果 树 学 报 2026,43(10):2788-2801
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20260427

基于非靶向代谢组学的盐胁迫下盐星海棠嫁接冀苹5号苹果果实风味代谢物变化解析

宋 爽,孟 捷,邢春强,孙 宇,胡爱双*

(河北省农林科学院滨海农业研究所•河北省盐碱地绿化技术创新中心•唐山市植物耐盐研究重点实验室,河北唐山 063299)

摘 要:【目的】解析不同盐浓度胁迫下盐星海棠嫁接冀苹5号苹果果实代谢组及风味相关代谢物的变化规律。**【方法】**以耐盐海棠盐星海棠为砧木,嫁接冀苹5号苹果,设置不同浓度(*w*,后同)盐胁迫处理(0、0.2%、0.4%、0.6%、0.8%),采用UPLC-MS/MS非靶向代谢组学技术分析果实代谢物变化,结合多元统计和KEGG富集分析筛选差异代谢物及关键通路。**【结果】**随着盐胁迫浓度升高,差异代谢物数量从297个增至764个,以上调为主。TCA循环中间产物(柠檬酸、异柠檬酸、顺乌头酸、2-酮戊二酸)含量随着盐浓度升高持续升高;糖类衍生物(麦芽三糖、新橙皮糖、磷酸化山梨醇)含量整体呈下降趋势;萜类香气物质(*β*-紫罗兰酮、杜鹃酮、石竹烯氧化物)含量在0.4%~0.6%盐胁迫处理下显著下降;氨基酸及其衍生物(*L*-瓜氨酸、N-乙酰-*L*-谷氨酸、乙酰-*β*-丙氨酸)含量在0.8%盐胁迫处理下持续升高。**【结论】**低中浓度(0.2%~0.4%)盐胁迫处理下,TCA循环与氨基酸代谢被适度激活,主要糖类物质的积累未发生显著下调,有机酸与香气物质含量适度升高,果实风味浓郁度提升;高浓度(0.8%)盐胁迫下,糖类含量下降、有机酸积累、香气物质减少,果实风味明显变差。本研究结果为盐碱地苹果优质栽培提供了理论依据。

关键词:苹果;耐盐砧木;盐胁迫;代谢组学;UPLC-MS/MS;风味品质

中图分类号:S661.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2026)10-2788-14

Analysis of flavor metabolite changes in fruits of Jiping 5 apple grafted onto Yanxing crabapple under salt stress based on untargeted metabolomics

Song Shuang, Meng Jie, Xing Chunqiang, Sun Yu, Hu Aishuang*

(Institute of Coastal Agriculture, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Saline-alkali Land Greening Technology Innovation Center of Hebei Province/Key Laboratory of Plant Salt Tolerance in Tangshan City, Tangshan 063299, Hebei, China)

Abstract:【Objective】Soil salinization is a major environmental constraint affecting apple cultivation in coastal regions of northern China, including the Bohai Rim area, where the high soil salt content limits tree growth and reduces fruit quality. Although moderate salt stress has been reported to enhance fruit flavor quality in certain horticultural crops such as cherry tomato and cucumber, the metabolic responses of apple fruits to salt stress and their associations with flavor changes remain largely unclear. Using the salt-tolerant rootstock Yanxing crabapple grafted with Jiping 5 apple, this study systematically investigates the changes in fruit metabolite profiles under five different concentrations of salt stress (0, 0.2%, 0.4%, 0.6%, and 0.8% soil salt contents). The objective is to clarify the activation or suppression effects of salt stress on specific metabolic pathways, to identify key differential metabolites associated with flavor quality, and to characterize how salt stress concentration affects the metabolic features of fruit flavor quality, thereby providing a theoretical basis for high-quality apple cultivation in saline-al-

收稿日期:2026-06-17 **接受日期:**2026-07-28

基金项目:河北省农林科学院科技创新专项课题(2022KJCXZX-BHS-2);河北省自然科学基金项目(C2025301066);河北省农林科学院科技创新人才队伍建设项目(C26R1603);河北省农林科学院科技创新专项课题(2026KJCXZX-BHS-4);河北省农林科学院科技创新专项课题(2022KJCXZX-BHS-3)

作者简介:宋爽,女,助理研究员,博士,研究方向为耐盐果树选育、机制探究与应用。E-mail:shuangsong17@163.com

***通信作者** Author for correspondence. E-mail:hash0207@163.com

kali soils.【Methods】Jiping 5 apple was grafted onto Yanxing crabapple rootstock. Five salt stress treatments were applied: 0 (CK), 0.2%, 0.4%, 0.6%, and 0.8% soil salt contents. Fruit samples were collected at maturity. Non-targeted metabolomics analysis was performed using UPLC-MS/MS. Data processing included peak detection, alignment, normalization, and filtering (RSD ＞30% in QC samples removed). PCA and OPLS-DA were conducted using the ropls package in R. Differential metabolites were screened based on VIP＞1.0 and P＜0.05. Metabolite annotation and KEGG pathway enrichment analysis were performed using HMDB, Metlin, KEGG databases, and the scipy. stats package in Python.【Results】A total of 1854 metabolites were identified across all samples. The major categories included organooxygen compounds (17.91%), carboxylic acids and derivatives (13.05%), fatty acyls (8.68%), prenol lipids (8.63%), and flavonoids (8.20%). PCA showed gradual separation of samples along PC1 (36.20% variance explained) with increasing salt concentration, indicating significant metabolic reprogramming. PLS-DA further confirmed distinct clustering among treatment groups. The number of differential metabolites increased progressively with salt concentration: 297 (0.2% *vs* CK), 422 (0.4% *vs* CK), 588 (0.6% *vs* CK), and 764 (0.8% *vs* CK). Upregulated metabolites dominated all comparisons, accounting for 75.8%, 84.6%, 86.2%, and 91.4%, respectively. Venn diagram analysis revealed 223 common differential metabolites across all four treatment groups, representing a core salt-responsive metabolome. Unique differential metabolites increased with salt concentration, reaching 250 in the 0.8% *vs* CK comparison. VIP analysis identified Multinoside A, cyclomorusin, ursolic acid, and myricetin as highly responsive metabolites across multiple comparisons. Under low to moderate salt stress (0.2%−0.4%), flavonoids and terpenoids were prominent, while under high salt stress (0.8%), carbohydrate derivatives and terpenoids became more important. KEGG pathway analysis showed that the citrate cycle (TCA cycle), pentose and glucuronate interconversions, fructose and mannose metabolism, and galactose metabolism were consistently enriched across all treatment groups. Four pathways were constitutively activated under all salt concentrations: ABC transporters, biosynthesis of plant secondary metabolites, phenylpropanoid biosynthesis, and amino acid metabolism (especially arginine and proline metabolism). Quantitative analysis of representative metabolites revealed the following trends. TCA cycle intermediates (citrate, isocitrate, cis-aconitate, and 2-oxoglutarate) increased progressively with salt concentration, reaching peak levels at 0.8%. Amino acids and derivatives (L-glutamine, L-citrulline, N-acetyl-L-glutamate, and acetyl-β-alanine) generally increased under salt stress, with L-citrulline and N-acetyl-L-glutamate showing the highest levels at 0.6%-0.8%. Sugar derivatives (maltotriose, neohesperose, and phosphorylated sorbitol) decreased with increasing salt concentration, most notably at 0.8%. Terpenoid aroma compounds (β-ionone, rhododendrol, and caryophyllene oxide) showed overall decreasing trends, with the most pronounced reductions at 0.4% and 0.6%.【Conclusion】Salt stress significantly reprograms the fruit metabolome of Jiping 5 apple grafted on Yanxing crabapple. Four core pathways constitute the conserved metabolic features in response to salt stress: (1) The TCA cycle, which enhances energy metabolism and carbon skeleton supply; (2) Amino acid metabolism, leading to accumulation of compatible solutes such as glutamine and citrulline for osmotic adjustment; (3) Phenylpropanoid biosynthesis, which supports flavonoid-mediated antioxidant defense; (4) ABC transporters, involved in ion compartmentation and secondary metabolite transport. These pathways are consistently activated across all tested salt concentrations, indicating a robust and conserved metabolic response. The effect of salt stress on fruit flavor quality is concentration-dependent. Under low to moderate salt stress (0.2%−0.4%), the TCA cycle and amino acid metabolism are moderately activated. Sugar accumulation remains largely unaffected, while organic acids (citrate, and isocitrate) and certain aroma-related com-

pounds show moderate increases. This metabolic profile suggests enhanced flavor intensity without significant loss of sweetness. Under high salt stress (0.8%), however, sugar derivatives decrease, organic acids accumulate to higher levels, and terpenoid aroma compounds decline. These changes collectively lead to a reduced sugar-to-acid ratio and diminished aroma, indicating a deterioration of fruit flavor quality. This study provides a systematic metabolomic characterization of salt stress responses in fruits of apple grafted on a salt-tolerant rootstock. The findings establish a theoretical basis for high-quality apple cultivation in saline-alkali soils of the Bohai Rim region.

Key words: Apple; Salt-tolerant rootstock; Salt stress; Metabolomics; UPLC-MS/MS; Flavor quality

苹果（*Malus domestica* Borkh.）属于蔷薇科（Rosaceae）苹果属，是世界上栽培面积最广、产量最高的果树之一，也是我国北方种植面积最大、产量最高的水果[1]。苹果因富含糖、有机酸、维生素、膳食纤维及多种酚类活性物质而备受消费者青睐，具有抗氧化、抗炎、调节肠道健康等多种生理功能[2]。然而，我国环渤海、西北苹果主产区普遍存在土壤盐渍化问题，严重制约苹果生长发育与果实品质形成[3]。

风味是评价果实品质的核心指标。苹果的风味特征主要由可溶性糖（如果糖、葡萄糖、蔗糖）含量与有机酸（主要是苹果酸）含量的平衡决定，同时酯类、醛类、醇类等挥发性香气物质对整体风味感知具有重要贡献[4-5]。前人研究表明，适度盐胁迫可作为一种“品质提升因子”，诱导植物体内渗透调节物质的积累，从而改善果实风味。孙叶烁等[6]研究发现，盐胁迫处理提高了樱桃番茄果实中果糖、葡萄糖、柠檬酸和苹果酸的含量，同时促进了氨基酸和芳香物质的积累，从而改善了果实风味。杨晓庆等[8]对黄瓜的研究表明，咸水胁迫下氨基酸及其衍生物显著升高，萜类挥发性代谢物增加，赋予果实木质味、水果味、甜味等风味特征[7]。在梨上的研究发现[8]，盐碱胁迫会促使果实代谢过程从碳代谢向氮代谢、从初级代谢向次级代谢转变，显著影响可溶性糖和酯类香气物质含量。已有研究表明，在大棚栽培条件下，微咸水滴灌会对葡萄的生长发育、生理代谢及生长状况产生明显调控作用[9]；同时，咸水胁迫会抑制草莓的正常生长，降低果实品质[10]。

代谢组学是研究生物体在不同条件下代谢物变化的重要技术手段，已被广泛应用于果实品质研究中。祁芳等[11]基于UPLC-QTOF/MS技术解析了柠檬套袋后果实品质变化的代谢组学特征，发现套袋处理显著上调了香豆素类代谢物，增强了果实的抗氧化能力和抗逆性。袁平丽等[12]应用LC-MS广泛靶向代谢组技术，分析籽瓜、黏籽西瓜与普通西瓜的代谢差异，明确了不同品种西瓜风味与功能成分的代谢特征。通过整合代谢组与转录组分析，揭示了染色葡萄果肉与果皮中花青素及其他黄酮类化合物积累的分子机制[13]。此外，在山楂、桃等果实品质研究中，代谢组学也成功揭示了色泽差异、表皮性状与代谢物累积的关联，进一步印证了其在果实品质研究中的核心作用[14-15]。

然而，目前关于盐胁迫对苹果果实代谢物影响的系统研究少见报道。不同盐胁迫浓度下，苹果果实风味相关代谢物的变化规律尚不明确。面对土壤盐分胁迫，砧木根系最先接收逆境信号并启动防御机制，砧木耐盐能力是嫁接品种适配盐碱环境的重要先决条件[16]。盐星海棠是河北省农林科学院滨海农业研究所自主选育的强耐盐苹果砧木（审定编号：冀S-SV-MR-022-2024），不仅能在全盐含量0.6%的滨海盐碱地正常生长，而且与多个苹果品种的嫁接亲和性良好[17-18]。冀苹5号是河北省农林科学院石家庄果树研究所选育的晚熟绿色苹果新品种，具有丰产、耐储、抗逆性强等特点，在环渤海盐碱地区推广应用潜力较大。苹果果实对盐胁迫的代谢响应特征尚缺乏系统研究，且不同盐胁迫条件下果实品质差异也有待深入探讨。本研究以强耐盐砧木盐星海棠嫁接冀苹5号苹果为试材，基于UPLC-MS/MS非靶向代谢组学技术，分析同一砧木背景下不同浓度盐胁迫下冀苹5号苹果果实代谢物的差异变化，从代谢水平解析冀苹5号对盐胁迫的响应特征及盐胁迫对果实风味相关代谢物的影响机制，为盐碱地苹果优质栽培提供理论依据和技术支撑。

1 材料和方法

1.1 试验材料与设计

2020—2025年，在河北省农林科学院滨海农业

研究所综合试验站开展试验。供试品种为冀苹5号苹果，砧木选用研究团队自主选育的强耐盐砧木盐星海棠，嫁接工作于2020年完成。

树苗栽植在长期原土耐盐鉴定池中（专利号：ZL202020434183.9），该池通过底部排盐渗水管网与排水沟配合，每次灌水保持12 h后排空以防止盐分累积。试验共设置5个处理，分别为对照（CK，土壤含盐量0%）和4个盐浓度梯度：0.2%、0.4%、0.6%、0.8%。每个鉴定池内种植6棵盐星海棠嫁接的冀苹5号苹果树，除冬季土壤封冻期外，按上述5个盐浓度分别配制灌溉水。水源为地下苦咸水，可模拟田间自然盐胁迫环境。每年春秋季对土壤盐分进行测定，确保各处理盐含量保持稳定。试验全程各处理采用标准化统一管理：常规施用有机肥与复合肥，冬夏修剪规范一致，采用综合防控技术防治果树常见病虫害，各项管理措施在各组间保持统一。

1.2　样品采集与制备

待果实成熟后，各处理分别采集生长一致、无病虫害的果实18个（每株树3个）。样品去核、切块，混匀，立即用液氮速冻，随后转移至−80 ℃超低温冰箱中保存。

1.3　代谢物提取

准确称取100 mg液氮研磨后的冀苹5号苹果果肉粉末于2 mL离心管中，加入800 μL预冷（−20 ℃）的80%甲醇水溶液（含2 μg·mL^{-1}内标L-2-氯苯丙氨酸），涡旋混匀30 s。50 Hz研磨6 min，冰浴超声提取30 min，4 ℃、13 000*g*离心15 min，取上清液过0.22 μm微孔滤膜，滤液用于UPLC-MS/MS分析。

1.4　UPLC-MS/MS分析

采用HSS T3色谱柱（100 mm×2.1 mm，1.8 μm），柱温40 ℃，流速为0.4 mL·min^{-1}，流动相由含0.1%甲酸的水/乙腈溶液（A相）和含0.1%甲酸的乙腈/异丙醇/水（B相）组成，进样量为3 μL。质谱检测分别在正、负极两种离子模式下进行，扫描范围为70~1050 m/z；离子源采用电喷雾离子源，喷雾电压为3.5 kV，鞘气50 arb，辅助加热气13 arb，离子传输管温度为450 ℃，20-40-60V循环碰撞能。

1.5　代谢物注释与数据处理

代谢物注释：原始数据使用Progenesis CD软件（Waters Corporation，Milford，USA）进行峰检测、提取、对齐和积分。代谢物的结构鉴定与注释分两步进行：首先，依据一级质谱信息与HMDB数据库（http://www.hmdb.ca/）及Metlin数据库（https://metlin.scripps.edu/）进行匹配，初步获取代谢物候选注释结果；在此基础上，进一步结合KEGG数据库（https://www.kegg.jp/kegg/pathway.html）对注释代谢物进行功能通路关联与确认。

数据预处理：首先，删除每组内缺失率超过20%的代谢物特征；其次，以所有样本中的最小值对缺失值进行填补；随后，采用总和归一化方法对质谱峰的响应强度进行归一化，得到归一化数据矩阵；剔除QC样本中相对标准偏差（RSD）大于30%的变量；最后，对数据进行log10对数化处理，形成可用于后续分析的数据矩阵。代谢物相对含量以质谱峰面积表示。

统计分析：利用R语言中的ropls包（Version 1.6.2）分别进行主成分分析（PCA）和正交偏最小二乘判别分析（OPLS-DA）。通路富集分析则借助Python中的scipy.stats包完成。

2　结果与分析

2.1　不同盐胁迫对冀苹5号树体表型及单果质量的影响

连续5年不同浓度盐处理下，冀苹5号苹果树体表型呈现明显的浓度依赖性差异。0.2%处理组植株在整个试验周期内生长正常，树势健壮，叶片色泽浓绿，结果量与对照（CK）无明显差异；0.4%处理组植株生长基本正常，但树体整体变小，部分老叶在生长季后期轻微黄化，结果量较CK减少；0.6%和0.8%处理组盐害症状明显，植株叶片出现边缘焦枯、黄化、卷曲等盐害症状，树体矮小，结果量骤减。不同盐浓度处理对冀苹5号苹果单果质量的影响如表1所示，随着盐浓度升高，单果质量逐渐减小。0.8%处理较CK下降48.7%，表明盐胁迫对果实大小具有明显的抑制作用。

表1　不同盐胁迫条件下冀苹5号苹果的单果质量

Table 1　Single fruit mass of Jiping 5 apple under different salt treatments

处理 Treatment	单果质量 Single fruit mass/g
CK	136.20±30.34
0.2%	116.35±41.62
0.4%	95.48±34.09
0.6%	88.38±29.07
0.8%	69.90±24.16

2.2 冀苹5号果实代谢物鉴定与组成分析

通过HMDB数据库对不同盐胁迫条件下冀苹5号果实代谢物进行注释与分类统计，结果如图1所示，共检测出1854个代谢物。其中，有机氧化合物（Organooxygen compounds）占比最高（17.91%），共鉴定到332个代谢物；其次是羧酸及其衍生物（Carboxylic acids and derivatives），共242个，占比13.05%；脂肪酰基类（fatty acyls）和异戊烯脂类（prenol lipids）分别占比8.68%（161个）和8.63%（160个）；黄酮类化合物（flavonoids）共鉴定到152个，占比8.20%，反映了冀苹5号果实中多酚类代谢物的丰富性。综上所述，冀苹5号果实中鉴定的代谢物以有机氧化合物、羧酸及其衍生物、脂肪酰基类和黄酮类为主，表明这些物质可能是冀苹5号苹果响应盐胁迫的主要代谢参与者，也为后续差异代谢物筛选及代谢通路分析提供了基础数据。

2.3 不同盐胁迫条件下冀苹5号果实代谢物的多元统计分析

2.3.1 主成分分析 基于主成分分析（PCA）结果（图2）可知，第一主成分（PC1）贡献率为36.20%，第二主成分（PC2）贡献率为21.00%。不同盐胁迫条件下的样本，在PC1方向上呈明显分离趋势。其中，CK与0.2%处理组较为接近，而随着含盐量升高，样本沿PC1方向逐渐偏移，表明不同盐胁迫强度对冀

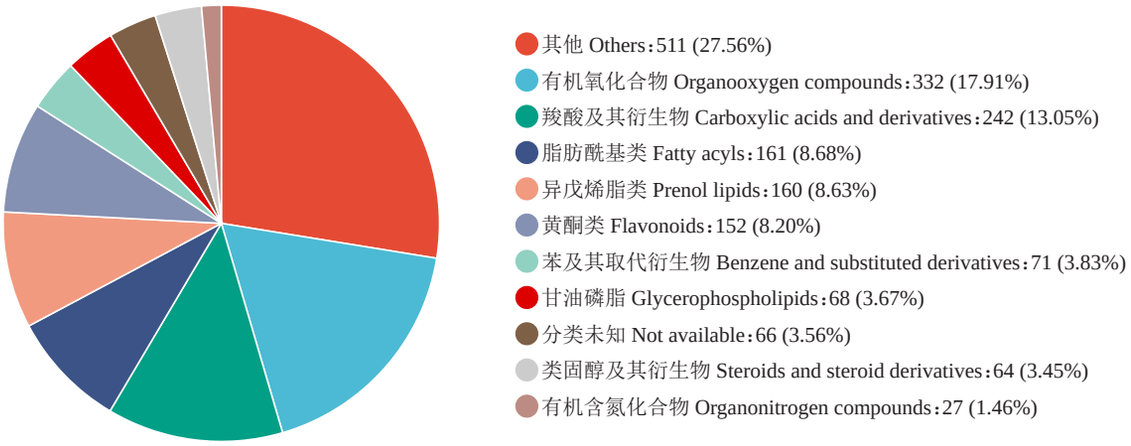


图1 HMDB化合物分类

Fig. 1 Classification of HMDB compounds

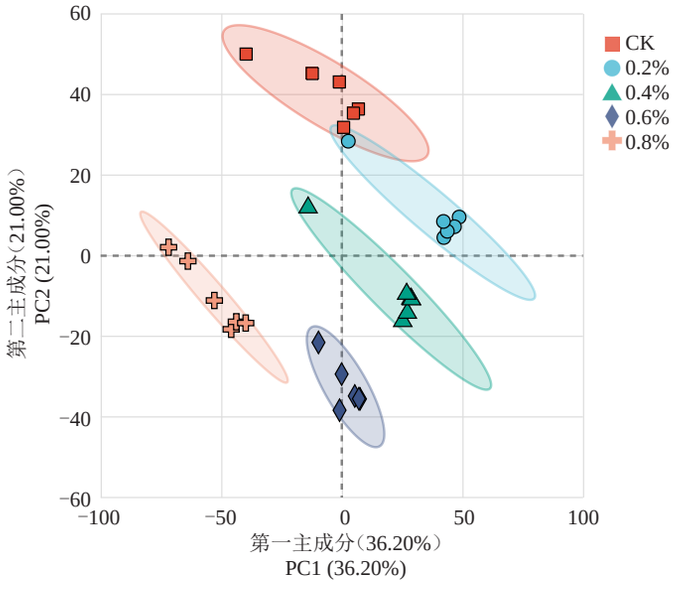


图2 不同盐胁迫条件下冀苹5号果实代谢物主成分分析得分

Fig. 2 PCA score of metabolites in Jiping 5 apple fruits under different salt stress conditions

苹 5 号果实代谢组产生了显著影响。

2.3.2　PLS-DA 分析　为了进一步区分各组间的代谢差异，构建了 PLS-DA 模型。由图 3 可知，第一组成和第二组成分别解释了自变量总变异的 33.7%和 20.4%，累计解释率为 54.1%。不同盐胁迫条件下的样本，在空间上呈现明显的分离趋势。其中，CK 与各处理组分离明显，0.2%和 0.4%处理组样本相对接近，而 0.6%和 0.8%处理组则沿第一组成方向进一步偏移，表明盐胁迫强度的增加显著改变了果实的代谢物组成。

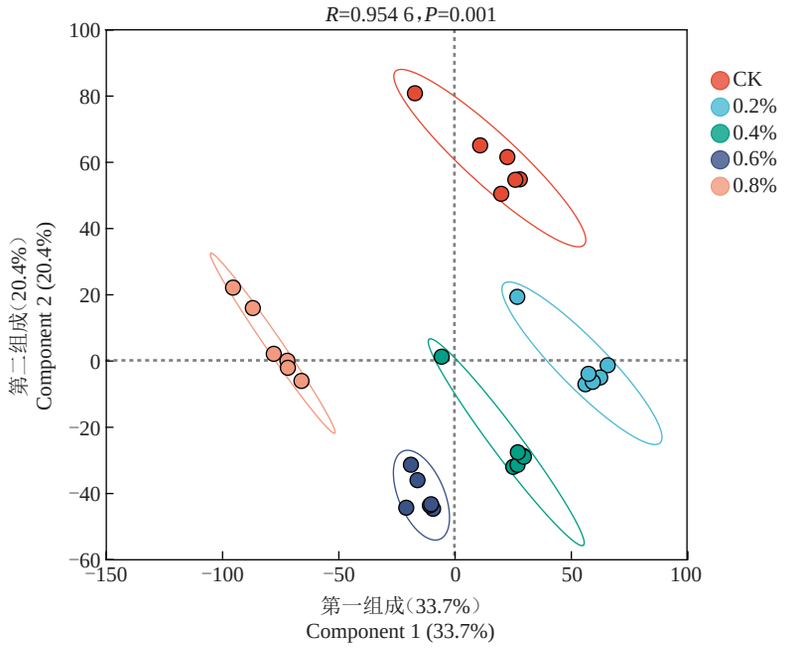


图 3　不同盐胁迫条件下冀苹 5 号果实代谢物偏最小二乘判别分析得分

Fig. 3　PLS-DA score of metabolites in Jiping 5 apple fruits under different salt stress conditions

2.4　不同盐胁迫条件下冀苹 5 号果实差异代谢物筛选与分析

2.4.1　*差异代谢物总体情况*　以 VIP＞1.0 且 $P<0.05$ 为阈值，在各比较组中筛选差异代谢物。如图 4 所示，随盐胁迫浓度增加，差异代谢物总数呈显著上升趋势。在 0.2% *vs* CK 比较中，共筛选到 945 个差异代谢物，其中上调代谢物 225 个，下调代谢物 720 个。在 0.4% *vs* CK 比较中，差异代谢物总数为 922 个（上调 357 个，下调 565 个），上调比例进一步提高。当盐浓度升至 0.6%时，差异代谢物总数达 988 个（上调 507 个，下调 481 个）。在 0.8% *vs* CK 比较中，差异代谢物总数达到 964 个，上调 698 个，下调 266 个。上述结果表明，随着盐胁迫强度的增加，冀苹 5 号果实代谢物组成发生显著改变，上调代谢物总数逐渐增加，下调代谢物总数逐渐减少。

2.4.2　*差异代谢物 Venn 图分析*　为进一步探究不同盐胁迫强度下冀苹 5 号果实差异代谢物的共性与特异性，对 4 组比较中筛选出的差异代谢物进行维

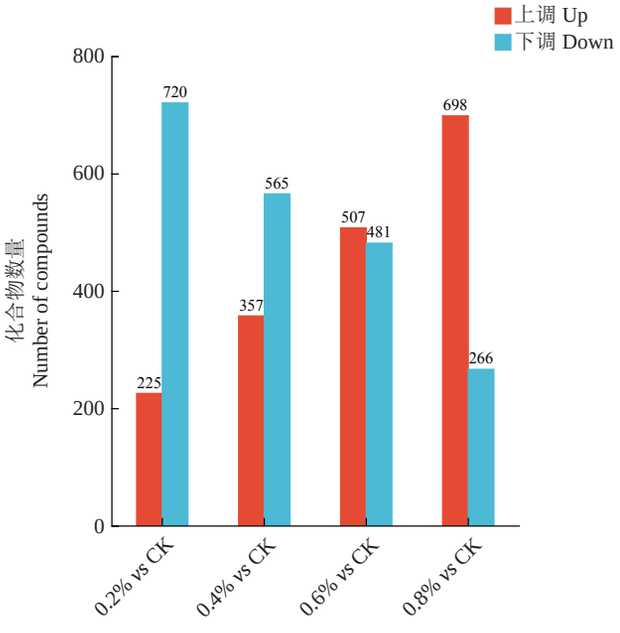
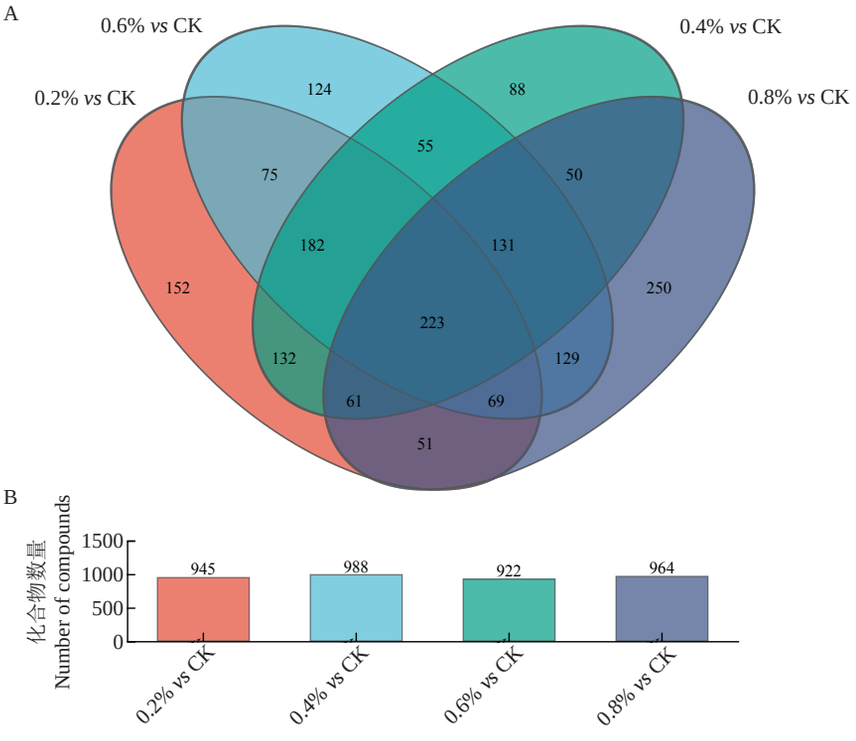


图 4　不同盐浓度处理下冀苹 5 号果实中差异代谢物的数量

Fig. 4　Number of differential metabolites in Jiping 5 apple fruits under different salt concentration treatments

恩图分析。如图5所示，4个处理组共有的差异代谢物数量为223个，表明这部分代谢物在不同盐浓度胁迫下均发生显著变化，可能是冀苹5号响应盐胁迫的保守核心代谢物。随着盐浓度升高，特有差异代谢物数量总体呈增加趋势。其中，0.8%处理组特有代谢物最多（250个），表明高浓度盐胁迫诱导了更多特异性代谢响应。

2.4.3 *主要差异代谢物分析* 为筛选不同浓度处理组间的关键差异代谢物，采用PLS-DA模型计算VIP值，并分别提取各组VIP排名前10的代谢物（表



A.Venn 图；B. 差异代谢物数量统计。

A. Ven diagram; B. Statistics of the number of differential metabolites.

图5 不同盐浓度处理间冀苹5号果实差异代谢物统计分析

Fig. 5 Statistical analysis of differential metabolites in Jiping 5 apple fruits among different salt concentration treatments

2）。结果显示，复合黄酮苷A、环桑根皮素、熊果酸和杨梅素在多个比较组中VIP值较高，响应敏感。低中浓度（0.2%、0.4%）下，类黄酮和萜类代谢物贡献突出；高浓度（0.6%、0.8%）下，碳水化合物衍生物和萜类的重要性提升。进一步对4个比较组中共有的高VIP代谢物进行分析，发现这些代谢物主要集中在萜类、类黄酮、碳水化合物及其衍生物等类别，表明这些代谢物在不同浓度处理下均具有稳定的响应能力。研究表明，低中浓度处理主要激活类黄酮类抗氧化代谢途径，增强植物的抗氧化防御能力；随着浓度升高，代谢响应逐渐从类黄酮为主转向萜类和碳水化合物衍生物协同贡献。

2.5 不同盐胁迫条件下冀苹5号果实差异代谢物的KEGG通路富集

对不同比较组的差异代谢物分别进行KEGG富集分析，同时分析了4个比较组共有的差异代谢物富集通路（图6）。结果显示，盐胁迫显著影响了冀苹5号果实的多个代谢通路，且表现出明显的盐胁迫浓度依赖性特征。在所有处理组中，ABC转运蛋白、植物次生代谢产物的生物合成、苯丙烷类生物合成等通路持续富集，为冀苹5号响应盐胁迫的核心保守通路。

在0.2%低浓度盐胁迫下，主要富集精氨酸生物合成等信号与氨基酸代谢通路；在0.4%盐胁迫下，富集柠檬酸循环、半乳糖代谢等能量代谢通路；在0.6%盐胁迫下，显著富集磷脂酶D信号通路、甘油磷脂代谢及牛磺酸代谢通路，表明膜脂代谢与渗透调节被激活；在0.8%高浓度盐胁迫下，富集核苷酸代谢、矿物质吸收等通路，而黄酮类降解现象的出现提示次生代谢由合成转向降解。4个比较组共有的差

表 2　不同盐胁迫条件下主要差异代谢物

Table 2　Main differential metabolites under different salt stress conditions

比较组 Comparison group	代谢物 Metabolite	类别 Class	VIP
0.2% *vs* CK	复合黄酮苷 A Multinoside A	类黄酮 Flavonoid	4.63
	(1R,2R,4S)-对薄荷烷-1,2,8-三醇-8-葡萄糖苷 (1R,2R,4S)-p-Menthane-1,2,8-triol 8-glucoside	碳水化合物及其衍生物 Carbohydrate derivative	4.01
	熊果酸 Ursolic acid	萜类 Terpenoid	3.93
	表儿茶素-3-葡萄糖苷 Epicatechin 3-glucoside	类黄酮 Flavonoid	3.64
	环桑根皮素 Cyclomorusin	类黄酮 Flavonoid	3.62
	杨梅素 Myricetin	类黄酮 Flavonoid	3.49
	维生素 P Vitamin P	类黄酮 Flavonoid	3.46
	山柰酚 Kaempferol	类黄酮 Flavonoid	3.46
0.4% *vs* CK	复合黄酮苷 A Multinoside A	类黄酮 Flavonoid	4.50
	环桑根皮素 Cyclomorusin	类黄酮 Flavonoid	4.31
	熊果酸 Ursolic acid	萜类 Terpenoid	4.00
	杨梅素 Myricetin	类黄酮 Flavonoid	3.73
	黄花苷-7-葡萄糖苷 Patuletin 7-glucoside	类黄酮 Flavonoid	3.62
	原皂苷元 Prosapogenin	萜类 Terpenoid	3.62
0.6% *vs* CK	复合黄酮苷 A Multinoside A	类黄酮 Flavonoid	3.86
	熊果酸 Ursolic acid	萜类 Terpenoid	3.61
	环桑根皮素 Cyclomorusin	类黄酮 Flavonoid	3.49
	原皂苷元 Prosapogenin	萜类 Terpenoid	3.33
	杨梅素 Myricetin	类黄酮 Flavonoid	3.28
	杨梅素-3-(6-乙酰半乳糖苷) Myricetin 3-(6-acetylgalactoside)	类黄酮 Flavonoid	3.16
0.8% *vs* CK	原皂苷元 Prosapogenin	萜类 Terpenoid	3.06
	藤黄芒果酮 D Garcimangosone D	碳水化合物及其衍生物 Carbohydrate derivative	2.87
	蛇麻素 B Humilin B	萜类 Terpenoid	2.75
	S-甲基蛋氨酸 *S*-methylmethionine	氨基酸及其衍生物 Amino acid derivative	2.71

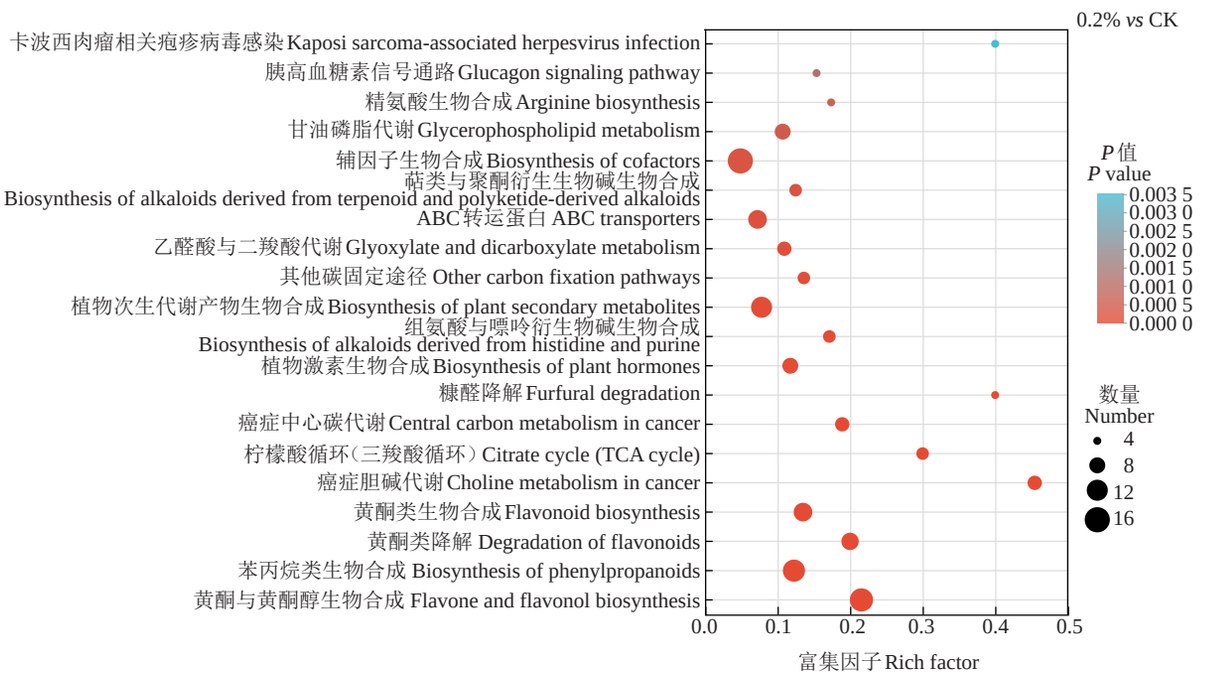
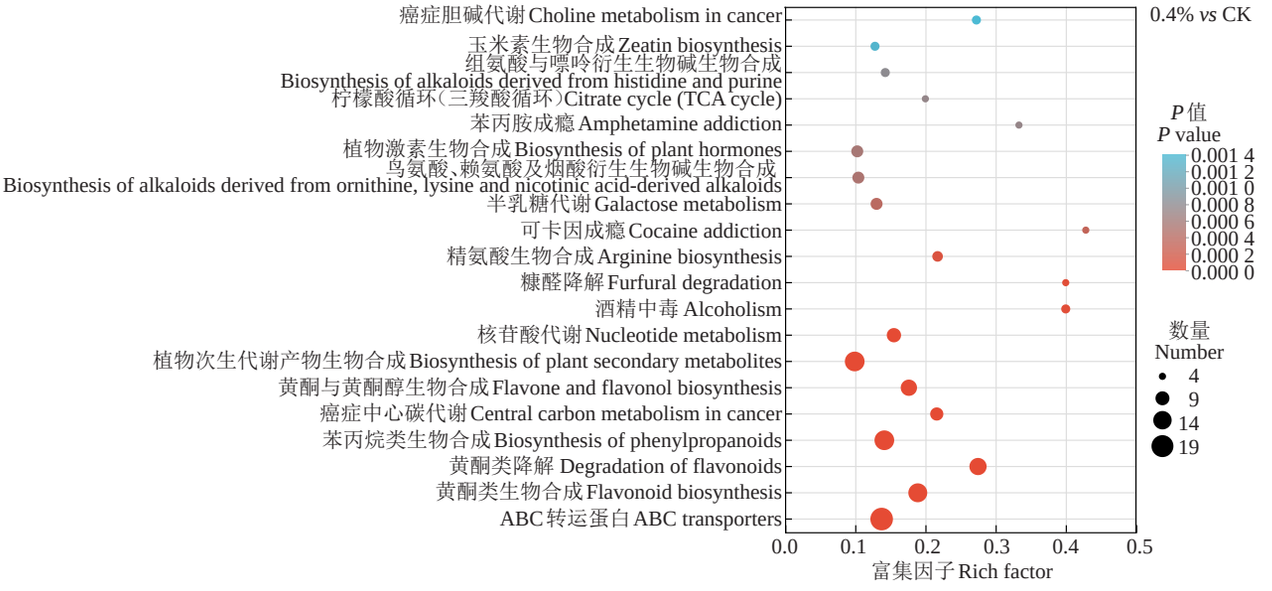
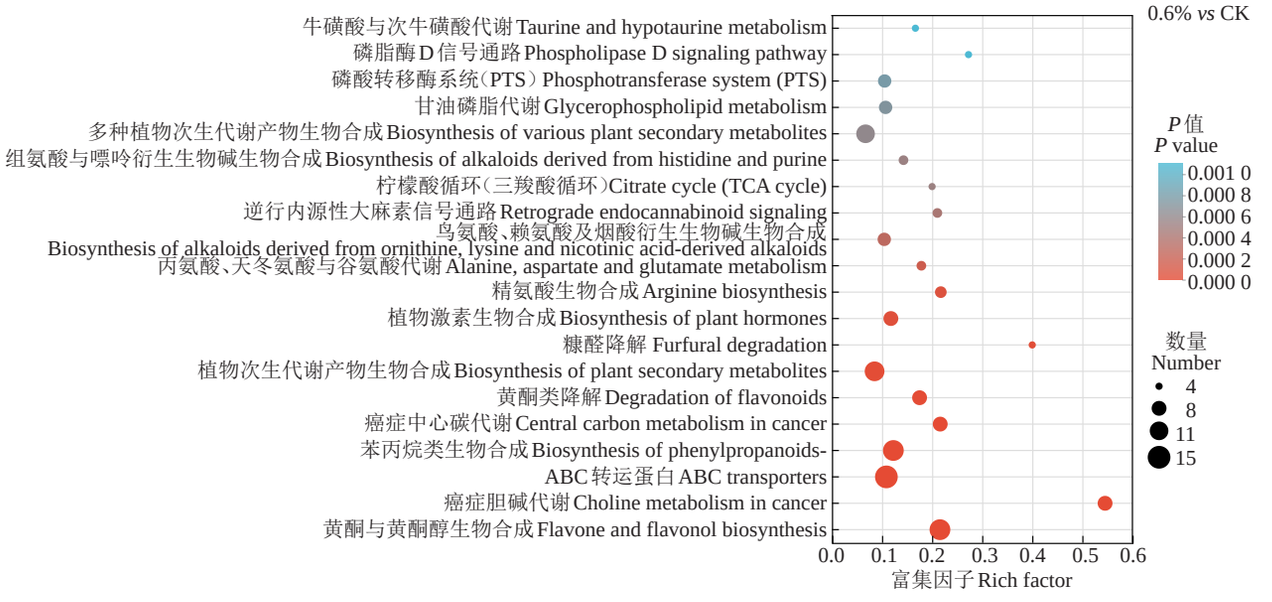


图 6　盐胁迫下冀苹 5 号果实差异代谢物显著富集的 KEGG 代谢通路

Fig. 6　KEGG metabolic pathways significantly enriched by differential metabolites in Jiping 5 apple fruits under salt stress





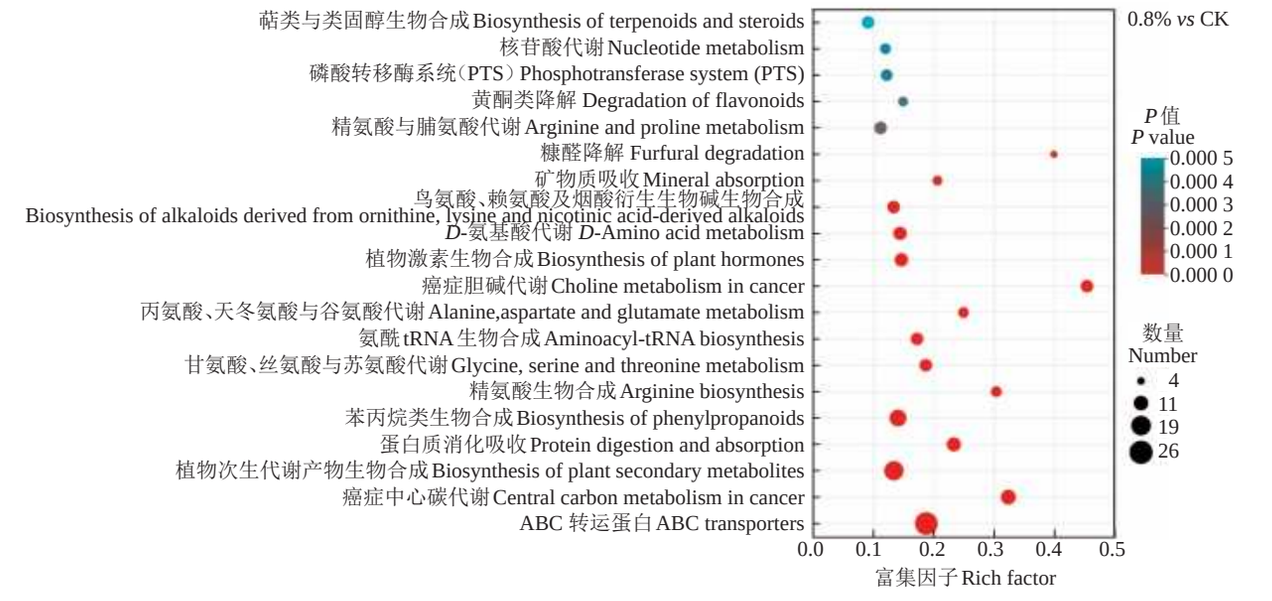


图 6 （续） Fig. 6 (Continued)

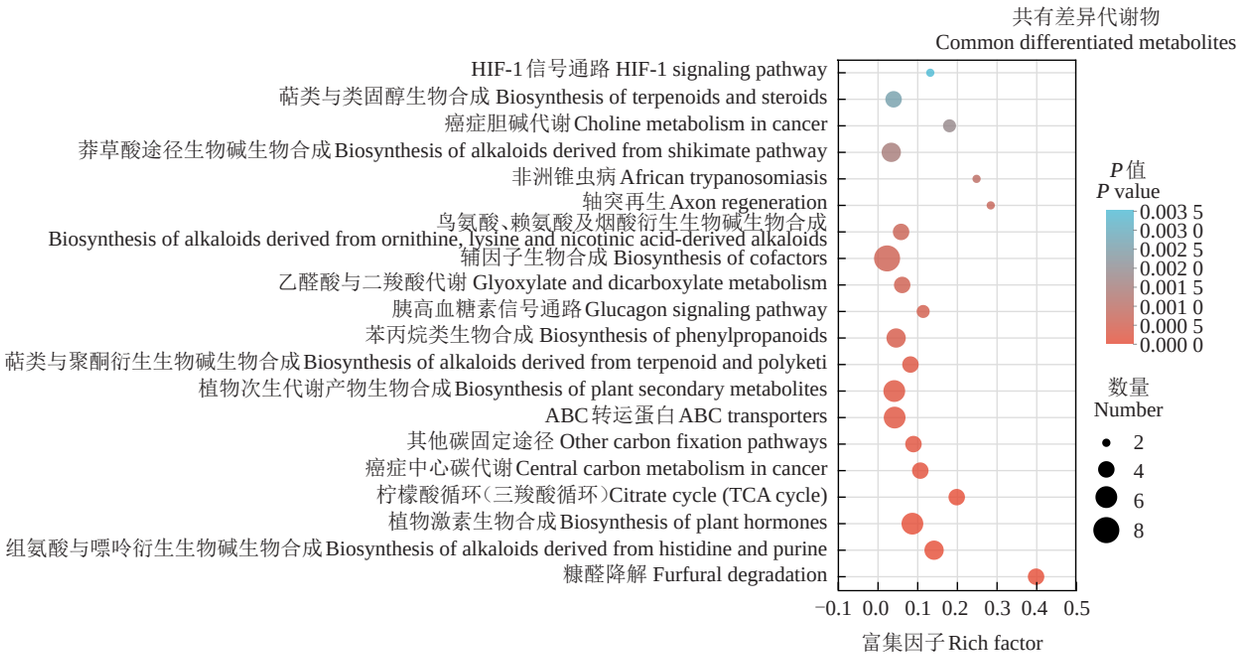


图 6 （续）　Fig. 6 (Continued)

异代谢物主要富集于萜类和类固醇的生物合成及乙醛酸和二羧酸代谢，表明冀苹 5 号果实一方面通过合成萜类抗氧化物质及膜稳定性相关的固醇类物质应对盐胁迫，另一方面通过调控光呼吸和乙醛酸循环维持碳代谢平衡。

2.6　不同盐胁迫条件下冀苹 5 号果实代谢通路的响应规律及风味品质相关代谢物变化

不同浓度盐胁迫下，冀苹 5 号果实存在两条稳定的代谢适应主线：一是以柠檬酸循环（TCA 循环）与氨基酸代谢为核心的保守适应机制，二是以 ABC 转运蛋白与苯丙烷类生物合成为核心的核心响应通路。在盐胁迫处理中，TCA 循环及精氨酸和脯氨酸代谢通路持续富集（图 6）。如表 3 所示，TCA 循环相关代谢物如柠檬酸、异柠檬酸、顺乌头酸、2-酮戊二酸含量随盐浓度升高持续上升，在 0.8%处理组达到峰值，表明盐胁迫激活 TCA 循环，为能量代谢和抗逆物质合成提供碳骨架与还原力。在氨基酸及其衍生物方面，*L*-谷氨酰胺、*L*-瓜氨酸、N-乙酰-*L*-谷氨酸

表 3　不同盐胁迫条件下代表性代谢物的相对含量

Table 3　Relative contents of representative metabolites under different salt stress conditions

代谢物 Metabolite	处理 Treatment				
	CK	0.2%	0.4%	0.6%	0.8%
柠檬酸 Citric acid	7.19±0.04	7.41±0.03	7.51±0.03	7.56±0.03	7.70±0.08
异柠檬酸 Isocitric acid	5.81±0.02	6.00±0.02	6.10±0.05	6.14±0.04	6.26±0.04
顺乌头酸 Cis-Aconitic acid	4.54±0.02	4.83±0.04	4.91±0.06	4.97±0.07	5.10±0.05
2-酮戊二酸 2-Oxoglutaric acid	6.90±0.03	7.12±0.05	7.11±0.01	7.22±0.05	7.50±0.02
L-谷氨酰胺 *L*-glutamine	4.95±0.01	5.28±0.04	5.11±0.04	4.92±0.03	4.77±0.04
L-瓜氨酸 *L*-citrulline	2.37±0.04	2.48±0.02	2.86±0.04	4.14±0.05	4.13±0.04
N-乙酰-*L*-谷氨酸 N-acetyl-*L*-glutamate	3.85±0.04	4.45±0.02	4.16±0.04	4.59±0.02	4.67±0.01
麦芽三糖 Maltotriose	5.55±0.01	5.31±0.02	5.33±0.04	5.25±0.01	5.07±0.04
新橙皮糖 Neohesperose	4.74±0.01	3.56±0.02	3.31±0.01	3.30±0.04	3.37±0.01
磷酸化山梨醇 Phosphorylated sorbitol	5.37±0.02	4.89±0.01	4.99±0.04	4.97±0.05	5.04±0.02
β-紫罗兰酮 *β*-ionone	4.47±0.02	3.95±0.02	4.27±0.02	4.29±0.04	4.90±0.03
杜鹃酮 Rhododendrol	4.27±0.04	3.27±0.02	3.08±0.05	3.28±0.06	4.11±0.05
石竹烯氧化物 Caryophyllene oxide	4.48±0.05	3.81±0.02	3.51±0.03	3.47±0.04	4.11±0.02
乙酰-*β*-丙氨酸 Acetyl-*β*-alanine	4.53±0.05	4.89±0.02	5.24±0.01	5.27±0.02	5.40±0.03

等含量在盐胁迫处理下上升，参与渗透调节与氮代谢重塑；ABC转运蛋白通路和苯丙烷类生物合成通路在处理组中持续富集（图6），相关代谢物如复合黄酮苷A、环桑根皮素、杨梅素、山奈酚等在多个比较组中VIP值均排名靠前（表2），表明两条通路是冀苹5号果实响应盐胁迫的核心响应通路。

盐胁迫处理下，与风味品质直接相关的代谢物相对含量发生显著变化。糖类及其衍生物方面，麦芽三糖、新橙皮糖、磷酸化山梨醇等相对含量随盐浓度升高而呈下降趋势，尤以0.8%处理最为明显，表明高浓度盐胁迫处理可能抑制糖类代谢。有机酸代谢方面，柠檬酸、异柠檬酸、顺乌头酸等TCA循环相关有机酸相对含量随盐浓度升高而持续上升，在0.8%处理中达到最高值，表明盐胁迫可能促进有机酸积累，影响果实酸甜平衡。萜类及香气相关物质方面，*β*-紫罗兰酮、杜鹃醇、石竹烯氧化物等相对含量随盐浓度升高整体呈下降趋势，在0.4%及0.6%处理中影响更为明显，表明盐胁迫对果实香气物质合成具有抑制作用。氨基酸及其衍生物方面，*L*-瓜氨酸、N-乙酰-*L*-谷氨酸、乙酰-*β*-丙氨酸等相对含量随盐浓度升高持续上升，在0.8%处理中达到峰值。这些氨基酸及其衍生物可作为风味前体物质，间接影响果实风味的形成，增加风味的浓厚感。综合上述分析，盐胁迫下冀苹5号果实通过4条核心通路的协同作用，响应盐胁迫，并调控风味相关代谢物的积累（图7）。

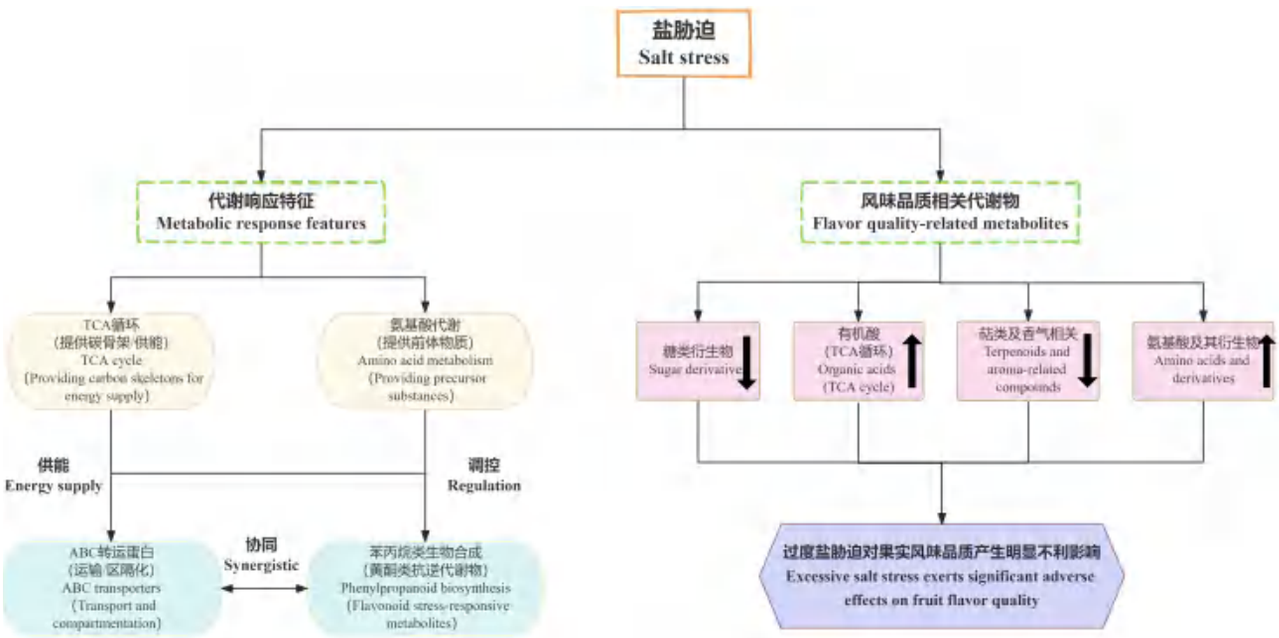


图7 盐胁迫下冀苹5号苹果果实差异代谢物与风味关联代谢物的整合分析

Fig. 7 Integrated analysis of differential metabolites and flavor-associated metabolites in Jiping 5 apple fruits under salt stress

3 讨 论

本研究基于UPLC-MS/MS非靶向代谢组学技术，系统分析了不同浓度盐胁迫下冀苹5号果实代谢物的变化规律，解析了盐胁迫下冀苹5号苹果果实代谢组的响应特征，为理解盐碱地苹果果实品质形成的代谢基础提供了新见解。

研究发现，TCA循环及精氨酸和脯氨酸代谢通路在不同浓度盐胁迫下持续富集，且TCA循环相关代谢物随盐浓度升高持续积累，于0.8%处理达到最高水平。这表明盐胁迫激活了冀苹5号苹果果实的TCA循环，为能量代谢和抗逆物质合成提供了物质基础与能量来源。TCA循环是真核生物能量代谢的核心枢纽，其活性增强有助于维持盐胁迫下的ATP供给[19]。植物在盐胁迫下会重新配置碳代谢，将更多碳流导向TCA循环以支持能量需求和抗逆物质的合成，TCA循环中间产物的积累是植物响应非生物胁迫的保守代谢特征[20]。已有研究证明，盐

胁迫会提高苹果植株中柠檬酸（TCA循环中间产物）含量，外源柠檬酸可进一步增强苹果和拟南芥的耐盐性[21]。氨基酸代谢方面，谷氨酰胺是氮代谢的核心中间产物，其积累有助于缓解盐胁迫诱导的氮代谢紊乱[22]。脯氨酸、谷氨酰胺等相容性溶质的积累是植物适应盐胁迫的重要策略，能够维持细胞膨压和蛋白质稳定性[23]。

ABC转运蛋白是一类依赖ATP水解的跨膜转运蛋白超家族，参与植物激素、次生代谢物、有毒离子及异源物质的跨膜运输[24]。盐胁迫下，ABC转运蛋白通路的持续富集表明冀苹5号苹果果实通过增强该通路的活性，实现区隔化Na^+、运输胁迫激素及转运次生代谢产物，缓解离子毒害、调控耐盐基因并增强抗氧化防御能力[25]。因此，ABC转运蛋白通路是连接胁迫感知与代谢响应的关键枢纽。苯丙烷类生物合成通路是植物次生代谢的核心途径之一，本研究中，该通路的持续富集与黄酮类代谢物含量在多个处理组中显著上升的结果高度一致。苯丙烷类代谢产物通过作为非酶促抗氧化剂清除活性氧、参与细胞壁木质化以限制Na^+进入原生质体，以及作为信号分子调节气孔运动与渗透调节，在盐胁迫下发挥多重保护功能[26]。值得注意的是，苯丙烷类生物合成途径与萜类代谢存在交互调控，共同构建冀苹5号苹果果实的盐胁迫防御网络。

盐胁迫下，与风味品质直接相关的代谢物发生显著变化。随着盐胁迫浓度升高，糖类及其衍生物含量呈持续下降趋势，TCA循环通路的持续富集提示有机酸代谢发生显著重排，而TCA循环正是果实内有机酸合成的核心途径，其代谢通量的改变直接影响苹果酸、柠檬酸等主要风味有机酸的积累水平[27]。苹果果实的甜酸风味主要由可溶性糖含量与有机酸含量的比值决定，本研究中糖类含量下降与有机酸含量上升的双重效应将在高盐胁迫下导致糖酸比显著降低，可能会使果实口感偏酸。氨基酸可经由转氨、脱羧等反应转化为醇、醛、酯等挥发性香气成分，对果实风味的形成具有重要贡献[28]。在番茄[6]、黄瓜[7]等园艺作物中的研究表明，适度盐胁迫可诱导氨基酸积累，进而改善果实的风味品质。本研究在冀苹5号果实中也观察到类似现象，即在低中浓度（0.2%~0.4%）盐胁迫处理下，谷氨酸、谷氨酰胺、脯氨酸等氨基酸显著积累。而在高浓度（0.6%~0.8%）盐胁迫处理下，这些氨基酸含量的下降以及瓜氨酸等代谢产物的异常积累，可能对风味品质产生负面影响。

4　结　论

盐胁迫处理可显著重塑冀苹5号苹果果实代谢特征，主要通过激活氨基酸代谢、TCA循环、苯丙烷类生物合成及ABC转运蛋白四大核心通路完成盐胁迫应答；随着盐浓度升高，差异代谢物数量持续增加，且以上调表达为主，萜类、类黄酮、糖类衍生物及氨基酸类物质成为主要响应代谢物；不同盐浓度对果实风味品质存在明显差异化影响：0.2%~0.4%低中浓度盐胁迫处理下，果实糖类物质积累未受显著抑制，有机酸和香气风味类物质含量适度升高，整体风味浓郁度得到提升；0.6%~0.8%高浓度盐胁迫处理造成可溶性糖含量下降、有机酸大量累积、香气物质减少，导致果实风味劣变。本研究明确了盐胁迫下冀苹5号苹果果实风味相关代谢物的差异积累模式，为环渤海盐碱地区苹果的优质栽培提供了理论依据。

参考文献 References：

[1] 中国苹果产业协会，国家苹果产业技术体系 . 2023 年度苹果产业发展报告[R]. 北京：中国苹果产业协会，2024.
China Apple Industry Association，National apple industry technology system. 2023 apple industry development report[R]. Beijing：China Apple Industry Association，2024.

[2] 李启彭，张福胜 . 苹果营养成分及应用价值研究进展[J]. 浙江农业科学，2017，58(1)：132-134.
Li Qipeng，Zhang Fusheng. Research progress on nutritional components and application value of apple[J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences，2017，58(1)：132-134.

[3] 魏春晓，杨英军，高登涛 . 盐碱胁迫对苹果生长的影响及应对措施[J]. 果农之友，2024(11)：67-70.
Wei Chunxiao，Yang Yingjun，Gao Dengtao. Effects of saline-alkali stress on apple growth and countermeasures[J]. Fruit Growers’ Friend，2024(11)：67-70.

[4] 刘青松，王振，张春明，钟政昌 . 基于糖酸与氨基酸组成的苹果风味评价[J]. 高原农业，2024，8(4)：420-428.
Liu Qingsong，Wang Zhen，Zhang Chunming，Zhong Zhengchang. Apple flavor evaluation based on the composition of sugar acid and amino acid[J]. Journal of Plateau Agriculture，2024，8(4)：420-428.

[5] 杜连达，魏萌萌，陈泽，郭伟，赵婷婷，胡大刚 . 环境因子对苹果果实糖酸品质的影响：多因子交互作用与环境适应性育种[J]. 生物技术通报，2026，42(3)：79-95.
Du Lianda，Wei Mengmeng，Chen Ze，Guo Wei，Zhao Tingting，

Hu Dagang. Effects of environmental factors on sugar-acid quality in apple fruits: Multi-factor interactions and environmental adaption breeding[J]. Biotechnology Bulletin, 2026, 42(3): 79-95.

[6] 孙叶烁,张国新,丁守鹏,姚玉涛,丁冯洁 . 盐胁迫对樱桃番茄风味品质的影响[J]. 核农学报,2022,36(4):838-844.
Sun Yeshuo, Zhang Guoxin, Ding Shoupeng, Yao Yutao, Ding Fengjie. Effects of salt stress on flavor compounds of cherry tomato fruits[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2022, 36(4):838-844.

[7] 杨晓庆,孙叶烁,张国新,马瑞萍 . 咸水胁迫对黄瓜果实代谢物的影响[J]. 中国蔬菜,2025(5):70-79.
Yang Xiaoqing, Sun Yeshuo, Zhang Guoxin, Ma Ruiping. Effect of saline water stress on metabolites of cucumber fruit[J]. China Vegetables, 2025(5):70-79.

[8] Liang Y, Zhang L, Li Y H, Li L, Wu C Y, Su M L, Wu B Y, Shi J Y, Zhang Y, Zhang Y X, Zhang H X, Xu J F, Ma H. New insights on the utilitarian balance between fruit flavor development and counteracting saline-alkali stress in 'Yali' pear[J]. Scientia Horticulturae, 2025, 339: 113911.

[9] 焦艳平,王罕博,陈文彬,赵名彦,顾宝群,任佳梦 . 冀南平原大棚微咸水滴灌对土壤水盐分布及葡萄生长发育的影响[J]. 干旱地区农业研究,2023,41(1):128-139.
Jiao Yanping, Wang Hanbo, Chen Wenbin, Zhao Mingyan, Gu Baoqun, Ren Jiameng. Effects of brackish water drip irrigation on soil water-salt distribution and grape growth in greenhouse of South Hebei Plain[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2023, 41(1): 128-139.

[10] 孙叶烁,田海英,姚玉涛,丁守鹏,张国新,韩民利 . 咸水胁迫对草莓生长•品质的影响及耐盐综合评价[J]. 安徽农业科学,2023,51(2):47-50.
Sun Yeshuo, Tian Haiying, Yao Yutao, Ding Shoupeng, Zhang Guoxin, Han Minli. Effects of salt water stress on growth and quality of strawberry and comprehensive evaluation of salt tolerance[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2023, 51(2): 47-50.

[11] 祁芳,丁燕,方春燕,胡莉,仲伶俐,邓瑾妮,王凤怡,岳宁,侯雪,贺光云 . 基于 UPLC-QTOF/MS 技术解析柠檬套袋后果实品质变化的代谢组学研究[J]. 西南农业学报,2026,39(1):79-88.
Qi Fang, Ding Yan, Fang Chunyan, Hu Li, Zhong Lingli, Deng Jinni, Wang Fengyi, Yue Ning, Hou Xue, He Guangyun. Metabolic profiling of fruit quality variation in lemon induced by bagging cultivation based on LC-QTOF/MS technology[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2026, 39(1): 79-88.

[12] 袁平丽,何楠,赵胜杰,路绪强,朱红菊,刁卫楠,龚成胜,Muhammad J U,刘文革 . 籽瓜、黏籽和普通西瓜的果实代谢组比较[J]. 中国农业科学,2021,54(19):4179-4195.
Yuan Pingli, He Nan, Zhao Shengjie, Lu Xuqiang, Zhu Hongju, Diao Weinan, Gong Chengsheng, Muhammad J U, Liu Wenge. Metabolomics comparative study on fruits of edible seed watermelon, egusi and common watermelon[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(19): 4179-4195.

[13] Ju Y L, Wang W N, Yue X F, Xue W, Zhang Y L, Fang Y L. Integrated metabolomic and transcriptomic analysis reveals the mechanism underlying the accumulation of anthocyanins and other flavonoids in the flesh and skin of teinturier grapes[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 197: 107667.

[14] Yang C J, Wang X, Zhang J, Li N, Wu R X, Wang T, Ding W. Comparative metabolomic analysis of different-colored hawthorn berries (*Crataegus pinnatifida*) provides a new interpretation of color trait and antioxidant activity[J]. LWT-Food Science and Technology, 2022, 163: 113623.

[15] 顾晔,杨成,唐朝,郇宇,缪雄 . 基于非靶标代谢组学的 5 种中国鲜桃代谢产物差异性分析[J]. 食品工业科技,2024,45(17):262-272.
Gu Ye, Yang Cheng, Tang Chao, Huan Yu, Miao Xiong. Differential analysis of five Chinese fresh peach metabolites based on non-target metabolomics[J]. Science and Technology of Food Industry, 2024, 45(17): 262-272.

[16] Zuo X Y, Zhang X Y, Fan L, Wang Y M, Foster T, Liu X X, Tang T, Yang Y F, Ma J J, Xing L B, Mao J P, Zhang D. MdWRKY75 interacts with MdWOX11 to modulate root growth under salt stress in apple[J]. The Plant Journal, 2026, 125(3): e70696.

[17] 胡爱双,郭文静,邢春强,孟捷,宋爽,姚玉涛,李晓雪,孙宇,王文成 . 耐盐海棠新品种'盐星'[J]. 园艺学报,2025,52(增刊1):11-12.
Hu Aishuang, Guo Wenjing, Xing Chunqiang, Meng Jie, Song Shuang, Yao Yutao, Li Xiaoxue, Sun Yu, Wang Wencheng. A new salt-tolerant *Malus* crabapple cultivar 'Yanxing'[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2025, 52(S1): 11-12.

[18] 宋爽,郭文静,孟捷,胡爱双,邢春强,孙宇 . 耐盐海棠新品种盐星嫁接不同苹果品种的亲和性研究[J]. 果树学报,2025,42(2):314-321.
Song Shuang, Guo Wenjing, Meng Jie, Hu Aishuang, Xing Chunqiang, Sun Yu. Study on the compatibility of a new salt-tolerant *Malus* × *robusta* 'Yanxing' rootstock with different apple cultivars[J]. Journal of Fruit Science, 2025, 42(2): 314-321.

[19] Che-Othman M H, Jacoby R P, Millar A H, Taylor N L. Wheat mitochondrial respiration shifts from the tricarboxylic acid cycle to the GABA shunt under salt stress[J]. The New Phytologist, 2020, 225(3): 1166-1180.

[20] Shulaev V, Cortes D, Miller G, Mittler R. Metabolomics for plant stress response[J]. Physiologia Plantarum, 2008, 132(2): 199-208.

[21] Lv Y X, Liu R X, Li S S, Wang Y N, Wang M K, Qin X H, Zhang K, Zhang Z K, Wang X F, Yue Q Y. *MdDIC2* contributes to salt tolerance by citric acid efflux from mitochondria to the cytoplasm in apple plants[J]. Planta, 2026, 263(5): 129.

[22] Zayed O，Hewedy O A，Abdelmoteleb A，Ali M，Youssef M S，Roumia A F，Seymour D，Yuan Z C. Nitrogen journey in plants：From uptake to metabolism，stress response，and microbe interaction[J]. Biomolecules，2023，13(10)：1443.

[23] Yin H Y，Yang F，He X Y，Du X Y，Mu P，Ma W J. Advances in the functional study of glutamine synthetase in plant abiotic stress tolerance response[J]. The Crop Journal，2022，10(4)：917-923.

[24] 孙洁婷，敬雪皎，赵丹妮，潘烨鑫，罗启哲，向垒，莫测辉，侯学文．植物 ABCG 转运蛋白功能的研究进展[J]. 科学通报，2024，69(14)：1866-1880.
Sun Jieting，Jing Xuejiao，Zhao Danni，Pan Yexin，Luo Qizhe，Xiang Lei，Mo Cehui，Hou Xuewen. Advances in understanding the functions of plant ABCG transporters[J]. Chinese Science Bulletin，2024，69(14)：1866-1880.

[25] Jia X M，Zhu Y F，Zhang R，Zhu Z L，Zhao T，Cheng L，Gao L Y，Liu B，Zhang X Y，Wang Y X. Ionomic and metabolomic analyses reveal the resistance response mechanism to saline-alkali stress in *Malus halliana* seedlings[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2020，147：77-90.

[26] Maslennikova D，Ivanov S，Petrova S，Burkhanova G，Maksimov I，Lastochkina O. Components of the phenylpropanoid pathway in the implementation of the protective effect of sodium nitroprusside on wheat under salinity[J]. Plants，2023，12(11)：2123.

[27] Fu B L，Chen L Y. Molecular orchestration of malate and citrate metabolism：Regulatory networks governing organic acid dynamics and fruit quality attributes[J]. Horticulture Research，2026，13(2)：uhaf292.

[28] 乜兰春，孙建设，黄瑞虹．果实香气形成及其影响因素[J]. 植物学通报，2004，21(5)：631-637.
Nie Lanchun，Sun Jianshe，Huang Ruihong. The biosynthesis and affecting factors of aroma in some fruits[J]. Chinese Bulletin of Botany，2004，21(5)：631-637.