DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2026.0055

多组学技术在食用菌生长发育研究中的应用与展望

王海燕,丁志颖,赵家兴,李亚娇

(内蒙古自治区农牧业科学院蔬菜花卉研究所 呼和浩特 010031)

摘 要:多组学技术(包括转录组学、代谢组学和蛋白质组学)作为系统生物学研究的核心工具,正推动着食用菌生长发育研究从现象描述向机制解析的转变。本文系统综述了多组学技术在食用菌领域的应用现状,围绕“菌丝营养生长-原基分化-子实体发育与成熟-采后生理变化”这一完整生命周期主线,对相关研究进行了归纳整合。转录组学通过解析不同发育阶段、环境胁迫及菌种退化过程中的差异表达基因,揭示了物种间共有的核心调控网络;代谢组学从代谢物层面系统揭示了食用菌在不同生长阶段、栽培基质及环境胁迫下的差异代谢物及其动态变化规律,归纳出其在营养积累、风味形成与抗逆应答中的核心功能;蛋白质组学通过鉴定采后保鲜、生长发育及非生物胁迫过程中的关键功能蛋白,在分子层面阐释了相关生命活动的调控机制。此外,本文还通过具体研究实例展示了多组学整合分析在揭示复杂生命过程中的协同优势,系统梳理了主要整合策略与方法,并探讨了该技术领域当前面临的挑战与未来发展方向。

关键词:食用菌;多组学技术;转录组学;代谢组学;蛋白质组学;整合分析

中图分类号:S646 **文献标志码:**A **文章编号:**1673-2871(2026)10-010-14

Applications and prospects of multi-omics technologies in the study of edible mushroom growth and development

Wang Haiyan, Ding Zhiying, Zhao Jiaxing, Li Yajiao

(*Vegetable and Flower Research Institute, Inner Mongolia Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, Inner Mongolia, China*)

Abstract: Multi-omics technologies (including transcriptomics, metabolomics, and proteomics), as core tools in systems biology research, are driving the study of edible mushroom growth and development from phenomenological description toward mechanistic dissection. This article systematically reviews the current applications of multi-omics technologies in the fields of edible mushroom. Following the main line of the complete life cycle - “mycelial vegetative growth - primordium differentiation - fruiting body development and maturation - postharvest physiological changes” - it summarizes and integrates related studies. Transcriptomics reveals key regulatory networks shared among species by analyzing differentially expressed genes across different developmental stages, environmental stresses, and strain degeneration processes. Metabolomics systematically uncovers differential metabolites and their dynamic changes in edible mushroom under different growth stages, cultivation substrates, and environmental stresses, and summarizes their core functions in nutrient accumulation, flavor formation, and stress response. Proteomics elucidates the regulatory mechanisms of related life activities at the molecular level by identifying their core functional proteins during postharvest preservation, growth and development, and abiotic stress. Furthermore, through specific research examples, this article demonstrates the synergistic advantages of integrated multi-omics analysis in revealing complex biological processes, systematically outlines the main integration strategies and methodologies, and discusses the current challenges and future development directions in this field.

Key words: Edible fungi; Multi-omics technique; Transcriptomics; Metabolomics; Proteomics; Integrated analysis

食用菌是可供人们食用的大型真菌,多数隶属于真菌门担子菌亚门,少数属于子囊菌亚门。目前,常见栽培品种约有 150 种,它们不仅是重要的食品来源,更在功能性食品、营养保健品及生物医

收稿日期:2026-01-19;**修回日期:**2026-05-21

基金项目:内蒙古自治区农牧业科学院基本科研业务费项目(JBYWF-PT05);内蒙古重点研发和成果转化计划(国际科技合作)项目(2024KJHZ0011)

作者简介:王海燕,女,研究员,主要研究方向为食用菌种质资源创新与新品种选育。E-mail:wanghaiyan66@163.com

药领域展现出巨大潜力，具有极高的经济与健康价值[1]。食用菌产业凭借独特优势及“不与人争粮、不与粮争地、不与地争肥、不与农争时、不与其他争资源”的“五不争”特点，在乡村振兴及生态循环农业建设中占据重要地位[2]。要深入挖掘和提升其价值，需要系统解析其生命活动的分子机制，特别是围绕其从菌丝营养生长、原基分化、子实体发育与成熟，到采后生理变化的全过程进行探究。在此背景下，组学技术作为生命科学的重要前沿，为系统解析食用菌提供了强大工具[3]。近年来，转录组学、蛋白质组学、代谢组学等高通量技术的飞速发展，正推动食用菌研究范式的转变。这些技术使得研究者能够从基因、蛋白及代谢物等多个层面，系统地揭示食用菌生命活动的分子机制[4]。这种多维度、系统性的研究策略，为食用菌基础研究与产业应用开辟了新视角。然而，如何有效整合多组学数据，并对其进行深入的生物学功能验证，仍是当前面临的核心挑战，也在一定程度上制约了其研究成果向育种、产品开发等应用的快速转化。笔者以食用菌“菌丝营养生长-原基分化-子实体发育与成熟-采后生理变化”这一完整生命周期为主线，系统综述多组学技术在解析上述各阶段分子调控机制中的应用进展；同时，由于环境胁迫、菌种退化及栽培基质等因素深刻影响上述发育进程，笔者亦将其作为关联内容纳入综述范畴。通过对现有研究的归纳与整合，旨在剖析多组学技术在食用菌研究中的应用现状与核心发现，以期为相关领域的研究提供参考。

1　转录组学技术在食用菌生长发育研究中的应用现状

1.1　转录组学概述

转录组学是一门从整体层面研究基因转录活动及其调控机制的学科。通过解析转录组，能够全面捕捉基因组的动态表达信息，从而系统性阐释其生物学功能[5]。随着测序技术的发展，以 RNA-seq 为代表的第二代测序技术已成为主流，并正向单细胞与空间转录组等新兴方向演进[6]。

1.2　转录组学技术在食用菌中的应用

如表 1 所示，该技术已广泛应用于香菇、双孢蘑菇等 20 余种食用菌的研究中[7]，主要涵盖以下方向：（1）解析食用菌不同发育时期的分子事件；（2）解析环境胁迫对食用菌生长的影响；（3）菌种退化机制研究。

1.2.1　食用菌不同发育时期的转录组研究　围绕从菌丝营养生长向原基分化、子实体发育与成熟的转变过程，转录组学揭示了子实体形成中关键基因与通路的阶段特异性与协同性。

从发育阶段上看，调控网络覆盖从菌丝体后熟、原基形成到子实体成熟的全过程。例如，在香菇中，疏水蛋白、糖苷酶及细胞色素 P450 等相关基因在菌丝体后熟与转色阶段发挥关键作用[8-9]；而双核菌丝向原基转化时，则涉及 G 蛋白、热休克蛋白及 β-1,3-葡聚糖酶等基因的活跃表达[10-11]。

在核心调控机制上，尽管不同食用菌的关键基因各异，但其发育调控均高度依赖于三大核心通路的协同运作：

（1）物质与能量代谢：该类通路为发育提供直接的物质与能量驱动。具体表现为碳水化合物代谢的增强，以降解细胞壁并为生长发育供能；氨基酸合成与转运相关基因的上调，为蛋白质合成及含氮代谢物积累提供原料；以及脂质转运与代谢的激活，助力膜结构重建和信号分子合成。这些代谢通路的协同切换，精准匹配了不同发育阶段的能量与物质需求[12-13]。

（2）环境感应与信号转导：该类通路介导内外信号对发育转换的精确调控。研究发现，光受体基因在转色期及原基形成时表达上调，将光信号转化为发育指令；异三聚体 G 蛋白及下游激酶则广泛参与跨膜信号传递，调控菌丝分化与子实体起始；此外，Ca^{2+} 信号、cAMP-PKA 等经典途径也被证实整合营养、环境等多种信号，共同决定发育的进程[14-15]。

（3）胁迫响应与细胞重建：该类通路协助机体应对发育伴随的内部变化与环境挑战。热激蛋白的持续高表达有助于维持蛋白稳态并抵御发育性热胁迫；自噬相关基因的上调表达，通过循环利用胞内物质，为结构重建提供资源并清除损伤组分；同时，一系列细胞壁修饰酶和抗氧化系统基因被激活，执行细胞壁的动态重塑并缓解氧化损伤，从而保障发育过程中的结构完整性与生理适应性[16]。

以上研究详见表 2。

1.2.2　环境因子影响食用菌发育的转录组研究　环境信号是调控食用菌生长发育与品质形成的关键因子。转录组学广泛应用于解析食用菌对温度与光照等关键环境因子的分子适应策略。

在温度胁迫响应中，研究揭示了保守的应激防

表 1 转录组学技术在不同食用菌中的应用

Table 1 Transcriptomic techniques application of different edible fungi species

研究方向 Research direction	种类 Species	应用 Application
发育阶段 Developmental stage	灰盖鬼伞 *Coprinopsis cinerea*	评估基因表达的组织特异性；探究担子菌有性发育过程中转录调控的保守性 Assess tissue specificity of gene expression; investigate the conservation of transcriptional regulation during sexual development in basidiomycetes
	香菇 *Lentinus edodes*	比较双核菌丝体与成熟子实体的转录组；识别与子实体成熟相关的关键基因 Compare the transcriptomes of dikaryotic mycelium and mature fruiting body; identify key genes associated with fruiting body maturation
	双孢蘑菇 *Agaricus bisporus*	分析核型间基因表达的差异模式；探讨核型特异性表达对功能基因类别的影响 Analyze differential expression patterns between nuclear types; investigate the impact of nuclear type- specific expression on functional gene categories
	白灵菇、杏鲍菇 *Pleurotus Nebrodensis,* *Pleurotus eryngii*	构建发育阶段的 DNA 甲基化图谱与转录组图谱；分析 DNA 甲基化对基因表达的调控 Construct DNA methylation maps and transcriptomic maps of developmental stages; analyze the regulatory role of DNA methylation in gene expression
	平菇等 8 种伞菌纲真菌与新生隐球菌 *Pleurotus ostreatus* and eight other species of Agaricomycetes fungi, along with *Cryptococcus neoformans*	揭示基因年龄与表达模式之间的关系 Reveal the relationship between gene age and expression pattern
	斑玉蕈 *Hypsizygus marmoreus*	解析从菌丝结到成熟子实体四个阶段的转录组动态 Analyze the transcriptomic dynamics across four stages from hyphal knot to the mature fruiting body
	茶树菇 *Agrocybe aegerita*	解析子实体发育过程中的基因表达变化 Elucidate the gene expression changes during fruiting body development
	灰盖鬼伞、裂褶菌等 5 种真菌 *Coprinopsis cinerea*, *Schizophyllum*, and five other species of fungi	绘制蘑菇发育的转录组参考图谱，鉴定保守的发育调控基因家族 Construct a reference transcriptomic atlas of mushroom development and identify conserved developmental regulatory gene families
	小果豆马勃 *Pisolithus microcarpus*	分析孢子发生过程中的关键基因与代谢通路 Analyze the key genes and metabolic pathways involved in sporogenesis
	裂褶菌 *Schizophyllum commune*	解析子实体发育转录调控网络 Elucidate the transcriptional regulatory network of fruiting body development
菌种退化与进化 Fungal strain degeneration and evolution	荧光小菇等 5 种小菇属真菌 *Mycena chlorophos* and five other species of *Mycena* fungi	揭示真菌生物发光的单一起源及其在演化过程中的基因组机制 Reveal the single origin of fungal bioluminescence and its genomic mechanisms during evolution
	奥氏蜜环菌等 4 种蜜环菌 *Armillaria ostoyae* and four other species of *Armillaria*	解析蜜环菌属基因组扩张的机制；探究根状菌索与子实体发育之间的遗传联系 Elucidate the mechanism of genome expansion in the genus *Armillaria* and investigate the genetic link between the development of rhizomorphs and fruiting bodies
环境胁迫响应 Environmental stress response	金针菇 *Flammulina velutipes*	探究不同 CO_2 浓度对菌盖扩张的影响；揭示高浓度 CO_2 抑制菌盖扩张的分子机制 Investigate the effects of different CO_2 concentrations on pileus expansion; reveal the molecular mechanism by which high CO_2 inhibits pileus expansion
	双色蜡蘑 *Laccaria bicolor*	解析不同营养条件（N、P、C）发育阶段的转录组特征 Analyze the transcriptomic characteristics of developmental stages under different nutritional conditions（N, P, C）

表 2　转录组学在食用菌发育阶段方面的研究

Table 2　Research on transcriptomics in the developmental stages of edible fungi

研究阶段 Research stage	关键基因/通路 Key genes/pathways	功能/作用 Function/role	文献来源 Reference
香菇菌丝体后熟转色 Post- ripening color transformation of *Lentinula edodes* mycelium	编码糖苷酶、疏水蛋白、细胞色素 P450 和细胞色素氧化酶的基因 Genes encoding glycosidases, hydrophobins, cytochrome P450, and cytochrome oxidase	在菌丝体后熟转色期间起关键作用 Play critical roles during the post-ripening color transformation of mycelium	[9]
香菇菌丝转色时期 Color transformation stage of *Lentinula edodes* mycelium	碳水化合物代谢相关基因、光受体、细胞信号转导元件、黑色素生物合成基因 Carbohydrate metabolism-related genes, photoreceptors, cell signal transduction components, and melanin biosynthesis genes	协同表达上调，通过调控碳源利用与色素沉积协同介导菌丝转色过程 Coordinately upregulated, they mediate the mycelial color transition process by regulating carbon source utilization and pigment deposition	[14]
香菇双核菌丝和原基 Dikaryotic mycelium and primordium of *Lentinula edodes*	编码疏水蛋白、泛素、糖苷酶、ATP/ADP 载体蛋白、组蛋白 Genes encoding hydrophobins, ubiquitin, glycosidases, ATP/ADP carrier proteins, and histones	在发育转换过程中维持基础的细胞稳态，包括蛋白质周转、能量代谢、染色质结构和细胞壁重塑等基本生命活动 Maintain basal cellular homeostasis during developmental transitions, including fundamental biological processes such as protein turnover, energy metabolism, chromatin structure, and cell wall remodeling	[10]
香菇正常和异常子实体 Normal and abnormal fruiting bodies of *Lentinula edodes*	GH5 家族基因编码的热休克蛋白、G 蛋白、*β*-1,3-葡聚糖酶 Heat shock proteins, G proteins,and *β*-1,3-glucanases encoded by GH5 family genes	调控子实体生长发育过程 Regulate the growth and development process of the fruiting body	[11]
香菇菌丝体转色 Mycelial color transformation of *Lentinula edodes*	WD40、MADS-box、MYB 和 GATA 等家族 Families such as WD40, MADS-box, MYB, and GATA	参与光信号转导与色素代谢调控 Involved in light signal transduction and regulation of pigment metabolism	[14]
香菇的不同发育阶段 Different developmental stages of *Lentinula edodes*	762 个差异表达基因 762 differentially expressed genes	参与纤维素与非纤维素多糖介导的细胞壁动态重构过程 Participate in the dynamic remodeling process of the cell wall mediated by cellulose and non-cellulosic polysaccharides	[15]
双孢蘑菇子实体的完整发育过程 Complete developmental process of the *Agaricus bisporus* fruiting body	氨基酸代谢、fst3、C_2H_2 锌指蛋白等转录因子及 GTP 结合蛋白等相关基因 Genes related to amino acid metabolism, fst3, transcription factors such as C_2H_2 zinc finger proteins, and GTP-binding proteins	氨基酸代谢通路在子实体发育中高度活跃；fst3、C_2H_2 锌指蛋白等转录因子及 GTP 结合蛋白等信号分子呈现阶段特异性表达模式，共同调控子实体的形态建成与成熟过程 Amino acid metabolic pathway is highly active during fruiting body development; transcription factors such as fst3 and C_2H_2 zinc finger proteins, along with signaling molecules including GTP- binding proteins, exhibit stage- specific expression patterns and collectively regulate the morphogenesis and maturation of the fruiting body	[12]
双孢蘑菇不同发育阶段 Different developmental stages of *Agaricus bisporus*	393 个差异基因 393 differentially expressed genes	氨基酸转运与代谢、碳水化合物代谢、脂质代谢等通路；开伞期新增 DNA 复制、修复、RNA 转运、核糖体等相关通路 Pathways related to amino acid transport and metabolism, carbohydrate metabolism, lipid metabolism, etc.; during the pileus- opening stage, additional pathways such as DNA replication, repair, RNA transport, and ribosome are involved	[16]
灰盖鬼伞营养菌丝体分化形成子实体 Vegetative mycelium of *Coprinopsis cinerea* differentiates to form fruiting bodies	3962 个差异表达基因 3962 differentially expressed genes	差异基因富集于能量产生与转换、细胞壁/膜/被膜生物合成、碳水化合物转运与代谢以及氨基酸转运与代谢等功能方面 Differentially expressed genes are enriched in functions related to energy production and conversion, cell wall/membrane/envelope biogenesis, carbohydrate transport and metabolism, and amino acid transport and metabolism	[13]

表 2 （续）
Table 2 （Continued）

研究阶段 Research stage	关键基因/通路 Key genes/pathways	功能/作用 Function/role	文献来源 Reference
巴氏蘑菇菌丝体和原基的转录调控 Transcriptional regulation of mycelium and primordium in *Agaricus blazei*	2164 个基因在菌丝体中上调表达，1557 个基因在原基中上调表达 2164 genes are upregulated in the mycelium, and 1557 genes are upregulated in the primordium	与胁迫响应、核糖体生物合成、精氨酸生物合成和甾体生物合成途径相关 Related to stress response, ribosome biogenesis, arginine biosynthesis, and steroid biosynthesis pathways	[17]
巴氏蘑菇子实体的不同发育阶段 Different developmental s tages of the *Agaricus blazei* fruiting body	碳水化合物代谢、脂肪酸降解、氨基酸代谢基因等 Genes involved in carbohydrate metabolism, fatty acid degradation, amino acid metabolism, etc.	DNA 复制、碱基切除修复、错配修复、RNA 转运和核糖体 DNA replication, base excision repair, mismatch repair, RNA transport, and ribosome	[18]
金针菇子实体发育 Fruiting body development of *Flammulina velutipes*	scaffold1.g1430, scaffold1.g390, scaffold6.g197, scaffold9.g519, scaffold11.g88	参与 γ-氨基丁酸支路途径和多胺降解途径的多种前体物质合成过程 The synthesis processes of various precursor substances involved in the GABA shunt pathway and the polyamine degradation pathway	[19]
六妹羊肚菌生长发育 Growth and development of *Morchella sextelata*	编码转录因子 AP1、自噬、漆酶和碳水化合物酶 Genes encoding transcription factor AP1, autophagy-related proteins, laccase, and carbohydrate-active enzymes	转录因子 AP-1 在转录调控、促进生长和抗逆活动中发挥作用，*atg8* 基因上调表达，自噬作用增强，从而调控羊肚菌的生长发育，碳水化合物代谢能力增强，提供营养物质并参与细胞壁的降解和重塑，促进子实体的形成和成熟 Transcription factor AP-1 plays a role in transcriptional regulation, growth promotion, and stress resistance activities. The *atg8* gene is upregulated, leading to enhanced autophagy, thereby regulating the growth and development of *Morchella*. Carbohydrate metabolism capacity is increased, providing nutrients and participating in cell wall degradation and remodeling, which promotes fruiting body formation and maturation	[20]
黑木耳发育 Development of *Auricularia heimuer*	Au3_03823、Au3_12993	参与黑木耳生长发育过程的木质素降解 Lignin degradation involved in the growth and development process of *Auricularia heimuer*	[21]
灵芝子实体发育 Fruiting body development of *Ganoderma lucidum*	编码疏水蛋白、细胞色素 P450s、胞外蛋白酶 Genes encoding hydrophobins, cytochrome P450s, and extracellular proteases	富集的途径与氨基酸代谢和碳水化合物代谢有关 Enriched pathways are related to amino acid metabolism and carbohydrate metabolism	[22]
金针菇子实体 Fruiting body of *Flammulina velutipes*	hsp70, hsp90, fes1	子实体发育早期阶段协助适应热胁迫 Aid in adapting to heat stress during the early stages of fruiting body development	[23]
蛹虫草类胡萝卜素生物合成 Carotenoid biosynthesis in *Cordyceps militaris*	*Cmtns* 基因 *Cmtns* gene	揭示类胡萝卜素生物合成途径并提高产量 Revealed the carotenoid biosynthetic pathway and enhanced yield	[24]

御与特异适应策略并存的现象。在香菇的热胁迫中，热休克蛋白及锰过氧化物酶相关基因发挥关键调控功能[25]。刺芹侧耳在低温胁迫下，过氧化氢酶及超氧化物歧化酶基因上调，用于清除活性氧[26]。草菇在低温下则通过上调 *Ago1* 基因来促进其介导的 miRNA-Like RNA 合成[27]。上述研究表明，食用菌在应对温度胁迫时，既存在通过热激蛋白、抗氧化酶等保守机制维持细胞稳态的共性策略，也存在物种特异性的应激调控途径。

在光照信号调控方面，研究聚焦于光对形态发育的影响。Yoo 等[28]研究发现，光诱导香菇子实体被膜褐变过程中，上调表达的基因主要富集于碳水化合物代谢、DNA 复制及纤维素结合等通路，揭示被膜褐变可能与氧化还原反应、黑色素合成及光感知机制密切相关。叶豆[29]通过比较不同光照条件下刺芹侧耳原基的转录组，发现 MAPK 信号通路与

Hedgehog 信号通路在原基分化过程中具有关键调控作用。艾柳英[30]通过比较黑暗与光照处理的杏鲍菇子实体，鉴定出 69 个光照响应差异表达基因并解析其代谢途径。刘建雨等[31]从转录组层面揭示蓝光对金针菇原基分化的调控机制，鉴定出 168 个差异表达基因，其中包含蓝光感知与信号转导相关基因。

综合上述研究可见，光照不仅通过调控色素代谢影响子实体外观品质，更通过 MAPK、Hedgehog 等信号通路深度参与原基分化和子实体发育的分子调控网络。

1.2.3　菌种退化机制的转录组研究　菌种退化是食用菌产业中产量与品质下降的重要原因。转录组学为解析这一复杂表型的分子基础提供了突破口。刘小霞[6]通过转录组测序结合理化分析，在草菇中筛选出 25 个与活性氧清除相关的基因及 45 个与基质降解相关的差异表达基因，揭示了由氧化损伤和营养代谢障碍驱动的生理机能衰退过程。与之不同，Yin 等[32]对蛹虫草的研究发现，退化相关差异基因主要富集于 DNA 甲基化、基因突变等过程，表明其表型衰退可能与基因组稳定性下降、表观遗传调控紊乱直接相关。

综上所述，转录组学研究系统揭示了食用菌在生长发育、环境适应及菌种退化等过程中复杂的分子调控网络，鉴定出一系列关键功能基因，为食用菌的遗传改良、栽培技术优化以及种质资源保护提供了重要的靶点基因和理论基础。

2　代谢组学技术在食用菌生长发育研究中的应用现状

2.1　代谢组学概述

代谢组学是专注于对生物体内所有小分子代谢物进行系统性的定性与定量分析的学科，旨在揭示生物体在特定生理或病理状态下的代谢网络变化[33]。该技术能够精准识别差异代谢物并构建代谢通路。

2.2　代谢组学技术在食用菌中的应用

食用菌通过胞外酶降解栽培基质中的木质素、纤维素等高分子物质以获取营养。其代谢网络高度复杂，已鉴定出包括多糖、萜类、甾醇、脂肪酸、黄酮类化合物等在内的逾 10 万种代谢产物[34]。当前该技术在食用菌研究中的应用主要集中于不同生长阶段、不同培养基质、病原菌侵染及环境胁迫等方面[35]，并可归纳出其在营养积累、风味形成与抗逆应答三大功能模块中的关键作用。

2.2.1　食用菌不同发育时期的代谢组研究　在从营养生长向生殖生长转换的过程中，代谢物的动态变化对食用菌的营养积累与风味形成至关重要。肖冬来等[36]对广叶绣球菌菌丝体、原基及子实体阶段的栽培基质进行代谢组学分析，发现菌丝生长阶段氨基酸类代谢物尤为关键，其中吡喃酸、吡喃酮和植物激素类物质的浓度呈现特异性波动，可能参与调控菌丝向原基转化的生物学过程。Liu 等[37]对六妹羊肚菌的研究发现，转录因子 AP1、自噬相关基因及碳水化合物代谢相关基因在菌丝生长和原基形成过程中发挥关键调控作用。李晶[38]采用 LC-MS/MS 多组学整合策略，阐明了牛樟芝菌丝体与子实体间的代谢互作网络，在子实体中鉴定到 47 种特异性代谢物，主要富集于精氨酸生物合成与糖酵解通路；在菌丝体中则筛选出 43 种差异代谢物，主要涉及亚油酸代谢途径。此外，脂质代谢相关研究表明，特定脂质分子的动态变化可能对发育阶段起到关键调控作用。Tang 等[39]结合 iTRAQ 定量蛋白质组学与 GC-MS 代谢组学，揭示了氧化应激和自噬在驱动香菇菌丝转色与原基分化中的重要作用。

2.2.2　不同栽培基质对食用菌代谢组影响的研究　栽培基质的理化性质直接影响食用菌的代谢产物合成与最终品质。代谢组学为系统揭示其影响机制提供了有效工具。研究表明，不同基质能显著重塑食用菌的代谢网络，其影响主要体现在核心代谢通路的定向调控与特征代谢物的谱系变化两个方面。例如，罗阳兰[40]等利用 GC-MS 代谢组学比较了不同桉树副产物与常规基质栽培肺形侧耳的代谢谱，发现 C5-支链二元酸及半胱氨酸-甲硫氨酸代谢是受基质影响的核心通路。颉颖睿[41]通过代谢组学分析不同代料配方栽培的灵芝，发现其子实体代谢物组成差异显著，其中丙氨酸-天冬氨酸-谷氨酸代谢通路变化尤为突出。此外，通过基质复配还可定向调控代谢流，如天麻-苦荞复配液能引导灰树花发酵代谢流向胞外多糖合成[42]。

2.2.3　环境胁迫下食用菌的代谢组响应研究　代谢组学技术广泛应用于解析食用菌对温度、气体等环境因子的代谢响应机制。在气体环境调控方面，CO_2 浓度是调控子实体形态的关键因子，张倩[43]基于代谢组学技术比较了不同 CO_2 浓度下巨大侧耳的代谢特征，发现提高 CO_2 浓度至特定阈值可显著延缓菌盖扩展，表明菌盖形态发育受 CO_2 浓度等环境因子与遗传调控共同影响。在光胁迫响应方面，

研究不仅关注光照对生长发育进程的调控，也涉及光照对代谢产物合成的诱导作用。靖云阁[44]利用高效液相色谱监测白灵侧耳菌丝生理成熟期麦角固醇动态，发现光照诱导麦角固醇合成高峰提前，据此提出将菌丝后熟期缩短至 30 d 的优化培养方案。Wang 等[45]进一步通过代谢组学分析了金针菇对蓝光的响应，发现蓝光抑制菌柄中芳香族氨基酸和有机酸积累，同时促进赖氨酸与碳水化合物合成，从而提升其营养与药用价值。

在温度胁迫方面，高温与低温胁迫通过干扰不同的代谢通路，影响食用菌的生长发育。高温主要抑制能量代谢并引发氧化应激，而低温则导致广泛的代谢紊乱与细胞结构破坏。具体而言，高温胁迫下，糙皮侧耳因乳酸异常积累而抑制糖酵解[46]，香菇则出现三羧酸循环中间产物积累并激活谷胱甘肽代谢通路以维持氧化还原稳态[47]；冬虫夏草在高温下主要影响半胱氨酸与蛋氨酸代谢及 ABC 转运蛋白相关途径[48]；黑木耳在高温下通过激动素、黄酮类化合物及咖啡酸等候选代谢物影响核苷酸代谢和辅因子生物合成[49]。低温胁迫方面，草菇出现自溶现象，涉及氨基酸、碳水化合物及能量代谢等多条通路的紊乱[50]；冬虫夏草在低温下通过色氨酸代谢、类黄酮合成、类胡萝卜素生物合成及核苷酸糖合成途径调控次生代谢物生成[51]；金针菇在低温下则富集于咖啡因代谢、精氨酸生物合成及半乳糖代谢等途径[52]（详见表 3）。

表 3 代谢组学在温度影响食用菌发育方面的研究

Table 3 Research on metabolomics in the effects of temperature on mushroom development

研究对象 Research subject	胁迫类型 Stress treatment type	功能/作用 Function/role	文献来源 Reference
糙皮侧耳 *Pleurotus ostreatus*	高温 High temperature	乳酸异常积累抑制糖酵解，阻滞菌丝生物合成 Abnormal accumulation of lactate inhibits glycolysis and arrests mycelial biomass synthesis	[46]
香菇 *Lentinus edodes*	高温 High temperature	抑制琥珀酸脱氢酶复合体功能，导致 TCA 循环中间产物积累。激活谷胱甘肽代谢通路以维持氧化还原稳态 Inhibits the function of the succinate dehydrogenase complex, leading to accumulation of TCA cycle intermediates. Activates the glutathione metabolic pathway to maintain redox homeostasis	[47]
草菇 *Volvariella volvacea*	低温 Low temperature	低温可导致草菇自溶，阻碍其生长和保存,涉及氨基酸代谢、碳水化合物代谢、TCA 循环、能量代谢等途径 Low temperature can lead to autolysis of Volvariella volvacea, hindering its growth and preservation, involving pathways such as amino acid metabolism, carbohydrate metabolism, the TCA cycle, and energy metabolism	[50]
冬虫夏草 *Cordyceps sinensis*	高温 High temperature	影响半胱氨酸和蛋氨酸代谢、ABC 转运蛋白、蛋白质消化吸收、甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸等相关途径 Affects pathways related to cysteine and methionine metabolism, ABC transporters, protein digestion and absorption, as well as glycine, serine and threonine metabolism	[48]
	低温 Low temperature	通过色氨酸代谢、类黄酮合成、类胡萝卜素生物合成及核苷酸糖合成途径调控次生代谢物生成 Regulates the generation of secondary metabolites through tryptophan metabolism, flavonoid synthesis, carotenoid biosynthesis, and nucleotide sugar synthesis pathways	[51]
黑木耳 *Auricularia heimuer*	高温 High temperature	候选代谢物激动素、黄酮类化合物和咖啡酸影响核苷酸代谢和辅因子生物合成 Candidate metabolites such as kinetin, flavonoids, and caffeic acid affect nucleotide metabolism and cofactor biosynthesis	[49]
金针菇 *Flammulina velutipes*	低温 Low temperature	代谢物富集在咖啡因代谢、铁载体基团非核糖体肽的生物合成、乙醛酸和二羧酸代谢、精氨酸生物合成、半乳糖代谢、甘油脂代谢等代谢途径 Metabolites are enriched in metabolic pathways such as caffeine metabolism, biosynthesis of siderophore group nonribosomal peptides, glyoxylate and dicarboxylate metabolism, arginine biosynthesis, galactose metabolism, and glycerolipid metabolism	[52]

3　蛋白质组学技术在食用菌生长发育研究中的应用现状

3.1　蛋白质组学概述

随着人类全基因组测序工作的完成，生命科学研究进入后基因组时代。研究者认识到，基因组序列信息本身不足以全面阐释生命活动的复杂性与动态性。在此背景下，蛋白质组学应运而生，其核心目标是系统揭示蛋白质在生命过程中的表达、修饰、相互作用及功能调控规律，从而在分子水平上完整阐释生命现象的内在机制[53]。Wilkins 与 Williams 于 1994 年首次提出“蛋白质组”这一概念，将其定义为某一生物系统在特定条件下所表达的全部蛋白质及其异构体的集合[54]。蛋白质组学则致力于在整体层面解析该集合的组成、表达动态、翻译后修饰及其参与的调控网络[55-56]。

3.2　蛋白质组学技术在食用菌中的应用

蛋白质组学技术正成为推动食用菌基础研究与产业发展的重要工具。它通过系统性鉴定蛋白质的表达与功能，在生长发育、非生物胁迫响应及采后保鲜等方面提供分子层面的解析，并与其他组学数据整合，构成了多组学研究的核心环节。

3.2.1　*在食用菌生长发育阶段的应用*　为解析秀珍菇生长发育的分子调控机制，王伟科等[57]采用比较蛋白质组学技术，对 4 个关键发育阶段（菌丝生长期、原基期、珊瑚期和子实体成熟期）进行分析，共鉴定出 885 个差异表达蛋白。基因本体（GO）注释分析显示，这些差异表达蛋白主要参与糖类代谢、生殖结构发育、器官形成等过程；KEGG 分析表明它们显著富集于三羧酸循环和糖酵解/糖异生途径。

陈美元等[58]采用 iTRAQ-MS/MS 技术对双孢蘑菇 As2796 菌株的 4 个发育阶段进行了定量蛋白质组学分析，共鉴定到 1007 个蛋白质。qPCR 验证表明，错配碱基识别蛋白与细胞色素 C1 的转录水平变化与其蛋白表达趋势一致。刘靖宇[59]对草菇子实体发育的 5 个阶段进行蛋白质组学分析，鉴定出 163 个差异表达蛋白，功能注释显示这些蛋白参与 80 条不同的代谢途径。

上述研究表明，蛋白质组学技术能够精准鉴定不同发育阶段的关键功能蛋白，揭示其在细胞壁重构、能量代谢、信号转导等过程中的动态变化规律，为深入理解食用菌形态建成的分子机制提供了重要数据支撑。

3.2.2　*在食用菌非生物胁迫响应研究中的应用*　蛋白质组学技术能够系统性地揭示食用菌在非生物胁迫下蛋白质表达的动态重编程，根据胁迫类型的不同，研究主要集中在以下几个方面：

重金属胁迫：在大球盖菇镉胁迫中，低浓度镉使部分氨基酸代谢相关蛋白下调以减缓生长，高浓度镉则通过调控能量代谢和增强抗氧化系统功能来应对[60]。Wu 等[61]对平菇的研究进一步揭示了镉胁迫下蛋白质组与代谢组的协同响应机制。香菇在镉胁迫下则促进谷胱甘肽介导的解毒、硫氧还蛋白抗氧化及自噬作用等进程。

温度胁迫：斑玉蕈低温胁迫下鉴定出 26 个差异表达蛋白，涉及多种代谢途径与应激响应[62]。金针菇低温胁迫下差异蛋白质主要集中在核膜、细胞膜、线粒体和 ATP 合酶复合体等细胞成分[63]。草菇低温胁迫则调控能量代谢、水解酶活性、海藻糖代谢、氨基酸代谢、MAPK 信号通路等多个过程[64]。

营养胁迫：在香菇铁缺乏研究中，鉴定到多个参与铁络合剂生物合成与转运的细胞膜蛋白，揭示铁代谢在木质素降解中的关键作用[65]。

气体胁迫：巨大侧耳在 CO_2 胁迫下，与激酶相关的代谢活性降低，参与蛋白质合成的几种延伸因子丰度下降[66]。

光胁迫：灵芝在不同光质处理下，蓝光提高子实体 6 种糖代谢酶和 4 种胞外酶活性，促进多糖和还原糖积累；绿光则降低相关酶活性[67]（详见表 4）。

上述研究表明，食用菌在应对不同类型非生物胁迫时，既存在通过抗氧化系统、能量代谢调控等保守机制维持细胞稳态的共性策略，也存在针对特定胁迫因子的特异性应答途径。

3.2.3　*在食用菌保鲜领域的应用*　蛋白质组学为揭示食用菌采后品质劣变机制提供了分子层面的解析。根据保鲜机制的不同，研究主要集中在以下几个方面：

能量代谢调控：Fang 等[68]发现，贮藏期金针菇通过上调糖酵解与 TCA 循环相关蛋白维持能量稳态，进一步研究表明，纳米包装可通过调控线粒体相关蛋白表达延缓金针菇衰老[69]。

膜脂代谢调控：王朝等[70]发现，纳米包装通过影响膜脂代谢关键酶，维持双孢蘑菇细胞膜完整性。Chen 等[71]通过蛋白质组与代谢组整合分析，系统揭示了双孢蘑菇采后品质劣变的分子机制

自溶机制解析：草菇采后自溶与能量代谢障碍和泛素-蛋白酶体系统激活相关[72]；而鸡腿菇的自溶

表 4 蛋白质组学在食用菌非生物胁迫研究中的应用

Table 4 Application of proteomics in studying abiotic stress in edible mushroom

研究对象 Research subject	胁迫类型 Stress treatment type	功能/作用 Function/role	文献来源 Reference
香菇 *Lentinus edodes*	重金属镉 Heavy metal cadmium	促进形成谷胱甘肽介导的解毒、硫氧还蛋白抗氧化、三羧酸循环、自噬作用及镉外排机制 Promotes glutathione-mediated detoxification, thioredoxin-dependent antioxidant defense, the tricarboxylic acid cycle, autophagy, and cadmium efflux mechanisms	[61]
斑玉蕈 *Hypsizygus marmoreus*	低温 Low temperature	鉴定出 26 个差异表达蛋白，涉及多种代谢途径与应激响应，表明其低温适应机制是一个复杂的调控网络 Twenty-six differentially expressed proteins were identified, involving multiple metabolic pathways and stress responses, indicating that its low-temperature adaptation mechanism is a complex regulatory network	[62]
金针菇 *Flammulina velutipes*	低温 Low temperature	差异蛋白质主要集中在核膜、细胞膜、线粒体和 ATP 合酶复合体等细胞成分 Differential proteins are mainly concentrated in cellular components such as the nuclear envelope, cell membrane, mitochondria, and ATP synthase complex	[63]
草菇 *Volvariella volvacea*	低温 Low temperature	调控能量代谢、水解酶活性、海藻糖代谢、氨基酸代谢、氨肽酶活性、MAPK 信号通路、活性氧代谢和膜脂代谢等过程 Regulates processes such as energy metabolism, hydrolase activity, trehalose metabolism, amino acid metabolism, aminopeptidase activity, MAPK signaling pathway, reactive oxygen species metabolism, and membrane lipid metabolism	[64]
香菇 *Lentinus edodes*	铁离子缺乏 Iron deficiency	鉴定到多个与铁代谢相关的细胞膜蛋白，主要参与铁络合物的生物合成与转运，揭示铁代谢在木质素降解中的关键作用 Multiple cell membrane proteins related to iron metabolism have been identified, primarily involved in the biosynthesis and transport of iron chelators, revealing the key role of iron metabolism in lignin degradation	[65]
巨大侧耳 *Pleurotus giganteus*	CO_2 胁迫 CO_2 stress	与激酶相关的代谢活性降低，参与蛋白质合成的几种延伸因子丰度下降 Kinase-related metabolic activity is reduced, and the abundance of several elongation factors involved in protein synthesis decreases	[66]
灵芝 *Ganoderma lucidum*	光照 Light exposure	蓝光提高子实体 6 种糖代谢酶和 4 种胞外酶活性，促进多糖和还原糖积累；绿光降低相关酶活性 Blue light enhances the activities of six sugar-metabolizing enzymes and four extracellular enzymes in the fruiting body, promoting the accumulation of polysaccharides and reducing sugars; green light reduces the activities of the related enzymes	[67]

则表现出阶段性，涉及不同的碳水化合物代谢和信号通路（如 MAPK）机制[73]。

上述研究表明，蛋白质组学技术能够从分子层面系统揭示采后品质劣变的关键调控节点，为开发靶向保鲜技术提供了理论依据。

4 多组学整合在食用菌研究中的应用与展望

4.1 多组学整合揭示复杂生命过程

单一的组学技术难以全面解析食用菌生命活动的复杂调控网络。整合转录组、蛋白质组与代谢组等多维度数据，已成为系统揭示其生长发育、环境应答及采后生物学机制的核心范式。该策略能够从“基因-转录-蛋白-代谢物”多个层面提供相互验证的证据，构建更完整的分子调控图谱。

近年来，多组学整合分析在食用菌研究领域展现出强大的优势和多样化的应用，以下从几个主要研究方向进行系统梳理。

（1）生长发育与品质形成机制解析。该策略广泛用于揭示食用菌从营养生长向生殖生长转换的分子奥秘。Wang 等[74]通过整合转录组与代谢组，系统绘制了光诱导金针菇子实体发育的分子调控网络，揭示了光照通过影响能量代谢和氨基酸代谢从而促进原基形成的机制。Kang 等[75]对暗褐脉柄牛肝菌进行了基因组、转录组和代谢组的整合分析，成功鉴定出参与聚酮化合物和萜类化合物生物合成的关键基因（如 *PpPKS1*、*PpTRI5*），并揭示了转录因子 PpHOX4 和 PpHSF1 对次级代谢产物合成的调控网络。Xiang 等[76]通过对暗褐脉柄牛肝菌进行代谢组与转录组整合分析，揭示了 IAA 调控多酚生

物合成和抗氧化活性的分子机制。在活性成分研究方面，Xia 等[77]利用代谢组学结合质谱成像技术，直观揭示了灵芝子实体中三萜类活性成分在不同部位和发育阶段的时空分布异质性，为精准获取高活性成分提供了可视化依据。

（2）环境胁迫应答机制研究。多组学整合为解析食用菌对非生物胁迫的适应策略提供了系统视角。Lu 等[49]首次通过转录组与代谢组整合分析，研究了黑木耳对高温胁迫的响应机制，鉴定出 15 个候选耐热基因（涉及抗氧化防御、热激响应、糖和氨基酸代谢等）以及激动素、黄酮类化合物和咖啡酸等关键代谢物，揭示了高温胁迫下核苷酸代谢、ABC 转运蛋白和辅因子生物合成等通路的重编程特征。针对重金属胁迫，Wu 等[61]通过对平菇的蛋白质组和代谢组进行整合分析，发现了镉胁迫下蛋白质表达与代谢物变化的协同响应机制。

（3）采后生理与保鲜技术研究。该策略在揭示食用菌采后品质劣变机制方面发挥了关键作用。Chen 等[71]对双孢蘑菇的蛋白质组与代谢组进行联合分析，系统阐明了采后贮藏期间能量代谢紊乱、膜脂过氧化和蛋白质降解共同驱动的品质劣变分子机制。Wang 等[78]结合定量蛋白质组学与代谢组学，揭示了竹荪子实体成熟过程中甘油磷脂代谢、细胞壁多糖重构及蛋白质周转等关键生物过程的动态调控网络，为开发靶向保鲜技术提供了理论靶点。

（4）活性成分生物合成途径解析。多组学整合已成为挖掘和验证食用菌中重要活性成分合成途径的有力工具。Xu 等[79]通过多组学整合分析，揭示了蓝光调控灵芝三萜类活性成分生物合成的完整分子网络，从光信号感知到下游代谢通路的激活，为通过光环境调控提高灵芝品质提供了理论指导。Long 等[80]通过对长裙竹荪进行基因组、转录组和代谢组整合分析，鉴定出 369 个细胞色素 P450 家族基因和 64 个与萜类合成相关的次级代谢基因簇，揭示了其合成药用价值化合物的遗传基础。

上述研究表明，多组学整合策略能够从不同层面揭示食用菌复杂生命过程的分子机制，为解析生长发育、环境应答及品质形成等关键问题提供了系统性视角。

4.2　多组学整合的主要策略与挑战

多组学整合是基于生物学问题，选择不同的组学组合与分析方法进行系统性关联。目前主要方法包括（相关代表性研究支撑详见表 5）：

表 5　食用菌研究中多组学整合方法比较及代表性文献

Table 5　Comparison of multi-omics integration methods and representative reference in edible mushroom research

整合方法 Integrated method	核心原理 Core principle	优势 Advantages	局限 Limitations	适用场景 Applicable scenarios	代表性文献 Representative reference
基于通路的关联分析 Pathway- base-dassociation analysis	筛选多组学共同差异分子，映射至已知通路 Screen for common differential molecules across multi- omics data and map them to known pathways	直观，易于生物学解释；可直接验证假设 Intuitive and easy to interpret biologically; allows for direct hypothesis validation	依赖先验通路知识；可能遗漏新通路 Relies on prior pathway knowledge; may overlook novel pathways	初步探索调控网络；验证特定通路参与 Preliminary exploration of regulatory networks; validation of involvement of specific pathways	[75，77]
基于网络的整合分析 Network-based integrative nalysis	构建分子间（如基因-代谢物）关联网络，识别枢纽节点与模块 Construct molecular interaction networks（e.g., gene-metabolite associations）and identify hub nodes and modules	能揭示复杂相互作用；不依赖先验通路 Capable of revealing complex interactions; does not rely on prior pathway knowledge	网络构建与解析算法复杂；结果解释需谨慎 Network construction and analysis algorithms are complex; results require careful interpretation	系统解析复杂性状的调控模块；发现新型调控关系 Systematically dissect regulatory modules underlying complex traits; discover novel regulatory relationships	[75]
基于机器学习/深度学习 Based on machine learning/ deep learning	利用算法模型学习高维多组学数据的特征与模式，进行分类、预测或降维 Use algorithmic models to learn features and patterns from high- dimensional multi- omics data for classification, prediction, or dimensionality reduction	善于处理非线性关系；能挖掘深层、新颖的生物标志物组合 Skilled at handling nonlinear relationships; capable of uncovering deep and novel combinations of biomarkers	对数据量和质量要求高；模型可解释性差（黑箱）；需要大量计算资源 Requires high data volume and quality; poor model interpretability（black box）; demands substantial computational resources	表型预测（如产量、品质）；生物标志物发现；数据降维与可视化 Phenotype prediction（e. g., yield, quality）; biomarker discovery; data dimensionality reduction and visualization	[81-82]

（1）基于通路的关联分析：将多组学差异分子映射至 KEGG 等已知通路，用于验证假设和构建调控框架，方法直观但依赖于先验知识。例如，Xia 等[77]将代谢组学发现的差异代谢物映射至代谢通路，结合空间分布信息，成功解析了灵芝三萜类化合物的合成与积累路径；Kang 等[75]通过将转录组与代谢组数据共同映射至 KEGG 通路，构建了暗褐脉柄牛肝菌次级代谢产物生物合成的调控模型。

（2）基于网络的整合分析：构建基因共表达网络、蛋白互作网络或跨组学关联网络，识别关键枢纽基因与功能模块，适用于探索复杂的分子互作关系。例如，Kang 等[75]通过共表达网络分析和启动子区域结合位点预测，成功识别出调控暗褐脉柄牛肝菌聚酮合酶基因表达的转录因子 PpHOX4 和 PpHSF1；Lu 等[49]利用多组学数据构建了跨分子类型的关联网络，揭示了黑木耳在高温胁迫下转录与代谢层面的复杂调控关系。

（3）基于机器学习/深度学习的整合建模：利用算法对高维多组学数据进行降维、分类或预测，擅长挖掘非线性关系和新型生物标志物组合，但对数据质量、计算资源及模型可解释性要求高。虽然该方法在食用菌领域的直接应用尚处于起步阶段，但潜力巨大，预示着其在多组学数据深度挖掘方面的广阔前景。

尽管上述整合策略在食用菌研究中展现出巨大潜力，但在实际应用中仍面临诸多技术瓶颈。一是数据整合与标准化困难，不同组学平台产生的数据维度、量级、精度各异，且缺乏统一的样本采集、处理与数据分析标准。二是技术覆盖深度不足，蛋白质组和代谢组的检测覆盖度仍有待提高，特别是对低丰度蛋白、翻译后修饰蛋白以及未知结构代谢物的鉴定仍是技术难点。三是功能验证体系滞后，许多食用菌缺乏高效的遗传转化体系和标准的模式菌株，且生长周期相对较长，制约了关键候选基因或蛋白的体内功能验证。

5 展 望

展望未来，多组学技术在食用菌研究中的应用有望在以下方向取得突破。

（1）与人工智能深度交叉融合：利用机器学习与深度学习算法，深入挖掘多组学数据中的隐含规律，构建更精准的生长发育预测模型、品质评价体系及抗逆性预警系统。

（2）构建标准化多组学数据库与资源平台：借鉴人类与畜禽领域大型图谱计划（如 GTEx、FarmGTEx）的成功经验，推动实施主要食用菌品种的多组学图谱计划。通过系统采集标准化样本，构建高质量、可公开访问的基因组、转录组、蛋白质组和代谢组数据库，将为全球范围内的数据整合、比较研究与关键基因挖掘提供不可或缺的基础设施。

（3）驱动产业应用范式变革：通过多组学技术精准鉴定与产量、品质、抗性等关键经济性状紧密关联的分子标记（如 eQTL、代谢物 QTL），并与基因组选择技术结合，加速精准育种进程。同时，基于多组学解析的环境应答网络，可为智能化、精细化的栽培环境调控与采后保鲜策略制定提供理论指导。

6 结 论

多组学技术通过多层次、系统性的解析，极大地深化了人们对食用菌生命活动规律的理解。转录组学、代谢组学和蛋白质组学各具优势，而它们的整合分析已成为从分子机制到表型形成之间不可或缺的桥梁，是衔接基础研究与产业应用（如精准育种、智能栽培、靶向保鲜）的核心范式。尽管在数据整合、技术深度和功能验证方面仍存在挑战，但随着生物信息学、人工智能及大型组学图谱计划的持续推进，多组学技术必将为食用菌的基础理论研究注入新活力，并为产业迈向精准化、高效化和可持续发展提供决定性科技支撑。

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] 边银丙.我国食用菌产业现状与科技创新发展方向[J].菌物研究，2025，23（5）：339-347.

[3] 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）：534-551.

[4] 王飞宇，刘娅妮，李然，等.多组学技术在食用菌保鲜中的应用研究进展[J].食品安全质量检测学报，2024，15（13）：159-168.

[5] 卢静.基于 RNA-Seq 的平菇不同发育阶段转录组研究及凝集素基因的生物信息学分析[D].武汉：华中农业大学，2016.

[6] 刘小霞.基于转录组学研究草菇菌种继代过程中的退化机制[D].兰州：甘肃农业大学，2020.

[7] Nagy L G，Vonk P J，Künzler M，et al. Lessons on fruiting body morphogenesis from genomes and transcriptomes of Agaricomycetes[J]. Studies in Mycology，2023，104：81-85.

[8] 储婷.基于转录组和蛋白乙酰化修饰组研究香菇菌丝后熟转

色机理[D].上海：上海海洋大学，2022.
[9] 沈楠，张荆城，王成晨，等.香菇子实体发育过程中的转录组研究[J].园艺学报，2022，49(4)：801-815.
[10] Chum W W Y，Ng K T P，Shih R S M，et al. Gene expression studies of the dikaryotic mycelium and primordium of *L. edodes* by serial analysis of gene expression[J]. Mycological Research，2008，112(8)：950-964.
[11] Yan D，Gao Q，Rong C，et al. Comparative transcriptome analysis of abnormal cap and healthy fruiting bodies of the edible mushroom *L. edodes*[J]. Fungal Genetics and Biology，2021，156：103614.
[12] 吴小梅，张昕，李南羿.双孢蘑菇子实体不同发育时期的转录组分析[J].菌物学报，2017，36(2)：193-203.
[13] Xia Y C，Chang J H，Kwan H S. Carbon metabolism and transcriptome in developmental paths differentiation of a homokaryotic *Coprinopsis cinerea* strain[J]. Fungal Genetics and Biology，2020，143：103432.
[14] 唐利华，鲍大鹏，万佳宁，等.光诱导香菇菌丝转色阶段的转录因子表达分析[J].菌物学报，2016，35(9)：1106-1116.
[15] Yoon J K，Yeon D K，Park Y J，et al. Transcriptome analysis of the edible mushroom *L. edodes* in response to blue light[J]. PLoS One，2020，15(3)：e0230680.
[16] 施肖堃，蔡志欣，郭仲杰，等.双孢蘑菇 As2796 子实体发育转录组测序分析[J].福建农业学报，2018，33(3)：282-287.
[17] Lu Y P，Liao J H，Guo Z J，et al. Genome survey and transcriptome analysis on mycelia and primordia of *Agaricus blazei*[J]. Biomed Research International，2020(11)：1-12.
[18] Lu Y P，Guo Z J，Cai Z X，et al. Transcriptome analysis of *Agaricus blazei* fruiting bodies at different developmental stages[J]. Mycosystema，2019，38(12)：2161-2173.
[19] 李文云，卢雪伟，邵悠然，等.基于转录组分析金针菇子实体发育过程中 GABA 生物合成机制[J].食用菌学报，2025，32(3)：13-27.
[20] 胡继鹏，鲍大鹏，杨瑞恒，等.利用转录组挖掘六妹羊肚菌生长发育相关基因[J].食用菌学报，2025，32(2)：9-19.
[21] 苏世贤.不同发育期黑木耳转录组分析及 *AhMnPs* 基因功能初探[D].贵阳：贵州大学，2024.
[22] Liu D M，Sun X Y，Diao W，et al. Comparative transcriptome analysis revealed candidate genes involved in fruiting body development and sporulation in *Ganoderma lucidum*[J]. Arch Microbiology，2022，204(8)：514.
[23] Liu X B，Xia E H，LI M，et al. Transcriptome data reveal conserved patterns of fruiting body development and response to heat stress in the mushroom-forming fungus *Flammulina filiformis*[J]. PLoS One，2020，15(10)：e0239890.
[24] Lou H W，Zhao Y，Tang H B，et al. Transcriptome analysis of *Cordyceps militaris* reveals genes associated with carotenoid synthesis and identification of the function of the *cmtns* gene[J]. Frontiers in Microbiology，2019，10：2105.
[25] 杨焕玲，仝宗军，赵妍，等.香菇锰过氧化物酶基因(*LeMnP1*)生物信息学分析及高温胁迫下的表达[J].菌物学报，2020，39(16)：1056-1064.
[26] 闫苗，陈利丁，艾柳英，等.刺芹侧耳两种保护酶基因的克隆、分析及温度对其表达量的影响[J].菌物学报，2018，37(12)：1671-1679.
[27] Gong M，Wang Y，Zhang J，et al. Chilling stress triggers Vvago1-mediated miRNA-like RNA biogenesis in *V. volvacea*[J]. Frontiers in Microbiology，2020，11：523593.
[28] Yoo S I，Lee H Y，Markkandan K，et al. Comparative transcriptome analysis identified candidate genes involved in mycelium browning in *L. edodes*[J]. BMC Genomics，2019，20：121.
[29] 叶豆.杏鲍菇原基分化期光调控研究及转录组分析[D].北京：中国农业科学院，2019.
[30] 艾柳英.光照对杏鲍菇子实体形成影响机理研究[D].福州：福建农林大学，2018.
[31] 刘建雨，王瑞娟，张丹，等.利用转录组分析蓝光对金针菇原基形成的影响[J].食用菌学报，2021，28(5)：29-36.
[32] Yin J，Xin X，Weng Y，et al. Transcriptome-wide analysis reveals the progress of *Cordyceps militaris* subculture degeneration[J]. PLoS One，2017，12(10)：e0186279.
[33] 刘询，何晓兰，贾定洪，等.基于非靶向代谢组学分析黄色和白色金针菇代谢物差异[J].菌物学报，2024，43(8)：73-85.
[34] Fan J，Wang D，Kaneko S，et al. Lipidomic profiling of *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer (Agaricomycetes) through ultra-performance liquid chromatography coupled with quadrupole time-of-flight mass spectrometry：Examining lipid dynamics changes during fruiting body formation and development[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2024，72(32)：18271-18282.
[35] 郑明洋.六妹羊肚菌菌丝期元素与代谢物变化规律研究[D].沈阳：沈阳农业大学，2022.
[36] 肖冬来，马璐，杨驰，等.广叶绣球菌不同生长阶段栽培基质中代谢物差异分析[J].微生物学通报，2023，50(10)：4458-4471.
[37] Liu Y，Zhang J，Chen L，et al. Transcriptome and metabolome profiling of *Morchella importuna* during mycelial growth and primordium formation[J]. Mycobiology，2023，51(3)：145-158.
[38] 李晶.牛樟芝 MVA 途径中基因克隆及转录组、代谢组研究[D].福州：福建农林大学，2016.
[39] Tang L H，Chen T，Shang J J，et al. Oxidative stress and autophagy are important processes in post ripeness and brown film formation in mycelium of *L. edodes*[J]. Frontiers in Microbiology，2022，13：811673.
[40] 罗阳兰，王灿琴，胡秀月，等.利用非靶向代谢组学分析桉树加工副产物与常规基质栽培的肺形侧耳代谢物差异[J].食用菌学报，2023，30(2)：19-31.
[41] 颉颖睿.代料栽培灵芝的配方筛选及灵芝代谢组学和转录组学研究[D].郑州：河南中医药大学，2023.
[42] 雷露，吴天祥，王川南.基于 UPLC-QTOF-MS 代谢组学研究灰树花发酵的代谢差异[J].菌物学报，2020，39(10)：1920-1932.
[43] 张倩.CO_2对巨大侧耳子实体发育的影响及作用机制的初步研究[D].山东烟台：鲁东大学，2023.
[44] 靖云阁.白灵侧耳菌丝生理成熟期环境控制及生理指标测定[D].北京：中国农业科学院，2018.

[45] Wang H，Zhao S，Han Z，et al. Integrated transcriptome and metabolome analysis provides insights into blue light response of *Flammulina filiformis*[J]. AMB Express，2024，14：21.

[46] 闫志宇. 糙皮侧耳高温胁迫下的核心碳代谢响应[D]. 北京：中国农业科学院，2020.

[47] Zhao X，Chen M J，Zhao Y，et al. GC-MS-based nontargeted and targeted metabolic profiling identifies changes in the *L. edodes* mycelial metabolome under high-temperature stress[J]. International Journal of Molecular Sciences，2019，20（9）：2330.

[48] 曹正飞. 基于代谢组和转录组的冬虫夏草菌对温度胁迫的响应特征研究[D]. 西宁：青海大学，2024.

[49] Lu F，Sun X，Dai X D，et al. Integrated multi-omics analysis to investigate the molecular mechanisms underlying the response of *Auricularia heimuer* high-temperature stress[J]. Fungi，2025，11（3）：167.

[50] 赵妍，赵旭，查磊，等. 利用代谢组学解析草菇低温胁迫应答机制[C]//中国菌物学会 2024 年学术年会论文摘要会议论文集. 福州：中国菌物学会 2024 年学术年会，2024.

[51] 王涛. 高海拔生境驱动冬虫夏草功能性成分富集与适应性的研究[D]. 西宁：青海大学，2025.

[52] Liang X M，Han J，Cui Y Q，et al. Whole-genome sequencing of *Flammulina filiformis* and multi-omics analysis in response to low temperature[J]. Fungi，2025，11（3）：229.

[53] 尹稳，伏旭，李平. 蛋白质组学的应用研究进展[J]. 生物技术通报，2014（1）：32-38.

[54] Pandey A，Mann M. Proteomics to study genes and genomics[J]. Nature，2000，405：837-846.

[55] Jorrin-Novo J V. Proteomics and plant biology：Contributions to date and a look towards the next decade[J]. Expert Review of Proteomics，2021，18：93-103.

[56] Martínez-Esteso M J，Morante-Carriel J，Samper-Herrero A，et al. Proteomics：An essential tool to study plant-specialized metabolism[J]. Biomolecules，2024，14（12）：1539.

[57] 王伟科，袁卫东，方献平，等. 秀珍菇不同生长发育阶段蛋白质组学分析[J]. 浙江大学学报（农业与生命科学版），2017，43（5）：527-535.

[58] 陈美元，廖剑华，李洪荣，等. 双孢蘑菇子实体发育不同阶段蛋白质组分析[J]. 菌物学报，2015，34（6）：1153-1164.

[59] 刘靖宇. 草菇不同生长发育时期的比较蛋白质组学分析[D]. 福州：福建农林大学，2012.

[60] 董沁，陈明杰，张亚茹，等. 基于生理学和蛋白质组学的大球盖菇镉胁迫响应机制分析[C]//中国菌物学会 2024 年学术年会论文摘要. 上海：上海市农业科学院食用菌研究所，2024：145-146.

[61] Wu Y，Zhai D，Jiang N，et al. Proteomics and physiologic analysis reveal different response strategies to cadmium stress in *Lentinula edodes*[J]. Food Chemistry，2025（c）：144739.

[62] 胡开辉，黄桂英，颜松，等. 斑玉蕈低温胁迫下菌丝体酶活变化及差异蛋白质组学研究[J]. 菌物学报，2009，28（4）：584-590.

[63] 元玲刚. 低温胁迫下金针菇差异蛋白组学研究[D]. 太原：山西农业大学，2016.

[64] 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.

[65] Ferraz A，Rodríguez J，Ottoboni L M，et al. Iron-regulated proteins in *Phanerochaete chrysosporium* and *Lentinula edodes*：Differential analysis by sodium dodecyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis and two-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis profiles[J]. Electrophoresis，2002，23（4）：655-661.

[66] Yu H L，Jiang N，Yan M M，et al. Comparative analysis of proteomes and transcriptomes revealed the molecular mechanism of development and nutrition of *Pleurotus giganteus* at different fruiting body development stages[J]. Frontiers in Nutrition，2023，10：1197983.

[67] 赵洲. 光质对灵芝生理代谢的影响及其差异蛋白质组学研究[D]. 北京：北京协和医学院，2013.

[68] Fang D L，Zheng Z M，Ma N，et al. Label-free proteomic quantification of packaged *Flammulina filiformis* during commercial storage[J]. Postharvest Biology and Technology，2020，169（15）：111312.

[69] Fang D L，Wang H T，Deng Z L，et al. Nanocomposite packaging regulates energy metabolism of mushrooms（*Flammulina filiformis*）during cold storage：A study on mitochondrial proteomics[J]. Postharvest Biology and Technology，2022，193：112046.

[70] 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.

[71] Chen M，Liao J，Li H，et al. iTRAQ-MS/MS proteomic analysis reveals differentially expressed proteins during post-harvest maturation of the white button mushroom *Agaricus bisporus*[J]. Current Microbiology，2017，74：641-649.

[72] Zha L，Chen M J，Yu C X，et al. Differential proteomics study of postharvest *Volvariella volvacea* during storage at 4 ℃[J]. Science Reports，2020，10（1）：13134.

[73] Yang H L，Zheng Z H，Zhou H B，et al. Proteomics reveals the mechanism underlying the autolysis of postharvest *Coprinus comatus* fruiting bodies[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2022，70（4）：1346-1357.

[74] Wang Y，Liu X，Chen Z，et al. Integrative transcriptomic and metabolomic analysis reveals the molecular mechanisms of light-induced fruiting body development in *Flammulina filiformis*[J]. Journal of Fungi，2023，9（5）：512.

[75] Kang Z J，Yuan X L，Zhang C G，et al. Genomic and multi-omics analysis of *Phlebopus portentosus*：Effects of cultivation on secondary metabolites[J]. Journal of Fungi，2025，11（4）：323.

[76] Xiang T B，Ge F，Zhu L，et al. Integrated metabolomic and transcriptomic analysis reveals the regulatory effects of IAA on polyphenol biosynthesis and antioxidant activity in *Phlebopus*

portentosus[J]. Food Bioscience，2025(c)：106116.

[77] Xia J，He X Y，Yang W，et al. Unveiling the distribution of chemical constituents at different body parts and maturity stages of *Ganoderma lingzhi* by combining metabolomics with desorption electrospray ionization mass spectrometry imaging (DESI)[J]. Food Chemistry，2024，436(3)：137737.

[78] Wang J Q，Wen X F，Zhang Y Y，et al. Quantitative proteomic and metabolomic analysis of *Dictyophora indusiata* fruiting bodies during post- harvest morphological development[J]. Food Chemistry，2021，339：127884.

[79] Xu Y，Huang X M，Wang Z X，et al. Blue light receptor WC-2 regulates ganoderic acid biosynthesis in *Ganoderma lingzhi*[J]. Journal of Fungi，2025，11(9)：646.

[80] Long S F，Wu X J，Feng B，et al. Genome transcriptome and metabolome analyses provide new insights into the resource development in an edible fungus *Dictyophora indusiata*[J]. Frontiers in Microbiology，2023，14：1137159.

[81] Vunduk J，Dodevska M，Tenkov D，et al. Preventing mislabeling of organic white button mushrooms(*Agaricus bisporus*)combining NMR-based foodomics，statistical，and machine learning approach[J]. Food Research International，2024，198(24)：115366.

[82] Das A，Debnath S，Pramanik S，et al. Bio-digital feedback loop systems：A synergistic integration of predictive genomics，genome editing and AI-driven phenomic synthesis for next-generation edible and medicinal mushroom breeding[J]. Antonie van Leeuwenhoek，2025，118(11)：168.