郭银萍, 黄晓润, 龚光禄, 等. 不同烘干温度的黔产红托竹荪非靶向代谢组学研究 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(10): 322−334. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040259
GUO Yinping, HUANG Xiaorun, GONG Guanglu, et al. Non-targeted Metabolomics Study of *Dictyophora rubrovalvata* from Guizhou at Different Drying Temperatures[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(10): 322−334. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040259

· 分析检测 ·

不同烘干温度的黔产红托竹荪非靶向代谢组学研究

郭银萍, 黄晓润, 龚光禄, 刘宏宇, 黄万兵, 卢颖颖, 刘倾城, 杨通静*
（贵州省农业科学院农作物品种资源研究所, 贵州省农业微生物全省重点实验室, 贵州省食用菌育种重点实验室, 贵州贵阳 550006）

摘　要: 红托竹荪（*Dictyophora rubrovalvata*，DR）作为贵州特色珍稀食用菌，其干品加工中干燥温度对功能成分保留的影响是产业升级的关键问题之一。本研究以 40、45、50、55 ℃ 空气源热泵干燥至恒重的黔产红托竹荪（分别标记为 DR40、DR45、DR50、DR55）为试材，采用液相色谱-串联质谱（Liquid Chromatography-Mass Spectrometry，LC-MS）非靶向代谢组学技术，结合主成分分析（Principal Components Analysis，PCA）、正交偏最小二乘判别分析（Orthogonal Partial Least Squares Discriminant Analysis，OPLS-DA）、KEGG 通路富集及差异丰度得分（DA Score）分析，系统解析不同干燥温度下代谢物动态变化及代谢网络响应。结果表明，共检测到 4470 种代谢物，主要分布于脂质、脂肪酰类、甾体等 21 个大类（占比 88.46%）；40~45 ℃ 干燥时代谢组稳定性高，组间差异代谢物仅 1071 个（DR45 vs. DR40），且上调（757 个）与下调（314 个）代谢物数量差异较小；当温度升至 50 ℃ 时，差异代谢物增至 1219 个（DR50 vs. DR40），上调代谢物（993 个）显著多于下调（226 个），反映代谢系统通过激活保护通路维持稳态；50~55 ℃ 干燥时，差异代谢物骤降至 577 个（DR55 vs. DR50），且下调代谢物（328 个）反超上调（249 个），提示高温突破阈值后代谢系统受损。KEGG 富集分析显示，高温（≥50 ℃）显著影响脂质、黄酮及抗氧化相关代谢通路，代谢网络发生重构。研究确认红托竹荪干燥存在约 50 ℃ 的温度敏感阈值，40~45 ℃ 干燥能较好保留原始代谢特征。本研究为红托竹荪工业化干燥工艺温控优化提供了理论依据，建议生产中控制干燥温度低于 50 ℃ 以减少功能成分流失。

关键词: 红托竹荪, 干燥温度, 非靶向代谢组学, 代谢通路, 代谢物
中图分类号: S375　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)10−0322−13
DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040259
本文网刊:

Non-targeted Metabolomics Study of *Dictyophora rubrovalvata* from Guizhou at Different Drying Temperatures

GUO Yinping, HUANG Xiaorun, GONG Guanglu, LIU Hongyu, HUANG Wanbing, LU Yingying, LIU Qingcheng, YANG Tongjing*
（Institute of Crop Variety Resources, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guizhou Provincial Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Guizhou Provincial Key Laboratory of Edible Fungi Breeding, Guiyang 550006, China）

Abstract: As a rare and valuable edible fungus native to Guizhou Province, challenges in industrial upgrading due to the impact of drying temperatures on the retention of functional components during dry product processing were faced by *Dictyophora rubrovalvata* (DR). In this study, the investigation on air-source heat pump-dried DR samples at 40, 45, 50, and 55 ℃ (labeled as DR40, DR45, DR50, and DR55, respectively) was conducted using liquid chromatography-mass

收稿日期: 2025−04−20
基金项目: 贵州省科技计划项目（黔科合基础-ZK[2023] 一般 172）; 贵州省科技计划项目（黔科合成果 [2024] 一般 132 号）; 贵州省 2024 年基层农技推广补助项目; 贵州省农业科学院青年科技基金项目（黔农科一般基金 [2025]29）。
作者简介: 郭银萍（1995−）, 女, 硕士, 研究实习员, 研究方向: 食用菌栽培与加工, E-mail: 1797415307@qq.com。
*** 通信作者:** 杨通静（1984−）, 男, 硕士, 副研究员, 研究方向: 食用菌栽培, E-mail: 736932018@qq.com。

spectrometry (LC-MS)-based non-targeted metabolomics. By using principal component analysis (PCA), orthogonal partial least squares discriminant analysis (OPLS-DA), KEGG pathway enrichment analysis, and differential abundance (DA) score analysis, dynamic metabolic changes and network responses under varying drying temperatures were systematically characterized. The detection of a total of 4470 metabolites was conducted, primarily distributed across 21 major classes (88.46% of total), including lipids, fatty acyls, and steroids. At 40~45 ℃, metabolic stability was high, with only 1071 differential metabolites (DR45 vs. DR40), in which a small disparity between upregulated (757) and downregulated (314) metabolites was shown. At 50 ℃, differential metabolites increased to 1219 (DR50 vs. DR40), with significantly more upregulated (993) than downregulated (226) metabolites, indicating metabolic system activation to maintain homeostasis. At 50~55 ℃, differential metabolites sharply decreased to 577 (DR55 vs. DR50), with downregulated metabolites (328) surpassing upregulated ones (249), so metabolic system damage beyond the temperature threshold was presented. From KEGG enrichment analysis, high temperatures (≥50 ℃) were shown to significantly affect lipid, flavonoid, and antioxidant-related pathways, so metabolic network reconstruction was caused. Based on the study, a temperature-sensitive threshold of approximately 50 ℃ for DR drying was confirmed, with 40~45 ℃ preserving original metabolic characteristics, thus offering a theoretical basis for optimizing industrial drying processes, recommending temperatures below 50 ℃ to minimize functional component loss.

Key words: *Dictyophora rubrovalvata*; drying temperature; untargeted metabolomics; metabolic pathways; metabolites

红托竹荪(*Dictyophora rubrovalvata*, DR)隶属鬼笔科竹荪属真菌，是一种极具价值的珍稀食用菌[1]。其主要生长于我国西南地区，尤其以贵州为代表产区，菌丝体发育过程对竹阔混交林腐殖质基质具有严格生态适应性[2]。化学分析表明，红托竹荪富含蛋白质、多糖、氨基酸、维生素以及矿物质等营养成分[3]。其中，多糖成分表现出显著的抗氧化、抗肿瘤、抗疲劳以及免疫调节等生物活性[4]，醇提物还表现出降血脂、降血糖等多方面的保健潜力[5]。2025 年贵州省将红托竹荪纳入全省“3+5”特色产业布局，推动其产业化发展。然而，由于其鲜品水分活度高，采后易腐败[6]，干制成为主要加工方式。干燥过程中温度参数对功能成分保留具有显著影响，高温易导致热敏成分降解，影响复水性、口感及风味品质，成为制约产业升级的关键因素[7]。

目前，红托竹荪干制工艺多采用热风、真空红外、空气源热泵等技术[8]，相关研究主要集中在多糖含量、色差等理化指标评价[9]，缺乏对干燥过程代谢物动态变化的系统解析。为深入解析红托竹荪在热加工过程中的整体物质基础响应，特别是识别和量化未知或未预期的关键代谢物变化，非靶向代谢组学(Untargeted metabolomics)作为一种高通量、无偏向性的小分子代谢物分析技术，已广泛应用于食药用菌加工过程研究，能够揭示热加工过程中代谢物的降解与转化规律，为优化干制工艺提供理论依据。已有研究表明，不同干燥方式对香菇、银耳等食用菌的风味物质及活性成分具有显著影响，但针对红托竹荪的代谢组学研究较少，亟需开展系统性探索[10]。

本研究以空气源热泵干燥技术为基础，设置不同温度处理红托竹荪样品，采用非靶向代谢组学方法对其代谢物进行全面分析，旨在揭示干燥温度对红托竹荪代谢的影响及关键功能成分的变化。研究结果有望为红托竹荪干制工艺优化提供科学依据，推动其营养品质提升与产业高质量发展。

1　材料与方法

1.1　材料与仪器

红托竹荪　来自贵州省农业科学院农作物品种资源研究所。本研究以 40、45、50、55 ℃ 四个温度干燥至恒定干重(含水率 9.5%±0.6%)的红托竹荪(编号及外观如图 1 所示)为试材；甲醇、乙腈　色谱纯，德国 Merck 公司；甲酸　色谱纯，上海阿拉丁生化科技股份有限公司。

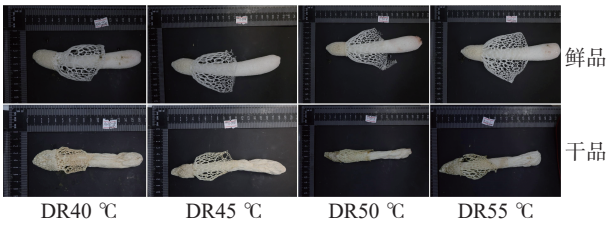


图 1　四个温度烘干的红托竹荪形态对比图

Fig.1　Comparison of morphology of *Dictyophora rubrovalvata* dried at four temperatures

TripleTOF 6600+质谱仪　美国 SCIEX 公司；LC-30A 超高效液相色谱仪　日本 Shimadzu 公司；Biomek i5 自动化工作站　美国 Beckman Coulter 有限公司；MU-G02-0448 恒温金属混匀仪　杭州米欧仪器有限公司；CentriVap 离心浓缩仪　美国 LABCONCO 公司；MM 400 球磨仪　德国 Retsch 公司。

1.2　实验方法

1.2.1　红托竹荪样品制备　红托竹荪采摘后，立即剔除菌托和菌盖，随后，样品送入烘干工序直至达到恒重。烘干结束后，样品置于−80 ℃ 下保存。分析前经 63 h 真空冷冻干燥处理，采用液氮预脆化辅助粉碎技术进行前处理。将冻干样品置于 MM 400 球磨仪中进行粉碎处理(频率 30 Hz，持续时间 90 s)，获得粒径≤150 μm 的均质粉末[11]。精确称取 50.0±0.3 mg 样本粉末，按固液比 1∶24(m/v)加入−20 ℃ 预冷的

70% 甲醇-水提取液，提取过程采用间歇式涡旋-静置模式，按 30 min 间隔进行 6次涡旋振荡，单次持续时间 30 s，振幅设定为 8 mm，全程维持 4 ℃ 低温环境。离心分离参数设定为离心力 13400×g，时间 3 min。上清液经 0.22 μm 聚偏氟乙烯（PVDF）滤膜过滤后，转移至预冷的 2 mL 进样瓶，立即置于 −80 ℃ 超低温保存箱中，保存时限不超过 48 h，待 UPLC-MS/MS 分析[12]。

1.2.2 红托竹荪干燥温度代谢组分组对比 本研究选取 16 个样品，分为 4 组进行代谢研究，每组 4 个平行。烘干温度 40、45、50、55 ℃，分别标记为 DR40、DR45、DR50、DR55。两两进行代谢组对比，分别为 DR45 vs. DR40、DR50 vs. DR45、DR50 vs. DR40、DR55 vs. DR40、DR55 vs. DR45、DR55 vs. DR50，以系统解析温度梯度对代谢物的影响。

1.2.3 色谱质谱采集条件

1.2.3.1 内标溶液制备 精密称取 1.00 mg 标准品溶于 1 mL 70% 甲醇溶液（v/v），配制 1000 μg/mL 母液；取 250 μL 母液用 70% 甲醇定容至 1 mL，获得 250 μg/mL 内标工作液。

1.2.3.2 色谱质谱采集条件与内标溶液制备 液相色谱条件参考文献 [13]。色谱柱：Waters ACQUITY UPLC HSS T3 Column 1.8 μm，2.1 mm×100 mm，流动相 A：超纯水（0.1% 的甲酸）；流动相 B：乙腈（0.1% 的甲酸），柱温：40 ℃；流速：0.40 mL/min；进样量：4 μL。

色谱分离采用梯度洗脱程序：0~5.0 min，流动相 A 从 95% 线性降至 35%，B 相从 5% 升至 65%；5.0~6.0 min，A 相从 35% 骤降至 1%，B 相升至 99%；6.0~7.5 min 维持等度洗脱（A：1%，B：99%）；7.6 min 立即切换至初始比例（A：95%，B：5%），并平衡至 10.0 min。

1.2.3.3 质谱条件 质谱分析采用电喷雾电离（ESI）正负离子双模式采集，参数如下[14]：采集时间 10 min；离子源温度 550 ℃；喷雾气压 50 psi，辅助加热气压 60 psi，气帘气压 35 psi；离子化电压±5000 V（正模式+5000 V，负模式−4000 V）；去簇电压±60 V；MS1 碰撞能量±10 V，MS2 碰撞能量±30 V；碰撞能量步长 15 V。

1.2.4 差异代谢物 KEGG 富集分析 KEGG 通路富集分析基于差异代谢物筛选结果展开，其核心参数包含两个维度指标：富集度指数（Rich Factor）表征为特定代谢通路内差异代谢物数量与其注释代谢物总量的比值[15]，该参数定量表征通路富集强度，数值增加反映显著性水平提升[16]；统计显著性通过超几何分布检验确定[17]，其概率计算模型如公式所示：

$$P = 1 - \sum_{i=0}^{m-1} \frac{\binom{M}{i}\binom{N-M}{n-i}}{\binom{N}{n}} \quad \text{式（1）}$$

式中，N 代表全部代谢物中具有 KEGG 注释的代谢物数量，n 代表 N 中差异代谢物的数量，M 代表 N 中某 KEGG 通路的代谢物数量，m 代表 M 中某 KEGG 通路的差异代谢物数量。

1.2.5 差异代谢物代谢通路整体变化分析 差异丰度得分（Differential Abundance Score，DA Score）是一种基于通路的代谢变化分析方法，差异丰度得分可以捕捉到某一途径中所有代谢物的总体变化，其计算公式为：

$$\text{差异丰度得分} = \frac{\text{该通路上调差异代谢物个数} - \text{该通路下调差异代谢物个数}}{\text{注释到该通路的所有代谢物个数}} \quad \text{式（2）}$$

1.3 数据处理

原始文件经 ProteoWizard 软件转换为 mzML 标准化格式，采用 XCMS 算法执行特征峰检测（peak picking）及保留时间漂移校正及信号峰对齐（peak alignment）。基于质量控制系统，剔除各组样本中缺失值比例超过 50% 的特征峰，并通过 K-最近邻插补法（KNN imputation）填补数据空白，继而应用支持向量回归（SVR）模型优化峰强度定量准确性。经上述质控优化的特征峰矩阵经由武汉迈维代谢生物科技股份有限公司的多维注释系统（集成自建数据库、公共资源库、预测数据库及 metDNA 算法）完成代谢物结构鉴定。采用 Excel、Proteowizard、R 软件（www.r-project.org/）、SIMCA 14.1 及其 omics skin 组件、Orgin 2022、KEGG（http://www.kegg.com/）、MBRole 2.0 通路分析平台处理数据并制图。

2 结果与分析

2.1 红托竹荪非靶向代谢组学分析

本研究共得到 4470 种代谢物，并对其分类，结果见图 2。由图 2 可知，正离子模式下检测到 2549 个，负离子模式下检测到 1921 个。其中，脂质（A）、脂肪酰类（B）、甾体（C）、杂环化合物（D）、有机酸（E）、萜类（F）、生物碱（G）、色胺、胆碱、色素（H）、鞣质（I）、鞘脂类（J）、木脂素和香豆素（L）、醌类（M）、黄酮（N）、核苷酸及其衍生物（O）、甘油脂类（P）、甘油磷脂类（Q）、酚酸类（R）、醇、胺类（S）、苯及其衍生物（T）、氨基酸及其衍生物（U）占比为 88.46%，其他类（K）占比为 11.54%。而 K 类中酮类化合物为 174 个，占到 K 类 33.72%，内酯类化合物为 151 个，占到 K 类 29.26%，糖类为 102 个，占到 K 类 19.77%。

2.2 红托竹荪样本质控分析

质量控制（QC）样本由等比例混合样本提取物构建，用于评估实验流程的稳定性。质谱分析序列中，每 10 个实验样本插入 1 个 QC 样本以监控系统波动[18]。代谢物提取重现性评价通过多批次 QC 样本的总离子流图（TIC）重叠度分析实现，该方法可同步

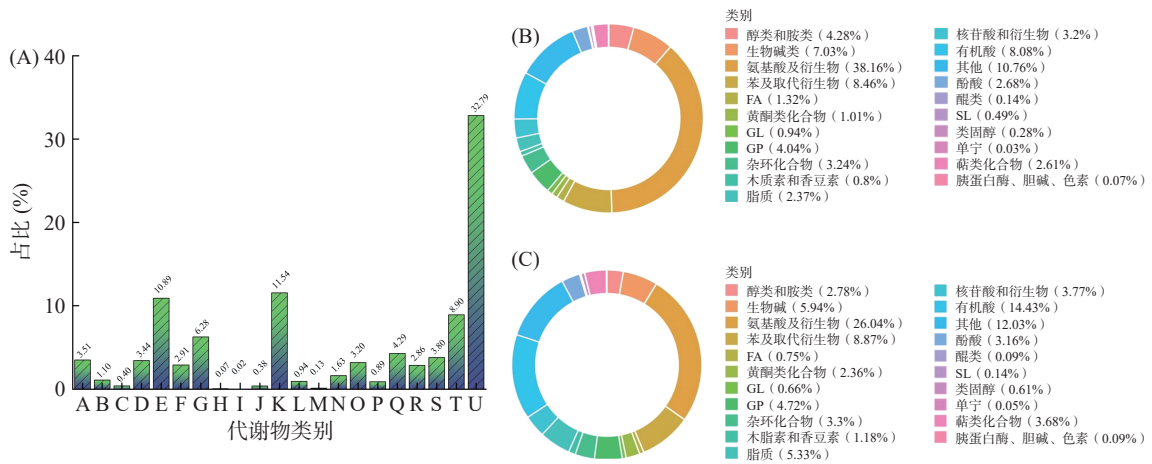


图 2　4470 种代谢物分类占比

Fig.2　Classification and percentage of 4470 metabolites

注：(A)图为代谢物类别及占比，脂质(A)、脂肪酰类(B)、甾体(C)、杂环化合物(D)、有机酸(E)、萜类(F)、生物碱(G)、色胺、胆碱和色素(H)、鞣质(I)、鞘脂类(J)、其他类(K)、木脂素和香豆素(L)、醌类(M)、黄酮(N)、核苷酸及其衍生物(O)、甘油脂类(P)、甘油磷脂类(Q)、酚酸类(R)、醇和胺类(S)、苯及其衍生物(T)、氨基酸及其衍生物(U)；(B)图为正离子模式下；(C)图为负离子模式下；每个颜色代表一种代谢物类别，色块面积表示该类别所占比例的高低。

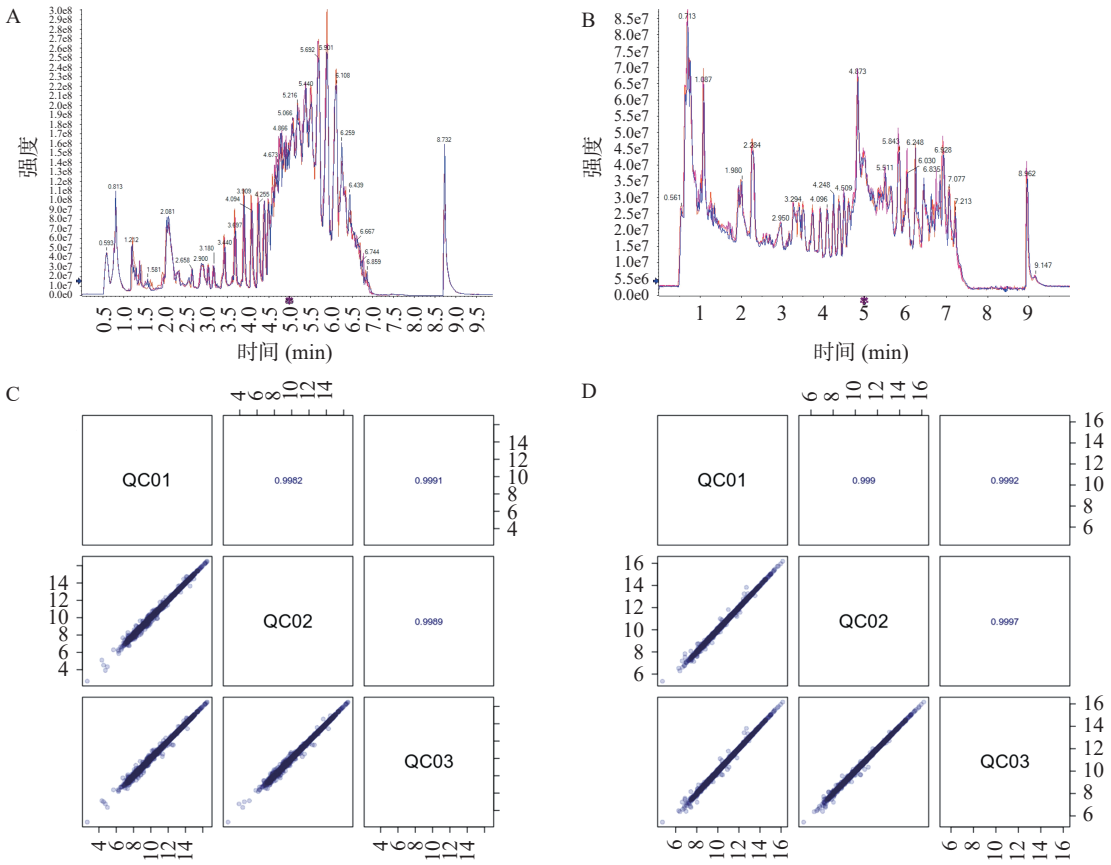
验证前处理流程与仪器检测的批间一致性[19]。

4 组温度梯度下红托竹荪代谢物的正负离子模式下的 TIC 图如图 3A 和图 3B 所示。总离子流图(TIC)分析(图 3A~图 3B)显示，各组样本的保留时间漂移量及峰强度变异系数(RSD≤30%)均符合代谢组学质控标准，表明检测体系稳定性良好[20]。

QC 样本的皮尔逊相关矩阵分析(图 3C~图 3D)显示，样本间代谢物丰度呈高度线性相关(P<0.001)[21]。变异系数(CV)评估表明，QC 样本中 CV<0.3 的代谢物占比超过 75%(图 3E~图 3F)，进一步验证了数据的可靠性[22]。

2.3　主成分分析（PCA）

采用主成分分析(Principal component analysis, PCA)对含质控样本(QC)的实验数据集进行系统评估[23]。分析结果显示，不同处理组间存在显著分离趋势(见图 4A 得分图)，同时组内样本呈现紧密聚集特征。该结果证实了生物学重复设置的可靠性，为后续代谢差异分析奠定方法学基础。



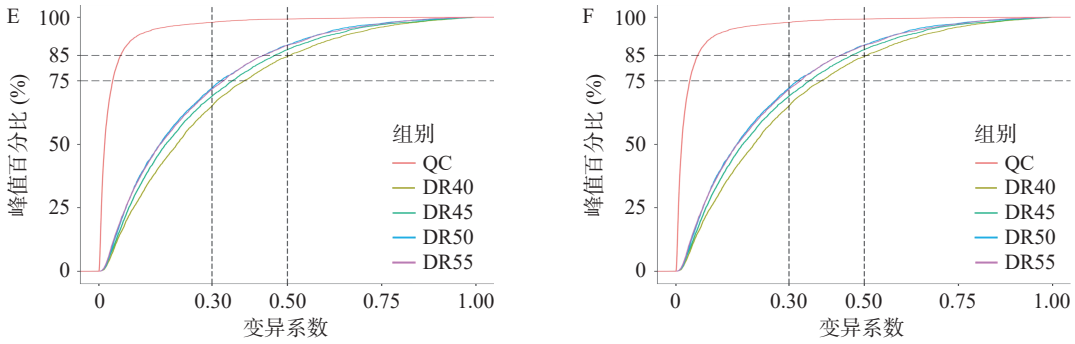


图 3　红托竹荪样本质控分析图

Fig.3　Quality control analysis chart of *Dictyophora rubrovalvata* sample

注: A 图为正离子模式下总离子流图; B 图为负离子模式下总离子流图; C 图为正离子模式下 QC 样本相关性图; D 图为负离子模式下 QC 样本相关性图; E 图为正离子模式下各组样本 CV 分布图; F 图为负离子模式下各组样本 CV 分布图。

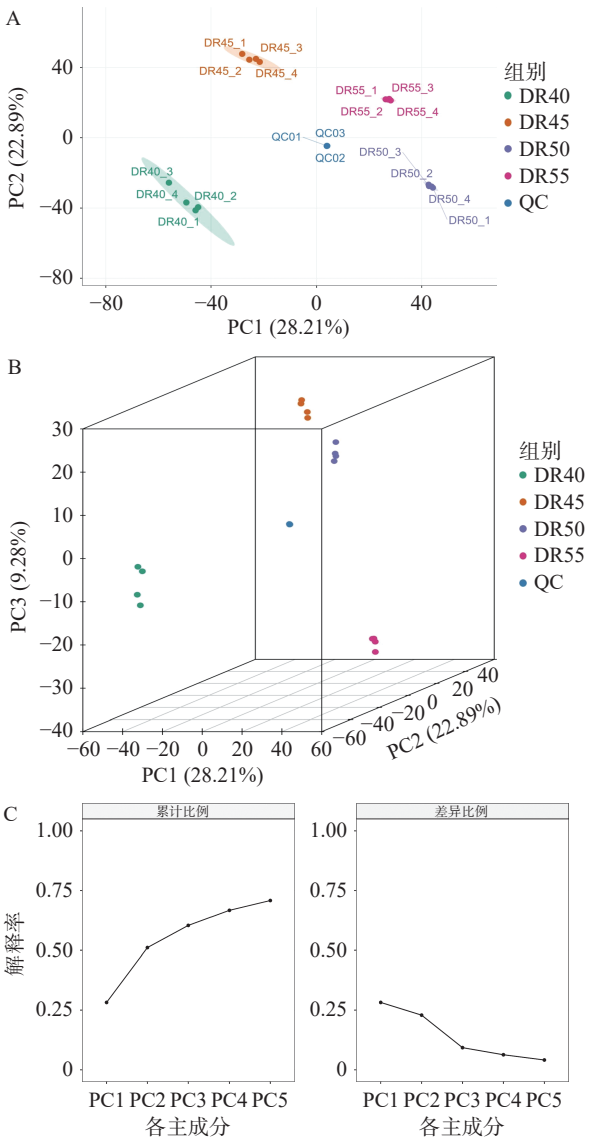


图 4　各组样品与质控样品 PCA 得分图

Fig.4　PCA score chart of each group of samples and quality control samples

注: A 为主成分分析图; B 为主成分分析三维图; C 为主成分分析解释率图。

由图 4A 可知, PC1 的贡献率为 28.21%, PC2 的贡献率为 22.89%。DR40、DR45、DR50、DR55、QC 之间相互分离, 组内之间又相互靠近聚集, 只有少量数据重叠, 且范围较小。说明组间具有差距, 整个分析方法, 包括预处理方法和仪器分析方法, 都是稳定可靠的[24]。

2.4　正交偏最小二乘法判别分析（OPLS-DA）

主成分分析(PCA)虽在高维数据处理中展现出独特优势, 但其对弱相关变量的敏感性缺陷在代谢组学研究中日益凸显。偏最小二乘判别分析(PLS-DA)通过构建分类变量与代谢轮廓的定量关联模型, 有效弥补这一局限[25]。正交偏最小二乘判别分析(OPLS-DA)进一步采用正交投影技术, 将数据变异解耦为预测分量(与响应变量相关)和正交分量(非特异性干扰), 通过系统性剥离噪声信号, 显著提高差异代谢物鉴别可靠性[26]。

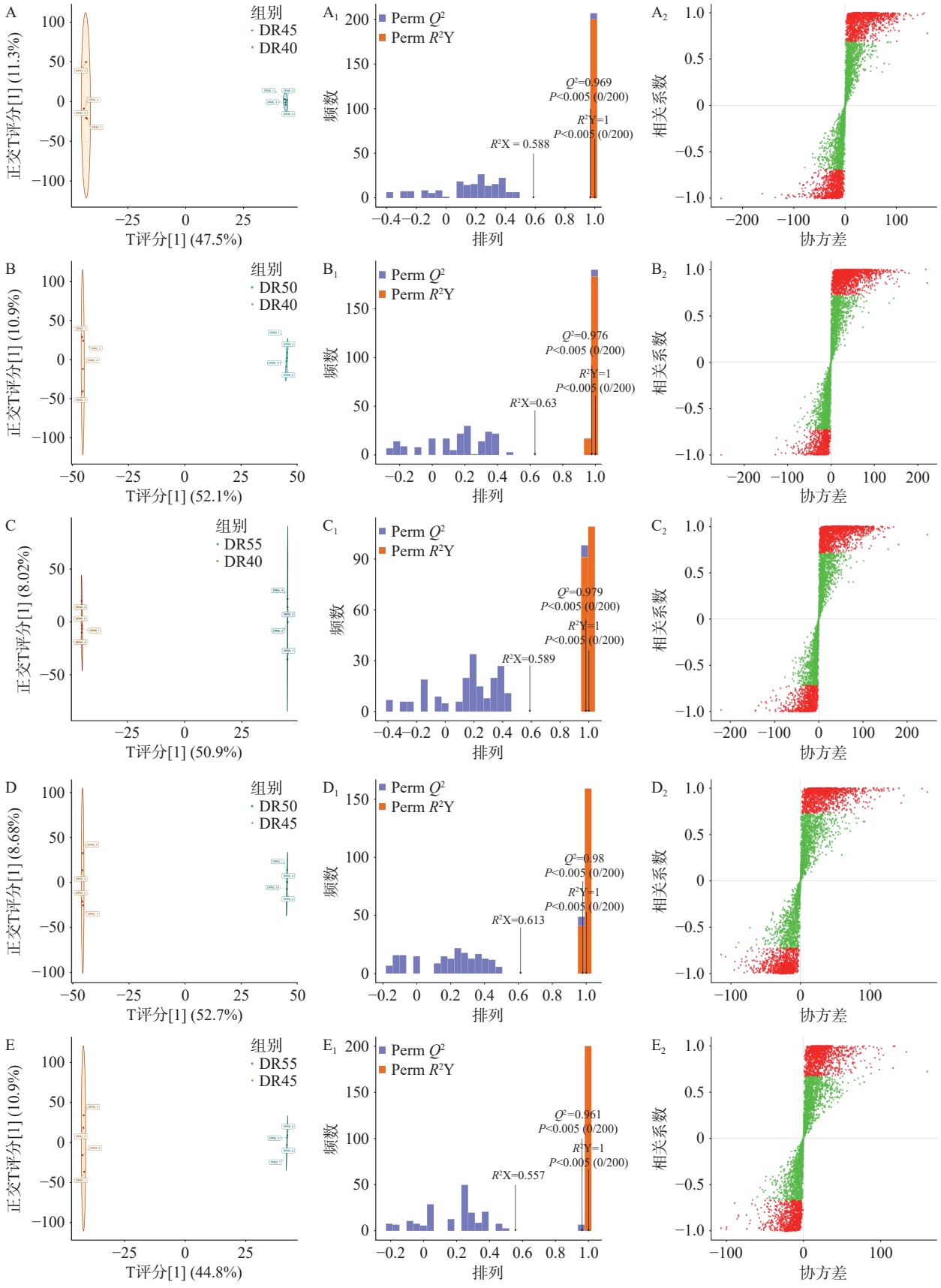
图 5C 和图 5F 显示, 图 5C 中组间距离(横坐标)较大, 且主成分解释率较高(PC1>50%), 表明 40 ℃ 与 55 ℃ 干燥条件下代谢组差异最显著。图 5F 中组间距离较小, 但正交主成分(纵坐标)的组内差异较低, 表明 50 ℃ 与 55 ℃ 的代谢组差异可能集中在少数关键代谢物上。图 5A 和图 5D 中组间差异较小, 解释率偏低, 提示相邻温度区间的代谢组差异较小, 可能由微量代谢物波动引起。

在所有验证图(图 $5A_1$~图 $5F_1$)中, 原始模型的 R^2Y 和 Q^2 值显著高于随机排列模型(橙色和紫色), 尤其是 Q^2 值(Q^2>0.5), 表明模型具有较高的预测能力且未过拟合。图 $5C_1$ 中 R^2Y 和 Q^2 值最高(R^2Y>0.9, Q^2>0.8), 进一步支持 40 ℃ 与 55 ℃ 干燥条件下代谢组差异最显著。图 $5C_2$ 中的 S-plot 右上角和左下角分布大量红色点(VIP>1), 提示该组存在显著差异的代谢物(如氨基酸、糖苷类、脂质衍生物), 可能与高温引起的酶失活或氧化反应增强相关。图 $5F_2$ 中的红色点集中在右上方, 可能涉及热稳定性较差的次生代谢物(如多酚、萜类)。图 $5A_2$ 中绿色点(VIP≤1)占主导, 表明差异代谢物较少, 反映温和干燥条件下(40~45 ℃)代谢组的稳定性较高。红托竹荪代谢组对干燥温度的敏感性呈梯度变化, 55 ℃ 干

燥显著改变代谢物谱，而 40~50 ℃ 区间的影响较小。高温（≥50 ℃）可能通过促进美拉德反应、脂质氧化或破坏热敏感代谢物（如抗氧化成分）导致功能性成分流失[27]；而低温（40~45 ℃）则有助于保留代谢物的原始组成。

2.5　差异代谢物筛选

通过融合单变量与多变量统计方法，构建了多维分析框架，以数据特征为基础实现精准的代谢物解析[28]。在 OPLS-DA 模型（生物学重复≥4）中，变量重要性投影（VIP）作为主要筛选指标，有效识别了组



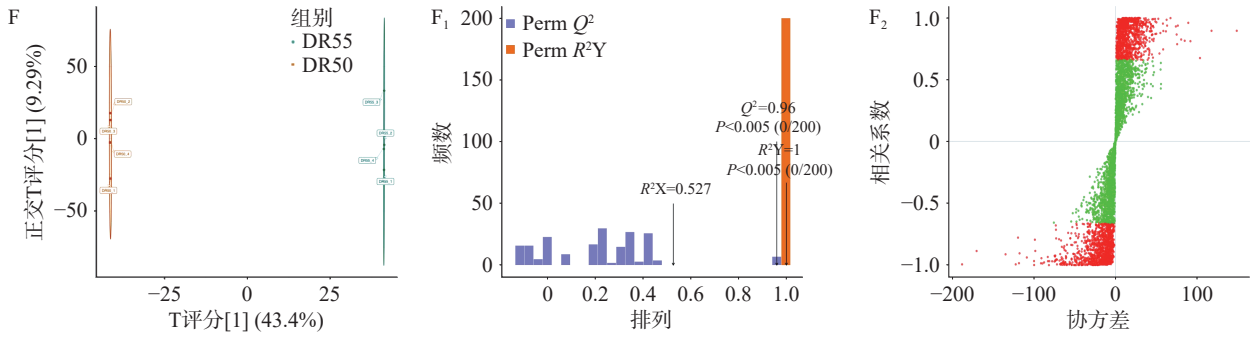


图 5　红托竹荪 OPLS-DA 得分图、验证图、S-plot 图

Fig.5　OPLS-DA score plot, validation plot, and S-plot plot of the *Dictyophora rubrovalvata*

注：A、B、C、D、E、F 图分别为 DR40 vs. DR45、DR40 vs. DR50、DR40 vs. DR55、DR45 vs. DR50、DR45 vs. DR55、DR50 vs. DR55 的 OPLD-DA 得分图，横坐标表示预测主成分，横坐标方向可以看出组间的差距；纵坐标表示正交主成分，纵坐标方向可以看出组内的差距。百分比表示该成分对数据集的解释率。图中的每个点表示一个样品，同一个组的样品使用同一种颜色表示；A_1、B_1、C_1、D_1、E_1、F_1 图分别为 DR40 vs. DR45、DR40 vs. DR50、DR40 vs. DR55、DR45 vs. DR50、DR45 vs. DR55、DR50 vs. DR55 的 OPLD-DA 验证图，横坐标表示模型 R^2Y，Q^2 值，纵坐标是 200 次随机排列组合实验中，模型分类效果出现的频数。图中橙色代表随机分组模型 R^2Y，紫色代表随机分组模型 Q^2，黑色箭头代表的值为原始模型的 R^2X，R^2Y 和 Q^2 值；A_2、B_2、C_2、D_2、E_2、F_2 图分别为 DR40 vs. DR45、DR40 vs. DR50、DR40 vs. DR55、DR45 vs. DR50、DR45 vs. DR55、DR50 vs. DR55 的 OPLD-DA 的 S-plot 图，横坐标表示主成分与代谢物的协方差，纵坐标表示主成分与代谢物的相关系数，越靠近右上角和左下角的代谢物表示其差异越显著，红色的点表明这些代谢物的 VIP 值大于 1，绿色的点表示这些代谢物的 VIP 值小于等于 1。

间差异代谢物。该方法结合单变量显著性（P 值）与定量变化（FC 值），构建了多层次筛选体系。根据多维筛选标准（VIP>1，FC≥2 和 FC≤0.5），成功构建了红托竹荪四个温度下的差异代谢物特征谱（表 1），筛选过程严格遵循代谢组学标准化分析流程。表 1 显示，差异代谢物数目随温度变化呈现“先增后减”趋势，40 到 50 ℃ 时总数递增（DR50 vs. DR40 达 1219 个峰值），且上调代谢物（704~993）显著多于下调（226~373），反映红托竹荪通过激活保护通路维持代谢稳态；50 到 55 ℃ 时总数骤降至 577 个，且下调代谢物（328）反超上调（249），表明高温突破阈值 A Score 负值通路与酶活抑制的关联系统受损，功能成分进入降解主导阶段[29]。提示代谢组在此温度区间发生了拐点。文献表明，多种与品质和风味密切相关的酶（如多酚氧化酶 PPO、过氧化物酶 POD）在 50 ℃ 左右即开始出现显著的热失活与构象改变，导致下游代谢流向受阻或重新分配，并伴随细胞膜脂质重排和蛋白质去折叠等过程。CHENG 等[30] 在蘑菇的研究中发现，PPO 在 50 ℃ 下的 D 值（使活性降低 90% 所需时间）在 10~20 min 之间，且随温度升高呈指数下降趋势，表明 50 ℃ 已进入快速失活区间。WANG 等[31] 分析显示，多种植物源酶（含 PPO/POD）在 45~55 ℃ 时开始出现 α-螺旋含量减少、疏水性残基暴露的跃变，刺激蛋白质部分去折叠和聚集。表明 50 ℃ 左右为温度敏感阈值，40~45 ℃ 为最佳干燥区间。

表 1　红托竹荪筛选出的差异代谢物数目

Table 1　Number of Differential metabolites selected from the *Dictyophora rubrovalvata*

差异比较组名称	差异代谢物数目	下调代谢物数目	上调代谢物数目
DR45 vs. DR40	1071	314	757
DR50 vs. DR40	1219	226	993
DR50 vs. DR45	1077	373	704
DR55 vs. DR40	1210	315	895
DR55 vs. DR45	629	192	437
DR55 vs. DR50	577	328	249

2.6　差异代谢物火山图

差异代谢物的可视化分析通过火山图（Volcano Plot）实现，横轴表示两组样本间代谢物的定量变化（$\log_2$ fold change），纵轴则反映统计显著性（-lg P-value）[32]。该方法通过设定筛选阈值（$|\log_2 FC|>1$ 且 $P<0.05$）有效地定位显著差异代谢物。本文采用这一可视化方法，展示了各比较组代谢物的整体分布特征及其显著性差异，具体数据详见图 6。

图 6 显示，在 40 到 50 ℃ 之间，上调的代谢物数量显著增加，这表明红托竹荪在这一温度区间内可能激活了热胁迫和抗氧化防御机制，这与 XIE 等[33] 关于藜麦在中温胁迫下的响应非常相似。而当温度从 50 ℃ 升至 55 ℃ 时，下调的代谢物数量明显增加，说明过高温度可能导致关键酶活性下降或代谢物降解，从而抑制了某些生物合成途径。HASANUZZAMAN 等[34]指出，适度温度升高能激活细胞防御反应，而过高温度则会导致抗氧化系统失衡，使得热敏性代谢产物降解加剧。这个转变支持了 50 ℃ 左右作为红托竹荪温度敏感阈值的结论。

2.7　差异代谢物聚类热图

聚类热图是一种常用的数据可视化工具，通过颜色编码和层次聚类将大量代谢物数据直观地展示出来。其中行向量代表差异代谢物，列向量映射样本分组，色阶梯度反映标准化后的代谢物丰度在各组间的波动。图 7 展示了该多维数据的可视化结果，直观揭示了温度梯度对红托竹荪代谢网络的调控特征。

图 7 展示了不同烘干温度（40、45、50 和 55 ℃）下红托竹荪次级代谢产物的相对丰度分布。各子图

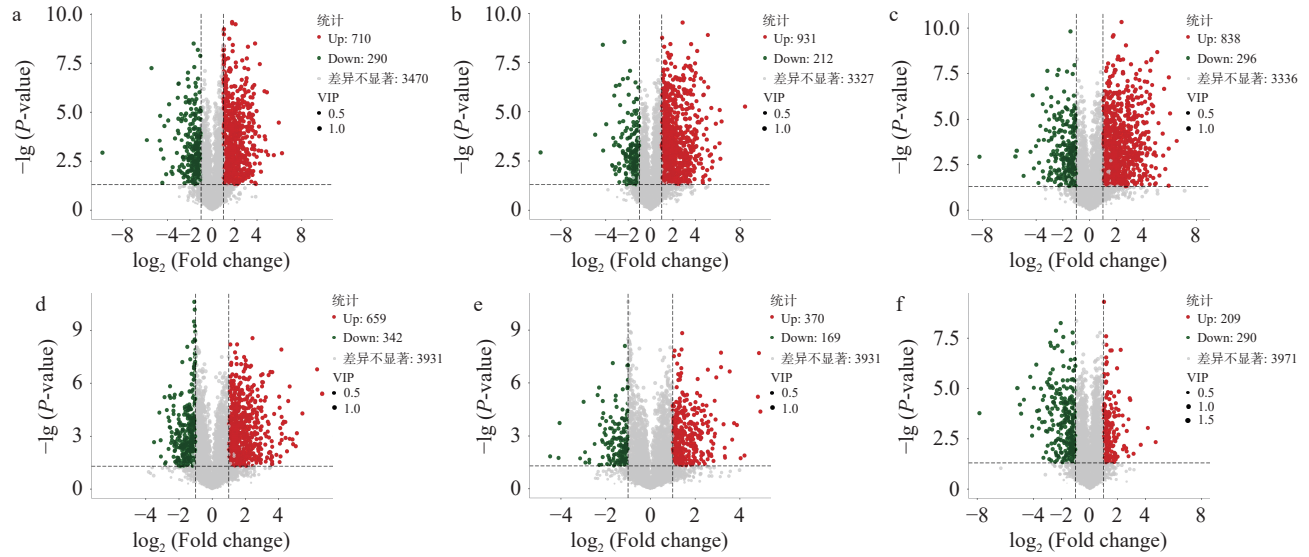


图 6　差异代谢物火山图

Fig.6　Volcanic diagram of differential metabolites

注：a 为 DR45 vs. DR40; b 为 DR50 vs. DR40; c 为 DR55 vs. DR40; d 为 DR50 vs. DR45; e 为 DR55 vs. DR45; f 为 DR55 vs. DR50; “up”代表上调差异代谢物; “down”代表下调差异代谢物。

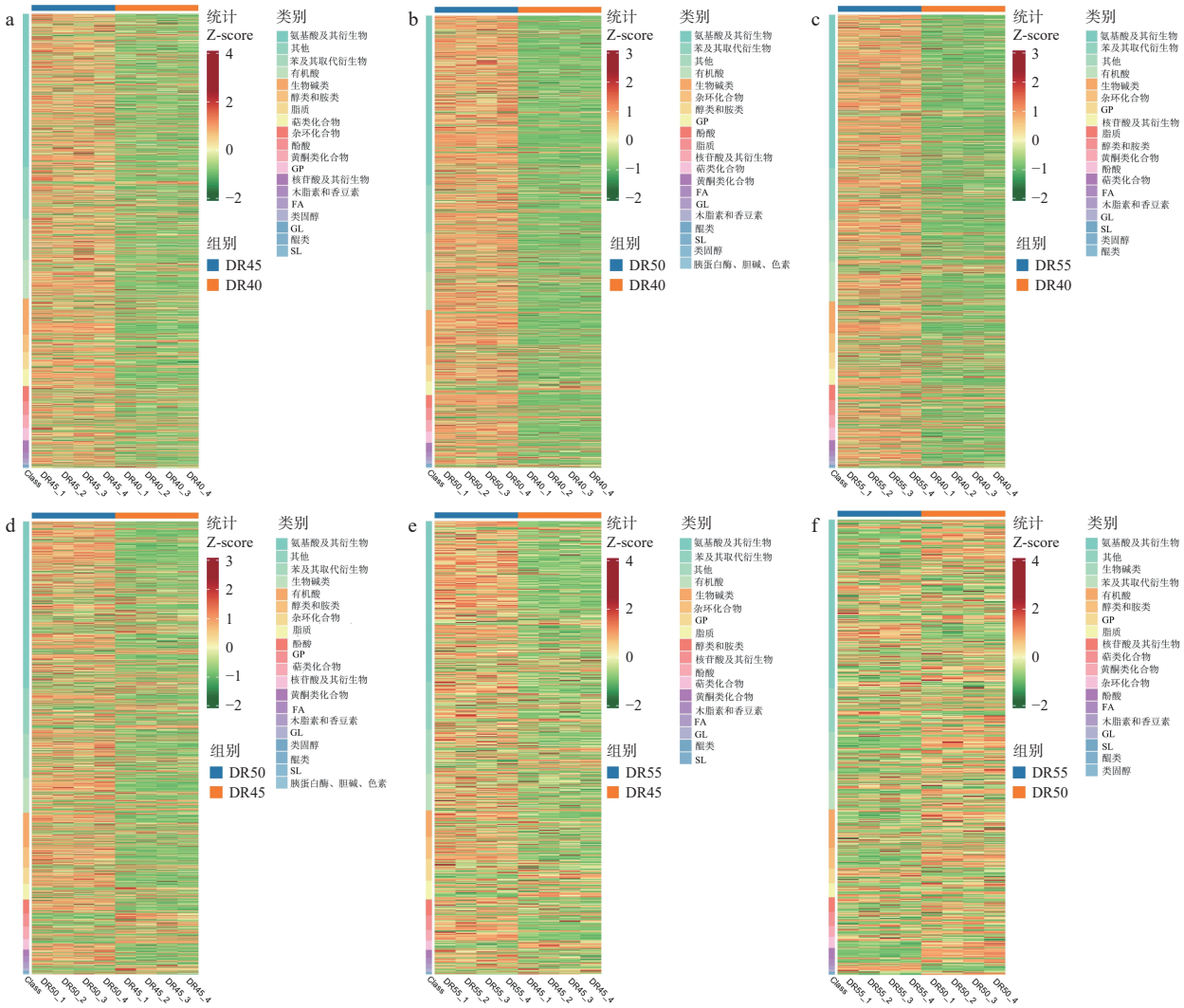


图 7　差异代谢物聚类热图

Fig.7　Cluster heatmap of differential metabolites

注：a 为 DR45 vs. DR40; b 为 DR50 vs. DR40; c 为 DR55 vs. DR40; d 为 DR50 vs. DR45; e 为 DR55 vs. DR45; f 为 DR55 vs. DR50。

(图 7a~图 7f)采用标准化后的颜色梯度反映代谢物的表达变化。总体而言,40 ℃ 与 45 ℃ 样品的代谢分布较为相似,而在温度升至 50 ℃ 及 55 ℃ 时,部分代谢物的表达由中性区域向极端红或绿跃变,表明在 50 ℃ 左右可能存在温度敏感阈值,使代谢网络发生急剧的转变。ZANDALINAS 等[35] 揭示了高温胁迫下植物内关键代谢通路的调控变化,发现当温度超过适宜范围时,细胞防御机制被抑制,部分代谢物显著下调,证明了代谢网络存在温度“拐点效应”。这种“拐点效应”提示红托竹荪的代谢调控呈现非线性特征,在低温时,细胞可能维持保护性响应,而当温度超过 50 ℃ 后,其代谢网络迅速转向受损状态,主要体现在黄酮类及脂质代谢通路等关键途径上。ZENG 等[36] 发现,高温条件下天然产物中部分代谢途径会发生突变性调控;同时,MICHAEL 等[27] 亦讨论了高温对细胞内代谢途径作用的非线性效应。

2.8 差异代谢物 KEGG 富集分析

P-value 越接近于 0,表示富集越显著。图 8 中点的大小代表富集到相应通路上的差异显著代谢物个数。选择 *P*-value 排名前 20 个通路由小到大进行展示。

从图 8 的 KEGG 富集分析结果来看,各子图(图 8a~图 8f)展示了不同温度比较组中,红托竹荪差异代谢物参与各代谢通路的调控情况。图中采用颜色和数据点大小分别反映富集的统计显著性和参与通路的差异代谢物数量[37]。图 8a 显示,温差仅为 5 ℃ 时,大部分数据点呈现较浅色且体积较小,表明在 40 ℃ 到 45 ℃ 之间,红托竹荪的基础代谢状态较为平稳,细胞内的代谢网络变化较为温和。相反,在图 8b 和图 8c 的比较中,随着温度由 40 ℃ 升至 50 ℃ 或 55 ℃,明显出现了深红色数据点及较大体积,这意味着在较大温差下,多条代谢通路中观察到的差异代谢物数量显著增加,从而诱发了更为剧烈的代谢调控。这种变化可能反映出高温对细胞能量代谢、应激响应等基础过程的调控作用。进一步地,在相邻温度组比较如图 8d 与图 8e 中,虽然温差仍为 5 ℃,但部分通路的数据点依然显示出较高的显著性和较多的计数,提示红托竹荪对微小温度变化也具有敏感的代谢调控响应。尤其在图 8f,数据点普遍呈现出深红并且体积较大,这表明从 50 ℃ 升至 55 ℃ 时,细胞内某些关键通路中的差异代谢物激增,可能存在明显的代谢阈值效应[38]。这些不同温差组的比较结果直观地反映了烘干温度逐步升高所引起的细胞内代谢网络的重构。BITA 等[39] 讨论了植物应对高温胁迫的分子和生理机制,并提到温度超过一定阈值后,细胞保护体系可能被破坏,导致代谢网络重构。在低温区间内代谢较为平衡,而温度达到一定阈值后,则激活更多的差异代谢通路,进而可能对红托竹荪的品质和功能产生影响[40]。在富集结果(图 8)中,高温(≥50 ℃)相比低温主要富集于多种与抗氧化、防御及能量代谢相关的通路,包括苯丙氨酸代谢、黄酮生物合成、氨基酸生物合成、ABC 转运蛋白等。结合这些通路中的差异代谢物类别,可以说明功能成分流失原因。黄酮类及苯丙素衍生物在 DR55 vs. DR50 组中显著下调,这些分子是主要的自由基清除剂,其减少直接导致抗氧化能力下降,并伴随色泽和风味品质劣变。能量代谢通路中富集于糖酵解/糖异生及三羧酸循环通路中的关键酶底物含量波动,显示细胞在高温胁迫下能量供应被重新分配,可能牺牲二次代谢的积累以维持基本生命活动。由此

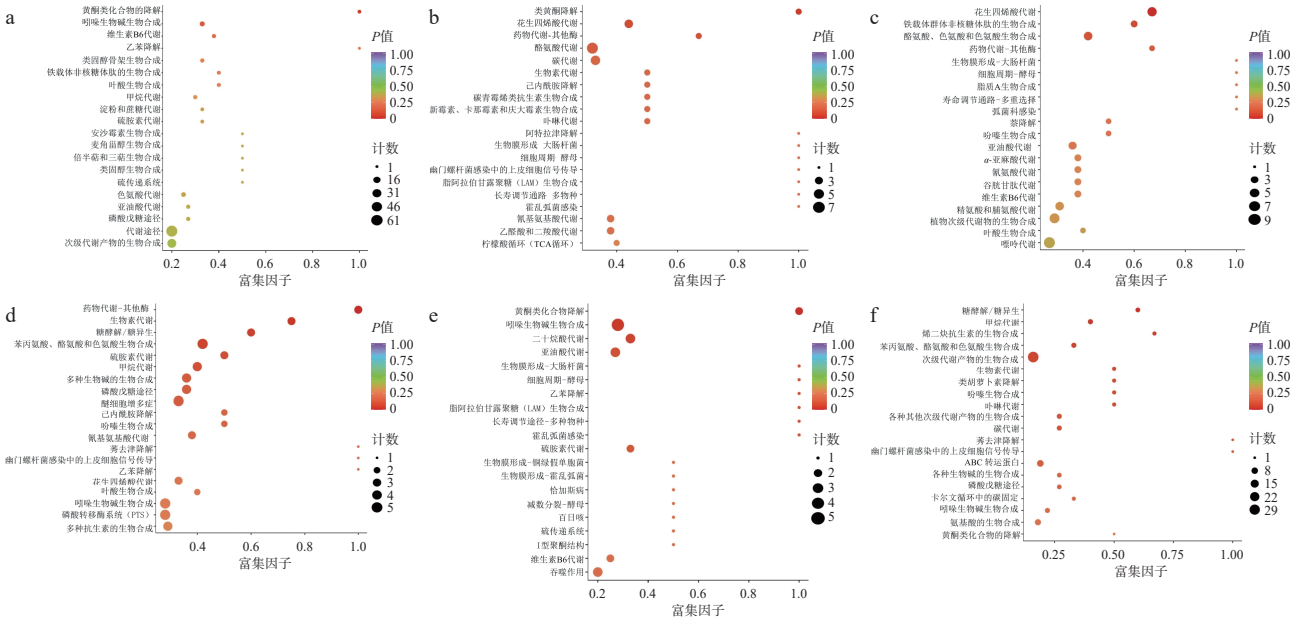


图 8 差异代谢物通路富集图

Fig.8 Enrichment map of differential metabolite pathways

注:a 为 DR45 vs. DR40;b 为 DR50 vs. DR40;c 为 DR55 vs. DR40;d 为 DR50 vs. DR45;e 为 DR55 vs. DR45;f 为 DR55 vs. DR50;点的颜色反映 *P*-value 大小,越红表示富集越显著。点的大小代表富集到的差异代谢物的个数多少。

可见，高温（≥50 ℃）烘干不仅在数量上减少了功能性二次代谢产物，也通过抑制核心抗氧化与能量代谢通路，削弱了红托竹荪的生物活性和品质。

2.9　差异代谢物代谢通路整体变化分析

选择 *P*-value 排名前 20 个通路由小到大进行展示。图 9 显示，不同温度对比组的多个代谢通路呈显著变化（图 9a~图 9f）。在图 9a，由于仅相差 5 ℃，大部分通路的 DA Score 分布接近于 0，数据点普遍较小且颜色较淡，这表明在温度由 40 ℃ 提升至 45 ℃ 时，上调和下调代谢物的数量大致平衡，各通路响应温度变化的幅度不足以导致系统性失衡。相较之下，在图 9c 中，多数通路的 DA Score 显著偏离零值，不仅有明显正向（上调优势）的通路，也有呈现负向（下调优势）的通路，其数据点尺寸较大且呈现深红色，显示出极高的统计显著性（*P* 值极低），这说明温度从 40 ℃ 升至 55 ℃ 时，红托竹荪内部分关键代谢通路受到强烈调控，多条通路内同时存在较多差异代谢物。图 9f 中虽然温差仅为 5 ℃，大部分代谢通路的 DA Score 集中在负值区间，这反映出在从 50 ℃ 上升到 55 ℃ 时，红托竹荪中参与这些通路的差异代谢物主要处于下调状态。在这一温度区间内，高温应激倾向于抑制关键代谢途径的活性，可能是由于热诱导酶的失活、热敏性代谢物的降解或整体代谢平衡向降解代谢的转变[41]。KRASENSKY 等[42]讨论了环境胁迫下（包括高温）植物细胞内代谢重编程的机制，指出温度超过一定阈值后，抗氧化和保护性代谢途径失衡，导致关键代谢物下降。总体来看，图 9f 提示当温度从 50 ℃ 提升到 55 ℃ 时，红托竹荪的代谢网络中大多数通路经历了显著的下调，这种现象可能表明存在一个温度“阈值效应”，即在超过某一温度后，细胞代谢调控主要转向抑制状态，从而降低了与生物合成或功能性成分积累相关的活性[43]。50~55 ℃ 区间各主要代谢通路的 DA Score 均呈负值，表明在该温度段下，红托竹荪的多条功能性代谢通路受到整体抑制。如抗氧化相关通路（类黄酮降解、苯丙氨酸代谢）均表现出明显的负向 DA Score，表明这些通路内的关键功能性代谢物整体下调。结合火山图和热图中黄酮类（N 类）、酚酸类（R 类）等次生代谢物在 DR55 样本丰度普遍低于 DR50，可推断高温（>50 ℃）处理会导致抗氧化黄酮和酚酸类化合物的流失，

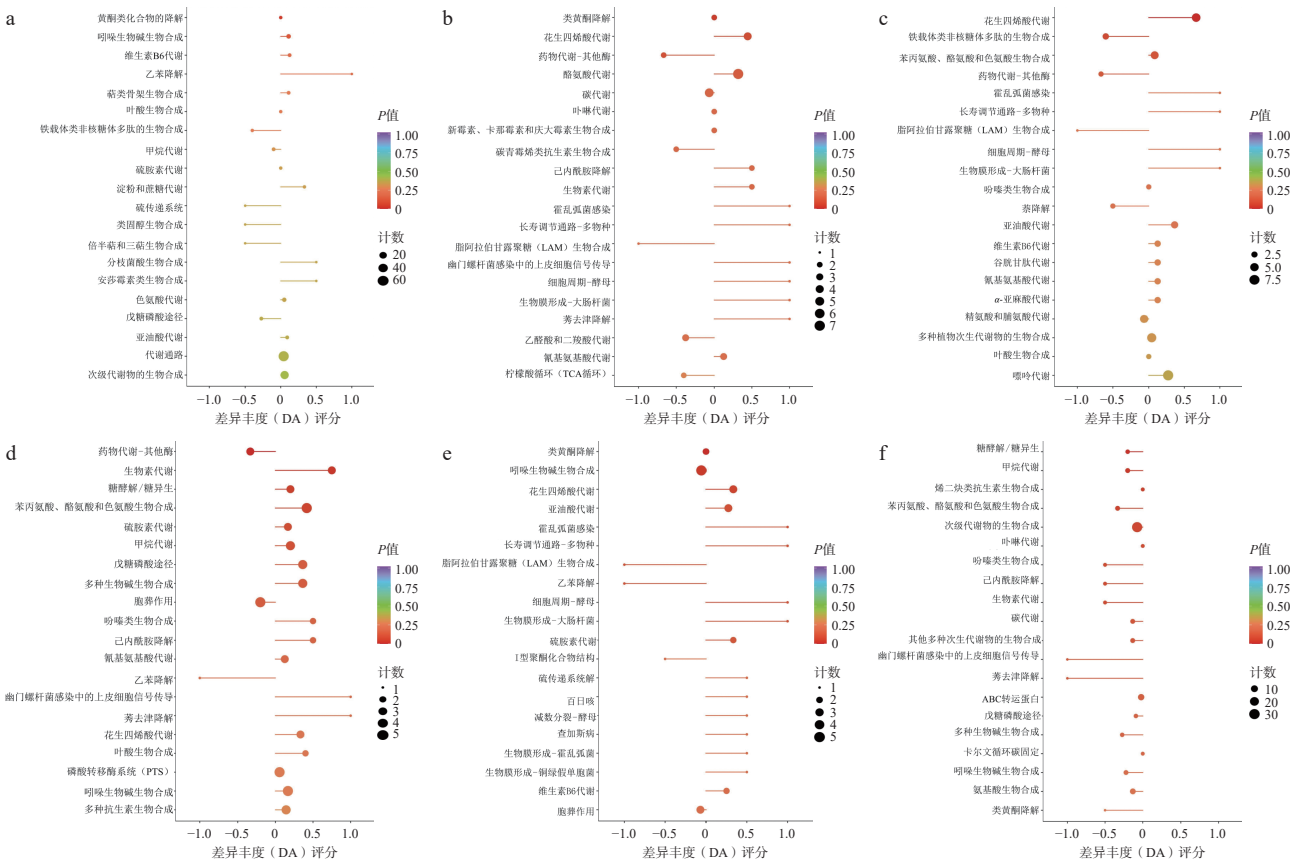


图 9　差异丰度得分图

Fig.9　Differential abundance score plot

注：a 为 DR45 vs. DR40；b 为 DR50 vs. DR40；c 为 DR55 vs. DR40；d 为 DR50 vs. DR45；e 为 DR55 vs. DR45；f 为 DR55 vs. DR50。纵坐标表示差异通路名称（按照 *P*-value 排序），横坐标表示差异丰度得分（DA Score）。DA Score 反映代谢途径所有代谢物的整体变化，得分为 1 表示该通路中所有鉴定到的代谢物表达趋势上调，得分为−1 表示该通路中所有鉴定到的代谢物表达趋势下调。线段的长度表示 DA Score 的绝对值，线段端点的圆点大小表示该通路中差异代谢物的个数，圆点分布在中轴左侧且线段越长，表示该通路整体表达情况越倾向于下调，圆点分布在中轴右侧且线段越长，表示该通路整体表达情况越倾向于上调，圆点越大表示代谢物数目越多。线段和圆点颜色反映 *P*-value 大小，越接近红色表示 *P*-value 越小，越接近紫色表示 *P*-value 越大。

从而降低干品的抗氧化能力与品质特性。

通过对比不同温差的组间(图 9),可以发现,低温组内各通路变化温和,而温度超过 50 ℃ 后,部分通路迅速展现出上调或下调优势,显示温度的微小变化在高温区间内引发了显著的代谢适应性调控。这些发现与已有文献中关于温度影响食用菌代谢调控的结论相似,ABU 等[44] 揭示了温度胁迫下真菌内多个代谢与应激相关通路的调控变化,部分结果表明高温下细胞内代谢活动趋于抑制;同时,DING 等[45] 探讨了番茄对高温胁迫的响应,结果表明适中温度时特定抗热代谢物上调,而温度进一步升高后一些关键防御代谢通路转向抑制,表现出明显的温度敏感性,为热胁迫下代谢重构提供了数据支撑。

3 结论

本研究采用液相色谱-质谱联用的非靶向代谢组学方法,系统分析了 40、45、50 与 55 ℃ 四种干燥温度下黔产红托竹荪的代谢物动态变化。共鉴定出 4470 种代谢物,分布于 21 个大类,其中脂质、脂肪酰类、甾体等基础代谢成分占比 88.46%。多重统计(PCA、OPLS-DA)、KEGG 通路富集及差异丰度得分(DA Score)表明,40~45 ℃ 区间代谢组整体差异有限,1071 个代谢物出现微幅波动,它们主要集中于基础代谢通路且变化幅度有限,关键功能通路及功能性成分水平未见显著波动,核心功能性成分(黄酮、酚酸、谷胱甘肽等)并未在 KEGG 富集中显著下调或失活。随着温度升至 50 ℃,差异代谢物数量达峰值,代谢系统通过激活能量与氨基酸代谢通路维持稳态;超过 50 ℃ 后(50→55 ℃),差异代谢物骤降并主要集中于抗氧化和次生代谢物通路,DA Score 明显为负,反映功能性成分出现拐点式流失。

基于上述结果,红托竹荪干燥存在约 50 ℃ 的温度敏感阈值。40~45 ℃ 的温和干燥能够良好保留原始代谢特征与功能性成分,而 50 ℃ 以上温度则诱导抗氧化黄酮、酚酸及保护性分子的降解。建议工业化生产中将空气源热泵干燥温度严格控制在 50 ℃ 以下,以最大程度减少功能成分流失,提升产品营养品质与市场竞争力。未来研究应扩大样本规模,并结合湿度、风速等多因素协同效应,进一步完善干燥工艺优化方案。

© The Author(s) 2026. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

参考文献

[1] 马超, 王如福, 陈光贤, 等. 外源褪黑素处理对红托竹荪鲜品贮藏品质的影响[J]. 食品工业科技, 2022, 43(16): 363−370. [MA Chao, WANG Rufu, CHEN Guangxian, et al. Effect of exogenous melatonin treatment on the storage quality of *Dictyophora rubrovalvata* fresh products[J]. Food Industry Science and Technology, 2022, 43(16): 363−370.]

[2] 卢颖颖, 黄万兵, 刘宏宇, 等. 红托竹荪种质资源遗传多样性 IssR 分析[J]. 种子, 2023, 42(1): 123−127. [LU Yingying, HUANG Wanbing, LIU Hongyu, et al. ISSR analysis of genetic diversity of *Dictyophora rubra germplasm* resources[J]. Seed, 2023, 42(1): 123−127.]

[3] 梁亚丽, 秦礼康, 王何柱, 等. 红托竹荪及竹荪蛋各部位主要营养功能成分分析[J]. 食品与机械, 2020, 36(4): 72−76. [LIANG Yali, QIN Likang, WANG Hezhu, et al. Analysis of main nutritional functional components of *Dictyophora rubrovalvata* and *Dictyophora* eggs[J]. Food and Machinery, 2020, 36(4): 72−76.]

[4] 梅承翰, 张丽英, 张冰梅, 等. 红托竹荪多糖组分和生物活性研究进展[J]. 中国食用菌, 2022, 41(11): 8−11. [MEI Chenghan, ZHANG Liying, ZHANG Bingmei, et al. Research progress on components and biological activities of polysaccharides from *Dictyophora rubrovalvata*[J]. Chinese Edible Fungi, 2022, 41(11): 8−11.]

[5] ZHUANG Yongliang, SUN Liping. Nutritional characteristics of proteins from the *Volva* and *Pileus* in cultivated mushroom *Dictyophora rubrovolvata*[J]. International Journal of Food Sciences and Nutrition, 2011, 62(4): 392−396.

[6] 黄成运, 刘宏宇, 桂阳, 等. 5 种不同处理对鲜红托竹荪贮藏保鲜品质的影响[J]. 热带作物学报, 2023, 44(8): 1713−1722. [HUANG Chengyun, LIU Hongyu, GUI Yang, et al. Effects of five different treatments on the storage quality of *Dictyophora rubrovalvata*[J]. Journal of Tropical Crops, 2023, 44(8): 1713−1722.]

[7] 孟令帅, 聂玉, 雷燕, 等. 不同干燥方式对红托竹荪复水特性及其品质的影响[J]. 食品科技, 2024, 49(10): 68−77. [MENG Lingshuai, NIE Yu, LEI Yan, et al. Effects of different drying methods on rehydration characteristics and quality of *Dictyophora rubrovalvata*[J]. Food Science and Technology, 2024, 49(10): 68−77.]

[8] 郑秀艳, 陈曦, 何扬波, 等. 干燥方式对红托竹荪品质特性和微观结构的影响[J]. 现代食品科技, 2024, 40(3): 209−218. [ZHENG Xiuyan, CHEN Xi, HE Yangbo, et al. Effects of drying methods on quality characteristics and microstructure of *Dictyophora rubrovalvata*[J]. Modern Food Science and Technology, 2024, 40(3): 209−218.]

[9] 代建武, 周厚彬, 黄杰, 等. 不同干燥方式对红托竹荪干燥特性和品质的影响[J]. 农业工程学报, 2024, 40(6): 90−100. [DAI Jianwu, ZHOU Houbin, HUANG Jie, et al. Effects of different drying methods on drying characteristics and quality of *Dictyophora rubrovalvata*[J]. Journal of Agricultural Engineering, 2024, 40(6): 90−100.]

[10] 李保红. 基于非靶向代谢组学的食材异变标志物筛查[D]. 郑州: 郑州大学, 2023. [LI Baohong. Screening of food material mutation markers based on non targeted metabolomics[D]. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2023.]

[11] 郭众仲. 核桃内果皮木质素合成相关基因 JrCYP98A2 和 JrCAMT3 的功能研究[D]. 塔里木: 塔里木大学, 2023. [GUO Zhongzhong. Functional studies on the lignin synthesis related genes JrCYP98A2 and JrCAMT3 in walnut endocarp[D]. Tarim: Tarim University, 2023.]

[12] 张惠敏. 两种避雨模式对贵州甜樱桃生理特性及基因表达的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2021. [ZHANG Huimin. Effects of two rain shelter modes on physiological characteristics and gene expression of sweet cherry in Guizhou[D]. Guiyang: Guizhou University, 2021.]

[13] THÉVENOT E A, ROUX A, XU Ying, et al. Analysis of the human adult urinary metabolome variations with age, body mass in-

dex, and gender by implementing a comprehensive workflow for univariate and OPLS statistical analyses[J]. Journal of Proteome Research, 2015, 14(8): 3322−3335.
[14] CHEN Yanhua, ZHANG Ruiping, SONG Yongmei, et al. RRLC-MS/MS-based metabonomics combined with in-depth analysis of metabolic correlation network: Finding potential biomarkers for breast cancer[J]. The Analyst, 2009, 134(10): 2003.
[15] KANEHISA M, FURUMICHI M, SATO Y, et al. KEGG for taxonomy-based analysis of pathways and genomes[J]. Nucleic Acids Research, 2023, 51(D1): D587−D592.
[16] 李芳. 小麦 GZ-RIL 群体品质性状 QTL 定位及群体双亲组学研究[D].杨凌：西北农林科技大学, 2023. [LI Fang. QTL mapping and parental omics of wheat gz-ril population quality traits[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2023.]
[17] XU Wenjing, WANG Qiong, ZHANG Wei, et al. Using transcriptomic and metabolomic data to investigate the molecular mechanisms that determine protein and oil contents during seed development in soybean[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1012394.
[18] 陈春宇. 基于转录组和代谢组解析五味子木脂素和黄酮生物合成途径[D]. 长春：吉林农业大学, 2020. [CHEN Chunyu Analysis of lignan and flavonoid biosynthetic pathways in *Schisandra chinensis* based on transcriptome and metabolome[D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2020.]
[19] MAIA M, FIGUEIREDO A, CORDEIRO C, et al. FT-ICR-MS-based metabolomics: A deep dive into plant metabolism[J]. Mass Spectrometry Revievs, 2023, 42(5): 1535−1556.
[20] ADOTEY G, ALOLGA R N, QUARCOO A, et al. Ultra performance liquid chromatography-quadrupole time-of-flight mass spectrometry (UPLC-Q-TOF-MS)-based metabolomic analysis of mycelial biomass of three *Ganoderma isolates* from the lower volta river basin of ghana[J]. Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis, 2021, 205: 114355.
[21] 包和婧. 原发性肺淋巴上皮样癌临床特征、肿瘤免疫微环境和发生发展机制的研究[D]. 广州：南方医科大学, 2023. [BAO Hejing. Study on the clinical characteristics, tumor immune microenvironment and the mechanism of occurrence and development of primary pulmonary lymphoepithelioid carcinoma[D]. Guangzhou: Southern Medical University, 2023.]
[22] 谢凤. RMES1 位点调控苯丙烷代谢参与高粱抗蚜的机制分析[D]. 包头：内蒙古科技大学, 2023. [XIE Feng. Mechanism analysis of the involvement of rmes1 locus in phenylpropanoid metabolism in sorghum aphid resistance[D]. Baotou: Inner Mongolia University of Science and Technology, 2023.]
[23] 耿瑜欣, 李红姣, 郑建伟, 等. 皂荚与野皂荚刺中次生代谢物的差异[J]. 林业科学, 2022, 58(4): 82−94. [GENG Yuxin, LI Hongjiao, ZHENG Jianwei, et al. Difference of secondary metabolites between *Gleditsia sinensis* and *Gleditsia vicina*[J]. Forestry Science, 2022, 58(4): 82−94.]
[24] 刘含, 庄乾飞, 郭银萍, 等. 代谢组学探究刺梨提取物对高尿酸血症大鼠的作用[J]. 精细化工, 2024, 41(2): 381−390. [LIU Han, ZHUANG Qianfei, Guo Yinping, et al. Metabolomics to explore the effect of *Rosa roxburghii* Tratt extract on hyperuricemia rats[J]. Fine Chemical Industry, 2024, 41(2): 381−390.]
[25] DINIS K, TSAMBA L, THOMAS F, et al. Preliminary authentication of apple juices using untargeted UHPLC-HRMS analysis combined to chemometrics[J]. Food Control, 2022, 139: 109098.
[26] 林颖. 基于转录组与代谢组分析的多星韭花青素积累机制及 AwMYB114 基因功能验证[D]. 贵阳：贵州大学, 2023. [LIN Ying. Anthocyanin accumulation mechanism and function verification of awmyb114 gene in *Allium tuberosum* based on transcriptome and metabolome analysis[D]. Guiyang: Guizhou University, 2023.]
[27] MICHAEL H, HANS-ULRICH H, JAN H, et al. Quality criteria for studies on dietary glycation compounds and human health [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(41): 11307−11311.
[28] 孙世航. 软枣猕猴桃抗寒机理探究及两个低温响应基因功能鉴定[D]. 武汉：华中农业大学, 2022. [SUN Shihang. Study on cold resistance mechanism of *Actinidia arguta* and functional identification of two low temperature responsive genes[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022.]
[29] DAWID C, HILLE K. Functional metabolomics: A useful tool to characterize stress-induced metabolome alterations opening new avenues towards tailoring food crop quality[J]. Agronomy, 2018, 8(8): 138.
[30] CHENG X F, ZHANG M, ADHIKARI B. The inactivation kinetics of polyphenol oxidase in mushroom (*Agaricus bisporus*) during thermal and thermosonic treatments[J]. Ultrasonics Sonochemistry, 2013, 20(2): 674−679.
[31] WANG R R, LIU J, ZHANG J, et al. Effect of thermal blanching on the inactivation kinetics of polyphenol oxidase and peroxidase in lily bulb, and the functional properties of its flours[J]. Journal of Food Measurement and Characterization, 2023, 17(1): 615−626.
[32] 刘含, 郭银萍, 穆兴燕, 等. 刺梨不同提取物的非靶向代谢组学比较与分析[J]. 食品与发酵工业, 2024, 50(2): 312−320. [LIU Han, GUO Yinping, MU Xingyan, et al. Comparison and analysis of non targeted metabolomics of different extracts of *Rosa roxburghii* Tratt[J]. Food and Fermentation Industry, 2024, 50(2): 312−320.]
[33] XIE Heng, ZHANG Ping, JIANG Chunhe, et al. Combined transcriptomic and metabolomic analyses of high temperature stress response of quinoa seedlings[J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 292.
[34] HASANUZZAMAN M, BHUYAN M H M, ZULFIQAR F, et al. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator[J]. Antioxidants, 2020, 9(8): 681.
[35] ZANDALINAS S I, MITTLER R, BALFAGÓN D, et al. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures[J]. Physiologia Plantarum, 2018, 162(1): 2−12.
[36] ZENG Zhen, WANG Jinqiu, WEN Xuefei, et al. Metabolomic analysis provides insights into the mechanism of color and taste changes in *Dictyophora indusiata* fruiting bodies under different drying processes[J]. Food Research International, 2022, 162: 112090.
[37] DU Junli, YUAN Zhifa, MA Ziwei, et al. KEGG-PATH Kyoto encyclopedia of genes and genomes-based pathway analysis using a path analysis model[J]. Molecular BioSystems, 2014, 10(9): 2441−2447.
[38] GUO Yuan, JIAO Wenyu, ZHANG Yajie, et al. Two sexually compatible monokaryons from a heterokaryotic *Lentinula edodes* strain respond differently to heat stress[J]. Frontiers in Microbiology, 2025, 16: 1522075.
[39] BITA C E, GERATS T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: Scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 273.
[40] XIE Hongyan, WAN Luzhang, HAN Jiandong, et al. TMT-

based proteomic and transcriptomic analysis reveal new insights into heat stress responsive mechanism in edible mushroom *Grifola frondosa*[J]. Scientia Horticulturae, 2024, 323: 112542.

[41] LIU Yi, MENG Fangbo, TANG Pengyu, et al. Widely targeted metabolomics analysis of the changes to key non-volatile taste components in *Stropharia rugosoannulata* under different drying methods[J]. Frontiers in Nutrition, 2022, 9: 884400.

[42] KRASENSKY J, JONAK C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(4): 1593−1608.

[43] LUO Lu, ZHANG Shuhui, WU Junyue, et al. Heat stress in macrofungi: Effects and response mechanisms[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105(20): 7567−7576.

[44] ABU BAKAR N, KARSANI S A, ALIAS S A. Fungal survival under temperature stress: A proteomic perspective[J]. PeerJ, 2020, 8: e10423.

[45] DING Haidong, MO Shuangrong, QIAN Ying, et al. Integrated proteome and transcriptome analyses revealed key factors involved in tomato (*Solanum lycopersicum*) under high temperature stress[J]. Food and Energy Security, 2020, 9(4): e239.