

硫营养对不同抗性西瓜响应蔓枯病菌侵染的代谢组分析

赵 庆¹, 羊杏平², 李 静¹, 魏世平¹, 王全智¹, 张明阳¹, 张 曼², 张紫涵²

(1. 江苏农林职业技术学院农学院 江苏句容 212400; 2. 江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室·江苏省农业科学院蔬菜研究所 南京 210014)

摘 要: 硫在植物生长发育和抗病防御过程中具有重要作用。为探究硫营养对不同抗性西瓜响应蔓枯病菌侵染的代谢调控机制, 采用超高效液相色谱-质谱联用(UPLC-MS)技术, 对比分析了硫营养处理下蔓枯病菌侵染 24 h 不同抗性西瓜的代谢组变化, 并结合主成分分析(PCA)、层次聚类分析(HCA)及 KEGG 通路富集分析, 解析差异代谢物的种类及其涉及的关键代谢通路。结果表明, 硫营养处理显著改变了西瓜代谢谱, 在抗病植株中鉴定到 183 种差异代谢物, 主要富集在苯丙烷生物合成和 II 型聚酮产物合成通路; 感病植株中共鉴定到 177 种差异代谢物, 主要富集在次级代谢物的生物合成和苯丙烷类化合物的生物合成等通路。进一步分析表明, 抗、感植株的差异代谢物主要富集在苯丙烷生物合成途径, 该途径中 L-苯丙氨酸、香豆素、反式茴香烯和丁香酚在不同抗性植株中呈现差异积累模式, 可能是参与硫诱导条件下蔓枯病抗性形成的关键代谢物。综上, 本研究从代谢角度揭示了硫营养调控西瓜抗感病材料对蔓枯病菌侵染响应的分子机制, 硫营养通过诱导植株代谢物的变化, 促进苯丙烷类化合物的积累, 从而增强对蔓枯病的抗性。本研究结果为西瓜蔓枯病的科学防治奠定了基础。

关键词: 西瓜; 硫营养; 蔓枯病; 代谢组学; 抗病性; 差异代谢物

中图分类号: S651

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)09-016-10

Effects of sulfur nutrition on metabolic differences in watermelon with differing resistance in response to *Didymella bryoniae* infection

Zhao Qing¹, Yang Xingping², Li Jing¹, Wei Shiping¹, Wang Quanzhi¹, Zhang Mingyang¹, Zhang Man², Zhang Zihan²

(1. Department of Agronomy and Horticulture, Jiangsu Vocational College of Agriculture and Forestry, Jurong 212400, Jiangsu, China; 2. Jiangsu Key Laboratory for Horticultural Crop Genetic Improvement/Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, Jiangsu, China)

Abstract: Sulfur plays a crucial role in plant growth, development, and disease resistance. To explore the metabolic regulatory mechanism of sulfur nutrition on watermelon with differing resistance in response to *Didymella bryoniae* infection, ultra-performance liquid chromatography – mass spectrometry (UPLC-MS) technology was used to analyze the metabolic changes in watermelon plants with distinct resistance levels at 24 hours post inoculation with *Didymella bryoniae* under sulfur nutrition treatment. Combined with principal component analysis (PCA), hierarchical clustering analysis (HCA), and KEGG pathway enrichment analysis, the differential metabolites and the key metabolic pathways were further elucidated. The results showed that sulfur treatment significantly altered the metabolic profiles of watermelon plants. A total of 183 differential metabolites were identified in resistant plants, which were mainly enriched in the phenylpropanoid biosynthesis and biosynthesis of type II polyketide products pathways. In contrast, 177 differential metabolites were detected in susceptible plants, and these metabolites were mainly enriched in the biosynthesis of secondary metabolites and biosynthesis of phenylpropanoids pathways. Further analysis revealed that the differential metabolites in resistant and susceptible plants were mainly concentrated in the phenylpropanoid biosynthesis pathway. Within this pathway, metabolites such as L-phenylalanine, coumarin, trans-anethole, and eugenol exhibited distinct accumulation patterns between resistant and susceptible plants. It is speculated that these metabolites may serve as key players mediating sulfur-induced resistance

收稿日期: 2025-09-25; 修回日期: 2026-05-28

基金项目: 江苏农林职业技术学院青年扶持项目(2021Kj38); 江苏省博士后科研资助计划(2018K213C)

作者简介: 赵 庆, 女, 讲师, 主要从事植物抗逆性及设施蔬菜栽培与育种研究。E-mail: plantfly@163.com

通信作者: 羊杏平, 男, 研究员, 主要研究方向为西瓜、甜瓜遗传育种。E-mail: xingping@jaas.ac.cn

against *D. bryoniae* in watermelon. Taken together, this study reveals the metabolic mechanism by which sulfur nutrition regulates the responses of resistant and susceptible watermelon to infection by the gummy stem blight pathogen. Specifically, sulfur nutrition induces metabolic changes in plants, leading to the accumulation of phenylpropanoid compounds, which in turn enhances watermelon resistance to the disease. This work provides a valuable foundation for advancing the scientific control of gummy stem blight in watermelon.

Key words: Watermelon; Sulfur nutrition; Gummy stem blight; Metabolomics; Disease resistance; Differential metabolites

西瓜(*Citrullus lanatus*)是一种具有重要经济价值的葫芦科作物,果实富含水分、维生素、矿物质、氨基酸等营养物质,具有显著的健康益处^[1-2]。蔓枯病(gummy stem blight, GSB)是西瓜生产中的重要病害,由 *Stagonosporopsis* spp. 属真菌引起,目前已知包括 *S. cucurbitacearum*、*S. caricae* 和 *S. citrulli* 三种病原体^[3-4]。蔓枯病主要危害西瓜茎蔓、叶片和果实,表现为茎病变、叶斑和胶质分泌物,导致落叶、藤蔓干枯和果实腐烂,造成严重的经济损失,尤其在温暖潮湿环境下可造成毁灭性破坏,产量损失高达 100%^[5-6]。目前对蔓枯病防治主要依赖化学药剂,但长期和过度使用农业杀菌剂可能会危害生态系统和农业安全^[7]。因此,抗病品种的选育是控制蔓枯病的最佳选择。对 GSB 具有固有抗性的西瓜品种的开发受到数量性状位点和西瓜遗传复杂性的影响,需要对抗病机制进行深入解析^[8-9]。

硫是植物生长发育所必需的大量营养元素之一,能积极参与维持生物体的生理功能,调节植物代谢^[10],并有助于提高作物的产量和品质^[11]。硫诱导抗性是指通过激活多种代谢途径,增强植物对病原体的天然抗性^[12]。硫以直接或间接方式参与植物抗病过程,包括影响植物细胞质膜结构、蛋白质代谢调节、酶活性调节等生理生化过程^[13],在植物防御反应中具有关键作用。Long 等^[14]研究发现,施硫处理可以诱导猕猴桃对细菌性溃疡病的抗病性。Zhang 等^[12]进一步证明硫诱导的抗性可能与水杨酸信号通路的激活有关,通过水杨酸诱导猕猴桃对假单胞菌猕猴桃致病变种的抗性来激活猕猴桃的系统获得抗性,以增强植物的免疫应答。朱云集等^[15]研究发现,施硫可提高小麦对锈病的抗性,其机制与谷胱甘肽积累、增强抗氧化能力相关。类似地,施硫还提高了水稻对白叶枯病菌和稻瘟病菌的抗性^[16]、葡萄对白粉病^[17]及番茄对尖孢镰刀菌番茄专化型病原菌的抗性^[18]。

在西瓜中,张明学等^[19]、陈欣等^[20]围绕硫营养对西瓜生长的影响进行了初步探索,发现施硫可显著提高西瓜产量和品质,增强植株对盐碱地的耐受

性。但硫营养如何提高西瓜的抗性及其调控机制还需要进一步研究。鉴于此,笔者利用 UPLC-MS 技术,分析硫营养通过代谢组差异调控不同抗性西瓜对蔓枯病菌的响应机制,通过比较抗病和感病材料在硫处理后的代谢组变化,揭示硫营养增强西瓜抗病性的代谢基础,以期为深入解析西瓜抗蔓枯病机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与硫处理

试验于 2023 年 5—8 月在江苏农林职业技术学院农博园科研温室进行。供试材料分别为蔓枯病抗病西瓜材料 PI189225 和蔓枯病感病西瓜材料苏蜜 1 号^[21-22],所有材料均由江苏省农业科学院西瓜创新团队提供。以石英砂为栽培基质,Hoagland 营养液(pH 5.8~6.2)为基础营养液进行育苗。设置 2 个硫处理:S0(0 mmol·L⁻¹ 硫),即基础营养液中不添加 Na₂SO₄;S2(2 mmol·L⁻¹ 硫),即基础营养液中添加 2 mmol·L⁻¹ Na₂SO₄ 作为硫源^[23]。营养液每 6 d 更换 1 次。温室培养条件为:昼/夜温度为 25~30 °C/20~22 °C,光照周期为 14 h 光照/10 h 黑暗,相对湿度为 60%~70%。每份材料播种 12~16 株,3 次重复。

1.2 蔓枯病菌侵染

在西瓜幼苗生长至 3~4 片真叶时,采用喷雾法接种蔓枯病菌孢子悬浮液(浓度为 5×10⁵ 个·mL⁻¹)。接种后覆盖小拱棚,保持 90% 以上的相对湿度和 25 °C 的环境温度。接种后 24 h 采集从上向下数第 2 片功能叶进行代谢组分析。供试材料包括以下 8 个处理组:P00(无硫营养和蔓枯病菌接种的抗病材料 PI189225,无接种对照)、P024(无硫营养处理、蔓枯病菌接种 24 h 的抗病材料 PI189225)、P224(2 mmol·L⁻¹ 硫营养处理且蔓枯病菌接种 24 h 的抗病材料 PI189225)、P20(2 mmol·L⁻¹ 硫营养处理、无蔓枯病菌接种的抗病材料 PI189225)、S00(无硫营养和蔓枯病菌接种的感病材料苏蜜 1 号,无接种对照)、S024(无硫营养处理、蔓枯病菌接种 24 h 的感

病材料苏蜜1号)、S224(2 mmol·L⁻¹硫营养处理且蔓枯病菌接种24 h的感病材料苏蜜1号)和S20(2 mmol·L⁻¹硫营养处理、无蔓枯病菌接种的感病材料苏蜜1号)。每组设3次生物学重复。

1.3 代谢物检测

代谢物提取:称取0.1 g冻存叶片,加入500 μL含0.1%甲酸的70%甲醇水溶液,涡旋振荡,冰浴静置5 min,15 000 r·min⁻¹离心10 min(4℃),取上清液加质谱级水稀释至甲醇含量为60%,并置于带有0.22 μm滤膜的离心管中,15 000 r·min⁻¹离心10 min(4℃),收集滤液用于UPLC-MS分析。

采用Thermo Vanquish™ UHPLC超高效液相色谱系统串联Thermo Q Exactive HF-X质谱仪(MS)进行代谢物检测,色谱柱为Hyperil Gold Column(C18),流动相A为0.1%甲酸,流动相B为甲醇,色谱梯度洗脱程序:0 min(98% A, 2% B)、1.5 min(98% A, 2% B)、12 min(100% B)、14 min(100% B)、14.1 min(98% A, 2% B)、16 min(98% A, 2% B)。流速0.2 mL·min⁻¹,柱温40℃,进样量2 μL。质谱采用电喷雾离子源(ESI),正/负离子模式扫描,离子源电压为3.2 kV,鞘气流量35 arb,辅助气流量10 arb,离子传输管温度320℃,扫描范围100~1500 m/z。

1.4 数据分析

将原始质谱数据(.raw)导入CD(compound discoverer)软件进行保留时间、质荷比等数据搜库分析。对不同样品根据保留时间偏差0.2 min和质量偏差0.000 5%进行峰对齐,然后根据设置的质量偏差0.000 5%、信号强度偏差30%、信噪比3、最小信号强度100 000、加和离子等信息进行峰提取,同时对峰面积进行定量,再整合目标离子,进行分子式预测并与mzCloud数据库比对,采用blank样本去除背景离子,QC样本对定量结果进行归一化,最后得到定性和定量结果。采用PLS-DA模型第一主成分的变量投影重要度(VIP)值,并结合T-test的P值来寻找差异性表达代谢物,设置阈值为VIP>2.0,差异倍数FC>2.0或FC<0.5且P-value<0.05。采用R语言pheatmap包对差异代谢物进行层次聚类(HCA),以欧氏距离为度量,通过热图展示不同处理组的代谢物表达模式。通过KEGG数据库(<https://www.kegg.jp/>)对差异代谢物进行通路注释,使用ClusterProfiler包进行富集分析,以Rich factor和 $-\log_{10}P$ 绘制气泡图,筛选显著富集通路($P \leq 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 数据质控分析

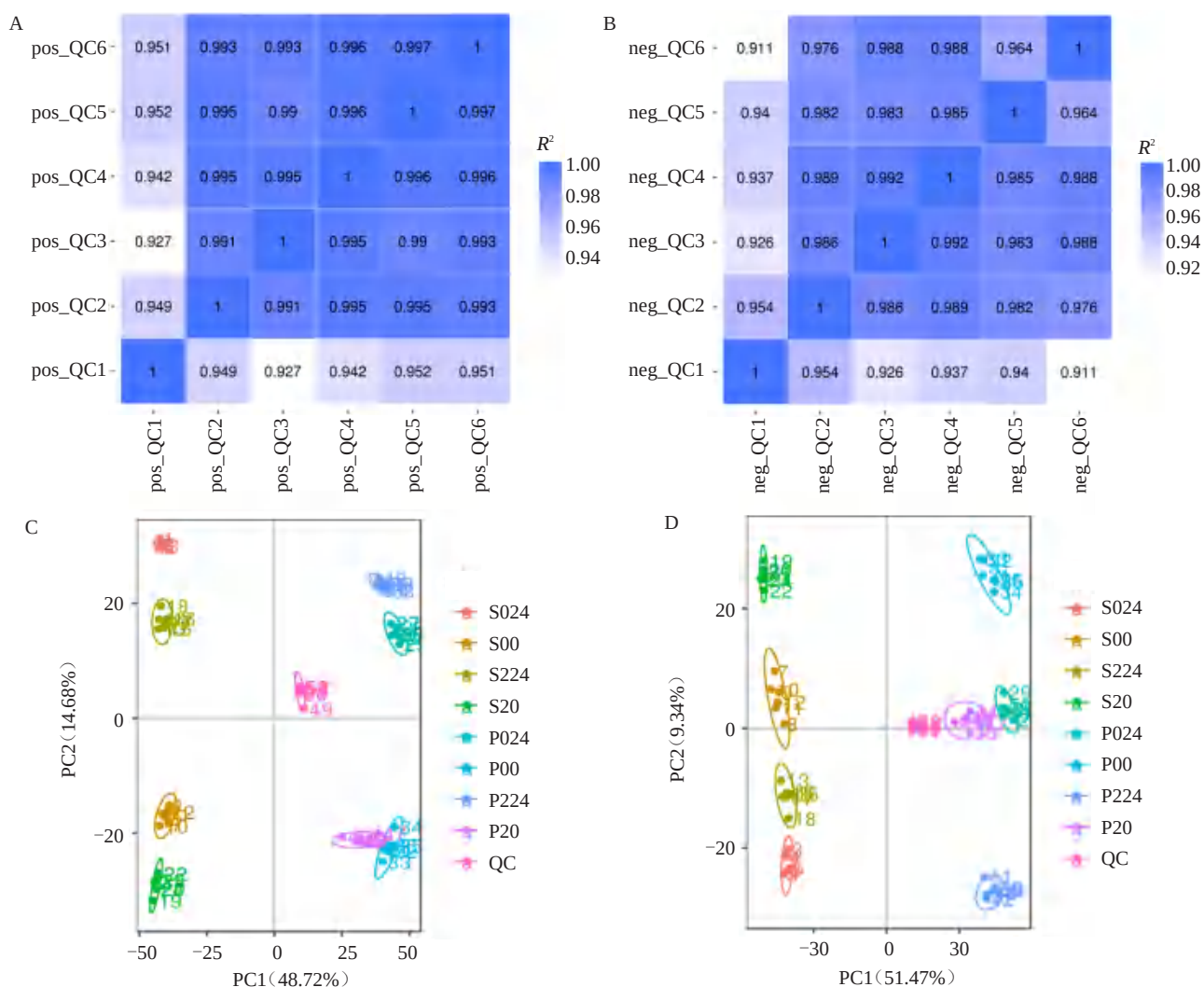
质控(QC)样本用于评价试验系统的稳定性,其相关性系数越接近1,表明系统越稳定,数据质量也越高。本研究结果显示,正离子模式下QC样本相关性介于0.927~0.997之间(图1-A),负离子模式下则分布在0.911~0.992之间(图1-B),各样本间呈现较显著的相关性,进一步验证了本研究数据的可靠性。

2.2 硫营养对蔓枯病菌侵染前后西瓜代谢物质的主成分分析

主成分分析(PCA)反映了不同处理间代谢物组成的差异。本研究PCA结果显示,正离子模式下,PC1贡献率为48.72%,PC2贡献率14.68%,累计解释63.40%的代谢变异(图1-C)。负离子模式中,PC1贡献率51.47%,PC2贡献率9.34%,累计解释60.81%的变异(图1-D)。在PC1轴上,抗病材料PI189225与感病材料苏蜜1号的样本明显分离,表明抗病和感病材料间代谢组存在显著差异。同时,未接种对照组(P00、S00)与蔓枯病菌接种各组(P024、P224、S024、S224)沿PC1轴区分,说明蔓枯病菌侵染显著影响了西瓜代谢谱。而在PC2轴上,同一接种条件下,施硫处理组(P224、S224)与未施硫处理组(P024、S024)实现分离,表明硫营养处理也引起了西瓜代谢组变化。以上结果表明,硫营养处理及蔓枯病菌侵染均能显著改变西瓜幼苗的代谢物组成。

2.3 硫营养对蔓枯病菌侵染前后西瓜差异代谢物分析

以差异倍数FC>2.0(上调)、FC<0.5(下调)且P-value<0.05为筛选条件,对抗病、感病材料以及硫营养处理与蔓枯病菌侵染后的抗感材料进行差异代谢物筛选。结果表明,在无硫营养处理和蔓枯病菌侵染时,抗病材料PI189225和感病材料苏蜜1号之间(P00-vs-S00)共筛选出168种差异代谢物,其中126种代谢物显著上调,42种代谢物显著下调(图2-A~B)。在硫处理并接种蔓枯病菌的条件下,抗病材料PI189225(P224-vs-P20)中的差异代谢物数量略多于感病材料苏蜜1号(S224-vs-S20)(图2-A)。具体来说,抗病材料PI189225中共筛选出183种差异代谢物,其中110种代谢物显著上调,73种代谢物显著下调,上调、下调的差异代谢物数量较为均衡(图2-A,2-C)。感病材料苏蜜1号共筛选



注: A. 正离子模式下 QC 质控样本间相关性; B. 负离子模式下 QC 质控样本间相关性; C. 正离子模式下 QC 质控样本主成分分析; D. 负离子模式下 QC 质控样本主成分分析。

Note: A. Correlation between QC control samples in positive ion mode; B. Correlation between QC control samples in negative ion mode; C. Principal component analysis in positive ion mode; D. Principal component analysis in negative ion mode.

图 1 样本相关性和主成分分析

Fig. 1 Correlation between samples and principal component analysis

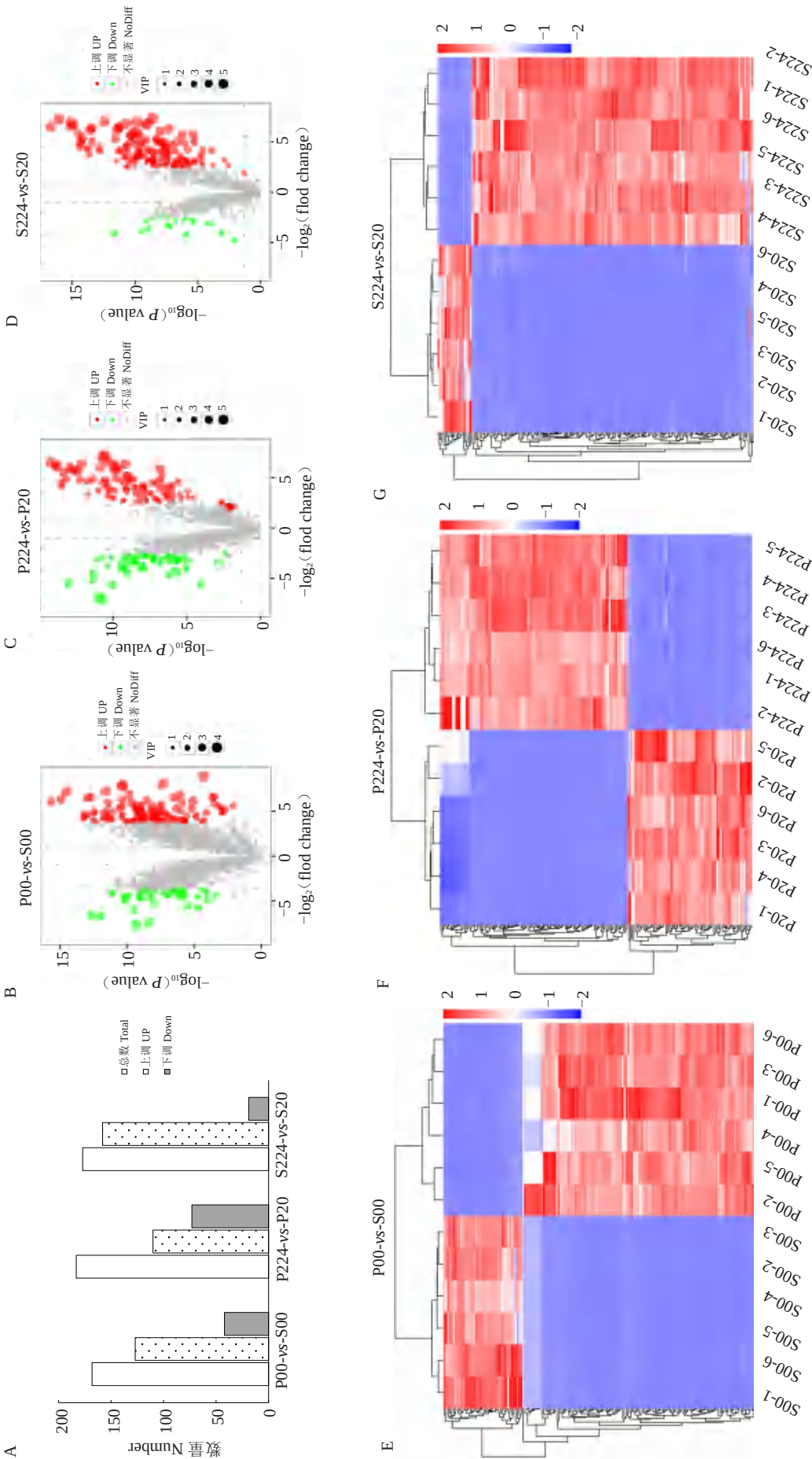
到 177 种代谢物,其中 158 种代谢物显著上调,19 种代谢物显著下调,上调代谢物数量明显多于下调代谢物数量(图 2-A,2-D),表明硫营养可能在感病材料中主要通过促进代谢物合成以响应蔓枯病菌的侵染。

进一步通过层次聚类(HCA)分析差异代谢物的聚类关系和表达模式。结果显示,在无硫营养处理和蔓枯病菌侵染时,抗病材料与感病材料的代谢物表达差异显著(图 2-B,2-E)。同样,在硫营养处理下,蔓枯病菌侵染前(P20)与蔓枯病菌侵染后(P224)抗病材料 PI189225 的代谢物表达差异显著,同一处理的 3 次生物学重复聚类紧密(图 2-F)。感病材料苏蜜 1 号在硫营养处理下,蔓枯病菌侵染前后(S20-vs-S224)的代谢物也呈现类似的聚类模式,

但上调代谢物数量明显多于下调代谢物(图 2-G)。

2.4 硫营养对蔓枯病菌侵染前后西瓜差异代谢物 KEGG 富集分析

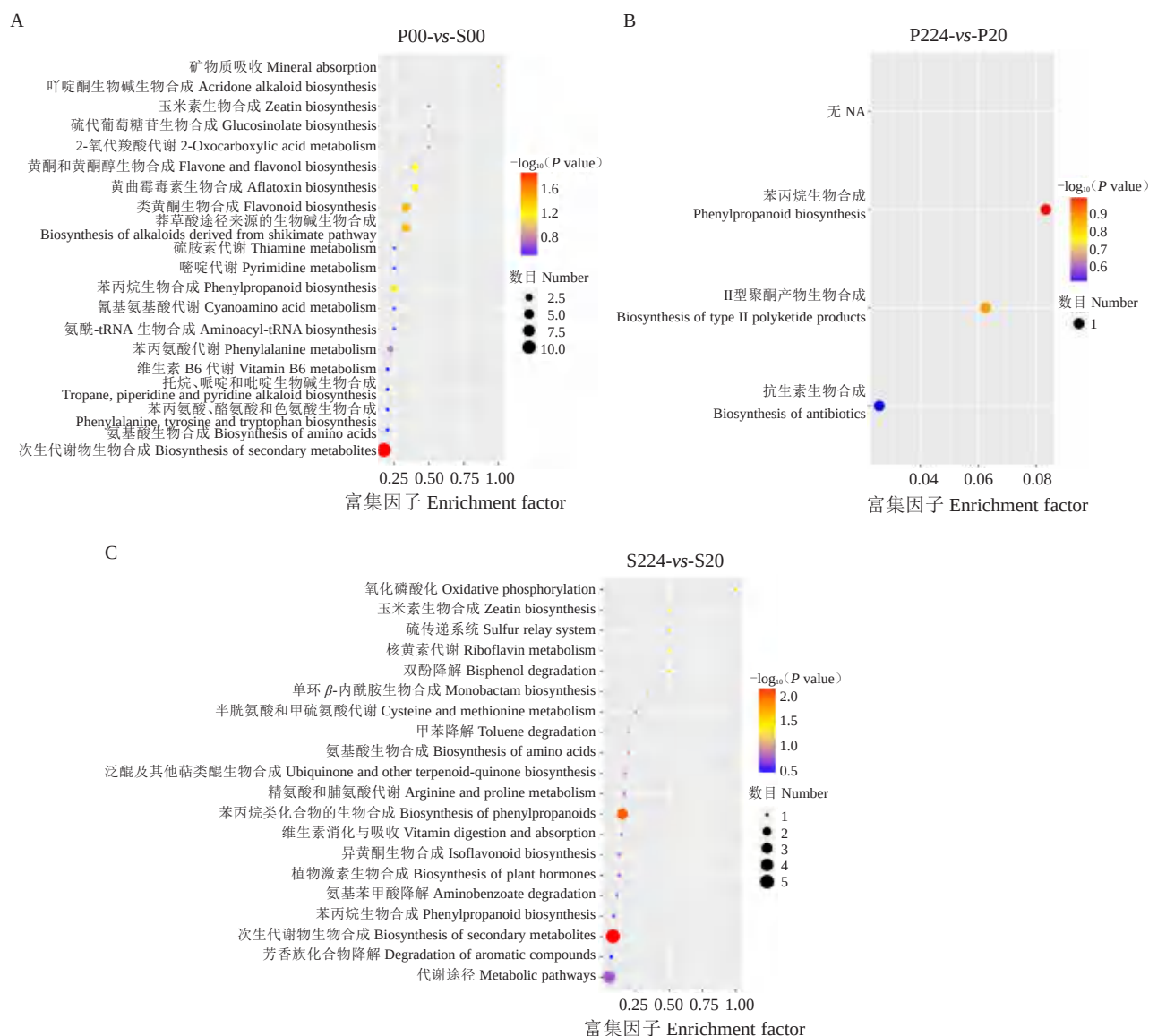
通过对差异代谢物进行通路显著性富集分析,进一步解析了其参与的生化代谢与信号转导途径。结果显示,抗病材料 PI189225 与感病材料苏蜜 1 号的差异代谢物在富集通路上存在明显差异。在无硫营养处理和蔓枯病菌接种时,抗病材料和感病材料的差异代谢物主要富集在次生代谢物的生物合成途径(图 3-A)。在硫营养处理并接种蔓枯病菌后,抗病材料的差异代谢物富集于少数通路,其中苯丙烷生物合成和 II 型聚酮产物合成通路显著富集(图 3-B)。相比之下,感病材料苏蜜 1 号的差异



注: A. 差异代谢物数目统计; B~D 分别为抗病与感病材料、硫处理与蔓枯病菌侵染后抗病材料及感病材料的差异代谢物层次聚类图; E~G 分别为抗病与感病材料、硫处理与蔓枯病菌侵染后抗病材料及感病材料的差异代谢物层次聚类图。

Note: A. Statistics of differential metabolites number; B~D represent the volcano plot of differential metabolites between resistant and susceptible plants, in resistant plants and susceptible plants with sulfur treatment and *Didymella bryoniae* infection, respectively; E~G represent the hierarchical cluster analysis of differential metabolites in resistant and susceptible plants, in resistant plants and susceptible plants with sulfur treatment and *Didymella bryoniae* infection, respectively.

图 2 差异代谢物分析
Fig. 2 Differential metabolite analysis



注:A. 抗病与感病材料差异代谢物 KEGG 通路;B. 硫处理与蔓枯病菌侵染后抗病材料差异代谢物 KEGG 通路;C. 硫处理与蔓枯病菌侵染后感病材料差异代谢物 KEGG 通路。

Note: A. KEGG pathway of differential metabolites in resistant and susceptible plants; B. KEGG pathway of differential metabolites in resistant plants after sulfur treatment and *Didymella bryoniae* infection; C. KEGG pathway of differential metabolites in susceptible plants after sulfur treatment and *Didymella bryoniae* infection.

图3 差异代谢物 KEGG 富集通路

Fig. 3 KEGG enrichment pathway of differential metabolites

代谢物则广泛分布于多个通路,主要包括次级代谢物的生物合成、苯丙烷类化合物的生物合成等(图 3-C)。

2.5 硫营养与蔓枯病菌侵染后抗感材料间关键差异代谢物分析

为了进一步筛选抗、感材料间的关键差异代谢物,笔者将硫营养处理下蔓枯病菌侵染后的差异代谢物进行比对。层次聚类分析结果显示,抗病材料 P1189225 与感病材料苏蜜 1 号在代谢物表达模式

上存在显著差异(图 4-A)。KEGG 富集通路分析发现,两组材料间的差异代谢物显著富集于苯丙烷生物合成途径(图 4-B),共涉及 4 种代谢物:L-苯丙氨酸、香豆素、反式茴香烯和丁香酚。

根据代谢组数据,笔者进一步分析了 4 种代谢物的含量。如图 5 所示,4 种代谢物含量在抗病材料中整体高于感病材料,且在不同材料中呈现不同的变化趋势。抗病材料中,蔓枯病菌侵染 24 h (P024)的 L-苯丙氨酸相对含量较对照(P00)升高;

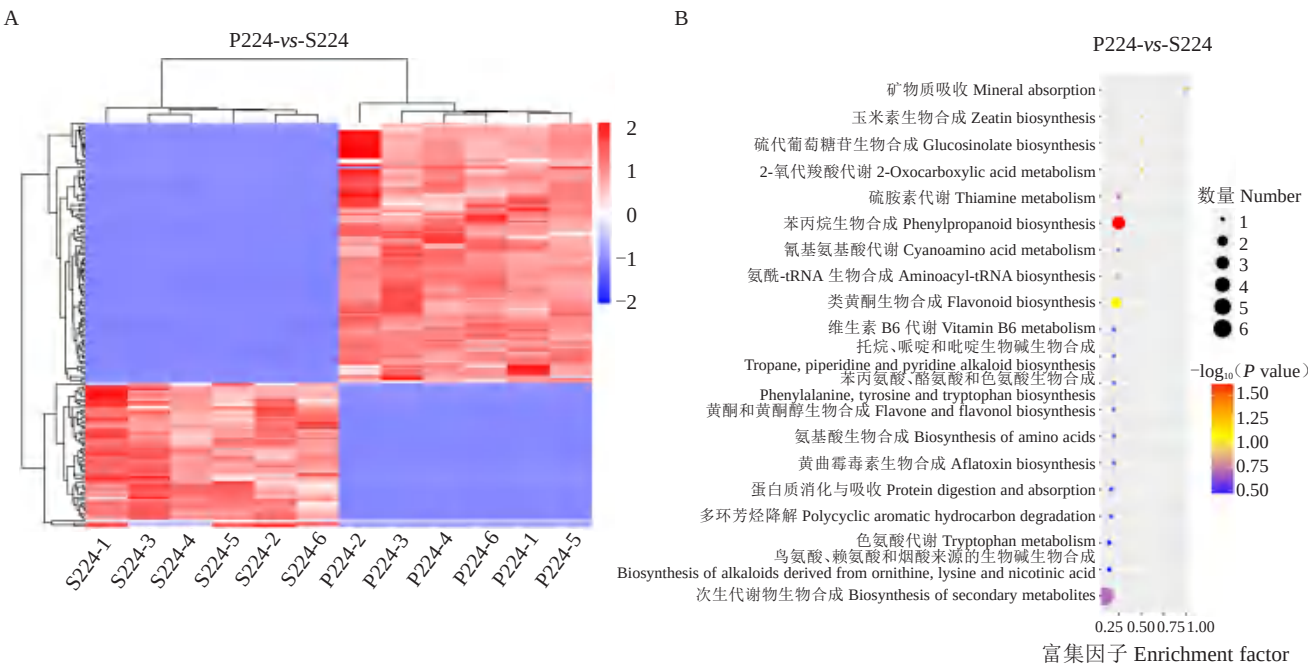


图 4 抗感材料差异代谢物层次聚类分析(A)和 KEGG 富集通路(B)

Fig. 4 Hierarchical cluster analysis(A)and KEGG enrichment pathway(B)of differential metabolites in resistant and susceptible plants

而硫营养处理后,蔓枯病菌侵染 24 h(P224)的 *L*-苯丙氨酸相对含量则下降(图 5-A)。感病材料中, *L*-苯丙氨酸相对含量的变化趋势与抗病材料相反,蔓枯病菌侵染 24 h(S024)后的相对含量较对照(S00)显著降低;硫营养处理后,蔓枯病菌侵染 24 h(P224)后的 *L*-苯丙氨酸相对含量虽略有回升,但仍显著低于未处理的对照(图 5-B)。

反式茴香烯相对含量的变化趋势在抗、感材料中一致。蔓枯病菌侵染 24 h(P024 和 S024),反式茴香烯相对含量较对照(P00 和 S00)均降低;硫营养处理后,蔓枯病菌侵染 24 h(P224 和 S224),反式茴香烯相对含量在抗、感材料中均上升,分别是未处理对照组的 1.37 倍和 1.04 倍(图 5-C~D)。

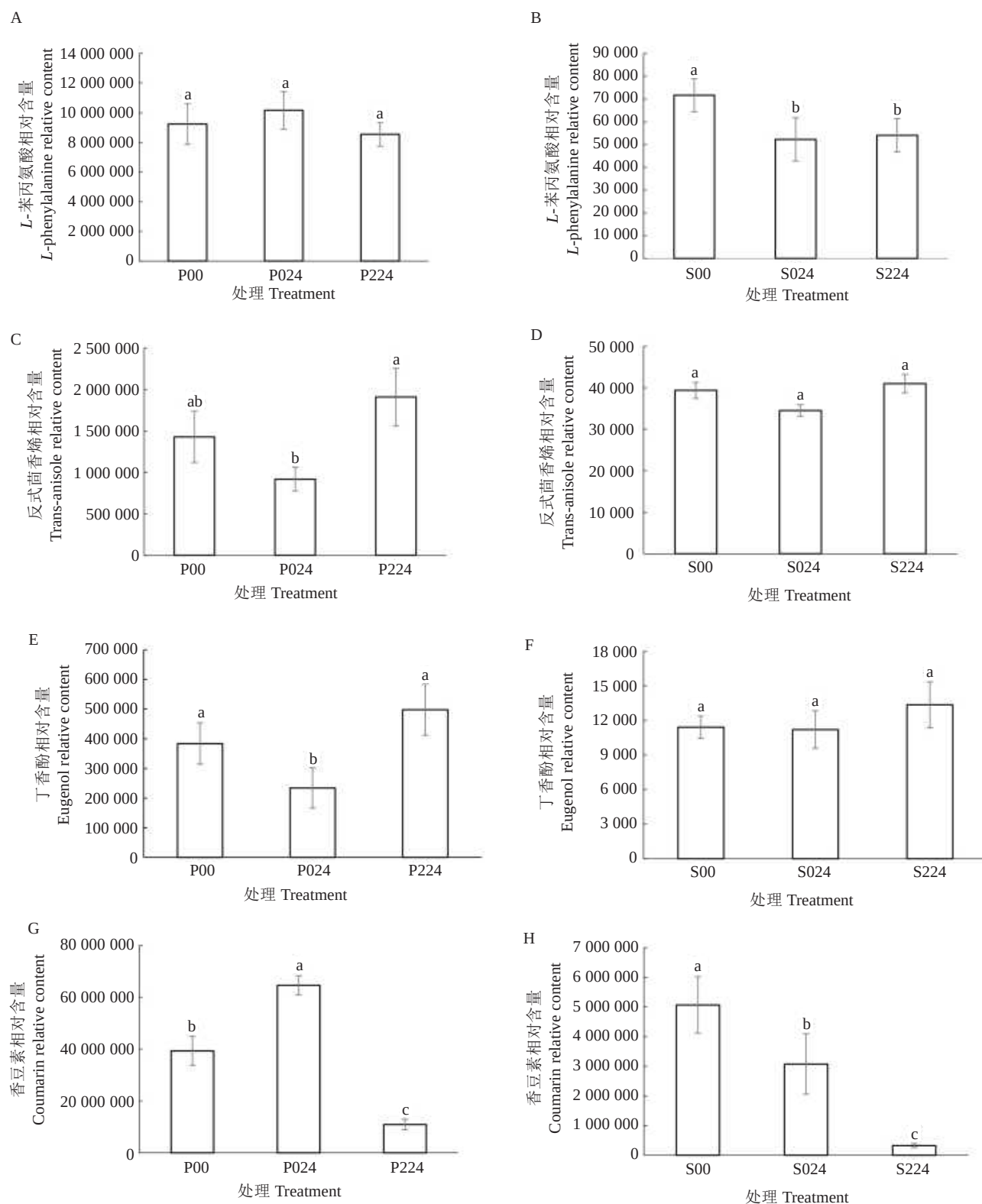
丁香酚相对含量的变化趋势与反式茴香烯相对含量的变化趋势一致,但在抗、感材料间存在幅度差异。抗病材料中,蔓枯病菌侵染 24 h(P024)的丁香酚相对含量较对照(P00)显著下降 39.0%;硫营养处理后,蔓枯病菌侵染 24 h(P224)的丁香酚相对含量较对照显著升高 29.8%(图 5-E)。感病材料中,蔓枯病菌侵染 24 h(S024)的丁香酚相对含量较对照(S00)仅略降 0.08%,但硫营养处理后,蔓枯病菌侵染 24 h(S224)的丁香酚相对含量较对照上升 17.0%(图 5-F)。

香豆素相对含量在抗、感材料中呈现不同的变

化趋势。抗病材料中,蔓枯病菌侵染 24 h(P024)的香豆素相对含量较对照(P00)显著升高;硫营养处理后,蔓枯病菌侵染 24 h(P224)的香豆素相对含量较对照显著降低 72.2%(图 5-G)。感病材料中,蔓枯病菌侵染 24 h(S024)的香豆素相对含量较对照(S00)显著降低 39.3%;硫营养处理后,蔓枯病菌侵染 24 h(S224),香豆素的合成进一步被抑制,降幅达 93.6%(图 5-H)。以上结果表明,苯丙烷代谢途径中上述 4 种代谢物在响应蔓枯病菌侵染和硫营养处理中可能发挥重要调控作用,且其响应模式存在明显差异。

3 讨论与结论

通过差异代谢组学分析植物代谢物的动态变化,为解析植物生长发育及逆境响应机制提供了关键线索,已在诸多研究中展现重要的应用价值。在植物抗病研究中,利用气相色谱-质谱联用(GC-MS)和液相色谱-质谱联用(LC-MS)技术分析葡萄响应白腐病的代谢组差异,发现抗病品种中黄酮类和萜类物质(如矢车菊素-3-*O*-咖啡酰葡萄糖苷)显著积累,后续功能验证表明,这些物质通过抗氧化和直接抑菌作用增强植株抗性,为葡萄抗白腐病育种提供了潜在的代谢靶标^[24]。在番茄砧木抗根结线虫机制研究中,通过代谢组学分析,发现其抗



注: A~B. *L*-苯丙氨酸在抗病和感病材料中的含量; C~D. 反式茴香烯在抗病和感病材料中的含量; E~F. 丁香酚在抗病和感病材料中的含量; G~H. 香豆素在抗病和感病材料中的含量。不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。

Note: A-B. Content of *L*-phenylalanine in resistant and susceptible plants; C-D. Content of trans-anethole in resistant and susceptible plants; E-F. Content of eugenol in resistant and susceptible plants; G-H. Content of coumarin in resistant and susceptible plants. Different small letters indicate significant difference at 0.05 level.

图 5 抗感材料苯丙烷生物合成途径代谢物含量变化

Fig. 5 Changes of metabolites content in phenylpropanoid biosynthesis pathway in resistant and susceptible plants

性与甘油磷脂代谢通路激活相关,磷脂酰胆碱等物质通过参与信号转导促进了植株免疫响应,揭示了代谢重编程在抗病中的核心作用^[25]。在植物生长调控方面,代谢组学同样发挥重要作用。在小麦氮素高效利用研究中,通过差异代谢组学识别出谷氨酰胺合成相关代谢物的差异积累模式,据此优化施肥方案,实现了产量与氮肥利用效率的协同提升^[26]。上述研究表明,差异代谢组学能够精准挖掘植物代谢响应规律,为生长调控和抗病策略制定提供分子靶标。本研究聚焦西瓜与蔓枯病菌互作体系,采用超高效液相色谱串联质谱(UPLC-MS)技术,通过主成分分析(PCA)和层次聚类(HCA)分析方法,系统解析硫营养处理下抗病与感病西瓜材料的代谢组差异,通过解析硫营养介导的代谢调控机制,为葫芦科作物抗病性的营养调控提供理论支撑。

硫是植物生长必需的矿质元素之一,不仅参与基础生理代谢,还在调控分子信号通路中发挥关键作用,能够诱导植物对多种病害产生系统性抗性^[27]。目前已报道的硫诱导植物抗性机制主要包括含硫次生代谢产物合成、抗病信号通路激活与调控、以及植物防御素等抗病相关物质的积累^[11]。含硫次生代谢产物在病原菌的感知和启动信号转导途径中发挥着重要作用,这些信号转导途径与植物激素(水杨酸、赤霉素和乙烯)和 ROS 调控的多种防御途径相互关联^[28]。Cooper 等^[29]研究发现,在病原菌侵染过程中,含硫次生代谢产物快速积累,且抗病基因型的积累速度显著高于感病基因型。相反,在缺硫条件下,含硫次生代谢产物合成的基因普遍下调,导致含硫植物防御素的生物合成也受到抑制^[30]。本研究中,笔者发现硫营养处理显著影响了不同抗性西瓜对蔓枯病菌侵染的代谢响应。抗病材料 PI189225 在硫处理后,苯丙烷生物合成通路显著富集,而感病材料苏蜜 1 号的代谢物则显著富集于次级代谢物的生物合成通路。这些结果表明,硫营养可能通过促进含硫化合物合成、激活次生代谢并协同信号通路调控的机制增强西瓜对蔓枯病的抗性,为利用硫营养调控提高西瓜抗病能力提供了理论依据。

笔者在本研究中鉴定出 *L*-苯丙氨酸、香豆素、反式茴香烯、丁香酚等 4 种关键差异代谢物,其在抗病和感病材料中的积累模式差异,反映了代谢调控与抗病性之间的关联。*L*-苯丙氨酸是一种芳香族氨基酸,是启动苯丙烷代谢途径的起始底物。苯丙烷通路是植物抗病次生代谢的核心,*L*-苯丙氨酸的大量积累可激活香豆素等抗病物质的合成^[31]。香豆

素是一类广泛存在于植物中的酚类化合物,主要通过苯丙素途径产生,具有抗菌、抗氧化、化感等多种生物活性,可通过破坏病原体的细胞膜、抑制酶活性、阻碍核酸合成等多种机制抑制病原体生长^[32]。除了直接的抑菌作用外,香豆素还能诱导活性氧(ROS)积累^[33]、激活免疫相关基因表达^[34],并参与水杨酸、茉莉酸等激素信号通路的调控^[35],从而协同增强植物防御反应。本研究中,蔓枯病菌侵染诱导抗病材料中 *L*-苯丙氨酸和香豆素含量迅速积累,说明抗病植株可通过迅速启动苯丙烷代谢通路,促进抗病相关次生代谢物质的合成,以抑制蔓枯病菌细胞壁降解酶活性并激发局部防御反应。而硫营养处理后,抗病和感病植株中香豆素含量均显著下降,推测硫可能促进了 *L*-苯丙氨酸向下游香豆素及其衍生物的转化,从而系统增强植株的抗病能力,而非依赖其自身积累。

反式茴香烯是一种具有强烈抗菌活性的苯丙素类化合物。已有大量研究表明,其对禾谷镰刀菌(*F. graminearum*)、瓜果腐霉病菌(*Pythium aphanidermatum*)、稻瘟菌(*Magnaporthe oryzae*)和玉米小斑病菌(*B. maydis*)等均表现出显著的抑菌活性^[36]。丁香酚是一种酚类化合物,对细菌、真菌和病毒等多种病原微生物都具有广谱抗菌作用。其机制主要是通过破坏病原体细胞膜结构,导致胞内成分泄露,最终引起细胞裂解和死亡^[37]。此外,丁香酚还可诱导活性氧(ROS)大量产生,引发微生物细胞内的氧化应激,导致蛋白质变性和脂质过氧化,进而加剧细胞损伤^[38]。本研究中,蔓枯病菌侵染抑制了抗病和感病材料中反式茴香烯和丁香酚的积累。而硫营养处理则激活了这两种物质的合成,使其含量迅速上升。因而推测硫营养可能通过促进这两个物质的生物合成,破坏病原微生物细胞膜结构,损害其完整性,最终引起细胞裂解和死亡,从而增强植物抗病性。

综上所述,笔者通过代谢组学分析揭示了硫营养对西瓜抗蔓枯病代谢调控的关键作用,以及抗、感病材料间的差异响应机制。硫营养通过提高抗病植株中 *L*-苯丙氨酸等关键代谢物的含量,促进香豆素等重要抗病次生代谢物的合成与积累,从而增强植株的抗病能力。本研究结果为西瓜抗蔓枯病育种及硫肥的施用提供了理论依据,下一步可深入解析相关代谢通路的调控机制。

参考文献

- [1] Maoto M M, Beswa D, Jideani A I. Watermelon as a potential fruit snack[J]. International Journal of Food Properties, 2019, 22

- (1):355-370.
- [2] Perkins-Veazie p, Davis A, Collins J K. Watermelon: From desert to functional food[J]. Israel Journal of Plant Sciences, 2012, 60(4):395-402.
 - [3] Stewart J E, Turner A N, Brewer M T. Evolutionary history and variation in host range of three *Stagonosporopsis* species causing gummy stem blight of cucurbits[J]. Fungal Biology, 2015, 119(5):370-382.
 - [4] Seblani R, Keinath A P, Munkvold G. Gummy stem blight: One disease, three pathogens[J]. Molecular Plant Pathology, 2023, 24(8):825-837.
 - [5] 徐楚臻, 刘金鑫, 王喜庆, 等. 西瓜蔓枯病菌的分离与鉴定及种质资源抗性评价[J]. 中国瓜菜, 2023, 36(3):21-26.
 - [6] Dos Santos G R, Sousa S C R, Juliatti F C, et al. Control of gummy stem blight in watermelon through different management systems[J]. Bioscience Journal, 2016, 32(2):371-377.
 - [7] Wightwick A, Walters R, Allinson G, et al. Environmental risks of fungicides used in horticultural production systems[J]. Fungicides, 2010(1):273-304.
 - [8] 程瑞, 王学征, 徐兵划, 等. 西瓜蔓枯病抗性遗传、基因定位及育种研究进展[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(1):23-31.
 - [9] Gusmini G, Rivera-Burgos L A, Wehner T C. Inheritance of resistance to gummy stem blight in watermelon[J]. HortScience, 2017, 52(11):1477-1482.
 - [10] Jez J M. Structural biology of plant sulfur metabolism: From sulfate to glutathione[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(16):4089-4103.
 - [11] Tripathi R, Tewari R, Singh K P, et al. Plant mineral nutrition and disease resistance: A significant linkage for sustainable crop protection[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:883970.
 - [12] Zhang Z Z, Long Y H, Yin X H, et al. Sulfur-induced resistance against *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* via triggering salicylic acid signaling pathway in kiwifruit[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(23):12710.
 - [13] Kopriva S, Malagoli M, Takahashi H. Sulfur nutrition: Impacts on plant development, metabolism, and stress responses[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(16):4069-4073.
 - [14] Long Y, Yin X, Wang M, et al. Effects of sulfur on kiwifruit cancer caused by *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*[J]. Bangladesh Journal of Botany, 2017, 46(3):1183-1192.
 - [15] 朱云集, 田文仲, 谢迎新, 等. 硫素对冬小麦旗叶抗坏血酸—谷胱甘肽循环系统的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(11):2191-2196.
 - [16] Yang Z, Hui S, Lü Y, et al. miR395-regulated sulfate metabolism exploits pathogen sensitivity to sulfate to boost immunity in rice[J]. Molecular Plant, 2022, 15(4):671-688.
 - [17] Warneke B, Nackley L, Pscheidt J W. Management of grape powdery mildew with an intelligent sprayer and sulfur[J]. Plant Disease, 2022, 106(7):1837-1844.
 - [18] Cao X S, Wang C X, Luo X, et al. Elemental sulfur nanoparticles enhance disease resistance in tomatoes[J]. ACS Nano, 2021, 15:11817-11827.
 - [19] 张明学, 刘桂莲, 王银福, 等. 硫肥对西瓜含糖量和产量影响试验研究[J]. 中国农技推广, 2009, 25(12):33.
 - [20] 陈欣, 王西娜, 田军仓, 等. 施用硫肥对盐碱地盐分、pH 及麒麟西瓜产量、品质的影响[J]. 农业科学研究, 2024, 45(1):31-37.
 - [21] 徐彦刚, 姚协丰, 李良俊, 等. 西瓜品种(品系)对蔓枯病的抗性鉴定与评价[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(1):106-115.
 - [22] Ren R S, Xu J H, Zhang M, et al. Identification and molecular mapping of a gummy stem blight resistance gene in wild watermelon (*Citrullus amarus*) germplasm PI189225[J]. Plant Disease, 2020, 104(1):16-24.
 - [23] Zhao Q, Shao W C, Jia S Z, et al. Integrated transcriptomic and physiological analyses reveal the pivotal role of sulfur nutrition in mediating resistance to gummy stem blight in watermelon[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2026, 144:103277.
 - [24] 谭西北, 兰徐颖, 刘崇怀, 等. 不同抗性葡萄响应白腐病侵染的次生代谢物变化[J]. 中国农业科学, 2025, 58(9):1767-1778.
 - [25] 张志鹏, 李涵, 田潇潇, 等. 不同抗性番茄砧木响应豇豆根结线虫侵染的代谢组差异分析[J]. 热带作物学报, 2024, 45(11):2407-2415.
 - [26] 王可辉, 廖安丽, 赵乐, 等. 滴灌水肥次序与氮肥形态对冬小麦产量及氮素利用的影响[J]. 山东农业科学, 2025, 57(3):108-116.
 - [27] Miller C G, Schmidt E. Sulfur metabolism under stress[J]. Antioxidants & Signaling, 2020, 33:1158-1173.
 - [28] Kunstler A, Gullner G, Ádám A L, et al. The versatile roles of sulfur-containing biomolecules in plant defense: A road to disease resistance[J]. Plants, 2020, 9(12):1705.
 - [29] Cooper R M, Williams J S. Elemental sulphur as an induced antifungal substance in plant defense[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(404):1947-1953.
 - [30] Nwachukwu I D, Slusarenko A J, Gruhlke M C H. Sulfur and sulfur compounds in plant defence[J]. Natural Product Communications, 2012, 7(3):395-400.
 - [31] Naoumkina M A, Zhao Q, Gallego-Giraldo L I N A, et al. Genome-wide analysis of phenylpropanoid defence pathways[J]. Molecular Plant Pathology, 2010, 11(6):829-846.
 - [32] Zaynab M, Khan J, Al-Yahyai R, et al. Toxicity of coumarins in plant defense against pathogens[J]. Toxicon, 2024, 250:108118.
 - [33] Liu F, Wei F F, Wang L, et al. Riboflavin activates defense responses in tobacco and induces resistance against *Phytophthora parasitica* and *Ralstonia solanacearum*[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2010, 74(5/6):330-336.
 - [34] Rashad Y, Aseel D, Hammad S. Phenolic compounds against fungal and viral plant diseases[J]. Plant Phenolics in Sustainable Agriculture, 2020(1):201-219.
 - [35] Vlot A C, Sales J H, Lenk M, et al. Systemic propagation of immunity in plants[J]. New Phytologist, 2021, 229(3):1234-1250.
 - [36] Wang Q, Guo Z J, Chen X J, et al. Antifungal activity of the essential oil of *Illicium verum* fruit and its main component *trans*-anethole[J]. Molecules, 2010, 15(11):7558-7569.
 - [37] Bednarczyk P, Wróblewska A, Markowska-Szczupak A, et al. UV curable coatings based on urethane acrylates containing eugenol and evaluation of their antimicrobial activity[J]. Coatings, 2021, 11(12):1556.
 - [38] Liu W, Chen G, Dou K, et al. Eugenol eliminates carbapenem-resistant *Klebsiella pneumoniae* via reactive oxygen species mechanism[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14:1090787.