

DOI: 10.13376/j.cblls/2024183

文章编号: 1004-0374(2024)12-1552-10

苔藓植物在重金属胁迫响应及污染监测方面的研究进展

朱永琪*, 冯兰兰, 赵子帆, 乔力番·阿布都热西提, 刘黎攀, 菲如扎·吐尔逊

(新疆大学生命科学与技术学院, 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830000)

摘要: 近年来, 重金属污染已然是全世界主要环境问题之一, 其对生物体的健康和生态系统的稳定都造成了严重威胁。苔藓植物作为逆境中的先锋者, 体型矮小、结构简单, 叶片仅有单层细胞, 没有真正的根和维管组织, 主要从空气中获取营养, 对环境变化十分敏感, 因此被认为是最好的环境指示物, 故利用苔藓植物作为生态监测物种。然而, 不同种的苔藓植物对不同类型的重金属离子的敏感程度和富集量不一致, 因此, 本文综述了苔藓植物在环境监测方面的应用, 阐述了不同种的苔藓植物对不同重金属的吸附特性, 归纳了重金属胁迫下苔藓植物的生长、生理特性及分子水平的变化规律, 并对未来研究方向予以展望, 有助于进一步开发和利用苔藓植物。

关键词: 苔藓植物; 监测作用; 生理特性; 重金属危害

中图分类号: Q945.7 **文献标志码:** A

Research progress of bryophytes on heavy metal enrichment and stress response and pollution monitoring

ZHU Yong-Qi*, FENG Lan-Lan, ZHAO Zi-Fan, JOLIFAN Abduresiti, LIU Li-Pan, FERUZA Tursun

(Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China)

Abstract: In recent years, heavy metal pollution has been the major environmental problems in the world, which caused serious threats to the health of organisms and the stability of ecosystems. Bryophytes are pioneers for small in size and simple in structure, with only a single layer of cells in the leaves, without root and vascular tissue. They absorb nutrients from the air, and are sensitive to environmental changes, so they are considered to be the best environmental indicators. Therefore, bryophytes were utilized as ecological monitoring species. However, the sensitivity and enrichment of different species of bryophytes to different heavy metal ions are not consistent. Therefore, this paper reviews the application of bryophytes in environmental monitoring, and expounds the adsorption characteristics of different species of bryophytes to different heavy metals. The growth, physiological properties of bryophytes under heavy metal stress were summarized, and the future research direction was prospected, which will be beneficial for the further development and utilization of bryophytes as environmental indicators.

Key words: bryophytes; monitoring; physiological characteristics; heavy metal hazard

随着人口的迅速增加和工业化进程的加速, 环境污染问题已成为全球关注的焦点^[1]。其中, 重金

属污染作为一种严重的环境问题, 对生态系统和人类健康造成了巨大的威胁^[2]。重金属是指具有较高

收稿日期: 2024-05-14; 修回日期: 2024-07-27

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金项目(2022DO1C678); 新疆大学2023年大学生创新训练计划项目(S202310755087)

*通信作者: E-mail: yongqizhu@xju.edu.cn

密度和原子质量的金属元素, 如镉 (Cd)、铅 (Pb)、铜 (Cu)、锌 (Zn)、铬 (Cr) 等, 其进入环境中的主要途径包括工业废水、农药和化肥的使用、燃煤排放等^[3]。据报道, 重金属污染致使土壤、水体和大气中的重金属浓度超过环境标准^[4], 危害了人类的健康和生态系统的稳定性。因此, 重金属污染监测与修复势在必行。

苔藓植物是一类原始古老的植物群体, 广泛分布于全球各地的陆地生态系统和水生生态系统中。苔藓植物的生态适应能力和较高的生物多样性使其成为重金属污染环境修复和生态风险评估的理想指示生物^[5]。与其他植物相比, 苔藓植物具备独特的形态和生理特征, 如体型小、快速生长、耐干旱、寿命短和无种子繁殖等, 使得苔藓植物对重金属元素具有很强的吸附能力和生物富集性^[6]。基于以上特征, 现如今大多数研究集中在苔藓植物在环境监测方面的应用, 比如将铅 (Pb) 作为常规监测指标之一纳入环境空气质量标准中^[7]; 同时, 利用苔藓的覆盖度来评估水体的污染水平^[8]。这只是苔藓在环境监测方面的应用之一, 在其他方面的应用也极为广泛。

关于天然苔藓植物种群在重金属富集方面的工作可以追溯到 20 世纪 70 年代末和 90 年代初, 并集中在少数目标物种上。近年来随着研究的深入, 研究发现苔藓植物对不同重金属的吸附能力存在差异, 且同一物种对不同重金属的吸附能力也存在明显的差异^[9]。苔藓茎枝先端休眠或死亡会对基部分生组织形成刺激, 从而促进新茎枝的生长, 苔藓四季常青且多为多年生, 因此, 可做长期生物指示物种^[10]。同时, 高浓度重金属污染对苔藓植物也有着极大的伤害, 主要是由于苔藓叶片只有单层细胞, 相对表面积较大, 更容易富集重金属离子, 并且其细胞生长相对较旺盛^[10-11]。众多学者在苔藓植物对重金属污染时空尺度上的监测方面做了大量的研究^[12], 且通过对比和筛选得到了较为敏感的环境污染监测材料, 这对环境质量提升和环境风险防控具有重大意义。本文概述了不同种的苔藓植物对重金属的吸附效应和重金属胁迫下其光合生理特性的变化规律, 并对未来的研究方向进行展望, 以期对苔藓植物的开发与利用提供理论指导。

1 重金属的来源及危害

重金属是指相对密度大于 $4.5 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 的金属元素, 如汞 (Hg)、铅 (Pb)、镉 (Cd)、铬 (Cr) 等。重

金属在人体中累积达到一定程度会造成慢性中毒, 对人体的中枢神经系统、肝脏、肾脏和心血管系统等造成损害^[13]。重金属可以引发癌症、呼吸系统疾病、免疫系统紊乱和生殖问题等健康隐患, 对人体健康存在较大危害, 例如铅 (Pb) 会影响儿童智力发育, 严重情况下会造成智力退化和学习障碍; 汞 (Hg) 干扰神经系统的发育, 造成神经功能异常和行为问题。镉 (Cd) 和铬 (Cr) 可以引发癌症, 并对内分泌系统产生不利影响; 砷 (As) 与皮肤病、心血管疾病和白血病等有关^[14]。与此同时, 重金属的污染不仅对人类健康有害, 对环境也产生了深远影响。在生态系统中, 重金属的积累会破坏大气、土壤质量、水源安全和生物多样性。以机动车为例, 机动车造成的较大重金属污染, 如汽车汽油、发动机、轮胎、润滑油和镀金部分通过燃烧或磨损而释放出铅 (Pb)、镉 (Cd)、铜 (Cu)、锌 (Zn) 等重金属, 经过大气的干湿沉降, 在土壤中浓度加大, 这些重金属对大自然中的动植物都产生了较大影响。同时, 大气颗粒物中的重金属污染容易造成植物叶片中重金属的富集。庄树宏等^[15]对大气中重金属的相对含量与植物叶片中重金属的富集总量进行相关性分析, 研究表明大气中铅 (Pb)、铜 (Cu) 和锌 (Zn) 的相对含量与植物叶片中三者的富集总量呈显著正相关。这些重金属在自然界中普遍存在, 当这些重金属进入到土壤中, 就会启动一系列化学反应^[16], 其产生的新物质无法在土壤中被微生物分解, 就会通过沉积作用, 改变土壤的化学性质。土壤重金属元素还会与土壤中的酶活性部位相结合从而对土壤酶活性造成一定负面影响^[17]。土壤中重金属的积累会导致土壤酸化和养分失衡, 重金属会破坏土壤结构, 降低土壤肥力, 造成土壤养分如有机碳、全氮、碱解氮和全磷等的含量降低^[18], 阻碍植物生长。崔斌等^[19]研究表明, 我国重金属污染的农业土地面积约 $2\,500 \text{ 万 m}^2$, 每年被重金属污染的粮食多达 $1\,200 \text{ 万 t}$, 因重金属污染而导致粮食减产高达 $1\,000 \text{ 多万 t}$, 合计经济损失至少 200 亿元 。水源中的重金属会对水生生物产生毒害效应, 通过一系列食物链、食物网破坏生态系统的平衡。因此, 实时监测环境中重金属含量的分布趋势, 同时明确苔藓植物对重金属的胁迫响应对于重金属污染修复极其重要。

2 重金属胁迫下苔藓植物的生理响应机制

2.1 重金属处理下苔藓植物的光合特征

重金属元素通过影响细胞中叶绿体的结构、叶

绿素含量或者与光合作用相关的酶活性,进而影响植物的光合作用强度。林喆等^[20]和张署军等^[21]研究表明,在低浓度汞(Hg)胁迫(10 mmol·L⁻¹)时,齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis* Mitt.)叶绿体结构趋于完整,类囊体片层及排列表现正常,但叶绿体开始有一定的膨大;在中等浓度(20 mmol·L⁻¹)时,叶绿体肿胀程度加深,基质片层出现受损;而在高浓度(40 mmol·L⁻¹以上)汞(Hg)胁迫下,齿肋赤藓叶绿体严重肿胀,膜结构出现褶皱变形现象,叶绿体严重受损,甚至出现解体现象。这说明当外界重金属浓度超过一定的限值,其对苔藓植物的叶绿体结构和正常的生理特性产生了极大的抑制作用。

苔藓在一定浓度重金属胁迫下,能够表现出适应能力。在低浓度汞(Hg)胁迫下,齿肋赤藓呈现绿色或黄绿色,并未出现死亡现象,细胞的超微结构并没有发生改变,细胞膜、细胞器等细胞结构均正常^[20-22]。齿肋赤藓的细胞超微结构和生理特征与重金属胁迫的浓度及胁迫时间存在紧密关联,具有阈值效应。而在高浓度汞(Hg)胁迫下,随着时间变化,出现了死亡现象,细胞产生质壁分离现象,叶绿体及类囊体发生膨胀,线粒体嵴数量减少,甚至消失。王强^[23]和张红萍^[24]研究发现,铅(Pb)进入植物细胞后会与蛋白质等分子结合,使蛋白质分子变性而失去功能;镉(Cd)在积累到一定程度后,会表现出毒害作用,破坏叶绿体和叶绿素,影响其光合作用^[21-25](图1)。

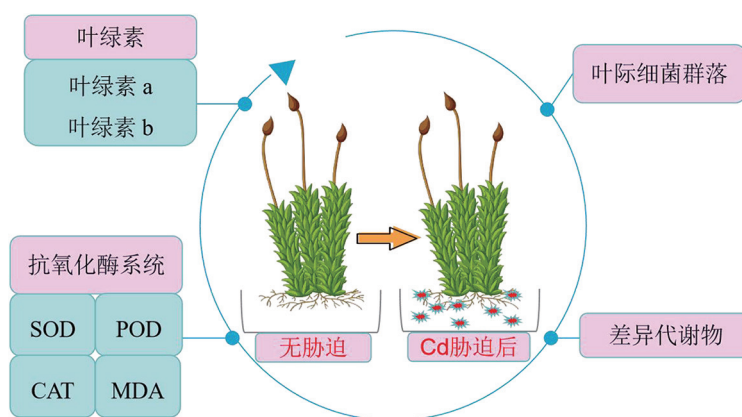
2.2 苔藓植物抵抗外源重金属离子胁迫的生理特征

植物在长期进化过程中,形成了一套有效的抗氧化系统,包括非酶抗氧化系统和抗氧化酶系统^[26]。林喆^[20]发现随着重金属汞(Hg)浓度及胁迫天数增

加,齿肋赤藓中过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)都呈现先上升后下降的趋势,并都在20 mmol·L⁻¹汞胁迫时达到最大值,表明低浓度汞(Hg)胁迫能有效刺激苔藓植物抗氧化系统应对胁迫。而孙守琴^[27]发现,苔藓超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性在铅/镍(Pb/Ni)胁迫下均降低,仅有过氧化物酶(POD)活性在铅/镍(Pb/Ni)胁迫下有所增加。陈洋尔^[28]发现,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)这三种酶的活性变化并不一致,超氧化物歧化酶(SOD)在低浓度铬(Cr)胁迫下活性下降显著,过氧化物酶(POD)在高浓度铬(Cr)胁迫下活性明显降低,而过氧化氢酶(CAT)随铬(Cr)浓度的增加活性变化并不十分显著(图1)。

在重金属胁迫下,苔藓植物会调节自身物质运输作用机制,以减少重金属在植物体内的积累,其中主要是通过提高体内渗透调节物质的含量和膜结构阻挡重金属进入植物体。可溶性蛋白是一种重要的渗透调节物质,对细胞起到了保水作用,能够保护膜结构,而脯氨酸是氨基酸中最有效的渗透调节物质,具有水溶性大、分子量小的特点^[29]。用不同浓度梯度的汞(Hg)连续7 d处理齿肋赤藓,随着天数增加,齿肋赤藓的可溶性蛋白含量呈现先增后减的趋势,其含量在第3天达到最大值^[20]。脯氨酸是植物体内的一种重要氨基酸,它通过参与渗透调节,维持细胞水分平衡而使膜结构完整^[30-31];脯氨酸还有可能起到清除活性氧的功能,从而使细胞膜结构保持完整,避免受到重金属胁迫影响^[32-33]。

苔藓植物光合作用的变化是重金属影响植物代谢的主要指标,重金属对苔藓的叶绿素含量以及光



图中SOD表示超氧化物歧化酶, POD表示过氧化物酶, CAT表示过氧化氢酶, MDA表示丙二醛。

图1 重金属胁迫后苔藓植物的生理生化及细菌群落特征

合作用有着不同的影响,但总体来看都是随着重金属离子浓度的升高,叶绿素总体水平降低^[34]。在众多重金属离子中,镉(Cd)、铬(Cr)、镍(Ni)离子会使植物产生缺铁褪绿病,镉离子(Cd^{2+})会使高等植物体内的叶绿素含量降低,高浓度的镉离子(Cd^{2+})严重阻碍了植物体内叶绿素的合成^[35]。以匍枝青藓(*Brachythecium procumbens* (Mitt.) Jaeg)配子体为例,二价的铅离子(Pb^{2+})导致匍枝青藓配子体内叶绿素含量大幅降低,并随着二价铅离子(Pb^{2+})浓度的升高以及处理时间的延长,匍枝青藓配子体内叶绿素含量进一步减少^[36]。重金属主要是通过毒害光合器官、损伤细胞内有关合成叶绿素的酶系统和抑制参与光合作用的酶活性影响植物的光合作用^[37]。除此之外,重金属还能影响植物体内呼吸作用,重金属离子主要通过破坏线粒体的结构以及抑制呼吸作用有关的酶活性从而影响呼吸作用^[38-39]。重金属污染会对植物体内的物质代谢产生影响,从而引起植物体内多种化合物含量的变化,包括对植物体内氨基酸代谢途径造成影响,尤其会使植物体内脯氨酸含量产生明显变化。脯氨酸是植物体内一种重要的渗透调节物质,植物体内脯氨酸含量的增加是植物体对于逆境胁迫的一种适应性反应,因此,植物体内脯氨酸含量的变化可以作为植物体氨基酸代谢是否正常的指标。

重金属对植物体的损害还与自由基的产生有关。自由基是指含有未配对电子的原子、分子或基团,其中氧自由基对生物体的损害最大,其中包括羟自由基、超氧自由基等^[37]。自由基是细胞正常代谢的产物,植物体主要通过抗氧化酶系统来抵御自由基对植物体的损伤,该酶系统主要包含超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR),此外一些抗氧化剂如维生素C、维生素E、 β -胡萝卜素等也可以起到清除自由基的作用。受到重金属胁迫时植物体内会产生大量自由基,这些自由基会引起生物膜组分中不饱和脂肪酸的过氧化,从而影响生物膜的结构和功能,重金属进而进入细胞内攻击DNA,导致DNA的损伤,改变RNA从细胞核向细胞质的运输。另一方面,重金属离子的积累直接破坏了生物体内的抗氧化酶系统,造成抗氧化酶系统中的酶活性降低,进而削弱了植物体通过抗氧化酶系统来去除体内自由基的功能,加剧了膜脂过氧化作用,对细胞器造成不可逆的损伤,从而破坏了植物体维持正常代谢活动的结

构基础^[36]。实验结果表明,在低浓度的铅离子(Pb^{2+})胁迫下,苔藓植物体内超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)的活性有所升高,但随着铅离子(Pb^{2+})浓度的进一步升高,以及处理时间的增长,这些酶的活性开始显著降低,在受重金属胁迫的植物培养液中加入自由基清除剂则能够减缓对酶活性的抑制以及氧化胁迫。在重金属胁迫下,植物体内会产生过量的过氧化氢(H_2O_2),进而对植物体内的抗氧化酶系统以及非酶系统造成损害,这将导致植物体内的酶系统对重金属胁迫的抵抗机制遭到破坏,植物代谢受到影响,甚至死亡^[40]。综上所述,重金属胁迫会导致植物体内酶系统功能紊乱,自由基增多,致使植物不能有效地清除活性氧自由基,进而对生物膜造成损害。重金属对植物细胞膜的损害主要是由于重金属胁迫下植物产生了过多的自由基,这些活性氧自由基具有很强的反应活性,对植物体具有极大的毒害作用^[41]。这些自由基包括超氧自由基、过氧化氢、羟基自由基、单线态氧,以及具有生理能量的分子氧,植物体活性氧自由基的产生和清除是两个不同的过程,只有当这两个过程达到平衡时活性氧自由基才能保持在一个较低的水平,细胞才不会受到毒害,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)是植物适应多种逆境胁迫的重要酶,其中超氧化物歧化酶(SOD)的作用是去除植物体内的超氧化物,将其转化为氧化性较弱的过氧化氢,而过氧化氢酶(POD)和过氧化物酶(CAT)则是将植物体内的过氧化氢分解为氧气和水。重金属不仅能通过氧化胁迫损害植物体,还能通过取代酶蛋白反应活性中心的金属离子或与酶蛋白中的巯基(-SH)结合,从而使酶蛋白变性失活,如果重金属与清除氧自由基有关的酶结合,并使其失活则会导致氧化胁迫的强化^[41]。

当植物受到重金属离子毒害时,细胞内部的亚细胞结构发生变化,从而导致这些细胞器的生理生化功能受阻和损伤,进而会导致细胞内细胞器的生理生化功能受损和丧失^[41]。重金属能够影响苔藓植物细胞膜的通透性,镉(Cd)离子对植物的细胞膜具有严重的破坏作用,能够导致质膜的选择透过性减弱,细胞结构遭到破坏,细胞膜功能下降或受损^[40]。植物细胞膜组分中含有大量的不饱和脂肪酸,在重金属胁迫下植物体内产生过量的自由基,这些自由基会损伤细胞膜中的不饱和脂肪酸和蛋白质,导致细胞膜结构松散,细胞内一些物质外流,细胞失水干燥,进而导致细胞膜功能减弱使重金属

更容易进入细胞内,导致更为严重的损伤。Maresca 等^[41]发现在重金属镉(Cd)(浓度 $3.3 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)胁迫 7 d 以后,与对照组相比,蛇苔(*Conocephalum conicum* L. Dumort.)的过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)和谷胱甘肽 S-转移酶(GST)活性随着重金属浓度的增加而升高,这表明在重度重金属胁迫 7 d 后,蛇苔拥有一个能够共同抑制活性氧产生的酶库,以此来抵抗外源重金属的胁迫;蛇苔对 Hg 污染极为敏感,在今后可以考虑将蛇苔作为环境的生物监测材料之一^[42]。此外,生物结皮是由隐花植被(藻类、苔藓、地衣)以及一些土壤微生物,主要通过菌丝体和分泌物等与土壤表面颗粒胶凝结而成的复合物^[43],干旱环境中生物土壤结皮在保持水土和调节径流中具有重要作用,同时兼具促进土壤和植被恢复演替、提升土壤酶活性以及土壤改良等作用,生物结皮通过吸附和截留大气降尘和溶解于降水中的矿物质,促进土壤颗粒细化,改善土壤结构,为微生物和土壤动物提供适宜的微生境,因此被视作潜在修复重金属污染的理想材料^[44-45]。

综上所述,苔藓具有良好的生态适应能力,可以在极端的环境条件下生长。由于其独特的结构和生理特性,苔藓植物在重金属污染生态系统中起到了重要的生物指示作用。首先,苔藓植物具有较高的吸附能力,其特殊的表面结构和高含水量能够吸附大量的重金属离子,从而减少环境中重金属的浓度和毒性。其次,苔藓植物对重金属有一定的耐受能力^[46]。苔藓植物通过生化反应将重金属与细胞器官相结合,形成不溶性或难溶性的化合物从而减小重金属对植物本身的毒害作用。此外,苔藓植物还可以通过活性氧清除系统,减少氧化应激的发生,从而增强其对重金属的抗氧化能力^[47]。

3 苔藓植物对不同重金属的吸附特征

不同物种的苔藓植物对不同重金属元素的吸附量不尽相同。苔藓植物作为一类良好的指示植物,被世界各国广泛应用为环境污染和变化的指示植物。吸附过量重金属的苔藓与正常的苔藓会表现出不同的形态表征,其叶片会呈现出明显的黑斑或者褐色,长期重金属的胁迫会导致植物体产生白化现象,导致苔藓的光合和代谢有明显的衰退,甚至会使其苔藓植株死亡。

常见的苔藓植物可用于指示或监测该区域污染,对近地表区域的空气重金属污染具有良好的监测与指示功能,苔藓植物对重金属吸附量及过程机

制的研究也逐渐增多^[48]。有研究以煤石堆场自然生长的苔藓作为对象,探究重金属对苔藓植物的危害程度,研究表明,苔藓对重金属的吸附量显著高于生在裸地上的苔藓植物,并且不同苔藓对重金属的吸附量也存在显著差异,其中双色真藓(*Bryum dichotomum* Hedw.)对重金属的富集能力最强^[49],在煤石堆场生长的双色真藓可以对重金属污染程度起到指示作用。利用 Langmuir、Freundlich 和 Temkin 方程拟合苔藓植物对 3 种金属离子的等温吸附特征参数,用线性化的 r 值来判断拟合程度的优劣,结果表明,工业园区苔藓植物体内富集的重金属含量是自然保护区的两倍,其中白发藓属(*Leucobryum* Brid.)对铜(Cu)的吸附量最大,地钱属(*Marchantia* L.)对锌(Zn)的吸附量最大,小锦藓属(*Brotherella* Loesk.ex Fleisch)对铬(Cr)的吸附量最大^[50]。由此可见,不同品种的苔藓对不同重金属的吸附量不尽相同,根据研究筛选出对重金属富集能力强的苔藓品种,这将为重金属污染修复和环境风险等级划分提供理论基础。

苔藓植物作为一类监测环境污染程度的指示植物已得到广泛应用,比较不同藓类植物对重金属的吸收积累以及细胞分布特征,对环境污染指示方面的研究有着重要意义^[51]。在众多监测大气污染的研究中,主要采用定性的生态指示法^[52],在采集的各种苔藓中,对汞(Hg)的吸附性较强的是:卷柏藓属(*Racomitrium* P. Beauv.)、灰藓属(*Hypnum* Hedw.)等;对铜(Cu)的吸附力较强的是:阔叶小石藓(*Weissia planifolia* Dix.)、细叶小羽藓(*Haplomitrium microphyllum* (Hedw.) Broth.)、麻羽藓属(*Claopodium* (Lesq. et Jam.) Ren. et Card.)等;对铅(Pb)的吸附力较强的是:青藓属(*Brachythecium* B.S.G.)、卷柏藓属、麻羽藓属等;对锌(Zn)吸附力较强的是:阔叶小石藓、细叶小羽藓、拟草藓(*Pseudoleskeopsis zippelii* (Dozy & Molk.) Broth.)等^[53]。丛藓科(*Pottiaceae*)是两种废渣堆场上的优势科,在锰矿开采废渣区主要的优势苔藓植物为黄曲柄藓(*Campylopus aureus* Bosch & Sande Lac.)、南亚丝瓜藓(*Pohlia gedeaniana* Gang.)、硬叶净口藓(*Gymnostomum subrigidulum* (Broth.) Chen)、红蒴真藓(*Bryum atrovirens* Vill. ex Brid.);在电解锰渣区,小口葫芦藓(*Funaria microstoma* Bruch ex Schimp.)、南亚丝瓜藓、硬叶净口藓、红蒴真藓为优势苔藓植物^[48]。通过对不同植物对重金属的去除效果的比较,结合不同生境类型,筛选出具备良好的去除效果,且在环境胁迫条件下可以正常生长以及具备自净能

力的苔藓植物^[42], 对于城市区域环境监测、水资源保护和动植物栖息地的研究具有重要意义^[54]。

孙天国等^[55]采用电感耦合等离子体质谱法分析了6种苔藓植物对重金属的富集规律, 发现灰果藓(*Chaetomitrropsis glaucocarpa* (Reinw. ex Schwägr.) M. Fleisch.)对锌(Zn)的富集能力强, 东亚娟藓(*Entodon okamuræ* Broth.)对铜(Cu)的富集能力强, 其中小羽藓(*Haplocladium* R. Watan. et Iwats.)对铬(Cr)、铜(Cu)、锌(Zn)、镉(Cd)和镍(Ni)富集系数均大于1.0, 可以作为重金属污染的净化植物^[56]。通过分析苔藓植物体样本重金属含量, 可以明确某地区环境中重金属含量的本底数据, 揭示污染物在地理空间及时间上的分布格局^[57], 有效地发挥苔藓植物富集重金属的能力, 基于以上结果进行分类筛选, 加强环境监测和治理重金属污染方面的应用研究。

有研究分析了某地区污染中苔藓植物类群的潜在有毒元素含量, 结果表明重金属镉(Cd)是土壤中最常见的人为污染物^[58]。也有学者研究表明某些苔藓植物具有很高的植物修复潜力, 譬如, 细叶泽藓(*Philonotis thwaitessii* Mitt.)可用于镉(Cd)的生物指示剂, 当考虑苔藓植物类群叶状体表面的镉(Cd)含量时, 细叶泽藓可以作为镉(Cd)的植物修复剂, 整个植物体组织的镉(Cd)浓度超过 $10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 鉴于其镉(Cd)植物修复和生物监测能力, 细叶泽藓可能是湄涛河流域生态恢复最合适的苔藓植物分类单元^[59]。除此以外, 研究者用苔藓监测意大利^[59]北部的重金属沉积, 苔藓从降水和空气中颗粒物的沉积中吸收大部分矿物元素。此外, 由于组织中没有角质层并且细胞壁上有大量的阳离子交换位点, 苔藓组织中的金属浓度与大气沉积有关, 也有研究表明镍(Ni)在苔藓组织中的浓度与大气沉积之间存在高度相关性^[60]。苔藓对大气污染的生物监测是控制、监测和评估空气质量变化的方法之一, 最主要特征是: 无根、大表面、广泛分布的种群、成群生长的习惯、生长周期长、在高污染环境中易生存、具备从大气沉降中获取养分的能力^[61-62]。

4 苔藓植物的生态与生物监测特性

苔藓植物作为高等植物中的第二大类群, 体型微小, 结构简单, 没有真正根、茎、叶的分化, 大部分种类喜湿润环境, 是喀斯特生境中重要的先锋植物类群和初级生产者^[63-64]。近年来, 苔藓植物应用于环境监测方面的相关研究逐渐增多, 大部分集中在研究重金属在苔藓植物中的富集特征, 及苔藓

植物对环境中重金属耐受等^[65]。

重金属胁迫危害在自然环境中广泛存在, 重金属污染往往会影响到植物的生长发育。苔藓植物作为最低等的高等植物对外界环境的变化非常敏感, 目前, 国内外关于重金属影响苔藓植物生长发育的研究尚处于初级阶段。随着工业社会的发展, 环境污染已经成为日益严重的生态问题, 重金属污染就是其中之一。重金属污染已被人们广泛关注, 其具有影响范围广、持续时间长、不易被发现、不可逆性的特点, 土壤中主要的重金属污染物有铜(Cu)、镉(Cd)、铅(Pb)和汞(Hg)等^[66-67], 这些重金属会严重影响植物的生长发育, 在植物体内积累过多会使植物体内的新陈代谢发生紊乱, 严重时会造成死亡^[68-69]。

重金属胁迫对苔藓植物的危害分为直接危害和间接危害2个方面。直接危害主要是指重金属对植物机体本身的直接作用。由于质膜是机体与外界环境接触的界面, 所以重金属首先直接影响到细胞质膜的组成、结构、选择透过性以及膜上的生理生化反应^[70-71]。直接危害主要包括: (1)水分代谢途径受损, 重金属可以阻碍植物体内的水分运输, 并且可以通过改变气孔阻力使蒸腾强度降低^[72]; (2)抑制光合作用, 重金属进入细胞内会通过改变叶绿体中相关蛋白质的结构和性质, 如使类囊体出现空泡和基粒片层消失, 从而抑制植物的光合作用^[73]; (3)降低呼吸作用, 有实验证明低浓度重金属可以刺激呼吸酶和三羧酸循环, 增加呼吸强度, 而随着浓度的增加, 重金属对线粒体和呼吸酶的迫害作用开始凸显, 呼吸作用开始下降^[74]; (4)破坏碳水化合物代谢, 主要影响可溶性糖和可溶性淀粉含量^[75]; (5)核酸代谢途径受损, 重金属污染会使细胞核遭到严重破坏, 直接影响DNA和染色体的形成, 并会降低RNA和DNA的活性^[76]; (6)影响植物激素合成, 重金属对植物激素的影响主要是通过对相关合成酶的影响来抑制吲哚乙酸、生长素的合成^[77]。间接危害主要是指重金属作用于苔藓植物生长地的周围环境, 通过影响植物体与环境之间的物质、能量以及信息的交流, 间接地对植物体的生长发育产生作用。间接作用主要包括: (1)营养胁迫伤害, 很多营养元素具有拮抗和协同的作用, 而重金属的进入会造成植物体原有的平衡被打破, 如铅(Pb)污染会抑制植物对锌(Zn)、铁(Fe)的吸收, 严重时会造成植物形态发生不可逆的变化^[78-79]; (2)造成孢子萌发率下降, 重金属胁迫会造成苔藓孢子萌发率下降, 萌

发后形态发生异常，这主要是由于重金属胁迫下孢子内的淀粉酶和蛋白酶活性受到抑制，孢子萌发所需的能力不足造成的；(3) 抑制苔藓的营养生长和发育，由于苔藓植物的叶片只有一层细胞，对外界环境极为敏感，环境中高浓度的重金属元素会使敏感性苔藓植物体内生化过程发生紊乱，物质和能量的获得降低，生长发育受到抑制^[80](图2、图3)。

虽然重金属对苔藓植物的生长是一种不利因素，但依然有不少种类的苔藓能在高浓度的重金属环境中生长、发育、繁殖，并完成整个生活史，且成为一些金属矿物的指示植物^[81]，如长蒴藓(*Trematodon longicollis* Michx.)可以在铜矿区生长，细叶牛毛藓可以在金矿区正常生长发育，这说明苔藓植物在长期的进化过程中对相应的金属胁迫产生了抗性。苔藓植物对重金属的抗性机制主要有：(1) 植物体表产生屏障阻隔，苔藓植物可以通过在细胞膜表面产生屏障阻隔，限制重金属离子跨膜运输，

降低体内金属离子的浓度，如匍枝青藓可以在铅浓度为 $600 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的环境下生长，其原因是配子体中皮层组织薄壁细胞的细胞壁在污染环境下对铅形成有效屏障和阻隔，使大部分的铅沉淀在细胞壁中，从而减轻对细胞的毒害^[82]；(2) 自我保护机制，一些苔藓可以通过自我保护机制，选择性吸收环境中高含量的重金属，使机体免受毒害，这种条件下植物体内的重金属含量一般为正常水平；(3) 植物体自身合成抗性物质，脯氨酸是植物蛋白质的主要组成部分，当植物受到不利因子胁迫时，脯氨酸可作为渗透剂参与植物的渗透调节，增加植物体的抗逆性，苔藓植物受到重金属危害时其体内的脯氨酸含量明显升高^[83]；(4) 金属排除和金属积累，将重金属从植物体内排除是一种很好的解毒方式；此外，在植物体内富集重金属离子避免其扩散到其他部位，这也是一种高效的自我保护模式，对金属离子的强富集作用正是苔藓植物对高浓度重金属耐性强

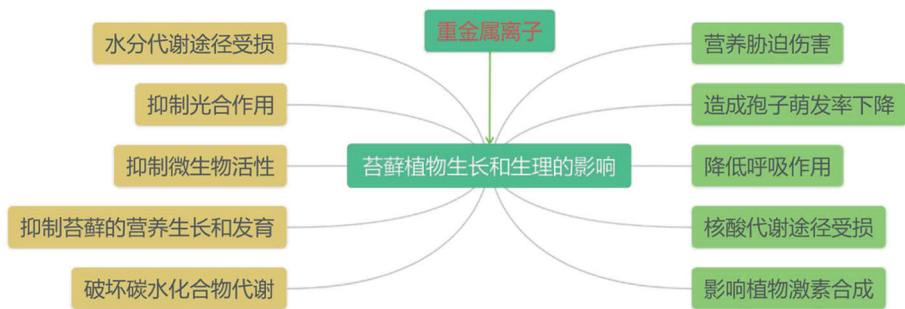


图2 重金属离子的危害及生物响应

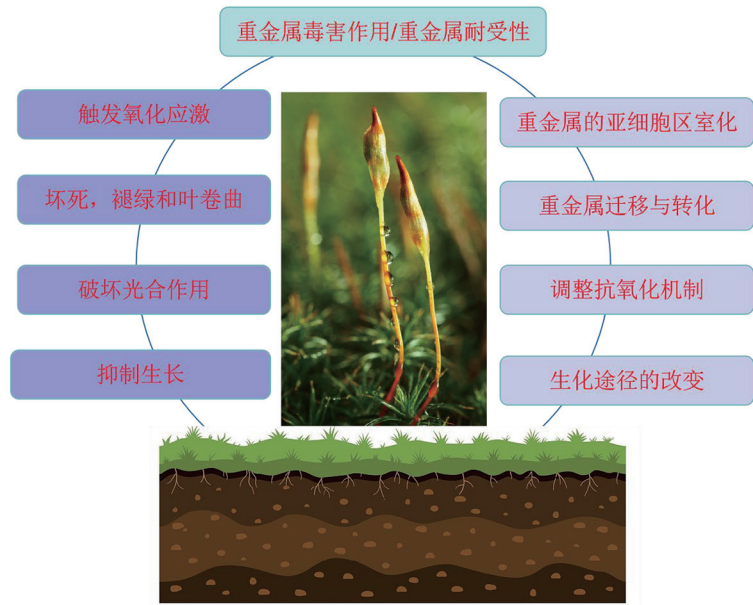


图3 苔藓植物对重金属离子的毒害响应

的体现(图3)。

5 结论与展望

作为一种很有潜力的生物修复材料, 苔藓植物对重金属的吸收富集主要是因为: (1) 苔藓为无根植物, 其体内的细胞壁和细胞膜具有较强的亲和力, 容易与重金属形成络合物, 从而发挥吸附作用^[84]; (2) 苔藓植物表面的特殊化学结构有助于增加其与重金属之间的接触面积, 提高吸附能力; (3) 苔藓植物的表面带电性质也对其吸附重金属起到了重要作用^[85-86]。此外, 由于苔藓植物的快速生长和生活周期短的特点, 为其成为一种非常有潜力的生物修复材料提供了必要条件。

尽管苔藓植物对重金属的吸附特征及其胁迫响应的研究已经取得了一些进展, 但仍然存在着许多待解决的问题。首先, 需要进一步明确苔藓植物对不同重金属的吸附特征及其机制, 不同类别的重金属之间存在着不同的吸附机制, 深入探究这些机制对于制定合理重金属污染治理方案具有重要意义。其次, 探究不同种类和品种的苔藓植物对重金属的吸附能力和胁迫响应的差异显得尤为重要。目前, 由于部分苔藓植物对重金属的吸附能力存在差异, 导致其生理生长表现并不一致, 故需要进一步地总结吸附特征规律和生理生长变化规律。此外, 还需要开展苔藓植物在实际环境中应用的研究, 验证其在重金属污染治理方面的可行性和有效性。尽管苔藓在环境监测中的应用前景广阔, 但仍需进一步研究以优化其应用。未来的研究可以集中在以下几个方面: (1) 物种选择与基因工程: 筛选或通过基因工程方法培育出更高效的重金属吸附苔藓物种; (2) 机制研究: 深入探究苔藓吸附重金属的分子机制和生理路径; (3) 实地应用: 评估苔藓在不同环境条件下的实际监测和修复效果; (4) 综合管理策略: 开发结合苔藓与其他生物或技术手段的综合重金属污染管理策略。

综上所述, 苔藓植物对重金属的胁迫响应机制是一个重要的研究领域, 对于理解和解决重金属污染问题具有重要的意义。通过全面综述和分析研究进展, 可以为进一步深入研究不同地区重金属污染监测、环境保护和生态修复提供科学依据。

[参 考 文 献]

- [1] 朱瑞良, 马晓英, 曹畅, 等. 中国苔藓植物多样性研究进展. 生物多样性, 2022, 30: 86-97
- [2] 张群丽, 谢海云, 陈家灵, 等. 重金属污染土壤修复固化/稳定化技术研究现状及存在问题分析. 环境保护科学, 2023, 50: 1-9
- [3] 樊霆, 叶文玲, 陈海燕, 等. 农田土壤重金属污染状况及修复技术研究. 生态环境学报, 2013, 22: 1727-36
- [4] 王炫凯, 曲宝成, 艾孜买提·阿合麦提, 等. 我国农田重金属污染状况及修复技术研究进展. 清洗世界, 2021, 37: 55-8+61
- [5] 陈璇, 刘祥龙, 唐婷. 苔藓植物响应重金属胁迫的研究进展. 生物技术通报, 2020, 36: 191-9
- [6] 徐盛, 张朝晖, 吴启美, 等. 真菌对碳酸盐型锰矿区重金属污染的指示意义. 中国环境监测, 2022, 38: 137-45
- [7] 刘伟才, 罗晶, 姬瑞华. 苔藓植物大灰藓对大气中重金属元素的生态监测. 环境监测管理与技术, 2020, 32: 44-7+67
- [8] 白玉. 富营养化湿地景观水体污染生态监测方法研究. 环境科学与管理, 2019, 44: 112-7
- [9] Lu D, Zhang ZH, Wang ZH. Heavy metal uptake by bryophytes and vascular plants in a manganese carbonate slag field, China. Plant Biol, 2022, 24: 380-6
- [10] 雍海英, 张弛, 乔艳艳, 等. 苔藓重金属质量分数的时间变化及环境指示作用——以新疆米泉哈熊沟森林公园为例. 环境保护科学, 2024, online
- [11] Wang SQ, Zhang ZH, Wang ZH. Bryophyte communities as biomonitors of environmental factors in the Goujiang karst bauxite, southwestern China. Sci Total Environ, 2015, 538: 270-8
- [12] Xu S, Zhang ZH, Wang ZH. Potentially toxic elements have adverse effects on moss communities in the manganese mines of southern China. Environ Pollut, 2022, 305: 119255
- [13] 逯秋源, 樊丽, 姚芸, 等. 植物联合修复土壤重金属污染的研究进展. 四川环境, 2023, 42: 319-27
- [14] Sarma H, Deka S, Deka H, et al. Accumulation of heavy metals in selected medicinal plants. Rev Environ Contam Toxicol, 2011, 214: 63-86
- [15] 庄树宏, 王克明. 城市大气重金属(Pb,Cd,Cu,Zn)污染及其在植物中的富集. 烟台大学学报, 2000, 13: 31-7
- [16] 吴兴洪. 土壤重金属污染现状分析与防治策略探讨. 皮革制作与环保科技, 2023, 4: 109-11
- [17] Castillo-Monroy A, Maestre F. Biological soil crusts: recent advances in our knowledge of their structure and ecological function. Revista Chilena De Historia Natural, 2011, 84: 1-21
- [18] 韩煜, 王琦, 赵伟, 等. 草原区露天煤矿开采对土壤性质和植物群落的影响. 生态学杂志, 2019, 38: 3425-33
- [19] 崔斌, 王凌, 张国印, 等. 土壤重金属污染现状与危害及修复技术研究进展. 安徽农业科学, 2012, 40: 373-5+447
- [20] 林喆. 重金属(Hg)胁迫对齿肋赤藓生物结皮影响研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2017
- [21] 张署军, 尹本丰, 张庆, 等. 荒漠藓类植物齿肋赤藓对4年积雪深度变化的生理生化响应. 生态学报, 2023, 43: 838-48
- [22] 林晓华, 卓一林, 柳丽芳, 等. NaCl胁迫对荒漠苔藓齿肋赤藓膜结构稳定性的影响. 生态学报, 2024, 44: 3483-91
- [23] 王强. 重金属对苔藓植物影响的研究进展. 北方园艺, 2014, (10): 169-73

- [24] 张红萍. 铅对植物的毒害及植物对铅的抗性机制. 农业装备技术, 2007, (07): 21-2
- [25] 陈顺钰, 赵雅曼, 李宗勋, 等. Pb、Cd和酸胁迫对宽叶雀稗种子萌发、幼苗生长及抗氧化酶活性的影响. 草地学报, 2018, 26: 1173-80
- [26] 黄硕霏, 谭长银, 涂晨, 等. 土壤微塑料与重金属复合污染机理及其植物生理效应研究进展. 湖南师范大学自然科学学报, 2024, 47: 104-12
- [27] 孙守琴. 环境指示植物苔藓对Pb-Ni复合胁迫的响应机理及其生物标志物研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2008
- [28] 陈洋尔. 苔藓植物中重金属含量的测定以及重金属胁迫对苔藓生理指标的影响[D]. 成都: 四川大学, 2006
- [29] 王玮, 吴传万, 王欣, 等. 外源脯氨酸对盐胁迫下萝卜幼苗生长、抗氧化酶活性及渗透调节物质积累的影响. 江西农业学报, 2019, 31: 51-6
- [30] 项俊, 赵芳, 方元平, 等. 水分和钙胁迫对苔藓植物生理生化指标的影响. 环境科学与技术, 2010, 33: 70-4
- [31] Gałuszka A, Migaszewski ZM, Pelc A, et al. Trace elements and stable sulfur isotopes in plants of acid mine drainage area: implications for revegetation of degraded land. J Environ Sci (China), 2020, 94: 128-36
- [32] Villadangos S, Munné-Bosch S. Acclimation to a combination of water deficit and nutrient deprivation through simultaneous increases in abscisic acid and bioactive jasmonates in the succulent plant *Sempervivum tectorum* L. J Plant Physiol, 2023, 287: 154040
- [33] Choudhary M, Jetley UK, Abash Khan M, et al. Effect of heavy metal stress on proline, malondialdehyde, and superoxide dismutase activity in the cyanobacterium *Spirulina platensis*-S5. Ecotoxicol Environ Saf, 2007, 66: 204-9
- [34] 李婉婷. 砂藓对醛酮类气体胁迫的生理生化响应机制[D]. 绵阳: 西南科技大学, 2024
- [35] 娄玉霞, 于晶, 曾元元, 等. 匍枝青藓(*Brachythecium procumbens*)对重金属铅污染的光合特性响应. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2010, 28: 12-6
- [36] 张二芳, 杨丽君. Cu胁迫对青藓叶绿素含量和抗氧化酶系统的影响. 吕梁学院学报, 2012, 2: 60-1+96
- [37] 梁芳, 郭晋平. 植物重金属毒害作用机理研究进展. 山西农业科学, 2007, 11: 59-61
- [38] 唐咏, 王萍萍, 张宁. 植物重金属毒害作用机理研究现状. 沈阳农业大学学报, 2006, 04: 551-5
- [39] 伏毅, 王巍, 邱娅璐, 等. 重金属钴胁迫对植物的毒性效应及机理研究进展. 环境科学与管理, 2022, 47: 65-70
- [40] 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. 武汉植物学研究, 2010, 28: 606-11
- [41] Maresca V, Teta R, Finamore C, et al. Heavy metal stress induces adaptative responses in the liverwort *Conocephalum conicum* L. (Dum.): an integrated biologic and metabolomic study. Environ Exp Bot, 2023, 209: 105292
- [42] 刘润, 张朝晖, 申家琛, 等. 岩溶洞穴苔藓群落特征及其对重金属污染的指示意义:以贵州织金洞为例. 生物多样性, 2018, 26: 1277-88
- [43] Rodriguez-Caballero G, Caravaca F, Alguacil MM, et al. Striking alterations in the soil bacterial community structure and functioning of the biological N cycle induced by *Pennisetum setaceum* invasion in a semiarid environment. Soil Boil Biochem, 2017, 109: 176-87
- [44] 樊瑾, 王融融, 丛士翔, 等. 不同重金属污染水平下生物结皮及下层土壤细菌群落的差异性分析. 生态学报, 2024, 44: 416-27
- [45] Chamizo S, Cantón Y, Miralles I, et al. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. Soil Boil Biochem, 2012, 49: 96-105
- [46] 詹孝慈, 朱守立, 武忠亮. 苔藓植物对重金属耐受和富集作用的研究进展. 兴义民族师范学院学报, 2014, (06): 121-4
- [47] Tavanti TR, Melo AAR, Moreira LDK, et al. Micronutrient fertilization enhances ROS scavenging system for alleviation of abiotic stresses in plants. Plant Physiol Biochem, 2021, 160: 386-96
- [48] Wu PC, Jia Y, Pei LY, et al. Bryological literatures in China. CHENIA, 2011, 10: 139-318
- [49] 石遥, 任军, 覃方, 等. 煤矸石堆场苔藓植物多样性及重金属含量特征. 山东化工, 2022, 51: 46-9+57
- [50] 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. 西南师范大学学报(自然科学版), 2012, 37: 68-73
- [51] Pearson J, Wells DM, Seller KJ, et al. Traffic exposure increases natural ^{15}N and heavy metal concentrations in mosses. New Phytologist, 2000, 147: 317-26
- [52] Mariet C, Gaudry A, Ayrault S, et al. Heavy metal bioaccumulation by the bryophyte *Scleropodium purum* at three French sites under various influences: rural conditions, traffic, and industry. Environ Monit Assess, 2011, 174: 107-18
- [53] 姜苹红, 罗远玲, 彭克俭, 等. 苔藓植物运用于大气重金属污染监测的研究进展. 环境污染与防治, 2015, 37: 82-7
- [54] 刘俊华. 滨州市常见藓类植物对大气重金属元素吸附能力研究. 安徽农学通报, 2021, 27: 123-5
- [55] 孙天国, 熊毅, 郭彦萃, 等. 六种苔藓植物富集重金属能力的比较分析. 北方园艺, 2018, (20): 91-5
- [56] Han JH, Wang ZH, Zhang ZH. Responses of acrocarpous moss communities to heavy metal (Fe, Mn, Cd) and sulfur pollution in the changgou carbonate manganese ore, SW China. J Mountain Sci, 2022, 19: 1292-306
- [57] 刘俊华, 朱灵红. 苔藓植物在大气污染监测中的应用. 湖北农业科学, 2010, 49: 2906-8
- [58] 安丽, 曹同, 俞鹰浩. 苔藓植物与环境重金属污染监测. 生态学杂志, 2006, (02): 201-6
- [59] Taerayoon P, Printarakul N, Somtrakoon K, et al. Potentially toxic element accumulation of bryophyte taxa in contaminated soils at Tak Province, Thailand. Ecol Indic, 2023, 147: 109971
- [60] Gerdol R, Bragazza L, Marchesini R, et al. Monitoring of heavy metal deposition in Northern Italy by moss analysis. Environ Pollut, 2000, 108: 201-8
- [61] 刘荣相, 王智慧, 张朝晖. 苔藓植物对贵州丹寨汞矿区汞污染的生态监测. 生态学报, 2011, 31: 1558-66
- [62] 任军, 刘方, 朱健, 等. 锰矿废渣区苔藓物种多样性及其重金属污染监测. 安全与环境学报, 2020, 20: 2398-407
- [63] 曹同. 苔藓植物多样性及其保护[M]. 北京: 中国林业出

- 版社, 2011
- [64] Chen YE, Cui JM, Yang JC, et al. Biomonitoring heavy metal contaminations by moss visible parameters. *J Hazard Mater*, 2015, 296: 201-9
- [65] 董莹, 卓嘎巴永, 潘刚, 等. 基于数据库的苔藓植物研究现状文献计量分析. *高原农业*, 2023, 7: 535-45
- [66] Yadav SK. Heavy metals toxicity in plants: an overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. *S Afr J Bot*, 2010, 76: 167-79
- [67] 李秀珍, 李彬. 重金属对植物生长发育及品质的影响. *安徽农业科学*, 2008, 5742-6
- [68] 费莹莹, 张蕾. 植物代谢组学在重金属毒性机理研究中的应用. *北方园艺*, 2023, (06): 119-24
- [69] 陶玲, 任琨, 祝广华, 等. 重金属对植物种子萌发的影响研究进展. *农业环境科学学报*, 2007, 26: 52-7
- [70] 李锋民, 熊治廷, 王狄, 等. 铜铁铅单一及复合污染对铜草幼苗生长的影响. *农业环境保护*, 2001, 20: 71-3
- [71] Esposito S, Sorbo S, Conte B, et al. Effects of heavy metals on ultrastructure and HSP70s induction in the aquatic moss *Leptodictyum riparium* Hedw. *Int J Phytoremediation*, 2012, 14: 443-55
- [72] Meers E, Van Slycken S, Adriaensen K, et al. The use of bio-energy crops (*Zea mays*) for 'phytoattenuation' of heavy metals on moderately contaminated soils: a field experiment. *Chemosphere*, 2010, 78: 35-41
- [73] Hattab S, Dridi B, Chouba L, et al. Photosynthesis and growth responses of pea *Pisum sativum* L. under heavy metals stress. *J Environ Sci (China)*, 2009, 21: 1552-6
- [74] Luque-Garcia J, Cabezas S, Camara C. Proteomics as a tool for examining the toxicity of heavy metals. *TrAC-Trend Anal Chem*, 2011, 30: 703-16
- [75] Sharma S, Dietz K. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *J Exp Bot*, 2006, 57: 711-26
- [76] Nawaz I, Iqbal M, Blik M, et al. Salt and heavy metal tolerance and expression levels of candidate tolerance genes among four extremophile *Cochlearia* species with contrasting habitat preferences. *Sci Total Environ*, 2017, 584-585: 731-41
- [77] Mills RF, Krijger GC, Baccarini PJ, et al. Functional expression of AtHMA4, a P1B-type ATPase of the Zn/Co/Cd/Pb subclass. *Plant J*, 2003, 35: 164-76
- [78] He S, Yang X, He Z, et al. Morphological and physiological responses of plants to cadmium toxicity: a review. *Pedosphere*, 2017, 27: 421-38
- [79] Wang R, Wang Z, Sun Y, et al. Molecular mechanism of plant response to copper stress: a review. *Environ Exp Bot*, 2023, 5: 105590
- [80] Deng B, Zhao J, Zhang Y, et al. Exogenous ATP triggers antioxidant defense system and alleviates Cd toxicity in maize seedlings. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2023, 256: 114898
- [81] 黄文琰, 张朝晖. 贵州烂泥沟金矿5种苔藓植物的生物地球化学研究及生物探矿潜力分析. *黄金*, 2006, (12): 12-5
- [82] Fernández J, Aboal J R, Real C, et al. A new moss biomonitoring method for detecting sources of small scale pollution. *Atmos Environ*, 2007, 41: 2098-110
- [83] 张转玲, 林绍霞, 谢双, 等. 利用苔藓植物监测分析贵州草海的重金属大气沉降特征. *广西植物*, 2020, 40: 1540-50
- [84] 詹孝慈, 朱守立, 武忠亮. 苔藓植物对重金属富集效应研究进展. *北京农业*, 2014, (33): 289
- [85] 朱瑞良. 泥炭藓: 一类具有重要生态、经济和科学价值的碳封存植物. *植物学报*, 2022, 57: 559-78
- [86] 李丹丹, 杨军, 宋玉玲, 等. 应用苔藓植物监测水体污染—研究、应用与展望. *广西植物*, 2021, 41: 1719-29