

食用菌锌生物强化技术、食用安全性及生理功能调控研究进展

吴冰冰 施能派 苏建伟 侯雪梅 林向阳

(福州大学生物科学与工程学院, 福建 福州 350108)

摘要: 锌(Zn)是人体必需的微量元素,膳食锌缺乏是全球重要的公共卫生难题。食用菌因其天然的矿物质积累能力以及将无机锌转化为具有更高生物利用度的有机结合态的能力,已成为锌生物强化中极具潜力的载体。文章总结了食用菌栽培过程对锌的富集吸收、细胞内稳态调控和亚细胞分布规律,并评估了影响锌生物强化效率的关键因素,包括真菌种类、锌源(无机、有机或纳米形式)、施用方法和培养条件。此外,还分析了锌富集对真菌多糖生物合成和生物活性的影响,以及锌在积累过程中与其他必需金属之间的相互作用。在此基础上,总结了开发安全有效的锌生物强化食用菌时,在平衡营养增强、功能品质和消费者安全方面面临的关键挑战。

关键词: 食用菌; 锌生物强化; 生物可及性; 相互作用; 营养活性; 食用安全性

Zinc biofortification technologies, edible safety, and physiological function regulation in edible mushrooms

WU Bingbing SHI Nengpai SU Jianwei HOU Xuemei LIN Xiangyang

(College of Biological Science and Engineering, Fuzhou University, Fuzhou, Fujian 350108, China)

Abstract: Zinc (Zn) is an essential trace element for humans, and dietary zinc deficiency is an important global public health issue. Edible mushrooms have become highly promising carriers for zinc biofortification due to their natural mineral accumulation ability and the capacity to convert inorganic zinc into organically bound states with higher bioavailability. The enrichment and absorption of zinc, intracellular homeostasis regulation, and subcellular distribution patterns during the cultivation process of edible mushrooms were summarized, and the key factors influencing the efficiency of zinc biofortification, including fungal species, zinc sources (inorganic, organic, or nano forms), application methods, and cultivation conditions, were evaluated. In addition, the effects of zinc enrichment on the biosynthesis and biological activity of fungal polysaccharides, as well as the interactions between zinc and other essential metals during the accumulation process, were analyzed. Based on this, the key challenges faced in balancing nutritional enhancement, functional quality, and consumer safety when developing safe and effective zinc biofortified edible mushrooms were summarized.

Keywords: edible mushroom; zinc biofortification; bioaccessibility; interaction; nutritional activity; edible safety

锌(Zn)是人体必需的微量元素之一,在维持免疫功能、酶活性、DNA合成、细胞分裂及神经发育等关键生理过程中发挥了不可替代的作用^[1-3]。锌在18世纪中期被确认为独立金属元素^[4],并在19世纪初成为化学体系中

的常见元素,但其生物学意义直到20世纪中期才逐渐被揭示^[5]。Prasad等^[6]研究发现,严重的生长迟缓和性腺功能减退症与膳食锌摄入不足密切相关,从而确立了锌作为人类必需营养素的地位。锌是超过300种酶的辅因子

基金项目: 福建省高校产学研合作项目(编号:2024N5002)

通信作者: 侯雪梅(1990—),女,福州大学副研究员,博士。E-mail: xuemeihou@fzu.edu.cn

林向阳(1969—),男,福州大学教授,博士。E-mail: xylin@fzu.edu.cn

收稿日期: 2026-01-30 **改回日期:** 2026-04-28

引用格式: 吴冰冰,施能派,苏建伟,等. 食用菌锌生物强化技术、食用安全性及生理功能调控研究进展[J]. 食品与机械, 2026, 42(5): 213-221.

Citation: WU Bingbing, SHI Nengpai, SU Jianwei, et al. Zinc biofortification technologies, edible safety, and physiological function regulation in edible mushrooms[J]. Food & Machinery, 2026, 42(5): 213-221.

或结构组分,参与抗氧化防御、基因表达调控以及肠道屏障完整性维护等多重生物学通路^[7-8](见图1)。



图1 锌在人体生理过程中的健康益处

Figure 1 Health benefits of zinc in human's physiological processes

全球范围内,锌缺乏已成为一项突出的公共卫生问题。据世界卫生组织估计,全球约17%的人口面临膳食锌摄入不足的风险,而在部分发展中国家,这一比例高达30%以上^[9]。长期锌缺乏不仅导致儿童生长发育迟滞、免疫功能低下和认知障碍,还与慢性炎症、肠道菌群失调及多种代谢性疾病密切相关^[10-12]。尽管动物性食品(如红肉、贝类)是锌的优质来源^[13],但其高成本与环境足迹限制了广泛可及性;而植物性食物虽为主流膳食来源,却常因植酸等抗营养因子干扰而导致生物利用率低下^[14]。因此,开发安全、高效、可持续的富锌食品策略,已成为营养强化与功能性食品研究的重要方向。

食用菌因富含多糖与膳食纤维、高蛋白、低脂肪,且具备天然富集微量元素的能力,被视为理想的生物强化载体^[15-18]。与传统作物不同,食用菌通过菌丝体直接从培养基中吸收金属离子,并能将其转化为有机结合态,如锌-氨基酸、锌-多糖复合物,显著提升生物可利用性与安全性^[19]。近年来,围绕锌在食用菌中的吸收机制、细胞内稳态调控网络(如ZIP/ZnT转运蛋白家族、金属硫蛋白MTs的螯合缓冲作用)、外源锌胁迫下的应激响应与代谢重编程等基础问题^[20-21]研究不断深入。同时,通过调控环境因子或引入生物刺激剂等策略,已实现对银耳(*Tremella fuciformis*)、香菇(*Lentinula edodes*)、糙皮侧耳(*Pleurotus ostreatus* var. *columbinus*)等多种食用菌的高效锌生物强化^[22-23]。值得注意的是,锌强化不仅会改变食用菌的元素组成,还可能影响其多糖结构、风味物质生成、抗氧化活性、调节宿主肠道菌群的功能潜力^[24-26]。然而,锌与其他金属离子如铁、铜、镉,在吸收与转运过程中的竞争或拮抗关系,亦对强化效率与产品安全性构成挑战。

目前,关于食用菌生物强化的研究较多^[27],而锌生物强化的相关工作仍呈碎片化状态,缺乏对分子机制、功能演变与应用前景的综合评述。文章拟总结规模化栽培的食用菌锌生物强化的研究进展,聚焦锌的吸收与细胞内稳态调控机制、强化策略的优化路径、强化后生物功能的变化、安全性评估要点,以及锌与其他金属元素的交互作用,以期开发新一代富锌功能性食用菌产品提供理论支撑与技术指引,并回应全球膳食锌缺乏背景下对从农场到餐桌营养解决方案的迫切需求。

1 锌吸收与细胞内稳态调控机制

食用菌既需在缺锌条件下保障基本代谢,又需在锌充足或过量时避免毒性,其稳态主要依赖于由锌感知、跨膜摄取、胞内分配与储存共同构成的多层级调控体系(见图2)。

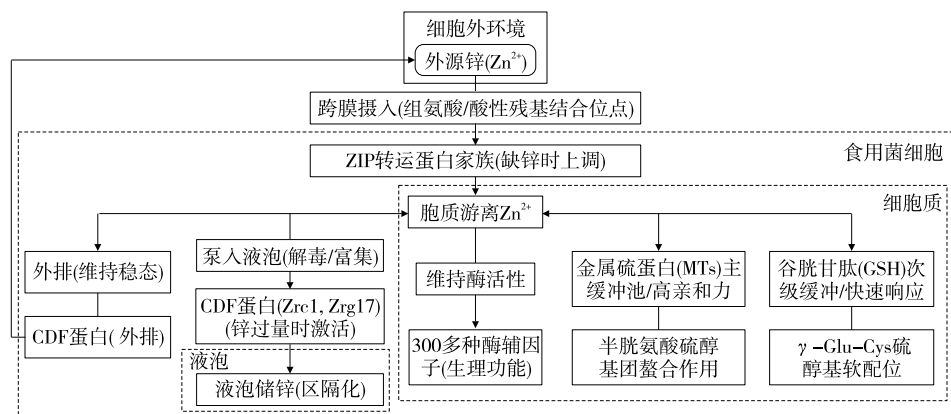


图2 食用菌细胞锌稳态与富集机制

Figure 2 Zinc homeostasis and enrichment mechanisms in edible mushroom cells

锌离子跨膜摄取主要由 ZIP (Zrt/Irt-like protein) 家族转运蛋白介导,该系统通常在低锌条件下被诱导以增强吸收能力。质膜转运体 Zrt1 和 Zrt2 分别构成高、低亲和力锌摄取系统,其中 Zrt1 在缺锌条件下强烈诱导,而在锌补充后可通过泛素化介导的内吞与降解迅速关闭通路,从而限制锌过量进入细胞^[28]。ZIP 转运体富含组氨酸和酸性残基,可在锌受限条件下稳定结合 Zn^{2+} 。当胞内锌水平升高时,真菌通过 CDF (cation diffusion facilitator) 家族转运蛋白将多余锌离子隔离至液泡等区室,以降低细胞质中游离锌活性^[29]。液泡膜定位的 Zrc1 和 Cot1 在锌过载条件下介导锌向液泡的快速转运,其中 Zrc1 对细胞耐受高锌环境尤为关键。

进入胞质后的锌并不长期以游离状态存在,而是通过胞内缓冲体系实现安全贮藏与动态调配。金属硫蛋白通过富含半胱氨酸的结构高亲和结合 Zn^{2+} ,形成稳定缓冲库,而谷胱甘肽则通过可逆硫醇配位参与更具动态性的锌调节^[30]。在高锌条件下,这类缓冲机制可有效降低游离锌对蛋白结构与代谢过程的潜在毒性。

通过跨膜摄取、区室化隔离以及胞内缓冲等多层级调控过程,食用菌实现了对锌元素的精细管理。这一稳态调控网络使其能够在较宽的外源锌浓度范围内维持正常生长,并具备锌富集潜力。

2 食用菌的锌生物强化策略

2.1 食用菌锌生物强化方式

食用菌的锌生物强化方式主要有 3 种:固体基质条件下的子实体富锌、液体或深层培养条件下的菌丝体富锌,以及通过喷洒或雾化方式施加锌源的局部富集^[19, 22, 31-32](见图 3)。这 3 种策略不仅在操作层面存在差异,更在锌的生物可利用性、代谢整合效率以及产业化适配性上呈现出显著差异。

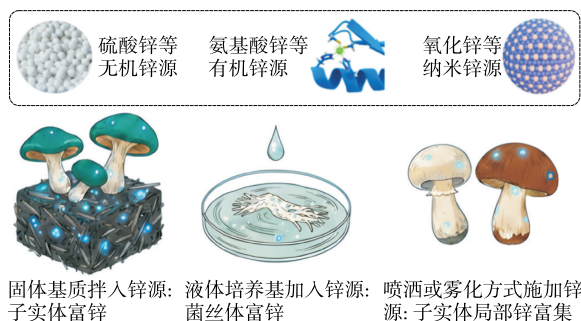


图 3 食用菌的锌生物强化方式

Figure 3 Zinc biofortification strategies in edible mushrooms

固体基质栽培直接产出子实体,符合现有产业链,但锌的生物有效性受基质 pH、有机质含量和竞争离子的多重制约。Ogidi 等^[25]在废弃菇渣中添加无机锌盐获得

520 mg/100 g 干重的锌含量,但该结果依赖特定基质的理化背景,向其他基质推广时富集效率波动显著。液体培养可实现菌丝体的高密度富集,锌吸收速率通常高于固体栽培,但产物为干燥菌丝粉末,需改变消费者的食用习惯,市场接受度未经充分验证。外源喷洒(包括纳米 ZnO 雾化)试图在常规栽培中嵌入精准调控,Bin Ali 等^[22]研究发现,200 mg/kg 纳米 ZnO 可使肺形侧耳 (*Pleurotus pulmonarius*) 锌含量提升 5 倍,但纳米材料的溶解动力学与传统盐类不同,其在菌体内的转化路径及残留风险尚未厘清。

上述 3 种锌生物强化策略各有优势和不足(见表 1),固体基质栽培利于产业化落地但效率受限,液体培养富集效率高但难以直接产出商品子实体,外源喷洒提供灵活调控但剂量窗口窄。例如,固体基质中锌易被木质纤维素固定,液体体系中锌离子高度游离;纳米 ZnO 虽可通过雾化施加提高生物可利用性,但其溶解动力学与传统盐类迥异,机制及安全性待揭示。无论采用何种路径,锌的富集效率还应结合锌源的化学本质与施加剂量的时间窗口进行综合考量。

2.2 锌源类型、剂量对食用菌富集效率的影响

食用菌锌生物强化的富集效率不仅取决于是否补锌,更受到锌的化学形态与添加剂量的共同影响。从锌源类型看,无机盐(如硫酸锌)、有机络合物(如锌-氨基酸)与纳米 ZnO 在相同 Zn^{2+} 当量下常表现出显著不同的富集效率,其根源在于溶解动力学、跨膜转运路径与胞内命运的差异。例如,在杏鲍菇 (*P. eryngii*) 的富锌研究中发现,即使总 Zn^{2+} 投入相同,硫酸锌与锌-天冬氨酸盐导致的富集水平不同^[32]。这提示有机配体可能通过模拟天然氨基酸转运途径,绕过无机锌的离子通道限制。此外,在栗褐牛肝菌 (*I. badia*) 中也观察到有机锌使菌丝体锌含量提升 14 倍以上。然而,这并不意味着有机锌普遍优于无机锌^[33]。Ogidi 等^[25]在废弃菇渣基质中仅用无机锌盐就实现子实体锌含量达 520 mg/100 g,说明基质背景(如 pH、有机质、竞争离子)可显著调制锌源的有效性。更值得注意的是,Bin Ali 等^[22]发现使用 ZnO 纳米颗粒虽可提升富集量,但其作用机制可能不是纳米效应,而是缓慢溶解释放 Zn^{2+} ,从而避免瞬时毒性。

在剂量效应方面,几乎所有研究均观察到低浓度促进、高浓度抑制的非线性响应,但其最适窗口在不同菌种间跨度极大,从香菇^[34] (*L. edodes*) 的 600 mg/kg 到蛹虫草^[35] (*Cordyceps militaris*) 的 4 077 mg/kg,相差近 3 个数量级。这一现象无法仅用耐受性差异解释,而应置于真菌金属稳态系统的进化适应框架中理解。例如,腐生型食用菌(如糙皮侧耳 (*P. ostreatus*)、香菇 (*L. edodes*)) 长期适应低金属环境,其 ZIP/ZnT 转运系统对锌扰动敏感。而蛹虫草 (*C. militaris*) 等兼具寄生特性的物种,可能演化出

表 1 食用菌锌生物强化策略综合对比

Table 1 Comprehensive comparison of zinc biofortification strategies in edible mushrooms

强化策略	典型锌源类型	锌—体系交互形式	富集效率特征	产业化适配性	主要限制或风险
固体基质栽培(子实体富锌)	无机盐: ZnSO ₄ 、ZnCl ₂ 等; 纳米锌: 纳米 ZnO	锌被木质纤维素基质固定; 依赖菌丝缓慢解吸与跨膜转运; 锌在子实体中积累受转运蛋白调控	中等至高(因菌种而异)肺形侧耳(<i>P. pulmonarius</i>)中锌含量达 349.5 mg/100 g 干重; 双孢蘑菇(<i>Agaricus bisporus</i>) 在 0.6~0.8 mmol/L 时效率最佳; 糙皮侧耳(<i>P. ostreatus</i>)响应弱	★★★★☆(贴合现有栽培体系, 易于规模化)	基质固定效应降低生物有效性; 菌种间差异大; 高剂量易抑制产量
液体深层培养(菌丝体富锌)	无机盐: ZnSO ₄ 、ZnCl ₂ 等; 有机络合物: 锌—天冬氨酸	锌高度游离, 传质快; 阴离子配体影响跨膜转运路径; 锌多整合入胞内可溶性蛋白或多糖复合物, 形成有机形态	高菌丝体富集能力高于子实体; 杏鲍菇(<i>Pleurotus eryngii</i>)对不同锌盐响应差异显著; 栗褐牛肝菌(<i>Imleria badia</i>)有机锌富集达 14 倍	★★☆☆☆(适合高值功能成分提取, 但难直接产出商品子实体)	锌毒性阈值低; 需后续干燥工艺, 成本较高
外源喷洒/雾化(局部富集)	无机盐: ZnSO ₄ 、ZnCl ₂ 等; 纳米锌: 纳米 ZnO	锌直接接触菌床/覆土层, 局部高浓度暴露; 纳米颗粒可能通过缓释 Zn ²⁺ 避免瞬时毒性	高(短期提升显著); 肺形侧耳(<i>P. pulmonarius</i>)中锌含量达 20 mg/100 g; 纳米 ZnO 可使锌含量提高 5 倍	★★★★☆(可在传统栽培中灵活嵌入, 实现精准调控)	剂量窗口窄; 纳米材料生态安全性不明; 锌形态转化路径不清

更强的金属螯合(如金属硫蛋白)与区室化(如液泡隔离)能力,从而耐受高锌胁迫。Poursaeid 等^[36]发现,随着锌浓度的升高,佛罗里达侧耳(*Pleurotus florida*)菌丝体的生物富集因子反而下降,说明高剂量下菌体启动外排机制以维持内稳态,此时富集的锌多为被动吸附或无机沉淀,未必具有营养功能。

锌源与剂量对富集效率的影响具有显著交互性,富锌工艺优化必须摒弃单因素思维,转向多参数协同设计^[37]。

3 富锌食用菌中锌生物可及性的影响因素

在富锌食用菌体系中,外源锌并非以游离 Zn²⁺形式简单累积,而是在菌体代谢过程中被主动整合为多种有机结合态,这种特征构成了其区别于无机锌补充剂的核心营养优势^[19]。Włodarczyk 等^[32]研究表明,锌在食用菌中的形态高度依赖于外源锌的化学形式、菌种遗传背景

及培养条件,进而显著影响其在模拟消化环境中的释放行为与生物可及性(见表 2)。

值得注意的是,锌的初始化学形态显著影响其在菌体内的最终结合方式^[38]。针对双孢蘑菇(*A. bisporus*)、杏鲍菇(*P. eryngii*)和栗褐牛肝菌(*I. badia*)的一系列研究^[31, 33]表明,在等摩尔 Zn²⁺条件下,有机锌源(锌—天冬氨酸盐)比无机盐(硫酸锌)更易促进锌在菌丝体或子实体中的高效富集,并有更高的消化释放率。说明外源锌的配体不仅影响跨膜吸收效率,还可能引导胞内整合路径,从而形成最终的锌—生物大分子复合物结构^[39]。

锌的形态直接决定了其在消化过程中的释放行为。采用体外连续消化模型(唾液→胃液→肠液)的研究^[40]表明,富锌食用菌中的锌呈现缓释特征,释放量随消化阶段逐步增加,在肠液阶段达到峰值。例如,在牛肝菌(*B. edulis*)和鸡油菌(*Cantharellus cibarius*)等野生菌子实体中,肠液阶段锌释放量可达 6.44 mg/100 g 干重,显著高于胃液阶段。更重要的是,有机结合态锌通常表现出更高

表 2 富锌食用菌中锌生物可及性的关键影响因素

Table 2 Key influencing factors on zinc bioaccessibility in zinc-enriched edible mushrooms

影响条件	关键发现	典型例子
锌源类型	有机锌(如锌—天冬氨酸盐)比无机锌(如硫酸锌)更易被富集,且消化释放率更高	双孢蘑菇(<i>A. bisporus</i>)、杏鲍菇(<i>P. eryngii</i>)、栗褐牛肝菌(<i>I. badia</i>)中,有机锌处理组锌释放量显著高于无机锌组
菌种	不同菌种因细胞结构与代谢特性差异,锌释放效率不同	富锌牛肝菌(<i>Boletus edulis</i>)中锌的释放量高于糙皮侧耳
菌种的富集部位	菌丝体通常比子实体具有更高的锌生物可及性	灵芝(<i>Ganoderma lucidum</i>)富锌菌丝体的锌释放比例明显高于其子实体
加工方式	热处理对锌可及性的影响具有菌种依赖性	牛肝菌(<i>B. edulis</i>)经热处理后锌释放量显著提升,糙皮侧耳则无显著变化

的总释放率^[39]。在双孢蘑菇(*A. bisporus*)菌丝体中,添加锌一天冬氨酸盐后,人工消化体系释放的锌总量(56.26 mg/100 g干重)显著高于无机锌处理组,说明有机配体不仅促进富集,也优化了后续可及性^[41]。

锌的生物可及性还受菌种特性、富集部位和加工方式的影响。首先,不同菌种对锌的固定能力与基质结构差异导致释放效率不同。牛肝菌(*B. edulis*)的锌释放量普遍高于糙皮侧耳(*P. ostreatus*)^[40]。其次,菌丝体通常比子实体具有更高的锌可及性,如灵芝(*Ganoderma lucidum*)富锌菌丝体的锌释放比例明显高于其子实体,可能与其细胞壁更疏松、结合蛋白更易降解有关^[42]。再者,热处理对可及性的影响具有菌种依赖性。在牛肝菌(*B. edulis*)中,热处理可显著提升锌释放量(达20.68 mg/100 g干重),而在糙皮侧耳(*P. ostreatus*)中则无明显变化,这反映出细胞壁组成与锌定位微区的差异调控作用^[42]。

总之,富锌食用菌中的锌主要以有机配位态存在,这种形态使其在模拟胃肠环境中具备良好的释放潜力。然而,高释放不等于高吸收。当前的研究结论多是基于体外消化模型得出的,尚未充分验证其在真实肠道环境中

的生物利用率^[39]。采用FT-IR、XPS、SEC-ICP-MS等进行锌形态的直接表征进行体外-体内相关性研究,将更准确地评估富锌食用菌作为膳食锌源的实际营养价值^[43]。

4 锌生物强化提升食用菌的生物学功能

锌的生物强化不仅增加食用菌的微量元素含量,更通过与内源活性成分尤其是多糖的相互作用,显著增强其抗氧化、抗炎、代谢调节及抗衰老等生物学功能(见表3)。值得注意的是,这种功能的提升并非单纯源于锌的添加,而是锌与菌体代谢产物形成复合体系后产生的协同效应^[44]。现有功能评价多采用体外化学抗氧化体系(DPPH、ABTS等),这些方法虽操作简便,但难以反映细胞内的真实抗氧化网络^[25]。近年来,斑马鱼炎症模型和巨噬细胞模型的应用提高了生物学相关性,但试验设计仍存在不足:剂量设置与人体等效剂量的换算依据常未说明,且缺乏游离锌对照以区分多糖载体与锌离子的独立贡献。抗衰老研究多使用d-半乳糖诱导的衰老小鼠模型,该模型的病理机制与人体自然衰老差异较大,结果外推需谨慎。

表3 富锌食用菌的功能活性

Table 3 Functional activities of zinc-enriched edible mushrooms

生物功能	关键发现	代表性菌种	试验模型
抗氧化	锌富集显著提升自由基清除能力;菌丝体活性通常高于子实体	肺形侧耳(<i>P. pulmonarius</i>)、杏鲍菇(<i>P. eryngii</i>)	体外化学体系、细胞模型
抗炎与免疫调节	富锌多糖抑制ROS、中性粒细胞募集,下调NF-κB通路、COX-2及PGE ₂	干巴菌(<i>Thelephora ganbajun</i>)、栗褐牛肝菌(<i>I. badia</i>)、香菇(<i>L. edodes</i>)	斑马鱼炎症模型、RAW 264.7巨噬细胞
代谢调控	改善脂质代谢,减轻肝脂沉积;增强抗氧化防御	滑菇(<i>Pholiota nameko</i>)、托林侧耳(<i>Pleurotus tuber-regium</i>)	d-半乳糖衰老小鼠、高脂血症小鼠
抗衰老与神经保护	抑制MMP-1/3,上调弹性蛋白基因;体内外抗衰老效果优于未富锌对照	松口蘑(<i>Tricholoma matsutake</i>)、香菇(<i>L. edodes</i>)、灰树花(<i>Grifola frondosa</i>)	人皮肤成纤维细胞、斑马鱼

富锌食用菌抗氧化能力的提升强度高度依赖于菌种、培养方式及锌的形态。在肺形侧耳(*P. pulmonarius*)中,单独锌富集即可使DPPH自由基清除率高达96.3%。而与锂或铜共富集时,清除率仍维持在79%~81%的水平,说明锌本身即具主导作用。更关键的是,液体或半固体培养条件下获得的富锌菌丝体,其抗氧化响应通常强于子实体。例如,在杏鲍菇(*P. eryngii*)中,菌丝体的抗氧化活性显著高于子实体,且不同锌盐(如硫酸锌、锌-氨基酸)导致的活性存在差异^[31]。此外,锌富集常伴随多糖含量、酚类物质积累及SOD、CAT等抗氧化酶活性提高^[45]。从侧面反映出锌可能通过激活菌体应激防御通路,实现功能提升。

在活性功能的物质基础中,锌-多糖络合物是最重要的活性物,其在免疫调节与抗炎方面具有潜在的应用

价值。在斑马鱼炎症模型中,来自干巴菌(*T. ganbajun*)的富锌多糖组分MZPS-2能显著抑制ROS的生成与中性粒细胞募集^[46]。在RAW 264.7巨噬细胞模型中,栗褐牛肝菌(*I. badia*)和香菇(*L. edodes*)的富锌提取物剂量依赖性地下调NF-κB通路活性,抑制COX-2表达及PGE₂合成^[47]。值得注意的是,菌丝体提取物往往比子实体表现出更强的抗炎潜力,这与其更高的锌结合多糖比例及更易释放的活性构型密切相关。

在代谢调控方面,富锌多糖展现出对氧化应激与脂质代谢的双重调节能力。在d-半乳糖诱导的衰老小鼠模型中,滑菇(*P. nameko*)富锌多糖可显著提升SOD活性、降低MDA水平^[26]。在高脂血症模型中,富锌多糖能有效降低血清TC、TG、LDL-C,并升高HDL-C,同时减轻肝脏脂质沉积^[48-49]。此外,不同提取方法(水提、酸提、碱提、酶

提)对生物功能的影响差异显著^[50]。例如,在托林侧耳(*Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis*)中,碱提多糖在改善血脂谱方面效果最优,而酶提多糖则在抗氧化指标上更突出^[51]。综上,锌—多糖的生物功能不仅取决于其含量,还受到多糖空间构象、相对分子质量分布及提取工艺的共同调控。

进一步地,锌—多糖络合物在神经保护与抗衰老领域亦显现出潜力。在人皮肤成纤维细胞中,松口蘑(*T. matsutake*)的富锌提取物可抑制 MMP-1/3 表达、上调弹性蛋白相关基因^[52]。香菇(*L. edodes*)和灰树花(*G. frondosa*)中的富锌多糖在体外自由基清除及体内抗衰老评价中均优于未富锌对照^[53]。这些效应与其在斑马鱼模型中观察到的抗炎、抗氧化表型高度一致,说明锌—多糖可能通过抗氧化、抗炎、代谢稳态多通路协同,延缓细胞衰老进程。

锌生物强化通过重塑食用菌内源活性成分(尤其是多糖)的结构与功能,显著提升了食用菌的健康价值。未来若能结合多糖结构表征,如单糖组成、糖苷键类型、锌结合位点,与多组学功能验证^[53-54],将有望解释锌强化—多糖修饰—生物功能增强之间的因果关系,为功能性食用菌的精准设计提供理论支撑。

5 富锌食用菌的安全性

锌是人体必需微量元素,但其营养与毒性之间的窗口相对较窄^[55]。因此,在开发富锌食用菌作为功能性食品时,安全性评估必须贯穿摄入、生产、多元素相互作用全过程,而不能仅以锌含量提高作为优化目标^[56](见图4)。

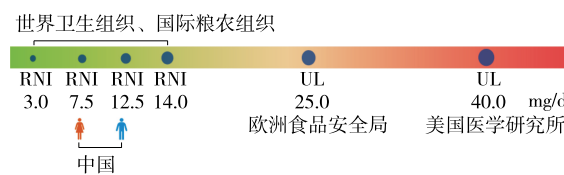


图4 不同国家和组织建议的微量元素锌的摄入量范围

Figure 4 Recommended intake ranges of trace element zinc by different countries and organizations

从膳食摄入角度看,富锌食用菌的锌贡献需置于人群推荐摄入量(RNI)与可耐受最高摄入量(UL)框架下审慎评估。以中国成年男性为例(RNI为12.5 mg/d),若某富锌食用菌干品锌含量达50~100 mg/100 g,即使日摄入量仅为5 g干品,即可提供2.5~5.0 mg锌,占RNI的20%~40%。这一水平虽远未触及UL^[57](国际通常为25~40 mg/d),但若与其他富锌食物如牡蛎、红肉、强化谷物叠加,仍存在过量风险。尤其值得注意的是,欧洲食品安全局(EFSA)将UL设为25 mg/d,主要基于锌对铜吸收的抑制

作用。长期高锌摄入可能导致铜缺乏性贫血。因此,富锌食用菌的推荐食用量应结合膳食背景进行风险—收益权衡,而非孤立看待其锌含量。

在生产过程中,锌生物强化本身存在明显的剂量阈值效应。文中总结的多项栽培研究表明,当外源锌质量浓度超过菌种耐受上限(通常为50~200 mg/L,因菌种而异),不仅锌富集效率趋于饱和,还可能引发菌丝生长迟缓、子实体畸形、产量下降等负面效应。例如,在香菇^[58](*L. edodes*)和杏鲍菇(*P. eryngii*)中,高浓度锌处理可显著抑制菌丝扩展速率;而在双孢蘑菇^[59](*A. bisporus*)中,过量锌甚至导致子实体无法形成。更关键的是,超量锌可能形成无机沉淀,如磷酸锌、草酸锌,或非活性结合态形式积累,这不仅降低生物可及性,还可能诱发氧化应激或细胞损伤^[60-61]。这些现象表明,锌的生物强化过程中应优先在有效且安全的锌负载区间内最大化富集,即在不损害菌体正常生理状态的前提下,获得高生物可及性的有机锌形态。

在多种元素共存的背景下,还应考虑锌与其他金属的相互作用。自然环境中,食用菌常含有锌、铜、铁等元素。在这些元素中,锌与铜在吸收和转运上存在竞争关系,高锌条件下,菌体内铜含量常被抑制,这与人体肠道中的拮抗机制高度相似。例如,锌与铜在牛肝菌^[62](*B. edulis*)菌盖中呈负相关趋势,而添加锌亦可降低香菇^[47](*L. edodes*)对Cu的富集效率。此外,不同金属对菌体生长的剂量响应曲线差异显著。钙的耐受阈值远高于锌和铁,而铁在低浓度促生、高浓度抑生,锌则普遍表现为窄窗口促生—抑生转换。这些差异意味着,在多种元素强化设计中,不能简单套用单一元素的优化条件,而需系统评估元素间的协同或拮抗效应。值得指出的是,当前关于多种金属富集交互的研究局限于两两元素之间的比较,缺乏在统一模型下对锌—铁—铜—钙等多元素网络的系统解析。因此,现阶段对富锌食用菌的安全性判断,应优先基于单一锌强化体系的数据,并在多元素场景中保持谨慎推断。

6 结论与展望

锌缺乏影响全球约17%的人口,尤其在以植物性膳食为主的地区,隐性饥饿已成为制约儿童发育、免疫功能和慢性病防控的重要因素。食用菌因其天然富集能力、高膳食纤维低脂特性以及将无机锌转化为有机形态的生物转化优势,被视为极具潜力的锌生物强化载体。通过调控栽培基质、锌源类型(如硫酸锌、有机锌或纳米ZnO等)及施加方式,可在不显著抑制生长的前提下实现子实体或菌丝体中锌含量的显著提升。更重要的是,富集的锌多以锌—多糖等有机结合态存在,在模拟消化体系中表现出良好的释放特性,并能协同增强抗氧化、抗炎及代

谢调节等生物功能。然而,锌强化的效果高度依赖于菌种特性、剂量窗口及与其他金属元素(如铜、铁)的相互作用,过量添加不仅可能抑制产量,还可能带来营养失衡风险。因此,成功的锌生物强化必须在有效性、安全性与功能性三者之间取得平衡。

未来研究建议聚焦以下4个方面:①系统解析锌在食用菌中的化学形态与空间分布,明确其是否特异性结合于多糖主链或活性位点,并评估这种结合对免疫识别(如巨噬细胞受体结合)的影响。②应开展消费者导向的感官评价,验证不同锌强化策略是否改变食用菌的风味、质地或可接受度,避免营养提升但口感劣变。③建立基于真实膳食背景的安全摄入模型,将锌与植酸、铜等成分的相互作用纳入模型研究范围内,为不同人群(如儿童、老年人、亚健康成年人、健康成年人等)制定科学的推荐食用量。④探索靶向强化策略,例如通过调控ZIP/ZnT转运蛋白表达或引入锌响应启动子,实现锌在特定组织(如子实体菌盖)或特定分子(如 β -葡聚糖)中的定向富集。随着对机制理解的深入与评价模型的完善,富锌食用菌有望从实验室走向餐桌,成为应对全球微量营养素缺乏的解决方案。

参考文献

- [1] HO E, WONG C P, KING J C. Impact of zinc on DNA integrity and age-related inflammation[J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2022, 178: 391-397.
- [2] WONG C P, BEAVER L M, HO E. Protective role of dietary zinc on DNA damage, oxidative stress, and metal toxicity[J]. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 2025, 12: 1618318.
- [3] KRALL R F, TZOUNOPOULOS T, AIZENMAN E. The function and regulation of zinc in the brain[J]. *Neuroscience*, 2021, 457: 235-258.
- [4] MARGGRAF A S. Expériences sur la manière de tirer le zinc de sa véritable minière, c'est-à-dire, de la pierre calaminaire[M]. Berlin: Haude, 1748: 49-57.
- [5] TODD W R, ELVEHJEM C A, HART E B. Zinc in the nutrition of the rat[J]. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 1933, 107(1): 146-156.
- [6] PRASAD A S, MIALE A J, FARID Z, et al. Zinc metabolism in patients with the syndrome of iron deficiency anemia, hepatosplenomegaly, dwarfism, and hypogonadism[J]. *The Journal of Laboratory and Clinical Medicine*, 1963, 61: 537-549.
- [7] WAN Y, ZHANG B K. The impact of zinc and zinc homeostasis on the intestinal mucosal barrier and intestinal diseases[J]. *Biomolecules*, 2022, 12(7): 900.
- [8] CHASAPIS C T, NTOUPA P A, SPILIOPOULOU C A, et al. Recent aspects of the effects of zinc on human health[J]. *Archives of Toxicology*, 2020, 94(5): 1 443-1 460.
- [9] KHAN S T, MALIK A, ALWARTHAN A, et al. The enormity of the zinc deficiency problem and available solutions; an overview[J]. *Arabian Journal of Chemistry*, 2022, 15(3): 103668.
- [10] COLOMBO J, ZAVALA N, KANNASS K N, et al. Zinc supplementation sustained normative neurodevelopment in a randomized, controlled trial of Peruvian infants aged 6~18 months[J]. *The Journal of Nutrition*, 2014, 144(8): 1 298-1 305.
- [11] MAYNERIS-PERXACHS J, BOLICK D T, LENG J, et al. Protein- and zinc-deficient diets modulate the murine microbiome and metabolic phenotype[J]. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 2016, 104(5): 1 253-1 262.
- [12] BAO B, PRASAD A S, BECK F W, et al. Zinc decreases C-reactive protein, lipid peroxidation, and inflammatory cytokines in elderly subjects: a potential implication of zinc as an atheroprotective agent[J]. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 2010, 91(6): 1 634-1 641.
- [13] ZHENG J, MASON J, ROSENBERG I, et al. Measurement of zinc bioavailability from beef and a ready-to-eat high-fiber breakfast cereal in humans: application of a whole-gut lavage technique[J]. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 1993, 58(6): 902-907.
- [14] ROCK N, CLYNES M, HORGAN K, et al. The antagonistic influence of phytic acid on zinc absorption: an *in vitro* comparison of inorganic and chelated trace mineral sources[J]. *Nutrients*, 2026, 18(1): 46.
- [15] IONESCU M, DINCĂ M N, FERDEȘ M, et al. Proteins from edible mushrooms: nutritional role and contribution to well-being[J]. *Foods*, 2025, 14(18): 3 201.
- [16] DIMOPOULOU M, KOLONAS A, MOURTAKOS S, et al. Nutritional composition and biological properties of sixteen edible mushroom species[J]. *Applied Sciences*, 2022, 12(16): 8 074.
- [17] RASALANAVHO M, MOODLEY R, JONNALAGADDA S B. Elemental bioaccumulation and nutritional value of five species of wild growing mushrooms from South Africa[J]. *Food Chemistry*, 2020, 319: 126596.
- [18] SOTEK Z, STASIŃSKA M, MALINOWSKI R, et al. The role in the human diet of bioaccumulation of selenium, copper, zinc, manganese and iron in edible mushrooms in various habitat conditions of NW Poland: a case study[J]. *Sustainability*, 2023, 15(18): 13334.
- [19] RABINOVICH M, FIGLAS D, DELMASTRO S, et al. Copper- and zinc-enriched mycelium of *Agaricus blazei* Murrill: bioaccumulation and bioavailability[J]. *Journal of Medicinal Food*, 2007, 10(1): 175-183.
- [20] SÁCKÝ J, CHALOUPECKÁ A, KAŇA A, et al. Intracellular sequestration of cadmium and zinc in ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria* (Agaricales, Amanitaceae) and characterization of its metallothionein gene[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2022, 162: 103717.
- [21] HELLWIG D, VOIGT J, BOUZANI M, et al. Candida

- albicans induces metabolic reprogramming in human NK cells and responds to perforin with a zinc depletion response[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 750.
- [22] BIN ALI M, IFTIKHAR T, MAJEED H. Green synthesis of zinc oxide nanoparticles for the industrial biofortification of (*Pleurotus pulmonarius*) mushrooms[J]. *Heliyon*, 2024, 10 (19): e37927.
- [23] XU Y Y, DONG Q, ZHANG S L, et al. Lignocellulose adaptation drives polysaccharide biosynthesis in *Tremella fuciformis*: metabolomic and proteomic insights into CAZyme regulation[J]. *Frontiers in Fungal Biology*, 2025, 6: 1617458.
- [24] OYETAYO V O, OGIDI C O, BAYODE S O, et al. Evaluation of biological efficiency, nutrient contents and antioxidant activity of *Pleurotus pulmonarius* enriched with Zinc and Iron [J]. *Indian Phytopathology*, 2021, 74(4): 901-910.
- [25] OGIDI C O, OYEBODE K O. Assessment of nutrient contents and bio-functional activities of edible fungus bio-fortified with copper, lithium and zinc[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2022, 39(2): 56.
- [26] ZHENG L, LIU M, ZHAI G Y, et al. Antioxidant and anti-ageing activities of mycelia zinc polysaccharide from *Pholiota nameko* SW-03[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2015, 95(15): 3 117-3 126.
- [27] DE SOUZA D F, DE CÁSSIA SOARES DA SILVA M, DE SOUZA T C, et al. Effect of selenium-enriched substrate on the chemical composition, mineral bioavailability, and yield of edible mushrooms[J]. *Biological Trace Element Research*, 2023, 201(6): 3 077-3 087.
- [28] GITAN R S, SHABABI M, KRAMER M, et al. A cytosolic domain of the yeast Zrt1 zinc transporter is required for its post-translational inactivation in response to zinc and cadmium [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(41): 39 558-39 564.
- [29] MACDIARMID C W, MILANICK M A, EIDE D J. Induction of the ZRC1 metal tolerance gene in zinc-limited yeast confers resistance to zinc shock[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(17): 15 065-15 072.
- [30] KRĘŻEL A, MARET W. Zinc-buffering capacity of a eukaryotic cell at physiological pZn[J]. *JBIC Journal of Biological Inorganic Chemistry*, 2006, 11(8): 1 049-1 062.
- [31] ZIĘBA P, KAŁA K, WŁODARCZYK A, et al. Selenium and zinc biofortification of *Pleurotus eryngii* mycelium and fruiting bodies as a tool for controlling their biological activity [J]. *Molecules*, 2020, 25(4): 889.
- [32] WŁODARCZYK A, KRAKOWSKA A, SUŁKOWSKA-ZIAJA K, et al. *Pleurotus* spp. mycelia enriched in magnesium and zinc salts as a potential functional food[J]. *Molecules*, 2021, 26(1): 162.
- [33] KAŁA K, KRAKOWSKA A, GDULA-ARGASINSKA J, et al. Assessing the bioavailability of zinc and indole compounds from mycelial cultures of the bay mushroom *Imleria badia* (*Agaricomycetes*) using *in vitro* models[J]. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 2019, 21(4): 343-352.
- [34] 江洁, 张爽, 刘瑶, 等. 富锌培养对香菇菌丝体生长和抗氧化酶系的影响[J]. *食品与发酵工业*, 2017, 43(6): 146-151.
- JIANG J, ZHANG S, LIU Y, et al. Effects of zinc on the growth and antioxidant enzymes of *Lentinus edodes* mycelium [J]. *Food and Fermentation Industries*, 2017, 43(6): 146-151.
- [35] 程显好, 盖宇鹏, 孙慧涌, 等. 蛹虫草对锌的耐性与富集特征 [J]. *生态学报*, 2010, 30: 1 449-1 455.
- CHENG X H, GAI Y P, SUN H Y, et al. Zinc tolerance and accumulation characteristics of *Cordyceps militaris*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6): 1 449-1 455.
- [36] POURSAEID N, AZADBAKHT A, BALALI G R. Improvement of zinc bioaccumulation and biomass yield in the mycelia and fruiting bodies of *Pleurotus florida* cultured on liquid media[J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2015, 175(7): 3 387-3 396.
- [37] SŁYSZYK K, SIWULSKI M, WIATER A, et al. Biofortification of mushrooms: a promising approach[J]. *Molecules*, 2024, 29(19): 4 740.
- [38] KAŁA K, KRAKOWSKA A, SZEWCZYK A, et al. Determining the amount of potentially bioavailable phenolic compounds and bioelements in edible mushroom mycelia of *Agaricus bisporus*, *Cantharellus cibarius*, and *Lentinula edodes*[J]. *Food Chemistry*, 2021, 352: 129456.
- [39] ZHANG X G, PENG Y N, LI X R, et al. Higher bioavailability of organic bound zinc from high zinc-enriched fungi[J]. *International Journal for Vitamin and Nutrition Research Internationale Zeitschrift Fur Vitamin- und Ernährungsforschung Journal International de Vitaminologie et de Nutrition*, 2014, 84(5/6): 277-285.
- [40] ZAJAC M, MUSZYNSKA B, KAŁA K, et al. Popular species of edible mushrooms as a good source of zinc to be released to artificial digestive juices[J]. *Journal of Physiol and Pharmacol*, 2015, 66(5): 763-769.
- [41] KAŁA K, MUSZYNSKA B, ZAJAC M, et al. Determination of zinc(II) ions released into artificial digestive juices from culinary-medicinal button mushroom, *Agaricus bisporus* (*Agaricomycetidae*), biomass of *in vitro* cultures using an anodic stripping voltammetry method[J]. *International Journal of Medicinal Mushrooms*, 2016, 18(2): 155-164.
- [42] MATUTE R G, SERRA A, FIGLAS D, et al. Copper and zinc bioaccumulation and bioavailability of *Ganoderma lucidum*[J]. *Journal of Medicinal Food*, 2011, 14(10): 1 273-1 279.
- [43] 王泽科, 程水连. 微波消解—原子荧光光谱法测定紧压茶叶中的锌、硒[J]. *食品与机械*, 2011, 27(3): 79-81.
- WANG Z K, CHENG S L. Determination of zinc and selenium in compressed tea with microwave digestion-atomic fluorescence spectrometry[J]. *Food & Machinery*, 2011, 27(3): 79-81.

- 79-81.
- [44] 周杨洁, 明建, 饶哲楠, 等. 羊肚菌多糖免疫调节的分子机制与构效关系研究进展[J]. 食品与机械, 2025, 41(12): 171-179.
- ZHOU Y J, MING J, RAO Z N, et al. Research progress on the molecular mechanisms and structure-activity relationships of *Morchella esculenta* polysaccharides in immune regulation[J]. Food & Machinery, 2025, 41(12): 171-179.
- [45] 江洁, 王艳, 李佳桐, 等. 羊肚菌菌丝体锌多糖的体内、体外抗氧化作用[J]. 食品科学, 2018, 39(13): 211-215.
- JIANG J, WANG Y, LI J T. et al. Antioxidant activities *in vivo* and *in vitro* of zinc-containing polysaccharides from *morchella esculenta* mycelium[J]. Food Science, 2018, 39(13): 211-215.
- [46] ZHENG L, MA Y H, ZHANG Y J, et al. Distribution of zinc in mycelial cells and antioxidant and anti-inflammatory activities of mycelia zinc polysaccharides from *Thelephora ganbajun* TG-01[J]. Oxidative Medicine and Cellular Longevity, 2020, 2020: 2308017.
- [47] MUSZYŃSKA B, KAŁA K, WŁODARCZYK A, et al. *Lentinula edodes* as a source of bioelements released into artificial digestive juices and potential anti-inflammatory material[J]. Biological Trace Element Research, 2020, 194(2): 603-613.
- [48] ZHENG L, ZHAI G Y, ZHANG J J, et al. Antihyperlipidemic and hepatoprotective activities of mycelia zinc polysaccharide from *Pholiota nameko* SW-02[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2014, 70: 523-529.
- [49] XU N, REN Z Z, ZHANG J J, et al. Antioxidant and anti-hyperlipidemic effects of mycelia zinc polysaccharides by *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis*[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2017, 95: 204-214.
- [50] 郑婷婷, 张文杰, 龚婉莹, 等. 食用菌多糖提取纯化及结构修饰研究进展[J]. 食品与机械, 2024, 40(7): 231-240.
- ZHENG T T, ZHANG W J, GONG W Y, et al. Research progress on extraction, purification and structural modification of polysaccharides from edible fungi[J]. Food & Machinery, 2024, 40(7): 231-240.
- [51] WANG L Q, WANG C Q, GAO X, et al. Purification, characterization and anti-aging capacity of mycelia zinc polysaccharide by *Lentinus edodes* SD-08[J]. BMC Complementary and Alternative Medicine, 2015, 15(1): 111.
- [52] KIM S Y, GO K C, SONG Y S, et al. Extract of the mycelium of *T. matsutake* inhibits elastase activity and TPA-induced MMP-1 expression in human fibroblasts[J]. International Journal of Molecular Medicine, 2014, 34(6): 1 613-1 621.
- [53] ZHANG C, GAO Z, HU C L, et al. Antioxidant, antibacterial and anti-aging activities of intracellular zinc polysaccharides from *Grifola frondosa* SH-05[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2017, 95: 778-787.
- [54] 张迪, 付美玲, 费丛璇, 等. 多糖-植物蛋白复合物的制备及特性研究进展[J]. 食品与机械, 2024, 40(4): 227-232.
- ZHANG D, FU M L, FEI C X, et al. Research progress on preparation and characteristics of polysaccharide plant protein complex[J]. Food & Machinery, 2024, 40(4): 227-232.
- [55] SCHOOFS H, SCHMIT J, RINK L. Zinc toxicity: understanding the limits[J]. Molecules, 2024, 29(13): 3 130.
- [56] DAS T, AHONGSHANGBAM R, CHABUNGBAM R, et al. The Dual Edge of zinc: linking excessive intake to obesity, diabetes, hypertension, and cardiovascular risks[J]. Acta Biochimica Polonica, 2025, 72: 15550.
- [57] Institute of Medicine (US) Panel on Micronutrients. Dietary reference intakes for vitamin A, vitamin K, arsenic, boron, chromium, copper, iodine, iron, manganese, molybdenum, nickel, silicon, vanadium, and zinc[M]. Washington: National Academies Press. 2001: 442-501.
- [58] HATVANI N, MÉCS I. Effects of certain heavy metals on the growth, dye decolorization, and enzyme activity of *Lentinula edodes*[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2003, 55(2): 199-203.
- [59] RZYMSKI P, MLECZEK M, NIEDZIELSKI P, et al. Cultivation of *Agaricus bisporus* enriched with selenium, zinc and copper[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2017, 97(3): 923-928.
- [60] UMEO S H, FARIA M G I, DRAGUNSKI D C, et al. Iron or zinc bioaccumulated in mycelial biomass of edible basidiomycetes[J]. Anais da Academia Brasileira de Ciencias, 2020, 92(Suppl 2): e20191350.
- [61] SAZANOVA K V, ZELENSKAYA M S, KORNEEV A V, et al. Effect of fungal metabolism on Zn minerals formation: the case of *Aspergillus niger* and *Penicillium chrysogenum*[J]. Crystals, 2025, 15(2): 118.
- [62] GIANNACCINI G, BETTI L, PALEGO L, et al. The trace element content of top-soil and wild edible mushroom samples collected in Tuscany, Italy[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2012, 184(12): 7 579-7 595.