

DOI: 10.19812/j.cnki.jfsq11-5956/ts.20240403005

多组学技术在食用菌保鲜中的应用研究进展

王飞宇^{1,2}, 刘娅妮², 李 然^{2,3}, 史德芳^{2,4*}, 高 虹^{2,4}, 范秀芝^{2,4},
殷朝敏^{2,4}, 于 巍^{2,4}, 张 玉^{1*}

(1. 湖北工业大学生命科学与健康工程学院, 武汉 430064; 2. 湖北省农业科学院农产品加工与核农技术研究所, 农业农村部农产品冷链物流技术重点实验室, 林下经济湖北省工程研究中心, 武汉 430064; 3. 华中农业大学食品科学技术学院, 武汉 430070; 4. 湖北裕国菇业有限公司湖北省香菇产业技术研究院, 随州 441300)

摘 要: 食用菌采后保鲜技术的研究及应用对提升食用菌全产业链的竞争力有着不可或缺的作用。近年来, 随着生鲜菌菇消费量大幅增长, 消费者对菌菇品质也愈发关注。因此, 提高对生鲜菌菇品质劣变机制的科学认知和开发精准高效的智能保鲜技术将对促进食用菌物流贮运和鲜食消费具有重要意义。当前, 多种组学技术可以从不同层面、多尺度、深维度解析子实体组织、细胞结构、细胞器、胞内胞外生物大分子及代谢物的时空变化特征, 涉及食用菌采后劣变及衰老过程的基因表达、蛋白变化、代谢调控和微生物侵染等诸多方面, 为深入探求食用菌采后劣变机制提供了新方法、新途径和新视角。本文重点阐述了近年来多种组学技术(转录组学、蛋白质组学、代谢组学和微生物组学)在食用菌采后保鲜方面的应用进展, 对应用效果进行了分析总结, 并对相关研究趋势进行展望, 以期食用菌采后保鲜研究提供参考, 并为探索新型、绿色、高效的、低成本的食用菌保鲜方法打开新思路。

关键词: 食用菌; 保鲜; 蛋白质组学; 转录组学; 代谢组学; 微生物组学

Research progress in the application of multi omics in postharvest preservation of edible mushrooms

WANG Fei-Yu^{1,2}, LIU Ya-Ni², LI Ran^{2,3}, SHI De-Fang^{2,4*}, GAO Hong^{2,4}, FAN Xiu-Zhi^{2,4},
YIN Chao-Min^{2,4}, YU Wei^{2,4}, ZHANG Yu^{1*}

(1. College of Life Science and Health Engineering, Hubei University of Technology, Wuhan 430064, China; 2. Institute of Agro-products Processing and Nuclear Agricultural Technology, Hubei Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Cold Chain Logistics Technology for Agro-product, the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hubei Provincial Engineering Research Center of Under-forest Economy, Wuhan 430064, China; 3. School of Food Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 4. Hubei Yuguo Mushroom Industry Co., Ltd., Hubei Shiitake Industry Technology Research Institute, Suizhou 441300, China)

基金项目: 湖北省重点研发技术项目(2022BBA0024、2023BBB138)、湖北省食用菌产业技术体系专项资金资助项目(20230HBSTX4-09)、湖北省农业科学院领军人才计划项目(2023-2028)

Fund: Supported by the Hubei Province Key Research and Development Technology Project (2022BBA0024, 2023BBB138), the Hubei Province Edible Fungi Industry Technology System Special Fund Support Project (20230HBSTX4-09), and the Hubei Academy of Agricultural Sciences Leading Talent Program Project (2023-2028)

***通信作者:** 史德芳, 博士, 研究员, 主要研究方向为食(药)用菌功能食品开发研究。E-mail: shidefang@hbaas.com

张 玉, 博士, 副教授, 主要研究方向为农产品加工技术。E-mail: yuzhang@mail.hbut.edu.cn

***Corresponding author:** SHI De-Feng, PH.D, Researcher, Institute of Agro-Products Processing and Nuclear agricultural Technology, Hubei Academy of Agricultural Sciences, No.5 Nanhu Avenue, Hongshan District, Wuhan 430064, China. E-mail: shidefang@hbaas.com
ZHANG Yu, Ph.D, Associate Professor, Hubei University of Technology, No.28 Nanli Road, Hongshan District, Wuhan 430064, China. E-mail: yuzhang@mail.hbut.edu.cn

ABSTRACT: The research and application of post-harvest preservation technologies for mushrooms are crucial in enhancing the competitiveness of the entire industry chain. In recent years, there has been a significant increase in the consumption of fresh mushrooms, leading to a growing concern among consumers regarding their quality. Therefore, improving the scientific understanding of the quality deterioration mechanism of fresh mushrooms and developing precise and efficient intelligent preservation technology is of great significance in advancing the logistics, storage, transportation of fresh mushrooms, and fresh food consumption. Currently, multiple omics technologies can analyze the temporal and spatial variation characteristics of fruiting body tissue, cell structure, organelles, intracellular and extracellular biomacromolecules and metabolites from different levels, multi-scale and deep dimensions, involving many aspects such as gene expression, protein change, metabolic regulation, and microbial infection in the process of postharvest senescence and deterioration and of mushrooms. These omics technologies provide new methods, perspectives, and insights for further exploring the mechanisms of post-harvest deterioration of mushrooms. This paper examined the recent advancements in various omics technologies (transcriptomics, proteomics, metabolomics and microbiomics) in the postharvest preservation of mushrooms in recent years, evaluating the effectiveness of these technologies as well as discussing future research trends to offer insights for further studies, in order to serve as a reference for postharvest preservation research on mushrooms and spark new ideas for investigating innovative, green, cost-effective, and environmentally friendly methods of preserving mushrooms.

KEY WORDS: edible mushrooms; preservation; proteomics; transcriptomics; metabolomics; microbiomics

0 引言

食用菌是一类可食用真菌,大多属于担子菌亚门,少数属于子囊菌亚门,例如金针菇、平菇、香菇、杏鲍菇、白灵菇等都是常见的品种,可作为功能性食品、营养品或药物等,其潜在价值在世界范围内受到广泛关注^[1]。近年来,我国食用菌生产规模大幅增加仅 2021 年产量就超过 4100 万 t,甚至产量整体还呈正增长态势。我国食用菌市场以销售鲜菇为主,而食用菌有着含水量高、组织幼嫩、缺乏保护性结构等特性,采后会表现出褐变、失水、腐烂、开伞、软化等劣变现象,其采后品质迅速下降,严重影响其商品价值^[2]。此外,较高的呼吸速率和代谢酶活性,以及微生物侵染也会对食用菌的品质造成不容忽视的影响^[3]。因此,在生鲜食用菌的采后处理、电商销售、物流贮运等环节中,保持及提升食用菌的贮运品质对降低生鲜损耗、延长货架期和提高经济效益具有重要意义。

食用菌的采后保鲜过程中会发生多种生理生化变化,主要包括组织褐变、细胞壁降解、细胞膜损伤、呼吸蒸腾加剧、酶活性增加、活性氧(reactive oxygen species, ROS)积累等,这些变化都与基因转录、蛋白质表达、代谢调控和微生物侵染密切相关,而且它们涉及食用菌子实体、组织、细胞、基因多个层次,是一个整体、全面、动态的过程。食用菌贮运过程中有关品质劣变的传统分析研究更多的侧重于静态指标的生化 and 理化分析,例如测定子实体的硬度、色差、失重率、感官评价、水分含量、可溶性固形物、可滴定酸、总酚含量、丙醛含量等。这些方法虽提供

了食用菌品质劣变的部分表征信息,但仅局限于对食用菌子实体采后相关指标的有限认识,无法深入揭示食用菌采后品质劣变的生物学变化和分子机制。

组学作为一门新兴的综合性学科领域,相关研究在近年来得以蓬勃发展并受到广泛关注。组学研究是生命科学研究的重要组成部分,是从整体角度分析研究对象全部组分,解析其相互关系的学科^[4]。近年来,随着组学技术的发展,研究者纷纷将转录组学、蛋白质组学、代谢组学以及微生物组学等高通量技术应用于食用菌采后保鲜过程中品质劣变现象的深入研究。他们运用更为先进的手段——高通量、高灵敏度的组学技术,力图揭示食用菌贮运过程中品质衰退的生理代谢机制,为开发新型、绿色、高效、适宜的保鲜技术提供强有力的理论支撑。应用多种组学技术能够在采后食用菌的基因、蛋白质、代谢产物、微生物侵染等方面进行探索,揭示关键基因靶点、蛋白标志物、代谢产物及微生物致腐作用机制等,将为研究食用菌采后衰老机制提供新视角。这些新型研究方法的应用不仅丰富了对食用菌贮运过程中品质劣变机理的深入理解和把握,同时也为提高生鲜食用菌减损增效、促进食用菌产业全产业链的高质量发展提供了技术支持。

本文对转录组学、蛋白质组学、代谢组学和微生物组学近年来在食用菌采后保鲜领域中的应用效果进行总结与分析,并展望其未来发展趋势,为深入研究食用菌采后品质劣变机理提供理论依据,促进食用菌产业的可持续发展。

1 食用菌采后品质劣变

食用菌的品质会受到自身因素和外界因素的影响,

导致采后食用菌的感官品质、营养品质的下降, 损失其经济价值^[5]。食用菌因缺乏角质层的保护, 采后在蒸腾和呼吸作用的影响下会迅速地发生菇体皱缩、萎蔫、硬化、褐变、软化、菇柄伸长、开伞等品质劣变现象^[6]。食用菌在采后运输过程中还会受到细菌或病毒侵染, 有害微生物会分解食用菌中的蛋白质、碳水化合物等, 还会改变食用菌细胞结构, 影响其观感和口感, 失去原有的品质^[7]。另外, 还容易遭受物理损伤影响其品质和货架期。食用菌采后子实体还会继续生长形成孢子, 通过分解自身的营养物质(包括但不限于甘露醇、海藻糖等)成分提供能量, 这也是食用菌采后会发生细胞壁降解的一个原因。采后子实体衰老是一个复杂的程序化过程, 伴随着多糖与蛋白质降解、组织木质化、组织褐变、各种营养元素的降解、有毒物质的积累等一系列生理生化变化。

采后食用菌生理生化变化不是独立的, 而是相互关联、相互促进的。多年来, 食用菌采后褐变机制、呼吸调控机制、蒸腾作用与水分变化关系、微生物侵染过程及致腐特点、子实体老化的具体生化过程等一直是食用菌采后保鲜研究的热点问题。国内外学者对此进行不断且深入的研究, 根本目的在于通过掌握食用菌在贮运过程中品质劣变内在机制, 寻找有效的保鲜技术, 以提高食用菌的保鲜效果并延长货架期。

2 多组学技术在食用菌保鲜研究中的应用

食用菌采后品质劣变是一个复杂的生理生化过程, 传统的检测技术已经很难清晰而深入地了解其中的生物学变化。多种组学技术的应用能够全面且系统地分析采后食用菌的基因表达、蛋白质组成、代谢产物和微生物群落的变化, 为深入探究食用菌采后品质劣变机理提供全方位的有效信息。

2.1 转录组学分析

20 世纪 90 年代, 基因组学和生物信息学的不断发展, 催生了转录组学的出现, 随着组学技术的不断进步, 转录组学已广泛应用于医学、动物、植物等领域^[8]。转录组学现在常用的研究方法有 4 种: RNA 测序技术(RNA sequencing, RNA-Seq)^[9]、基因表达系列分析技术(serial analysis of gene expression, SAGE)^[10]、基因芯片技术(gene chip technology)^[11]和大规模平行测序技术(massively parallel signature sequencing, MPSS)^[12]。其中又以 RNA 测序技术应用最为广泛, 它有着高通量、高重复性、宽检测范围、准定量等优点, 已经不仅可以用于基因组序列信息已知的物种测序, 对探求未知基因组序列的物种也有一定程度应用, 相比于其他的研究方法有着明显的优势^[13]。近五年来转录组学在食用菌保鲜方面的研究情况如表 1 所示。

表 1 近 5 年转录组学在食用菌保鲜方面的研究
Table 1 Research on transcriptomics in the preservation of edible mushrooms in the past 5 years

品种	研究内容	研究方法	功能	文献
双孢蘑菇 (<i>Agaricus bisporus</i>)	CA-g-CS/PLA 包装双孢蘑菇的基因表达变化	GO 和 KEGG 富集分析、RNA-Seq 分析	膜脂代谢、能量代谢、ROS 代谢、MAPK 信号转导	[14]
	双孢蘑菇采后的细菌抗病机制	RNA-Seq、鉴定 DEGs、KEGG 通路分析	抗氧化活性、甲烷代谢、硫代谢	[15]
	L-半胱氨酸处理延缓鲜切双孢蘑菇品质恶化的机制	GO 和 KEGG 富集分析	ROS 代谢、氧化还原酶过程、膜完整性、硫代谢	[16]
杏鲍菇 (<i>Pleurotus eryngii</i>)	PE 包装延缓杏鲍菇木质化的机制	GO 和 KEGG 富集分析、CRM、RNA-Seq 分析	木质素化	[17]
	LDPE 包装延缓杏鲍菇采后褐变的机制	RNA-Seq 分析	膜脂代谢、能量代谢、呼吸代谢	[18]
金针菇 (<i>Flammulina velutipes</i>)	Nano-PM、PE 和 no-PM 包装金针菇的基因表达变化	GO 和 KEGG 富集分析、RNA-Seq 分析	活性氧代谢、氧化磷酸化、糖酵解/糖异生、PCD、木质化	[19]
	PENP 包装金针菇延缓茎伸长的机制	RNA-Seq 和 DEGs 分析、qRT-PCR	呼吸作用、能量代谢、细胞壁降解	[20]
香菇(<i>Lentinula edodes</i>)	伽马辐照延缓采后冷藏香菇品质劣化的机制	RNA-seq 分析、qRT-PCR 分析	能量代谢、脂质降解、漆酶合成	[21]
	冷藏条件下香菇鲜味丧失机制	qRT-PCR 分析	能量代谢、鲜味核苷酸降解	[22]
羊肚菌 (<i>Morchella spp.</i>)	羊肚菌贮藏过程中的褐变机制	GO 和 KEGG 富集分析、qRT-PCR	酪氨酸代谢途径、莽草酸途径、MAPK 信号转导	[23]

注: 咖啡酸接枝壳聚糖/聚乳酸(caffeic acid-grafted-chitosan/polylactic acid, CA-g-CS/PLA); 基因本体(gene ontology, GO); 京都基因与基因组百科(kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG); 丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK); 差异表达基因(differentially expressed gene, DEGs); 共聚焦拉曼显微光谱(confocal Raman microscopy, CRM); 低密度聚乙烯(low-density polyethylene, LDPE); 纳米复合包装材料(nanocomposite packaging material, Nano-PM); 聚乙烯(polyethylene, PE); 无包装材料(no packaging material, no-PM); 程序性细胞死亡(programmed cell death, PCD); 新型聚乙烯纳米包装(polyethylene nanopackaging, PENP); 定量实时聚合酶链反应(quantitative real time polymerase chain reaction, qRT-PCR)。

食用菌在贮运过程中含水量高,呼吸和蒸腾作用旺盛,容易腐败,常采用低温冷藏、气调保鲜、辐射保鲜、涂膜/喷洒/浸渍抑菌剂等保鲜方法。近年来,随着消费者对生鲜菌菇的需求增长和电商物流贮运技术的发展,开发适合规模化保鲜贮运食用菌的新型包装材料受到业界的极大关注。当前,转录组学技术的应用更多集中考察包装材料对食用菌采后保鲜效果的影响研究。CA-g-CS/PLA、PE、LDPE、Nano-PM 和 PENP 等各种聚合物材料不断涌现,种类繁多的保鲜材料,化学组成和制作工艺不同,透气性差异大。即便是同种保鲜材料,分子密度和厚度不同时,透气性也会不同,选用适当保鲜材料包装食用菌可降低失重,抑制呼吸代谢、延缓褐变和衰老、延长货架期^[24]。ZHOU 等^[14]运用转录组学分析了 CA-g-CS/PLA 包装抑制采后双孢蘑菇品质劣化的机制,通过 GO 和 KEGG 富集分析,明确了双孢蘑菇代谢途径中的关键基因。研究验证了 CA-g-CS/PLA 膜通过调节膜脂、能量和 ROS 代谢以及 MAPK 信号转导,有效延缓了双孢蘑菇采后品质的劣化。YU 等^[17]利用 CRM 分析 PE 包装杏鲍菇的木质化机制,从 10、20 和 30 d 的数据中筛选了 55 个与漆酶、多功能过氧化物酶(versatile peroxidase, VP)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和辅酶 A 连接酶相关的 DEGs。再对此进行转录组学分析,得到的研究结果显示 PE 包装会上调参与木质素分解的漆酶和 VP 相关基因的表达,下调木质素合成相关基因的表达,从而抑制杏鲍菇的木质化;同样的,MA 等^[18]用转录组学的方法对低温贮藏中 LDPE 包装杏鲍菇的延缓褐变机制进行分析,发现 LDPE 气氛包装会激活 1-谷胱甘肽合成和杏鲍菇膜脂代谢、能量代谢、呼吸代谢基因的表达,减少 ROS 的积累,延缓褐变。这两项研究主要利用转录组学技术都对聚乙烯材料包装延缓采后杏鲍菇的品质劣化过程进行了深入的剖析。另外,ZUO 等^[19]使用转录组学和统计学方法分析了 Nano-PM、PE 和 no-PM3 种贮藏条件下金针菇品质的差异,经 GO 和 KEGG 富集分析发现,Nano-PM 包装可调控与 ROS 代谢、能量代谢、PCD 和木质素代谢密切相关的基因表达,从而延缓金针菇的品质恶化。目前 CA-g-CS/PLA、PE、LDPE、Nano-PM 和 PENP 等保鲜材料延缓食用菌品质劣化的机制尚未完全清晰,通过上述研究可以发现食用菌采后劣变大多受限于膜脂代谢、能量代谢、ROS 代谢、呼吸代谢、木质素代谢等代谢途径的相关基因。在上述研究结果的基础上,可以利用转录组学技术检测对食用菌采后品质劣变过程起主导作用的相关基因,并分析影响食用菌采后品质劣变的代谢途径。

通过对转录组数据的深入分析,可为未来开发精准调控技术提供基础,还可以改良保鲜材料的设计,以更好地满足食用菌保鲜的需求。转录组学技术有助于更加深入

地了解材料包装对食用菌采后品质的影响,将有助于新型、绿色、高效、低成本保鲜材料的研发。

2.2 蛋白组学分析

根据 *Nature* 和 *Science* 的报道,“proteome”(蛋白质组)一词由 Marc Wilkins 首次提出^[25]。蛋白质组是指在特定的发育阶段中某个细胞或整个机体中全部蛋白质的总和,不仅包括基因的转录产物直接翻译出来的蛋白质,还包括被选择性剪切的转录产物编码的蛋白质和修饰蛋白质等^[26]。蛋白质组学曾主要应用于医疗领域,随着组学技术的不断进步,其应用范围逐渐扩大,目前在食品科学、环境毒理检测等领域也得到广泛应用^[27]。近 5 年来蛋白质组学在食用菌保鲜方面的研究情况如表 2 所示。

采后金针菇随着所处环境的变化所表达的蛋白质也会变化,可以利用蛋白质组学深入研究金针菇所处不同环境下的蛋白质表达差异,探索有利于金针菇保鲜的贮运条件。FANG 等^[28]通过 HPLC-MS/MS 对 4℃商品包装贮藏 21 d 条件下的金针菇蛋白进行定量分析,共检测出 291 种差异表达蛋白(differentially expressed proteins, DEPs),这些蛋白质主要涉及氨基酸生物合成、能量代谢和甲羟戊酸途径。研究结果表明贮运状态下的金针菇通过上调与糖酵解、TCA 循环和甘氨酸/缬氨酸合成的蛋白质表达以保持能量供应,并增强非生物胁迫耐受性。此后,FANG 等^[29]又采用 TMT-coupled 2D LC-MS/MS 的蛋白质组学分析技术对 NP 与 PE 分别包装的金针菇能量代谢差异进行对照研究,发现 NP 包装下的金针菇表达的线粒体蛋白质更多,抑制碳水化合物和能量代谢,保护了线粒体的完整性和功能,从而有效延长金针菇的货架期。这些利用鉴定 DEPs 得到的研究成果为探求采后金针菇的蛋白质组学图谱提供了新的见解,为开发更具优势的金针菇采后保鲜方法提供可靠信息。

采后食用菌普遍存在子实体自溶现象,但其机制未完全清晰。ZHA 等^[30]采用 iTRAQ-2D LC-MS/MS 对采后贮藏 12h 的草菇进行蛋白质组学分析,鉴定出多种 DEPs,如 ATP1、SDH2、COR1、UBA1、COX4、UBC1 和 SKP1,在草菇低温自溶过程中发挥了重要作用。此研究结果与吴志亮等^[36]对草菇响应低温胁迫的差异蛋白质组学分析结果一致。除草菇外,YANG 等^[33]采用定量蛋白质组学和生物信息学方法对鸡腿菇采后子实体的自溶机制进行研究,发现鸡腿菇的自溶机制更为复杂,开伞前,鸡腿菇的自溶过程涉及细胞壁水解和能量生物合成等碳水化合物代谢,可能受核糖体的调控,而开伞后,自溶机制可能与 ROS 的积累和 MAPK 信号通路的激活有关。利用蛋白质组学技术深入研究食用菌采后低温保鲜过程中子实体的自溶机理,有助于理解子实体自溶现象的分子机制,为制定更有效的保鲜策略提供科学依据。

表 2 近 5 年蛋白质组学在食用菌保鲜方面的研究
Table 2 Research on proteomics in the preservation of edible mushrooms in the past 5 years

品种	研究内容	研究方法	功能	文献
金针菇	商业储存条件下包装金针菇的蛋白质表达变化	HPLC-MS/MS	氨基酸生物合成、糖酵解、三羧酸循环、甘氨酸/缬氨酸合成、甲羟戊酸途径	[28]
	NP 包装延缓冷藏金针菇品质衰退的能量代谢途径	TMT-coupled 2D LC-MS/MS	能量代谢	[29]
草菇 (<i>Volvariella volvacea</i>)	草菇采后低温自溶的分子机制	iTRAQ-2D LC-MS/MS、GO 和 KEGG 富集分析	蛋白质水解	[30]
	草菇采后不同时间蛋白质表达变化	iTRAQ、RPLC、GO 和 KEGG 富集分析	蛋白质合成、脂肪酸代谢、氨基酸代谢	[31]
2 鸡腿菇 (<i>Coprinus comatus</i>)	鸡腿菇采后贮藏期间的品质劣化机制	TMT 标记、LC-MS/MS 分析	能量代谢、碳水化合物代谢、信号转导、氨基酸代谢	[32]
	鸡腿菇采后子实体的自溶机制	TMT 标记、LC-MS/MS 分析	碳水化合物代谢、活性代谢、MAPK 信号通路的激活	[33]
双孢蘑菇	纳米包装延缓冷藏双孢蘑菇品质劣变的机制	TMT 标记、LC-MS/MS 分析、qRT-PCR	能量代谢、膜脂代谢	[34]
核侧耳 (<i>Pleurotus tuoliensis</i>)	碳水化合物活性酶影响核侧耳采后品质的分子机制	TMT-MS/MS	细胞壁降解、褐变、营养物质流失	[35]

注: 高效液相色谱-质谱法(high performance liquid chromatography-mass spectrometry, HPLC-MS/MS); 纳米复合材料(nanocomposite, NP); 串联质量标签结合二维液相色谱质谱/质谱法(tandem mass tag coupled two-dimensional liquid chromatography-mass spectrometry/mass spectrometry, TMT-coupled 2D LC-MS/MS); 同位素标记相对和绝对定量的二维液相色谱质谱/质谱法(isobaric tags for relative and absolute quantitation coupled two-dimensional liquid chromatography-mass spectrometry/mass spectrometry, iTRAQ-2D LC-MS/MS); 反相液相色谱(reverse phase liquid chromatography, RPLC); 串联质量标签(tandem mass tag, TMT); 液相色谱-串联质谱(liquid chromatography-mass spectrometry/mass spectrometry, LC-MS/MS); 串联质量标签联合液相色谱-串联质谱(tandem mass tag-mass spectrometry/mass spectrometry, TMT-MS/MS)。

除了上面提到的蛋白质组学在金针菇保鲜和草菇、金针菇子实体低温自溶两方面的研究之外, 蛋白质组学在其他食用菌的采后保鲜研究方面也有应用, 比如双孢蘑菇、核侧耳等^[34-35]。运用蛋白质组学技术分析鉴定不同食用菌或同一食用菌生长发育、采后保鲜、贮运配送不同时期的 DEPs, 主要关注的生理生化过程有子实体自溶、老化、组织褐变、能量代谢等。蛋白组学为探明食用菌采后贮运中的品质劣化机制提供了有力支持, 进一步研究将有助于食用菌的采后管理, 并为食用菌的采后保鲜处理方法提供理论依据。

2.3 代谢组学分析

代谢组学在 20 世纪 80 年代就有了一定的发展, 早期的代谢组学研究主要集中在核磁共振(nuclear magnetic resonance, NMR)和质谱(mass spectrometry, MS)技术上, 这两种技术被广泛用于分析生物体内的代谢产物^[37]。21 世纪以后, 质谱和核磁共振技术得到了显著的改进和发展。高分辨率质谱仪的引入、新型色谱技术的应用以及生物信息

学工具的不断完善, 使得代谢组学研究广泛应用于医学、合成生物学、食品科学等领域^[38]。近 5 年来代谢组学在食用菌保鲜方面的研究情况如表 3 所示。

食用菌采后为维持自身基本的生命活动, 其蛋白质、脂质、碳水化合物等代谢途径仍会继续进行, 但又缺乏外部生长基质供应, 转而进行自身营养物质的再循环, 同时产生的许多次级代谢产物也影响着食用菌的采后品质。FANG 等^[39]利用 UPLC-Q-TOF-MS 分析了 Nano-PM 包装的双孢蘑菇采后动态过程, 筛选出 35 种差异代谢物, 对其进行分析后发现, Nano-PM 保鲜可保持双孢蘑菇中 3, 4-二羟基苯甲醛、亮氨酸和谷氨酸的较高水平, 抑制酪氨酸酶(tyrosinase, TYR)活性, 减缓贮运过程中的品质劣化。这些发现有助于解释 Nano-PM 延缓双孢蘑菇褐变的机制, 并为 Nano-PM 包装应用于更多食用菌品种的保鲜提供有价值的信息。GAO 等^[40]利用 LC-MS/MS 对贮藏期间的羊肚菌进行代谢组学分析, 结果表明, 酪氨酸代谢是贮藏过程中羊肚菌褐变的重要途径, 而存在于酪氨酸代谢途径上游的膜脂和能量代谢也可能与贮藏过程中羊肚菌的褐变有关。

表 3 近 5 年代谢组学在食用菌保鲜方面的研究
Table 3 Research on the preservation of edible mushrooms by metabolomics in the past 5 years

品种	研究内容	研究方法	功能	文献
双孢蘑菇	Nano-PM 延缓双孢蘑菇褐变的机制	UPLC-Q-TOF-MS	褐变	[39]
羊肚菌	羊肚菌贮藏期间的和褐变机制及代谢物的差异	LC-MS/MS、游离氨基酸分析、水解氨基酸分析	酪氨酸代谢、褐变	[40]
金针菇	多巴黑素参与东亚金针菇黄色品种的酶促褐变	HILIC-ESI(±)-Q-TOF-MS、UPLC-Q-TOF-MS、LC-MS/MS	苯丙素合成、酪氨酸代谢、核苷酸降解、蛋白质水解、细胞膜/细胞壁降解、抗氧化活性降低	[41]

注：超高效液相色谱-四极杆-飞行时间质谱法(ultra-performance liquid chromatography-quadrupole- time-of-flight mass spectrometry, UPLC-Q-TOF-MS); 亲水交换色谱-四极杆-电喷雾离子化(正负离子模式)-飞行时间质谱法[hydrophilic interaction liquid chromatography-electrospray ionization (positive/negative)-quadrupole- time-of-flight mass spectrometry, HILIC-ESI(±)-Q-TOF-MS]。

FU 等^[41]利用多种代谢组学方法分析了多巴黑素在东亚金针菇黄色品种褐变过程中的作用。首先利用 HILIC-ESI(±)-Q-TOF-MS, 随后对提取物进行 UPLC-Q-TOF-MS 分析, 共筛选出 107 个在褐变过程中显著变化的代谢物。研究发现, 东南亚黄色金针菇采后氧化应激引起的生理反应可能包括核苷酸降解、蛋白质水解、细胞膜/细胞壁降解、抗氧化活性降低等生理过程, 而多巴黑素通过上调苯丙素代谢途径对这些过程进行调节。根据此研究可以发现低氧环境贮藏、抑制酚氧化酶活性、增强抗氧化剂等方法都是减缓金针菇在贮藏过程中发生褐变的有效途径。

代谢组学注重于分析子实体内的代谢产物, 包括代谢物的种类、相对丰度以及它们在生物体内的变化。利用代谢组学对食用菌在采后不同时间点或不同贮运条件下的代谢物进行分析, 确定能够表征食用菌采后保鲜效果的特征性代谢物(如有机酸、多酚类化合物、挥发性醇等), 构建食用菌采后代谢途径的调控网络, 逐步清晰且深入地发现关键代谢物的动态变化及互作效应, 进一步探求贮运条件、处理方式、包装材料特性对子实体中营养物质(蛋白质、糖分、膳食纤维等)、功能成分(多酚、麦角甾醇等)、微量元素和维生素的影响效果及作用机制, 为供给“高保质”生鲜菌菇产品提供理论和技术支持。另一方面, 这些标志物可以作为评估食用菌新鲜度和质量变化的指标, 帮助预测食用菌的最佳保质期, 并探索某菌种的最佳贮藏条件, 为食用菌产业的可持续发展提供科学依据。

2.4 微生物组学分析

微生物组是指一个特定环境或生态系统中全部微生物及其遗传信息的集合, 其内涵包括了微生物与其环境和宿主的相互作用^[42]。微生物组学是以微生物组为研究对象, 利用高通量测序和质谱鉴定等组学技术来探究微生物群体间的相互关系、结构、功能及其与环境或宿主间相互关系的学科, 目前已被广泛应用于环境微生物组的研究, 其研究对象包括土壤、水体、大气和人体等环境或生物体中的

微生物^[43]。近 5 年来微生物组学在食用菌保鲜方面的研究情况如表 4 所示。

食用菌采后发生微生物侵染是一个常见的问题, 通常会导致采后食用菌在贮运过程中的腐败变质。微生物侵染主要涉及细菌、霉菌等微生物的生长和繁殖, 它们会引起食用菌腐败、褐变、异味等不良变化。使用微生物组学的方法研究食用菌采后微生物侵染问题可以深入了解此过程中的微生物群落结构、功能以及不同微生物之间和微生物与宿主之间的相互作用, 还可以借此确定导致食用菌品质腐败的微生物具体种属, 以便做出更好的采后保鲜措施。张小玲等^[44]采用高通量测序的方法检测不同冷藏时间的香菇表面细菌菌群和霉菌的变化, 发现香菇品质与冷藏时间呈现负相关, 在香菇品质劣化的过程中冷藏香菇的群落丰富度表现出先下降后上升的趋势, 微生物多样性先增加后减少再对冷藏过程中香菇表面细菌菌落进行分离鉴定发现伯克氏菌属(*Burkholderia-Caballeronia Paraburkholderia*)、假单胞菌属(*Pseudomonades*)、短小杆菌属(*Curtobacterium*)、鞘脂单胞菌属(*Sphingomonas*)、甲基杆菌属(*Methylobacterium*)和不动杆菌属(*Acinetobacter*), 这些微生物共同作用导致香菇的腐败。安花弘等^[45]采用 16S rDNA 高通量测序技术研究双孢菇贮藏过程中的表面菌群结构变化, 分别从门、属两个层次对低温贮藏的双孢蘑菇表面菌群进行分析, 分离鉴定后得知主要是假单胞菌属、土地杆菌属(*Pedobacter*)、鞘氨醇杆菌属(*Sphingobacterium*)和沙雷氏菌属(*Serratia*)这 4 个属的微生物导致了双孢蘑菇的腐败。石福磊^[47]利用高通量测序技术对 3 种不同气调包装的猪肚菇表面微生物群落结构多样性进行分析, 并对贮藏过程中菌落总数与品质特性进行相关性分析, 最后发现猪肚菇贮藏前期和中后期的优势菌门是变形菌门(*Proteobacteria*), 优势菌属是假单胞菌属; 此外, 菌落总数与硬度、失重率、呼吸强度、还原糖含量、POD 活性和过氧化氢酶活性之间菌存在显著相关关系。

表 4 近 5 年来微生物组学在食用菌保鲜方面的研究
Table 4 Research on microbiomics in the preservation of edible mushrooms in the past 5 years

品种	研究内容	研究方法	功能	文献
香菇	香菇冷藏期间的品质及微生物菌群变化	HS-SPME-GC/MS、外标法、HPLC-MS/MS	品质劣化、腐败	[44]
双孢蘑菇	双孢蘑菇贮藏期间菌体优势腐败菌群的变化	16S rDNA 高通量测序技术	菌体腐败	[45]
	4℃贮藏条件下双孢蘑菇菇体表面菌相变化	16SrRNA 高通量测序方法	菌体腐败	[46]
	猪肚菌气调保鲜贮藏期间微生物群落多样性、总数及菌体品质变化	16S rDNA 高通量测序技术	菌体腐败、子实体失重、软化、褐变	[47]
羊肚菌	采后低温贮藏羊肚菌菌落及 VOCs 变化	HS-SPME-GC/MS	VOCs 含量、菌体腐败	[48]
斑玉蕈(<i>Hypsizygus marmoreus</i>)	斑玉蕈贮藏过程中细菌群落及挥发性成分变化	SPME-GC/MS、高通量测序	菌体腐败	[49]
香菇、平菇(<i>Protrusile ostreatus</i>)、斑玉蕈	25℃食用菌中潜在腐败菌的微生物组分析及生长行为预测	高通量测序法、定量 PCR	菌体腐败	[50]

注: : 顶空固相微萃取气相色谱/质谱联用技术(HeadSpace Solid Phase Microextraction Gas Chromatography/Mass Spectrometry, HS-SPME-GC/MS)、固相微萃取气相色谱/质谱联用技术(Solid Phase Microextraction Gas Chromatography/Mass Spectrometry , SPME-GC/MS)、聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)。

除此之外, 也有利用高通量技术考察食用菌采后腐败微生物和挥发性有机物(volatile organic compounds, VOCs)之间关系的报道。JIANG 等^[48]采用高通量测序技术分析了 4℃环境下野生羊肚菌微生物群落和挥发性有机物的变化, 发现假单胞菌等细菌和曲霉等真菌在贮藏过程中对羊肚菌影响较大, 微生物与 VOCs 有较强的相关性, 这表明微生物在腐坏过程中对羊肚菌的降解和挥发性有机物的形成至关重要。YUAN 等^[49]利用高通量测序技术研究了斑玉蕈贮藏过程中细菌群落演替, 发现沙雷氏菌可能是导致斑玉蕈腐败的主要腐败菌之一; 再采用 HS-SPME-GC/MS 法鉴定了斑玉蕈贮藏过程中的关键挥发性有机物, 发现(*E*)-2-辛醛、1-辛烯-3-醇、3-辛醇和 3-辛酮极为重要。目前对于食用菌采后侵染微生物和 VOCs 的研究有一定的潜在局限性, 主要在于对微生物群落代谢的认识还远远不够, 以及是否生成、如何生成及调控关键挥发性有机物的具体作用机制尚不清楚。因此, 有必要利用多种组学技术联合应用, 从不同水平上共同分析挥发性有机物的形成机制, 以确定采后侵染微生物对特定挥发性有机物的影响。

结合上述研究可以看到, 随着高通量测序技术的不断发展和应用, 可以更全面地揭示食用菌腐败过程中侵染微生物和关键挥发性有机物的生物信息, 基于这些信息, 建立预测模型, 实现对食用菌采后微生物侵染的早期预警和控制。还可以利用微生物组学的指导生物防控策略的制定, 开发能够对抗特定侵染微生物的生物防控手段, 例如对假单胞菌属、短小杆菌属、鞘脂单胞菌属等。加强食用菌采后微生物组学研究, 可以更全面、更深入地理解食用菌采后微生物侵染的机制, 并为制定科学的防控策略提供依据。

2.5 多组学分析

以上的各种组学技术在各自的领域虽都有极大的优势, 但也有各自的劣势。转录组学可能受到基因表达动态范围的限制, 较高和较低表达基因之间的检测可能存在挑战, 且描述基因的完整功能时可能存在一定的限制; 蛋白质组学也同样面临着蛋白质丰度动态范围较大的问题, 而且蛋白质提取和纯化等样品处理步骤可能影响数据的准确性; 代谢组学的劣势主要在于代谢产物种类繁多, 分析的复杂性较高, 同时需要考虑代谢产物的时空变化; 微生物组学的劣势在于数据解释相对复杂, 由于微生物群落的多样性, 理解这些数据可能需要更深入的生物学背景。而这些劣势可以通过多种组学方法结合使用, 弥补彼此的局限性。多组学结合应用相比于单一组学可以对食用菌品质劣化过程有更加深入的认识, 更加全面的对此过程涉及的基因、蛋白质、代谢途径和侵染微生物进行检测。近五年来多组学方法结合应用在食用菌保鲜方面的研究情况如表 5 所示。

食用菌采后的褐变反应是造成经济损失的重要原因之一, 金针菇采后的氧化损伤会加速贮藏过程中的褐变, 为了解决这一问题, FU 等^[51]采用基因组测序、转录组分析和 4D 无标记蛋白质组定量对采后金针菇的氧化变质过程进行分析, 发现漆酶可能是催化褐变反应的关键多酚氧化酶, 而细胞衰老和暴露于氧气的可能是发生褐变的主要原因。对于食用菌的褐变, 除了改进保鲜方法外, 还可以加强食用菌自身的抗褐变能力。CAI 等^[52]利用转录组学和代谢组学从基因表达和代谢物差异两方面进行研究, 结果显示双孢蘑菇的抗褐变的能力可以通过多酚氧化酶的

表 5 近 5 年来多组学共同应用在食用菌保鲜方面的研究
Table 5 Multiple omics studies on the preservation of edible mushrooms in the past 5 years

品种	研究内容	研究方法	功能	文献
金针菇	黄色金针菇采后氧化损伤过程中的必需基因和代谢途径。	基因组测序、转录组分析、4D 无标记蛋白质组定量、qRT-PCR、酶学分析	DNA 损伤、蛋白质水解、氧化磷酸化、褐变	[51]
双孢蘑菇	双孢蘑菇的抗褐变机制	全局基因转录分析、UPLC-Q-TOF-MS、代谢组数据分析	多酚氧化酶调控机制、褐变	[52]
松茸 (<i>Tricholoma matsutake</i>)	松茸子实体在冷藏过程中的代谢变化	DAMs 分析、RNA 提取和定量转录组分析、DEGs 分析	呼吸作用、蒸腾作用、蛋白质降解、细胞壁重塑	[53]
竹荪 (<i>Dictyophora indusiata</i>)	竹荪子实体采后形态发育的变化	TMT 标记、定量蛋白质组学分析、DEPs 分析、代谢组学分析	脂质代谢、蛋白质代谢、碳水化合物代谢、子实体形态发育和成熟	[54]
核侧耳	核侧耳子实体采后贮藏变质的调控机制	RNA-Seq 转录组学、TMT-MS/MS 蛋白质组学	活性氧代谢、呼吸作用	[55]

注：差异积累代谢物 (differential accumulation metabolites, DAMs)

表达水平和有机酸含量来判断。通过对食用菌采后褐变机制和自身抗褐变机制的深入研究，有助于减缓或抑制褐变的发生，提高食用菌的整体品质。

食用菌采后除了发生褐变外，还有代谢、形态发育等诸多变化，对这些采前和采后的差异进行分析，有助于全面且深入地理解和认识食用菌子实体生命周期内各个环节的生理生化现象。WEN 等^[53]采用转录组学和代谢组学相结合的方法，系统地了解了松茸子实体在冷藏过程中的代谢变化，结果表明，贮藏期间松茸子实体中蛋白质、碳水化合物和脂肪的分解代谢显著上调；细胞壁的主要成分几丁质和 β -1,3-葡聚糖同时合成和降解。因此，在松茸采后贮藏中，除了抑制呼吸和蒸腾作用外，还需要抑制蛋白质和细胞壁降解。WANG 等^[54]通过定量蛋白质组学和代谢组学分析，发现在竹荪子实体成熟过程中，甘油磷脂被水解并急剧减少，葡聚糖的降解被上调，几丁质的降解和合成同时增强，蛋白质以分解代谢为主。了解竹荪采后形态发育的变化有助于优化贮藏和保鲜技术，延长竹荪的货架期，保持其新鲜度和食用品质。除此之外还有利用比较转录组学和蛋白质组学对核侧耳子实体采后贮藏变质的调控机制的研究^[55]。

从以上研究也可以看出，利用代谢组学结合转录组学或蛋白质组学对食用菌采后代谢途径或调控机制的研究较多，因为这三者的联系较为紧密，能够提供不同分子层面的信息，从基因表达到蛋白质组成和代谢途径，全面了解食用菌采后保鲜过程中的分子机制。通过整合不同组学数据，可以揭示食用菌在采后保鲜过程中的关键调控途径，包括与褐变、抗氧化、抗褐变、抗微生物活性、形态发育等相关的生物学通路。多组学方法为新的保鲜技术和方法的开发提供了理论指导，推动食用菌保鲜领域的创新发展。

3 结束语

本文对近年来多种组学技术(转录组学、蛋白质组学、

代谢组学和微生物组学)在食用菌保鲜方面的研究进行总结。组学技术由于其准确、快速、灵敏的优点得以在食用菌保鲜机理探求和保鲜技术开发等方面得到了有效应用。转录组学可用于分析采后食用菌中基因的表达变化，揭示采后过程中的生物学响应，再构建新陈代谢、抗氧化等相关的基因调控网络，了解食用菌采后保鲜期间涉及的调控机制；蛋白质组学可用于识别采后食用菌中蛋白质的组成和表达变化，并从分子水平分析采后食用菌内酶的活性变化，了解酶对食用菌保鲜的影响；代谢组学可用于鉴定采后食用菌中的代谢产物，了解采后食用菌中新陈代谢通路的活性变化，揭示代谢途径的调控机制；微生物组学可用于分析采后食用菌中微生物群落的组成和动态变化，揭示食用菌采后感染的微生物与菌体的相互作用过程。

综上所述，现在多种组学技术已经广泛应用于食用菌采后保鲜研究的许多方面，但是由于食用菌种类丰富，采后品质衰退机制复杂，具体的反应过程尚未完全清晰，以及各个组学技术虽都有各自的优点，却也各自存在不足。对此，未来为了拓展组学技术在食用菌保鲜方面的应用，对食用菌采后品质劣变机理进行更加深入的研究，未来的组学技术应用于食用菌保鲜的研究趋势必将是：(1)更加注重将转录、蛋白质、代谢和微生物等不同层次的组学数据进行整合分析，构建更加全面的生物信息学模型，以深入探究食用菌采后保鲜的综合调控网络，确定食用菌品质劣化的关键节点，并实现对其的精准调控，以保持甚至提高食用菌的采后品质；(2)微生物组学将在保证生鲜菌菇品质保持和降低食品安全风险方面起到更加重要的作用，通过鉴定在食用菌贮运过程中影响腐败变的优势腐败菌，了解并探明腐败菌的致病作用机制，针对性地对特定微生物进行生长抑制、从而降低食用菌腐败的风险。通过上述的综合研究，能够有效提高对生鲜菌菇品质劣变机制的科学认知，为开发高效精准的智能保鲜技术打下坚实基础，推动食用菌产业的高质量发展。

参考文献

- [1] BAINS A, CHAWLA P, KAUR S, *et al.* Bioactives from mushroom: Health attributes and food industry applications [J]. *Materials*, 2021, 14(24): 7640.
- [2] 张旭, 潘先兴, 田一鸣, 等. 食用菌褐变机理及抑制方法研究进展[J]. *中国果菜*, 2022, 42(5): 38–44.
- ZHANG X, PAN XX, TIAN YM, *et al.* Research progress on browning mechanism and inhibition methods of edible fungi [J]. *Chin Fruit Veg*, 2022, 42(5): 38–44.
- [3] 周铭, 张沙沙, 杨宁, 等. 食用菌采后保鲜研究的发展现状与前沿趋势: 基于 Web of Science 的文献计量分析[J/OL]. *食品科学*, 1–18. [2024-03-24].
<http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2206.TS.20230726.1204.012.html>
- ZHOU P, ZHANG SS, YANG N, *et al.* The current state and emerging trends in postharvest preservation research on edible fungi: A bibliometric analysis based on web of science [J/OL]. *Food Sci*, 1–18. [2024-03-24].
<http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2206.TS.20230726.1204.012.html>
- [4] 宋洁, 吴永波, 周跃恒, 等. 作物组学数据库的比较和应用[J]. *遗传*, 2018, 40(7): 18.
- SONG J, WU YB, ZHOU YH, *et al.* Comparison and utilization of crop-omics databases [J]. *Genetics*, 2018, 40(7): 18.
- [5] 杨永佳, 孔凡, 景赛, 等. 食用菌采后品质变化及物理保鲜技术研究进展[J]. *包装工程*, 2024, 45(1): 139–147.
- YANG YJ, KONG P, JING S, *et al.* Research progress on post harvest quality changes and physical preservation techniques of edible mushrooms [J]. *Packag Eng*, 2024, 45(1): 139–147.
- [6] 吕俊阁. PVA/VC 保鲜膜的制备及其对白玉菇保鲜性的研究[D]. 天津: 天津科技大学, 2023.
- LV JG. Preparation of PVA/VC cling film and its study on the freshness of white jade mushroom [D]. Tianjin: Tianjin University of Science and Technology, 2023.
- [7] 刘正慧, 李丹, FREDERICK LEOS, 等. 食用菌主要病原真菌和细菌[J]. *菌物研究*, 2018, 16(3): 158–163.
- LIU ZH, LI D, FREDERICK LEOS, *et al.* The main pathogenic fungi and bacteria of edible mushrooms [J]. *J Fungal Res*, 2018, 16(3): 158–163.
- [8] LOCKHART DJ, WINZELER EA. Genomics, gene expression and DNA arrays [J]. *Nature*, 2000, 405(6788): 827–836.
- [9] 刘欢, 黄丽娜, 张奋强, 等. RNA-Seq 高通量测序技术在果树功能基因组学中的应用进展[J]. *生物技术进展*, 2017, 7(2): 144–148.
- LIU H, HUANG LN, ZHANG FQ, *et al.* Progress on application of RNA-Seq high throughput sequencing technology in functional genomics of fruit trees [J]. *Curr Biotechnol*, 2017, 7(2): 144–148.
- [10] 田勇, 卢立志. 基因表达系列分析技术在动物科学中的研究进展[J]. *生命科学*, 2012, 24(10): 1211–1215.
- TIAN Y, LU LZ. Advanced research on serial analysis of gene expression technology in animal science [J]. *Life Sci*, 2012, 24(10): 1211–1215.
- [11] 彭志领, 孟春萍, 和小娥, 等. 基因芯片技术在兽医学方面的应用[J]. *中国动物检疫*, 2016, 33(2): 62–65.
- PENG ZL, MENG CP, HE XE, *et al.* Application of gene chip technology in veterinary [J]. *Chin Anim Health Inspect*, 2016, 33(2): 62–65.
- [12] 陈杰. 大规模平行测序技术(MPSS)研究进展[J]. *生物化学与生物物理进展*, 2004, (8): 761–765.
- CHEN J. A novel gene identification approach: Massively parallel signature sequencing [J]. *Prog Biochem Biophys*, 2004, (8): 761–765.
- [13] 倪馨宇, 贺俊英, 燕孟娇, 等. RNA-Seq 技术在珍稀濒危植物研究中的应用进展[J]. *植物研究*, 2023, 43(4): 481–492.
- NI XY, HE JY, YAN MJ, *et al.* Application progress of RNA-Seq technology in rare and endangered plants [J]. *Bot Res*, 2023, 43(4): 481–492.
- [14] ZHOU ZC, HAN P, BAI SQ, *et al.* Transcriptome analysis reveals the mechanism of caffeic acid-grafted-chitosan/poly(lactic acid) film packaging to delay quality deterioration in postharvest *Agaricus bisporus* [J]. *Sci Hort*, 2023, 309: 111647.
- [15] YANG XM, YANG KX, WANG XH, *et al.* Transcriptomic analysis reveals the mechanism of bacterial disease resistance of postharvest button mushroom (*Agaricus bisporus*) [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 2022, 122: 101903.
- [16] JIANG WW, ZHU D, ZHAO LG, *et al.* L-cysteine treatment delayed the quality deterioration of fresh-cut button mushrooms by regulating oxygen metabolism, inhibiting water loss, and stimulating endogenous H₂S production [J]. *J Agric Food Chem*, 2022, 71(1): 974–984.
- [17] YU WC, LI SH, ZHENG BW, *et al.* Transcriptome analysis reveals the potential mechanism of polyethylene packing delaying lignification of *Pleurotus eryngii* [J]. *Food Chem Mol Sci*, 2022, 5: 100117.
- [18] MA J, YU WC, LI SH, *et al.* Transcriptome analysis reveals the mechanism of polyethylene atmosphere packaging delaying browning of postharvest *Pleurotus eryngii* [J]. *Sci Hort*, 2024, 323: 112531.
- [19] ZUO CZ, HU QH, SU AX, *et al.* Transcriptome analysis reveals the underlying mechanism of nanocomposite packaging in delaying quality deterioration of *Flammulina velutipes* [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2021, (182): 182.
- [20] ZHAO YX, YUN JM, WANG B, *et al.* The delaying effect of a novel polyethylene nanopackaging on postharvest stipe elongation of *Flammulina velutipes* and its mechanism analysis [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2023, 205: 112496.
- [21] GAO H, YE S, LIU YN, *et al.* Transcriptome analysis provides insight into gamma irradiation delaying quality deterioration of postharvest *Lentinula edodes* during cold storage [J]. *Food Chem-Mol Sci*, 2023, 6: 100172.
- [22] XIA RR, WANG YF, HOU ZS, *et al.* Umami loss mechanism upon shiitake mushrooms under cold storage: Revisiting the role of energy metabolism via integrated physiological and transcriptomic analysis [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2024, 208: 112670.
- [23] GAO FH, XIE WY, ZHANG H, *et al.* Molecular mechanisms of browning process encountered in morels (*Morchella sextelata*) during storage [J]. *Food Bioprocess Technol*, 2022, 15(9): 1997–2008.
- [24] KANG JS, PARK WP, LEE DS. Quality of enoki mushrooms as affected by packaging conditions [J]. *J Sci Food Agric*, 2001, 81(1): 109–114.
- [25] 贺福初. 蛋白质组(proteome)研究——后基因组时代的生力军[J]. *科学通报*, 1999, (2): 113–122.
- HE FC. Proteome-a new force in the post genomic era [J]. *Chin Sci Bull*, 1999, (2): 113–122.
- [26] 罗元明, 刘彦信, 郑德先. 蛋白质组学研究方法及其在生物医学中的应用[J]. *基础医学与临床*, 2003, (2): 113–118.
- LUO YM, LIU YX, ZHENG DX. Methodology and application of proteomics in biomedicine [J]. *Basic Clin Med*, 2003, (2): 113–118.
- [27] 梁泽, 王蕾, 杨明依, 等. 定量蛋白质组学在果蔬采后商品化处理中的研究现状及进展[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2020, 46(1): 8–16, 2.
- LIANG Z, WANG L, YANG MY, *et al.* Status and progress in quantitative proteomic study of postharvest fruits and vegetables during commercial treatment [J]. *J Zhejiang Univ (Agric Life Sci)*, 2020, 46(1): 8–16, 2.
- [28] FANG DL, ZHENG ZM, MA N, *et al.* Label-free proteomic quantification of packaged *Flammulina filiformis* during commercial storage [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2020, 169: 111312.
- [29] FANG DL, WANG HT, DENG ZL, *et al.* Nanocomposite packaging regulates energy metabolism of mushrooms (*Flammulina filiformis*) during cold storage: A study on mitochondrial proteomics [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2022, 193: 112046.
- [30] ZHA L, CHEN MJ, YU CX, *et al.* Differential proteomics study of postharvest *Volvariella volvacea* during storage at 4 °C [J]. *Sci Rep-UK*, 2020, 10(1): 13134.
- [31] ZHA L, CHEN MJ, GUO Q, *et al.* Comparative proteomics study on the postharvest senescence of *Volvariella volvacea* [J]. *J Fungi*, 2022, 8(8):

- 819.
- [32] QU H, ZHOU HB, MA T, *et al.* TMT-based quantitative proteomic analysis of postharvest *Coprinus comatus* fruiting body during storage [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2022, 185: 111786.
- [33] YANG HL, ZHENG ZH, ZHOU HB, *et al.* Proteomics reveals the mechanism underlying the autolysis of postharvest *Coprinus comatus* fruiting bodies [J]. *J Agric Food Chem.*, 2022, 70(4): 1346–1357.
- [34] 王朝, 方东路, 张攀容, 等. 基于 TMT 定量蛋白质组学揭示纳米包装双孢蘑菇采后冷藏生理代谢规律[J]. *中国农业科学*, 2022, 55(23): 4728–4742.
- WANG C, FANG DL, ZHANG PR, *et al.* Physiological metabolic role of nanocomposite packaged agaricus bisporus during postharvest cold storage analyzed by TMT-based quantitative proteomics [J]. *Sci Agric Sin*, 2022, 55(23): 4728–4742.
- [35] YE SQ, ZOU Y, ZHENG QW, *et al.* TMT-MS/MS proteomic analysis of the carbohydrate-active enzymes in the fruiting body of *Pleurotus tuoliensis* during storage [J]. *J Sci Food Agric*, 2021, 101(5): 1879–1891.
- [36] 吴志亮, 黄莹, 王则金. 草菇响应低温胁迫的差异蛋白质组学分析[J]. *食品科学*, 2020, 41(19): 212–220.
- WU ZL, HUANG Y, WANG ZJ. Differential proteomic analysis of the response of straw mushrooms (*Volvariella volvacea*) to cold stress [J]. *Food Sci*, 2020, 41(19): 212–220.
- [37] GOWDA GAN, ZHANG SC, GU HW, *et al.* Metabolomics-based methods for early disease diagnostics [J]. *Expert Rev Mol Diagn*, 2008, 8(5): 617–633.
- [38] 刘畅, 李慧敏, 梁丽雅, 等. GC/MS 代谢组学技术在食品分析中的应用进展[J]. *食品研究与开发*, 2023, 44(21): 173–179.
- LIU C, LI HM, LIANG LY, *et al.* Advances in the application of GC/MS metabolomics techniques in food analysis [J]. *Food Res Dev*, 2023, 44(21): 173–179.
- [39] FANG DL, ZHANG PR, KIMATU BM, *et al.* Metabolomic approach: Postharvest mushroom (*Agaricus bisporus*) browning inhibited by nanocomposite packaging materials [J]. *Food Packaging Shelf*, 2023, 40: 101186.
- [40] GAO FH, XIE WY, ZHANG H, *et al.* Metabolomic analysis of browning mechanisms of morels (*Morchella sextelata*) during storage [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2022, 185: 111801.
- [41] FU Y, YU Y, TAN H, *et al.* Metabolomics reveals dopa melanin involved in the enzymatic browning of the yellow cultivars of East Asian golden needle mushroom (*Flammulina filiformis*) [J]. *Food Chem*, 2022, 370: 131295.
- [42] 刘双江, 施文元, 赵国屏. 中国微生物组计划: 机遇与挑战[J]. *中国科学院院刊*, 2017, 32(3): 10.
- LIU SJ, SHI WY, ZHAO GP. China microbiome program: Opportunities and challenges [J]. *Bull Chin Acad Sci*, 2017, 32(3): 10.
- [43] 高贵锋, 褚海燕. 微生物组学的技术和方法及其应用[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 395–408.
- GAO GF, CHU HY. Techniques and methods of microbiomics and their applications [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2020, 44(4): 395–408.
- [44] 张小玲, 许小璐, 邓冰, 等. 香菇采后冷藏期间品质及微生物菌群的变化[J]. *食品科学*, 2023, 44(7): 192–201.
- ZHANG XL, XU XL, DENG B, *et al.* Changes in quality and microflora of lentinus edodes during post-harvest cold storage [J]. *Food Sci*, 2023, 44(7): 192–201.
- [45] 安花弘, 邓冰, 常明昌, 等. 双孢菇采后贮藏期间表面微生物菌群结构及优势腐败菌研究[J]. *食品科技*, 2020, 45(12): 8.
- AN HH, DENG B, CHANG MC, *et al.* Study on Surface microflora structure and dominant spoilage bacteria of *Agaricus bisporus* during post-harvest storage [J]. *Food Sci Technol*, 2020, 45(12): 8.
- [46] 李婕, 黄琳翔, 詹艺舒, 等. 双孢蘑菇贮藏保鲜过程中菇体表面的菌相变化[J]. *食品工业科技*, 2019, 40(9): 109–114.
- LI J, HUANG LX, ZHAN YS, *et al.* Changes of microflora on the surface of agaricus bisporus fruit body during chilled storage [J]. *Sci Technol Food Ind*, 2019, 40(9): 109–114.
- [47] 石福磊. 食用菌贮藏期微生物群落结构多样性及猪肚菇气调保鲜的研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2022.
- SHI FL. Study on diversity of microbial community structure of edible fungi during storage and modified atmosphere preservation of *Panus giganteus* [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2022.
- [48] JIANG K, LI L, YANG ZH, *et al.* Variable characteristics of microbial communities and volatile organic compounds during post-harvest storage of wild morel mushrooms [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2023, 203: 112401.
- [49] YUAN YH, LIU LX, GUO L, *et al.* Changes of bacterial communities and volatile compounds developed from the spoilage of white *Hypsizygus marmoreus* under different storage conditions [J]. *LWT-Food Sci Technol*, 2022, 168: 113906.
- [50] XIA F, ZHANG CC, JIANG QY, *et al.* Microbiome analysis and growth behaviors prediction of potential spoilage bacteria inhabiting harvested edible mushrooms [J]. *J Plant Dis Protect*, 2024, 131(1): 77–90.
- [51] FU Y, TAN H, WANG B, *et al.* Integrated multi-omic analyses on yellow *Flammulina filiformis* cultivar reveal postharvest oxidative damage responses [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2023, 195: 112111.
- [52] CAI ZX, CHEN MY, LU YP, *et al.* Metabolomics and transcriptomics unravel the mechanism of browning resistance in *Agaricus bisporus* [J]. *PLoS One*, 2022, 17(3): e0255765.
- [53] WEN XF, GENG F, XU YS, *et al.* Quantitative transcriptomic and metabolomic analyses reveal the changes in *Tricholoma matsutake* fruiting bodies during cold storage [J]. *Food Chem*, 2022, 381: 132292.
- [54] WANG JQ, WEN XF, ZHANG YY, *et al.* Quantitative proteomic and metabolomic analysis of *Dictyophora indusiata* fruiting bodies during post-harvest morphological development [J]. *Food Chem*, 2021, 339: 127884.
- [55] WU MX, ZOU Y, YU YH, *et al.* Comparative transcriptome and proteome provide new insights into the regulatory mechanisms of the postharvest deterioration of *Pleurotus tuoliensis* fruitbodies during storage [J]. *Food Res Int*, 2021, 147: 110540.

(责任编辑: 韩晓红 蔡世佳)

作者简介



王飞宇, 硕士研究生, 主要研究方向为食用菌的贮运保鲜。
E-mail: 17630794967@163.com



史德芳, 博士, 研究员, 主要研究方向为食(药)用菌功能食品开发研究。
E-mail: shidefang@hbaas.com



张 玉, 博士, 副教授, 主要研究方向为农产品加工技术。
E-mail: yuzhang@mail.hbut.edu.cn