

DOI: 10.5846/stxb201306241770

夏海威, 施国新, 黄敏, 吴娟. 一氧化氮对植物重金属胁迫抗性的影响研究进展. 生态学报, 2015, 35(10): 3139-3147.

Xia H W, Shi G X, Huang M, Wu J. Advances on effects of nitric oxide on resistances of plants to heavy metal stress. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3139-3147.

## 一氧化氮对植物重金属胁迫抗性的影响研究进展

夏海威, 施国新\*, 黄敏, 吴娟

南京师范大学生命科学学院 江苏省生物多样性与生物技术重点实验室, 南京 210023

**摘要:** 一氧化氮(NO)作为一种重要的信号分子,在调节植物重金属胁迫抗性方面起着非常重要的作用。综述了NO在植物体内的产生途径,重金属胁迫下植物体内内源NO含量的变化以及外源NO与内源NO对植物重金属胁迫抗性的影响。大量研究表明外源NO能够增强植物对重金属胁迫的抗性,一方面是通过增强植物细胞的抗氧化系统或直接清除活性氧,另一方面是通过影响植物对重金属的吸收以及重金属在植物细胞内的分布。然而内源NO在调节植物重金属胁迫抗性上的功能角色仍存在争议。有些研究表明内源NO是有益的,能够缓解重金属胁迫诱导的毒性;但是也有证据表明内源NO是有害的,能够通过促进植物对重金属的吸收以及对植物螯合素进行S-亚硝基化弱化其解毒功能,从而参与重金属诱导的毒害反应和细胞凋亡过程。  
**关键词:** 外源NO; 内源NO; 重金属胁迫; 抗性

### Advances on effects of nitric oxide on resistances of plants to heavy metal stress

XIA Haiwei, SHI Guoxin\*, HUANG Min, WU Juan

Jiangsu Key Laboratory of Biodiversity and Biotechnology, College of Life Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China

**Abstract:** Heavy metal pollution has become an increasingly serious environmental problem because heavy metal can be easily taken up by plants, leading to inhibition of plant growth and development. Hence, it is necessary to investigate resistances of plants to heavy metal stress. As an important signaling molecule, nitric oxide (NO) is involved in the regulation of multiple plant responses to a variety of abiotic and biotic stresses. Recently, an increasing number of articles have reported the effects of NO on resistances of plants to heavy metal stress. However, studies which systematically summarize the molecular mechanisms of NO on resistances of plants to heavy metal stress are quite limited. This research mainly reviews the pathways of NO production, changes of endogenous NO contents under heavy metal stress and influences of exogenous and endogenous NO on resistances to heavy metal stress. The sources of NO production in plants involve not only enzymatic reaction pathways which include nitric oxide synthase (NOS), nitrate reductase (NR), nitrite reductase (Ni-NOR) pathways and etc. but also non-enzymatic reaction pathways. Many authors have noted discrepant reports on the effects of heavy metal stress on endogenous NO content in plants and the observed differences in endogenous NO accumulation are frequently ascribed to the use of different duration of treatment, heavy metal concentrations, species and genotypes of plants and varieties of plant tissues. Interestingly, all plant cell suspensions show a visible increase in endogenous NO accumulation under heavy metal stress, which is attributed to the fact that they are lacking of network regulation between cells and cells. Meanwhile, it has been demonstrated that exogenous NO could enhance antioxidant defence system of plant cells, act as an antioxidant promoting direct scavenging of reactive oxygen species, induce metallothioneins (MTs) gene expression by displacing heavy metal bound to MTs, and affect the uptake of heavy metal into

基金项目:江苏高校优秀学科建设工程资助项目(164320H106)

收稿日期:2013-06-24; 网络出版日期:2014-05-30

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gxshi@njnu.edu.cn

plants and the distribution of heavy metal in plant cells though regulating the metabolism of cell wall composition, consequently relieve heavy metal toxicity and enhance resistances of plants to heavy metal stress. However, the functional roles of endogenous NO in regulating resistances of plants to heavy metal stress are controversial. Some research show that endogenous NO is helpful for alleviating heavy metal-induced toxicity. On the contrary, some evidences indicate that endogenous NO is harmful, and participates in heavy metal-induced cell toxicity and programmed cell death through accelerating the absorption of heavy metal and S-nitrosylation of phytochelatins. These conflicting data suggest that NO may have a dual effect on resistances to heavy metal stress, but great efforts are required in order to clarify this speculation. Finally, interrelated perspectives are also discussed to further study the relationship between NO and resistances to heavy metal stress.

**Key Words:** exogenous NO; endogenous NO; heavy metal stress; resistances

一氧化氮(Nitric Oxide, NO)是一种广泛存在于生物体内的水溶性和脂溶性气体小分子信号物质,在植物体内参与多种生理过程,如诱导种子萌发<sup>[1]</sup>、抑制种子休眠<sup>[2]</sup>,调节植物光合作用<sup>[3]</sup>、花的形成<sup>[4]</sup>以及植物的根向地性生长<sup>[5]</sup>,延缓植物的衰老过程<sup>[6]</sup>等。同时,NO也参与调节植物对一系列非生物和生物胁迫的抗性,在非生物胁迫抗性方面,NO能够增强植物抗盐性,抗旱性,抗涝性,抗极端温度,抗紫外线辐射等<sup>[7]</sup>;在生物胁迫抗性方面,NO能通过增加3'5'-环-磷酸鸟苷(cGMP)和水杨酸(SA)的水平来增强植物的抗病性<sup>[8]</sup>。

对重金属胁迫抗性而言,已有大量文献表明NO能够调节植物对重金属胁迫抗性,但对NO在植物重金属胁迫抗性方面的具体机制做系统总结和概括的研究较少并且对内源NO在调节植物重金属胁迫抗性上的功能角色也很少涉及。本文结合国内外最新的研究进展,综述了NO调节植物重金属胁迫抗性的相关机制,为研究植物重金属胁迫抗性机制提供了参考。

## 1 植物体内NO的产生途径

### 1.1 酶促反应途径

#### 1.1.1 一氧化氮合酶(NOS)途径

在动物体内,NO主要通过NOS以L-精氨酸、O<sub>2</sub>及NADPH为底物催化而成,FAD、FMN、血红素、四氢叶酸、Ca<sup>2+</sup>/CaM和Zn<sup>2+</sup>为NOS的辅基<sup>[9]</sup>。在植物体内也有类似的NOS,Neill等<sup>[7]</sup>发现植物能够通过氧化L-精氨酸形成瓜氨酸而产生NO,并且动物NOS抑制剂L-硝基精氨酸甲酯(L-NAME)能够抑制拟南芥NOS活性并减少NO的产生<sup>[10]</sup>,另外人们已经在植物组织如豌豆的根、茎、叶中<sup>[11]</sup>以及各种细胞器如过氧化物酶体<sup>[12]</sup>和叶绿体<sup>[13]</sup>中都检测到了NOS活性。然而植物NOS的基因和蛋白序列与动物却并不相同,如最近发现的绿藻(*Ostreococcus tauri*)中的NOS蛋白序列已经被鉴定出来,结果其与动物的NOS蛋白序列仅有45%的相似性,而其结构模型与动物的反应区域却高等相似<sup>[14]</sup>,另外Guo等发现拟南芥中AtNOS1基因编码的蛋白与蜗牛中参与NO合成的蛋白有相似序列,但这一蛋白与典型的动物NOS蛋白序列没有相似性<sup>[15]</sup>,并且体外重组的AtNOS1也没有NOS活性<sup>[16]</sup>,实际上AtNOS1是一种GTPase而不是NOS,因而命名为AtNOA1<sup>[17]</sup>,该蛋白可能参与线粒体核糖体的生物合成以及翻译过程,并在此过程中间接参与NO的合成<sup>[16]</sup>。

#### 1.1.2 硝酸还原酶(NR)和亚硝酸还原酶(Ni-NOR)途径

在植物体内除了NOS途径以外,细胞质的硝酸还原酶(NR)和根部特有的质膜亚硝酸还原酶(Ni-NOR)也参与NO的生成,NR和Ni-NOR以NAD(P)H作为电子供体进行还原反应将亚硝酸盐(NO<sub>2</sub><sup>-</sup>)还原生成NO。已经在多种植物体内检测到了NR的活性,如黄瓜<sup>[18]</sup>、向日葵、菠菜和玉米<sup>[19]</sup>等。Stöhr等在烟草根系中证实了Ni-NOR途径的存在<sup>[20]</sup>。

#### 1.1.3 其他酶促途径

另外,植物体内还有其他的酶也参与NO的产生,如辣根过氧化物酶<sup>[21]</sup>、黄嘌呤氧化酶(XOR)以及黄嘌呤

呤脱氢酶(XDH)<sup>[22]</sup>、细胞色素 P450<sup>[23]</sup>等。

## 1.2 非酶促途径

植物体内还可通过非酶促反应途径合成 NO,如类胡萝卜素和光可以催化 NO<sub>2</sub><sup>-</sup> 转化成 NO<sup>[24]</sup>,另外在酸性或者还原条件下,质外体能够通过非酶促反应将亚硝酸盐还原为 NO<sup>[25]</sup>。另外,研究发现多胺也能够诱导 NO 的产生<sup>[26]</sup>。

## 2 重金属胁迫下植物体内内源 NO 含量的变化

重金属胁迫下,植物细胞内源 NO 含量往往会发生显著变化,然而内源 NO 含量的变化却有众多的影响因素。

如 100 μmol/L 的铜(Cu)、镉(Cd)、锌(Zn)短期处理 24 h 以后,豌豆根内的内源 NO 含量升高<sup>[27]</sup>,而 100 μmol/L 的 Cu、Cd、Zn 长期处理 14 d 以后,豌豆根内的内源 NO 含量却下降<sup>[28]</sup>,说明重金属处理时间的长短能够影响植物体内内源 NO 含量的变化。

Leterier 等用不同浓度的砷(As)对拟南芥处理 7 d 以后发现,当砷浓度小于 250 μmol/L 时,拟南芥根内的 NO 含量没有增加,甚至在 250 μmol/L 时出现了下降;而当砷浓度超过 500 μmol/L 时,拟南芥根内的 NO 含量大幅增加,并且在 500 μmol/L 时达到最大<sup>[29]</sup>,表明植物体内内源 NO 含量的变化与重金属的浓度有关。

100 μmol/L 的 Cd 处理 24 h 以后,水稻根内的 NO 含量下降<sup>[30]</sup>,而在同样的 100 μmol/L 的 Cd 处理 24 h 以后豌豆根内的 NO 却增加<sup>[27]</sup>;另外,Chen 等在研究大麦的两种基因型 weishuobuzhi 和 dong17 对 5 μmol/L 的 Cd 胁迫反应时发现,两种基因型大麦体内的 NO 含量变化不同,其中 weishuobuzhi 型大麦根内的 NO 含量在第 1 天达到最大值,而后随着处理时间的延长,NO 含量迅速下降,而对 Cd 敏感的 dong17 型大麦根内的 NO 含量在第 10 天达到最大,另外,weishuobuzhi 和 dong17 叶内的 NO 含量都在第 1 天达到最大<sup>[31]</sup>。这些发现说明重金属胁迫下,植物体内内源 NO 含量的变化与植物的种类以及基因型和植物组织类型有关。

尽管大量研究证明植物在重金属胁迫下内源 NO 含量的变化受植物种类与基因型,重金属浓度以及处理时间等因素的影响,然而对植物悬浮细胞而言,重金属胁迫下其内源 NO 含量总会增加<sup>[32-35]</sup>,出现这一现象的原因可能是植物悬浮细胞缺少细胞与细胞之间的网络调控。

## 3 外源 NO 增强植物对重金属胁迫的抗性

### 3.1 外源 NO 缓解重金属对植物细胞造成的氧化胁迫

活性氧(ROS)包括单线态氧(<sup>1</sup>O<sub>2</sub>)、超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>-</sup>)、过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)、羟自由基(·OH)等。在正常生长过程中,植物细胞会产生 ROS 参与生理代谢,如光合作用和呼吸作用<sup>[36]</sup>。然而在包括重金属胁迫在内的胁迫条件下,植物细胞会产生过量的 ROS,造成氧化胁迫,从而导致膜脂过氧化,蛋白质变性以及 DNA 和 RNA 的损伤等<sup>[37-39]</sup>。植物细胞内有一系列的抗氧化系统能够有效地清除 ROS,抗氧化系统包括抗氧化酶,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)以及谷胱甘肽还原酶(GR)等,还包括抗氧化剂小分子如抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)、脯氨酸(Pro)和类胡萝卜素(Car)等<sup>[40]</sup>,近年来研究发现多胺(PAs)也属于抗氧化剂,能够有效地清除 ROS<sup>[41]</sup>。

一方面外源 NO 能够提高植物细胞抗氧化系统,增强其清除 ROS 的能力,从而缓解重金属对植物细胞造成的氧化伤害。外源 NO 能够增强大豆悬浮细胞的抗氧化酶特别是 SOD 的活性,抑制 Cd 诱导产生的 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的过量积累<sup>[32]</sup>;增强番茄 SOD、CAT 和 POD 的活性,减少过量 Cu 诱导的氧化胁迫<sup>[42]</sup>;增加水稻抗氧化酶 CAT、GR、POD 和 SOD 的活性,并抑制 Cd 诱导的 ASA 和 GSH 含量的升高,从而增强水稻对 Cd 胁迫的抗性<sup>[43]</sup>;增加向日葵叶内的 SOD、CAT、APX、GPX 和 GR 活性以及 GSH 含量,缓解 Cd 对向日葵造成的氧化胁迫<sup>[44]</sup>;提高 CAT、APX 和 GPX 的活性以及 Pro 含量,抑制镍(Ni)对油菜的氧化胁迫<sup>[45]</sup>;提高人参根部抗氧化酶 SOD、CAT、POD、APX 和 GR 活性,缓解过量 Cu 造成的 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 积累以及膜脂过氧化,并大幅降低细胞

死亡率<sup>[46]</sup>。Xu 等发现在 Cd 胁迫下,苜蓿根内的 GSH 和 Pro 含量都下降,而外源 NO 处理能够显著增加 Pro 和 GSH 的含量并抑制 Cd 诱导的苜蓿根细胞 K<sup>+</sup> 和 Ca<sup>2+</sup> 的损失,缓解 Cd 对苜蓿造成的氧化损伤<sup>[47]</sup>。研究还发现外源 NO 能够通过调节苜蓿 PAs 代谢酶以及 Pro 代谢酶活性增加 PAs 和 Pro 含量<sup>[48]</sup>,增加 Cd 胁迫下小麦体内亚精胺(Spd)和精胺(Spm)的含量<sup>[49]</sup>,并且增强吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)的活性,增加 Cu 胁迫下衣藻对 Pro 的合成<sup>[50]</sup>。由此可见,外源 NO 能够增强植物体内的抗氧化系统,从而显著降低重金属对植物的毒害,增强植物对重金属胁迫的抗性。

另一方面,NO 能够直接清除 ROS,显著抑制重金属诱导的 ROS 的积累,从而缓解重金属对植物造成的氧化损伤。如外源 NO 能够减少 Cd 诱导的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)的积累,缓解 Cd 对小麦根部造成的氧化胁迫,并阻止 Cd 诱导的抗氧化酶 SOD、CAT、GPX 和 GR 等活性的升高<sup>[51]</sup>;能够抑制 As 诱导水稻体内的 O<sub>2</sub><sup>-</sup>、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 的积累以及抗氧化酶 SOD、CAT、APX 和 GPX 活性的升高<sup>[52]</sup>;能够逆转锰(Mn)胁迫诱导水稻体内 GSH 和 ASA 含量的下降以及抗氧化酶 SOD、CAT、APX、GPX 和 GR 活性的升高,并减少 Mn 诱导的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的积累和反应膜脂过氧化程度的硫代巴比妥酸反应物(TBARS)水平的升高<sup>[53]</sup>;还能够逆转 Cd 诱导水稻的抗氧化酶 SOD、CAT、APX、GPX 和 GR 活性的升高以及 ASA 和 GSH 含量的下降,并抑制 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的积累,叶绿素和蛋白质的降解,缓解 Cd 对水稻的氧化胁迫<sup>[54]</sup>。以上发现说明外源 NO 能够直接降低重金属诱导的 ROS 的积累,原因可能是 NO 能够直接与 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 结合形成过氧化亚硝酸盐(ONOO<sup>-</sup>)<sup>[55]</sup>,而 ONOO<sup>-</sup> 对动物细胞有极大毒性但对植物细胞代谢并不具有毒害作用<sup>[56]</sup>,并且 ONOO<sup>-</sup> 又能够与 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 相互作用产生 NO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub><sup>[57]</sup>,因此 NO 能够与 ROS 直接结合,从而减少重金属诱导的 ROS 造成的细胞毒性。另外,重金属胁迫下植物体内的抗氧化系统的能力大幅提高是因为重金属胁迫诱导产生了大量的 ROS,而 ROS 能够显著激活抗氧化酶活性<sup>[58]</sup>,因此外源 NO 显著降低抗氧化系统能力的原因可能是 NO 能够直接清除 ROS,使 ROS 水平大幅降低,从而抑制了抗氧化系统能力的升高。

金属硫蛋白(Metallothioneins, MTs)是一种小分子的富含半胱氨酸的金属结合蛋白,通过巯基与重金属结合形成无毒或低毒络合物,从而避免有害重金属对植物体的潜在毒性<sup>[59]</sup>。在动物细胞中,有研究发现在肝细胞中添加 NO 的供体 V-PYRRO/NO,能够大幅增强 MTs 基因的表达,从而减弱 Cd 的毒性,增强肝细胞对 Cd 胁迫的抗性<sup>[60]</sup>。原因可能是 NO 能够替换与 MTs 结合的重金属<sup>[61-62]</sup>,并且释放的重金属能够进一步促进 MTs 基因的表达<sup>[62]</sup>。在植物细胞中可能也存在类似的机制,Wang 等研究发现外源 NO 能够提高 MTs 的含量并增强番茄对 Cu 胁迫的抗性,而对 MTs 敏感型番茄而言,外源 NO 并不能明显地增强番茄对 Cu 胁迫的抗性,表明 MTs 在介导 NO 缓解重金属胁迫上起着至关重要的作用<sup>[42]</sup>。

### 3.2 外源 NO 影响植物对重金属的吸收以及重金属在植物体内的分布

研究发现外源 NO 能够影响植物对重金属的吸收,从而调节植物对重金属胁迫的抗性。如外源 NO 能够减少苜蓿对 Cd 的吸收<sup>[47]</sup>,减少小麦和豌豆对 Zn 的过量积累<sup>[63]</sup>,抑制决明对铝(Al)的吸收<sup>[64]</sup>。但也有研究表明外源 NO 缓解重金属胁迫并不是通过抑制植物对重金属的吸收。如外源 NO 缓解过量 Cu 对小麦种子萌发的抑制作用,并且通过增强 SOD 和 CAT 的活性缓解过量 Cu 对小麦种子造成的氧化胁迫,然而外源 NO 并不能抑制小麦种子对 Cu 的吸收<sup>[65]</sup>;外源 NO 能够缓解过量 Cu 对人参造成的毒害作用,但并不能显著降低人参根细胞对 Cu 的吸收<sup>[46]</sup>;外源 NO 供体硝普钠(SNP)处理能够缓解铅(Pb)对拟南芥的毒害,但不能减少拟南芥对 Pb 的积累<sup>[66]</sup>。Xu 等在研究中发现,对 Cd 的超富集植物龙葵而言,Cd 胁迫能够诱导显著的生长抑制,促进 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的积累并破坏膜的完整性,而添加外源的 NO 供体亚硝基谷胱甘肽(GSNO)能够增强 SOD 和 CAT 的活性,增加 Pro 含量,抑制 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的积累,提高膜的完整性,从而缓解 Cd 对龙葵的毒害,并且添加 NO 清除剂 c-PTIO 后能够加重 Cd 对龙葵的毒害作用,这表明外源 NO 能够缓解 Cd 胁迫对龙葵造成的伤害,增强龙葵对 Cd 胁迫的抗性。但另一方面添加 NO 清除剂 c-PTIO 能够减少龙葵对 Cd 的吸收,添加外源的 NO 供体 GSNO 能够增加龙葵对 Cd 的吸收,说明 NO 促进龙葵根部对 Cd 的吸收<sup>[67]</sup>,这些研究暗示了外源 NO 可能存在相应的调节机制调节重金属在植物体内的分布。

面对重金属胁迫,植物细胞也有一系列的防御机制,以最大程度减少重金属可能造成的伤害,其中作为抗重金属胁迫的第一道屏障,细胞壁对吸收的重金属具有束缚作用<sup>[68]</sup>。研究表明进入水稻细胞的 Al 80%—85%分布在细胞壁,从而有效地阻止 Al 进入水稻细胞的细胞质<sup>[69]</sup>,因此重金属在植物细胞壁的沉积是一种十分重要的重金属抗性机制。纤维素、半纤维素和果胶等是细胞壁的主要组成成分,研究发现外源 NO 能够调节植物细胞细胞壁成分的代谢,如低浓度的 NO 供体 SNP 能够促进番茄根部细胞壁纤维素的合成<sup>[70]</sup>,增加土豆嫩叶胼胝质的积累和沉积,而高浓度的 NO 却起相反的效果<sup>[71]</sup>;另外外源 NO 能够减少烟草 BY-2 悬浮细胞细胞壁果胶、半纤维素和纤维素的含量<sup>[72]</sup>,这些研究都暗示了外源 NO 可能通过调节植物细胞壁成分含量进而调节植物细胞对重金属胁迫的抗性。实际上,Xiong 等证实了在 Cd 胁迫下,外源 NO 能够增加水稻根细胞细胞壁果胶和半纤维素的含量,增加 Cd 在根和茎细胞壁中的积累,减少 Cd 在叶片可溶性成分中的分布,从而增强水稻对 Cd 胁迫的抗性<sup>[73]</sup>;Zhang 等也发现外源 NO 能够逆转 Al 胁迫诱导的水稻根细胞细胞壁果胶和半纤维素含量的增加,并且显著降低 Al 在水稻根尖和水稻幼苗细胞壁中的积累,从而减少 Al 胁迫诱导的根的生长抑制和膜脂过氧化,增强水稻对 Al 胁迫的抗性<sup>[74]</sup>;另外外源 NO 能够降低小麦和黑麦根尖细胞细胞壁对 Al 的吸附,增强 Al 胁迫抗性<sup>[75]</sup>。因此上述的外源 NO 缓解重金属胁迫,但并不减少植物对重金属的吸收可能是因为外源 NO 能够调节植物细胞细胞壁成分,促进了重金属在细胞壁的分布,减少了在细胞可溶性成分中的分布,但总体上并没有减少植物体内的重金属,但也可能是因为存在其他的调节机制。

#### 4 内源 NO 参与调节植物重金属胁迫抗性

尽管大量的研究表明低浓度的外源 NO 能够缓解重金属胁迫对植物造成的伤害,增强植物对重金属胁迫的抗性,然而内源 NO 在调节植物重金属胁迫抗性上的功能角色仍存在争议。有研究发现内源 NO 是有益的,能够缓解重金属胁迫诱导的毒性,如 Tian 等发现 Al 胁迫能够减少芙蓉葵体内的内源 NO 含量,并且抑制芙蓉葵根的伸长,添加 NO 的供体 SNP 能够缓解 Al 对根的伸长抑制,而 NO 清除剂 c-PTIO、NOS 抑制剂 L-NAME 以及 NR 抑制剂钨酸盐(Tungstate)却能够加重 Al 的抑制作用或者抑制外源 NO 的缓解作用,表明内源 NO 能够促进根的伸长,增强 Al 胁迫抗性<sup>[76]</sup>;Qiu 等研究发现微波处理能够提高小麦抗氧化酶 SOD、POD、CAT、APX、GPX 和 GR 活性以及 GSH、ASA 和 Car 含量,缓解 Cd 胁迫对小麦的氧化伤害,而 NO 清除剂 c-PTIO 则能够逆转微波的缓解效果,表明内源 NO 能够增强小麦体内的抗氧化系统,参与微波增强植物对重金属胁迫的抗性反应<sup>[77]</sup>;Talukdar 等发现内源 NO 与外源 NO 都能缓解 As 对菜豆造成的生长抑制和氧化胁迫,增强菜豆 As 胁迫抗性<sup>[78]</sup>;在芥菜中也有类似的发现,即外源 NO 与内源 NO 都能够缓解 Cd 诱导的膜质过氧化,增强芥菜对 Cd 胁迫的抗性<sup>[79]</sup>。

然而,近年来也有研究表明植物细胞内源 NO 是有害的,并参与重金属诱导的毒害反应和细胞凋亡过程。如 100  $\mu\text{mol/L}$  Cd 能够显著抑制小麦和拟南芥根的生长,而添加 NO 清除剂 c-PTIO 都能够缓解这种抑制作用,表明内源 NO 参与 Cd 诱导的小麦和拟南芥根的生长抑制<sup>[49, 80]</sup>;100  $\mu\text{mol/L}$  或者 150  $\mu\text{mol/L}$  的 Cd 能够诱导 NO 的大量产生,并导致拟南芥悬浮细胞凋亡,而添加 NOS 抑制剂 L-NMMA 以后,显著抑制其细胞凋亡<sup>[33]</sup>;研究还发现添加 NO 清除剂 c-PTIO 能够减少 Cd 诱导产生的  $\text{O}_2^-$  和  $\text{H}_2\text{O}_2$  的积累,减少黄羽参豆根细胞对 Cd 的吸收,并显著抑制 Cd 诱导产生的细胞凋亡<sup>[81]</sup>;150  $\mu\text{mol/L}$  Cd 能够诱导烟草悬浮细胞产生大量的 NO,并且诱导明显的细胞凋亡,而 NOS 抑制剂 L-NAME 和 NO 清除剂 c-PTIO 能够减少烟草细胞对 Cd 的吸收并且显著降低烟草悬浮细胞的细胞凋亡<sup>[35]</sup>,这些发现表明重金属胁迫下,植物体内源 NO 是有害,并且参与重金属诱导的毒害反应和细胞凋亡。另外,30  $\mu\text{mol/L}$  Cd 能够促进拟南芥内源 NO 的大量释放并且促进 Cd 在拟南芥根部的大量积累,从而显著诱导拟南芥根的生长抑制,而添加 NOS 抑制剂 L-NAME 以后,拟南芥根部积累的 Cd 大量减少,并显著缓解了 Cd 胁迫诱导的根的生长抑制,表明 Cd 胁迫诱导的内源 NO 是有害的,促进拟南芥根部对 Cd 的吸收,进而促进 Cd 对拟南芥细胞造成的毒性<sup>[30]</sup>;caspase-3 是一种半胱氨酸蛋白酶,是细胞凋亡过程中最主要的终末剪切酶,在细胞凋亡中起着不可替代的作用,研究发现 100  $\mu\text{mol/L}$  Cd 诱

导 NO 的大量合成,显著激活拟南芥 caspase-3 的活性,从而诱导拟南芥细胞凋亡,而添加 NO 清除剂 c-PTIO 能够显著抑制 caspase-3 的活性,减少其细胞凋亡,表明内源 NO 参与 Cd 诱导拟南芥的细胞凋亡过程<sup>[80]</sup>,以上研究进一步证明了内源 NO 是有害的,并参与重金属诱导的毒害反应和细胞凋亡过程。

植物螯合素(Phytochelatin, PCs)是一种由半胱氨酸、谷氨酸和甘氨酸组成的含巯基螯合多肽,GSH 是植物螯合素的前体,在植物螯合素合成酶催化下合成植物螯合素,植物螯合素能够与进入细胞内的重金属离子螯合,并把重金属隔离在液泡内,从而减轻重金属对细胞质中活性物质的毒害,增强植物对重金属胁迫的抗性<sup>[59]</sup>。NO 能够促进  $\gamma$ -*ecs* 和 *gshs* 基因的表达,从而增加苜蓿根内 GSH 的含量<sup>[82]</sup>,而 GSH 是植物螯合素的前体,因此可以推断出 NO 也可能促进植物螯合素的合成,但事实并非如此,在 100  $\mu\text{mol/L}$  和 150  $\mu\text{mol/L}$  Cd 胁迫下,拟南芥悬浮细胞内的植物螯合素含量大幅升高,而添加 NOS 抑制剂 L-NAME 后,植物螯合素含量进一步升高,表明内源 NO 抑制植物螯合素含量的升高,进一步研究发现是因为 Cd 诱导的内源 NO 能够通过 s-亚硝基化作用与植物螯合素的半胱氨酸残基(Cys)结合形成 NO-PC<sub>2</sub>、NO-PC<sub>3</sub> 和 NO-PC<sub>4</sub>,从而弱化植物螯合素对 Cd 的解毒作用,促进拟南芥悬浮细胞的细胞凋亡<sup>[33]</sup>,Elviri 等也证实了 NO 与植物螯合素的 s-亚硝基化结合<sup>[83]</sup>。由此可见,内源 NO 能够使植物螯合素 s-亚硝基化,减弱植物螯合素对重金属胁迫的解毒功能,从而促进重金属对植物的毒害。

## 5 研究展望

尽管国内外已对 NO 在调节植物重金属胁迫抗性方面做了大量研究,但是 NO 的具体作用机制仍然不是很清楚。建议未来相关研究应该加强以下几个方面的工作:

(1) 重视 NO 与其他信号分子如 Ca<sup>2+</sup>、茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)和乙烯(ET)等存在的交叉调控。研究表明其他的信号分子也参与调节植物重金属胁迫抗<sup>[84]</sup>,并且 NO 可能与其他信号分子共同作用来调节植物重金属胁迫抗性,因此加强 NO 与其他信号分子的交叉调控尤为必要。

(2) 加强对 NO 靶标分子的研究。NO 作为一种信号分子,必然通过刺激靶标分子而发挥作用,而 NO 正是通过靶标分子进而调节植物对重金属胁迫的抗性,因此加强对 NO 靶标分子的研究很有意义。

(3) 加强对内源 NO 作用机制的探讨。重金属胁迫下,内源 NO 对植物重金属胁迫抗性起着更为重要的作用,并且研究发现内源 NO 对重金属胁迫具有双重作用,因此内源 NO 在重金属胁迫抗性上具体的功能角色有待研究。

## 参考文献(References):

- [ 1 ] Zheng C F, Jiang D, Liu F L, Dai T B, Liu W C, Jing Q, Cao W X. Exogenous nitric oxide improves seed germination in wheat against mitochondrial oxidative damage induced by high salinity. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 67(1): 222-227.
- [ 2 ] Bethke P C, Libourel I G L, Jones R L. Nitric oxide reduces seed dormancy in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(3): 517-526.
- [ 3 ] Takahashi S, Yamasaki H. Reversible inhibition of photophosphorylation in chloroplasts by nitric oxide. *FEBS Letters*, 2002, 512(1/3): 145-148.
- [ 4 ] He Y K, Tang R H, Yi H, Stevens R D, Cook C W, Ahn S M, Jing L, Yang Z, Chen L, Guo F, Fiorani F, Jackson R B, Crawford N M, Pei Z M. Nitric oxide represses the *Arabidopsis* floral transition. *Science*, 2004, 305(5692): 1968-1971.
- [ 5 ] Hu X, Neill S J, Tang Z, Cai W. Nitric oxide mediates gravitropic bending in soybean roots. *Plant Physiology*, 2005, 137(2): 663-670.
- [ 6 ] Guo F Q, Crawford N M. *Arabidopsis* nitric oxide synthase I is targeted to mitochondria and protects against oxidative damage and dark-induced senescence. *The Plant Cell*, 2005, 17(12): 3436-3450.
- [ 7 ] Neill S J, Desikan R, Hancock J T. Nitric oxide signalling in plants. *New Phytologist*, 2003, 159(1): 11-35.
- [ 8 ] Hong J K, Yun B W, Kang J G, Raja M U, Kwon E, Sorhagen K, Chu C, Wang Y, Loake G J. Nitric oxide function and signalling in plant disease resistance. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(2): 147-154.
- [ 9 ] Nathan C, Xie Q W. Nitric oxide synthases: roles, tolls, and controls. *Cell*, 1994, 78(6): 915-918.
- [ 10 ] Asai S, Ohta K, Yoshioka H. MAPK signaling regulates nitric oxide and NADPH oxidase-dependent oxidative bursts in *Nicotiana benthamiana*. *The Plant Cell*, 2008, 20(5): 1390-1406.
- [ 11 ] Corpas F J, Barroso J, Carreras A, Valderrama R, Palma J, León A, Sandalio L, Del Río L A. Constitutive arginine-dependent nitric oxide

- synthase activity in different organs of pea seedlings during plant development. *Planta*, 2006, 224(2): 246-254
- [12] Del Rio L A, Corpas F J, Sandalio L M, Palma J M, Gomez M, Barroso J B. Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(372): 1255-1272.
- [13] Jasid S, Simontacchi M, Bartoli C G, Puntarulo S. Chloroplasts as a nitric oxide cellular source. Effect of reactive nitrogen species on chloroplastic lipids and proteins. *Plant Physiology*, 2006, 142(3): 1246-1255.
- [14] Eckardt N A. A functional nitric oxide synthase in *Ostreococcus tauri*. *The Plant Cell*, 2010, 22(11): 3507-3507.
- [15] Guo F Q, Okamoto M, Crawford N M. Identification of a plant nitric oxide synthase gene involved in hormonal signaling. *Science*, 2003, 302(5642): 100-103.
- [16] Zemojtel T, Frohlich A, Palmieri M C, Kolanczyk M, Mikula I, Wyrwicz L S, Wanker E E, Mundlos S, Vingron M, Martasek P, Durner J. Plant nitric oxide synthase; a never-ending story?. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(11): 524-525.
- [17] Moreau M, Lee G I, Wang Y, Crane B R, Klessig D F. AtNOS/AtNOA1 is a functional *Arabidopsis thaliana* cGTPase and not a nitric-oxide synthase. *The Journal of Biological Chemistry*, 2008, 283(47): 32957-32967.
- [18] de la Haba P, Agüera E, Benitez L, Maldonado J M. Modulation of nitrate reductase activity in cucumber (*Cucumis sativus*) roots. *Plant Science*, 2001, 161(2): 231-237.
- [19] Rockel P, Strube F, Rockel A, Wildt J, Kaiser W M. Regulation of nitric oxide (NO) production by plant nitrate reductase *in vivo* and *in vitro*. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(366):103-110.
- [20] Stöhr C, Ullrich W R. Generation and possible roles of NO in plant roots and their apoplastic space. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(379): 2293-2303.
- [21] Huang J, Sommer E M, Kim-Shapiro D B, King S B. Horseradish peroxidase catalyzed nitric oxide formation from hydroxyurea. *Journal of the American Chemical Society*, 2002, 124(13): 34733480.
- [22] Harrison R. Structure and function of xanthine oxidoreductase; Where are we now? *Free Radical Biology and Medicine*, 2002, 33(6): 774-797.
- [23] Mansuy D, Boucher J L. Oxidation of N-hydroxy-guanidines by cytochromes P450 and NO-synthases and formation of nitric oxide. *Drug Metabolism Reviews*, 2002, 34(3): 593-606.
- [24] Cooney R V, Harwood P J, Custer L J, Franke A A. Light-mediated conversion of nitrogen dioxide to nitric oxide by carotenoids. *Environmental Health Perspectives*, 1994, 102(5): 460-462.
- [25] Wendehenne D, Durner J, Klessig D F. Nitric oxide: a new player in plant signalling and defence responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(4): 449-455.
- [26] Tun N N, Santa-Catarina C, Begum T, Silveira V, Handro W, Floh E I S, Scherer G F E. Polyamines induce rapid biosynthesis of nitric oxide (NO) in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant and Cell Physiology*, 2006, 47(3): 346-354.
- [27] Bartha B, Kolbert Z, Erdei L. Nitric oxide production induced by heavy metals in *Brassica juncea* L. Czern. and *Pisum sativum* L.. *Acta Biologica Szegediensis*, 2005, 49(1/2): 9-12.
- [28] Rodríguez-Serrano M, Romero-Puertas M C, Pazmiño D M, Testillano P S, Risueño M C, Del Río L A, Sandalio L M. Cellular response of pea plants to cadmium toxicity: cross talk between reactive oxygen species, nitric oxide, and calcium. *Plant Physiology*, 2009, 150(1): 229-243.
- [29] Leterrier M, Airaki M, Palma J M, Chaki M, Barroso J B, Corpas F J. Arsenic triggers the nitric oxide (NO) and S-nitrosoglutathione (GSNO) metabolism in *Arabidopsis*. *Environmental Pollution*, 2012, 166: 136-143.
- [30] Besson-Bard A, Gravot A, Richaud P, Auroy P, Duc C, Gaymard F, Taconnat L, Renou J P, Pugin A, Wendehenne D. Nitric oxide contributes to cadmium toxicity in *Arabidopsis* by promoting cadmium accumulation in roots and by up-regulating genes related to iron uptake. *Plant Physiology*, 2009, 149(3): 1302-1315.
- [31] Chen F, Wang F, Sun H Y, Cai Y, Mao W H, Zhang G P, Vincze E, Wu F B. Genotype-dependent effect of exogenous nitric oxide on Cd-induced changes in antioxidative metabolism, ultrastructure, and photosynthetic performance in barley seedlings (*Hordeum vulgare*). *Journal of Plant Growth Regulation*, 2010, 29(4): 394-408.
- [32] Kopyra M, Stachoń-Wilk M, Gwóźdz E A. Effects of exogenous nitric oxide on the anti-oxidant capacity of cadmium-treated soybean cell suspension. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2006, 28(6):525-536.
- [33] Michele R D, Vurro E, Rigo C, Elviri L, Valentin M D, Careri M, Zottini M, Sanità di Toppi L, Schiavo F L. Nitric oxide is involved in cadmium-induced programmed cell death in *Arabidopsis* suspension cultures. *Plant Physiology*, 2009, 150(1): 217-228.
- [34] Balestrazzi A, Macovei A, Testoni C, Raimondi E, Donà M, Carbonera D. Nitric oxide biosynthesis in white poplar (*Populus alba* L.) suspension cultures challenged with heavy metals. *Plant Stress*, 2009, 3(1): 1-6.
- [35] Ma W W, Xu W Z, Xu H, Chen Y S, He Z Y, Ma M. Nitric oxide modulates cadmium influx during cadmium-induced programmed cell death in tobacco BY-2 cells. *Planta*, 2010, 232(2): 325-335.
- [36] Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Breusegem F V. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(10): 490-498.
- [37] Ammar W B, Nauairi I, Zarrouk M, Jamel F. Cadmium stress induces changes in the lipid composition and biosynthesis in tomato (*Lycopersicon*

- esculentum* Mill.) leaves. *Plant Growth Regulation*, 2007, 53(2): 75-85.
- [38] Romero-Puertas M C, Palma J M, Gomez M, Del Rio L A, Sandalio L M. Cadmium causes the oxidative modification of proteins in pea plants. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25(5): 677-686.
- [39] Britt A B. Molecular genetics of DNA repair in higher plants. *Trends in Plant Science*, 1999, 4(1): 20-25.
- [40] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(12): 909-930.
- [41] Papadakis A K, Roubelakis-Angelakis K A. Polyamines inhibit NADPH oxidase-mediated superoxide generation and putrescine prevents programmed cell death induced by polyamine oxidase-generated hydrogen peroxide. *Planta*, 2005, 220(6): 826-837.
- [42] Wang L N, Yang L M, Yang G J, Li X G, Song Y P, Wang X F, Hu X Y. Involvements of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and metallothionein in NO-mediated tomato tolerance to copper toxicity. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(15): 1298-1306.
- [43] Panda P, Nath S, Chanu T T, Sharma G D, Panda S K. Cadmium stress-induced oxidative stress and role of nitric oxide in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(15): 1737-1747.
- [44] Laspina N V, Groppa M D, Tomaro M L, Benavides M P. Nitric oxide protects sunflower leaves against Cd-induced oxidative stress. *Plant Science*, 2005, 169(2): 323-330.
- [45] Kazemi N, Khavari-Nejad R A, Fahimi H, Saadatmand S, Nejad-Sattari T. Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in leaves of *Brassica napus* L. under nickel stress. *Scientia Horticulturae*, 2010, 126(3): 402-407.
- [46] Tewari R K, Hahn E J, Paek K Y. Modulation of copper toxicity-induced oxidative damage by nitric oxide supply in the adventitious roots of *Panax ginseng*. *Plant Cell Reports*, 2008, 27(1): 171-181.
- [47] Xu J, Wang W Y, Yin H X, Liu X J, Sun H, Min Q. Exogenous nitric oxide improves antioxidative capacity and reduces auxin degradation in roots of *Medicago truncatula* seedlings under cadmium stress. *Plant and Soil*, 2010, 326(1/2): 321-330.
- [48] Filippou P, Antoniou C, Fotopoulos V. The nitric oxide donor sodium nitroprusside regulates polyamine and proline metabolism in leaves of *Medicago truncatula* plants. *Free Radical Biology and Medicine*, 2013, 56: 172-183.
- [49] Groppa M D, Rosales E P, Iannone M F, Benavides M P. Nitric oxide, polyamines and Cd-induced phytotoxicity in wheat roots. *Phytochemistry*, 2008, 69(14): 2609-2615.
- [50] Zhang L P, Mehta S K, Liu Z P, Yang Z M. Copper-Induced proline synthesis is associated with nitric oxide generation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant and Cell Physiology*, 2008, 49(3): 411-419.
- [51] Singh H P, Batish D R, Kaur G, Arora K, Kohli R K. Nitric oxide (as sodium nitroprusside) supplementation ameliorates Cd toxicity in hydroponically grown wheat roots. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 63(1/3): 158-167.
- [52] Singh H P, Kaur S, Batish D R, Sharma V P, Sharma N, Kohli P K. Nitric oxide alleviates arsenic toxicity by reducing oxidative damage in the roots of *Oryza sativa* (rice). *Nitric Oxide*, 2009, 20(4): 289-297.
- [53] Srivastava S, Dubey R S. Nitric oxide alleviates manganese toxicity by preventing oxidative stress in excised rice leaves. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(2): 819-825.
- [54] Hsu Y T, Kao C H. Cadmium toxicity is reduced by nitric oxide in rice leaves. *Plant Growth Regulation*, 2004, 42(3): 227-238.
- [55] Caro A, Puntarulo S. Nitric oxide decreases superoxide anion generation by microsomes from soybean embryonic axes. *Physiologia Plantarum*, 1998, 104(3): 357-364.
- [56] Delledonne M, Zeier J, Marocco A, Lamb C. Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(23): 13454-13459.
- [57] Martinez G R, Mascio P D, Bonini M G, Augusto O, Briviba K, Sies H, Maurer P, Röthlisberger U, Herold S, Koppo W H. Peroxynitrite does not decompose to singlet oxygen (<sup>1</sup>Δ<sub>g</sub>O<sub>2</sub>) and nitroxyl (NO<sup>-</sup>). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97(19): 10307-10312.
- [58] Thompson J E, Legge R L, Barber R F. The role of free radicals in senescence and wounding. *New Phytologist*, 1987, 105(3): 1044-1047.
- [59] Zhang H Y, Xu W Z, Guo G B, He Z Y, Ma M. Coordinated responses of phytochelatin and metallothioneins to heavy metals in garlic seedlings. *Plant Science*, 2005, 169(6): 1059-1065.
- [60] Qu W, Liu J, Fuquay R, Shimoda R, Sakurai T, Saavedra J E, Keefer L K, Waalkes M P. The nitric oxide prodrug, V-PYRRO/NO, protects against cadmium toxicity and apoptosis at the cellular level. *Nitric Oxide*, 2005, 12(2): 114-120.
- [61] Misra R R, Hochadel J F, Smith G T, Cook J C, Waalkes M P, Wink D A. Evidence that nitric oxide enhances cadmium toxicity by displacing the metal from metallothionein. *Chemical Research in Toxicology*, 1996, 9(1): 326-332.
- [62] Katakai K, Liu J, Nakajima K, Keefer L K, Waalkes M P. Nitric oxide induces metallothionein (MT) gene expression apparently by displacing zinc bound to MT. *Toxicology Letters*, 2001, 119(2): 103-108.
- [63] Abdel-Kader D E Z. Role of nitric oxide, glutathione and sulfhydryl groups in zinc homeostasis in plants. *American Journal of Plant Physiology*, 2007, 2(2): 59-75.
- [64] Wang Y S, Yang Z M. Nitric oxide reduces aluminum toxicity by preventing oxidative stress in the roots of *Cassia tora* L.. *Plant and Cell*



- Physiology, 2005, 46(12): 1915-1923.
- [65] Hu K D, Hu L Y, Li Y H, Zhang F Q, Zhang H. Protective roles of nitric oxide on germination and antioxidant metabolism in wheat seeds under copper stress. *Plant Growth Regulation*, 2007, 53(3): 173-183.
- [66] Phang I C, Leung D W M, Taylor H H, Burritt D J. The protective effect of sodium nitroprusside (SNP) treatment on *Arabidopsis thaliana* seedlings exposed to toxic level of Pb is not linked to avoidance of Pb uptake. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2011, 74(5): 1310-1315.
- [67] Xu J, Wang W J, Sun J H, Zhang Y, Ge Q, Du L G, Yin H X, Liu X J. Involvement of auxin and nitric oxide in plant Cd-stress responses. *Plant and Soil*, 2011, 346(1/2): 107-119.
- [68] Lux A, Martinka M, Vaculik M, White P J. Root responses to cadmium in the rhizosphere: a review. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(1): 21-37.
- [69] Yang J L, Li Y Y, Zhang Y J, Zhang S S, Wu Y R, Wu P, Zheng S J. Cell wall polysaccharides are specifically involved in the exclusion of aluminum from the rice root apex. *Plant Physiology*, 2004, 146(2): 602-611.
- [70] Correa-Aragunde N, Lombardo C, Lamattina L. Nitric oxide: an active nitrogen molecule that modulates cellulose synthesis in tomato roots. *New Phytologist*, 2008, 179(2): 386-396.
- [71] Paris R, Lamattina L, Casalongue C A. Nitric oxide promotes the wound-healing response of potato leaflets. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2007, 45(1): 80-86.
- [72] Pacoda D, Montefusco A, Piro G, Dalessandro G. Reactive oxygen species and nitric oxide affect cell wall metabolism in tobacco BY-2 cells. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(10): 1143-1156.
- [73] Xiong J, An L Y, Lu H, Zhu C. Exogenous nitric oxide enhances cadmium tolerance of rice by increasing pectin and hemicellulose contents in root cell wall. *Planta*, 2009, 230(4): 755-765.
- [74] Zhang Z Y, Wang H H, Wang X M, Bi Y R. Nitric oxide enhances aluminum tolerance by affecting cell wall polysaccharides in rice roots. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(9): 1701-1711.
- [75] 何虎翼, 何龙飞, 黎晓峰, 顾明华. 铝胁迫下硝普钠对黑麦和小麦根尖细胞壁铝吸附的影响. *广西农业生物科学*, 2007, 26(3): 235-239, 249-249.
- [76] Tian Q Y, Sun D H, Zhao M G, Zhang W H. Inhibition of nitric oxide synthase (NOS) underlies aluminum-induced inhibition of root elongation in *Hibiscus moscheutos*. *New Phytologist*, 2007, 174(2): 322-331.
- [77] Qiu Z B, Guo J L, Zhang M M, Lei M Y, Li Z L. Nitric oxide acts as a signal molecule in microwave pretreatment induced cadmium tolerance in wheat seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(1): 65-73.
- [78] Talukdar D. Arsenic-induced oxidative stress in the common bean legume, *Phaseolus vulgaris* L. seedlings and its amelioration by exogenous nitric oxide. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2013, 19(1): 69-79.
- [79] Verma K, Mehta S K, Shekhawat G S. Nitric oxide (NO) counteracts cadmium induced cytotoxic processes mediated by reactive oxygen species (ROS) in *Brassica juncea*: cross-talk between ROS, NO and antioxidant responses. *Biomaterials*, 2013, 26(2): 255-269.
- [80] Ye Y, Lin Z, Xing D. Nitric oxide promotes MPK6-mediated caspase-3-like activation in cadmium-induced *Arabidopsis thaliana* programmed cell death. *Plant, Cell and Environment*, 2013, 36(1): 1-15.
- [81] Arasimowicz-Jelonek M, Floryszak-Wieczorek J, Deckert J, Rucińska-Sobkowiak R, Gzyl J, Pawlak-Spradaa S, Abramowski D, Jelonek T, Gwóździa E A. Nitric oxide implication in cadmium-induced programmed cell death in roots and signaling response of yellow lupine plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 58: 124-134.
- [82] Innocenti G, Pucciariello C, Gleuher M L, Hopkins J, De Stefano M, Delledonne M, Puppo A, Bandouin E, Frenedo P. Glutathione synthesis is regulated by nitric oxide in *Medicago truncatula* roots. *Planta*, 2007, 225(6): 1597-1602.
- [83] Elviri L, Speroni F, Careri M, Mangia A, Sanità di Toppi L, Zottini M. Identification of *in vivo* nitrosylated phytochelatin in *Arabidopsis thaliana* cells by liquid chromatography-direct electrospray-linear ion trap-mass spectrometry. *Journal of Chromatography A*, 2010, 1217(25): 4120-4126.
- [84] Maksymiec W. Signaling responses in plants to heavy metal stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2007, 29(3): 177-187.

DOI: 10.5846/stxb201306241759

任海庆, 袁兴中, 刘红, 张跃伟, 周上博. 环境因子对河流底栖无脊椎动物群落结构的影响. 生态学报, 2015, 35(10): 3148-3156.

Ren H Q, Yuan X Z, Liu H, Zhang Y W, Zhou S B. The effects of environment factors on community structure of benthic invertebrate in rivers. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3148-3156.

## 环境因子对河流底栖无脊椎动物群落结构的影响

任海庆<sup>1,2</sup>, 袁兴中<sup>1,2,3,\*</sup>, 刘红<sup>1,2</sup>, 张跃伟<sup>1,2</sup>, 周上博<sup>1,2</sup>

1 重庆大学资源及环境科学学院, 重庆 400030

2 西南资源开发及环境灾害控制工程教育部重点实验室, 重庆 400030

3 煤矿灾害动力学与控制国家重点实验室, 重庆 400030

**摘要:**底栖无脊椎动物是河流生态系统的重要组成部分,在物质循环和能量流动中是不可或缺的重要环节。其群落结构特点与河流环境因子密切相关,能较好地反映河流生态系统健康状况。综述了物理因子(底质、温度、水深、水流、洪水干扰等)、化学因子(溶氧量、pH值、磷、氮等)、生物因子(水生植物、竞争和捕食)、人为干扰(电站建设、城镇化等)和综合因子对河流底栖无脊椎动物群落结构的影响,并根据国内外研究现状指出水流、海拔和洪水干扰等环境因子对河流底栖无脊椎动物群落结构影响的研究较少或不足,对这些环境因子的研究应是今后河流生态学领域需要着力推进重要内容。深入研究和完善环境因子与底栖无脊椎动物群落结构的关系可为保护底栖无脊椎动物群落、流域水生态系统管理和受损河流生态系统修复提供更为全面的科学依据。

**关键词:**底栖无脊椎动物; 环境因子; 群落结构

## The effects of environment factors on community structure of benthic invertebrate in rivers

REN Haiqing<sup>1,2</sup>, YUAN Xingzhong<sup>1,2,3,\*</sup>, LIU Hong<sup>1,2</sup>, ZHANG Yuewei<sup>1,2</sup>, ZHOU Shangbo<sup>1,2</sup>

1 College of Resource and Environmental Science, Chongqing University, Chongqing 400030, China

2 Key Laboratory of Southwest Resource Exploitation and Environmental Disaster Controlling Engineering of Ministry of Education, Chongqing 400030, China

3 State Key Laboratory of Coal Mine Disaster Dynamics and Control, Chongqing University, Chongqing 400030, China

**Abstract:** Benthic invertebrate refers to aquatic animals living at the bottom of water in the all or part of life history. As an important component in river ecosystem, it is also an indispensable connection link in energy flow and matter cycle. Benthic invertebrates are characterized by long life cycle, slow action, broad range of types and large body size, which are convenient for collection and observation. The distribution, abundance and diversity of benthic invertebrate can convey information of environmental pollution. Some groups display strong resistance against severe environment, while other groups are sensitive to changes in environmental conditions. The characteristics of benthic invertebrate reflect the health state of river ecosystem. Benthic invertebrate is one type of significant indicator organisms in river health assessment. At present, many scholars mainly focused on river health assessment and the effects of a few environmental factors on benthic invertebrate community structure. The effects of environment factors on community structure of benthic invertebrate are very complex; there are numerous environment factors and the effects of different environment factors on different benthic invertebrate groups are not completely the same. This article discusses the influences of environment factors including physical factors (bottom sediment, water temperature, water depth, water current, etc.), chemical factors (dissolved

基金项目:国家自然科学基金项目(51179214)

收稿日期:2013-06-24; 网络出版日期:2014-05-30

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xzyuan63@aliyun.com

oxygen, total phosphorous, total nitrogen, etc.), biological factors (aquatic plants, competition and predation), anthropogenic disturbance and other combined factors on community structure of benthic invertebrate. Different environment factors impose different impacts on benthic invertebrates. Bottom sediment is an essential condition for all life activities including growth, reproduction, etc. Any species has the strict living temperature range. Community structure of benthic invertebrate is directly influenced by the fluctuation of temperature. Water depth is one of major environment factors of community structure of benthic invertebrate. In general, the density and biomass of benthic invertebrate continuously vary with water depth. Water flow not only affects feed conditions of benthic invertebrate, rivers productivity, competition among species and within species, larval living places, but also has significant impacts on the community structure of river. Flow velocity determines the composition of benthic invertebrate community. Altitude determines the changes of temperature, light and other environment factors and indirectly affects the community structure of benthic invertebrate. Water chemical factors are closely related to community structure of benthic invertebrate. Aquatic plants provide excellent habitat fields for propagation, feeding and living for benthic invertebrate. Benthic invertebrates are affected by both competition and predation; excessive competition and predation often result in the reduction in species diversity, secondary productivity and feeding conditions as well as the changes in community structure of benthic invertebrate. Anthropogenic disturbance (such as power plant construction, thermal discharge and urbanization) is mainly response for the changes of the community structure of benthic invertebrate. The effects of water flow, water velocity, altitude and flood on community structure of benthic invertebrate are seldom reported. These environment factors should be perfected and investigated in the future.

**Key Words:** benthic invertebrate; environment factors; community structure

底栖无脊椎动物是指生活史的全部或大部分时间生活于水体底质内或之上的水生动物群,是河流水生态系统的重要组成部分,在维持水生态系统的平衡中起着十分重要的作用。底栖无脊椎动物所涉门类众多、生命周期较长、体型较大、活动缓慢;其物种分布、丰富度和多样性能传达环境被污染的信息,部分类群既有对恶劣环境抗性很强的种类,又有对环境条件变化(如溶氧量、pH 值、底质类型等)很敏感的种类。因此,底栖无脊椎动物被广泛认为是河流生态系统健康的指示生物之一<sup>[1-2]</sup>。目前,国内外已有不少学者利用底栖无脊椎动物对河流生态系统健康状况进行了评价,但关于河流底栖无脊椎动物群落结构与环境因子关系方面的研究还不够全面。

底栖无脊椎动物是食物链中的重要环节,在水体中能促进有机碎屑分解,通过摄食、排泄和在沉积物中活动,释放营养盐到水体中,同时也能加快营养盐的移动速度<sup>[3]</sup>。其群落结构与环境因子联系密切,在不同的季节和生境中,种类组成、丰度都存在明显的差异性<sup>[4]</sup>。环境因子对底栖无脊椎动物的影响非常复杂,不仅环境因子众多,而且不同的环境因子对不同的底栖无脊椎动物类群有着不完全一致的作用。因此,研究底栖无脊椎动物群落结构与环境因子的关系具有重要意义,可为保护底栖无脊椎动物群落和流域水生态系统管理提供重要的科学依据,同时也是河流生态学研究的基础,并且一直是研究的热点<sup>[5-8]</sup>。本文从物理因子、化学因子、生物因子、人为干扰及综合因子方面综述了对河流底栖无脊椎动物群落结构的影响,指出环境因子对河流底栖无脊椎动物群落结构相关研究尚需完善之处,并为今后相关的研究方向提供参考。

## 1 物理因子

### 1.1 底质

底质是影响河流底栖无脊椎动物群落结构最重要的环境因素之一<sup>[9-10]</sup>,是底栖无脊椎动物生长、繁殖等一切生命活动的必备条件,其粒径大小、异质性、表面结构、稳定性等对底栖无脊椎动物群落结构的组成影响很大。

国内根据《河流泥沙颗粒分析规程》将底质分为粘粒( $<0.004$  mm)、粉沙( $0.004—0.062$  mm)、沙粒

(0.062—2.0 mm)、砾石(2.0—16.0 mm)、卵石(16.0—250.0 mm)、漂石(>250.0 mm)六类<sup>[11]</sup>。国外河流生态学研究采用 Cummins 的分类方法将底质分为淤泥(<0.05 mm)、细沙(0.05—2 mm)、砂砾(2—16 mm)、卵石(16—64 mm)、圆石(64—256 mm)、漂石(>256 mm)<sup>[12]</sup>。底质类型的不同直接影响底栖无脊椎动物群落结构<sup>[13]</sup>。就理论上而言,淤泥、细沙和砂砾的稳定性较差,异质性低,底栖无脊椎动物的生物量和多样性较低;卵石、圆石和漂石表面结构复杂,稳定性较好,生物量和多样性较高。王强等<sup>[14]</sup>对西南山地源头溪流附石性水生昆虫群落特征及多样性研究发现大圆石(粒径(214.7±29.9) mm)上水生昆虫多度显著高于小圆石(粒径(122.3±12.9) mm), Shannon-Wiener 多样性指数和 Margalef 丰度指数也显著高于小圆石; Hildrew 等<sup>[15]</sup>、Reice<sup>[10]</sup>、Rabeni 和 Minshall<sup>[16]</sup>认为河流底质粒径平均大小影响底栖无脊椎动物群落结构。

底栖无脊椎动物主要取食浮游生物、底栖藻类和水草碎屑,其多样性和丰度随着底质中浮游生物和水草碎屑数量变化而变化。因此底质组成成分不同,将影响底栖无脊椎动物群落结构的组成。Angradi<sup>[17]</sup>和 Hawkins<sup>[18]</sup>认为包含树叶、砾石、树木等的底质生境比含有沙粒和基岩简单结构的底质生境有更高的底栖无脊椎动物多样性;但是过高的浮游生物、底栖藻类和水草碎屑生物量反而导致生境缺氧,可能导致底栖无脊椎动物多样性和丰度下降,如生活于 Michigan 河的一种摇蚊 *Brillia flavifrons* 主食植物叶子,当底质中富含新鲜植物叶子时较衰败叶子具更高的生长速率<sup>[19]</sup>。

## 1.2 温度

任何物种都生活在严格的温度范围内,温度的变化直接或间接影响底栖无脊椎动物群落结构。Ward 和 Stanford<sup>[20]</sup>认为温度格局影响昆虫生命周期,从而导致昆虫密度增加。Hay 等<sup>[21]</sup>对 Missouri 河内大型无脊椎动物漂移密度与非生物因子的关系进行了研究,提出水温是河流上游重要的预测因子。全球气候变化对河流底栖无脊椎动物群落的影响一直是研究者关注的重点。Hughes<sup>[22]</sup>认为群落结构和组成的变化被作为是生物结构对气候变化的一种信号,气候变化的结果将影响生物的生理机能、物候关系和分布等。Floury 等<sup>[23]</sup>人对河流大型无脊椎动物和气候变化进行 30a(1979—2008 年)数据统计,结果显示,相对 30a 前,温度升高 0.9 °C,流速缓慢或者静止的水域中大型无脊椎动物(包括外来物种)逐渐转向耐污种和广适种。除此之外,季节变化对底栖无脊椎动物群落结构也产生一定的影响, Kosnicki 和 Sites<sup>[24]</sup>对美国 Missouri Ozark 河流进行了研究,指出在一年内不同季节,底栖无脊椎动物群落结构随着季节变化而变化。

## 1.3 水深

底栖无脊椎动物群落结构明显的随着水深的变化而变化。Beisel 等<sup>[25]</sup>对在中尺度生境特征的影响下,河流群落结构与空间变化的关系研究中,指出除了底质外,河流水深是影响底栖无脊椎动物的重要因素,在很小的范围内,水深与底栖无脊椎动物的均匀度成正相关,与多度成负相关关系。Heino<sup>[26]</sup>研究了空间异质性、生境大小和水质对静水中底栖无脊椎动物群落结构的影响,发现刮食者物种丰富度与河流水深成正相关性。杨青瑞和陈求稳<sup>[27]</sup>对漓江大型底栖无脊椎动物及其与水环境的关系研究发现,水深是影响大型底栖无脊椎动物群落结构和分布的主要环境因子。

## 1.4 水流

水流对底栖无脊椎动物群落结构的影响包括流速和流量。通常急流水域中的含氧量一般达到饱和,适合喜氧型底栖无脊椎动物栖息;反之,流速缓慢或者静止的水域中含氧量较低,适合需氧量低的底栖无脊椎动物栖息。流量的增加导致沿岸凋落物输入的增加,为底栖无脊椎动物提供更多食物来源,并且最佳流量对河流生态系统有积极的作用。

一般来说,河流上游(尤其是源头段)流速湍急,河流底质多为岩块、砾石,植物落叶基本没有分解,水质较好,适合蜉蝣目、毛翅目和襁翅目等类群栖息;到河流下游,流速缓慢,底质粒径逐渐变小,主要适合腹足纲、环节动物门等动物栖息。在研究过程中流速被认为是底栖无脊椎动物栖息地生境中重要因子,在讨论时空变化对底栖无脊椎动物影响时,应该把流速的变化考虑在内<sup>[28]</sup>。Nelson 和 Lieberman<sup>[29]</sup>在流量和其他环境因素对底栖无脊椎动物的影响研究中发现,流速是解释群落结构最重要的变量。Nelson<sup>[30]</sup>也提出流速是影响底栖

无脊椎动物群落结构最基本的环境因子。

水流流量不仅影响河流生产力<sup>[31]</sup>、种间和种内的竞争力<sup>[32]</sup>和稚虫的分布地点<sup>[33]</sup>,而且对河流底栖无脊椎动物群落结构有显著性影响。孙小玲等<sup>[34]</sup>对春季昌江大型底栖无脊椎动物群落结构及功能摄食类群的空间分布研究表明,流量的增加会加速河流中沿岸凋落物的输入,水温的升高会加速凋落物的分解,进而增加河流中有机碳和其他溶解物质的含量,从而决定底栖无脊椎动物的群落结构。Li 等<sup>[35]</sup>人在香溪河底栖无脊椎动物和它们对河道环境流量的应用方面建设了生境适宜模型,通过最低要求河道流量(水文级)、最小河道环境流量(生物物种水平)和最佳河道环境流量(生态系统水平)研究发现年平均流量的 42.91%(2.639 m<sup>3</sup>/s)是保护河流生态系统健康、保持河道生物多样性、减少小水电站影响的最佳河道环境流量。

### 1.5 洪水干扰

洪水干扰能改变底栖无脊椎动物群落结构组成,洪水持续时间、流量大小、水位波动等因素对底栖无脊椎动物群落结构产生不同程度的影响。在国外,洪水与河流底栖无脊椎动物群落结构关系的相关研究开始较早,但缺乏系统性研究,仍不完善;这方面的研究在国内几乎空白。

Junk 等人在 1989 年提出洪水脉冲理论概念,认为洪水脉冲是“河流-洪泛区”系统生物生存、生产力和交互作用的主要驱动力<sup>[36]</sup>,其属性主要包括洪水量级、脉冲时间、淹水时间等,此理论用以解释河流洪泛湿地能量及营养的动态变化。当丰水季节,泛滥洪水建立了河流与洪泛区之间的水力联系,洪水径流不断地由河流向洪泛区提供有机营养物质输入,水栖生物及无脊椎动物迅速生长;枯水季节,其河道与洪泛区各自维持自身的营养物质循环<sup>[37]</sup>。此理论也指出在洪泛区系统内具有较高的生物量,但受到地形、地貌因素的限制,洪泛区与河流有机质交换会受到影响,在水文连通性不是很好的情况下,洪泛区有机体也可能显著地影响河流系统的食物网<sup>[38]</sup>,因此,洪泛区是生物多样性研究的热点区域。现阶段对洪泛区动物研究,主要集中在鱼类和水鸟的研究,如 Bayley<sup>[39]</sup>对鱼类的研究和 Roshier<sup>[40]</sup>对鸟类的研究,但是对底栖无脊椎动物的研究工作非常稀少。

洪水干扰对不同流域内底栖无脊椎动物群落结构的影响已有研究,如 Mundahl 和 Hunt<sup>[41]</sup>在美国进行了不同级别的溪流对底栖无脊椎动物影响的研究,发现洪水干扰导致很多溪流中无脊椎动物的密度减少 75%—95%,类群丰富度减少 30%—70%,在一级和二级溪流中,群落结构变得更加简单,但是在四级溪流中没有这种变化;还指出不同的洪水干扰程度对溪流群落结构的恢复需要不同的时间。Bond 和 Downes<sup>[42]</sup>对澳大利亚的 8 条人工河流进行研究,结果表明洪水干扰是对底栖无脊椎动物群落影响的重要机制。除此之外,Resh 等<sup>[43]</sup>、Lake<sup>[44]</sup>也对洪水与底栖无脊椎动物群落结构的关系进行了研究。

### 1.6 海拔

海拔高低决定了一个区域的温度和光照等环境因子的变化,间接影响底栖无脊椎动物群落结构组成。不同季节底栖无脊椎动物群落结构的不同,除了氨氮、硬度和水温等环境因子外,海拔也是主要的影响因子之一<sup>[45]</sup>。Mishra 等<sup>[46]</sup>对印度喜马拉雅冰川河流的底栖无脊椎动物分布格局进行了研究,指出在高海拔河流中,蜉蝣目、毛翅目、双翅目、襁翅目和鞘翅目占底栖无脊椎动物总量的比例大于 80%。Carvalho 等<sup>[47]</sup>研究了巴西半干旱地区间歇性的河流中底栖无脊椎动物结构,发现除底质类型、植物和枯枝落叶外,海拔也是影响底栖无脊椎动物组成的重要因子之一。Loayza-Muro 等<sup>[48]</sup>认为高海拔为底栖无脊椎动物群落创造了独特的具有挑战的环境,限制了底栖动物群落的多样性。渠晓东等<sup>[49]</sup>对雅砻江锦屏段及其主要支流 25 个采样点的大型底栖动物进行了调查研究,发现 5 月份和 11 月份影响底栖无脊椎动物的主要环境因子为海拔高度、氨氮和硬度等。Carter 等<sup>[50]</sup>在三类生境尺度与溪流底栖无脊椎动物群落结构关系的研究中发现,物种组成是随着土地利用的海拔变化而变化的,但物种多样性与海拔之间并没有明显的关系。

## 2 化学因子

底栖无脊椎动物生活史的全部或者大部分时间都生活在水中,其群落结构与水体中化学因子(包括溶氧

量、pH 值、氮、磷等)有着紧密的联系。

溶氧量是水体中影响底栖无脊椎动物群落结构的重要因素之一,不同的类群对溶氧量需求不同。任淑智<sup>[51]</sup>指出底栖无脊椎动物种类的多样性指数与水中溶氧呈显著正相关关系。Buss 等进行了环境恶化和水质对底栖无脊椎动物群落结构影响的研究,提出溶氧量与底栖无脊椎动物群落有密切的关系<sup>[52]</sup>。陈小华等以上海地区为例<sup>[53]</sup>,选取平原河网地区底栖无脊椎动物作为生物评价基准,认为溶氧量是对河道水质评价的重要指标之一。McClelland 和 Brusven<sup>[54]</sup>研究发现蜉蝣目物种的敏感度与栖息生境中溶氧量有着密切的关系。Lemly 对污染河流底栖昆虫群落修复的研究中发现溶氧量是直接影响底栖生物的重要因子<sup>[55]</sup>。Negi 和 Mangain<sup>[56]</sup>研究了季节变化对底栖无脊椎动物的影响,认为底栖无脊椎动物多样性受水中溶氧量控制。

底栖无脊椎动物群落结构与水体中氮、磷含量紧密联系。吴东浩等<sup>[57]</sup>在确定西苕溪上游流域大型底栖无脊椎动物河流营养盐浓度阈值中,发现总氮和总磷的突变点分别为 1.1409 mg/L 和 0.1033—0.1035 mg/L,当总氮和总磷超过各自阈值时会导致大型底栖无脊椎动物群落结构的严重退化。Duran<sup>[58]</sup>在土耳其对 Behzat 河用底栖无脊椎动物和物化参数监测水质,发现在夏季河流下游段含有较高的磷酸盐和氮离子,从而导致较低的底栖动物丰度。Bourassa 和 Morin<sup>[59]</sup>研究发现无脊椎动物的丰度随着总磷含量变化而变化,认为河流的无脊椎动物群落结构变化与磷含量有关。Feece 和 Richardson<sup>[60]</sup>在研究加拿大不列颠哥伦比亚省西南部的大河流、内陆河和海岸的底栖无脊椎动物结构组成的过程中,发现底栖动物的丰度与  $\text{NO}_2\text{NO}_3\text{-N}$ 、pH 值和海拔等环境因子有关外,还和总氮的含量有关。王备新等<sup>[61]</sup>对常州地区太湖流域上游水系大型底栖无脊椎动物群落结构特征及其与环境的关系进行了研究,指出总氮和总磷对该地区大型底栖无脊椎动物群落结构的影响较大。除总氮、总磷含量水平外, $\text{NH}_4^+\text{-N}$  含量也影响底栖无脊椎动物群落结构,如吴东浩研究发现  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  是影响西苕溪底栖动物分布的关键环境因子<sup>[62]</sup>。

水体中 pH 值、浊度、电导等对底栖无脊椎动物群落结构也产生一定的影响。pH 值对底栖无脊椎动物的繁殖能力影响很大,pH 值在 5.0 以下时,底栖无脊椎动物的生物量明显减小,繁殖能力也显著减弱<sup>[63]</sup>。Thomsen 和 Friberg<sup>[64]</sup>指出,pH 值较低直接影响底栖无脊椎动物的出生率,导致底栖无脊椎动物多样性降低。Clements<sup>[65]</sup>、Peiffer 等<sup>[66]</sup>认为溪流中 pH 值降低能触发重金属的释放,引起底栖无脊椎动物中毒。蒋万祥等<sup>[67]</sup>对香溪河底栖无脊椎动物空间分布进行了研究,发现 pH 值、浊度和电导对九冲河大型底栖动物群落结构影响显著。

### 3 生物因子

#### 3.1 水生植物

水生植物是河流生境的重要组成部分,可为底栖无脊椎动物提供庇护场、繁殖、栖息场所等优良生境<sup>[68-69]</sup>,因此能显著影响底栖无脊椎动物群落结构和空间分布。水生植物的存在提高了河流生境的异质性,含有水生植被的水域会有更高的底栖无脊椎动物多样性。Kaenel 等<sup>[70]</sup>研究了水生植物的管理对底栖无脊椎动物群落结构的影响,指出清除水生植物后,底栖无脊椎动物的总数下降约 65%;同时建议水生植物只能在夏天清除,并将清除的植物放在河床上为无脊椎动物提供庇护场。Percival 和 Whitehead<sup>[71]</sup>、Rooke<sup>[72]</sup>也得出在相同的河流,覆盖植物的区域内无脊椎动物的丰富性和多样性比无水生植物区域高。

#### 3.2 竞争和捕食

竞争和捕食也是影响底栖无脊椎动物群落结构的因素,过度的竞争和捕食往往造成物种多样性、次级生产力和取食条件下降,导致底栖无脊椎动物群落结构发生变化。如蜉蝣目、毛翅目、摇蚊和颤蚓类等底栖动物在不同密度下进行的培养实验表明,高密度造成同种或异种个体变小,死亡率增加,世代数减少,从而导致生物量降低<sup>[73]</sup>。随着渔业活动越来越频繁,渔民过多的放养捕食种类,捕食作用导致底栖无脊椎动物的生物量急剧下降,对底栖无脊椎动物群落结构造成重大影响。Gilinsky<sup>[74]</sup>指出鱼类捕食对底栖无脊椎动物密度和种类数有显著的影响。除此之外,食物量的大小对底栖无脊椎动物群落也有一定的影响。水体中叶绿素和藻类

是底栖无脊椎动物的食物来源之一,当它们的现存量发生剧变时,底栖无脊椎动物数量和生物量也随之发生较大变化<sup>[75]</sup>。

#### 4 人为干扰

陈浒等<sup>[76]</sup>研究了乌江梯级电站开发对大型底栖无脊椎动物群落结构和多样性的影响,表明梯级水库的修建使底质环境差异变小,底栖动物物种丰度、密度和生物多样性降低,群落类型趋于简单,优势类群表现不明显;并且水库建成的年代越久,底栖动物的丰度、密度就越低,群落的组成类群就越少,物种组成以寡毛类和摇蚊类为主。胡德良和杨华南<sup>[77]</sup>研究了热排放对湘江湘潭电厂江段大型底栖无脊椎动物群落结构的影响,发现在强增温区没有底栖无脊椎动物,自然水温在 26 °C 以下的季节里,中、低增温区底栖动物种类和数量比自然水体要丰富,多样性指数值相应增高;但是突然停止温排,增温区内喜温动物有可能受冷冲击而死亡。刘东晓等<sup>[78]</sup>研究了城镇化对钱塘江中游支流水质和底栖动物群落结构的影响,结果表明随着城镇化水平提高,城镇溪流表现出高氮、磷营养盐水平、敏感底栖动物物种消失、耐污物种个体数量急剧上升等城镇溪流退化的共性现象。

#### 5 综合因子

实际上,在河流生态系统中,每一个环境因子都不是独立地发挥作用,总是和其他环境因子综合作用于底栖无脊椎动物群落结构。张勇等<sup>[79]</sup>对钱塘江中游流域不同空间尺度环境因子对底栖动物群落的影响进行了研究,表明底栖无脊椎动物受到流域尺度环境因子和河段尺度环境因子的综合影响;流域尺度的关键环境变量是纬度、海拔、样点所在流域大小、森林用地百分比,河段尺度是总氮、总磷、钙浓度、二氧化硅浓度和平均底质得分。Sharma 等<sup>[80]</sup>人研究 Tons 河底栖无脊椎动物时指出,河流流速、水深、浊度、溶氧量和底质类型是共同影响底栖无脊椎动物多样性的环境因子。

#### 6 底栖无脊椎动物群落结构的研究展望

底栖无脊椎动物群落结构特征主要取决于环境因子的特点,环境因子的变化影响底栖无脊椎动物的生长、捕食、繁殖和群落的演替等,并最终使整个群落结构发生变化。由于不同类群底栖无脊椎动物在丰度、密度、生物量和多样性等特征上的不同,能够反映河流生态系统中环境因子的特点。对底栖无脊椎动物群落结构与环境因子的研究不仅是生态学研究的基础,也是河流生态学的主要研究内容之一,同时也为保护底栖无脊椎动物群落和受损河流生态系统修复提供了科学依据。

根据国内外研究现状,不少研究者主要是利用底栖无脊椎动物具有易采集、种类多、对各种干扰反应敏感以及比较容易鉴定等特点,用于对河流生态系统健康进行评价,侧重于对底栖无脊椎动物群落结构与河流水质、底质、温度、水深、生物因子和人为干扰之间关系的研究。但是,对于底栖无脊椎动物群落结构与水流、海拔、和洪水干扰等环境因子的研究较少或者不足,因此,对上述环境因子与底栖无脊椎动物群落结构的关系今后是需要完善和重点研究的内容。在底栖无脊椎动物群落结构与环境因子关系的研究中,应注重研究和了解河流底栖无脊椎动物群落的功能群类型,研究底栖无脊椎动物功能群的时空动态及其与综合性环境因子(包括沉积物结构、氧含量、营养元素、有机物含量、颗粒型有机碳、温度、水流、水质、等等)变化的相互关系;研究不同空间尺度的河流生境异质性及多维环境梯度(从源头到河口的纵向梯度,从河流河道到河漫滩、高地的侧向梯度,上行流、下行流的垂直梯度)对底栖无脊椎动物功能群多样性的影响;加强底栖无脊椎动物功能群对河流的自然和人为干扰响应的研究。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Niemi G J, McDonald M E. Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, 35(1): 89-111.

- [ 2 ] 王备新, 杨莲芳, 胡本进, 单林娜. 应用底栖动物完整性指数 B-IBI 评价溪流健康. 生态学报, 2005, 25(6): 1481-1490.
- [ 3 ] Covich A P, Palmer M A, Croel T A. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience*, 1999, 49(2): 119-127.
- [ 4 ] Álvarez-Cabria M, Barquín J, Juanes J A. Macroinvertebrate community dynamics in a temperate European Atlantic river. Do they conform to general ecological theory? *Hydrobiologia*, 2011, 658(1): 277-291.
- [ 5 ] Johnson R K, Wiederholm T. Classification and ordination of profundal macroinvertebrate communities in nutrient poor, oligo-mesohumic lakes in relation to environmental data. *Freshwater Biology*, 1989, 21(3): 375-386.
- [ 6 ] 李强, 杨莲芳, 吴璟, 王备新. 西苕溪 EPT 昆虫群落分布与环境因子的典范对应分析. 生态学报, 2006, 26(11): 3817-3825.
- [ 7 ] 闫云君, 李晓宇. 汉江流域黑竹冲河五种优势摇蚊的周年生产量及营养基础分析. 湖泊科学, 2006, 19(2): 585-591.
- [ 8 ] 吴璟, 杨莲芳, 李强, 王备新. 西苕溪中上游流域水生甲虫分布与环境的关系. 应用与环境生物学报, 2008, 14(1): 64-68.
- [ 9 ] Arunachalam M, Nair K C M, Vijverberg J, Kortmulder K, Suriyanarayanan H. Substrate selection and seasonal variation in densities of invertebrates in stream pools of a tropical river. *Hydrobiologia*, 1991, 213(2): 141-148.
- [ 10 ] Reice S R. The role of substratum in benthic macroinvertebrate microdistribution and litter decomposition in a woodland stream. *Ecology*, 1980, 61(3): 580-590.
- [ 11 ] 王强. 山地河流生境对河流生物多样性的影响研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2011.
- [ 12 ] Cummins K W. An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. *American Midland Naturalist*, 1962, 67(2): 477-504.
- [ 13 ] 段学花, 王兆印, 程东升. 典型河床底质组成中底栖动物群落及多样性. 生态学报, 2007, 27(4): 1664-1672.
- [ 14 ] 王强, 袁兴中, 刘红. 西南山地源头溪流附石性水生昆虫群落特征及多样性——以重庆鱼肚河为例. 水生生物学报, 2011, 35(5): 887-892.
- [ 15 ] Hildrew A G, Townsend C R, Henderson J. Interactions between larval size, microdistribution and substrate in the stoneflies of an iron-rich stream. *Oikos*, 1980, 35(3): 387-396.
- [ 16 ] Rabeni C F, Minshall G W. Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. *Oikos*, 1977, 29(1): 33-43.
- [ 17 ] Angradi T R. Inter-habitat variation in benthic community structure, function, and organic matter storage in three Appalachian headwater streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 1996, 15(1): 42-63.
- [ 18 ] Hawkins C P. Substrate associations and longitudinal distributions in species of Ephemereididae (Ephemeroptera: Insecta) from Western Oregon. *Freshwater Invertebrate Biology*, 1984, 3(4): 181-188.
- [ 19 ] Stout R J, Taft W H. Growth patterns of a chironomid shredder on fresh and senescent tag alder leaves in two Michigan streams. *Journal of Freshwater Ecology*, 1985, 3(2): 147-153.
- [ 20 ] Ward J V, Stanford J A. Ecological factors controlling stream zoobenthos with emphasis on thermal modification of regulated streams // *The Ecology of Regulated Streams*. US: Springer, 1979: 35-53.
- [ 21 ] Hay C H, Franti T G, Marx D B, Peters E J, Hesse L W. Macroinvertebrate drift density in relation to abiotic factors in the Missouri River. *Hydrobiologia*, 2008, 598(1): 175-189.
- [ 22 ] Hughes L. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15(2): 56-61.
- [ 23 ] Flourey M, Usseglio-Polatera P, Ferreol M, Delattre C, Souchon Y. Global climate change in large European rivers: long-term effects on macroinvertebrate communities and potential local confounding factors. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 1085-1099.
- [ 24 ] Kosnicki E, Sites R W. Seasonal predictability of benthic macroinvertebrate metrics and community structure with maturity-weighted abundances in a Missouri Ozark stream, USA. *Ecological Indicators*, 2011, 11(2): 704-714.
- [ 25 ] Beisel J N, Usseglio-Polatera P, Thomas S, Moreteau J C. Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristics. *Hydrobiologia*, 1998, 389(1/3): 73-88.
- [ 26 ] Heino J. Lentic macroinvertebrate assemblage structure along gradients in spatial heterogeneity, habitat size and water chemistry. *Hydrobiologia*, 2000, 418(1): 229-242.
- [ 27 ] 杨青瑞, 陈求稳. 漓江大型底栖无脊椎动物及其与水环境的关系. 水利水电科技进展, 2010, 30(6): 8-10.
- [ 28 ] Leunda P M, Oscoz J, Miranda R, Ariño A H. Longitudinal and seasonal variation of the benthic macroinvertebrate community and biotic indices in an undisturbed Pyrenean river. *Ecological Indicators*, 2009, 9(1): 52-63.
- [ 29 ] Nelson S M, Lieberman D M. The influence of flow and other environmental factors on benthic invertebrates in the Sacramento River, U.S.A. *Hydrobiologia*, 2002, 489(1/3): 117-129.
- [ 30 ] Nelson S M. Response of stream macroinvertebrate assemblages to erosion control structures in a wastewater dominated urban stream in the southwestern U.S. *Hydrobiologia*, 2011, 663(1): 51-69.
- [ 31 ] Patterson M R, Sebens K P, Olson R R. In situ measurements of flow effects on primary production and dark respiration in reef corals. *Limnology*



- and Oceanography, 1991, 36(5): 936-948.
- [32] Kim K, Lasker H R. Flow-mediated resource competition in the suspension feeding gorgonian *Plexaura homomalla* (Esper). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1997, 215(1): 49-64.
- [33] Abelson A, Denny M. Settlement of marine organisms in flow. Annual Review of Ecology and Systematics, 1997, 28(1): 317-339.
- [34] 孙小玲, 蔡庆华, 李凤清, 杨顺益, 谭路. 春季昌江大型底栖无脊椎动物群落结构及功能摄食类群的空间分布. 应用与环境生物学报, 2012, 18(2): 163-169.
- [35] Li F Q, Cai Q H, Fu X C, Liu J K. Construction of habitat suitability models (HSMs) for benthic macroinvertebrate and their applications to instream environmental flows: A case study in Xiangxi River of Three Gorges Reservoir region, China. Progress in Natural Science, 2009, 19(3): 359-367.
- [36] Junk W J, Bayley P B, Sparks R E. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 1989, 106: 110-127.
- [37] 卢晓宁, 邓伟, 张树清. 洪水脉冲理论及其应用. 生态学杂志, 2007, 26(2): 269-277.
- [38] Tockner K, Malard F, Ward J V. An extension of the flood pulse concept. Hydrological Processes, 2000, 14(16-17): 2861-2883.
- [39] Bayley P B. Factors affecting growth rates of young tropical floodplain fishes: seasonality and density-dependence. Environmental Biology of Fishes, 1988, 21(2): 127-142.
- [40] Roshier D A, Robertson A I, Kingsford R T. Responses of waterbirds to flooding in an arid region of Australia and implications for conservation. Biological Conservation, 2002, 106(2): 399-411.
- [41] Mundahl N D, Hunt A M. Recovery of stream invertebrates after catastrophic flooding in southeastern Minnesota, USA. Journal of Freshwater Ecology, 2011, 26(4): 445-457.
- [42] Bond N R, Downes B J. The independent and interactive effects of fine sediment and flow on benthic invertebrate communities characteristic of small upland streams. Freshwater Biology, 2003, 48(3): 455-465.
- [43] Resh V H, Brown A V, Covich A P, Gurtz M E, Li H W, Minshall G W, Reice S R, Sheldon A L, Wallace J B, Wissmar R C. The role of disturbance in stream ecology. Journal of the North American Benthological Society, 1988, 7(4): 433-455.
- [44] Lake P S. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. Journal of the North American Benthological Society, 2000, 19(4): 573-592.
- [45] 汪兴中, 蔡庆华, 李凤清, 段树桂. 南水北调中线水源区溪流大型底栖动物群落结构的时空动态. 应用与环境生物学报, 2009, 15(6): 803-807.
- [46] Mishra A S, Nautiyal P, Semwal P. Distributional patterns of benthic macro-invertebrate fauna in the glacier fed rivers of Indian Himalaya. Our Nature, 2013, 11(1): 36-44.
- [47] Carvalho L K, Farias R L, Medeiros E S F. Benthic invertebrates and the habitat structure in an intermittent river of the semi-arid region of Brazil. Neotropical Biology and Conservation, 2013, 8(2): 57-67.
- [48] Loayza-Muro R A, Elias-Letts R, Marticorena-Ruiz J K, Palomino E J, Duivenvoorden J F, Kraak M H S, Admiraal W. Metal-induced shifts in benthic macroinvertebrate community composition in Andean high altitude streams. Environmental Toxicology and Chemistry, 2010, 29(12): 2761-2768.
- [49] 渠晓东, 曹明, 邵美玲, 黎道丰, 蔡庆华. 雅砻江(锦屏段)及其主要支流的大型底栖动物. 应用生态学报, 2007, 18(1): 158-162.
- [50] Carter J L, Fend S V, Kennelly S S. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structure. Freshwater Biology, 1996, 35(1): 109-124.
- [51] 任淑智. 北京地区河流中大型底栖无脊椎动物与水质关系的研究. 环境科学学报, 1991, 11(1): 31-46.
- [52] Buss D F, Baptista D F, Silveira M P, Nessimian J L, Dorvillé L F M. Influence of water chemistry and environmental degradation on macroinvertebrate assemblages in a river basin in south-east Brazil. Hydrobiologia, 2002, 481(1/3): 125-136.
- [53] 陈小华, 康丽娟, 孙从军, 杨青. 典型平原河网地区底栖动物生物指数筛选及评价基准研究. 水生生物学报, 2013, 37(2): 191-198.
- [54] McClelland W T, Brusven M A. Effects of sedimentation on the behaviour and distribution of riffle insects in a laboratory stream. Aquatic Insects, 1980, 2(3): 161-169.
- [55] Lemly A D. Modification of benthic insect communities in polluted streams: combined effects of sedimentation and nutrient enrichment. Hydrobiologia, 1982, 87(3): 229-245.
- [56] Negi R K, Mangain S. Seasonal variation of benthic macro invertebrates from Tons River of Garhwal Himalaya Uttarakhand. Pakistan Journal of Biological Sciences, 2013, 16(22): 1510-1516.
- [57] 吴东浩, 于海燕, 吴海燕, 周斌, 王备新. 基于大型底栖无脊椎动物确定河流营养盐浓度阈值——以西苕溪上游流域为例. 应用生态学报, 2010, 21(2): 483-488.
- [58] Duran M. Monitoring water quality using benthic macroinvertebrates and physicochemical parameters of Behzat stream in Turkey. Polish Journal of

- Environmental Studies, 2006, 15(5): 709-717.
- [59] Bourassa N, Morin A. Relationships between size structure of invertebrate assemblages and trophy and substrate composition in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 1995, 14(3): 393-403.
- [60] Reece P F, Richardson J S. Benthic macroinvertebrate assemblages of coastal and continental streams and large rivers of southwestern British Columbia, Canada. *Hydrobiologia*, 2000, 439(1/3): 77-89.
- [61] 王备新, 徐东炯, 杨莲芳, 沈丽娟, 虞晖. 常州地区太湖流域上游水系大型底栖无脊椎动物群落结构特征及其与环境的关系. *生态与农村环境学报*, 2007, 23(2): 47-51.
- [62] 吴东浩, 张勇, 于海燕, 杨莲芳, 王备新. 影响浙江西苕溪底栖动物分布的关键环境变量指示种的筛选. *湖泊科学*, 2010, 22(5): 693-699.
- [63] LaZerte B D, Dillon P J. Relative importance of anthropogenic versus natural sources of acidity in lakes and streams of central Ontario Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1984, 41(11): 1664-1677.
- [64] Thomsen A G, Friberg N. Growth and emergence of the stonefly *Leuctra nigra* in coniferous forest streams with contrasting pH. *Freshwater Biology*, 2002, 47(6): 1159-1172.
- [65] Clements W H. Benthic invertebrate community responses to heavy metals in the Upper Arkansas River Basin, Colorado. *Journal of the North American Benthological Society*, 1994, 13(1): 30-44.
- [66] Peiffer S, Beierkuhnlein C, Sandhage-Hofmann A, Kaupenjohann M, Bar S. Impact of high aluminium loading on a small catchment area (Thuringia slate mining area)-Geochemical transformations and hydrological transport. *Water, Air, & Soil Pollution*, 1997, 94(3/4): 401-416.
- [67] 蒋万祥, 蔡庆华, 唐涛, 吴乃成, 傅小城, 李凤清, 刘瑞秋. 香溪河大型底栖无脊椎动物空间分布. *应用生态学报*, 2008, 19(11): 2443-2448.
- [68] Cattaneo A, Kalf J. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnology and Oceanography*, 1980, 25(2): 280-289.
- [69] Harrod J J. The distribution of invertebrates on submerged aquatic plants in a chalk stream. *Journal of Animal Ecology*, 1964, 33(2): 335-341.
- [70] Kaenel B R, Matthei C D, Uehlinger U. Disturbance by aquatic plant management in streams: effects on benthic invertebrates. *Regulated Rivers: Research and Management*, 1998, 14(4): 341-356.
- [71] Percival E, Whitehead H. A quantitative study of the fauna of some types of stream-bed. *Journal of Ecology*, 1929, 17(2): 282-314.
- [72] Rooke J B. The invertebrate fauna of four macrophytes in a lotic system. *Freshwater Biology*, 1984, 14(5): 507-513.
- [73] Mcauliffe J R. Resource depression by a stream herbivore: effects on distributions and abundances of other grazers. *Oikos*, 1984, 42(3): 327-334.
- [74] Gilinsky E. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology*, 1984, 65(2): 455-468.
- [75] Tokeshi M. Resource utilization, overlap and temporal community dynamics; a null model analysis of an epiphytic chironomid community. *Journal of Animal Ecology*, 1986, 55(2): 491-506.
- [76] 陈浒, 李厚琼, 吴迪, 秦樊鑫. 乌江梯级电站开发对大型底栖无脊椎动物群落结构和多样性的影响. *长江流域资源与环境*, 2010, 19(12): 1462-1469.
- [77] 胡德良, 杨华南. 热排放对湘江大型底栖无脊椎动物的影响. *环境污染治理技术与设备*, 2001, 2(1): 25-28.
- [78] 刘东晓, 于海燕, 刘翔孺, 胡尊英, 俞建, 王备新. 城镇化对钱塘江中游支流水质和底栖动物群落结构的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(5): 1370-1376.
- [79] 张勇, 刘翔孺, 于海燕, 刘东晓, 王备新. 钱塘江中游流域不同空间尺度环境因子对底栖动物群落的影响. *生态学报*, 2012, 32(14): 4309-4317.
- [80] Sharma A, Sharma R C, Anthwal A. Surveying of aquatic insect diversity of Chandrabhaga river, Garhwal Himalayas. *The Environmentalist*, 2008, 28(4): 395-404.

DOI: 10.5846/stxb201406081181

张芳芳, 赵雪雁. 我国农户生计转型的生态效应研究综述. 生态学报, 2015, 35(10): 3157-3164.

Zhang F F, Zhao X Y. A review of ecological effect of peasant's livelihood transformation in China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3157-3164.

## 我国农户生计转型的生态效应研究综述

张芳芳<sup>1</sup>, 赵雪雁<sup>2,\*</sup>

1 陇南师范高等专科学校, 成县 742500

2 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

**摘要:** 生计作为人类最主要的行为方式, 对地人系统的演化起着主导驱动作用, 探讨人类生计与生态环境的相互关系成为当前人地系统科学的研究热点, 农户作为广大农村最主要的经济活动主体与最基本的决策单位, 其所采取的生计策略对生态环境产生着深远影响。在阐释农户生计转型及其驱动因素的基础上, 建立了农户生计转型的生态效应分析框架, 梳理了近年来国内农户生计转型的生态效应研究主要进展, 指出未来研究中需关注农户的生计演变规律及其调控机制、农户生计策略对生态环境的作用机制、农户生计转型的生态效应评估与监测、农户的可持续生计方式塑建等关键问题。

**关键词:** 农户生计转型; 土地利用模式; 能源利用模式; 生态效应; 可持续生计

## A review of ecological effect of peasant's livelihood transformation in China

ZHANG Fangfang<sup>1</sup>, ZHAO Xueyan<sup>2,\*</sup>

1 Longnan Teachers College, Chengxian 742500, China

2 College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

**Abstract:** As the uppermost behavioral pattern, the livelihood drives the human-earth system evolution. Therefore, it is the present research hotspot of the human-earth system science to study the interrelationship between human livelihood and eco-environment, livelihood analysis have attracted increasing interests as a new perception on explaining and solving the eco-environment problems in the eco-fragile region. In order to comprehensively understand research status of the relationship between the peasant's livelihood and eco-environment, the paper firstly analyzes the key driving factors for the farmer's livelihood transformation based on the sustainable livelihood analysis framework provided by the UK's Department for International Development (DFID). Then, the paper finds out the analytical framework of the ecological effect of the peasant's livelihood transformation, teases out the main research fields about impact of the peasant's livelihood transformation on eco-environment in recent years, the main research fields include impact of the peasant's livelihood transformation on the arable land utilization model and the rural residential land model, the impact on the rural life energy consumption model and on ecological restoration. Finally, the paper points out that the research on the relationship between the farmer's livelihood and eco-environment in the future should pay close attention to several questions which include the farmer's livelihood evolution rule and its regulatory mechanism, the mechanism of the farmer's livelihood transition on eco-environment, evaluation and monitoring the ecological effect of the farmer's livelihood transition and the sustainable livelihood mode establishment.

**Key Words:** farmer's livelihood transformation; land utilization model; energy consumption model; ecological effect;

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(413611061); 教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-11-0910); 甘肃省高校基本科研业务费项目

**收稿日期:** 2014-06-08; **网络出版日期:** 2014-12-09

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xbzhaoxy@163.com

sustainable livelihood.

当前人类社会面临的环境问题日趋严峻,这些复杂的环境问题都是人地关系相互作用的产物。在复杂的人地系统中,生计作为人类最主要的行为方式,通过从自然界获取维持生计所需的生产和消费资料而作用于生态环境,成为人地系统演化的主导驱动因素,探讨人类生计与生态环境的相互关系已成为当前人地系统科学的研究热点<sup>[1-2]</sup>。农户作为广大农村最主要的经济活动主体与最基本的决策单位,其所采取的生计策略不仅决定着当地自然资源的利用方式与利用效率,更决定着当地生态环境的干预方式及干预强度,对生态环境产生深远影响<sup>[3]</sup>。Scoones 认为扩张型生计策略将导致砍伐森林和坡地开垦等行为,致使生态环境恶化;集约化生计策略通常以优质农地的集约利用替代劣质农地,从而促进边际土地的抛荒、植树造林以及森林恢复,但是高度集约化也可能导致环境退化;以非农化为主的多样化生计有利于降低生计脆弱性和风险,保障粮食安全,减少饥荒威胁<sup>[4-6]</sup>;迁移生计会降低原居住区的资源与生态压力,有利于生态恢复。在缺乏先进生产要素投入情况下,农户生计单一化导致的任意开荒和滥砍滥伐等行为将会增多,使生态环境退化。农户生计方式日益多样化,由单一的种植转向养殖、林果业、外出务工、经商等。选择不同生计方式的农户如纯农户(包括困顿户和农业大户)、农兼户、兼农户对生态影响的方式和程度具有较大差异。困顿农户一方面对生态环境破坏较大;另一方面又是生态保护与建设的潜在力量。农业大户一方面对本地生态环境有较大的负面影响;另一方面,在一定程度上能避免低效、落后的生产生活方式,利于减轻生计活动对本地生态环境的破坏程度。农兼户有主要劳动力外出务工,客观上减少了对本地生态环境破坏的可能性;同时,农兼户又有家庭劳动力居村管护林木,发展林果业,有利于农村生态系统的整体建设。兼农户离开农村实现非农就业,客观上减少了本地生态环境的人口承载量,给生态恢复提供了最基本的条件<sup>[7]</sup>。在生态脆弱地区,农户所采取的不合理生计方式已成为影响生态环境的最主要和最直接因素,导致大面积的森林、草地生态系统被开垦为农田、水生生境破碎化或丧失、水域和湿地生态系统生物多样性及功能受损,这种大规模的资源耗竭、生态退化将对人类的可持续发展构成严峻挑战<sup>[8]</sup>。因此,有必要从农户的生计模式出发,寻求解决生态环境问题的有效途径。

生计分析作为观察和研究生态脆弱区环境保护和自然资源可持续利用的一种新视角,已在发展中国家和地区得到广泛关注<sup>[9-10]</sup>。已有大量学者从农户生计与土地利用<sup>[11-13]</sup>、农户生计变迁与生态系统演变<sup>[2]</sup>、农户生计与自然资源管理<sup>[14]</sup>、农户生计与生态补偿<sup>[15]</sup>、生计资源配置与生态环境保护<sup>[16]</sup>、农户生计发展变化与山区聚落<sup>[17-18]</sup>、失地农民可持续生计与城镇化进程<sup>[19]</sup>等角度出发开展了农户生计对生态环境的影响研究。本文在阐释农户生计转型及其驱动因素的基础上,建立了农户生计转型的生态效应分析框架,梳理了近年来我国农户生计转型的生态效应研究的主要进展,讨论了未来研究中应关注的几个关键问题,旨在为促进我国农户生计与生态环境关系研究提供借鉴和参考。

## 1 农户的生计转型及其驱动因素

### 1.1 农户的生计策略及生计转型

生计策略是指人们为了实现生计目标而采取的行动和选择,包括生产活动、投资策略、生育安排等。Scoones 将农户生计策略分为扩张型、集约化、多样化和迁移型等四种类型;Ellis 在他的分析框架里则将生计策略归为以自然资源为基础的活动和以非自然资源为基础的活动(包括汇款以及其他收入转移)<sup>[4]</sup>。

农户生计策略是动态的,当环境背景、生计资本及政策制度发生剧烈变化时,农户往往会转变生计策略以适应新的人地关系,生计转型已成为农户响应人地关系变化的最佳选择<sup>[20]</sup>。例如,在人口密度小,且土地易获得的条件下,子女多的农户首先采取扩张型生计策略;当资源利用和劳动力饱和后又选择集约化生计策略;当边际规模递减、出现“内卷化”现象时,为了继续增加生计产出,维持生计的稳定性,多样化策略就成了另一个选择;当人口增长或环境恶化无法承载时,农户则会选择迁移策略<sup>[21]</sup>。生计转型不仅反映了农户的能力和资产以及谋生所需活动之间的结合,也反映了社会制度、家庭关系以及在生活中资源获得机制的调整,更

反映了农户对生态环境变化的适应。当前,发展中国家农户的生计转型主要指农户赖以生存、生活的职业或产业发生根本转变,农民对农业生产与农村土地依赖性由强渐弱的演变过程。在微观农户层面,指农户最终发展为农业大户、职业农民,或由纯农户向一兼户、二兼户、三兼户、非农户的渐次转变;在宏观层面,指农户生计多样化、非农化程度的逐步增加。

## 1.2 农户生计转型的驱动因素

### 1.2.1 环境背景变化

农户的初始生计选择往往对自然环境具有强烈的依赖性,在贫困地区尤为明显。自然环境为农户生计策略的选择提供了物质基础,并奠定了其空间分异的基本格局。然而,在剧烈环境变化影响下,农户生计资产及所处的脆弱性环境都将发生剧烈变化,为了应对自然灾害、饥荒、经济波动、政策变化等冲击或风险,使自身免遭损害或将损失降到最小程度,农户往往会改变原有生计策略,实现生计转型。其中,生态环境变化作为 21 世纪人类社会面临的最严峻挑战,对食物、水安全、公共健康、自然资源和生物多样性等造成威胁,从而对人们的福利与生计产生多重压力,尤其会使贫困地区农户拥有的生计资产发生剧烈变化,加剧农业人口的脆弱性,从而引致农户生计转型。例如,我国石羊河流域下游民勤绿洲生态环境日趋恶化,致使 7 万余人、20 万头牲畜饮水困难,2 万多公顷耕地被迫弃耕,农户生计面临严峻挑战,自 20 世纪 80 年代以来,已有大批农民被迫迁移<sup>[22]</sup>。可以说,生态退化已成为当前生态脆弱区农户生计转型的关键驱动因素。

### 1.2.2 生计资本变化

在市场、制度、政策以及自然等因素造成的风险性环境中,农户拥有的生计资本决定着其所采取的生计策略,拥有较多资本的人们往往具有更多的选择权及较强的处理胁迫和冲击、发现和利用机会的能力,以确保其生计安全并可持续地使用自然资源;而那些资本贫乏的人们往往缺乏开发替代资源的能力,从而使其在自然灾害面前显得脆弱无助,缺乏应对环境变化的缓冲能力,只能依赖免费的公共资源。通常,农户会根据生计资本的变化调整其生计策略。有研究表明,当家庭因成年人发病率和死亡率增高而丧失人力与社会资本时,农户对自然资源的依赖性就会加剧<sup>[23]</sup>;另有研究表明,当农户拥有的自然资本减少或稀缺时,农户生计会转向二、三产业。例如,青藏高原牧民生计主要依赖草地、耕地和药材等自然资源,但近年来草地退化和药材资源锐减直接影响了农牧民生计,高山峡谷区与山原区的农户通过劳动力向二、三产业转移,成功实现了生计转型,但高原区农牧民却因“无技能、无文化、无本钱、无社会关系”,难以实现生计转型,部分牧民已沦为“生态灾民”<sup>[24]</sup>。

### 1.2.3 政策与制度变化

组织结构和制度程序影响着农户的生计策略——资产组合与使用方式。近年来,生态政策已成为生态脆弱区农户生计转型的强大引擎。例如,我国实施的退耕还林(退牧还草/退田还湖)政策,使农户拥有的生计资本及其组合发生了变化,加速了农户生计转型<sup>[25]</sup>。赵雪雁等<sup>[15]</sup>研究发现,甘南黄河水源补给区退牧还草工程的实施限制了农户对草地资源的利用,使农户拥有的自然资本存量减少,这促使了该区农户生计方式发生显著变化,从事非农活动的农户比例增加,生计多样化指数增大。另有研究也发现,退耕后农户的收入结构和成本结构发生了变化,退耕还林促进了农业劳动力向其他产业转移<sup>[26-27]</sup>。但也有学者认为,退耕还林政策不一定能够促使农业劳动力向非农转化,并进一步提升农户的收入,这主要因为退耕还林政策对农户生计的作用因家庭结构而不同<sup>[28]</sup>。

## 2 农户生计转型的生态效应

### 2.1 分析框架

由图 1 的解析框架可以看出,在自然与社会因素的驱动下,农户生计方式逐渐由传统的农业开始向兼业化、非农化转变,相应地引起了农户的消费行为、对自然资源的依赖程度、利用方式与利用效率、农村聚落的变化,使农户对生态环境的影响也随之发生变化。其中,土地利用/覆被变化、能源利用是农户生计策略影响生

态环境的重要中介。

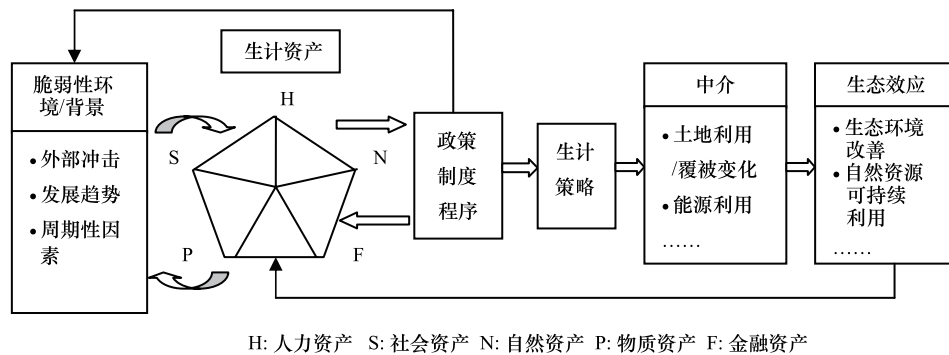


图1 农户生计转型的生态效应分析框架

Fig.1 The analysis framework of ecological effect of the Peasant's Livelihood Transformation

明确农户生计转型的关键驱动因素是塑建可持续生计的基础。农户的生计转型主要取决于环境背景、生计资本、组织/制度等因素。其中,环境背景变化是促使农户生计转型的引擎,研究中除关注自然灾害与生态退化对农户生计的影响外,还需关注大规模城镇化、快速经济增长、经济全球化、人口流迁等环境变化对农户生计的影响;生计资产是影响农户生计策略选择的核心要素,研究中不仅需要明确各种生计资产之间的关系以及生计资产与生计策略之间的关系,更要明确环境背景及组织/制度变化对各种生计资产的影响及其引发的生计策略变化趋势。

探明生计策略对生态环境的作用机制是农户生计转型的生态效应研究中急需解决的关键科学问题。当前大部分研究以土地利用/覆被变化、能源利用等为中介来分析农户生计策略对生态环境的影响,但尚未揭示生计策略影响生态环境的关键路径与作用机制,研究中需要将生计策略变化-土地利用/覆被变化/能源利用-生态环境变化联系起来,建立路径方程,辨明生计策略对生态环境的影响路径与机制。

科学评估农户生计转型的生态效应是调控农户生计策略的前提与关键。研究中需要将农户的生计策略变化与生态系统的结构与功能变化联系起来,测算农户生计转型对生态环境的影响程度,从而评估农户生计转型的生态效应。

### 2.2 农户生计转型对生态环境的作用

探明生计策略对生态环境的作用机制是农户生计转型的生态效应研究中急需解决的关键科学问题。然而,目前研究多以土地利用、能源利用等为中介定性分析农户生计转型对生态环境的影响,对其具体的作用路径缺乏深入的解析。

#### 2.2.1 农户生计转型对土地利用模式的影响

土地利用/覆被变化是农户生计影响生态环境的主要中介,以多样化、非农化为主的生计转型通过诱发农业劳动力的不足和非农收入的增加,对农户土地利用行为产生强烈影响,最终对土地质量和生态环境产生影响。研究发现,生计非农化与多样化促使劳动力的数量和质量、资金投入等在农业活动与非农活动上产生竞争,伴随着非农化水平的提高,农户在耕地利用类型上倾向于选择效益高、耗时少的种植方式<sup>[29]</sup>,杀虫剂和其他农用化学品使用量倍增;而且因农业劳动机会成本的增加,耕地利用集约度降低、边际耕地撂荒以及耕地向其他地类转变,同时,土地保护投资减少,导致更多的土壤侵蚀和更迅速的土地退化<sup>[30-31]</sup>。

研究发现,非农活动增加了农户的总收入,使土地投资可能性增大,有助于土地集约利用技术的采用。张丽萍等<sup>[32]</sup>就指出以非农活动为主的生计多样化不仅是青藏高原东部山地构建可持续生计的核心,同时也是实现土地可持续利用的根本途径。另有研究发现,生计非农化诱致的农业劳动力缺乏、较高的务农机会成本以及地租下降促使了农户耕地流出,随着非农水平的提高,越来越多的农户将耕地部分或全部出租<sup>[33]</sup>,土地从传统的小规模经营向集中规模经营转化,促进了土地集约化利用<sup>[13]</sup>。

农户生计转型也促使乡村空间格局发生显著变化,以宅基地废弃与土地闲置为主要特征的农村空心化现象日渐严重。因此,基于生计转型的农村居民点用地模式研究也成为热点问题。陈秧芬等<sup>[34]</sup>发现,农户非农就业程度与人均农村居民点用地面积存在倒 U 型规律。周婧等<sup>[35]</sup>也指出,纯农业型与农业主导型农户居民点用地规模变化较小,土地利用粗放且多样化程度高;而农工兼具型农户的居民点用地规模扩大,土地利用集约度提高且多样性下降;非农主导型与非农业型农户,居民点用地规模缩减,土地集约度较高,多样性下降,居民点生产性用地比重下降、居住性用地比重上升。可见,随着农户生计方式的转型,农户的居民点用地功能会随之发生变化,从而引致农户居民点用地模式发生转变。鉴于此,农村居民点整治必须考虑农户的后顾生计来源<sup>[36]</sup>。

### 2.2.2 农户生计转型对生活能源消费模式的影响

能源与环境问题是当前全球最为关注的热点问题,二者紧密地交织在一起。尤其在生态脆弱的贫困地区,贫困农户拥有的生计资产匮乏,致使其缺乏开发替代资源的能力,只能依赖免费的能源资源(如草皮、畜粪、薪柴、秸秆等),这在很大程度上加剧了水土流失、土壤侵蚀、森林植被破坏,以生活用能为主的能源消费行为成为生态脆弱区生态退化的最基本因素。吴燕红等<sup>[37]</sup>的研究发现,滇西北少数民族地区农村生活能源主要以薪柴为主,从而产生地区生态退化等环境问题;刘刚<sup>[38]</sup>也发现,长期以来西藏农牧民以畜粪、薪柴等传统生物质能源为主的能源利用模式对森林和草地造成严重破坏。可见,农户能源消费模式也是影响生态环境的重要环节。

生计转型引致了农户生活能源消费模式的转变,梁育填等<sup>[39]</sup>发现,从事非农产业有助于西南山区农户降低非商品性能源的消费比例,增加商品性能源的消费比例,从而不断提升能源消费结构。赵雪雁<sup>[40]</sup>也指出甘南高原纯农户、兼业户、非农户的生活用能依次降低,且随着非农化水平的提高,商品性能源比重逐渐增加,而生物质能比重逐渐降低。席建超等<sup>[41]</sup>则发现,在乡村旅游发展诱导下,六盘山生态旅游区农户能源消费正经历着由内向型“生活-生产系统”内部自循环模式向外向型“生活-旅游系统”外部输入型模式的转变,与纯农业型农户相比,乡村旅游型农户的人均能源消费显著增加,能源消费以商品能源为主,且广泛采用新能源,与传统农业生产有关的饲养和农机耗能已基本消失,而与生活享受相关的家电、照明、热水等能耗增加。总体来看,在纯农业活动阶段,农户的生活能源消费主要来自于薪柴、秸秆、畜粪等生物质能,砍伐薪柴对地表覆被造成严重破坏,加剧了水土流失和风蚀度,破坏了生态环境。随着生计多样化、非农化水平的提高,农业劳动力投入明显减少,秸秆、畜粪的可获取性降低、砍伐薪柴的机会成本增高,且农户购买商品性能源的能力提高,使农户生活燃料来源由秸秆、薪柴等传统能源向电力、燃气、太阳能等商品和清洁能源转变,这在一定程度上促使了生态脆弱区生态环境的恢复。

### 2.2.3 农户生计转型对聚落空间演进模式的影响

农户是农村的最基础性组成要素。聚落的形成和发展过程既是一种环境选择的结果,也是农户不断影响、塑造和适应环境的过程,从本质上讲,聚落所依托的环境质底就决定了农户的生计行为,进而通过生态环境映射出复杂的效应来。吴旭鹏等<sup>[42]</sup>指出居民点布局方式制约着农户的生计方式,而生计方式的变化驱使着居民点朝有利于生计发展的方向变化,两者相互促进、相互制约。何仁伟<sup>[17]</sup>研究发现农户生计发展水平与山区聚落的地理条件具有显著相关性;凉山州县域农户生计发展水平有较强的空间关联,空间差异明显。王传胜等<sup>[18]</sup>指出农户迁移引起的坡地村落空间演进减缓了原地的资源环境压力,农户开辟了新地,丰富了生计资产,提高了收入,改变了与环境不和谐的生存方式。常飞,杨勇<sup>[43]</sup>研究表明农村居民点空间格局的变化,导致居住形态的变化,集约式、立体式居住方式,必然会打破原有的生活惯性,其生计方式的选择也必须适应新的空间模式,同时居民点的聚集也增加了耕作半径,增加了劳动的时间成本,农民需要重新在投入与产出间寻求平衡,生计策略发生了变化,在政府的引导下农户生计策略正在向规模化、专业化、非农方向发展。以上研究仅仅局限于农户生计转型对聚落空间演进模式的影响层面,没有把研究对象放置在我国目前正处于城市化高速发展的特定环境背景中。

### 2.3 农户生计转型的生态效应

生计方式是影响居民响应人口压力和环境退化的关键因素。阎建忠<sup>[44]</sup>研究指出大渡河上游不同地带的居民对环境退化具有不同的响应过程。河谷区通过劳动力向二、三产业转移,缓解了人口压力,采取积极的措施来应对自然灾害和森林退化;中山区以劳动力向二、三产业转移和发展畜牧业来缓解人口压力,没有采取积极的措施来响应自然灾害、森林和草地退化,也没有采取措施来保护野生动植物资源;山原区的劳动力不能转移到二、三产业,只能通过增加牲畜数量来解决生计,没有采取措施来响应森林和草甸退化,也没有采取措施来保护野生动植物资源,牧民仅采取一些积极的措施来应对草料不足的问题和雪灾等自然灾害。王成超<sup>[45]</sup>研究表明在不同的历史时期,区域生态系统变化主要受到农户生计的驱动,农户生计行为的变迁决定本地生态系统的演化路径及结果。王成超、杨玉盛<sup>[3]</sup>指出农户生计变化与山地生态系统演化是紧密相关的,农户生计状况最终决定着山地生态系统的特征,农户生计的改善往往驱动着山地生态系统的正向演替。

## 3 研究展望

### 3.1 农户的生计演变规律及其调控机制研究

生计模式是影响生态环境的关键人文因素,它作为解释与解决生态环境问题的一种新视角已得到了广泛关注。定量评价人文因素是建立概念模型、分析其演化规律,建立模拟模型分析其作用的基础,但是,生计模式能否量化?如何量化?这是一个值得研究的话题。目前往往以非农化水平或生计多样化指数作为农户生计方式的替代指标,但该替代指标并不能准确、全面地反映农户的生计模式,尤其对农户生计要素之间的反馈关系缺乏描述,急需寻求更好的替代指标刻画农户生计模式的特征。

不同社会经济、政治文化背景之下,生计模式对局地或全球资源、环境的影响截然不同。如何甄别生计模式演变背后的驱动因素?如何分析其演变规律?如何促进农户生计策略从原来的破坏生态型转向保护生态型?将是农户生计转型研究中急需解决的关键科学问题之一。未来研究中,需要从全局角度审视农户的生计系统,分析各种生计要素之间的互动联系与复杂的反馈关系,探明农户的生计演化规律、演化的驱动力以及各种驱动要素之间复杂关系,明确建立成功生计策略的开端是什么?需要探讨农户生计演化的调控机制,揭示影响农户生计从破坏生态型向改善生态型转变的关键障碍是什么?明确促使农户生计转型的切入点在哪里?应采取何种措施促进农户生计转型?

### 3.2 农户生计转型对生态环境的作用机制研究

农户生计与生态环境的关系是一种复杂的网状作用关系,诊断农户生计转型对生态环境的影响路径和影响机制也是需要解决的一个关键科学问题。然而,目前研究多以土地利用、能源利用为中介来定性分析农户生计转型对生态环境的影响,对农户生计与生态环境之间的多重反馈关系缺乏定量模拟,对农户生计影响生态环境的作用路径与作用机制也缺少全面、系统的剖析。农户生计与生态环境的关系问题并非是简单地通过塑建可持续生计而改善生态环境的问题,而是要将生计与生态环境问题放到人-地大系统中去,考察生态、社会、经济各个界面上的关系。未来研究中,应将农户生计与生态环境问题放到人地系统中,寻找新的中介要素,系统剖析生计模式与生态环境之间的网状关系,探明农户生计转型对生态环境的作用路径与作用强度,并对生计模式与生态环境的关系进行模拟与预测。

### 3.3 农户生计转型的生态效应评估与监测

目前对农户生计转型的生态效应研究尚未全面开展,仅基于农户调查资料进行了一些初步的定性、静态分析,农户生计转型的生态效应研究理论和评估方法的完善,有赖于对农户生计演化机理与过程、生计转型对生态环境影响机理与过程的深入了解,有赖于对生态系统与社会经济系统之间复杂和隐含关系的有效整合。未来研究中,需要结合遥感、GIS技术、生态环境监测技术、社会调查技术,对典型生态脆弱区农户生计对生态环境的影响进行长期监测,关注农户生计与生态环境变化的动态过程;需要开发农户生计转型的生态效应综合动态评估模型,在评估中不仅需要考虑生态脆弱区的生态环境现状、不同生态系统的结构及功能,还要评价



其时空变化对农户生计转型的敏感性,研究农户生计对生态环境、生态系统结构与功能的影响程度;需要构建把生态、社会、经济联系在一起的动态模拟模型,利用情景分析和动态模型对农户生计转型的生态效应变化做出预测与回顾评价,并进一步分析生态环境变化对人类福利的影响。快速城镇化与工业化将引起农户生计的变迁,这必然会对生态环境产生影响,这个问题也需要关注。

### 3.4 农户的可持续生计方式塑建

人类的生计方式不是固定不变的,它们总是与一定的生态环境、社会结构和族群文化相适应<sup>[46]</sup>。实际上,农户所采取的生计方式是其对所处环境的一种文化选择,由于农户赖以生存的自然与人文背景千差万别,因此需要基于不同区域的自然地理条件与社会文化背景,探索富有地域特色的可持续生计方式。例如,青藏高原的生态环境与人文背景独具特色,只有符合其自然与人文环境的生计模式才有助于实现人地和谐,而那些在其他发展中国家和我国东部地区已获成功的生计模式未必适合青藏高原。如何塑建可持续生计方式,这不仅是未来急需关注的重要科学问题,也是迫切的社会需求。未来研究中,不仅需要重视当地农户的生计需求,充分考虑农户的利益诉求和行为意愿,更要发挥农户的本土知识在生计策略选择中的作用,因为农户的各种生计行动选择、形成过程是其在特定环境下与当地的资源禀赋、生态环境互动的过程,农户已对如何安排有限的资源来维持生计形成了一套本土化的知识体系,这种本土化知识更有助于农户选择有效的替代生计。

## 4 结语

近年来,生计分析作为观察和研究发展中国家和地区缓解贫困、环境保护、自然资源可持续利用的一种新视角,引起了全社会的广泛关注。在缺乏先进生产要素投入情况下,生计单一化往往使农户更加贫困,因贫困导致的滥垦、滥砍、滥伐、滥采的行为将会增多,最终导致生态系统不断退化。然而,农户生计非农化、多样化将有效地增强农户抵御风险与冲击的能力,降低其对免费资源的利用程度,从而促进生态恢复<sup>[45]</sup>。目前,尽管围绕农户生计转型的生态效应开展了许多研究,但尚不系统,提供给决策者的信息有限。为了充分发挥农户生计转型的生态恢复效应,需要明确农户生计转型的驱动机制以及生计转型对生态环境的作用机制,充分利用环境变化背景中的各种机遇和优势,将农户可持续生计塑建与农村生态环境保护、自然资源合理利用相结合。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Ellis F. Rural Livelihoods and Diversity in Developing Countries. Oxford: Oxford University Press, 2000.
- [ 2 ] Kates R W, Clark W C, Corell R. Sustainability science. *Science*, 2001, 292: 641-642.
- [ 3 ] 王成超, 杨玉盛. 基于农户生计演化的山地生态恢复研究综述. *自然资源学报*, 2011, 26(2): 344-352.
- [ 4 ] Ellis F, Mdoe N. Livelihoods and rural poverty reduction in Tanzania. *World Development*, 2003, 31(8): 1367-1384.
- [ 5 ] Glavovic B C, Boonzaier S. Confronting coastal poverty: Building sustainable coastal livelihoods in South Africa. *Ocean & Coastal Management*, 2007, 50(12): 1-23.
- [ 6 ] Ellis F, Bahigwa G. Livelihoods and rural poverty reduction in Uganda. *World Development*, 2003, 31(6): 997-1013.
- [ 7 ] 苏磊, 付少平. 农户生计方式对农村生态的影响及其协调策略——以陕北黄土高原为个案. *湖南农业大学学报: 社会科学版*, 2011, 12(3): 47-54.
- [ 8 ] 傅伯杰. 我国生态系统研究的发展趋势与优先领域. *地理研究*, 2010, 29(3): 383-396.
- [ 9 ] Block S, Webb P. The dynamics of livelihood diversification in post-famine Ethiopia. *Food Policy*, 2001, 26(4): 333-350.
- [ 10 ] Bouahom B, Douangsavanh L, Rigg J. Building sustainable livelihoods in Laos: untangling farm from non-farm, progress from distress. *Geoforum*, 2004, 35(5): 607-619.
- [ 11 ] Soini E. Land use change patterns and livelihood dynamics on the slopes of Mt. Kilimanjaro, Tanzania. *Agricultural Systems*, 2005, 85(3): 306-323.
- [ 12 ] 阎建忠, 卓仁贵, 谢德体. 不同生计类型农户的土地利用——三峡库区典型村的实证研究. *地理学报*, 2010, 65(11): 1401-1410.
- [ 13 ] 王成超, 杨玉盛. 农户生计非农化对耕地流转的影响——以福建省长汀县为例. *地理科学*, 2011, 31(11): 1362-1367.
- [ 14 ] Adhikari B, Falco S, Lovett J C. Household characteristics and forest dependency: evidence from common property forest management in Nepal.

Ecological Economics, 2004, 48(2): 245-257.

- [15] 赵雪雁, 张丽, 江进德. 生态补偿对农户生计的影响——以甘南黄河水源补给区为例. 地理研究, 2013, 32(3): 531-542.
- [16] 罗康隆, 杨曾辉. 生计资源配置与生态环境保护——以贵州黎平黄岗侗族社区为例. 民族研究, 2011, (5): 33-41.
- [17] 何仁伟. 山区聚落农户可持续生计发展水平及空间差异分析——以四川省凉山州为例. 中国科学院大学学报, 2014, 31(2): 221-230.
- [18] 王传胜, 朱珊珊, 孙贵艳. 西部山区坡地村落空间演进与农户生计改变. 自然资源学报, 2012, 27(7): 1089-1100.
- [19] 孙炜红, 张冲. 新型城镇化进程中失地农民的可持续生计问题研究. 中国人口·资源与环境, 2013, 23: 140-143.
- [20] Shackleton C M, Shackleton S E, Buiten E, Bird N. The importance of dry woodlands and forests in rural livelihoods and poverty alleviation in South Africa. Forest Policy and Economics, 2007, 9(5): 558-577.
- [21] 左停, 王智杰. 穷人生计策略变迁理论及其对转型期中国反贫困之启示. 贵州社会科学, 2011, 261(9): 54-59.
- [22] 秦小东, 李丁, 潘燕辉. 沙漠化地区乡村社区生态移民影响因子与预测模型研究——以民勤县湖区为例. 西北人口, 2007, 28(2): 41-44.
- [23] de Sherbinin A, VanWey L, McSweeney K. Rural household demographics, livelihoods and the environment. Global Environmental Change, 2008, 18(1): 38-53.
- [24] 阎建忠, 吴莹莹, 张德铨. 青藏高原东部样带农牧民生计的多样化. 地理学报, 2009, 64(2): 221-223.
- [25] 黎洁, 李亚莉, 邵秀军. 可持续生计分析框架下西部贫困退耕山区农户生计状况分析. 中国农村观察, 2009, (5): 29-38.
- [26] 谢旭轩, 张世秋, 朱山涛. 退耕还林对农户可持续生计的影响. 北京大学学报(自然科学版), 2010, 46(3): 457-464.
- [27] 张蕾, 戴广翠, 谢晨. 退耕农户长期生计分析. 林业经济, 2006, (2): 12-19.
- [28] 李树苗, 梁义成, Feldman. 退耕还林政策对农户生计的影响研究——基于家庭结构视角的可持续生计分析. 公共管理学报, 2010, 7(2): 1-10.
- [29] 欧阳进良, 宋春梅, 宇振荣. 黄淮海平原农区不同类型农户的土地利用方式选择及其环境影响——以河北省曲周县为例. 自然资源学报, 2004, 19(1): 1-11.
- [30] 梁流涛, 曲福田, 诸培新. 不同兼业类型农户的土地利用行为和效率分析——基于经济发达地区的实证研究. 资源科学, 2008, 30(10): 1525-1532.
- [31] 谭淑豪, 曲福田, 黄贤金. 市场经济环境下不同类型农户土地利用行为差异及土地保护政策分析. 南京农业大学学报, 2001, 24(2): 110-114.
- [32] 张丽萍, 张德铨, 阎建忠. 青藏高原东部山地农牧区生计与耕地利用模式. 地理学报, 2008, 63(4): 377-385.
- [33] 陈秧分, 刘彦随, 王介勇. 东部沿海地区农户非农就业对农地租赁行为的影响研究. 自然资源学报, 2010, 25(3): 368-375.
- [34] 陈秧分, 刘彦随, 杨忍. 基于生计转型的中国农村居民点用地整治适宜区域. 地理学报, 2012, 67(3): 420-427.
- [35] 周婧, 杨庆媛, 桂佳新. 贫困山区农户兼业行为及其居民点用地形态——基于重庆市云阳县 568 户农户调查. 地理研究, 2010, 29(10): 1767-1779.
- [36] 王成, 王利平, 李晓庆. 农户后顾生计来源及其居民点整合研究——基于重庆市西部郊区白林村 471 户农户调查. 地理学报, 2011, 66(8): 1141-1152.
- [37] 吴燕红, 曹斌, 高芳. 滇西北农村生活能源使用现状及生物质能源开发利用研究. 自然资源学报, 2008, 23(5): 781-798.
- [38] 刘刚. 西藏能源消费格局及其环境效应. 北京: 中国科学院, 2007.
- [39] 梁育填, 樊杰, 孙威. 西南山区农村生活能源消费结构的影响因素分析——以云南省昭通市为例. 地理学报, 2012, 67(2): 221-229.
- [40] 赵雪雁. 不同生计方式农户的环境影响——以甘南高原为例. 地理科学, 2013, 33(5): 545-552.
- [41] 席建超, 赵美凤, 葛全胜. 乡村旅游诱导下农户能源消费模式的演变. 自然资源学报, 2011, 26(6): 981-991.
- [42] 吴旭鹏, 金晓霞, 刘秀华. 生计多样性对农村居民点布局的影响——以丰都县为例. 西南农业大学学报社会科学版, 2010, 8(5): 13-17.
- [43] 常飞, 杨勇. 地震灾区典型农村居民点空间变化与农户生计特征. 国土与自然资源研究, 2012, (4): 34-36.
- [44] 阎建忠, 张德铨, 朱会义. 大渡河上游不同地带居民对环境退化的响应. 地理学报, 2006, 61(2): 146-156.
- [45] 王成超. 农户生计行为变迁的生态效应——基于社区增权理论的案例研究. 中国农学通报, 2010, 26(18): 315-319.
- [46] 吕俊彪. “靠海吃海”生计内涵的演变——广西京族人生计方式的变迁. 东南亚纵横, 2003, (10): 52-56.

DOI: 10.5846/stxb201308232132

马丽芳, 刘俊稚, 刘新颖, 汪志平, 陈子元. 富油微藻布朗葡萄藻分子生态学研究进展. 生态学报, 2015, 35(10): 3165-3171.

Ma L F, Liu J Z, Liu X Y, Wang Z P, Chen Z Y. Advances in molecular ecology of the oil-rich microalga *Botryococcus braunii*. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3165-3171.

## 富油微藻布朗葡萄藻分子生态学研究进展

马丽芳, 刘俊稚, 刘新颖, 汪志平\*, 陈子元

浙江大学原子核农业科学研究所, 农业部核农所重点开放实验室, 杭州 310029

**摘要:** 分子生态学是研究生命系统与环境系统相互作用机理及其分子机制的科学, 可以从宏观和微观结合的角度真实反映生态现象的本质。简述产烃布朗葡萄藻形态与化学种等生理生态特征的基础上, 综述了近年来国内外布朗葡萄藻分子生态学研究的最新进展, 主要包括分子系统发育学及其与化学种、基因组、地理来源等之间的关系。经典分类学上, 关于布朗葡萄藻属于绿藻门(Chlorophyta)还是黄藻门(Xanthophyta)存在争议, 而基于 18S 核糖体核糖核酸(18S ribosomal ribonucleic acid, 18S rRNA)序列的分子系统发育学研究结果将布朗葡萄藻界定为绿藻门、共球藻纲(Trebouxiophyceae)。依据藻株的产烃种类和化学结构特征, 可将布朗葡萄藻划分为 A、B 和 L 3 个化学种, 而布朗葡萄藻的分子系统学进化关系与化学种间高度统一。在基因组大小上, 位于同一大亚聚群中的化学种 B 与 L 间却存在明显差异, 而进化关系较远的化学种 B 与 A 间则更相近。不同地理来源布朗葡萄藻的 18S rRNA 序列和内部转录间隔区(internal transcribed spacer, ITS)多态性较高, 提示不同地缘藻株间存有较高的遗传多样性。探讨了布朗葡萄藻分子生态学研究尚待解决的问题, 并对今后相关研究做了展望。

**关键词:** 布朗葡萄藻; 形态学; 化学种; 分子生态学; 分子系统发育学

### Advances in molecular ecology of the oil-rich microalga *Botryococcus braunii*

MA Lifang, LIU Junzhi, LIU Xinying, WANG Zhiping\*, CHEN Ziyuan

Key Laboratory of Chinese Ministry of Agriculture for Nuclear-Agricultural Sciences, Institute of Nuclear-Agriculture Sciences of Zhejiang University, Hangzhou 310029, China

**Abstract:** Molecular ecology is defined as a science that studies interactions between life system and environmental system, as well as the corresponding molecular mechanisms. By combining macro and micro aspects, molecular ecology could reflect the nature of ecological phenomena. The green microalga *Botryococcus braunii* is well known for its ability to accumulate large amounts of hydrocarbon, and it is attractive as a potential resource for renewable biofuel production. This review, on the base of briefly introducing the physio-ecological characteristics of *B. braunii* concerning morphology and chemical race, mainly addresses the up-to-date achievements of molecular ecology including molecular phylogeny and its relationship with chemical race, genome size and original geographical position. Morphologically, *B. braunii* is characterised by a botryoid organization of individual pyriform-shaped cells, held together by a refringent matrix containing lipids. In classical taxonomy mainly referring to morphology structures, it is difficult to identify whether *B. braunii* is a member of Chlorophyta or Xanthophyta. Recently, the molecular phylogenetic results based on 18S rRNA analysis clarified that this alga belongs to Trebouxiophyceae (Chlorophyta). According to the differences of the produced hydrocarbon, at least three chemical races of *B. braunii* could be identified, respectively named as Race A, B and L. Race A produces essentially odd-numbered n-alkadiene and triene hydrocarbons from C<sub>23</sub> to C<sub>33</sub>; race B produces triterpenoid hydrocarbons (C<sub>n</sub>H<sub>2n-10</sub>, n = 30—37),

**基金项目:** 国家公益性行业(农业)科研专项(201103007); 国家高技术研究发展(863)计划课题(2012AA050101); 国家自然科学基金项目(10975118); 浙江省院士基金项目(J20110445, D20130018)

**收稿日期:** 2013-08-23; **网络出版日期:** 2014-05-30

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhpwang@zju.edu.cn

including C<sub>30</sub>—C<sub>37</sub> botryococcenes and C<sub>31</sub>—C<sub>34</sub> methylated squalenes; by contrast, the hydrocarbon product of the race L involves one single C<sub>40</sub> tetraterpenoid hydrocarbon, lycopadiene. In addition, the molecular phylogenetic analyses of *B. braunii* based on 18S rRNA gene sequences shows high consistency between the established phylogeny and the chemical races; meanwhile, there seems to be some correspondence between the alga evolutionary relationship and the hydrocarbon products. On the genomic level, the genome size is similar in race B (166.2Mb) and race A (166.0Mb) which are in far evolutionary relationships, whereas it exists significant differences between race B and race L (211.3Mb) which are from the same cluster. The significance of this discrepancy in terms of how these chemical races diverged is not clear at this time. Moreover, genetic relationship of this alga strain originally isolated from different geographical locations is established by molecular phylogenetic analysis, indicating both high genetic diversity in alga strains and high genetic polymorphism in DNA segments. To conclude, this review discusses some deficiency in the present research and suggests several critical issues that need further study. For instance, the genome and proteome of *B. braunii* to reconstruct main metabolic pathways which are responsible for lipid production should be sequenced. These finding will definitely aid in directly clarifying the molecular mechanisms of ecological phenomena, thus benefit both the theory development in molecular ecology and the practice process for alga-oil production.

**Key Words:** *Botryococcus braunii*; morphology; chemical race; molecular ecology; molecular phylogenetics

布朗葡萄藻(*Botryococcus braunii*)因其脂质含量高、不占用耕地及可利用 CO<sub>2</sub> 光合产烃等优势,成为具有重大开发潜力的能源微藻之一<sup>[1]</sup>。布朗葡萄藻具有梨形单细胞、串状集落等典型形态特征,富含烃类和脂肪酸等代谢产物<sup>[2-3]</sup>。其主要烃类组成与化学结构等常因藻株不同而存在明显差异,一般可据此分为 A、B 和 L 3 个化学种<sup>[4-6]</sup>。然而,由于布朗葡萄藻的形态特征和生化组分等易受环境因素影响<sup>[7-11]</sup>,利用以形态学为主要依据的经典分类学界定布朗葡萄藻时往往会存在较大难度与争议。

随着分子生物学与生态学的相互渗透和发展,分子生态学应运而生<sup>[12-13]</sup>。分子生态学应用分子生物学的原理和方法,使生态学研究从表观特征观察深入到生物体内各种生物活性分子以及这些分子与环境相互作用的机制,进而以宏观与微观紧密结合的角度反映生态系统中生物个体和种群间关系的本质<sup>[14-15]</sup>。近年来,相关分子生态学研究在揭示布朗葡萄藻的分类地位、遗传多样性及系统演化等方面不断发展,并取得了一定成果。本文在简述布朗葡萄藻形态学与化学种特征的基础上,着重介绍其分子生态学研究的最新进展,并对今后面临的挑战与研究动向进行探讨与展望。

## 1 布朗葡萄藻的生理生态特性

### 1.1 形态学特征

布朗葡萄藻是一种单细胞光合微藻,广泛分布于世界热带、亚热带和温带的淡水和微咸水等水域中<sup>[16]</sup>,其典型形态学特征为:单细胞呈梨形,长 7—13 μm,宽 5—9 μm,具有一个裸露蛋白核、细胞核、叶绿体、淀粉核等;基质外壁富含脂质,使各单细胞呈辐射状聚成串状集落<sup>[1, 8, 17-18]</sup>。在我国淡水藻志及一些其他研究中,认为布朗葡萄藻具有绿藻门(Chlorophyta)的本征性,隶属于绿藻门、绿藻纲(Chlorophyceae)、绿球藻目(Chlorococcales)、葡萄藻科(Botryococcaceae)、葡萄藻属(*Botryococcus*)<sup>[17, 19-20]</sup>;而根据其质体和淀粉粒的结构,胡鸿钧和魏印心<sup>[21]</sup>、Smith<sup>[22]</sup>等建议将其归入黄藻门(Xanthophyta)、黄藻纲(Xanthophyceae)。布朗葡萄藻的形态结构不仅在不同藻株之间存在差异,即使同一藻株的不同培养条件和生长阶段也有所不同。由于布朗葡萄藻的形态结构易受温度、pH、光照等环境条件的影响<sup>[7-11]</sup>,使得以形态学为基础的经典分类学鉴定工作的难度大为增加,且鉴定结果也易引起争议。因此,经典分类学在布朗葡萄藻藻种的分类、鉴定上存在较大局限性,还须结合分子生态学等弥补其局限和不足。

## 1.2 化学种类及其特征

根据其烃类化学结构性质的不同,可以将布朗葡萄藻分为 A、B 和 L 3 个化学种<sup>[4-6, 23-25]</sup>。(1)化学种 A:主要合成无分枝、直链、奇数碳链  $C_{23}$ — $C_{33}$  的  $n$ -二烯烃、三烯烃,其中二烯烃含量较多。(2)化学种 B:主要合成不饱和的三萜类烯烃( $C_nH_{2n-10}$ ,  $n=30-37$ ),包括  $C_{30}$ — $C_{37}$  的葡萄烯和  $C_{31}$ — $C_{34}$  的甲基鲨烯等<sup>[26]</sup>,其中葡萄烯含量较多,通常能占到细胞干重的 27%—86%。(3)化学种 L:仅合成一种分枝上存在苯环或杂环的四萜类烯烃( $C_{40}H_{78}$ ),含量为细胞干重的 2%—8%。在上述 3 个化学种中,葡萄藻所含脂质均是石油和煤的主要组成成分<sup>[27-29]</sup>。其中,化学种 A 和化学种 B 的含烃量相对较高,在作为烃类燃料的生产上要优于化学种 L。在实验室培养条件下,和化学种 L 相比,化学种 A、B 的细胞通常较大;而且,在稳定生长期,化学种 A 常呈绿色或浅黄色,而化学种 B、L 则呈桔红或桔褐色<sup>[8, 30]</sup>。因此,葡萄藻的这些特定形态特征可用于其化学种的初步判断。

此外,Tempier 等<sup>[31]</sup>发现另一种化学种 Gb 的二烯烃与化学种 A 相似,但烯键同时存在顺式和反式;Kawachi 等<sup>[32]</sup>报道发现了含有  $C_{18}$ — $C_{20}$  环氧树脂正烷烃的新化学种 S。可见,随着研究的深入,布朗葡萄藻的化学分类正得以不断地补充和完善。

## 2 布朗葡萄藻的分子生态学研究

### 2.1 分子系统发育学研究

基于形态特征的经典分类学是现代生物分类学的基础。随着分子系统学研究策略及分析手段的日益完善,植物分类学领域在注重传统经典分类学的同时,加强了以蛋白质、核酸等为证据的分子系统学研究<sup>[33]</sup>,以期对经典分类学起到验证和补充的作用。布朗葡萄藻的形态、生理生化等表型特征在外界因素的影响下容易发生变化,但这种表型特征在本质上是由藻株的基因型所决定的。因此,直接反映基因型的分子数据是研究系统发育关系的理想标记,是进行基因分型和遗传多样性研究的良好位点。

分子系统发育学研究有两大分子标记,即蛋白质与核酸<sup>[34-35]</sup>。蛋白质是分子系统学研究中最早应用的分子,随着聚合酶链反应(polymerase chain reaction, PCR)扩增及自动测序技术的发展,核酸测序分析逐渐成为阐明系统演化关系最为有效的方法。在核酸测序分析中,常用于分子系统发育学研究的基因片段包括:核基因片段 18S rRNA 序列、ITS 序列等,叶绿体基因片段 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶基因(1, 5-bisphosphate carboxynase/ oxygenase large subunit gene, *rbcL*)等,以及线粒体基因片段等<sup>[36-38]</sup>。目前,布朗葡萄藻的分子系统发育学研究主要利用核基因 18S rRNA 与 ITS 区,及叶绿体基因 *rbcL* 序列构建系统发育树进行相应的系统分析,从基因水平阐明其分类地位、遗传多样性及系统演化等。

经与其他微藻核糖体小亚基 RNA 序列<sup>[39]</sup>比对分析,Sawayama 等<sup>[40]</sup>建立了第一个针对布朗葡萄藻的系统发育树,发现布朗葡萄藻 *B. braunii* Kützinger (Berkeley; 化学种 B) 属于绿藻门、绿藻纲,同小桩藻(*Characium vaculatum*)和巴夫杜氏藻(*Dunaliella parva*)亲缘较近。Senousy 等<sup>[41]</sup>构建了布朗葡萄藻不同化学种藻株与 53 个绿藻门藻株的 18S rRNA 序列系统发育树,发现布朗葡萄藻属于绿藻门、共球藻纲(Trebouxiophyceae),并与共球藻纲的 *Choricystis* 亲缘关系最近。上述结果有力支持了布朗葡萄藻属于绿藻门的观点,但对其所属纲别仍存在分歧。

Weiss 等<sup>[42]</sup>针对 *B. braunii* Berkeley 藻株重建了 18S rRNA 序列系统发育树,并通过布朗葡萄藻  $\beta$ -肌动蛋白的互补脱氧核糖核酸(complementary deoxyribonucleic acid, cDNA)序列系统发育树来验证其结果,认定 *B. braunii* Berkeley 属于共球藻纲。国内王朋云等<sup>[43]</sup>利用绿球藻目(Chloroococcales)、柄球藻目(Mischococcales)、衣藻目(Chlamydomonadales)和小球藻目(Chlorellales)的 *rbcL* 序列构建了系统发育树,同样发现布朗葡萄藻株与共球藻纲、小球藻目的藻株同属一大簇群。因此,分子系统发育树证实布朗葡萄藻属绿藻门、共球藻纲,为澄清其经典分类学上的争议提供了强有力的分子证据。

### 2.2 分子系统发育关系与化学种的关联性

Kawachi 等<sup>[32]</sup>根据气相色谱-质谱分析结果,以邻接法(Neighbor joining, NJ)、最大简约法(Maximum

parsimony, MP) 和最大似然法 (Maximum likelihood, ML) 将其分离的 31 个布朗葡萄藻藻株分为 4 个化学种 (包括已知化学种 A、B、L 和新化学种 S), 并与 GenBank 上其他布朗葡萄藻株共同构建了基于 18S rRNA 序列的系统发育树 (图 1)<sup>[32]</sup>, 形成 3 个主聚群 I、II、III, 依次分别与化学种 A、B、L 相对应; 其中, 主聚群 II、III 又分别形成亚聚群 II 1、II 2 和 III 1、III 2, 而亚聚群 III 1、III 2 分别对应于化学种 L、S。

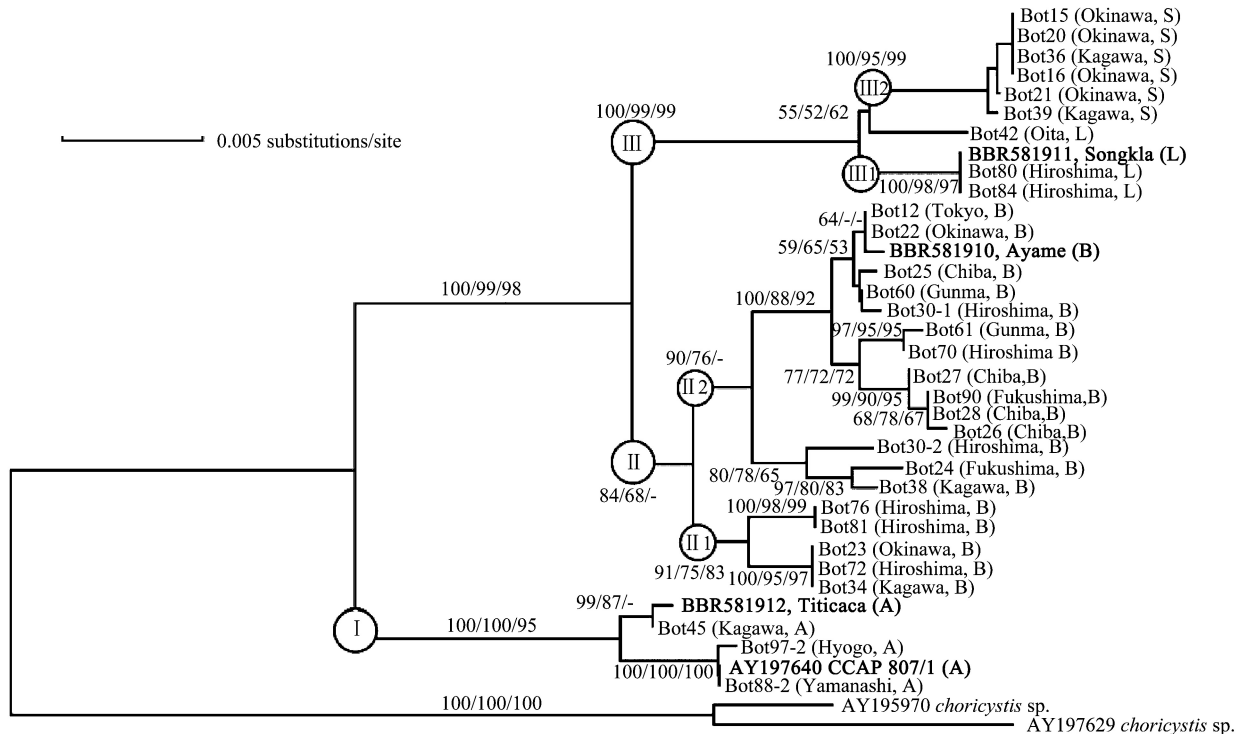


图 1 基于 18S rRNA 序列的布朗葡萄藻序列系统发育树<sup>[32]</sup>

Fig.1 Phylogenetic tree of *B. braunii* based on 18S rRNA sequences, cited from reference

Numbers around the internodes indicate bootstrap values in the NJ, MP, and ML analyses; 1000 replications, the same below

为进一步探讨布朗葡萄藻分子系统发育与其所属化学种之间的关系, 笔者从 GenBank 中获取了更多已知化学种类型的布朗葡萄藻的 18S rRNA 序列<sup>[32, 41-42]</sup>, 并利用 MEGA 5.05 软件以邻接法 NJ、最大简约法 MP 和最大似然法 ML 构建了分子系统发育树 (图 2)。可知, 化学种 A、B、L 均属共球藻纲这个大分枝, 其下分成两个谱系, 分别由化学种 A 和化学种 B、L 组成。这可能与产烃类型存在关联性, 即化学种 B、L 产生的烃类均以类异戊二烯烃为组成单位, 而化学种 A 主要合成二烯烃<sup>[41]</sup>。这一结果验证和补充了布朗葡萄藻的化学种分类, 同时揭示其分子系统发育关系与化学种之间存在较高的关联性。

### 2.3 进化关系与基因组大小间的相关性

布朗葡萄藻化学种 B、L 在 18S rRNA 序列的系统发育树中属于同一谱系, 即二者存在较近的进化关系, 然而其基因组大小却存在明显差异。Weiss 等<sup>[42-43]</sup> 测得分属化学种 A、B、L 的 3 株藻的基因组大小依次为 166.0Mb、166.2Mb 和 211.3Mb。可见, 属于同一谱系中的化学种 B、L 的基因组大小差距显著, 而进化关系较远的化学种 A、B 的基因组大小反而很接近, 这提示有关布朗葡萄藻化学种间的进化关系还需作更深入地探究。最近, Molnár 等<sup>[44]</sup> 利用已测序化学种 B (*B. braunii* Showa) 的一个转录组, 构建了其主要烃类的生物合成网络, 为揭示不同化学种与其主要烃类生物合成网络的联系提供了重要启示。相信随着其他化学种布朗葡萄藻基因组的测定和注释, 将为揭示布朗葡萄藻不同化学种进化关系及其相应基因组特性的内在关联等提供更全面的信息。

### 2.4 亲缘关系、遗传多样性与地理来源间的关联性

布朗葡萄藻的系统发生树通常由两大簇群组成, 而每个族群又可进一步细分为不同的亚簇, 表明该藻的

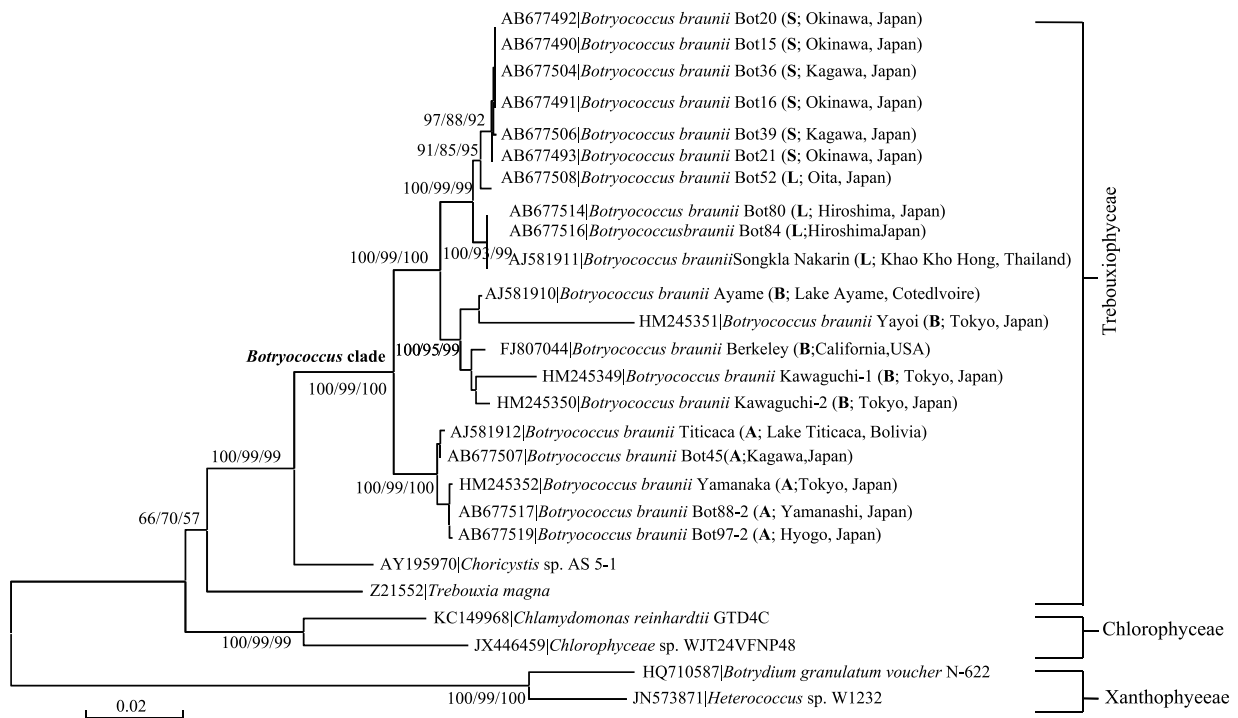


图 2 基于 18S rRNA 序列的布朗葡萄藻系统发育树<sup>[32, 41-42]</sup>

Fig.2 Phylogenetic tree of *B. braunii* based on 18S rRNA sequences

18S rRNA、ITS 序列位点具有较高的遗传多态性,不同藻株之间存在遗传上的多样性<sup>[45]</sup>。由于布朗葡萄藻广泛分布于世界各地,其较高的遗传多样性可能由一定程度的地理隔离所致。王朋云等<sup>[45-46]</sup> 以与布朗葡萄藻同科但不同属的南向球葡萄藻 (*Botryosphaerella sudetica* UTEX 2629) 的 18S rRNA、ITS 等序列为外群构建了布朗葡萄藻系统发育树,比较了不同地理来源的布朗葡萄藻亲缘关系的远近程度。18S rRNA 的系统发育树结果表明,采自我国云南抚仙湖的藻株 (*B. braunii* AGB-Bb02) 与采自湖北武汉的藻株 (*B. braunii* AGB-Bb03) 属于同一簇群,分别与源自泰国的藻株 (*B. braunii* Songkla Nakarin) 和源于非洲科特迪瓦的藻株 (*B. braunii* Ayame) 的遗传亲缘关系较近;而采自英国剑桥的藻株 (*B. braunii* AGB-Bb01) 则属于另一簇群,与源于玻利维亚的藻株 (*B. braunii* Titicaca) 和美国明尼苏达的藻株 (*B. braunii* Tow 9/21 P-16w) 亲缘关系较近,其遗传距离分别为 0.0098 和 0.0116。在 ITS 系统发育树中,AGB-Bb01 与源于澳大利亚新南威尔士的藻株 (*B. braunii* Jillamatong) 亲缘关系最近,与源自英国坎布里亚的藻株 (*B. braunii* CCAP807/2) 和科特迪瓦藻株 (*B. braunii* Yamoussoukro) 亲缘关系最远。此外,Kawachi 等<sup>[32]</sup> 构建的基于 18S rRNA 序列的布朗葡萄藻系统发育树发现,一些采自同一地域的藻株也会处于不同的系统位置上。这种差异可能是由某些摄食微藻的鸟类通过觅食、迁徙等携带布朗葡萄藻传播的结果<sup>[47-48]</sup>。布朗葡萄藻的遗传多样性与地理来源之间的联系性尚需更多实地检测和更充足的种质资源测序分析等进一步考察。

### 3 问题与展望

近年来,分子生态学作为一门新兴学科,为生态学研究提供了崭新的角度和思路,它通过宏观与微观的结合,在阐释生命系统与环境系统相互作用的机理及其分子机制中发挥着越来越重要的作用。较其他某些藻类而言,布朗葡萄藻的分子生态学研究起步较晚,面临一些问题和挑战:(1) 现有布朗葡萄藻分子系统发育学研究使用的分子标记主要集中于单一的 DNA 序列片段上,今后相关研究所选择的 DNA 分子标记应趋向于多片段、长序列,以期获得更加充足的分子数据信息,从而更全面地反映其系统发育关系<sup>[36]</sup>。(2) 在布朗葡萄藻 18S rRNA 的系统发育树中,同一谱系的化学种 B、L 比化学种 A 存在更近的进化关系,这与它们的产经种类

存在一定关联性;但不同化学种的进化关系与其相应基因组大小的关系相反<sup>[42-43]</sup>。布朗葡萄藻 3 个化学种之间存在怎样的进化关系,其基因组与主要烃类生物合成网络之间存在怎样的调控与反馈机制,这些问题的阐释需要对不同化学种的基因组进行更深入地测定分析。(3)布朗葡萄藻的遗传多样性是否由地理隔离引起<sup>[45-46]</sup>,其遗传多样性与地理来源之间存在怎样的相关性,这需要在更多实地考察和更充足的源于不同地域藻株分子数据信息的基础上深入论证。

与经典分类学研究一样,分子系统发育学也有自身的一些局限性<sup>[35]</sup>。布朗葡萄藻分子系统发育学研究只有将核酸与蛋白质数据综合起来建立更为完善的系统发育树,再与经典分类、化学分类相互结合印证,逐步建立整体体系,才能更深入准确地阐明其系统发育关系。同时,基因组和蛋白质组序列测定及相应生物信息学的迅猛发展,不仅促进有关布朗葡萄藻烃类合成的基因工程、系统基因组学和蛋白组学的兴起,而且将从微观水平上更真实直接地阐明生态现象的分子机理,从而推进布朗葡萄藻分子生态学研究及能源微藻产业化进程。

#### 参考文献 (References):

- [1] Metzger P, Largeau C. *Botryococcus braunii*: a rich source for hydrocarbons and related ether lipids. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2005, 66(5): 486-496.
- [2] Brown A C, Knights B A, Conway E. Hydrocarbon content and its relationship to physiological state in the green alga *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry*, 1969, 8(3): 543-547.
- [3] Knights B A, Brown A C, Conway E, Middleditch B S. Hydrocarbons from the green form of the freshwater alga *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry*, 1970, 9(6): 1317-1324.
- [4] Metzger P, Berkaloff C, Casadevall E, Coute A. Alkadiene- and botryococcene-producing races of wild strains of *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry*, 1985, 24(10): 2305-2312.
- [5] Huang Z, Dale Poulter C. Tetramethylsqualene, a triterpene from *Botryococcus braunii* var *showa*. *Phytochemistry*, 1989, 28(5): 1467-1470.
- [6] Metzger P, Allard B, Casadevall E, Berkaloff C, Couté A. Structure and chemistry of a new chemical race of *Botryococcus braunii* that produces lycopadiene, a tetraterpenoid hydrocarbon. *Journal of Phycology*, 1990, 26(2): 258-266.
- [7] Plain N, Largeau C, Derenne S, Couté A. Variabilité morphologique de *Botryococcus braunii* (Chlorococcales, Chlorophyta): corrélations avec les conditions de croissance et la teneur en lipides. *Phycologia*, 1993, 32(4): 259-265.
- [8] 马梅. 布朗葡萄藻烃成分分析, 培养条件优化及不同时期的形态结构比较 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2008.
- [9] 胡章喜, 安民, 段舜山, 徐宁, 孙凯峰, 刘晓娟, 李爱芬, 张成武. 不同氮源对布朗葡萄藻生长、总脂和总烃含量的影响. *生态学报*, 2009, 29(6): 3288-3294.
- [10] Tanoi T, Kawachi M, Watanabe M M. Effects of carbon source on growth and morphology of *Botryococcus braunii*. *Journal of Applied Phycology*, 2011, 23(1): 25-33.
- [11] Ruangsombon S. Effect of light, nutrient, cultivation time and salinity on lipid production of newly isolated strain of the green microalga, *Botryococcus braunii* KMITL 2. *Bioresource Technology*, 2012, 109: 261-265.
- [12] 胡志昂, 王洪新. 分子生态学研究进展. *生态学报*, 1998, 18(6): 565-574.
- [13] 张爱兵, 谭声江, 陈建, 李典谟. 空间分子生态学——分子生态学与空间生态学相结合的新领域. *生态学报*, 2002, 22(5): 752-769.
- [14] 黄勇平, 朱湘雄. 分子生态学——生命科学领域的新学科. *中国科学院院刊*, 2003, 18(2): 84-88.
- [15] Krüger M, Krüger C, Walker C, Stockinger H, Schüßler A. Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. *New Phytologist*, 2012, 193(4): 970-984.
- [16] Wake L V, Hillen L W. Study of a "bloom" of the oil-rich alga *Botryococcus braunii* in the Darwin River Reservoir. *Biotechnology and Bioengineering*, 1980, 22(8): 1637-1656.
- [17] Noguchi T, Kakami F. Transformation of *trans*-Golgi network during the cell cycle in a green alga, *Botryococcus braunii*. *Journal of Plant Research*, 1999, 112(2): 175-186.
- [18] Komárek J, Komárková-Legnerová J. Review of the European *Microcystis*-morphospecies (Cyanoprokaryotes) from nature. *Czech Phycology*, 2002, 2: 1-24.
- [19] 毕列爵, 胡征宇. 中国淡水藻志(第八卷). 北京: 科学出版社, 2004: 111-115.
- [20] Hirose H, Ogasawara N. Fine structural evidence for the systematic position of *Botryococcus braunii* Kützing as a member of Chlorophyceae. *Bulletin of the Japanese Society of Phycology*, 1977, 25: 61-69.
- [21] 胡鸿钧, 魏印心. 中国淡水藻类—系统、分类及生态. 北京: 科学出版社, 2006: 286-286.
- [22] Smith G M. *The Fresh-Water Algae of the United States*. New York: McGraw-Hill, 1950: 716-716.
- [23] Villarreal-Rosales E, Metzger P, Casadevall E. Ether lipid production in relation to growth in *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry*, 1992, 31(9):



- 3021-3027.
- [24] Metzger P, Casadevall E. Structure de trois nouveaux "botryococenes" synthetises par une souche de *Botryococcus braunii* cultivee en laboratoire. *Tetrahedron Letters*, 1983, 24(37): 4013-4016.
- [25] Metzger P, Casadevall E. Lycopadiene, a tetraterpenoid hydrocarbon from new strains of the green alga *Botryococcus braunii*. *Tetrahedron Letters*, 1987, 28(34): 3931-3934.
- [26] Achitouv E, Metzger P, Rager M N, Largeau C. C<sub>31</sub>-C<sub>34</sub> methylated squalenes from a Bolivian strain of *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry*, 2004, 65(23): 3159-3165.
- [27] Glikson M, Lindsay K, Saxby J. *Botryococcus*—A planktonic green alga, the source of petroleum through the ages: transmission electron microscopical studies of oil shales and petroleum source rocks. *Organic Geochemistry*, 1989, 14(6): 595-608.
- [28] Summons R E, Metzger P, Largeau C, Murray A P, Hope J M. Polymethylsqualanes from *Botryococcus braunii* in lacustrine sediments and crude oils. *Organic Geochemistry*, 2002, 33(2): 99-109.
- [29] Adam P, Schaeffer P, Albrecht P. C<sub>40</sub> monoaromatic lycopane derivatives as indicators of the contribution of the alga *Botryococcus braunii* race L to the organic matter of Messel oil shale (Eocene, Germany). *Organic Geochemistry*, 2006, 37(5): 584-596.
- [30] 徐玲. 布朗葡萄藻的培养优化与分离技术 [D]. 南京: 江南大学, 2011.
- [31] Templier J, Largeau C, Casadevall E. Non-specific enlongation-decarboxylation in biosynthesis of *cis*- and *trans*-alkadienes by *Botryococcus braunii*. *Phytochemistry*, 1991, 30(1): 175-183.
- [32] Kawachi M, Tanoi T, Demura M, Kaya K, Watanabe M M. Relationship between hydrocarbons and molecular phylogeny of *Botryococcus braunii*. *Algal Research*, 2012, 1(2): 114-119.
- [33] 万海清, 梁明山, 许介眉. 分子生物学手段在植物系统与进化研究中的应用. *植物学通报*, 1998, 15(4): 8-17.
- [34] 程燕林, 梁军, 吕全, 张星耀. 葡萄座腔菌科研究进展——鉴定, 系统发育学和分子生态学. *生态学报*, 2011, 31(11): 3197-3207.
- [35] Edwards S V. Is a new and general theory of molecular systematics emerging? *Evolution*, 2009, 63(1): 1-19.
- [36] Olson P D, Tkach V V. Advances and trends in the molecular systematics of the parasitic Platyhelminthes. *Advances in Parasitology*, 2005, 60: 165-243.
- [37] Wolfe A D, Randle C P. Recombination, heteroplasmy, haplotype polymorphism, and paralogy in plastid genes; implications for plant molecular systematics. *Systematic Botany*, 2004, 29(4): 1011-1020.
- [38] Subramaniam S, Pandey A K, Geeta R, Mort M E. Molecular systematics of Indian *Crotalaria* (Fabaceae) based on analyses of nuclear ribosomal ITS DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution*, 2013, 299(6): 1089-1106.
- [39] Gunderson J H, Elwood H, Ingold A, Kindle K, Sogin M L. Phylogenetic relationships between chlorophytes, chrysophytes and oomycetes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1987, 84(16): 5823-5827.
- [40] Sawayama S, Inoue S, Yokoyama S Y. Phylogenetic position of *Botryococcus braunii* (Chlorophyceae) based on small subunit of ribosomal RNA sequence data. *Journal of Phycology*, 1995, 31(3): 419-420.
- [41] Senousy H H, Beakes G W, Hack E. Phylogenetic placement of *Botryococcus braunii* (Trebouxiophyceae) and *Botryococcus sudeticus* isolate UTEX2629 (Chlorophyceae). *Journal of Phycology*, 2004, 40(2): 412-423.
- [42] Weiss T L, Spencer Johnston J, Fujisawa K, Sumimoto K, Okada S, Chappell J, Devarenne T P. Phylogenetic placement, genome size, and GC content of the liquid-hydrocarbon-producing green microalga *Botryococcus braunii* strain Berkeley (Showa) (Chlorophyta). *Journal of Phycology*, 2010, 46(3): 534-540.
- [43] Weiss T L, Spencer Johnston J, Fujisawa K, Okada S, Devarenne T P. Genome size and phylogenetic analysis of the A and L races of *Botryococcus braunii*. *Journal of Applied Phycology*, 2011, 23(5): 833-839.
- [44] Molnár I, Lopez D, Wisecaver J H, Devarenne T P, Weiss T L, Pellegrini M, Hackett J D. Bio-crude transcriptomics: Gene discovery and metabolic network reconstruction for the biosynthesis of the terpenome of the hydrocarbon oil-producing green alga, *Botryococcus braunii* race B (Showa). *BioMed Central Genomics*, 2012, 13: 576-576.
- [45] 王朋云, 茅云翔, 孔凡娜, 马梅, 马飞. 丛粒藻形态多样性与遗传多样性研究. *中国海洋大学学报: 自然科学版*, 2011, 41(5): 63-70.
- [46] 王朋云. 丛粒藻形态多样性、遗传多样性分析与培养条件优化 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.
- [47] 冯建祥, 黄敏参, 黄茜, 郭婕敏, 林光辉. 稳定同位素在滨海湿地生态系统研究中的应用现状与前景. *生态学杂志*, 2013, 32(4): 1065-1074.
- [48] Kwak T J, Zedler J B. Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. *Oecologia*, 1997, 110(2): 262-277.

DOI: 10.5846/stxb201306281793

汪天澍, 刘芳, 余林生, 潘炜, 江朝晖, 付月生. 蜜蜂蜂群温湿度调节研究进展. 生态学报, 2015, 35(10): 3172-3179.

Wang T S, Liu F, Yu L S, Pan W, Jiang Z H, Fu Y S. A review of researches on the regulation mechanisms of temperature and humidity in honey bee hives. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3172-3179.

## 蜜蜂蜂群温湿度调节研究进展

汪天澍<sup>1</sup>, 刘芳<sup>1</sup>, 余林生<sup>1,\*</sup>, 潘炜<sup>2</sup>, 江朝晖<sup>2</sup>, 付月生<sup>2</sup>

<sup>1</sup> 安徽农业大学蜂业研究所, 合肥 230036

<sup>2</sup> 安徽农业大学信息与计算机学院, 合肥 230036

**摘要:** 环境温度的变化直接影响蜜蜂的个体发育、群体活动、蜂群繁殖、群势强弱等方面, 蜂群温湿度是对蜜蜂生命活动影响最大的环境因素, 蜜蜂会积极地响应环境温度变化。在巢群内温度高于或低于子脾要求温度, 蜜蜂就会采取各种解决办法。研究蜂群温度的分布、变化规律以及调控机制是当前蜂学领域的热点问题, 而掌握了蜂群温度变化规律, 也能更好的进行科学养蜂, 提高蜂产品的产量和质量, 同时对人类认知、环境保护也具有非常重要的借鉴价值。近年来随着基因组学、生物学、高新科学技术等的应用, 蜜蜂温湿度调节的研究不断深入。整合当前国内外蜜蜂蜂群温湿度调节的研究报道, 对蜜蜂蜂群温湿度调节现象和行为进行综合阐述, 并对蜂群温湿度内在调控机理方面的进一步研究提出新思路。

**关键词:** 蜜蜂; 蜂群; 温度; 湿度; 调节

## A review of researches on the regulation mechanisms of temperature and humidity in honey bee hives

WANG Tianshu<sup>1</sup>, LIU Fang<sup>1</sup>, YU Linsheng<sup>1,\*</sup>, PAN Wei<sup>2</sup>, JIANG Zhaohui<sup>2</sup>, FU Yuesheng<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Apiculture Research Institute of Anhui Agriculture University, Hefei 230036, China

<sup>2</sup> School of Information and Computer, Anhui Agriculture University, Hefei 230036, China

**Abstract:** A honey bee colony displays various characteristics in different periods of the year depending on environmental factors. Temperature and humidity within the hive are important for all bees. Adult honey bees can tolerate a considerable range of temperatures, while the survival and normal growth of the brood depends upon brood nest temperature being maintained within a range of about 32—37 °C. Temperature regulation is accomplished through the efforts of the adult bees who hold central brood nest temperature between about 34 °C and 36 °C. When the temperature falls below 14 °C, the honey bees start staying in the hive and forming a ball (winter cluster); when the temperature falls below 6 °C, the hive has the appearance of an exact ball. It is known that each bee can produce heat of 0.1 calorie per minute at 10 °C. During the summer months, honey bees stop whatever they are doing and attempt to cool the hives because of the hot weather. In addition, when there is an excessive amount of humidity within the hive, it can lead to diseases such as septicemia and this in turn causes colony losses. Honey bees showed a high level of organization, and would take action to keep the hive in optimum condition. This unusual phenomenon drew a great deal of interest and research from scholars in the field of honey bees, making hive temperature a hot issue in honey bee research. Bees are a peculiar species formed from a hundred million years of natural selection and evolution. They can construct the strongest hive for the largest honey storage using the least amount of material using the well acknowledged hexagon honeycomb design. Likewise, in their natural state, bees only need

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(31272511); 国家蜂产业技术体系建设专项(CARS-45-KXJ9)

**收稿日期:** 2013-06-28; **网络出版日期:** 2014-05-30

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yulinsheng@ahau.edu.cn

to consume a small amount of honey (i.e., energy) and can keep a stable and constant temperature in the hive, showing excellent energy-saving optimization ability. The hive temperature regulation mechanism can be imitated, and we can draw lessons from this kind of energy saving optimization method to design and manufacture new air conditioning energy saving systems, and apply it in greenhouses, gymnasiums and other high energy consumption facilities. In the first section of this paper, honey bees and their biological characteristics of hive thermoregulation were summarized. In the second part, hive humidity regulation was examined. In the third part, current research about hive temperature and humidity regulation, at home and abroad, were integrated. The current results of the study only showed the function of temperature and humidity regulation and that different ages of worker bees and different kinds of bees behaved differently. However, the age of the queen and drones' impact on the nest temperature and humidity change and changes in regulation of individual bees nest temperature during energy metabolism and longevity are not shown. Lastly, we put forward new ideas for the internal regulation mechanism of hive temperature and humidity for future study. Further research is needed, particularly on the intrinsic link between individuals and groups in the form / structure in terms of the thermostat mechanism.

**Key Words:** honeybee; hive; temperature; humidity; regulation

蜜蜂营群居生活,是社会性高度进化的昆虫,蜂群是蜜蜂赖以生存的生物学单位,温湿度是影响蜜蜂生活、生存、繁衍的重要环境因素。蜜蜂调节蜂巢温度,使蜜蜂生活在适宜的温度范围内,延长寿命并能更好地生存和繁殖。蜜蜂是典型的社会性昆虫,尽管蜜蜂个体很简单,但是群体却表现出高度的组织适应特性,能在蜂巢中维持相对稳定的环境条件<sup>[1]</sup>。温度是对蜜蜂生命活动影响最大的环境因素<sup>[2-3]</sup>。环境温度的变化直接影响蜜蜂的个体发育、群体活动、蜂群繁殖、群势强弱等方面,进而影响到蜂产品的生产。不仅如此,经过亿万年的自然选择和进化,蜂群只需消耗较少的能量(蜂蜜)就能保持蜂巢内的温度相对稳定<sup>[4]</sup>,从而在严酷的自然状态下得以生存和繁衍。蜜蜂个体是变温动物,体温会随着外界气温的变化而变化,但它们的蜂巢却如同一个装有“空调”的房间,尤其在其繁殖后代的时候,蜂巢内基本维持 34—35 °C,这一温度是最适宜蜂卵孵化的温度<sup>[5]</sup>。经过长期的生产实践和科学研究,人们对蜜蜂的调温现象和行为有着较多的认识。现有研究结果只表明蜜蜂具有调节蜂巢温湿度的功能,未能进一步揭示蜜蜂调节蜂巢温湿度的机制。本文综合了近些年来国内外对蜂巢温湿度调节的研究报道,为蜂巢温湿度研究机制进一步的研究提供科学依据。

## 1 蜂巢温度调节

蜜蜂蜂巢内的温度与蜂巢内是否有蜂子(包括卵、幼虫、蛹)有相当大的关系,如果蜂群内无蜂子的话,蜂群内部的温度可以在 14—32 °C 这个范围内波动,倘若蜂群内部有蜂子,由于蜂子发育对温度要求较高,所以蜂巢内部的温度需要保持在 34.4—34.8 °C 之间,恒定的温度是蜂子未成熟阶段的正常生长和发育的关键<sup>[6-7]</sup>。蜜蜂调节巢温的行为是由巢内温度和子脾温度的变化来决定的<sup>[8]</sup>。蜜蜂对子脾的温度十分敏感,蜜蜂能感觉出子脾在 0.2—0.5 °C 范围内的温度变化<sup>[9]</sup>,如果巢内温度高于或低于这个正常温度,蜂群就会采取一系列的措施来解决。

### 1.1 温度低于正常范围

若外界的温度低于正常范围,蜜蜂会采取以下几种方式进行调控:(1)工蜂承担了发挥“空调”作用的重担。一旦蜂巢内的温度开始降低,它们就会展开翅膀然后运动其胸部肌肉系统(蜜蜂做的这种肌肉系统的运动和飞行时的振动是不同的,不会因此而如同风扇般加速空气流动而散热<sup>[10]</sup>),藉此提升胸腔的温度,将胸部紧贴在封盖子的蜡盖上,依靠这些热量来维持蜂巢的温度,产热蜂保持触角一动不动与巢房的蜡盖相接触,目的是为了测量封盖子蜡盖的温度,测量的高灵敏度归结于其触角端部携带高度密集的热感受器<sup>[11-12]</sup>;(2)非产热蜂“挤压”蜂巢上的小单元格,并厚厚地附在巢脾上,增加蜂巢密封性能,它们会努力把热量丧失降低到最低水平<sup>[13]</sup>;(3)蜜蜂在过冬的时候会互相聚拢结成球形团在一起,使蜂团的散热面积减小,并且球体内部