

李万昌,王俊伟,彭 陈,等. 真菌质膜  $H^{+}$ -ATPase 的研究进展[J]. 江苏农业科学,2013,41(11):16-19.

# 真菌质膜 $H^{+}$ -ATPase 的研究进展

李万昌<sup>1</sup>, 王俊伟<sup>1,2</sup>, 彭 陈<sup>2</sup>, 郭士伟<sup>2</sup>

(1. 河南师范大学生命科学学院,河南新乡 453007; 2. 江苏省农业科学院粮食作物研究所/江苏省优质水稻工程技术研究中心,江苏南京 210014)

**摘要:**质膜  $H^{+}$ -ATPase 是一种阳离子泵,在真菌中有重要作用,它能在真菌质膜两侧产生质子电化学梯度,使营养物质或阳离子逆化学梯度跨膜运输,环境因子、调节域、蛋白激酶、钙离子信号等多种因素影响其活性。综述了真菌质膜  $H^{+}$ -ATPase 的结构特征、生理功能、作用机制、活性变化及其调节机理等的研究进展,以期对质膜  $H^{+}$ -ATPase 在真菌致病过程中的作用研究提供借鉴。

**关键词:**质膜  $H^{+}$ -ATPase;真菌;功能;活性调节

**中图分类号:** Q343 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2013)11-0016-03

细胞膜上  $H^{+}$ -ATPase 按结构可以分为 3 类:质膜上的 P-ATPase(plasma membrane  $H^{+}$ -ATPase),它是由 ATP 驱动的一类可以被磷酸化的阳离子泵,利用细胞内 ATP 水解生成的能量逆向跨膜转运质子,产生并保持细胞膜两侧  $H^{+}$  的电化学梯度,该电化学梯度为物质跨膜转运提供驱动力,带动一系列次级运输体系转运各种营养物质和离子<sup>[1-2]</sup>;液泡上的 V-ATPase(vacuolar  $H^{+}$ -ATPase),它的主要功能是利用 ATP 水解产生的能量,将质子从胞质泵至液泡内;线粒体上的 F-ATPase,它的主要功能是偶联  $H^{+}$  跨膜转运和 ATP 的合成<sup>[3]</sup>。自从 Hodges 等发现质膜微囊具有膜结合的 ATPase 水解活力和质膜  $H^{+}$ -ATPase 开始<sup>[4]</sup>,人们对质膜  $H^{+}$ -ATPase 进行了大量研究,真菌质膜  $H^{+}$ -ATPase 也有不少报道。本文对真菌质膜  $H^{+}$ -ATPase 的结构特征、生理功能、作用机制、

活性变化及其调节机理等进行了综述。

## 1 P-ATPase 的分类和分布

质膜  $H^{+}$ -ATPase 属 P-ATPase,P-ATPase 包括 5 个亚家族(P1~P5),其中 P2 是最大的亚家族,包括哺乳动物的  $[Ca^{2+}]$ 、 $[Na^{+}, K^{+}]$ 、 $[H^{+}, K^{+}]$ -ATPases 和真菌、植物的  $H^{+}$ -ATPase<sup>[5]</sup>。P-ATPase 在真细菌、古生菌、真核生物中都有分布<sup>[6]</sup>。Thever 等对动物、植物、真菌、单细胞真核生物、纤毛虫 5 个生物类别共 26 个真核生物细胞的 P-ATPase 进行了生物信息学分析,按照其运输离子的不同,将这些 P-ATPases 大致分为 9 个功能特征家族,除家族 6、7 外,烟曲霉等 8 个真菌的 P-ATPases 基因在 9 个功能特征家族中均有分布<sup>[7]</sup>(表 1)。

表 1 8 种真菌 P-ATPases 家族分布<sup>[7]</sup>

真菌名称	P-ATPases 家族成员的基因数量(个)									总计
	家族 1	家族 2	家族 3	家族 4	家族 5	家族 6	家族 7	家族 8	家族 9	
烟曲霉( <i>Aspergillus fumigatus</i> )	2	5	3	0	3	0	0	4	3	20
构巢曲霉( <i>A. nidulans</i> )	0	7	2	0	2	0	0	4	3	18
米曲霉( <i>A. oryzae</i> )	2	6	3	0	4	0	0	4	3	22
新型隐球菌( <i>Cryptococcus neoformans</i> )	0	3	2	0	1	0	0	4	1	11
粗球孢子菌( <i>Coccidioides posadasii</i> )	0	4	1	1	3	0	0	4	3	16
粗糙脉孢菌( <i>Neurospora crassa</i> )	0	4	1	0	3	0	0	5	3	16
酿酒酵母( <i>Saccharomyces cerevisiae</i> )	0	2	2	0	3	0	0	5	2	14
粟酒裂殖酵母( <i>Schizosaccharomyces pombe</i> )	0	2	2	0	1	0	0	5	1	11
总计	4	33	16	1	20	0	0	35	19	128

## 2 真菌质膜 $H^{+}$ -ATPase 的结构、功能和作用机制

真菌质膜  $H^{+}$ -ATPase 和动物细胞的  $[Na^{+}, K^{+}]$ 、 $[H^{+}, K^{+}]$ 、 $[Ca^{2+}]$ -ATPases,高等植物的质膜  $H^{+}$ -ATPase 及一些细菌阳离子转换 ATPases 在结构和功能上极保守<sup>[8]</sup>,其原因可能是在强烈进化压力下,要保持质子泵的高效,必须使酶的每个结构域的功能位点保持在一个精确空间上<sup>[9]</sup>。

### 2.1 真菌质膜 $H^{+}$ -ATPase 的结构

利用电镜技术测定脉孢菌的质膜  $H^{+}$ -ATPase 结构解析分辨率达 8 Å,它由 1 条  $\alpha$  多肽链组成,分子量约 100 ku<sup>[10]</sup>。 $H^{+}$ -ATPase 有 10 个高度保守的跨膜区(M1~M10),其功能结构域主要包括 N 端的磷酸酶域、C 端的 R 域(调节域)、胞质侧 3 个胞质域[P 域(磷酸化域)、N 域(核苷酸结合位点)、A 域(控制 ATP 的水解)]和 1 个比较大的能与三磷酸腺苷结合的亲水性环<sup>[9,11]</sup>。肽链的 N 末端和 C 末端均位于质膜的胞质侧,其中 N 末端在膜内侧构成  $H^{+}$  入口,和 A 域相连,它的功能和重金属 P-ATPase(有 7 个重金属结合基序)N 端功能极为相似,都对有毒的重金属敏感,在其质子通道入口把重金属排出。C 末端调节域是自抑制区域,在 913 位的丝氨酸

收稿日期:2013-03-18  
基金项目:江苏省国际合作项目(编号:BZ2011039)。  
作者简介:李万昌(1974—),男,河南汝州人,博士,教授,研究方向为作物遗传育种。E-mail:li\_wan\_chang@163.com。

残基(Ser913)和914位的苏氨酸残基(Thr914)上各有1个调节位点,这个调节区涉及酶活性的调节,控制着质膜 $H^+$ -ATPase对ATP的水解活性和对 $H^+$ 的转运活性。膜上的质子结合位点是天冬氨酸残基(Asp730)和谷氨酸残基(Glu805),这2个残基在P-ATPase中高度保守,对质子转换起显著作用。质子结合位点(Asp730和Glu805)和P域的磷酸化位点之间的距离大约50Å,这2个位点由M域上的M4、M5连接,P域装备在M5上方,这个域的任何移动都会传送到质子结合位点,改变质子结合位点链的化学环境,引起 $pK_a$ (酸度系数)的变化,导致质子被释放到胞外。跨膜区域M4、M5、M6、M8是阳离子泵的中心,在酵母质膜 $H^+$ -ATPase中,M6残基在酶蛋白稳定和和功能方面有重要作用<sup>[12]</sup>。

## 2.2 真菌质膜 $H^+$ -ATPase 功能

质膜 $H^+$ -ATPase是一种电化学质子泵,其生理功能主要是产生电化学梯度,把细胞质内的 $H^+$ 泵出膜外,驱动一定数量的次级跨膜转运系统,转运一些离子和中性溶质阳离子、阴离子、氨基酸和糖<sup>[13]</sup>。在酵母细胞中 $H^+$ 泵通过建立 $H^+$ 电化学势促进离子和代谢物的吸收<sup>[14]</sup>。另外质膜 $H^+$ -ATPase有助于保持细胞内pH值的调节,维持细胞内pH值的相对稳定,从而保证各种生命活动的正常进行<sup>[15]</sup>。

## 2.3 真菌质膜 $H^+$ -ATPase 的作用机制

质膜 $H^+$ -ATPase的转换单位包括1个中心位点质子接

收/发送器、天冬氨酸残基(Asp684)、1个天冬酰胺残基(Asn106)、1个带正电荷的精氨酸残基(Arg655)和1个充满水的很大的中央腔。Asp684对质子泵转换起着核心的作用,去除它的正电荷会导致泵分子的卸载和质子泵完全不能起作用<sup>[16]</sup>。Arg655在催化过程中影响Asp684的酸度系数,在催化循环中协助质子从Asp684上释放<sup>[11]</sup>。

普遍认为,质膜 $H^+$ -ATPase存在如图1所示的E1、E2两种构象状态,通过构象循环变化实现离子运输。这2种构象对所运输离子的亲和力不同,E1对输出的离子有很高亲和力,E2对输入的离子有很高亲和力。在E1-ATP构象中,质子入口通道直接运送质子到Asp684上,Asp684、Asn106紧密结合形成氢键,在质子入口通道和中央腔结构之间形成栅栏。氢键形成后,Asn106固定到质膜片段M2上,M2直接连到胞质的A域,引起磷酸化作用。磷酸化作用导致膜区域构象的改变,使E1-ATP向E2P(model)变化,中央腔向质子输出通道开放,打断了Asp684和Asn106之间的氢键,导致质子从Asp684上释放出来,转运到细胞外。在出口通道,Arg655向Asp684靠近,刺激质子从Asp684上释放出来,并在这个区域形成正电荷,阻止细胞外质子重新装载到Asp684上。E2P(model)开放状态时间非常短,最大限度使Asp684避免暴露在细胞外,同时,Arg655抵消Asp684上的负电电荷,促进E2-P(model)状态的形成,去磷酸化转换到E2状态<sup>[11]</sup>。

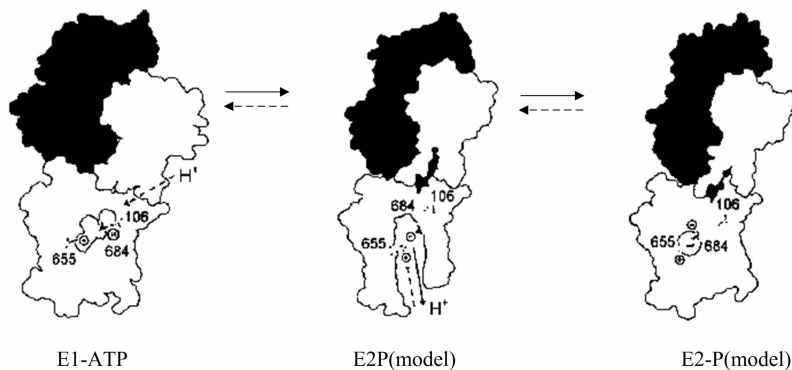


图1 质子转换机制的形象<sup>[11]</sup>

## 3 真菌中质膜 $H^+$ -ATPase 的活性调节

真菌中质膜 $H^+$ -ATPase的活性受诸多内外环境因素的共同调控,如C-末端的调节域、蛋白激酶、钙离子信号以及葡萄糖、pH值、 $Cu^{2+}$ 和 $NH_4^+$ 胁迫等。

### 3.1 不同的外部环境对酶活性的影响

Serrano于1983年发现葡萄糖能够通过糖酵解途径增强酵母质膜 $H^+$ -ATPase的活性,随后有关葡萄糖调节质膜 $H^+$ -ATPase的活性被广泛研究。依赖葡萄糖调节的质膜 $H^+$ -ATPase的活性,与酶C末端磷酸化位点丝氨酸和苏氨酸的磷酸化水平相关<sup>[17]</sup>。在酿酒酵母和裂殖酵母中,葡萄糖作为外部信号,能够识别质膜 $H^+$ -ATPaseC-末端上的丝氨酸Ser-899和苏氨酸Thr-912磷酸化位点并使其磷酸化,从而提高酶的活性<sup>[18-19]</sup>。该过程的动力学特征表现为酶的米氏常数 $K_m$ 减小,最高反应速度 $V_{max}$ 增大,最适pH值向中性方向移动<sup>[17]</sup>。上述磷酸化位点位于调节域R域中,R域通过与酶分子催化部位相互作用,抑制质子进入并降低酶对底物

ATP的亲和力,使质膜 $H^+$ -ATPase的活性下降;葡萄糖可以催化Ser-911和Thr-912的磷酸化从而抑制R域和酶分子催化部位的相互作用,提高质子泵的效率 and ATP水解的耦联,从而提高酶的活性<sup>[20]</sup>。Mason等敲除酵母质膜 $H^+$ -ATPase氨基端的27个残基后发现,尽管该酶的活性不受影响,但它可以强化羧基端的影响,表明氨基端在调节酶活性方面也发挥着作用<sup>[21]</sup>。

但葡萄糖并不是对所有的真菌质膜 $H^+$ -ATPase都具有正调控作用。在构巢曲霉中,葡萄糖不会影响质膜 $H^+$ -ATPase的活性。对酿酒酵母、脉胞菌、构巢曲霉、青霉菌和镰刀菌的质膜 $H^+$ -ATPaseC-端序列进行分析时发现,酿酒酵母中酶活性C-端依赖葡萄糖的2个调节位点与脉胞菌和镰刀菌的2个调节位点具有同源性,但是与构巢曲霉和青霉菌差异较大。这可能是因为构巢曲霉和青霉菌质膜 $H^+$ -ATPase的表达不受葡萄糖影响<sup>[22]</sup>。

此外,Carmelo等发现,pH值对酿酒酵母质膜 $H^+$ -ATPase活性的影响也非常显著。当真菌生长在pH值为6.0的培养基

中时,酶活性最大;当 pH 值为 2.5 ~ 6.0 时,酶活性较大,为 62.8% ~ 83%;当 pH 值 < 2.5 时,酶活性最大只有 30%,此时细胞不能生长<sup>[23]</sup>。Fernandes 等还发现铜胁迫可通过破坏质膜组织从而降低酿酒酵母的质膜  $H^+ - ATPase$  酶活性<sup>[24]</sup>。其他环境胁迫如高浓度乙醇、高温、弱酸、热激和氮胁迫等均可增加真菌质膜  $H^+ - ATPase$  的活性<sup>[20]</sup>。抑制剂如依布硒则对多种真菌的质膜  $H^+ - ATPase$  具有强烈抑制作用<sup>[25]</sup>。

### 3.2 钙离子信号参与酶活性调节

在酿酒酵母中,感应葡萄糖的酶活性调节是一个复杂的信号转导路径,钙作为第二信使参与了这个路径。葡萄糖作为信号分子能够促使 Gpa2p 与磷脂酶 C 复合体的形成,磷脂酶 C 能够水解 PIP2 得到 DAG 和 IP3,而后者是  $Ca^{2+}$  在细胞内的受体,可以增加胞质内的  $Ca^{2+}$  浓度。Snf3p 的 C 末端能够检测到 6 - 磷酸 - 葡萄糖并与之作用,从而影响液泡中  $Ca^{2+} - ATPase$  的活性,调节  $Ca^{2+}$  在胞内的利用情况,从而激活钙依赖性的信号通路,使  $H^+ - ATPase$  活性增强<sup>[26]</sup>。

Bouillet 等最近发现,钙载体和液泡参与了感应葡萄糖的钙信号和质膜  $H^+ - ATPase$  活性调节。感应葡萄糖的钙转换子是一个新的钙载体,对硝苯地平 and 钆敏感,葡萄糖能够激活酿酒酵母细胞中的钙载体释放  $Ca^{2+}$ ,液泡通过  $Ca^{2+} - ATPase$  和  $Ca^{2+}$  通道 (Yvc1) 控制胞内  $Ca^{2+}$  的浓度和质膜  $H^+ - ATPase$  活性位点与葡萄糖的识别。在胞内  $Ca^{2+}$  浓度很低的环境下增加葡萄糖的含量, $Ca^{2+}$  的吸收和液泡  $Ca^{2+}$  通道的活性均受影响<sup>[27]</sup>。

### 3.3 酶基因表达水平调节

真菌质膜  $H^+ - ATPase$  由多基因编码,其中 *pma1*、*pma2* 是 2 个主要编码基因。正常情况下 *pma2* 的表达量比 *pma1* 低很多,但是当细胞受到环境胁迫时,*pma1* 表达被抑制,而 *pma2* 表达量增加,不过仍然低于 *pma1* 的表达量。铜胁迫下的酿酒酵母中 *pma1* 表达受到抑制,酶活性下降,*pma2* 启动子的活性被激活。但即使达到最大值时,*pma1* 启动子的活性仍然比 *pma2* 的表达水平高几百倍<sup>[24]</sup>。酵母菌质膜  $H^+ - ATPase$  的表达对酸胁迫敏感,在 pH 值为 2.5 时,*pma1* 的 mRNA 水平与其生长在最适 pH 值 (pH 值为 5) 相比减少了 50%,酶活性下降<sup>[28]</sup>。

## 4 前景展望

质膜  $H^+ - ATPase$  是真菌质膜上转运质子的重要功能蛋白,目前对真菌质膜  $H^+ - ATPase$  的研究主要集中在结构、功能及活性调节方面;但是质膜  $H^+ - ATPase$  是大的基因家族,对质膜  $H^+ - ATPase$  新基因的发现、克隆及功能研究等方面还尚显不足。生物信息学的发展为认识质膜  $H^+ - ATPase$  提供了方便,结合分子生物学技术可很方便地从真菌中克隆质膜  $H^+ - ATPase$  同源基因,并通过基因沉默、基因敲除等技术研究这些基因的具体功能,从而揭示其对真菌致病性的影响,为更深入认识真菌对寄主植物的致病机理提供理论基础。

稻瘟菌所导致的稻瘟病是水稻生产上的一种主要真菌病害。利用生物信息学方法,在稻瘟菌中预测到了 23 个质膜  $H^+ - ATPase$  成员<sup>[28]</sup>,并对部分基因进行了详细的功能研究,发现它们在稻瘟菌的致病过程中起重要作用<sup>[29]</sup>。目前,正在构建突变体进行更详细的功能研究。

## 参考文献:

- [1] Morsomme P, Bou T M. The plant plasma membrane  $H^+ - ATPase$ : structure, function and regulation [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2000, 1465 (1 - 2): 1 - 16.
- [2] Sondergaard T E, Schulza A, Palmgren M G. Energization of transport processes in plants. Roles of the Plasma Membrane  $H^+ - ATPase$  [J]. *Plant Physiol*, 2004, 136 (1): 2475 - 2482.
- [3] 黄有国. 植物细胞 [C] // 吴相钰, 赵微平, 匡廷云, 等. 植物生理补充教材——纪念 56 年教学讨论会 40 周年. 北京: 植物生理学会, 1996: 1 - 17.
- [4] Hodges T K, Leonard R T, Bracker C E, et al. Purification of an ion - stimulated  $ATPase$  from plant root: association with plasma membrane [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1972, 69 (11): 3307 - 3311.
- [5] Serrano R, Kielland - Brandt M C, Fink G R. Yeast plasma membrane  $ATPase$  is essential for growth and has homology with  $(Na^+ + K^+)$ ,  $K^+ -$  and  $Ca^{2+} - ATPases$  [J]. *Nature*, 1986, 319 (6055): 689 - 693.
- [6] Axelsen K B, Palmgren M G. Evolution of substrate specificities in the P - type  $ATPase$  superfamily [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1998, 46 (1): 84 - 101.
- [7] Thever M D, Saier M H. Bioinformatic characterization of P - type  $ATPases$  encoded within the fully sequenced genomes of 26 eukaryotes [J]. *The Journal of Membrane Biology*, 2009, 229 (3): 115 - 130.
- [8] Nakamoto R K, Slayman C W. Molecular properties of the fungal Plasma - Membrane  $H^+ - ATPase$  [J]. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes*, 1989, 21 (5): 321 - 632.
- [9] Kühlbrandt W, Zeelen J, Dietrich J. Structure mechanism, and regulation of the *Neurospora plasma* Membrane  $H^+ - ATPase$  [J]. *Science*, 2002, 297 (5587): 1692 - 1966.
- [10] Auer M, Scarborough G A, Kühlbrandt W. Three - dimensional map of the plasma membrane  $H^+ - ATPase$  in the open conformation [J]. *Nature*, 1998, 392 (6678): 840 - 843.
- [11] Buch - Pedersen M J, Pedersen B P, Veierskov B, et al. Protons and how they are transported by proton pumps [J]. *Pflügers Arch*, 2009, 457 (3): 573 - 579.
- [12] Miranda M, Pardo J P, Petrov V V. Structure - function relationships in membrane segment 6 of the yeast plasma membrane Pma1  $H^+ - ATPase$  [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2011, 1808 (7): 1781 - 1789.
- [13] Tanner W, Caspari T. Membrane transport carriers [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1996, 47: 595 - 626.
- [14] Morsomme P, Slayman C W, Goffeau A. Mutagenic study of the structure, function and biogenesis of the yeast plasma membrane  $H^+ - ATPase$  [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2000, 1469: 133 - 157.
- [15] Smith F A, Raven J A. Intracellular pH and its regulation [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1979, 30: 289 - 311.
- [16] Buch - Pedersen M J, Palmgren M G. Conserved Asp684 in transmembrane segment M6 of the plant plasma membrane P - type proton pump AHA2 is a molecular determinant of proton translocation [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278 (20): 17845 - 17851.
- [17] Serrano R. *In vivo* glucose activation of the yeast plasma membrane  $ATPase$  [J]. *FEBS Letters*, 1983, 156 (1): 11 - 14.
- [18] Eraso P, Mazón M J, Portillo F. Yeast protein kinase *Ptk2* localizes at the plasma membrane and phosphorylates *in vitro* the C - terminal peptide of the  $H^+ - ATPase$  [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2006, 1758 (2): 164 - 170.
- [19] Lecchi S, Nelson C J, Allen K E, et al. Tandem phosphorylation of Ser - 911 and Thr - 912 at the C terminus of yeast plasma membrane  $H^+ - ATPase$  leads to glucose - dependent activation [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2007, 282 (49): 35471 - 35481.

清源,何晓兰,柳成益,等.名贵地下真菌——块菌的研究进展[J].江苏农业科学,2013,41(11):19-22.

# 名贵地下真菌——块菌的研究进展

清源<sup>1</sup>,何晓兰<sup>2</sup>,柳成益<sup>3</sup>,杨梅<sup>3</sup>,郑林用<sup>2</sup>

(1.西昌学院,四川西昌 615013; 2.四川省农业科学院,四川成都 615000; 3.四川省攀枝花市农林科学研究院,四川攀枝花 617060)

**摘要:**从国内外块菌的研究历史、营养价值、保健功效、挥发性成分、栽培技术等方面,探讨了名贵地下食用真菌——块菌的研究进展,并对我国今后在块菌研究方面的发展趋势提出了展望。

**关键词:**真菌;块菌;松露;菌根

**中图分类号:** S646.01;S646.04

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1002-1302(2013)11-0019-04

块菌(truffle)是一类与树木共生的地下真菌的统称。其中,子囊菌门中的块菌被称为“真块菌”,又名松露、猪拱菌、无娘果、土茯苓等,隶属于块菌科(Tuberaceae Dumort.)块菌属(*Tuber Micheli*),享有“厨房里的黑钻石”和“上帝的食物”之美誉。块菌在北半球国家如法国、意大利、西班牙等分布广泛,而南半球的新西兰也有报道。在我国,块菌属主要分布于西南地区的四川省和云南省,西北地区的新疆和西藏也有一些报道。另外,我国的山西、吉林、辽宁等省区也有发现块菌的相关记录<sup>[1]</sup>。到目前为止,全球范围内报道的块菌属已超过 200 种,且多分布于欧洲地区,报道自我国的块菌属有 25 种左右。其中,黑孢块菌(*T. melanosporum* Vittad.)、白块菌(*T. magnatum* Picco)、夏块菌(*T. aestivum* Vittad.)等具有很高的商业价值。

西方国家对地下真菌的认识和研究起源较早。其中,块菌属的研究历史最早可追溯到公元前 350 年,古希腊哲学家和博物学家 Theophrastus 总结当时人们的共识,提出了块菌的形成与雷击有关<sup>[2]</sup>。自 1792 年,植物学家 Micheli 首次记载了块菌属(*Tuber*),再到 1823 年菌物学家 Fires 确认了块菌属在真菌分类学上的地位,与现代也已相隔数百年时间<sup>[3]</sup>。虽然,我国四川、云南等地的群众也早有食用块菌的习惯,但是 1985 年刘波对太原块菌(*Tuber taiyuanense* B. Liu)新种的报道才真正开启了国内对块菌属的科学研究工作<sup>[4]</sup>。随后,有关块菌营养价值、活性成分和功效、香气成分、栽培技术等方面的研究也逐渐开展起来。

## 1 块菌的营养价值和保健功效

### 1.1 营养价值

块菌是世界上最珍贵的食用菌之一,子实体中含有丰富的蛋白质、氨基酸、碳水化合物、麦角固醇、甾醇等营养物质和芳香成分。与其他食用菌相比,块菌的蛋白质含量普遍较高<sup>[5]</sup>,可谓素中之荤。早在 1990 年,陶恺等便对四川省会东县的印度块菌进行了氨基酸、蛋白质、矿物质、维生素、糖、灰分和水分析,结果显示印度块菌可与黑孢块菌相媲美<sup>[6]</sup>。而据刘洪玉等报道,采自四川省会东县的块菌(未鉴定种属)

收稿日期:2013-06-22

基金项目:四川省重大科技计划(编号:2012NZ0003);四川省科技厅行业公益性专项(编号:2013NZ0029)。

作者简介:清源(1983—),女,河北张家口人,博士研究生,讲师,主要从事食用菌相关研究。E-mail: yuanqing\_12@yahoo.com.cn。

通信作者:郑林用,博士,研究员,博士生导师,主要从事食用菌遗传育种、栽培技术研究与应用推广。E-mail: zly6559@126.com。

[20] Portillo F. Regulation of plasma membrane  $H^+$ -ATPase in fungi and plants[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2000, 1469: 31-42.

[21] Mason A B, Kardos T B, Monk B C. Regulation and pH-dependent expression of a bilaterally truncated yeast plasma membrane  $H^+$ -ATPase[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1998, 1372(2): 261-271.

[22] Abdallah B M, Simões T, Fernandes A R, et al. Glucose does not activate the plasma-membrane-bound  $H^+$ -ATPase but affects pmaA transcript abundance in *Aspergillus nidulans* [J]. Archives Microbiology, 2000, 174(5): 340-345.

[23] Carmelo V, Bogaerts P, Sá-Correia I. Activity of plasma membrane  $H^+$ -ATPase and expression of PMA1 and PMA2 genes in *Saccharomyces cerevisiae* cells grown at optimal and low Ph[J]. Arch Microbiol, 1996, 166(5): 315-320.

[24] Fernandes A R, Peixoto FP, Sá-Correia I. Activation of the  $H^+$ -ATPase in the plasma membrane of cells of *Saccharomyces cerevisiae* grown under mild Copper stress [J]. Archives of Microbiology, 1998, 171(1): 6-12.

[25] Billack B, Santoro M, Lau-Cam C. Growth inhibitory action of eb-selen on fluconazole-resistant *Candida albicans*: role of the plasma membrane  $H^+$ -ATPase [J]. Microbial Drug Resistance (Larchmont, N. Y.), 2009, 15(2): 77-83.

[26] Trópia M J, Cardoso A S, Tisi R, et al. Calcium signaling and sugar-induced activation of plasma membrane  $H^+$ -ATPase in *Saccharomyces cerevisiae* cells [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2006, 343(4): 1234-1243.

[27] Bouillet L E, Cardoso A S, Perovano E, et al. The involvement of Calcium carriers and of the vacuole in the glucose-induced calcium signaling and activation of the plasma membrane  $H^+$ -ATPase in *Saccharomyces cerevisiae* cells [J]. Cell Calcium, 2012, 51(1): 72-81.

[28] 郭士伟,李万昌,彭陈,等.稻瘟菌 *Magnaporthe oryzae* P-ATPases 基因家族分析[J].生物信息学,2012,10(1):15-19.

[29] 彭陈,陈洪亮,王俊伟,等.稻瘟菌 P-ATPase 基因 *MoCTA3* 的克隆及表达分析[J].江苏农业学报,2012,28(3):492-496.