

不同表面活性剂对赤霉素在苹果角质膜渗透的影响

李守龙, 岳彩鹏, 于倩倩, 张尧尧, 胡文浩, 史团省*

(郑州大学生命科学学院, 生物多样性与生态学研究所, 河南郑州 450001)

摘要 [目的]探讨不同表面活性剂的使用效果, 筛选出高效复合型的表面活性剂。[方法]在 20、25 和 30 °C 条件下选用辛二酸二乙酯(DESU)、磷酸三丁酯(TBP)和癸二酸二乙酯(DES)3 种不同浓度表面活性剂及其不同配方的复合型表面活性剂, 进行了离体苹果角质膜渗透试验, 研究不同表面活性剂对赤霉素在角质膜渗透吸收的影响。[结果]TBP、DES 和 DESU 及其混合型的表面活性剂都对赤霉素在苹果果实离体角质膜上的渗透有明显的促进作用。其中, DESU 的促进作用高于 TBP 和 DES, 是对照组效果的 5.27 倍, 使用的最佳浓度为 300 mg/L; DES 和 TBP 作用效果分别是对照组的 4.87 和 3.97 倍, 最佳使用浓度分别为 180 和 60 mg/L; 混合型的表面活性剂 TBP+DESU(浓度为 60 mg/L+300 mg/L)对赤霉素的渗透促进作用最显著, 是对照组的 7.39 倍。[结论]该研究结果为植物微肥产品的研发、生产和使用提供了理论依据。

关键词 苹果角质膜; 表面活性剂; 复合型表面活性剂; 赤霉素; 渗透量

中图分类号 S-3 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)16-0004-04

Effect of Different Surfactants on Osmosis of Gibberellin through Cuticle of Apple

LI Shou-long, YUE Cai-peng, YU Qian-qian et al (School of Life Science, Institute of Biodiversity and Ecology, Zhengzhou University, Zhengzhou, Henan 450001)

Abstract [Objective] The aim was to explore the use effect of different surfactants and screen out effective compound surfactant. [Method] A high-efficiency compound surfactant was selected to explore the effect of different surfactants, the cutin membranes of apple were sprayed with three kinds of surfactants of tributyl phosphate (TBP), diethyl sebacate (DES) and diethyl suberate (DESU) respectively and the their mixed surfactants to study the effect on gibberellin (GA) absorption at 20, 25 and 30 °C. [Result] The TBP, DES and DESU surfactant and its hybrid watch all of gibberellin on apple fruit *in vitro* cutin membrane permeability had obvious promoting effect, including DESU promoting effect was higher than TBP and DES, 5.27 times that of the control effect. The optimum concentration was 300 mg/L; the effects of DES and TBP were 4.87 times and 3.97 times as that of control group, and the optimal concentration was 180 and 60 mg/L respectively. The mixed surfactant TBP+DESU (concentration of 60 mg/L+300 mg/L) had the most significant effect on the osmotic effect of erythromycin, which was 7.39 times of the control group. [Conclusion] The result provides theoretical basis for research, production and use of plant microfertilizer products.

Key words Apple cuticle; Surfactant; Compound surfactant; Gibberellin; Osmotic quantity

大多数植物体的外表面由一层角质膜覆盖, 而角质膜主要分为蜡质层、角质层和角化层^[1]。角质膜的主要功能: 防御病虫害; 防止水分的散失, 保持植物体内水分平衡; 调节气体交换^[2]; 减少非生物因素的伤害、减弱紫外线吸收等^[3]。角质膜影响叶面肥中有效物质的渗透和吸收, 是阻碍外界物质渗透的第一道屏障^[4]。若要增强叶面肥中有效物质的渗透和吸收, 需要使用药剂来改善角质膜。通过加入具有润湿、渗透、分散等作用的表面活性剂, 来提高药剂的有效性^[5]。

表面活性剂能够在低浓度下改变溶剂表面性质, 是一种两性分子^[6]。表面活性剂由亲水疏油的极性基和亲油疏水的非极性基构成^[7], 其在低浓度下即可降低溶液的表面张力, 根据自身的特性, 达到一定的浓度后, 可以缔结形成胶束 CM, 具有润湿作用、乳化作用、分散作用和增溶作用^[8]。

赤霉素(gibberellin, 简称 GA)是一种植物激素, 分布在各种植物体内。赤霉素在植物生长发育的过程中不仅能促进植物提早开花、结果, 还能够促进植物的种子发芽^[9]。赤霉素被广泛应用于各种农作物上, 而在蔬菜上的应用更加广泛, 对蔬菜和农作物的产量和品质有显著促进和提高作用。

笔者应用离体角质膜渗透方法(SOFU), 以 TBP、DES、DESU 3 种表面活性剂进行离体角质膜试验^[10], 通过测定分析离体苹果果实角质膜上的赤霉素渗透量, 研究了不同表面活性剂对赤霉素渗透量的影响, 以期筛选出高效复合型表面活性剂和最佳使用浓度以及植物微肥产品的研发、生产和使用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 试验材料。实验室自制卡玛、离体苹果角质膜、苹果(*Malus pumila* Mill)等。

1.1.2 药剂与试剂。磷酸三丁酯(TBP)、辛二酸二乙酯(DESU)、癸二酸二乙酯(DES)、盐酸、氢氧化钾、柠檬酸、氯化汞、赤霉素纯品(上海杰李生物技术有限公司)、浓硫酸、乙醇等, 以上试剂均为分析纯。

1.2 方法

1.2.1 离体苹果角质膜的制作。将苹果用水冲洗干净, 用打孔器在苹果上打孔, 然后削下打孔的果皮。将果皮浸泡在配制好的果胶酶与纤维素酶的混合溶液中, 用玻璃棒搅拌均匀, 然后用保鲜膜将容器封口。在室温下放置 7 d 后, 角质膜与果肉分离, 将苹果皮冲洗干净, 将其平铺在展板上, 室温条件下自然风干, 保存于干燥容器内备用。

1.2.2 试验设计。选用不同浓度的 TBP、DES、DESU 3 种表面活性剂以及混合表面活性剂(将所选 3 种表面活性剂按照表 1 的配方混合后配制成混合表面活性剂以供使用)进行

基金项目 河南省科技厅农业科技攻关项目(162102110111); 郑州大学大学生创新创业训练计划项目(2017xcxy471)。

作者简介 李守龙(1991—), 男, 河南信阳人, 硕士研究生, 研究方向: 植物生理营养与保护。* 通讯作者, 教授, 从事植物生理营养与保护学研究。

收稿日期 2018-03-08; **修回日期** 2018-03-15

试验。

表 1 复合型表面活性剂配方

Table 1 Compound surfactant concentration mg/L

编号 Number	表面活性剂浓度 Surfactant concentration	编号 Number	表面活性剂浓度 Surfactant concentration
1	CK	7	TBP80+DESU350
2	DES180+DESU350	8	DES180+DESU300
3	TBP60+DES180	9	TBP60+DES120
4	TBP80+DES180	10	DES120+DESU350
5	DES120+DESU200	11	TBP60+DESU300
6	TBP60+DESU350		

注:表面活性剂后的数字为该表面活性剂的浓度

Note: The number after the surfactant in the table was the concentration of the surfactant

将苹果膜贴在卡玛内,向卡玛内注入 0.6 mL 不同浓度表面活性剂溶液,并分组编号。每组 15 个重复,同时设有空白对照 CK(溶液中未加任何表面活性剂)。在角质膜上表面滴加赤霉素溶液,室温放置 20 min,待溶液干后用透明胶带封口。将卡玛放置在托盘上,放入恒温培养摇床中,在不同温度(20、25、30 ℃)条件下,摇床转速调整为 45 r/min,放置后每隔 24 h 用注射针抽取 1 次卡玛内的表面活性剂溶液,放入样品瓶中,抽取的溶液即为待测液。每次抽取后需要重新向卡玛中加入 0.6 mL 相同浓度的表面活性剂溶液,直到 48 h 结束试验。

1.2.3 测定方法。将待测液用超纯水定容至 2 mL,然后加入 3 mL 85%浓硫酸反应 20 min,测定其在 414 nm 波长处的吸光度(A)。配制赤霉素的标准液,同时进行测量,绘制标准曲线^[11]。

1.2.4 统计方法。将待测液吸光度(A)代入赤霉素标准回归方程中,计算出待测液中赤霉素含量。试验数据用 SigmaPlot 统计软件计算出其平均值和误差,并作图。

2 结果与分析

2.1 表面活性剂在 20 ℃时对赤霉素在角质膜上渗透的影响 由表 2 可知,与对照组相比,TBP、DES、DESU 这 3 种表面活性剂对赤霉素在苹果果实离体角质膜的渗透中均有促进作用。当 TBP 的浓度为 60 mg/L、DES 的浓度为 180 mg/L、DESU 的浓度为 300 mg/L 时,它们的促进作用最显著。当 TBP 浓度为 60 mg/L 时,24 与 48 h 样品中赤霉素的含量分别是 CK 的 3.97 和 2.65 倍。当 DES 浓度为 180 mg/L 时,24 与 48 h 样品中赤霉素的含量分别是 CK 的 4.87 和 3.92 倍。当 DESU 浓度为 300 mg/L 时,24 与 48 h 样品中赤霉素的含量分别是 CK 的 5.27 和 3.85 倍。

由图 1 可知,当样品中加入混合表面活性剂后,样品中赤霉素渗透量显著高于对照组(CK)。复合型表面活性剂(TBP 与 DESU 混合)的促进效果最明显,当混合液中 TBP 和 DESU 的浓度分别为 60 和 300 mg/L 时,在 24 和 48 h 时,对赤霉素的渗透促进效果最显著,赤霉素的渗透量是对照组的 5.47 和 7.39 倍。且 24~48 h 的渗透量大于 0~24 h,表明复合型表面活性剂的持续性比单一的表面活性剂持续性强。试

验中也有混合型表面活性剂促进渗透作用与单一的表面活性剂相比并不明显,原因可能是与温度以及表面活性剂的物化性质有关。

表 2 表面活性剂在 20 ℃时赤霉素在苹果果实离体角质膜上的渗透量
Table 2 The osmotic quantity of gibberellin though the cuticle of apple at 20 ℃

表面活性剂 Surfactant	表面活性剂浓度 Concentration of surfactant // mg/L	赤霉素渗透量 Osmotic quantity of gibberellin // μg		
		24 h	48 h	
CK	0	0.30±0.02	0.54±0.02	
TBP	20	0.76±0.03	0.87±0.03	
	40	0.82±0.03	0.92±0.06	
	60	1.19±0.05	1.43±0.03	
	80	0.91±0.03	1.37±0.03	
	100	0.88±0.02	1.15±0.05	
	180	1.02±0.01	1.43±0.10	
DES	120	1.20±0.09	1.68±0.03	
	180	1.46±0.03	2.12±0.06	
	240	1.33±0.06	1.85±0.03	
	300	1.28±0.05	1.66±0.03	
	DESU	200	0.58±0.04	1.20±0.02
		250	0.99±0.04	1.63±0.02
300		1.58±0.04	2.08±0.11	
350		1.29±0.03	1.72±0.10	
400		1.27±0.05	1.68±0.02	

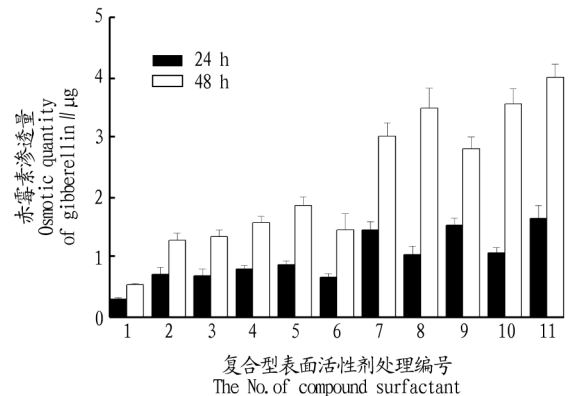


图 1 复合型表面活性剂在 20 ℃时赤霉素在苹果果实离体角质膜上的渗透量

Fig.1 The osmotic quantity of gibberellin though the cuticle of apple at 20 ℃

2.2 表面活性剂在 25 ℃时对赤霉素在角质膜上渗透的影响 由表 3 可知,与对照组相比,TBP、DES、DESU 这 3 种表面活性剂对赤霉素在苹果果实离体角质膜上的渗透中均有促进作用。TBP 的浓度为 60 mg/L、DES 的浓度为 180 mg/L、DESU 的浓度为 300 mg/L 时,它们的促进作用最显著。当 TBP 浓度为 60 mg/L 时,24 与 48 h 样品中赤霉素的含量分别是对照组的 2.56 和 1.76 倍。当 DES 浓度为 180 mg/L 时,24 与 48 h 样品中赤霉素的含量分别是对照组的 3.94 和 2.88 倍。当 DESU 浓度为 300 mg/L 时,24 与 48 h 样品中赤霉素的含量分别是对照组的 4.10 和 3.11 倍。

表3 表面活性剂在25℃时赤霉素在苹果果实离体角质膜上的渗透量

Table 3 The osmotic quantity of gibberellin though the cuticle of apple at 25℃

表面活性剂 Surfactant	表面活性剂浓度 Concentration of surfactant//mg/L	赤霉素渗透量 Osmotic quantity of gibberellin// μg	
		24 h	48 h
CK	0	0.52±0.02	0.84±0.03
TBP	20	1.02±0.05	1.13±0.03
	40	1.18±0.07	1.30±0.04
	60	1.33±0.04	1.48±0.03
	80	1.27±0.04	1.41±0.04
	100	1.19±0.07	1.35±0.05
DES	60	1.46±0.02	1.62±0.06
	120	1.68±0.03	1.90±0.05
	180	2.05±0.03	2.42±0.04
	240	1.85±0.05	2.17±0.06
	300	1.46±0.03	1.77±0.06
DESU	200	1.47±0.07	1.72±0.04
	250	1.51±0.06	1.88±0.08
	300	2.13±0.06	2.61±0.05
	350	2.03±0.07	2.43±0.04
	400	1.82±0.08	2.21±0.08

由图2可知,在混合型表面活性剂的作用下,样品中赤霉素的含量高于对照组中赤霉素。不同配方的混合型表面活性剂对赤霉素渗透的促进效果有一定的差别。当DES与DESU混合后,混合型表面活性剂的促进效果最显著,当混合液中DES和DESU的浓度分别为120和350 mg/L时,24和48 h对赤霉素的渗透促进效果最明显,赤霉素渗透量分别是对照组的6.12和5.25倍。

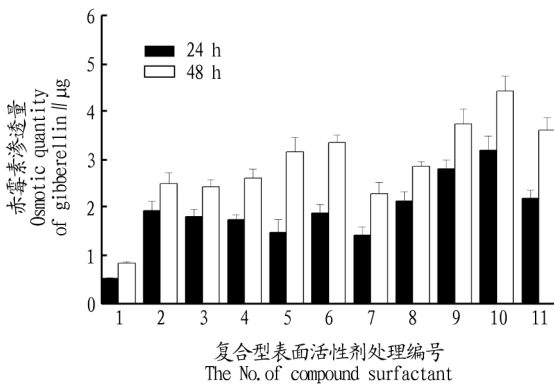


图2 混合型表面活性剂在25℃时赤霉素在苹果果实离体角质膜上的渗透量

Fig.2 The osmotic quantity of gibberellin though the cuticle of apple at 25℃

2.3 表面活性剂在30℃时对赤霉素在角质膜上渗透的影响

由表4可知,与对照组相比,TBP、DES、DESU这3种表面活性剂对赤霉素在苹果果实离体角质膜的渗透中均有促进作用。TBP的浓度为60 mg/L、DES的浓度为120 mg/L、DESU的浓度为350 mg/L时,它们的促进效果最显著。当TBP浓度为60 mg/L时,24与48 h样品中赤霉素的含量分别是对照组的3.32和1.99倍。当DES浓度为120 mg/L时,24与48 h样品中赤霉素的含量分别是对照组的3.08和1.78倍。当DESU浓度为350 mg/L时,24与48 h样品中赤霉素的含量分别是对照组的3.60和2.13倍。

表4 表面活性剂在30℃时赤霉素在苹果果实离体角质膜上的渗透量

Table 4 The osmotic quantity of gibberellin though the cuticle of apple at 30℃

表面活性剂 Surfactant	表面活性剂浓度 Concentration of surfactant//mg/L	赤霉素渗透量 Osmotic quantity of gibberellin// μg	
		24 h	48 h
CK	0	0.75±0.03	1.73±0.06
TBP	20	1.74±0.03	2.56±0.07
	40	2.22±0.07	2.66±0.05
	60	2.49±0.04	3.45±0.08
	80	2.32±0.04	3.28±0.04
	100	2.03±0.07	3.22±0.06
DES	60	1.92±0.03	2.45±0.04
	120	2.31±0.05	3.08±0.08
	180	2.17±0.06	2.75±0.05
	240	2.04±0.05	2.84±0.04
	300	1.52±0.07	2.42±0.08
DESU	200	1.26±0.07	2.11±0.06
	250	1.59±0.05	2.56±0.05
	300	2.07±0.05	3.06±0.04
	350	2.70±0.04	3.68±0.06
	400	2.37±0.04	3.15±0.06

由图3可知,混合型表面活性剂对赤霉素的渗透有显著的促进效果,由于混合型表面活性剂中的含量不同,其对赤霉素的渗透的影响差别较大。24 h时,当TBP与DESU混合后,混合型表面活性剂的促进效果最显著,当混合液中TBP浓度为60 mg/L,DESU的浓度为350和300 mg/L时,赤霉素渗透量最大,是对照组的2.52倍。在48 h时,当混合液中TBP的浓度为60 mg/L和DESU的浓度为300 mg/L时,赤霉素渗透量最大,是对照组的2.24倍。

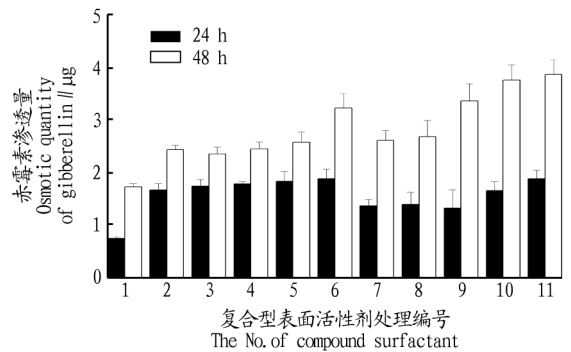


图3 混合型表面活性剂在30℃时赤霉素在苹果果实离体角质膜上的渗透量

Fig.3 The osmotic quantity of gibberellin though the cuticle of apple at 30℃

3 结论与讨论

单一使用3种表面活性剂对赤霉素在苹果角质膜上的渗透均有促进作用。温度在20、25℃条件下,TBP、DES和DESU的最佳使用浓度分别为60、180、300 mg/L;在30℃条件下,TBP、DES和DESU的最佳使用浓度分别为60、120、350 mg/L。

3种表面活性剂在20℃时对赤霉素渗透的促进效果高于25和30℃。在20℃条件下,TBP在60 mg/L时,24和48 h赤霉素的渗透量是对照组的3.97和2.65倍,DES在180 mg/L时,24和48 h赤霉素的渗透量是对照组的4.87和

3.92 倍, DESU 在 300 mg/L 时, 24 和 48 h 赤霉素的渗透量是对照组的 5.27 和 3.85 倍。通过在不同温度下各种表面活性剂的促进效果的比较可知, 表面活性剂能够在低温下发挥良好的作用。

混合型表面活性剂在 20 和 30 °C 条件下, 混合型表面活性剂的最佳使用浓度为 TBP (60 mg/L)+DESU (300 mg/L)。25 °C 条件下, 混合型表面活性剂的最佳使用浓度为 DES (120 mg/L)+DESU (350 mg/L)。混合型表面活性剂 TBP (60 mg/L)+DESU (300 mg/L) 在 20 °C 条件下 48 h 时样品中赤霉素的含量最高, 是对照组的 7.39 倍。

研究结果表明, 温度在 20、25 和 30 °C 条件下, 试验所选的表面活性剂都能促进赤霉素在苹果角质膜中的渗透。影响赤霉素在角质膜上的渗透因素有表面活性剂的种类和浓度、不同的温度、不同复合型表面活性剂的配比。在同一温度条件下, 表面活性剂的表面活性与其亲水基团的种类和疏水基团的结构碳链长度有直接关系^[12]。复合型表面活性剂由于配方比例不同导致的作用效果也不同, 因此, 复合型表面活性剂只有按照一定的比例在一定的浓度条件下才能达到最佳效果。

参考文献

[1] TSUBAKI S, SAKUMOTO S, UEMURA N, et al. Compositional analysis of

leaf cuticular membranes isolated from tea plants (*Camellia sinensis* L.) [J]. Food chemistry, 2013, 138(1): 286-290.

[2] JENKS M A, JOLY R J, PETERS P J, et al. Chemically induced cuticle mutation affecting epidermal conductance to water vapor and disease susceptibility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. [J]. Plant physiology, 1994, 105(4): 1239-1245.

[3] RIEDERER M, MÜLLER C. Biology of the plant cuticle [J]. Systematic botany, 2006, 33(3): 613.

[4] RIEDERER M, SCHREIBER L. Protecting against water loss: Analysis of the barrier properties of plant cuticles [J]. Journal of experimental botany, 2001, 52(363): 2023-2032.

[5] 谭婷婷, 郝姗姗, 赵莉, 等. 表面活性剂的性能与应用 (XIV)——表面活性剂的润湿作用及其应用 [J]. 日用化学工业, 2015, 45(2): 72-75, 89.

[6] 颜燕. 表面活性剂的应用 [J]. 考试周刊, 2012(77): 153.

[7] 华乃震, 林雨佳. 用于农药的表面活性剂新进展 [J]. 江苏化工, 2000(4): 20-21.

[8] 徐燕莉. 表面活性剂的功能 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2000.

[9] 蒋超, 卢天成, 李毅丹, 等. 赤霉素在非生物胁迫中的作用 [J]. 生物技术通报, 2016, 32(5): 11-15.

[10] BAUR P, GRAYSON B T, SCHÖNHERR J. Polydisperse ethoxylated fatty alcohol surfactants as accelerators of cuticular penetration. I. Effects of ethoxy chain length and the size of the penetrants [J]. Pest management science, 1997, 51(2): 131-152.

[11] 王保勤, 牛吉山. 一种小麦子粒赤霉素含量测定方法的建立 [J]. 中国农学通报, 2007, 23(1): 334-337.

[12] SHI T, SIMANOVA E, SCHÖNHERR J, et al. Effects of accelerators on mobility of ¹⁴C-2, 4-dichlorophenoxy butyric acid in plant cuticles depends on type and concentration of accelerator [J]. Journal of agricultural and food chemistry, 2005, 53(6): 2207-2212.

(上接第 3 页)

表 2 8 种珍珠菜属植物根茎叶中碳氮化学计量的相关性矩阵

Table 2 Correlation matrix of carbon and nitrogen stoichiometry in leaf, stem and root of eight *Lysimachia* plants

指标 Index	LNC	LCNR	SCC	SNC	SCNR	RCC	RNC	RCNR
LCC	-0.094	0.259	0.331*	-0.247	0.175	0.033	-0.310	0.260
LNC		-0.971**	-0.449**	0.647**	-0.724**	-0.444**	0.457**	-0.621**
LCNR			0.518**	-0.716**	0.788**	0.471**	-0.525**	0.695**
SCC				-0.738**	0.743**	0.301	-0.030	0.118
SNC					-0.932**	-0.384*	0.481**	-0.539**
SCNR						0.434**	-0.445**	0.551**
RCC							-0.343*	0.512**
RNC								-0.934**

注: * 表示在 0.05 水平上相关显著 (双尾); ** 表示在 0.01 水平上相关显著 (双尾)

Note: *. Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed). **. Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed)

参考文献

[1] FRAINER A, JABIOL J, GESSNER M O, et al. Stoichiometric imbalances between detritus and detritivores are related to shifts in ecosystem functioning [J]. Oikos, 2016, 125(6): 861-871.

[2] TAYLOR P G, TOWNSEND A R. Stoichiometric control of organic carbon-nitrate relationships from soils to the sea [J]. Nature, 2010, 464(7292): 1178-1181.

[3] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 等. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应 [J]. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.

[4] XIE W X, ZHU K J, DU H N. A review of ecological stoichiometry characteristics of carbon nitrogen and phosphorus in wetland ecosystems [J]. Advanced materials research, 2014, 864-867: 1311-1315.

[5] GONZÁLEZ A L, KOMINOSKI J S, DANGER M, et al. Can ecological stoichiometry help explain patterns of biological invasions? [J]. Oikos, 2010, 119(5): 779-790.

[6] BRADSHAW C, KAUTSKY U, KUMBLAD L. Ecological stoichiometry and multi-element transfer in a coastal ecosystem [J]. Ecosystems, 2012, 15(4): 591-603.

[7] BAZZAZ F A, GRACE J. Plant resource allocation [M]. San Diego, CA,

USA: Academic Press, 1997.

[8] 赵维俊, 刘贤德, 金铭, 等. 祁连山青海云杉林叶片—枯落物—土壤的碳氮磷生态化学计量特征 [J]. 土壤学报, 2016, 53(2): 477-489.

[9] 何亚婷, 刘文治, 党高弟, 等. 秦岭亚高山草甸 30 种草本植物的碳、氮分布研究 [J]. 草业科学, 2008, 25(10): 1-5.

[10] KERKHOFF A J, FAGAN W F, ELSER J J, et al. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants [J]. The American naturalist, 2006, 168(4): 103-122.

[11] 王雪梅, 闫帮国, 赵广, 等. 云南元谋不同海拔土壤微生物对车桑子碳、氮、磷化学计量特征及土壤特性的影响 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(3): 311-324.

[12] NIKLAS K J, OWENS T, REICH P B, et al. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth [J]. Ecology letters, 2005, 8(6): 636-642.

[13] YANG H M, UNKOVICH M, MCNEILL A, et al. Symbiotic N₂ fixation and nitrate utilisation in irrigated lucerne (*Medicago sativa*) systems [J]. Biology and fertility of soils, 2011, 47(4): 377-385.

[14] FIELD C, MOONEY H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants [M]//GIVNISH T J. On the economy of plant form and function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25-55.