

研究报告



不同碳源条件下广叶绣球菌转录组分析

肖冬来 马璐 杨驰 林衍铨*

福建省农业科学院食用菌研究所 福建 福州 350014

摘要:【背景】广叶绣球菌(*Sparassis latifolia*)是一种名贵的食用菌,其木质纤维素降解的分子机制尚不明确。【目的】了解广叶绣球菌在不同碳源条件下木质纤维素降解相关基因表达动态。【方法】通过转录组测序技术对分别以葡萄糖、纤维素+木质素、纤维素及松木屑为碳源的广叶绣球菌基因表达谱进行分析。以葡萄糖为碳源的样本为对照,分别对不同碳源下广叶绣球菌显著差异表达的基因进行功能分析。【结果】Gene ontology (Go)富集分析表明,以葡萄糖为碳源的样本为对照,差异表达基因主要富集在碳水化合物利用的过程,如多糖催化过程、碳水化合物催化过程、碳水化合物代谢过程及多糖代谢过程等。碳水化合物活性酶(Carbohydrate-active enzymes, CAZymes)功能注释表明,碳源种类主要影响了半纤维素和纤维素降解相关糖苷水解酶家族基因的表达,其中涉及半纤维素降解的相关酶基因上调幅度最大。同时,在纤维素+木质素、松木屑为碳源的处理组中一些转录因子基因上调表达显著。【结论】不同碳源显著影响了广叶绣球菌基因表达谱,这种对碳源的适应也可能反映了广叶绣球菌攻击植物细胞壁的机制,研究结果为深入了解广叶绣球菌木质纤维素降解的分子机理和相关功能基因提供了一些参考。

关键词: 广叶绣球菌, 转录组, 基因表达, 碳源

Transcriptome analysis of *Sparassis latifolia* cultivated with different carbon sources

XIAO Dong-Lai MA Lu YANG Chi LIN Yan-Quan*

The Institute of Edible Fungi, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou, Fujian 350014, China

Abstract: [Background] *Sparassis latifolia* is a valuable edible fungi. However, lignocellulose degradation mechanism is poorly understood. [Objective] To understand expression profiles of lignocellulose degradation associated genes cultivated with different carbon sources. [Methods] Based on RNA sequencing, we obtained the whole-genome expression profiles when the mycelia of *S. latifolia* were cultured with glucose, cellulose, cellulose/lignin and pine sawdust as the carbon source respectively. Using glucose sample as control, functional analysis of differentially expressed genes was carried out. [Results] Gene ontology enrichment analysis showed that, differently expressed genes which compared to glucose as the sole carbon source were mainly involved in polysaccharide catabolic process, carbohydrate catabolic process, polysaccharide metabolic process and carbohydrate metabolic process. Carbohydrate-active

Foundation items: Natural Science Foundation of Fujian Province (2016J01133); Technology Innovation Team of Fujian Academy of Agricultural Sciences (STIT2017-1-6)

*Corresponding author: E-mail: lyq-406@163.com

Received: 15-08-2018; Accepted: 25-10-2018; Published online: 08-11-2018

基金项目: 福建省自然科学基金(2016J01133); 福建省农业科学院科技创新团队(STIT2017-1-6)

*通信作者: E-mail: lyq-406@163.com

收稿日期: 2018-08-15; 接受日期: 2018-10-25; 网络首发日期: 2018-11-08

enzymes annotation showed that, transcript levels of genes encoding glycoside hydrolases, thought to be important for hydrolytic cleavage of hemicelluloses and cellulose were mainly influenced by the species of carbon source, and in which genes involved in hemicellulose degradation were mostly up-regulated. Several transcription factor genes up-regulated significantly when the carbon source was cellulose/lignin or pine sawdust respectively. **[Conclusion]** *S. latifolia* gene expression pattern is influenced substantially by the species of carbon source. Such adaptations to the carbon source may also reflect fundamental mechanisms by which *S. latifolia* attack plant cell walls. Our findings provide important information in exploring the potential genes responsible for lignocellulose degradation.

Keywords: *Sparassis latifolia*, Transcriptome, Gene expression, Carbon source

木质纤维素包括木质素、纤维素和半纤维素。白腐菌可通过其分泌的酶破坏植物细胞壁,从而完全降解木质纤维素,使其分解为小分子糖类。褐腐菌则与白腐菌不同,其仅能利用半纤维素和纤维素,而不能降解木质素。纤维素和半纤维素降解的酶属于碳水化合物活性酶(Carbohydrate-active enzymes, CAZymes), CAZymes 可根据氨基酸序列特征及催化机制的不同,可以分为四个功能类别:糖苷水解酶(Glycoside hydrolases, GHs)、糖基转移酶(Glycosyltransferases, GTs)、多糖裂解酶(Polysaccharide lyases, PLs)和碳水化合物酯酶(Carbohydrate esterases, CEs)^[1]。某些纤维素和半纤维素酶中的非催化活性结构域还包含碳水化合物结合模块(Carbohydrate-binding modules, CBMs),能够促进酶与底物的结合,提高酶的效率^[2]。

纤维素酶系主要包括内切葡聚糖酶(Endoglucanase)、外切葡聚糖酶(Exoglucanase)和葡萄糖苷酶(Glucosidase)。基因组测序技术的发展使得在全基因组水平研究真菌木质纤维素利用的过程成为可能。通过比较基因组学研究表明褐腐菌不含有攻击结晶纤维素的糖苷水解酶家族 GH6、GH7^[3]。不同碳源可以诱导不同木质纤维素降解酶基因的表达^[4],表明碳源是影响真菌降解木质纤维素关键酶表达及活性的重要因素。

广叶绣球菌(*Sparassis latifolia*)属于多孔菌目、绣球菌科,是木腐真菌中的褐腐菌。绵腐卧孔菌(*Postia placenta*)是研究褐腐菌木质纤维素降解的模式真菌,其在多种不同的碳源诱导下,共同上调的木质纤维素降解相关基因包括 GH1、GH3、GH5、

GH12、GH10、GH27、GH31、GH35、GH47 等糖苷水解酶家族,同时,芬顿反应相关基因和细胞色素 P450 也参与了细胞壁组分的解聚和芳香族化合物的代谢^[5]。目前,广叶绣球菌木质纤维素降解机制的研究还未见报道。本实验通过转录组测序技术对分别以葡萄糖、纤维素+木质素、纤维素及松木屑为碳源的广叶绣球菌转录组进行分析,开展广叶绣球菌木质纤维素降解关键酶系的研究,为深入了解其木质纤维素降解的分子机理和相关功能基因奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 菌株

广叶绣球菌“闽绣 1 号”由福建省农业科学院食用菌研究所保藏。

1.1.2 培养基

PDA 斜面培养基(g/L): 马铃薯 200.0, 葡萄糖 20.0, 琼脂 20.0, pH 自然。基础液体培养基(g/L): 葡萄糖 20.0, 蛋白胨 2.0, pH 自然。3 种诱导培养基则是将基础培养基中的葡萄糖分别替换为纤维素 20.0 g/L、松木屑 20.0 g/L(松木屑干燥、粉碎后过 1 mm 筛网)及同时添加纤维素 20.0 g/L 和木质素 1.0 g/L。

1.1.3 主要试剂和仪器

纤维素和木质素, Sigma 公司; Trizol total RNA extraction kit, Invitrogen 公司; Illumina TruSeq™ RNA Sample Prep Kit, Illumina 公司; RNA Nano 6000 Assay Kit, Agilent 公司; 其余化学试剂均为分析纯, 生工生物工程(上海)股份有限公司。超离心粉碎仪, Retsch 公司; 分光光度计, 北京凯奥科技发展有限公司; 2100 Bioanalyzer, Agilent 公司。

1.2 方法

1.2.1 样品处理

将保藏的绣球菌经 PDA 斜面培养基活化后, 分别接种于含 100 mL 基础液体培养基的三角瓶中, 25 °C、150 r/min 黑暗培养 25 d。分别收集菌丝体, 无菌水洗滌 3 次后分别转入含纤维素、松木屑、同时添加纤维素和木质素的诱导培养基及用于对照试验的基础液体培养基。25 °C 黑暗静置培养 4 d 后收集菌丝体, 液氮速冻后利用干冰运输至安诺优达基因科技(北京)有限公司利用 Illumina 平台进行测序, 测序策略为 PE150。以葡萄糖为碳源的对照样品及以纤维素、松木屑、纤维素+木质素为碳源的诱导样品分别编号为: Glucose、Cellulose、Pine sawdust 和 Cellulose/lignin。

1.2.2 转录组测序数据处理

测序得到的原始数据(Raw reads)会含有测序接头序列以及低质量序列, 通过去除接头污染的 Reads、低质量的 Reads 以及含 N 比例大于 5% 的 Reads 后得到高质量的 Clean reads。采用 TopHat V2.0.12 软件^[6], 选用默认参数将 Clean reads 比对到广叶绣球菌基因组和基因序列(<https://genome.jgi.doe.gov/Spalat1/Spalat1.home.html>)。

1.2.3 表达量分析及差异基因筛选

基因表达水平利用 FPKM (Fragments per kilobase of exon per million fragments mapped)^[7]方法计算。以基础液体培养基培养的样品为对照, 采用 DESeq^[8]进行基因差异表达分析, 比较处理组与对照组, 并选取 $|\log_2 \text{Ratio}| \geq 1$ 且 $Q\text{-value} \leq 0.05$ 的基因作为差异表达基因, 计算出上下调基因数量。

1.2.4 GO 功能分析

将筛选获得的差异基因利用 BLAST2GO 进行 GO 功能注释, 得到差异基因对应的 GO 条目。利用在线软件 WEGO (<http://wego.genomics.org.cn>)^[9]将差异基因的 GO 功能进行分类。根据每个 GO 条目的基因数, 应用超几何检验, 找出与整个基因组相比差异基因显著富集的 GO 条目。

1.2.5 碳水化合物活性酶和转录因子注释

利用在线注释工具 dbCAN2^[10]对差异表达基因

进行碳水化合物活性酶功能注释(默认参数)。转录因子注释按 Todd 等^[11]的方法进行。

2 结果与分析

2.1 差异基因的筛选

以葡萄糖为单一碳源的菌丝为对照, 纤维素作为碳源的处理组可获得差异基因 529 个, 其中上调基因 402 个, 下调基因 127 个; 纤维素加木质素作为碳源的处理组可获得差异基因 1 336 个, 其中上调基因 1 153 个, 下调基因 183 个; 松木屑作为碳源的处理组可获得差异基因 1 345 个, 其中上调基因 974 个, 下调基因 371 个(图 1、2)。3 个处理组共有的差异基因数为 242 个, 其中共同上调有 209 个, 共同下调的有 5 个, 其余 28 个基因变化规律不一致。

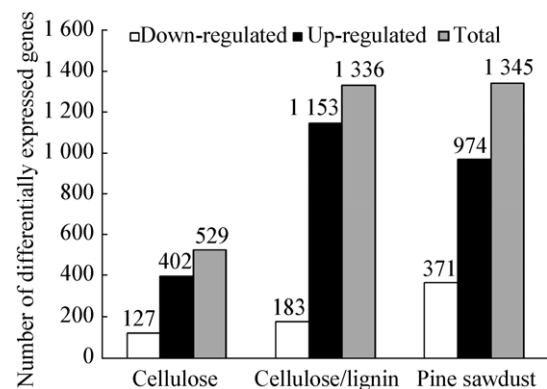


图 1 差异基因统计图

Figure 1 Statistical diagram of differentially expressed genes

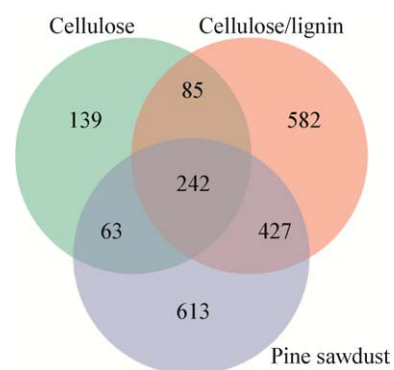


图 2 差异基因韦恩图

Figure 2 Venn diagram of differentially expressed genes

2.2 差异基因的 GO 注释

对获得的差异基因进行 GO 注释分析, 结果显示(图 3, 以松木屑样本为例): 在分别以纤维素、纤维素/木质素、松木屑为碳源的情况下, 相对于以葡萄糖为单一碳源的对照, 差异基因属于生物过程(Biological process)分类的主要为代谢过程(Metabolic process)、细胞过程(Cellular process)和单组织过程(Single-organism process); 属于细胞组分(Cellular component)分类的主要为细胞组分(Cell part)、细胞器(Organelle)和细胞器组分(Organelle part); 属于分子功能(Molecular function)分类的主要为催化(Catalytic)、结合(Binding)和转运子(Transporter)。通过差异基因 GO 功能显著性富集分析可确定差异基因参与的主要生物学功能。本实验中 3 个不同碳源诱导样品通过富集分析可以看出, 差异基因在生物过程分类中主要富集在碳水化合物利用的过程(图 4), 如多糖催化过程(Polysaccharide

catabolic process)、碳水化合物催化过程(Carbohydrate catabolic process)、碳水化合物代谢过程(Carbohydrate metabolic process)及多糖代谢过程(Polysaccharide metabolic process)等。在分子功能分类中, 富集的基因参与的功能主要为水解酶活性(Hydrolase activity)和甘露糖苷酶活性(Mannosidase activity)等。三者共有差异基因 GO 富集分析结果表明, 差异基因主要富集的生物学过程和分子功能分别为碳水化合物代谢过程和水解酶活性。

2.3 碳水化合物活性酶相关基因分析

通过在线软件 dbCAN2 meta server 对差异基因进行碳水化合物活性酶功能注释。在纤维素为碳源的处理中, 差异表达显著的碳水化合物活性酶基因共有 25 个(上调基因 23 个, 下调基因 2 个; 其中 13 个基因含有信号肽), 包含 21 个糖苷水解酶、2 个糖基转移酶和 2 个碳水化合物酯酶; 在纤维素和木质素为碳源的处理中, 差异表达显著的碳水化合物活

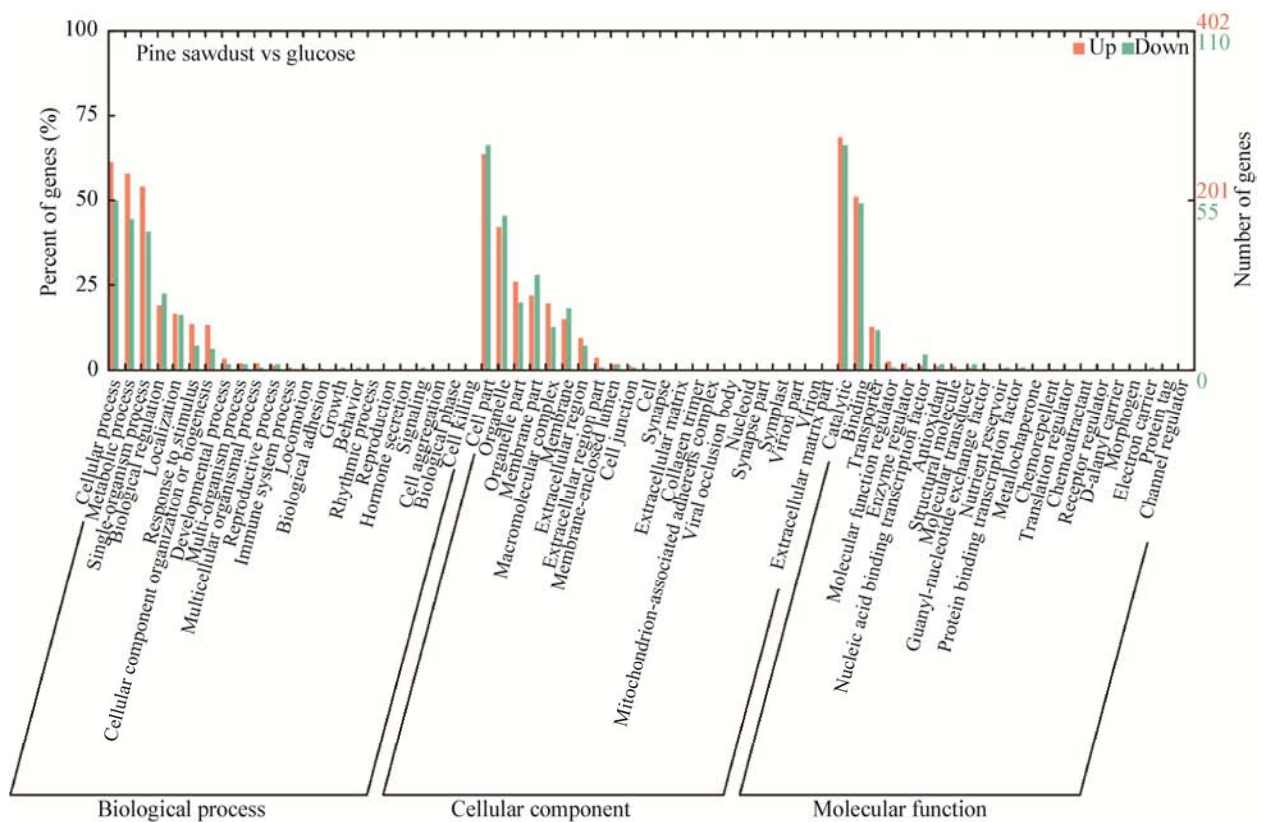


图 3 差异表达基因 GO 注释分类图(松木屑)

Figure 3 GO annotation classification diagram of differentially expressed genes (Pine sawdust)

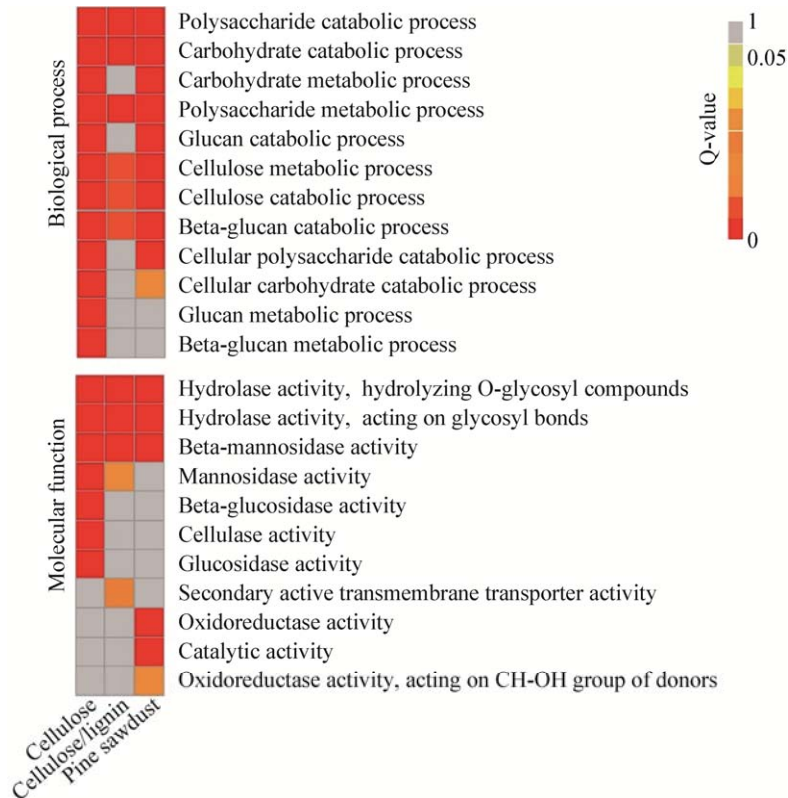


图 4 GO 富集条目 Q 值分布图

Figure 4 Q -value distribution diagram of GO enrichment items

性酶基因共有 40 个(上调基因 36 个, 下调基因 4 个; 其中 19 个基因含有信号肽), 包含 28 个糖苷水解酶、8 个糖基转移酶和 4 个碳水化合物酯酶; 在松木屑为碳源的处理中, 差异表达显著的碳水化合物活性酶基因共有 47 个(上调基因 43 个, 下调基因 4 个; 其中 22 个基因含有信号肽), 包含 35 个糖苷水解酶、7 个糖基转移酶和 5 个碳水化合物酯酶(图 5)。从差异基因数量上可以看出, 随着所利用碳源复杂程度的增加, 碳水化合物活性酶基因的表达受诱导表达的数量也在增加, 更多的基因参与了复杂碳源的利用过程。根据各样品组中差异表达的碳水化合物活性酶基因表达量(FPKM 值)构建热图并进行聚类分析, 从图 6 聚类分析中可以看出, A 和 B 分支基因表达量丰度在 3 个处理组中较高, 其中差异基因在任一组中上调超过 4 倍的有 15 个(表 1)。从表 1 中可以看出涉及半纤维素降解的相关基因上调幅度最大, 如内切 1,4- β -甘露糖苷酶(Endo-1,4- β -

mannosidase)、 α -半乳糖苷酶(α -galactosidase)等。同时纤维素降解相关的内切 β -1,4-葡聚糖酶(Endo- β -1,4-glucanase)、 β -葡萄糖苷酶(β -glucosidase)在 3 个诱导处理组中也表现了上调。

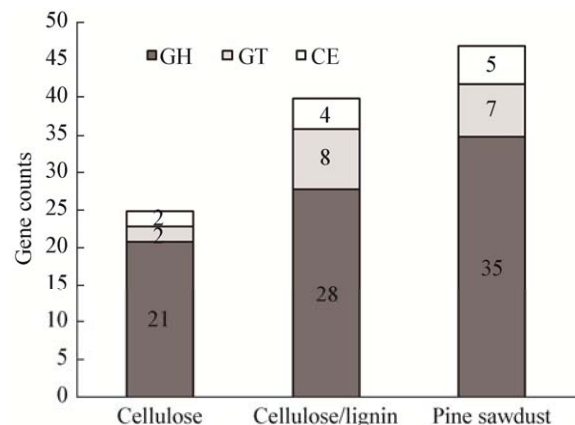


图 5 差异显著碳水化合物活性酶基因统计图

Figure 5 Statistical diagram of differentially expressed CAZyme genes

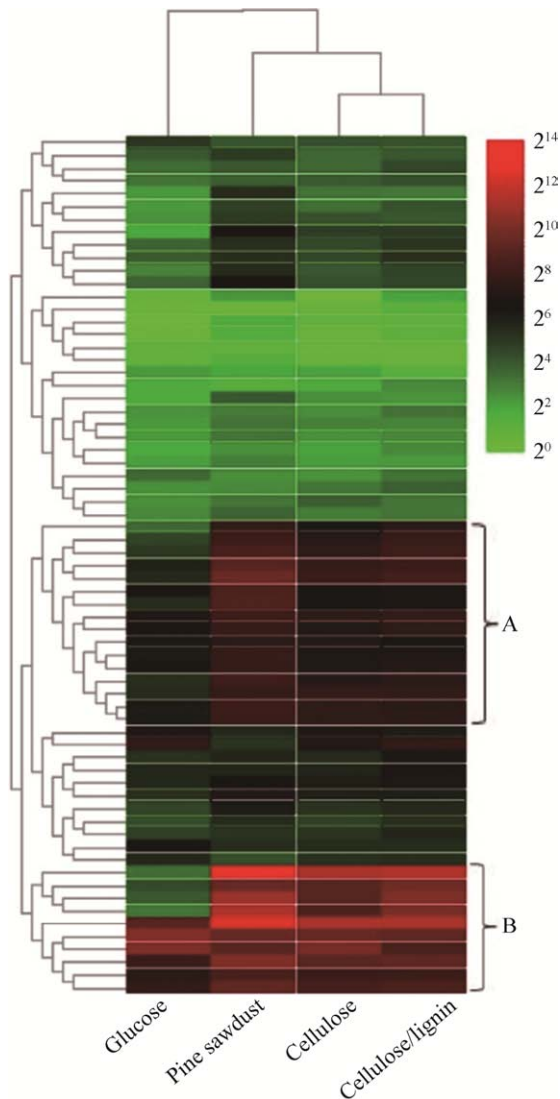


图 6 差异显著碳水化合物活性酶基因表达量聚类热图
Figure 6 Heat map showing clustering of differentially expressed CAZyme genes with transcript accumulation

2.4 转录因子相关基因分析

在以纤维素加木质素、松木屑为碳源的培养条件下, 分别有 9 和 10 个转录因子相对于以葡萄糖为碳源时表达量显著上调。而以纤维素为碳源的条件仅下仅有 1 个转录因子表达量表现为上调, 该基因 (Spalat1|45187) 在 3 个处理组中均表现为上调。以基因表达量 (FPKM 值) 构建热图并进行聚类分析 (图 7), 从图 7 中可以看出, 3 个不同碳源诱导组中上调表达的转录因子主要为 Zn(2)-C6 和 Homeobox 类型。其中 Homeobox 型转录因子 (Spalat1|186697) 上调

幅度最大, 在纤维素加木质素、松木屑为碳源的诱导组中分别上调 5.0 和 10.1 倍。

3 讨论

本研究结果表明碳源的复杂程度直接影响着广叶绣球菌的基因表达谱, 碳源越复杂所获得差异基因数量越多。碳水化合物活性酶基因中半纤维素降解相关的基因变化最明显, 其中与甘露聚糖代谢内切 1,4- β -甘露糖苷酶在木屑诱导下, 上调达 737 倍, 远高于纤维素代谢的关键酶内切 β -1,4-葡聚糖酶 (上调 18.2 倍)。同时半乳糖和木葡聚糖代谢的相关的 α -半乳糖苷酶和木葡聚糖特异的内切 β -1,4-葡聚糖酶 (Xyloglucan-specific endo- β -1,4-glucanase) 在木屑诱导下上调幅度也较大。褐腐菌茯苓 (*Wolfiporia cocos*) 在以松树木屑为碳源时, 相对于以葡萄糖为单一碳源也可诱导半纤维素代谢相关的基因显著上调^[12]。褐腐菌半纤维素代谢相关基因在种类和数量上均少于白腐菌^[13], 相关基因的显著上调暗示其在褐腐菌木质纤维素降解过程中的重要作用^[14]。绣球菌的这种基因诱导表达模式可能与绣球菌在利用松木屑时首先利用纤维素, 以及松木半纤维素的主要单糖组分为甘露糖和木聚糖有关^[15]。另外, 某些基因在分别以葡萄糖、纤维素、纤维素/木质素和松木屑为碳源时基因表达量均很高, 但组间差异未达到上、下调大于 2 倍 (Q -value \leq 0.05) 的差异基因筛选标准, 这类基因在绣球菌基质利用过程中同样可能发挥着重要作用^[16]。例如 GH16 家族的基因 (Spalat1|740831) 在分别以葡萄糖、纤维素、纤维素/木质素和松木屑为碳源时的基因表达量 FPKM 值分别为 465、454、370 和 522, 几丁质脱乙酰酶 (Chitin deacetylase) (Spalat1|830233) 在基因表达量 FPKM 值分别为 830、881、959 和 1 191。

本实验中, 3 个 Homeobox 家族的转录因子在纤维素+木质素、松木屑诱导组中均显著上调, 可能参与了木质纤维素降解相关酶的调控过程。关于 Homeobox 家族的转录因子研究较多的主要集中在其调控真菌形态发育方面^[17-18], 在木质纤维素降

表 1 不同碳源条件下 15 个差异显著 CAZyme 基因

Table 1 15 differentially expressed CAZyme genes of *S. latifolia* cultivated with different carbon sources

基因编号 Gene ID	变化倍数 Fold change			CAZyme 分类 CAZyme class	功能注释 Function annotation	EC 编号 EC number
	纤维素 Cellulose	纤维素/木质素 Cellulose/lignin	松木屑 Pine sawdust			
	Spalat1 814297	256.9	289.8			
Spalat1 771993	48.8	124.0	311.9	GH27	Alpha-galactosidase	EC:3.2.1.22
Spalat1 743345	34.2	79.0	131.4	GH1	Beta-glucosidase	EC:3.2.1.21
Spalat1 449309	26.0	42.8	35.5	GH12	Xyloglucan-specific endo-beta-1,4-glucanase	EC:3.2.1.151
Spalat1 814527	7.1	15.5	18.2	GH5	Endo-beta-1,4-glucanase	EC:3.2.1.4
Spalat1 758753	5.3	6.7	16.4	GH2	Beta-mannosidase	EC:3.2.1.25
Spalat1 815356	6.0	8.8	11.7	GH3	Beta-glucosidase	EC:3.2.1.21
Spalat1 177241	6.3	9.9	11.3	GH12	Xyloglucan-specific endo-beta-1,4-glucanase	EC:3.2.1.151
Spalat1 724470	4.7	4.7	10.4	GH3	Beta-glucosidase	EC:3.2.1.21
Spalat1 741529	2.1	2.4	9.9	GH3	Beta-glucosidase	EC:3.2.1.21
Spalat1 826704	3.7	4.1	8.4	GH2	Beta-mannosidase	EC:3.2.1.25
Spalat1 733349	3.4	4.3	7.0	GH2	Beta-mannosidase	EC:3.2.1.25
Spalat1 901357	4.9	4.4	4.9	GH37	Alpha-trehalase	EC:3.2.1.28
Spalat1 391061	2.2	2.4	4.7	CE2	Acetyl xylan esterase	EC:3.1.1.72
Spalat1 520923	1.0	1.1	4.4	GH31	Alpha-glucosidase	EC:3.2.1.20

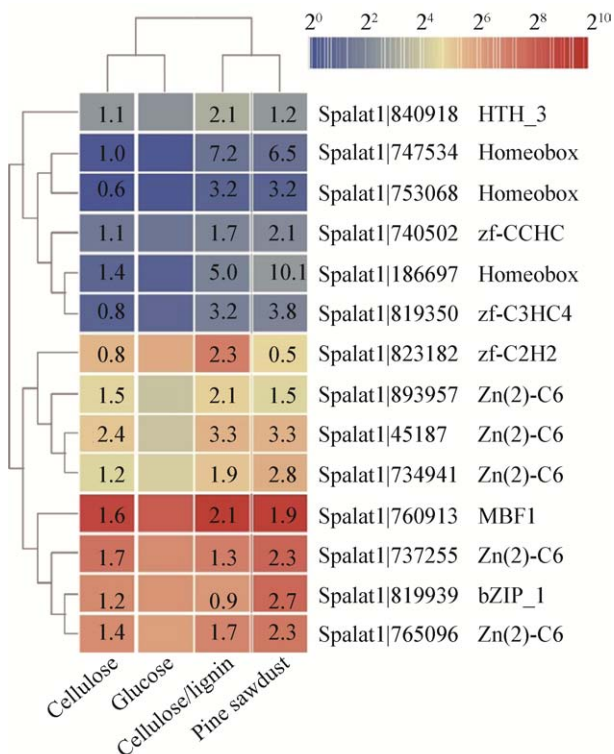


图 7 上调表达转录因子表达量聚类热图

Figure 7 Heat map showing clustering of up-regulated transcription factor genes with transcript accumulation

注: 热图上数字为相对于葡萄糖的变化倍数。

Note: The number on the heat map is the fold change value compared to glucose.

解调控方面的研究较少, 白腐菌黄孢原毛平革菌 (*Phanerochaete chrysosporium*) 在杉木屑中诱导 40 h 和 96 h 后 2 个 Homeobox 家族的转录因子表达量变化显著(上、下调各一个)^[19]。在转录因子中调控木质纤维素酶活性的转录因子主要为 Zn2-C(6) 和 zf-C2H2 类型, 调控着真菌对纤维素、半纤维素、淀粉及果胶利用相关酶基因的表达^[20]。本实验中也检测出数个可能参与木质纤维素降解调控的 Zn2-C(6) 家族转录因子。

本实验通过转录组测序分析了广叶绣球菌在不同碳源诱导下的基因表达差异, 相关碳水化合物活性酶和转录因子基因可能在广叶绣球菌木质纤维素降解及降解调控方面发挥重要作用。本研究为深入了解广叶绣球菌木质纤维素降解的分子机理和相关基因功能提供了一些参考。

REFERENCES

- [1] Lombard V, Golaconda Ramulu H, Drula E, et al. The carbohydrate-active enzymes database (CAZy) in 2013[J]. *Nucleic Acids Research*, 2014, 42(D1): D490-D495
- [2] Black GW, Rixon JE, Clarke JH, et al. Evidence that linker sequences and cellulose-binding domains enhance the activity of hemicellulases against complex substrates[J].

- Biochemical Journal, 1996, 319(2): 515-520
- [3] Floudas D, Binder M, Riley R, et al. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes[J]. *Science*, 2012, 336(6089): 1715-1719
- [4] Rytioja J, Hildén K, Hatakka A, et al. Transcriptional analysis of selected cellulose-acting enzymes encoding genes of the white-rot fungus *Dichomitus squalens* on spruce wood and microcrystalline cellulose[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2014, 72: 91-98
- [5] Kameshwar AKS, Qin WS. Molecular networks of *Postia placenta* involved in degradation of lignocellulosic biomass revealed from metadata analysis of open access gene expression data[J]. *International Journal of Biological Sciences*, 2018, 14(3): 237-252
- [6] Trapnell C, Pachter L, Salzberg SL. TopHat: discovering splice junctions with RNA-Seq[J]. *Bioinformatics*, 2009, 25(9): 1105-1111
- [7] Trapnell C, Williams BA, Pertea G, et al. Transcript assembly and quantification by RNA-Seq reveals unannotated transcripts and isoform switching during cell differentiation[J]. *Nature Biotechnology*, 2010, 28(5): 511-515
- [8] Wang LK, Feng ZX, Wang X, et al. DEGseq: an R package for identifying differentially expressed genes from RNA-seq data[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(1): 136-138
- [9] Ye J, Fang L, Zheng HK, et al. WEGO: a web tool for plotting GO annotations[J]. *Nucleic Acids Research*, 2006, 34(S2): W293-W297
- [10] Yin YB, Mao XZ, Yang JC, et al. dbCAN: a web resource for automated carbohydrate-active enzyme annotation[J]. *Nucleic Acids Research*, 2012, 40(W1): W445-W451
- [11] Todd RB, Zhou MM, Ohm RA, et al. Prevalence of transcription factors in ascomycete and basidiomycete fungi[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 214
- [12] Gaskell J, Blanchette RA, Stewart PE, et al. Transcriptome and secretome analyses of the wood decay fungus *Wolfiporia cocos* support alternative mechanisms of lignocellulose conversion[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2016, 82(13): 3979-3987
- [13] Hori C, Gaskell J, Igarashi K, et al. Genomewide analysis of polysaccharides degrading enzymes in 11 white- and brown-rot Polyporales provides insight into mechanisms of wood decay[J]. *Mycologia*, 2013, 105(6): 1412-1427
- [14] Zhang JW, Presley GN, Hammel KE, et al. Localizing gene regulation reveals a staggered wood decay mechanism for the brown rot fungus *Postia placenta*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(39): 10968-10973
- [15] Li PP, Lei YC, Chen C, et al. Effect of hot water prehydrolysis on the major components of the pine and the hydrolysate[J]. *China Pulp & Paper*, 2012, 31(11): 1-6 (in Chinese)
李萍萍, 雷以超, 陈灿, 等. 热水预水解对松木及其水解液主要化学成分的影响[J]. *中国造纸*, 2012, 31(11): 1-6
- [16] Vanden Wymelenberg A, Gaskell J, Mozuch M, et al. Significant alteration of gene expression in wood decay fungi *Postia placenta* and *Phanerochaete chrysosporium* by plant species[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(13): 4499-4507
- [17] Pelkmans JF, Patil MB, Gehrman T, et al. Transcription factors of *Schizophyllum commune* involved in mushroom formation and modulation of vegetative growth[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 310
- [18] Vonk PJ, Ohm RA. The role of homeodomain transcription factors in fungal development[J]. *Fungal Biology Reviews*, 2018, 32(4): 219-230
- [19] Kameshwar AKS, Qin WS. Analyzing *Phanerochaete chrysosporium* gene expression patterns controlling the molecular fate of lignocellulose degrading enzymes[J]. *Process Biochemistry*, 2018, 64: 51-62
- [20] Benocci T, Aguilar-Pontes MV, Zhou MM, et al. Regulators of plant biomass degradation in ascomycetous fungi[J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2017, 10: 152