

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201406021

张显强 李超 王世杰 等. 喀斯特石生穗枝赤齿藓抗氧化防御系统对干旱胁迫的响应[J]. 广西植物, 2015, 35(2):200–205

Zhang XQ, Li C, Wang SJ *et al.* Responses of antioxidant defense system of *Erythrodoutium juluceum* to drought stress in rocky desertification of karst areas [J]. *Guihaia*, 2015, 35(2):200–205

# 喀斯特石生穗枝赤齿藓抗氧化防御系统对干旱胁迫的响应

张显强<sup>1,2</sup>, 李超<sup>3</sup>, 王世杰<sup>1\*</sup>, 孙敏<sup>4</sup>

(1. 中国科学院地球化学研究所 环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002; 2. 贵州警官职业学院, 贵阳 550005; 3. 贵州省农业科学研究院, 贵阳 550006; 4. 西南大学 生命科学学院/三峡库区生态环境与生物资源省部共建国家重点实验室, 重庆 400715)

**摘要:** 为科学选择石漠化环境恢复治理的植物材料和深入了解岩生植物的耐旱机制, 以喀斯特石生穗枝赤齿藓 (*Erythrodoutium juluceum*) 为实验材料, 研究了干旱胁迫对其抗氧化酶防御系统的影响。结果表明: 超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 活性, 超氧阴离子 ( $O_2^- \cdot$ )、丙二醛 (MDA) 含量呈现出先升后降的趋势; 类胡萝卜素 (Car) 含量一直升高, 质膜相对透性呈现出“抛物线”的变化趋势, 可溶性蛋白含量波动变化。因此, 干旱胁迫早期由于  $O_2^- \cdot$  等活性氧的增加而启动活性氧清除系统进行清除, 是抵御干旱的一种协同反应; 后期穗枝赤齿藓依然保持较强的自由基清除能力, 具有极强的耐旱能力。所以在长期的进化过程中, 喀斯特石生藓类形成具有适合干旱变化的系列生理和代谢机制, 通过形态上的变化来降低水分的散失, 通过生理上的调整来应付环境的恶劣变化, 这对于在石漠化地区揭示苔藓植物的抗逆机制, 利用苔藓植物的先锋拓荒作用治理石漠化生态环境以及对退化生态系统进行人工恢复治理具有重要价值。

**关键词:** 喀斯特石漠化; 穗枝赤齿藓; 抗氧化酶系统; 干旱胁迫

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)02-0200-06

## Responses of antioxidant defense system of *Erythrodoutium juluceum* to drought stress in rocky desertification of karst areas

ZHANG Xian-Qiang<sup>1,2</sup>, LI Chao<sup>3</sup>, WANG Shi-Jie<sup>1\*</sup>, SUM Min<sup>4</sup>

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China; 2. Guizhou Police Officer Vocational College, Guiyang 550005, China; 3. Guizhou Province Academy of Agriculture Sciences, Guiyang 550006, China; 4. School of Life Sciences, Southwest University/State Key Laboratory Breeding Base of Eco-Environments and Bio-Resources of the Three Gorges Reservoir Region, Chongqing 400715, China)

**Abstract:** The research focuses on the antioxidant defense system of *E. juluceum* by PEG-6000 simulated drought stress conditions. The contents of *E. juluceum* superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD) activity, superoxide anion ( $O_2^- \cdot$ ) and malondialdehyde (MDA) content increased, and at late declined. The carotenoids (Car) content always increasing. As for the relative permeability of membrane, *E. juluceum* were shown a trend of the parabola and increased in varying degrees, and the soluble protein content in variation of fluctuate. Therefore, the increases in drought stress early  $O_2^- \cdot$  and other reactive oxygen species (ROS) induce enzymatic and non-enzymatic scavenging system to start to clear ROS. Keep the radical scavenging ability and strong ability of drought tolerance. So,

收稿日期: 2014-08-18 修回日期: 2014-10-20

基金项目: 国家自然科学基金(41463006); 国家科技支撑计划“973”项目(2013CB956700); 国家重点实验室开放基金(SKL-2010-03)。

作者简介: 张显强(1976-) 男, 博士, 副教授, 博士后, 研究方向为喀斯特植物生理生态, (E-mail) zhangxianqiang@126.com。

\* 通讯作者: 王世杰, 研究员, 博士生导师, (E-mail) wangshijie@vip.skleg.cn。

in the long process of evolution, karst epilithic mosses formed with a series of physiological changes and metabolic mechanism for drought, through the change in morphology to reduce water loss, and by changes in physiological regulation to cope with the environment, which for the mechanism of resistance to reveal the bryophytes in rocky desertification area, the use of pioneer the pioneering role of bryophytes in rocky desertification control and ecological environment have important value of artificial restoration of degraded ecosystem.

**Key words:** rocky desertification of karst; *E. juluceum*; antioxidase system; drought stress

干旱胁迫对植物造成伤害的主要原因是活性氧(ROS)所引起的氧化作用会严重破坏细胞膜,活性氧自由基对细胞潜在的毒害作用,其清除能力的大小可间接反映植物耐旱能力的强弱(余叔文等,1998)。在正常情况下植物体内的活性氧代谢处于平衡状态,但在干旱时会打破 ROS 的产生与清除两者之间的稳定状态,导致酶活性的降低和膜结构的伤害(蒋明义等,1996)。由此,植物会主动或被动的调动自身的抗氧化防御系统进行防御,主要包括酶促防御系统和非酶促防御系统,抗氧化防御系统在保护植物免受逆境(胁迫)伤害方面起着重要的作用(孙存普等,1999)。

苔藓植物存在抗氧化防御系统,国外学者研究较为深入(张萍等,2005),总结其保护机制主要由相互协同的两个方面组成:(1)脱水时清除自由基、减少自由基数目的机制:包括酶系统,如 SOD、CAT、POD 等和抗氧化剂复合物,如 Vc、Car、谷胱甘肽(GSH)等;(2)产生这些抗氧化剂的机制,如谷胱甘肽还原酶系统、抗坏血酸过氧化物酶系统等(Oliver *et al.*, 1997)。国内关于耐旱藓类植物抗氧化防御系统的研究刚刚起步(沙伟等,2010;李朝阳等,2009;魏先君,2010)。关于变水条件下植物体内抗氧化防御系统响应的研究,多集中于对种子植物的研究上,对喀斯特地区石生苔藓抗氧化酶系统在抵御干旱胁迫中的相关研究甚少(张显强等,2010)。在喀斯特地区有关穗枝赤齿藓的研究主要集中在区系、分布等方面,认为穗枝赤齿藓在喀斯特地区是适应石面生长的苔藓植物之一(黄雅丹等,2003),生长在裸露岩石上的穗枝赤齿藓是否具有特殊的抗氧化防御系统反应和干旱适应性方面未见相关报道。因此,开展对喀斯特石漠化区域石生藓类抗氧化防御系统对干旱胁迫的响应,对揭示石生藓类的耐旱机理,石漠化生态系统的恢复有重要的理论意义和实践价值。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究材料

供试苔藓为绢藓科的穗枝赤齿藓(*Erythrodoitum juluceum*),呈匍匐型生长在岩石的表面,是喀斯特石漠化地区常见的优势藓类。穗枝赤齿藓为喀斯特石面上典型的中大型旱生藓类,植物体紧密丛集,具光泽。主茎匍匐,长可达 8 cm 或更长,蔓生,稀疏羽状分枝。枝密集而短小,直立,穗状。叶密生,覆瓦状排列,主要生长在裸露的岩石表面或岩石表面的薄土和砂土上,具有较强的抗逆性(陈邦杰等,1978)。采集地点选择在贵阳市花溪区附近严重石漠化区域,采集时天气晴朗,平均气温(25 ± 1) °C。

### 1.2 材料培养及处理

用 1/10 Hoagland 培养液进行喷洒培养,一周后选择生长一致的配子体插入适当大小圆孔的聚乙烯薄板中,然后将带有材料的薄板置于装有 -2.0 MPa PEG-6000 溶液的培养皿上,使材料下端浸入溶液而上端与空气接触。由于植物细胞原生质层具有选择透过性,原生质层内外的溶液存在着浓度差,水分子就可以从溶液浓度低的一侧通过原生质层扩散到溶液浓度高的一侧。由于 PEG-6000 水溶性好,在溶液中不分解为离子,在实验过程中可以保持均一水势,是理想的水势调节剂。PEG-6000 渗透势计算参照 Michel *et al.* (1973) 的方法,解析方程即可获得配制所需的 PEG-6000 的质量。

计算公式:  $\Psi_s = - (1.18 \times 10^{-2}) C - (1.18 \times 10^{-4}) C^2 + (2.67 \times 10^{-4}) CT + (8.39 \times 10^{-7}) C^2 T$

式中,  $\Psi_s$  = 溶液的水势(巴), 1MPa = 10 巴; C = PEG-6000 的浓度(g · kg<sup>-1</sup>); T = 温度(°C)。试验处理分为(1)对照:1/10 Hoagland 溶液培养;(2)处理:1/10 Hoagland + PEG-6000 (-2.0 Mpa) 溶液培养。于处理后的 0、12、24、48、72 h 后进行各指标测定。

### 1.3 研究方法

SOD、CAT、POD 活性测定按高俊凤等(2006)的方法;超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>-</sup> ·)测定按李忠光等(2005)的方法;细胞膜相对透性按吴楠(2009)电导仪法测定;丙二醛含量测定按张志良等(2009)的方法;蛋

白含量按 Brandford (1976) 考马斯亮蓝 G250 法; 类胡萝卜素测定用包维楷等 (2005) 的方法。

#### 1.4 数据分析

各项指标的测定均重复 5 次 ( $n = 5$ ), 利用 SPSS13.0 软件进行单因素方差分析, 并对平均数采用 Duncan's 新复极差法进行多重比较 ( $P < 0.05$ )。用 Microsoft excel2003 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对穗枝赤齿藓保护酶活性的影响

在许多逆境条件下, 植物体内保护酶系统的抗胁迫能力是植物对逆境胁迫响应的关键因素 (赵丽英等 2005)。SOD、POD 和 CAT 是保护酶系统中最重要抗氧化酶, 其活性的提高表明植物体清除氧自由基和抗氧化保护等能力的增强。SODs 是抵御活性氧自由基氧化损伤的第一道防线, 可通过反应 ( $2O_2^- \cdot + 2H^+ = H_2O_2 + O_2$ ) 清除植物体内多余的  $O_2^- \cdot$  是保护酶体系中的关键酶 (Smirnoff, 1993)。SOD 能够抑制氮蓝四唑 (NBT) 在光下的还原作用来确定酶活性的大小。在有氧的情况下, 核黄素可被光还原, 被还原的核黄素在有氧的条件下极易再氧化而产生超氧阴离子自由基 ( $O_2^- \cdot$ ),  $O_2^- \cdot$  可将 NBT 还原成蓝色的甲腙, 蓝色物质在 560 nm 处有最大的光吸收值。而 SOD 可清除  $O_2^- \cdot$ , 从而抑制甲腙的生成, 酶活性越高, OD 值就愈小; 反之愈大。穗枝赤齿藓 SOD 的活性变化趋势见图 1, 穗枝赤齿藓在胁迫 12 h 内活性从  $214.5 U \cdot g^{-1}FW \cdot h^{-1}$  迅速增加到  $660.46 U \cdot g^{-1}FW \cdot h^{-1}$ , 12 ~ 24 h 含量基本不变, 24 h 时达到最大值  $665.61 U \cdot g^{-1}FW \cdot h^{-1}$ , 之后缓慢下降, 但下降不明显, 说明随着胁迫程度的加大, SOD 活性没有减弱, 依然保持强大的清除  $O_2^- \cdot$  的能力。POD 活性在 0 ~ 24 h 逐步增加, 从对照  $6.25 \mu g \cdot g^{-1}FW \cdot min^{-1}$  上升至最大值  $8.46 \mu g \cdot g^{-1}FW \cdot min^{-1}$ , 之后迅速下降。说明 POD 在胁迫初期表达明显, 利用提高 POD 活性清除 SOD 在清除  $O_2^- \cdot$  过程中产生的  $H_2O_2$ , 对植物起着明显的保护作用。CAT 也是植物体内抗氧化保护系统中一种重要的抗氧化酶, 其主要作用是催化  $H_2O_2$  的分解, 生成  $H_2O$  和  $O_2$ 。CAT 的变化情况与 POD 变化趋势相同, 随着渗透胁迫的加剧, CAT 呈现先增加后降低的趋势, 在 48 h 达最大值  $17.24 U \cdot g^{-1}FW \cdot min^{-1}$ , 增加了 2.46 倍, 随后 CAT 活性均急剧下降。CAT 活性的下降可能与  $H_2O_2$  的积累使其失活或清除产生的  $H_2O_2$  而被

大量消耗有关。

### 2.2 干旱胁迫对穗枝赤齿藓活性氧代谢的影响

通常植物细胞内自由基和活性氧的产生与被清除处于一种动态的平衡, 自由基和活性氧浓度很低, 不会引起细胞的损伤。当植物遇到逆境的胁迫作用时, 动态平衡被打破, 自由基和活性氧含量大幅增加, 造成膜脂过氧化而破坏膜的结构, 膜透性增大和离子泄漏, 最后导致植物伤害或死亡 (王爱国等, 1988)。有研究证实, 干旱胁迫可诱导活性氧的产生, 活性氧又可诱导植物体中的抗氧化防御系统 (Jiang *et al.*, 2001)。图 2 所示, 随着干旱胁迫的增加,  $O_2^- \cdot$  的含量逐渐增多。穗枝赤齿藓 0 ~ 24 h 增加明显, 达到最大  $20.17 \mu g \cdot g^{-1}FW$ , 增加近 10 倍, 24 h 后急剧下降, 72 h 基本稍微高于对照 ( $2.31 \mu g \cdot g^{-1}FW$ ) 的水平。不同胁迫处理组穗枝赤齿藓  $O_2^- \cdot$  的含量在各处理组之间经方差分析, 差异显著 ( $P < 0.05$ )。植物器官在逆境条件下产生过多的自由基会引发植物体内膜脂过氧化作用而对植物产生毒害, 其产物 MDA 含量常作为反映逆境条件下植物受伤害程度的指标之一 (刘建新, 2005)。干旱胁迫下造成膜脂过氧化或脱脂作用, 形成 MDA, 破坏膜结构, 使植物受到伤害。从图 2 可以看出, 随着胁迫时间的延长, 穗枝赤齿藓 MDA 的含量变化呈现出先上升后下降的趋势; 在 24 h 内从  $6.69 nmol \cdot g^{-1}FW$  上升至  $16.33 nmol \cdot g^{-1}FW$ , 增长 2.44 倍, 之后逐渐下降, 但略高于对照; 虽然在 24 h 内达到最高值, 但此时一些抗氧化酶以及抗氧化物质相继发挥保护作用, MDA 含量又降低, 如果再继续加大胁迫, 当活性氧的产生超过抗氧化防御系统的清除能力时, 有可能造成细胞不可逆转的伤害。穗枝赤齿藓膜相对透性胁迫与对照相比均有不同程度的升高, 在 24 h 达到最大值 55.84%, 为对照的 3.65 倍; 之后略有下降。

### 2.3 干旱胁迫对穗枝赤齿藓类胡萝卜素和可溶性蛋白含量的影响

类胡萝卜素 (Car) 是植物体内重要的一种抗氧化物质, 能有效清除植物体内因逆境胁迫而产生的自由基等有害物质, 减低对植物细胞的伤害 (Rodriguez *et al.*, 1995)。从图 3 可知, 穗枝赤齿藓 Car 含量一直上升, 从对照的  $0.131 mg \cdot g^{-1}FW$  增加至胁迫 72 h 的  $0.356 mg \cdot g^{-1}FW$ , 增加 2.72 倍, 保持较高的 Car 水平。可溶性蛋白与调节植物细胞的渗透势有关, 高含量的可溶性蛋白质可维持植物细胞

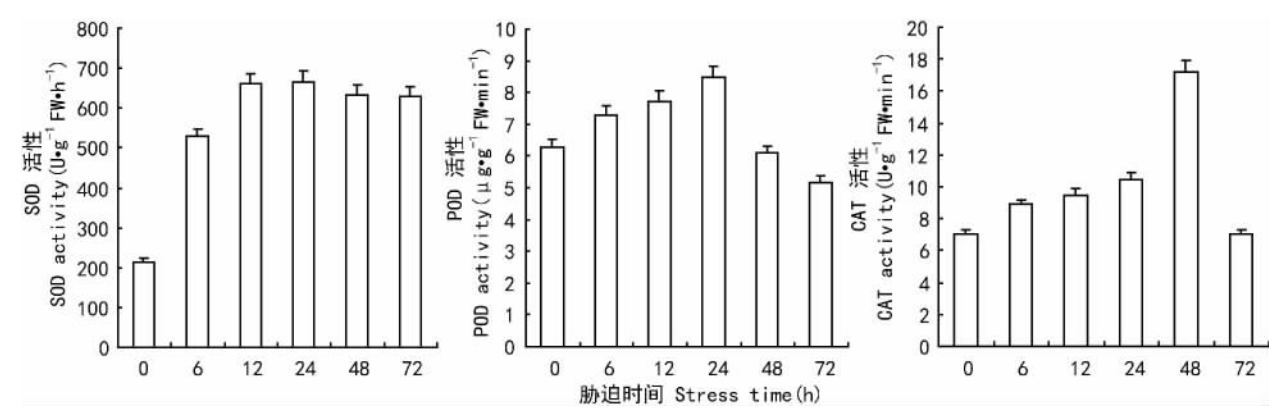


图 1 干旱胁迫对穗枝赤齿藓 SOD、POD 和 CAT 活性的影响

Fig. 1 Effects of drought stress on SOD ,POD and CAT activity in *E. julaceum*

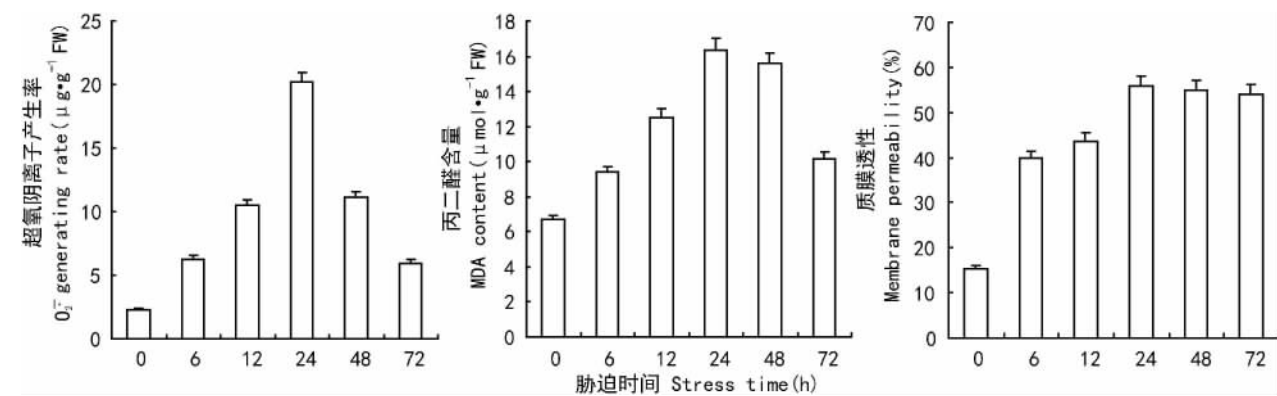


图 2 干旱胁迫对穗枝赤齿藓超氧阴离子、质膜透性和丙二醛含量的影响

Fig. 2 Effects of drought stress on O<sub>2</sub><sup>-</sup> ·genrating rate ,membrane peameability and MDA content in *E. julaceum*

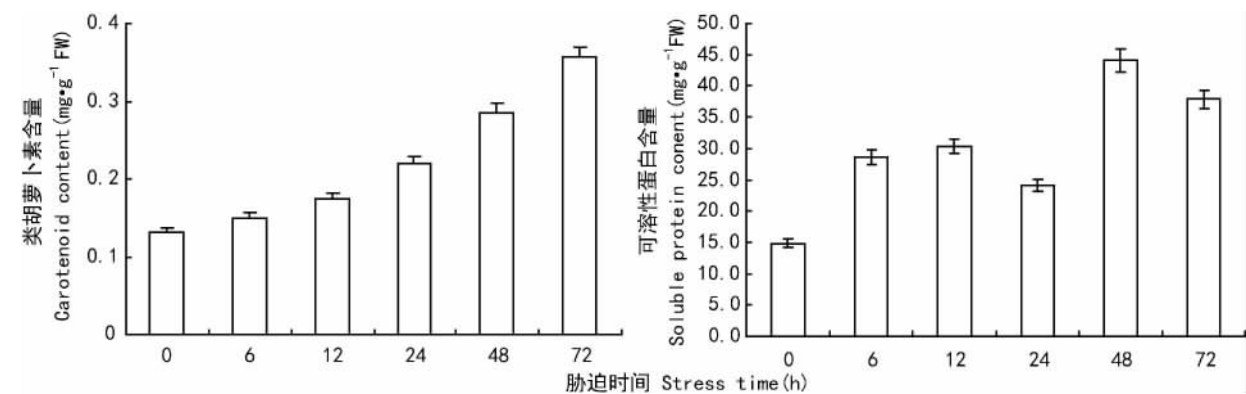


图 3 干旱胁迫对穗枝赤齿藓可溶性蛋白和类胡萝卜素含量的影响

Fig. 3 Effects of drought stress on soluble protein and carotenoid content in *E. julaceum*

较低的渗透势,抵抗水分胁迫带来的伤害。随着干旱胁迫的加剧,可溶性蛋白呈现先升后降,再上升后下降的波动变化。在胁迫0~12 h,可溶性蛋白含

量上升,12~24 h 含量下降,在48 h 上升达到最高峰,为44.07 mg·g<sup>-1</sup> FW,比对照的14.87 mg·g<sup>-1</sup> DW 增加2.96倍,随后缓慢下降。

### 3 讨论与结论

苔藓植物在干旱胁迫下能产生活性氧自由基导致氧化胁迫,为保证自身的存活而形成精细和复杂的酶促和非酶促防御体系来抵御干旱胁迫造成的细胞伤害。酶系统中的SOD、POD和CAT被认为是最关键的3个酶,SOD催化 $O_2^- \cdot$ 歧化反应形成 $H_2O_2$ ,再由POD和CAT分解除去 $H_2O_2$ 。非酶系统中Car是最重要的 $O_2^- \cdot$ 猝灭剂,可阻止不饱和脂肪酸的过氧化诱发作用,保护膜系统。干旱胁迫下抗氧化酶活性和抗氧化物质Car与穗枝赤齿藓抗氧化胁迫能力呈正相关。很多植物早期胁迫较轻,SOD、POD和CAT可通过酶活力升高来清除体内产生的活性氧自由基,使其不对自身造成伤害;随着胁迫的增加,活性氧的产生和抗氧化系统之间的平衡可能被打破,进而损伤膜的结构并抑制酶的活性。本实验结果证实穗枝赤齿藓抗氧化系统维持在一定范围内,能快速从损伤中恢复其酶活性;Car含量穗枝赤齿藓一直上升,不断积累,保持较高的Car水平,说明能积累一定量的Car来保护膜系统,同时可以减少光抑制,可通过光解或氧化分解,转变为黄质醛,最终形成ABA,以提高对逆境的适应能力(Rodríguez *et al.*, 1995)。可溶性蛋白呈现出先升后降,再上升后下降的波动变化趋势,这与胁迫的强度和时间的存在密切的关系。

穗枝赤齿藓 $O_2^- \cdot$ 含量表现出先增加后降低的变化趋势,这与 $O_2^- \cdot$ 等活性氧的增加,诱导酶促和非酶促活性氧清除系统的启动,使得 $O_2^- \cdot$ 含量降低,24 h后由于胁迫时间的延长致使活性氧的产生量大于清除能力,从而使植物体内的活性氧代谢失调而造成植物体一定的伤害。MDA是膜质过氧化作用的主要产物之一,具有很强的细胞毒性,对膜和细胞中许多生物功能分子如蛋白质、核酸和酶等均有很强的破坏作用,并参与破坏生物膜的结构和功能(Jiang *et al.*, 2001)。随着胁迫时间的延长,MDA的含量变化表现出先上升后下降的趋势,在24 h内增长2.44倍,显然是由于活性氧积累引起对细胞的伤害。此外,细胞膜相对透性呈现出“抛物线”的变化趋势,有不同程度的升高,在24 h均达到最大值,之后略下降,但高于对照,这与李朝阳等研究结果一致(李朝阳等, 2009)。

为深入探讨喀斯特石生苔藓植物在干旱逆境条

件下的抗性能力,本文选择反叶扭口藓和真藓两种喀斯特常见苔藓作为参照进行MDA含量变化对比分析,以了解穗枝赤齿藓的抗氧化能力。由图4可知,随着胁迫时间的延长,MDA的含量变化呈现出先上升后下降的趋势。在24 h内,真藓MDA含量从对照 $5.54 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 上升至最高 $17.65 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ,增长3.19倍,之后大幅下降到 $9.17 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ,高于对照近2倍;反叶扭口藓在12 h内从 $8.74 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 上升至 $21.12 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ,增长2.12倍,之后逐步下降到 $13.74 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ,高于对照近1.6倍;穗枝赤齿藓在24 h内从 $6.69 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 上升至 $16.33 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ,增长2.44倍,之后逐步下降到 $10.16 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ,高于对照1.58倍。虽然12~24 h间3种藓类均达到最高值,但此时一些抗氧化酶以及抗氧化物质相继发挥保护作用,MDA含量又降低,下降幅度的大小与抗氧化防御系统对活性氧的清除能力有关。根据MDA的变化情况可知,生长在石面上的穗枝赤齿藓和反叶扭口藓抗氧化能力大于土面上生长的真藓。

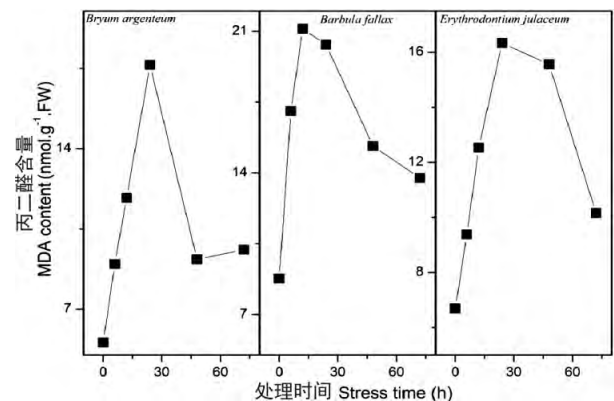


图4 干旱胁迫对3种藓类丙二醛含量的影响

Fig. 4 Effects of PEG drought stress on MDA content in three mosses

植物的抗旱性是由多种因素作用共同构成的一个复杂网络,受多种因素的影响,各种因素间是相互联系、相互补偿存在的(李云飞等, 2008)。在一定的干旱胁迫作用下,生长在喀斯特石漠化地区裸露石头上的穗枝赤齿藓凭借特殊的抗氧化防御系统来应付喀斯特石漠化地区的临时性干旱。穗枝赤齿藓抗氧化酶活性和抗氧化物质与抗氧化胁迫能力呈正相关。早期水分胁迫较轻时通过酶活力抗氧化物质含量升高来清除体内产生的活性氧自由基,后期可通过生理休眠达到逃避极强度的干旱逆境,一旦

复水均能恢复生理活力。这与山墙藓 (*Tortula ruralis*) 通过建成型的保护机制和再水化诱导的恢复系统耐受干旱胁迫相一致,其保护机制可能在水化阶段 (hydration)、脱水 (desiccation) 前期、再水化 (rehydration) 时诱导产生有关 (Oliver et al., 1997; Osmond et al., 1997)。因此在长期的进化过程中,石生藓类形成具有适合干旱变化的系列生理和代谢机制,通过形态上的变化来降低水分的散失,通过生理上的调整来应付环境的恶劣变化,这对于在石漠化地区揭示苔藓植物的抗逆机制,利用苔藓植物的先锋拓荒作用治理石漠化生态环境以及对退化生态系统进行人工恢复治理具有重要价值。

### 参考文献:

- Bao WK (包维楷), Leng L (冷俐). 2005. Determination methods for photosynthetic pigment content of bryophyte with special relation of extraction solvents (苔藓植物光合色素含量测定方法——以暖地大叶藓为例) [J]. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报) **11**(2): 235–237
- Chen BJ (陈邦杰), Wan ZL (万宗玲), Gao Q (高谦), et al. 1978. Genera Muscorum Sinicorum (Volume Two (中国藓类植物属志) [M]. Beijing (北京): Science Press (科学出版社)
- Gao JF (高俊凤). 2006. Guide experiment of Plant physiology (植物生理学实验指导) [M]. Beijing (北京): Higher education press (高等教育出版社)
- Huang YD (黄雅丹), Xie Q (谢强). 2003. A preliminary study on the ecological distribution of bryoflora karst stone hill in Cuilin (桂林喀斯特石山苔藓植物生态分布初探) [J]. *Carsologica Sin* (中国岩溶) **22**(4): 299–305
- Jiang MY (蒋明义), Guo SC (郭绍川). 1996. Oxidative stress and antioxidation induced by water deficiency in plants (水分亏缺诱导的氧化胁迫和植物的抗氧化作用) [J]. *Plant Physiol Comm* (植物生理学通讯) **22**(2): 144–150
- Jiang M, Zhang J. 2001. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings [J]. *Plant Cell Physiol*, **42**: 1 265–1 273
- Liu J X (刘建新). 2005. Physiological and ecological responses of maize seedlings to cadmium stress (镉胁迫下玉米幼苗生理生态的变化) [J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 2005, **24**(3): 265–268
- Li YF, Li YH, Wang ZH, et al. 2008. Effect of soil drought stress and rewatering on physiological characteristics of *Prunus × cistena* 'Pissardii' (土壤干旱胁迫及复水对紫叶矮樱生理特性的影响) [J]. *J Agric Univ Hebei* (河北农业大学学报), **31**(6): 78–82
- Li ZG (李忠光), Gong M (龚明). 2005. Improvement of measurement method for superoxide anion radical in plant (植物中超氧阴离子自由基测定方法的改进) [J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究) **27**(2): 211–216
- Li ZY (李朝阳), Tian XR (田向荣), Chen J (陈军), Li J (李菁). 2009. Physiological response of *Plagiommium acutum* during desiccation and rehydration process (脱水与复水过程中湿地匍灯藓的生理生化响应) [J]. *Guihaia* (广西植物), **29**(1): 139–142
- Michel BE, Kaufmann MR. 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000 [J]. *Plant Physiol*, **51**(5): 914–916
- Oliver MJ, Bewley JD. 1997. Desiccation-tolerance of plant tissues: a mechanistic overview [J]. *Hortic Rev*, **18**: 171–214
- Osmond CB, Somero G. 1997. Water and life: A Comparative Analysis of Water Relationship at the Organismic, Cellular and Molecular Levels [M]. Berlin: Springer-Verlag: 141–160
- Rodríguez D, Santa G E. 1995. Effect of phosphorus and drought stress on dry matter and phosphorus allocation in wheat [J]. *J Plant Nutr*, **18**: 2 501
- Sha W (沙伟), Wang H (王欢), Shi S (师帅). 2010. Effects of rewatering on the physio-biochemical indexes of *Racomitrium japonicum* in long-time drought (旱后复水对东亚砂藓生理生化指标的影响) [J]. *J Bot Res* (武汉植物学研究) **28**(2): 246–249
- Smirnov N. 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficits and desiccation [J]. *New Phytol*, **125**: 27–58
- Sun CP (孙存普), Zhang JZ (张建中), Duan SJ (段绍瑾). 1999. An Introduction to Free Radical Biology (自由基生物学导论) [M]. Hefei (合肥): University of Science and Technology of China press (中国科学技术大学出版社)
- Wang AG (王爱国), Shao CB (邵从本), Luo GH (罗广华), et al. 1988. Senescence and peroxidation of membrane lipid in mitochondria of soybean hypocotyl (大豆下胚轴线粒体的衰老与脂肪的过氧化作用) [J]. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报) **14**(3): 269–273
- Wei XJ (魏先君). 2010. Study on physiological characteristics of *Hypnum vaucheri* in biotic crusts of University Huangfuchuan watershed primary vegetation (皇甫川流域原生植被区生物结皮层直叶灰藓生理特性的研究) [D]. Huhehot (呼和浩特): Inner Mongolia Normal University (内蒙古师范大学)
- Wu N (吴楠), Wei ML (魏美丽), Zhang YM (张元明), et al. 2009. Response of *Syntrichia caninervis* Mitt during desiccation and rehydration process in soil microbiotic crust (生物土壤结皮中刺叶赤藓质膜透性对脱水、复水过程的响应) [J]. *Progr Nat Sci* (自然科学进展), **19**(9): 942–951
- Yu SW (余书文), Tang ZC (汤章城). 1998. Plant Physiology and Molecular Biology (植物生理与分子生物学) [M], Beijing (北京): Science press (科学出版社)
- Zhang P (张萍), Bai XL (白学良), Zhong XL (钟秀丽). 2005. Advances in the Desiccation Tolerance of Mosses (苔藓植物耐旱机制研究进展) [J]. *Chin Bull Bot* (植物通报) **22**(1): 107–114
- Zhang XQ (张显强), Zhang L (张来), He YJ (何跃军), et al. 2010. Water uptake mechanism and desiccation-tolerant adaptation of *Taxiphyllum aomoriense* crust in karst rocky desertification (喀斯特石漠结皮细尖鳞叶藓的吸水机制及耐旱适应性研究) [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **30**(12): 3 108–3 116
- Zhang ZL (张志良). 2009. Guide Experiment of Plant Physiology 4<sup>ed</sup> (植物生理学实验手册第4版) [M]. Beijing (北京): Higher Education Press (高等教育出版社): 123–126
- Zhao LY (赵丽英), Deng XP (邓西平), Shan L (山仑). 2005. The response mechanism of active oxygen species removing system to drought stress (活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制) [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), **25**(2): 413–418