

# 化肥施用量对设施黄瓜叶片差异代谢物的影响

孙少坤<sup>1,2</sup>, 王爽<sup>2,3</sup>, 刘术均<sup>1</sup>

(1. 辽宁省农业科学院蔬菜研究所 沈阳 110161; 2. 沈阳农业大学园艺学院 沈阳 110866;  
3. 辽东学院农学院 辽宁丹东 118001)

**摘要:**为探究化肥施用量对设施黄瓜叶片代谢物和差异代谢途径的影响机制,以黄瓜品种津优30为试材,设置不施肥(CF0)、减量施肥(CF0.5)、常规施肥(CF1)和过量施肥(CF2)共4个处理,采用气相色谱质谱(GC-MS)分析叶片代谢组学变化,并比较CF0.5、CF2与CF1处理之间的代谢差异。结果表明,与CF1处理相比,CF0.5处理筛选出14种差异代谢物,CF2处理筛选出16种差异代谢物,CF0.5和CF2共有10种差异代谢物。这些差异代谢物主要分为氨基酸类、糖类和有机酸类物质,其相对丰度在CF0.5处理下普遍呈下调趋势,在CF2处理下普遍呈上调趋势。差异代谢物的变化可能与土壤中养分含量密切相关,黄瓜叶片可能通过累积氨基酸类、有机酸类物质来响应施肥胁迫。

**关键词:**设施黄瓜;化肥施用;代谢组学;差异代谢物

中图分类号:S642.2 文献标志码:A 文章编号:1673-2871(2025)07-072-07

## Effects of fertilizer application rate on differential metabolites in facility cucumber leaves

SUN Shaokun<sup>1,2</sup>, WANG Shuang<sup>2,3</sup>, LIU Shujun<sup>1</sup>

(1. Institute of Vegetable Research, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, Liaoning, China; 2. College of Horticulture, Shenyang Agriculture University, Shenyang 110866, Liaoning, China; 3. College of Agriculture, Liaodong University, Dandong 118001, Liaoning, China)

**Abstract:** To investigate the mechanism of the effects of fertilizer application rate on metabolites and differential metabolic pathways in cucumber leaves, the cucumber variety Jinyou 30 was used as the test material, and no fertilization (CF0), reduced fertilization (CF0.5), conventional fertilization (CF1), and excessive fertilization (CF2) treatments were set up. Gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) was used to analyze the changes in leaf metabolomics, and the metabolic differences between CF0.5, CF2, and CF1 were compared. The results showed that compared with CF1, CF0.5 treatment screened 14 differential metabolites, CF2 treatment screened 16 differential metabolites, and CF0.5 and CF2 had a total of 10 differential metabolites. These differential metabolites are mainly divided into amino acids, sugars, and organic acids, and their relative abundance generally shows a downward trend under CF0.5 treatment and an upward trend under CF2 treatment. The changes in differential metabolites may be closely related to nutrient content in soil, and cucumber leaves may respond to fertilization stress by accumulating amino acids and organic acids.

**Key words:** Facility cucumber; Fertilizer application; Metabolomics; Differential metabolites

设施蔬菜具有较高的经济效益,近年来发展迅速<sup>[1]</sup>。然而,在高收益的驱动下,以市场为导向,设施蔬菜生产中农民大量使用肥料来提高产量,且北方地区设施栽培一年两茬,休耕时间短,大量的养分在设施土壤中不断累积,导致土壤酸化、次生盐渍化等问题频发<sup>[2-4]</sup>。这不仅影响蔬菜类作物的品质与产量,也危及设施产业的可持续发展<sup>[2-5]</sup>。科学

精准施肥是农业生产提质增效的重要措施。

氮磷钾肥调控蔬菜的形态建成,影响蔬菜的生长发育、产量和代谢。代谢组学是系统生物学的重要组成部分,越来越多地应用于探究植物在各种非生物胁迫条件下的生理反应<sup>[6-7]</sup>。前人在养分胁迫对作物生理代谢的影响方面已有相关研究。氮素缺乏会导致作物叶片的代谢重新编程,主要影响次

收稿日期:2024-10-09;修回日期:2025-01-20

基金项目:辽宁省农业科学院院长基金博士启动(2023BS0802);辽宁省农业科学院学科建设(2024XKJS5206)

作者简介:孙少坤,男,助理研究员,主要从事设施蔬菜类作物研究。E-mail:sunshaokun2015@126.com

通信作者:刘术均,男,副研究员,主要从事设施蔬菜生理与栽培研究。E-mail:llssjj2000@163.com

生代谢和激素谱,反映在光合性能、冠层生长和果实品质调节中<sup>[8]</sup>。低氮供应对生菜碳代谢、氨基酸代谢和酚类生物合成代谢均有显著影响,低氮处理下可能通过有效地将更多的碳和氮资源转向酚类生物合成途径而促进生菜中酚类物质的积累<sup>[9]</sup>。当土壤中磷肥缺乏时,油棕叶片中糖类、氨基酸类和有机酸类物质的形成受到干扰,尤其是糖类物质<sup>[10]</sup>。据报道,在低磷条件下,大麦植株中的铵代谢产物显著积累<sup>[11]</sup>,但也有研究表明,缺磷条件下氨基酸含量降低<sup>[12]</sup>。田秀英等<sup>[13]</sup>研究表明,适宜施用钾肥显著提高黄花梨叶片叶绿素、可溶性糖、游离氨基酸和可溶性蛋白含量,显著提高果实硬度、维生素C含量、可溶性固形物含量和总酸量,显著降低了叶片丙二醛和果实硝酸盐含量,适宜的钾肥能促进黄花梨生长发育,提高果实产量和改善品质。除了低氮、低磷胁迫外,高氮胁迫也会影响作物的生长发育,与正常氮肥处理相比,过量施氮降低了小麦对活性氧的清除能力,提高了脂质过氧化水平,并引起显著的代谢变化,干扰了氮代谢、次生代谢和脂质代谢,导致籽粒灌浆减少<sup>[14]</sup>。此外,在水培条件下,营养液电导率升高会显著影响甜椒的生长和生理反应,脯氨酸和可溶性蛋白含量从低电导率处理到高电导率处理逐渐升高<sup>[15]</sup>。当前对氮、磷、钾肥单素胁迫影响作物生理代谢的研究已经较为深入,然而氮磷钾三素化肥同时施用更加符合实际生产情况,可关于不同浓度氮磷钾三素施用对设施蔬菜叶片代谢特征影响的研究尚未见详细报道。

鉴于此,笔者以黄瓜为试材,探究氮磷钾三素化肥同时减量施用和过量施用对设施栽培黄瓜叶片代谢物的影响,明晰黄瓜叶片在氮磷钾三素化肥胁迫下的反应机制,以期为设施生产中合理施用化肥和维持设施产业绿色健康可持续发展提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料

本试验在沈阳农业大学日光温室内进行,于2017年和2018年进行为期两年连作4茬的盆栽试验,以购买自天津农业科学院的黄瓜品种津优30为试材。试验所用土壤取自沈阳农业大学温室后方,过筛混匀后待用。试验土壤的基础化学性质如下:pH=7.21,有机质含量(SOM)(w,后同)17.8 g·kg<sup>-1</sup>,速效氮含量(AN)105 mg·kg<sup>-1</sup>,速效磷含量(AP)112.8 mg·kg<sup>-1</sup>,速效钾含量(AK)121.5 mg·kg<sup>-1</sup>。

### 1.2 试验设计

本研究设4个施肥处理,分别是不施肥(CF0)、减量施肥(CF0.5)、常规施肥(CF1)和过量施肥(CF2),常规施肥量参考农户平均施肥量而设定。其中氮肥使用尿素,磷肥使用磷酸二氢钾,钾肥使用硫酸钾。每个处理设置5次重复,共20盆随机摆放。试验开始时在每个盆中装7 kg风干土壤,待黄瓜幼苗长到3叶1心时定植到盆中,种植20 d后进行第1次施肥处理,种植50 d后进行第2次施肥处理,种植70 d后进行第3次施肥处理,每次施肥量一致。整个生长期为100 d,共施肥3次,化肥施用总量如表1所示。

表1 不同水平化肥施用试验中的化肥施用量

Table 1 Fertilizer application rate in different levels of fertilizer application experiment (kg·hm<sup>-2</sup>)

处理 Treatment	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O
CF0	0.0	0.0	0.0
CF0.5	129.5	120.5	132.0
CF1	259.0	241.0	264.0
CF2	518.0	482.0	527.0

在连作第4茬取样测定,每个处理随机选取4株黄瓜,在种植90 d时,从黄瓜生长点往下第4片叶取样,每个处理随机选取4个样品。将黄瓜叶片用去离子水洗净后快速擦干,剪碎后混匀用锡箔纸包裹,立即浸泡在液氮中速冻,然后放置于-80℃的超低温冰箱保存备用。

### 1.3 方法

1.3.1 代谢物提取及测定 参考Zhang等<sup>[16]</sup>的方法,取冷冻叶片样品,研磨成粉末。称约60 mg样品,将其转移到带有液氮的1.5 mL Eppendorf试管中,向每个试管中加入360 μL冷甲醇和40 μL内标物(溶于甲醇中的0.3 mg·mL<sup>-1</sup> 2-氯-1-苯丙氨酸)。在冰水中涡旋2 min并超声30 min后,加入200 μL氯仿涡旋1 min,再加入400 μL水涡旋1 min并超声30 min。然后将试管在4℃、13 900g下离心10 min。将每个试管中约300 μL的上清液转移到1.5 mL的Eppendorf试管中,真空浓缩并冷冻干燥。在样品衍生化后,使用与Agilent 5977A质量选择性检测器(Agilent Technologies股份有限公司, Santa Clara, CA)耦合的Agilent 7890B气相色谱系统测定衍生样品,配备的色谱柱为HP-5MS(30 m×0.25 mm ID×0.25 μm,安捷伦J&W Scientific, Folsom, CA, USA Agilent Technologies, Santa Clara, CA)。以无分流模式注入1 μL衍生样品,恒定氦气流速为1 mL·min<sup>-1</sup>,界面温度和离子源温度分别设

定为 250 °C 和 230 °C。烘箱初始温度为 70 °C，保温 1 min，以 1 °C·min<sup>-1</sup> 的速度逐渐升至 76 °C，保温 5 min 后以 5 °C·min<sup>-1</sup> 的速度逐渐升至 165 °C，再以 3 °C·min<sup>-1</sup> 的速度升至 200 °C，最后以 7 °C·min<sup>-1</sup> 的速度升至 250 °C，保温 10 min。

1.3.2 代谢物数据分析 每个代谢产物的相对丰度在分析前进行内标归一化处理，缺失值被认为低于检测极限，用最小化合物值的一半替代。使用 MetaboAnalyst 6.0 (<https://www.metaboanalyst.ca/>) 进行主成分分析(PCA)、偏最小二乘判别分析(PLS-DA)、正交偏最小二乘判别分析(OPLS-DA)和差异代谢途径分析<sup>[17]</sup>。OPLS-DA 分析中，以处理组中 VIP>1 且  $p<0.05$  的代谢物视为显著代谢物<sup>[18]</sup>。差异代谢途径分析中  $p>0.1$  的通路被认为受到明显干扰<sup>[16]</sup>。此外，使用在

线网页 (<https://bioinfogp.cnb.csic.es/tools/venny/>) 绘制 Venn 图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同施肥量下设施黄瓜叶片代谢物分析

使用 GC-MS 在黄瓜叶片中共鉴定出 32 种代谢物，主要为糖类、氨基酸类和有机酸类物质。根据主成分分析(PCA)可知，适量施肥和过量施肥下叶片代谢物略有重叠，沿着第一坐标轴与不施肥和减量施肥显著分离(图 1-a)。为了更清晰地显示不同化肥施用量对黄瓜叶片差异代谢物的影响，使用偏最小二乘判别分析(PLS-DA)对数据进行了分析，如图 1-b 所示，不施肥和 3 种不同化肥施用水平的叶片代谢物显著分离，在第一和第二坐标轴上分别解释总变量的 67.5% 和 7.4%。

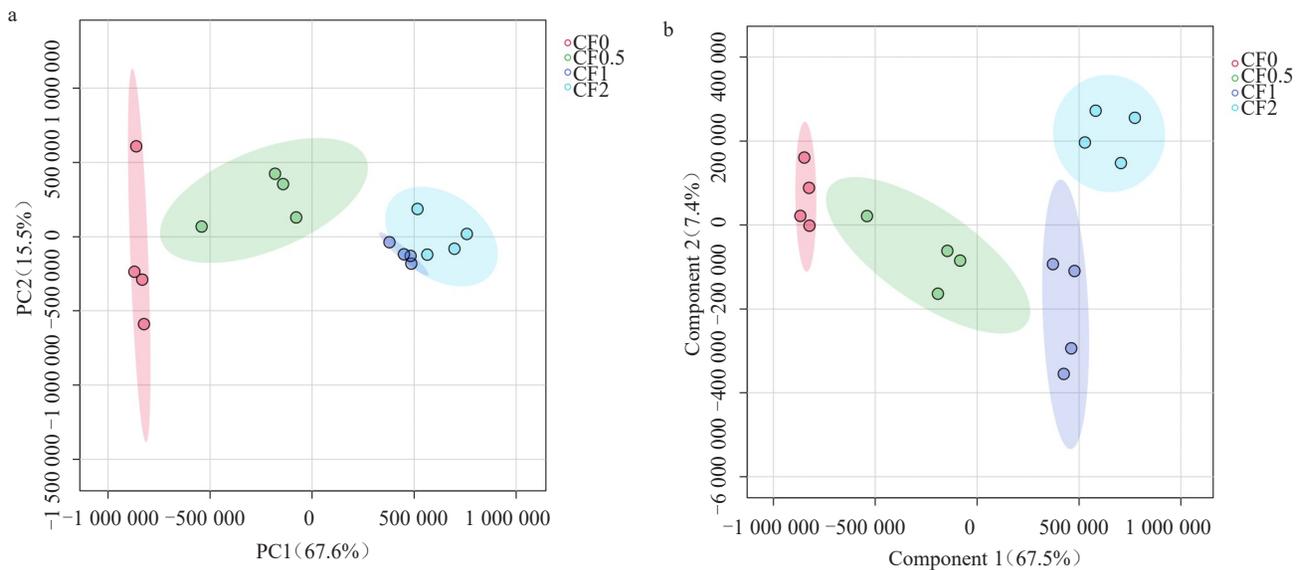


图 1 不同施肥量对设施黄瓜叶片代谢物影响的 PCA 分析(a)和 PLS-DA 分析(b)

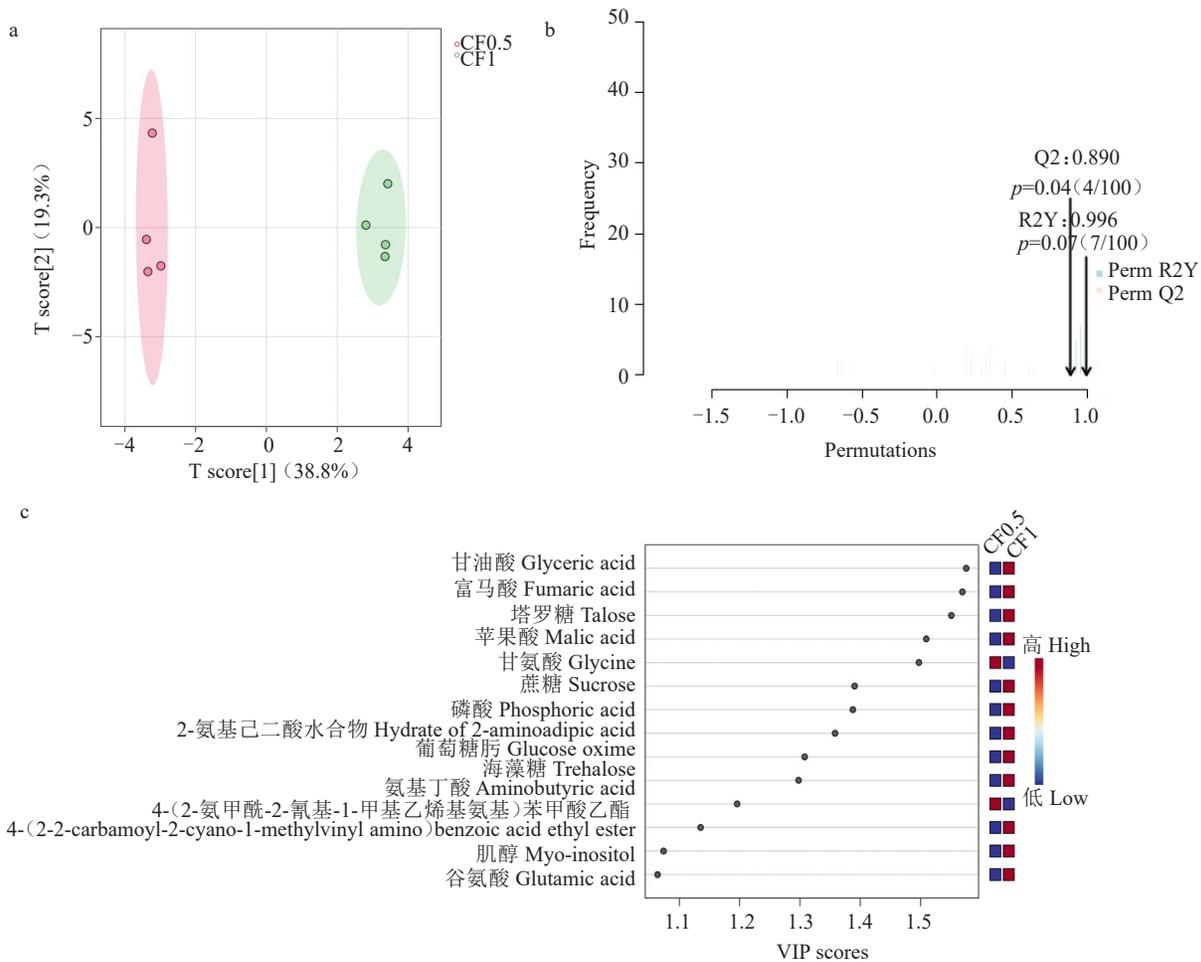
Fig. 1 PCA analysis(a) and PLS-DA analysis(b) of the effects of different fertilizer levels on metabolites in facility cucumber leaves

### 2.2 不同施肥量下设施黄瓜叶片代谢组差异分析

为了进一步深入探究减量施肥、过量施肥与适量施肥对黄瓜叶片代谢组的差异影响，笔者采用正交偏最小二乘判别法(OPLS-DA)分析表明，在减量施肥与适量施肥下代谢物明显分离(图 2-a)，模型分析显示 R<sup>2</sup> 为 0.996，Q<sup>2</sup> 为 0.890(图 2-b)，在过量施肥与适量施肥下代谢物也明显分离(图 3-a)，模型分析显示 R<sup>2</sup> 为 0.997，Q<sup>2</sup> 为 0.931(图 3-b)，所有结果均未发生过拟合，这说明模型可靠度高，预测能力良好。根据 OPLS-DA 模型参数中 VIP 得分 (VIP≥1) 和  $t$  检验的  $p$  值来筛选减量施肥、过量施

肥分别与适量施肥(CF0.5 vs CF1 和 CF2 vs CF1)之间的差异代谢物。

由图 2-c 可知，CF0.5 vs CF1 组共筛选出 14 种差异代谢物，这些差异代谢物分别属于氨基酸类(甘氨酸、2-氨基己二酸水合物、氨基丁酸、谷氨酸)、糖类(塔罗糖、蔗糖、葡萄糖、海藻糖)、有机酸类(甘油酸、富马酸、苹果酸)、酯类[4-(2-氨基酰-2-氨基-1-甲基乙烯基氨基)苯甲酸乙酯]、醇类(肌醇)和其他类(磷酸)。其中，与适量施肥相比，减量施肥下除了甘氨酸和氨基丁酸的含量上调外，其余 12 种差异代谢物含量均为下调。



注:红色代表差异代谢物含量上调,蓝色为下调。下同。

Note: Red represents up-regulation of differential metabolite content, while blue represents down-regulation. The same below.

图2 减量施肥与常规施肥对设施黄瓜叶片代谢物影响的 OPLS-DA 分析(a)、模型分析(b)和 VIP 分析(c)

Fig. 2 OPLS-DA analysis(a), model analysis(b), and VIP analysis(c) of the effects of reduced fertilization and conventional fertilization on metabolites in facility cucumber leaves

CF2 vs CF1 组共筛选出 16 种差异代谢物, 这些差异代谢物分别是有机酸类(琥珀酸、苹果酸、甘油酸、十八酸)、糖类(左旋葡聚糖、葡萄糖脎、蔗糖)、氨基酸类(2-氨基己二酸水合物、L-脯氨酸、哌啶酸、甘氨酸、氨基丁酸)、醇类(肌醇、丙三醇)、酯类[4-(2-氨基酰-2-氰基-1-甲基乙烯基氨基)苯甲酸乙酯] 和其他类(磷酸)。其中,与适量施肥相比,过量施肥下除了甘油酸、左旋葡聚糖、蔗糖的含量显著下调外,其余 13 种差异代谢物含量均为显著上调(图 3-c)。

此外,韦恩分析(图 4)表明,CF0.5 vs CF1 和 CF2 vs CF1 两个对比组中有 10 种共有的差异代谢物,分别是甘油酸、苹果酸、甘氨酸、蔗糖、磷酸、2-氨基己二酸水合物、葡萄糖脎、氨基丁酸、(2-氨基酰-2-氰基-1-甲基乙烯基氨基)苯甲酸乙酯、肌醇。CF0.5 vs CF1 组特有的 4 种差异代谢物为富马酸、

塔罗糖、海藻糖、谷氨酸。CF2 vs CF1 组特有的 6 种差异代谢物为琥珀酸、L-脯氨酸、哌啶酸、左旋葡聚糖、丙三醇、十八酸。

### 2.3 不同施肥量下设施黄瓜叶片差异代谢物通路分析

通过分析减量施肥和过量施肥下设施黄瓜叶片内代谢通路的变化,探索黄瓜叶片响应施肥胁迫的代谢机制。KEGG 富集分析发现减量施肥下主要干扰丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢,乙醛酸和二羧酸代谢,甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢,丙酮酸代谢,丁酸代谢,谷胱甘肽代谢,酪氨酸代谢途径(图 5-a)。过量施肥主要扰动甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢,乙醛酸和二羧酸代谢,甘油酯代谢,丙酮酸代谢,丁酸代谢,丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢途径(图 5-b)。在减量施肥和过量施肥下,共同干扰的代谢途径有甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢,乙

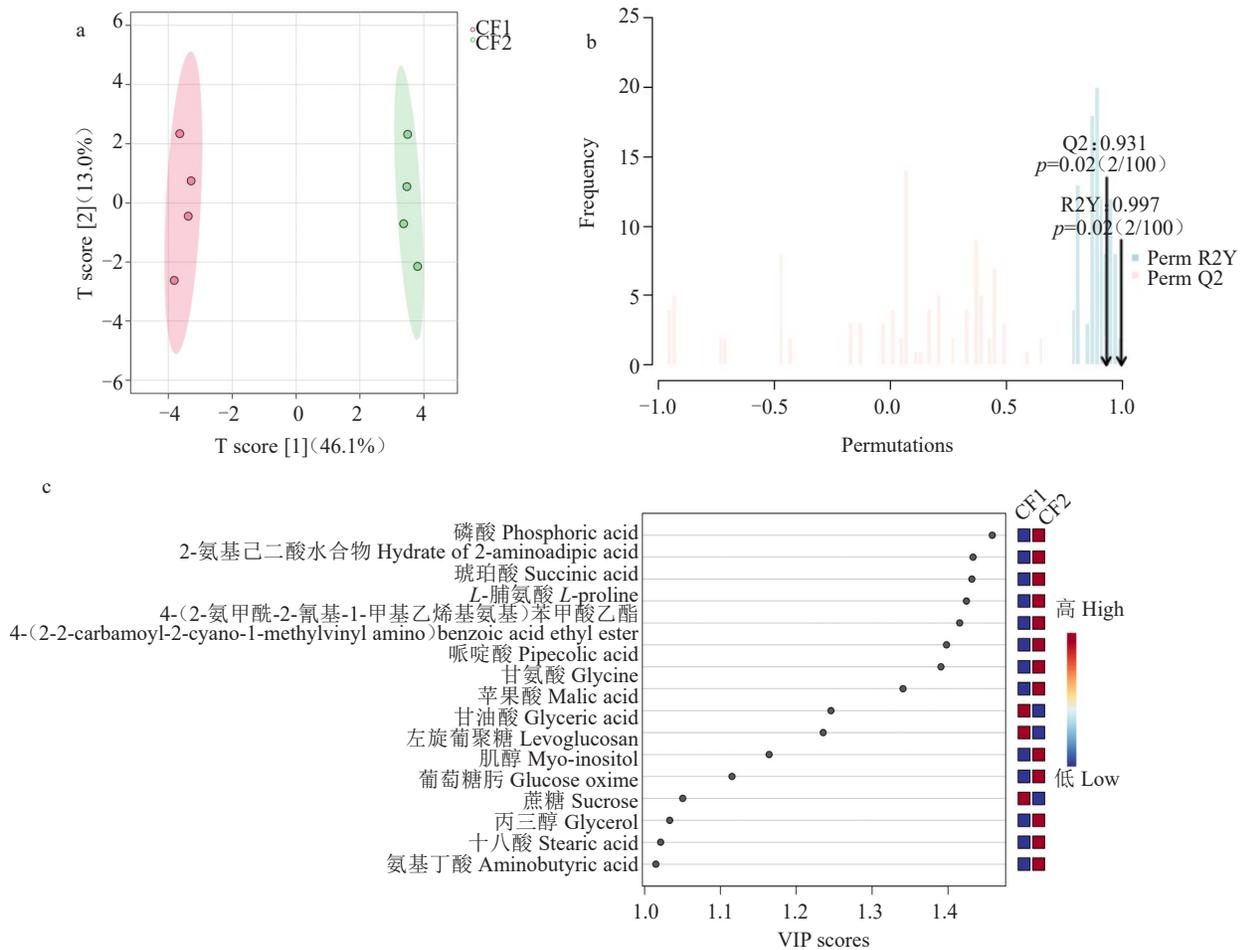


图3 过量施肥与常规施肥对设施黄瓜叶片代谢物影响的 OPLS-DA 分析(a)、模型分析(b)和 VIP 分析(c)  
 Fig. 3 OPLS-DA analysis(a), model analysis(b), and VIP analysis(c) of the effects of excessive fertilization and conventional fertilization on metabolites in facility cucumber leaves

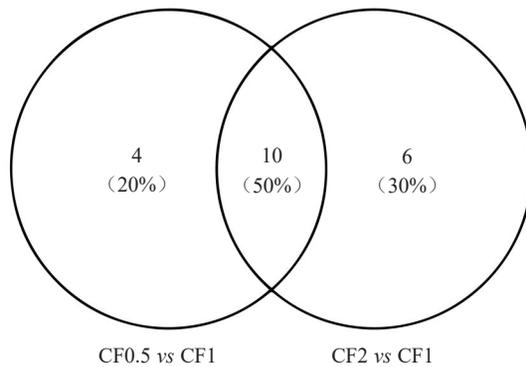


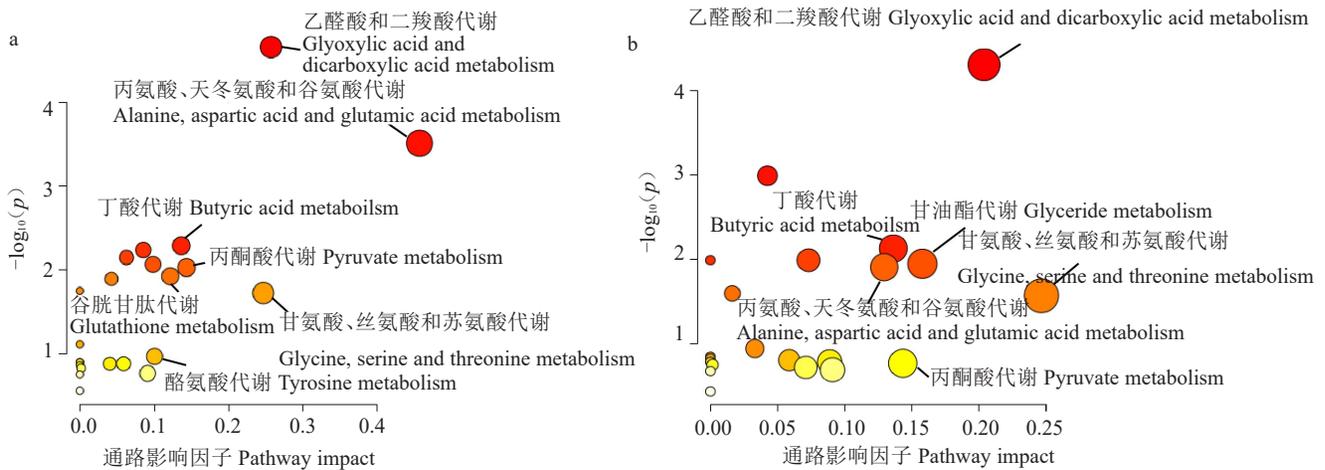
图4 不同化肥施用量下设施黄瓜叶片差异代谢物的韦恩图  
 Fig. 4 Venn diagram of differential metabolites in facility cucumber leaves under different fertilizer application rates

醛酸和二羧酸代谢,丙酮酸代谢,丁酸代谢,丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢途径。这些代谢通路可能与黄瓜响应施肥胁迫的代谢机制密切相关。

### 3 讨论与结论

作物响应逆境胁迫是一个非常复杂的过程,其

中代谢的改变是极为重要的调节机制之一。作物调节代谢网络进而产生特定代谢物来抵御逆境胁迫,通过改变相关代谢通路来实现对逆境胁迫的生物防御<sup>[19]</sup>。当前关于同时减施氮磷钾肥对作物叶片代谢的研究较少,但前人研究发现,在低磷条件下叶片中大部分糖类含量会降低,缺磷导致番茄叶片



注: a. 减量施肥与适量施肥的差异代谢物途径分析; b. 过量施肥与适量施肥的差异代谢物途径分析。圆由黄到红代表  $p$  值越来越大, 圆由小到大代表通路影响因子越来越大。

Note: a. Differential metabolic pathway analysis between reduced and moderate fertilization; b. Differential metabolic pathway analysis between excessive and moderate fertilization. The circle from yellow to red represents the increasing  $p$  value, and the circle from small to large represents the increasing pathway impact.

图5 不同化肥施用量下设施黄瓜叶片差异代谢物途径分析

Fig. 5 Analysis of differential metabolic pathways in cucumber leaves under different fertilizer application rates

中糖和糖酵解中间体含量下降<sup>[20]</sup>。减量钾肥降低浮萍碳水化合物含量,减少次生代谢物的产生<sup>[21]</sup>。在缺磷条件下,番茄叶片中酮酸、富马酸和苹果酸含量显著降低,柠檬酸含量显著升高<sup>[20]</sup>。笔者在本研究中发现,减量施肥下差异代谢物以下调为主,这与前人在单独减施氮、磷、钾肥的影响研究基本一致<sup>[14,20-21]</sup>。此外,在减量施肥下显著上调的代谢物为甘氨酸和氨基丁酸,这两种代谢物同属于氨基酸类,前人发现,甘氨酸和氨基丁酸在叶片中有维持渗透稳态和提高免疫力的作用<sup>[22]</sup>。由此猜测,在减施化肥下,甘氨酸和氨基丁酸含量上调可能与在低养分下通过提高氨基酸含量来维持黄瓜正常生理代谢有关。

前人采用 GC-MS 方法表征了 7 种不同基因型的黑麦草叶片对 3 种氮处理(低、中、高氮水平)的代谢反应,24 h 后,观察到氨基酸水平与氮供应水平相关,经历氮限制的植物积累了长链脂肪酸和次生芳香代谢产物的前体,而糖水平没有受到显著影响<sup>[23]</sup>。在磷含量过高的条件下,茶叶中草酸和苹果酸含量升高<sup>[24]</sup>。本研究发现,在过量施用氮磷钾肥下设施黄瓜叶片差异代谢物的含量以显著上调为主,这些代谢物为有机酸类和氨基酸类物质。有机酸类中显著上调的琥珀酸和苹果酸参与三羧酸循环过程,这说明过量施肥下黄瓜叶片中三羧酸循环途径可能上调。氨基酸类物质可以与酶相互作用,保护蛋白质的结构和功能,改善细胞膜的水环境,

维持膜结构的稳定性<sup>[25]</sup>。氨基酸是作物重要的渗透调节物质,在植物抗性中起重要作用<sup>[26]</sup>,保护生物大分子和膜结构免受过量施肥导致的高盐损害<sup>[27]</sup>。

在减量施肥和过量施肥下,共同干扰的代谢途径有甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢,乙醛酸和二羧酸代谢,丙酮酸代谢,丁酸代谢,丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢途径。这说明施肥胁迫显著影响设施黄瓜叶片中的氨基酸代谢和有机酸代谢途径。有机酸代谢物可以提供能量给各种分解和合成代谢途径的前体物质,保障作物在逆境胁迫中维持正常生长发育<sup>[28]</sup>。作物在应对非生物胁迫的标志性反应有氨基酸类代谢物的累积<sup>[29]</sup>。氨基酸代谢途径在抵御逆境胁迫中也发挥着非常重要的作用。总之,这些氨基酸和有机酸代谢途径的变化与黄瓜响应施肥胁迫的代谢机制密切相关,在施肥胁迫下黄瓜通过调控这些代谢途径来维持正常的生长发育。

综上所述,减量施肥和过量施肥胁迫下设施黄瓜叶片代谢组与适量施肥下有显著差异。在减量施肥下筛选出 14 种差异代谢物,其中 12 种差异代谢物含量显著下调,甘氨酸和氨基丁酸含量显著上调。在过量施肥下筛选出 16 种差异代谢物,除了甘油酸、左旋葡聚糖、蔗糖含量显著下调外,其他差异代谢物含量均显著上调。此外,KEGG 富集分析发现,施肥胁迫下主要扰动设施黄瓜叶片中的氨基酸代谢和有机酸代谢途径,黄瓜叶片通过调控相应的代谢途径来应对施肥胁迫。其中,减量施肥最显

著扰动丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢,而过量施肥最显著扰动甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢。

### 参考文献

- [1] 董金龙,徐焯红,全智,等.中国设施种植土壤可持续利用的难点与应对策略[J].土壤学报,2024,61(6):1467-1480.
- [2] 郑慧.设施蔬菜连作障碍形成原因及防治措施[J].南方农机,2023,54(6):54-56.
- [3] BAI X L, GAO J J, WANG S C, et al. Excessive nutrient balance surpluses in newly built solar greenhouses over five years leads to high nutrient accumulations in soil[J]. Agriculture Ecosystems and Environment, 2020, 288: 106717.
- [4] 谢真.设施蔬菜施肥及土壤养分现状分析[J].农业开发与装备,2023(6):194-195.
- [5] LIANG Y, LIN X, YAMADA S, et al. Soil degradation and prevention in greenhouse production[J]. Springerplus, 2013, 2(1): S10.
- [6] ARBONA V, MANZI M, DE OLLAS C, et al. Metabolomics as a tool to investigate abiotic stress tolerance in plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14(3):4885-4911.
- [7] SON S Y, KIM N K, LEE S, et al. Metabolite fingerprinting, pathway analyses, and bioactivity correlations for plant species belonging to the Cornaceae, Fabaceae, and Rosaceae families[J]. Plant Cell Reports, 2016, 35(9):1917-1931.
- [8] SQUERI C, MIRAS-MORENO B, GATTI M, et al. Gas exchange, vine performance and modulation of secondary metabolism in *Vitis vinifera* L. cv. Barbera following long-term nitrogen deficit[J]. Planta, 2021, 253(3):73.
- [9] ZHOU W W, LIANG X, LI K J, et al. Metabolomics analysis reveals potential mechanisms of phenolic accumulation in lettuce (*Lactuca sativa* L.) induced by low nitrogen supply[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 158:446-453.
- [10] MUHAMMAD I I, ABDULLAH S N A, SAUD H M, et al. The dynamic responses of oil palm leaf and root metabolome to phosphorus deficiency[J]. Metabolites, 2021, 11(4):217.
- [11] HUANG C Y, ROESSNER U, EICKMEIER I, et al. Metabolite profiling reveals distinct changes in carbon and nitrogen metabolism in phosphate-deficient barley plants (*Hordeum vulgare* L.)[J]. Plant and Cell Physiology, 2008, 49(5):691-703.
- [12] DING N, HUERTAS R, TORRES-JEREZ I, et al. Transcriptional, metabolic, physiological and developmental responses of switchgrass to phosphorus limitation[J]. Plant Cell and Environment, 2021, 44(1):186-202.
- [13] 田秀英,罗志军,王正银.钾肥对黄花梨叶片物质代谢及产量与品质的影响[J].北方园艺,2007(10):9-11.
- [14] ZHAO C, LIU G M, CHEN Y, et al. Excessive nitrogen application leads to lower rice yield and grain quality by inhibiting the grain filling of inferior grains[J]. Agriculture- Basel, 2022, 12(7):962.
- [15] DING X T, ZHANG H M, QIAN T T, et al. Nutrient concentrations induced abiotic stresses to sweet pepper seedlings in hydroponic culture[J]. Plants-Basel, 2022, 11(8):1098.
- [16] ZHANG H L, DU W C, PERALTA-VIDEA J R, et al. Metabolomics reveals how cucumber (*Cucumis sativus*) reprograms metabolites to cope with silver ions and silver nanoparticle-induced oxidative stress[J]. Environmental Science and Technology, 2018, 52(14):8016-8026.
- [17] LI SH Z. Computational methods and data analysis for metabolomics[M]. New Jersey: Humana Press, 2020.
- [18] JIA G L, SHA K, FENG X D, et al. Post-thawing metabolite profile and amino acid oxidation of thawed pork tenderloin by HVEF-A short communication[J]. Food Chemistry, 2019, 291: 16-21.
- [19] SHULAEVA V, CORTES D, MILLER B G, et al. Metabolomics for plant stress response[J]. Physiology Plantarum, 2008, 132(2):199-208.
- [20] SUNG J, LEE S, LEE Y, et al. Metabolomic profiling from leaves and roots of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants grown under nitrogen, phosphorus or potassium-deficient condition[J]. Plant Science, 2015, 241:55-64.
- [21] IBRAHIM M H, JAAFAR H Z E, KARIMI E, et al. Primary, secondary metabolites, photosynthetic capacity and antioxidant activity of the malaysian herb kacip fatimah (*Labisia pumila* Benth.) exposed to potassium fertilization under greenhouse conditions[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2012, 13(11):15321-15342.
- [22] SKLIROS D, KALLONIATI C, KARALIAS G, et al. Global metabolomics analysis reveals distinctive tolerance mechanisms in different plant organs of lentil (*Lens culinaris*) upon salinity stress[J]. Plant and Soil, 2018, 429(1/2):451-468.
- [23] FOITO A, BYRNE S L, HACKETT C A, et al. Short-term response in leaf metabolism of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) to alterations in nitrogen supply[J]. Metabolomics, 2013, 9(1):145-156.
- [24] DING Z T, JIA S S, WANG Y, et al. Phosphate stresses affect ionome and metabolome in tea plants[J]. Plant Physiology Biochemistry, 2017, 120:30-39.
- [25] SZABADOS L, SAVOURE A. Proline: A multifunctional amino acid[J]. Trends Plant Science, 2010, 15(2):89-97.
- [26] TARIQ A, PAN K W, OLATUNJI O A, et al. Phosphorous fertilization alleviates drought effects on *Alnus cremastogyne* by regulating its antioxidant and osmotic potential[J]. Scientific Reports, 2018, 8:5644.
- [27] MUN H, KIM Y X, SUH D H, et al. Metabolomic response of *Perilla frutescens* leaves, an edible-medicinal herb, to acclimatize magnesium oversupply[J]. PLoS One, 2020, 15(7): e0236813.
- [28] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1):185-212.
- [29] HUANG T F, JANDER G, et al. Abscisic acid-regulated protein degradation causes osmotic stress-induced accumulation of branched-chain amino acids in *Arabidopsis thaliana*[J]. Planta, 2017, 246(4):737-747.