

两个香菇品种贮藏特性及蛋白组学的比较分析

刘 芹¹, 闻诗歌², 李晓涵¹, 郑靖康¹, 闻亚美¹, 孔维丽¹

(1. 河南省农业科学院食用菌研究所·农业农村部黄淮海地区食用菌种质资源鉴定和利用重点实验室 郑州 450002;

2. 河南农业大学食品科学技术学院·河南省食品加工与流通安全控制工程技术研究中心 郑州 450002)

摘要:为探究香菇耐贮性的生物学机制并筛选耐贮相关蛋白,以耐贮品种豫香1号(YX)和不耐贮品种9608(JL)为试材,系统比较二者贮藏特性、细胞膜稳定性、抗氧化能力、细胞壁组分及糖代谢等生理指标,并结合蛋白组学技术开展差异分析。结果表明,贮藏期间,YX始终维持较低的失水率、褐变度和呼吸速率,硬度下降平缓;其相对电导率、丙二醛(MDA)含量显著低于JL,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)活性保持在较高水平。在细胞壁组分方面,YX的纤维素、几丁质含量更高且降解缓慢,而纤维素酶、几丁质酶活性显著低于JL;在糖代谢层面,YX可溶性糖总含量降幅更小,海藻糖等关键组分含量明显高于JL。蛋白组学分析共鉴定到5474个蛋白,YX贮藏前后的差异表达蛋白(95个)远少于JL(789个),表明耐贮品种蛋白表达稳定性更强。进一步筛选出葡聚糖酶(LENED_012880)和胍丁胺酶(LENED_003685)为耐贮相关候选蛋白,二者在YX贮藏过程中呈显著上调表达。GO和KEGG富集分析显示,该耐贮相关蛋白主要参与细胞壁组织、甘油磷脂代谢、淀粉和蔗糖代谢等通路。综上,YX通过协同维持低代谢水平、强化抗氧化防御体系及稳定细胞壁结构,实现了优异的耐贮性。本研究筛选的耐贮相关蛋白为香菇耐贮品种分子育种提供了核心靶点,相关研究结果也为解析香菇采后衰老调控机制及优化保鲜技术提供了理论支撑。

关键词:香菇;耐贮性;生理指标;蛋白组学;差异表达蛋白

中图分类号:S646.1¹² **文献标志码:**A **文章编号:**1673-2871(2026)06-048-15

Comparative analysis of storage characteristics and proteomics of two *Lentinula edodes* varieties

Liu Qin¹, Wen Shige², Li Xiaohan¹, Zheng Jingkan¹, Wen Yamei¹, Kong Weili¹

(1. Institute of Edible Fungi, Henan Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Evaluation and Utilization of Germplasm Resources of Edible Fungi in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Zhengzhou 450002, Henan, China;

2. College of Food Science and Technology, Henan Agricultural University/Henan Engineering Technology Research Center of Food Processing and Circulation Safety Control, Zhengzhou 450002, Henan, China)

Abstract: To explore the biological mechanisms underlying the storability of *Lentinula edodes* and screen key proteins associated with storability, this study employed the storage-tolerant variety Yuxiang 1 (YX) and the storage-intolerant variety 9608 (JL) as test materials. A systematic comparison was conducted on their physiological indicators including storage characteristics, cell membrane stability, antioxidant capacity, cell wall components, and sugar metabolism, combined with proteomic techniques for differential analysis. The results showed that during storage, YX consistently maintained low water loss rate, browning degree, and respiratory rate, with a slow decrease in firmness. Moreover, its relative electrical conductivity and malondialdehyde (MDA) content were significantly lower than those of JL, while the activity of superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) remained at a high level. Regarding cell wall components, YX had higher content of cellulose and chitin which degraded slowly, whereas the activity of cellulase and chitinase were significantly lower than those of JL. In terms of sugar metabolism, the total soluble sugar content of YX decreased less significantly, and the content of key components such as trehalose were significantly higher than those of JL. Proteomic analysis identified a total of 5474 proteins, and the number of differentially expressed proteins (DEPs) in YX before and after storage (95) was much fewer than that in JL (789), indicating stronger stability of protein expression in the storage-tolerant variety. Further

收稿日期: 2025-12-27; 修回日期: 2026-02-27

基金项目: 河南省农业科学院应用科技攻关项目(2024666018); 河南省现代农业产业技术体系(HARS-22-08-S)

作者简介: 刘 芹, 女, 副研究员, 主要从事食用菌生理研究。E-mail: liuqin_bio@hotmail.com

通信作者: 孔维丽, 女, 研究员, 主要从事食用菌育种研究。E-mail: kongweili2005@126.com

screening revealed that glucanase (LENED_012880) and agmatinase (LENED_003685) were key storability-related proteins, both of which were significantly up-regulated during the storage of YX. GO and KEGG enrichment analysis demonstrated that these key proteins were mainly involved in pathways such as cell wall organization, glycerophospholipid metabolism, and starch and sucrose metabolism. In conclusion, YX achieves excellent storability through the synergistic effects of maintaining a low metabolic level, enhancing the antioxidant defense system, and stabilizing cell wall structure. The key storability-related proteins screened in this study provide core targets for the molecular breeding of storage-tolerant *L. edodes* varieties, and the relevant results also offer theoretical support for deciphering the regulatory mechanisms of postharvest senescence in *L. edodes* and optimizing preservation technologies.

Key words: *Lentinula edodes*; Storage tolerance; Physiological indices; Proteomics; Differentially expressed protein

香菇 [*Lentinus edodes* (Berk.) Pegler] 是我国传统种植的食用菌种类, 也是我国产量首次突破千万吨的菌类, 2022 年我国香菇年产量高达 1 295.48 万 t, 是我国栽培量最大的食用菌, 年产量居世界首位, 河南省是我国香菇产量第一大省^[1]。香菇香气浓郁, 滑嫩鲜美, 具有丰富的营养价值和特殊的医疗保健价值, 长期食用能起到防病健身的作用^[2-3]。随着交通运输的发展和冷链技术的完善, 近年来, 香菇消费模式总体上呈现出由干菇向鲜菇转变的趋势, 且鲜菇具有干菇无法达到的风味标准, 进一步扩大了鲜香菇市场容量。目前鲜香菇消费成为市场的主流, 市场占比已达到 75%^[4]。河南香菇占全国总产量 1/3, 鲜香菇采收后, 除了供应本地市场, 大量运输到上海、广州、北京等地。但鲜香菇存在组织含水量高、新陈代谢旺盛、耐贮性差等问题。在贮藏运输过程中容易出现软化、褐变等品质衰老劣变现象, 严重限制了香菇产业化发展^[5-6]。尤其是集中上市季节, 主产区大量鲜香菇因腐烂劣变引起的菇贱伤农现象时有发生。

目前关于鲜香菇品质劣变的机制还没有统一的认识。一般认为, 食用菌采摘后仍需维持自身营养平衡, 同化作用基本停止后仍保持着旺盛的呼吸作用和蒸腾作用^[7]。此外, 食用菌富含的酶类、酚类化合物、活性氧 (ROS) 等物质, 在食用菌的酶促褐变和衰老中起重要作用^[8]。如何保持鲜香菇在贮运期间的品质, 延缓衰老劣变, 成为当前一个比较热门的研究课题^[9-10]。生产上人们采用低温贮藏、气调保鲜、涂膜处理、辐照除菌等方法控制贮藏条件, 抑制香菇采后新陈代谢, 延缓鲜香菇品质劣变速率, 在一定程度上解决了质量下降问题^[11-13]。但是, 低温虽能明显延缓鲜香菇的品质劣变, 维持其营养物质的含量, 但需要耗费大量电力、人力、财力。而采用薄膜包装虽然能在一定程度上提高香菇保鲜效果, 但袋内易出现凝结水现象, 后期还可能会出现霉菌, 引起腐烂和异味等。某些化学药剂处理技术

虽然也能在一定程度上延缓衰老, 但随着人们对食品安全问题的普遍关注, 这些方法也不能满足人们对绿色健康食品的追求。

良好的耐贮性是延缓采后香菇品质劣变、节约生产成本和保证食品安全的有效措施, 对鲜香菇的生产与流通具有重要意义。与不耐贮藏的品种相比, 耐贮性强的品种在贮藏较长时间后能够最大限度地保持自身良好的品质。然而, 目前对于香菇贮藏的研究主要集中于贮藏技术以及贮藏期间品质变化方面, 对香菇耐贮性机制的研究较少, 耐贮性品种缺乏。因此, 亟须开展香菇品种耐贮机制研究, 培育优质耐贮的香菇品种, 对香菇产业健康平衡发展和提高我国种业竞争力具有重要意义。基于此, 笔者拟以前期研究筛选出的耐贮香菇品种豫香 1 号 and 不耐贮品种 9608 为试材, 比较两个香菇品种的贮藏特性和蛋白组学差异, 以期探究鲜香菇耐贮性的生物学机制, 为选育耐贮香菇新品种提供优异种质和理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试香菇品种豫香 1 号 (YX) 和 9608 (JL) 保藏于河南省食用菌种质资源库。栽培试验于 2024 年 2—10 月在河南省现代农业试验示范基地进行。待子实体长至七成熟时采收, 挑选形态一致、无机械损伤、无病虫害及畸形的子实体采收。将样本装入 175 mm×13.5 mm×76 mm 多孔 PET 保鲜盒 (每盒 10 个, 盒壁打孔以保证气体交换), 置于 (4±1) °C、相对湿度 85% 的环境下贮藏 0、5、10、20、30、40 d, 取样测定相关指标, 每处理设 3 个生物学重复。另外, 分别取 YX 和 JL 未贮藏 (0 d, YX0、JL0) 及贮藏 10 d (YX10、JL10) 的子实体菌盖中部组织 (避开菌褶), 混合取样后迅速置于液氮中速冻, 于 -80 °C 超低温冰箱 (Thermo Scientific 905, 美国) 保存备用, 委托武汉迈维代谢生物科技有限公司进行蛋白组

学检测,每处理设3个生物学重复,共计12份样品。

1.2 失水率与硬度测定

采用称质量法测定失水率。参照Liu等^[2]的方法测定褐变度,取1g香菇在10mL蒸馏水中匀浆,5000g离心10min,取上清液测定410nm处吸光值。采用质构仪(TMS-PRO, FTC, Los Angeles, CA, USA)测定硬度,选用P/75探头,测试速度 $2\text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$,触发力5g,形变量为40%。

1.3 呼吸强度测定

将10个完整无损伤的香菇放入密封玻璃罐中,随后插入二氧化碳分析仪,待数值稳定上升后开始读数,每5min记录1次 CO_2 浓度^[14]。以上测定重复3次,取平均值。

1.4 丙二醛含量和相对电导率测定

将1g香菇子实体样品在5.0mL三氯乙酸中匀浆后,9000g离心5min,取上清液采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)含量^[2]。

取 1.0 cm^3 大小的香菇子实体10g置于100mL的去离子水中孵育1h后,采用电导率仪测定溶液电导率 R_1 ;然后将溶液煮沸0.5h,冷却至室温,加去离子水至100mL,采用电导率仪测定溶液电导率 R_2 ;测定去离子水电导率 R_0 ^[2]。以相对电导率表示香菇细胞膜透性。计算公式为:相对电导率/%= $(R_1-R_0)/(R_2-R_0)\times 100$ 。

1.5 抗氧化酶活性测定

取0.5g香菇子实体于预冷的研钵中,加入5mL抗氧化酶提取液($50\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ pH 7.8的磷酸缓冲液,其中含有10%聚乙烯吡咯烷酮),冰浴研磨至匀浆,所得匀浆于 $4\text{ }^\circ\text{C}$ 10 000g离心15min,上清液即为粗酶液。采用氮蓝四唑光还原法测定SOD活性,采用紫外吸收法测定CAT活性。

1.6 细胞壁指标测定

参考Ni等^[5]的方法测定香菇中几丁质和纤维素含量;参考Ni等^[3]的方法采用DNS法测定纤维素酶活性;参考Liu等^[2]的方法测定几丁质酶活性。

1.7 糖代谢组分析

分别取贮藏0、12和24d的YX和JL样本进行糖代谢组分析。样本真空冷冻干燥后采用球磨机研磨(30 Hz, 1.5 min)至粉末状,称取20mg的粉末于对应编号离心管中;向样本中加入500 μL 甲醇、异丙醇、水体积比为3:3:2的提取液,涡旋3min, $4\text{ }^\circ\text{C}$ 水浴超声30min; $4\text{ }^\circ\text{C}$ 、12 000g离心3min,吸取50 μL 上清液,加入20 μL 质量浓度

为 $1000\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}$ 的内标溶液,氮吹并用冻干机冻干;加入100 μL 甲氧铵盐吡啶($15\text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$), $37\text{ }^\circ\text{C}$ 孵育2h,随后加入BSTFA 100 μL , $37\text{ }^\circ\text{C}$ 孵育30min,得到衍生化溶液;移取50 μL 衍生化溶液,加入正己烷稀释至1mL,采用0.22 μm 滤膜过滤,滤液保存于棕色进样瓶中,用于GC-MS分析,测定糖组分及其含量。

1.8 蛋白组学分析

采用SDS-酚抽提法提取蛋白质,经BCA法定量后进行SDS-PAGE电泳验证提取质量。将检验合格的样品加入胰酶和TEAB缓冲液混匀后于 $37\text{ }^\circ\text{C}$ 酶切过夜。将酶解后的肽段用20%TFA调pH至2~3,采用C18(Millipore, Billerica, MA)柱料脱盐。最后,采用Pierce™定量肽检测试剂盒与标准品(Thermo fisher)试剂盒测定肽段浓度。样品采用纳升流速NanoElute UHPLC系统进行分离,然后用timsTOF Pro2质谱仪的ddapASEF模式进行质谱数据采集。

采用DIA-NN(v1.8.1)以Library-free方法对每个试验的结果谱图进行搜索并进一步过滤检索结果,进行FDR验证后去除FDR大于1%的肽段和蛋白。采用T-test检验对蛋白质定量结果进行统计分析,将组间定量差异显著的蛋白质($P<0.05$,且 $\text{FC}>1.5$ 或 $\text{FC}<0.6667$)定义为差异表达蛋白(DEPs)。采用Omicsmart在线分析平台(<https://www.omicsmart.com>)进行GO(Gene Ontology)功能注释、KEGG(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)通路富集及亚细胞定位分析,并进行可视化处理。

1.9 数据分析

所有试验均设置3个重复,采用Excel 2021整理试验数据,使用SPSS 26.0软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA),采用Duncan多重比较法检验组间差异显著性。

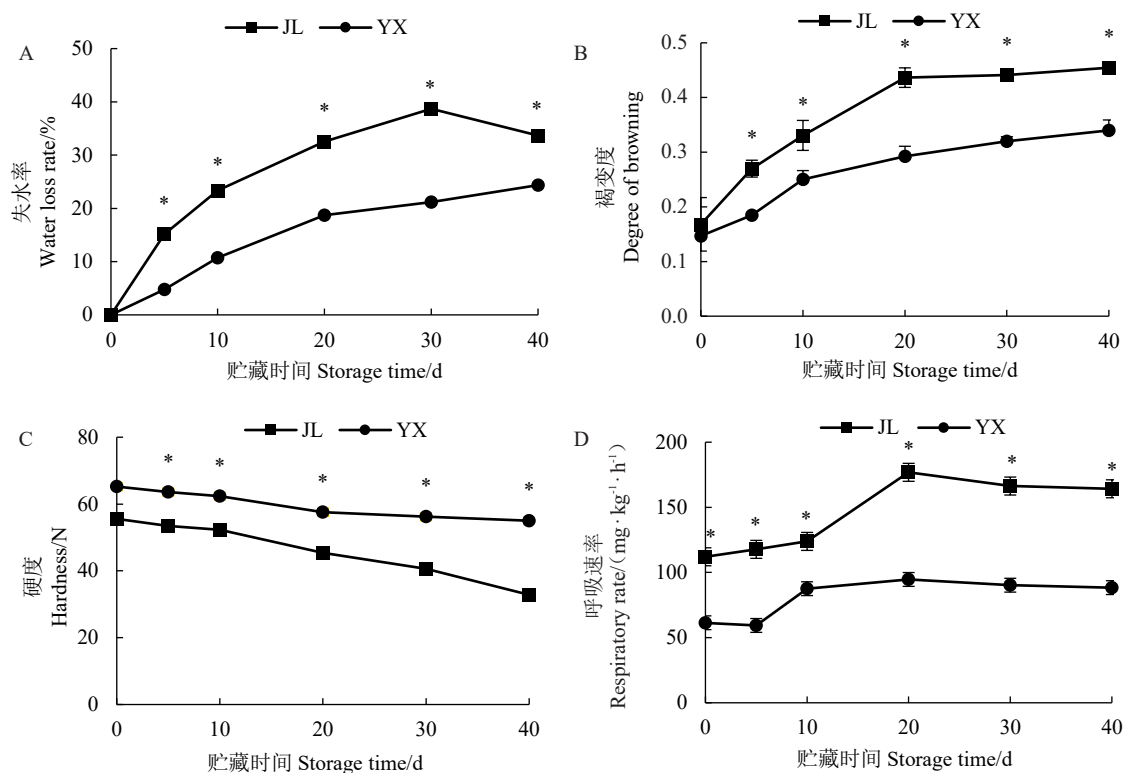
2 结果与分析

2.1 贮藏特性

贮藏过程中,YX和JL的子实体失水率和褐变度均呈持续上升趋势(图1,图2-A~B),并且JL的失水率和褐变度显著高于YX。贮藏40d后,YX的失水率和褐变度分别是24.36%和0.34,显著低于JL的33.67%和0.45。如图2-C所示,贮藏期间YX和JL的子实体硬度持续下降。其中,JL表现出快速软化特征,尤其是贮藏后期下降速度加剧。YX较耐贮藏,采收后始终保持较高的硬度,采后40d



图1 两种香菇贮藏期间的外观变化

Fig. 1 Appearance changes of two *Lentinula edodes* varieties during storage

注: *表示同一时间的不同品种在 0.05 水平差异显著。下同。

Note: * represents significant difference between different varieties of the same time at 0.05 level. The same below.

图2 两种香菇贮藏期间失水率(A)、褐变度(B)、硬度(C)和呼吸速率(D)的变化

Fig. 2 Changes in water loss(A), degree of browning(B), firmness(C), and respiration rate(D) of two *Lentinula edodes* varieties during storage

硬度为 55.01 N, 显著高于 JL 的 38.74 N。随着贮藏时间延长, 两个品种的呼吸速率整体上均呈升高趋势, 采后 40 d 时, YX 的呼吸速率($88.37 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)显著低于 JL($164.23 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) (图 2-D)。以上数据表明, YX 软化和褐变速度慢, 呼吸速率低, 具有较

好的贮藏特性。

2.2 相对电导率和丙二醛含量差异分析

两种香菇在贮藏期间相对电导率的变化如图 3-A 所示。香菇子实体在采后贮藏过程中, 细胞质膜氧化受损, 细胞膜通透性增加。在整个贮藏期

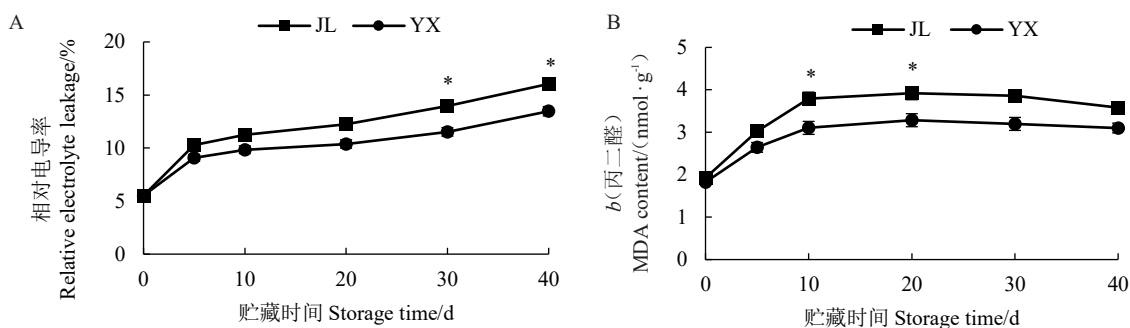


图3 两种香菇贮藏期间相对电导率(A)和丙二醛含量(B)的变化

Fig. 3 Changes in relative electrolyte leakage(A) and MDA content(B) of two *Lentinula edodes* varieties during storage

间,两个香菇品种的相对电导率均呈上升趋势,且JL在整个贮藏期间始终高于YX。贮藏40 d后,YX和JL的相对电导率分别为13.46%和16.04%,呈显著差异。丙二醛是细胞膜上的不饱和脂肪酸发生脂质过氧化后产生的,通过监测丙二醛含量可以反映香菇膜质氧化的程度。由图3-B可知,在整个贮藏期间,香菇MDA含量呈先上升后趋于稳定的变化趋势。其中YX贮藏20 d,MDA含量(b)从最初 $1.82 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ 增加到 $3.28 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在相同贮藏

时间内,JL的MDA含量高于YX,其中贮藏10和20 d时,二者呈显著差异。

2.3 抗氧化酶活性差异分析

随着贮藏期的延长,两个香菇品种的抗氧化能力都呈现出不断下降的趋势,其中JL抗氧化能力的减弱更为明显。CAT和SOD均是子实体中的保护性酶类,可以清除 H_2O_2 和 $\text{O}_2^{\cdot-}$,从而减少对膜的损伤,达到延缓细胞衰老的目的。由图4可以看出,贮藏40 d,YX和JL的CAT活性分别降低了

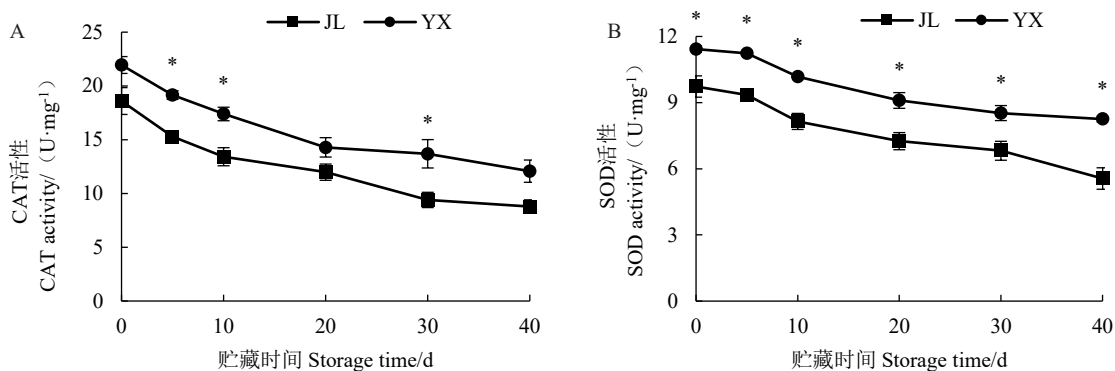


图4 两种香菇贮藏期间CAT(A)和SOD(B)活性的变化

Fig. 4 Changes in activity of CAT(A) and SOD(B) of two *Lentinula edodes* varieties during storage

44.98%和52.75%;SOD活性检测结果显示,贮藏后期JL的酶活性下降更为迅速,贮藏40 d,其活性仅为YX的67.36%。

2.4 细胞壁指标差异分析

纤维素、几丁质等细胞壁成分对食用菌的质地具有重要影响。如图5所示,纤维素与几丁质含量的变化趋势相近。随着贮藏时间延长,YX和JL的纤维素和几丁质含量持续下降,与JL相比,YX的纤维素和几丁质含量较高且下降速率较缓慢。贮藏40 d,JL的纤维素和几丁质含量(w ,后同)分别为7.88、18.23 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$,而YX分别为9.72、23.59 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

细胞壁降解酶的活性与纤维素、几丁质等细胞

壁关键成分的含量直接相关,纤维素酶和几丁质酶是真菌细胞壁降解的核心酶类,会导致香菇硬度下降。如图5所示,贮藏期间YX和JL的纤维素酶、几丁质酶活性均呈上升趋势,但JL的酶活性在贮藏5、20、30、40 d时显著高于YX。贮藏40 d,JL的纤维素酶和几丁质酶活性分别为14.98和19.26 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$;而YX的纤维素酶和几丁质酶活性分别为9.50和13.36 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 。酶活性的升高与香菇硬度下降、细胞壁成分流失的变化趋势相反。香菇体内纤维素酶、几丁质酶活性升高,会促使更多多糖和糖胺聚糖分解为单糖,进而导致菌体硬度降低。而YX耐贮性较好,纤维素酶和几丁质酶活性较低,有利于维持香菇硬度,延长货架期。

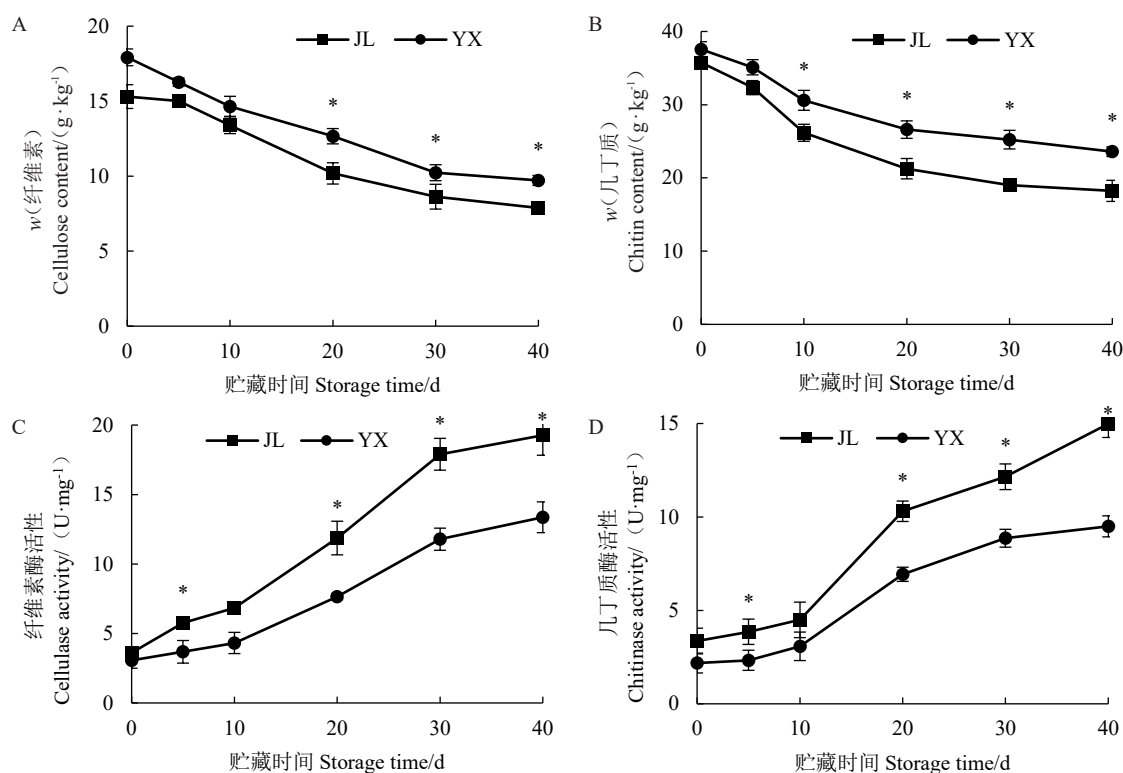


图5 两种香菇贮藏期间纤维素(A)和几丁质(B)含量以及纤维素酶(C)和几丁质酶(D)活性的变化

Fig. 5 Changes in content of cellulose(A) and chitin(B) and activity of cellulase(C) and chitinase(D) of two *Lentinula edodes* varieties during storage

2.5 糖代谢组分析

香菇中的可溶性糖是呈味活性成分,也是其甜味的主要来源。糖代谢组分析结果(图6)显示,两个香菇品种的可溶性糖总含量随贮藏时间延长均呈明显下降趋势,但YX的下降幅度低于JL。贮藏

24 d后,YX可溶性糖总含量从86.10 g·kg⁻¹下降至44.35 g·kg⁻¹,JL从75.96 g·kg⁻¹下降至35.96 g·kg⁻¹。在鉴定的24种可溶性糖中,海藻糖、阿拉伯糖和葡萄糖为主要组分,贮藏24 d时,YX这3种糖的含量分别为35.94、4.11、2.05 g·kg⁻¹,分别是JL的1.40、

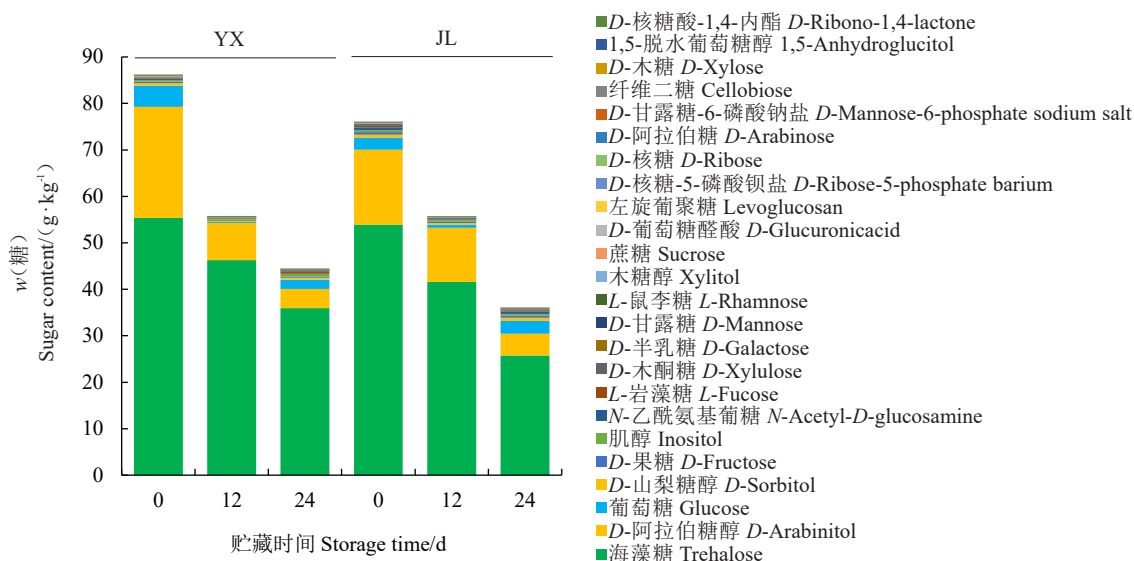


图6 两种香菇贮藏期间可溶性糖含量的变化

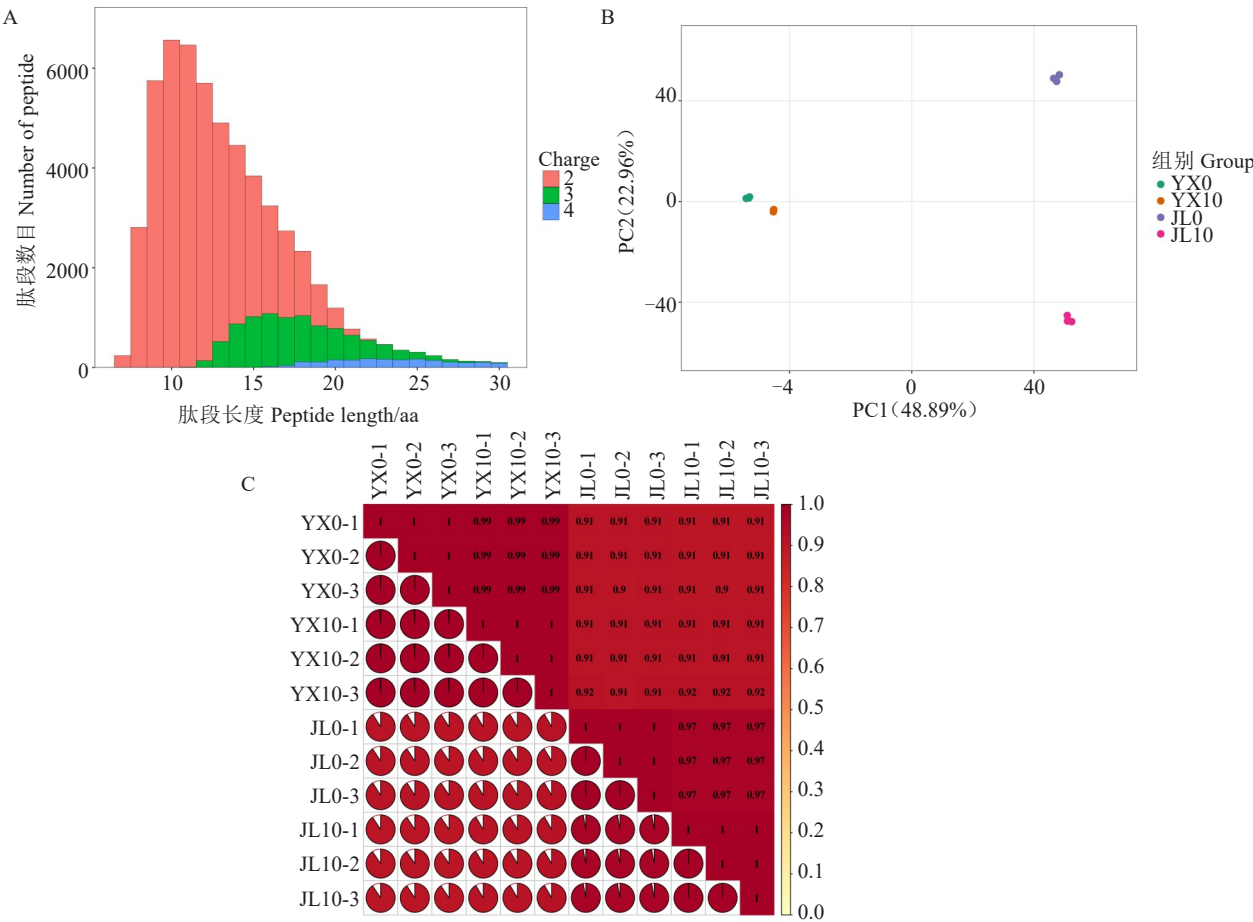
Fig. 6 Changes in content of soluble sugar of two *Lentinula edodes* varieties during storage

0.87 和 0.75 倍。

2.6 蛋白组学分析

2.6.1 蛋白鉴定与可靠性验证 质谱检测共鉴定到 48 699 条肽段,5474 个蛋白。蛋白质提取质量验证结果显示,肽段长度主要分布在 7~20 个氨基酸范

围内(图 7-A),表明酶解充分,后续鉴定结果可靠。主成分分析(PCA)显示,不同处理组的生物学重复样本聚集良好(图 7-B),样本蛋白表达量相关性热图(图 7-C)显示,相同种质间及生物学重复间的 Pearson 相关系数较高。上述结果共同证明蛋白质提取



注:A. 肽段长度分布;B. 主成分分析;C. 相关性热图。

Note: A. Distribution of peptide lengths; B. Principal component analysis; C. Correlation heatmap.

图 7 样本数据质控分析

Fig. 7 Quality control of data in samples

质量高、样本重复性好,蛋白组学数据稳定可靠。

2.6.2 差异表达蛋白定量分析 对不同处理组间的蛋白表达差异进行分析表明,YX10-vs-YX0 和 JL10-vs-JL0 分别有 95 和 789 个蛋白发生差异表达,耐贮藏香菇品种 YX 的差异蛋白数量较不耐贮藏品种 JL 减少 87.96%,表明耐贮藏品种在低温贮藏过程中蛋白表达稳定性更强。此外,YX 中 1.06%(58/5474)蛋白上调、0.68%(37/5474)蛋白下调(图 8-A);JL 中蛋白上调和下调比例则分别为 7.44%(407/5474)和 6.98%(382/5474)(图 8-B)。进一步分析发现,两个菌菇品种共有 4.62%(39/845)的差异表达蛋白为共有差异蛋白,6.63%(56/845)为

YX 特有差异蛋白,88.76%(750/845)为 JL 特有差异蛋白(图 8-C),表明香菇的贮藏性能同时存在菌株特异性和物种保守性机制。

2.6.3 差异表达蛋白 GO 注释及富集分析 YX 经贮藏后,其 DEPs 在 GO 数据库中注释到生物过程(biological process)9 个亚类、细胞组分(cellular component)2 个亚类、分子功能(molecular function)5 个亚类,共计 16 个亚类。从图 9-A 可知,低温贮藏后 YX 中 DEPs 在生物学过程的代谢过程(metabolic process)中分布最多,包括 18 个上调和 5 个下调蛋白;其次为细胞过程(cellular process),含 13 个上调和 5 个下调蛋白。细胞组分中,细胞解剖实体

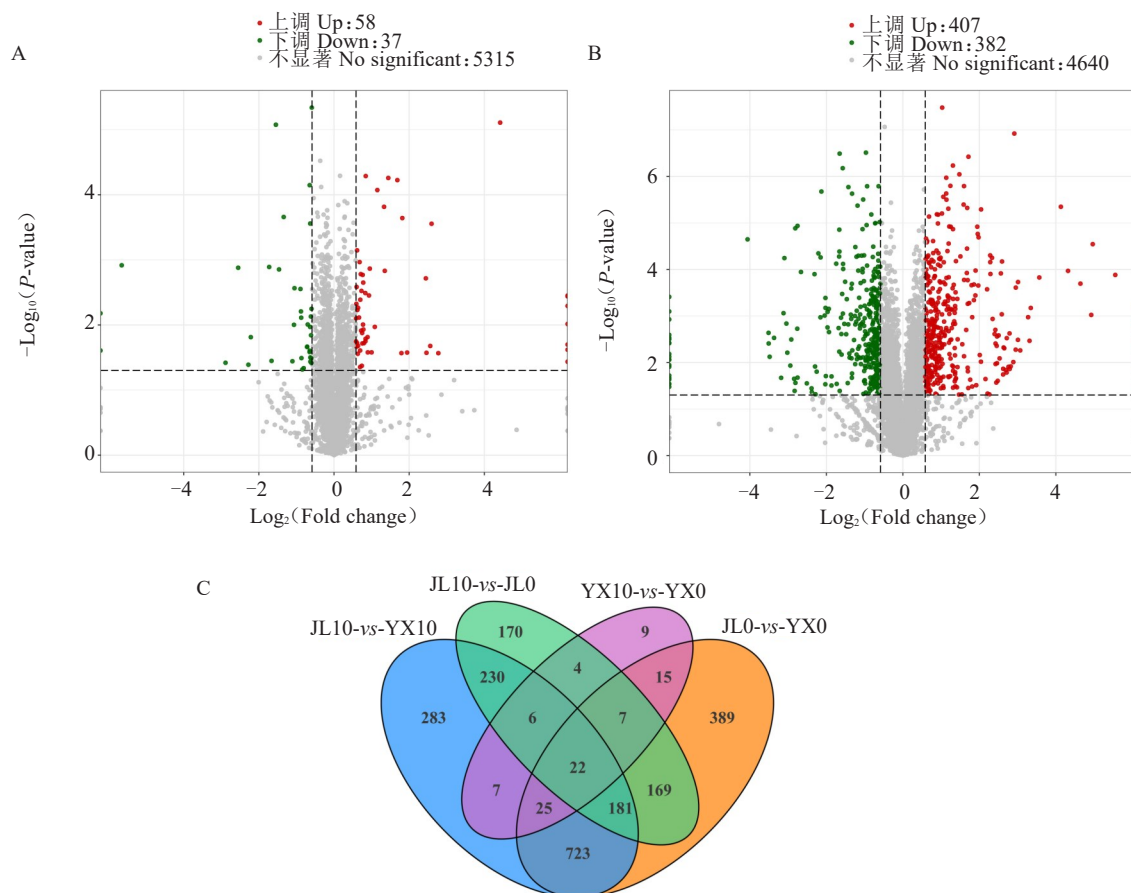


图 8 YX(A)和 JL(B)贮藏前后差异蛋白质火山图和维恩图(C)

Fig. 8 Volcano plots of differential proteins before and after storage in YX(A) and JL(B) and Venn diagram(C)

(cellular anatomical entity)注释到 24 个上调和 6 个下调蛋白,蛋白结合复合体(protein-containing complex)仅注释到 1 个下调蛋白。分子功能中,催化活性(catalytic activity)相关 DEPs 数量最多(33 个上调,9 个下调),其次为结合(binding)相关 DEPs(22 个上调,4 个下调)。JL 经低温胁迫后,其 DEPs 注释到的 GO 亚类数量更多,包括生物学过程 11 个亚类、细胞组分 2 个亚类、分子功能 13 个亚类,共计 26 个亚类。从图 9-B 可知,JL 低温贮藏后 DEPs 在生物学过程的代谢过程中分布最为集中,含 115 个上调和 128 个下调蛋白;细胞过程次之,包括 73 个上调和 112 个下调蛋白。细胞组分中,细胞解剖实体注释到 107 个上调和 194 个下调蛋白,蛋白结合复合体注释到 4 个上调和 28 个下调蛋白。分子功能中,催化活性相关 DEPs 数量最多(194 个上调,161 个下调),结合相关 DEPs 次之(105 个上调,133 个下调)。

如图 9-C 所示,YX 材料中 GO 显著富集的条目有 10 条,包括生物过程 3 条、细胞组分 1 条、分子功能 6 条。生物过程中显著富集的条目为纤维

素分解代谢过程(cellulose catabolic process, GO: 0030245)、细胞壁组织(cell wall organization, GO: 0071555)和多糖分解代谢过程(polysaccharide catabolic process, GO: 0000272);细胞组分中显著富集的条目为细胞外区域(extracellular region, GO: 0005576);分子功能中显著富集的条目包括水解酶活性,水解 O-糖基化合物(hydrolase activity, hydrolyzing O-glycosyl compounds, GO: 0004553)、纤维素结合(cellulose binding, GO: 0030248)、铁离子结合(iron ion binding, GO: 0005506)、血红素结合(heme binding, GO: 0020037)、过氧化物酶活性(peroxidase activity, GO: 0004601)以及丝氨酸型内肽酶活性(serine-type endopeptidase activity, GO: 0004252)。JL 材料中 GO 显著富集的条目有 24 条,包括生物过程 6 条、细胞组分 1 条、分子功能 17 条。由图 9-D 可知,生物过程中显著富集的条目为碳水化合物代谢过程(carbohydrate metabolic process, GO: 0005975)、蛋白质水解(proteolysis, GO: 0006508)、脂质代谢过程(lipid metabolic process, GO: 0006629)、多糖分解代谢过程(polysaccharide

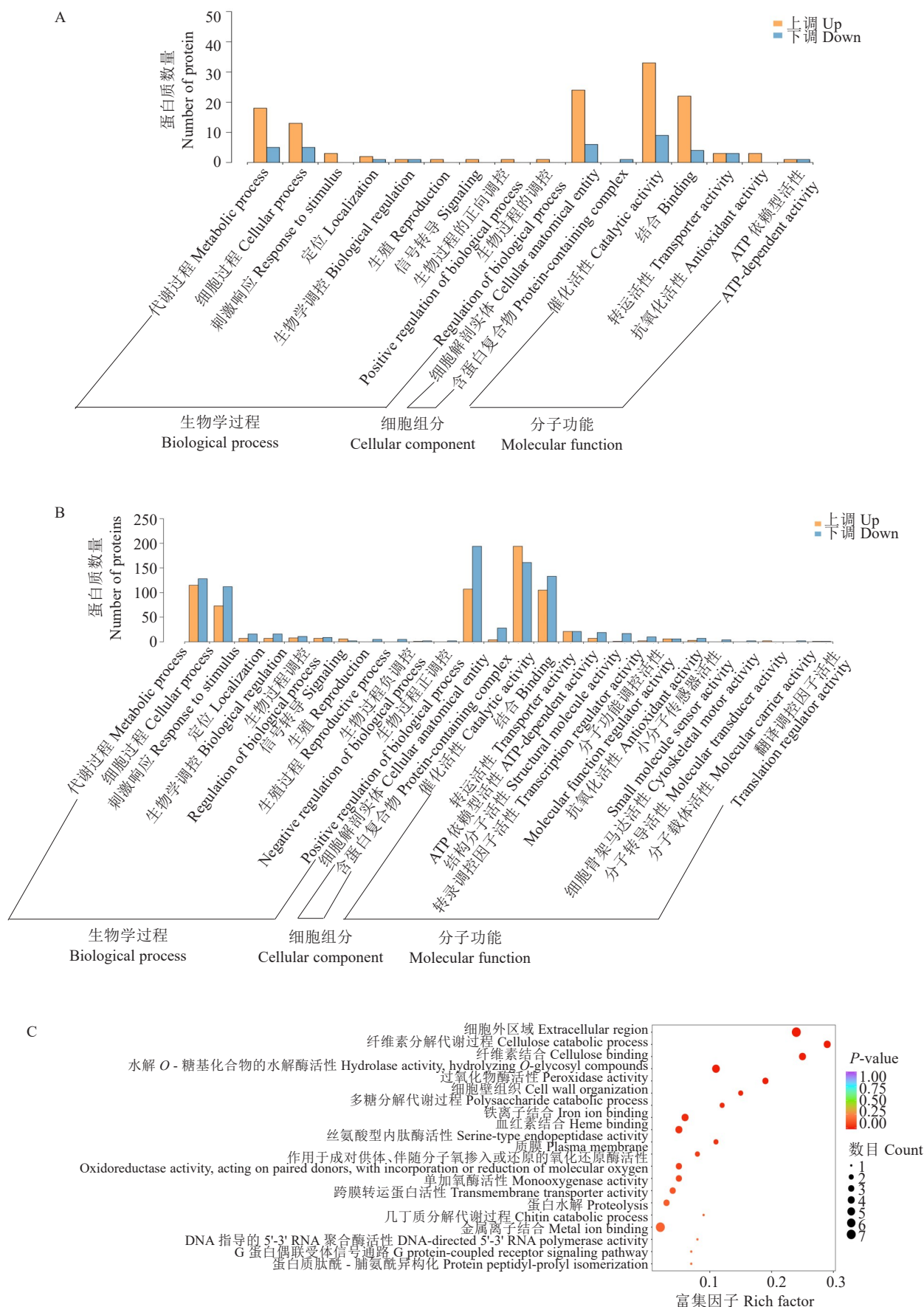


图9 贮藏前后 YX(A,C)和 JL(B,D)中差异表达蛋白质 GO 注释和富集

Fig. 9 GO annotation and enrichment of DEPs in YX(A, C) and JL(B, D) before and after storage

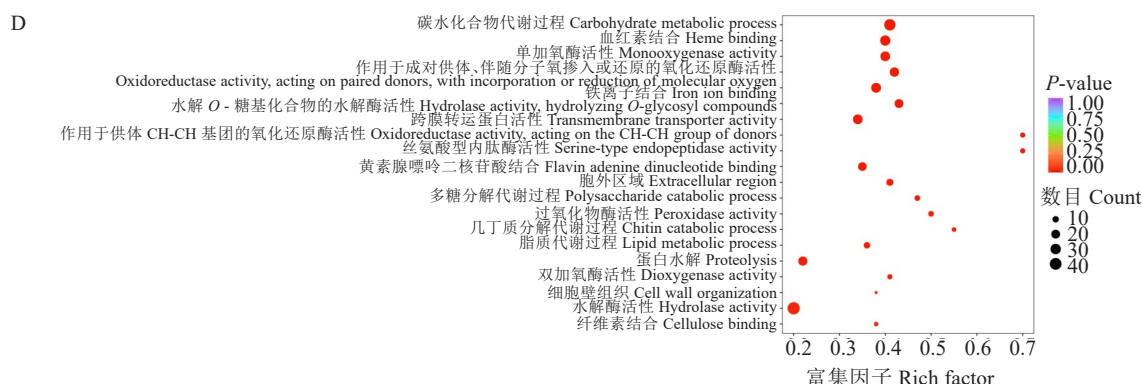


图 9 (续)

Fig. 9 (Continued)

catabolic process, GO:0000272)、几丁质分解代谢过程(chitin catabolic process, GO:0006032)以及细胞壁组织(cell wall organization, GO:0071555);细胞组分中显著富集的条目为纤维素结合(cellulose binding, GO:0030248);分子功能中显著富集的条目包括水解酶活性(hydrolase activity, GO:0016787)、氧化还原酶活性(oxidoreductase activity, GO:0016491)、血红素结合(heme binding, GO:0020037)、铁离子结合(iron ion binding, GO:0005506)、单加氧酶活性(monooxygenase activity, GO:0004497)以及跨膜转运蛋白活性(transmembrane transporter activity, GO:0022857)等。

两菌株共有的富集 GO 条目包括细胞壁组织(cell wall organization, GO:0071555)、多糖分解代谢过程(polysaccharide catabolic process, GO:0000272)、细胞外区域(extracellular region, GO:0005576)、纤维素结合(cellulose binding, GO:0030248)等。其中上调蛋白显著富集于纤维素分解代谢过程(cellulose catabolic process, GO:0030245)、细胞外区域(extracellular region, GO:0005576)、水解酶活性,水解 O-糖基化合物的水解酶活性(hydrolase activity, hydrolyzing O-glycosyl compounds, GO:0004553)、多糖分解代谢过程(polysaccharide catabolic process, GO:0000272)等通路,表明这些生物学过程与香菇的耐贮性密切相关。进一步分析发现,耐贮香菇 YX 的上调蛋白还富集于细胞壁组织(cell wall organization, GO:0071555)、纤维素结合(cellulose binding, GO:0030248)、金属离子结合(metal ion binding, GO:0046872)、氧化还原酶活性(oxidoreductase activity, GO:0016491)、蛋白质水解(proteolysis, GO:0006508)等通路,而不耐贮香菇 JL 的差异表达蛋白则集中在碳水化合物代谢过程(carbohydrate met-

abolic process, GO:0005975)、几丁质分解代谢过程(chitin catabolic process, GO:0006032)、黄素腺嘌呤二核苷酸结合(flavin adenine dinucleotide binding, GO:0050660)、水解酶活性(hydrolase activity, GO:0016787)等通路,而翻译(translation, GO:0006412)、转录,DNA-模板(transcription, DNA-templated, GO:0006351)、蛋白磷酸化(protein phosphorylation, GO:0006468)、细胞核(nucleus, GO:0005634)、线粒体(mitochondrion, GO:0005739)、ATP 结合(ATP binding, GO:0005524)以及 ATP 水解活性(ATP hydrolysis activity, GO:0016887)等 GO 条目呈下降趋势。

2.6.4 差异表达蛋白 KEGG 注释及富集分析 YX 中 DEPs 在 KEGG 数据库中注释到 45 条通路(图 10-A),其中淀粉和蔗糖代谢(starch and sucrose metabolism, ko00500)及次生代谢物的生物合成(biosynthesis of secondary metabolites, ko01110)通路中的 DEPs 数量最多,均为 5 个且全部上调;其次是戊糖和葡萄糖醛酸间的相互转化(pentose and glucuronate interconversions, ko00040)通路(4 个 DEPs, 均上调)、内质网中的蛋白质加工(protein processing in endoplasmic reticulum, ko04141)通路(4 个 DEPs, 均下调)以及甘油磷脂代谢(glycerophospholipid metabolism, ko00564)通路(4 个 DEPs, 2 个上调, 2 个下调)。JL 中 DEPs 在 KEGG 数据库中注释到 151 条通路(图 10-B),其中次生代谢物的生物合成(biosynthesis of secondary metabolites, ko01110)通路 DEPs 数量最多(33 个上调, 31 个下调);其次是不同环境下的微生物代谢(microbial metabolism in diverse environments, ko01120)通路(22 个上调, 14 个下调);辅助因子的生物合成(biosynthesis of co-factors, ko01240)通路居第三(21 个 DEPs, 11 个上调, 10 个下调)。YX 和 JL 中 DEPs 注释的 KEGG

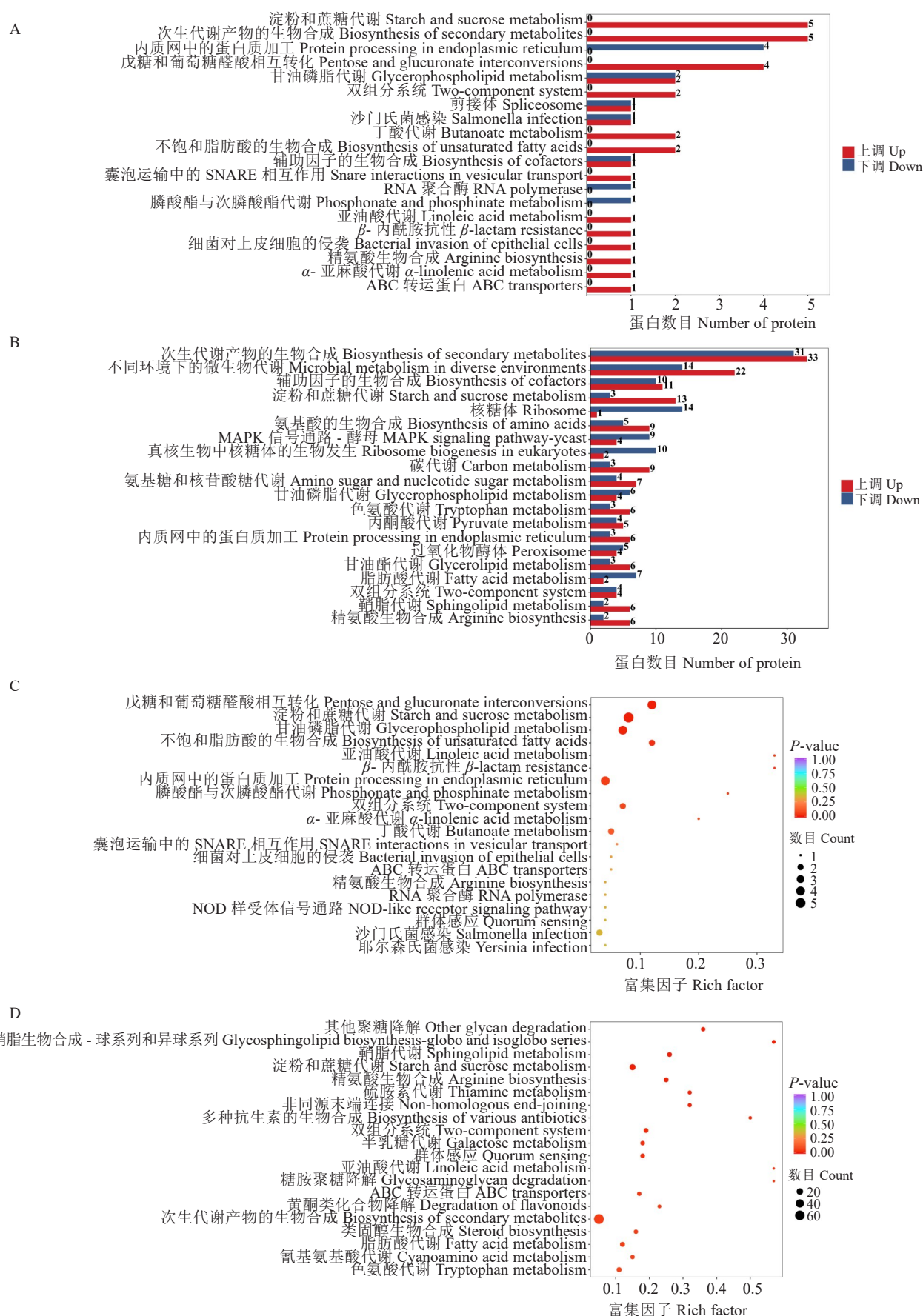


图 10 贮藏前后 YX(A,C)和 JL(B,D)中差异表达蛋白质 KEGG 注释和富集

Fig. 10 KEGG annotation and enrichment of DEPs in YX(A, C) and JL(B, D) before and after storage

通路均包括脂肪酸代谢(fatty acid metabolism, ko01212)、碳代谢(carbon metabolism, ko01200)、亚油酸代谢(linoleic acid metabolism, ko00591)、过氧化物酶体(peroxisome, ko04146)、ABC 转运蛋白(ABC transporters, ko02010)、内质网中的蛋白质加工(protein processing in endoplasmic reticulum, ko04141)、剪接体(spliceosome, ko03040)等。

YX10-vs-YX0 中 DEPs 显著富集的 KEGG 通路共有 6 条(图 10-C), JL10-vs-JL0 中 DEPs 显著富集的 KEGG 通路有 15 条(图 10-D)。其中淀粉和蔗糖代谢(ko00500)、亚油酸代谢(ko00591)通路为两菌株共有响应通路,反映出这两条通路在香菇低温贮藏响应中的核心作用。耐贮香菇 YX 的差异表达蛋白还富集于 beta-内酰胺耐药性(beta-Lactam resistance, ko01501)、戊糖和葡萄糖醛酸间的相互转化(pentose and glucuronate interconversions, ko00040)、甘油磷脂代谢(glycerophospholipid metabolism, ko00564)、不饱和脂肪酸的生物合成(biosynthesis of unsaturated fatty acids, ko01040); 而不耐贮香菇 JL 的差异表达蛋白则富集于群体感应(quorum sensing, ko02020)、双组分系统(two-component system, ko02020)、ABC 转运蛋白(ABC transporters, ko02010)、非同源末端连接(non-homol-

ogous end-joining, ko03450)、鞘脂类代谢(sphingolipid metabolism, ko00600)、精氨酸生物合成(arginine biosynthesis, ko00220)、半乳糖代谢(galactose metabolism, ko00052)、其他聚糖降解(other glycan degradation, ko00511)、硫胺素代谢(thiamine metabolism, ko00730)、糖鞘脂生物合成-球系列和异球系列(glycosphingolipid biosynthesis- globo and isoglobo series, ko00603)、黄酮类化合物降解(degradation of flavonoids, ko00946)、多种抗生素生物合成(biosynthesis of various antibiotics, ko00998)、糖胺聚糖降解(glycosaminoglycan degradation, ko00531)等通路,进一步揭示了两个香菇品种耐贮藏性差异的分子机制。

2.6.5 耐贮蛋白筛选 根据 DEPs 在 YX10-vs-YX0 和 JL10-vs-YX10 中同时显著差异表达、JL10-vs-JL0 和 JL0-vs-YX0 中表达不显著的筛选原则,对 4 个组间所有差异蛋白进行交集分析,共获得 13 个符合标准的候选蛋白(表 1)。进一步以 4 个组间 DEPs 丰度值 1.5 倍以上为筛选阈值,结果表明,在关键对比组中显著上调表达的蛋白有 2 个,分别为葡聚糖酶(glucanase, 基因 ID: LENED_012880)和胍丁胺酶(agmatinase, 基因 ID: LENED_003685),提示这两种酶是调控香菇耐贮藏性的关键蛋白。

表 1 香菇耐贮相关差异蛋白
Table 1 DEPs relative to the storability in *Lentinula edodes*

基因 ID Gene ID	比较组 Comparison groups								描述 Description
	YX10-vs-YX0		JL10-vs-JL0		JL0-vs-YX0		JL10-vs-YX10		
	丰度 FC	P value	丰度 FC	P value	丰度 FC	P value	丰度 FC	P value	
LENED_000799	∞	0.009 7	2.731 4	0.071 5	∞	0.196 4	1.995 4	0.002 4	β-内酰胺酶转肽酶样蛋白 β-lactamase transpeptidase-like protein
LENED_001476	∞	0.005 1	0.000 0	0.422 6	∞	0.422 6	0.000 0	0.005 1	糖基转移酶家族 90 蛋白 Glycosyltransferase family 90 protein
LENED_002087	0.920 6	0.024 7	1.062 5	0.608 1	1.307 9	0.119 4	1.509 6	0.030 7	60S 核糖体蛋白 L33 60S ribosomal protein L33
LENED_002543	0.770 7	0.034 8	1.164 8	0.236 7	1.125 6	0.148 4	1.701 0	0.030 4	核糖体蛋白 L37Ribosomal protein L37
LENED_002803	0.642 9	0.010 7	0.237 6	0.271 1	0.489 4	0.170 7	0.180 9	0.028 3	Williams-beuren 综合征关键区蛋白 22 Williams-beuren syndrome critical region protein 22
LENED_003575	1.373 8	0.024 7	0.706 9	0.099 2	0.845 7	0.229 6	0.435 2	0.003 0	细胞核蛋白 Nucleus protein
LENED_003685	5.902 2	0.021 0	0.000 0	0.209 1	4.754 6	0.284 1	0.000 0	0.019 8	胍丁胺酶 Agmatinase
LENED_003809	1.437 5	0.008 7	0.859 6	0.089 4	1.003 9	0.964 1	0.600 3	0.004 9	环 U-box RING U-box
LENED_007053	1.229 2	0.025 3	0.830 8	0.054 6	0.914 9	0.161 1	0.618 4	0.008 5	跨膜 9 超家族成员 Transmembrane 9 superfamily member
LENED_008658	∞	0.024 0	0.840 7	0.822 7	∞	0.188 1	0.163 5	0.017 9	过氧化物酶 Peroxidase
LENED_011276	1.586 4	0.007 7	0.822 2	0.205 2	1.310 0	0.126 8	0.678 9	0.002 3	胶囊结构设计蛋白 Capsule structure designer protein
LENED_011635	1.680 2	0.013 3	1.114 6	0.711 7	3.967 8	0.103 4	2.632 1	0.007 5	未功能表征的蛋白 Uncharacterized protein
LENED_012880	21.431 9	0.000 0	1.163 2	0.576 8	2.766 0	0.070 9	0.150 1	0.000 0	葡聚糖酶 Glucanase

注:∞表示无穷大。

Note: ∞ represents infinity.

由表1可知,葡聚糖酶在 YX10-vs-YX0 组中的丰度 FC 值高达 21.431 9,且 P 值为 0.000 0,表明其在 YX 贮藏过程中显著上调;胍丁胺酶在 YX10-vs-YX0 组中的丰度 FC 值为 5.902 2, P 值为 0.021 0,同样呈现显著上调特征。此外,过氧化物酶(peroxidase, 基因 ID: LENED_008658)在 YX10-vs-YX0 组中也呈显著上调表达($FC=\infty$, $P=0.024$ 0),虽未满足关键蛋白的筛选阈值,但结合其在抗氧化应激中的作用,推测其可能参与香菇耐贮藏性调控。

3 讨论与结论

香菇作为我国产量最大的食用菌种类,鲜食市场占比已达到 75%^[4],但采后高含水量和旺盛代谢导致的软化、褐变等劣变问题严重制约其产业发展。贮藏期间的失水率、褐变度、呼吸速率和硬度是衡量果蔬耐贮性的重要表型指标。与以往的研究类似^[15-16],采后的香菇会快速失水、褐变,而与 9608 相比,耐贮品种豫香 1 号具有较好的贮藏性能,采后保持较低的失水率和褐变度、较高的硬度,这些特性使其在贮藏过程中能够更好地保持品质^[5]。食用菌的采后状态受其呼吸速率的显著影响,要延长食用菌的贮藏期,维持适宜的呼吸速率至关重要^[9]。本研究中,豫香 1 号较低的呼吸速率意味着物质消耗更缓慢,能更好地维持细胞稳态,这可能是其延缓衰老劣变的关键所在。

细胞膜稳定性是反映细胞衰老程度的核心指标,相对电导率和丙二醛(MDA)含量的动态变化可直接反映膜系统的受损情况^[2]。本研究中,豫香 1 号在贮藏 40 d 后仍保持较低的相对电导率(13.46%)和 MDA 含量($3.10 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$),且低于 9608,表明其细胞膜具有更强的抵抗氧化损伤的能力。MDA 作为膜脂过氧化反应的终产物,其积累量与自由基对细胞膜的损伤程度密切相关,而豫香 1 号较低的 MDA 含量,意味着其体内可能存在更高效的自由基清除机制,这一推测得到了抗氧化酶活性数据的支持。超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)是生物体内核心的抗氧化酶,二者协同作用清除 ROS,减轻氧化损伤,在植物抗逆性、果蔬耐贮性及机体生理稳态维持中发挥关键作用^[17]。豫香 1 号在贮藏后期保持更高的 SOD 和 CAT 活性,且酶活性下降幅度更小,说明其抗氧化系统可更持久地发挥作用,减少自由基对细胞膜的攻击,从而维持细胞结构完整性,延缓衰老进程。

细胞壁组分降解是许多果蔬采后软化的主要原因,其中细胞壁中果胶物质的解聚与溶解在大多数植物采后软化过程中发挥关键作用。与植物细胞壁相比,真菌细胞壁组成存在显著差异,主要分为葡聚糖、几丁质及蛋白质,不含果胶类物质^[18-19]。其中,葡聚糖是真菌细胞壁中含量最丰富的组分,是维持细胞壁结构稳定性的核心物质;几丁质是由 N -乙酰葡糖胺通过 β -1,4 糖苷键连接形成的线性多糖,具有高度发达的氢键结构,虽含量相对较低,但在维持真菌细胞壁结构稳定性中起关键作用^[20]。纤维素是由 β -1,4 糖苷键连接的 D -葡萄糖聚合物,在植物细胞中承担支撑与保护功能,以维持采后良好质地,但其在真菌细胞壁中的具体作用仍存在争议^[21]。本研究中,两个香菇品种的几丁质和纤维素含量在贮藏期间均呈下降趋势,其中豫香 1 号的纤维素和几丁质含量始终高于 9608,且下降趋势更为缓慢。已有研究表明,双孢蘑菇和香菇在采后贮藏期间,均呈现几丁质含量与硬度同步下降的现象^[19, 20],且香菇贮藏期间纤维素含量也持续下降,贮藏温度越高,下降速率越快^[19]。本研究中,香菇子实体硬度的变化趋势与几丁质和纤维素降解趋势一致,据此推测,这两种组分的降解也与香菇贮藏期间的硬度下降密切相关。细胞壁降解酶在果蔬采后软化过程中发挥重要作用,其活性变化通常是细胞壁组分降解的主要诱因^[19]。研究发现,采后香菇的细胞壁多糖可在多种葡聚糖酶的协同作用下快速降解^[22],几丁质酶也被证实参与真菌质地的变化^[23];此外,在对香菇、金针菇和滑子菇的研究中均发现,纤维素酶活性在贮藏期间呈上升趋势,且与子实体硬度下降显著相关^[19, 24-25]。由此推断,这 3 种酶均参与了香菇采后的软化进程。本研究发现,豫香 1 号不仅在贮藏期间维持着较高的纤维素和几丁质含量,且下降速率更缓慢,同时其纤维素酶和几丁质酶活性低于 9608,这可能对豫香 1 号子实体长期维持较高硬度、具备更优耐贮性具有重要贡献。

糖代谢不仅影响香菇的风味品质,其代谢产物还可参与渗透压调节、抗氧化防御等生理过程。本研究中,豫香 1 号可溶性糖总含量降幅更小,且海藻糖含量明显高于 JL。海藻糖作为一种非还原性二糖,具有保护细胞质膜和蛋白质结构、维持细胞渗透压、防止细胞内营养成分流失、维持细胞正常生命结构的特殊功能^[26]。夏明慧等^[27]研究发现,外源海藻糖处理樱桃番茄,抑制了果实的腐烂,显著

提高了果实的贮藏品质。因此,高含量的内源海藻糖很可能直接增强了豫香1号在采后逆境下的稳定性,减少了其他功能性和风味性糖类的消耗。此外,豫香1号中可溶性糖含量的相对稳定,也有助于维持其采后鲜甜风味,从而整体提升其商品价值和延长其货架期。

蛋白组学分析揭示了两个香菇品种耐贮性差异的分子本质。本研究共鉴定到5474个蛋白,豫香1号贮藏前后差异表达蛋白(95个)远少于9608(789个),表明耐贮品种在低温贮藏过程中蛋白表达更稳定,代谢稳态更强。这种蛋白表达稳定性可减少不必要的能量消耗,避免因蛋白表达紊乱引发的生理代谢失衡,这是耐贮品种适应逆境环境的重要分子特征^[28]。从差异蛋白分布来看,9608特有差异蛋白占比高达88.76%,且多参与碳水化合物代谢、几丁质分解等过程,进一步证实不耐贮品种在贮藏期内代谢活动剧烈,细胞结构与功能易受破坏。

GO与KEGG富集分析显示,豫香1号差异表达蛋白在细胞壁组织、淀粉和蔗糖代谢及甘油磷脂代谢等通路上显著富集。此结果与生理指标检测数据相互印证,表明豫香1号的耐贮特性存在系统的分子调控基础。细胞壁组织通路的富集,表明豫香1号通过调控细胞壁相关蛋白表达,维持细胞壁结构稳定;淀粉和蔗糖代谢通路的激活则有助于调控可溶性糖含量,维持渗透压平衡;甘油磷脂代谢通路参与细胞膜脂质合成与修复,可增强细胞膜稳定性^[29-31]。本研究筛选出葡聚糖酶(LENED_012880)和胍丁胺酶(LENED_003685)为耐贮相关候选蛋白,二者在豫香1号贮藏期间表达量显著上调。葡聚糖酶参与细胞壁多糖的修饰,其表达上调可能通过促进细胞壁多糖的重塑与修复,限制结构性多糖的过度分解,从而维持细胞壁的刚性^[32]。这一分子特征与豫香1号实测的细胞壁组分稳定的生理表现相符。此外,葡聚糖酶在真菌生长发育过程中的功能已有研究佐证,李毛毛^[32]通过对灰盖鬼伞菌柄细胞壁伸长研究发现,葡聚糖酶可部分降解葡聚糖,打断成熟细胞壁中几丁质与葡聚糖的交联,恢复细胞壁的可塑性。康丽琴^[33]研究发现,在灰盖鬼伞细胞壁伸长过程中,几丁质酶与葡聚糖酶协同作用,通过水解松弛和重构细胞壁的几丁质-葡聚糖核心结构,共同调控菌柄的伸长生长。胍丁胺酶负责催化胍丁胺水解生成腐胺。腐胺是一种重要的多胺类物质,已被证实具有稳定细胞膜、ROS、抑制衰老相关酶活性等多种生理功能^[34]。在本研究

中,豫香1号表现出较低的电导率和丙二醛(MDA)含量,这可能与胍丁胺酶上调引发的腐胺积累有关。其机制可能包括:一方面,腐胺能够通过细胞膜磷脂分子结合,直接增强膜的稳定性,减少电解质的渗漏^[35];另一方面,腐胺还可与超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶协同,提升ROS清除效率,从而减轻膜脂过氧化损伤,延缓细胞衰老进程^[36]。该推测与KEGG富集分析结果一致,即豫香1号差异表达蛋白显著富集于甘油磷脂代谢通路(ko00564),该通路直接参与细胞膜磷脂的合成与修复。这表明胍丁胺酶可能通过调控多胺含量,间接影响甘油磷脂代谢,进而强化细胞膜的稳定性。类似机制已在南果梨的采后保鲜研究中得到验证^[37]。此外,过氧化物酶(LENED_008658)的表达量也有显著上调趋势,虽未达到关键蛋白筛选阈值,但结合其在清除H₂O₂、抑制脂质过氧化等抗氧化应激中的已知功能,推测其可能与SOD、CAT等酶协同,进一步增强豫香1号的整体抗氧化能力,共同维持贮藏期间的细胞稳态。

综上所述,本研究通过生理指标测定与蛋白组学分析,初步揭示了YX与JL香菇耐贮性差异的潜在调控机制。耐贮品种YX在贮藏期间维持较低的代谢水平、较高的抗氧化能力以及更优的细胞壁代谢平衡。蛋白组学分析显示,YX耐贮性与蛋白表达稳定性密切相关,其贮藏前后差异表达蛋白数量明显少于不耐贮品种JL。本研究筛选出的葡聚糖酶(LENED_012880)和胍丁胺酶(LENED_003685)为耐贮性相关候选蛋白,二者在YX贮藏过程中显著上调,推测其可能通过参与细胞壁结构重构修复、调控多胺代谢通路发挥耐贮调控作用,并协同淀粉和蔗糖代谢、甘油磷脂代谢等通路维持细胞内环境稳态。本研究结果为理解香菇耐贮性的分子机制提供了新的数据支持,为耐贮香菇新品种选育及保鲜技术优化提供了理论参考。需要指出的是,本研究尚存在以下不足:一是筛选出的候选蛋白与耐贮性之间仅为相关关系,缺乏基因功能验证试验;二是未对关键代谢物(如腐胺)进行定量检测,部分机制的推测链条尚不完整。后续将通过基因功能验证、代谢物靶向检测及多组学联合分析等,进一步揭示豫香1号耐贮的分子机制。

参考文献

- [1] Li C T, Xu S. Edible mushroom industry in China: Current state and perspectives[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2022, 106(11):3949-3955.

- [2] Liu Q, Cui X, Song Z B, et al. Coating shiitake mushrooms (*Lentinus edodes*) with a polysaccharide from *Oudemansiella radicata* improves product quality and flavor during postharvest storage[J]. Food Chemistry, 2021, 352: 129357.
- [3] Ni Z D, Xu S X, Bu J, et al. Secondary metabolism associated with softening of shiitake mushroom (*Lentinula edodes*) induced by O₂ depletion and CO₂ accumulation[J]. International Journal of Food Science and Technology, 2017, 52: 2303-2310.
- [4] 曹斌, 张月吟, 高博. 全球香菇产业发展历史、现状及趋势[J]. 食用菌学报, 2024, 31(3): 1-20.
- [5] Ni Z D, Xu S X, Ying T. The effect and mechanism of ultrasonic treatment on the postharvest texture of shiitake mushrooms (*Lentinula edodes*) [J]. International Journal of Food Science and Technology, 2018, 53: 1847-1854.
- [6] Li Y J, Ishikawa Y, Satake T, et al. Effect of active modified atmosphere packaging with different initial gas compositions on nutritional compounds of shiitake mushrooms (*Lentinus edodes*) [J]. Postharvest Biology and Technology, 2014, 92: 107-113.
- [7] 崔国梅, 李顺峰, 高帅平, 等. 香菇采后品质劣变与保鲜技术研究进展[J]. 食品工业科技, 2023, 44(2): 460-468.
- [8] Xue Z H, Hao J F, Yu W C, et al. Effects of processing and storage preservation technologies on nutritional quality and biological activities of edible fungi: A review[J]. Journal of Food Process Engineering, 2017, 40(3): 1.
- [9] Asdullah H U, Chen F, Hassan M A, et al. Recent advances and role of melatonin in post-harvest quality preservation of shiitake (*Lentinula edodes*) [J]. Frontiers in Nutrition, 2024, 11: 1348235.
- [10] 史慧, 王安建, 崔国梅, 等. 食用菌色泽劣变控制技术研究进展[J]. 中国瓜菜, 2024, 37(6): 9-17.
- [11] Subramaniam S, Jiao S S, Zhang Z T, et al. Impact of post-harvest processing or thermal dehydration on physiochemical, nutritional and sensory quality of shiitake mushrooms[J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2021, 20(3): 2560-2595.
- [12] Yang W J, Pu H L, Wang L Q, et al. Effect of bound water on the quality of dried *Lentinus edodes* during storage[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2020, 100(5): 1971-1979.
- [13] Chen Y, Wang Y P, Guan Q, et al. Effect of frying temperatures and times on the quality and flavors of three varieties of *Lentinus edodes* [J]. Foods, 2025, 14(1): 24.
- [14] 毕凯悦, 阿依则巴·艾尼玩尔, 海子悦, 等. 1-MCP 处理对西梅果实贮藏期品质及活性氧代谢的影响[J]. 食品工业科技, 2025, 46(14): 395-403.
- [15] Nayana N P, Ramya C S, Kumar T V A, et al. A comprehensive review of postharvest quality and non-thermal preservation techniques for functional mushrooms[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2025, 65(29): 11-23.
- [16] Liu Q, Bau T G, Jin R X, et al. Comparison of different drying techniques for shiitake mushroom (*Lentinus edodes*): Changes in volatile compounds, taste properties, and texture qualities[J]. LWT-Food Science and Technology, 2022, 164: 113651.
- [17] Gong M, Zhang T Y, Wu Y Y, et al. Synergizing postharvest physiology and nanopackaging for edible mushroom preservation[J]. Food Chemistry, 2025, 463: 141099.
- [18] Khan Z U, Li J Y, Khan N M, et al. Suppression of cell wall degrading enzymes and their encoding genes in button mushrooms (*Agaricus bisporus*) by CaCl₂ and citric acid[J]. Plant Foods for Human Nutrition, 2017, 72(1): 54-59.
- [19] Li Y J, Ding S D, Kitazawa H, et al. Storage temperature effect on quality related with cell wall metabolism of shiitake mushrooms (*Lentinula edodes*) and its modeling[J]. Food Packaging and Shelf Life, 2022, 32: 100865.
- [20] Guo Y X, Chen X F, Gong P, et al. Recent advances in quality preservation of postharvest golden needle mushroom (*Flammulina velutipes*) [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2023, 103(12): 5647-5658.
- [21] Ruiz-Herrera J, Sentandreu R. Fungal cell wall synthesis and assembly[M]//MCGINNIS M R, BORGERS M. Current topics in medical mycology. New York: Springer, 1989.
- [22] Sakamoto Y, Nakade K, Konno N, et al. Senescence of the *Lentinula edodes* fruiting body after harvesting[M]//KAPIRIS K. Food quality. Riga: Intechopen, 2012.
- [23] Zhou J S, Kang L Q, Liu C C, et al. Chitinases play a key role in stipe cell wall extension in the mushroom *Coprinopsis cinerea* [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2019, 85(15): e00532-19.
- [24] Wang C T, Wang C T, Cao Y P, et al. Effect of modified atmosphere packaging (MAP) with low and super atmospheric oxygen on the quality and antioxidant enzyme system of golden needle mushrooms (*Flammulina velutipes*) during postharvest storage[J]. European Food Research and Technology, 2011, 232: 851-860.
- [25] Zhu D, Guo R, Li W, et al. Improved postharvest preservation effects of *Pholiota nameko* mushroom by sodium alginate-based edible composite coating [J]. Food and Bioprocess Technology, 2019, 12(4): 587-598.
- [26] 杜姣林, 蔺新兰, 马豫皖, 等. 植物海藻糖-6-磷酸合成酶基因研究进展[J]. 植物科学学报, 2023, 41(3): 411-420.
- [27] 夏明慧, 樊婷婷, 曹君璇, 等. 海藻糖对樱桃番茄果实品质的影响[J]. 合肥工业大学学报(自然科学版), 2024, 47(6): 790-795.
- [28] 宁明. 冷胁迫下金皇后哈密瓜转录组学及蛋白组学分析[D]. 新疆石河子: 石河子大学, 2022.
- [29] Xu Z P, Gao Y H, Gao C X, et al. Glycosylphosphatidylinositol anchor lipid remodeling directs proteins to the plasma membrane and governs cell wall mechanics[J]. The Plant Cell, 2022, 34(12): 4778-4794.
- [30] Li Q, Xia Z C, Wu Y, et al. Lysophospholipid acyltransferase-mediated formation of saturated glycerophospholipids maintained cell membrane integrity for hypoxic adaptation[J]. The FEBS Journal, 2024, 291(14): 3191-3210.
- [31] Shen W Z, Mao L L, Guan W Q, et al. Transcription factors StA-BR1 and StbHLH074 participate in starch and sugar metabolism in potato (*Solanum tuberosum* L.) during the storage and re-warming process [J]. Food Bioscience, 2025, 65: 106109.
- [32] 李毛毛. 葡聚糖酶 ENG 预处理恢复灰盖鬼伞成熟菌柄细胞壁可扩张性的研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2019.
- [33] 康利琴. 灰盖鬼伞葡聚糖酶重组热灭活菌柄细胞壁伸长的研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2019.
- [34] 王银茹, 崔红丽, 蔡晓婧, 等. 外施腐胺对铅胁迫下水稻幼苗生长及叶绿素荧光的影响 [J]. 江苏农业科学, 2024, 52(4): 85-91.
- [35] 张金鹏, 高士孔, 于乔, 等. 外源腐胺对干旱胁迫下多年生黑麦草生长和光合作用的影响[J]. 草业科学, 2025, 42(4): 991-999.
- [36] Wang W J, Shi S L, Kang W J, et al. Enriched endogenous free Spd and Spm in alfalfa (*Medicago sativa* L.) under drought stress enhance drought tolerance by inhibiting H₂O₂ production to increase antioxidant enzyme activity[J]. Journal of Plant Physiology, 2023, 291: 154139.
- [37] 关博. 腐胺处理对冷藏南果梨果皮褐变的调控作用机理研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023.