

DOI: 10.5846/stxb201305131035

王信宏, 王月福, 赵长星, 张晓军, 王铭伦. 不同生育时期断根对花生光合特性及产量的影响. 生态学报, 2015, 35(5): 1521-1526.

Wang X H, Wang Y F, Zhao C X, Zhang X J, Wang M L. Effects of root cutting at different growth stages on photosynthetic characteristics and yield of peanut *Arachis hypogaea* L. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(5): 1521-1526.

不同生育时期断根对花生光合特性及产量的影响

王信宏, 王月福, 赵长星, 张晓军, 王铭伦*

青岛农业大学/山东省旱作农业技术重点实验室, 青岛 266109

摘要:在田间试验条件下,以青花 5 号花生品种为材料,研究了不同生育时期断根对花生功能叶片光合特性及产量的影响。结果表明:适期断根(花后 20d)可促进花生叶片生长,显著提高叶面积指数,且维持较高的叶面积指数和叶绿素含量的时间较长;植株功能叶片的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率较高,胞间 CO₂ 浓度较低,光合效率显著提高;可增加花生结果数量和果重,提高单株生产力,显著提高荚果产量和经济系数。过早断根(花后 5d 至 10d)叶面积增长慢、峰值低、后期下降快,叶绿素含量低;功能叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率峰值低且峰值过后下降速度快,而胞间 CO₂ 浓度一直维持在较高水平;断根时间越早,产量越低。过晚(花后 25d)断根不利于叶面积指数的发展和较高叶绿素含量的维持,基本不影响花生叶片各光合性能指标,对产量影响较少。研究认为,开花后 20d 断根可作为花生栽培中的一项技术措施。

关键词:花生;生育时期;断根;光合特性;产量

Effects of root cutting at different growth stages on photosynthetic characteristics and yield of peanut *Arachis hypogaea* L.

WANG Xinhong, WANG Yuefu, ZHAO Changxing, ZHANG Xiaojun, WANG Minglun*

Qingdao Agricultural University, Shandong Provincial Key Laboratory of Dry Farming Techniques, Qingdao 266109, China

Abstract: The aim of the present paper is to investigate the effects of root cutting on leaf photosynthetic characteristics and yield of peanut, which can provide the theoretical basis for root cutting applied to peanut production as an agronomic technology. Under the field conditions with *Arachis hypogaea* L. cv. 'Qinghua 5' as the experimental materials in 2011 and 2012, the experiments were conducted to study the effects of root cutting at different growth stages on functional leaf photosynthetic characteristics and yield of peanut. The experiments were subjected to five treatments at different growth stage: root cutting on the fifth day after the first flowering date(T1), the tenth day after the first flowering date(T2), the fiftieth day after the first flowering date(T3), the twentieth day after the first flowering date(T4), and the twenty-fifth day after the first flowering date(T5), while the intact plants without root cutting were taken as the control treatment(CK). The results showed that root cutting (T4) at the suitable stage promoted the leaf growth, significantly improved the leaf area index (LAI) and functional leaf chlorophyll content, moreover, maintained a longer time of higher LAI and chlorophyll content until later growth stage, compared with CK and other treatments. Root cutting (T1, T2) at the early stages caused low growth speed and LAI peak value. LAI decreased rapidly at the late growth stage. The chlorophyll content in the functional leaf of T1 and T2 treatment was higher than that of CK, but significantly lower than that of T4 treatment. Root cutting (T5) at the later stage was unfavorable to the development of LAI and maintaining high chlorophyll content. Under By root cutting at the optimum stage, the net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate of functional leaves were higher, and the intercellular CO₂ was lower compared to the other treatments, which significantly improved the

基金项目:国家自然科学基金项目(31271657); 国家科技支撑计划项目(2009BADA8B03); 国家花生产业技术体系建设专项(CARS-14-东北区栽培); 山东省“泰山学者”建设项目; 山东省农业重大应用技术创新项目; 山东省花生产业技术体系建设项目

收稿日期:2013-05-13; 网络出版日期:2014-04-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mlwang@qau.edu.cn

photosynthetic efficiency of functional leaves. Under root cutting too early, there were low peak values of the net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate of functional leaves. At the same time, these photosynthetic characteristics of functional leaves dropped fast after the peak value, and decreased to lower level at the late stage, except the intercellular CO_2 maintaining at a high level all the time. Root cutting too late did not affect the leaf photosynthetic characteristics of peanut. Root cutting at the optimum stage increased pod number and weight per plant, and improved the productivity per plant, with the high pod yield and economic coefficient of peanut. The pod yield under the T4 treatment reached 4148 kg/hm^2 , which improved by 9.1% compared to CK. Pod number and weight per plant improved by 7.1% and 3.3% compared to CK, respectively. Root cutting at the early stages reduced the yield, moreover, the earlier root was cut the lower yield peanut reduced. Pod yield of peanut under T1 treatment reduced by 10.3%. Root cutting too late has the less influence on pod yield of peanut. It was concluded that root cutting on the twentieth day after the first flowering date can be used as a management practice of peanut cultivation.

Key Words: peanut; growth stages; root cutting; photosynthesis; yield

在花生 (*Arachis hypogaea* L.) 生产中,随着环境条件的改善和施肥水平的提高,不但营养生长过旺,高产地块徒长和倒伏普遍发生,减产严重^[1-2];而且花期过长、花量过多导致无效花、无效果针和无效果果大量发生,致使干物质无益消耗,从而降低产量,表明花生营养体和生殖体均存在着冗余生长^[3]。断根可减少作物营养体冗余生长,协调各器官生长的关系,是提高产量的主要技术措施之一^[4-6]。

断根对作物光合特性的影响,在禾谷类作物上研究较多。深耘断根初期小麦叶片光合作用受到抑制,光合速率降低;后期可改善小麦旗叶光合性能,净光合速率高值时间维持较长,有利于光合产物积累^[7-9]。适度伤根可提高玉米叶片光合作用并且提高叶片的水分利用效率^[10]。适期断根可提高谷子叶片的光合速率,提高产量^[11]。断根作为一项农艺技术只在冬小麦栽培中广泛应用。断根对花生生长发育影响的研究报道较少,特别是不同生育时期断根对花生光合特性及产量影响的报道尚未见过。本研究以青花5号花生品种为试验材料,旨在探明不同时期断根对花生叶片光合特性及产量的影响,为断根作为农艺技术在花生生产上应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2011—2012年在青岛农业大学胶州科技示范园试验田进行,试验田地东经 $119^\circ 30'$ 、北纬 $36^\circ 30'$,属暖温带半湿润季风区大陆性气候。年平均气温 14°C , 10°C 积温 4330°C ,无霜期 205d,常年降水量 650—750mm,四季分明,雨热同季,日照时数 2450h。土质为壤土,土壤养分含量见表1。因当地土壤肥力条件较好,降水量较多,花生明显存在冗余生长现象。供试花生品种为青花5号,属中间型大花生,荚果普通形,苗势强,长势旺,单株生产力高,丰产性好,适应性广。

表1 供试土壤养分含量

Table 1 The Nutrient Contents of Soil

土层 Soil layer/ cm	全氮 Total Nitrogen/ (g/kg)	碱解氮 Available N/ (mg/kg)	速效磷 Available P/ (mg/kg)	速效钾 Available K/ (mg/kg)	有机质 Organic matter/ (g/kg)	pH
0—20	1.38	61.62	25.63	111.56	11.67	7.04
20—40	0.81	38.83	15.17	59.63	9.62	7.05

1.2 试验设计

试验按断根时间不同设始花后 5、10、15、20、25 d 和不断根 6 个处理,分别用 T1、T2、T3、T4、T5 和 CK 表示。随机区组设计,重复 4 次。每小区种植 8 行,行长 8 m,起垄覆膜种植,垄宽 90cm,垄上种植 2 行花生,垄

上小行距 35cm,穴距 17.5cm,每穴 2 粒。5 月 14 日播种,6 月 20 日为始花期。断根处理为单侧断根,用宽 15cm、长 20cm 的铁铲在每行靠近垄沟一侧距主茎 10cm 处顺行垂直向下铲土断根,深度 15cm,切断部分侧根,断根量为总根量的 15%左右。田间管理同生产大田。

1.3 测定项目与方法

用美国产 LI-6400 便携式光合测定仪自 6 月 20 日开始每 5d、7 月 20 日后每 10d(具体视天气而定)测定 1 次,选晴好天气,在 9:00—11:00 时测主茎倒三叶光合特性指标;同时用日本产 SPAD-502 型叶绿素计测定主茎倒三叶叶绿素 SPAD 值,用 AM100 型叶面积仪测定叶面积,计算 LAI。2011 和 2012 年均按小区收获,荚果晒干后放入室内平衡 10d,称重计产。从每小区收获荚果中随机取 500g 考种,计算单株结果数、千克果数、饱果率、双仁果率和出仁率等。

1.4 数据处理

用 Excel2003、DPS9.5 统计软件对试验数据进行统计分析,用新复极差法进行方差分析,显著性水平设定为 $P=0.05$,极显著性水平 $P=0.01$ 。

2 结果与分析

2.1 不同生育时期断根对花生叶面积系数(LAI)的影响

LAI 一方面可反映作物生长状况,另一方面可反映叶片对光能的利用情况。由图 1 可见,不同时期断根处理的 LAI 变化趋势基本一致,均呈现先增加后降低的趋势,于 7 月 30 日到达最大值,而后迅速下降。T4 处理断根后 LAI 增长较快,峰值也是最高,达到 5.0;较高 LAI(4 以上)维持时间达 30d 以上,明显长于 CK 和其他断根处理;后期下降速度慢直至生育后期仍保持较高的 LAI。断根时间早(T1、T2)叶面积增长慢,峰值也较低,后期下降速度快。断根时间过晚(T5)基本不影响花生叶片生长,LAI 与 CK 相当。

2.2 不同生育时期断根对花生叶片叶绿素含量的影响

叶绿素是影响叶片光合速率的重要内在属性,在一定范围内,其含量与光合速率呈正相关。不同处理花生功能叶片叶绿素含量在结荚期以前均呈缓慢增加而后下降的趋势,于 7 月 20 日达到最大值。不同时期断根均能造成短时间内叶片叶绿素含量降低,但以后迅速提高并高于 CK。伴随断根时期的延后,降低的程度越来越小,并且恢复的时间越来越短。T4 处理 7 月 15 日后功能叶片的叶绿素含量一直高于其它处理,特别是进入生育中后期,叶片叶绿素含量下降较慢,明显高于 CK 和其他处理。8 月 29 日测定,T4 处理叶绿素 SPAD 值为 34.8,较 CK 提高 26.09%,较 T1、T2、T3 和 T5 处理分别提高 8.75%、6.10%、3.26% 和 14.10%,T4 处理与 CK 和 T5 处理差异均达到显著水平(图 2)。较高的叶绿素含量可维持至收获期,为促进叶片光合作用和增加植株干物质积累奠定了基础。

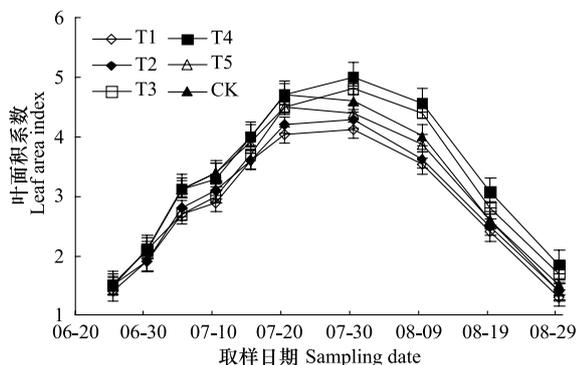


图 1 不同时期断根对花生叶面积系数变化的影响

Fig.1 Effect of root cutting at different growth stages on LAI of peanut

试验按断根时间不同设始花后 5、10、15、20、25 d 和不断根 6 个处理,分别用 T1、T2、T3、T4、T5 和 CK 表示

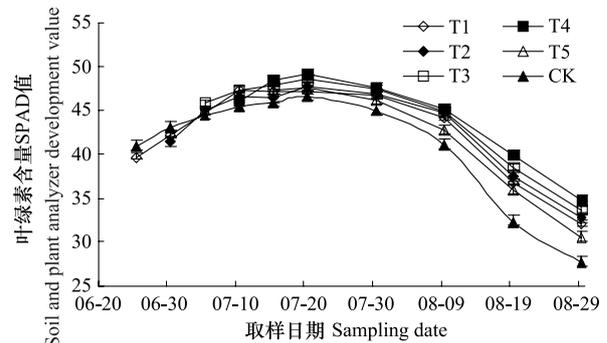


图 2 不同时期断根对花生叶绿素含量(SPAD)的影响

Fig.2 Effect of root cutting at different growth stages on chlorophyll contents (SPAD) of peanut

2.3 不同生育时期断根对花生叶片光合特性的影响

2.3.1 净光合速率

净光合速率系植物总光合速率减去呼吸作用速率,表示植物有机物累积速率。由图 3 可见,不同时期断根花生功能叶片净光合速率变化动态基本一致。开花后,功能叶片净光合速率逐渐提高,结荚期(7月20日)达到最大值,之后随植株的衰老,净光合速率逐渐下降。适期断根(T4)可明显提高叶片净光合速率,峰值时达到 $32.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,而且后期下降缓慢,生育后期(8月29日)仍为 $12.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,较 CK 分别提高 7.62% 和 23.76%,差异分别达到显著和极显著水平,有利于花生中后期光合产物的积累;断根时期较早(T1、T2)不但叶片净光合速率峰值低,而且下降速度快,生育后期已降至较低水平,仅为 CK 的 67.32% 和 78.22%,过早断根由于对植株的伤害作用较大,从而降低了净光合速率;断根较晚(T5)对叶片净光合速率影响较小。

2.3.2 气孔导度

气孔导度表示植物气孔开张的程度。花生开花后,各处理功能叶片气孔导度迅速升高,至7月20日达到最大值,以后逐渐下降。不同时期断根处理后均出现短时间内功能叶片气孔导度较 CK 降低的现象。T3 和 T4 处理迅速恢复并高于 CK,而 T1 和 T2 处理一直较低,T5 处理则恢复到 CK 水平后保持稳定。7月15日后,T4 处理一直保持较高的气孔导度,峰值时达到 $0.68 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,较 CK 提高 9.68%,差异达到显著水平,而且生育后期下降速度较其他处理缓慢(图 3)。较高的气孔导度有利于 CO_2 快速同化,提高光合速率。

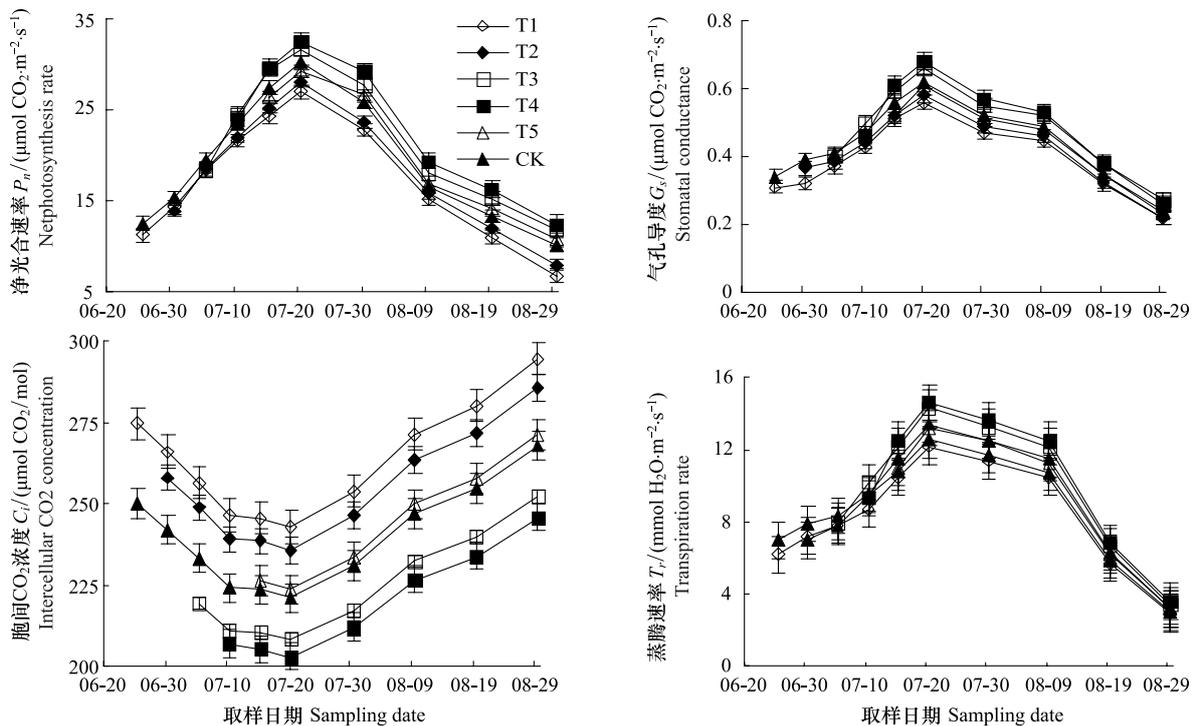


图 3 不同时期断根对花生净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率的影响

Fig.3 Effects of root cutting at different growth stages on P_n , G_s , C_i and T_r of peanut

2.3.3 胞间 CO_2 浓度

胞间 CO_2 浓度是指植物光合作用时呼吸作用放出 CO_2 的量减去光合作用吸入 CO_2 的量,反映了光合时 CO_2 剩余情况。花生开花后胞间 CO_2 浓度逐渐降低,进入结荚期(7月20日)以后逐渐升高,不同时期断根变化趋势一致。T4 和 T3 处理一直保持较低的胞间 CO_2 浓度,与二者较高的净光合速率相吻合;断根越早(T1、T2)胞间 CO_2 浓度越高,断根过晚(T5)对胞间 CO_2 浓度影响较小。近收获时(8月29日)测定,T4 和 T3 处理胞间 CO_2 浓度分别为 $245.8 \mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ 和 $252.2 \mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$,较 CK 分别降低 8.28% 和 5.90%,T4 处理与

CK 差异达到显著水平; T1 和 T2 处理分别较 CK 提高 9.89% 和 6.68%, T1 处理与 CK 差异达到显著水平 (图 3)。

2.3.4 蒸腾速率

蒸腾速率是指植物在一定时间内单位叶面积蒸腾的水量。由图 3 可见, 不同处理功能叶片蒸腾速率的变化趋势一致, 均表现为开花以后逐渐升高, 7 月 20 日达到峰值, 以后缓慢下降, 8 月 9 日后快速下降。不同时期断根处理叶片蒸腾速率的差异与净光合速率的差异相似, 适期断根 (T4) 明显较高, 断根越早蒸腾速率越低, 断根过晚基本不受影响。7 月 20 日测定, T4 处理叶片蒸腾速率为 $14.6 \text{ mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 较 CK 提高 8.96%, 差异达到显著水平; T1 处理较 CK 降低 8.96%, 差异达到显著水平。蒸腾速率高能减少高温干旱环境对叶片的伤害, 有利于叶片功能的发挥。

2.4 不同生育时期断根对花生产量及其构成因素的影响

由表 2 可见, 不同时期断根对花生荚果产量有显著影响。适期断根可显著提高花生荚果产量, T4 处理产量最高, 达到 4184 kg/hm^2 , 较 CK 的 3834 kg/hm^2 提高 9.1%, 差异达到显著水平; 随断根时间提前, 产量越低, T1 处理产量较 CK 降低 10.3%, 差异达到显著水平; 断根较晚 (T5) 对产量影响不明显, 差异不显著。在相同密度的栽培条件下, 荚果产量是由单株荚果数和果重决定的。T4 处理产量的提高是单株结果数和果重提高所致, 二者分别较 CK 提高 7.1% 和 3.3%, 前者差异达到显著水平, 而果重的提高主要取决于较高的饱果率和双仁果率; 由于较高的饱果率和双仁果率, T4 处理出仁率达到 70.4%, 高于 CK 的 68.7%, 差异达到显著水平, 而断根过早, 单株荚果数和果重均明显降低、出仁率下降。

表 2 不同时期断根对花生产量及其构成因素的影响

Table 2 Effect of different stages of root cutting on yield and component factors of peanut

处理 Treatments	荚果产量 Pod yield/ (kg/hm ²)	单株结果数 Pod number per plant	千克果数 Pod number per/kg	饱果率 Full-pod rate/ %	双仁果率 Double-seed pod rate/%	出仁率 Kernel rate/%
T1	3422Cd	10.3Bc	572Aa	48.8Aab	83.7Ab	67.9Ac
T2	3480Cd	10.8Bc	573Aa	47.9Ab	84.1Ab	67.7Ac
T3	4077ABab	13.8Aa	524Bbc	49.9Aa	86.0Aa	69.2Aab
T4	4184Aa	13.6Aa	506Bc	52.5Aa	87.0Aa	70.4Aa
T5	3791BCc	12.2Ab	544ABab	48.6Aab	84.4Ab	68.9Ab
CK	3834ABCbc	12.7Ab	523Bbc	49.7Aa	84.6Ab	68.7Ab

不同小写字母代表 $P=0.05$ 水平的多重比较, 不同大写字母代表 $P=0.01$ 水平的多重比较

3 讨论

3.1 断根与花生叶片器官建成

花生群体叶面积大小是群体光能利用、干物质积累与分配、产量形成的重要基础^[12-13]。花生群体理想的叶面积发展动态应为前期叶面积系数上升较快, 峰值适宜, 较高叶面积系数维持时间长, 后期下降缓慢, 至收获期仍保持一定的绿叶面积^[14-15]。本试验结果表明, 适期断根可促进花生叶片生长, 显著提高叶面积系数, 且较高叶面积系数 (4 以上) 维持时间达到 30d 以上, 并可延缓叶片衰老, 在生长发育后期仍能保持较高的叶面积系数, 对提高生育后期群体光合速率有积极作用, 与前人研究结果一致^[16-17]。适期断根花生叶面积系数和叶片叶绿素含量在生育中后期保持较高水平, 从而有利于功能叶片的净光合速率在此生育时期内维持较高水平, 进而延长功能叶片发挥较高光合性能的持续时间, 增加光合产物的合成与积累。

3.2 断根与花生功能叶片光合特性

光合作用是作物产量形成的基础, 环境条件与农艺措施往往通过改变叶片光合性能而影响光合产物的合成、运转、积累和分配, 最终影响作物产量^[18-19]。较高的叶面积系数和叶片叶绿素含量为功能叶片光合速率的提高提供了物质基础, 而叶片较高光合速率则是作物高产的前提^[20]。本研究结果表明, 适期断根可提高花

生功能叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率,降低胞间 CO_2 浓度。适期断根能有效延长较高叶面积系数的持续时间,延缓功能叶片衰老,提高叶片的光合性能,有利于光合产物的合成、运转与积累,从而增加了结果数量,促进了荚果发育,提高了荚果产量,与前人在单子叶作物上的研究结果一致。

3.3 断根与花生产量及其构成因素

花生的经济产量是由单位面积株数即种植密度、单株结果数和果重 3 个因素构成的。前人研究表明,在花生高产栽培中应在首先保证一定单位面积株数的基础上,着力增加单株结果数、提高果重^[21-22]。本试验是在相同种植密度条件下进行的,对产量起决定作用的是单株结果数和果重。研究结果表明,适期断根可提高花生单株结果数和果重,果重的提高是饱果率和双仁果率提高所致,从而增加了荚果产量。由于适期断根饱果率和双仁果率较高,从而使出仁率显著提高。

花生开花后 20d 为开花下针期后期,营养体生长速度明显加快,此后至结荚期是最易发生生长冗余的时期。此时断根对于减少冗余生长、促进光合作用、提高产量效果明显,可作为花生栽培中的一项技术措施。

适期断根可提高作物功能叶片叶绿素含量,延缓叶片衰老,有效延长较高叶面积系数持续时间,明显改善功能叶片光合性能,较好地协调源库关系,提高产量,这是前人关于以生产淀粉和糖类为主的小麦、玉米等禾本科植物的研究结果,而本研究以生产脂肪和蛋白质为主的豆科植物花生为研究对象,这是与前人研究不同的地方。可见对植物进行适时、适量断根对减少冗余生长、协调各器官生长关系、提高植株整体素质具有普遍意义。

参考文献 (References):

- [1] 任丽,李绍伟,金建猛,李军华,邓丽,范君龙.花生旺长原因分析及防止措施.陕西农业科学,2006,(1):127-127,137-137.
- [2] 王才斌,万书波.花生生理生态学.北京:中国农业出版社,2011:202-205.
- [3] 盛承发.生长的冗余—作物对于虫害超越补偿作用的一种解释.应用生态学报,1990,1(1):26-30.
- [4] 苗果园,高志强,张云亭,尹钧,张爱良.水肥对小麦根系整体影响及其与地上部相关的研究.作物学报,2002,28(4):445-450.
- [5] 余松烈,元新华,刘希运,董庆裕,许玉敏.冬小麦深耘断根增产作用的研究.中国农业科学,1985,(4):30-35.
- [6] 卢布,余松烈,于振文,苗果园.高产冬小麦深耘断根提高粒重的生理分析.中国农学通报,2009,25(7):127-131.
- [7] 董桂菊,刘文兆.伤根对春小麦光合特性及水分利用效率的影响研究.中国生态农业学报,2004,12(2):77-79.
- [8] 刘子会,柳斌辉,李运朝,郭秀林.起身期断根对冬小麦后期光合和生长的影响.华北农学报,2007,22(5):189-190.
- [9] 马守臣,徐炳成,李凤民,黄占斌.根修剪对黄土旱塬冬小麦 (*Triticum aestivum*) 根系分布、根系效率及产量形成的影响.生态学报,2008,28(12):6172-6179.
- [10] 柴世伟,刘文兆,李秧秧.伤根对玉米光合作用和水分利用效率的影响.应用生态学报,2002,13(12):68-74.
- [11] 柴世伟,刘文兆,李秧秧.伤根对谷子叶片光合速率及其产量的影响.西北植物学报,2004,24(12):2215-2220.
- [12] 王才斌,郑亚萍,成波,孙彦浩.高产花生冠层光截获和光合、呼吸特性研究.作物学报,2004,30(3):274-278.
- [13] Bhagsari W S, Brown R H. Photosynthesis in peanut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes. Peanut Science, 1976, 3(1): 1-5.
- [14] Duncan W G, McCloud D E, McGraw R L, Boote K J. Physiological aspects of peanut yield improvement. Crop Science, 1978, 18(6): 1015-1020.
- [15] 王才斌,郑亚萍,成波,沙继锋,姜振祥.花生超高产群体特征与光能利用研究.华北农学报,2004,19(2):40-43.
- [16] 杨富军,赵长星,闫萌萌,王月福,王铭伦.栽培方式对夏直播花生叶片光合特性及产量的影响.应用生态学报,2013,24(3):747-752.
- [17] 王才斌,孙彦浩,陶寿祥,梁裕元,郑亚萍.高产花生叶面积消长规律及其与荚果产量关系的研究.花生科技,1992,(3):8-12.
- [18] 吕鹏,张吉旺,刘伟,杨今胜,董树亭,刘鹏,李登海.施氮时期对高产夏玉米光合特性的影响.生态学报,2013,33(2):576-585.
- [19] 马东辉,赵长星,王月福,吴钢,林琪.施氮量和花后土壤含水量对小麦旗叶光合特性和产量的影响.生态学报,2008,28(10):4896-4901.
- [20] 曹翠玲,李生秀.供氮水平对小麦生殖生长期叶片光合速率、NR 活性和核酸含量及产量的影响.植物学通报,2003,20(3):319-324.
- [21] 孙虎,王月福,王铭伦,赵长星.施氮量对不同类型花生品种衰老特性和产量的影响.生态学报,2010,30(10):2671-2677.
- [22] 宋伟,赵长星,王月福,王铭伦,程曦,康玉洁.不同种植方式对花生田间小气候效应和产量的影响.生态学报,2011,31(23):7188-7195.