

羊肚菌属群体遗传学和基因组进化的研究进展

尚千涵¹, 高其媛^{2#}, 杨 婷², 梁 健¹, 王 乐¹, 洒 威^{1,3*}, 王玛丽², 申智清⁴, 李忠虎²

1. 青海大学 省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 青海 西宁 810016

2. 西北大学生命科学学院 西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室, 陕西 西安 710069

3. 青海大学生态环境工程学院, 青海 西宁 810016

4. 青海省海东市平安区小峡镇人民政府, 青海 海东 810600

摘 要: 羊肚菌 *Morchella esculenta* 是子囊菌亚门的一种大型药食两用真菌, 具有重要的经济价值和药用价值。然而近年来全球气候变化, 导致羊肚菌属物种的栖息地破碎和片段化, 加上消费者对羊肚菌美食的喜爱, 过度采挖造成羊肚菌属野生资源急剧减少, 因此, 急需对羊肚菌属物种资源进行保护。遗传多样性的时空分布是保护生物学的重要内容, 遗传多样性关系到一个物种或类群的进化潜力和未来命运。生物基因组和进化的研究能够辅助挖掘物种深层次的优异基因资源, 有利于从本质上对物种进行科学保护。从羊肚菌属的遗传多样性、遗传结构和家系关系以及基因组进化等的研究进展进行综述, 以期对羊肚菌属资源的科学保护提供重要依据。

关键词: 羊肚菌; 群体遗传学; 遗传多样性; 遗传结构; 家系关系; 基因组进化

中图分类号: R282.12 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2021)18-5782-07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2021.18.033

Research progress on population genetics and genomic evolution of *Morchella*

SHANG Qian-han¹, GAO Qi-yuan², YANG Ting², LIANG Jian¹, WANG Le¹, SA Wei^{1,3}, WANG Ma-li², SHEN Zhi-qing⁴, LI Zhong-hu²

1. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining 810016, China

2. Key Laboratory of Resources Biology and Biotechnology in Western China, Ministry of Education, College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China

3. College of Ecological and Environmental Engineering, Qinghai University, Xining 810086, China

4. Xiaoxia Township People's Government of Ping'an District of Haidong City, Haidong 810600, China

Abstract: *Morchella esculenta* is a kind of medicinal and edible fungi of *Ascomycetes subphylum*, which is famous for its unique edible and economic values. In recent years, the habitats of *Morchella* is severely broken due to the rapidly global climate changes. In addition, many consumers are fond of *Morchella* cuisine, overharvesting resulted in the serious shortage of wild resources of *Morchella*. Therefore, it is an urgent scientific question to protect the diversity resources of *Morchella*. One of the important research contents is the distribution pattern of genetic diversity in conservation biology. Genetic diversity is associated with the evolutionary potential and future destiny of a species and/or group. The research of genome and evolution is beneficial to determine excellent genes and/or alleles of species. It is very important to protect and utilize species resources scientifically. Research progress on genetic diversity, genetic structure, genetic relationships, and genome evolution were reviewed in this paper, in order to provide an important basis for scientific protection of *Morchella* resources.

Key words: *Morchella esculenta* L.; population genetics; genetic diversity; genetic structure; genetic relationships; genome evolution

羊肚菌 *Morchella esculenta* L. 隶属于子囊菌亚 菌属 *Morchella* Dill. ex Pers., 是一种喜低温环境的 门 (Ascomycotina) 羊肚菌科 (Morchellaceae) 羊肚 药食两用真菌。羊肚菌属物种广泛分布于北半球温

收稿日期: 2021-03-09

基金项目: 青海省科技厅自然科学基金青年项目 (2018-ZJ-963Q); 青海省科技厅重点研发与转化项目 (2017-NK-151); 2018 年中医药公共卫生服务补助资金第四次全国中药资源普查项目 (财社 2018-43 号)

作者简介: 尚千涵, 博士, 主要研究方向为微生物生态学。Tel: 13997131282 E-mail: qhshang@lzb.ac.cn

*通信作者: 洒 威, 教授, 主要研究方向为农业生态学。Tel: 13997158897 E-mail: sawei3699@163.com

#共同第一作者: 高其媛, 硕士研究生, 主要研究方向为植物群体基因组学。Tel: (029)88302411 E-mail: 201920942@stumail.nwu.edu.cn

带地区, 中国是该属的物种多样性中心和分化分布中心^[1]。近年来, 学者研究发现羊肚菌不仅味道鲜美, 还具有极高的营养价值, 富含多糖、蛋白质、氨基酸、维生素、矿物质及丰富的脂肪酸等^[2-4]。作为一种重要的药用真菌, 羊肚菌具有抗肿瘤、抗衰老、抗氧化以及增强人体免疫力等一系列保健功效^[5-11]。然而近年来由于全球气候变化, 导致羊肚菌属物种的栖息地破碎和片段化, 加上消费者对于羊肚菌美食的喜爱, 过渡采挖造成羊肚菌属野生资源急剧减少, 因此, 亟需对羊肚菌属物种资源进行保护。生物类群的遗传多样性分布模式和进化特征, 对于生物资源的保护非常重要。本文从羊肚菌属的遗传多样性、遗传结构和家系关系以及基因组进化等的研究进展进行综述, 以期对羊肚菌属资源的科学保护提供重要依据。

1 羊肚菌属的遗传多样性

遗传多样性是生物多样性的基础和重要组成部分, 关系到一个物种或类群的进化潜力和未来命运。一般来说, 遗传多样性高的物种或群体, 更能抵御未来环境变化或病虫害的侵袭, 具有更强的适应能力。近年来, 大量分子标记技术开发被应用于羊肚菌属类群的多样性水平研究。Du 等^[12]基于梯棱羊肚菌 *M. importuna* M. Kuo, O'Donnell & T. J. Volk 的基因组序列, 首次开发该物种的基因组微卫星分子标记, 发现梯棱羊肚菌基因组中共含有 12 902 个简单重复序列 (simple sequence repeat, SSR), 其中单核苷酸重复 (66.2%) 是最常见的基序。随后他们利用其中 22 个多态性的 SSRs 标记对梯棱羊肚菌及其近缘种进行多样性分析, 在梯棱羊肚菌、六妹羊肚菌 *M. sextelata* M. Kuo、七妹羊肚菌 *M. eximia* Boud.、头丝羊肚菌 *M. exuberans* Clowez, Hugh Sm. & S. Sm.、*Mel-13* 和 *Mel-21* 等羊肚菌近缘物种中检测到了 15~20 个多态性位点, 进化分析推测羊肚菌属内发生的种间杂交事件导致了该类群具有较高水平的遗传多样性。赵永昌等^[13]运用随机扩增多态性 DNA (random amplified polymorphic DNA, RAPD) 标记技术对分布于我国滇西北地区的 3 种羊肚菌群体样本进行分析, 共产生了 243 个位点的多态性变异。陈立佼等^[14]利用扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP) 分子标记技术对 49 个单孢栽培的尖顶羊肚菌进行遗传多样性研究, 发现该物种单孢之间具有很高的遗传多态性。曹君等^[15]应用简单重复序列区间 (inter-simple

sequence repeat, ISSR) 标记技术分析了中国辽宁地区 15 株栽培羊肚菌和 14 株野生羊肚菌样品的遗传多样性, 发现野生羊肚菌品种与栽培品种具有明显的遗传差异性。武冬梅^[16]进一步运用 ISSR 分子标记技术对我国新疆地区 25 个野生羊肚菌自然群体展开多样性研究, 发现群体间遗传变异存在显著差异, 遗传多样性较高的群体大多生长于环境条件良好的地区。

近年来, 基于 Sanger 测序技术的分子生物学技术也运用到了羊肚菌类群多样性的检测中。Du 等^[17]基于基因间隔序列 (intergenic transcribed spacer, ITS) 片段对 2 个亲缘关系较密切的同域分布羊肚菌进行群体间多样性研究, 发现三地羊肚菌 *M. eohespera* Beug, Voitk & O'Donnell 比 *Mel-13* 具有更高水平的遗传变异, 推测 2 个物种间普遍存在的克隆繁殖、局部重组和潜在杂交或水平基因转移导致了它们之间差异化的遗传多态性模式。刘伟等^[18]对采自全国 12 个省份的 36 个羊肚菌栽培菌株进行 ITS 序列变异分析, 发现供试菌株梯棱羊肚菌种内的多态性明显高于六妹羊肚菌。Pagliaccia 等^[19]利用单核苷酸多态性-序列特异性扩增区 (single nucleotide polymorphism-sequence characterized amplified regions, SNP-SCAR) 和 AFLP 相结合技术对皱柄羊肚菌 *M. snyderi* M. Kuo & Methven 的单孢进行遗传多样性研究, 发现单孢之间存在重组现象, 从而推测其生殖方式可能为异宗配合。杜习慧^[20]检测了梯棱羊肚菌、六妹羊肚菌和七妹羊肚菌的栽培和野生品种子实体的交配型基因分布差异, 发现构成栽培种和野生种的子实体交配类型截然不同。此外, Du 等^[21]基于交配基因 *MAT1-1-1* 和 *MAT1-2-1* 对梯棱羊肚菌等 14 种黑色羊肚菌进行多样性分析, 发现 2 种基因型的地理分布在自然群体中存在显著差异。

以上这些研究利用早期开发的基于聚合酶链式反应 (polymerase chain reaction, PCR) 技术的分子标记或基于一代 DNA 测序技术对羊肚菌不同类群进行遗传多样性检测, 发现羊肚菌属物种具有较高水平的遗传多样性。然而, 这些研究仅局限于利用某种特定的分子标记或对分布于特定区域的羊肚菌类群进行研究, 不能准确地揭示羊肚菌属物种的真实多样性水平。今后需采用多个不同遗传背景分子标记, 如单亲遗传的线粒体 DNA 标记和双亲遗传的核基因分子标记相结合的方法, 并利用现代群

体遗传学中最新开发的一系列新的数据统计分析方法,如基于 Bayesian 原理的群体结构和变异检测法,对羊肚菌属类群进行准确的遗传多样性研究。

2 羊肚菌属的遗传结构和遗传关系

遗传结构是遗传变异在时间和空间上的演化和分布模式,受到地质气候波动、基因流、隔离扩散及生物繁殖系统因素的影响。一般来说,一个物种或群体的遗传结构越稳定,其适应性越强。近年来,学者对羊肚菌属的遗传结构及其遗传关系进行了研究,推测羊肚菌属的起源和进化历史。Du 等^[17]对同域分布的三地羊肚菌和 *Mel-13* 进行遗传结构分析,发现羊肚菌属内不同物种间的近交繁殖和杂交渐渗,导致了 2 个亲缘关系较近的物种呈现出不同的演化历史和遗传分化模式。武冬梅^[16]对我国新疆地区的野生羊肚菌群体进行了遗传结构研究,发现该物种遗传变异主要存在于群体内;群体间存在一定程度的遗传分化,物种经历了有限的交流或短距离的移动等过程。刘文丛等^[22]利用 ISSR 标记方法对我国滇西北地区 11 个群体 56 个羊肚菌子实体进行了遗传结构分析,发现群体间的遗传分化明显大于群体内。魏巍等^[23]采用 ISSR 分子标记技术,对 16 株野生羊肚菌进行了遗传差异性分析,结果发现,供试羊肚菌菌株能够明显划分为遗传背景上存在差异的 2 组。Dalglish 等^[24]利用 RAPD 技术对相对距离较近的 3 个地点 57 个羊肚菌 *M. esculenta* (L.) Pers 子实体进行研究,发现群体间存在明显的遗传分化,推测可能是同一地点的菌株间比不同地点的菌株间发生了更为频繁的近亲繁殖。

近年来,学者基于 DNA 分子测序技术结合其他分析手段对羊肚菌属类群的进化关系作了大量研究。刘娜等^[25]基于 ITS 序列分析技术结合同工酶测试手段对人工栽培梯棱羊肚菌菌株间的遗传特性和亲缘关系进行研究,同工酶分析发现,供试菌株间存在一定程度的遗传差异;拮抗试验结果显示,待测菌株间的亲缘关系较近,遗传背景差异较小。陈立佼等^[14]分析了单孢尖顶羊肚菌形态与遗传特征的对应趋势,聚类分析将其分为 11 个组群,与形态分组较为一致。杨燕等^[26]对采自我国四川、湖北、陕西的 14 个人工栽培羊肚菌和 4 个野生羊肚菌进行遗传变异特征分析,聚类结果显示,在相似系数为 0.54 时可将其分为 2 大类,菌株间具有明显的遗传差异。Taşkin 等^[27]对土耳其南部和爱琴海地区分布的 247 个羊肚菌标本进行初步筛选,并基于系谱

一致性的多基因系统发育进行物种聚类分析,结果发现,极少数物种聚类于 *Esculenta* 分支,更加适应于北温带环境;而土耳其分布的物种呈现出较高的地方特有性,推测为局地适应所致。

Singh 等^[28]比较分析了 ITS 和 RAPD 标记区分羊肚菌属遗传关系的能力,结果发现,2 种标记在不同地理区域的羊肚菌单孢子种内水平上的分析结果较为一致。Phanpadith 等^[29]采用系谱一致性系统发育识别 (genealogical concordance phylogenetic species recognition, GCPSR) 法对我国秦岭地区分布的 38 个羊肚菌菌丝体无性系进行研究,结果发现供试标本可分为 5 个系统发育分支。Pilz 等^[30]利用 RAPD 技术分析了 251 个羊肚菌样本的遗传结构特征,结果显示北美羊肚菌呈现出独立的 3 大进化分支,并存在较高的支持率。王龙等^[31]对甘肃分布的 16 份野生羊肚菌进行 ITS 序列分析,系统发育树结果表明,供试羊肚菌样品主要归类于黄色羊肚菌支系和黑色羊肚菌支系。O'Donnell 等^[32]以 *LSU*、*EF1-n*、*RPB1*、*RPB2* 基因建立系统发育树,分支分析鉴定了羊肚菌属的 3 个谱系分别为变红羊肚菌、黑色羊肚菌和黄色羊肚菌支系。沈洪等^[33]进一步采用 ITS 序列对 14 个羊肚菌子实体进行聚类分析,发现以钟菌属为外类群,聚类为 3 大支系,并发现黑脉羊肚菌、高羊肚菌和尖顶羊肚菌的序列高度相似。Chai 等^[34]以 17 种羊肚菌的 42 份标本为研究材料,利用 *MAT1-1-1* 和 *MAT1-2-1* 基因建立交配基因系谱,与多位点系统发育树结果比较显示,拓扑结构在黑色羊肚菌分支内高度一致,而在黄色羊肚菌分支内分支顺序和姊妹群关系略有差异。Pildain 等^[35]对南美洲收集的 65 个羊肚菌菌株进行系统发育研究,发现供试羊肚菌样本均属于黑色羊肚菌分支,并由 *M. frustrata* M. Kuo、*M. septimelata* M. Kuo 和阿根廷新系谱种 *Mel-37* 组成。杜习慧等^[1]采集我国各省份的羊肚菌属 900 余份材料,利用 *ITS*、*LSU*、*EF1*、*RPB1*、*RPB2* 等多基因联合分析法,对供试材料进行分子系统学和生物地理学研究,结果发现,羊肚菌属包含 61 个系统发育物种,并由 3 个支系 (黑脉羊肚菌、高羊肚菌和尖顶羊肚菌) 构成,同时推测东亚或中国是羊肚菌属的现代物种多样性中心。

研究表明,羊肚菌属类群具有差异化的变异模式,表现出群体间遗传变异高于群体内的特性。推测物种的繁殖系统,如孢子的传播距离、传播方式及异宗配合可能导致羊肚菌属物种差异化的遗传分

化格局和遗传关系。

3 羊肚菌属的线粒体基因组进化

线粒体是细胞物质氧化和能量供给的场所, 具有独立的遗传系统。线粒体基因组在大部分植物中具有小型基因组、母系遗传、变异率低及进化速率慢等特点。线粒体基因组的长度多态性、高辨识度使其可能成为一种新型的分子标记。研究表明, 线粒体 DNA 作为食用真菌的唯一核外遗传物质, 已成为物种鉴别、起源和进化研究的理想工具^[36-38]。近年来, 在美国国家生物技术信息中心数据库中记录的完整丝状真菌线粒体基因组的数量显著增加, 而对于羊肚菌属物种的线粒体基因组报道甚少, 仅见梯棱羊肚菌和粗柄羊肚菌 *M. crassipes* (Vent.) Pers. 的线粒体基因组序列报道^[39-40]。Liu 等^[39-40]采用基因延伸策略组装和注释梯棱羊肚菌和粗柄羊肚菌的线粒体基因组, 结果发现梯棱羊肚菌和粗柄羊肚菌的线粒体全基因组大小分别为 272 238、531 195 bp, 均具有明显的环状分子特征, 存在大量的重复序列和众多的非开放阅读框 (non-conserved open reading frames, ncORFs)。序列分析进一步发现, 众多的 ncORFs 在梯棱羊肚菌的线粒体基因组中大量表达, 有些 ncORFs 的表达水平甚至超过了大核糖体 RNA 亚基的表达。

研究表明, 梯棱羊肚菌和粗柄羊肚菌的线粒体基因组是目前真菌中发现最大的线粒体基因组, 它们存在大量的 ncORFs、高含量的内含子和高度的内部重复序列等特征^[39-40]。研究表明, 基因间隔区、重复序列、可移动遗传因子及水平基因转移可能导致真菌线粒体基因组大小存在差异^[41]。其中, 基因间隔区序列长度的变化能够改变基因组的大小; 基因组内的重复序列可能发生重组从而对基因组产生影响; 可移动遗传因子包含有内含子大小、数量的变化以及线粒体质粒整合, 使线粒体基因组呈现不同的大小变化; 水平基因转移包含内含子归巢、线粒体质粒整合、核基因与线粒体基因之间遗传物质交换、tRNA 介导^[42]及质粒介导^[43]的水平基因转移等。Liu 等^[39-40]对羊肚菌属不同物种的线粒体基因组进一步分析, 发现它们均存在大量的重复序列, 梯棱羊肚菌的重复序列约为 18%, 而粗柄羊肚菌的重复序列高达 272 544 bp, 约占线粒体基因组的 51.31%。一般来说, 大量重复序列的出现是进化的必然结果, 在进化过程中遗传物质不断进行自我复制, 同时相互之间进行着水平交换、垂直交换, 极

大地扩增和丰富了遗传信息, 从而表现出物种之间的遗传多样性和变异^[44]。

此外, 复制事件在基因组塑造过程中起到重要作用, 可能是创造遗传新性状的基础。Liu 等^[39-40]研究发现, 羊肚菌属线粒体基因组存在大量的内含子, 内含子作为自私遗传因子, 可以随意在基因组中插入和丢失, 造成线粒体基因组大小迥异; 也可能是内含子 ncORFs 编码的逆转录酶和核酸内切酶使线粒体基因扩增, 逆转录酶和核酸内切酶拥有移动基因组和增加拷贝数量的能力, 导致重复序列和基因组大小的不同^[45]。这些事件的发生都有可能促使线粒体基因组的大小差异, 使线粒体基因组呈现多样化。

目前, 对羊肚菌属物种线粒体基因组的研究相对较少。此外, 在真菌线粒体基因组中普遍存在水平基因转移现象^[46], 但在羊肚菌属物种线粒体基因组中, 是否发生过基因间的水平转移, 是否存在核基因与线粒体基因之间遗传物质的交流有待进一步深入分析和研究。

4 羊肚菌属的全基因组进化

基因组测序是一种高通量获取遗传信息的技术手段, 已广泛应用于羊肚菌属物种研究中。Liu 等^[47]对梯棱羊肚菌 M04 菌株中分离到的 2 个具有不同交配类型的单孢子基因组进行了测序和 *De novo* 组装, 结果发现, 2 个单孢子基因组大小分别为 48.98、51.07 Mb, 2 个基因组中 GC 含量的百分比趋于一致 (约 47.3%), 见表 1。Liu 等^[40]同时以粗柄羊肚菌的单孢子为研究对象进行基因组测序研究。基于全基因组构建的系统发育树表明, 黑色羊肚菌 (皱柄羊肚菌、梯棱羊肚菌) 与黄色羊肚菌 (粗柄羊肚菌) 的基因家族均发生了不同程度的扩张和收缩^[40], 扩张的基因与 DNA 代谢有关。

此外, Han 等^[48]首次对六妹羊肚菌进行基因组测序分析, 比较基因组学分析发现, 六妹羊肚菌具有较多的特有基因数, 其中个别特异表达的基因与膀胱癌、甲状腺癌和急性髓系白血病有关, 这些结果为生物学功能的进一步挖掘提供了宝贵的基因组资源。Wingfield 等^[49]利用从中国四川省凉山彝族自治州的森林土壤中分离得到的七妹羊肚菌菌株 MG91 提取 DNA, 并进行基因组测序分析, 功能注释中发现大量的 CAZYme 酶基因存在较高水平的表达。一般认为, CAZYme 酶在降解过程中起着重要作用, 大多数胞壁降解酶被认为具有分解植物多糖如纤维素、半纤维素和果胶的能力, 推测羊肚菌

表 1 羊肚菌属的全基因组进化

Table 1 Genome-wide evolution of *Morchella*

物种	测序菌株	测序方法	基因组大小/Mb	主要结果	文献
梯棱羊肚菌	M04M24、M04M26	Illumina HiSeq、Pacbio	48.98、51.07	2 种单孢子 (M04M24、M04M26) Scaffold N50 分别为 653 797、978 718 bp, 比较基因组分析发现, 不同极性的细胞核在基因组遗传和功能水平上发挥着不同的生理作用, 并且 <i>MAT1-2</i> 和 <i>MAT1-1</i> 交配型基因在基因层面上功能迥异, 2 种单孢子菌株的基因组进化和单拷贝同源基因存在显著差异。不同交配型的单孢菌株代表不同细胞核的进化, 具有不同程度的收缩和扩张, 经历了不同的进化过程	47
粗柄羊肚菌	M10M26	Illumina、Pacbio	56.70	Scaffold N50 为 1 330 510 bp; GC 含量约 47.30%; 40 该物种中转录因子占全基因组的比例较高, 为 5.90%, 单碱基的串联重复最为常见。基因家族发生了不同程度的扩张和收缩	
六妹羊肚菌	NZTD180501373	Illumina、Pacbio	52.93	Scaffold N50 为 1 569 782 bp; GC 含量约 47.37%; 48 共预测 9550 个蛋白编码基因, 具有较高的特有基因数目, 并且个别特异表达的基因与其生物学功能相关	
七妹羊肚菌	MG91	Illumina GAIIX	49.96	Scaffold N50 为 37 765 bp; GC 含量约 46.90%; 49 大量 CAZYme 酶基因存在较高水平的表达, 推测羊肚菌对腐烂植物碎片具有降解的潜力; 七妹羊肚菌中注释的 CAZYme 基因较多, 具有更强的碳水化合物降解能力	

具有对腐烂植物碎片的降解潜力。

然而目前, 对于羊肚菌属物种的全基因组测序主要是羊肚菌分离菌株 (单孢子)、子实体及菌丝的研究, 而且分析大多从基因组的结构特征入手, 包含蛋白质预测和功能注释及基因组比较分析等方面。这些研究成果加深了对羊肚菌基因组基本特征的了解, 今后的研究应从基因组中的功能基因着手, 深入研究基因的功能及其表达调控模式, 为进一步理解羊肚菌的基因及其生物学功能鉴定基础, 同时也为羊肚菌属类群的设计分子育种提供科学依据。

5 结语与展望

本文对羊肚菌属的群体遗传学和基因组进化的研究进展进行了深入综述。群体遗传学研究揭示羊肚菌属具有较高水平的遗传多样性, 不同地理区域的羊肚菌类群具有差异化的变异模式, 表现出群体间遗传变异高于群体内的特性。基因组测序分析发现羊肚菌属类群存在大量的 ncORFs、较多的内

含子和高度的内部重复序列。然而, 关于羊肚菌属群体基因组进化方面的研究, 一些问题仍然没有解决。(1) 需要采集覆盖羊肚菌整个自然地理分布范围的群体样本, 对其进行群体遗传多样性和进化特征的研究; (2) 需要采用多个不同遗传背景分子标记, 如单亲遗传的线粒体 DNA 标记和双亲遗传的核基因分子标记, 对羊肚菌属资源进行准确的遗传变异检测; (3) 要对羊肚菌属物种线粒体与细胞核之间的遗传物质交换、协调作用的遗传机制等问题开展研究; (4) 要利用大规模全基因组测序技术进一步挖掘不同环境下羊肚菌自然群体对环境的适应性进化机制。进一步通过野生羊肚菌和栽培羊肚菌类群间的基因组比较分析, 找到人工驯化的、具有重要经济价值性状的关键基因对其进行功能研究, 以期对羊肚菌属资源的科学保护和新品种培育提供科学参考。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 杜习慧, 赵琪, 杨祝良. 羊肚菌的多样性、演化历史及栽培研究进展 [J]. 菌物学报, 2014, 33(2): 183-197.
- [2] 谢占玲, 谢占青. 羊肚菌研究综述 [J]. 青海大学学报: 自然科学版, 2007, 25(2): 36-40.
- [3] 张勇, 李弘文, 曹晋良, 等. 栽培与野生羊肚菌营养成分及抗氧化性研究 [J]. 食品科技, 2019, 44(1): 103-108.
- [4] 孙巧弟, 张江萍, 谢洋洋, 等. 羊肚菌营养素、功能成分和保健功能研究进展 [J]. 食品科学, 2019, 40(5): 323-328.
- [5] 殷伟伟, 张松, 吴金凤. 尖顶羊肚菌活性提取物降血脂作用的研究 [J]. 菌物学报, 2009, 28(6): 873-877.
- [6] 孙晓明, 张卫明, 吴素玲, 等. 羊肚菌免疫调节作用研究 [J]. 中国野生植物资源, 2001, 20(2): 12-13.
- [7] Huang X, Nie S. The structure of mushroom polysaccharides and their beneficial role in health [J]. *Food Funct*, 2015, 6(10): 3205-3217.
- [8] Liu C, Sun Y H, Mao Q, *et al.* Characteristics and antitumor activity of *Morchella esculenta* polysaccharide extracted by pulsed electric field [J]. *Int J Mol Sci*, 2016, 17(6): 986.
- [9] Dong Y H, Qi Y R, Liu M, *et al.* Antioxidant, anti-hyperlipidemia and hepatic protection of enzyme-assisted *Morehella esculenta* polysaccharide [J]. *Int J Biol Macromol*, 2018, 120: 1490-1499.
- [10] Cai Z N, Li W, Mehmood S, *et al.* Structural characterization, *in vitro* and *in vivo* antioxidant activities of a heteropolysaccharide from the fruiting bodies of *Morchella esculenta* [J]. *Carbohydr Polym*, 2018, 195: 29-38.
- [11] Tietel Z, Masaphy S. True morels (*Morchella*)-nutritional and phytochemical composition, health benefits and flavor: A review [J]. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2018, 58(11): 1888-1901.
- [12] Du X H, Wang H, Sun J, *et al.* Hybridization, characterization and transferability of SSRs in the genus *Morchella* [J]. *Fungal Biol*, 2019, 123(7): 528-538.
- [13] 赵永昌, 柴红梅, 李树红, 等. 云南羊肚菌居群多样性研究 [J]. 西南农业学报, 2008, 21(2): 444-447.
- [14] 陈立佼, 柴红梅, 黄兴奇, 等. 尖顶羊肚菌遗传多样性的 AFLP 分析 [J]. 食用菌学报, 2013, 20(2): 12-19.
- [15] 曹君, 王红, 张敏, 等. 辽宁地区野生和栽培羊肚菌 ITS 序列及 ISSR 多态性分析 [J]. 中国食用菌, 2019, 38(2): 37-41.
- [16] 武冬梅. 新疆野生羊肚菌分子系统学和遗传多样性研究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [17] Du X H, Zhao Q, Xu J, *et al.* High inbreeding, limited recombination and divergent evolutionary patterns between two sympatric morel species in China [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 22434.
- [18] 刘伟, 兰阿峰, 张倩倩, 等. 羊肚菌栽培菌株遗传多样性分析及种特异性 RAPD-SCAR 标记开发 [J]. 菌物学报, 2018, 37(12): 1650-1660.
- [19] Pagliaccia D, Douhan G W, Douhan L, *et al.* Development of molecular markers and preliminary investigation of the population structure and mating system in one lineage of black morel (*Morchella elata*) in the Pacific Northwestern USA [J]. *Mycologia*, 2011, 103(5): 969-982.
- [20] 杜习慧. 黑色羊肚菌支系的物种资源、生殖模式和遗传多样性研究进展 [J]. 菌物研究, 2019, 17(4): 240-251.
- [21] Du X H, Zhao Q, Xia E H, *et al.* Mixed-reproductive strategies, competitive mating-type distribution and life cycle of fourteen black morel species [J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 1493.
- [22] 刘文丛, 张建博, 桂明英, 等. 滇西北地区 5 种羊肚菌遗传多样性的 ISSR 分析 [J]. 中国食用菌, 2011, 30(4): 38-42.
- [23] 魏巍, 余梦瑶, 许晓燕, 等. 不同羊肚菌菌株的遗传差异性与胃黏膜保护作用的比较研究 [J]. 食品科学, 2014, 35(7): 160-163.
- [24] Dalglish H J, Jacobson K M. A first assessment of genetic variation among *Morchella esculenta* (morel) populations [J]. *J Hered*, 2005, 96(4): 396-403.
- [25] 刘娜, 张敏, 吕立涛, 等. 梯棱羊肚菌栽培菌株遗传多样性分析 [J]. 北方园艺, 2018(12): 146-150.
- [26] 杨燕, 田鸿, 张小平, 等. 基于 ITS 和 ISSR 的羊肚菌种质资源遗传多样性分析 [J]. 西南农业学报, 2018, 31(10): 2004-2009.
- [27] Taşkın H, Büyükalaca S, Doğan H H, *et al.* A multigene molecular phylogenetic assessment of true morels (*Morchella*) in Turkey [J]. *Fungal Genet Biol*, 2010, 47(8): 672-682.
- [28] Singh S K, Kamal S, Tiwari M, *et al.* Arbitrary primer based RAPD: A useful genetic marker for species identification in morels [J]. *J Plant Biochem Biotechnol*, 2004, 13(1): 7-12.
- [29] Phanpadith P, Yu Z, Li T. High diversity of *Morchella* and a novel lineage of the *Esculenta* clade from the north Qinling Mountains revealed by GCPSR-based study [J]. *Sci Rep*, 2019, 9(1): 19856.
- [30] Pilz D, Weber N S, Carol Carter M, *et al.* Productivity and diversity of morel mushrooms in healthy, burned, and insect-damaged forests of northeastern Oregon [J]. *For Ecol Manag*, 2004, 198(1/2/3): 367-386.
- [31] 王龙, 秦鹏, 王生荣, 等. 甘肃甘南野生羊肚菌 rDNA

- 的 ITS 序列分析 [J]. 草原与草坪, 2014, 34(6): 41-44.
- [32] O'Donnell K, Rooney A P, Mills G L, *et al.* Phylogeny and historical biogeography of true morels (*Morchella*) reveals an early Cretaceous origin and high continental endemism and provincialism in the Holarctic [J]. *Fungal Genet Biol*, 2011, 48(3): 252-265.
- [33] 沈洪, 陈明杰, 赵永昌, 等. 云南羊肚菌 rDNA 的 ITS 序列与亲缘关系分析 [J]. 食用菌学报, 2007, 14(2): 15-18.
- [34] Chai H, Chen W, Zhang X, *et al.* Structural variation and phylogenetic analysis of the mating-type locus in the genus *Morchella* [J]. *Mycologia*, 2019, 111(4): 551-562.
- [35] Pildain M B, Visnovsky S B, Barroetaveña C. Phylogenetic diversity of true morels (*Morchella*), the main edible non-timber product from native Patagonian forests of Argentina [J]. *Fungal Biol*, 2014, 118(9/10): 755-763.
- [36] 熊庆, 刘作易, 喻子牛. 线粒体 DNA 的研究与应用 [J]. 西南农业学报, 2002, 15(3): 111-115.
- [37] 张顺萍. 草菇线粒体基因组组装拼接与多态性研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
- [38] 陆佳妮, 赵志礼, 倪梁红, 等. 线粒体基因在药用植物 DNA 分子鉴定中的应用 [J]. 中草药, 2016, 47(10): 1791-1796.
- [39] Liu W, Cai Y L, Zhang Q Q, *et al.* The mitochondrial genome of *Morchella importuna* (272.2 kb) is the largest among fungi and contains numerous introns, mitochondrial non-conserved open reading frames and repetitive sequences [J]. *Int J Biol Macromol*, 2020, 143: 373-381.
- [40] Liu W, Cai Y L, Zhang Q Q, *et al.* Subchromosome-scale nuclear and complete mitochondrial genome characteristics of *Morchella crassipes* [J]. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(2): 483.
- [41] 杨丹, 米飞, 董建勇, 等. 真菌线粒体基因组大小变化 [J]. 安徽农业科学, 2016, 44(1): 36-39.
- [42] Al-Reedy R M, Malireddy R, Dillman C B, *et al.* Comparative analysis of *Fusarium* mitochondrial genomes reveals a highly variable region that encodes an exceptionally large open reading frame [J]. *Fungal Genet Biol*, 2012, 49(1): 2-14.
- [43] Férandon C, Xu J, Barroso G. The 135 kbp mitochondrial genome of *Agaricus bisporus* is the largest known eukaryotic reservoir of group I introns and plasmid-related sequences [J]. *Fungal Genet Biol*, 2013, 55: 85-91.
- [44] 艾对元. 基因组中重复序列的意义 [J]. 生命的化学, 2008, 28(3): 343-345.
- [45] Li Y, Hu X D, Yang R H, *et al.* Complete mitochondrial genome of the medicinal fungus *Ophiocordyceps sinensis* [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 13892.
- [46] Wang Y, Zeng F Y, Hon C C, *et al.* The mitochondrial genome of the Basidiomycete fungus *Pleurotus ostreatus* (oyster mushroom) [J]. *FEMS Microbiol Lett*, 2008, 280(1): 34-41.
- [47] Liu W, Chen L F, Cai Y L, *et al.* Opposite polarity monospore genome de novo sequencing and comparative analysis reveal the possible heterothallic life cycle of *Morchella importuna* [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(9): 2525.
- [48] Han M, Wang Q S, Baiyintala W, *et al.* The whole-genome sequence analysis of *Morchella sextelata* [J]. *Sci Rep*, 2019, 9(1): 15376.
- [49] Wingfield B D, Bills G F, Dong Y, *et al.* Draft genome sequence of *Annulohypoxylon stygium*, *Aspergillus mulundensis*, *Berkeleyomyces basicola* (syn. *Thielaviopsis basicola*), *Ceratocystis smalleyi*, two *Cercospora beticola* strains, *Coleophoma cylindrospora*, *Fusarium fracticaudum*, *Phialophora* cf. *hyalina*, and *Morchella septimelata* [J]. *IMA Fungus*, 2018, 9(1): 199-223.

[责任编辑 崔艳丽]