DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202508041

猕猴桃溃疡病抗感品种的非靶向代谢组学差异分析

李　黎[1], 朱佳慧[1, 2], 王仁才[2], 贺　迪[1], 潘　慧[1], 李文艺[1], 张　琦[1], 钟彩虹[2*]
(1. 植物多样性与特色经济作物全国重点实验室, 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074;
2. 湖南农业大学 园艺学院, 长沙 410125)

摘　要：细菌性溃疡病是制约全球猕猴桃产业健康发展的首要病害。为探明猕猴桃对溃疡病菌的代谢防御机制并创制绿色防控制剂，系统明确抗/感猕猴桃品种响应病菌侵染的时序代谢差异，并筛选具高抑菌活性的内源抗性物质，该研究以抗病品种‘金魁’和感病品种‘东红’离体枝条为对象，利用 LC-MS/MS 非靶向代谢组学技术，全面解析接种后不同阶段的代谢组变化特征。结果表明：（1）试验共鉴定出 6 091 种差异代谢物，主要分属脂肪酰基、类异戊二烯脂质、羧酸及其衍生物等主要大类。（2）抗、感品种响应侵染的 KEGG 通路共计 87 条，其中花青素生物合成、黄酮生物合成及果糖代谢通路显著富集。（3）时序分析发现，对羟基苯甲醛、东莨菪素及芦丁在‘金魁’中始终呈显著上调和持续累积状态，其丰度在各时期均显著高于‘东红’。综上所述，对羟基苯甲醛、东莨菪素及芦丁是猕猴桃抗溃疡病的核心协同代谢物。该研究结果为猕猴桃抗感品种的快速早期鉴定奠定了理论基础，并为创制环境友好型高效生防天然制剂提供了重要靶分子。

关键词：猕猴桃，溃疡病，抗感品种，代谢组学，对羟基苯甲醛，东莨菪素，芦丁

中图分类号：Q945.8　　文献标志码：A

Non-targeted metabolomic insights into kiwifruit varieties resistant and susceptible to bacterial canker

LI Li[1], ZHU Jiahui[1, 2], WANG Rencai [2], HE Di[1], PAN Hui[1], LI Wenyi[1],
ZHANG Qi[1], ZHONG Caihong[2*]
(1. *State Key Laboratory of Plant Diversity and Specialty Crops, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences*, Wuhan 430074, China; 2. *College of Horticulture, Hunan Agricultural University*, Changsha 410128, China)

Abstract: Kiwifruit bacterial canker remains the primary disease constraining the healthy

基金项目：国家重点研发项目（2022YFD1400200）；贵州省科技重大专项（黔科合重大专项字[2024]026）；湖北省支持种业高质量发展资金农业种质资源保护利用课题（HBZY2023A001-05）；湖北省第四批现代农业产业技术体系专项资金资助项目（2024HBSTX4-08）；植物基因组学国家重点实验室开放课题（SKLPG2016A-18）；中国科学院定点帮扶项目(KCXFZJ-DDBF-202401)；国家现代农业产业技术体系项目（CARS-26）。

第一作者：李黎（1985—），博士，副研究员，主要从事猕猴桃重大病害的致病机理及抗性种质创制的研究，（E-mail）lili@wbgcas.cn。

***通信作者：**钟彩虹，博士，研究员，主要从事从事猕猴桃种质资源鉴定、遗传育种及生产技术研究，（E-mail）zhongch@wbgcas.cn。

development of the global kiwifruit industry. To elucidate the metabolic defense mechanisms of kiwifruit against the pathogen and facilitate the development of green control formulations, this study systematically characterized the temporal metabolomic divergence between resistant and susceptible cultivars upon infection, and screened for endogenous resistant compounds possessing high antibacterial activity. Utilizing detached twigs from the resistant cultivar 'Jinkui' and the susceptible cultivar 'Donghong' as experimental objects, liquid chromatography-tandem mass spectrometry (LC-MS/MS)-based non-targeted metabolomics was employed to comprehensively profile the dynamic metabolomic transitions at multiple post-inoculation intervals. The results demonstrated that: (1) A total of 6,091 differential metabolites were identified, which were predominantly classified into fatty acyls, isoprenoid lipids, and carboxylic acids and derivatives. (2) A total of 87 metabolic pathways involved in the defense responses of both cultivars were mapped via KEGG analysis, with anthocyanin biosynthesis, flavonoid biosynthesis, and fructose metabolism being significantly enriched. (3) Time-course analysis revealed that p-hydroxybenzaldehyde, scopoletin, and rutin exhibited sustained up-regulation and continuous accumulation in 'Jinkui', with their abundances remaining significantly higher than those in 'Donghong' across all post-inoculation stages. In conclusion, *p*-hydroxybenzaldehyde, scopoletin, and rutin serve as the core synergistic metabolites driving kiwifruit resistance against bacterial canker. These findings establish a solid theoretical foundation for the rapid, early identification of resistant germplasm resources and provide pivotal target molecules for the formulation of eco-friendly, highly efficient natural biocontrol agents.

Key words: kiwifruit, bacterial canker disease, resistant/susceptible varieties, metabolomics, *p*-hydroxybenzaldehyde, scopoletin, rutin

猕猴桃（*Actinidia* spp.）是我国重要的特色经济作物。截至 2025 年，我国猕猴桃栽培面积已达 28.95 万 hm^2、年产量超 400 万 t、年产值超 500 亿元的规模。多地品种被列为国家地理标志产品，在推进农业现代化与乡村振兴战略中发挥了重要的产业支撑作用（赵玉山, 2023；李大卫, 2024；陈梓楠, 2024）。然而，由丁香假单胞杆菌猕猴桃致病变种（*Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*, Psa）引起的猕猴桃溃疡病，已成为制约该产业健康发展的毁灭性细菌病害，重发时常导致毁园，造成巨大的经济损失（李晨, 2024；张敏, 2025）。目前，田间常规防控不仅费工耗时，且长期依赖化学农药易引发环境污染及病原菌耐药性问题，绿色、高效的生物防治药剂依然匮乏（冯浩, 2023；张小川, 2024；孙媚, 2025）。

植物在与病原菌长期协同进化过程中，形成了由结构屏障、信号转导及化学防御构成的复杂抗逆机制。当遭受生物胁迫时，植物往往通过强化细胞壁（如木质素沉积）、激活植物激素（如茉莉酸 JA）信号途径，以及重构次生代谢网络合成萜类、酚类和生物碱等抗菌物质以抵御侵染（Pretorius et al., 2024）。多项研究表明，抗、感病品种在病原诱导后的代谢重构特征存在显著差异。Khizar 等（2020）在棉花抗病与感病基因型中筛选并鉴定得到 241

个抗病相关差异代谢物；Tian 等（2023）研究证实，香蕉枯萎病抗性种质的抗病基因表达与代谢应答通路存在显著时序提前激活特征；Yang 等（2024）与 Pretorius 等（2024）分别解析证实，脂质代谢通路、苯丙烷类生物合成通路是水稻、燕麦介导病原菌抗性应答的核心调控通路。

近年来，代谢组学作为揭示系统发育生物学特征的有力工具，已广泛应用于作物性状改良、农产品品质提升及病虫害绿色防治等领域（李佳徽, 2020）。基于代谢组学深度解析“植物—病原”互作机制，明确寄主产生的黄酮类、有机酸、芥酸酰胺等特定防御代谢物如何通过直接抑菌、干扰致病因子表达或激活寄主免疫系统发挥抗性作用，已成为创制新型绿色农药的重要创制源泉（付静, 2020；Xiao et al., 2023；Pei et al., 2025；Liu et al., 2025）。然而，当前针对猕猴桃响应细菌性溃疡病菌的代谢防御机制研究仍相对有限。尽管前期研究证实，延胡索酸、奎尼酸、绿原酸及咖啡酸等代谢物在抗病猕猴桃种质中具有显著的时序积累特征，并在体外表现出一定程度的抑菌效应（温欣, 2020；秦红艳, 2022），但这些化合物是否为激活寄主核心防御网络的关键节点、其具体的化学防卫机制如何，目前尚不明确。因此，进一步挖掘高抑菌活性且兼具商业化应用潜力的核心抗性代谢物，不仅有助于阐明猕猴桃对溃疡病的分子补偿与代谢防御机制，更为设计广谱、高效的猕猴桃溃疡病新型绿色靶向制剂奠定理论基础。

本研究以中华猕猴桃抗溃疡病品种‘金魁’与感病品种‘东红’的离体枝条为研究对象，依托本单位国家猕猴桃种质资源圃及品种培育基地，采用高效液相色谱-串联质谱（LC-MS/MS）结合非靶向代谢组学方法，通过对 Psa 侵染后不同时间节点的时序代谢组变化进行系统分析，拟探讨以下问题：（1）抗、感猕猴桃品种在响应溃疡病菌侵染过程中的时序代谢物谱图特征与大类分布规律是什么；（2）触发抗、感品种防御响应的核心差异代谢物是什么，其主要富集并激活了哪些关键代谢通路；（3）在抗病品种中持续显著上调且具备广谱抑菌活性的核心内源抗性代谢物（如对羟基苯甲醛、东莨菪素及芦丁等）的动态累积规律如何，其如何协同调控猕猴桃的抗病防御机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究参考前期国内猕猴桃主栽品种的溃疡病抗性评价研究数据（朱佳慧, 2024）,选用抗病品种‘金魁’和感病品种‘东红’为试验材料。供试材料均源自中国科学院武汉植物园国家猕猴桃种质资源圃（武汉），树龄为 3 年，生长势良好。

供试菌株为猕猴桃溃疡病病原菌——丁香假单胞菌猕猴桃致病变种（Psa）M228 株系，该菌株分离自陕西眉县‘红阳’猕猴桃，由西北农林科技大学植物保护学院果树病害综合防治研究团队提供（赵志博, 2016）。

1.2 试验方法

1.2.1 代谢物提取

猕猴桃离体枝条的溃疡病菌接种参照贺迪（2024）的方法进行。于 2024 年落叶后，采集‘金魁’（抗病）和‘东红’（感病）当年生健康枝条。筛选直径约为 0.8 cm 且长势一致的枝条，截成长 10 cm 的枝条，并用石蜡密封两端以减少水分蒸腾。活化 M228 菌株，挑取单菌落置于 1 mL LB 液体培养基中，于 28 ℃、180 r·min^{-1} 振荡培养 12 h。在 8 000 r·min^{-1} 离心 5 min 收集菌体，用无菌水重悬并稀释菌液至浓度为 OD_{600}=2.0（约 10^9 CFU·mL^{-1}）。使用打孔器在枝条中央制造 3 mm、深至木质部的伤口，随后接种定量的菌液，以接种等量无菌水作为阴性对照。

非靶向代谢组学采样部位为接种点上下各 1 cm 的木质化组织。分别于接种后 0 d（未接种）、3、7、14 d 进行取样。每次采样质量约 0.3 g，各个时间点设置 4 次生物学重复，共 32 个样品（表 1）。

表 1 抗感品种代谢组学分析样品信息表

Table 1 Sample information of resistant and susceptible cultivars for metabolomics analysis

时间 Time	‘金魁’ ‘Jinkui’	‘东红’ ‘Donghong’
未接种 No inoculation	R-0-7-1、R-0-7-2、 R-0-7-3、R-0-7-4	S-0-8-1、S-0-8-2、 S-0-8-3、S-0-8-4
接种后 3 d 3 days post inoculation	R-3-7-1、R-3-7-2、 R-3-7-3、R-3-7-4	S-3-8-1、S-3-8-2、 S-3-8-3、S-3-8-4
接种后 7 d 7 days post inoculation	R-7-7-1、R-7-7-2、 R-7-7-3、R-7-7-4	S-7-8-1、S-7-8-2、 S-7-8-3、S-7-8-4
接种后 14 d 14 days post inoculation	R-14-7-1、R-14-7-2、 R-14-7-3、R-14-7-4	S-14-8-1、S-14-8-2、 S-14-8-3、S-14-8-4

接种后的猕猴桃枝条样本加入提取液[甲醇：乙腈：水=2：2 ：1（*V/V/V*)]，于冰水浴中震荡研磨。混合物经静置、离心后取上清液进行真空干燥处理。随后，加入 60 μL 复溶液[（乙腈：水=1：1（*V/V*)]复悬复溶，涡旋振荡 30 s，并于冰水浴中超声处理。再次离心后吸取上清液，用于上机检测。液质联用（LC-MS）分析采用超高效液相色谱柱进行分离。正离子（POS）和负离子模式（NEG）采用相同的流动相系统，其中流动相 A 为 0.1%甲酸水溶液（*V/V*），流动相 B 为 0.1%甲酸乙腈溶液（*V/V*)。进样体积为 2 μL。

1.2.2 质谱数据采集与物质鉴定

液质联用（LC-MS）分析系统由 Waters Acquity UPLC I-Class PLUS 超高效液相色谱仪与 Waters Xevo G2-XS QTof 高分辨飞行时间质谱仪串联组成。

质谱条件：采用 UPLC Xevo G2-XS QTOF 相对标色谱柱（1.8 μm，2.1 mm × 100 mm；Waters 公司,美国）；利用采集软件 MassLynx V4.2（Waters）控制的 MS^E 模式进行一级和二级质谱数据采集。在每个采集循环中，系统可同时进行低碰撞能和高碰撞能的双通道数据采集：低碰撞能关闭（0 V)，高碰撞能量范围设为 10~40 V，扫描频率为每张质谱图 0.2 s。

电喷雾电离源（ESI）参数设定如下：毛细管电压为 2 500 V（正离子模式，POS）或−2 000 V（负离子模式，NEG）；锥孔电压为 30 V；离子源温度为 100 ℃；脱溶剂气温度为 500 ℃；反吹气流速为 50 L • h^{-1}；脱溶剂气流速为 800 L • h^{-1}。质荷比（*m/z*）采集范围为 50~1 200。

1.2.3 数据处理与统计分析

运用 MassLynx V4.2 软件采集原始质谱数据，随后导入 Progenesis QI 软件进行峰提取、峰对齐及基线校正等预处理。基于 Progenesis QI 软件，检索在线 METLIN 数据库、公共代谢物数据库及自建标准品数据库进行定性鉴定，并结合高分辨质谱的理论碎片离子进行匹配验证。采用 Microsoft Excel 2016 进行数据的整理与标准化处理；并利用 GraphPad Prism 8 软件进行相关图表的绘制。

2 结果与分析

2.1 样本质量控制分析

为评估质谱检测数据的可靠性与试验重复性，本研究对‘金魁’和‘东红’接种溃疡病菌后各样本的代谢物丰度进行关联分析，计算了生物学重复之间的皮尔逊相关系数。通常，当生物学重复间的相关系数处于 0.8~1 之间时，表明样本间具有极强的相关性与良好的实验重复性。统计分析结果显示（图 1），本研究中各处理组内生物学重复样品间的相关系数均在 0.9 以上。这说明各生物学重复样本间的空间异质性较低、数据重现性极佳，证实由非靶向代谢组学技术检测得到的抗/感病品种代谢组数据稳定可靠，可用于后续的差异代谢物筛选与生物学通路分析。

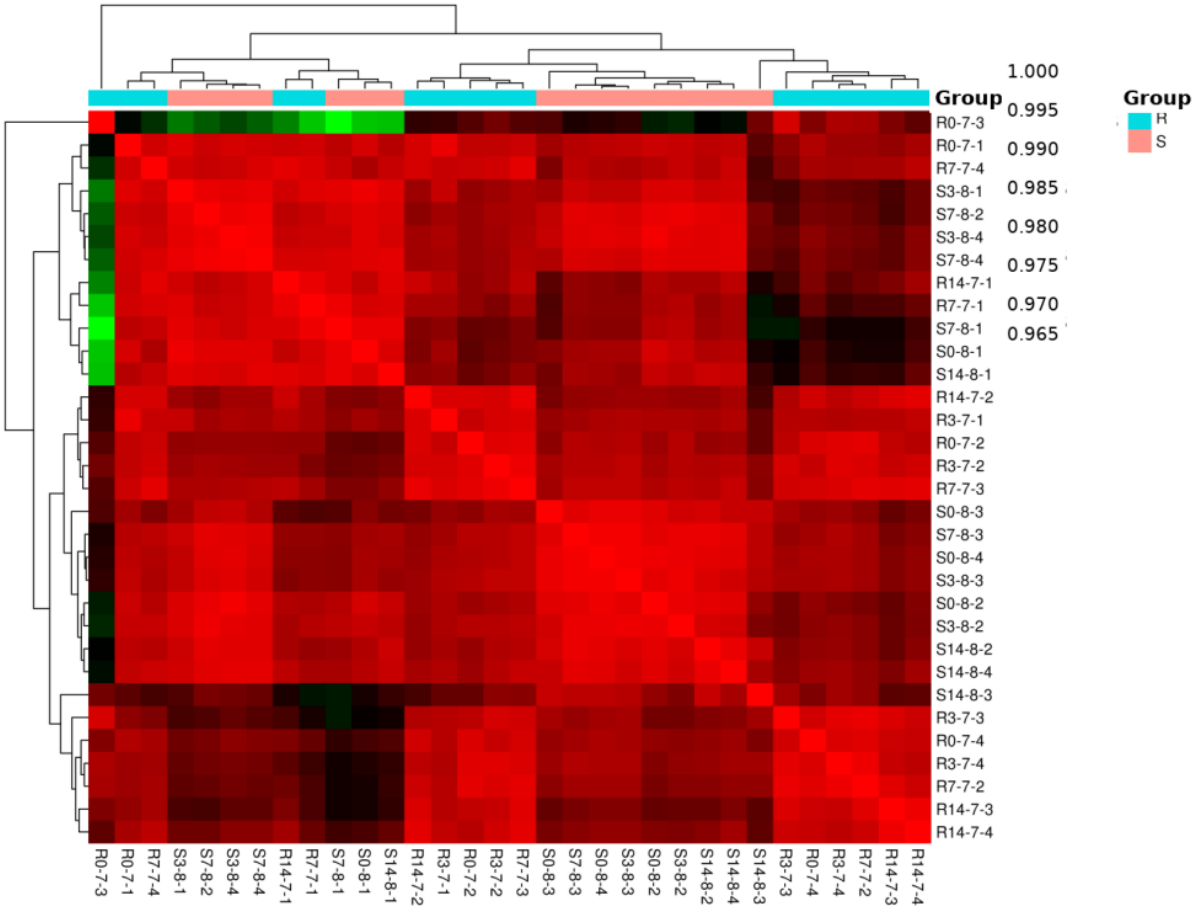


图 1 病菌侵染不同时期下抗、感猕猴桃品种的代谢物相关性分析

Fig. 1 Correlation analysis of metabolites in resistant and susceptible kiwifruit cultivars across different stages of pathogen infection

2.2 主成分分析（PCA）

基于 32 个样品中代谢物的相对丰度进行主成分分析（PCA），结果如图 2 所示。图中横、纵坐标分别代表了第一主成分（PC1）和第二主成分（PC2）。在正离子模式下，PC1 和 PC2 分别解释了 28.0%、17.8%的总体方差。结果显示，各组的生物学重复样本在 PCA 图中紧密聚集，表明实验重现性良好。抗/感病品种在受到溃疡病菌侵染后，其代谢轮廓呈现明显的趋势性分离。在 PC1 轴上，接种前后的样本分别分布于图的左右两侧，表明猕猴桃响应溃疡病侵染的响应在整体代谢水平上存在显著差异。与未接种对照（R0、S0）相比，随着病程的发展，抗感品种间均在 PC2 轴上发生了明显的位移，这表明在溃疡病菌的侵染胁迫下，‘金魁’和‘东红’的内源代谢谱均发生了剧烈的重塑。

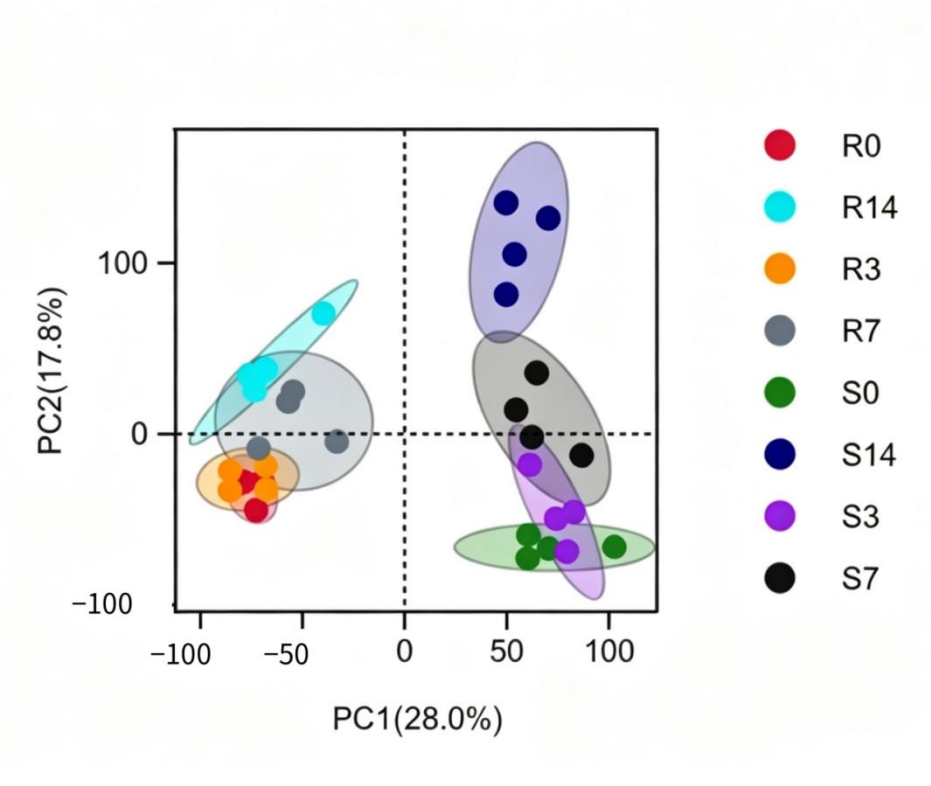


图 2 病菌侵染不同时期下抗、感猕猴桃品种代谢物的主成分分析（PCA）

Fig. 2 Principal component analysis (PCA) of metabolites from resistant and susceptible kiwifruit cultivars across different stages of pathogen infection

2.3 代谢物鉴定及化学分类统计

本研究在‘金魁’和‘东红’接种溃疡病菌前后的猕猴桃枝条样本中共检测到 6091 个代谢物。根据其化学结构与性质进行分类统计，排名前十的大类化合物如图 3 所示。其中，脂质类化合物（lipid and lipid-like molecules）为最主要的代谢物类型，占总代谢物数量的 33%，主要包括脂肪酰基和类异戊二烯脂质等；其次是有机氧化合物（organic oxygen compounds），占比为 22%；羧酸及其衍生物（carboxylic acids and substituted derivatives）和苯及其衍生物（benzene and substituted derivatives）则分别占比 12%和 11%。

此外，样本中还包含占比较低但与植物抗病密切相关的次生代谢物及其他功能组分，包括黄酮类化合物（flavonoids）、类固醇及其衍生物（steroids and their derivatives）、香豆素及其衍生物（coumarins and their derivatives）、酚类化合物（phenols）和有机氮化合物（organic nitrogen compounds），分别占 7%、5%、4%、3%及 3%。

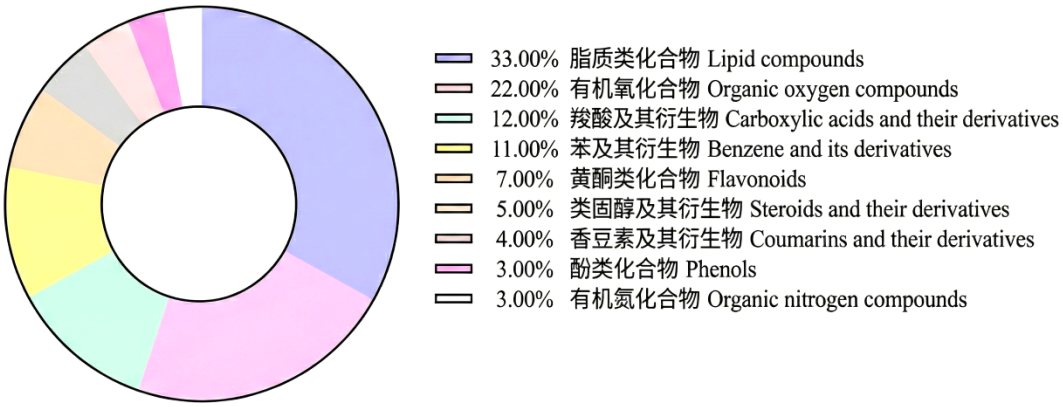
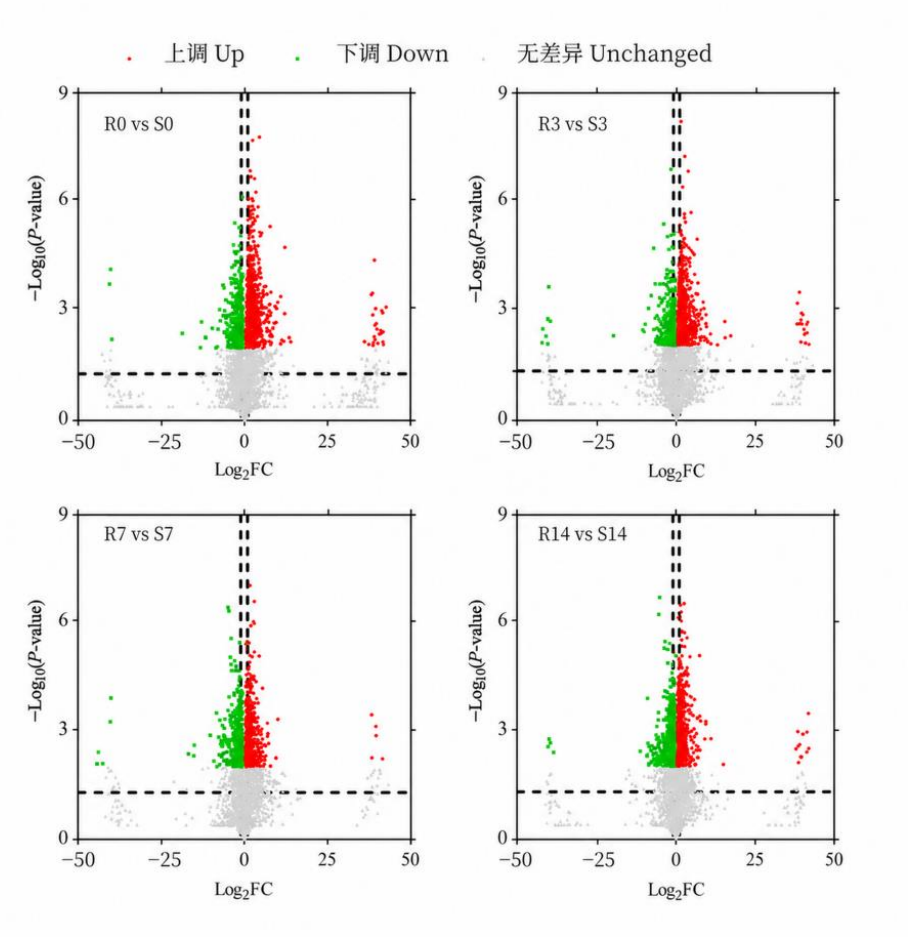


图 3 溃疡病菌侵染过程中抗、感品种代谢物的化学分类与组成比例

Fig. 3 Chemical classification and composition profiles of metabolites in resistant and susceptible cultivars at various stages of pathogen infection

2.4 抗/感品种的差异代谢物筛选与分析

猕猴桃溃疡病菌侵染不同阶段，抗、感品种中的代谢物丰度存在显著差异。本研究以 VIP>1.0、FC≥1.0 且 P-value<0.01 组学经典阈值作为筛选条件，对抗/感品种在不同病程时期的差异积累代谢物（differential accumulation metabolites, DAMs）进行筛选，火山图见图 4。分析结果显示，在未接种溃疡病时（0d，R0 vs S0），抗病品种‘金魁’相对于感病品种‘东红’共检测到 1 125 个 DAMs，其中 668 个显著上调（丰度高于‘东红’），457 个显著下调。随着病程发展，两品种间的差异代谢物数量及丰富发生了动态变化。接种后 3 d（R3 vs S3）：共筛选出 1 246 个 DAMs，其中 857 个表达上调，389 个表达下调；接种后 7 d（R7 vs S7）：共筛选出 1 271 个 DAMs，其中 666 个表达上调，605 个表达下调；接种后 14 d（R14 vs S14）：共筛选出 1 266 个 DAMs，其中 892 个表达上调，374 个表达下调。



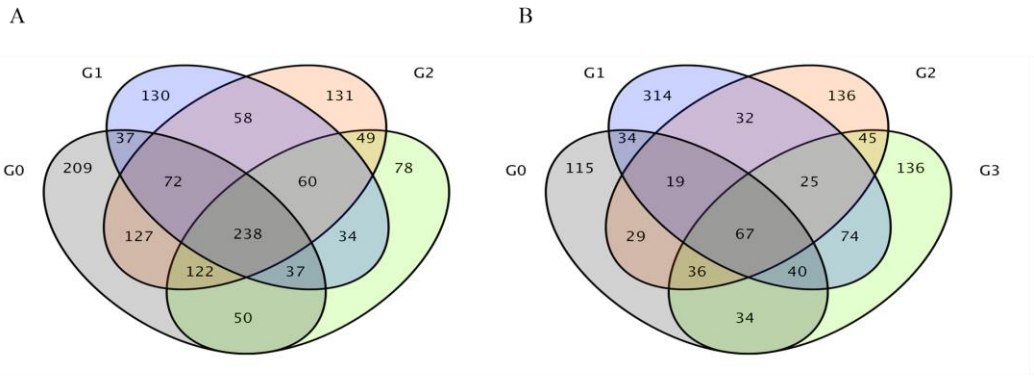
绿色点代表上调差异代谢物（在抗病品种中丰度显著高于感病品种）；红色点代表下调差异代谢物（在抗病品种中丰度显著低于感病品种）；灰色点代表无显著差异代谢物。

Green, red, and gray dots represent significantly up-regulated, down-regulated, and non-significant differential metabolites in the resistant cultivar compared with the susceptible one, respectively.

图 4 溃疡病菌侵染不同时期抗、感品种差异代谢物的火山图

Fig. 4 Volcano plots of differentially expressed metabolites (DEMs) between resistant and susceptible cultivars at different stages of pathogen infection

为明确猕猴桃抗、感品种在溃疡病菌侵染不同阶段差异代谢物（DAMs）的动态演变与交集情况，本研究绘制了不同侵染时间节点（0、3、7、14 d）差异代谢物的韦恩图（图 5）。时序对比分析显示：在未接种的基线水平（0 d），抗病品种‘金魁’较感病品种‘东红’已有 668 个代谢物显著上调，457 个代谢物显著下调。接种后 3、7、14 d，两品种间的显著上调 DAMs 分别为 857、666、892 个，显著下调 DAMs 分别为 389、605、374 个。进一步对各时间点的 DAMs 进行交集分析发现，在溃疡病菌侵染的全过程中（0~14 d），两品种间持续显著上调的核心代谢物共有 238 个，持续显著下调的代谢物共有 67 个。这些持续差异积累的代谢物可能是构筑‘金魁’对溃疡病高抗性的关键生化基础。



A. 抗、感品种间的上调差异代谢物；**B**. 抗、感品种间的下调差异代谢物。**G0**. R14 vs S14；**G1**. R7 vs S7；**G2**. R3 vs S3；**G3**. R0 vs S0。

A. Up-regulated DEMs; **B**. Down-regulated DEMs. **G0**. R14 vs S14; **G1**. R7 vs S7; **G2**. R3 vs S3; **G3**. R0 vs S0.

图 5 溃疡病菌侵染不同时期抗、感品种差异代谢物的韦恩图

Fig. 5 Venn diagrams of differentially expressed metabolites (DEMs) between resistant and susceptible cultivars at different stages of pathogen infection

2.5 核心共有差异代谢物的表达模式分析

对接种前后四个时间点（0、3、7、14 d）持续显现的共有差异代谢物进行深入分析，其 $\log_2$FC 值反映了抗、感品种间的相对丰度差异（部分核心代谢物详见表 2）。结果显示，卫矛醇、羟基肉桂酸、地黄苷、东莨菪素、对羟基苯甲醛及芦丁在抗病品种‘金魁’中的基线与侵染后含量均显著高于感病品种‘东红’，表现为显著上调。相反，天冬氨酸、芍药苷、乙氧黄酮、棉子糖、甘油酸、乳糖酸、蔗糖及琥珀酸在‘金魁’中的含量则显著低于‘东红’。

值得注意的是，随着溃疡病菌侵染时间的延长，抗感品种中的东莨菪素、对羟基苯甲醛等酚糖及苯环类代谢物质的含量均呈现出持续上升的趋势。这一动态特征暗示，东莨菪素和对羟基苯甲醛的诱导合成与积累可能与猕猴桃对溃疡病的特异性防御机制密切相关，其具体介导的抗性通路有待后续进一步解析。

表 2 溃疡病菌侵染不同时期抗、感品种关键差异代谢物的相对丰度变化

Table 2 Relative abundance dynamics of key differential metabolites in resistant and susceptible cultivars at various stages of pathogen infection

代谢物 Metabolites	$\log_2$(R0/S0)	$\log_2$(R3/S3)	$\log_2$(R7/S7)	$\log_2$(R14/S14)	类型 Type
天冬氨酸 Aspartic acid	-0.950	-1.022	-0.540	-0.322	Down
卫矛醇 Dulcitol	0.408	0.227	0.361	0.290	up
芍药苷 Paeoniflorin	0.023	-0.146	-0.337	-0.219	Down

乙氧黄酮 Efloxate	-0.409	-0.161	0.016	-0.374	Down
棉子糖 Raffinose	-1.243	-1.418	-2.236	0.264	Down
羟基肉桂酸 Hydroxycinnamic acid	-0.037	0.011	0.137	0.026	up
甘油酸 Glyceric acid	-0.149	-0.159	0.230	-0.084	Down
地黄苷 Rehmannioside	1.692	2.360	1.827	1.986	up
东莨菪素 Scopoletin	0.046	0.730	0.646	0.269	up
乳糖酸 Lactobionic acid	-0.167	0.023	-0.506	-0.038	Down
蔗糖 Sucrose	-0.151	-0.039	-0.193	-0.601	Down
对羟基苯甲醛 Hydroxybenzaldehyde	0.168	0.137	0.149	0.088	up
琥珀酸 Succinic acid	-0.605	-0.285	0.015	-1.387	Down
栀子苷 Gardenoside	-0.718	-0.532	-0.663	-0.189	Down
芦丁 Rutin	0.986	1.137	1.219	1.334	up
苯甲酸 Benzoic acid	-1.743	-1.681	-1.524	-1.171	Down
儿茶素 Catechin	-1.476	-1.205	0.407	-0.036	Down
抗霉素 Neoantimycin	-1.894	-1.253	-1.474	-1.628	Down

2.6 抗/感品种间共有差异代谢物的 KEGG 通路富集分析

在所有时期两品种间均能检测到的 6 091 个共有积累代谢物中，抗、感品种在各时期的共有代谢物共计 2 518 个，其中 1 054 个代谢物整体呈上调趋势，1 464 个呈下调趋势。通过对不同接种时期（R0 vs S0、R3 vs S3、R7 vs S7、R14 vs S14）的差异代谢组进行通路富集分析，共筛选出 87 条抗、感品种共同涉及的 KEGG 通路（图 6）。

这些通路主要集中在以下三大类生化代谢途径中：① 基础物质与能量代谢：包括柠檬酸循环（TCA cycle）、半乳糖代谢（galactose metabolism）、氨基糖和核苷酸糖代谢（amino

sugar and nucleotide sugar metabolism）及嘌呤和嘧啶核苷酸代谢（purine / pyrimidine metabolism）；② 氨基酸与脂质代谢：包括精氨酸和脯氨酸代谢（arginine and proline metabolism）、不饱和脂肪酸的生物合成（biosynthesis of unsaturated fatty acids）以及甘油酯代谢（glycerolipid metabolism）；③ 抗逆防御与次生代谢合成：包括与活性氧清除密切相关的谷胱甘肽代谢（glutathione metabolism）、抗坏血酸和醛糖酸代谢（ascorbic acid and aldonic acid metabolism），以及强化物理屏障的角质、木栓质和蜡质的生物合成（biosynthesis of cutin, suberin and waxes）通路。

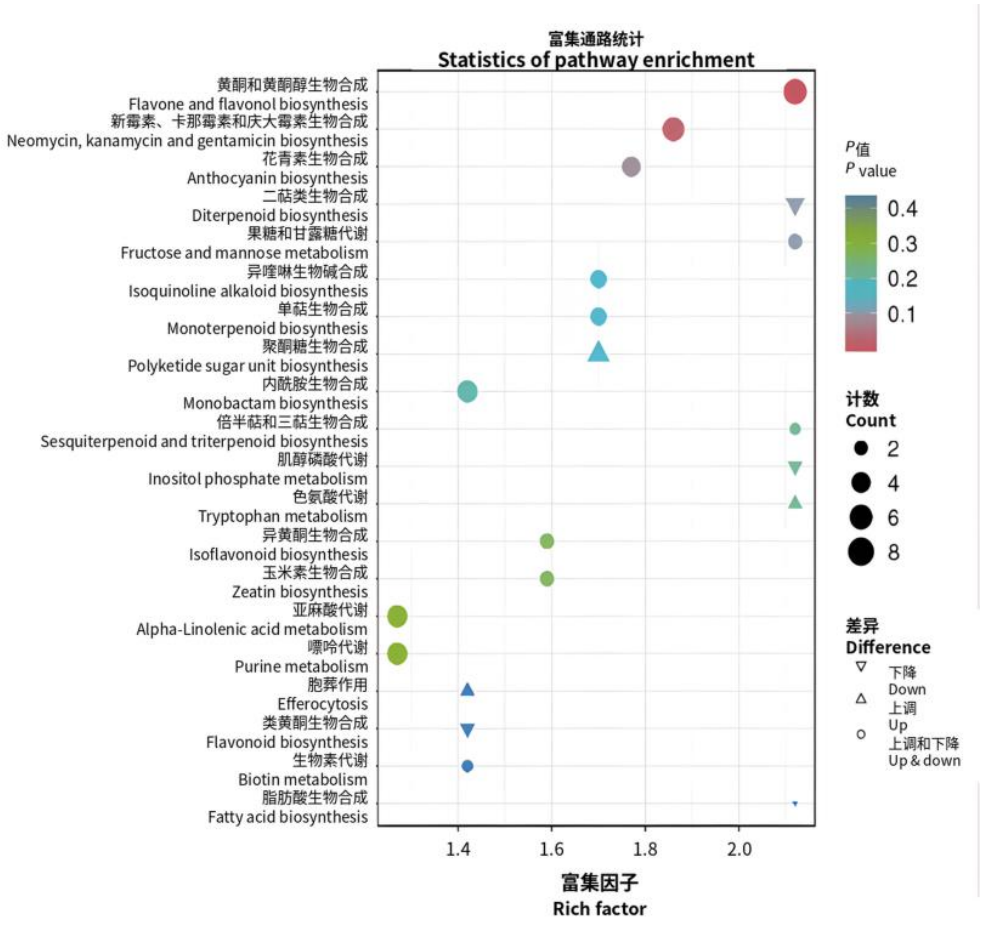


图 6 溃疡病菌侵染不同时期抗、感品种关键差异代谢物的 KEGG 通路富集气泡图

Fig. 6 KEGG pathway enrichment bubble plot of key differential metabolites in resistant and susceptible cultivars at various stages of pathogen infection

2.7 3 种代表性差异代谢产物的动态积累特征

对溃疡病菌接种后的差异代谢物进行分析，结果表明 238 种代谢物在不同侵染阶段均持续显著上调，且广泛富集于多个代谢通路。为筛选具市场应用潜力的抗性化合物，本研究基

于前期文献报道（谢萌萌, 2019；吴劲松, 2020；刘金书, 2024；祝司霞, 2025；周婷, 2025），挑选出 3 种抑菌效果显著且兼具市场开发前景的代谢物进行初步验证。

2.7.1 对羟基苯甲醛

对羟基苯甲醛（*p*-Hydroxybenzaldehyde）是植物苯丙烷代谢途径中的重要中间产物，常作为木质素生物合成的前体分子。猕猴桃枝条接种溃疡病菌后，对羟基苯甲醛的动态含量变化如图 7-A 所示。结果显示，在抗病品种‘金魁’组织中，对羟基苯甲醛含随侵染时间的延长呈现平稳增长的趋势，但较为缓慢。接种后 3、7、14 d 较未接种（0d）分别增加了 3.4%、8.9%和 16.0%。而在感病品种‘东红’中，该物质含量在侵染后迅速激增，各时间点分别相对显著增加了 10.9%、13.6%和 39.6%。值得注意的是，尽管‘东红’在侵染后增幅较大，但从绝对积累量来看，接种前后的全过程中，抗病品种‘金魁’中的对羟基苯甲醛含量始终显著高于感病品种‘东红’。这一高水平的本底积累以及侵染后的持续上升，表明对羟基苯甲醛作为一种潜在的防御性次生代谢物，在猕猴桃抵御溃疡病菌的侵染与扩散过程中发挥了关键作用。

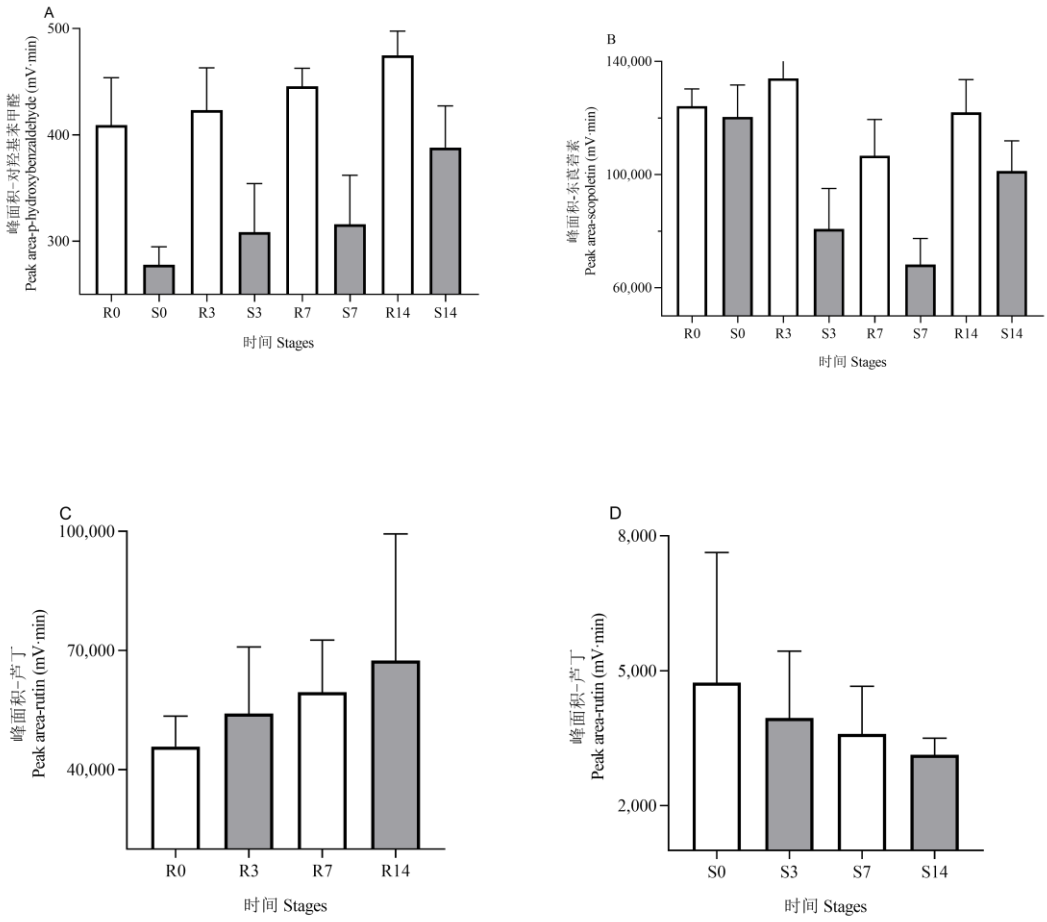
2.7.2 东莨菪素

东莨菪素（scopoletin）是植物体内重要的香豆素化合物，作为典型的植物抗毒素（phytoalexin），在调节植物生长及增强植物抵御生物胁迫中发挥着关键功能。抗/感品种在接种溃疡病菌前后的东莨菪素含量动态变化如图 7-B 所示。结果显示，在整个试验期间，抗病品种‘金魁’中的东莨菪素含量始终显著高于感病品种‘东红’。在侵染初期（3 d），‘金魁’组织中的东莨菪素含量迅速激发并达到峰值，随后略有回落，但仍维持在较高水平。相反，感病品种‘东红’在受到侵染后，其东莨菪素含量呈现出先下降后上升的异常趋势，在 3 d 和 7 d 时较未接种（0 d）分别显著降低了 32.9% 和 43.4%。‘金魁’中高水平的东莨菪素本底、侵染初期的暴发性积累，及‘东红’在侵染初期的含量骤降，暗示东莨菪素可能作为核心防御物质，通过其潜在的直接抑菌或清除活性氧（ROS）等抗氧化途径抑制溃疡病菌的早期侵染与扩散。其具体介导的植物天然免疫分子机制有待后续深入研究。

2.7.3 芦丁

芦丁（rutin）是一种经典的黄酮醇苷类化合物，在植物体内不仅能直接抑制病原菌生长，还可作为信号分子诱导植物产生系统获得性抗性（SAR），在介导植物与环境互作及生长发育中具有重要作用。抗/感病猕猴桃品种接种溃疡病菌后，芦丁的动态含量变化如图 7-C 所示。结果显示，‘金魁’（抗病）与‘东红’（感病）中的芦丁含量在侵染过程中呈现出完全相反的动态响应趋势。接种病菌后，‘金魁’中的芦丁含量呈显著持续上升趋势，在 3、7、14 d 时较未接种（0 d）分别增加了 18.1%、29.8% 和 47.3%。相反，感病品种‘东红’中的芦丁含量则随侵染时间的延长而持续骤降，各时间点分

别显著下降了 16.6%、24.2% 和 33.9%。值得注意的是，在接种前后的整个病程中，抗病品种‘金魁’体内的芦丁本底及诱导积累量均极显著高于感病品种‘东红’，其绝对丰度达到了‘东红’的 10 倍以上。这种巨大的本底优势以及侵染后的特异性诱导上调，强烈暗示芦丁可能作为核心物质，在猕猴桃抗溃疡病的固有免疫与诱导抗性机制中发挥着举足轻重的作用。



A. 对羟基苯甲醛在抗、感品种中的含量变化；**B**. 东莨菪素在抗、感品种中的含量变化；**C**. 抗病品种‘金魁’中芦丁的含量变化；**D**. 感病品种‘东红’中芦丁的含量变化。

A. Dynamic changes of *p*-hydroxybenzaldehyde abundance in resistant vs. susceptible cultivars; **B**. Dynamic changes of scopoletin abundance in resistant vs. susceptible cultivars; **C**. Rutin abundance in the resistant cultivar 'Jinkui'; **D**. Rutin abundance in the susceptible cultivar 'Donghong'.

图 7 溃疡病菌侵染后不同时期抗、感品种中关键防御代谢物的含量动态分析

Fig. 7 Dynamic analysis of key defensive metabolite abundance in resistant and susceptible cultivars at different stages after pathogen inoculation

3 讨论与结论

本研究基于非靶向代谢组学发现，在未接种溃疡病菌的基线水平（0 d），抗病品种‘金魁’相对于感病品种‘东红’已有 1 125 个差异积累代谢物（DAMs），其中 668 个表现为显著上调。这一结果从代谢组学层面有力地证实了‘金魁’具备较强的“固有免疫（constitutive immunity）”或本底防御优势。这种本底优势使抗病种质在未遭受病原菌侵染时，体内已预先储备了高浓度的防卫物质前体及信号分子，构筑了第一道化学防御屏障，从而缩短了侵染发生时的“识别—响应”时滞。

KEGG 通路富集分析进一步表明，两品种间的差异代谢物广泛富集于柠檬酸循环（TCA cycle）、精氨酸和脯氨酸代谢、谷胱甘肽代谢及角质、木栓质和蜡质的生物合成等通路。这表明猕猴桃在响应溃疡病菌胁迫时，经历了剧烈的代谢流重分配（metabolic reconfiguration）：①物理屏障的强化：脂质类（占 33%）、羧酸类（占 12%）代谢物的大量富集，直接为角质、木栓质和蜡质的生物合成提供了充足的底物，有助于‘金魁’在侵染早期通过细胞壁加厚和角质化限制溃疡病菌（Psa）经由气孔或伤口向胞间的横向扩散。② 氧化还原稳态的维持：谷胱甘肽与抗坏血酸代谢通路的显著激活，则是寄主应对 Psa 侵染引起的氧化应激（oxidative burst）的关键机制。‘金魁’维持高水平的抗氧化代谢流，能有效清除过量的活性氧（ROS），防止因细胞过氧化坏死而为营半活体寄生的 Psa 提供更有利的坏死定殖环境。

为了进一步解析‘金魁’的抗性核心，本研究聚焦了在整个病程（0~14 d）中持续显著上调且具备广谱抑菌活性的三种核心内源代谢物：对羟基苯甲醛、东莨菪素及芦丁。对羟基苯甲醛作为苯丙烷途径的重要中间产物，是单体木质素（如对羟基苯基木质素 H-lignin）合成的必需前体。结果显示，‘金魁’组织中的对羟基苯甲醛本底极高且随侵染稳步上升。相反，感病品种‘东红’在侵染后期（14 d）虽然出现了快速激增（增幅 39.6%），但其绝对积累量始终远低于‘金魁’。这种“迟到的激增”反映了感病品种在维管束系统受损后的应激性代谢响应，由于缺乏足够的前体本底支持，无法在早期阻断 Psa 的蔓延。而‘金魁’则通过持续、稳健的底物供应促进了侵染位点周围细胞的木质素化沉淀，实现了高效的物理隔离。

东莨菪素（scopoletin）作为一种经典的香豆素类植物抗毒素（phytoalexin），其在‘金魁’中的动态呈现出“早期暴发（3 d 达峰值）后维持高位”的特征，完美契合了植物诱导抗性的时间窗口。早期高浓度的东莨菪素不仅能直接损伤 Psa 的细胞膜完整性，还能作为

过氧化物酶的底物参与清除多余的 ROS（Wang et al., 2024）。最具深意的是，感病品种‘东红’在侵染早期（3 d 和 7 d），其体内的东莨菪素含量非但没有上升，反而较本底显著骤降了 32.9% 和 43.4%。这一异常现象高度暗示：Psa 在侵染初期可能向‘东红’胞内分泌了关键效应子（Effectors），劫持或抑制了其苯丙烷及香豆素合成通路中的关键限速酶，从而实现了免疫抑制（Hamsa et al., 2024）。而‘金魁’能够免疫这种抑制，并在 3 d 实现反弹暴发，是其抗病基因成功识别病原物并启动诱导免疫的典型生化表征。

黄酮醇糖苷类组分芦丁（rutin）在供试材料中呈现出差异极显著的积累模式：抗性种质‘金魁’体内芦丁绝对积累丰度是感病种质‘东红’的 10 倍以上，且该物质丰度在病原菌侵染处理后呈持续性上调趋势。芦丁在‘金魁’体内这种跨数量级的显著高积累特征，使其成为介导该品种抗病表型的核心功能性抗逆代谢物。已有研究证实，高丰度黄酮类衍生物可通过螯合 Fe^{3+}等金属阳离子阻断病原菌铁载体转运通路，进而直接抑制病原微生物增殖。更关键的是，黄酮类代谢产物可作为胞内内源信号分子，参与调控水杨酸（SA）介导的植物防御级联通路，诱导病程相关蛋白（PR proteins）大量表达，最终激活植株系统获得性抗性（systemic acquired resistance, SAR）（Zhao et al., 2023）。与之相反，‘东红’在侵染进程中芦丁含量持续性大幅衰减，一方面造成植株直接化学抑菌防御功能缺失，另一方面会引发整株系统性防御信号调控网络的整体失活。

综上所述，本研究明确了猕猴桃抗溃疡病的代谢图谱特征：抗病品种‘金魁’并非依靠单一成分防御，而是依托极高的本底次生代谢储备，在遭受 Psa 侵染时，协同调控对羟基苯甲醛（物理加固）、东莨菪素（早期暴发抑菌）以及芦丁（长效信号激活）等核心抗性物质。这一发现回答了“抗性品种何以胜出”的科学问题。后续研究将聚焦于：深入开展体外纯品及复配抑菌实验，验证这三种核心代谢物对 Psa 的联合增效作用；并利用多组学联合分析，克隆调控关键代谢物在‘金魁’中特异性暴发表达的上游关键转录因子（如 MYB 或 WRKY 家族），为创制广谱、高效的猕猴桃溃疡病新型绿色靶向生物制剂和分子标记辅助育种提供核心理论支撑。

参考文献:

Chen Z N, Luo Q F, 2024. Research on agricultural product e-commerce under the background of rural revitalization-A case study of kiwifruit in Cangxi County [J]. Journal of Chengdu Technological University, 27(5): 88-95. [陈梓楠，罗栖凤，2024. 乡村振兴背景下的农产品电商研究——以苍溪县猕猴桃为例 [J]. 成都工业学院学报，27(5)：88-95.]

Feng H, Li F D, Liu X, et al., 2023. Current status and suggestions on chemical control of major fruit tree diseases in China [J]. Modern Agrochemicals, (6): 7-12. [冯浩，李富东，刘笑，等，2023. 我国主要果树病害化学防治现状与建议 [J]. 现代农药，(6)：7-12.]
Fu J, Sun M, Ma C H, et al., 2020. Metabolomic analysis of four *Allium* plants and inhibitory effects of their main components on *Botryosphaeria dothidea* [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, (S1): 363-370. [付静，孙梦，马春晖，等，2020. 4 种葱属植物代谢组分析及其主要成分对苹果轮纹病菌的抑制作用 [J]. 华北农学报，(增刊 1)：363-370.]
Hamsa S, Rajarammohan S, Aswal M, et al., 2024. Transcriptome responses of *Arabidopsis* to necrotrophic fungus *Alternaria brassicae* reveal pathways and candidate genes associated with resistance [J]. Plant Molecular Biology, 114(3): 68.
He D, Zhong C H, Zhu J H, et al., 2024. Study on disease resistance evaluation and resistance mechanism of interspecific hybrid population between *Pyrus ussuriensis* and *Actinidia chinensis* [J]. Journal of Fruit Science, 41(11): 2235-2249. [贺迪，钟彩虹，朱佳慧，等，2024. 山梨与中华猕猴桃种间杂交群体的抗病性评价及抗病机制的研究 [J]. 果树学报，41(11)：2235-2249.]
Khizar M, Shi J X, Saieem S, et al., 2020. Resistance associated metabolite profiling of *Aspergillus* leaf spot in cotton through non-targeted metabolomics [J]. PLoS ONE, 15(2): e0228675.
Li C, Wang T L, Liu W, et al., 2024. Occurrence and control suggestions of kiwifruit bacterial canker in the *Dabie Mountain* area [J]. Practical Technology and Information of Fruit Trees, (8): 45-48. [李晨，王天乐，刘巍，等，2024. 大别山区猕猴桃溃疡病发生情况与防控建议 [J]. 果树实用技术与信息，(8)：45-48.]
Li D W, Huang W J, Zhong C H, 2024. Current status of China's kiwifruit industry and development suggestions for the "15th Five-Year Plan" period [J]. Journal of Fruit Science, 41(11): 2149-2159. [李大卫，黄文俊，钟彩虹，2024. 中国猕猴桃产业现状及“十五五”发展建议 [J]. 果树学报，41(11)：2149-2159.]
Li J H, 2020. A functional omics study on the antibacterial mechanism of two pathogenic antagonistic bacteria based on whole genome and metabolomics [D]. Qingdao: Ocean University of China. [李佳徽，2020. 基于全基因组和代谢组学的两株病原拮抗菌抑菌的功能组学机理研究 [D]. 青岛：中国海洋大学.]
Li Z X, Yang S, Wang X, et al., 2023. Widely targeted metabolomics analysis reveals the effect of exogenous auxin on postharvest resistance to *Botrytis cinerea* in kiwifruit (*Actinidia chinensis* L.) [J]. Postharvest Biology and Technology, 195: 112129.
Liu J S, 2024. Mining and functional identification of protocatechuic aldehyde synthase from the medicinal plant *Lycoris aurea* [D]. Qufu: Qufu Normal University. [刘金书，2024. 药用植物忽地笑中原儿茶醛合成酶的挖掘与功能鉴定研究 [D]. 曲阜：曲阜师范大学.]
Liu S J, Xu Y T, Yang K, et al., 2025. Origin and de novo domestication of sweet orange [J]. Nature Genetics, 57(3):754-762.
Miao P, Wang H J, Wang W, et al., 2025. A widespread plant defense compound disarms bacterial type III injectisome assembly [J]. Science, 387(6737):eads0377.
Pretorius C J, Dubery I A, 2024. Integration of targeted metabolome and transcript profiling of *Pseudomonas syringae*-triggered changes in defence-related phytochemicals in oat plants [J]. Planta, 260(1): 8.
Qin H Y, 2022. Physiological responses and multi-omics analysis of *Actinidia arguta* to *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* (Psa) infection [D]. Beijing: Chinese Academy of

Agricultural Sciences. [秦红艳，2022. 软枣猕猴桃对细菌性溃疡病（Psa）侵染的生理响应及多组学分析 [D]. 北京：中国农业科学院.]
Sun M, Wang R C, Chen X B, et al., 2025. Occurrence and epidemic regularity of kiwifruit bacterial canker and comprehensive control measures [J]. Modern Agricultural Science and Technology, (08): 70-75. [孙媚，王仁才，陈细兵，等，2025. 猕猴桃细菌性溃疡病发生流行规律及综合防治措施 [J]. 现代农业科技，(8)：70-75.]
Tian D D, Qin L Y, Verma K, et al., 2023. Transcriptomic and metabolomic differences between banana varieties which are resistant or susceptible to *Fusarium* wilt [J]. PeerJ, 11: e16549.
Wang J, Chen P T, Zhao T F, et al., 2024. Biosynthesis of scopoletin in sweet potato confers resistance against *Fusarium oxysporum* [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 72(14): 7749-7764.
Wen X, 2020. Evaluation of resistance to bacterial canker and study on resistance physiology of *Actinidia arguta* germplasm resources [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [温欣，2020. 软枣猕猴桃种质资源溃疡病抗性评价及抗性生理研究 [D]. 北京：中国农业科学院.]
Wu J S, 2020. "Chemical defense" of plants against pathogenic microorganisms: Biosynthesis of phytoalexins and their molecular regulatory mechanisms [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 31(07): 2161-2167. [吴劲松，2020. 植物对病原微生物的“化学防御”:植保素的生物合成及其分子调控机制 [J]. 应用生态学报，31(07)：2161-2167.]
Xiao X O, Lin W Q, Feng E Y, et al., 2023. Transcriptome and metabolome response of eggplant against *Ralstonia solanacearum* infection [J]. PeerJ, 11: e14658.
Xie M M, Yan J C, Chen L J, et al., 2019. Induced resistance of soybean to gray leaf spot by scopoletin coated seeds [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 41(2): 243-249. [谢萌萌，闫继辰，陈立杰，等，2019. 东莨菪素包衣种子诱导大豆抗灰斑病研究 [J]. 中国油料作物学报，41(2)：243-249.]
Yang X R, Yan S Y, Li G S, et al., 2024. Rice-*Magnaporthe oryzae* interactions in resistant and susceptible rice cultivars under panicle blast infection based on defense-related enzyme activities and metabolomics [J]. PLoS ONE, 19(3): e0299999.
Zhang M, Sun L M, Fu R, et al., 2025. Research progress on resistance to bacterial canker in kiwifruit [J]. Journal of Fruit Science, (1): 196-206. [张敏，孙雷明，付蓉，等，2025. 猕猴桃抗细菌性溃疡病研究进展 [J]. 果树学报，(1)：196-206.]
Zhang X C, Hu R P, Liu X F, et al., 2024. Occurrence status and control strategies of major diseases in Sichuan kiwifruit [J]. Sichuan Agricultural Science and Technology, (8): 47-49. [张小川，胡容平，刘小凤，等，2024. 四川猕猴桃主要病害发生情况与防治策略 [J]. 四川农业科技，(8)：47-49.]
Zhao H P, Ding X Y, Chu X M, et al., 2023. Plant immune inducer ZNC promotes rutin accumulation and enhances resistance to *Botrytis cinerea* in tomato [J]. Stress Biology, 3(1): 36.
Zhao Y S, 2023. Guizhou: The small kiwifruit in Xiuwen County grows into a major industry [J]. China Fruit Industry Information, 40(11): 52-53. [赵玉山，2023. 贵州：修文县小小猕猴桃成长为大产业 [J]. 中国果业信息，40(11)：52-53.]
Zhao Z B, 2016. Study on population structure and pathogenic mechanism of *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* causing kiwifruit bacterial canker [D]. Yangling: Northwest A & F University. [赵志博，2016. 猕猴桃细菌性溃疡病菌群体结构与致病机制研究 [D]. 杨陵：西北农林科技大学.]

Zhou T, Wang H G, Zhang J X, et al., 2025. Research progress on sources, synthetic metabolism and regulation of rutin in plant-based food raw materials [J]. Food Science, 46(3): 284-295. [周婷，王海歌，张继星，等，2025. 植物性食品原料中芦丁的来源、合成代谢与调控研究进展 [J]. 食品科学，46(3)：284-295.]

Zhu J H, Li L, He D, et al., 2024. Evaluation of resistance to bacterial canker and analysis of physiological indices in main cultivated kiwifruit varieties [J]. Journal of Fruit Science, 41(11): 2312-2322. [朱佳慧，李黎，贺迪，等，2024. 猕猴桃主栽品种溃疡病抗性评价及生理指标分析 [J]. 果树学报，41(11)：2312-2322.]

Zhu S X, 2025. Inhibition of quorum sensing of *Pseudomonas aeruginosa* by flavonoids rutin, myricetin, and hesperidin at sub-inhibitory concentrations [J]. Chinese Journal of Antibiotics. [祝司霞，2025. 亚抑菌浓度的黄酮类化合物芦丁、杨梅素与橙皮苷对铜绿假单胞菌群体感应的抑制作用 [J]. 中国抗生素杂志， DOI:10.13461/j.cnki.cja.008055.]