

DOI: 10.16861/j.cnki.zggc.2025.0593

# 中国南瓜长短蔓性状的遗传规律及代谢组学分析

郭 铭<sup>1</sup>, 程文婕<sup>1</sup>, 戴思慧<sup>1,2</sup>, 何长征<sup>1,2</sup>, 汤冰倩<sup>1,2</sup>

(1. 湖南农业大学园艺学院 长沙 410128; 2. 岳麓山实验室 长沙 410082)

**摘要:**以中国南瓜(*Cucurbita moschata*)纯合短蔓和长蔓自交系为材料,构建F<sub>2</sub>群体,探究蔓长性状分化的遗传与代谢机制。通过田间表型调查和LC-MS/MS非靶向代谢组学技术,分析F<sub>2</sub>群体表型分离规律及成熟期茎蔓代谢数据。结果表明,F<sub>2</sub>代短蔓性状与长蔓性状的田间表现比例为3:1( $\chi^2=0.0981, P=0.754$ ),表明短蔓性状可能由一对显性核基因控制。短蔓材料表现为节间显著缩短、节数少、茎粗增大和主蔓扭曲;长蔓材料则节间较长、节数较多。基于LC-MS/MS的代谢组学分析,在抽蔓期共鉴定到1116种代谢物,初步筛选得到297种差异代谢物,其中30种代谢物在两种蔓性材料中差异极显著。短蔓材料上调代谢物以有机酸及其衍生物和有机氧化物为主,下调代谢物多属苯丙素类、聚酮类及有机氧化物。KEGG富集分析表明,差异代谢物显著富集于代谢途径、甘油磷脂代谢、ABC转运蛋白、植物次生代谢物生物合成和氨基酸生物合成等通路,其中甘油磷脂代谢和内源性大麻素信号转导可能在不同蔓性形成中起关键作用。综上,中国南瓜短蔓性状由单显性核基因控制,其形成与甘油磷脂代谢和内源性大麻素信号转导等通路密切相关,该性状表现为以细胞壁加厚和次生代谢增强为核心的“生长-防御”资源再分配模式。本研究结果为南瓜短蔓品种分子育种提供了重要靶点和理论依据。

**关键词:**中国南瓜;短蔓;蔓性性状;遗传规律;代谢组学

中图分类号:S642.1

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2026)03-015-12

## Genetic law and metabolomic analysis of long- and short-vine traits in *Cucurbita moschata*

GUO Ming<sup>1</sup>, CHENG Wenjie<sup>1</sup>, DAI Sihui<sup>1,2</sup>, HE Changzheng<sup>1,2</sup>, TANG Bingqian<sup>1,2</sup>

(1. College of Horticulture, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, Hunan, China; 2. Yuelushan Laboratory, Changsha 410082, Hunan, China)

**Abstract:** To elucidate the genetic and metabolic mechanisms underlying the differentiation of vine length traits in Chinese pumpkin (*Cucurbita moschata*), this study utilized homozygous short vine and long vine inbred lines to construct an F<sub>2</sub> segregating population. Field phenotypic analysis revealed that the segregation ratio of short vine to long vine plants in F<sub>2</sub> population fit a 3:1 ( $\chi^2 = 0.0981, P=0.754$ ), suggesting that the short vine trait may be controlled by a single dominant nuclear gene. Morphologically, short vine materials were characterized by significantly shortened internodes, fewer nodes, increased stem diameter and distorted main vine, whereas long vine materials exhibited longer internodes and a greater number of nodes. Based on LC-MS/MS metabolomics analysis, a total of 1116 metabolites were identified at the vine stage. A total of 297 differential metabolites were obtained by preliminary screening, 30 metabolites of which showed highly significant difference between the two vine materials. The up-regulated metabolites were mainly organic acids and their derivatives, along with organic oxygen compounds, while down-regulated metabolism were predominantly phenylpropanoids, polyketides, and organic oxygen compounds. KEGG enrichment analysis indicated that the differential accumulated metabolites were significantly enriched in metabolic pathways, including glycerophospholipid metabolism, ABC transporter, plant secondary metabolite biosynthesis and amino acid biosynthesis. Notably, glycerophospholipid metabolism and endogenous cannabinoid signal transduction may play a key role in the formation of different vine types. In conclusion, the short vine trait of *C. moschata* is controlled by a single dominant nuclear gene, and its formation is closely related to pathways such as glycerophospholipid metabolism and endogenous cannabinoid signal transduction. This trait manifests as a resource reallocation pattern centered on “growth-defense”, characterized by enhanced cell wall thickening

收稿日期:2025-08-18;修回日期:2025-11-25

基金项目:国家西甜瓜产业技术体系(CARS-25)

作者简介:郭 铭,男,在读硕士研究生,研究方向为南瓜分子遗传育种。E-mail:1075392425@qq.com

通信作者:何长征,男,教授,研究方向为蔬菜作物种质资源创新与应用。E-mail:hec@hotmial.com

汤冰倩,女,讲师,研究方向为瓜类栽培与育种。E-mail:bqtang@hunau.edu.cn

and secondary metabolism. These findings provide important targets and a theoretical basis for molecular breeding of pumpkin short vine varieties.

**Key words:** *Cucurbita moschata*; Short vine; Vine trait; Genetic law; Metabolomics

南瓜(*Cucurbita* spp.)隶属葫芦科南瓜属,是一年生蔓性草本植物<sup>[1]</sup>。作为人类最古老的栽培作物之一,南瓜在全球范围内广泛种植,具有耐贮存、耐运输、易成活、抗逆性强、产量高等优点<sup>[2]</sup>。目前已记录的南瓜栽培种和野生近源种约 27 种,其中的主要栽培种包括中国南瓜(*Cucurbita moschata*)、美洲南瓜(*C. pepo*)、印度南瓜(*C. maxima*)、灰籽南瓜(*C. mixta*)及黑籽南瓜(*C. ficifolia*)等。在中国,栽培面积以中国南瓜居首,其次为美洲南瓜(西葫芦)和印度南瓜(笋瓜)<sup>[3]</sup>。

蔓长作为南瓜的重要农艺性状,直接影响种植方式、田间管理强度以及机械作业效率。短蔓(矮生型)作物通常茎秆粗壮,机械稳定性强,具备优良抗倒伏与耐肥性,养分吸收潜力大,且对病害的抗性普遍优于传统栽培品种<sup>[4-5]</sup>。短蔓南瓜由于株型紧凑,占地面积小,适宜密植;合理的空间配置有助于降低病虫害的发生风险,改善通风和透光条件,从而提升群体光合效率。此外,蔓长缩短可明显减少南瓜理蔓、整枝等人工管理投入,更加契合轻量化与机械化生产需求。随着农业劳动力的结构改变和农业自动化机械化水平的提升,短蔓南瓜的遗传改良与品种选育迎来重要发展机遇,其在实际生产中展现出广阔前景。

南瓜矮化研究始于 20 世纪 80 年代,1982 年王甲生<sup>[6]</sup>在国内首次发现了矮生南瓜,并证明其 F<sub>2</sub> 代短蔓与长蔓的分离比为 3:1。1991 年周祥麟等<sup>[7]</sup>通过多代自交和长蔓杂交,确定长短蔓遗传规律,并培育出多个短蔓品种。近年来,南瓜矮生性状的分子遗传研究也取得进展,王深浩等<sup>[8]</sup>开发了与矮生基因 *Bu* 连锁遗传距离为 1.0 cM 的分子标记 IF3629;罗文龙等<sup>[9]</sup>以中国南瓜半短蔓种质 CmSd1 为材料,发现 CmSd1 的半短蔓中下部节间变短,性状受 1 对显性基因控制,命名为 *CmSd-1(t)*,并初步定位到中国南瓜第 3 染色体末端。这些研究成果为南瓜矮生育种提供了重要的基因与分子标记资源,但对蔓长分化的系统生物学机制仍缺乏深入解析。

代谢物检测起源于 19 世纪,随着技术的迭代革新,代谢组学已发展为现代生命科学的核心研究领域之一。通过数据处理和分析准确找出样本间的差异代谢物,进而解析生物样本的代谢特征,为

阐明生物活性过程与化学成分的互作机制提供依据<sup>[10]</sup>。植物的代谢通常分为初级和次级代谢。初级代谢负责合成维持生命活动所必需的基础物质,如碳水化合物、脂质及蛋白质;次级代谢产物则主要参与植物特有性状的形成(如花色、果色等)及环境适应响应<sup>[11]</sup>。近年来,植物代谢研究已实现从单一代谢物检测到多层次如细胞、组织和器官整体的大量代谢数据的研究。特别是将代谢与基因组学、转录组学和蛋白质组学结合进行分析应用,为植物代谢途径和遗传结构的研究开辟了新途径<sup>[12]</sup>。奉综涛等<sup>[13]</sup>通过代谢组学筛选出两种混合青稞麸皮样品之间的主要差异代谢物,为进一步研究其营养成分和功能活性成分提供理论依据。Li 等<sup>[14]</sup>对番茄的根、茎、叶、果实生长的代谢动态变化进行了测定,明确了番茄全生长周期中代谢物的积累模式,并构建甾体类生物碱和类黄酮等关键代谢产物的调控网络。梁妍姣<sup>[15]</sup>基于代谢组技术分析低温胁迫下南瓜代谢物的变化,进一步解释了南瓜耐低温的机制。Deng 等<sup>[16]</sup>研究发现,叶面施锌能够促进叶片中 2-乙酰基-1-吡咯啉的含量积累,并促进“芋头”香气的产生,筛选到瓜果类蔬菜香气相关的关键代谢物,促进蔬菜香气品质以及综合风味品质的改善。

然而,现有研究多集中于南瓜矮生性状的遗传学分析和部分连锁标记开发,对中国南瓜长短蔓株型差异背后的代谢调控机制关注较少,尚未形成“遗传-代谢-表型”一体化的系统解析框架。特别是在茎蔓发育阶段,不同蔓性材料在脂质代谢、氨基酸代谢及膜转运等方面是否存在特征性代谢重编程,有待进一步阐明。基于此,笔者以中国南瓜长蔓和短蔓自交系及其 F<sub>2</sub> 分离群体为材料,在明确长短蔓性状遗传规律与形态差异的基础上,利用 LC-MS/MS 非靶向代谢组学技术系统比较两种蔓性材料在生长期茎蔓中的代谢差异,解析关键差异代谢物及富集通路,以期后续短蔓相关基因的克隆鉴定和分子标记辅助育种提供理论依据与数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

本试验采用湖南农业大学南瓜课题组多代纯

合自交的中国南瓜长蔓材料 11 和短蔓材料 8 为试验父母本,杂交得到  $F_1$ ,  $F_1$  自交得到  $F_2$ , 编号 811, 用  $F_2$  代的长蔓 811 和短蔓 811 作为分离群体分析遗传规律并作为代谢分析的材料。所有材料于 2021 年 2 月至 2022 年 7 月在湖南农业大学教学科研基地进行标准化种植。

采用完全随机设计,2021 年春季(2 月)于湖南农业大学耘园塑料大棚内种植长短蔓亲本材料,人工进行杂交授粉,获得  $F_1$ ,2021 年秋季(9 月)于湖南农业大学耘园塑料大棚内种植  $F_1$  再进行自交获得  $F_2$ ,2022 年春季(4 月)于湖南农业大学塑料大棚内种植  $F_2$  群体,共 652 株,在塑料大棚单垄单行种植,株距 0.7 m,行距 1 m,常规田间管理。所有材料均在 3 叶 1 心时定植。

## 1.2 表型调查

在  $F_2$  定植 60 d 后,对  $F_2$  分离群体所有单株(共 652 株)的蔓长性状进行逐一调查,用于遗传规律分析。在此基础上,从中随机选取表型极端(最长蔓和最短蔓)且健康的植株各 9 株,使用游标卡尺(精度 0.02 mm)和卷尺分别测量茎粗和节间长度,各个类型的后代各选 9 株去掉叶片后统计节间数目;在定植 90 d 后完成全部植株的性状普查,包括前 3 节茎粗、节间长、节间数和总蔓长,记录表型分离比例。

## 1.3 代谢样本制作

从  $F_2$  分离群体中随机选取表型极端的植株(长蔓型/短蔓型各 30 株,株高差异 $\geq 50\%$ ),采集茎尖分生组织和幼嫩叶片,按长蔓与短蔓分别混合均匀后分装,设置 6 个生物学重复,切至合适大小,迅速用预冷  $1\times$ PBS(pH 7.4)清洗组织表面的污渍,冲洗 3 次,用无菌滤纸吸干表面的液体。将处理好的组织迅速放入预冷好的冻存管中,液氮速冻 4 h,转移到  $-80\text{ }^\circ\text{C}$  长期保存,干冰寄送至杭州联川生物技术股份有限公司测序。

采用有机试剂沉淀代谢物法对样本进行代谢物提取,同步制备多个质控(QC)样本。将所提取的样本进行随机上机检测,在样品前、中、后分别插入 QC 样品作为试验技术重复,评估稳定性。样品分别在正、负离子模式下进行质谱扫描检测。通过 XCMS 软件进行峰提取并进行质控,使用 metaX 软件进行代谢物鉴定,并对鉴定的代谢物进行功能数据库注释,随后对代谢物进行定量分析、样本相关性分析和差异分析,并对差异代谢物进行 KEGG 通路富集、互作网络构建等一系列功能分析。

## 1.4 代谢组提取

采集的样品在冰上解冻,称取 100 mg 组织,加入 1 mL 预冷的 50%甲醇缓冲液,旋涡振荡 1 min 后室温静置 10 min。提取液于  $-20\text{ }^\circ\text{C}$  下保存过夜(12 h),随后在  $4\text{ }^\circ\text{C}$  条件下 4000g 离心 20 min,取上清液转移至 96 孔板中,在  $-80\text{ }^\circ\text{C}$  保存。

取各样本 10  $\mu\text{L}$  上清液混合制备 QC 样本池。代谢样本采用 LC-MS 系统按照标准指令采集。色谱分离均使用 UltiMate 3000 UPLC 系统进行,使用高分辨率串联质谱 Q-Exactive (Thermo Scientific)和高分辨率串联质谱仪 TripleTOF 6600 (SCIEX, Framingham, MA, USA)检测从柱中洗脱的代谢物,分别在正、负离子模式下扫描。为了评估整个采集过程中 LC-MS 的稳定性,每检测 10 个样本后插入 1 个 QC 混合样本。

## 1.5 数据处理与分析

采用 Excel 2019 整理原始的表型数据,采用 SPSS 进行差异显著性分析,显著性阈值设为  $P<0.05$ 。分离群体的遗传比例采用卡方检验( $\chi^2$  test)验证。

代谢数据采用 XCMS 软件对采集到的质谱数据进行峰拾取、峰分组、保留时间校正、二次峰分组、同位素和加合物标注等预处理。将 LC-MS 原始数据文件转换成 mzXML 格式,然后用 R 软件(version 4.0)和 metaX 工具箱进行处理。结合保留时间(RT)和  $m/z$  数据对各离子进行鉴定。利用在线 KEGG, HMDB 数据库对代谢物进行标注,将样品的精确分子质量数据( $m/z$ )与数据库中的数据进行匹配。

聚类热图由 R 包 pheatmap 绘制,PCA 分析和显著差异代谢物分析由 R 包 metaX 完成,PLSD 分析由 R 包 ropls 进行,并计算各变量的 VIP 值,相关性分析由 R 包 cor 的 Pearson 相关系数进行,由  $t$  检验  $P<0.05$ 、PLS-DA 分析的  $VIP>1$ 、差异倍数 $>1.2$  等 3 个条件同时满足筛选出最终的显著差异代谢物。基于超几何检验进行 KEGG Pathway 富集分析( $P<0.05$  为显著富集通路)。

## 2 结果与分析

### 2.1 表型分析

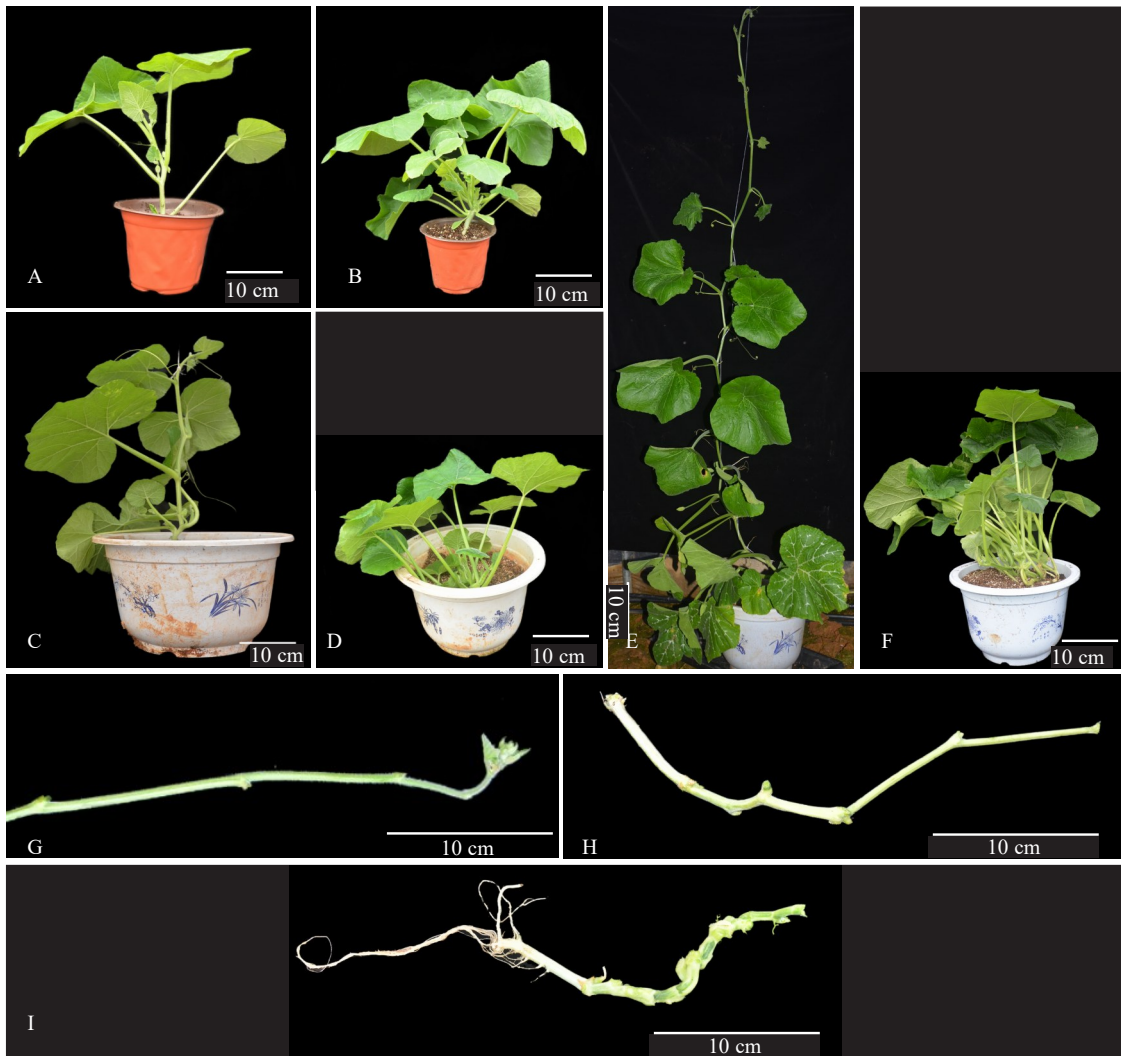
对  $F_2$  代长蔓 811(C811)和短蔓 811(D811)进行表型性状观察,定植 14 d 后(生长前期),两者株型分化明显(图 1-A~B)。长蔓 811 真叶较少(每节 1~2 片),主蔓细长,株型挺立;短蔓 811 真叶较多

(每节3~5片),主蔓较粗且短,株型偏倒伏;定植30 d后(生长中期),长蔓811主蔓明显延长,节间拉长,短蔓811主蔓延长不明显,节间数增加(图1-C~D);定植50 d后(生长中后期),长蔓811基部前3节节间较短并逐渐伸长,其余节间较长且长度均匀,茎尖部分生长笔直,每一节着生1片真叶;短蔓811主蔓扭曲,节与节之间距离不明显,每一节都粗于长蔓811,节位着生多个叶片(图1-E~I),因此,推测短蔓811主蔓扭曲和节间缩短可导致整株矮小。

在开花期(定植后60 d)对茎粗、节间长和节间数进行测量统计,由图2可知,F<sub>2</sub>代短蔓811的茎粗

普遍大于长蔓811,短蔓811前3节茎粗平均为12.86、12.31、12.28 mm,长蔓811前3节茎粗平均为10.18、9.44、9.73 mm;短蔓南瓜平均茎粗比长蔓南瓜增加了12.80%。

与茎粗的变化趋势相反,F<sub>2</sub>代长蔓811总蔓长明显大于短蔓811(图3)。短蔓811平均总蔓长为24.86 cm,最长为45.70 cm;长蔓811平均总蔓长为120.61 cm,最长为153.73 cm,与短蔓相比增加了385.16%。同时,短蔓811节间数也明显少于长蔓811,短蔓811平均节间数为9节,最多为13节,长蔓811平均节间数为18节,最多为19节,节间数比短蔓增加了100%。由此可知,节间数的增加是



注:A、C、E 分别代表长蔓材料定植 14、30 和 50 d 的表型;B、D、F 分别代表短蔓材料定植 14、30 和 50 d 的表型;G、H 分别代表长蔓材料定植 50 d 的顶部和基部节间;I 代表短蔓材料定植 50 d 的全株节间。

Note: A, C, E represents the phenotype of long vine material after planting 14, 30, 50 days, respectively; B, D, F represents the phenotype of short vine material after planting 14, 30, 50 days, respectively; G, H represents the top and base internode of long vine material after planting 50 days, respectively; I represents the whole plant internode of short vine material after planting 50 days.

图1 长蔓和短蔓南瓜的表型性状

Fig. 1 Phenotype traits of long vine and short vine *C. moschata*

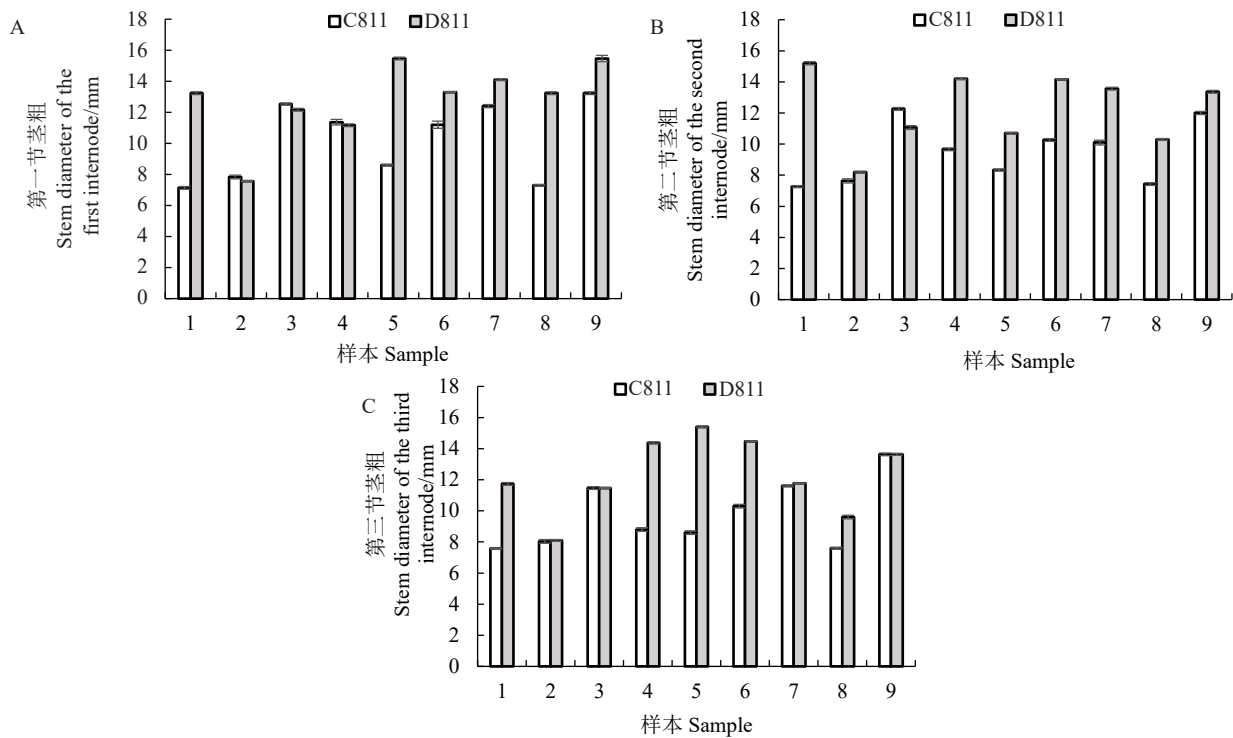


图2 第一节(A)、第二节(B)和第三节(C)南瓜茎粗

Fig. 2 Stem diameter of the first(A), second(B), and third (C) internodes of *C. moschata*

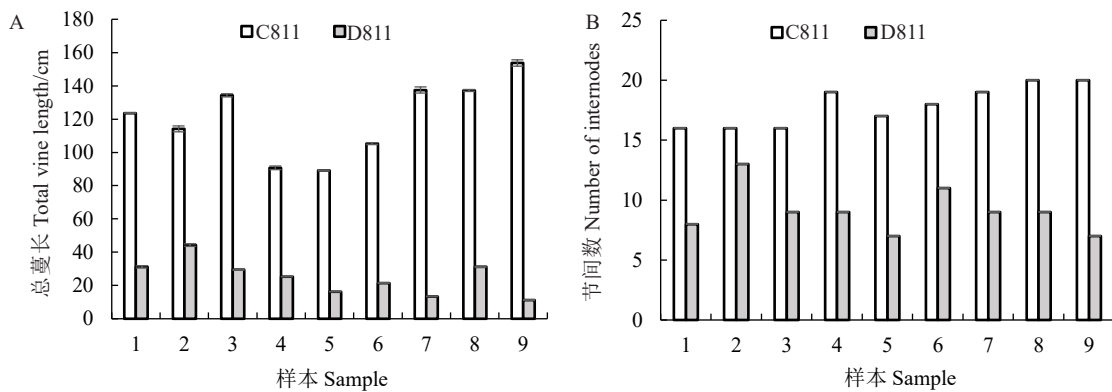


图3 不同南瓜材料的总蔓长(A)和节间数(B)

Fig. 3 Total vine length(A) and number of internodes(B) of different *C. moschata* materials

影响总蔓长的重要因素之一。

由图4可知,短蔓811前3节节间长度平均为3.22、3.24、3.28 cm,平均节间长度为2.76 cm;长蔓811前三节节间长度平均为7.91、8.79、9.35 cm,平均节间长度为6.70 cm。长蔓节间长度与短蔓相比增加了142.75%,表明节间长度的缩短是影响短蔓南瓜生长的重要因素之一。综上,南瓜蔓长是由节间长和节间数共同作用导致的。

### 2.2 蔓性性状遗传分析

为了研究南瓜长短蔓性状遗传规律,笔者将多

代自交系长蔓11和短蔓8进行正反杂交,F<sub>1</sub>代植株全部表现出短蔓性状(与短蔓亲本表型一致),表明短蔓性状为显性性状。F<sub>1</sub>代自交后在F<sub>2</sub>代产生性状分离,产生长蔓性状和短蔓性状,对F<sub>2</sub>代进行性状统计并经卡方检验,发现652株F<sub>2</sub>代分离群体中,长蔓性状有169株,短蔓性状有483株,分离比例为1:2.86( $\chi^2=0.0981, P=0.754$ ),接近于理论分离比1:3,表明短蔓性状可能受单显性核基因控制。

### 2.3 代谢组分析

2.3.1 数据质控 采用有机试剂沉淀代谢物法对

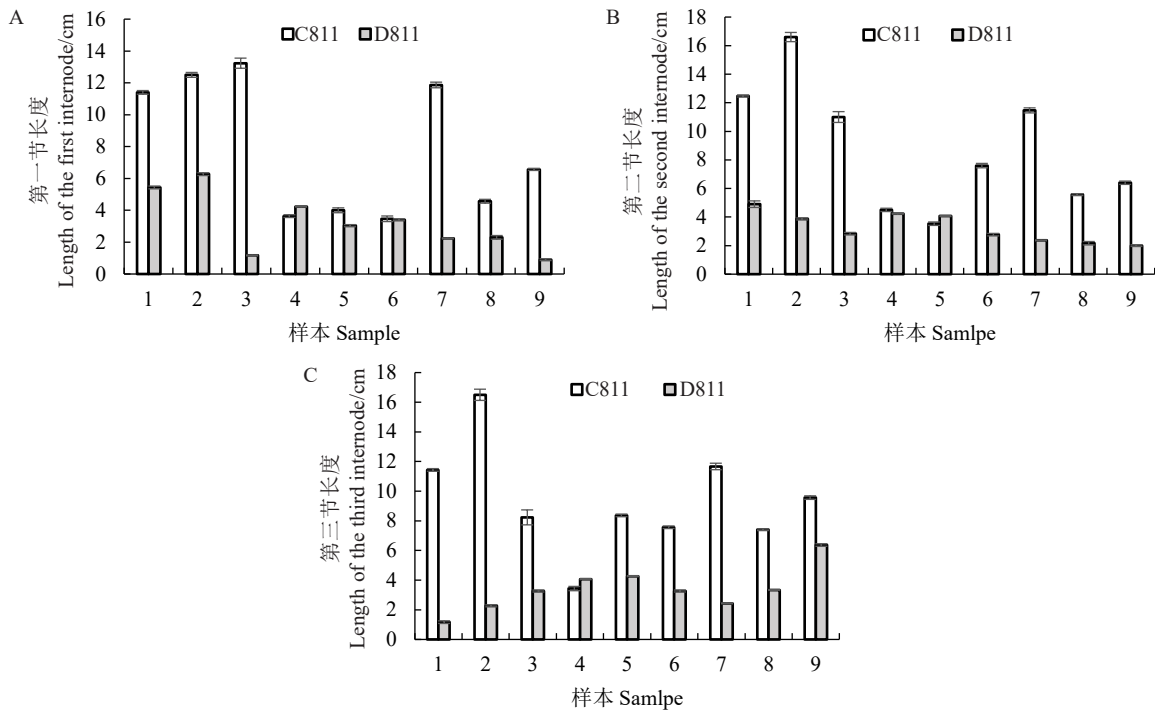


图4 不同南瓜材料的前3节平均节间长度

Fig. 4 Average internode length of the first three internodes of different *C. moschata* materials

样本进行代谢物提取,等量长短蔓样本混合制取5个质控样本,命名为QC1~QC5,进行随机上机排序检测,在样品测定前、中、后期分别插入QC样品作为试验技术重复评估。样品分别在正、负离子模式下进行质谱扫描,检测皮尔森相关系数的取值范围为0~1,相关系数>0且越接近1,正相关性越强。通过对各QC样本的皮尔森相关性分析(图5),发现所有QC样本相关性系数均大于0.9,表明此次样本重复性良好,正关联性强,符合后续分析要求。

2.3.2 组间PCA分析 为了进一步探究导致长短蔓性状分化的内在因素,对F<sub>2</sub>代长蔓和短蔓两种性状的植株进行了非靶向代谢组学研究,筛选两种性状植株茎尖和叶片的主要差异代谢物,通过对样品(包括质控样品)进行PCA分析,发现第一主成分(PC1)的贡献率为94.63%,第二主成分(PC2)的贡献率为2.25%,表明两组样本存在差别(图6)。

为了获得更精确的结果,通过放大组间差异,同时缩小组内差异,过滤掉与分类无关的信息,进行组间PLS-DA分析并绘图,对结果进行200次的七折交叉验证,判断PLS-DA模型是否存在过拟合(图7),第一主成分(PC1)的贡献率为28.52%,第二主成分(PC2)的贡献率为12.10%,两组样本表现出显著的分离趋势,与表型具有一致性,在PC1上有明显分离变化,在PC2上有分离但不明显。根据

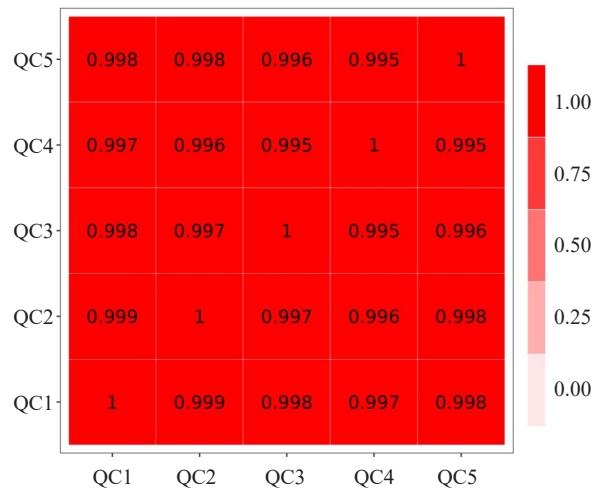


图5 QC样本的皮尔森相关性分析

Fig. 5 Pearson correlation analysis of QC samples

200次打乱并建模后的 $Q^2$ 值和 $R^2$ 值可以得到回归线, $R^2=0.9343 > Q^2=-0.6811$ ,并且 $Q^2$ 回归线与Y轴截距小于0,表明该模型没有“过拟合”,能准确地描述样本信息。综上,短蔓(D811)和长蔓(C811)两组样品成分差异极显著,可进行差异代谢物寻找并进行后续分析。

2.3.3 差异代谢物分类及筛选 通过对样本进行分析,以 $P < 0.05$ 、 $VIP \geq 1$ 对两组长短蔓样本进行代谢物筛选,共鉴定出1116种代谢物(图8)。代谢物

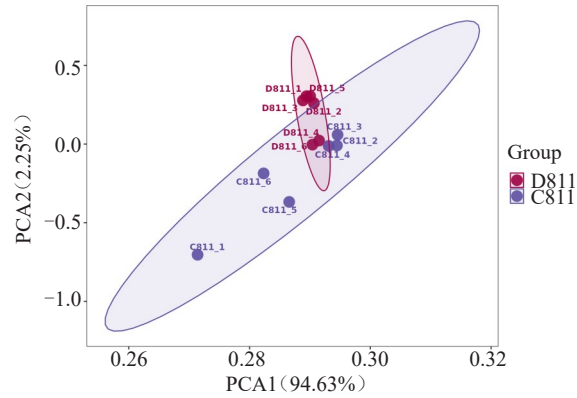


图 6 所有样本的代谢物主成分分析

Fig. 6 Principal component analysis of metabolites for all samples

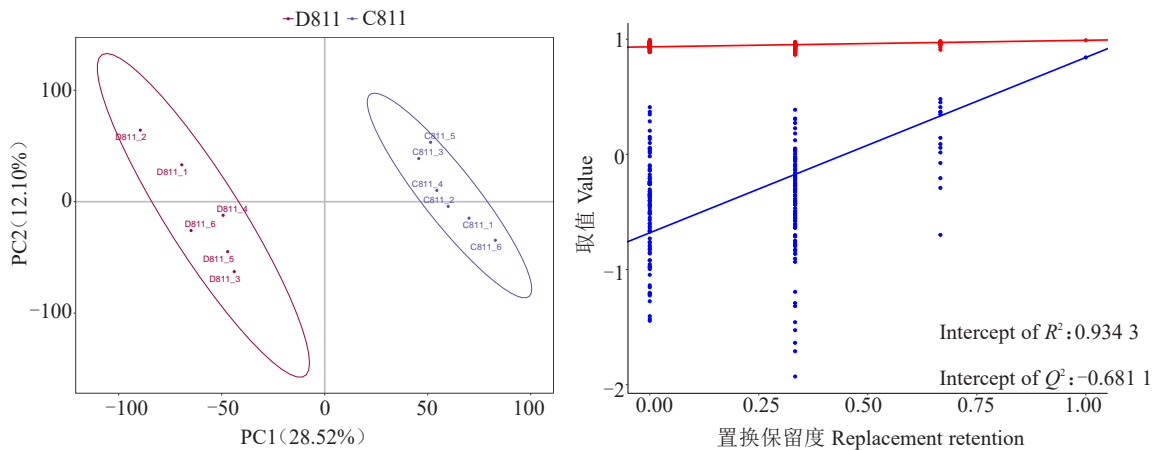


图 7 PLS-DA 得分图(A)和置换检验图(B)

Fig. 7 PLS-DA score plot(A) and permutation test plot(B)

组成分析如表 2 所示:脂类和类脂分子种类占比最高,有 540 种,占比 48.4%;其次为苯丙素类和聚酮类,有 138 种,占比 12.4%;有机杂环化合物有 97 种,有机氧化物有 88 种,有机酸及其衍生物有 90 种,苯类化合物有 68 种,核苷、核苷酸和类似物有 31 种,分别占比 8.7%、7.9%、8.1%、6.1%、2.8%。其中鉴定出 297 种差异显著性代谢物,其中 147 种代谢物在短蔓中上调表达,150 种在长蔓中上调表达。

综合前面的分析结果,采用聚类热图对 F<sub>2</sub> 代短蔓 811 和长蔓 811 的差异代谢物质进行分析,共鉴定出 30 种具有显著差异的代谢物,占有鉴定代谢物的 2.69%。如图 9 和表 3 所示,在 D811-vs-C811 中筛选出来的差异代谢物中,有 17 种上调的代谢物,主要为脂类和类脂分子、苯丙素类和聚酮类、有机酸及其衍生物、有机氧化物、有机杂环化合物等物质,最多的是有机氧化物和有机酸

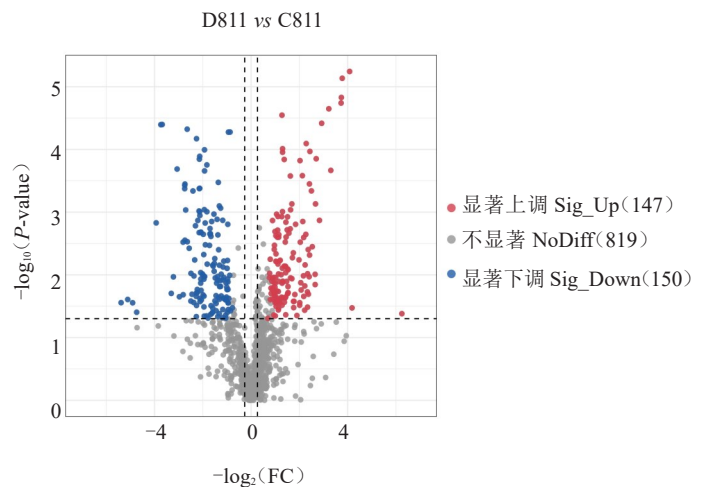


图 8 火山图

Fig. 8 Volcano map

及其衍生物,其中差异倍数最大的代谢物是尿囊酸,在 D811 中是 C811 的 16.95 倍。有 13 种显著

表2 差异代谢物种类

Table 2 Types of differential metabolites

代谢物种类 Type of metabolites	代谢物数目 Number of metabolites
脂类和类脂分子 Lipids and lipid-like molecules	540
苯丙素类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	138
有机杂环化合物 Organoheterocyclic compounds	97
有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	90
有机氧化合物 Organic oxygen compounds	88
苯类化合物 Benzenoids	68
核苷、核苷酸和类似物 Nucleosides, nucleotides, and analogues	31
木脂素类、新木脂素类及相关化合物 Lignans, neolignans and related compounds	26
生物碱及其衍生物 Alkaloids and derivatives	12
其他 Others	26

下调的代谢物,主要为脂类和类脂分子、苯丙素类和聚酮类、有机氧化物、苯类化合物、木脂素类、新木脂素类及相关化合物等物质,其中最多的是苯丙素类和聚酮类及有机氧化物,差异倍数最大的代谢物是 2-(4-甲基苯基)-2-氧代乙基 3-(3,4-二甲氧基苯基)羰基氨基]苯甲酸酯,在 D811 中是 C811 的 0.55 倍。

2.3.4 富集分析 通过对正、负离子模式下的差异代谢物进行 KEGG 通路富集(图 10),选取注释到差异代谢物最多的前 22 条代谢通路绘制柱状图,结果显示,差异代谢物主要富集在代谢、次生代谢物生物合成及环境信息处理等几大功能类别中。在 KEGG 一级分类“代谢”大类下注释到的差异代谢物总数最多,达到 104 种。其中,代谢通路 Ko01100 富集的显著差异代谢物数量最为突出,共有 53 种,表明基础代谢网络受到了广泛而显著的扰动;此外,与次生代谢物生物合成相关的通路富集了 22 种显著差异代谢物。在 KEGG 一级分类“环境信息处理”相关通路中,共注释到 22 种差异代谢物,其中以 ABC 转运蛋白(Ko02010)通路最为关键,涉及 9 种差异代谢物。

根据差异代谢物的 KEGG 信息,筛选 P 值 TOP30 的差异代谢物绘制代谢物与通路间的调控关系网络图(图 11),其中三角形代表差异代谢物,圆点代表通路。结果显示,氨基酸等有机酸化合物、甘油脂类和甘油磷脂类相关通路最多。其中谷氨酸盐相关的代谢通路有 52 条,L-酪氨酸参与的代谢通路有 35 条,酪氨酸与 34 条代谢通路相关,柠檬酸与 24 条代谢通路相关,L-组氨酸与 L-精氨

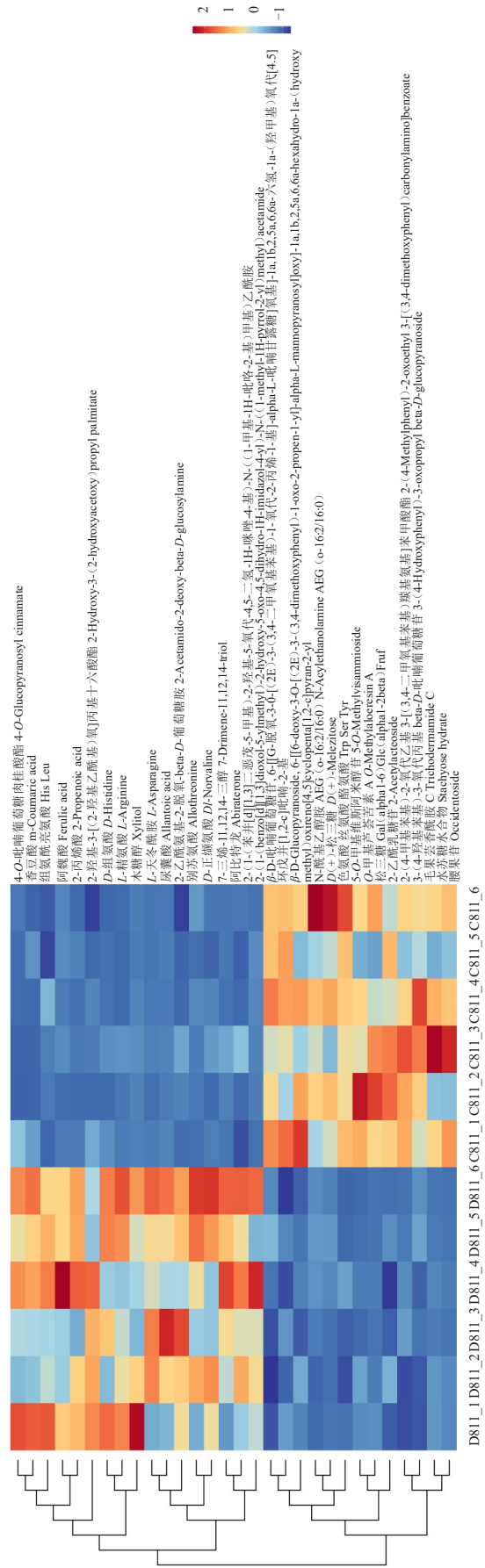


表3 差异代谢物筛选  
Table 3 Screening of differential metabolites

名称 Name	物质一级分类 First-level classification of substances	化学式 Formula	差异倍数 Fold change	VIP	代谢趋势 Metabolic trends
4- <i>O</i> -吡喃葡萄糖肉桂酸酯 4- <i>O</i> -Glucopyranosyl cinnamate	脂类和类脂分子 Lipids and lipid-like molecules	C <sub>15</sub> H <sub>18</sub> O <sub>8</sub>	4.36	1.96	上调 Up
香豆酸 <i>m</i> -Coumaric acid	苯丙素类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	C <sub>9</sub> H <sub>8</sub> O <sub>3</sub>	5.42	2.10	上调 Up
组氨酸亮氨酸 His Leu	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	C <sub>12</sub> H <sub>20</sub> N <sub>4</sub> O <sub>3</sub>	2.47	1.15	上调 Up
阿魏酸 Ferulic acid	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	C <sub>10</sub> H <sub>10</sub> O <sub>4</sub>	4.80	1.86	上调 Up
2-丙烯酸 2-Propenoic acid	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>16</sub> H <sub>20</sub> O <sub>9</sub>	13.37	2.62	上调 Up
2-羟基-3-(2-羟基乙酰氧基)丙基 2-Hydroxy-3-(2-hydroxyacetoxy)propyl palmitate	脂类和类脂分子 Lipids and lipid-like molecules	C <sub>21</sub> H <sub>38</sub> O <sub>7</sub>	2.59	1.53	上调 Up
<i>D</i> -组氨酸 <i>D</i> -Histidine	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	C <sub>6</sub> H <sub>9</sub> N <sub>3</sub> O <sub>2</sub>	3.09	1.66	上调 Up
<i>L</i> -精氨酸 <i>L</i> -Arginine	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	C <sub>6</sub> H <sub>14</sub> N <sub>4</sub> O <sub>2</sub>	9.33	2.44	上调 Up
木糖醇 Xylitol	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>5</sub> H <sub>12</sub> O <sub>5</sub>	13.26	2.55	上调 Up
<i>L</i> -天冬酰胺 <i>L</i> -Asparagine	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	C <sub>4</sub> H <sub>8</sub> N <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	13.71	2.61	上调 Up
尿囊酸 Allantoic acid	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	C <sub>4</sub> H <sub>8</sub> N <sub>4</sub> O <sub>4</sub>	16.95	2.72	上调 Up
2-乙酰氨基-2-脱氧-β- <i>D</i> -葡萄糖胺 2-Acetamido-2-Deoxy-β- <i>D</i> -glucosylamine	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>8</sub> H <sub>16</sub> N <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	2.43	1.15	上调 Up
别苏氨酸 Allothreonine	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	C <sub>4</sub> H <sub>9</sub> NO <sub>3</sub>	6.49	2.14	上调 Up
<i>D</i> -正缬氨酸 <i>D</i> -Norvaline	有机酸及其衍生物 Organic acids and derivatives	C <sub>5</sub> H <sub>11</sub> NO <sub>2</sub>	4.87	1.98	上调 Up
7-三烯-11,12,14-三醇 7-Drimene-11,12,14-triol	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>15</sub> H <sub>26</sub> O <sub>3</sub>	9.88	2.42	上调 Up
阿比特龙 Abiraterone	脂类和类脂分子 Lipids and lipid-like molecules	C <sub>24</sub> H <sub>31</sub> NO	2.47	1.50	上调 Up
2-(1-(苯并[d][1,3]二恶茂-5-甲基)-2-羟基-5-氧代-4,5-二氢-1 <i>H</i> -咪唑-4-基)- <i>N</i> -((1-甲基-1 <i>H</i> -吡咯-2-基)甲基)乙酰胺 2-(1-(Benzo[d][1,3]dioxol-5-ylmethyl)-2-hydroxy-5-oxo-4,5-dihydro-1 <i>H</i> -imidazol-4-yl)- <i>N</i> -((1-methyl-1 <i>H</i> -pyrrol-2-yl)methyl)acetamide	有机杂环化合物 Organic heterocyclic compounds	C <sub>19</sub> H <sub>20</sub> N <sub>4</sub> O <sub>5</sub>	7.95	2.25	上调 Up
β- <i>D</i> -吡喃葡萄糖苷, 6-[[ <i>G</i> -脱氧-3- <i>O</i> -[(2 <i>E</i> )-3-(3,4-二甲氧基苯基)-1-氧代-2-丙烯-1-基]-α- <i>L</i> -吡喃甘露糖]氧基]-1 <i>a</i> ,1 <i>b</i> ,2,5 <i>a</i> ,6,6 <i>a</i> -六氢-1 <i>a</i> -(羟甲基)氧代(4.5 <i>J</i> )环戊并[12- <i>c</i> ]吡喃-2-基) β- <i>D</i> -Glucopyranoside, 6-[[6-deoxy-3- <i>O</i> -[(2 <i>E</i> )-3-(3,4-dimethoxyphenyl)-1-oxo-2-propen-1-yl]-α- <i>L</i> -mannopyranosyl]oxy]-1 <i>a</i> ,1 <i>b</i> ,2,5 <i>a</i> ,6,6 <i>a</i> -hexahydro-1 <i>a</i> -(hydroxymethyl)oxireno[4,5]cyclopenta[1,2- <i>c</i> ]pyran-2-yl	苯丙素类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	C <sub>32</sub> H <sub>42</sub> O <sub>17</sub>	0.39	1.57	下调 Down
<i>N</i> -酰基乙醇胺 AEG( <i>o</i> -16:216:0)	脂类和类脂分子 Lipids and lipid-like molecules	C <sub>36</sub> H <sub>67</sub> NO <sub>4</sub>	0.52	1.28	下调 Down
<i>D</i> (+)-松三糖 <i>D</i> (+)-Melezitose	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>18</sub> H <sub>32</sub> O <sub>16</sub>	0.26	1.82	下调 Down
色氨酸 丝氨酸 酪氨酸 Trp Ser Tyr	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>23</sub> H <sub>26</sub> N <sub>4</sub> O <sub>6</sub>	0.23	1.91	下调 Down
5- <i>O</i> -甲基维斯阿米醇苷 5- <i>O</i> -Methylvisammiside	苯丙素类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	C <sub>22</sub> H <sub>28</sub> O <sub>10</sub>	0.16	2.14	上调 Up
<i>O</i> -甲基芦荟苦素 A <i>O</i> -Methylaloeresin A	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>29</sub> H <sub>30</sub> O <sub>11</sub>	0.21	1.06	下调 Down

表3 (续)  
Table 3 (Continued)

名称 Name	物质一级分类 First-level classification of substances	化学式 Formula	差异倍数 Fold change	VIP	代谢趋势 Metabolic trends
松三糖 Gal(alpha1-6)Glc(alpha1-2beta)Fruf	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>18</sub> H <sub>32</sub> O <sub>16</sub>	0.23	1.91	下调 Down
2-乙酰乳糖苷 2-Acetylacteoside	苯丙素类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	C <sub>31</sub> H <sub>38</sub> O <sub>16</sub>	0.07	2.60	下调 Down
2-(4-甲基苯基)-2-氧代乙基 3-[(3,4-二甲氧基苯基)羰基氨基]苯甲酸酯 2-(4-Methylphenyl)-2-oxoethyl 3-[(3,4-dimethoxyphenyl)carbonylamino]benzoate	苯类化合物 Benzenoids	C <sub>25</sub> H <sub>23</sub> NO <sub>6</sub>	0.55	1.26	下调 Down
3-(4-羟基苯基)-3-氧代丙基 beta-D-吡喃葡萄糖苷 3-(4-Hydroxyphenyl)-3-oxopropyl beta-D-glucopyranoside	脂类和类脂分子 Lipids and lipid-like molecules	C <sub>15</sub> H <sub>20</sub> O <sub>8</sub>	0.28	1.80	下调 Down
毛果芸香酰胺 C Trichodermamide C	苯丙素类和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	C <sub>21</sub> H <sub>22</sub> N <sub>2</sub> O <sub>9</sub>	0.26	1.86	下调 Down
水苏糖水合物 Stachyose hydrate	有机氧化物 Organic oxygen compounds	C <sub>24</sub> H <sub>42</sub> O <sub>21</sub>	0.12	0.23	下调 Down
腰果苷 Occidentoside	木脂素类、新木脂素类及相关化合物 Lignans, neolignans and related compounds	C <sub>36</sub> H <sub>32</sub> O <sub>15</sub>	0.08	2.60	下调 Down

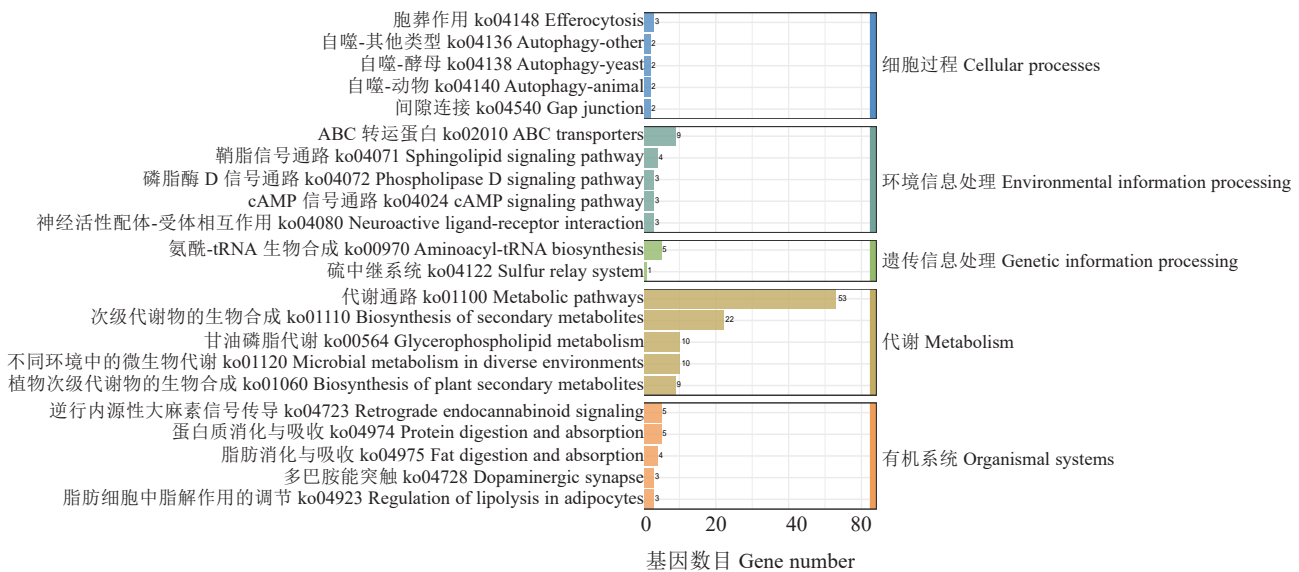


图10 KEGG 注释的差异代谢通路

Fig. 10 Differential metabolic pathways of KEGG annotation

酸也参与了 25 条代谢通路和 20 条代谢通路。

### 3 讨论与结论

南瓜茎蔓的不同性状对田间生产和采收效率具有重要影响。本试验通过对南瓜长短蔓性状的形态特征、遗传规律及代谢物进行探究分析,以期对南瓜蔓性的研究、栽培及应用提供多方面的理论依据。结果表明,本试验中的南瓜品种在生长期间的形态具有明显区别,短蔓南瓜(D811)表现出明显的节间缩短(平均 2.76 cm vs 长蔓 6.70 cm)和节数减少(9 节 vs 18 节)特征,同时茎粗显著增加(基部

前三节平均 12.48 mm vs 长蔓 9.78 mm),因此推测蔓性性状是由节间长度和节数共同决定的。遗传分析表明,该性状可能受单显性核基因控制,F<sub>2</sub>代分离比符合 3:1( $\chi^2 = 0.0981$ )。

通过 LC-MS/MS 技术对南瓜蔓性分化机制进行了系统的代谢组学分析,共鉴定出的 1116 种代谢物质中,脂类和类脂分子、苯丙素类和聚酮类及有机化合物占比较大,说明影响蔓性分化的代谢物涵盖成分复杂,非单一因素影响。进一步筛选的 297 种差异代谢物中两种不同蔓性的南瓜表现出显著的差异性,其中长蔓南瓜在脂类和类脂分子、苯

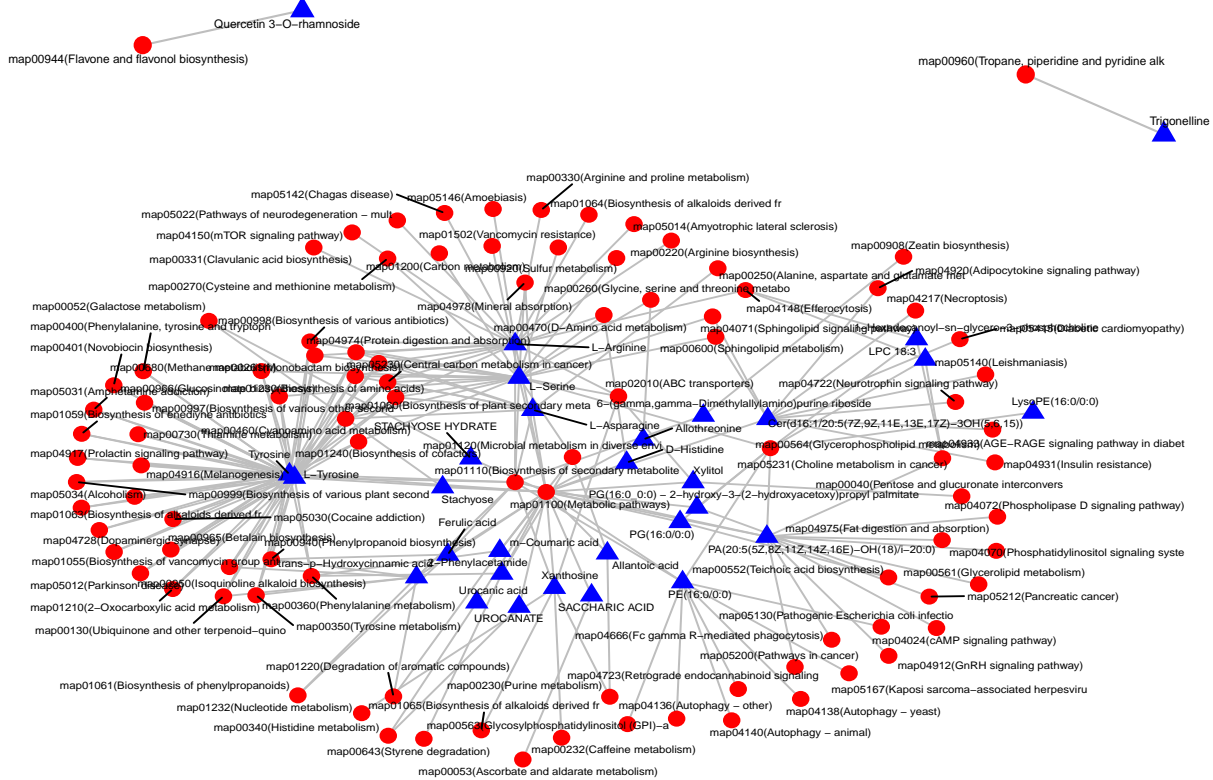


图 11 KEGG 通路-代谢物网络图

Fig. 11 KEGG pathway-metabolite network diagram

丙素类和聚酮类等 13 类物质上表现出显著富集,而短蔓南瓜则富含有机氧化物和有机酸类物质。上调代谢物中氨基酸数量较多,参与糖酵解、TCA 循环等代谢途径,并转化为有机酸、糖类等产品,提供生命所需要的碳源和氮源,是蛋白质和核苷酸合成的前体物质,在植物初级代谢中扮演着不可或缺的角色,对植物的生理过程具有重要作用<sup>[17]</sup>。有机酸为植物提供碳骨架结构和能量代谢基础,在影响营养物质横向运输和获得糖分方面具有重要作用<sup>[18]</sup>。尿囊酸和苯丙烷代谢物(阿魏酸、香豆酸等)显著积累,其中差异最大的尿囊酸在植物氮代谢中占有重要地位,是氮素储存运输的一种形式。尿囊酸在植物茎中含量较高,影响茎的生长和种皮形成,其积累可能通过抑制赤霉素信号通路来调控节间伸长,本试验中短蔓的尿囊酸含量远高于长蔓,与 Kidanemariam<sup>[19]</sup>、杜维广<sup>[20]</sup>的研究结果相符。脂类是细胞膜的主要成分,在细胞骨架重构等细胞功能中有重要作用,参与调控植物的形态建成,影响茎秆机械强度和水分保持能力<sup>[21]</sup>。此外,脂质作为信号分子或能量物质参与(非)生物胁迫的信号转导,调控植物生长发育和逆境响应,非特异性磷脂酶 C 在调节植物对各种胁迫的反应中起重要作用,

如水稻中的非特异性磷脂酶 6 参与水稻中赤霉素介导的中胚层伸长<sup>[22-23]</sup>,与本试验中长蔓南瓜脂类物质含量较高具有相似性。

KEGG 通路富集分析显示,代谢通路、甘油磷脂代谢、ABC 转运器、植物次生代谢物的生物合成、氨基酸的生物合成发生显著富集,表明不同蔓性在初生代谢、次生代谢的产物合成中产生了影响。尤其是在甘油磷脂代谢通路和复方内源性大麻素信号转导通路中差异极显著。ABC 转运器相关通路的变化则可能与植物对营养物质的吸收、转运以及次生代谢产物在细胞内的分布与运输有关,反映出不同蔓性性状对代谢产物和物质运输有极大的影响。

基于上述研究结果,建议根据生产目标制定差异化的种植策略。以果实为主要生产目标时可以增加短蔓品种的种植,通过密植栽培,提高单位面积产量,同时其紧凑株型有利于机械化采收作业;以茎叶为生产目标时可以增加长蔓品种种植,并配套搭棚吊蔓栽培技术。这种基于蔓性性状的定向栽培模式,能够显著提升南瓜资源开发的精准性和生产效率,为实现资源优化配置提供科学依据。

中国南瓜短蔓性状由单显性核基因控制,其株

型建成是遗传调控与代谢重塑共同作用的结果。短蔓株型主要表现为节间明显缩短、节数减少与茎秆增粗的复合表型特征。代谢组学分析表明,短蔓材料的代谢特征呈现有机酸、有机氧化物及氮代谢关键物质尿囊酸的显著积累,同时伴随脂质与苯丙素类代谢流的调整。这些变化共同指向甘油磷脂代谢和内源性大麻素信号转导通路在蔓型调控中的核心作用,反映出短蔓南瓜通过代谢资源的重新分配,实现了从快速伸长生长向结构强化与抗性提升的“生长-防御”策略转变。该研究为南瓜蔓型定向育种提供了理论依据与代谢层面的新靶点,对推动南瓜轻简化、机械化栽培具有重要指导意义。本研究通过非靶向代谢组学揭示了南瓜蔓型分化的重要代谢特征,但仍存在若干需要改进的地方。非靶向代谢组学对于一些低丰度或结构复杂的代谢物鉴定存在误差,对结构相似的同分异构体(如不同甘油磷脂亚型)的分辨率不高,赤霉素等植物激素的时空分布模式尚未明确,均会影响对南瓜蔓性调控机制的解析。

### 参考文献

- [1] 魏瑛,董秀珍.南瓜特性与种类述略[J].北方园艺,1997(6):17-19.
- [2] 林德佩.南瓜植物的起源和分类[J].中国西瓜甜瓜,2000,13(1):36-38.
- [3] 赵一鹏,李新峥,周俊国.世界南瓜生产现状及其种群多样性特征[J].内蒙古农业大学学报(自然科学版),2004,25(3):112-115.
- [4] BILOVA T E,RYABOVA D N,ANISIMOVA I N.Molecular basis of the dwarfism character in cultivated plants. I. Growth distortions due to mutations of gibberellin metabolism and signaling(review)[J].Agricultural Biology,2016,51(1):571-584.
- [5] HARGROVE T R,CABANILLA V L.The impact of semidwarf varieties on Asian rice-breeding programs[J].Bioscience,1979,29(12):731-735.
- [6] 王甲生.矮生中国南瓜的发现与选育简报[J].中国蔬菜,1986(3):50.
- [7] 周祥麟,李海真.中国南瓜无蔓性状的遗传性及其生产利用的研究[J].山西农业科学,1991(1):1-6.
- [8] 王深浩,李海真,张忠华,等.南瓜矮生基因 *Bu* 的比较定位[J].园艺学报,2011,38(1):95-100.
- [9] 罗文龙,王青,李俊星,等.中国南瓜半短蔓种质‘*CmSd1*’的鉴定和 *CmSd-1(t)* 基因定位[J].中国瓜菜,2019,32(6):13-18.
- [10] 龚成胜,王述彬,刘金兵,等.瓜果类蔬菜代谢组学研究进展[J].中国蔬菜,2024(3):23-31.
- [11] LI D P,GAQUEREL E.Next-generation mass spectrometry metabolomics revives the functional analysis of plant metabolic diversity[J].Annual Review of Plant Biology,2021,72(1):867-891.
- [12] SHEN S Q,ZHAN C S,YANG C K,et al.Metabolomics-centered mining of plant metabolic diversity and function: Past decade and future perspectives[J].Molecular Plant,2023,16(1):43-63.
- [13] 奉综涛,买地那·帕尔哈提,次仁普赤,等.基于非靶向代谢组学分析两种混合青稞麸皮差异代谢物[J].高原农业,2025,9(1):57-64.
- [14] LI Y,CHEN Y,ZHOU L,et al.MicroTom metabolic network: Rewiring tomato metabolic regulatory network throughout the growth cycle[J].Molecular Plant,2020,13(8):1203-1218.
- [15] 梁妍姣.低温胁迫下南瓜转录组和代谢组分析[D].山东青岛:青岛科技大学,2020.
- [16] DENG L T,YANG X,QIU Y H,et al.Metabolic and molecular mechanisms underlying the foliar Zn application induced increase of 2-acetyl-1-pyrroline conferring the ‘taro-like’ aroma in pumpkin leaves[J].Frontiers in Plant Science,2023,14:1127032.
- [17] 郑焕,林冬梅,刘峻源,等.基于 LC-QTOF-MS 代谢组学解析牛樟瓜子实体和菌丝体中氨基酸代谢差异[J].生物技术通报,2023,39(5):254-266.
- [18] AUBRY E,DINANT S,VILAINE F,et al.Lateral transport of organic and inorganic solutes[J].Plants,2019,8(1):20.
- [19] KIDANEMARIAM H G.西瓜叶色后绿和植株短蔓性状的遗传与分子机制研究[D].北京:中国农业科学院,2020.
- [20] 杜维广.大豆生育期间尿囊素和尿囊酸的分配和运输[J].大豆科学,1987(3):197-202.
- [21] KOELMEL J P,KROEGER N M,ULMER C Z,et al.Lipid-Match: An automated workflow for rule-based lipid identification using untargeted high-resolution tandem mass spectrometry data[J].BMC Bioinformatics,2017,18(1):331.
- [22] LIU L,YANG M,KANG R,et al.HMGB1-induced autophagy promotes chemotherapy resistance in leukemia cells[J].Leukemia,2011,25(1):23-31.
- [23] ALI U,LU S P,FADLALLA T,et al.The functions of phospholipases and their hydrolysis products in plant growth, development and stress responses[J].Progress in Lipid Research,2022,86:101158.