

苔藓植物响应重金属胁迫的研究进展

陈璇¹ 刘祥龙¹ 唐婷^{1, 2}

(1. 湖南科技大学生命科学学院, 湘潭 411201; 2. 湖南科技大学经济作物遗传改良与综合利用湖南省重点实验室, 湘潭 411201)

摘要: 随着人类活动加剧, 重金属污染形势越来越严峻, 重金属污染土壤的植物修复技术由于其成本低、环境友好且修复效率高等优点已然成为研究热点, 然而此领域研究基本集中在被子植物。苔藓植物叶片仅单层细胞构成, 角质层不发达但相对体表面积较大, 有较好的静电吸附能力, 其特殊生理构造和发育过程决定了其对环境重金属胁迫具有超强适应性。综述了重金属胁迫对苔藓植物的影响以及苔藓植物在各个水平对重金属胁迫的响应, 并提出了苔藓植物在耐重金属胁迫机制上与其他陆生高等植物具有保守性, 以期为重金属污染地区进行生态修复提供理想材料和生物监测方法。

关键词: 苔藓; 重金属胁迫; 光合系统; 螯合剂; 生态修复

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2020-0385

Advances of Bryophytes in Response to Heavy Metal Stress

CHEN Xuan¹ LIU Xiang-long¹ TANG Ting^{1, 2}

(1. School of Life Sciences, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan 411201; 2. Hunan Key Laboratory of Economic Crops Genetic Improvement and Integrated Utilization, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan 411201)

Abstract: With more and more serious heavy metal pollution from intensifying human activities, the phytoremediation technology for heavy metal contaminated soil has become a research hotspot due to the advantages of low cost, environmental friendliness and high remediation efficiency. However, the research in this field mainly focuses on angiosperms. Bryophytes possess special physiological structures and development processes, including the leaf composed of single cell layer, the underdeveloped stratum corneum but relative large body surface area, and strong electrostatic adsorption capacity, which enable them to adapt well to environmental heavy metal stress. This paper reviewed the impact of heavy metal stress on bryophytes as well as their stress responses, and proposed that mechanisms contributing to heavy metal tolerance might be conserved between bryophytes and other terrestrial higher plants, aiming at providing the ideal materials for the ecological restoration and biological monitoring of heavy metal polluted area.

Key words: bryophytes; heavy metal stress; photosynthetic system; phytochelatin; ecological restoration

重金属污染限制了土地资源的有效利用和作物的地理分布, 近年来这一环境问题已成为国内外普遍关注的热点^[1]。矿山开发形成大量的损毁林地, 植被破坏, 土壤退化, 生态系统破坏十分严重。随着工农业发展, 土壤重金属污染逐渐严重, 且其污染具有隐蔽性、持久性和累积性的特点, 有害重金属可以通过土壤-作物系统进入食物链并且严重威胁着动物和人体的健康^[2]。植物修复技术具有成本

低, 不破坏土壤组成, 重金属可循环利用和美化环境等特点, 筛选和培育具有超富集和耐受重金属胁迫的植物是防治重金属污染的主要解决途径^[3]。因此, 加强重金属污染地区的生态修复建设迫在眉睫, 而寻找合适的植物修复材料非常关键。

苔藓植物在进化树上处于一个非常特殊的位置, 它既有水生藻类旺盛的繁殖再生能力, 又已进化出高等植物对陆地环境的适应机制。苔藓植物具备配

收稿日期: 2020-04-05

基金项目: 湖南省教育厅科学研究项目(18B215)

作者简介: 陈璇, 女, 研究方向: 植物逆境生理; E-mail: 310480416@qq.com

通讯作者: 唐婷, 女, 博士, 讲师, 研究方向: 植物逆境生理; E-mail: tangting@hnust.edu.cn

子体和孢子体的世代交替现象,其配子体叶片仅由单层细胞构成,输导组织不发达,无维管束结构,缺乏真正的根系不利于从土壤基质中吸收营养^[4]。苔藓植物角质层比较低等,个体矮小,但它的相对体表面积较大,有较好的静电吸附能力,特殊的生理结构使其对环境中的重金属离子非常敏感^[5]。研究发现丛藓科和真藓科的多种苔藓植物生活在布满铜绿的矿岩石上,其中少数物种生活在含氧化铜的矿土上,表明多数苔藓植物耐受重金属的能力强于陆地上其他高等植物,具有地下矿物的生物指示作用^[6],因此被建议用作生态修复和生物探矿的理想材料^[7]。本文综述了重金属胁迫对苔藓植物生理生化活动的影响,苔藓植物从生理生化水平如何积极响应重金属胁迫,并对苔藓植物可为重金属污染地区进行生态修复提供理想材料和生物监测方法进行初步探讨。

1 重金属胁迫对苔藓植物生理生化活动的影响

重金属在植株体内积累超过一定含量时,使生命大分子物质如蛋白质,脂质和核酸等发生降解,诱导活性氧物质的产生,破坏细胞代谢活动导致细胞死亡^[8],最终对植物体产生毒害作用。苔藓植物对环境中的重金属胁迫具有高度敏感性,环境中重金属胁迫主要通过抑制光合系统,破坏细胞内超微结构和诱导细胞膜脂过氧化等影响其生理生化活动。

1.1 抑制光合系统

光合作用是植物赖以生存的基础,也是植物对环境胁迫最敏感的生理过程之一^[9]。叶绿素荧光检测技术是一种衡量植物光合效率和光合系统稳定性的关键技术,能在一定程度上反映环境胁迫对植物光合作用的影响,并且与植物对环境胁迫的耐受性紧密联系^[10]。研究发现植物的净光合速率,最大光合效率和有效光合效率在重金属锰胁迫处理下受到显著的抑制^[11]。苔藓假根太短而不能接触到土壤深处的重金属,因此假根只能作为监测水生环境中重金属含量的研究对象,而苔藓配子体叶片可以依靠快速而非破坏的叶绿素荧光成像技术来反映环境中重金属胁迫的严重程度^[12]。例如,薄网藓(*Leptodictyum riparium*)配子体在镉处理后,其潜在

的最大光合效率(F_v/F_m)明显下降,说明其光合作用被镉抑制^[13]。

叶绿素作为植物吸收和传递光能的重要色素,叶绿素含量和光合参数的变化可以用来表征植物组织受损伤的程度^[14]。苔藓植物受重金属胁迫后,与其他陆生高等植物一样^[15],其总光合色素水平显著下降^[16],表明其光合器官受到严重伤害,叶绿素发生降解。研究者们通过3种苔藓植物对镉胁迫的耐受性比较发现,叶绿素含量和类胡萝卜素含量下降越显著其耐受性越弱^[16]。叶绿素a与叶绿素b含量的比值,是用来衡量植物受金属胁迫影响的重要指标,重金属胁迫能够促进叶绿素a转变为叶绿素b,并且使叶绿素a/叶绿素b的比值明显降低^[17]。例如,在铁超富集植物金钱草(*Scopelophila ligulata*)中铁含量与叶绿素含量密切相关,进一步分析发现叶绿素b含量与铁含量呈现负相关的趋势,而叶绿素a和类胡萝卜素含量不受铁离子含量的影响^[18]。

苔藓植物叶绿体类囊体膜上有多个蛋白质复合体和超复合体^[19],高浓度重金属环境会诱导光系统中捕光叶绿素蛋白质复合物解聚,使叶绿素含量降低,显著抑制光合速率和气孔导度^[20]。柏状灰藓(*Hypnum cupressiforme*)在重金属胁迫下,捕光色素蛋白LHCB(PSII light-harvesting chlorophyll a/b binding protein, LHCB),PSII放氧复合体蛋白和RuBisCO激活酶蛋白表达下调,限制光能吸收及PSII中能量转移,抑制暗反应从而降低卡尔文循环,最终抑制光合作用^[21]。

1.2 破坏胞内超微结构

重金属会对苔藓植物胞内结构造成有害影响,导致细胞质壁分离和细胞壁增厚^[13]。重金属所引起的损伤,大多与膜损伤有关,因此膜结构丰富的细胞器会受到严重损害。细胞损伤最严重的细胞器是叶绿体和线粒体,镉阻碍了叶绿体的分裂和扩张,也影响了细胞器的形状和类囊体系统的排列^[22],叶绿体基粒肿胀,同时细胞中央大液泡出现颗粒状沉淀^[23]。例如,薄网藓在亚致死浓度的铜、锌、镉和铅4种不同重金属离子处理后,利用透射电子显微镜观察发现,叶绿体的超微结构发生了不同程度的改变和破坏,其中镉对叶绿体结构影响最严

重^[24]。研究者们进一步观察了重金属污染严重地区薄网藓细胞超微结构发现,细胞壁由于重金属离子的长期影响而加厚,细胞壁具有严重的裂缝,叶绿体膨胀增大变形,基质上含有很多较大的脂肪颗粒,并且在细胞质中检测到了多层的脂质油滴,但细胞核和线粒体超微结构所受影响较小^[13]。刺疣藓(*Taxithelium nepalense*)叶绿体膜和类囊体膜明显被铅和镉破坏,导致叶绿体超微结构发生了显著的变化^[25]。薄网藓在镉处理后,细胞出现质壁分离,并且有部分细胞质空泡化,基粒和基粒间类囊体虽然存在于叶绿体中,可见弥漫性胀大,线粒体结构也发生了改变,嵴膨胀,基质透明,细胞内观察到沉淀的电子致密物质^[26]。

1.3 诱导膜脂质过氧化

当苔藓植物处于重金属环境下,细胞内自由基代谢平衡被破坏而引发氧化胁迫。以镉为例,在植物细胞中,即使在低浓度下, Cd^{2+} 仍然具有很高的毒性,与其他金属不同的是, Cd^{2+} 并不直接通过Fenton/Haber-Weiss反应诱导氧化应激,而是扰乱细胞整体氧化还原平衡,从而影响活性氧(Reactive oxygen species, ROS)水平^[26]。尽管 Cd^{2+} 不具有氧化还原活性,但它仍会导致活性氧的产生并且降低活性氧的清除能力^[27]。细胞膜系统是氧化损伤的主要靶点,导致膜脂发生过氧化反应生成丙二醛(Malondialdehyde, MDA)。MDA可以和细胞内氨基酸、不饱和脂肪酸和蛋白质等生物大分子物质发生反应,致使生物膜系统发生过氧化损伤,最终破坏膜系统结构和影响膜的生物学功能^[28]。MDA含量高低常作为重金属胁迫下,反映膜脂过氧化程度的生化指标。在重金属处理后,苔藓植物MDA会随重金属浓度升高而升高^[29],膜质过氧化程度逐渐加重表明植物受重金属毒害越来越严重,导致细胞膜系统稳定性也随之下降。例如,重金属污染严重地区薄网藓ROS含量比污染较轻的地区增高了26倍^[13]。此外,复合重金属胁迫在诱导苔藓植物启动氧化损伤具有协同效应^[30]。

2 苔藓植物对重金属胁迫的响应策略

尽管重金属对苔藓植物生长发育和各项生理生化活动有着不利影响,但自然界中有多数苔藓能在

高浓度的重金属环境中保持生长、发育和繁殖,说明苔藓植物在长期的进化过程中逐步形成了比较完善的耐受重金属的机制。

2.1 吸附特性

苔藓植物体矮小,结构简单,无真正的根和维管束,体表无角质层,其特殊的构造使它具有很强的交换阳离子的能力^[23],可以高效的从环境中富集重金属。由于苔藓植物的多毛分支结构,苔藓植物具有很强的吸附金属离子能力^[31]。曲尾藓和金发藓通过扫描电镜下可以观察到略显粗糙的细小绒毛,推测是由于所吸附在表面的金属微粒聚集而成^[32]。苔藓植物对金属离子的吸附分为胞内吸收和胞外吸附^[33]。不同种类的苔藓植物对同一金属离子的摄取能力差异显著,因为不同种类的苔藓植物结构和生物特性存在差异,还可能与细胞壁上特定的金属离子结合位点数量有关。已有研究发现来自不同地区的两种溪苔科植物对 Cd^{2+} 的细胞壁吸附和胞内摄取能力存在显著差异,分析可能是由于两物种对 Cd^{2+} 结合位点的数量,配子体叶片表面积和细胞壁组成成分不同而造成^[33]。同种植物对不同的金属离子吸收能力也具有一定差异。例如,地钱属苔藓对Cu、Zn和Cd这3种重金属的都具有较强的富集能力,其中对Cd的富集能力最强^[34]。地钱苔对镉、铅和锌3种重金属离子的组织富集和转运特性存在一定差异,其中铅呈现出最低浓度,90%含量的铅富集在假根中,进一步发现地钱苔组织中金属离子浓度与金属转运和增强毒性反应之间具有正向关系^[35]。泥炭藓在重金属污染土壤中对Pb、Cu和Cd的富集含量分别为1 218 mg/kg、63.2 mg/kg和2.8 mg/kg,表明泥炭藓对Pb的富集能力最强,并且随着泥炭藓数目增多对重金属离子的吸附和转运能力越强^[36]。

2.2 阻隔屏障

阻止重金属进入植物体内是多数高等植物的应激策略,而苔藓植物可以在细胞膜表面产生相应的屏障阻隔,将重金属离子有效的积累在特定区域从而限制重金属离子的跨膜运输,降低胞内重金属离子浓度,降低其对胞内重要结构和酶活性的破坏^[20]。例如,匍枝青藓可以在600 mg/L浓度Pb下正常生长,其原因是配子体皮层组织薄壁细胞的细胞壁可以形

成有效屏障,完成对 Pb 的有效阻隔,使大部分 Pb 沉淀在细胞壁中,从而减轻对细胞的毒害作用^[23]。

2.3 启动氧化应激

重金属胁迫可激活 ROS 物质的产生和诱导氧化胁迫的形成^[37]。苔藓植物通过合成抗氧化剂,包括抗氧化酶以及其他抗氧化分子,如过氧化氢酶 (Catalase, CAT)、过氧化物酶 (Peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸 (Ascorbic acid, AsA) 和谷胱甘肽或酚类代谢物等,以清除由于重金属胁迫所产生的 ROS 物质^[38-39]。植物体内一个主要活性氧清除系统为抗坏血酸-谷胱甘肽 (AsA-GSH) 循环^[40]。当重金属严重抑制植物生长和金属含量积累到一定程度时,水稻和油菜等高等植物中谷胱甘肽转移酶 (Glutathione-S-transferases, GST) 被激活,以减轻重金属的中毒症状^[41-42]。苔藓植物面对重金属胁迫时,同样会作出响应,激活 GST 以促进 ROS 的猝灭,保护苔藓植物细胞膜结构和蛋白活性^[26, 43]。植物叶绿体和胞质中,抗坏血酸过氧化物酶 (AsA-GSH, APX) 是循环的关键酶^[44], AsA 是植物细胞产生的一种基本的抗氧化剂,AsA 可直接与活性氧反应将其还原,又可作为 APX 的底物在叶绿体类囊体表面作为还原剂清除活性氧^[40, 45]。柏状灰藓 APX 和醛酮还原酶 (Aldo-keto reductases, AKRs) 蛋白表达受重金属胁迫下调,说明其参与金属胁迫所造成氧化胁迫的解毒作用受到影响^[21]。

清除活性氧酶系统其他酶如 CAT、SOD 和 POD 在苔藓植物重金属胁迫的氧化应激中也起着重要的作用^[46]。苔藓 POD 活性和 CAT 活性则表现为先上升再下降的趋势^[47],这说明过氧化物酶活性的变化是苔藓植物自身的一种应激反应。Pb 和 Ni 单独处理或复合处理都能使大灰藓 (*Hypnum plumaeforme*) POD 活性增强,说明 POD 在苔藓植物抵御由重金属胁迫引发的氧化胁迫发挥了重要的作用^[46]。叶绿体中存在两个核基因编码的同工酶,即铜/锌 SOD (Cu/ZnSOD) 和铁 SOD (FeSOD)^[48]。扭口藓 (*Barbula unguiculata*) Cu/Zn SOD 基因受铜诱导表达,并且 Cu/Zn SOD 和 Fe SOD 表达在转录水平上受植物对重金属的富集能力的协同调控,其中顺式作

用元件 GTACT 通过与转录因子 *PpSBP2* (Squamosa promoter-binding protein, SBP) 互作而负调控 Fe SOD 在铜胁迫下的转录水平,这套响应分子机制与其他高等植物拟南芥和烟草应对铜胁迫相似^[48],这说明苔藓植物中铜对 GTACT 元件依赖的转录抑制的分子机制在植物中具有保守性。另外,重金属还可引起细胞脂质发生氧化损伤^[49],但在叶绿体或者有色体中的质体球滴结构中,这些被破坏的脂质可以被循环利用来合成维生素 E^[50],这类物质可以植物体帮助清除活性氧^[51],从而减轻重金属的毒性。

2.4 螯合作用

螯合作用是指重金属离子进入植物细胞后,通过植物螯合肽 (Phytochelatins, PCs),金属硫蛋白 (Metallothionein, MTs) 和谷胱甘肽等物质与金属离子发生螯合作用降低重金属离子毒性的解毒机制。

植物螯合肽 (PCs) 是一种由谷氨酸、半胱氨酸、和甘氨酸组成的含巯基螯合多肽,其能和金属离子结合形成重金属 PC 螯合物^[52]。PCs 可通过半胱氨酸的巯基将镉或其他重金属离子区域化在液泡中,因此可在胞质环境中快速脱毒^[53]。PCs 通过 GST 激活在植物细胞质中组成型表达的螯合素合成酶而生物合成^[54]。有研究报道薄网藓在轻微镉胁迫时,几乎监测不到螯合素,推测存在其他有效的脱毒途径,只有在高浓度的镉处理时,才会激活螯合素合成酶的活性,从而诱导螯合素的生成^[26]。Petraglia 等^[55]验证了从低等的藻类开始植物就已经具备螯合素合成酶的相关基因,并且螯合素合成酶具有活性,陆地低等植物苔藓已经具有能合成螯合素的潜力,表明植物螯合素的合成能力以及植物螯合素合成酶活性的存在是陆生植物的祖先特征,产生螯合素表明苔藓植物响应重金属胁迫在进化上具有保守性。

MTs 是一类小分子富含半胱氨酸的蛋白,广泛存在于所有真核生物和少数细菌中^[56]。MTs 在植物对重金属和其他非生物胁迫的适应过程利用 Cys 残基来螯合重金属,同时使植物免受氧化损伤^[57]。大多数开花植物中存在 4 种类型 MTs,其表达具有组织特异性,表明它们在植物中具有重要且非冗余的功能^[58]。在高等植物如拟南芥、大麦和水稻中,MTs 受 Cu、Cd 和 Zn 等重金属的调控^[59-64]。通过

对模式植物小立碗藓 (*Physcomitrella patens*) 进行蛋白序列分析发现, PpMT2 序列和植物中第二种类型的 MTs 同源性比较高, 容易受 Cu 和 Cd 诱导表达^[65]。近年来从小立碗藓新鉴定了一个与植物第一种类型的 MTs 同源性较高的 PpMT1 蛋白, PpMT1 在配子体衰老过程中高度表达, PpMT1 有两种亚类, PpMT1.1a 和 PpMT1.1b 受 Cd 处理后诱导表达, 在酵母中异源表达能够提高对重金属胁迫的富集能力和耐受能力^[58]。

谷胱甘肽是一类具有高稳定性和亲水性的巯基蛋白, 在整合重金属方面起重要作用。在重金属环境中下, 谷胱甘肽能与重金属离子结合形成复合物, 通过谷胱甘肽转移酶的作用将形成复合物会被运输到苔藓植物叶片的液泡中, 从而保护植物细胞不受毒害^[26]。谷胱甘肽除了参与清除 ROS 物质外, 还能在苔藓和其他高等植物中作为镉脱毒的有效物质^[26]。例如, 薄网藓在即使比较轻微的镉处理下, 也会诱导 GST 快速表达, 合成大量谷胱甘肽, 有效参与镉胁迫的脱毒整合过程^[26]。

2.5 诱导保护性蛋白

热激蛋白 (Heat shock proteins, HSPs) 是植物在逆境下产生的应激蛋白, 并通过分子伴侣机制保护处在逆境中的植物^[66]。热激蛋白广泛存在于各种生物体内, 受高盐、干旱、寒冷、重金属、臭氧和紫外线等非生物胁迫诱导表达^[67]。苔藓植物中各种热激蛋白也被诱导表达, 以应对重金属、氧化和渗透胁迫。诱导苔藓植物中的 HSPs 表达可以增强藓类对重金属的抗性^[13]。据报道, HSP70 在广大生物中最保守, 在重金属污染中发挥保护蛋白结构的重要功能^[68]。薄网藓 HSP70 蛋白表达水平与毒性重金属含量呈现正相关的趋势, 表明 HSP70 可能发挥了脱毒的保护性作用, 参与修复和正确折叠受损蛋白质^[13]。重金属胁迫导致薄网藓可溶性蛋白含量降低, 使 HSP70 蛋白表达量明显增强, 表明 HSPs 充当分子伴侣有助于提高苔藓植物对铅、镉、铜、锌等毒性金属离子的耐受能力^[69]。尖叶美喙藓 (*Eurhynchium eustegium*) 比鳞叶藓 (*Taxiphyllum taxirameum*) 具有更高含量的光合作用相关蛋白, 说明其对重金属胁迫的耐受性更强^[70]。

3 苔藓植物对重金属污染的生物修复

每年我国因为采矿而废弃的其土地约为 20 000 hm^2 , 这造成了巨大的经济损失, 而且由于缺乏绿色植被的保护, 引起水土流失, 土地荒废, 长期下去将引起生态失衡, 加速土地荒漠化。而苔藓是破损山体或坡面生态修复材料的很好的选择, 并且具有以下独特优势: (1) 苔藓对环境适应性强且培养成本低。苔藓是一类由水生向陆生过渡的高等植物类群, 遍布除海洋外的地球上每个角落, 甚至生长于荒漠、冻原及岩石上, 耐旱、耐寒、耐贫瘠, 适应力极强^[73]。苔藓以无性繁殖为主, 生长过程所产生的配子体通过打磨成碎片即可再生成新的植株, 从碎片到生长成完整植株所需周期短。苔藓植物受病虫害侵袭较少, 培养繁殖过程简单高效, 所需生产成本较低。(2) 苔藓是矿区的先锋植物。根据对我国多省大型铜矿和金矿生态环境破坏严重地区的植物资源调查发现, 在维管植物很少存活的地方, 却发现苔藓作为先锋植物生长, 烂泥沟金矿区的中心区是破坏最严重的地方, 除了零星的苔藓以外几乎看不到其他植物的生长^[7]。(3) 苔藓是理想的生态指示剂。苔藓植物叶片仅单层细胞构成, 有比较好的静电吸附能力, 因此对环境中重金属离子反应敏感强度高, 只需监测矿区苔藓植物的生长趋势和重金属富集能力, 便可以掌握当地受重金属污染的情况。利用藓袋法测定大气污染物的研究结果显示, 暴露在空气中 3 个月以上的苔藓, 其重金属含量与工业重金属污染或者城市重金属污染程度呈现正向相关的趋势^[71-72]。因此, 苔藓也可成为大气重金属污染程度的指示植物。

4 总结与展望

综上所述, 重金属胁迫对苔藓植物的生长和发育过程造成了严重的影响, 然而, 在长期进化过程中, 苔藓植物在形态构造, 生理和生化活动等各个方面积极响应重金属胁迫, 逐渐形成了自己独特的适应机制。苔藓虽个体较小且结构简单, 但由于具有特殊的生理结构, 以配子体占优势, 不具维管组织, 能适应各种极端环境。苔藓植物可以通过形成阻隔屏障, 对重金属进行吸附, 启动氧化应激, 诱导保护性蛋白来适应重金属环境。值得注意的是, 通过

对苔藓植物的各项生理和结构特征及其他证据观察分析推测苔藓植物这一从水生向陆地进化的高等植物,其在耐重金属胁迫方面与低等藻类植物和陆地其他高等植物相比,具有一定的保守性。但是目前关于苔藓植物如何应对重金属的基因表达调控机制还有待进一步的研究。众多研究结果表明,苔藓植物对土壤重金属含量等自然条件较为敏感,可在重金属污染区域起生物指示的作用,其在环境监测中具有十分重要的作用,对人类探索治理重金属污染、净化生态环境具有一定的参考意义。

参考文献

- [1] Mohammed AS, Kapri A, Goel R. Heavy metal pollution : source, impact, and remedies [J]. *Biomangement of Metal-Contaminated Soils*, 2011, 20 : 1-28.
- [2] 赖燕平, 李明顺, 杨胜香, 等. 广西锰矿恢复区食用农作物重金属污染评价 [J]. *应用生态学报*, 2007, 18 (8) : 1801-1806.
Lai YP, Li MS, Yang SX, et al. Heavy metal concentrations and pollution assessment of edible crops grown on restored manganese mine lands in Guangxi, South China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18 (8) : 1801-1806.
- [3] Huang H, Zhao Y, Xu Z, et al. Physiological responses of *Broussonetia papyrifera* to manganese stress, a candidate plant for phytoremediation [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 181 : 18-25.
- [4] 汪庆, 贺善安, 吴鹏程. 苔藓植物的多样性研究 [J]. *生物多样性*, 1999 (4) : 332-339.
Wang Q, He SA, Wu PC. The role of bryophytes in biodiversity [J]. *Chinese Biodiversity*, 1999 (4) : 332-339.
- [5] Cameron AJ, Nickless G. Use of mosses as collectors of airborne heavy metals near a smelting complex [J]. *Water Air and Soil Pollution*, 1997, 7 (1) : 117-125.
- [6] Zhou LY, Zhang ZH. Bryophytes in tangdan copper mine site in Yunnan Province [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2007 (1) : 82-85.
- [7] 江洪, 张朝晖. 黔西南红土型金矿与云南东川拖布卡-播卡金矿苔藓植物比较研究 [J]. *广东农业科学*, 2012, 39 (23) : 179-182.
Jiang H, Zhang CH. Comparative study on bryophytes between laterite gold deposit southwest Guizhou and Tuobuka-boka gold mine in Yunnan Province [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2012, 39 (23) : 179-182.
- [8] Ouelhadj A, Kuschik P, Humbeck K. Heavy metal stress and leaf senescence induce the barley gene *HvC2d1* encoding a calcium-dependent novel C2 domain-like protein [J]. *New Phytologist*, 2006, 170 (2) : 261-273.
- [9] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, 31 (1) : 491-543.
- [10] Chen YE, Wu N, Zhang ZW, et al. Perspective of monitoring heavy metals by moss visible chlorophyll fluorescence parameters [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10 : 10-35.
- [11] Liu P, Huang R, Hu X, et al. Physiological responses and proteomic changes reveal insights into *Stylosanthes* response to manganese toxicity [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19 (1) : 212.
- [12] Annika JG, Gaku K. Short-term responses in maximum quantum yield of PSII (Fv/Fm) to ex situ temperature treatment of populations of bryophytes originating from different sites in Hokkaido, Northern Japan [J]. *Plants*, 2016, 5 (2) : 22.
- [13] Esposito S, Loppi S, Monaci F, et al. In-field and in-vitro study of the moss *Leptodictyum riparium* as bioindicator of toxic metal pollution in the aquatic environment : Ultrastructural damage, oxidative stress and HSP70 induction [J]. *PLoS One*, 2018, 13 (4) : e0195717.
- [14] 杨国远, 万凌琳, 雷学青等. 重金属铅、铬胁迫对斜生栅藻的生长、光合性能及抗氧化系统的影响 [J]. *环境科学学报*, 2014, 34 (6) : 1606-1614.
Yang GY, Wan LL, Lei XQ, et al. Effects of lead and chromium on the growth, photosynthetic performance, and antioxidant activity of *Scenedesmus obliquus* [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2014, 34 (6) : 1606-1614.
- [15] 赵会君, 梁昕昕, 魏玉清. 不同浓度的 Cu、Mn、Zn 胁迫对商陆叶片光合系统参数及抗氧化酶系统的影响 [J]. *北方园艺*, 2020 (3) : 120-127.
Zhao HJ, Liang XX, Wei YQ. Effect of different concentrations of Cu, Zn and Mn on the photosynthetic and antioxidative system of *Phytolacca americana* [J]. *Northern Horticulture*, 2020 (3) : 120-127.
- [16] Gong SJ, Ma TW, Li J, et al. Leaf cell damage and changes in photosynthetic pigment contents of three moss species under

- cadmium stress [J]. The Journal of Applied Ecology, 2010, 21 (10): 2671-2676.
- [17] Chettri MK, Cook CM, Vardaka E, et al. The effect of Cu, Zn and Pb on the chlorophyll content of the lichens *Cladonia convoluta* and *Cladonia rangiformis* [J]. Environmental and Experimental Botany, 1998, 39 (1): 1-10.
- [18] Nakajima H, Itoh K. Relationship between metal and pigment concentrations in the Fe-hyperaccumulator moss *Scopelophila ligulata* [J]. Journal of Plant Research, 2017, 130 (1): 135-141.
- [19] Iwai M, Grob P, Iavarone AT, et al. A unique supramolecular organization of photosystem I in the moss *Physcomitrella patens* [J]. Nature Plants, 2018, 4 (11): 904-909.
- [20] 王强. 重金属对苔藓植物影响的研究进展 [J]. 北方园艺, 2014 (10): 169-173.
- Wang Q. Advance in the effects of heavy metals on bryophytes [J]. Northern Horticulture, 2014 (10): 169-173.
- [21] Cortis P, Vannini C, Cogoni A, et al. Chemical, molecular, and proteomic analyses of moss bag biomonitoring in a petrochemical area of Sardinia (Italy) [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2016, 23 (3): 2288-2300.
- [22] Vecchia FD, Rocca NL, Moro I, et al. Morphogenetic, ultrastructural and physiological damages suffered by submerged leaves of *Elodea canadensis* exposed to cadmium [J]. Plant Science, 2004, 168(2): 329-338.
- [23] 娄玉霞. 苔藓植物对重金属污染的响应机理和生物指示的研究 [D]. 上海: 上海师范大学, 2013.
- Lou YX. Study of response mechanism and bioindication of bryophytes to heavy metal pollution [D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2013.
- [24] Esposito S, Sorbo S, Conte B, et al. Effects of heavy metals on ultrastructure and HSP70s induction in the aquatic moss *Leptodictyum Riparium* Hedw [J]. International Journal of Phytoremediation, 2012, 14 (4): 443-455.
- [25] Choudhury S, Panda SK. Toxic effects, oxidative stress and ultrastructural changes in moss *Taxithelium Nepalense* (Schwaegr.) Broth. under chromium and lead phytotoxicity [J]. Water, Air and Soil Pollution, 2005, 167 (1): 73-90.
- [26] Bellini E, Maresca V, Betti C, et al. The moss *Leptodictyum riparium* counteracts severe cadmium stress by activation of glutathione transferase and phytochelatin synthase, but slightly by phytochelatin [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21 (5): 1583.
- [27] Küpper H, Andresen E. Mechanisms of metal toxicity in plants [J]. Metallomics, 2016, 8 (3): 269-285.
- [28] 陈少裕. 膜脂过氧化与植物逆境胁迫 [J]. 植物学通报, 1989 (4): 211-217.
- Chen SY. Membrane lipid peroxidation and plant stress [J]. Chinese Bulletin of Botany, 1989 (4): 211-217.
- [29] 徐燕云, 吴晓梅, 沈秋仙, 等. 铅胁迫对大灰藓几种生理指标的影响 [J]. 武汉植物学研究, 2010, 28 (5): 606-611.
- Xu YY, Wu XM, Shen QX, et al. Effect of Pb stress on some physiological indices of *Hypnum plumaeforme* [J]. Journal of Wuhan Botanical Researches, 2010, 28 (5): 606-611.
- [30] Sun SQ, He M, Cao T, et al. Antioxidative responses related to H₂O₂ depletion in *Hypnum plumaeforme* under the combined stress induced by Pb and Ni [J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2010, 163 (1-3): 303-312.
- [31] 孙守琴. 苔藓对重金属的吸附特性及其在大气监测中的应用 [D]. 重庆: 西南农业大学, 2005.
- Sun SQ. Study on bryophytes' adsorption character to heavy metal and it's use in atmospheric environment monitoring [D]. Chongqing: Southwest University, 2005.
- [32] 孙守琴, 王定勇. 苔藓植物对大气污染指示作用的研究进展 [J]. 四川环境, 2004, 5: 37-41.
- Sun SQ, Wang DY. Advance in indication function of bryophytes to air pollution [J]. Sichuan Environment, 2004, 5: 37-41.
- [33] Bleuel C, Wesenberg D, Sutter K, et al. The use of the aquatic moss *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. as a bioindicator for heavy metals [J]. Science of the Total Environment, 2004, 345 (1): 13-21.
- [34] 李进猛, 王定勇, 陈益, 等. 重庆市不同功能区苔藓植物重金属含量及吸附特性研究 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2012, 37 (9): 68-73.
- Li JM, Wang DY, Chen Y, et al. Heavy metal contents of bryophytes and their adsorption characteristics in different functional zones of Chongqing [J]. Journal of Southwest China Normal University: Natural Science Edition, 2012, 37 (9): 68-73.
- [35] Ares á, Itouga M, Kato Y, et al. Differential metal tolerance and accumulation patterns of Cd, Cu, Pb and Zn in the liverwort

- Marchantia polymorpha* L. [J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2018, 100 (3): 444-450.
- [36] Jin HP, Lee SJ, Lee ME, et al. Comparison of heavy metal immobilization in contaminated soils amended with peat moss and peat moss-derived biochar [J]. *Environmental Science Processes & Impacts*, 2016, 18 (4): 514-520.
- [37] Balestri M, Bottega S, Spanò C. Response of *Pteris vittata* to different cadmium treatments [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36 (3): 767-775.
- [38] Huang Y, Zhu Z, Wu X, et al. Lower cadmium accumulation and higher antioxidative capacity in edible parts of *Brassica campestris* L. seedlings applied with glutathione under cadmium toxicity [J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2019, 26 (13): 13235-13245.
- [39] Zhu Z, Huang Y, Wu X, et al. Increased antioxidative capacity and decreased cadmium uptake contribute to hemin-induced alleviation of cadmium toxicity in Chinese cabbage seedlings [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 177: 47-57.
- [40] 孙卫红, 王伟青, 孟庆伟. 植物抗坏血酸过氧化物酶的作用机制、酶学及分子特性 [J]. *植物生理学通讯*, 2005 (2): 143-147.
- Sun WH, Wang WQ, Meng QW. Functional mechanism and enzymatic and molecular characteristic of ascorbate peroxidase in plants [J]. *Plant Physiology Communications*, 2005 (2): 143-147.
- [41] Wu Z, Zhao X, Sun X, et al. Antioxidant enzyme systems and the ascorbate-glutathione cycle as contributing factors to cadmium accumulation and tolerance in two oilseed rape cultivars (*Brassica napus* L.) under moderate cadmium stress [J]. *Chemosphere*, 2015, 138: 526-536.
- [42] 高可辉. 镉胁迫及缺硫对水稻非蛋白巯基物质含量和谷胱甘肽硫转移酶活性的影响 [D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- Gao KH. Effect of cadmium stress and sulfur deficiency on non-protein thiol content and glutathione S-transferase activity in rice [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011.
- [43] Saxena A, Saxena A. Bioaccumulation and glutathione-mediated detoxification of copper and cadmium in *Sphagnum squarrosum* Crome Samml *Environmental monitoring and assessment* [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2012, 184 (7): 4097-4103.
- [44] Jespersen HM, Kjaersgrd IV, Ostergaard L, et al. From sequence analysis of three novel ascorbate peroxidases from *Arabidopsis thaliana* to structure, function and evolution of seven types of ascorbate peroxidase [J]. *Biochemical Journal*, 1997, 326 (2): 305-310.
- [45] 周长芳, 吴国荣, 施国新, 等. 水花生抗氧化系统在抵御 Cu^{2+} 胁迫中的作用 [J]. *植物学报*, 2001 (4): 389-394.
- Zhou CF, Wu GR, Shi GX, et al. The role of antioxidant systems in Cu^{2+} stress resistance in *Alternanthera philoxeroides* [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001 (4): 389-394.
- [46] Sun SQ, Wang GX, He M, et al. Effects of Pb and Ni stress on oxidative stress parameters in three moss species [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2011, 74 (6): 1630-1635.
- [47] 李亚敏, 肖红利. 2种藓类植物对 Cd-Cu 复合胁迫的生理响应 [J]. *江苏农业科学*, 2011, 39 (4): 441-443.
- Li YM, Xiao HL. Physiological responses of two mosses to Cd-Cu stress [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2011, 39 (4): 441-443.
- [48] Nagae M, Nakata M, Takahashi Y. Identification of negative cis-acting elements in response to copper in the chloroplastic iron superoxide dismutase gene of the moss *Barbula unguiculata* [J]. *Plant Physiology*, 2008, 146 (4): 1687-1696.
- [49] Zhang FQ, Wang YS, Lou ZP, et al. Effect of heavy metal stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of two mangrove plant seedlings (*Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*) [J]. *Chemosphere*, 2007, 67 (1): 44-50.
- [50] Vidi PA, Kanwischer M, Baginsky S, et al. Tocopherol cyclase (VTE1) localization and vitamin E accumulation in chloroplast plastoglobule lipoprotein particles [J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2006, 281 (16): 11225-11234.
- [51] Bréhélin C, Kessler F, van Wijk KJ. Plastoglobules: versatile lipoprotein aparticles in plastids [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12 (6): 260-266.
- [52] 邬飞波, 张国平. 植物螯合肽及其在重金属耐性中的作用 [J]. *应用生态学报*, 2003 (4): 632-636.
- Wu FB, Zhang GP. Phytochelatins and its function in heavy metal tolerance of higher plants [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003 (4): 632-636.
- [53] Zenk MH, Grill E, Winnacker EL. Phytochelatins: The principal

- heavy-metal complexing peptides of higher plants [J]. Science, 1985, 230 (4726): 674-676.
- [54] Clemens S, Peroh D. Multi-tasking phytochelatin synthases [J]. Plant Science, 2009, 177 (4): 266-271.
- [55] Petraglia A, De Benedictis M, Degola F, et al. The capability to synthesize phytochelatins and the presence of constitutive and functional phytochelatin synthases are ancestral (plesiomorphic) characters for basal land plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65 (4): 1153-1163.
- [56] Antoine Z, Martine FTL. Metallothionein diversity and distribution in the tree of life: a multifunctional protein [J]. Metallomics: Integrated Biometal Science, 2018, 10 (11): 1549-1559.
- [57] Kim YO, Kang H. Comparative expression analysis of genes encoding metallothioneins in response to heavy metals and abiotic stresses in rice (*Oryza sativa*) and *Arabidopsis thaliana* [J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2018, 82 (9): 1656-1665.
- [58] Pakdee O, Songnuan W, Panvisavas N, et al. Functional characterization of metallothionein-like genes from *Physcomitrella patens*: expression profiling, yeast heterologous expression, and disruption of PpMT1. 2a gene [J]. Planta, 2019, 250 (2): 427-443.
- [59] Andrews GK. Regulation of metallothionein gene expression by oxidative stress and metal ions [J]. Biochemical Pharmacology, 2000, 59 (1): 95-104.
- [60] Lee J, Shim D, Song WY, et al. Arabidopsis metallothioneins 2a and 3 enhance resistance to cadmium when expressed in *Vicia faba* guard cells [J]. Plant Molecular Biology, 2004, 54 (6): 805-815.
- [61] Schiller M, Hegelund JN, Pedas P, et al. Barley metallothioneins differ in ontogenetic pattern and response to metals [J]. Plant, Cell and Environment, 2013, 37 (2): 353-367.
- [62] Xue T, Li X, Zhu W, et al. Cotton metallothionein GhMT3a, a reactive oxygen species scavenger, increased tolerance against abiotic stress in transgenic tobacco and yeast [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60 (1): 339-349.
- [63] Zhou G, Xu Y, Li J, et al. Molecular analyses of the metallothionein gene family in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2006, 39 (5): 595-606.
- [64] Zhou J, Goldsbrough PB. Functional homologs of fungal metallothionein genes from *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 1994, 6 (6): 875-884.
- [65] Cho SH, Hoang QT, Kim YY, et al. Proteome analysis of gametophores identified a metallothionein involved in various abiotic stress responses in *Physcomitrella patens* [J]. Plant Cell Reports, 2006, 25 (5): 475-488.
- [66] Wang W, Vinocur B, Shoseyov O, et al. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response [J]. Trends in Plant Science, 2004, 9 (5): 244-252.
- [67] 周丽, 何非, 潘秋红, 等. 热休克蛋白在植物抗逆反应中的作用 [J]. 热带生物学报, 2011, 2 (4): 297-301.
- Zhou L, He F, Pan QH, et al. Role of heat shock proteins in plant response to environmental stresses [J]. Journal of Tropical Organisms, 2011, 2 (4): 297-301.
- [68] Basile A, Sorbo S, Conte B, et al. Ultrastructural changes and Heat Shock Proteins 70 induced by atmospheric pollution are similar to the effects observed under in vitro heavy metals stress in *Conocephalum conicum* (Marchantiales-Bryophyta) [J]. Environmental Pollution, 2013, 182: 209-216.
- [69] Esposito S, Sorbo S, Conte B, et al. Effects of heavy metals on ultrastructure and HSP70s induction in the aquatic moss *Leptodictyum riparium* Hedw [J]. International Journal of Phytoremediation, 2012, 14 (4): 443-455.
- [70] Chen YE, Cui JM, Yang JC, et al. Biomonitoring heavy metal contaminations by moss visible parameters [J]. Journal of Hazardous Materials, 2015, 296: 201-109.
- [71] Cesa M, Bertossi A, Cherubini G, et al. Development of a standard protocol for monitoring trace elements in continental waters with moss bags: inter- and intraspecific differences [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2015, 22 (7): 5030-5040.
- [72] Vuković G, Urošević MA, Goryainova G, et al. Active moss biomonitoring for extensive screening of urban air pollution: Magnetic and chemical analyses [J]. Science of the Total Environment, 2015, 521-522: 200-210.
- [73] Kidron GJ. Do mosses serve as sink for rain in the Negev Desert? A theoretical and experimental approach [J]. Catena, 2014, 121: 31-39.