

土壤干旱对葡萄果实黄烷醇类多酚时空积累的影响

温鹏飞, 刘文艳, 杨运良, 牛兴艳, 郜志栋, 冀铮春 (山西农业大学园艺学院, 山西太谷 030801)

摘要 [目的] 阐明土壤干旱对葡萄果实发育过程中黄烷醇类多酚时空积累的影响。[方法] 以酿酒葡萄赤霞珠(*Vitis vinifera* L. cv. 'Cabernet Sauvignon')果实为试材, 采用避雨棚和断根沟措施, 人工模拟土壤干旱, 初步研究了土壤干旱对葡萄果实中黄烷醇类多酚时空积累的作用。[结果] 土壤干旱并未改变葡萄果实黄烷醇类多酚的空间积累模式, 果梗含量最高, 种子、果皮次之, 果肉最低。在果实发育过程中, 土壤干旱明显促进果肉和种子中黄烷醇类多酚积累, 但对果梗和果皮作用不明显。[结论] 土壤干旱并不改变葡萄果实发育过程中黄烷醇类多酚的时空积累规律, 但能促进果实, 特别是果肉和种子中黄烷醇类多酚的积累。

关键词 葡萄果实; 土壤干旱; 黄烷醇类多酚; 时空积累

中图分类号 S663.1 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2013)02-00553-03

Effect of Soil Drought on the Temporal and Spatial Accumulation of Flavanols during the Grape Berry Development

WEN Peng-fei et al (College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801)

Abstract [Objective] To elaborate the effect of soil drought on the temporal and spatial accumulation of flavanols during grape berry development process. [Method] With *Vitis vinifera* berry as material, the soil drought was simulated during grape berry development by controlling irrigation through the prevent-rain and root-cutting groove. [Result] The spatial accumulation pattern of flavanols in grape berry was not changed, and the highest content of flavanols was founded in stem, followed by seed and peel, flesh was the lowest. Meanwhile, during the development process of grape, soil drought significantly promoted the accumulation of flavanols in the flesh and seed. [Conclusion] Soil drought could not change the temporal and spatial accumulation law of flavanols during grape berry development, but promote the accumulation of flavanols in fresh and seed.

Key words Grape berry; Soil drought; Flavanols; Temporal and spatial accumulation

多酚类物质不仅参与植物生长发育, 赋予植物抗紫外线、抗病等功能^[1], 而且具有极强的抗氧化性和自由基清除能力^[2], 具有预防冠心病^[3]、高血压、高血脂^[4]、糖尿病^[5]、抗血栓^[6]、抗癌^[7]等功能, 是葡萄果实和葡萄酒重要的功能成分之一。黄烷醇类多酚(Flavanols)作为多酚类物质的一个亚类, 是葡萄果实中含量最丰富的多酚类物质之一^[8], 不仅是葡萄果实内在品质的重要指标之一, 而且对葡萄酒的诸多品质, 如色泽、风味、澄清度、收敛性、褐变等, 具有决定性作用^[9], 也是酿造优质葡萄酒的决定因素之一^[10]。此外, 黄烷醇类多酚具有明显的药理学功能^[11-12], 是葡萄酒中重要的保健功能成分之一。

前人研究表明, 葡萄果实中多酚类物质的生物合成和积累受到环境条件的调控, 如温度^[13-14]、光照^[15-16]、水分^[17-23]等。其中, 葡萄植株水分状况不仅影响葡萄植株营养生长和产量形成, 而且对果实中多酚类物质含量和组成, 也具有明显的作用^[19]。调亏灌溉(Regulated Deficit Irrigation, RDI)明显促进多酚类物质、可溶性固形物和花色苷的生物合成和积累^[24], 进而改善葡萄酒的色泽、风味和香味^[25]。朱灿灿等也证实适度的土壤干旱可以促进银杏黄酮类物质的合成^[23]。但有关干旱对葡萄果实黄烷醇类多酚合成和积累的影响鲜见报道, 特别是果实发育过程中持续干旱对黄烷醇类多酚时空积累的作用尚未见报道。因而, 笔者以4年生酿酒葡萄品种——赤霞珠(*Vitis vinifera* L. cv. 'Cabernet Sauvignon')为试材, 采用避雨

棚防止降雨和断根沟防止土壤水分横向移动, 并通过控制灌溉, 模拟土壤干旱, 以期阐明土壤干旱对葡萄果实发育过程中黄烷醇类多酚时空积累的影响, 为采用田间管理措施改善葡萄果实品质, 乃至葡萄酒品质提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理 酿酒葡萄赤霞珠种植于山西农业大学园艺学院园艺站内。2007年定植(自根苗), 篱架, 南北行向, 株行距1.0 m × 2.5 m。

试验共设置3个处理: ①干旱处理: 采用塑料膜避雨设施和断根沟限根措施(于2010年葡萄萌芽前完成, 其中避雨设施用于阻断降水, 断根沟用于阻断土壤水分横向移动), 并同时控制灌溉水量, 保持土壤相对含水量在田间最大持水量60% ± 5%; ②CK I: 阳性对照, 不进行灌溉控制, 保持土壤相对含水量为田间最大持水量的85% ± 5%; ③CK II: 阴性对照, 采用塑料膜避雨设施, 但不控制灌溉, 保持土壤相对含水量为田间最大持水量的85% ± 5%。土壤含水量控制采用差额补水法进行。每次采样前5 d, 采用环刀法测定土壤含水量, 然后计算所需灌溉水量。

葡萄盛花后30 d开始采样, 每10 d采样一次, 共采样9次。采样时, 随机选取3株植株, 于植株东、西两侧分别在上、中、下部随机选择长势基本一致果穗各1穗, 共18穗。果穗采集后, 去除带机械伤害、病虫害及发育异常果粒, 然后置于冰盒中, 迅速带回实验室。

1.2 试验方法 葡萄果实手工分离成果梗、果皮、果肉、种子后, 液氮速冻, -80 °C保存备用。

黄烷醇类多酚含量参照温鹏飞等^[10]方法, 采用香草醛-盐酸法测定。样品液氮保护下研磨成粉状, 准确称取1.0 g, 加入5 ml 70%丙酮(V/V, 含V_c 1 g/L), 暗提取6 h, 期间不断混匀; 8 500 r/min离心10 min, 收集上清液; 沉淀用5 ml

基金项目 国家自然科学基金项目(30800740); 山西省高等学校优秀青年学术带头人资助计划项目(2009001); 山西省科技产业化环境建设项目(20100510006); 山西农业大学学术骨干培养计划项目。

作者简介 温鹏飞(1973-), 男, 山西浑源人, 副教授, 博士, 从事葡萄逆境生理及分子生物学研究, E-mail: wenpengfei@126.com。

收稿日期 2012-11-23

70%丙酮(V/V,含V_c 1 g/L)重复提取1次,合并上清液,得黄烷醇类多酚提取液。

准确吸取提取液400 μl,分别加入2.0 ml 8%盐酸甲醇和2.0 ml 6%香草醛甲醇,避光30℃水浴30 min后,用UV-2450分光光度计在500 nm波长下测定吸光值。根据标准曲线计算黄烷醇类多酚含量,以mg(Catechin)/g(FW)表示。

1.3 数据处理及分析方法 试验数据用EXCEL 2003、SAS 8.0分析,用EXCEL 2003绘图。

2 结果与分析

2.1 土壤干旱对葡萄成熟果实黄烷醇类多酚空间积累的影响 土壤干旱下,黄烷醇类多酚在果实各部位积累规律未发生变化(图1),3个处理均表现为果梗最高,种子、果皮次之,果肉最低。这表明葡萄果实发育过程中,黄烷醇类多酚的积累受到严格的调控。

但值得一提的是,虽然土壤干旱并未能改变黄烷醇类多酚的空间积累模式,但对其含量却存在明显的影响。与CK I和CK II相比,果实各部分黄烷醇类多酚含量均有所上升(图1),特别是果实中黄烷醇类多酚富集的部分——种子,其含量达38.82 mg(Catechin)/g(FW),分别提高10.6%、32.23%。这表明土壤干旱导致葡萄果实各部位黄烷醇类多酚积累增加。

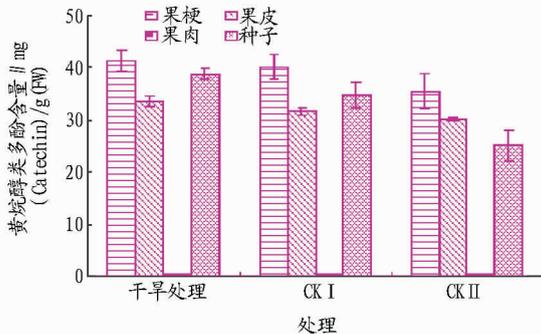


图1 土壤干旱对葡萄成熟果实黄烷醇类多酚空间积累的影响

2.2 土壤干旱对葡萄果梗中黄烷醇类多酚积累的影响 从图2可以看出,土壤干旱对果梗中黄烷醇类多酚积累的影响可以分成两个阶段,即成熟前(花后30~90 d)和成熟期(花后100~110 d)。在第1阶段,土壤干旱明显抑制果梗中黄烷醇类多酚的积累;如幼果期(花后30 d)和转色期(花后70 d),分别降低了94.05%、99.92%(与CK I相比),其差异达极显著水平。而在第2阶段,则对黄烷醇类多酚表现出一定的促进作用。如成熟期果梗中,黄烷醇类多酚含量比CK I、CK II增加了2.8%、14.23%。此外,虽然土壤干旱导致果梗中黄烷醇类多酚含量有所变化,但纵观整个果实发育过程,黄烷醇类多酚在果梗中的积累规律未发生明显变化。

2.3 土壤干旱对葡萄果皮中黄烷醇类多酚积累的影响 葡萄果实发育过程中,土壤干旱未能改变果皮中黄烷醇类多酚的积累模式,但对其含量有明显作用(图3)。总体而言,随果实发育果皮中黄烷醇类多酚逐渐积累,至成熟期含量达最高,分别为33.56、31.67、30.20 mg(Catechin)/g(FW)。

就果实发育阶段而言,土壤干旱对果皮中黄烷醇类多酚

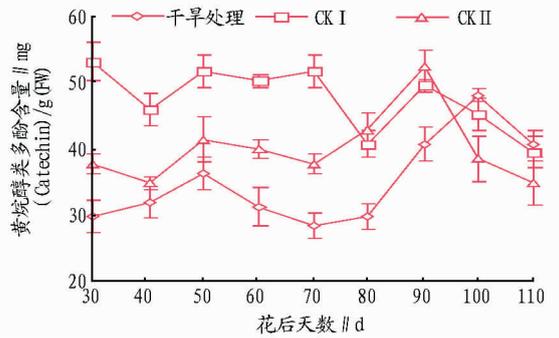


图2 土壤干旱对葡萄果梗中黄烷醇类多酚积累的影响

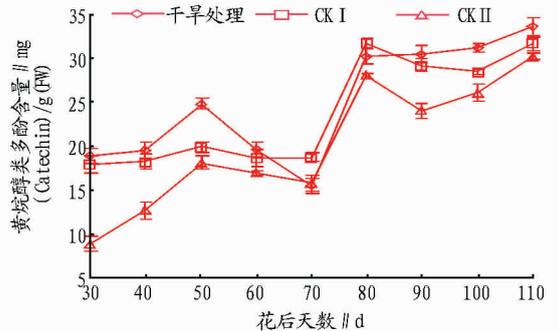


图3 土壤干旱对葡萄果皮中黄烷醇类多酚积累的影响

含量的影响互不相同。在幼果和成熟阶段,土壤干旱下果皮中黄烷醇类多酚含量较高;而在转色期前后(花后60~80 d)则表现为含量较低。这可能是由于土壤干旱促进葡萄果实花色苷积累^[26],黄烷醇类多酚与花色苷竞争底物而导致其合成受抑所致。

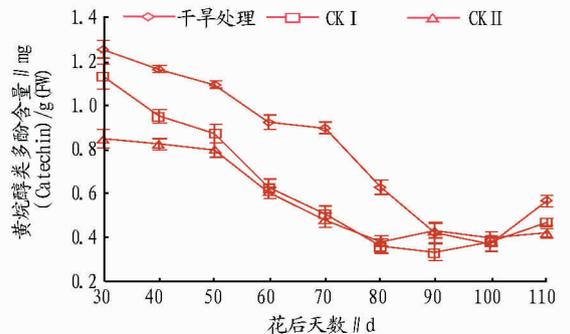


图4 土壤干旱对葡萄果肉中黄烷醇类多酚积累的影响

2.4 土壤干旱对葡萄果肉中黄烷醇类多酚含量的影响 从图4可以看出,土壤干旱并未改变果实发育过程中果肉黄烷醇类多酚的积累模式,但明显导致果肉中黄烷醇类多酚含量增加。纵观整个果实发育过程,黄烷醇类多酚积累表现为幼果期含量最高,随果实发育而逐渐下降,至果实成熟期略有回升。这表明果肉中黄烷醇类多酚积累受到严格的调控,具有明显的发育阶段依赖性。就幼果期(花后30 d)、转色期(花后70 d)和成熟期(花后110 d)而言,土壤干旱导致果肉中黄烷醇类多酚含量分别提高了11.57%、90.30%、24.66%(与CK I相比)和52.02%、101.68%、42.20%(与CK II相比)。这表明土壤干旱能够明显促进果肉中黄烷醇类多酚的积累。

2.5 土壤干旱对葡萄种子中黄烷醇类多酚含量的影响 种子是葡萄果实中黄烷醇类富集的另一部分。从图 5 可以看出,土壤干旱下,种子中黄烷醇类多酚积累模式并未发生明显的改变,但土壤干旱延迟种子中黄烷醇类多酚积累高峰的出现。3 个处理均表现为幼果期含量较高,然后略有下降,随后迅速上升,至转色前含量达到最高;随后,随果实转色、成熟,含量逐渐下降。

土壤干旱明显促进葡萄种子中黄烷醇类多酚的积累。在幼果期、转色期,黄烷醇类多酚含量分别提高 13.04%、41.65% (与 CK I 相比)和 23.79%、93.13% (与 CK II 相比)。

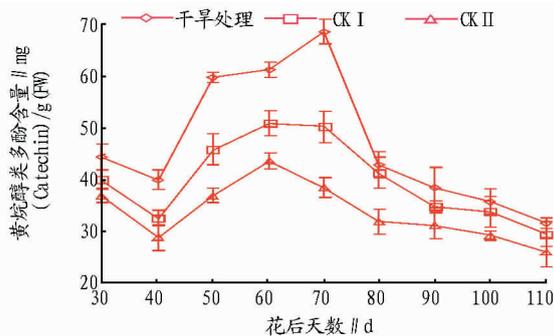


图 5 土壤干旱对葡萄种籽中黄烷醇类多酚积累的影响

3 讨论与结论

3.1 讨论 研究证实,多酚类物质能够有效地清除逆境引发的活性氧迸发^[27]而具有明显的保护作用^[5]。黄烷醇类多酚作为葡萄果实中主要多酚类物质的一类,不仅对葡萄果实和葡萄酒品质具有决定性作用^[9-10],而且也能够参与逆境胁迫下植物的自我保护。

该试验结果表明,土壤干旱导致赤霞珠葡萄果梗、果皮、果肉和种子中黄烷醇类多酚含量增加,这与 Peterlunger 等^[26]研究结果相似。但 Bonghi 等却发现,葡萄果实采后失水导致黄烷-3-醇和原花色素 B1、B2 含量下降^[28],与该试验结果相反。该试验中,土壤干旱时果实仍通过维管束组织与植株相连。而葡萄采收后,虽然体内仍进行着一系列的代谢,但与活体果实相比,仍存在明显差异。因而这一差异可能是由于所采用试材不同所致。

笔者前期研究表明,葡萄果实发育过程中,果皮中总黄烷-3-醇逐渐下降,原花色素含量则表现为“降—升—降”^[29]。这与该试验结果存在一定差异。黄烷醇类多酚,包括黄烷-3-醇及其聚合物,原花色素^[10],再加上果皮中主要的多酚类物质是花色苷和黄烷醇类聚集体^[30],因而果皮中黄烷醇类多酚含量由黄烷-3-醇及其聚集体共同决定。此外,包括黄烷醇类多酚在内的多酚类物质,能够与植物保护酶系统(如 SOD、POD、CAT 等)及非酶系统(如谷胱甘肽、抗坏血酸等)共同清除体内自由基^[5],土壤干旱必然会诱导葡萄体内多酚类物质积累^[26],因此土壤干旱下果皮中黄烷醇类多酚含量表现为逐渐积累。

该试验结果表明,土壤干旱导致果肉中黄烷醇类多酚积累。由于缺乏相关报道,无法进行比较。但 Peterlunger 等报道,水分胁迫导致美乐(Merlot)葡萄果实总酚、花色苷、儿茶

素含量明显增加^[26]。这一结果可能是果肉中多酚类物质积累的直接结果。此外,果肉作为葡萄果实的主要组成部分^[30],对葡萄果实及葡萄酒中黄烷醇类多酚含量起决定性作用。因而,果肉黄烷醇类多酚含量增加必然会导致其在果汁乃至葡萄酒中富集。

Kennedy 等研究表明,葡萄果实发育过程中,种子中黄烷-3-醇表现为先升后降,原花色素则表现为前期积累,后期因氧化而含量下降^[31]。该试验结果表现,种子中黄烷醇类多酚含量先降后升,然后再下降。笔者前期研究发现,种子中原花色素主要是在果实发育前期积累。因而,幼果期黄烷醇类多酚含量下降可能是由于原花色素氧化导致含量降低而引发的^[29]。此后,由于单体酚,即黄烷-3-醇是种子中主要的黄烷醇类多酚^[30],因而黄烷醇类多酚含量变化与黄烷-3-醇含量变化相一致^[31]。

综上所述,土壤干旱虽然并不改变葡萄果实发育过程中黄烷醇类多酚的时空积累规律,但明显促进果实中,特别是果肉和种子中黄烷醇类多酚积累。这可能是由于多酚类物质具有极强抗氧化性,不仅能够参与由于水分胁迫引发的活性氧代谢失调而产生的自由基,而且结构中具有多个酚羟基,能够防止细胞失水,通过酚羟基脱水而供植物体使用所致^[32]。

3.2 结论

- (1) 土壤干旱促进赤霞珠葡萄果肉中黄烷醇类多酚的积累,特别是在幼果期,可有效提高葡萄果肉黄烷醇类多酚含量。
- (2) 土壤干旱不利于赤霞珠葡萄果梗中黄烷醇类多酚的积累。
- (3) 土壤干旱显著提高转色期赤霞珠葡萄种子内黄烷醇类多酚含量。

参考文献

- [1] DIXON R A, XIE D Y, SHARMA S B. Proanthocyanidins—a final frontier in flavonoid research? [J]. *New Phytologist*, 2005, 165: 9–28.
- [2] SKERGET M, KOTNIK P, HADOLIN M, et al. Phenols, proanthocyanidins, flavones and flavonols in some plant materials and their antioxidant activities [J]. *Food Chemistry*, 2005, 89: 191–198.
- [3] LEIFERT W R, ABEYWARDENA M Y. Cardioprotective actions of grape polyphenols [J]. *Nutrition Research*, 2008, 28: 729–737.
- [4] PRASAIN J K, CARLSON S H, WYSS J M. Flavonoids and age-related disease: Risk, benefits and critical windows [J]. *Maturitas*, 2010, 66: 163–171.
- [5] RODRIGO R, MIRANDA A, VERGARA L. Modulation of endogenous antioxidant system by wine polyphenols in human disease [J]. *Clinica Chimica Acta*, 2011, 412: 410–424.
- [6] SANO T, ODA E, YAMASHITA T, et al. Anti-thrombotic effect of proanthocyanidins, a purified ingredient of grape seed [J]. *Thrombosis Research*, 2005, 115: 115–121.
- [7] ARAUJO J R, GONCALVES P, MARTEL F. Chemopreventive effect of dietary polyphenols in colorectal cancer cell lines [J]. *Nutrition Research*, 2011, 31: 77–87.
- [8] GIRONA J, MARSAL J, MATA M, et al. Phenological sensitivity of berry growth and composition of Tempranillo grapevines (*Vitis vinifera* L.) to water stress [J]. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2009, 15: 268–277.
- [9] CADOT Y, CASTELLOM T M, CHEVALIER M. Flavan-3-ol compositional changes in grape berries (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Franc) before veraison, using two complementary analytical approaches, HPLC reversed phase and histochemistry [J]. *Analytica Chimica Acta*, 2006, 563: 65–75.

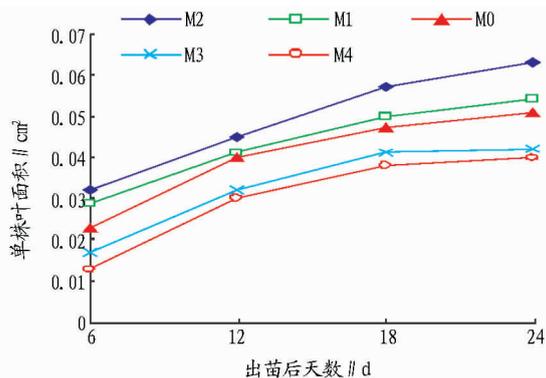


图3 硫酸锰浸种对苗期叶面积的影响

2.4 硫酸锰浸种对干物质积累的影响 出苗后 24 d, M1、M2 的生物量明显比 M0 高, 而 M3、M4 的生物量明显比 M0 低, 其中 M2 最高。所以, 低浓度硫酸锰浸种促进了物质的积累, 而高浓度处理则会抑制其干物质积累。

3 结论

该研究发现, 低浓度硫酸锰 (0.02% ~ 0.04%) 对马铃薯浸种处理, 可以明显地提高其苗期叶绿素含量, 使马铃薯苗期的光合性能提高, 从而使其株高、叶面积以及干物质积累明显增加, 这对于健壮幼苗的形成具有促进作用, 同时还为后期生长以及产量形成打下了坚实的基础。然而, 对于其后期抗性与产量的影响有待于进一步研究。

参考文献

- [1] 杨保川, 王昌全, 项虹艳, 等. 叶面喷施锰对莴笋生长发育和硝酸盐含量的影响[J]. 农业环境科学学报, 2006, 25(S1): 96-99.
- [2] 周化斌, 姜丹, 金卫挺, 等. 锰对大豆种子萌发的影响[J]. 种子, 2003(4): 22-23.
- [3] WANG T P, WANG J, SUN X Y. Effects of manganese stress on POD activities and isozymes of soybean [J]. Agricultural Science & Technology, 2011, 12(1): 33-36.
- [4] 崔伟, 张云超, 刘宪明, 等. 硫酸锰浸种对马铃薯品质的影响[J]. 湖南农业科学, 2011(15): 45-47.
- [5] enhanced antioxidant potentials and secondary metabolite accumulation [J]. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 2007, 60: 201-206.
- [6] CASTELLARIN S D, MATTHEWS M A, DI GASPERO G, et al. Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries [J]. Planta, 2007, 227: 101-112.
- [7] KENNEDY J A, MATTHEWS M A, WATERHOUSE A L. Effect of maturity and vine water status on grape skin and wine flavonoids [J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2002, 53: 268-274.
- [8] 朱灿灿, 田亚玲, 曹福亮, 等. 干旱胁迫对银杏叶类黄酮年动态变化的影响[J]. 林业科技开发, 2010, 24(4): 67-71.
- [9] OJEDA H, ANDARY C, KRAEVA E, et al. Influence of pre- and post-veiraison water deficit on synthesis and concentration of skin phenolic compounds during berry growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz [J]. American Journal of Enology Viticulture, 2002, 53: 261-267.
- [10] KOUNDOURAS S, MARINOS V, GKOLIOTI A, et al. Influence of vineyard location and vine water status on fruit maturation of non-irrigated cv. Agiorgitiko (*Vitis vinifera* L.). Effects on wine phenolic and aroma components [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2006, 54: 5077-5086.
- [11] PETERLUNGER E, SIVILOTTI P, COLUSSI V. Water stress increased polyphenolic quality in 'Merlot' grapes [J]. ISHS Acta Horticulture, 2005, 689: 293-300.
- [12] NIKI E. Assessment of antioxidant capacity in vitro and in vivo [J]. Free Radical Biology & Medicine, 2010, 49: 503-515.
- [13] BONGHI C, RIZZINI F M, GAMBUTI A, et al. Phenol compound metabolism and gene expression in the skin of wine grape (*Vitis vinifera* L.) berries subjected to partial postharvest dehydration [J]. Postharvest Biology and Technology, 2012, 67: 102-109.
- [14] 温鹏飞. 葡萄与葡萄酒中黄烷醇类多酚和果实原花色苷合成相关酶表达规律的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2005.
- [15] 温鹏飞. 葡萄多酚[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2012.
- [16] KENNEDY J A, MATTHEWS M A, WATERHOUSE A L. Changes in grape seed polyphenols during fruit ripening [J]. Phytochemistry, 2000, 55: 77-85.
- [17] 刘松. 极端干旱环境下植物体内多酚类物质含量及其对逆境的响应研究[D]. 北京: 中国林业大学, 2007.
- [18] 温鹏飞, 邢延富, 牛铁泉, 等. UV-C 对葡萄果实发育过程中黄烷醇类多酚积累及隐色花色苷还原酶表达的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(21): 4428-4436.
- [19] SCHROETER H, HEISS C, SPENCER J P E, et al. Recommending flavanols and procyanidins for cardiovascular health: Current knowledge and future needs [J]. Molecular Aspects of Medicine, 2010, 31: 546-557.
- [20] SERAFINI M, BUGIANESI R, MAIANI G, et al. Plasma antioxidants from chocolate [J]. Nature, 2003, 424: 1013.
- [21] CRIFO T, PUGLISI I, PETRONE G, et al. Expression analysis in response to low temperature stress in blood oranges: Implication of the flavonoid biosynthetic pathway [J]. Gene, 2011, 476(1/2): 1-9.
- [22] WEN P F, CHEN J Y, WAN S B, et al. Salicylic acid activates phenylalanine ammonia-lyase in grape berry in response to high temperature stress [J]. Plant Growth Regulation, 2008, 55: 1-10.
- [23] WANG Y S, GAO L P, SHAN Y, et al. Influence of shade on flavonoid biosynthesis in tea [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] [J]. Scientia Horticulturae, 2012, 141: 7-16.
- [24] WANG W, TANG K, YANG H R, et al. Distribution of resveratrol and stilbene synthase in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignono) and the effect of UV-C on its accumulation [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48: 142-152.
- [25] QUIROGA A M, DEIS L, CAVAGNARO J B, et al. Water stress and abscisic acid exogenous supply produce differential enhancements in the concentration of selected phenolic compounds in Cabernet Sauvignon [J]. Journal of Berry Research, 2012, 2: 33-44.
- [26] OLLE D, GUIRAUD J L, SOUQUET J M, et al. Effect of pre- and post-veiraison water deficit on proanthocyanidins and anthocyanin accumulation during Shiraz berry development [J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2011, 17: 90-100.
- [27] ACEVEDO - OPAZO C, ORTEGA - FARIAS S, FUENTES S. Effects of grapevine (*Vitis vinifera* L.) water status on water consumption, vegetative growth and grape quality: An irrigation scheduling application to achieve regulated deficit irrigation [J]. Agricultural Water Management, 2010, 97: 956-964.
- [28] JALEEL C A, MANIVANNAN P, SANKAR B, et al. Inducing of drought stress tolerance by detoconazole in *Catharanthus roseus* in mediated by

(上接第 555 页)