菌根的形成和共生植物之间的生长素信号传导联系起来。真菌来源的 IAA 起到扩散信号的作用,影响根定殖并增加外生菌根中 Hartig 网的形成。褐黄口蘑的土壤提取物中发现了包含 IAA 在内的多种植物激素,而云杉根系分泌物的植物激素模式多样性较低,褐黄口蘑的 IAA 参与了早期菌根中地幔和 Hartig 网的形成,从而刺激植物

生长<sup>[43]</sup>。肺形侧耳(*Pleurotus pulmonarius*)是一种产 IAA 的腐木大型真菌,前人研究表明,当与水稻(单子叶植物)和番茄(双子叶植物)幼苗共培养时,肺形侧耳表现出许多促进植物生长的特征<sup>[43]</sup>。Pham 等<sup>[44]</sup>采用真菌-植物共培养肺形侧耳产生的 IAA 研究其对植物胚芽鞘伸长、茎尖和根尖的影响,以水稻和番茄幼苗为模型系统,加入肺形侧耳的培养上清液,结果显示其可以使植株的侧根数增加,而且增加水稻和番茄幼苗的主根长度,并刺激番茄幼苗茎的伸长,提高水稻和番茄幼苗的叶绿素含量和鲜质量,促进植物幼苗生长<sup>[44]</sup>。

## 3 IAA 对食用菌生长调节的相关机制

IAA 对食用菌生长发育调节的机制较复杂。有研究认为,IAA 在一定程度上可以抑制超氧阴离子产生,降低脂氧合酶(LOX)活性和硫代巴比妥酸反应物(TBARS)含量,提高超氧化物歧化酶活性,进而缓解高温胁迫下香菇菌丝体的氧化损伤<sup>[34]</sup>。Wang 等<sup>[35]</sup>通过蛋白质组和转录组数据分析发现,热休克蛋白(heat shock proteins, HSPs),如 Hsp40 (DnaJ)、Hsp70、Hsp90 以及 IAA 关键酶 LeTrpE、LeTrpD、LeTam-1、LeYUCCA 在香菇耐热菌株 S606 中的表达高于热敏感菌株 YS3357,表明色氨酸以及 IAA 代谢途径在耐热性中发挥重要作用,外源 IAA 可以增强香菇对热胁迫的耐受性。Wen 等<sup>[45]</sup>结合转录组学和代谢组学分析,系统研究了松茸子实体在冷藏过程中的代谢变化,发现 IAA 及其合成途径的成分,这体现出它们作为松茸及其共生植物之间的沟通者的潜在作用,为进一步了解松茸果实采收后冷藏过程中的代谢机制提供了新的信息。崔筱等<sup>[7]</sup>研究发现,外源 IAA 可以通过影响平菇内源 IAA 的分泌及生长素氧化酶活性,影响平菇生长发育过程,这些结果可为平菇生长发育期添加外源 IAA 提供理论依据。而且,低浓度 IAA 通过 *TRINITY\_DN2732\_c0\_g1* 基因调控平菇菌丝体阶段的内源激素合成,通过 *TRINITY\_DN530\_c0\_g1* 及 *TRINITY\_DN3832\_c0\_g1* 基因调控平菇子实体的代谢过程;而高浓度 IAA 通过 *TRINITY\_DN35150\_c0\_g1*、*TRINITY\_DN5314\_c0\_g1*、*TRINITY\_DN43009\_c0\_g1* 基因调控平菇菌丝体阶段的氧化应激机制,通过 *TRINITY\_DN21430\_c0\_g1* 基因调控子实体阶段的 ATP 合成<sup>[8]</sup>。

竹荪是一种在东亚国家应用广泛的食用和药

用真菌。Duan 等<sup>[46]</sup>使用 Nanopore 和 Illumina 测序方法对竹荪进行了基因组、转录组和代谢组的综合分析,发现在菌丝体分化为子实体的过程中,菌盖是 IAA 合成的主要来源,大量的 L-色氨酸首先被合成并富集在菌盖和菌柄中,大部分 L-色氨酸代谢为色胺,再代谢为 3-吲哚乙腈,然后是 IAA,接下来,IAA 被代谢为节点代谢产物邻氨基苯甲酸,后者进一步转化为 2-氨基苯酚、2-氨基-3-甲氧基苯甲酸、喹啉酸、2-吡啶酸和 2-氧代己二酸。最终,2-氧代己二酸通过糖酵解的下一个代谢途径(ko00010)进行代谢,表明在菌丝体形成子实体的过程中,代谢产物 L-色氨酸和色氨酸代谢途径发挥着重要作用(图 2)。该研究还发现 3 个与 IAA 合成相关的新基因(5965\_g、5966\_g 和 6182\_g),它们可能调节竹荪子实体的合成并提高竹荪的品质<sup>[46]</sup>。

C2H2 型锌指蛋白可以调节真核生物的发育过程和非生物胁迫反应。Ding 等<sup>[47]</sup>在平菇中鉴定出 18 个 C2H2 型锌指蛋白,用 IAA 处理后,只有 PeosPC15\_2-1046937 的表达不受影响,PeosPC15\_2-1091415 和 PeosPC105.2-1102653 的表达下调,而 PeosPC115-2-1079678 和 PeosPC 15\_2-1089905 的表达上调,表明不同 C2H2 型锌指蛋白受到生长素的不同调节。此外,在热和冷胁迫下,PeosPC15\_

2-1079678、PeosPC115-2-1089905 和 PeosPC15\_2-1095114 受冷应激和热应激的影响而产生不同的变化,这表明 IAA 可能通过 C2H2 型锌指蛋白参与非生物胁迫反应,可用于平菇抗逆性研究。

DnaJ 蛋白是一种热休克蛋白,作为分子伴侣在调节生物体生长发育以及适应环境中发挥关键作用。WANG 等<sup>[48]</sup>研究表明,LeDnaJ 基因沉默可导致香菇对热胁迫耐受性减弱和绿色木霉抗性缺陷,外源 IAA 的添加可以部分恢复 2 个 LeDnaJ RNAi 转化体对绿色木霉的抗性和耐热性,说明 LeDnaJ 可通过参与 IAA 生物合成的蛋白质相互作用调节香菇中 IAA 的生物合成,参与真菌生长、绿色木霉抗性和耐热性。

乙醛脱氢酶(aldehyde dehydrogenase, ALDH)基因属于高度转录、可诱导和严格控制的真菌基因,其编码的酶通过将大量内源性或外源性醛氧化为相应的酸来提供解毒功能。IAA 在真菌中的色氨酸依赖途径,最后一步的醛氧化包括从吲哚-3-乙醛到吲哚-3-乙酸,这一步需要 ALDH 的参与。Krause 等<sup>[23]</sup>应用基因表达、IAA 化合物标记、转运体异源表达和生物信息学研究了 IAA 对真菌形态发生和外生菌根的影响,发现褐黄口蘑可以通过吲哚-3-丙酮酸由色氨酸产生 IAA,该生物合成途径的

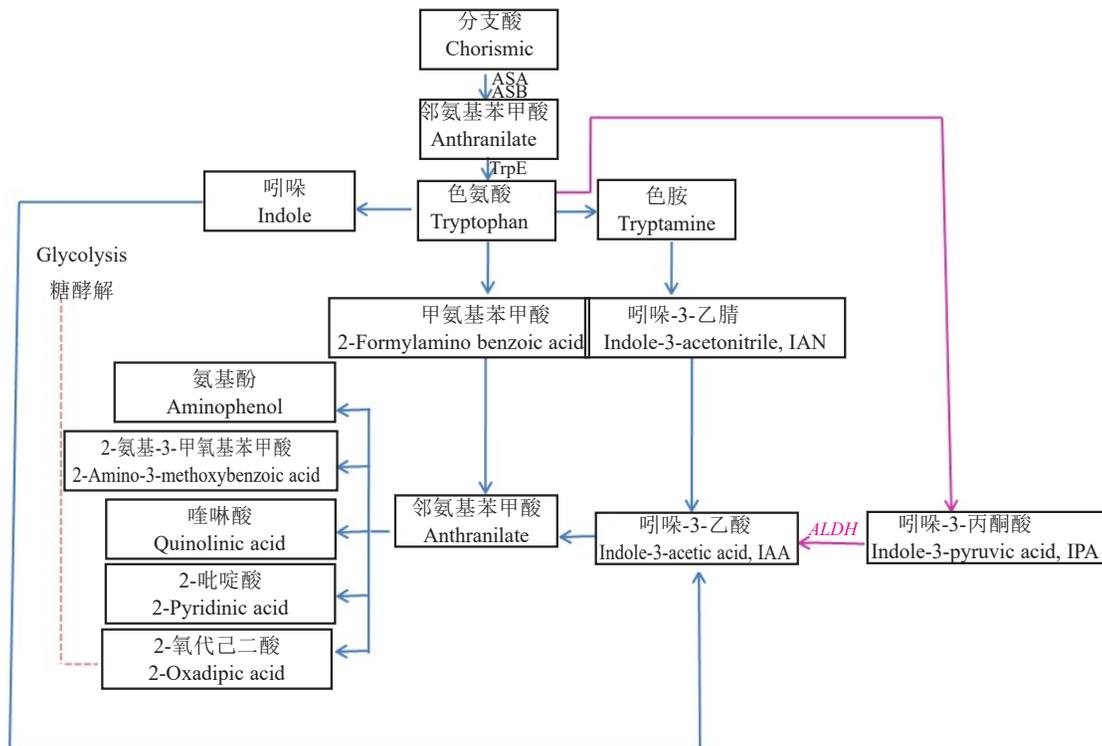


图 2 色氨酸代谢通路在调节食用菌生长发育中的作用

Fig. 2 The role of tryptophan metabolic pathway in regulating the growth and development of edible fungus

最后一步由 ALDH 催化(图 2),而且发现基因 *ald1* 在外生菌根中高度表达,并由吲哚-3-乙醛诱导。也有研究提出,*ald1* 通过 *ald5* 参与真菌中的 IAA 生物合成或 IAA 相关信号传导,其中 *ald1* 受 IAA 前体添加的影响最大<sup>[49]</sup>。

## 4 结论与展望

IAA 是一种植物激素,广泛存在于植物、真菌、细菌,其在植物中的合成调控途径研究清晰。研究表明,IAA 对食用菌的生长发育起着重要的控制作用。笔者在前期研究 IAA 对平菇生长发育影响及调控机制研究的基础上,综述了生物合成途径的最新进展,包括色氨酸依赖和非依赖途径。此外,IAA 对食用菌的菌丝生长、菌盖大小、子实体生长均有重要作用,可以为食用菌的增产提供思路。另外,IAA 对食用菌的极端条件耐受能力也有影响,这有助于开发新的运输和贮存方式。随着科学技术的发展,许多参与食用菌 IAA 合成的关键酶或基因已被鉴定。然而,复杂的 IAA 生物合成网络,特别是一些合成途径中各种调节基因和关键酶基因之间的相互作用,还没有被完整揭示。阐明 IAA 在食用菌中的合成、代谢、运输和信号转导途径,对合理和充分利用 IAA 促进食用菌生长发育、提高产量以及创造显著的经济、环境和社会效益等具有重要意义。

### 参考文献

- ABEL S, THEOLOGIS A. Odyssey of auxin[J]. Cold Spring Harb Perspectives in Biology, 2010, 2(10): a004572.
- RUBEN C S, EDUARDOMB, KARIN L. Auxin metabolism in plants[J]. Cold Spring Harb Perspectives in Biology, 2021, 13(3): a039867.
- TANG J T, LI Y K, ZHANG L L, et al. Biosynthetic pathways and functions of indole-3-Acetic acid in microorganisms[J]. Microorganisms, 2023, 11(8): 2077.
- GALLEI M, LUSCHNIG C, FRIML J. Auxin signalling in growth: Schrödinger's cat out of the bag[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2020, 53: 43-49.
- COOK S D. An historical review of phenylacetic acid[J]. Plant and Cell Physiology, 2019, 60(2): 243-254.
- 崔筱, 张玉亭, 刘芹, 等. 平菇生长发育过程中 IAA 含量及 IAA 氧化酶活性变化研究[J]. 天津农业科学, 2020, 26(10): 31-36.
- 崔筱, 胡素娟, 徐柯, 等. 不同浓度 IAA 影响平菇菌丝生长的调控机制研究[J]. 河南大学学报(自然科学版), 2021, 51(4): 437-448.
- 崔筱, 张玉亭, 孔维丽, 等. 平菇生长发育过程中对 IAA 响应的转录组分析[J]. 河南农业科学, 2022, 51(12): 97-109.
- ZHAO Y D. Auxin biosynthesis and its role in plant development[J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 49-64.
- MAEDA H, DUDAREVA N. The shikimate pathway and aromatic amino Acid biosynthesis in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63: 73-105.
- BUEZO J, ESTEBAN R, CORNEJO A, et al. IAOx induces the SUR phenotype and differential signalling from IAA under different types of nitrogen nutrition in *Medicago truncatula* roots[J]. Plant Science, 2019, 287: 110176.
- GAO Y B, DAI X H, AOI Y K, et al. Two homologous *INDOLE-3-ACETAMIDE(IAM) HYDROLASE* genes are required for the auxin effects of IAM in *Arabidopsis*[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2020, 47(3): 157-165.
- CAO X, YANG H L, SHANG C Q, et al. The roles of auxin biosynthesis YUCCA gene family in plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(24): 6343.
- SATO A, SOENO K, KIKUCHI R, et al. Indole-3-pyruvic acid regulates TAA1 activity, which plays a key role in coordinating the two steps of auxin biosynthesis[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2022, 119(25): e2203633119.
- NORMANLY J, COHEN J D, FINK G R. *Arabidopsis thaliana* auxotrophs reveal a tryptophan-independent biosynthetic pathway for indole-3-acetic acid[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1993, 90(21): 10355-10359.
- WANG B, CHU J F, YU T, et al. Tryptophan-independent auxin biosynthesis contributes to early embryogenesis in *Arabidopsis*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(15): 4821-4826.
- ABU-ZAITOON Y M, ABU-ZAITON A, AL TAWAHA A R, et al. Evidence from Co-expression analysis for the involvement of amidase and INS in the tryptophan-independent pathway of IAA synthesis in *Arabidopsis*[J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2022, 194(10): 4673-4682.
- OSTROWSKI M, CIARKOWSKA A, DALKA A, et al. Biosynthesis pathway of indole-3-acetyl-*myo*-inositol during development of maize (*Zea mays* L.) seeds[J]. Journal of Plant Physiology, 2020, 245: 153082.
- WANG G Z, LI M, ZHANG C H, et al. Transcriptome and proteome analyses reveal the regulatory networks and metabolite biosynthesis pathways during the development of *Tolypocladium guangdongense*[J]. Computational and Structural Biotechnology Journal, 2020, 18: 2081-2094.
- RAMACHELA K, SIHLANGU S M. Effects of various hormonal treated plant substrates on development and yield of *Pleurotus ostreatus*[J]. Cogent Food and Agriculture, 2016, 2: 1276510.
- 张红刚, 郭明慧, 郭尚, 等. 不同生长调节物质对白灵菇子实体生长的影响[J]. 山西农业科学, 2019, 47(3): 366-369.
- VIMINHTHUAN, 李雄, 郭丽琼, 等. 诱导物对猴头菇子实体生长发育及产量的影响[J]. 食品工业科技, 2017, 38(12): 77-80.
- KRAUSE K, HENKE C, ASHIMWE T, et al. Biosynthesis and

- secretion of indole-3-Acetic acid and its morphological effects on *Tricholoma vaccinum*-spruce ectomycorrhiza[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81(20):7003-7011.
- [24] HOU L J, LI Z P, LI C T, et al. Enhanced enzymatic hydrolysis of cellulose from substrate and indole-3-acetic acid content during the fruiting body differentiation stage by sodium acetate addition[J]. Frontiers in Fungal Biology, 2021, 2:746313.
- [25] 陈炳智. 草菇子实体生长素代谢相关基因的差异表达分析[D]. 福州: 福建农林大学, 2012.
- [26] 胡延如, 王月, 董浩哲, 等. 几种常见植物激素对平菇菌丝生长速度的影响[J]. 食用菌, 2022, 44(1):4-7.
- [27] PARK J M, RADHAKRISHNAN R, KANG S M, et al. IAA producing *Enterobacter* sp. I-3 as a potent bio-herbicide candidate for weed control: A special reference with lettuce growth inhibition[J]. Indian Journal of Microbiology, 2015, 55(2):207-212.
- [28] 王谦, 刘敏, 徐啸晨, 等. 外源激素对金福菇菌丝营养生长的影响[J]. 河北大学学报(自然科学版), 2012, 32(3):286-290.
- [29] 胡晓强, 李峰, 李栋, 等. 河南省平菇发酵料袋栽技术[J]. 中国食用菌, 2021, 40(6):96-99.
- [30] 胡素娟, 宋凯博, 刘芹, 等. 玉米芯发酵料水浸提液促平菇菌丝生长的机理研究[J]. 河南农业大学学报, 2021, 55(2):273-280.
- [31] 张俊杰, 王京琪, 刘芹, 等. 发酵料中促平菇生长菌株的分离与鉴定[J]. 河南农业科学, 2023, 52(5):142-149.
- [32] 赵妍, 王丽宁, 蒋俊, 等. 利用杂交方法选育香菇耐高温菌株[J]. 分子植物育种, 2016, 14(11):3145-3153.
- [33] 曹现涛, 边银丙, 肖新军, 等. 高温胁迫对香菇菌丝生长及其抗哈茨木霉能力的影响[J]. 食用菌学报, 2015, 22:81-85.
- [34] 周莎莎, 王刚正, 罗义, 等. 生长素及其类似物增强香菇耐高温性的研究[J]. 菌物学报, 2018, 37(12):1723-1730.
- [35] WANG G Z, MA C J, LUO Y, et al. Proteome and transcriptome reveal involvement of heat shock proteins and indoleacetic acid metabolism process in *Lentinula edodes* thermotolerance[J]. Cellular Physiology and Biochemistry, 2018, 50(5):1617-1637.
- [36] 秦璐婕. 金针菇抗冻多糖结构分析及其冷冻保护效果研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2022.
- [37] YADAV V, GILL R A, ARIF N, et al. Endogenous indole-3-acetic acid and nitric oxide are required for calcium-mediated alleviation of copper oxide nanoparticles toxicity in wheat seedlings[J]. Physiologia Plantarum, 2021, 173(4):2262-2275.
- [38] KAUSHIK V, SINGH A, ARYA A, et al. Enhanced production of cordycepin in *Ophiocordyceps sinensis* using growth supplements under submerged conditions[J]. Biotechnology Reports, 2020, 28:e00557.
- [39] BUNSANGIAM S, THONGPAE N, LIMTONG S, et al. Large scale production of indole-3-acetic acid and evaluation of the inhibitory effect of indole-3-acetic acid on weed growth[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1):13094.
- [40] GILBERT S, POULEV A, CHRISLER W, et al. Auxin-producing bacteria from duckweeds have different colonization patterns and effects on plant morphology[J]. Plants-Basel, 2022, 11(6):721.
- [41] FIGUEREDO E F, DA CRUZ T A, ALMEIDA J R, et al. The key role of indole-3-acetic acid biosynthesis by *Bacillus thuringiensis* RZ2MS9 in promoting maize growth revealed by the *ipdC* gene knockout mediated by the CRISPR-Cas9 system[J]. Microbiological Research, 2023, 266:127218.
- [42] SHAH G L A, FIAZ S, ATTIA K A, et al. Indole pyruvate decarboxylase gene regulates the auxin synthesis pathway in rice by interacting with the indole-3-acetic acid-amido synthetase gene, promoting root hair development under cadmium stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:1023723.
- [43] ABDULSALAM O, WAGNER K, WIRTH S, et al. Phytohormones and volatile organic compounds, like geosmin, in the ectomycorrhiza of *Tricholoma vaccinum* and *Norway spruce* (*Picea abies*)[J]. Mycorrhiza, 2021, 31(2):173-188.
- [44] PHAM M T, HUANG C M, KIRSCHNER R. The plant growth-promoting potential of the mesophilic wood-rot mushroom *Pleurotus pulmonarius*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2019, 127(4):1157-1171.
- [45] WEN X F, GENG F, XU Y S, et al. Quantitative transcriptomic and metabolomic analyses reveal the changes in *Tricholoma matsutake* fruiting bodies during cold storage[J]. Food Chemistry, 2022, 381:132292.
- [46] DUAN M, LONG S F, WU X J, et al. Genome, transcriptome, and metabolome analyses provide new insights into the resource development in an edible fungus *Dictyophora indusiata*[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14:1137159.
- [47] DING Q Q, ZHAO H Y, ZHU P L, et al. Genome-wide identification and expression analyses of C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> zinc finger transcription factors in *Pleurotus ostreatus*[J]. PeerJ, 2022, 10:e12654.
- [48] WANG G Z, ZHOU S 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 Genetics and Biology, 2018, 118:37-44.
- [49] HENKE C, JUNG E M, VOIT A, et al. Dehydrogenase genes in the ectomycorrhizal fungus *Tricholoma vaccinum*: A role for Ald1 in mycorrhizal symbiosis[J]. Journal of Basic Microbiology, 2016, 56(2):162-174.