

氟喹诺酮类抗生素胁迫下翅碱蓬生理响应与分子调控特征

关沛泽^{1#} 匡珮菁^{1#} 魏裕庭¹ 关梓涵¹ 赵可² 崔玉波^{1*}

(1. 大连民族大学环境与资源学院,大连 116600; 2. 吉林建筑大学市政与环境工程学院,长春 130118)

摘要 氟喹诺酮类抗生素(fluoroquinolone antibiotics, FQs)广泛存在于农田灌溉水、畜禽养殖废水及滨海湿地中,对植物生长与生态过程构成潜在胁迫。以氧氟沙星(ofloxacin, OFX)和恩诺沙星(enrofloxacin, ENR)为代表,通过生理生化指标测定与转录组分析,系统解析翅碱蓬(*Suaeda salsa*)在氟喹诺酮类抗生素胁迫下的生理响应特征及分子调控机制。结果表明:OFX与ENR均对翅碱蓬地上部和地下部造成显著氧化胁迫,其中ENR胁迫下膜脂过氧化程度更为严重,并伴随苯丙烷代谢及ABC转运体(ATP-binding cassette transporter)相关基因的显著差异表达;OFX胁迫则主要影响光系统结构与功能,通过WRKY转录因子家族(WRKY transcription factor family)和MAPK(mitogen-activated protein kinase)信号通路相关基因的调控增强抗氧化防御能力。2种抗生素处理均增强糖酵解-丙酮酸代谢途径,为抗胁迫反应提供能量与还原力支持。翅碱蓬在氟喹诺酮类抗生素胁迫下表现出由结构防御、代谢重编程与信号调控协同驱动的多层次适应性响应模式。

关键词 翅碱蓬;氟喹诺酮类抗生素;苯丙烷类代谢;抗氧化系统;植物修复

中图分类号:Q948.1 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2026.04.012

Physiological Responses and Molecular Regulatory Characteristics of *Suaeda salsa* under Fluoroquinolone Antibiotic StressGUAN Peize^{1#} KUANG Peijing^{1#} WEI Yuting¹ GUAN Zihan¹ ZHAO Ke² CUI Yubo^{1*}

(1. College of Environment and Resources, Dalian Minzu University, Dalian 116600; 2. College of Municipal and Environmental Engineering, Jilin Jianzhu University, Changchun 130118)

Abstract Fluoroquinolone antibiotics (FQs) are widely detected in agricultural irrigation water, livestock wastewater, and coastal wetlands, posing potential stress to plant growth and ecological processes. Taking ofloxacin (OFX) and enrofloxacin (ENR) as representative compounds, this study employed physiological and biochemical assays in combination with transcriptomic analysis to systematically elucidate the physiological responses and molecular regulatory mechanisms of *Suaeda salsa* under FQs stress. The results showed that both OFX and ENR induced significant oxidative stress in both the aboveground and belowground parts of *S. salsa*. Comparatively, ENR caused more pronounced lipid peroxidation, which was accompanied by the significant differential expression of genes related to phenylpropanoid metabolism and ABC (ATP-binding cassette) transporters. In contrast, OFX stress primarily impaired photosystem structure and function, while simultaneously enhancing antioxidant defense through the regulation of the WRKY transcription factor family and MAPK (mitogen-activated protein kinase) signaling pathways. Furthermore, both antibiotic treatments promoted the glycolysis-pyruvate metabolism pathway, thereby providing sustained energy supply and reducing power to support stress resistance. Collectively, under FQs stress, *S. salsa* exhibited a multi-level adaptive response strategy driven by the coordinated regulation of structural defense, metabolic reprogramming, and signaling pathways.

Key words *Suaeda salsa*; fluoroquinolone antibiotics; phenylpropanoid metabolism; antioxidant system; phytoremediation

基金项目:国家自然科学基金面上项目(52270150);大连市中青年科技人才项目(2024RQ031)。

* 第一作者简介:关沛泽(2000年—),女,硕士研究生,主要从事滨海湿地植物修复研究。*同等贡献作者。

* 通信作者:E-mail:cyb@dlmu.edu.cn。

收稿日期:2026年1月10日。

氟喹诺酮类抗生素(fluoroquinolone antibiotics, FQs)是一类人工合成的广谱抗菌药物;由于其在临床和畜牧业中的广泛使用,已在环境中被高频检出^[1-2]。近年来,随着城市污水排放、养殖尾水入海及河流径流的持续输入,FQs已在河口及滨海湿地等典型过渡生态系统中普遍存在,并呈现出由水相向沉积物富集分布特征。与水体相比,滨海湿地沉积物因有机质含量较高、矿物表面活性强,往往成为FQs汇集的重要介质。已有研究^[3-4]表明,FQs总体浓度水平呈现近岸高、外海低的空间格局,即渤海>北黄海>南黄海,这使其在表层沉积物及植物根际环境中具有较长的环境滞留时间^[1]。FQs的环境残留不仅可能直接抑制湿地植物的生长发育,还可通过根际过程扰动微生物群落结构与功能,影响氮、碳循环等关键生态过程,从而对滨海湿地生态系统的稳定性与功能维持构成潜在风险^[5]。

在植物层面,FQs通常作为非靶标化学胁迫因子发挥作用。研究^[6-7]表明,FQs暴露会引起植物光合系统受损,诱导叶绿体结构破坏、光合效率下降,并显著增强氧化胁迫水平,表现为活性氧(ROS)积累与膜脂过氧化加剧,从而抑制植物的生理活性与根系吸收功能^[8]。在土壤生态系统中,FQs通过扰乱微生物群落结构^[9]及改变功能基因表达,影响氮素矿化、反硝化和磷循环等过程^[10],其生态风险已从单一污染效应上升为系统性生态扰动。因此,FQs的生态风险已由单一污染效应扩展为涉及植物-微生物-土壤系统的综合胁迫。

鉴于土壤中FQs污染的持久性与累积性,传统的理化修复手段(如吸附、光催化或化学氧化等)在实际应用中往往存在成本较高、效率受限及潜在二次污染等问题。相比之下,植物修复因其环境友好性而受到广泛关注^[11]。植物在抗生素胁迫下可通过调节抗氧化系统及相关代谢过程缓解毒性效应。例如,香根草(*Chrysopogon zizanioides*)在磺胺类抗生素胁迫下表现出明显的抗氧化响应^[12-13];浮萍(*Lemna minor*)在FQs暴露条件下,其超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性发生显著变化^[14]。人工湿地相关研究^[15]亦表明,植物生理状态及代谢能力在抗生素环境归趋过程中具有重要作用。然而,关于植物在分子层面如何协调代谢与信号调控以应对抗生素胁迫的认识仍较为有限。

翅碱蓬(*Suaeda salsa*)是一种典型的滨海盐生植物,广泛分布于我国沿海滩涂与盐碱地,具有显著的耐盐、耐旱和重金属耐受特性。该植物以其较强的根系吸附能力、丰富的代谢酶体系及较高的环境适应性,被认为是滨海湿地生态修复的优势物种之一。已有研究^[16-18]报道,翅碱蓬在镉、铜和铅等重金属胁迫条件下可通过调节抗氧化系统和渗透调节物质维持细胞稳态。然而,其在FQs胁迫条件下的生理响应特征及分子调控机制尚缺乏系统研究。

在众多FQs中,氧氟沙星(ofloxacin, OFX)与恩诺沙星(enrofloxacin, ENR)是环境中检出频率较高的2种代表性抗生素,且在理化性质和生物毒性方面存在差异。OFX极性较强、光解稳定性高,易在根际累积并造成光系统损伤;而ENR亲脂性更强、膜渗透性高,更易被植物吸收并进入体内代谢途径^[19]。因此,比较翅碱蓬对这2种抗生素的生理响应差异,有助于加深对盐生植物应对抗生素胁迫机制的认识。

基于此,本研究以OFX和ENR为胁迫因子、以翅碱蓬为供试材料,结合生理生化指标测定与转录组学分析,系统探讨翅碱蓬在FQs胁迫下的生理响应特征及分子调控机制,重点关注抗氧化系统调节、代谢通路变化及相关信号转导过程,为抗生素污染土壤的生态风险评估及盐生植物修复潜力研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理条件

翅碱蓬种子购自武汉爱项种子工作室,经75%乙醇浸泡30 s和5% NaClO溶液处理10 min表面消毒后,用无菌蒸馏水冲洗数次,置于(25±2)℃黑暗条件下催芽48 h。待胚根伸出后,将幼苗移栽至塑料花盆(15.0 cm×14.0 cm×11.5 cm),基质为滨海湿地表层土壤(0~20.0 cm),经风干过筛(孔径为2.0 mm)并在121℃高压灭菌2次,以降低微生物干扰。土壤理化性质:pH=7.9,有机质12.60 g·kg⁻¹,全氮0.96 g·kg⁻¹。幼苗移栽后在温室条件下培养至营养生长期(约4周),此阶段植株形态稳定、根叶分化清晰,适于进行生理生化和分子响应研究。之后进行抗生素胁迫处理。

ENR和OFX均为高纯度标准品(≥98%, Sigma-Aldrich, 美国)。抗生素先以HPLC级甲醇溶解

配制母液,再用超纯水稀释为工作液。根据干土质量计算所需用量,将抗生素加入土壤中,使最终质量分数为 60 mg·kg⁻¹(干土)。该质量分数参考已有植物抗生素胁迫研究,并结合预试验结果确定,可在不引起明显植株死亡的前提下稳定诱导生理和分子响应,属于亚致死胁迫水平。加药过程中将相应体积的工作液均匀喷洒于土壤中并充分混匀。对照组土壤加入等体积甲醇-超纯水混合液,处理方式一致。加药后调节土壤含水量至田间持水量的约 60%,并于暗处平衡 48 h,以促进抗生素在土壤中的均匀分布。随后将生长一致的翅碱蓬幼苗移栽至处理土壤中。

温室培养条件:(25±2) °C, 14 h 光照/10 h 黑暗,光照强度约 200 μmol·m⁻²·s⁻¹,相对湿度 60%~70%。抗生素处理持续 9 d。该处理时间用于模拟短期持续胁迫条件,既可避免瞬时处理导致的应激波动,又能反映植物在抗生素胁迫下生理调节和转录响应的动态变化。分别于处理第 1、3 和 9 天采集根和叶组织,液氮速冻后置于超低温冰箱中-80 °C 保存以供后续分析。每个处理设置 3 个生物学重复(n=3)。

1.2 抗生素检测

采集后的植物根、叶样品用去离子水轻轻冲洗以去除表面泥土,吸干表面水分,冻干并研磨成粉末。称取约 0.25 g(干质量)植物粉末置离心管中备用。土壤样品通过 2 mm 筛并冷冻干燥,取 2.00 g 干土置于离心管中备用。所有样品称量质量精度为 0.1 mg,并记录干质量。

向植物样品中加入 5.0 mL 抽提溶剂(V(乙腈):V(水)=4:1,含 0.1% 甲酸),涡旋振荡 1 min 后超声 15 min,再以 4 000 r·min⁻¹ 离心 10 min,收集上清液。对同一样品重复抽提 1 次并合并上清液。向土壤样品加入 10.0 mL 上述抽提溶剂,振荡 30 min 后以 4 000 r·min⁻¹ 离心 10 min,取上清液;重复 1 次合并上清液。将合并的抽提液用旋转蒸发或氮气吹至近干(温度≤35 °C),并用 10 mL 去离子水重溶(或用 SPE 适用的水相体积),使样品处于适合 Oasis HLB 上样的极性范围。

为富集和净化样品中的 ENR 和 OFX,采用 Oasis HLB 固相萃取柱(200 mg, 6 mL, Waters, 美国)对样品进行固相萃取预处理。上样前依次用 5 mL 甲醇和 5 mL 去离子水活化并平衡小柱。将样品溶液过柱(上样体积 10 mL,流速约 1 mL·min⁻¹),

依次用 5 mL 去离子水和 5 mL 5% 甲醇水溶液洗脱杂质,最后用 5 mL 甲醇洗脱目标抗生素。洗脱液经氮气吹干(≤35 °C)后,用 1.0 mL 流动相初始比例(A:B=9:1)重溶,经 0.22 μm 滤膜过滤后供 UPLC-MS/MS 分析。

样品经预处理后,采用 Waters ACQUITY UPLC 系统配合 Xevo TQ-S 三重四极杆质谱仪(Waters, 美国)对样品中的 ENR 和 OFX 进行定量分析。色谱柱为 ACQUITY UPLC BEH C18(2.1 mm×50 mm, 1.7 μm);柱温 35 °C;流速 0.30 mL·min⁻¹;进样量 10 μL。流动相为 A(0.1% 甲酸水溶液)与 B(乙腈),梯度洗脱程序见表 1。质谱分析采用电喷雾离子源,并在正离子模式(ESI⁺)下进行检测,多反应监测(MRM)模式进行检测。OFX 与 ENR 的定量离子对分别为 m/z 362.1→318.1(OFX)和 m/z 360.1→316.1(ENR),并结合辅助离子对进行定性确认。

表 1 液相色谱条件
Table 1 Liquid chromatography conditions

时间 Time/min	流动相 A 百分比 Percentage of mobile phase A/%	流动相 B 百分比 Percentage of mobile phase B/%
(0~1.0]	98	2
(1.0~2.0]	98→2	2→98
(2.0~3.5]	2	98
(3.5~4.0]	2→98	98→2
(4.0~6.0]	98	2

方法学验证结果表明,线性关系良好(R>0.99),加标回收率 85%~105%,相对标准偏差(RSD)<10%。

OFX: $y = 7.15 \times 10^5 x - 5.53 \times 10^5$, $R = 0.9963$ (1)

ENR: $y = 6.82 \times 10^5 x - 4.21 \times 10^5$, $R = 0.9958$ (2)

采用 ESI⁺模式,MRM 采集。检测参数详见表 2。加标回收率为 85%~105%,RSD<10%,表明该方法具有良好的可靠性。

1.3 生理生化指标测定

采用比色法^[20]测定过氧化氢(H₂O₂)含量,采用硫代巴比妥酸显色法^[21]定量丙二醛(MDA)含量,通过硝基蓝四氮唑(nitro blue tetrazolium, NBT)方法^[22]测定 SOD 活性,采用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,采用过氧化氢法^[23]测定 CAT 活性。

表2 质谱检测条件

Table 2 Mass spectrometry detection conditions

化合物 Compound	母离子 Precursor ion/(m/z)	子离子 Product ion/(m/z)	锥电压 Cone voltage/V	碰撞能量 Collision energy/eV
OFX	362.1	318.1	44	26
ENR	360.1	316.1	42	28

1.4 转录组测序

在抗生素处理第9天,采集ENR、OFX处理组及对照组的翅碱蓬根和叶样品,送样至武汉迈维代谢生物科技股份有限公司进行RNA高通量测序,以解析植物在持续抗生素胁迫下的转录调控特征。首先,对原始下机数据(raw reads)进行质量控制与过滤,去除低质量reads及接头序列,获得高质量clean reads,随后将clean reads比对至该物种的参考基因组。根据比对结果,计算每个基因的表达量。在此基础上,进一步对样品进行表达差异分析、富集分析和聚类分析。测序原始数据经FastQC软件进行质量评估,Q30均超过93.0%,平均mapping rate达92.4%。采用DESeq2软件($|\log_2 F_c| \geq 1$, FDR<0.05)进行差异表达分析,并通过PCA验证样品间分组可靠性。显著富集通路的筛选以KEGG $P < 0.05$ 为阈值。所有基因注释均基于NR、SwissProt、KEGG、GO数据库综合比对结果。对成功比对的reads进行拼接,还原出转录本序列。使用<https://www.omicstudio.cn/tool>的OmicStudio工具绘制高级火山图。

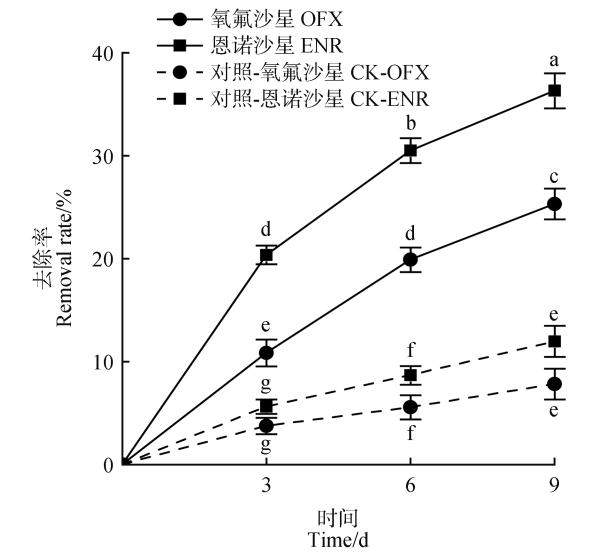
1.5 数据处理

所有试验数据以平均值±标准差(mean±SD)表示,利用Excel 2019和SPSS 26.0进行统计学处理。分析前检验数据的正态性和方差齐性,以满足方差分析假设。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验同一抗生素处理条件下、相同取样时间点的对照组与处理组差异。采用双因素方差分析(two-way ANOVA)评估抗生素种类、处理时间及其交互作用对翅碱蓬生理生化指标的影响。采用Pearson相关性分析评估Hub基因表达水平、抗氧化酶活性、抗生素去除率及胁迫响应指标之间的关系,用于解析多指标间的协同变化特征。统计显著性水平设定为 $P < 0.05$,极显著水平设定为 $P < 0.01$ 。

2 结果与分析

2.1 氧氟沙星与恩诺沙星在翅碱蓬体系中的动态变化

与去除率始终低于15%的无植物对照组(CK-OFX,CK-ENR)相比,试验组中2种抗生素去除效率显著提升(图1),ENR在第3天的去除率(20.1%)显著高于OFX(10.8%),在第9天时达到36.2%(OFX为25.3%)。ENR在1~3 d内的快速变化,提示其在胁迫初期可能更易进入植物体内,从而迅速形成较高的组织暴露水平;而随后变化速率减缓,则暗示其体内分配与转运过程可能逐步趋于动态平衡。相比之下,OFX的变化模式更为平缓,表明其在植物体内的累积过程可能受限于较低的膜通透性,从而导致胁迫强度随时间缓慢增加。



不同小写字母表示相同采样时间不同处理之间差异显著($P < 0.05$)。Different lowercase letters indicated significant differences in the removal rate between different treatments in the same sampling time ($P < 0.05$).

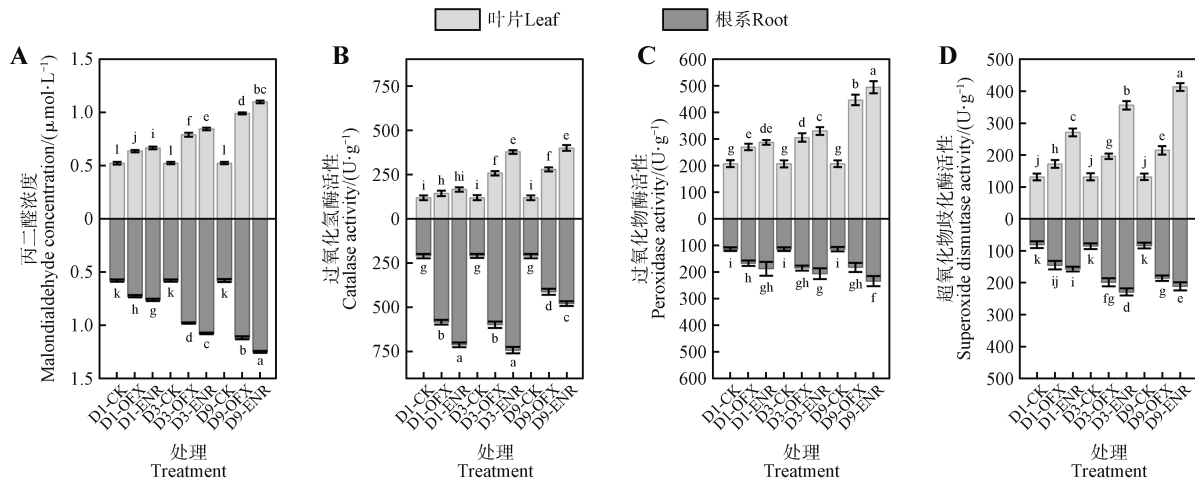
图1 氧氟沙星和恩诺沙星在不同试验体系下的去除率

Fig.1 Removal rate of OFX and ENR in different experimental systems

2.2 生理响应差异

如图2A所示,与对照相比,ENR和OFX处理均导致MDA浓度显著升高($P<0.01$),且ENR处理下MDA浓度的升幅明显高于OFX处理。在抗氧化酶活性方面,翅碱蓬在ENR与OFX胁迫下表现

出不同的响应特征。如图2B~2D所示,ENR胁迫显著提高SOD和POD活性($P<0.05$),而在OFX处理下,CAT活性表现出更为显著的升高。上述结果表明,2种FQs处理均引发了翅碱蓬抗氧化体系的显著响应,但其酶活变化模式存在明显差异。



不同小写字母表示不同处理之间差异显著($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicated significant differences between different treatments ($P<0.05$).

图2 氧氟沙星和恩诺沙星对翅碱蓬叶片和根系丙二醛浓度和抗氧化酶活性的影响

Fig.2 Effects of OFX and ENR on malondialdehyde concentration and antioxidant enzyme activities in *S. salsa* leaves and roots

2.3 差异表达基因与通路富集特征

转录组分析进一步揭示了ENR与OFX在分子水平上的差异响应。与对照组相比,ENR胁迫引发了广泛而剧烈的转录重编程,激活了一个以防御为主导的系统性响应网络。ENR处理组共鉴定到24 926个差异表达基因(DEGs),其中14 040个基因上调,10 886个基因下调(附表1;见本刊官网补充材料)。KEGG富集分析表明,这些基因显著富集于苯丙烷生物合成、植物激素信号转导、MAPK信号通路、植物-病原体互作及类黄酮生物合成等防御相关通路。与ENR的广泛激活相反,OFX胁迫诱导的转录响应范围较为狭窄,且其核心靶点明确指向光合系统。OFX处理组仅检测到2 793个DEGs(附表1),其富集通路高度集中于光合作用、光合作用-天线蛋白、植物昼夜节律、类胡萝卜素生物合成及脂质代谢等过程(图3)。

GO功能分析表明,ENR胁迫下过氧化氢分解与代谢过程、几丁质代谢及几丁质酶活性、无机阴离子跨膜转运活性等相关条目显著富集;而在OFX胁迫下光系统、光系统I、光合作用—光捕获以及氧脂素代谢与生物合成等相关条目显著富集(图4)。

2.4 共性与特异性响应

通过对转录组富集通路进行整合分析,发现翅碱蓬在ENR与OFX胁迫下差异基因富集的代谢通路表现出显著的共性与特异性响应特征。Venn分析结果(图5)表明,ENR与OFX胁迫共同影响的代谢通路有261条,而ENR和OFX特有的代谢通路分别为1 843条和391条。

共性富集通路主要集中于基础能量代谢相关过程,包括糖酵解(ko00010)、丙酮酸代谢(ko00620)、三羧酸循环(ko00020)及碳代谢(ko01200)等(附表2)。这些通路在2种抗生素胁迫条件下均被显著富集,表明其在翅碱蓬对FQs的分子响应中具有普遍性。

在共性响应的基础上,ENR与OFX分别呈现出不同的特异性通路富集模式。ENR特异性富集的1 843条通路主要分布于苯丙烷生物合成(ko00940)、谷胱甘肽代谢(ko00480)及半胱氨酸和蛋氨酸代谢(ko00270)等过程(附表2)。OFX特异性富集的391条通路则主要集中于光合作用(ko00195)、光合作用-天线蛋白(ko00196)及昼夜节律(ko04712)等相关通路。

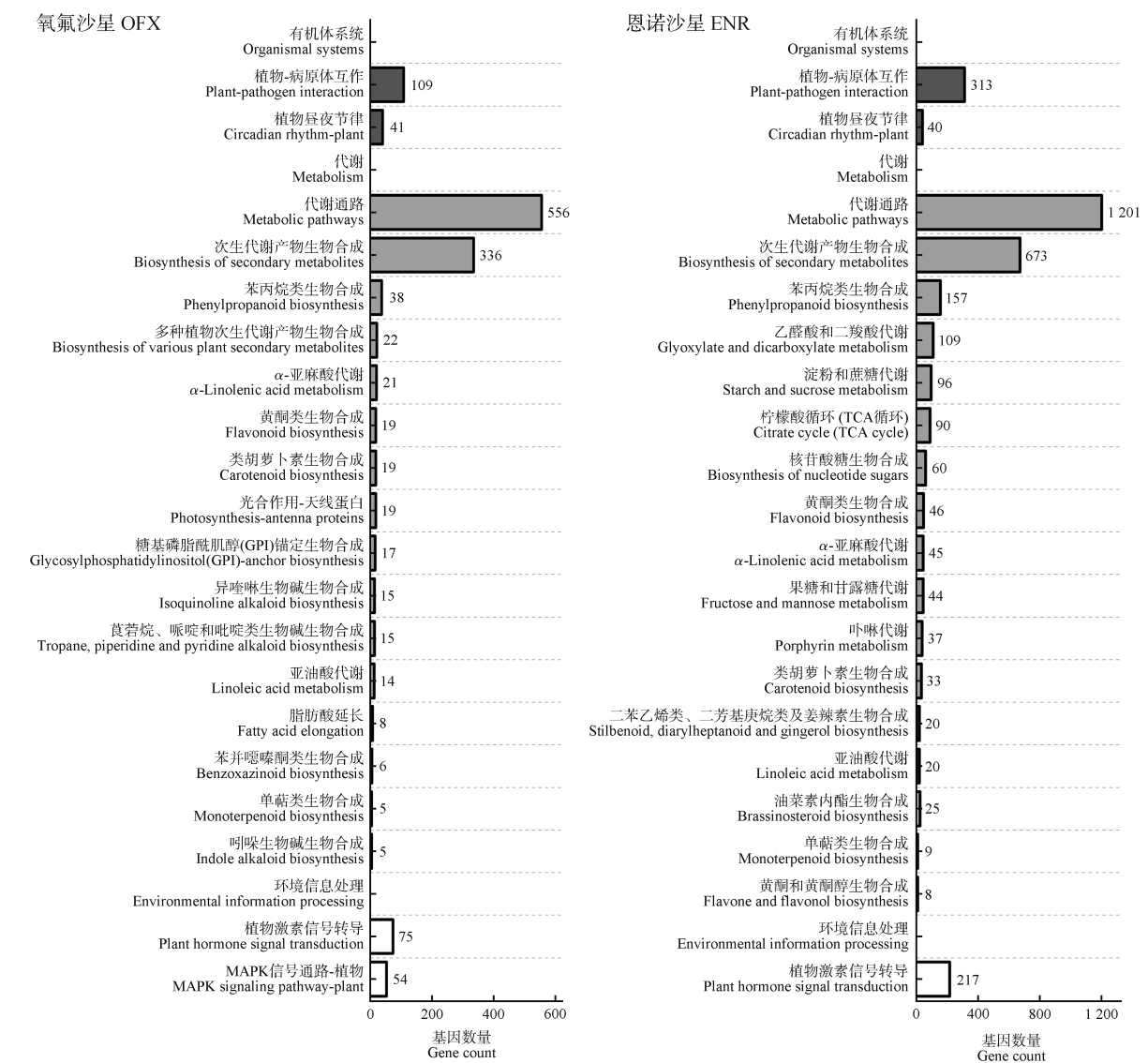


图3 翅碱蓬在氧氟沙星和恩诺沙星胁迫下差异表达基因的KEGG富集前20通路对比

Fig.3 Comparison of top 20 KEGG enriched pathways for differentially expressed genes in *S. salsa* under OFX and ENR stresses

2.5 Hub基因筛选及表达特征

基于差异表达基因分析与加权基因共表达网络分析(WGCNA)的综合结果,筛选并鉴定了一系列在关键代谢通路中处于重要位置的Hub基因(表3)。这些基因的功能分类结果表明,在OFX与ENR胁迫条件下,翅碱蓬通过不同功能模块的核心调控基因协同参与胁迫响应,构建了差异化的分子防御网络。

在能量与基础代谢层面,共同Hub基因构成了维持细胞稳态的基础响应模块。其中,醛脱氢酶基因参与丙酮酸代谢,维持基础碳流分配与能量代谢,为植物适应抗生素胁迫提供代谢基础。

热激蛋白基因参与内质网蛋白加工过程,维持蛋白质稳态并增强逆境耐受性。这些共同Hub基因协同维持细胞氧化还原稳态和基础代谢功能,构成翅碱蓬应对ENR和OFX胁迫的保守分子响应模块。同时,*SOD*、*CAT*、*GST*等抗氧化相关基因作为共同Hub基因,构成了基础的ROS清除模块,在不同胁迫条件下均发挥重要作用。

基于RNA-seq数据对部分筛选得到的Hub基因在不同处理条件下的表达模式进行了补充分析(图6A~6C)。结果显示,在ENR胁迫条件下,与苯丙烷代谢及含硫代谢相关的Hub基因(如*PAL*、*4CL*、*CAD*)表达相对于对照组整体呈现上调趋势。

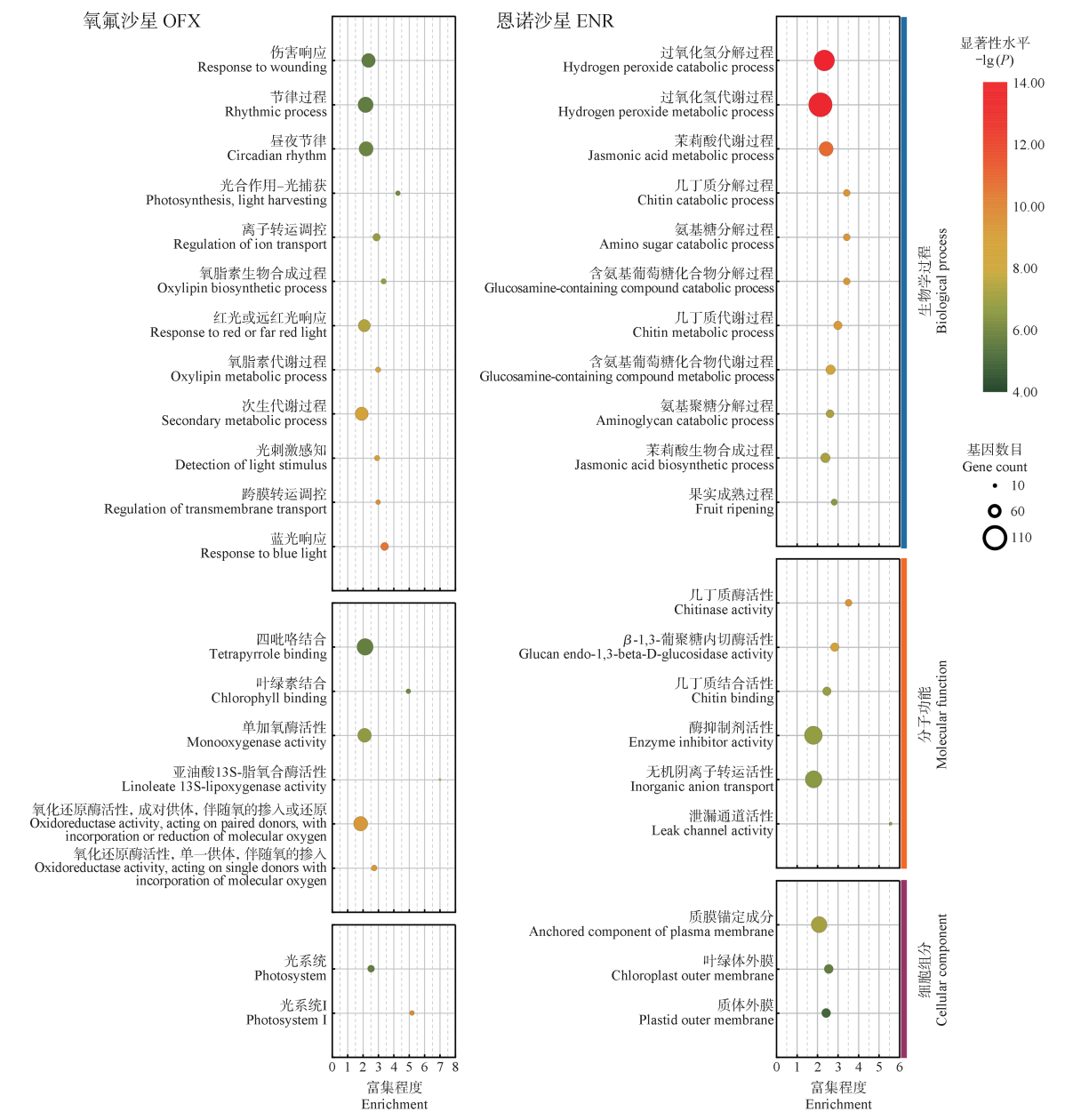


图 4 翅碱蓬在氧氟沙星和恩诺沙星胁迫下差异表达基因的 GO 富集前 20 通路对比图

Fig.4 Comparison of top 20 GO enriched pathways for differentially expressed genes in *S. salsa* under OFX and ENR stresses

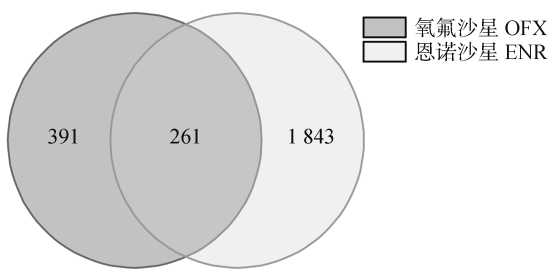


图 5 翅碱蓬在氧氟沙星和恩诺沙星胁迫下差异基因富集通路的 Venn 分析

Fig.5 Venn analysis of enriched pathways for differentially expressed genes in *S. salsa* under OFX and ENR stresses

相比之下,在 OFX 胁迫条件下筛选出的 Hub 基因主要涉及光系统结构维持及信号转导相关过程,其表达模式表现出与 ENR 处理不同的响应特征。这些基因在 OFX 处理条件下发生明显的表达变化,但整体变化幅度相对较小。

相关性分析显示,在 ENR 胁迫下,苯丙烷代谢途径关键基因(*4CL*、*PAL*、*CAD*)与抗氧化酶活性(POD、SOD)之间存在显著相关关系。其中,*4CL*基因表达量与 POD 酶活性(POD(Z))呈极显著正相关($P<0.01$),*CAD* 基因表达量与 SOD 酶活性(SOD(Z))呈极显著正相关($P<0.01$)。此外,*PAL*、*4CL*

表3 翅碱蓬在氧氟沙星和恩诺沙星胁迫下的 Hub 基因及其关键通路归纳

Table 3 Summary of hub genes and their key pathways in *S. salsa* under OFX and ENR stresses

分类 Category	基因 Gene	连接通路 Linked pathway	功能/作用方向 Function/direction of effect
ENR	<i>PAL</i>	Phenylpropanoid biosynthesis	木质素合成/防御反应
ENR	<i>4CL</i>	Phenylpropanoid biosynthesis	细胞壁增强
ENR	<i>CYP450</i>	Sulfur metabolism / Secondary metabolism	解毒与代谢调节
ENR	<i>ABC transporter</i>	Transport / Detoxification	外排抗生素
ENR	<i>CAD</i>	Phenylpropanoid biosynthesis	细胞壁加固/木质素合成
OFX	<i>LHCA1</i>	Photosystem I	光捕获、光系统功能
OFX	<i>LHCB2</i>	Photosystem II antenna proteins	光能传递
OFX	<i>PsbO</i>	Photosystem II	光系统稳定
OFX	<i>WRKY TF</i>	MAPK signaling / Plant-pathogen interaction	信号转导
OFX	<i>MAPK</i>	MAPK signaling pathway	逆境响应信号
COMMON	<i>SOD</i>	Glutathione metabolism / ROS scavenging	清除 ROS
COMMON	<i>CAT</i>	Peroxisome / ROS scavenging	分解 H ₂ O ₂
COMMON	<i>GST</i>	Glutathione metabolism	抗氧化与解毒
COMMON	<i>HSP</i>	Protein processing in ER	抗逆保护
COMMON	<i>ALDH</i>	Pyruvate metabolism	碳流分配与能量供给

和 *CAD* 之间均呈极显著正相关 ($P<0.01$)。 *4CL* 和 *CAD* 表达量分别与 ENR 去除率呈显著正相关 ($r=0.86, P<0.05$) 和极显著正相关 ($r=0.92, P<0.01$)。 总体来看, 苯丙烷代谢途径相关基因表达量与抗氧化酶活性之间主要表现为正相关关系(图7)。

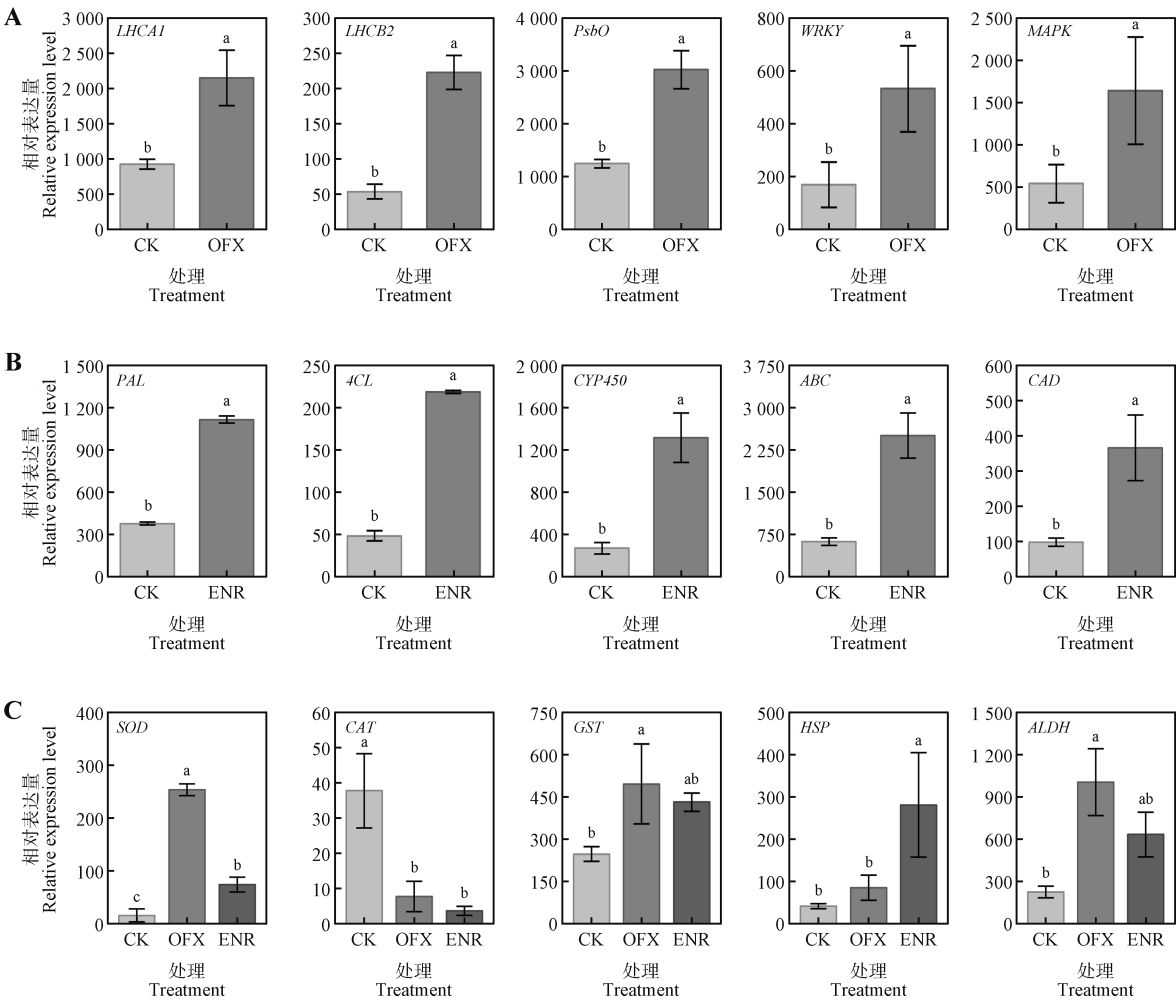
在 OFX 胁迫下, Hub 基因网络主要集中在光合作用(如 *LHCA*、*LHCB*)及信号转导相关通路。 相关性分析结果显示, 光系统相关基因(*LHCA*、*LHCB*)、*WRKY* 转录因子基因表达量及 *CAT* 酶活性(*CAT(Z)*)之间存在显著相关关系, 并与 OFX 去除率表现出不同程度的相关性(图8)。 其中 *LHCB* 与 *WRKY* 基因表达量及 OFX 去除率之间均呈极显著正相关 ($P<0.01$)。 *CAT* 酶活性(*CAT(Z)*)与 OFX 去除率呈显著正相关 ($P<0.05$)。 *LHCA* 基因表达量与 *CAT* 基因表达量呈极显著负相关 ($P<0.01$)。 这些结果表明, 不同 FQs 胁迫下翅碱蓬 Hub 基因的表达模式存在明显差异。

3 讨论

3.1 恩诺沙星与氧氟沙星去除动力学差异的理化与转运基础

植物对环境中有有机污染物的去除过程受污染物理化性质及植物吸收、转运和代谢等多重因素的共同影响, 不同污染物在植物体系中的去除动力学特征往往存在显著差异^[24-26]。 其中, 污染物的疏水性、电离状态及分子结构特征会影响其在根细胞质膜的通透性和体内迁移能力, 而植物体内转运与隔离过程(如液泡封存和跨膜转运)则进一步调控其在植物体内的累积水平与暴露强度^[24, 27]。 本研究通过分析 ENR 与 OFX 在翅碱蓬体系中的去除过程(图1), 发现二者在翅碱蓬体系中的去除速率及动态变化模式存在明显差异, 为后续从理化性质与植物转运机制层面解析其内在原因奠定了基础。

上述 FQs 去除动力学差异, 源于 ENR 与 OFX 分子理化性质的不同及其与植物吸收、转运系统互动方式的差异。 一方面, ENR 较高的疏水性 ($\text{Log } P \approx 2.0$) 使其更容易通过被动扩散方式穿透根表皮细胞膜, 从而在胁迫初期迅速进入植物体内。 另一方面, 疏水性是某些 ABC 转运蛋白识别与结合底物的关键物理化学参数^[26]。 因此, ENR 可能作为这类转运蛋白的优选底物, 被主动转运至液泡中进行隔离或进一步代谢转化^[25]。 相比之下, 极性更强、疏水性较低的 OFX 被动跨膜能力相对较弱, 其吸收与体内迁移更多依赖于其他跨膜转运机制, 因此整体迁移效率低于 ENR。 已有研究^[25-26]表明, ABC 转运蛋白在介导抗菌药物的外排及液泡封存过程中起关键作用, 有助于降低胞质毒性。 本研究中 OFX 较缓慢的去除过程, 可能反映了其在该转运体系中的相对劣势。

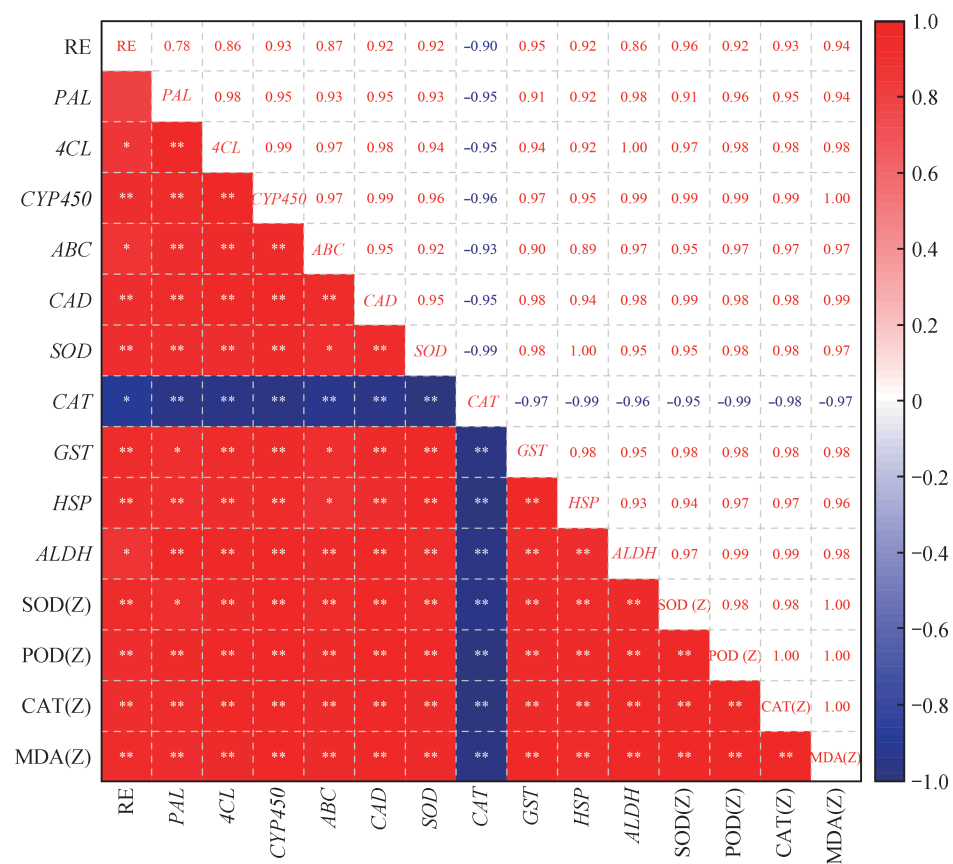


不同小写字母表示相同采样时间不同处理之间差异显著($P<0.05$)。A. 氧氟沙星 (OFX) 胁迫下的关键 Hub 基因; B. 恩诺沙星 (ENR) 胁迫下的关键 Hub 基因; C. 氧氟沙星 (OFX) 和恩诺沙星 (ENR) 胁迫下关键 Hub 基因; *LHCA1*. 光系统 I 捕光复合体蛋白 A1 基因相对表达量; *LHCB2*. 光系统 II 捕光复合体蛋白 B2 基因相对表达量; *PsbO*. 光系统 II 氧释放增强蛋白基因相对表达量; *WRKY*. WRKY 转录因子家族基因相对表达量; *MAPK*. 丝裂原活化蛋白激酶家族基因相对表达量; *PAL*. 苯丙氨酸氨酶基因相对表达量; *4CL*. 4-香豆酸辅酶 A 连接酶基因相对表达量; *CYP450*. 细胞色素 P450 家族基因相对表达量; *ABC*. ABC 转运蛋白家族基因相对表达量; *CAD*. 肉桂醇脱氢酶基因相对表达量; *SOD*. 超氧化物歧化酶基因相对表达量; *CAT*. 过氧化氢酶基因相对表达量; *GST*. 谷胱甘肽 S-转移酶家族基因相对表达量; *HSP*. 热激蛋白家族基因相对表达量; *ALDH*. 醛脱氢酶基因相对表达量。

Different lowercase letters indicated significant differences in the gene relative expression between different treatments in the same sampling time ($P<0.05$). A. Key Hub genes under ofloxacin (OFX) stress; B. Key Hub genes under enrofloxacin (ENR) stress; C. Key Hub genes under the combined stress of ofloxacin (OFX) and enrofloxacin (ENR); *LHCA1*. Relative expression level of the gene encoding photosystem I light-harvesting complex protein A1; *LHCB2*. Relative expression level of the gene encoding photosystem II light-harvesting complex protein B2; *PsbO*. Relative expression level of the gene encoding photosystem II oxygen-evolving enhancer protein; *WRKY*. Relative expression level of WRKY transcription factor family genes; *MAPK*. Relative expression level of mitogen-activated protein kinase (MAPK) family genes; *PAL*. Relative expression level of the gene encoding phenylalanine ammonia-lyase; *4CL*. Relative expression level of the gene encoding 4-coumarate-CoA ligase; *CYP450*. Relative expression level of cytochrome P450 family genes; *ABC*. Relative expression level of ATP-binding cassette (ABC) transporter family genes; *CAD*. Relative expression level of the gene encoding cinnamyl alcohol dehydrogenase; *SOD*. Relative expression level of the gene encoding superoxide dismutase; *CAT*. Relative expression level of the gene encoding catalase; *GST*. Relative expression level of glutathione S-transferase family genes; *HSP*. Relative expression level of heat shock protein family genes; *ALDH*. Relative expression level of the gene encoding aldehyde dehydrogenase.

图 6 翅碱蓬在氧氟沙星和恩诺沙星胁迫下关键 Hub 基因的表达特征

Fig.6 Expression patterns of key hub genes in *S. salsa* under OFX and ENR stresses



*, 在 $P<0.05$ 水平上显著相关; **, 在 $P<0.01$ 水平上显著相关; (Z). Z-score 标准化值。RE. 去除率; PAL. 苯丙氨酸解氨酶基因表达量; 4CL. 4-香豆酸辅酶 A 连接酶基因表达量; CYP450. 细胞色素 P450 基因表达量; ABC. ABC 转运蛋白基因表达量; CAD. 肉桂醇脱氢酶基因表达量; SOD. 超氧化物歧化酶基因表达量; CAT. 过氧化氢酶基因表达量; GST. 谷胱甘肽 S-转移酶基因表达量; HSP. 热激蛋白基因表达量; ALDH. 醛脱氢酶基因表达量; SOD(Z). 超氧化物歧化酶活性; POD(Z). 过氧化物酶活性; CAT(Z). 过氧化氢酶活性; MDA(Z). 丙二醛浓度。

* indicated significant correlation at the $P<0.05$ level, and ** indicated significant correlation at the $P<0.01$ level; (Z). Z-score standardized value. RE. Removal rate; PAL. Phenylalanine ammonia-lyase gene expression level; 4CL. 4-Coumarate-CoA ligase gene expression level; CYP450. Cytochrome P450 family gene expression level; ABC. ATP-binding cassette transporter family gene expression level; CAD. Cinnamyl alcohol dehydrogenase gene expression level; SOD. Superoxide dismutase gene expression level; CAT. Catalase gene expression level; GST. Glutathione S-transferase family gene expression level; HSP. Heat shock protein family gene expression level; ALDH. Aldehyde dehydrogenase gene expression level; SOD(Z). Superoxide dismutase activity; POD(Z). Peroxidase activity; CAT(Z). Catalase activity; MDA(Z). Malondialdehyde concentration.

图7 恩诺沙星胁迫下翅碱蓬苯丙烷代谢基因表达量与抗氧化酶活性相关性

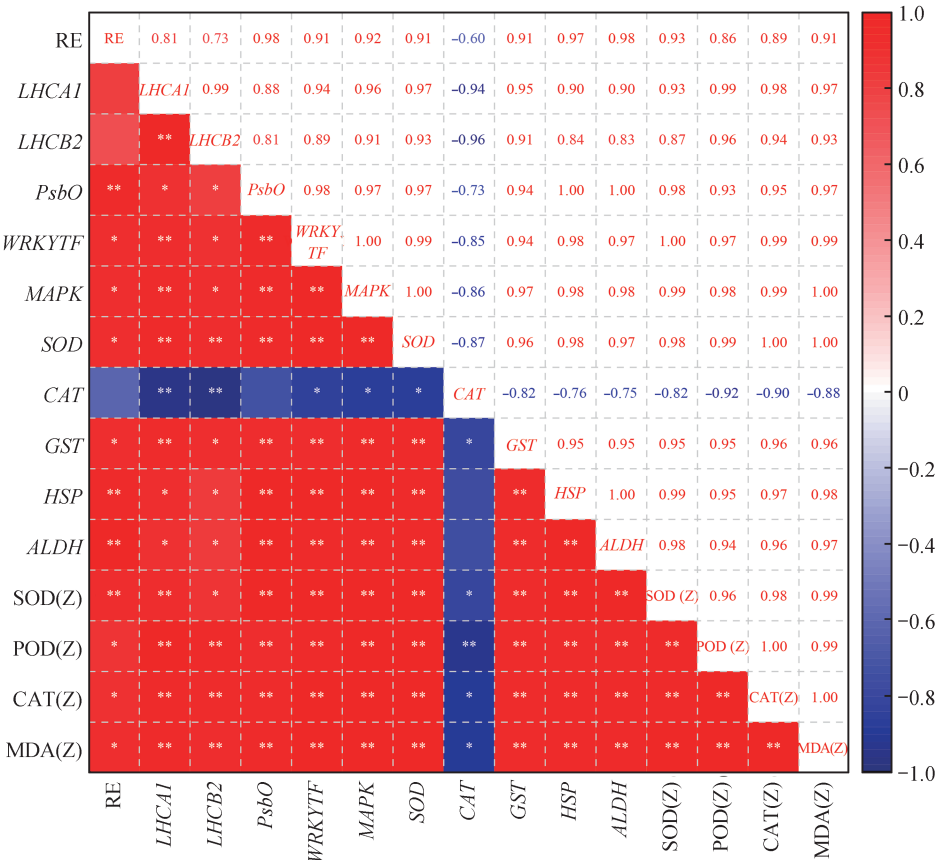
Fig.7 Correlation between phenylpropanoid metabolism-related gene expression levels and antioxidant enzyme activities in *S. salsa* under ENR stress

3.2 氧化胁迫类型差异与抗氧化系统配置

FQs胁迫对翅碱蓬造成显著的氧化胁迫,其中ENR引发的氧化损伤程度更高,其程度与前述体内暴露水平差异相一致。已有研究^[24,27]指出,FQs在植物根部富集是引发局部氧化应激的关键原因,本研究观察到的现象与此规律相符。应对ENR和OFX氧化胁迫,翅碱蓬表现出差异化的抗氧化酶防御策略:ENR胁迫下翅碱蓬主要依赖SOD-POD协同清除多类型ROS^[28],而OFX胁迫则表现出以CAT介导H₂O₂清除为主的抗氧化响应模

式^[29]。这种差异性表明,2种抗生素在植物体内可能诱导了不同来源或类型的ROS信号。

KEGG富集结果(图3)表明,ENR胁迫显著激活了苯丙烷代谢与含硫代谢通路。苯丙烷代谢可为细胞壁木质化提供前体,强化物理屏障;含硫代谢通路则与谷胱甘肽(GSH)等关键抗氧化物质的合成密切相关^[30]。这从分子层面解释了ENR胁迫下以“SOD-POD”为核心的抗氧化响应,并伴随结构相关防御途径的协同激活。而OFX胁迫则富集于光合作用相关通路,其光系统受损很可能是



*, 在 $P<0.05$ 水平上显著相关; **, 在 $P<0.01$ 水平上显著相关; (Z), Z-score 标准化值。RE, 去除率; *LHCA1*, 光系统 I 捕光复合蛋白 A1 基因表达量; *LHCB2*, 光系统 II 捕光复合蛋白 B2 基因表达量; *PsbO*, 光系统 II 氧释放增强蛋白基因表达量; *WRKY TF*, WRKY 转录因子基因表达量; *MAPK*, 丝裂原活化蛋白激酶基因表达量; *SOD*, 超氧化物歧化酶基因表达量; *CAT*, 过氧化氢酶基因表达量; *GST*, 谷胱甘肽 S-转移酶基因表达量; *HSP*, 热激蛋白基因表达量; *ALDH*, 醛脱氢酶基因表达量; *SOD(Z)*, 超氧化物歧化酶活性; *POD(Z)*, 过氧化物酶活性; *CAT(Z)*, 过氧化氢酶活性; *MDA(Z)*, 丙二醛浓度。

* indicated significant correlation at the $P<0.05$ level, and ** indicated significant correlation at the $P<0.01$ level; (Z), Z-score standardized value. RE, Removal rate; *LHCA1*, Light-harvesting complex I protein A1 gene expression level; *LHCB2*, Light-harvesting complex II protein B2 gene expression level; *PsbO*, Photosystem II oxygen-evolving enhancer protein gene expression level; *WRKY TF*, WRKY transcription factor gene expression level; *MAPK*, Mitogen-activated protein kinase gene expression level; *SOD*, Superoxide dismutase gene expression level; *CAT*, Catalase gene expression level; *GST*, Glutathione S-transferase gene expression level; *HSP*, Heat shock protein gene expression level; *ALDH*, Aldehyde dehydrogenase gene expression level; *SOD(Z)*, Superoxide dismutase activity; *POD(Z)*, Peroxidase activity; *CAT(Z)*, Catalase activity; *MDA(Z)*, Malondialdehyde concentration.

图8 氧氟沙星胁迫下翅碱蓬光系统基因表达量与抗氧化酶活性相关性

Fig.8 Correlation between photosystem-related gene expression levels and antioxidant enzyme activities in *S. salsa* under OFX stress

H₂O₂大量产生的源头,从而特异地诱导以CAT为主导的解毒响应。Chen等^[31]研究也表明,植物可通过调节抗氧化酶系统的配置来应对不同外源胁迫,以维持体内的动态稳态,这与本研究的发现相互印证。

3.3 恩诺沙星与氧氟沙星诱导的代谢重编程模式

转录组层面的比较表明,翅碱蓬在ENR与OFX胁迫下采取了不同的代谢重编程策略。ENR胁迫主要激活以苯丙烷代谢、类黄酮合成及茉莉酸信号通路等防御相关代谢途径,苯丙烷代谢关

键基因(*PAL*、*4CL*、*CAD*)表达显著上调,指向细胞壁木质化及相关结构性防御的增强,而类黄酮及茉莉酸通路的协同激活,则与抗氧化能力和系统抗性提升密切相关。类似的防御型代谢重编程在野生番茄(*Solanum habrochaites*)^[32]及水稻(*Oryza sativa*)^[8]等植物对多种胁迫的响应中已被报道,表明该策略具有一定的保守性。OFX胁迫诱导的转录响应集中于光合作用及其调控过程。光系统I、光系统II、光合作用-天线蛋白、类胡萝卜素合成及昼夜节律等通路的显著富集,表明OFX主要干

扰光能捕获与光合电子传递过程,从而对光合稳态构成直接胁迫。已有研究在番茄^[7]和威尔士洋葱(*Allium fistulosum*)^[33]中均观察到 OFX 对光系统蛋白表达和电子传递效率的抑制作用,本研究结果与之一致。相应地,WRKY 和 MAPK 等信号通路基因表达上调,提示植物通过信号调控途径参与光合系统受损后的调节与补偿。

尽管 ENR 与 OFX 在代谢重编程方向上存在显著差异,但二者在共性响应层面均显著强化了中央碳代谢相关通路,包括糖酵解、丙酮酸代谢、三羧酸循环及碳代谢。这表明,在 FQs 胁迫下,翅碱蓬的首要响应策略是强化中央碳代谢流,以快速产生更多的 ATP 与 NAD(P)H。这些能量与还原力是维持细胞稳态、激活抗氧化防御系统(如 ASA-GSH 循环)及驱动 ABC 转运体进行外排或液泡隔离等耗能过程的根本保障。这一结果与近期关于植物胁迫应答中代谢重编程的研究^[34]结果相符。

基于上述分析,本研究揭示翅碱蓬应对 FQs 胁迫的核心机制在于一套“共性支撑、特异应对”的代谢重编程策略。其共性在于,胁迫诱导产生的 ROS 信号(尤其是 H₂O₂)可激活 MAPK 信号通路及 WRKY 等转录调控网络,启动以糖酵解-磷酸戊糖途径为核心的中央碳代谢引擎,实现碳流的重定向,从而为下游防御反应持续供应 ATP 与 NAD(P)H^[34-35]。这部分能量与还原力一方面支撑谷胱甘肽循环等抗氧化系统以清除 ROS,另一方面驱动 ABC 转运体执行抗生素的外排与液泡隔离,构成维持细胞稳态的基础。在此共性框架下,ENR 与 OFX 胁迫引导代谢资源流向不同的特异性防御模块。ENR 主要激活苯丙烷代谢与含硫氨基酸代谢,强化“结构-化学”防御;而 OFX 则侧重于调节光合作用及相关信号补偿途径,以应对其特异性的光系统损伤。该代谢-信号耦合机制,即“ROS 信号→代谢引擎激活→能量/还原力供应→特异性防御执行”的连锁网络,为理解植物应对有机污染物的系统适应性提供了新的分子层面解释^[36-37]。

3.4 Hub 基因在差异化防御中的调控作用

Hub 基因分析结果表明,翅碱蓬在应对不同类型 FQs 胁迫时表现出明显差异的分子响应策略。ENR 胁迫条件下,苯丙烷代谢途径中的关键基因 *PAL*、*4CL* 和 *CAD* 表达显著上调,说明该途径在胁迫响应过程中被持续激活^[6,38]。苯丙烷代谢

不仅参与木质素的生物合成,还能够通过细胞壁加固提高植物对外界胁迫的抵御能力,因此,该途径的激活可能有助于增强细胞结构稳定性,从而减轻抗生素对细胞的毒性。半胱氨酸与蛋氨酸代谢通路中 *METK2_SUASA*、*SERA2_ARATH* 基因表达上调,为谷胱甘肽等含硫抗氧化物质的合成提供前体物质,这有助于提高植物的化学解毒能力^[8]。苯丙烷代谢与抗氧化系统之间的显著相关关系也进一步表明(图 7),这 2 类代谢过程在 ENR 胁迫响应中可能具有协同作用,共同参与抗生素胁迫的防御过程。

与 ENR 处理不同,OFX 胁迫下 Hub 基因网络主要集中在光合作用和信号转导相关通路。光系统相关基因(*psaA*、*psbA*、*LHCA*、*LHCB*)表达变化表明 OFX 对光合机构产生了明显影响^[39]。光系统结构的扰动通常会导致电子传递效率下降并诱导 ROS 积累,因此,植物需要通过调节抗氧化系统来缓解由光合损伤引起的氧化胁迫。本研究中,WRKY 转录因子和 MAPK 信号通路相关基因在 OFX 胁迫下表达量显著上调,说明信号转导网络可能在调控抗氧化反应和维持细胞稳态方面发挥重要作用^[40]。MAPK 信号通路和 WRKY 转录因子已被广泛认为是植物逆境响应的重要调控节点,其激活能够调控多种下游抗氧化相关基因的表达,从而增强植物的抗逆能力^[28]。

从系统生物学角度来看,这些 Hub 基因在能量生成、氧化还原稳态及信号调控之间构建了精密的闭环调节体系。其中,糖酵解-丙酮酸通路作为能量供给系统;苯丙烷代谢与含硫氨基酸代谢则构成结构与化学防御系统;而 MAPK 信号通路及其下游 WRKY 转录因子共同协调各响应单元的时序与强度^[41]。这种模块化且相互协作的基因调控模式,使得翅碱蓬能够以最优化的资源分配方式应对不同类型的 FQs 胁迫。

3.5 “三位一体”协同调控模型

基于上述对 FQs 在翅碱蓬体系中动态变化、生理响应特征、转录调控模式及 Hub 基因网络的系统性分析结果,本研究提出翅碱蓬应对 ENR 与 OFX 胁迫的“三位一体”协同调控模型(图 9)。该模型从代谢供能、防御解毒及转运隔离 3 个功能层面,概括了植物在抗生素胁迫下维持细胞稳态的关键调控路径,旨在为试验结果提供一个综合性的响应框架。

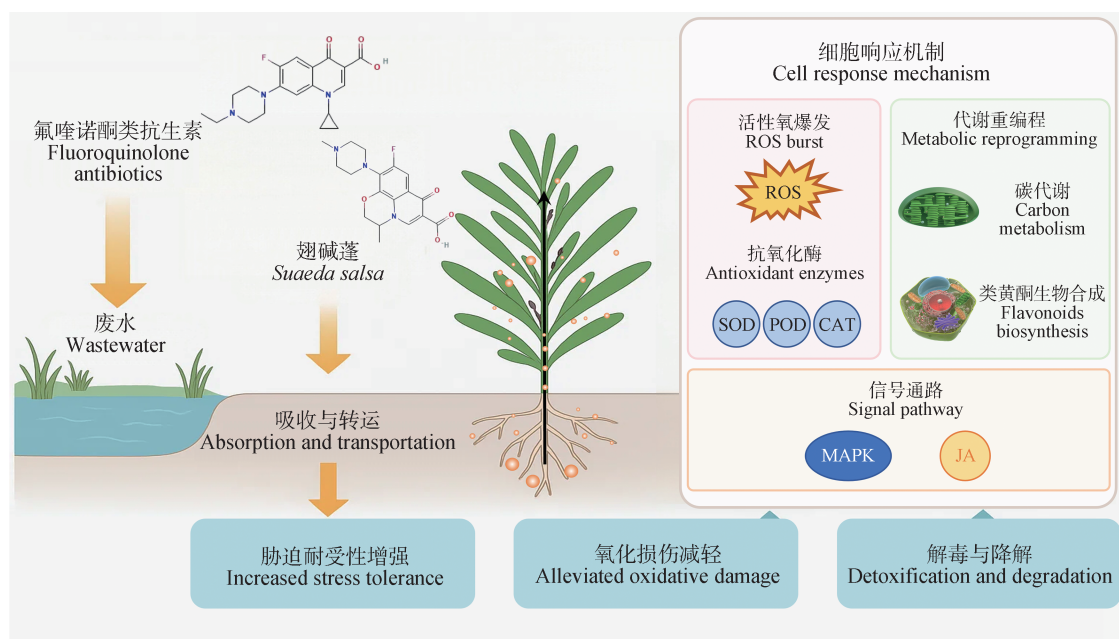


图9 翅碱蓬应对氟喹诺酮胁迫的“三位一体”协同调控模型

Fig.9 A “Trinity” synergistic response model of *S. salsa* under fluoroquinolone stress

代谢引擎模块作为胁迫响应的基础支撑单元,其核心功能在于维持能量与还原力的动态供给。转录组数据分析表明,无论是在 ENR 还是 OFX 处理下,糖酵解、丙酮酸代谢及磷酸戊糖途径等中央碳代谢相关基因均呈现不同程度的表达上调趋势。这一现象更可能反映植物在胁迫条件下主动调整代谢通量的适应性策略,而非单纯的能量需求增加。中央碳代谢的增强为抗氧化反应、解毒过程及跨膜转运提供持续的 ATP 和 NAD(P)H 支持,从而为后续防御反应奠定物质基础^[35,42-43]。结合 ROS 水平变化及信号转导相关基因的响应特征推测,这种代谢重编程可能与胁迫早期氧化信号的诱导密切相关,并通过 MAPK 等信号通路实现对关键代谢节点的调控^[44]。

防御与解毒模块在不同 FQs 处理下表现出显著的差异化响应特征。在 ENR 胁迫下,苯丙烷代谢与含硫氨基酸代谢途径相关基因显著表达,表明植物可能通过结构强化与化学解毒的协同作用降低抗生素胁迫风险。苯丙烷代谢关键酶(如 PAL、4CL 和 CAD)基因表达上调有助于增强细胞壁结构,从而在一定程度上限制外源化合物的进一步侵入^[45];同时,含硫氨基酸代谢的激活为谷胱甘肽等抗氧化与解毒分子合成提供前体,有助于缓解氧化损伤^[46]。相比之下,在 OFX 胁迫下,防御

响应更倾向于维持光合系统的结构与功能稳定性,通过调节光捕获复合体相关基因的表达及增强 CAT 主导的过氧化氢清除能力,降低光系统受损风险^[47]。

转运与隔离模块在限制抗生素在细胞内扩散方面可能发挥了重要的调控作用。多种 ABC 转运蛋白基因在 ENR 与 OFX 处理下表现出差异性表达模式,为 2 种 FQs 在植物体内归趋差异提供了潜在的分子依据。结合理化性质分析推测,疏水性较强的 ENR 可能更易被 ABC 转运体系识别并通过液泡隔离或外排途径降低胞内累积水平,而极性较强的 OFX 转运效率相对有限,导致其在细胞内滞留时间延长。这种转运特征差异与 2 种化合物在体系中的动态变化趋势具有一致性^[48]。

总体而言,这一“三位一体”模型强调翅碱蓬在 FQs 胁迫下通过代谢供能、防御解毒、转运与隔离之间的协同调控,实现对外源抗生素的适应性响应。从生态应用角度看,翅碱蓬表现出的代谢可塑性与稳态调控能力,表明其在多污染情景下具有较高的环境适应潜力。这一结果也表明,在构建植物响应或应用模型时,单一生理指标或酶活水平难以全面反映胁迫适应过程,应更加关注代谢网络与转运体系的整体联动。未来研究可进一步结合代谢组学、蛋白组学及根际微生物组学

手段,从多层级解析植物代谢调控与微生物互作在抗生素胁迫响应中的协同作用,为滨海盐碱区及污灌区抗生素污染的生态治理提供更为系统的理论依据。

4 结论

FQs胁迫通过诱导氧化应激,并调节代谢与转运过程,影响翅碱蓬的生理状态及污染物归趋。ENR和OFX处理显著改变了翅碱蓬体内的抗生素含量及相关生理指标,但在去除动力学和生理响应路径上存在差异。在抗生素胁迫下,翅碱蓬通过调节抗氧化系统并维持细胞氧化还原稳态,缓解胁迫效应。转录组分析进一步表明,与中央碳代谢、抗氧化防御及物质转运相关的基因发生差异表达,反映了翅碱蓬对不同理化性质FQs的适应性调控特征。上述结果表明,翅碱蓬可通过多层次生理与分子调控维持体内稳态,表现出一定的耐受性与去除潜力,为盐生植物在抗生素污染土壤的生态修复应用提供了理论依据。

参 考 文 献

- [1] 付雨, 尉泽佳, 付耀萱, 等. 白洋淀优势水生植物中喹诺酮类抗生素的生物富集特征及其与环境因子相关性研究[J]. 环境科学学报, 2021, 41(9): 3620-3630.
- Fu Yu, Ju Zejia, Fu Yaoxuan, *et al.* The bioaccumulation of quinolones (QNs) in the dominant macrophytes and the correlation with environmental factors in Baiyangdian Lake [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2021, 41(9): 3620-3630.
- [2] 吴涵, 赵健, 张华民, 等. 黄河下游典型水体中医药类新污染物分布特征及生态风险评估[J]. 环境科学学报, 2024, 44(9): 293-301.
- Wu Han, Zhao Jian, Zhang Huamin, *et al.* Distribution characteristics and ecological risk assessment of emerging pharmaceutical contaminants in typical water bodies of the Lower Yellow River [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2024, 44(9): 293-301.
- [3] Wen L L, Dai J J, Ma J, *et al.* Comprehensive profiling of quinolone antibiotics in the Bohai Sea: occurrence, source apportionment, and environmental risks [J]. *Environmental Pollution*, 2025, 387: 127338.
- [4] Wen L L, Dai J J, Song J M, *et al.* Dual-source fingerprints and ecological risks of quinolone antibiotics in the Yellow Sea: implications for resistance and management [J]. *Environmental Chemistry and Ecotoxicology*, 2026, 8: 89-100.
- [5] 陈映鸥, 李玥, 沈嘉怡, 等. 土霉素对油菜次生代谢及抗氧化作用的影响[J]. 生态毒理学报, 2025, 20(1): 148-155.
- Chen Yi'ou, Li Yue, Shen Jiayi, *et al.* Effects of oxytetracycline on secondary metabolism and antioxidant activity of rapeseed [J]. *Asian Journal of Ecotoxicology*, 2025, 20(1): 148-155.
- [6] Chen L L, Xu Z L, He Y Q, *et al.* Multiomics analysis reveals key targeted metabolic pathways underlying the hormesis and detrimental effects of enrofloxacin on rice plants [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2025, 73(4): 2678-2695.
- [7] Zhang Z H, Liu X N, Li N, *et al.* Effect of ofloxacin levels on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence kinetics in tomato [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 194: 374-382.
- [8] Jin J J, Xu L L, Zhang S Y, *et al.* Oxidative response of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings to quinolone antibiotics and its correlation with phyllosphere microbes and antibiotic resistance genes [J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 867: 161544.
- [9] Mu X Y, Zhang S H, Lu J H, *et al.* Fate and removal of fluoroquinolone antibiotics in mesocosmic wetlands: impact on wetland performance, resistance genes and microbial communities [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2024, 470: 133740.
- [10] 温丽联, 宋金明, 李学刚, 等. 氟喹诺酮类抗生素的环境污染及其对微生物介导氮循环的影响[J]. 应用生态学报, 2023, 34(11): 3114-3126.
- Wen Lilian, Song Jinming, Li Xuegang, *et al.* Environmental pollution of fluoroquinolones and its relationship with nitrogen cycling mediated by microorganisms [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(11): 3114-3126.
- [11] Barroso G M, dos Santos E A, Pires F R, *et al.* Phytoremediation: a green and low-cost technology to remediate herbicides in the environment [J]. *Chemosphere*, 2023, 334: 138943.
- [12] 荣渝虹, 张发明, 杨娟, 等. 香根草对磺胺类抗生素污染水体的修复潜力研究[J]. 生态与农村环境学报, 2022, 38(6): 795-801.
- Rong Yuhong, Zhang Faming, Yang Juan, *et al.* Studies on phytoremediation potentials of *Vetiveria zizanioides* to sulfonamides polluted water [J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2022, 38(6): 795-801.
- [13] Panja S, Sarkar D, Zhang Z M, *et al.* Removal of antibiot-

- ics and nutrients by vetiver grass (*Chrysopogon zizanioides*) from a plug flow reactor based constructed wetland model[J]. *Toxics*, 2021, 9(4):84.
- [14] Huang W J, Kong R, Chen L J, *et al.* Physiological responses and antibiotic-degradation capacity of duckweed (*Lemna aequinoctialis*) exposed to streptomycin[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:1065199.
- [15] Zhou T, An Q Y, Zhang L, *et al.* Phytoremediation for antibiotics removal from aqueous solutions: a meta-analysis[J]. *Environmental Research*, 2024, 240:117516.
- [16] Li Q, Song J. Analysis of widely targeted metabolites of the euhalophyte *Suaeda salsa* under saline conditions provides new insights into salt tolerance and nutritional value in halophytic species [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1):388.
- [17] Shang C L, Wang L, Tian C Y, *et al.* Heavy metal tolerance and potential for remediation of heavy metal-contaminated saline soils for the euhalophyte *Suaeda salsa* [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15(11):1805902.
- [18] Dong X, Liu Y, Ma X F, *et al.* Disclosing the effect of exogenous betaine on growth of *Suaeda salsa* (L.) Pall in the Liaohe coastal wetland, North China[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2024, 198:115852.
- [19] Badawy S, Yang Y Q, Liu Y N, *et al.* Toxicity induced by ciprofloxacin and enrofloxacin: oxidative stress and metabolism[J]. *Critical Reviews in Toxicology*, 2021, 51(9):754-787.
- [20] Wang H, Jin M K, Xu L L, *et al.* Effects of ketoprofen on rice seedlings: insights from photosynthesis, antioxidative stress, gene expression patterns, and integrated biomarker response analysis [J]. *Environmental Pollution*, 2020, 263:114533.
- [21] Mihailova G, Kocheva K, Goltsev V, *et al.* Application of a diffusion model to measure ion leakage of resurrection plant leaves undergoing desiccation[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 125:185-192.
- [22] Farooq M A, Islam F, Ayyaz A, *et al.* Mitigation effects of exogenous melatonin-selenium nanoparticles on arsenic-induced stress in *Brassica napus* [J]. *Environmental Pollution*, 2022, 292:118473.
- [23] Zhang P, Shen L Q, Chen J Y, *et al.* Comparative study of the toxicity mechanisms of quinolone antibiotics on soybean seedlings: insights from molecular docking and transcriptomic analysis[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 896:165254.
- [24] Du J, Liu Q H, Pan Y, *et al.* The research status, potential hazards and toxicological mechanisms of fluoroquinolone antibiotics in the environment [J]. *Antibiotics*, 2023, 12(6):1058.
- [25] Xiao W Y, Bian Z Y. Impact of molecular structure on the biological removal efficiency of fluoroquinolone antibiotics: an *in-silico* approach[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 956:177178.
- [26] Zhang H H, Zeng N D, Feng Q R, *et al.* New mechanistic insights into PAHs transport across wheat root cell membrane: evidence for ABC transporter mediation [J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 859:160251.
- [27] Nybom I, Bucheli T D, Garland G. Antibiotics uptake from soil and translocation in the plants-meta-analysis [J]. *Chimia*, 2024, 78(4):209-214.
- [28] Jin M K, Yang Y T, Zhao C X, *et al.* ROS as a key player in quinolone antibiotic stress on *Arabidopsis thaliana*: from the perspective of photosystem function, oxidative stress and phyllosphere microbiome [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 848:157821.
- [29] Singh V, Pandey B, Suthar S. Phytotoxicity and degradation of antibiotic ofloxacin in duckweed (*Spirodela polyrrhiza*) system [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 179:88-95.
- [30] Carballo M, Rodríguez A, de la Torre A. Phytotoxic effects of antibiotics on terrestrial crop plants and wild plants: a systematic review[J]. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2022, 82(1):48-61.
- [31] Chen X H, Song Y X, Ling C, *et al.* Fate of emerging antibiotics in soil-plant systems: a case on fluoroquinolones[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 951:175487.
- [32] Wang M L, Wang Y D, Li X Z, *et al.* Integration of metabolomics and transcriptomics reveals the regulation mechanism of the phenylpropanoid biosynthesis pathway in insect resistance traits in *Solanum habrochaites* [J]. *Horticulture Research*, 2024, 11(2):uhad277.
- [33] Liu X N, Lv Y, Gao S, *et al.* Ofloxacin induces etiolation in welsh onion leaves [J]. *Chemosphere*, 2021, 267:128918.
- [34] Vicidomini C, Palumbo R, Moccia M, *et al.* Oxidative processes and xenobiotic metabolism in plants: mechanisms of defense and potential therapeutic implications[J]. *Journal of Xenobiotics*, 2024, 14(4):1541-1569.
- [35] Xu Y, Fu X Y. Reprogramming of plant central metabolism in response to abiotic stresses: a metabolomics view[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(10):5716.

- [36] Wang B, Xu H, Liu Y, *et al.* Unraveling phyto remediation mechanisms of the common reed (*Phragmites australis*) suspension cells towards ciprofloxacin: xenobiotic transformation and metabolic reprogramming [J]. Water Research, 2024, 266: 122347.
- [37] Javed T, Gao S J. WRKY transcription factors in plant defense [J]. Trends in Genetics, 2023, 39(10): 787-801.
- [38] Yoon J, Choi H, An G. Roles of lignin biosynthesis and regulatory genes in plant development [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2015, 57(11): 902-912.
- [39] Aristilde L, Melis A, Sposito G. Inhibition of photosynthesis by a fluoroquinolone antibiotic [J]. Environmental Science & Technology, 2010, 44(4): 1444-1450.
- [40] Riaz L, Mahmood T, Coyne M S, *et al.* Physiological and antioxidant response of wheat (*Triticum aestivum*) seedlings to fluoroquinolone antibiotics [J]. Chemosphere, 2017, 177: 250-257.
- [41] Wu X J, Chen X D, Zhang D Z, *et al.* Integrative multi-omics analysis reveals the underlying toxicological mechanisms of enrofloxacin on the growth of wheat seedling roots [J]. Journal of Hazardous Materials, 2024, 477: 135303.
- [42] Savchenko T, Tikhonov K. Oxidative stress-induced alteration of plant central metabolism [J]. Life, 2021, 11(4): 304.
- [43] Bao L F, Wang W Y, Li M Y, *et al.* Reactive oxygen species-post translational modifications-central carbon metabolism regulatory loop: coordination of redox homeostasis and carbon flux allocation in plants under abiotic stress [J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1637328.
- [44] Liu Y K, He C Z. A review of redox signaling and the control of MAP kinase pathway in plants [J]. Redox Biology, 2017, 11: 192-204.
- [45] Ninkuu V, Aluko O O, Yan J P, *et al.* Phenylpropanoids metabolism: recent insight into stress tolerance and plant development cues [J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1571825.
- [46] Bose Mazumdar A, Chattopadhyay S. Glutathione pathways and gene networks: central players in crop adaptation to environmental stresses [J]. Plant Growth Regulation, 2025, 105(6): 1927-1948.
- [47] Li Z H, Chen J, Xu L L, *et al.* Quinolone antibiotics inhibit the rice photosynthesis by targeting photosystem II center protein: generational differences and mechanistic insights [J]. Environmental Science & Technology, 2024, 58(26): 11280-11291.
- [48] Remy E, Duque P. Beyond cellular detoxification: a plethora of physiological roles for MDR transporter homologs in plants [J]. Frontiers in Physiology, 2014, 5: 201.