

网络出版时间:2024-10-11 13:47 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2025.04.011  
网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1390.s.20241010.1121.012

# 低剂量 MC-LR 慢性暴露对生菜氮代谢的影响

姜子涵<sup>1</sup>,马腾<sup>1</sup>,叶凡<sup>1</sup>,陈国元<sup>1,2</sup>,李青松<sup>1,2</sup>

(1 厦门理工学院 环境科学与工程学院,福建 厦门 361024;2 厦门市水资源利用与保护重点实验室,福建 厦门 361024)

**【摘要】**【目的】研究微囊藻毒素-LR(MC-LR)慢性暴露对生菜(*Lactuca sativa*)叶片、根系中氮素分配及氮代谢相关酶活性的影响,为富营养化水体在生菜灌溉中的应用提供理论指导。【方法】以散叶生菜为试验材料,采用土培方法,以灌溉超纯水为对照组,用不同质量浓度(2,4,6,8和10  $\mu\text{g/L}$ )MC-LR的水溶液灌溉生菜45 d,测定不同处理生菜叶片光合生理特性(净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )及胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ))、1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)活性)、土壤全氮和叶片  $\text{NO}_3^-$ -N、 $\text{NH}_4^+$ -N 含量及叶片、根系中氨基酸、可溶性蛋白、还原型谷胱甘肽(GSH)、氧化型谷胱甘肽(GSSG)含量,并测定与氮代谢相关酶(硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)、谷氨酸脱氢酶(GDH)、谷草转氨酶(GOT)、谷丙转氨酶(GPT))活性的变化,分析  $P_n$  与氮含量及氮代谢相关酶活性的相关性。【结果】随着 MC-LR 质量浓度的增加,生菜叶片  $P_n$ 、 $G_s$  和 Rubisco 活性总体呈先升高后降低趋势,生菜叶片  $C_i$  呈降低趋势;土壤中氮含量呈先下降后升高趋势;生菜叶片中  $\text{NO}_3^-$ -N 含量呈先升高后降低趋势, $\text{NH}_4^+$ -N 含量呈升高趋势;生菜叶片及根系中 GSH 含量总体呈下降趋势,GSSG 含量总体呈升高趋势;生菜叶片、根系中的氨基酸和可溶性蛋白含量以及 NR、GS、GOGAT、GDH、GOT、GPT 活性总体均呈先升高后降低趋势。与对照组相比,2~6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片  $P_n$  和叶片、根系中的氨基酸、可溶性蛋白、GSSG 含量以及 NR、GDH、GOT、GPT 活性均明显增加,10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  与 Rubisco 活性及叶片、根系氨基酸、可溶性蛋白、GSH、GSSG 含量和 GOGAT、GDH、GOT、GPT 活性均明显下降。相关性分析结果表明, $P_n$  与氨基酸和可溶性蛋白含量及 NR、GOGAT、GDH、GOT、GPT 活性均呈显著或极显著正相关。【结论】2~8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片及根系中的可溶性蛋白含量均有一定程度上升,使 GSH 维持较高含量,从而提高了 MC-LR 胁迫生菜的抗性;虽然 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜 GSH 和氨基酸含量以及氮代谢相关酶活性均降低,但仍然维持较高含量可溶性蛋白。生菜叶片及根系中氮代谢的调节及含氮化合物的分配策略,对生菜应对 MC-LR 的慢性暴露具有积极意义。

**【关键词】** 生菜;微囊藻毒素;慢性暴露;氮代谢;含氮化合物

**【中图分类号】** S636.2

**【文献标志码】** A

**【文章编号】** 1671-9387(2025)04-0107-13

## Effect of low dose MC-LR chronic exposure on nitrogen metabolism in *Lactuca sativa*

JIANG Zihan<sup>1</sup>, MA Teng<sup>1</sup>, YE Fan<sup>1</sup>, CHEN Guoyuan<sup>1,2</sup>, LI Qingsong<sup>1,2</sup>

(1 School of Environment Science and Engineering, Xiamen University of Technology, Xiamen, Fujian 361024, China;

2 The Key Laboratory of Water Resources Utilization and Protection of Xiamen, Xiamen, Fujian 361024, China)

**Abstract:** 【Objective】 This research aimed to study the effects of chronic exposure to microcystin-LR (MC-LR) on nitrogen partitioning and nitrogen metabolism-related enzyme activities in leaves and roots of lettuce (*Lactuca sativa*), and to provide theoretical guidance for the application of eutrophic water in lettuce irrigation. 【Method】 With loose-leaf lettuce as experimental material and soil cultivation as the method,

**【收稿日期】** 2023-12-08

**【基金项目】** 福建省自然科学基金项目(2020J01256);厦门理工学院研究生科技创新计划基金项目(YKJXC2023183)

**【作者简介】** 姜子涵(1999—),男,江苏常州人,在读硕士,主要从事藻毒素植物毒理研究。E-mail:1278419935@qq.com

**【通信作者】** 陈国元(1980—),男,湖北襄阳人,副教授,主要从事生态毒理研究。E-mail:chengy@xmut.edu.cn

lettuce was irrigated with aqueous solutions of MC-LR at different mass concentrations (2, 4, 6, 8 and 10  $\mu\text{g/L}$ ) for 45 d. The photosynthetic characteristics (net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ), and ribulose-1,5-diphosphate carboxylase (Rubisco) activity) of lettuce leaves were determined. Soil total nitrogen and leaf  $\text{NO}_3^- \text{-N}$ ,  $\text{NH}_4^+ \text{-N}$  contents, and the contents of amino acids, soluble proteins, glutathione (GSH), glutathione disulfide (GSSG) in leaves and roots were measured. The activities of nitrogen metabolism-related enzymes (nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS), glutamate synthase (GOGAT), glutamate dehydrogenase (GDH), glutamic-oxaloacetic transaminase (GOT), and glutamic-pyruvic transaminase (GPT)) were measured, and the correlation between  $P_n$  and nitrogen content and nitrogen metabolism-related enzyme activities was analyzed. **【Result】** With the increase of MC-LR mass concentration, the  $P_n$ ,  $G_s$  and Rubisco activities of lettuce leaves showed a general trend of increasing and then decreasing, and the  $C_i$  of lettuce leaves showed a decreasing trend; the nitrogen content of soil showed a trend of decreasing and then increasing; the  $\text{NO}_3^- \text{-N}$  content of lettuce leaves showed a trend of increasing and then decreasing, and the  $\text{NH}_4^+ \text{-N}$  content showed a trend of increasing; the GSH content of lettuce leaves and roots showed a general trend of decreasing, and the GSSG content showed a general trend of increasing; the amino acid and soluble protein contents, as well as NR, GS, GOGAT, GDH, GOT and GPT activities in lettuce leaves and roots showed a general trend of increasing. GSSG content in lettuce leaves and roots showed a general trend of increasing and then decreasing; amino acid and soluble protein content as well as NR, GS, GOGAT and GDH, GOT and GPT activities in lettuce leaves and roots showed a general trend of initial increasing and then decreasing. Compared with the control group,  $P_n$ , amino acid, soluble protein, GSSG content, and NR, GDH, GOT and GPT activities in leaves and roots of the lettuce treated with 2–6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR were significantly increased, and  $P_n$ ,  $G_s$ ,  $C_i$ , and Rubisco activities, as well as amino acid, soluble protein, GSH, GSSG content, and GOGAT, GOT and GPT activities in leaves and roots of the lettuce treated with 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR were significantly increased. GSSG content and the activities of GOGAT, GDH, GOT and GPT were all significantly decreased. The results of correlation analysis showed that  $P_n$  was significantly or highly significantly positively correlated with amino acid and soluble protein contents and NR, GOGAT, GDH, GOT and GPT activities. **【Conclusion】** The soluble protein content in leaves and roots of lettuce treated with 2–8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR increased to a certain extent, which resulted in the maintenance of high GSH content, thus improving the resistance of lettuce to MC-LR stress; although the GSH, and amino acid contents, and the activities of nitrogen metabolism-related metabolizing enzymes of lettuce treated with 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR were reduced, the high content of soluble protein still maintained. The regulation of nitrogen metabolism and the allocation strategies of nitrogen-containing compounds in lettuce leaves and roots had positive implications for lettuce to cope with chronic exposure to MC-LR.

**Key words:** lettuce; microcystin; chronic exposure; nitrogen metabolism; nitrogen-containing compound

由于过量的氮、磷等营养物质排入自然水体,导致水体富营养化进而刺激蓝藻大量繁殖。部分蓝藻细胞在死亡后会产生藻毒素等有害次生代谢物从而影响水生生态环境。微囊藻毒素(microcystins, MCs)是水体中普遍存在的一类蓝藻毒素,稳定性较高<sup>[1]</sup>。目前已鉴别出约 200 种异构体<sup>[2]</sup>,其中 LR 型微囊藻毒素(MC-LR)是毒性较强、分布较广的一种<sup>[3]</sup>。有研究表明,自然水体中的溶解态 MC-LR 质量浓度通常少于 10  $\mu\text{g/L}$ <sup>[4-5]</sup>。

目前,大部分农作物的灌溉水源仍以地表径流为主,而 MCs 污染的水体会在人为灌溉情况下进入农田。詹晓静等<sup>[6]</sup>在滇池湖水浇灌的农田中测得 MCs 平均含量为 1.6  $\mu\text{g/kg}$ 。CHEN 等<sup>[7]</sup>在太湖周边地区的田地中发现土壤和农作物均有 MCs,其中农作物中的 MCs 含量高达 365  $\mu\text{g/kg}$ 。已有研究表明,长期低质量浓度 MC-LR 暴露会对农作物生长以及生理特性造成一定的影响。HAIDA 等<sup>[8]</sup>研究发现,5~20  $\mu\text{g/L}$  MCs 暴露 30 和 60 d 后,草莓

(*Fragaria vulgaris* L.)叶片和根系中的过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性均显著增加。顾艳芳等<sup>[9]</sup>在对 MC-LR 胁迫黄瓜(*Cucumis sativus* L.)的试验中发现,5 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液会促进黄瓜叶片中 POD 和 CAT 活性增加。袁昭瑞等<sup>[10]</sup>研究表明,1  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 暴露增强了菖蒲(*Acorus calamus* L.)对  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 的吸收。作为植物叶片及根系中最主要的代谢过程之一,氮代谢的强弱直接影响了植物生长趋势与生理特性变化。研究氮代谢与环境因子的关系,分析氮代谢中关键酶活性的变化是了解植物在环境胁迫下发生变化的有效方式。王军伟等<sup>[11]</sup>研究表明,适量的氮、钾元素可以显著提高番茄(*Solanum lycopersicum*)叶片的氮代谢水平。郭智等<sup>[12]</sup>研究发现,25  $\mu\text{mol/L}$  镉胁迫龙葵(*Solanum nigrum* L.)幼苗 8 d 后对其氮代谢有促进作用,而 100  $\mu\text{mol/L}$  镉对龙葵幼苗氮代谢表现出抑制作用。植物氮代谢过程对于外界环境的变化比较敏感,而目前关于外界环境中不同质量浓度 MC-LR 慢性暴露对植物氮代谢的研究还比较缺乏。因此探究低质量浓度 MC-LR 慢性暴露对植物叶片及根系氮代谢的影响,对于探明 MC-LR 胁迫下植物的生长机制非常必要。

生菜(*Lactuca sativa*)是日常生活中最常见的蔬菜之一,具有较高的营养价值且适应性较好。对现有暴露于 MCs 的农作物的调查结果显示,生菜中残留的 MCs 含量最高<sup>[13]</sup>。前期试验表明,1  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片和根系中非结构性碳水化合物(NSC)的分布和代谢影响较弱,而 5~30  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉通过促进生菜根系淀粉分解和蔗糖代谢酶活性,维持叶片及根系中较高浓度的可溶性糖,从而提高生菜的抗逆性<sup>[14]</sup>。本试验研究 0~10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 慢性暴露对生菜叶片及根系中氮素分配及氮循环中关键酶活性的影响,以期揭示低质量浓度 MC-LR 慢性暴露条件下生菜氮代谢的响应机制,为使用富营养化水体灌溉生菜提供理论指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

散叶生菜种子购于合肥市合丰种业有限公司。营养土(有机质 720 g/kg,氮 9.25 g/kg)购于浙江金华美乐棵股份有限公司。纯 MC-LR 购于上海恒远生物科技有限公司。

### 1.2 试验方法

选择颗粒饱满且表皮干净的生菜种子,用湿润的纸巾对种子进行催芽,并选取露白趋势一致的种子种植在 2 个育苗盘(共 36 格)中,确保种子表面覆盖 0.5 cm 左右的营养土,每一格均匀浇水 5 mL 后放入 GZP-350S 光照培养箱(上海精宏试验有限公司)中培养。培养条件为:光强 10 000 lx,白天温度 20  $^{\circ}\text{C}$ ,夜晚温度 17  $^{\circ}\text{C}$ ,明暗比 12 h/12 h。待生菜生长到 4 叶期时移栽到装满营养土(约 96 g)的 7 cm $\times$ 7 cm $\times$ 10 cm 的营养钵中,每个营养钵中移栽 1 株。本试验设置 1 个对照组和 5 个处理组,其中对照组(CK)每株生菜每天灌溉 50 mL 超纯水,5 个处理组每株生菜每天分别灌溉 50 mL 2, 4, 6, 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液。对照组与处理组各 6 株生菜。培养 45 d 后,原位测定叶片净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )及胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ),同时采集土壤和生菜样本,测定土壤全氮含量,叶片中  $\text{NO}_3^-$ -N、 $\text{NH}_4^+$ -N 含量,以及叶片及根系中氨基酸、可溶性蛋白、还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)、氧化型谷胱甘肽(glutathione disulfide, GSSG)含量及硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)、谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)、谷氨酸合成酶(glutamate synthase, GOGAT)、谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)、谷草转氨酶(glutamic-oxaloacetic transaminase, GOT)、谷丙转氨酶(glutamic-pyruvic transaminase, GPT)及 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)活性。

### 1.3 测定项目及其方法

选择顶部完全展开叶片,使用 TARGA-1 便携式光合作用测定仪(美国汉莎科学仪器有限公司)测定  $P_n$ 、 $G_s$  和  $C_i$ ,激发光强为 200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,记录间隔时间 5 s。

土壤全氮含量采用微量凯氏定氮法<sup>[15]</sup>测定。生菜叶片中  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 含量分别采用水杨酸比色法和茚三酮比色法<sup>[15]</sup>测定。叶片与根系中氨基酸、可溶性蛋白、GSH 和 GSSG 含量以及 NR、GS、GOGAT、GDH、GOT、GPT 活性均采用微量法测定,叶片中的 Rubisco 活性采用双抗体夹心法测定,测定以上指标的试剂盒均购自上海恒远生物科技有限公司。

### 1.4 数据分析

试验数据采用 WPS office 12.1.0 进行计算处理;利用 SPSS 25.0 软件,采用 ANOVA 法进行统计学分析,采用 Pearson 法进行相关性分析;运用

Origin 2021 软件绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片光合生理特性的影响

由表 1 可知,与对照组相比,2  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片  $P_n$  显著上升了 9.68% ( $P < 0.05$ );4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片  $P_n$  均有所上升,而 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片  $P_n$  均有所下降,但差异均不显著 ( $P > 0.05$ )。与对照组相比,2  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组

表 1 不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片光合生理特性的影响

Table 1 Effects of irrigation with different concentrations of MC-LR aqueous solution on photosynthetic physiological characteristics of lettuce leaves

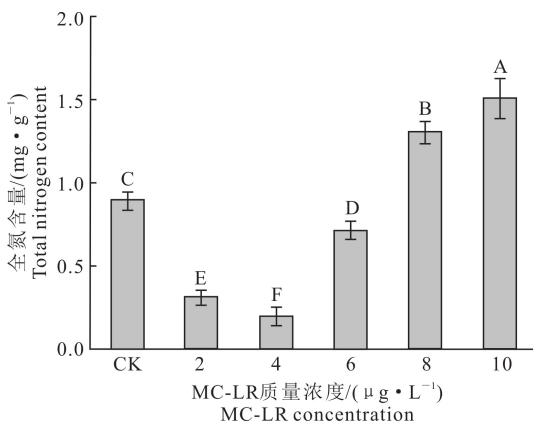
MC-LR 质量浓度/ ( $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ ) MC-LR concentration	净光合速率( $P_n$ )/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) Net photosynthetic rate	气孔导度( $G_s$ )/ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) Stomatal conductance	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) Intercellular $\text{CO}_2$ concentration	1,5-二磷酸核酮糖羧化酶 (Rubisco)活性/ ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$ ) Rubisco activity
CK	4.75 $\pm$ 0.140 BC	91.53 $\pm$ 6.123 A	316.66 $\pm$ 2.517 A	43.56 $\pm$ 0.591 A
2	5.21 $\pm$ 0.096 A	93.33 $\pm$ 3.158 A	308.00 $\pm$ 10.583 A	44.72 $\pm$ 0.967 A
4	5.02 $\pm$ 0.157 AB	89.10 $\pm$ 6.670 A	305.67 $\pm$ 8.387 A	44.59 $\pm$ 0.590 A
6	5.07 $\pm$ 0.101 AB	87.47 $\pm$ 6.087 A	302.67 $\pm$ 6.110 A	42.91 $\pm$ 0.385 A
8	4.64 $\pm$ 0.032 C	63.43 $\pm$ 1.850 B	282.33 $\pm$ 10.693 B	41.23 $\pm$ 1.608 AB
10	4.52 $\pm$ 0.147 C	60.07 $\pm$ 4.579 B	284.01 $\pm$ 5.568 B	38.27 $\pm$ 2.537 B

注:同列数据后标不同大写字母表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。

Note: Different capital letters in the same column indicate significant differences between treatments ( $P < 0.05$ ).

### 2.2 MC-LR 水溶液灌溉对土壤及生菜叶片和根系中氮含量的影响

不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉 45 d 后,土壤全氮含量的变化如图 1 所示。



图柱上标不同大写字母表示不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。图 2 同。

Different capital letters on the column indicate significant differences among different treatments ( $P < 0.05$ ). Fig. 2 is the same.

图 1 不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉对土壤全氮含量的影响

Fig. 1 Effects of irrigation with different concentrations of MC-LR aqueous solution on soil total nitrogen content

生菜叶片  $G_s$  上升,4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片  $G_s$  均有所下降,2,4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片  $C_i$  均降低,但均无显著差异 ( $P > 0.05$ );8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中  $G_s$  和  $C_i$  分别显著下降了 30.70%,10.84%和 34.37%,10.31% ( $P < 0.05$ )。与对照组相比,2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中 Rubisco 活性均上升,6 和 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中 Rubisco 活性均下降,但均无显著差异 ( $P > 0.05$ );而 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中 Rubisco 活性显著下降了 12.14% ( $P < 0.05$ )。

由图 1 可知,随着 MC-LR 质量浓度的增加,土壤全氮含量呈先下降后增加趋势,其中 2,4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组土壤全氮含量较对照组分别显著下降了 65.19%,77.38%和 20.73% ( $P < 0.05$ ),8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组土壤全氮含量较对照组分别显著上升了 45.34%和 67.63% ( $P < 0.05$ )。

由图 2 可知,随着 MC-LR 质量浓度的升高,生菜叶片中  $\text{NO}_3^-$ -N 含量呈先升高后下降趋势, $\text{NH}_4^+$ -N 含量呈升高趋势。2,4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量相比于对照组分别显著上升了 30.01%,65.23%和 35.02% ( $P < 0.05$ );8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量相比于对照组上升了 15.23%,而 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量较对照组下降了 4.99%,但均无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。

由图 2 可知,2  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的  $\text{NH}_4^+$ -N 含量较对照组增加了 10.64%,但二者无显著性差异 ( $P > 0.05$ );4,6,8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的



$\text{NH}_4^+\text{-N}$  含量较对照组分别显著增加了 21.99%, 34.04%, 36.88% 和 41.84% ( $P < 0.05$ )。

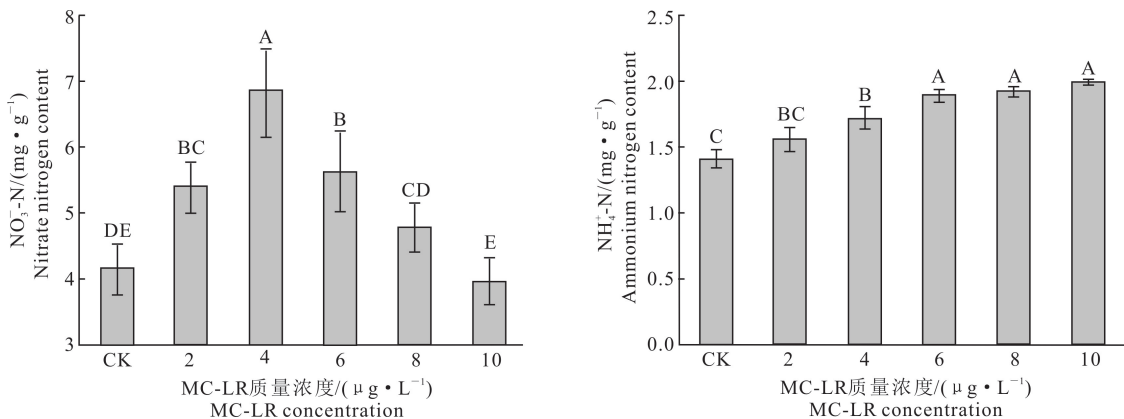
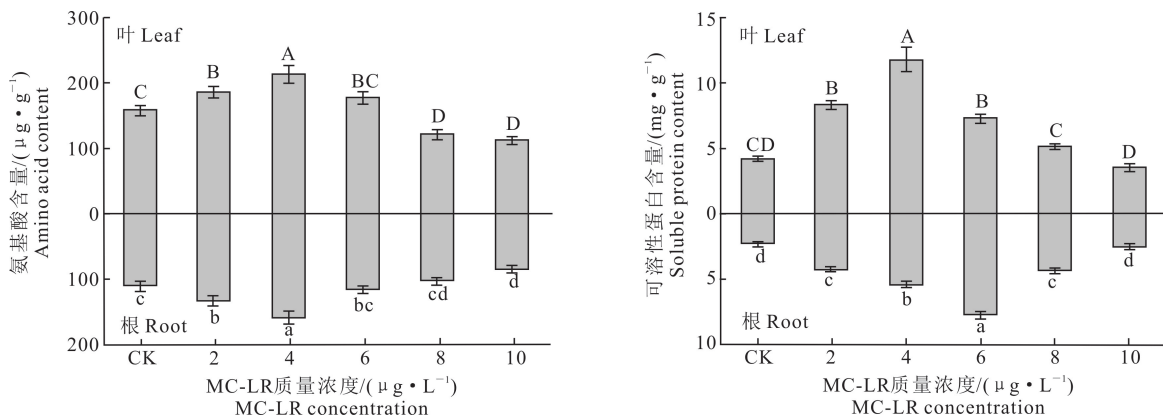


图 2 不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片中  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  和  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  含量的影响

Fig. 2 Effects of different concentrations of MC-LR aqueous solution irrigation on the contents of  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  and  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  in lettuce leaves

由图 3 可知,随着 MC-LR 质量浓度的升高,生菜叶片、根系中的氨基酸和可溶性蛋白含量均呈先升高后下降趋势。与对照组相比,2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的氨基酸含量分别显著上升了 17.96% 和 34.04% ( $P < 0.05$ ); 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的氨基酸含量有一定程度上升,但无显著差异 ( $P > 0.05$ ); 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的氨基酸含量分别显著下降了 22.54% 和 28.81% ( $P < 0.05$ )。

与对照组相比,2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系中的氨基酸含量分别显著上升了 21.54% 和 45.64% ( $P < 0.05$ ); 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系中的氨基酸含量有一定程度上升,8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系中的氨基酸含量有一定程度下降,但均无显著差异 ( $P > 0.05$ ); 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系中的氨基酸含量显著下降了 22.11% ( $P < 0.05$ )。



图柱上标不同大写字母表示叶片部分不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 标不同小写字母表示根系部分不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Different capital letters indicate significant difference among different treatments of leaves ( $P < 0.05$ ), and different lower case letters indicate significant difference among different treatments of roots ( $P < 0.05$ ). The same below.

图 3 不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片及根系中氨基酸和可溶性蛋白含量的影响

Fig. 3 Effects of different concentrations of MC-LR aqueous solution irrigation on amino acids and soluble proteins in lettuce leaves and roots

由图 3 可知,与对照组相比,2, 4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的可溶性蛋白含量分别显著上升了 109.07%, 189.71% 和 72.67% ( $P < 0.05$ ); 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶

片中的可溶性蛋白含量有一定程度上升,10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的可溶性蛋白含量有一定程度下降,但均无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。与对照组相比,2, 4, 6 和 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌

溉组生菜根系中的可溶性蛋白含量分别显著上升了 89.94%, 141.16%, 239.92% 和 93.12% ( $P < 0.05$ ); 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系中的可溶性蛋白含量有一定程度上升, 但并无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。

### 2.3 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片及根系 GSH 和 GSSG 含量的影响

由表 2 可知, 随着 MC-LR 质量浓度的增加, 生菜叶片及根系中 GSH 含量呈下降趋势, GSSG 含量呈上升趋势。与对照组相比, 2, 4, 6 和 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片及根系中的 GSH 含量

均有不同程度下降, 但差异未达到显著水平 ( $P > 0.05$ ); 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片及根系中的 GSH 含量分别显著下降了 16.72% 和 29.87% ( $P < 0.05$ )。与对照组相比, 2, 4, 6, 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片及根系中 GSSG 含量分别显著增加了 805.56%, 1 006.94%, 1 812.5%, 3 019.44%, 4 026.39% 和 868.49%, 1 984.93%, 2 991.78%, 3 771.23%, 4 961.64% ( $P < 0.05$ )。2~10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片和根系中的 GSH/GSSG 与对照组相比均显著降低 ( $P < 0.05$ )。

表 2 不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片及根系中还原型谷胱甘肽和氧化型谷胱甘肽含量的影响

Table 2 Effects of different concentrations of MC-LR aqueous solution irrigation on the contents of GSH and GSSG in lettuce leaves and roots

MC-LR 质量浓度/ ( $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ ) MC-LR concentration	还原型谷胱甘肽(GSH)/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ ) Glutathione		氧化型谷胱甘肽 (GSSG)/( $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ ) Glutathione disulfide		GSH/GSSG	
	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root	叶 Leaf	根 Root
	CK	0.293±0.014 A	0.298±0.015 a	0.072±0.010 E	0.073±0.007 f	4.033±0.361 A
2	0.271±0.016 AB	0.280±0.027 a	0.652±0.031 D	0.707±0.121 e	0.405±0.022 B	0.396±0.012 b
4	0.263±0.020 AB	0.271±0.007 ab	0.797±0.065 D	1.522±0.105 d	0.332±0.004 BC	0.178±0.008 c
6	0.262±0.028 AB	0.253±0.049 ab	1.377±0.134 C	2.257±0.127 c	0.193±0.014 BC	0.112±0.001 c
8	0.259±0.010 AB	0.244±0.075 ab	2.246±0.123 B	2.826±0.107 b	0.113±0.003 CD	0.085±0.001 c
10	0.244±0.008 B	0.209±0.008 b	2.971±0.187 A	3.695±0.067 a	0.082±0.005 CD	0.057±0.002 c

注: 同列数据后标不同大写字母表示叶片部分不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同小写字母表示根系部分不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Note: Data in the same column followed by different capital letters indicate significant differences among treatments under leaves ( $P < 0.05$ ), and different lowercase letters indicate significant differences among treatments under roots ( $P < 0.05$ ).

### 2.4 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片及根系中 NR、GS、GOGAT 和 GDH 活性的影响

图 4 显示, 随着 MC-LR 质量浓度的增加, 生菜叶片及根系中的 NR、GOGAT 和 GDH 活性均呈先增加后下降趋势; 叶片中的 GS 活性先增加后下降, 根系中 GS 活性无显著变化。

由图 4 可知, 与对照组相比, 2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 NR 活性分别显著上升了 121.64% 和 199.87% ( $P < 0.05$ ); 6, 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 NR 活性均有一定程度上升, 但差异未达显著水平 ( $P > 0.05$ )。与对照组相比, 2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 NR 活性分别显著上升 85.35% 和 138.31% ( $P < 0.05$ ); 6, 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 NR 活性均有一定程度上升, 但差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

由图 4 可知, 与对照组相比, 2, 6 和 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GS 活性分别上升了 7.43%, 8.70% 和 1.27%, 但差异均不显著 ( $P > 0.05$ ); 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GS

活性显著上升了 17.39% ( $P < 0.05$ ); 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GS 活性下降了 5.07%, 但无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。

由图 4 可知, 与对照组相比, 2  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GOGAT 活性上升了 6.29%, 但无显著性差异 ( $P > 0.05$ ); 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GOGAT 活性显著上升了 26.28% ( $P < 0.05$ ); 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GOGAT 活性下降了 0.93%, 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ); 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GOGAT 活性分别显著下降了 41.38% 和 65.53% ( $P < 0.05$ )。与对照组相比, 2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GOGAT 活性分别显著上升了 18.62% 和 66.34% ( $P < 0.05$ ); 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GOGAT 活性下降了 8.10%, 但无显著性差异 ( $P > 0.05$ ); 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GOGAT 活性分别显著下降了 43.14% 和 65.61% ( $P < 0.05$ )。

由图 4 可知, 与对照组相比, 2, 4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GDH 活性分别显

著上升了 64.24%,54.25%和 37.30% ( $P < 0.05$ ); 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GDH 活性上升了 13.51%,10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GDH 活性下降了 6.23%,均无显著差异 ( $P > 0.05$ )。与对照组相比,2,4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GDH 活性分别显著上升了

89.32%,58.50%和 27.20% ( $P < 0.05$ ),8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GDH 活性上升了 5.67%,10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GDH 活性下降了 13.55%,但均无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。

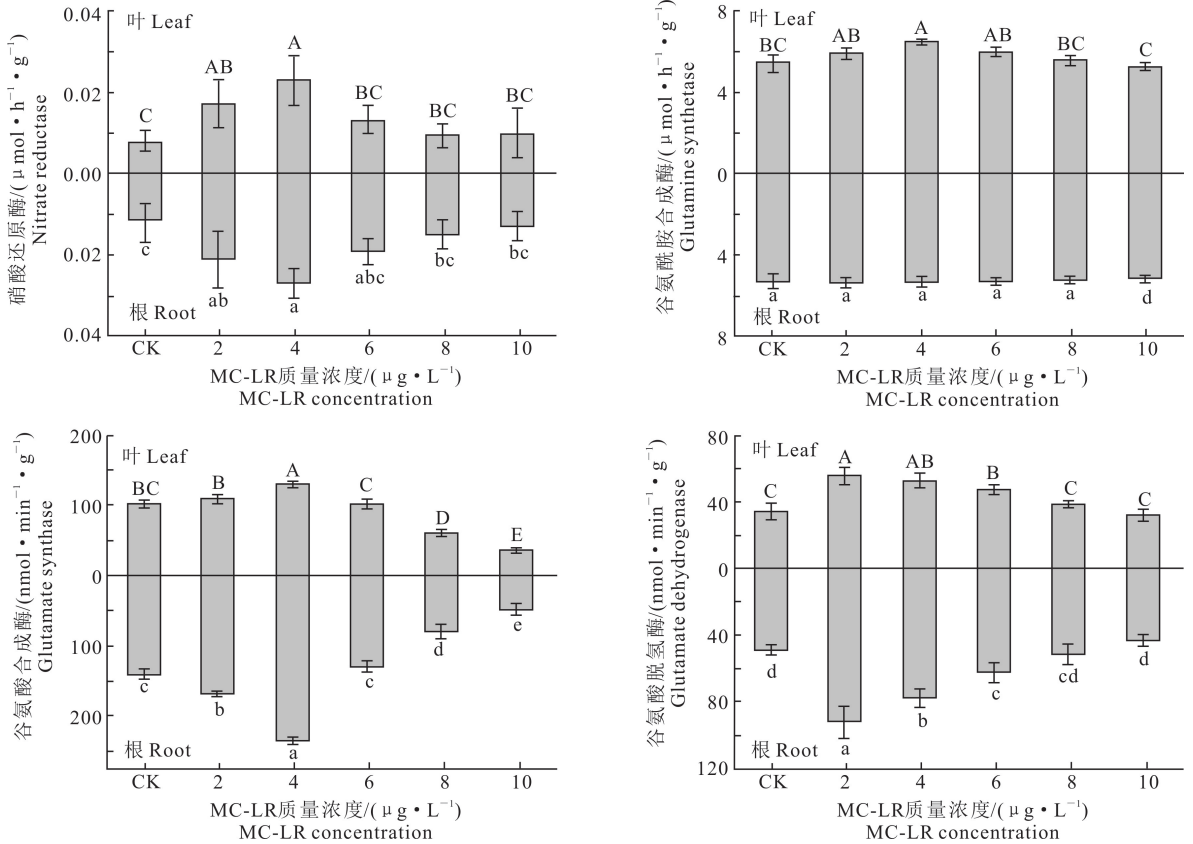


图 4 不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片和根系中硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)及谷氨酸脱氢酶(GDH)活性的影响

Fig. 4 Effects of different concentrations of MC-LR aqueous solution irrigation on NR,GS,GOGAT and GDH activities in leaves and roots of lettuce

### 2.5 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片及根系中 GOT、GPT 活性的影响

图 5 显示,随着 MC-LR 质量浓度的增加,生菜叶片及根系中 GOT 和 GPT 活性均呈先上升后下降趋势。与对照组相比,2,6 和 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中的 GOT 活性分别上升了 4.98%,6.08%和 0.16%,但均无显著性差异 ( $P > 0.05$ );4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片中 GOT 活性显著上升了 10.37% ( $P < 0.05$ );10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GOT 活性下降了 3.19%,但无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。与对照组相比,2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GOT 活性分别上升了 4.66%和 5.59%,但均无显著性差异 ( $P > 0.05$ );6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉

组生菜根系 GOT 活性显著上升了 10.23% ( $P < 0.05$ );8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GOT 活性分别下降了 0.19%和 1.04%,但均无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。

由图 5 可知,与对照组相比,2,6 和 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GPT 活性分别上升了 6.38%,5.39%和 1.92%,但均无显著性差异 ( $P > 0.05$ );4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GPT 活性显著上升了 12.17% ( $P < 0.05$ );10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片 GPT 活性下降了 1.96%,但无显著差异 ( $P > 0.05$ )。与对照组相比,2,4 和 8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根系 GPT 活性分别上升了 1.32%,4.78%和 2.31%,均无显著性差异 ( $P > 0.05$ );6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液

液灌溉组生菜根系 GPT 活性显著上升了 10.4% ( $P < 0.05$ ); 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜根

系 GPT 活性有一定程度下降, 但无显著性差异 ( $P > 0.05$ )。

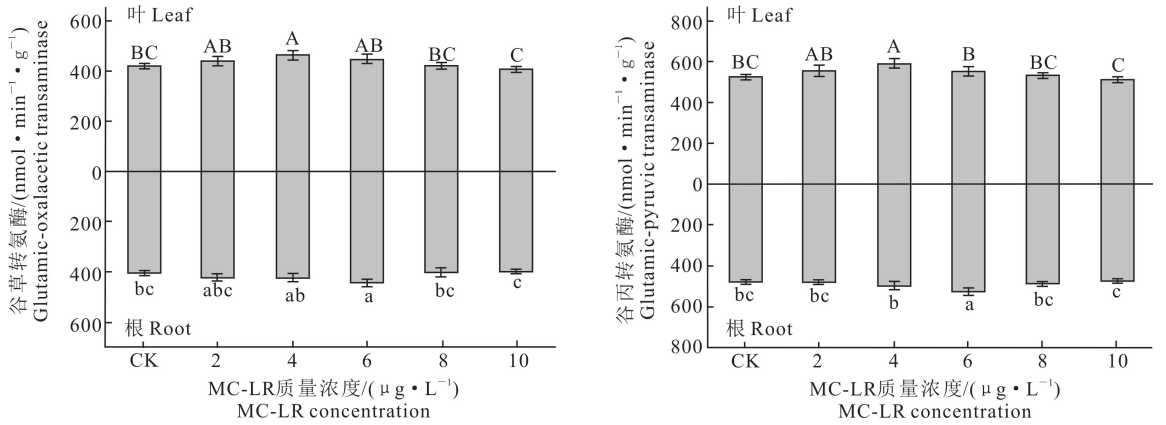


图 5 不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片及根系中谷草转氨酶(GOT)和谷丙转氨酶(GPT)活性的影响  
Fig. 5 Effects of different concentrations of MC-LR aqueous solution irrigation on the activities of GOT and GPT in leaves and roots of lettuce

### 2.6 MC-LR 处理生菜净光合速率与氮含量及氮相关酶活性的相关性

不同质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉 45 d 后, 生菜净光合速率与氮含量及其相关酶活性的相关性分析结果如表 3 所示。由表 3 可知, 生菜叶片  $P_n$  与氮含量及其相关酶活性间存在一定的相关性, 其中生菜叶片  $P_n$  与根系可溶性蛋白含量、叶片 NR 活性及叶片和根系中的 GPT 活性均呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 与叶片中的可溶性蛋白含量和 GS 活性、根

系中 NR 活性、叶片和根系中的氨基酸含量及 GOGAT、GDH、GOT 活性均呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ); 叶片中的可溶性蛋白含量与叶片中的 NR、GS、GOGAT、GDH、GOT 和 GPT 活性均呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ); 根系中可溶性蛋白含量与根系中的 NR 活性呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 与根系中的 GOT 和 GPT 活性呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ); 叶片中 NR 活性与叶片和根系中的 GOGAT、GDH、GOT 活性之间均呈显著或极显著正相关。

表 3 生菜净光合速率与氮含量及氮代谢相关酶活性间的相关性

Table 3 Correlation analysis among net photosynthetic rate, nitrogen content and enzyme activities related to nitrogen metabolism of lettuce

指标 Index	$P_n$	叶 $\text{NO}_3^-$ -N Leaf $\text{NO}_3^-$ -N	叶 $\text{NH}_4^+$ -N Leaf $\text{NH}_4^+$ -N	叶氨基酸 Leaf AA	根氨基酸 Root AA	叶可溶性蛋白 Leaf SP	根可溶性蛋白 Root SP	叶硝酸还原酶 Leaf NR	根硝酸还原酶 Root NR
$P_n$	1								
叶 $\text{NO}_3^-$ -N Leaf $\text{NO}_3^-$ -N	0.54*	1							
叶 $\text{NH}_4^+$ -N Leaf $\text{NH}_4^+$ -N	-0.31	-0.08	1						
叶氨基酸 Leaf AA	0.71**	0.63**	-0.68**	1					
根氨基酸 Root AA	0.68**	0.72**	-0.48*	0.94**	1				
叶可溶性蛋白 Leaf SP	0.69**	0.92**	-0.16	0.76**	0.86**	1			
根可溶性蛋白 Root SP	0.55*	0.67**	0.31	0.23	0.28	0.59**	1		
叶硝酸还原酶 Leaf NR	0.56*	0.75**	-0.06	0.59*	0.69**	0.80**	0.39	1	
根硝酸还原酶 Root NR	0.68**	0.67**	0.04	0.53*	0.65**	0.79**	0.50*	0.80**	1
叶谷氨酰胺合成酶 Leaf GS	0.66**	0.79**	-0.19	0.76**	0.84**	0.88**	0.61**	0.57*	0.56*
根谷氨酰胺合成酶 Root GS	0.28	0.08	-0.23	0.33	0.32	0.18	0.11	-0.18	-0.11
叶谷氨酸合成酶 Leaf GOGAT	0.75**	0.69**	-0.65**	0.94**	0.86**	0.78**	0.43	0.54*	0.56*
根谷氨酸合成酶 Root GOGAT	0.68**	0.77**	-0.57*	0.96**	0.95**	0.88**	0.35	0.66**	0.65**
叶谷氨酰胺脱氢酶 Leaf GDH	0.85**	0.73**	-0.22	0.68**	0.74**	0.82**	0.56*	0.62**	0.62**
根谷氨酰胺脱氢酶 Root GDH	0.83**	0.62**	-0.36	0.71**	0.75**	0.76**	0.37	0.61**	0.56*
叶谷草转氨酶 Leaf GOT	0.63**	0.83**	-0.20	0.72**	0.75**	0.78**	0.61**	0.76**	0.70**
根谷草转氨酶 Root GOT	0.62**	0.65**	0.00	0.38	0.32	0.58*	0.74**	0.55*	0.64**
叶谷丙转氨酶 Leaf GPT	0.57*	0.78**	-0.16	0.59*	0.64**	0.85**	0.53*	0.63**	0.74**
根谷丙转氨酶 Root GPT	0.52*	0.41	0.29	0.21	0.23	0.37	0.81**	0.17	0.32



表 3(续) Table 3(continued)

指标 Index	叶谷氨酰胺合成酶 Leaf GS	根谷氨酰胺合成酶 Root GS	叶谷氨酸合成酶 Leaf GOGAT	根谷氨酸合成酶 Root GOGAT	叶谷氨酸脱氢酶 Leaf GDH	根谷氨酸脱氢酶 Root GDH	叶谷草转氨酶 Leaf GOT	根谷草转氨酶 Root GOT	叶谷丙转氨酶 Leaf GPT
叶谷氨酰胺合成酶 Leaf GS	1								
根谷氨酰胺合成酶 Root GS	0.53*	1							
叶谷氨酸合成酶 Leaf GOGAT	0.78**	0.30	1						
根谷氨酸合成酶 Root GOGAT	0.82**	0.26	0.95**	1					
叶谷氨酸脱氢酶 Leaf GDH	0.75**	0.20	0.69**	0.72**	1				
根谷氨酸脱氢酶 Root GDH	0.68**	0.24	0.68**	0.71**	0.96**	1			
叶谷草转氨酶 Leaf GOT	0.76**	0.18	0.74**	0.77**	0.64**	0.55*	1		
根谷草转氨酶 Root GOT	0.43	-0.05	0.54*	0.45	0.47	0.34	0.77**	1	
叶谷丙转氨酶 Leaf GPT	0.72**	0.05	0.70**	0.76**	0.68**	0.60**	0.66**	0.53*	1
根谷丙转氨酶 Root GPT	0.48*	0.14	0.33	0.24	0.43	0.27	0.33	0.46	0.25

注: \* 表示显著相关( $P < 0.05$ ), \*\* 表示极显著相关( $P < 0.01$ )。

Note: \* indicates significant correlation( $P < 0.05$ ), \*\* indicates extremely significant correlation( $P < 0.01$ ).

### 3 讨论

#### 3.1 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片光合生理特性的影响

植物光合生理特性是衡量其生长情况和环境适应能力的重要指标<sup>[16]</sup>。时玥等<sup>[17]</sup>研究表明,10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 暴露 21 d 对水稻(*Oryza sativa*)叶片  $G_s$  有显著抑制作用。马腾等<sup>[14]</sup>研究表明,1  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 暴露 30 d 后生菜  $P_n$  显著上升,而 5  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 暴露 30 d 后生菜  $P_n$  较对照组有轻微增加,但差异不显著。此外,Rubisco 是植物参与光合作用的关键酶。有研究表明,逆境条件下 Rubisco 活性降低是导致植物光合速率下降的原因之一<sup>[18]</sup>。陈国元等<sup>[19]</sup>研究发现,10 和 30  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 暴露 30 d 会导致水蕹菜(*Ipomoea aquatica*) Rubisco 活性显著下降。本研究中,8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉 45 d 后生菜叶片  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  和 Rubisco 活性较对照组均有不同程度的下降,表明 8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉条件下生菜叶片的光合活性受到了抑制。此外,生菜叶片  $P_n$  与叶片和根系中氨基酸、可溶性蛋白含量及 NR、GOGAT、GDH、GOT、GPT 活性均呈显著或极显著正相关,表明在 MC-LR 水溶液长期灌溉条件下,生菜光合特性发生了改变从而对其氮代谢产生了影响。

#### 3.2 MC-LR 水溶液灌溉对生菜氮素分布的影响

本研究培养结束时,对照组及 MC-LR 水溶液灌溉组土壤中的全氮含量为 0.20~1.51 g/kg,均超过了生菜对氮的需求量<sup>[20]</sup>,可知在整个培养期间营养土氮素供应充足。在各形态氮中, $\text{NO}_3^-$ -N 是植物吸收氮元素的主要形式之一,但  $\text{NO}_3^-$ -N 无法直接在植物叶片及根系中被利用,需转化为  $\text{NH}_4^+$ -N

后才能合成氨基酸被利用。SHAHID 等<sup>[21]</sup>发现,在植物生长过程中,镉和砷会导致叶片  $\text{NO}_3^-$ -N 含量下降。GAJEWSKA 等<sup>[22]</sup>研究表明,镉胁迫条件下小麦(*Triticum aestivum* L.)叶片  $\text{NO}_3^-$ -N 含量减少。本研究中,生菜叶片中的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量随 MC-LR 质量浓度的上升呈先增加后下降趋势,表明低质量浓度的 MC-LR 水溶液灌溉促进了植物对  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收。PEREIRA 等<sup>[23]</sup>研究发现,产毒铜绿微囊藻水浸提液会抑制生菜根系生长,从而影响生菜对  $\text{NO}_3^-$ -N 吸收。有研究发现,在重金属胁迫条件下,植物叶片  $\text{NH}_4^+$ -N 含量有所增加<sup>[21-22]</sup>。本研究中,4~10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片  $\text{NH}_4^+$ -N 含量与对照组相比均显著上升,且 MC-LR 质量浓度越高,生菜  $\text{NH}_4^+$ -N 含量增幅越大。生菜叶片及根系氨基酸含量随 MC-LR 质量浓度的上升呈先增加后下降趋势,表明低质量浓度(2~6  $\mu\text{g/L}$ )MC-LR 对生菜氨基酸的合成有促进作用;但随着 MC-LR 质量浓度进一步上升,叶片及根系中的氨基酸含量明显降低,说明较高质量浓度(8~10  $\mu\text{g/L}$ )的 MC-LR 水溶液抑制了  $\text{NH}_4^+$ -N 转化为氨基酸,导致氨基酸含量减少,而  $\text{NH}_4^+$ -N 含量逐步增加。

可溶性蛋白是植物应对环境胁迫时的重要氮源,可以起到渗透调节的作用。王芳洲等<sup>[24]</sup>研究表明,30 mg/L  $\text{CuSO}_4$  暴露 7 和 14 d 时,秋茄(*Kandelia candel*)叶片中的可溶性蛋白含量显著增加,而 28 d 时可溶性蛋白含量与对照组无显著性差异。谷兵等<sup>[25]</sup>研究表明,0.05 mmol/L  $\text{Fe}^{3+}$  胁迫紫球藻(*Porphyridium cruentum*) 14 d 后,可溶性蛋白含量显著增加,0.50 mmol/L  $\text{Fe}^{3+}$  处理 14 d 后可溶性

蛋白含量较对照组有一定程度下降。本试验结果表明,生菜叶片及根系的中可溶性蛋白含量随着 MC-LR 质量浓度的增加均呈先上升后下降趋势,当 MC-LR 质量浓度分别为 4 和 6  $\mu\text{g/L}$  时达到最大值;而 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片和根系中的可溶性蛋白含量与对照组相比均无显著性差异,表明 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉条件下生菜叶片及根系中仍然保持有较高含量的可溶性蛋白,使生菜免受 MC-LR 胁迫的影响,这与上述研究结果有一定差异,可能与研究材料不同有关。

### 3.3 MC-LR 水溶液灌溉对生菜 GSH 和 GSSG 含量的影响

谷胱甘肽是由谷氨酸、半胱氨酸和甘氨酸结合的一类普遍存在于植物叶片及根系中的抗氧化物质,在抗氧化、蛋白质疏基保护和氨基酸跨膜运输中具有重要作用<sup>[26]</sup>。在应对 MC-LR 胁迫时,植物叶片及根系中的 GSH 与其反应形成缀合物以达到解毒的效果,同时 GSH 被氧化形成 GSSG,而 GSH/GSSG 可以作为反映胞内氧化还原状态的依据<sup>[26]</sup>。本试验中,与对照组相比,2~10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片及根系中的 GSH 含量均有不同程度下降,而 GSSG 含量均显著增加,表明 MC-LR 慢性暴露胁迫时,生菜的谷胱甘肽系统积极响应发挥解毒作用。刁倩楠等<sup>[27]</sup>研究发现,低温胁迫会导致甜瓜(*Cucumis melo* L.)幼苗 GSH 含量减少,这与本研究结果相似。正常情况下,细胞内 GSH/GSSG 比较稳定,但当细胞受到过氧化损害后 GSH/GSSG 会下降<sup>[28]</sup>。本试验中,2~10  $\mu\text{g/L}$  MC-L 水溶液灌溉条件下生菜叶片及根系的 GSH/GSSG 与对照组相比均显著下降,这说明 MC-LR 处理会对植物造成迫害,且 MC-LR 质量浓度越高,胁迫越严重。此外,MC-LR 水溶液灌溉条件下生菜叶片和根系均有 MC-LR 富集,且根部 MC-LR 含量明显高于叶片<sup>[14]</sup>,因此导致了生菜根部 GSH/GSSG 低于叶片。

### 3.4 MC-LR 水溶液灌溉对生菜 NR、GS、GOGAT、GDH 活性的影响

氮代谢是植物将含氮化合物同化转运再利用的过程,其代谢过程强弱影响了植物叶片及根系中蛋白质的合成与光合产物的形成<sup>[29]</sup>。NR 是植物叶片及根系中参与氮代谢的关键调控酶,是氮素同化的限速因子<sup>[30]</sup>。当植物吸收  $\text{NO}_3^-$ -N 后,细胞中的 NR 将其还原为  $\text{NO}_2^-$ , $\text{NO}_2^-$  再被亚硝酸还原酶还原为  $\text{NH}_4^+$ -N。邱昌恩<sup>[31]</sup>研究表明,低浓度  $\text{Zn}^{2+}$  和

$\text{Pb}^{2+}$  会提高绿球藻(*Cladophora aegagropila* (Linn.) Trevisan)的 NR 活性,而  $\text{Zn}^{2+}$  和  $\text{Pb}^{2+}$  浓度升高后绿球藻 NR 活性降低;刘云国等<sup>[32]</sup>研究发现,低浓度  $\text{Cd}^{2+}$  处理香根草(*Vetiveria zizanioides*) NR 活性随着时间的延长呈先上升后下降趋势,高浓度  $\text{Cd}^{2+}$  处理显著抑制其 NR 活性。本研究中,生菜叶片及根系中的 NR 活性均随着 MC-LR 质量浓度上升呈先增加后降低趋势,且在 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组达到最大值。相关性分析结果表明,生菜叶片中 NR 活性与  $\text{NO}_3^-$ -N 含量呈极显著正相关,这主要是因为 NR 是底物诱导酶<sup>[30]</sup>,2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 提高了生菜叶片中的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量,从而显著增强了叶片的 NR 活性。CHEN 等<sup>[33]</sup>研究发现,1  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 胁迫 15 d 会增加菖蒲叶片中的 NR 活性,这与本研究结果相似。有研究表明,植物叶片及根系中的  $\text{NH}_4^+$ -N 富集会对 NR 活性产生一定程度的抑制作用<sup>[34]</sup>。本研究中,与对照组相比,6~10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片中的  $\text{NH}_4^+$ -N 均出现积累,可能是因为 MC-LR 抑制了生菜叶片的 NR 活性所致。

GS 是植物叶片及根系中衡量植物氮代谢水平的一种主要酶,在  $\text{NH}_4^+$ -N 同化中起到重要作用。正常情况下,GS 会催化  $\text{NH}_4^+$ -N 形成谷氨酰胺,从而减少  $\text{NH}_4^+$ -N 的累积,防止植物受到毒害<sup>[35]</sup>;同时,GOGAT 将谷氨酰胺转化为谷氨酸,从而增加氨基酸含量,因此也被称为 GS/GOGAT 循环<sup>[36]</sup>。GS 和 GOGAT 活性的高低直接影响了植物叶片及根系中  $\text{NH}_4^+$ -N 和氨基酸的含量,并反映了植物利用氮元素的能力。本试验结果表明,4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片中的 GS 活性显著上升,而其他质量浓度 MC-LR 处理生菜叶片中的 GS 活性无显著变化;生菜叶片及根系中的 GOGAT 活性均呈现单峰曲线变化,且均在 4  $\mu\text{g/L}$  时达到最大值,6,8 和 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片及根系中的 GOGAT 活性较对照组显著下降,这表明低质量浓度的 MC-LR 对生菜 GS/GOGAT 循环有促进作用,而较高质量浓度的 MC-LR 对生菜 GS/GOGAT 循环有抑制作用。

GDH 是植物参与  $\text{NH}_4^+$ -N 同化的另一条途径,其主要作用是催化  $\text{NH}_4^+$ -N 与 2-酮戊二酸发生可逆胺化反应从而生成谷氨酸<sup>[37]</sup>。本试验结果表明,2 和 4  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉组生菜叶片及根系中的 GDH 活性较对照组均显著上升,表明低质量浓

度 MC-LR 对 GDH 活性有促进作用;而 10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片及根系中的 GDH 活性较对照组有一定程度下降,与  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  含量变化趋势相反,说明在 GS/GOGAT 循环受到抑制时,GDH 并未发挥作用,这可能是因为较高质量浓度的 MC-LR 水溶液在抑制 GS 和 GOGAT 活性的同时也抑制了 GDH 活性,从而导致  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  累积。

### 3.5 MC-LR 水溶液灌溉对生菜 GOT 和 GPT 活性的影响

GOT 和 GPT 广泛存在于植物叶片及根系中,是氮素同化的关键酶,二者在植物叶片及根系中主要承担转氨作用<sup>[38]</sup>。GOT 和 GPT 以谷氨酸为底物分别催化合成天冬氨酸和丙氨酸,是反映植物氮同化以及碳氮代谢偶联的关键指标<sup>[39]</sup>。王显等<sup>[39]</sup>研究发现,对稻米施加硅肥可以提高转氨酶的活性,从而提高蛋白质含量。本试验结果表明,与对照组相比,4 和 6  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片及根系中的 GOT 和 GPT 活性均有所增加,10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片和根系中的 GOT 与 GPT 活性均有所下降。相关性分析结果表明,生菜叶片及根系中的 GOT 和 GPT 活性与可溶性蛋白含量总体呈显著或极显著正相关,表明低质量浓度 MC-LR 水溶液灌溉对生菜叶片及根系中的 GOT 和 GPT 活性均有提升作用,从而促进蛋白质合成。

## 4 结 论

2~10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 水溶液灌溉 45 d 对生菜氮代谢过程产生了明显影响。与对照组相比,2~8  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片及根系中的 NR、GDH 和 GPT 活性及可溶性蛋白含量均有一定程度上升,同时叶片及根系中的 GSH 含量较高,从而增强了生菜对 MC-LR 胁迫的适应能力。10  $\mu\text{g/L}$  MC-LR 处理生菜叶片及根系的氮同化酶、转氨酶及 GDH 活性均有不同程度的降低,GSH 和氨基酸含量显著下降,但仍然维持较高含量可溶性蛋白。生菜叶片及根系中氮代谢关键酶活性的调节及 GSH 和可溶性蛋白的分配策略,有利于提高生菜应对 MC-LR 胁迫的能力。

### [参考文献]

[1] 李效宇,宋立荣,刘永定.微囊藻毒素的产生、检测和毒理学研究[J].水生生物学报,1999,23(5):517-523.  
LI X Y, SONG L R, LIU Y D. The production, detection and toxicology of microcystins [J]. Acta Hydrobiological Sinica, 1999, 23(5): 517-523.

[2] 马旭东.微囊藻毒素和鱼腥藻毒素对生菜生长和激素平衡的复合影响[D].江苏无锡:江南大学,2023.  
MA X D. Compound effects of microcystins and *Anabaena* toxins on growth and hormone balance of lettuce [D]. Wuxi, Jiangsu: Jiangnan University, 2023.

[3] WU J, SHAO S, ZHOU F, et al. Reproductive toxicity on female mice induced by microcystin-LR [J]. Environmental Toxicology and Pharmacology, 2014, 37(1): 1-6.

[4] ZHANG L, LIU J T, ZHANG D W, et al. Seasonal and spatial variations of microcystins in Poyang Lake, the largest freshwater lake in China [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25(7): 6300-6307.

[5] 霍达,曹琪,王素炎,等.海河天津段微囊藻及其毒素的空间分布及与水环境因子的关系[J].中国环境科学,2018,38(10): 3897-3903.  
HUO D, CAO Q, WANG S Y, et al. The spatial distribution of *Microcystis* and microcystin and its relationship with environmental factors in Haihe Tianjin City [J]. China Environmental Science, 2018, 38(10): 3897-3903.

[6] 詹晓静,向垒,李彦文,等.农田土壤中微囊藻毒素污染特征及风险评价[J].中国环境科学,2015,35(7):2129-2136.  
ZHAN X J, XIANG L, LI Y W, et al. Investigation and risk evaluation of microcystins in agricultural soils [J]. China Environmental Science, 2015, 35(7): 2129-2136.

[7] CHEN W, JIA Y, LI E, et al. Soil-based treatments of mechanically collected cyanobacterial blooms from Lake Taihu: efficiencies and potential risks [J]. Environmental Science & Technology, 2012, 46(24): 13370-13376.

[8] HAIDA M, EL KHALLOUFI F, MUGANI R, et al. Effects of irrigation with microcystin-containing water on growth, physiology, and antioxidant defense in strawberry *Fragaria vulgaris* under hydroponic culture [J]. Toxins, 2022, 14(3): 198.

[9] 顾艳芳,邓媛,梁婵娟.微囊藻毒素对黄瓜幼苗抗氧化酶及其同工酶的影响[J].环境化学,2020,39(12):3402-3409.  
GU Y F, DENG Y, LIANG C J. Effect of microcystins on antioxidative enzymes activities and isozymes pattern in cucumber seedlings [J]. Environmental Chemistry, 2020, 39(12): 3402-3409.

[10] 袁昭瑞,马腾,陈国元,等.环境浓度微囊藻毒素-LR对菖蒲无机氮吸收特性的影响[J].生态毒理学报,2023,18(2):338-345.  
YUAN Z R, MA T, CHEN G Y, et al. Effects of microcystin-LR at environmental concentrations on inorganic nitrogen uptake characteristics of *Acorus calamus* L. [J]. Asian Journal of Ecotoxicology, 2023, 18(2): 338-345.

[11] 王军伟,黄科,董月霞,等.氮钾互作对番茄叶片碳氮代谢及产量和品质的影响[J].中国蔬菜,2020(9):41-49.  
WANG J W, HUANG K, DONG Y X, et al. Effects of potassium and nitrogen interaction on carbon and nitrogen metabolism of tomato leaves, fruit yield and quality [J]. China Vegetables, 2020(9): 41-49.

[12] 郭智,原海燕,陈留根,等.镉胁迫对龙葵幼苗氮代谢及其相关



- 酶活性的影响 [J]. 生态环境学报, 2010, 19(5): 1087-1091.
- GUO Z, YUAN H Y, CHEN L G, et al. Effect of cadmium on nitrogen metabolism and relative enzymes activity in *Solanum nigrum* L. seedlings [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2010, 19(5): 1087-1091.
- [13] 刘佳, 黄哲嵩, 胡馨月, 等. 微囊藻毒素与鱼腥藻毒素对生菜活性氧稳态的复合影响 [J]. 环境化学, 2022, 41(11): 3738-3745.
- LIU J, HUANG Z Q, HU X Y, et al. Compound effects of microcystin and anatoxin on homeostasis of reactive oxygen species in lettuce [J]. Environmental Chemistry, 2022, 41(11): 3738-3745.
- [14] 马腾, 袁昭瑞, 姜子涵, 等. 微囊藻毒素-LR 对生菜非结构性碳水化合物代谢的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2024, 52(2): 135-144.
- MA T, YUAN Z R, JIANG Z H, et al. Effect of microcystin-LR on non-structural carbohydrate metabolism in *Lactuca sativa* [J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed), 2024, 52(2): 135-144.
- [15] 汤章城. 现代植物生理学试验指南 [M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- TANG Z C. Guide to modern plant physiology experiments [M]. Beijing: China Science Press, 1999.
- [16] 涂淑萍, 黄航, 杜曲, 等. 不同品种茶树叶片光合特性与叶绿素荧光参数的比较 [J]. 江西农业大学学报, 2021, 43(5): 1098-1106.
- TU S P, HUANG H, DU Q, et al. Comparison of photosynthetic characteristics and chlorophyll II fluorescence parameters of different *camellia sinensis* cultivars [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2021, 43(5): 1098-1106.
- [17] 时玥, 姜锦林, 邓正栋. 微囊藻毒素-LR 和铜绿微囊藻裂解液对水稻光合作用的影响 [J]. 中国环境科学, 2017, 37(11): 4284-4293.
- SHI Y, JIANG J L, DENG Z D. Effects of pure MC-LR and *Microcystis aeruginosa* crude extracts on photosynthesis of *Oryza sativa* L. [J]. China Environmental Science, 2017, 37(11): 4284-4293.
- [18] 周昱婕, 李霞, 陈根云等. 植物 RuBisCO 研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2023, 53(9): 1213-1229.
- ZHOU Y J, LI X, CHEN G Y, et al. Research progress in plant RuBisCO [J]. Scientia Sinica Vitae, 2023, 53(9): 1213-1229.
- [19] 陈国元, 廖腾芳, 李青松. 微囊藻毒素-LR 慢性暴露对水雍菜光合生理的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(9): 129-143.
- CHEN G Y, LIAO T F, LI Q S. Effects Of chronic exposure to microcystin-LR on photosynthetic physiology of *Ipomoea aquatica* [J]. Journal of Northwest A&F University (Nat Sci Ed), 2021, 49(9): 129-143.
- [20] 张雪莲, 廖洪, 李昌伟, 等. 田间条件下生物炭与化肥配施对土壤氮磷纵向迁移、结球生菜产量品质及土壤微生物数量的影响 [J]. 环境科学学报, 2021, 41(1): 21-28.
- ZHANG X L, LIAO H, LI C W, et al. Effects of simultaneous application of biochar and chemical fertilizer on the vertical migration of nitrogen and phosphorus, lettuce yield and quality and soil microbial quantity under field conditions [J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2021, 41(1): 21-28.
- [21] SHAHID M A, BALAL R M, KHAN N, et al. Selenium impedes cadmium and arsenic toxicity in potato by modulating carbohydrate and nitrogen metabolism [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 180: 588-599.
- [22] GAJEWSKA E, SKŁODOWSKA M. Nickel-induced changes in nitrogen metabolism in wheat shoots [J]. Journal of Plant Physiology, 2009, 166(10): 1034-1044.
- [23] PEREIRA S, SAKER M L, VALE M, et al. Comparison of sensitivity of grasses (*Lolium perenne* L. and *Festuca rubra* L.) and lettuce (*Lactuca sativa* L.) exposed to water contaminated with microcystins [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2009, 83(1): 81-84.
- [24] 王芳洲, 王友绍.  $\text{Cu}^{2+}$ 、 $\text{Pb}^{2+}$  胁迫对秋茄幼苗可溶性蛋白和抗氧化酶活性的影响 [J]. 生态科学, 2020, 39(4): 10-18.
- WANG F Z, WANG Y S. Effects of  $\text{Cu}^{2+}$  and  $\text{Pb}^{2+}$  stresses on soluble protein content and activities of antioxidant enzymes in *Kandelia obovata* seedlings [J]. Ecological Science, 2020, 39(4): 10-18.
- [25] 谷兵, 张达娟, 王沂, 等. 铁对紫球藻生长及可溶性蛋白和胞外多糖含量的影响 [J]. 江苏农业科学, 2017, 45(1): 159-162.
- GU B, ZHANG D J, WANG Y, et al. Effects of iron on the growth, soluble protein and extracellular polysaccharide content of *Porphyridium cruentum* [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(1): 159-162.
- [26] 段喜华, 唐中华, 郭晓瑞. 植物谷胱甘肽的生物合成及其生物学功能 [J]. 植物研究, 2010, 30(1): 98-105.
- DUAN X H, TANG Z H, GUO X R. Biosynthesis and function of glutathione in plant [J]. Bulletin of Botanical Research, 2010, 30(1): 98-105.
- [27] 刁倩楠, 曹燕燕, 姚东伟, 等. 钙离子参与一氧化氮对低温胁迫下甜瓜幼苗抗坏血酸-谷胱甘肽循环的调控 [J]. 上海农业学报, 2023, 39(3): 22-29.
- DIAO Q N, CAO Y Y, YAO D W, et al.  $\text{Ca}^{2+}$  participates in the regulation of nitric oxide on the ascorbic acid-glutathione cycle in melon seedlings under low temperature stress [J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2023, 39(3): 22-29.
- [28] FAHEY R C, DI STEFANO D L, MEIER G P, et al. Role of hydration state and thiol-disulfide status in the control of thermal stability and protein synthesis in wheat embryo [J]. Plant Physiology, 1980, 65(6): 1062-1066.
- [29] 刘奇峰, 李卓蓉, 吴江婷, 等. 不同氮素供给水平对 84K 杨幼苗碳氮代谢的影响 [J]. 林业科学研究, 2019, 32(6): 63-72.
- LIU Q F, LI Z R, WU J T, et al. Effects of nitrogen supply levels on carbon and nitrogen metabolism of *Populus alba* × *P. glandulosa* seedlings [J]. Forest Research, 2019, 32(6): 63-72.
- [30] 田华, 段美洋, 王兰. 植物硝酸还原酶功能的研究进展 [J]. 中



- 国农学通报,2009,25(10):96-99.
- TIAN H, DUAN M Y, WANG L. Research progress on nitrate reductase function in plants [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(10): 96-99.
- [31] 邱昌恩. 重金属对绿球藻硝酸还原酶活性的影响 [J]. 微生物学杂志, 2008, 28(6): 40-43.
- QIU C E. Effects of four heavy metal ions on nitrate reductase activity in *Chlorococum* sp. [J]. Journal of Microbiology, 2008, 28(6): 40-43.
- [32] 刘云国, 宋筱琛, 王欣, 等. 香根草对重金属镉的积累及耐性研究 [J]. 湖南大学学报(自然科学版), 2010, 37(1): 75-79.
- LIU Y G, SONG X C, WANG X, et al. Study of the cadmium accumulation and tolerance of *Vetiveria zizanioides* [J]. Journal of Hunan University(Natural Sciences), 2010, 37(1): 75-79.
- [33] CHEN G Y, LI Q S, BAI M X, et al. Nitrogen metabolism in *Acorus calamus* L. leaves induced changes in response to microcystin-LR at environmentally relevant concentrations [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2019, 103(2): 280-285.
- [34] 刘娜, 闫志山, 范有君, 等. 不同氮素水平对甜菜氮代谢酶和可溶性蛋白含量的影响 [J]. 中国农学通报, 2015, 31(30): 149-154.
- LIU N, YAN Z S, FAN Y J, et al. Effect of different nitrogen application levels on the content of soluble protein and key enzyme activities in nitrogen metabolism of sugar beet [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(30): 149-154.
- [35] BERNARD S M, HABASH D Z. The importance of cytosolic glutamine synthetase in nitrogen assimilation and recycling [J]. New Phytologist, 2009, 182(3): 608-620.
- [36] 张华珍, 徐恒玉. 植物氮素同化过程中相关酶的研究进展 [J]. 北方园艺, 2011(20): 180-183.
- ZHANG H Z, XU H Y. Research progress on the enzymes during plant nitrogen assimilation [J]. Northern Horticulture, 2011(20): 180-183.
- [37] DU C Q, LIN J Z, DONG L A, et al. Overexpression of an NADP (H)-dependent glutamate dehydrogenase gene, *TrGDH*, from *Trichurus improves* nitrogen assimilation, growth status and grain weight per plant in rice [J]. Breeding Science, 2019, 69(3): 429-438.
- [38] 周兴本, 王世光, 郭修武, 等. 水分胁迫下肥料配比对葡萄光合速率与氮代谢的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(1): 28-36, 78.
- ZHOU X B, WANG S G, GUO X W, et al. Effects of fertilizer ratio on the photosynthetic rate and the nitrogen metabolism of grape under water stress [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2015, 33(1): 28-36, 78.
- [39] 王显, 张国良, 霍中洋, 等. 氮硅配施对水稻叶片光合作用和氮代谢酶活性的影响 [J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2010, 31(3): 44-49.
- WANG X, ZHANG G L, HUO Z Y, et al. Effects of application of nitrogen combined with silicon on the photosynthesis and activities of nitrogen metabolic enzyme of rice leaf [J]. Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition), 2010, 31(3): 44-49.

(责任编辑:李小平)

(上接第 106 页)

- [61] CUI W Z, QIU J F, DAI T M, et al. Circadian clock gene *Period* contributes to diapause via GABAergic-diapause hormone pathway in *Bombyx mori* [J]. Biology, 2021, 10(9): 842.
- [62] BAO H B, ZHU H, YU P H, et al. Time-series transcriptomic analysis reveals the molecular profiles of diapause termination induced by long photoperiods and high temperature in *Chilo suppressalis* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(20): 12322.
- [63] RIVERON J, BOTO T, ALCORTA E. The effect of environmental temperature on olfactory perception in *Drosophila melanogaster* [J]. Journal of Insect Physiology, 2009, 55(10): 943-951.
- [64] 付晓伟, 吴孔明. 迁飞性昆虫对全球气候变化的响应 [J]. 中国农业科学, 2015, 48(S1): 1-15.
- FU X W, WU K M. Responses of migratory insects to global climate change [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(S1): 1-15.
- [65] WARD N L, MASTERS G J. Linking climate change and species invasion; an illustration using insect herbivores [J]. Global Change Biology, 2007, 13(8): 1605-1615.
- [66] JORDANO D, RETAMOSA E C, HAEGER J F. Factors facilitating the continued presence of *Colotis evagore* in southern Spain [J]. Journal of Biogeography, 1991, 18(6): 637-646.
- [67] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate change 2021: the physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [M]. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2021.

(责任编辑:陈丽)