

红松针叶功能性状与光合特性对坡向的响应

郭会杰, 石珈源, 刘威, 魏如萧, 黄磊, 沈海龙*

(东北林业大学 林学院, 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要: 以东北林业大学帽儿山实验林场王家沟施业区3个坡向(阳坡、半阳坡、阴坡)15年生红松为材料, 探究红松(*Pinus koraiensis*)针叶功能性状和光合特性对不同坡向环境因子差异的响应。结果表明, 阴坡的土壤含水率比阳坡高5%, 而阳坡的光合有效辐射是半阳坡的3倍, 阴坡的10倍; 阴坡红松针叶的比叶面积约为阳坡的1.29倍, 阴坡生长的红松通过扩大比叶面积获取更多的光能量, 阳坡针叶的气孔密度、含水率及非结构碳水化合物质量分数显著大于半阳坡与阴坡, 1年生针叶的光合能力高于2年生针叶, 阳坡的光合特性高于半阳坡与阴坡; 阳坡的环境条件更有利于红松的生长发育, 影响红松针叶光合特性的主要环境因子为地表温度与光合有效辐射, 影响红松针叶功能性状的主要环境因子为光合有效辐射; 不同坡向红松适应环境变化会通过调整自身针叶形态、光合特性及养分分配而形成一套独特的适应策略, 对红松生长发育造成影响的环境因子并不是单一的, 而是多个环境因子相互耦合的结果。

关键词: 坡向; 红松; 环境因子; 功能性状; 光合特性

中图分类号: S754.5

文献标识码: A

DOI: 10.7525/j.issn.1006-8023.2025.06.003

The Responses of Functional Traits and Photosynthetic Characteristics of *Pinus koraiensis* Needles to Slope Aspects

GUO Huijie, SHI Jiayuan, LIU Wei, WEI Ruxiao, HUANG Lei, SHEN Hailong*

(Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management, Ministry of Education, College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: Used 15-year-old *Pinus koraiensis* on three slope aspects (sunny slope, semi-sunny slope, and shady slope) in Wangjiagou Management Area, Maoshan Experimental Forest Farm of Northeast Forestry University, as materials to investigate the responses of the functional traits and photosynthetic characteristics of *Pinus koraiensis* needles to the differences in environmental factors on different slope aspects. The results showed that the soil moisture content of the shady slope was 5% higher than that of the sunny slope, and the photosynthetically active radiation of the sunny slope was 3 times that of the semi-sunny slope and 10 times that of the shady slope. The specific leaf area of *Pinus koraiensis* needles on shady slopes was about 1.29 times that of sunny slopes. *Pinus koraiensis* growing on the shady slope obtained more light energy by expanding the specific leaf area. The stomatal density, water content and NSC content of the coniferous leaves on the sunny slope were significantly higher than those on the semi-sunny slope and the shady slope. The photosynthetic capacity of the one-year coniferous leaves was higher than that of the two-year coniferous leaves, and the photosynthetic characteristics on the sunny slope were higher than those on the semi-sunny slope and the shady slope. The environmental conditions on the sunny slope were more conducive to the growth and development of *Pinus koraiensis*. The main environmental factors affecting the photosynthetic characteristics of *Pinus koraiensis* needles were land surface temperature and photosynthetically active radiation, and the main environmental factors affecting the functional traits of *Pinus koraiensis* needles were photosynthetically active radiation. *Pinus koraiensis* of different slopes adapted to environmental changes by adjusting their own needle morphology, photosynthetic characteristics and nutrient distribution to

收稿日期: 2025-04-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(31972950); “十四五”规划国家重点研发计划项目课题(2022YFD2201002)。

第一作者简介: 郭会杰, 硕士研究生。研究方向为森林培育学。E-mail: 845188392@qq.com

*通信作者: 沈海龙, 博士, 教授。研究方向为森林培育。E-mail: shenhl-ef@nefu.edu.cn

引文格式: 郭会杰, 石珈源, 刘威, 等. 红松针叶功能性状与光合特性对坡向的响应[J]. 森林工程, 2025, 41(6): 1127-1134.

GUO H J, SHI J Y, LIU W, et al. The responses of functional traits and photosynthetic characteristics of *Pinus koraiensis* needles to slope aspects[J]. Forest Engineering, 2025, 41(6): 1127-1134.

form a unique adaptation strategy. The environmental factors that affect the growth and development of *Pinus koraiensis* trees are not single, but the result of the coupling of multiple environmental factors.

Keywords: Slope aspect; *Pinus koraiensis*; environmental factors; functional traits; photosynthetic characters

0 引言

植物生长发育与环境因子的相互作用机制一直是植物生态学研究热点。环境因子的变化增加了植物获取资源的难度,进而对其生长发育进程和环境适应能力产生深远影响^[1]。在适应环境变化过程中,植物各组织器官的可塑性调节发挥着关键作用。作为植物适应环境变化的重要表征,功能性状的变异实质上是植物在不同生理功能之间进行资源优化配置的体现^[2-5]。植物功能性状不仅由基因决定,还受到光照条件、土壤理化性质等环境要素的显著调控^[6],在遗传因素和环境变化的协同作用下,植物的功能性状在种内会形成显著性状差异^[7],种内变异对于研究植物的环境适应机制具有重要研究价值。植物的光合作用是一个复杂的生理过程,其光能转换效率与自身遗传和环境因子密切相关,是表征植物能量获取能力的重要指标^[8]。

坡向作为影响植物生长发育的关键地形因子,通过调控太阳辐射入射角度与地表接触面积,显著改变区域光热分布格局,从而形成特征性的微气候环境^[9]。研究表明,这种微气候差异直接导致同纬度同海拔植物种群呈现显著的坡向适应性差异^[10]。杨子等^[11]发现坡向的光照强度会影响侧柏(*Platycladus orientalis*)的气孔导度、净光合速率等光合指数。赵夏纬等^[12]通过对高寒草地不同坡向的披针叶野决明(*Thermopsis lanceolata*)的研究中发现阴坡的比叶面积与叶厚与阳坡相比分别增加 23.6% 与 18.4%。朱智睿等^[13]在对狼毒(*Stellera chamaejasme*)的研究中发现不同坡向的土壤中的有机碳、总氮、含水量等环境因子差异显著,并且对植物叶片的功能性状也有很大的影响。坡向使得温度、光照、土壤理化性质都有不同程度的变化,这种变化间接地影响了植物的生长发育策略。

红松(*Pinus koraiensis*)是东北林区地带性顶级群落阔叶红松林的主要优势树种,具有较高的生态价值、经济价值、社会价值,随着人们对红松优质产品的需求日益增大,建立完善高效的繁育和经营管理体系能够使红松发挥出更大的经济效益满足市场需求^[14]。目前,许多学者在关于红松对地形的响应、红松对土壤理化性质的影响与群落微生物的影响等方面展开了研究。红松与坡向的研究集中在分布、生长等宏观的方面^[15-16]。例如,杨燕超等^[17]研究发现不同坡向下生长的红松树高胸径具有较大的差异,阳坡显著大于阴坡。

关于红松对坡向的生理响应的研究还较少。对于植物来说光合特性与功能性状的同步研究更能有助于理解植物生长发育与环境因子之间的互作关系。因此,本研究选取东北林业大学帽儿山实验林场王家沟施业区不同坡向下生长的红松,测量其针叶的功能性状及光合特性,同时将环境因子与红松针叶功能性状及光合特性之间的关系进行分析,进一步探讨影响红松生长发育的环境条件,从而为红松资源可持续利用提供科学支持。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

本试验的研究地点位于黑龙江省尚志市帽儿山镇的东北林业大学帽儿山实验林场老山人工林试验站的王家沟施业区(127°33.874 0'E, 45°16.633 9'N)。该研究区的气候条件为典型的大陆性季风气候,具有明显的大陆性季风气候的特点,一年四季季节变化明显,夏季多雨潮湿,年平均气温约 3.0 °C,降水集中于 7~8 月,全年无霜期约 130~150 d,相对湿度均值为 70%,年降水量为 725.8 mm。土壤类型主要为暗棕壤,建群树种为红松(*Pinus koraiensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)和水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等。

1.2 试验材料

2024 年 7 月,于王家沟选择一个海拔为 367 m 的山坡,将其划分为阳坡(S 160°)、半阳坡(WS 86°)、阴坡(N 34°),分别从不同坡向中随机选择健康且生长一致的 6 株 15 年生红松。3 个坡向共 18 株样树,分别测量每株样树的环境因子,并取每个样树的 1 年生与 2 年生针叶测量其功能性状与光合生理。

1.3 试验方法

1.3.1 环境因子测定

在每棵红松样树基部,使用土壤多参数检测仪(SN-3001-TRREC-*)于天气晴朗的一天时间段为 12:00—14:00,测定地表温度(0 cm)及地下土壤(地下 10 cm)温度。取 20 cm 以下的根际土壤,立即密封保存一部分用于土壤含水量的测定,剩余土壤经自然风干后,研磨过筛(100 目),用于土壤理化性质的测定。含水率利用烘干称重法,精确称量鲜土质量后,置于 105 °C 烘箱连续烘干 48 h 至恒质量,测量其干质量后计算土壤含水率。土壤 pH 采用玻璃电极法测定。土壤 C、N 质量分数使用元素分析仪(德国 Elementer VARIO Macro)测定。土壤 P 质量分数采用酸溶法经消

煮后得到待测液,经 AA3 连续流动液体分析仪(德国 SEALAutoAnalyzer3)测定。选择晴朗无云天气,在每株样树冠层上部的东、南、西 3 个方位,使用经校准的照度计测定光合有效辐射,每个方位测量 3 次,取 3 个方位测量均值作为该样树的光环境参数。

1.3.2 红松针叶功能性状测定

红松针叶叶长的测量利用校准型数显游标卡尺(精度 0.01 mm)测量针叶基部至顶端直线距离。随机选取健康的 3 根红松针叶,擦拭干净表面的灰尘,涂抹 502 胶水,均匀涂布于预定观测面后,平贴于载玻片表面,轻轻按压保持 30 s,待固化后剥离获得负模样本。使用蔡司倒置荧光显微镜(Axio Observer),对气孔印模样本进行成像。每份样本选取具代表性的 3 个非重叠视野,统计气孔数量,每个观测面分别统计 3 个视野的气孔数,取均值计算单位面积气孔密度。采用 Epson V700 专业植物分析系统,配套 LA-Scan 软件计算针叶二维投影面积,然后置于 60 °C 烘箱中 72 h 烘干至恒质量,利用叶面积与叶干质量的比值计算针叶比叶面积(SLA)。叶绿素质量分数采用分光光度法,取 100 mg 鲜叶组织,经 80% 丙酮避光萃取后,使用 UV-1800 分光光度计测定 663、646 nm 波长吸光度,计算叶绿素 a、b 质量分数。非结构碳水化合物(NSC)采用蒽酮比色法检测,将 50 mg 干粉样本经热水提取、离心纯化后,与蒽酮试剂在沸水浴中显色,于 620 nm 处测定吸光度,通过标准曲线计算可溶性糖质量分数。

1.3.3 红松针叶光合特性测定

采用 LI-COR 6800 型全自动便携式光合作用测量系统(美国 LI-COR Biosciences),配备 6800-01A 型荧光叶室(有效测量面积 $6.00 \text{ cm}^2 \pm 0.05 \text{ cm}^2$),配置高精度 CO_2 钢瓶供气装置,设定参比室 CO_2 浓度 $400 \mu\text{mol}/\text{mol} \pm 5 \mu\text{mol}/\text{mol}$,流速为 $500 \mu\text{mol}/\text{s}$,叶室温度设置为 25 °C,相对湿度为 60%。每个坡向随机选取 2 组健康针叶离体测定,两束针叶轻柔分开平铺于 6 cm 叶室,交叉铺放避免间隙,按 0、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 设置光合有效辐射,获取光强-光合速率数据后,应用改进型直角双曲模型(YE 2010)进行非线性回归分析,计算光饱和点。然后测定针叶在饱和光强下的气体交换参数,主要包括最大净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i),待光合速率相对稳定后,进行 log 记录并计算。

1.4 数据处理

试验数据在 Excel 2016 中进行整理后,在 SPSS 26.0 软件进行分析,绘图使用 Origin 2021。在 SPSS 26.0 中采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验

分析不同坡向之间环境因子是否存在差异。采用均值比较对不同坡向红松针叶性状的单因素方差分析(one-way ANOVA),分析坡向分别对不同叶龄的针叶性状的影响。Pearson 相关分析针叶不同性状之间的相关性。最后,使用冗余分析(redundancy analysis, RDA)反映红松针叶的功能性状与光合特性和环境因子之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 不同坡向的环境因子

不同坡向的土壤含水率、土壤 pH 及光合有效辐射差异显著($P < 0.05$),阴坡的土壤含水率高于阳坡 5%,土壤 pH 总体为弱酸偏中性,阴坡的 pH 显著小于阳坡与半阳坡,阳坡的光合有效辐射约为阴坡的 10 倍,半阳坡的 3 倍。土壤温度、地表温度、土壤 C、土壤 N 及 P 质量分数在不同坡向间均由大到小表现为阳坡、半阳坡、阴坡,且不同坡向间差异不显著($P > 0.05$),见表 1。

表 1 不同坡向的环境因子差异
Tab. 1 The differences of environmental factors in different slope aspects

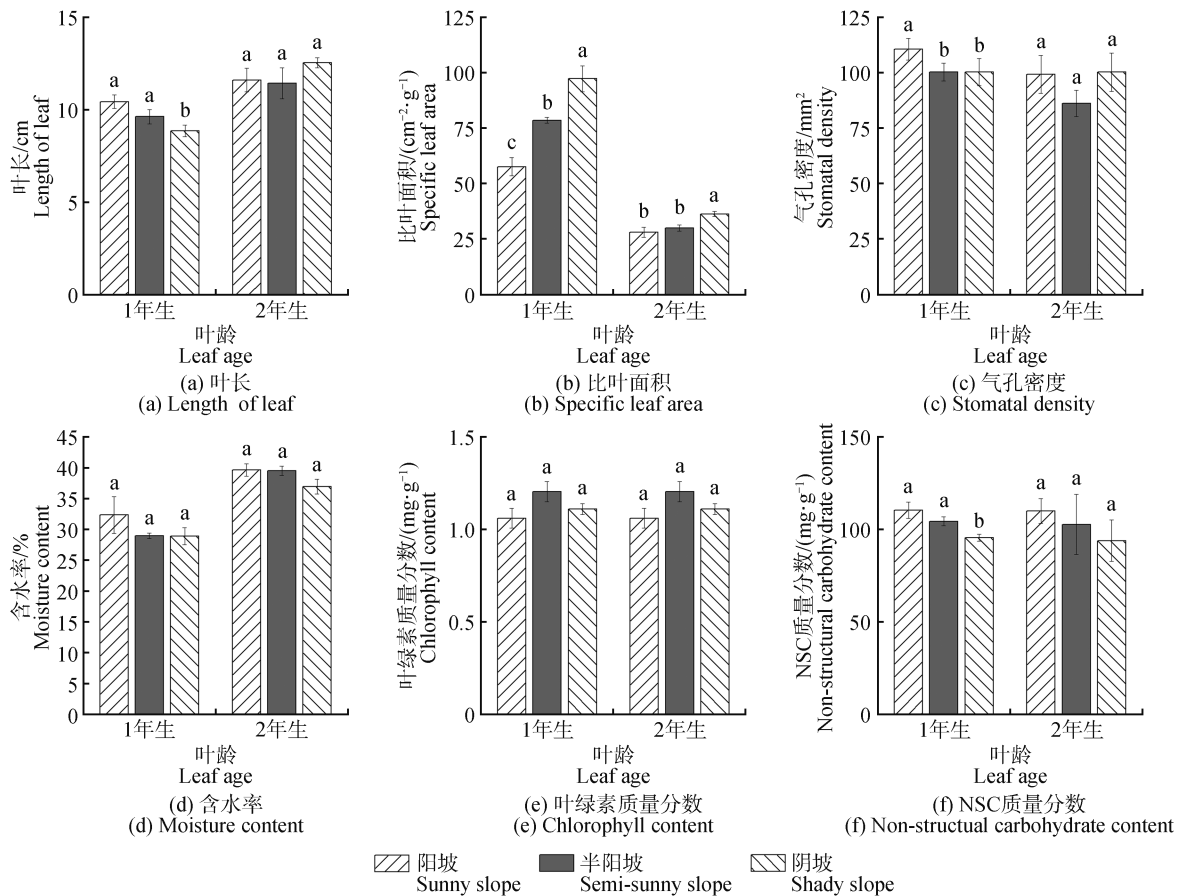
环境因子 Environmental factors	阳坡 Sunny slope	半阳坡 Semi-sunny slope	阴坡 Shady slope
土壤温度 Soil temperature	17.85 ± 0.11a	17.83 ± 0.22a	17.78 ± 0.13a
地表温度 Surface temperature	18.57 ± 0.11a	18.40 ± 0.22a	18.17 ± 0.11a
土壤含水率 Soil water content	20.07 ± 0.15b	24.26 ± 0.79a	25.04 ± 0.93a
土壤 pH Soil pH	6.85 ± 0.17a	7.06 ± 0.09a	6.11 ± 0.23b
土壤 C Soil C content	60.00 ± 5.38a	58.61 ± 5.98a	52.59 ± 7.72a
土壤 N Soil N content	5.26 ± 0.38a	5.09 ± 0.39a	4.76 ± 0.61a
土壤 P Soil P content	0.48 ± 0.03a	0.48 ± 0.11a	0.57 ± 0.08a
光合有效辐射 Photosynthetically active radiation	292.43 ± 15.36a	104.17 ± 8.15b	30.33 ± 7.73c

注:图中数据为平均值±标准误,不同字母表示不同坡向间差异显著。下同。

Note: The data in the figure are presented as the mean ± standard error. Different letters indicate significant differences among different slope aspects. The same as below.

2.2 坡向对红松针叶功能性状的影响

由图 1 叶龄可以看出,红松 1 年生针叶的比叶面积、气孔密度均大于当年生针叶。红松当年生针叶的叶长、含水率、叶绿素质量分数及 NSC 质量分数均小于 2 年生针叶。



小写字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$). The same as below.

图1 不同坡向红松针叶性状比较

Fig. 1 Comparison of needle traits of *Pinus koraiensis* on different slope aspects

阳坡1年生针叶的叶长、气孔密度及NSC质量分数与阴坡差异显著 ($P < 0.05$), 约为阴坡的1.21倍, 气孔密度约为阴坡的1.1倍, NSC质量分数约为阴坡的1.15倍。阳坡的比叶面积约为阴坡的1.7倍, 半阳坡的1.2倍。1年生针叶的含水率由大到小表现为阳坡、半阳坡、阴坡, 叶绿素质量分数为半阳坡最大, 阳坡最小。阴坡红松2年生针叶的比叶面积显著大于阳坡与半阳坡 ($P < 0.05$), 约为阴坡的1.29倍。红松2年生针叶的叶长气孔密度、含水率、叶绿素质量分数及NSC质量分数在不同坡向变化差异均不显著 ($P > 0.05$)。

2.3 坡向对红松针叶光合特性的影响

由图2可知, 阳坡下1年生针叶的净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (E)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 及气孔导度 (G_s) 与半阳坡差异显著 ($P < 0.05$), 阳坡的 P_n 约为半阳坡的1.33倍, E 约为1.73倍, C_i 约为1.57倍, G_s 约为3.68倍。2年生针叶光合指标的变化趋势在不同坡向由大到小表现一致, 均为阳坡、阴坡、半阳坡。2年生针叶的 P_n 、 E 、 C_i 及 G_s 均与阴坡与半阳坡差异显著 ($P < 0.05$)。阳坡的 P_n 约为半阳坡的1.24倍, E 约为半阳坡的

5.56倍, 阴坡的2.07倍; 阳坡的 C_i 约为半阳坡的1.99倍, 阴坡的1.28倍; 阳坡的 G_s 约为半阳坡的4.1倍, 阴坡的1.68倍。从叶龄来看红松1年生针叶的光合能力强于2年生针叶。

2.4 红松针叶各指标相关性分析

由图3可知, 红松针叶的叶长与含水率及 C_i 均呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 与 G_s 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。 P_n 与 E 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与 G_s 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。 E 与 C_i 、 G_s 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), C_i 与 G_s 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。叶绿素质量分数与NSC质量分数呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。

2.5 环境因子与红松针叶功能性状及光合生理的关系

由图4可知, 环境因子对红松光合特性总变异解释率为78.9%, 影响红松针叶光合特性的主要环境因子为光合有效辐射 ($P = 0.001$, $F = 6.214$) 与地表温度 ($P = 0.003$, $F = 5.987$), 贡献率分别为28.87%、27.83%, 光合有效辐射与净光合速率、蒸腾速率、气孔导度及胞

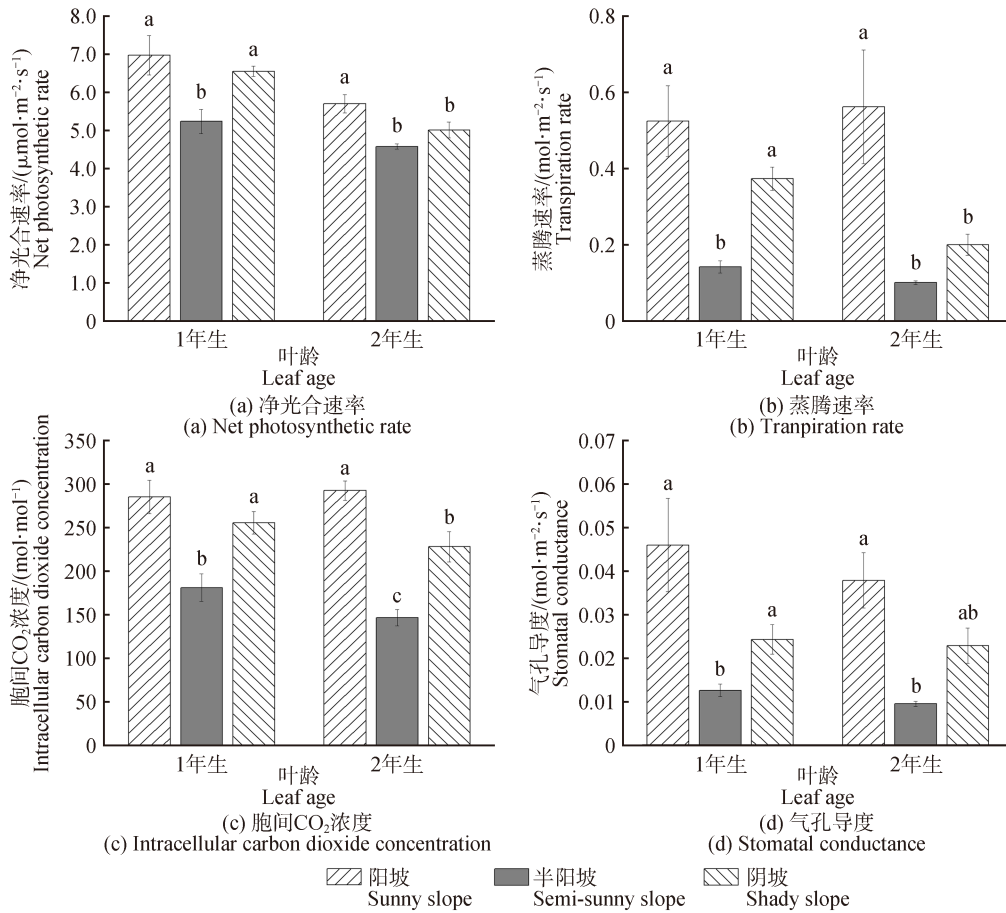
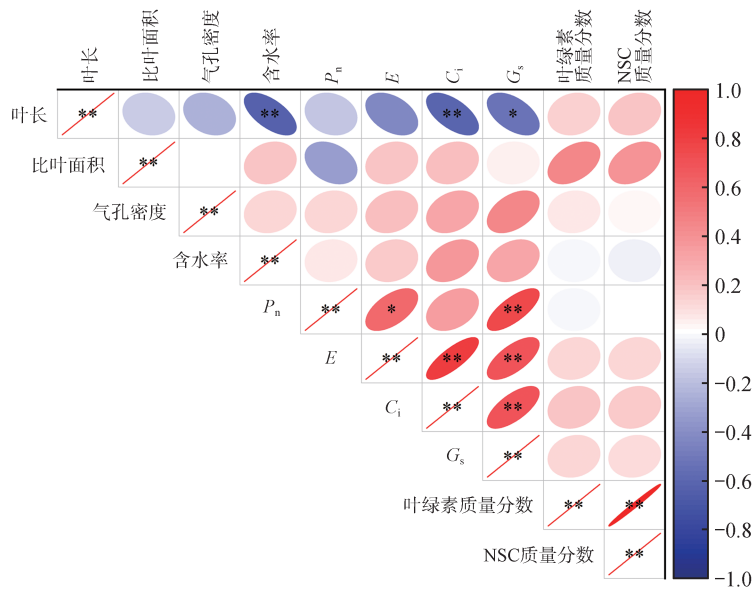


图 2 不同坡向红松针叶光合指标

Fig. 2 Photosynthetic indicators of *Pinus koraiensis* needles on different slope aspects



红色为正相关; 蓝色为负相关; 颜色深浅代表显著性强弱, 颜色越深代表相关性越强, 颜色越浅代表相关性越弱; “*” 差异显著 ($P < 0.05$); “**” 差异极显著 ($P < 0.01$)。

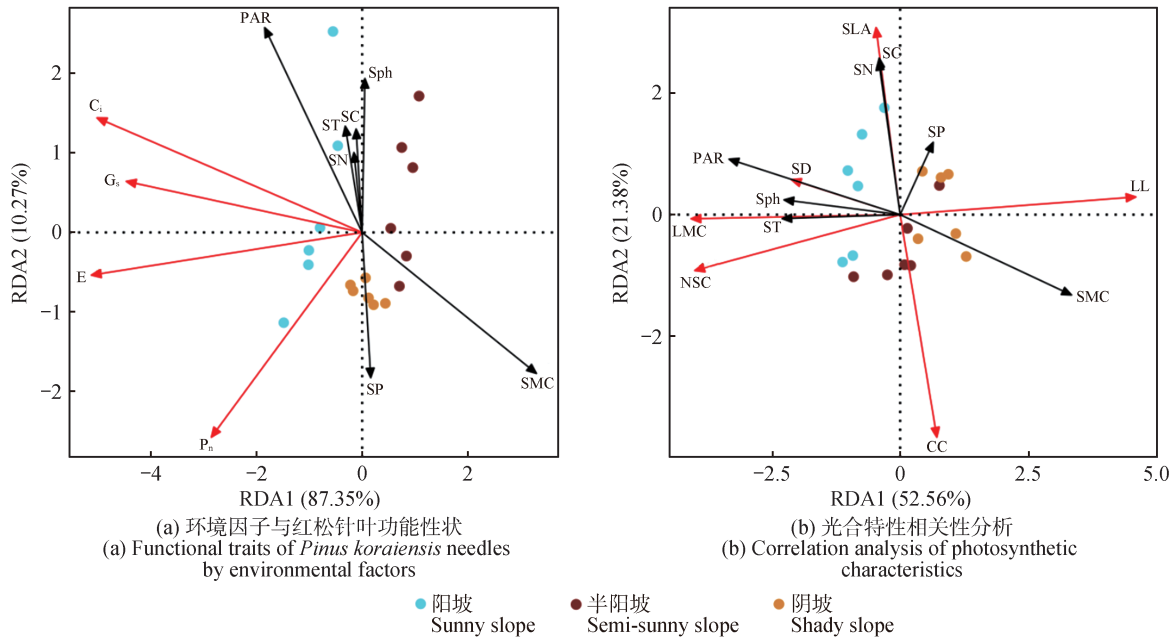
Red is positive correlation; blue is negatively correlated; the darker the color, the stronger the correlation, and the lighter the color, the weaker the correlation. “*” means significant difference ($P < 0.05$); “**” means extremely significant difference ($P < 0.01$).

图 3 红松针叶各指标相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis of various indicators of *Pinus koraiensis* needles

间CO₂浓度正相关($P < 0.05$),地表温度与光合有效辐射与净光合速率、蒸腾速率、气孔导度及胞间CO₂浓度负相关($P < 0.05$)。环境因子对红松针叶性状总变异的解释率为76.2%,影响红松针叶性状的主要环境因

子为光合有效辐射($P = 0.002, F = 5.872$),贡献率为27.11%,光合有效辐射与气孔密度、含水率及NSC质量分数呈正相关($P < 0.05$),光合有效辐射与叶长呈负相关($P < 0.05$)。



ST, 土壤温度; SMC, 地表温度; SpH, 土壤pH; SC, 土壤C质量分数; SN, 土壤N质量分数; SP, 土壤P质量分数; PAR, 光合有效辐射; LL, 叶长; SLA, 比叶面积; SD, 含水率; LMC, 气孔密度; CC, 叶绿素质量分数; NSC, 非结构性碳水化合物质量分数; P_n , 净光合速率; E , 蒸腾速率; C_i , 胞间CO₂浓度; G_s , 气孔导度。

ST, soil temperature; SMC, surface temperature; SpH, soil pH; SC, soil C content; SN, soil N content; SP, soil P content; PAR, photosynthetically active radiation; LL, leaf length; SLA, specific leaf area; SD, water content; LMC, stomatal density; CC, chlorophyll content; NSC, content of non-structural carbohydrates; P_n , net photosynthetic rate; E , transpiration rate; C_i , intercellular carbon dioxide concentration; G_s , stomatal conductance.

图4 环境因子对红松针叶功能性状和光合特性的冗余分析

Fig. 4 Redundant analysis of functional traits and photosynthetic characteristics of *Pinus koraiensis* needles by environmental factors

3 讨论

植物叶片功能性状与植物对资源获取与利用是密切相关的,同时也反映出植物对外部环境发生变化时的适应策略^[18-19],植物通过其功能性状的改变对气候的改变做出响应,植物叶片对环境的响应尤为敏感^[3,20-21]。本研究发发现阳坡的红松针叶平均长度低于阴坡生长的红松针叶,阳坡红松针叶的比叶面积小于阴坡,这与前人的研究结果一致^[22]。这主要由于阳坡的环境温度高,土壤含水率低,减小比叶面积有利于增加散热,从而减少蒸腾失水^[13]。叶片的气孔作为植物与外界交换气体的主要通道,影响植物的蒸腾作用及光合作用^[23]。本研究发发现阳坡红松针叶的气孔密度显著大于阴坡,其他植物也有类似的报道^[24]。植物为了避免阳坡温度过高而造成的叶片灼伤,从而扩大自身气孔密度。红松针叶的含水率在阳坡低于其他坡

向,阳坡下红松针叶的干物质积累较快,导致针叶含水率减小。叶绿素作为光合作用的核心色素,执行光子捕获—传递—转化三位一体功能^[25]。半阳坡叶绿素质量分数显著大于其他坡向,由于叶绿素代谢周转处于持续的动态平衡中,在阳坡下叶绿素维持该平衡质量分数低于半阳坡的平衡质量分数^[26],使得半阳坡的叶绿素质量分数高于阳坡。非结构性碳水化合物(NSC)质量分数的大小可以衡量植物抵抗不利环境的能力,高质量分数的NSC可以帮助植物更好地适应环境变化造成的恶劣影响^[27]。阳坡的NSC质量分数高于其他坡向,由于阳坡光照强度强,红松针叶的光合效率高,积累了较多的NSC,因此阳坡的NSC质量分数高于其他坡向。

本研究阳坡红松的净光合速率显著高于半阳坡与阴坡,主要归因于阳坡更强的光合有效辐射与更高的林内温度,导致针叶含水率降低,植物为维持生长发育

积累了大量有机物,而净光合速率与有机物积累呈正相关。蒸腾速率反映植物体内蒸腾拉力的大小和植物体内物质径向运输动力的强弱^[28]。研究发现阳坡的蒸腾速率高于其他坡向,其变化趋势与净光合速率一致。阳坡充足的光照增强了气孔导度,促使针叶吸收更多的二氧化碳,为光合作用提供充足原料,因此其气孔导度与胞间CO₂浓度也显著高于半阳坡和阴坡。阴坡红松针叶的光合能力弱,可能是阴坡光合有效辐射低,而土壤含水率大且林内湿度高共同导致红松针叶气孔密度减小,进而影响针叶的光合效率。研究发现1年生针叶代谢能力强于2年生针叶,表明其具有更大的光合潜力。1年生针叶与2年生针叶的光合特性对坡向变化的响应趋势一致,说明叶龄差异并未改变其对坡向环境响应的基本模式。

4 结论

本研究对不同坡向红松针叶的功能性状及光合特性进行测定,并结合采样点的环境因子进行分析。研究发现阴坡具有较高的土壤含水率、较低的土壤温度与光合有效辐射。红松1年生针叶对坡向的响应较2年生来说更为敏感,影响红松光合特性的环境因子为光合有效辐射与地表温度,影响红松针叶功能性状的环境因子为光合有效辐射。阴坡红松针叶通过增大比叶面积提高光能获取效率来维持自身的生长发育。阳坡的气孔密度、含水率、NSC质量分数及光合特性均高于半阳坡与阴坡,表明红松针叶会通过调整自身的表型及能量的分配以实现对其坡向的响应。

参 考 文 献

- [1] 高乐旋,陈家宽,杨继. 表型可塑性变异的生态-发育机制及其进化意义[J]. 植物分类学报, 2008, 46(4): 441-451.
GAO L X, CHEN J K, YANG J. Phenotypic plasticity: Eco-Devo and evolution [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2008, 46(4): 441-451.
- [2] GARNIER E, LAURENT G, BELLMANN A, et al. Consistency of species ranking based on functional leaf traits [J]. The New Phytologist, 2001, 152(1): 69-83.
- [3] JOHANNES H C C, KOBAYASHI M. Winter climate change, plant traits and nutrient and carbon cycling in cold biomes [J]. Ecological Research, 2014, 29(4): 517-527.
- [4] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.
- [5] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DIAZ S, GARNIER S, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 2016, 6(3): 167-234.
- [6] BRELSFORD C C, NYBAKKEN L, KOTILAINEN T K, et al. The influence of spectral composition on spring and autumn phenology in trees [J]. Tree Physiology, 2019, 39(6): 925-950.
- [7] BU W S, SCHMID B, LIU X J, et al. Interspecific and intraspecific variation in specific root length drives aboveground biodiversity effects in young experimental forest stands [J]. Journal of Plant Ecology, 2017, 10(1): 158-169.
- [8] 宋昕旖, 聂瑾璐, 杨梦涵, 等. 祁连山不同海拔珠芽蓼光合特性和繁殖策略 [J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(6): 1527-1533.
SONG X Y, NIE J L, YANG M H, et al. Photosynthetic characteristics and reproductive strategies of *Polygonum viviparum* at different altitudes in the Qilian Mountains [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2022, 28(6): 1527-1533.
- [9] CANTÓN Y, DEL BARRIO G, SOLÉ-BENET A, et al. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain [J]. Catena, 2004, 55(3): 341-365.
- [10] 王冠正, 常顺利, 王建萍, 等. 不同坡向雪岭云杉天然更新影响因素分析 [J]. 干旱区研究, 2023, 40(10): 1661-1669.
WANG G Z, CHANG S L, WANG J P, et al. Factors affecting *Picea schrenkiana* regeneration on different slope directions [J]. Arid Zone Research, 2023, 40(10): 1661-1669.
- [11] 杨子, 范世献, 周芮宸, 等. 太行山南麓优势树种不同坡向下的叶功能及土壤养分差异 [J]. 河南农业大学学报, 2020, 54(3): 408-414.
YANG Z, FAN S X, ZHOU R C, et al. Leaf function and soil nutrient differences of dominant tree species on different slope aspects at the south foothills of Taihang Mountains [J]. Journal of Henan Agricultural University, 2020, 54(3): 408-414.
- [12] 赵夏纬, 王一峰, 马文梅. 高寒草地不同坡向披针叶黄华蒸腾速率与叶性状的关系 [J]. 生态学报, 2019, 39(7): 2494-2500.
ZHAO X W, WANG Y F, MA W M. The relationship of transpiration rate with leaf characters of *Thermopsis lanceolata* in different slopes of an alpine meadow [J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(7): 2494-2500.
- [13] 朱治睿, 马苏坤, 张淼焜, 等. 狼毒 (*Stellera chamaejasme*) 光合特性和功能性状对坡向的响应 [J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30(5): 943-949.
ZHU Z R, MA S K, ZHANG M X, et al. Responses of *Stellera chamaejasme* photosynthetic and plant functional

- traits to slope-related aspects [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2024, 30(5): 943-949.
- [14] 赫俊阳. 红松繁育与经营管理技术研究进展[J]. *农业与技术*, 2024, 44(19): 63-65.
HE J Y. Progress of research on breeding and management technology of Korean pine [J]. *Agriculture and Technology*, 2024, 44(19): 63-65.
- [15] 钟海涛, 丛日荻, 刘冬亮, 等. 粗皮红松和细皮红松在不同地形上的分布规律[J]. *温带林业研究*, 2024, 7(4): 29-35.
ZHONG H T, CONG R D, LIU D L, et al. Distribution of Korean pine with coarse bark and fine bark on different topography [J]. *Journal of Temperate Forestry Research*, 2024, 7(4): 29-35.
- [16] 宋玉波. 丹东地区立地条件与红松生长的关系[J]. *防护林科技*, 2014, 32(12): 26-27, 33.
SONG Y B. Relationship between growth of *Pinus koraiensis* and site conditions in Dandong area [J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2014, 32(12): 26-27, 33.
- [17] 杨燕超, 祝旭加, 张良, 等. 不同立地条件对牡丹江地区红松生长的影响[J]. *中国林副特产*, 2021, 36(6): 24-25, 28.
YANG Y C, ZHU X J, ZHANG L, et al. Effects of different site conditions on the growth of *Pinus koraiensis* in Mudanjiang region [J]. *Forest By-Product and Speciality in China*, 2021, 36(6): 24-25, 28.
- [18] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能[J]. *植物生态学报*, 2007, 53(1): 150-165.
MENG T T, NI J, WANG G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, 53(1): 150-165.
- [19] 吴陶红, 龙翠玲, 熊玲, 等. 喀斯特森林不同生长型植物叶片功能性状变异及其适应特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2023, 29(5): 1043-1049.
WU T H, LONG C L, XIONG L, et al. Variation and adaptation of functional leaf traits of different plant types in Karst forests [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2023, 29(5): 1043-1049.
- [20] 师生波, 李惠梅, 王学英, 等. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较[J]. *植物生态学报*, 2006, 52(1): 40-46.
SHI S B, LI H M, WANG X Y, et al. Comparative studies of photosynthetic characteristics in typical alpine plants of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2006, 52(1): 40-46.
- [21] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原不同退耕年限坡地植物比叶面积与养分含量的关系[J]. *生态学报*, 2008, 28(6): 2526-2535.
WEI L Y, SHANGGUAN Z P. Relation between specific leaf areas and leaf nutrient contents of plants growing on slopelands with different farming-abandoned periods in the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(6): 2526-2535.
- [22] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 206-216.
WANG C S, WANG S P. A review of research on responses of leaf traits to climate change [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(2): 206-216.
- [23] TAYLOR S H, FRANKS P J, HULME S P, et al. Photosynthetic pathway and ecological adaptation explain stomatal trait diversity amongst grasses [J]. *The New Phytologist*, 2012, 193(2): 387-396.
- [24] 段贝贝, 赵成章, 徐婷, 等. 兰州北山不同坡向刺槐叶脉密度与气孔性状的关联性分析[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(12): 1289-1297.
DUAN B B, ZHAO C Z, XU T, et al. Correlation analysis between vein density and stomatal traits of *Robinia pseudoacacia* in different aspects of Beishan Mountain in Lanzhou [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(12): 1289-1297.
- [25] 曾晓琳, 王大伟, 刘金平, 等. 坡向对3种冷季型草坪草表现性状及叶绿素含量的影响[J]. *草业科学*, 2015, 32(11): 1823-1831.
ZENG X L, WANG D W, LIU J P, et al. Effects of slope aspect on apparent traits and chlorophyll content of three cool season turf species [J]. *Pratacultural Science*, 2015, 32(11): 1823-1831.
- [26] 苑淑媛, 张鹏, 沈海龙. 天然更新红松苗针叶光合和解剖特性对不同郁闭环境的响应[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(9): 2314-2320.
YUAN S Y, ZHANG P, SHEN H L. Response of needle photosynthetic and anatomical characteristics of naturally regenerated *Pinus koraiensis* seedlings to different canopy densities [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(9): 2314-2320.
- [27] 杜尧, 韩轶, 王传宽. 干旱对兴安落叶松枝叶非结构性碳水化合物化合物的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(21): 6090-6100.
DU Y, HAN Y, WANG C K. The influence of drought on non-structural carbohydrates in the needles and twigs of *Larix gmelinii* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(21): 6090-6100.
- [28] LATT C, NAIR P, KANG B. Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate [J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 146(1/3): 145-158.