植物学通报 2005, **22** (1): 107~114
Chinese Bulletin of Botany

专 题 介 绍

苔藓植物耐旱机制研究进展①

[1]张 萍 [1]白学良② [2]钟秀丽

[1](内蒙古大学生命科学院 呼和浩特 010021) [2](中国农业科学院气象研究所 北京 100081)

摘要 耐旱藓类快速脱水并存活的能力可由快速建立起来的对环境变化的耐受机制来反映，保护细胞完整性的组成型机制与修复细胞损伤的诱导机制协同作用使苔藓植物渡过干旱胁迫。再水化时光合系统原初恢复非常迅速；ABA处理可显著改变PSⅡ的生理特征；基因表达的变化主要由翻译调控引起；脱水组织中贮存mRNPs既保护了mRNAs，又加快了再水化修复速度。山墙藓(*Tortula ruralis*)是耐旱研究较多的一个种，已建立了表达序列文库(EST)，将会成为耐旱研究的重要模式植物。

关键词 苔藓植物，脱水，再水化，山墙藓，耐旱

Advances in the Desiccation Tolerance of Mosses

[1]ZHANG Ping [1]BAI Xue-Liang② [2]ZHONG Xiu-Li

[1](*College of Life Sciences, Inner Mongolia University,* Hohhot 010021)
[2](*Institute of Agro-meteorology, Chinese Academy of Agricultural Sciences,* Beijing 100081)

Abstract Mosses can survive rapid desiccation by a constructive mechanism response to the surrounding environment. Desiccation tolerance is a balance between two fundamental components: the protection of cellular integrity and the repair of desiccation- and rehydration-induced cellular damage. Abscisic acid (ABA) treatment increases the physiological properties of photosystem II in mosses. The alteration in gene expression associated with rehydration is mediated mainly by an alteration in translational controls at the level of differential selection and/or recruitment by translational machinery from a qualitatively constant mRNA pool. The formation of mRNPs in response to water loss and their possible roles in mRNA storage and protection have important consequences for study of vegetative desiccation tolerance and stress responses of plants in general. *Tortula ruralis* is the most studied desiccation-tolerant species in established expressed sequence tag (EST) databases and will be an important experimental model in investigating vegetative desiccation tolerance.

Key words Bryophytes, Desiccation, Rehydration, *Tortula ruralis*, Desiccation tolerance

苔藓植物是植物界的一大类群，能在高寒、高温和弱光等其他陆生植物难以生存的环境中生长繁衍。许多耐旱种类能长期忍受干燥和阳光的直接照射，1小时内从完全膨胀状态脱水(desiccation)到干燥状态，细胞水势达到 -150 Mpa 以下，再水化(rehydration)的

①国家自然科学基金项目(30060021)。
②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: bxliangmoss@yahoo.com.cn
收稿日期：2003-09-15 接受日期：2003-11-24 责任编辑：孙冬花

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-174

数分钟或数小时内恢复基本的新陈代谢活动。而大多数植物细胞水势在 -1.5 Mpa 时叶片出现萎蔫，-15 Mpa时常常导致不可逆的伤害或死亡。许多耐旱苔藓植物能适应沙漠中水分迅速变化，在形成生物结皮、活化斑治理和防沙固沙等方面的作用逐渐引起人们的关注(张萍等，2002; 白学良等, 2003; 徐杰等, 2003)。然而，苔藓植物耐旱机制的研究和应用目前国内还未引起足够的重视。植物类群越低等，耐旱机制越原始。苔藓植物耐旱机理的研究对于理解干旱胁迫下植物细胞反应过程及修复系统将会起到一定的推动作用。本文主要从苔藓植物脱水-再水化期间细胞损伤与抗氧化机理、光合系统的保护和基因表达的变化等方面进行综述，旨在探讨苔藓植物耐脱水的机理以及作为模式植物开展耐旱研究的重要价值。

1 脱水再水化期间细胞损伤与抗氧化机制

1.1 细胞结构的变化

水化(hydration)-脱水-再水化循环过程中何时发生细胞损伤对研究耐旱机制十分重要。用 Nomarski 光学显微镜观察显示，耐旱种山墙藓(*Tortula ruralis*)干燥时细胞普遍发生质壁分离，原生质浓缩呈中空状态；胞质桥连接浓缩的原生质，沿细胞远轴、近轴和侧面延伸；叶绿体变小且变圆；细胞核好像不受脱水的影响(Tucker *et al.*, 1975)。并非所有的耐旱种类均发生质壁分离，如扭口藓(*Barbula torquata* Tayl.和 *Triquetrella papillata* (Hook.f. and wils.)Broth.)(Moore *et al.*, 1982)。这些研究表明，干旱虽能引起细胞结构变化，但没有直接表明细胞发生损伤，观察叶片的超微结构也证实了这一点。早期研究耐旱藓类的固定干燥叶细胞显示，脱水引起细胞器收缩，叶绿体类囊体膜和脊以及细胞质膜(如内质网)解体(Oliver and Bewley, 1984a)。然而，固定过程很容易导致再水化，因此，很难估计细胞在脱水-再水化的哪个阶段还保持完整性。Platt等(1994)用冰冻蚀刻技术(freeze-fracture techniques)研究山墙藓和鳞叶卷柏(*Selaginella lepidophylla* Hook. & Grev.)干燥叶片细胞发现，细胞膜仍保持完整的双层结构，膜内有分散颗粒，细胞器也保持完好，类囊体和脊完整。用同样技术研究干燥种子膜结构也得出相似的结论，可以推测保护机制在脱水期间成功地维护了膜的完整性。

山墙藓再水化时，浓缩细胞质迅速膨胀充满细胞腔；数分钟内叶绿体也膨胀，类囊体损伤程度由前期脱水速度决定，速度越快，损伤越大；线粒体也膨胀，脊解体，但从外表看并不受脱水速度影响(Tucker *et al.*, 1975)。所有耐旱植物或组织干燥期间不管膜被保护的多么完整，再水化时均出现细胞损伤。通过电解质渗漏可测定膜损伤程度，再水化的前5分钟内电解质渗漏程度主要由脱水速度决定(Oliver and Bewley,1984a)，快速脱水(1小时内完成)的山墙藓叶细胞再水化时受到的损伤比慢速脱水(自然干燥)时大(Oliver and Bewley, 1984b)。尽管脱水过程对膜没有造成直接伤害，却影响膜耐受再水化的能力，对再水化期间细胞损伤起间接作用。

1.2 细胞损伤与抗氧化机制

细胞损伤与脱水诱导的氧化损伤密切相关，主要原因是: 蛋白质巯基氧化使蛋白质变性；色素含量下降，光合系统受损(尤其在光下)；脂质过氧化，自由脂肪酸在膜上沉积(Smirnoff, 1993)。其保护机制主要由相互协同的两个方面组成：① 脱水时减少自由基数目的机制，包括酶系统，如过氧化物酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶等和抗氧化剂复合物，如抗坏血酸、α-维生素 E、类胡萝卜素和谷胱甘肽(GSH)；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 and Bewley, 1997)。

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-174

有关干旱使巯基酶类氧化失活的现象在耐旱藓类中已有报道。山墙藓缓慢脱水时大约30%的GSH变成氧化型谷胱甘肽(oxidized glutathione, GSSG)，抵抗氧化损伤的能力下降，但有趣的是，快速脱水本身并没有引起GSSG含量的升高，再水化时却升高了(Dhindsa, 1987)。与山墙藓相比，耐旱拟山墙藓干燥时GSH含量没有下降，抗坏血酸含量减少，可见，不同耐旱种类启动不同氧化损伤保护机制(Seel *et al.*, 1992)。

光增强干旱诱导的氧化损伤(Smirnoff, 1993)。干旱敏感种小曲尾藓(*Dicranella palustris*)在强光下(1 100～1 200 μmol·m^{-2}·s^{-1})氧化损伤加剧，色素含量减少, 但耐旱拟山墙藓光合色素含量没有变化，损伤恢复能力所受影响较小(Seel *et al.*, 1992)。

干燥时苔藓植物组织发生脂质过氧化。测定丙二醛——脂质过氧化指示物显示，小曲尾藓配子体脱水后，丙二醛含量升高，而拟山墙藓的丙二醛含量没有变化(Oliver and Bewley, 1997)。另外，不耐旱种类配子体中脂质过氧化物含量一般比耐旱种类高出5～6倍，可能耐旱种类本身固有保护脂质过氧化的机制。

再水化后藓类植物细胞膜快速恢复选择性吸收功能，24小时内细胞器基本上能重新恢复正常结构。与其他植物相比，耐旱苔藓植物如山墙藓，显示出强大的损伤恢复能力，并且可作为模式植物研究干旱胁迫诱导的细胞反应过程。

2 脱水再水化期间光合系统的反应及保护机理

2.1 脱水再水化期间光合系统的变化过程

耐旱苔藓植物脱水-再水化期间光合系统仍能保持生理完整性，再水化后，类囊体功能恢复迅速，几乎不受蛋白质合成抑制剂的影响，CO_2吸收固定过程恢复相对较慢，可能需要一些叶绿体基因组编码蛋白的参与(Proctor and Smirnoff, 2000；Proctor, 2001)。

光系统Ⅱ(PSⅡ)的光化学效率，是表明光化学反应的一个重要参数，常用可变荧光(*F*v)与最大荧光(*F*m)的比值*F*v/*F*m表示。再水化1分钟内*F*v/*F*m就达到非胁迫水平的70%甚至更多(Proctor, 2000; Proctor and Smirnoff, 2000); 光系统Ⅱ实际光化学效率(ΦPSⅡ)的恢复较*F*v/*F*m的恢复慢，10～20分钟内基本达到正常水平(Csintalan *et al.*, 1999); CO_2吸收在再水化的几分钟内就可以测到(Proctor and Smirnoff, 2000)。用蛋白质合成抑制剂处理对*F*v/*F*m的快恢复过程(数分钟内完成)几乎没有影响。光照条件下，氯霉素(抑制叶绿体基因组编码的蛋白质的合成)处理对ΦPSⅡ有一定抑制作用(并非完全抑制)，之后又缓慢上升，可能早期合成的叶绿体蛋白参与了光合电子传递和CO_2吸收的恢复过程，环己烷(抑制核基因组编码的蛋白质合成)对此作用不明显。数天后，这两种抑制剂在黑暗条件下对*F*v/*F*m的抑制作用仍然很小; 而光照时，氯霉素使*F*v/*F*m持续下降，可能抑制了叶绿体基因组编码的PSⅡD1蛋白周转，如果同时再用叶黄素循环抑制剂二硫苏糖醇处理，则依赖于叶黄素循环的光保护受到抑制，*F*v/*F*m下降速度加剧(Proctor and Smirnoff, 2000)。由此可见，在光合系统慢恢复过程(数小时内完成)中，蛋白质合成抑制剂仅在光照条件对蛋白质周转代谢起作用，但对快恢复过程影响很小。

为了修复脱水诱导的光氧化损伤及参与抗氧化过程需要蛋白质合成，但这些蛋白质在再水化后光合作用的快恢复过程中并不占主要地位，苔藓植物为了避免过多激发能对光合系统的损伤，可能荧光的非光化学猝灭(non-photochemical quenching, NPQ)和依赖于叶黄素循环的光保护作用才是最重要的(Hamerlynck *et al.*, 2000)。由热耗散等过程引起的荧光水平的降低称为NPQ，热耗散

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-174

的程度通常可用 NPQ 来检测。

2.2 光合系统的保护机理

植物体过剩的光能必须耗散掉，否则光合器官就要受到损伤(许大全和沈允钢, 1998)。苔藓植物对光损伤的防御机制主要有：①脱水后叶卷曲甚至拳卷、紧贴茎、减少脱水和光能吸收；②依赖于叶黄素循环的热耗散，当光能过剩跨膜质子梯度增加时，具有双环氧的堇菜黄素(violaxanthin)在去环氧酶的催化下经过单环氧的花药黄素(antheroxanthin)转化成无环氧的玉米黄素(zeaxanthin)(许大全和沈允钢, 1998)。玉米黄素可直接和单线激发态的叶绿素相互作用，也可降低膜的流动性，促使 PS Ⅱ捕光色素蛋白复合体 LCH Ⅱ的聚集，加强天线色素的热耗散；③依赖于 PS Ⅱ反应中心可逆失活及与 D_1 蛋白损伤修复有关的能量耗散机理(许大全和沈允钢, 1998; Hamerlynack *et al.*, 2000)，也称为 PS Ⅱ反应中心的下调。当光能过剩时，一部分 PS Ⅱ反应中心可逆失活，这些失活反应中心可作为激发能的猝灭器，从而保护仍有活性的反应中心免受破坏。但是 PS Ⅱ反应中心可逆失活的保护功能不能象依赖于跨类囊体膜质子梯度和叶黄素循环光能的保护功能一样迅速地被逆转。因此，荧光的非光化学猝灭及依赖于叶黄素循环的光保护在耐旱苔藓植物再水化后快速恢复生理功能的过程中作用尤为重要。

2.3 外源ABA处理提高PS Ⅱ的耐水份胁迫能力

ABA 是一种应激激素，在植物抵抗外界环境胁迫时起重要作用。通过测定叶绿素荧光参数证实，外源 ABA 处理可改善苔藓植物 PS Ⅱ的耐水份胁迫能力。无胁迫时，ABA 处理使波叶仙鹤藓(*Atrichum undulatum*)初始荧光(*Fo*)升高，*Fv*/*Fm* 下降，LCH Ⅱ和 PS Ⅱ间的能量传递减少，PS Ⅱ周围产生的活性氧下降，可能ABA有助于苔藓植物胁迫锻炼(Beckett *et al.*, 2000)。*Fo* 是 PS Ⅱ反应中心全部开放时的荧光水平，PS Ⅱ反应中心的破坏或可逆失活引起 *Fo* 升高，然而，目前还无法理解 ABA 促使 *Fo* 升高的机理，可能是 PS Ⅱ反应中心功能下调以避免反应中心过度破坏，适应胁迫锻炼的结果。

脱水胁迫时，无论ABA处理还是对照(未用 ABA 处理)，*Fo*、*Fm*、*Fv*/*Fm*、Φ PS Ⅱ及 NPQ 均下降；然而，再水化后的 1 小时内，ABA 处理株的NPQ较对照高出一倍，NPQ升高可降低PS Ⅱ周围活性氧种类的形成(Gilmore, 1997)，减少膜脂过氧化引起的膜损伤；*Fo*、*Fm*、*Fv*/*Fm* 及 Φ PS Ⅱ也较对照恢复迅速，由此推测 ABA 提高了 PS Ⅱ的耐水份胁迫能力(Beckett *et al.*, 2000)。

从 NPQ 和玉米黄素的含量关系来看，好像 ABA 触发了以玉米黄素为基础的非光化学猝灭。研究被子植物发现，胁迫锻炼使植物体内 ABA 浓度增加，进一步胁迫时 NPQ 增加(Gilmore, 1997)，推测ABA启动了信号传导网络促使 NPQ 增加；波叶仙鹤藓 NPQ 增加的同时伴随堇菜黄素去环氧化作用变成玉米黄素这一过程; Deltoro等(1998)在耐旱地钱中也发现高浓度的叶黄素循环色素水平和高 NPQ；ABA 处理大麦(*Hordeum vulgare* L.)幼苗可提高NPQ和叶黄素循环色素水平。

在高等植物中已发现 ABA 参与膜脂代谢的信号传导途径，减少活性氧引起的膜损伤程度，调节基因表达，蛋白质合成等使植物对环境胁迫作出积极的响应。然而，有关苔藓植物水份胁迫时膜脂成分的变化(Guschina *et al.*, 2002)对光合器官的影响以及ABA对上述过程作用的研究较少，再加上至今检测苔藓植物内源ABA水平的工作有限,所以ABA提高苔藓植物耐水份胁迫的机理还有待于系统的研究(Proctor and Tuba, 2002)。

苔藓植物脱水-再水化期间光合系统基本保持完好，再水化后迅速恢复功能，需要在光下维持功能并参与抗氧化和修复过程的蛋白

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-174

质并不占主要地位，可能 NPQ 和依赖于叶黄素循环的热耗散才最为重要。一些细胞组分完全恢复正常至少还需要一些蛋白质合成，如 PS Ⅱ的 D1 蛋白，即使其与细胞蛋白总量相比是微乎其微的，但其作用不容忽视。另外，苔藓植物耐脱水可能与再水化时大量表达的一类蛋白(rehydrin)密切相关。

3 脱水再水化期间基因表达的变化

藓类配子体干燥时，蛋白质合成能力迅速下降。山墙藓配子体干燥时，核糖体从 mRNAs 上解离，多核糖体减少，形成新的起始复合物的能力下降，蛋白质合成受到抑制。然而，细胞快速脱水后仍滞留有 50% 的多核糖体，可能脱水不是核糖体从 mRNAs 解离的唯一原因。干燥期间蛋白质合成受到抑制与GSSG的水平也有关系(Dhindsa, 1987),但二者间的直接原因还不清楚。自然干燥条件下多核糖体快速丧失和蛋白质合成起始阶段对原生质脱水的敏感性可以推测，脱水期间，不可能诱导合成“保护性”蛋白。另外，Oliver(1991)发现慢速脱水期间没有新合成的 mRNA补充到蛋白质合成复合体中更加证实了这一推论。

耐旱藓类再水化后迅速恢复蛋白质和 RNA 合成能力(Oliver *et al.*, 1993)。前期脱水速率越慢，恢复正常水平的速率越快。快速脱水的细胞即使滞留有多核糖体，但是蛋白质合成恢复速率较慢，可能是因为受到了更大程度的伤害。山墙藓的核糖体和 rRNAs 干旱时稳定，再水化后其储存库迅速开始形成新的多核糖体(Tucker and Bewley, 1976; Oliver and Bewley, 1984b); 脱水时mRNAs同样保持稳定，并且缓慢脱水比快速脱水时更稳定；再水化后，干燥状态多核糖体贮存的 mRNAs 周转代谢，伴随重新合成的mRNAs, 信息库得到补充(Oliver and Bewley,1984c)。快速脱水期间细胞损伤越大，mRNAs 合成速率越快。贮存 mRNAs 的周转速率并不受脱水速率的影响，再水化后多核糖体中贮存mRNAs的比例很快下降，2 小时后只有少量尚存(Oliver and Bewley,1984c)，而有活性的蛋白质合成复合体中的 mRNAs 大部分为新合成的。

与正常水化状态相比，山墙藓再水化时蛋白质合成模式受到巨大影响, 前2小时内80%的蛋白质合成速率有变化(Oliver, 1991)，其中25种蛋白质合成终止或减少5倍, 74种蛋白质开始合成或增多5倍,这两组蛋白质分别被称为 hydrins 和 rehydrins。山墙藓配子体干燥至鲜重的 50%～20% 时，再水化启动 rehydrins 合成，更大程度脱水后 hydrins 合成受到完全抑制，可能脱水达到一定阈值再水化后才启动 rehydrins 合成，激活修复机制需要一定程度胁迫和对胁迫敏感的细胞组分(Oliver, 1991)。

水化延长期 rehydrins 恢复至正常合成水平不同于 hydrins。再水化 2～4 小时内，所有 hydrins 恢复正常水平，一些 rehydrins 2 小时内下降至正常水平，而另一些 10～12 小时后仍呈上升趋势，24 小时后蛋白质合成均恢复正常水平(Oliver,1991)。因此，可将 rehydrins分为早期恢复蛋白和水化延长期所需蛋白两种。推测早期 rehydrins 蛋白参与修复膜损伤，阻止细胞内容物进一步流失；水化延长期参与细胞器结构和功能的恢复过程。一旦早期潜在的致命伤害被修复，接着将进行较长时期的细胞器修复和新陈代谢活动(Oliver, 1991)。

山墙藓配子体再水化时，Scott 和 Oliver (1994)分离到 18 种优先表达的 rehydrin cDNAs。与不脱水的种类相比，脱水前配子体中就有这 18 种 rehydrin mRNAs，再水化时大量出现在多核糖体中,用于翻译的mRNA库没有性质上的变化(Oliver and Bewley, 1984c)。再水化后蛋白质合成模式发生巨大改变，另外，干燥藓类中不存在合成胁迫蛋白的转录活动。因此可以推测，再水化期间基因表达

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-174

的变化主要是由翻译调控机制从性质恒定的mRNA库选择不同位点表达的结果(Oliver, 1991)。

用rehydrin和hydrin的cDNAs作探针，发现缓慢干燥期间rehydrin的cDNAs积累，但此时不被翻译，RNA被分离到100 000 × *g*细胞提取液颗粒(多核糖体片段)中(Oliver, 1996)，即形成蛋白质/mRNA复合体，也就是信使核糖核蛋白体(mRNPs)(Wood and Oliver, 1999)。hydrin的cDNAs没有这种特征。值得注意的是，mRNPs形成需要一段时间，如果迅速脱水则不能积累rehydrin mRNAs。也有可能缓慢脱水期间基因活动非常普遍，恢复过程所需转录本贮存在mRNPs中，为修复做好准备。至少，再水化期间山墙藓利用贮存的mRNAs说明脱水过程中转录本并非立即用于胁迫反应，也可能储存起来用于胁迫结束后的恢复活动(Oliver and Bewley, 1997)。脱水过程中mRNPs形成及其贮存和保护mRNAs的作用对植物胁迫研究会产生深远的影响。

鉴别rehydrins基因对研究脱水-再水化循环中苔藓植物的变化非常重要。Scott和Oliver(1994)对以上18种rehydrin cDNAs做全序列测定，但目前只发现Tr155、Tr213和Tr288与基因库中的已知基因表现出序列同源性; Tr155与种子休眠相关的烷基氢过氧化物酶基因有很强的序列相似性，可能在细胞抗氧化方面起到重要作用，能避免活性氧的伤害；Tr213与多聚泛蛋白(polyubiquitin)存在序列同源性；有意思的是，Tr288蛋白羧基端有一类似脱水素(dehydrine)的k盒序列，但是与脱水素除了在二级结构上有相似性外几乎无任何相似性。鉴别rehydrins基因还任重道远。

目前，从山墙藓cDNA文库(cDNA library)已建立了表达序列文库(EST database) (Wood *et al.*, 1999)。建立的152个ESTs中只有30%与已知基因有相似性，可能苔藓植物中存在大量新的EST克隆，并且有些与耐旱被子植物的未知基因存在同源性。分析cDNA克隆或ESTs是寻找新基因如耐旱基因的重要技术，其最终目的是建立rehydrin转录本全序列。

4 结语

Bewley (1979)提出植物耐旱的3个标准: ① 细胞损伤在可修复范围之内；② 脱水阶段保持生理完整性；③ 再水化后调动修复机制修复细胞所受损伤。尽管不同苔藓植物耐受脱水的速率和程度不同，脱水-再水化过程中代谢活动和基因表达等方面也存在很大差异，但是普遍认为保护细胞完整性的组成型机制和修复细胞损伤的诱导机制协同作用使苔藓植物耐受脱水胁迫。植物耐旱基因的探索和鉴定为耐旱机理研究提供了新的思路和方法，耐旱机理也将被不断补充和完善。

寻找苔藓植物耐旱基因的一个重要手段是替换脱水-再水化时特异表达的基因, 因此必须能将外源DNA导入目的细胞(即转化)，并能实现同源重组。小立碗藓(*Physcomitrella patens*)同源重组的频率相对较高(Reski, 1998，1999)，已成为重要的实验工具。目前，正致力于将这种技术用于山墙藓开展植物耐旱胁迫研究。另外，藓类配子体比其他高等植物模式系统更方便操作基因标记、直接诱变和反义表达等技术。因此，山墙藓作为极度耐旱植物将会成为耐旱研究的重要模式植物，这对揭示苔藓植物适应沙漠化环境的机理无疑会起到巨大的推动作用。

参 考 文 献

白学良, 王瑶, 徐杰, 李新荣, 张景光 (2003) 沙坡头地区固定沙丘结皮层藓类植物的繁殖和生长特性研究. 中国沙漠, **23**: 213-219

许大全, 沈允钢 (1998) 光合作用的限制因素. 见: 余叔

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-174

本, **汤章程主编**, **植物生理与分子生物学**. **科学出版社**, **北京**, 262-276

徐杰, **白学良**, **杨持**, **张萍** (2003) **固定沙丘结皮层藓类植物多样性及固沙作用研究**.**植物生态学报**, **27:** 545-551

张萍, **白学良**, **徐杰**, **王先道**, **雍世鹏**, **贾晓红** (2002) **沙坡头固定沙丘结皮层藓类植物繁殖生物学特性研究**. **中国沙漠**, **22:** 552-558

Beckett RP, Csintalan ZS, Tuba Z (2000) ABA treatment increases both the desiccation tolerance of photosynthesis, and nonphotochemical quenching in the moss *Atrichum undulatum*. *Plant Ecology*, **151:** 65-71

Bewley JD (1979) Physiological aspects of desiccation tolerance.*Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **30:** 195-238

Csintalan ZS, Proctor MCF, Tuba Z (1999) Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus*(Hedw.)Warnst.,*Anomodon viticulosus*(Hedw.)Hook & Tayl.and *Grimmia pulvinata*(Hedw.)Sm. *Annals of Botany*, **84:** 235-244

Deltoro V , Calatayud A, Gimeno C, Abadia A, Barreno E (1998) Changes in chlorophyll a fluorescence, photosynthetic CO_2 assimilation and xanthophyll cycle interconversions during dehydration in desiccation-tolerant and intolerant liverworts. *Planta*, **207:** 224-228

Dhindsa R (1987) Glutathione status and protein synthesis during drought and subsequent rehydration of *Tortula ruralis*. *Plant Physiology*, **83:** 816-819

Gilmore AM (1997) Mechanistic aspects of xanthophyll cycle dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiologia Plantarum*, **99:** 197-209

Guschina IA, Harwood JL, Smith M, Beckett RP (2002) Abscisic acid modifies the changes in lipids brought about by water stress in the moss *Atrichum androgynum*. *New Phytologist*, **156:** 255-264

Hamerlynck EP, Tuba Z, Csintalan Z, Nagy Z, Henebry G, Goodin D (2000) Diurnal variation in photochemical dynamics and surface reflectance of the desiccation-tolerant moss, *Tortula ruralis*. *Plant Ecology*, **151:** 55-63

Moore CJ, Luft SE, Hallam ND (1982) Fine structure and physiology of the desiccation-tolerant mosses, *Barbula torquata* and *Tiquetrella papillata* (Mook. F. and Wils.) Broth., during desiccation and rehydration. *Botanical Gazette*, **243:** 358-367

Oliver MJ (1991) Influence of protoplasmic water loss on the control of protein synthesis in the desiccation-tolerant moss *Tortula ruralis*: ramifications for a repair-based mechanism of desiccation-tolerance. *Plant Physiology*, **97:** 1501-1511

Oliver MJ (1996) Desiccation-tolerance in plant cells.A mini review.*Plant Physiology*, **97:** 779-787

Oliver MJ, Bewley JD (1984a) Desiccation and ultrastructure in bryophytes.*Advances in Bryology*, **2:** 91-131

Oliver MJ, Bewley JD (1984b) Plant desiccation and protein synthesis. IV. RNAs synthesis, stability, and recruitment of RNA into protein synthesis upon rehydration of the desiccation-tolerant moss *Tortula ruralis*. *Plant Physiology*, **74:** 21-25

Oliver MJ, Bewley JD (1984c) Plant desiccation and protein synthesis. VI. Changes in protein synthesis elicited by desiccation of the moss *Tortula ruralis* are effected at the translational level. *Plant Physiology*, **74:** 923-927

Oliver MJ, Bewley JD (1997) Desiccation-tolerance of plant tissues: a mechanistic overview. *Horticultural Reviews*, **18:** 171-214

Oliver MJ, Mishler B, Quisenberry JE (1993) Comparative measures of desiccation-tolerance in the *Tortula ruralis* complex. I.Variation in damage control and repair.*American Journal of Botany*, **80:** 127-136

Platt KA, Oliver MJ, Thomson WW (1994) Membranes and organelles of dehydrated *Selaginella* and *Tortula* retain their normal configuration and structural integrity: freeze fractrue evidence. *Protoplasma*, **178:** 57-65

Proctor MCF (2000) The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology*, **151:** 41-49

Proctor MCF (2001) Patterns of desiccation tolerance and recovery in bryophytes.*Plant Growth Regulation*, **35:** 147-156

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-174

Proctor MCF, Smirnoff N (2000) Rapid recovery of photosystems on rewetting desiccation-tolerant mosses: chlorophyll fluorescence and inhibitor experiments. *Journal of Experimental Botany*, **51:** 1659-1704

Proctor MCF,Tuba Z (2002) Poikilohydry and homoihydry: antithesis or spectrum of possibilities? *New Phytologist*, **156:** 327-349

Reski R (1998) *Physcomitrella* and *Arabidopsis* — the David and Goliath of reverse genetics. *Trends in Plant Science*, **3:** 209-210

Reski R (1999) Molecular genetics of *Physcomitrella*. *Planta*, **208:** 301-309

Scott HBII, Oliver MJ (1994) Accumulation and polysomal recruitment of transcripts in response to desiccation and rehydration of the moss *Tortula rurlais*. *Journal of Experimental Botany*, **45:** 577-583

Seel WE, Hendry GAF, Lee JA (1992) Effects of desiccation on some activated oxygen processing enzymes and antioxidants in mosses. *Journal of Experimental Botany*, **43:** 1031-1037

Smirnoff N (1993) The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, **125:** 27-58

Tucker EB, Bewley JD (1976) Plant desiccation and protein synthesis. III. Stability of cytoplasmic RNA during dehydration and its synthesis on rehydration of the moss *Tortula ruralis*. *Plant Physiology*, **57:** 564-567

Tucker EB, Costerton JW, Bewley JD (1975) The ultrastructure of the moss *Tortula ruralis* on recovery from desiccation. *Canadian Journal of Botany*, **53:** 94-101

Wood AJ, Duff RJ, Oliver MJ (1999) Expressed Sequence Tags (ESTs) from desiccated *Tortula ruralis* identify a large number of novel plant genes. *Plant Cell Physiology*, **40:** 361-368

Wood AJ, Oliver MJ (1999) Translational control in plant stress: the formation of messenger ribonucleoprotein particles (mRNPs) in response to desiccation of *Tortula ruralis* gametophytes. *The Plant Journal*, **18:** 359-370

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t23-174