

高州油茶种群叶片性状变异分析*

张 鹏¹ 杨 颖¹ 奚如春^{1,2} 黄容容¹ 许 叶¹

(1. 华南农业大学 林学与风景园林学院, 广东 广州 510642; 2. 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 广东 广州 510642)

摘要 为阐述高州油茶 (*Camellia gauchowensis*) 种群间和种群内叶片性状变异特征, 在广东省内高州油茶主产区选取 3 个代表种群为研究对象, 选择 6 个叶片性状为特征变量, 运用巢式方差分析、多重比较、主成分分析、相关分析对叶片性状进行种群间、种群内差异分析。结果表明: (1) 高州油茶除叶厚、锯齿百分比外, 其余叶片表型性状均存在极显著差异, 种群间和种群内变异丰富。群内变异 (9.45%) 大于群间变异 (5.33%), 因此叶片变异的主要来源是其群内变异。其中群间平均表型分化系数 (V_{st}) 为 0.362 7, 分化水平较大。(2) 叶片性状平均变异系数 (CV) 为 16.77% (9.85%~35.02%), 其中叶柄长、叶厚、叶形指数、叶长、叶宽、锯齿百分比的变异系数依次为 35.02%、15.67%、14.65%、13.09%、12.33%, 9.85%。(3) 6 个叶片性状指标可归纳为 3 个主成分, 累积贡献率 73.33%。(4) 年均气温越高, 叶形指数越大; 随着海拔上升, 叶柄长度越短; 纬度越高, 年均降水量越大, 锯齿百分比越小。随着经度与纬度变大, 叶形指数越小。

关键词 高州油茶; 种群; 叶片性状; 变异特征

中图分类号: S722.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2096-2053 (2018) 05-0013-07

Leaf Phenotypic Variation in Populations of *Camellia gauchowensis*

ZHANG Peng¹ YANG Ying¹ XI Ruchun^{1,2}
HUANG Rongrong¹ XU Ye¹

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China;
2. Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, Guangzhou, Guangdong 510642, China)

Abstract To determine the leaf variation in *Camellia gauchowensis* populations and the relationships between leaf variation and populations in different distribution areas, 6 leaf traits from 3 representative populations were chosen. Using nested analysis of variance, coefficient of variation (CV), multiple comparison, principal component analysis and correlation analysis to analyze these data. The results was as followed. (1) In addition to leaf thickness and serration percentage, there were significant differences in the leaf traits. The variation within populations (9.45%) was greater than that among populations (5.33%), which mean that the main source of leaf variation is former one. The mean phenotypic differentiation coefficient (V_{st}) among populations was 0.362 7, which showed the phenotypic variation was large. (2) The mean leaf variation coefficient (CV) was 16.77%, and the variation range of the 6 leaf traits was 9.85%-35.02%. The variation coefficients of petiole length, leaf thickness, leaf index, leaf length, leaf width, serration percentage were 35.02%, 15.67%, 14.65%, 13.09 %, 12.33%, 9.85 % respectively. (3) Six leaf

* 基金项目: 广东省省级科技计划项目 (2016A020206005); 广东省公益研究与能力建设专项 (2015B020202002)。

第一作者: 张鹏 (1993—), 男, 硕士研究生, 研究方向为森林培育理论与应用, E-mail: 83170820@qq.com。

通信作者: 奚如春 (1963—), 男, 教授, 主要从事森林培育理论与应用研究, E-mail: xirc2006@scau.edu.cn。

traits can be grouped into three main components, the cumulative contribution rate of 73.33%. (4) The higher the average annual temperature, the greater the leaf shape index. As the elevation increased, the petiole becomes shorter. The higher the latitude, the greater the annual precipitation, and the percentage of sawtooth became smaller. As the longitude and latitude became larger, the smaller the leaf shape index.

Key words *Camellia gauchowensis*; populations; leaf phenotypic traits; variation characteristics

叶片是高等植物光合作用的主要器官，在生理功能中扮演着重要作用^[1-2]。研究表明，叶片表型性状直接影响植物体的一些生理活动及植物利用资源的能力，体现了植物为获得最大化碳所采取的生存适应策略^[3-5]。叶片表型变异亦是植物遗传变异和环境互作的共同反映，由于叶片形态与植物营养、生理以及生态因子等密切相关，因此具有较高的研究价值^[6-7]。

油茶（*Camellia oleifera*）为山茶科（Theaceae）山茶属常绿大灌木或小乔木，是我国特有的南方木本油料树种，与油棕（*Elaeis guineensis*）、椰子（*Cocos nucifera*）、油橄榄（*Olea europaea*）并称为世界四大木本油料植物^[8-10]。油茶栽培历史已逾 2 300 年^[11]。广东省优良地方油茶品种有高州油茶（*Camellia gauchowensis*）、广宁红花油茶（*Camellia semiserrata*）、大白山茶（*Camellia albogigas*）、香花糙果茶（*Camellia furfuracea*）等多个品种^[12]。其中，高州油茶具树形高大、枝叶茂密、果大、单位面积产量高、果实出籽率和含油率较高等优点，是山茶属优良物种，其栽培面积占全国油

茶栽培面积的第 3 位^[13-14]。本文对广东省高州油茶 3 个地理种群的叶片性状变异规律开展研究，以期为其种质资源分类保存、收集鉴定、良种选育、栽培管理及开发利用等研究提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

供试 3 个高州油茶种源分别选自其自然分布区的高州、阳春、揭阳市三地。区域内气候均温暖湿润，光照充足，雨量充沛。3 个种源区及地理概况见表 1。

1.2 试验材料

试验高州油茶林分均为采用当地种源种植的人工实生林，林龄约为 50 a；各试验区林分经营管理和生长状况良好。在 3 个种源区内，分别选择生长正常、树冠匀称、无病虫害的健壮样树 30 株，共选取 90 个样株。对其叶片性状进行测定。3 个种源区样树基本生长指标见表 2。

1.3 叶片性状测定

于 2017 年 8 月下旬，分别在 3 个种源区的每

表 1 高州油茶 3 个种源区的地理信息及主要气候因子
Tab.1 Geographical location and main climatic conditions of tree populations of *Camellia gauchowensis*

种群地 Site	经度 /E Longitude	纬度 /N Latitude	面积 /hm ² Area	平均海拔 /m Altitude	年均温度 /℃ Mean annual temperature	年降水量 /mm Mean annual precipitation
高州 Gaozhou	110° 85' 96"	21° 92' 41"	53.3	450	23.7	1 803
阳春 Yangchun	112° 13' 76"	22° 38' 75"	40.5	300	23.4	2 285
揭阳 Jieyang	116° 27' 63"	23° 55' 37"	150.8	150	22.4	2 543

表 2 样树基本生长指标
Tab.2 The growth information of investigated tree

种群地 Site	平均树高 /m Mean height	平均冠幅 (东西 × 南北) /m Mean Crown(east-west × north-south)
高州 Gaozhou	5.08	4.33 × 3.99
阳春 Yangchun	3.68	4.79 × 4.37
揭阳 Jieyang	3.60	4.73 × 4.67

个样树，分东南西北 4 个方向，随机采集树冠外围上中下 3 层的成熟完整叶片 30 片。叶长、叶宽、叶柄长及叶片厚度用数显游标卡尺测定，精度为 0.01 mm；锯齿百分比为叶缘锯齿长占叶长的百分数，采用目测确定。叶形指数为叶片长度与宽度的比值^[15]。

1.4 数据分析与处理

采用 Microsoft excel 2016 和 SPSS 23.0 软件进行方差分析、多重比较，计算表型分化系数等得出种群间叶片表型性状变异特征^[16]；通过平均值、标准差的计算得出变异系数（ $CV = \text{标准差} / \text{平均值}$ ），用以衡量叶片性状种群内变异水平；通过分析得出地理生态因子对叶片性状的影响；计算各种群叶片性状的平均值，用于主成分分析，得出叶片性状对种群变异贡献率。

2 结果与分析

2.1 叶片性状的形态变异分析

从表 3 方差分析结果可看出，6 个叶片性状除叶厚、锯齿百分比外，其余 4 个叶片性状在种群间、种群内均存在极显著差异（ $P < 0.01$ ），表明高州油茶叶片性状在群间和群内都存在丰富变异。

不同种源高州油茶叶片性状均值的多重比较（表 4）检验表明：除叶厚、锯齿百分比外，其余 4 个叶片性状间存在显著差异（ $P < 0.05$ ）。其中，高州种群的叶厚（0.34 mm）、锯齿百分比（86.41%）与叶形指数（2.51）为各种群最大。阳春种群的叶长与叶柄长为最大，分别是 8.55、0.70 cm。揭阳种群的叶宽为最大，是 3.56 cm。

高州油茶叶片性状种群内和种群间的方差分

表 3 高州油茶叶片性状的方差分析

Tab.3 Variance analysis of phenotypic traits in leaf with *C. gauchowensis* populations

性状 Traits	均方 Mean square			F	
	种群间 Among population	种群内 Within populations	随机误差 Random error	种群间 Between populations	种群内 Within populations
叶长 /cm LL	29.34	81.87	5.94	4.94**	13.78**
叶宽 /cm LW	3.51	5.79	0.32	10.83**	17.85**
叶厚 /mm LT	0.71	0.52	0.53	1.33	0.97
叶柄长 /cm PL	5.10	1.44	0.05	113.20**	32.01**
锯齿百分比 /% SP	47177	32352	30394	1.55	1.06
叶形指数 LI	1.26	4.46	1.36	7.52**	3.27**

注：** 表示在 0.01 水平上差异显著。LL: 叶长；LW: 叶宽；LT: 叶厚；PL: 叶柄长；SP: 锯齿百分比；LI: 叶形指数。

Note: LL: leaf length; LW: leaf width; LT: leaf thickness; PL: petiole Length; SP: serration percentage; LI: leaf index. **indicates an extremely significant difference at 0.01 level

表 4 高州油茶 3 个种群叶片性状多重比较结果

Tab. 4 Multiple comparisons of leaf traits of three populations in *C. gauchowensis*

性状 Traits	种群 Populations		
	高州 Gaozhou	阳春 Yangchun	揭阳 Jieyang
叶长 /cm LL	8.20 ± 1.34 ab	8.55 ± 0.88 a	8.00 ± 1.01 b
叶宽 /cm LW	3.44 ± 0.44 b	3.54 ± 0.36 ab	3.56 ± 0.50 a
叶厚 /mm LT	0.34 ± 0.06 a	0.30 ± 0.03 a	0.31 ± 0.06 a
叶柄长 /cm PL	0.50 ± 0.12 b	0.70 ± 0.36 a	0.54 ± 0.16 b
锯齿百分比 /% SP	86.41 ± 0.36 a	82.15 ± 15.05 a	81.19 ± 8.77 a
叶形指数 LI	2.51 ± 0.56 a	2.44 ± 0.21 ab	2.30 ± 0.30 b

注：表中数据为平均值 ± 标准差。同行不同小写字母表示在 $\alpha = 0.05$ 水平差异显著（Duncan's 法）。Note: The data in the table is the mean value ± standard deviation. Different lowercase letters in the table indicate significant differences at the $\alpha = 0.05$ level (Duncan's method)

量及各性状的表型分化系数（表 5）显示，6 个叶片性状的平均种群间方差分量百分比为 5.33%，种群内方差分量百分比为 9.45%，方差分量百分比的随机误差为 85.22%，说明高州油茶叶片性状种群内变异大于种群间变异；种群间表型分化系数（ V_{st} ）平均为 0.362 7，说明种群间的变异贡献值为 36.27%，种群内的贡献值为 63.73%，表明高州油茶种群内变异是叶片性状变异的主要来源。

2.2 种群表型性状变异特征分析

变异系数可以反映性状在种源间和种源内的离散程度，数值越小则性状越稳定。从叶片性状

的变异系数表中（表 6）看出：叶片性状在种群内不同个体的平均变异系数为 16.77%，变异幅度为 9.85%~35.02%。其中变异系数最大的是叶柄长（35.02%），其次为，叶厚（15.67%），叶形指数（14.65%），叶长（13.09 %），叶宽（12.33%），锯齿百分比变异系数最小为 9.85 %。在叶片性状中，阳春种群有两个性状的变异系数最大，平均变异系数也最大，为 18.14%，表明表型多样性最丰富的是阳春种群。

2.3 叶片性状的主成分分析

主成分分析（表 7）表明：前 3 个主成分的贡

表 5 高州油茶叶片性状方差分量及其种群间表型分化系数
Tab. 5 Variation components of leaf traits and phenotypic differentiation coefficients among populations in *C. gauchowensis*

性状 Traits	方差分量 Variance components			方差分量百分比 / % Proportion of variance components			表型分化系数 / % Phenotype differentia- tion coefficient
	种群间 Between populations	种群内 Within populations	随机误差 Random errors	种群间 Between populations	种群内 Within populations	随机误差 Random errors	
叶长 /cm LL	0.111	0.040	1.091	8.94	3.32	87.84	73.51
叶宽 /cm LW	0.004	0.048	0.241	1.37	16.38	82.25	7.69
叶厚 /mm LT	-0.001	0.004	0.024	0.00	14.30	85.70	0.00
叶柄长 /cm PL	0.010	0.008	0.049	14.93	11.94	73.13	55.56
锯齿百分比 /% SP	4.067	4.184	109.623	3.45	3.55	93.00	49.29
叶形指数 LI	0.006	0.013	0.162	3.31	7.18	89.50	31.58
平均 Mean value				5.33	9.45	85.22	36.27

表 6 高州油茶种群叶片性状的变异系数
Tab. 6 Variation coefficients of leaf traits in *C. gauchowensis* populations

性状 Traits	种群 Populations			平均值 Mean
	高州 Gaozhou	阳春 Yangchun	揭阳 Jieyang	
叶长 /cm LL	16.34	10.29	12.63	13.09
叶宽 /cm LW	12.79	10.17	14.04	12.33
叶厚 /mm LT	17.65	10.00	19.35	15.67
叶柄长 /cm PL	24.00	51.43	29.63	35.02
锯齿百分比 /% SP	0.42	18.32	10.80	9.85
叶形指数 LI	22.31	8.61	13.04	14.65
平均 Mean value	15.59	18.14	16.58	16.77

表 7 高州油茶种群主成分分析
Tab.7 Principal component analysis of populations in *C. gauchowensis*

主成分 Principal component	特征值 Initial Eigenvalues	贡献率 /% contribution rate	累积贡献率 /%Cumulative
1	1.652	27.533	27.533
2	1.515	25.256	52.789
3	1.232	20.541	73.330
4	0.893	14.885	88.215
5	0.658	10.966	99.180
6	0.049	0.820	100.000

献率依次为 27.533%、25.256%、20.541%，累计贡献率 73.330%，保留了原始性状的大部分信息。由表 8 可知，第一主成分主要由叶长和叶宽组成，其载荷分别为 0.801、0.710，主要反应了叶片的大小。第二主成分主要是叶形指数起主导作用，其载荷为 0.982，反应的是叶片的叶形。第三主成分

主要是叶柄长起主导作用，其载荷为 0.770，反应的是叶片的叶柄长短。

2.4 高州油茶叶片各性状间及其与生态因子的相关性分析

对高州油茶叶片 6 个叶片性状间及其与生态因子的相关性分析结果（表 9）表明，叶长

表 8 主成分载荷矩阵
Tab. 8 Load factors of principle components

性状 Traits	第一成分 component1	第二成分 component2	第三成分 component3
叶长 /cm LL	0.801	0.431	0.234
叶宽 /cm LW	0.710	-0.605	0.145
叶厚 /mm LT	0.206	0.049	-0.814
叶柄长 /cm PL	0.178	0.025	0.770
锯齿百分比 /% SP	0.544	-0.007	-0.139
叶形指数 LI	0.117	0.982	-0.002

表 9 高州油茶叶片性状间与地理生态因子相关分析
Tab. 9 Correlations between leaf traits and ecological factors in *C. gauchowensis*

性状 Traits	叶宽 LW	叶厚 LT	叶柄长 PL	锯齿百分比 SP	叶形指数 LI	纬度 Longitude	经度 Latitude	海拔 Altitude	年均气温 Mean annual temperature	年降水量 Mean annual precipitation
叶长 LL	0.423**	-0.026	0.239**	0.142*	0.518**	-0.071	-0.106	1.131	0.125	-0.037
叶宽 LW		-0.013	0.122	0.139	-0.479**	0.109	0.099	0.093	-0.091	0.115
叶厚 LT			-0.298**	0.072	0.052	-0.043	-0.031	0.075	0.023	-0.053
叶柄 PL				0.066	0.010	0.079	0.012	-0.339**	0.028	0.138
锯齿百分比 SP					0.027	-0.208*	-1.191	0.166	0.175	-0.216*
叶形指数 LI						-0.219*	-0.224*	0.067	0.224*	-0.207

注：* 为 $P < 0.05$ ；** 为 $P < 0.01$ 。Note：*： $P < 0.05$ ；**： $P < 0.01$ 。

与叶宽、叶柄长、叶形指数均呈极显著相关 ($P < 0.01$)。叶长与锯齿百分比呈显著相关 ($P < 0.05$)。叶宽与叶形指数, 叶厚与叶柄长呈极显著负相关。叶形指数与年均气温呈显著相关。说明年均气温越高, 叶形指数越大。叶柄长与海拔呈极显著负相关。说明随着海拔的上升, 叶柄长度变的越短。锯齿百分比与纬度、年均降水量, 叶形指数与经度、纬度呈显著负相关。说明纬度越高, 年均降水量越大, 锯齿百分比变的越小。随着经度与纬度的变大, 叶形指数越小。

3 结论与讨论

3.1 高州油茶叶片性状除叶厚、锯齿百分比外, 叶长、叶宽、叶柄长、叶形指数在种群间、种群内都具有极显著差异 ($P < 0.01$), 表明在种群间与种群内, 高州油茶的叶片表型性状都存在丰富变异。高州油茶种源的6个叶片性状中, 种群内的平均方差百分比比较种群间的平均方差分量百分比大, 说明高州油茶叶片性状在种群内的多样性高于种群间, 种群内变异是其主要变异来源。该结果与米老排 (*Mytilaria laosensis*)^[17]、花楸树 (*Sorbus pohuashanensis*)^[18]、岷江柏 (*Cupressus chengiana*)^[19]、野生玫瑰 (*Rosa rugosa*)^[20] 等物种叶片性状研究结果一致。同时说明, 高州油茶叶片性状在种群内存在丰富的遗传变异, 遗传改良潜力大, 能为优良种源和家系的选择提供基础^[21]。

3.2 高州油茶6个叶片性状在种群内不同个体的变异幅度为9.85%~35.02%, 平均变异系数为16.77%。平均变异系数在高州油茶种群内变化范围较大, 说明高州油茶种群内表型性状离散程度较高。研究表明植物种群中表型变异越大, 可能存在的遗传变异越大, 而种群内所对应的表型范围越广, 种群整体更能适应环境的变化^[22]。种群间各性状的平均变异系数也存在差异, 其中变异系数最大的是阳春市种群 (18.14%), 说明阳春市种群的表型多样性较高。而造成种源间的平均变异系数差异, 主要是由遗传和环境共同作用造成的结果^[23]。

3.3 高州油茶6个叶片性状指标可归纳为3个主成分, 累积贡献率73.33%, 其中第1主成分主要由叶长 (0.801) 和叶宽 (0.710) 组成。表明叶片的大小状况还是决定叶片性状的主要指标。

3.4 通过对高州油茶种群叶片性状的地理变异规律性研究表明, 高州油茶叶片性状与生态因子的相关性分析结果表明年均气温越高, 叶形指数越大; 随着海拔的上升, 叶柄长度变的越短; 纬度越高, 年均降水量越大, 锯齿百分比变的越小。随着经度与纬度的变大, 叶形指数越小。形态特征的变异往往是植物对不同生态环境的一种适应^[24-25], 自然种群中丰富的变异贮存对种群是有利的^[26-27]。

参考文献

- [1] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [2] 陈雪梅, 王友保. 浅谈叶片结构对环境的适应[J]. *安徽农学通报*, 2007, 13(19): 80-81.
- [3] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852.
- [4] VENDRAMINI F, DIAZ S, GURVICH D E, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. *New phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [5] WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species[J]. *Annual review of ecology and systematics*, 2002, 33(1): 125-159.
- [6] CHECHOWITZ N, CHAPPELL D M, GUTTMAN S I, et al. Morphological, electrophoretic, and ecological analysis of *Quercus macrocarpa* populations in the Black Hills of South Dakota and Wyoming[J]. *Canadian journal of botany*, 1990, 68(10): 2185-2194.
- [7] 张凤良, 张方秋, 潘文, 等. 17个红锥种源叶片性状变异分析[J]. *广东林业科技*, 2011, 27(3): 20-26.
- [8] 庄瑞林. 中国油茶[M]. 2版. 北京: 中国林业出版社, 2008.
- [9] 姚小华, 王开良, 罗细芳, 等. 我国油茶产业化现状及发展思路[J]. *林业科技开发*, 2005, 19(1): 3-6.
- [10] 张毅龙, 彭寿强, 彭雄俊, 等. 育苗基质对油茶胚芽嫁接容器苗生长的影响[J]. *林业与环境科学*, 2016, 32(2): 84-87.
- [11] 奚如春, 邓小梅. 我国油茶产业化发展中的现状、要素及其优化[J]. *经济林研究*, 2005, 23(1): 83-87.
- [12] 李家贤, 黄华林, 赵超艺, 等. 广东油茶品种资源现

- 状及育种方向[J]. 广东农业科学, 2011,38(20): 34-35.
- [13] 朱雯, 许逸林, 徐佳琦, 等. 高州油茶优树果实性状评价[J]. 福建林业科技, 2016,43(4): 43-48.
- [14] 张应中, 李永泉, 林敏, 等. 高州油茶果实性状变异分析[J]. 经济林研究, 2014(2): 1-8.
- [15] 曲波, 朱明星, 陈旭辉, 等. 22种禾本科植物叶片泡状细胞形态特征的初步研究[J]. 西北植物学报, 2010,30(8): 1595-1601.
- [16] 葛颂, 王明麻, 陈岳武. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构[J]. 林业科学, 1988,24(4): 399-409.
- [17] 覃敏, 尹光天, 杨锦昌, 等. 米老排不同种源的表型性状变异分析[J]. 浙江农林大学学报, 2017,34(1): 112-119.
- [18] 郑健, 胡增辉, 郑勇奇, 等. 花椒树种源间表型性状的地理变异分析[J]. 植物资源与环境学报, 2012,21(3): 50-56.
- [19] 冯秋红, 史作民, 徐峥静茹, 等. 岷江柏天然种群种实表型变异特征[J]. 应用生态学报, 2017,28(3): 748-756.
- [20] 童冉, 吴小龙, 姜丽娜, 等. 野生玫瑰种群表型变异[J]. 生态学报, 2017,33(11): 3706-3715.
- [21] 刘林英, 蒋明, 张宋智, 等. 青海云杉半同胞家系苗期遗传变异及选择[J]. 东北林业大学学报, 2012,40(7): 11-13.
- [22] 竺利波, 顾万春, 李斌. 紫荆群体表型性状多样性研究[J]. 中国农学通报, 2007,23(3): 138-145.
- [23] 孙佩光, 隋宏, 陈真权, 等. 广宁红花油茶树体性状遗传变异特征[J]. 经济林研究, 2012,30(4): 64-67.
- [24] 吴清, 何波祥. 黎蒴叶片形态的表型多样性分析[J]. 广东林业科技, 2014(3): 8-13.
- [25] 吴世军, 陈广超, 徐建民, 等. 赣南巨桉种源/家系变异规律及选择[J]. 林业与环境科学, 2017,33(6): 1-7.
- [26] 郑佳. 云南中緬树鼯 (*Tupaia belangeri*) 种群分化的初步研究[D]. 昆明: 云南师范大学, 2015.
- [27] 朱广龙, 邓荣华, 魏学智. 酸枣叶表皮微形态对不同生态环境的适应特征[J]. 生态学报, 2016,36(16): 5193-5203.