

干旱复水对棉花苗期抗氧化系统及 光合荧光参数的影响

田又升¹, 谢宗铭¹, 张建新¹, 董永梅¹, 李有忠¹,
于航¹, 王志军¹, 张成双²

(1. 新疆农垦科学院生物技术研究所/作物种质创新与基因资源利用兵团重点实验室, 新疆 石河子 832000;

2. 山东潍坊烟草有限公司, 山东 潍坊 261000)

摘要: 为研究水分胁迫对棉花光合作用及相关生理指标的影响, 揭示水分胁迫与棉花生理指标及光合作用之间的关系, 采用盆栽称重控水法对新陆早 19 号进行干旱胁迫 0、2、4、6、8 d 及复水 2 d 处理, 测定棉花叶片 MDA、H₂O₂ 含量, SOD、POD、CAT 等指标以及光合参数和叶绿素荧光参数的变化。结果显示: 随着干旱胁迫的加强, 棉花叶片活性氧含量、电导率和 MDA 含量增加, 复水后除 H₂O₂ 含量外, 其它均降到对照值; 在活性氧含量最高时, 抗氧化酶 CAT 和 SOD 的活性最高, 以清除棉花叶片内过量的活性氧; 棉花功能叶片的光合作用、气孔导度、蒸腾速率随着干旱胁迫强度的增加逐渐下降, 在干旱第 8 天达到最低, 复水后恢复; 光化学猝灭系数 (qP) 和光量子产量 (Yield) 随着干旱胁迫的加强而降低, 复水后不能恢复。说明水分胁迫下棉花可通过提高抗氧化酶活性清除过量活性氧, 通过调节气孔导度抑制棉花的光合作用, 降低蒸腾速率。

关键词: 干旱胁迫; 复水; 棉花; 活性氧; 抗氧化酶; 光合参数; 叶绿素荧光参数

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A

Effects of drought and rewatering on antioxidant system and photosynthetic fluorescence parameters of cotton seedling

TIAN You-sheng¹, XIE Zong-ming¹, ZHANG Jian-xin¹, DONG Yong-mei¹, LI You-zhong¹,
YU Hang¹, WANG Zhi-jun¹, ZHANG Cheng-shuang²

(1. Biotechnology Research Institute, Xinjiang Academy of Agricultural and Reclamation Science/Xinjiang Production & Construction Group Key Laboratory of Crop Germplasm Enhancement and Gene Resources Utilization, Shihezi, Xinjiang, 832000, China;

2. Weifang Tobacco Co. of Shandong Province, Weifang, Shandong 261000, China)

Abstract: In order to study the effects of water stress on photosynthesis and associated physiological characteristics of cotton, and to reveal the relationships between photosynthetic traits, physiological indexes and drought tolerance, drought and rewatering treatments were employed on Xinluzao 19 by weighting the pot to control water amount. The treatments included drought for 0, 2, 4, 6, 8 d and rewatering for 2 d, then the changes in MDA content, H₂O₂ content, SOD, POD, and CAT indexes and photosynthetic fluorescence parameters of cotton were measured. Reactive oxygen, conductivity and MDA content of cotton leaf were increased with the enhancement of drought stress. Except for H₂O₂ content, the others were reduced to the control values after rewatering. SOD and CAT of antioxidant enzymes reached the highest activities to clear the excessive reactive oxygen species when the active oxygen content was the highest in cotton leaf. The photosynthesis, stomatal conductance and transpiration rate of cotton function leaf became decreased with the increase of drought stress, and reached the lowest at the 8 th day after drought, then rebounded after rewatering. Photochemical quenching (qP) and yield were reduced with the severity of drought stress, and could not become rebounded after rehydration. Obviously, excessive reactive oxygen species were cleared by increasing the antioxidant activity of cotton under water stress through controlling the stomatal conductance to inhibit photosynthesis and transpiration rate of cotton under water stress.

收稿日期: 2015-11-10

基金项目: 国家国际科技合作专项 (2011DFA32800); 新疆农垦科学院青年基金 (YQJ201302)

作者简介: 田又升 (1987—), 女, 重庆人, 硕士, 助理研究员, 研究方向为植物逆境生理与分子生物学。E-mail: tianyoushengzi@163.com。

通信作者: 谢宗铭 (1971—), 男, 研究员, 研究方向为作物遗传育种。E-mail: xiezmchy@163.com。

Keywords: drought stress; rewatering; cotton; reactive oxygen; antioxidant enzymes; photosynthetic; chlorophyll fluorescence parameters

新疆是我国最大的优质棉生产基地,具有丰富的光热资源和大量的宜棉耕地^[1]。随着新疆植棉业飞速发展,棉花播种面积扩大,用水量增多,用水时间集中,导致棉田相互争水问题十分严重,水资源不足已成为制约新疆植棉产业可持续发展的主要因素^[2],因此,棉花抗旱性研究对解决新疆棉花种植区用水不足有重要意义。植物固着生长的特性使其不能通过移动来逃避干旱,因此,在长期进化过程中,高等植物通过一系列生理或发育的变化来适应干旱环境。大量研究表明,干旱胁迫会破坏植物体内活性氧代谢平衡,引起膜脂过氧化,对膜系统、细胞、器官甚至整株植物造成伤害。抗氧化酶促保护系统包括 SOD、POD、CAT、GR 等酶,其作用是清除植物体内多余的活性氧,降低膜脂过氧化水平,减轻膜伤害程度^[3]。丙二醛(MDA)是细胞质膜过氧化后的主要产物,其含量的多少直接反映细胞质膜过氧化水平,而细胞电解质外渗率直接反映细胞膜受损程度。干旱胁迫可以导致叶片卷曲、气孔关闭、CO₂ 亏缺、叶肉细胞阻力增加、光合作用相关酶活力下降、叶绿素结构破坏及含量下降,细胞膜不饱和脂肪酸含量降低,光合同化和 CO₂ 固定能力下降,最终使光合作用减弱,光合速率下降^[4]。植物光合作用也可通过叶绿素荧光动力学特征直接反映,它能快速、灵敏和非破坏性地分析逆境因子对光合作用影响机理^[5]。前人对棉花生理生化研究大多是为棉花种质资源抗旱性鉴定服务^[1,6],对其在干旱胁迫下及复水后的光合生理生化基础研究涉及较少。因此,本实验以新陆早 19 号为材料,采用盆栽称重控水法进行干旱胁迫 0、2、4、6、8 d 及复水 2 d 处理,测定棉花叶片 MDA 含量、H₂O₂ 含量, SOD、POD、CAT 等指标以及光合参数和叶绿素荧光参数的变化,旨在揭示水分胁迫与棉花生理指标及光合作用之间的关系,为棉花抗旱育种和栽培以及水分高效利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

实验材料为陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.)品种“新陆早 19 号”。

1.2 方法

1.2.1 实验设计 选取上、下直径分别为 20 cm、15 cm,高度为 18 cm 的花盆 20 个,每个花盆装土(大田土:蛭石 = 3:1)2.4 kg 后,抚平花盆内土壤表面,均匀播种新陆早 19 号棉花种子 20 粒于土壤表面,覆土 0.6 kg。再将花盆置于盛有水的大盆中,使其从

底部渗水,待花盆上层土湿润后取出,摆放于昼/夜光照时间为 14 h/10 h、温度为 28℃ 的植物培养间内。出苗后进行间苗,每盆留取长势一致的棉花幼苗 12 株。为了防止幼苗疯长,于间苗后的两片真叶期和两片真叶期各喷洒缩节胺一次,浓度分别为 0.05 g/L 和 0.15 g/L,期间浇水均采用底部渗水方式。于三叶期选取长势均匀棉苗 18 盆进行第二次间苗,每盆留取大小一致棉苗 9 株进行干旱胁迫处理。每 3 盆一组(3 个重复),胁迫处理为干旱 0、2、4、6、8 d 及复水 2 d(6 个处理),其中干旱胁迫 0 d 为对照。处理方法为:干旱前采用称重补水法调节各盆土壤含水量一致。为了消除苗龄对实验的影响,复水 2 d 处理于取样前 10 d 进行干旱胁迫,取样前 2 天进行复水;干旱 8 d 处理于取样前 8 天进行干旱胁迫,依次类推。处理结束后,取 6 株棉花倒 2 叶的混样分多份,液氮速冻后 -80℃ 冰箱保存,用以各项生理指标的测定,取样当天进行光合荧光参数及叶片电导率测定,取样结束后挖取花盆中间层土样,称其烘干前后重量。

1.2.2 生理指标测定 细胞膜透性测定采用电导法;丙二醛含量测定采用硫代巴比妥酸法;H₂O₂ 含量测定采用硫酸钛法进行测定;超氧阴离子含量(O₂⁻)测定采用羟胺法;超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性测定分别采用邻苯三酚自氧化法和紫外吸收法;可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝染色法,光合参数采用 GFS3000(德国)进行测定,荧光参数采用 mini-PAM(德国)进行测定(测定前黑暗处理 20 min)。

1.2.3 数据处理 实验数据采用 Excel 2013 进行整理,DPS 7.05 进行方差分析,origin8.0 作图。

2 结果与分析

2.1 干旱复水对盆栽土壤含水量的影响

随着干旱天数的延长,棉花盆栽内土壤含水量逐渐下降,复水后土壤含水量恢复到对照水平(图 1A)。对照的土壤含水量为 27.73%,胁迫 2、4、6、8 d 时,盆栽里的土壤含水量分别降低到 18.99%、14.76%、12.35%、9.86%,复水后土壤含水量恢复至 26.18%。胁迫期间采用称重法每天称取胁迫盆栽重量,计算出盆栽每天水分耗散量(图 1B),随着干旱时间延长,胁迫程度增加,盆栽每天的水分耗散逐渐降低。从干旱胁迫第 1 天盆栽全天水分耗散量为 140 g/d,降低到干旱胁迫第 8 天时盆栽全天水分耗散量仅为 20 g/d。

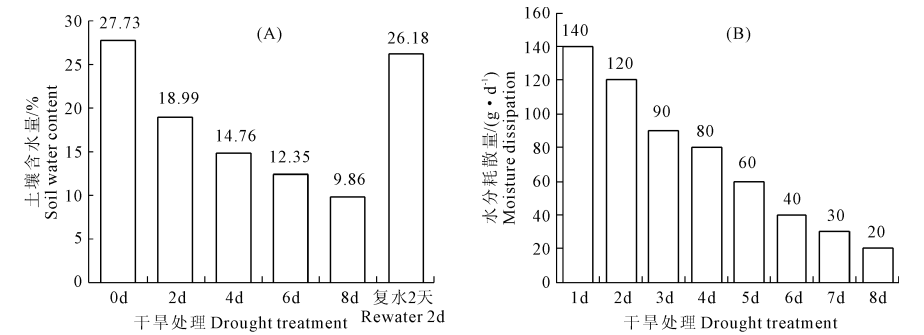


图 1 干旱复水后盆栽内土壤含水量及水分耗散量

Fig.1 Soil moisture and water dissipation of plants in pot after drought and rehydration

2.2 干旱复水对棉花叶片膜脂过氧化的影响

如图 2 所示,在干旱胁迫前 6 天,棉花叶片内超氧阴离子含量随着胁迫程度加强逐渐下降,在第 6 天降到最低值,较对照下降了 16.25%,在干旱胁迫第 8 天,棉花叶片内超氧阴离子含量显著上升,较对照上升了 6.90%,复水后恢复到对照水平(图 2A)。H₂O₂ 含量变化存在一定波动性,在干旱胁迫第 2 天棉花叶片内 H₂O₂ 含量显著上升,较对照上升 36.31%,第 6 天降低到对照水平,第 8 天再次升高,并显著高于第一次的积累水平,较对照上升

121.23%,复水 2 天后恢复到对照水平(图 2B)。可见,棉花叶片内活性氧的大量积累均发生在干旱胁迫第 8 天,而且 H₂O₂ 含量的积累幅度显著大于超氧阴离子的积累。丙二醛含量在干旱胁迫第 4 天降到最低值,较对照降低 18.72%,随后上升,在第 6 天和第 8 天分别较对照上升 4.28% 和 14.62%,复水后恢复到对照水平(图 2C)。电导率在干旱处理前 4 天的变化无显著性差异,在第 6 天开始升高,但与对照比未达到显著水平,在第 8 天显著上升,较对照上升 45.42%,复水后恢复到对照水平(图 2D)。

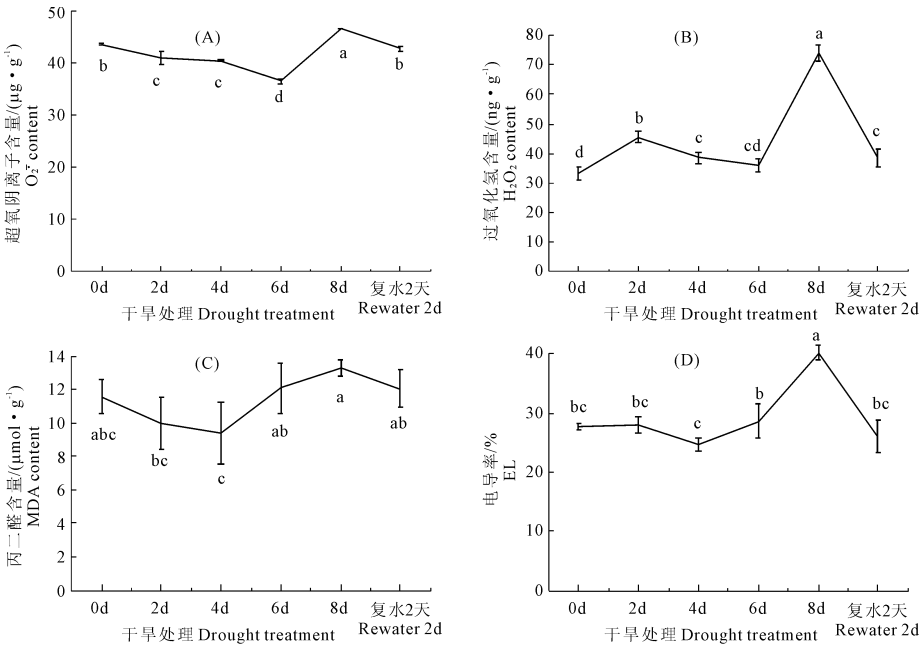


图 2 干旱复水对棉花叶片膜脂过氧化的影响

Fig.2 Effects of drought and rehydration on membrane lipid peroxidation of cotton leaf

2.3 干旱复水对棉花抗氧化系统的影响

棉花叶片 SOD 活性在干旱胁迫前 6 天变化不显著,在胁迫第 8 天时显著上升,较对照上升 14.64%,复水 2 天后恢复到对照水平;与 SOD 的变化趋势不同,在干旱胁迫过程中,棉花叶片 CAT 活性存在波动性变化,在干旱第 2、4 和第 6 天,CAT 活

性均低于对照,在干旱胁迫第 8 天,CAT 活性显著升高,较对照上升 44.97%,复水 2 天后恢复到对照水平(图 3A)。可溶性蛋白含量的变化趋势为“下降 – 上升 – 下降”,在干旱第 4 天存在一个低峰值,较对照降低 13.68%,在第 8 天上升到峰值,较对照升高 4.64%,复水后恢复到对照水平(图 3B)。

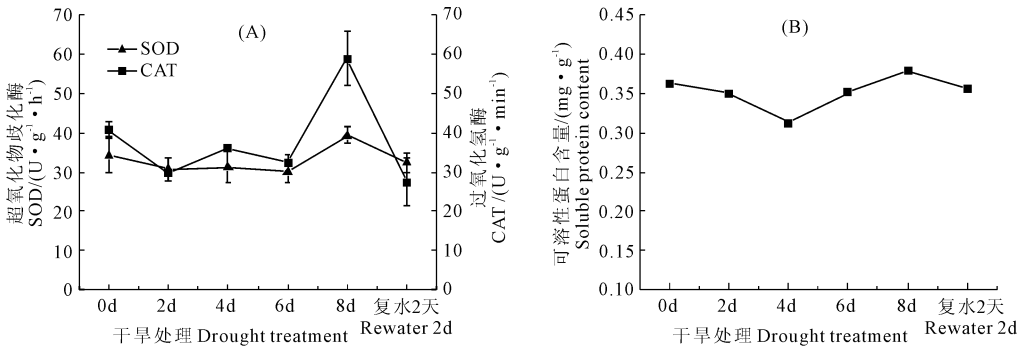


图 3 干旱复水对棉花抗氧化系统的影响

Fig.3 Effects of drought and rehydration on antioxidant system of cotton

2.4 干旱复水对棉花光合荧光参数的影响

由图 4A 可知,干旱胁迫期间,人工气候室内的 CO_2 浓度在 395 到 445 之间波动。随着干旱胁迫强度的增加,棉花功能叶片的光合作用(图 4B)、气孔导度(图 4C)、蒸腾速率(图 4D)逐渐下降,在干旱第 8 天达到最低,复水 2 天后恢复,但未达到对照水平。在干旱处理第 2 天和第 4 天,棉花叶片光合作用与对照相比无显著差异,随后显著下降,在干旱胁迫第 6 天和第 8 天较对照分别下降 42.73% 和 60.44%,复水 2 天后恢复到对照的 73.29% (图 4B)。气孔导度在干旱胁迫第 2、4、6、8 天分别较对照下降了 42.42%、73.92%、91.72% 和 94.53%,复水后仅恢复到对照的 14.69% (图 4C)。蒸腾速率在

干旱胁迫第 2、4、6、8 天分别较对照下降 22.29%、66.55%、88.75% 和 92.03%,复水后恢复到对照的 20.92% (图 4D)。胞内 CO_2 浓度随着干旱胁迫程度的增加逐渐下降,在第 6 天下降到对照的 61.87%,在第 8 天急剧上升,较对照上升了 10.16%,复水后下降到对照的 71.41% (图 4E)。棉花叶内外蒸汽压差(VPD)在对照条件下的数值为 23.27,干旱处理及复水时,其数值在 29.90 至 33.83 间波动,各处理间未达到显著水平(图 4F)。

如图 5 所示,干旱胁迫第 2 天,棉花功能叶片 F_v/F_o (图 5A) 和 F_v/F_m (图 5B) 均显著升高,较对照分别上升 9.98% 和 1.76%,但是在随后的干旱及复水处理过程中变化不显著,说明本实验中的干旱

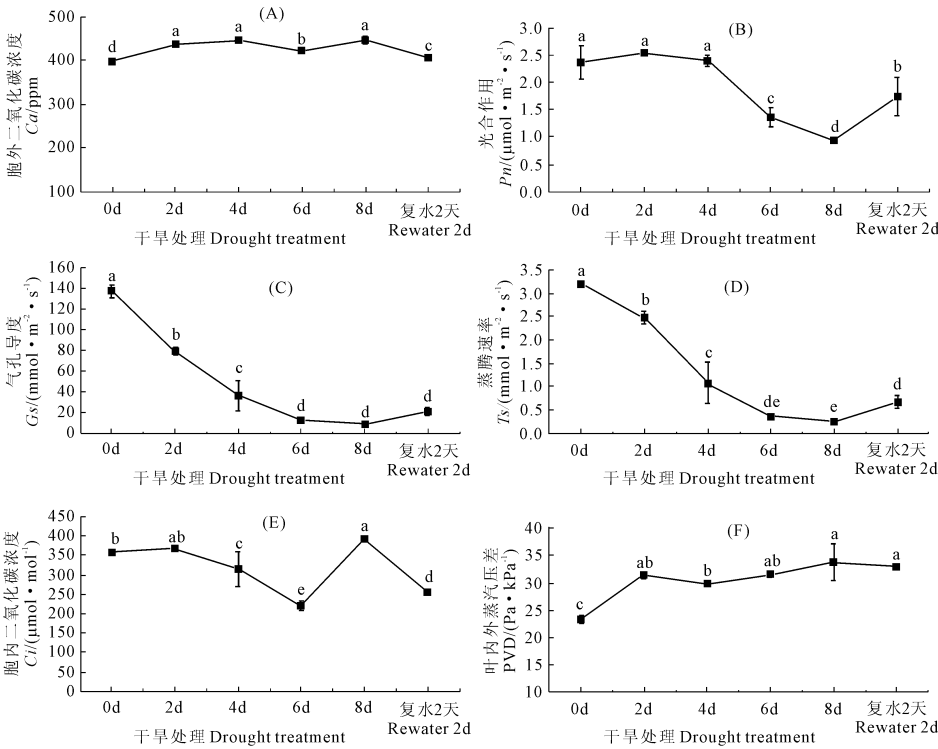


图 4 干旱复水对棉花光合参数的影响

Fig.4 Effects of drought and rehydration on photosynthetic parameters of cotton

胁迫程度对棉花叶片 PS II 的潜在光合作用活力影响不大。光化学猝灭系数 (qP) 和光量子产量 ($Yield$) 随着干旱胁迫的加强而降低, qP 在干旱胁迫第 2 天和第 4 天与对照相比无显著差异, 在干旱胁迫第 6 天、第 8 天和复水 2 天分别下降到对照的 86.11%、79.06% 和 59.12% (图 5C)。 $Yield$ 在干旱胁迫第 2 天与对照相比无显著差异, 在干旱胁迫第 4、6、8 天及复水 2 天时分别下降到对照的 83.59%、

56.14%、48.36% 和 44.05% (图 5D), 说明干旱胁迫减少 PS II 天线色素捕获的光能, 减慢电子传递速率, 复水后不能恢复。 NPQ 和 qN 均表示非光化学猝灭系数, 两者的区别在于计算方式不同。在干旱复水处理过程中两者均呈“上升 - 下降 - 上升 - 下降”的变化趋势, 在干旱第 2 天上升, 第 4 天恢复到对照水平, 第 6 天和第 8 天再次上升, 复水后下降, 但未降到对照水平 (图 5E 和图 5F)。

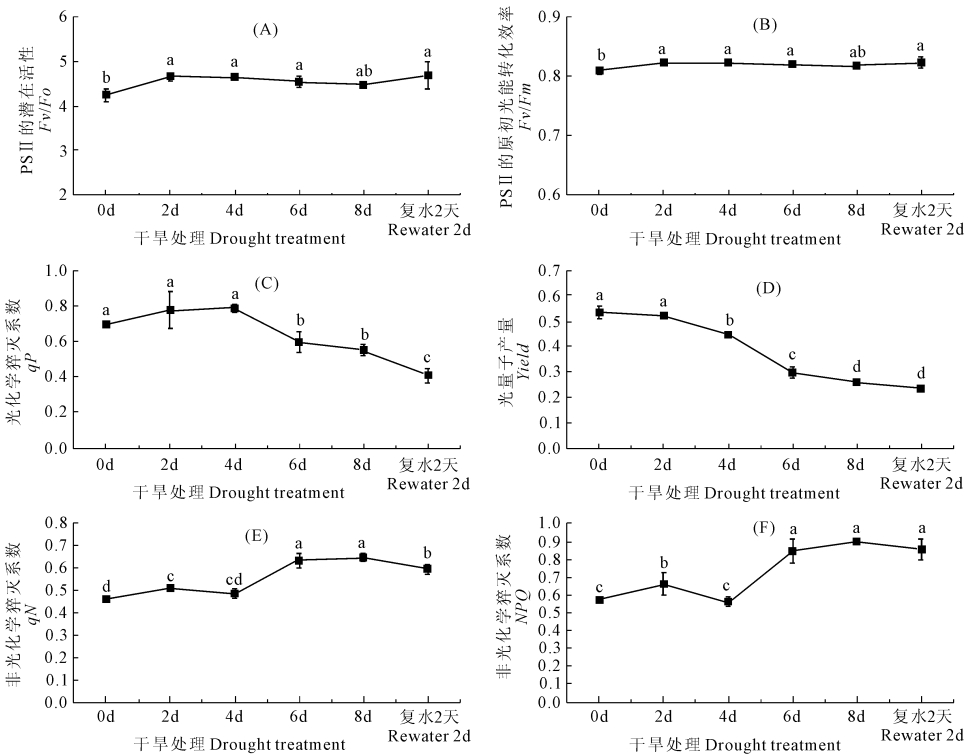


图 5 干旱复水对棉花叶片荧光参数的影响

Fig.5 Effects of drought and rehydration on fluorescence of cotton leaf

3 结论与讨论

活性氧在高等植物的代谢中产生,正常条件下,活性氧的产生和积累处在动态平衡状态,当环境胁迫长期作用于植株,产生的活性氧超出了活性氧清除系统的能力时,就会引起活性氧累积^[7]。活性氧积累的直接危害是造成植物细胞膜脂过氧化,严重时导致细胞死亡^[8-9]。丙二醛是膜脂过氧化最终分解产物,具有很强的细胞毒性,对膜和细胞中的许多生物功能分子具有很强的破坏作用^[10],对 CAT、SOD 等酶活性产生一定抑制作用,进而使植株体内酶系统功能降低,加重细胞膜损伤程度^[11],其含量的高低常用来衡量植物在逆境胁迫中受活性氧伤害的程度^[12-13]。细胞电解质外渗是在胁迫下细胞受到伤害后细胞溶质外渗的现象,其大小说明了细胞膜受破坏程度^[14]。干旱对植物伤害的原因之一是植物体内活性氧的积累,植物为保护自身免受活性氧伤

害,可提高抗氧化酶活性清除植物体内过量自由基^[15]。SOD 是植物体内活性氧的清除剂,可催化 O_2^- 生成 H_2O_2 的歧化反应^[16],CAT 则直接和 H_2O_2 生成 H_2O 和 O_2 ,从而减少体内过量活性氧,降低膜脂过氧化水平。在本实验中,干旱处理诱导活性氧 H_2O_2 和 O_2^- 的积累,两者含量均在干旱胁迫第 8 天大量积累, H_2O_2 的积累量显著高于 O_2^- 的积累,可能是由于植物体内活性氧清除剂 SOD 可以消除 O_2^- 产生 H_2O_2 而很快积累,而 H_2O_2 较其它活性氧性质不活泼^[16]。虽然棉花叶片内活性氧积累在干旱胁迫第 8 天才显现,但是电导率和丙二醛含量在干旱胁迫第 6 天已经显著升高 (图 2C 和图 2D),说明虽然活性氧积累在干旱胁迫第 6 天得到控制,但其已经对棉花叶片细胞膜脂产生伤害。干旱胁迫第 6 天棉花叶片内抗氧化酶活性未显著上升的原因可能是积累的丙二醛抑制抗氧化酶活性。抗氧化酶活性在干

旱胁迫第 8 天显著升高(图 3A),对应于干旱第 8 天活性氧含量的上升,以清除植物体内过量的活性氧,减少其对膜系统的伤害。

光合作用是绿色植物体内有机物质和能量的最终来源,是植物生物产量形成和生理代谢的基础,而水分是影响光合作用的重要因素^[17]。在本实验中,随着干旱胁迫的加强,棉花功能叶片光合作用降低的同时,气孔导度和蒸腾速率以相同的趋势降低(图 B、C 和 D),说明干旱胁迫下棉花光合作用和蒸腾速率下降是由于干旱影响棉花叶片气孔导度引起的。在干旱胁迫前 6 天,棉花叶片气孔导度随着干旱胁迫的加强逐渐下降,胞内 CO_2 浓度以相同的趋势降低,到干旱胁迫第 8 天,气孔导度持续下降,而胞内 CO_2 含量显著升高,说明干旱胁迫前 6 天胞内 CO_2 浓度下降可能是由于气孔导度下降导致的,而第 8 天胞内 CO_2 浓度的升高可能是由于叶片光合能力下降, CO_2 消耗减少造成。

叶绿素荧光技术可以用来快速、灵敏和非破坏性地分析逆境因子对光合作用的影响。当环境条件变化时,植物体内叶绿素荧光参数的变化可以在一定程度上反映环境因子对植物的影响^[18]。在叶绿素荧光参数中, F_v/F_m 可代表 PS II 原始光能转化效率,其下降表明 PS II 反应中心受到损伤,植物受到光抑制^[19]。在干旱胁迫 2 d 时棉花功能叶片 F_v/F_m 显著升高,随后降低,复水后回升(图 5B),说明轻度干旱胁迫能够刺激棉花叶片 PS II 的潜在光合作用活力,重度则抑制,复水后能够恢复。 $Yield$ 和 qP 代表光能捕获效率及光合电子传递效率^[19],在本研究中, qP 和 $Yield$ 的随着干旱胁迫的加强而降低(图 5C 和图 5D),说明干旱胁迫减少 PS II 天线色素捕获光能减慢电子传递速率。非光化学猝灭系数 NPQ 和 qN 反映了天线色素吸收的光能不能用于光化学电子传递,而用于热耗散的部分^[20]。 qN 和 NPQ 随着干旱胁迫程度增加逐渐升高(图 5E 和图 5F),说明在电子传递受阻,同化力减弱的情况下,植物将过剩的激发能以热的形式耗散,以保护光合机构。

本实验在人工气候室进行,在光照、温度等外在环境条件可控的情况下,得到的实验结果真实反映棉花植株对于干旱胁迫的响应。通过对干旱及复水条件下棉花活性氧清除系统和光合荧光参数进行研究,发现复水后棉花关键生理指标能得到一定的恢复,因此在水资源缺乏地区,结合当地气候、土壤及栽培模式,对棉花进行适度的干旱胁迫,充分发挥复水后的补偿效应,能够提高棉花的水分利用效率。

参 考 文 献:

- [1] 李志博,杨 敏,张荣华.北疆棉花品种抗旱性初步评价及鉴定方法研究[J].新疆农业科学,2006,3(6):463-466.
- [2] 张旺锋,任丽彤,王振林,等.膜下滴灌对新疆高产棉花光合特性日变化的影响[J].中国农业科学,2003,36(2):159-163.
- [3] Subbarao G V, Chau Y S, Johansen C, et al. Patterns of osmotic adjustment in pigeonpea – its importance as a mechanism of drought resistance[J]. European Journal of Agronomy, 2000,12(34):239-249.
- [4] Lauriano J A, Lidon F C, Carvalho C A, et al. Drought effects on membrane lipids and photosynthetic activity in different peanut cultivars[J]. Photosynthetica, 2000,38(1):7-12.
- [5] 刘瑞显,王友华,陈兵林,等.花铃期干旱胁迫下氮素水平对棉花光合作用与叶绿素荧光特性的影响[J].作物学报,2008,34(4):675-683.
- [6] 杜传莉,黄国勤.棉花主要抗旱鉴定指标研究进展[J].中国农学通报,2011,27(9):17-20.
- [7] Yun K, Michael U. Global regulation of reactive oxygen species scavenging genes in alfalfa root and shoot under gradual drought stress and recovery[J]. Plant Signaling & Behavior, 2012,7(5):539-543.
- [8] 姚立新,朱 锐,马雯彦,等.植物抗旱、抗寒性鉴定与生理生化机理研究进展[J].安徽农业科学,2009,37(25):11864-11866.
- [9] 刘志玲,程 丹.植物抗旱生理研究进展与育种[J].中国农学通报,2011,27(24):249-252.
- [10] Cruzde Carvalho M H. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling[J]. Plant Signal Behav, 2008, 3:156-165.
- [11] 王燕平,王晓梅,侯国强,等.干旱胁迫对不同生态型大豆生理生化特征的影响[J].中国农学通报,2014,30(12):93-100.
- [12] 南丽丽,师尚礼,朱新强,等.不同根型苜蓿对干旱胁迫的生理耐受性分析[J].干旱地区农业研究,2011,29(5):106-110.
- [13] 卢琼琼,宋新山,严登华.干旱胁迫对大豆苗期光合生理特性的影响[J].中国农学通报,2012,28(9):42-47.
- [14] 王艳慧,王 赞,孙桂枝,等.干旱胁迫下胶质苜蓿苗期生理生化特性的研究[J].华北农学报,2008,23(增刊):65-69.
- [15] Gao F, Chen J, Ma T T, et al. The glutathione peroxidase gene family in the lungiella salsuginea: genome-wide identification, classification, and gene and protein expression analysis under stress conditions[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2014, 15: 3319-3335.
- [16] Rup K K. Plant responses to water stress role of reactive oxygen species[J]. Plant Signaling & Behavior, 2011,6(11):1741-1745.
- [17] Attipalli R R, Kofium V C, Mtnusamy V. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants[J]. J Plant Physiol, 2004,161:1189-1202.
- [18] Ichtenthaler H K. Application of chlorophyll fluorescence in research stress physiology, hydrobiology and remote sensing[M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1991:253-258.
- [19] 陈友根,陈劲枫,李为观.甜瓜属不同倍性异源多倍体光合特性及超微结构研究[J].南京农业大学学报,2010,33(1):32-36.
- [20] 丁在松,王春艳,关东明,等.早稻×稗草杂交后代 YF2.1 光合作用气体交换、叶绿素荧光和抗氧化酶系统对渗透胁迫的响应[J].作物学报,2011,37(5):876-881.