

先玉 335、郑单 958 和京科 968 抗虫能力的比较研究

刘树楠^{1,2}, 申国境², 李京², 张翠萍², Saif-UL-Mallook², 吴建强²,
王蕾², 宋伟³, 王燚¹, 赵久然³, 唐国文¹, 齐金峰²

(1. 云南农业大学植物保护学院, 昆明 650201; 2. 中国科学院昆明植物研究所/资源植物与生物技术重点实验室/云南省野生资源植物研发重点实验室, 昆明 650201; 3. 北京市农林科学院玉米研究中心, 北京 100097)

摘要: 以先玉 335、郑单 958、京科 968 为材料, 以玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)、黏虫(*Mythimna separata*)和禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*)为供试昆虫, 探究玉米品系大喇叭口期对玉米螟和黏虫及抽雄期对禾谷缢管蚜抗性差异, 测定其主要抗虫化合物丁布类物质的含量。结果发现, 京科 968 对玉米螟及禾谷缢管蚜抗性均高于另外两个品系; 对黏虫的抗性, 郑单 958 和京科 968 高于先玉 335。大喇叭口期京科 968 中丁布类物质含量最高, 抽雄期郑单 958 和京科 968 中主要丁布成分含量均高于先玉 335, 上述组织中丁布合成相关基因在郑单 958 及京科 968 中的表达量也均高于先玉 335。本研究揭示杂交玉米抗虫性与抗性相关化合物含量及其相关基因表达间存在正向相关关系, 为抗虫玉米分子育种提供理论参考。

关键词: 玉米; 玉米螟; 黏虫; 禾谷缢管蚜; 抗虫能力; 丁布

中图分类号: S513.037

文献标识码: A

Comparison of Herbivore Resistance among the Maize Lines Xianyu335, Zhengdan958, and Jingke968

LIU Shu-nan^{1,2}, SHEN Guo-jing², LI Jing², ZHANG Cui-ping², Saif-UL-Mallook², WU Jian-qiang²,
WANG Lei², SONG Wei³, WANG Yi¹, ZHAO Jiu-ran³, TANG Guo-wen¹, QI Jin-feng²

(1. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201;

2. Department of Economic Plants and Biotechnology, Yunnan Key Laboratory for Wild Plant Resources, Kunming
Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201;

3. Maize Research Center, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract: In order to investigate the herbivore resistance of commercial hybrid maize lines in China, we determined late-whorl stage and tasseling-stage commercial maize lines Xianyu335, Zhengdan958 and Jingke968 for their resistance to *Ostrinia furnacalis*, *Mythimna separata*, and *Rhopalosiphum padi*, and the contents of the major defense-related secondary metabolites—benzoxazinoids(Bxs) were quantified. The results showed that Jingke968 was more resistant to *O. furnacalis* and *R. padi* than the other two maize lines, while Zhengdan958 and Jingke968 showed higher levels of resistance to *M. separata* than did Xianyu335. Accordingly, the leaves of Jingke968 had higher Bxs levels at the late-whorl stage than did the other two maize lines. The major Bxs levels in leaves and stems in Zhengdan958 and Jingke968 were higher than in Xianyu335 at the tasseling stage. The transcript levels of Bx biosynthesis-related genes in Zhengdan958 and Jingke968 were higher than those in Xianyu335. This study reveals the positive correlation between maize herbivore resistance and defensive secondary metabolites as well as the transcript levels of corresponding biosynthesis-related genes which provide knowledge on herbivore-resistance maize breeding.

Key words: Maize; *Ostrinia furnacalis*; *Mythimna separata*; *Rhopalosiphum padi*; Benzoxazinoids

录用日期: 2018-11-14

基金项目: 国家自然科学基金(31772179)、云南省应用基础研究计划(2018FB025)

作者简介: 刘树楠(1993-), 女, 山西应县人, 硕士, 主要从事玉米诱导抗虫性解析相关工作。E-mail: shunan0526@163.com

赵久然、唐国文和齐金峰为本文通讯作者。

联合国粮食及农业组织统计显示,玉米的产量已连续多年超过水稻和小麦,成为全球总产量最高的作物(<http://www.fao.org/faostat/zh/#data/QC/visualize>)。随着我国国民经济的发展及人民生活水平的提高,对玉米消费的需求越来越多,更加增强了玉米在国民经济发展中的重要性^[1]。虫害是玉米稳产、增产所面临的最大威胁之一。玉米螟(*Ostrinia furnacalis*),俗称钻心虫,属鳞翅目,螟蛾科,是我国玉米生产面临的主要害虫,其可危害玉米的多个发育时期。心叶期的玉米受玉米螟危害严重后,导致心叶破碎而不能展开;孕穗期的玉米遭玉米螟钻柱茎秆后,导致雄蕊发育不良甚至折秆,影响结实;灌浆及结实期玉米极易遭玉米螟钻柱茎秆及子粒,造成果粒干瘪、发烂,严重影响产量,其中,大喇叭口期(V11期)是玉米螟危害玉米最为严重的时期^[2]。黏虫(*Mythimna separata*),又称行军虫,是我国玉米面临的主要的咀嚼式害虫之一,大喇叭口期黏虫危害严重,可以造成全部叶片被吃光,只留下茎秆,造成整片玉米田的绝收^[2,3]。蚜虫,主要包括玉米蚜(*Rhopalosiphum maidis*)及禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*),是玉米主要的刺吸式口器害虫,在我国北方、西南等地区已经成为制约玉米生产的重要害虫^[4,5],其不仅聚集取食造成玉米发育不良,还会传播多种禾谷类病毒。有效防治害虫取食,是玉米稳产增产的重要环节,是国民经济发展的重要保障。

植物虽不能移动以躲避虫害,但在数百万年的进化过程中,演化出了复杂且行之有效的抵御方式。植物可以识别害虫口腔中的激发子,进而启动一系列防御反应,包括直接防御反应(如激活抗虫相关化合物的积累,使害虫生长受阻)和间接防御反应(如释放挥发物以吸引害虫天敌)^[6]。对玉米而言,丁布类物质(benzoxazinoids or hydroxamic acids, 异羟肟酸及其衍生物的俗称)是广泛存在于玉米中的参与直接抗虫反应的广谱化合物,甚至可以作为天然杀虫剂。对我国市场上的11个玉米品种进行丁布含量测定以及对玉米螟的抗虫能力测定后发现,玉米丁布含量与其对玉米螟的抗性呈正相关关系^[7]。亦有研究表明,丁布类物质中的HDMBOA-Glc对广食性害虫莲纹夜蛾(*Spodoptera littoralis*)和专食性害虫草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)均有较强抗性。丁布类物质中的DIMBOA还可以通过诱导胼胝质的形成,增强玉米对蚜虫的抗性^[8]。不同玉米品种中丁布类物质含量差异很大,是引起玉米对不同害虫抗虫差异的主要原因之一。

丁布的合成起始于BX1催化吲哚合成吲哚-2

酮,之后伴随着BX2-BX5四个细胞色素P450酶的催化形成DIBOA-Glc,进一步在双加氧酶(BX6)和甲氧基转移酶(BX7)的催化下,才形成了具有抗虫抗杂草活性的DIMBOA-Glc^[9]。随后BX10可将DIMBOA-Glc添加甲基后变为HDMBOA-Glc,进而增强对蚜虫的抗性^[10]。玉米是杂种优势利用最广泛的农作物,不同玉米自交系之间存在很大的基因序列差异。B73和Mo17两个常见自交系之间,超过20%的基因存在明显突变或者结构变异,进而造成编码蛋白的明显不同^[11]。Mo17较B73具有更强的对禾谷缢管蚜的抗性反应^[12],父母基因的不同和变异是杂种优势利用的基础。

先玉335、郑单958和京科968是我国广泛种植的商品化杂交玉米^[13,14]。本文通过对我国市场流通应用的主要杂交玉米品种进行对不同害虫抗性能力的比较,进而结合测定抗性次生代谢产物丁布类物质含量、丁布合成基因的表达水平差异,进而明确我国主要杂交玉米品种直接抗虫反应与丁布物质的合成的遗传调控关系,从玉米主要抗虫化合物含量和相关合成基因表达的关系,关联分析其对主要害虫的抗性表型,为我国商品化杂交玉米分子育种提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 玉米品种

供试商品化玉米品种先玉335、郑单958、京科968,分别简称为XY335、ZD958和JK968,均由北京市农林科学院玉米研究中心提供。

1.1.2 实验昆虫

供试昆虫:亚洲玉米螟(*O. furnacalis*, Asian corn borer)和黏虫(*M. separata*)卵购买自科云生物(<https://shop101732681.taobao.com/>);禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*)采自田间种群并由实验室饲养^[12]。

1.1.3 丁布类标准品

DIMBOA、DIMBOA-Glc、DIM2BOA-Glc、MBOA、HDMBOA-Glc、HDIM2BOA-Glc由瑞士波恩大学Matthias Erb教授提供。

1.2 试验方法

1.2.1 玉米种植

玉米种植于中国科学院昆明植物研究所温室大棚内(避免昆明雨季对生物测定的影响),株距20 cm,行距60 cm,播种时间为2018年4月25日。

1.2.2 昆虫生物测定

将玉米螟及黏虫初孵幼虫,用微型养虫笼固定

于大喇叭口期玉米(V11)叶片中部,取食7 d后测定其体重并统计死亡率。

将禾谷缢管蚜成虫15头固定于抽雄期玉米穗位叶中部背面,1 d后去除雌虫,保留15头幼虫,5 d后统计幼虫死亡率。

1.2.3 丁布类物质测定

丁布类物质的提取、测定,参考文献[15]。取样部位与上述生物测定叶片部位一致。虫害诱导的丁布类物质合成,在处理2 d后即表现为强烈诱导,取样时间为3~4龄玉米螟和黏虫危害2 d后、禾谷缢管蚜成虫危害2 d后的植物叶片材料。叶片取样后立即液氮冷冻,液氮研磨,称取约50 mg,加入提取液(甲醇:水:甲酸=50:49.5:0.5)。震荡10 min后,12 000 r/min离心10 min。分析仪器为LC-MS8040(Shimadzu)。色谱柱为Shim-pack XR- ODS III(2.0 mmI.D.×75 mmL.,1.6 μm)。流动相A相为0.05%甲酸水,B相为0.05%甲酸乙腈。检测模式为母离子扫描。以DIMBOA、DIMBOA-Glc、DIM₂BOA-Glc、MBOA、HDMBOA-Glc、HDM₂BOA-Glc标准品矫正测定结果。

1.2.4 丁布合成基因表达检测

虫害诱导的丁布合成基因表达,在处理6 h后即表现为强烈诱导,取样时间为3~4龄玉米螟、黏虫及禾谷缢管蚜成虫危害6 h后的植物叶片材料,取样

部位与上述生物测定叶片部位一致。叶片取样后立即液氮冷冻,液氮研磨,Trizol提取总RNA(Invitrogen),经反转录成cDNA(Invitrogen)后,在伯乐定量PCR仪(BioRad CFX96)上进行分析基因表达。

1.3 数据处理与分析

利用SPSS(17.0)软件分别在($P<0.05$)水平对相关实验数据进行One-Way ANOVA分析。

2 结果与分析

2.1 3个杂交玉米直接抗虫能力比较分析

大喇叭口期玉米是玉米螟和黏虫的主要危害期之一^[16]。将初孵的玉米螟及黏虫幼虫用微型养虫笼固定于大喇叭口期靠近大喇叭口第一片完全展开叶的叶片中部,每株玉米固定2个养虫笼,每个笼子内放置2头初孵幼虫。取食7 d后将幼虫取回,统计死亡率并用精密天平测定其体重。结果表明,玉米螟幼虫在京科968上的死亡率明显高于先玉335和郑单958,与之对应的是,玉米螟幼虫体重在取食京科968玉米叶片后,体重明显低于取食先玉335和郑单958的玉米螟幼虫。黏虫幼虫在取食不同品系玉米后,死亡率没有明显差异,其体重增加情况不存在对应关系,表现为郑单958对黏虫抗性明显高于先玉335和京科968。禾谷缢管蚜初生幼虫在取食抽雄期穗位叶后,其抗性表型与对玉米螟抗性一致,即

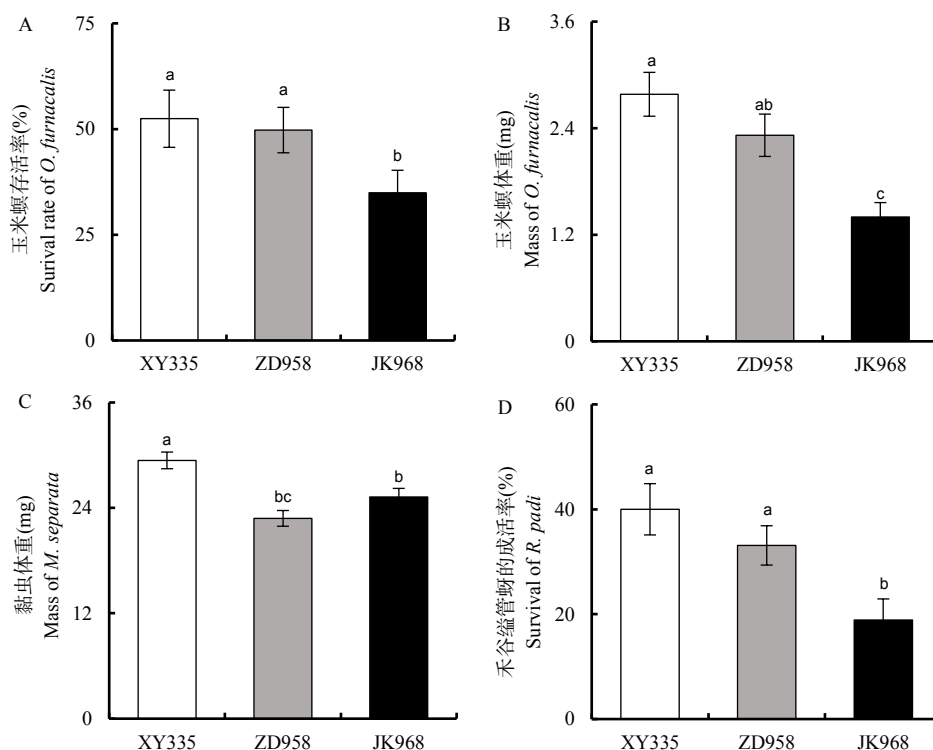


图1 3个玉米品种直接抗虫性分析

Fig.1 Comparison of direct herbivore resistance among three commercial hybrid maize lines

禾谷缢管蚜幼虫在京科968上的死亡率明显高于先玉335和郑单958(图1)。

2.2 3个杂交玉米丁布含量比较分析

丁布类物质是已知的玉米中主要的抗虫化合物。对大喇叭口期叶片、抽雄期的穗位叶及穗位叶经虫害诱导2 d后进行了丁布含量测定后发现,大喇叭口期叶片DIMBOA、DIMBOA-Glc、DIM₂BOA-Glc、MBOA这4种物质含量在京科968中最高,郑单958中次之,先玉335中最低;HDMBOA-Glc在3个玉米品系中含量无差异,HDIM₂BOA-Glc含量在郑单958中最高,京科968中最低。玉米到了抽雄期,上述丁布含量的差异在穗位叶发生了变化,DIMBOA、DIM-

BOA-Glc郑单958中含量最高,京科968中次之,先玉335最低;MBOA含量在郑单958与京科968中含量明显高于先玉335;HDIM₂BOA-Glc含量在郑单958中最高,先玉335中次之,京科968最低(图2)。

对玉米抽雄期玉米茎秆中丁布含量也进行相关测定,结果表明,DIMBOA、DIMBOA-Glc含量在京科968中最高,郑单958中次之,先玉335中最低;DIM₂BOA-Glc、HDMBOA-Glc、HDIM₂BOA-Glc含量在郑单958和京科968中明显高于先玉335;MBOA含量在郑单958中最高,京科968中次之,先玉335最低。

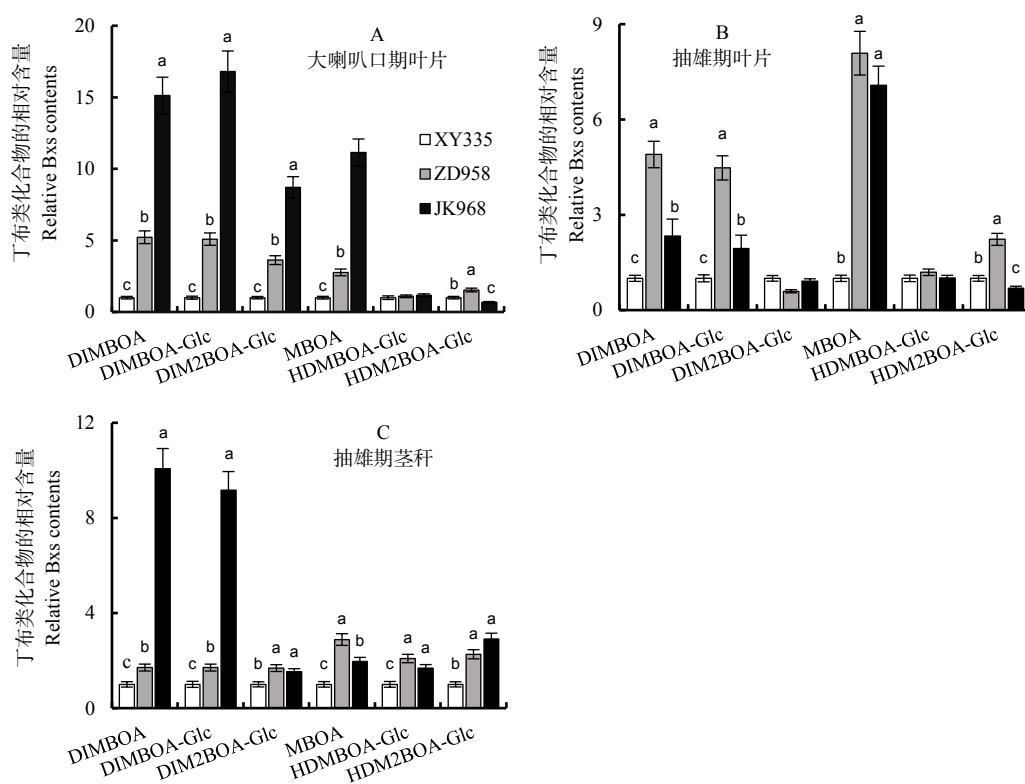


图2 3个杂交玉米品种丁布含量分析

Fig.2 Comparison of Bxs contents among three commercial hybrid maize lines

2.3 3个杂交玉米丁布合成基因表达分析

丁布的合成起始于BX1催化吲哚-3-甘油磷酸(indole-3-glycerolphosphate)合成吲哚,之后伴随着BX2-BX9等细胞色素P450酶、双加氧酶和甲氧基转移酶的催化下,形成了具有抗玉米螟、抗蚜虫等活性DIMBOA-Glc^[17]。随后BX10/11/14可将DIMBOA-Glc添加甲基后变为HDMBOA-Glc,进而增强对*S. frugiperda*等害虫抗性。DIMBOA-Glc经BX7/14分级催化后,也可以形成具有抗蚜虫活性的DIM₂BOA-Glc和HDIM₂BOA-Glc^[18](图3)。对重要的

丁布合成相关基因表达量,在不同玉米组织中进行测定发现,大喇叭口期叶片中BX1、BX7的表达量在京科968中最高,郑单958中次之,先玉335中最低;玉米到了抽雄期,上述丁布合成基因表达量的差异在穗位叶发生变化,BX1、BX10的表达量在京科968中最高,郑单958中次之,先玉335最低;BX7的表达量在郑单958中最高,京科968次之,先玉335最低;抽雄期茎秆中BX1、BX7、BX10的表达模式与大喇叭口期叶片一致,即京科968中BX1、BX7的表达量最高,先玉335最低。

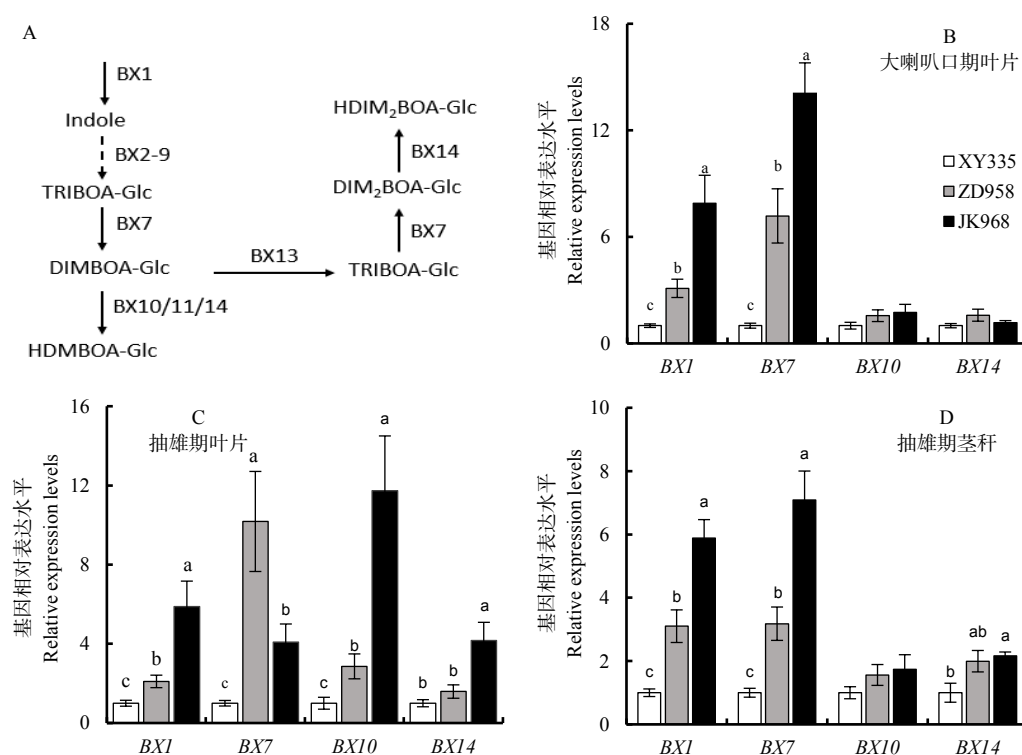


图3 3个杂交玉米品种丁布合成相关基因表达量含量分析

Fig.3 Comparison of relative expression levels of Bxs biosynthesis related genes among three commercial hybrid maize lines

3 结论与讨论

作为我国和全球总产量最高的作物,玉米对国民经济的重要性无可替代。伴随着现代杂交育种技术的使用,单位面积的玉米产量已经大大提高。现代育种技术带来的玉米驯化和改良主要集中在玉米农艺相关性状,往往忽视了对生物及非生物抗性的改良提高。尤其是较其祖先种大刍草而言,现代栽培玉米对广食性害虫抗性更低。但是对一些农家品种玉米研究发现,其叶部被鳞翅目害虫产卵后,不但可以吸引卵寄生蜂,还可以吸引幼虫寄生蜂,预示了玉米可以预测这些卵的孵化^[19]。玉米不同品种之间基因存在的巨大差异,是挖掘抗性基因的重要基础。通过*R*基因的挖掘,是商品化玉米抗虫能力提高的有效选项之一。通过图位克隆法发现玉米的*ZmWAK*基因在中胚轴中高表达,可有效控制丝黑穗病菌的向上生长,进而抑制丝黑穗病的爆发。*ZmWAK*基因在商品化玉米培育过程中基本被丢失^[20]。

在玉米的抗虫反应过程中,丁布类物质在抵御蚜虫、斜纹夜蛾、玉米螟等抗性反应中发挥着重要的功能。*DIMBOA-Glc*和*HDMBOA-Glc*是玉米抵御鳞翅目害虫如玉米螟、黏虫、斜纹夜蛾等重要的化合

物,*DIMBOA*引起的胼胝质的积累是玉米抵御蚜虫入侵的重要方式。在分子合成调控上,*BX1*调控总丁布类物质的合成,*BX7*和*BX10*分别调控*DIMBOA-Glc*和*HDMBOA-Glc*的生物合成。在正常生长状态下,丁布类物质多以糖基化形式存在,如*DIMBOA-Glc*、*HDMBOA-Glc*等。在遭受昆虫取食时,糖基会在葡萄糖苷酶水解作用下释放出毒性更强的*DIMBOA*、*HDMBOA*等,进而抑制其对食物的消化、吸收。*MOBA*是*DIMBOA*和*HDMBOA*进一步分解的产物,也对害虫具有一定的毒性。针对蚜虫的抗性反应中,*DIMBOA*诱导的胼胝质的积累起着重要的功能,其诱导胼胝质积累能力高于*DIMBOA-Glc*和*HDMBOA-Glc*。图位克隆法分析不同玉米品种发现,*DIM₂BOA-Glc*和*HDIM₂BOA-Glc*也对禾谷缢管蚜抗性有一定的贡献。在丁布类物质的调控方面,*BX1*的功能尤为重要。在分析的3个杂交玉米品种中,京科968在不同组织中的*BX1*的表达量都较高,这可能是其大喇叭口期叶片和抽雄期茎秆中丁布类物质较高、抗玉米螟、禾谷缢管蚜能力更强的遗传基础。郑单958在抽雄期*BX7*的高表达水平可能是其叶片中丁布类物质高、对黏虫抗性强的原因所在。

本研究选取我国主要商品化玉米的3个品种,

并结合3种害虫在田间爆发的时期(即大喇叭口时期是玉米螟和黏虫爆发期,抽雄期是禾谷缢管蚜爆发期),揭示了3个杂交玉米品种对不同害虫直接抗性差异、抗虫相关次生代谢产物差异以及参与调控的基因表达的不同。通过液相色谱质谱联用系统,分别检测不同丁布类化合物水平,为国内研究玉米抗虫的物质基础提供方法和平台,为抗虫玉米的培育提供理论参考。

参考文献:

- [1] 倪洪兴,徐宏源,于孔燕. 我国玉米产业面临的挑战与政策选择[J]. 农业经济问题, 2014, 35(1): 30-37.
Ni H X, Xu H Y, Yu K Y. Challenges and policy choices of corn industry in China[J]. Agricultural Economy Problems, 2014, 35(1): 30-37. (in Chinese)
- [2] 刘颖. 玉米螟危害特点及其防治方法[J]. 中国农业信息, 2016(13): 99.
Liu Y. Borer damage characteristics and its control methods[J]. China Agricultural Information, 2016(13): 99. (in Chinese)
- [3] Qi J F, Sun G L, Wang L, et al. Oral secretions from *Mythimna separata* insects specifically induce defence responses in maize as revealed by high-dimensional biological data[J]. Plant, Cell & Environment, 2016, 39(8): 1749-1766.
- [4] 宋伟,江俊起,缪勇. 不同玉米品种抗蚜性研究[J]. 生物灾害科学, 2014, 37(4): 288-292.
Song W, Jiang J Q, Miu Y. Study on resistance to aphids of different maize varieties[J]. Biological Disaster Science, 2014, 37(4): 288-292. (in Chinese)
- [5] 禹田,贾永超,柴正群,等. 玉米品种抗蚜性鉴定评价方法与标准研究[J]. 环境昆虫学报, 2018, 40(6): 1396-1403.
Yu T, Jia Y C, Chai Z Q, et al. Study on identification and evaluation method and standard of resistance to aphid of maize cultivars[J]. Journal of Environmental Entomology, 2018, 40(6): 1396-1403. (in Chinese)
- [6] Wu J, Baldwin I T. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores[J]. Annual Review of Genetics, 2010, 44(1): 1-24.
- [7] 宋鹏飞,毛培,姚双艳,等. 丁布胁迫对亚洲玉米螟危害程度及生长发育的影响[J]. 河南农业科学, 2014, 43(11): 72-76.
Song P F, Mao P, Yao S Y, et al. Effects of Bx stress on the damage degree and growth of Asian corn borer[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2014, 43(11): 72-76. (in Chinese)
- [8] Ahmad S, Veyrat N, Gordon-Weeks R, et al. Benzoxazinoid metabolites regulate innate immunity against aphids and fungi in maize[J]. Plant Physiology, 2011, 157(1): 317-327.
- [9] Frey M, Schullehner K, Dick R, et al. Benzoxazinoid biosynthesis, a model for evolution of secondary metabolic pathways in plants[J]. Phytochemistry, 2009, 70(15-16): 1645-1651.
- [10] Meihls L N, Handrick V, Glauser G, et al. Natural variation in maize aphid resistance is associated with 2,4-Dihydroxy-7-Methoxy-1,4-Benzoxazin-3-One glucoside methyltransferase activity[J]. The Plant Cell, 2013, 25(6): 2341-2355.
- [11] Sun S L, Zhou Y X, Chen J, et al. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations between Mo17 and other maize genomes[J]. Nature Genetics, 2018, 50(9): 1289-1295.
- [12] Song J, Liu H, Zhuang H F, et al. Transcriptomics and alternative splicing analyses reveal large differences between maize lines B73 and Mo17 in response to Aphid *Rhopalosiphum padi* infestation[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1738.
- [13] 陈传永,赵久然,王元东,等. 氮肥减施对京科968与郑单958氮效率及产量的影响[J]. 玉米科学, 2018, 26(3): 121-127.
Chen C Y, Zhao J R, Wang Y D, et al. Effects of nitrogen fertilizer reduction on nitrogen efficiency and yield of Jingke968 and Zhengdan958[J]. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(3): 121-127. (in Chinese)
- [14] 李璐璐,谢瑞芝,范盼盼,等. 郑单958与先玉335子粒脱水特征研究[J]. 玉米科学, 2016, 24(2): 57-61, 71.
Li L L, Xie R Z, Fan P P, et al. Study on dehydration characteristics of Zhengdan958 and Xianyu335 grains[J]. Journal of Maize Sciences, 2016, 24(2): 57-61, 71. (in Chinese)
- [15] Qi J F, Zhang M, Lu C K, et al. Ultraviolet-B enhances the resistance of multiple plant species to lepidopteran insect herbivory through the jasmonic acid pathway[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 277.
- [16] Guo J F, Qi J F, He K L, et al. The Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* feeding increases the direct and indirect defense of mid-whorl stage commercial maize in the field[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(1): 88-102.
- [17] Glauser G, Marti G, Villard N, et al. Induction and detoxification of maize 1,4-benzoxazin-3ones by insect herbivores[J]. The Plant Journal, 2011, 68(5): 901-911.
- [18] Handrick V, Robert C A M, Ahern K R, et al. Biosynthesis of 8-O-methylated benzoxazinoid defense compounds in maize[J]. The Plant Cell, 2016, 28(7): 1682-1700.
- [19] Tamiru A, Bruce T J A, Richter A, et al. A maize landrace that emits defense volatiles in response to herbivore eggs possesses a strongly inducible terpene synthase gene[J]. Ecology and Evolution, 2017, 7(8): 2835-2845.
- [20] Zuo W L, Qing C, Zhang N, et al. A maize wall-associated kinase confers quantitative resistance to head smut[J]. Nature Genetics, 2015, 47(2): 151-157.

(责任编辑: 栗天宇)