

低温胁迫对蝴蝶兰内源激素的影响

刘学庆¹, 孙纪霞¹, 丁朋松¹, 张京伟¹, 郭文姣¹, 刘莉莉²

(1.烟台市农业科学研究院, 山东 烟台 265500; 2.蓬莱市职业中等专业学校, 山东 蓬莱 265600)

摘要:以3个抗寒性不同的蝴蝶兰品种为试材,研究了不同低温条件下蝴蝶兰叶片内 ABA、IAA 与 GA 3 种内源激素等的变化规律,分析了蝴蝶兰抗冷的生理生化机理。研究表明:(1)低温胁迫条件下,随着温度的降低,叶片内部内源激素的变化越来越显著。C(昼 23℃/夜 18℃)处理温度下,内源激素变化较为平缓,而 A(昼 11℃/夜 6℃)处理的变化则较为剧烈。3种内源激素的含量随着温度降低有显著增加的趋势。(2)随着处理时间的延长,各品种叶片内 ABA、IAA 与 GA 含量的高低均呈现先升高后降低的趋势。(3)低温胁迫条件下,抗冷性强的品种‘彩云’体内的 ABA 大量合成的启动时间早于另外两个品种,对低温处理的响应迅速,而 IAA 与 GA 则没有较大差异,对低温响应较为迟缓,在低温胁迫一段时间后才表现出显著增加的趋势。

关键词:蝴蝶兰; 低温胁迫; 内源激素; ABA

中图分类号: Q946.885 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-2286(2012)03-0464-06

The Effect of Low Temperature Stress on Endogenous Hormones in *Phalaenopsis*

LIU Xue-qing¹, SUN Ji-xia¹, DING Peng-song¹, ZHANG Jing-wei¹,
GUO Wen-jiao¹, LIU Li-li²

(1.Yantai Agricultural Science and technology Institute, Yantai 265500,China;2.Penglai Secondary Vocational schools,Penglai 265600,China)

Abstract:In order to analysis physiological and biochemical mechanisms of *Phalaenopsis*, three varieties with different cold-resistance were selected as the research materials for regularities of endogenous hormones such as ABA, IAA and GA under low temperature stress. The result showed that: (1) In the low temperature condition, the contents of endogenous hormones changed more and more significantly with the decrease of temperature. The endogenous hormones showed a mild change in treatment C, while a pronounced change in treatment A. The content of endogenous hormones increased and accumulated rapidly with the decrease of temperature. (2) As time went on, the contents of ABA, IAA and GA increased to a peak first, and then decreased. (3) The time of ABA synthesis at a high level in ‘caiyun’ was earlier than the other two varieties, and showed a quicker to the low temperature stress, and the contents of with IAA and GA were similar. Opposite to the variety which had a low cold resistance, the contents of IAA and GA increased rapidly after a period of low temperature stress.

Key words: *Phalaenopsis*; low temperature stress; endogenous hormone; ABA

植物激素是抗寒基因表达的启动因素,对植物抗寒力的调控起着重要作用^[1]。当植物受到低温胁迫时,植物会通过体内激素含量的调节来适应外界环境变化^[2]。赤霉素是最早被认定与植物抗寒性有关的植物激素,能够明显影响植物体内自由水的含量,有效降低束缚水的含量,从而对植物的抗寒性产生影响。由于 ABA 的产生几乎与所有胁迫反应有关,因此 ABA 被认定为植物适应环境反应的通用

收稿日期: 2012-02-27 修回日期: 2012-03-22

基金项目: 山东省农业良种工程(鲁农良种字[2010]10号)

作者简介: 刘学庆(1969—),男,研究员,博士,主要从事花卉栽培与品种选育研究, E-mail: lxqflower@sohu.com。

调控剂^[3]。Irving^[4]认为低温锻炼积累的 ABA 是“可传递的锻炼促进剂”，在低温锻炼与脱锻炼过程中，游离态与结合态的 ABA 可相互转化，其含量的增减与抗寒力的获得、提高和丧失呈明显的相关关系。现有的研究表明，低温胁迫下植物体内的 ABA 水平与抗寒性呈正相关，同一类植物中，抗寒性强的植株体内的 ABA 含量明显高于抗寒性弱的。

目前，国内外关于蝴蝶兰的研究主要集中在工厂化生产^[5]、组织培养^[6-7]及基因工程^[8]等方面，关于蝴蝶兰耐冷性研究的详尽报道相对较少。有部分学者将叶片形态与电导率等作为鉴定蝴蝶兰抗寒力的指标^[9-10]，也有通过叶绿素含量、Fv/Fm 及 SOD 活性的变化作为鉴定蝴蝶兰耐冷性强弱的指标^[11]。而低温胁迫条件下蝴蝶兰内源激素的生理响应尚未见报道。本试验旨在通过研究不同低温胁迫条件下蝴蝶兰内源激素的变化明确内源激素在抗寒过程中的作用，揭示蝴蝶兰抗寒性与激素变化的相应关系与生理机制，为抗寒品种的筛选提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料在烟台市农业科学研究院连栋温室内培育，共 3 个品种，分别为：抗冷品种‘彩云’（*Doritaenopsis*. ‘Color Clouds’）、中等抗冷品种‘GL14’ [*Dtps.*(Happy Smile×*Taisuco Candystripe*) × *Dtps.* (Happy Valentine×*Morgenrose*)] 和不抗冷品种‘JT944’ (*Phal.* Brother goldsmith)。蝴蝶兰试材以 12 cm 盆径的透明塑料营养钵种植，苗龄为 15 个月，生长健壮、良好，新生叶片长约 5 cm。生长期内昼/夜温度为 27 °C/22 °C。

1.2 试验处理

试验处理于 9 月份在烟台农科院实验中心进行。光照培养箱内条件设定为：光照 10 h，黑暗 14 h，RH 70%~80%，光强 180 μmol/(m²·s)。

试验温度设置 11 °C/6 °C、17 °C/12 °C 和 23 °C/18 °C 3 个处理，所有试材在光照培养箱内(27 °C/22 °C)预处理 3 d，然后移入各处理温度条件下处理 10 d。每品种处理 3 株，重复 3 次。记录每一阶段不同品种的外部形态指标并于处理前、处理后第 1、5 和 10 天取自上而下第 1 片成熟叶片保存于 -70 °C 超低温冰箱，测定激素含量。温度处理结束后，移入 27 °C/22 °C 的光照培养箱内恢复生长 10 d，并于恢复后 5、10 d 取相同位置叶片 -70 °C 保存，测定 3 种激素含量，数据标记为 R-5 和 R-10。

1.3 试验方法

激素的测定采用酶联免疫吸附测定法 (ELISA)^[12]，由中国农业大学农学系植物激素研究室测定。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对蝴蝶兰叶片形态的影响

昼/夜温度 A 处理 5 d 后，3 个品种的植株均未出现明显的冷害症状。10 d 时，不耐冷的品种‘JT944’新叶萎蔫下垂，成熟叶片稍有萎蔫，并伴有水浸状斑点。中等耐冷品种‘GL14’新叶稍有萎蔫，成熟叶片稍有水浸状斑点，而耐冷品种‘彩云’无明显冷害症状。27 °C/22 °C 恢复处理 10 d 时，‘JT944’全株失绿、变黑，‘GL14’下位叶黄化脱落，仅余 2 片上位新叶，并且新叶上出现明显的水浸状斑点，‘彩云’下位叶脱落，2 片上位叶亦部分黄化。

昼/夜温度 B 处理 5 d 后，‘JT944’变化较小，其余两个品种没有明显变化，10 d 时，3 个品种的叶片均出现颜色变暗、失去光泽的现象，尤以品种‘JT944’最为显著，但受冷害症状尚不明显。

昼/夜温度 C 处理 10 d 后观测，3 个品种的形态指标均无任何变化，但温度恢复后‘JT944’与‘GL14’的叶片出现轻微的失去光泽现象，但二者的变化差异不明显。

由此可知，随着处理温度的逐渐降低，3 个品种冷害程度均逐渐加重。同一处理下，不同的品种冷害程度有一定差异，以 11 °C/6 °C 处理下差异最显著。上述结果验证了 3 个品种的耐冷性强弱，从强到弱依次为‘彩云’、‘GL14’、‘JT944’。

2.2 低温胁迫对蝴蝶兰叶片 ABA 含量的影响

由图 1 可知：A 处理下，抗冷性强的品种‘彩云’叶片的 ABA 含量在胁迫第 5 天极显著升高，比处理前增加了 2 倍，随后又显著下降，甚至略低于处理前水平。在温度回升第 5、10 天后呈缓慢上升趋势。

势。中等抗冷品种‘GL14’叶片的 ABA 含量在胁迫第 10 天极显著升高，为处理前的 3.8 倍，温度回升第 5 天后含量急剧下降，直至低温处理前水平，之后仍逐步下降。抗冷性弱的品种‘JT944’叶片 ABA 含量表现迟缓，低温处理 10 d 后仅微弱上升，在温度回升第 5 天才显著升高，约为处理前的 3.3 倍。

B 处理下，‘彩云’和‘GL14’叶片 ABA 含量变化趋势基本一致，处理后均先呈下降趋势，之后缓慢上升。但在温度恢复后，‘彩云’的叶片 ABA 含量无显著变化，‘GL14’叶片 ABA 含量在第 5 天显著上升，为处理前的 3.2 倍。‘JT944’叶片 ABA 含量则在胁迫第 10 天达到最大值，为处理前的 2.8 倍，温度回升后则一直下降。

C 处理下，3 个品种 ABA 含量变化迟缓，品种‘彩云’和‘GL14’叶片 ABA 含量在胁迫及温度回升至 27 °C/22 °C 过程中均无显著变化，‘JT944’叶片 ABA 含量在胁迫第 10 天稍有上升，为处理前的 1.7 倍，温度回升至 27 °C/22 °C 后下降，基本能恢复至处理前水平。

由上述分析可知：抗冷性不同的品种对低温胁迫的生理反应不同，抗冷性强的品种‘彩云’对低温胁迫较为敏感，植株体内的 ABA 在低温胁迫时反应迅速，其含量能得到有效积累，能在短时间内调控植株产生相应的生理变化以适应外界的逆境胁迫，而抗冷性弱的品种‘JT944’其 ABA 含量则变化迟缓。这一结果与前人的研究结论基本一致^[13]。

2.3 低温胁迫对蝴蝶兰叶片 IAA 含量的影响

由图 2 可知：A 处理下，品种‘彩云’和‘GL14’叶片 IAA 含量的变化趋势基本一致，都是在胁迫第 5 天显著上升，第 10 天达到最大值，10 d 时前者为处理前的 1.6 倍，后者为 6.7 倍。随后在温度回升至 27 °C/22 °C 过程中，叶片 IAA 含量逐渐下降。品种‘JT944’叶片 IAA 含量在胁迫过程中无显著变化，但在温度回升过程中显著升高，温度回升第 5 天为处理前的 6.2 倍。

B 处理下，胁迫过程中，品种‘彩云’和‘JT944’叶片 IAA 含量 1 d 时稍有下降，之后缓慢上升，在第 5 天达到最大值，随后下降，品种‘GL14’叶片 IAA 含量则一直上升，在第 10 天达到最大，为处理前的 4.6 倍，温度回升至 27 °C/22 °C 过程中品种‘彩云’、‘GL14’和‘JT944’叶片 IAA 含量均极显著上升，温度回升第 10 天分别为处理前的 1.4 倍、4.2 倍和 4.3 倍。

C 处理下，品种‘彩云’和‘GL14’叶片 IAA 含量 1 d 时稍有下降，之后一直呈上升趋势，第 10 天分别为处理前的 1.2 倍和 5.2 倍。品种‘JT944’叶片 IAA 含量在第 5 天显著上升，为处理前的 6.5 倍。温度回升至 27 °C/22 °C 时，品种‘彩云’和‘GL14’叶片 IAA 含量在 5 d 时下降，10 d 时上升；而品种‘JT944’叶片 IAA 含量先上升再下降。3 者的叶片 IAA 含量在温度回升过程中均保持较高水平。

2.4 低温胁迫对蝴蝶兰叶片 GA 含量的影响

由图 3 可知：各处理条件下，3 个品种的蝴蝶兰叶片内 GA 含量均呈现先下降，再上升，之后又下降，

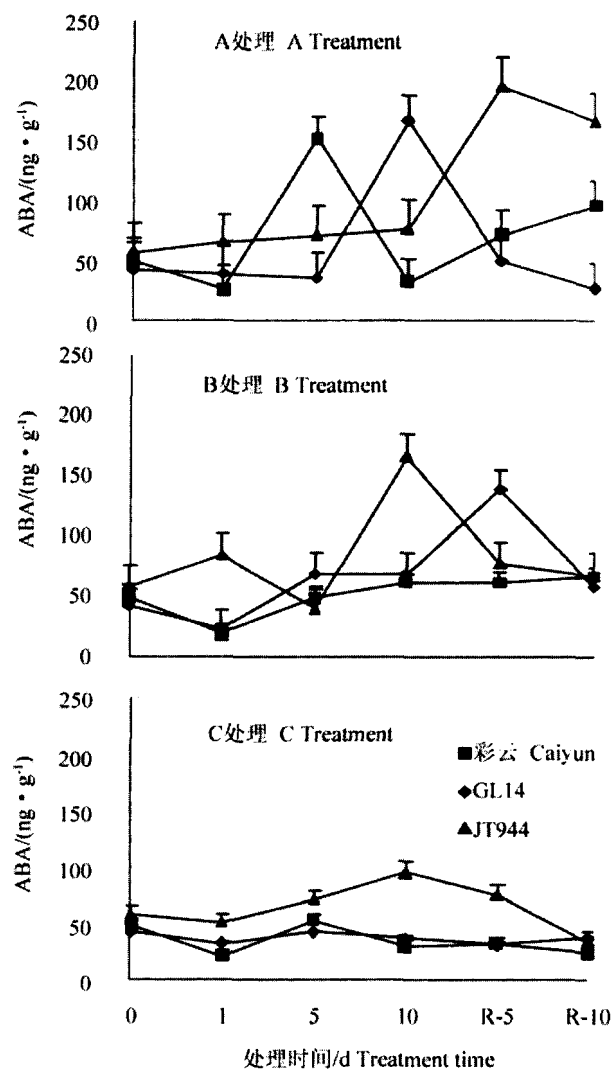


图 1 低温胁迫对蝴蝶兰叶片 ABA 含量的影响
Fig.1 The effects of low temperatures treatments on the contents of ABA in *Phalaenopsis* leaves

甚至再次上升的趋势。A处理下,胁迫过程中‘彩云’叶片GA含量1 d时稍有下降,之后一直呈上升趋势,第10天为处理前的1.4倍,温度回升至27 °C/22 °C时则是先下降,再上升,第10天为处理前的1.1倍;品种‘GL14’和‘JT944’叶片GA含量一直下降,在第5天降至最低,随后有所上升,第10天分别为处理前的1.0倍和0.6倍,温度回升至27 °C/22 °C时,‘JT944’叶片GA含量先上升,再下降,‘GL14’则一直下降,2个品种第10天分别为处理前的0.3倍和0.4倍。

B处理下,品种‘彩云’和‘GL14’叶片 GA 含量均呈先降,再升,然后再降的趋势,第 5 天达到最大,分别为处理前的 1.2 倍和 0.7 倍,品种‘JT944’叶片 GA 含量先上升,再下降,然后再上升,第 1 天最大,为处理前的 1.4 倍;温度回升过程中,品种‘彩云’和‘GL14’叶片 GA 含量均一直上升,第 10 天分别为处理前的 0.9 倍和 1.1 倍,品种‘JT944’叶片 GA 含量呈下降趋势,第 10 天为处理前的 0.4 倍。

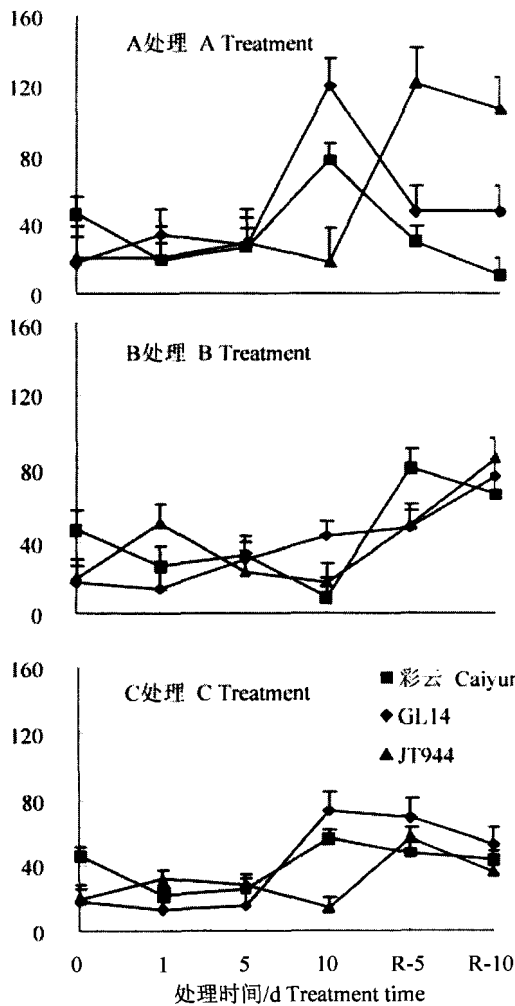


图 2 低温胁迫对蝴蝶兰叶片 IAA 含量的影响
Fig.2 The effects of low temperatures treatments on the contents of IAA in Phalaenopsis leaves

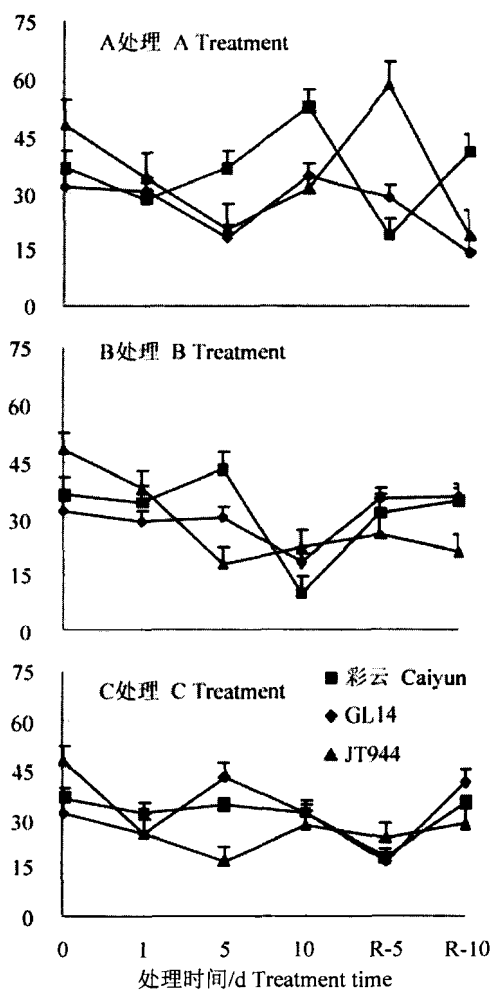


图 3 低温胁迫对蝴蝶兰叶片 GA 含量的影响
Fig.3 The effects of low temperatures treatments on the contents of GA in Phalaenopsis leaves

C处理下,品种‘彩云’和‘GL14’叶片 GA 含量呈先下降再上升再下降趋势,品种‘JT944’叶片 GA 含量呈 1、5 d 下降,10 d 再上升的趋势;温度回升至 27 °C/22 °C时,‘彩云’、‘GL14’和 ‘JT944’三者叶片 GA 含量均呈先下降,再上升趋势,10 d 时分别为处理前的 0.9 倍、1.3 倍和 0.6 倍。

低温胁迫过程中,随着处理时间的延长,植株材料原生质膜透性会有所增加。而 GA 含量的增加可以从一定程度上降低原生质膜的透性,维持细胞的生物活性^[14]。低温胁迫下,抗冷性强的品种‘彩云’叶片 GA 含量显著高于其余两品种,且有显著增加的趋势,表明 GA 对原生质膜透性的生理作用可能与 ABA 类似。

3 结论与讨论

与外部形态的直接观测相比,实验室间接测定能使抗寒指标数量化、具体化,其测定指标的变化能有效反应抗寒性不同的植株在低温胁迫下的响应^[15]。植物激素是控制植物生长发育的最重要物质之一,它影响植物的一切关键生物过程^[16]。内源激素与植物抗性研究较一致的结论是逆境能促使植物体内激素的含量和活性发生变化,尤其是 ABA 等内源激素含量会显著增加^[17]。植物体通过这些激素含量的变化来影响其具体的生理过程^[18]。

植物内源激素中的 ABA 主要通过关闭气孔,增强根的透性,提高水的通导性等来增加植物的抗性^[18]。本试验中,抗冷性强的品种‘彩云’叶片 ABA 含量在胁迫初期即开始显著上升,在低温胁迫一段时间后,另外两个品种也表现出 ABA 显著增加的趋势。分析认为可能是逆境胁迫触发系统合成较多的 ABA,并加快根系合成的 ABA 向叶片的运输及积累所致^[19]。也有部分观点认为 ABA 能减缓超氧歧化酶活性的降低,提高过氧化物酶的活性,使植物体内超氧自由基处于较低水平,最终减轻低温对膜的伤害^[20]。同时,相关的研究结果也表明,ABA 可增加低温体内的水平衡能力并促进某些抗冷物质的合成^[21]。品种‘JT944’叶片的 ABA 含量在温度回升一段时间后才显著上升,另外两种内源激素含量的变化也相对迟缓。由此可以得出结论,蝴蝶兰抗冷性的强弱与其叶片内源激素尤其是 ABA 大量合成的早晚有一定联系,抗冷性越强的蝴蝶兰品种,其保护性内源激素大量合成及自我保护的启动时间越早。

植物处于低温、干旱或盐分等各种逆境胁迫环境时,植株体内 ABA 含量往往会大幅度升高^[22],内源激素含量的多少与植株抗性大小呈正相关。逆境条件下植物大量合成 ABA,作为信号物质来启动各种保护机制,以最大限度的减少逆境伤害^[23]。本试验过程中,同一品种的植物材料在不同温度条件下的响应不同,随着处理温度的降低,其叶片 ABA 含量逐渐增加,温度与 ABA 含量两者之间成负相关,GA、IAA 等随温度的降低也有类似的趋势,即 3 种内源激素的含量随着温度降低有显著增加的趋势,且不同抗冷性品种对外界低温胁迫的反应不一。具体表现在 3 个抗冷性不同的蝴蝶兰品种随着温度的降低,植株内源激素的变化越来越显著。C 处理温度下,胁迫对植株影响较小,其内源激素变化也较为平缓,而 B 处理则有所变化,ABA 含量的变化尤为突出。随着温度的降低,A 处理下 3 个品种的 3 种激素均出现剧烈的升降变化。这与前人对于其他植物材料的研究结果基本一致^[24]。

GA 是一类能显著促进生长的植物激素,被认为与抗寒性有关,但其作用没有 ABA 显著。多数研究结果认为体内 GA 含量高的抗寒性较弱。然而本实验的处理前期,抗冷性品种‘彩云’的 GA 含量低于抗冷性弱的品种‘JT944’,但高于中等抗冷品种‘GL14’。低温胁迫过程中,GA 含量的变化较为复杂,呈现降一升一降一升的趋势。以往学者分析认为逆境胁迫条件下植株 GA 含量下降的原因主要有两个方面,一是抑制生长,二是通过促进气孔关闭的方式减少蒸腾作用,改变体内水分的利用方式,增强并维持叶绿素、蛋白质和核酸的含量等生理生化效应做出适应环境的调节^[14]。本试验研究的结果表明,内源 GA 含量在降温过程出现降一升一降一升的趋势,与前人研究低温胁迫下马尾松等植物的生理反应恰好相反^[25],甚至在同一植物的不同品种中也有相反的结果与趋势^[26]。产生这种结果的原因可能与不同植物本身的生理特性有关。因此,低温胁迫条件下不同植物种类或品种的 GA 含量变化不宜作为分析其生理变化的指标。

从 3 种内源激素对低温敏感性反应的角度分析,虽然‘彩云’叶片中的 IAA 和 GA 对低温反应灵敏,含量变化也较为显著,但总体而言二者含量的变化较 ABA 迟缓,即对低温的敏感性要小于后者,对于 3 种内源激素作用时间差异的具体作用机理有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 李映乐.青竹复叶槭耐水淹与耐低温生理研究[D].郑州:河南农业大学,2008.
- [2] 许树成,丁海东,鲁锐,等.ABA 在植物细胞抗氧化防护过程中的作用[J].中国农业大学学报,2008,13(2):11-19.
- [3] Daie J, Campbell W F. Response of tomato plants to stressful temperatures[J].Plant Physiol, 1981,67:26-29.
- [4] Irving R M, Lanphear F O. Regulation of cold hardiness in *Acer negundo*[J].Plant Physiol, 1968,43:9-13.
- [5] 赵九洲,陈杰敏,陈松笔,等.基质与氮磷钾比例对蝴蝶兰生长的影响[J].园艺学报,2000,27(5):383-384.
- [6] Park Myungjoo, Park Soonjung, Kim Doohwan. Effect of medium composition on *Phalaenopsis* micropropagation using lateral buds from flower stalks[J].Korean Journal of Horticultural Science & Technology, 1998,16 (1):42-44.

- [7] 李军,柴向华,曾宝瑄,等.蝴蝶兰组培工厂化生产技术[J].园艺学报,2004,31(3):413-414.
- [8] Belarmino M M, Mii M. Agrobacterium-mediated genetic transformation of a *Phalaenopsis* orchid[J]. Plant Cell Rep, 2000, 19:435-442.
- [9] 楼建华. 温度、光照及栽培基质对蝴蝶兰生长发育的影响[J]. 浙江农业学报, 1995, 7(6):464-467.
- [10] 徐晓薇,林绍生,曾爱平. 蝴蝶兰抗冷力鉴定[J]. 浙江农业科学, 2004(5):249-251.
- [11] 刘学庆,王秀峰,朴永吉. 蝴蝶兰不同品种耐冷特性的研究[J]. 园艺学报, 2007, 34(2):425-430.
- [12] 何钟佩. 农作物化学控制实验指导[M]. 北京:北京农业大学出版社, 1993:60-68.
- [13] 王孝宣,李树德,东惠茹,等. 番茄品种耐寒性与 ABA 和可溶性糖含量的关系[J]. 园艺学报, 1998, 25(1):56-60.
- [14] 罗正荣. 植物激素与抗寒力的关系[J]. 植物生理学通报, 1989(3):1-5.
- [15] 张露,张俊红,温忠辉,等. 引种桉树苗期的抗寒性分析[J]. 江西农业大学学报, 2011, 33(1):0047-0051.
- [16] 葛辛. 高级植物分子生物学[M]. 北京:科学出版社, 2004:123-145.
- [17] 赵春江,康书江,王纪华,等. 植物内源激素与不同基因型小麦抗寒性关系的研究[J]. 华北农学报, 2000, 15(3):51-54.
- [18] 王忠. 植物生理学[M]. 北京:中国农业出版社, 1999:436.
- [19] 潘瑞炽,董恩得. 植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社, 1995:318-333.
- [20] 林定波,刘祖祺. 冷驯化和 ABA 对柑橘膜稳定性的影响及膜特异性蛋白质的诱导[J]. 南京农业大学学报, 1994, 17(1):1-5.
- [21] 刘祖祺,张石诚. 植物抗性生理学[M]. 北京:中国农业出版社, 1994:50-66.
- [22] 杨章旗,颜培栋,舒文波. 内源激素动态变化与马尾松优良种源抗寒性的关系[J]. 广西科学, 2009, 16(1):87-91.
- [23] Luo M, Hill R D, Mohapatra S S. Role of abscisic acid in plant responses to the environment[M]// Luo M, Hill R D, Mohapatra S S. Plant Response to the Environment. Boca Raton: CRC Press, 1993:147-165.
- [24] 吴耀荣,谢旗. ABA 与植物胁迫抗性[J]. 植物学通报, 2006, 23(5):511-518.
- [25] 章文才. 中国柑桔冻害研究[M]. 北京:农业出版社, 1993:51-55.
- [26] 任华中,黄伟,张福壤. 低温弱光对温室番茄生理特性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2002, 7(1):95-101.

(上接第 450 页)

- [5] 段素梅,黄义德,杨安中,等. 钼酸铵拌种和喷施对大豆产量、品质和籽粒钼含量的影响[J]. 大豆科学, 2007, 26(2):181-186.
- [6] 胡承孝,王运华,庞静,等. 冬小麦不同生育阶段对钼的吸收和积累[J]. 华中农业大学学报, 2001, 20(4):350-353.
- [7] 胡承孝,王运华,李宗堂,等. 钼、氮配合施用对冬小麦产量、干物质积累的影响[J]. 华中农业大学学报, 1999, 18(3):225-229.
- [8] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京:中国农业出版社, 2005:40-126.
- [9] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 南京:河海大学出版社, 2000:55-89.
- [10] Gao Xiaoli, Sun Jianmin, Gao Jinfeng, et al. Accumulation and transportation characteristics of dry matter after anthesis in different mung bean cultivars[J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(9):1715-1721.
- [11] 韩锦峰. 烟草栽培生理[M]. 北京:中国农业出版社, 2002:124-125.
- [12] Yan Yingyu, Zhao Chengyi, Sheng Yu, et al. Effects of drip irrigation under mulching on cotton root and shoot biomass and yield[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(4):970-976.
- [13] Bange M P, Milroy S P. Growth and dry matter partitioning of diverse cotton genotypes[J]. Field Crop Research, 2004, 87(11):73-87.
- [14] 李国强,汤亮,张文宇,等. 不同株型小麦干物质积累与分配对氮肥响应的动态分析[J]. 作物学报, 2009, 35(12):2258-2265.