

DOI: 10.5846/stxb202112183591

龚玉凤, 吴兆飞, 付永硕, 王姝心, 陈艳生, 王树标, 张珊珊, 张伟. 气候变化对北京常见树种春季萌芽的影响——基于控制实验研究. 生态学报, 2023, 43(5): 1948-1958.

Gong Y F, Wu Z F, Fu Y S, Wang S X, Chen Y S, Wang S B, Zhang S S, Zhang W. Effects of climate change on spring budburst of typical tree species in Beijing based on manipulative experiments. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(5): 1948-1958.

# 气候变化对北京常见树种春季萌芽的影响

## ——基于控制实验研究

龚玉凤<sup>1</sup>, 吴兆飞<sup>1</sup>, 付永硕<sup>1,\*</sup>, 王姝心<sup>1</sup>, 陈艳生<sup>2</sup>, 王树标<sup>3</sup>, 张珊珊<sup>3</sup>, 张伟<sup>3</sup>

1 北京师范大学水科学研究院, 北京 100875

2 北京林业大学, 北京 100083

3 北京动物园, 北京 100044

**摘要:**气候变化对植物物候产生了重要影响, 春季萌芽时间的变化不仅会通过改变植物的光合作用影响碳汇能力, 还会通过改变群落内的种间关系影响生态系统结构和功能。因此, 掌握群落内不同树种春季萌芽对气候变化的响应对于深刻理解物候时间位分化、认识陆地生态系统碳水循环和能量平衡具有重要意义。为提高春季物候模型的预测精度, 阐明气候变化对不同树种春季萌芽的影响, 以鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、黑桦(*Betula dahurica*)、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)和元宝枫(*Acer truncatum*) 5 个温带森林的典型树种为研究对象, 通过剪枝实验分析了冬季冷激、春季温度和光周期对枝条春季萌芽时间的影响。结果表明, 温度升高和冷激增加显著提前了所有树种的春季萌芽时间, 从 5°C 到 20°C, 春季萌芽时间平均提前了 54.5 d; 在较高的冷激条件下, 春季萌芽时间平均缩短了 17.8 d; 光周期对各树种春季萌芽时间均没有显著影响, 8 h 和 16 h 光周期条件下各树种平均萌芽时间分别为 30.3 和 30.5 d。此外, 随着温度升高, 5 个树种萌芽时间间隔显著缩短, 这主要是由于温度升高萌芽热量需求降低导致的, 冷激对树种间萌芽时间间隔无显著影响。在气候变暖背景下, 森林群落中不同树种萌芽时间间隔将显著缩短, 进而影响物候时间生态位分化, 导致种间竞争加剧。研究阐明了气候变化对温带阔叶树种春季萌芽及其时间间隔的影响, 为气候变化条件下森林生态系统群落动态及森林可持续经营与管理策略的制定提供了理论支撑。

**关键词:**气候变化; 春季萌芽; 温度敏感性; 冷激; 光周期; 时间生态位

## Effects of climate change on spring budburst of typical tree species in Beijing based on manipulative experiments

GONG Yufeng<sup>1</sup>, WU Zhaofei<sup>1</sup>, FU Yongshuo<sup>1,\*</sup>, WANG Shuxin<sup>1</sup>, CHEN Yansheng<sup>2</sup>, WANG Shubiao<sup>3</sup>, ZHANG Shanshan<sup>3</sup>, ZHANG Wei<sup>3</sup>

1 Institute of Water Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2 Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 Beijing Zoo, Beijing 100044, China

**Abstract:** Climate change has caused substantial effects on plant phenology over the past decades. Shifts in spring budburst not only affect carbon sink capacity by changing plants' photosynthesis but also influence the structure and function of the ecosystem by altering the relationship between species within the forest community. Understanding how spring budburst of different species respond to climate change is thus essential to improve our knowledge of phenological temporal niche

**基金项目:**国家杰出青年基金项目(42025101); 高等学校学科创新引智计划项目(B18006)

**收稿日期:**2021-12-18; **网络出版日期:**2022-10-20

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yfu@bnu.edu.cn

differentiation, carbon and water cycles, as well as the energy balance of terrestrial ecosystems. In order to improve the ability of the spring phenology model and the influence underlying the responses of spring budburst to climate change, we selected five typical temperate tree species in Beijing, i. e. *Carpinus turczaninowii*, *Betula dahurica*, *Larix principis-rupprechtii*, *Tilia mandshurica*, and *Acer truncatum*, to test the effects of winter chilling, spring temperature and photoperiod on spring budburst by using twig cutting experiment. We found that photoperiod had no significant effect on spring budburst while increasing spring temperature and winter chilling significantly advanced budburst date. From 5 °C to 20 °C, the budburst was advanced by 54.5 days on average, and it was shortened under high chilling conditions by about 17.8 days. The photoperiod had no significant effect on the budburst of each tree species. The average budburst of tree species was 30.3 and 30.5 days under the condition of 8 hours and 16 hours of photoperiod, respectively. In addition, the time interval of budburst between the five tree species was significantly shortened with the spring warming, which might be caused by the heating requirements of budburst under different temperature treatments, which was mainly caused by the decrease of heat requirement for budburst with the increase of temperature, and the chilling had no significant effect on their time interval. Under the background of climate change, the budburst and time interval of budburst between tree species is likely to largely shorten, which would change the differentiation of temporal niche, leading to the increased inter-species competition. This study clarifies the impact of climate change on the budburst and time interval of temperate broad-leaved tree species and provides theoretical support for the formulation of forest ecosystem community dynamics and forest sustainable operation and management strategies under the condition of climate change.

**Key Words:** climate change; spring budburst; temperature sensitivity; chilling; photoperiod; temporal niche

气候变化对陆地生态系统植被动态产生了重要影响<sup>[1-4]</sup>, 植被的动态变化不仅会改变陆地生态系统的碳、水循环和能量平衡, 还会对气候系统产生反馈作用<sup>[5]</sup>。春季萌芽作为植物最重要的物候事件之一, 标志着植物生长季的开始, 极大地影响着植物的固碳能力<sup>[6-7]</sup>。研究发现, 春季物候每提前一天, 温带森林生态系统碳吸收能力将提升 45 kg/hm<sup>2</sup><sup>[8]</sup>。因此, 研究气候变化对植物春季萌芽的驱动机制对于深刻理解和应对气候变化、提高春季物候模型的预测精度<sup>[9]</sup>, 实现“碳达峰”和“碳中和”目标具有重要的现实意义。

温带和寒带植物在夏末秋初芽苞形成后会经历生理休眠和生态休眠两个阶段。在生理休眠阶段, 植物芽苞内细胞失去活性停止生长, 为了打破生理休眠, 植物需要积累一定的低温刺激(冷激)才可以过渡到生态休眠阶段<sup>[10-11]</sup>。在生态休眠阶段, 休眠芽外观没有显著变化, 但是芽内的细胞开始分裂。随着热量积累和日照时长增加, 植物逐渐从休眠状态彻底释放, 开始萌芽生长, 进入新一轮的生长季<sup>[7,12]</sup>。研究发现, 春季变暖导致植物对热量的需求更早得到满足, 春季萌芽时间显著提前<sup>[13]</sup>。但是最新的研究发现, 春季萌芽的温度敏感性( $S_T$ , 温度每升高 1 °C, 萌芽天数的变化)随着气候变暖逐渐降低<sup>[14]</sup>, 这主要是因为冬季变暖导致的冷激减少提高了打破休眠所需的热量。研究发现, 随着气候变暖, 温带森林植物萌芽所需热量在过去几十年增加了近 50%<sup>[15]</sup>。此外, 尽管春季变暖更早地满足了解除休眠的热量需求, 但是一年中某一天的光周期长度保持恒定, 春季萌芽提前导致的光周期缩短也会提高植物解除休眠的热量需求, 对春季萌芽起到限制作用<sup>[13,16]</sup>。因此, 冬季冷激、春季积温和光周期是决定植物春季萌芽的关键因子<sup>[6]</sup>, 但是上述因子如何耦合调控植物春季萌芽仍不清楚<sup>[17]</sup>。

在森林生态系统中, 群落内不同树种具有特定的萌芽时序, 分别占据各自的时间和空间生态位以实现物种共存, 促进生物多样性<sup>[18-19]</sup>。但是由于树种自身的生理特性, 物候对气候变化的响应在树种间存在差异, 这种差异会改变不同树种春季萌芽的时间间隔, 甚至扭转树种的萌芽时序。群落内不同树种时间生态位的变化会影响种间关系, 导致种间竞争加剧, 降低植物对资源的利用, 影响群落发育<sup>[20]</sup>。目前关于群落内不同树种春季萌芽时序的研究相对较少<sup>[21]</sup>, 限制了对气候变化条件下群落发育与构建的认识。因此, 研究气候变化条件下不同树种春季萌芽时间间隔的变化规律对于优化群落结构、提高森林生态系统的固碳能力具有重要

意义<sup>[22]</sup>。

目前,关于春季萌芽对气候变化响应的研究主要基于野外实地观测、物候相机监测和遥感反演物候数据。由于空间分辨率和云层遮挡等因素,遥感反演的物候数据具有较大的不确定性<sup>[16-17]</sup>,此外,野外实地观测需要大量的人力物力,且由于野外环境较为复杂,降雨、辐射和土壤质量等环境因子都会对研究结果产生影响。为了减弱其它环境因子的影响,一些学者在芽苞休眠期剪取大树枝条,在培养液中培养,证明了枝条和野外大树物候响应的同步性<sup>[23]</sup>。因此,基于野外剪枝和室内温光控制实验可以较为准确地研究温光对于春季萌芽的驱动机制<sup>[16]</sup>。本研究以鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、黑桦(*Betula dahurica*)、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)和元宝枫(*Acer truncatum*)5个北京常见温带树种为研究对象,通过2次剪枝模拟冷激积累,利用气候模拟控制实验室调节春季温度和光周期,主要研究目的为:(1)探讨冬季冷激、春季温度和光周期对温带树种春季萌芽的影响及其种间差异;(2)比较不同树种对温度和光周期的响应差异,探究环境因子对树种间萌芽时间间隔的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于北京市西北郊,太行山东端余脉鹫峰国家森林公园(39°54'N,116°28'E),辖区山峦绵延,地形复杂,总面积约832 hm<sup>2</sup>,森林覆盖率约96.4%,海拔100—1153 m。该地区属于华北大陆性季风气候,春季干旱少雨,冬季寒冷干燥,年均温12.2℃,最高温39.2℃,最低温-19.6℃,全年无霜期180 d(4月上旬至9月上旬),年降水量约500 mm,主要集中在7月和8月。该区域主要植被类型为暖温带落叶阔叶林,群落垂直结构明显<sup>[24]</sup>,研究区内的主要乔木树种有元宝枫(*Acer truncatum*)、槲栎(*Quercus aliena*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、落叶松(*Larix gmelinii*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、国槐(*Styphnolobium japonicum*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、白蜡(*Fraxinus chinensis*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)、栾树(*Koelreuteria paniculata*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)、山桃(*Prunus davidiana*)和黑桦(*Betula dahurica*)等<sup>[25-26]</sup>。

### 1.2 野外剪枝和枝条处理

基于北京市和研究区的树种组成,选择鹅耳枥、黑桦、华北落叶松、糠椴、元宝枫5个北京常见树种为研究对象。2020年秋季,在北京鹫峰国家森林公园进行目标树选择,每个树种选择8株生境条件(海拔、坡度、坡向等)相同的健康成年大树作为研究的目标树,进行定位编号并测量胸径等树木基础信息(表1)。

研究发现,培养箱中培养的枝条与野外大树的物候响应保持一致<sup>[27]</sup>,利用枝条开展控制实验逐渐成为研究植物物候对气候变化响应的常用方法<sup>[28-30]</sup>。由于1月是北京最冷的月份,通常也被认为是快速积累冷激的阶段,因此,十二月底剪枝是探究冷激对北京树种春季物候影响的重要时间节点<sup>[12]</sup>。本实验于2020年12月31日对所选取的目标树进行剪枝,每株目标树剪取16根长约40 cm的枝条,保证芽数量充足且未受损,共计640个枝条。随即将枝条带回实验室处理,对侧枝适当去除,倾斜修剪枝条基部3—5 cm,利用次氯酸钠溶液对切口进行30 s消毒处理,之后放入395 mL培养瓶并添加自来水至2/3水位<sup>[31]</sup>。

表1 各树种目标树基础测量信息

Table 1 Details of the selected individuals for the five tree species

树种 Tree species	个体数/个 Number	胸径(平均值±标准差, cm) DBH (Mean±SD, cm)
鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	8	16.03±2.83
黑桦 <i>Betula dahurica</i>	8	14.48±2.31
华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	8	11.93±2.16
糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	8	13.59±2.92
元宝枫 <i>Acer truncatum</i>	8	14.14±2.97

### 1.3 温室培养与物候观测

本研究将北京初春(3月)日均温(约5℃)作为基准温度,并以5℃为升温梯度,将4个温室的空气温度分别设置为5℃、10℃、15℃和20℃。温室光照时间为16 h(6:00—22:00),每天利用遮光布将温室的1/2区域遮挡,使被遮挡区域光照时间变为8 h(10:00—18:00),共计8个温光处理(4温度×2光周期)。在8个温光处理条件下各安装1个温光传感器(HOBO Sensor)记录实际温度和光周期时长(30 min/次),每个温室两种光周期条件下的温度不存在显著差异( $P > 0.1$ )。此外,温室每天定时进行通风换气,保证温室内适宜空气湿度和CO<sub>2</sub>浓度。

2021年1月1日,将320个枝条分别置于上述8个温光处理进行培养做为低冷激处理( $C_{low}$ )。之前的研究发现,植物处于0—5℃环境中可有效增加冷激积累<sup>[29]</sup>,因此将剩余320个枝条置于2℃的恒温箱进行8周的冷激处理(高冷激处理, $C_{high}$ ),2月25日将高冷激处理的枝条放入温室。根据之前的研究,本文计算了从2020年9月1日到放入指定温室前枝条处于0—5℃条件下的天数作为积累的冷激量<sup>[32]</sup>,结果显示,低冷激处理积累的冷激量为15 d,高冷激处理积累的冷激量为70 d。为防止细菌滋生,所有枝条每周更换自来水并修剪基部3—5 cm。每三天进行一次物候观测,记录每个枝条上芽到达萌芽阶段的日期。参照作物生长状态量表(BBCH)对物候阶段的定义,选择BBCH编号09作为本研究的目标物候阶段,定义萌芽:芽鳞裂开,叶部分可见的时间<sup>[33—35]</sup>。

### 1.4 数据分析

记录每根枝条从放入温室至到达萌芽阶段的天数(萌芽时间),利用单因素方差分析(ANOVA)比较不同冷激、温度、光周期条件下的萌芽时间差异。利用线性回归计算不同冷激和光周期条件下的温度敏感性并对其差异进行ANOVA分析。此外,基于温室的温度数据,计算枝条萌芽的生长度日(GDD),生长度日是实际环境条件下植物完成某一生育阶段所经历的有效积温值,是植物生长物候期对热量需求的重要衡量指标,计算公式如下<sup>[6,36]</sup>:

$$GDD = \begin{cases} 0 & \text{if } T_{day} < 0 \\ \sum_{t_0}^{t_1} \frac{28.4}{1 + e^{-0.185(T_{day} - 18.4)}} & \text{if } T_{day} \geq 0 \end{cases}$$

其中, $t_0$ 是指将枝条放入温室的日期, $t_1$ 是指树枝达到特定物候期的日期。 $T_{day}$ 是温室的平均温度。数据处理和分析均在R 4.1.0中进行。

## 2 结果

### 2.1 春季变暖对萌芽时间的影响

培养的640个枝条中,共有481个(75.2%)枝条到达萌芽阶段,表明剪枝实验具有良好的代表性。随着春季温度升高,所有树种春季萌芽时间显著提前,从5℃到20℃,元宝枫萌芽时间缩短幅度最大,为132 d,其次是鹅耳枥、糠椴、华北落叶松和黑桦,分别为90、88、65和62 d(图1)。但是,春季萌芽时间对温度响应为非线性,随着温度升高,温度敏感性显著降低,不同温度处理下的萌芽时间差异逐渐减小。与5℃温度处理相比,10℃温度处理导致春季萌芽时间平均缩短了36.9 d,其中,糠椴、元宝枫、鹅耳枥、黑桦和华北落叶松分别缩短了55.1、48.7、35.8、19.5和18.3 d,而15℃和20℃两个温度处理下各个树种萌芽时间均没有显著差异(表2)。此外,随着温度升高,同一树种内不同个体春季萌芽时间差异也逐渐缩短,整体来看,5℃温度处理下春季萌芽时间波动较大,随着温度的升高,萌芽时间波动逐渐降低(图1)。

### 2.2 光周期和冷激对萌芽时间的影响

本研究选择了两个具有较大差异的光周期处理(8 h和16 h),但是两个光周期处理下,各树种春季萌芽时间均无显著差异(图2)。8 h和16 h光周期环境下,所有树种平均萌芽时间分别为30.3和30.5 d,各个树种在两个光周期条件下的结果也保持一致。不同冷激条件下,各树种春季萌芽时间存在显著差异(图2)。随

着冷激增加,春季萌芽时间显著缩短,在较高的冷激条件下,所有树种春季萌芽时间缩短了 18.3 d。其中,糠椴对冷激的响应最强烈,平均萌芽时间缩短了 25.2 d,随后依次是鹅耳枥、元宝枫、黑桦和华北落叶松,分别缩短了 21.2、15.7、15.1 和 14.5 d。此外,本文还分析了冷激和光周期对春季萌芽的交互影响,结果发现冷激和光周期对春季萌芽不存在交互作用(图 3)。

表 2 不同温度下各树种萌芽时间

Table 2 Budburst time of tree species under different temperature treatments

温度/℃ Temperature	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	黑桦 <i>Betula dahurica</i>	华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	元宝枫 <i>Acer truncatum</i>
5	71.0±3.6a	39.7±3.3a	43.2±3.1a	93.3±2.3a	94.0±4.0a
10	35.2±2.3b	20.2±1.5b	24.9±1.5b	38.1±1.7b	45.2±2.2b
15	19.2±1.7c	10.5±0.8c	14.3±1.2c	25.2±2.5c	27.1±2.0c
20	12.5±1.0c	6.7±0.7c	10.9±1.2c	20.0±2.5c	18.6±1.7c

不同字母表示各温度处理之间有显著差异 ( $P<0.05$ )

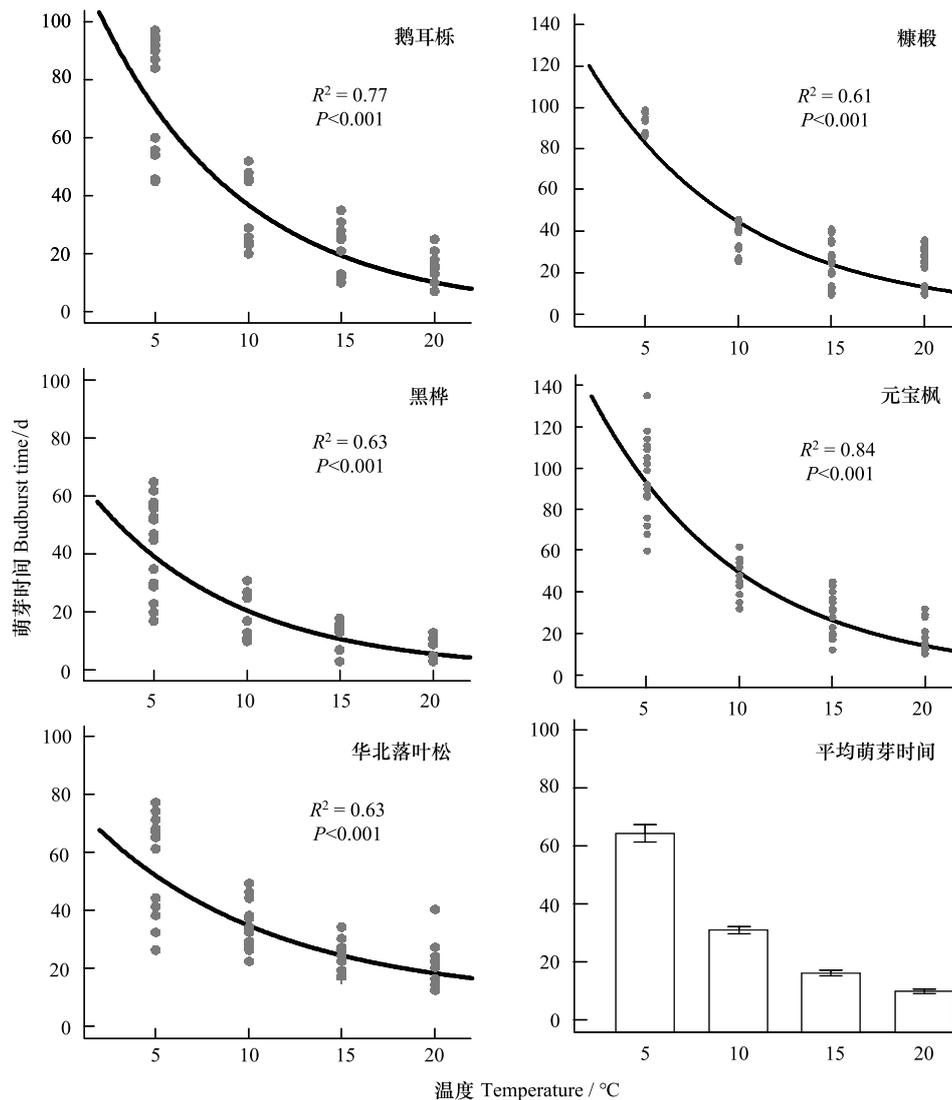


图 1 温度对各树种萌芽时间的影响及不同温度处理下所有树种平均萌芽时间

Fig. 1 The effects of temperature on budburst of different tree species and the average budburst time under different temperature treatments

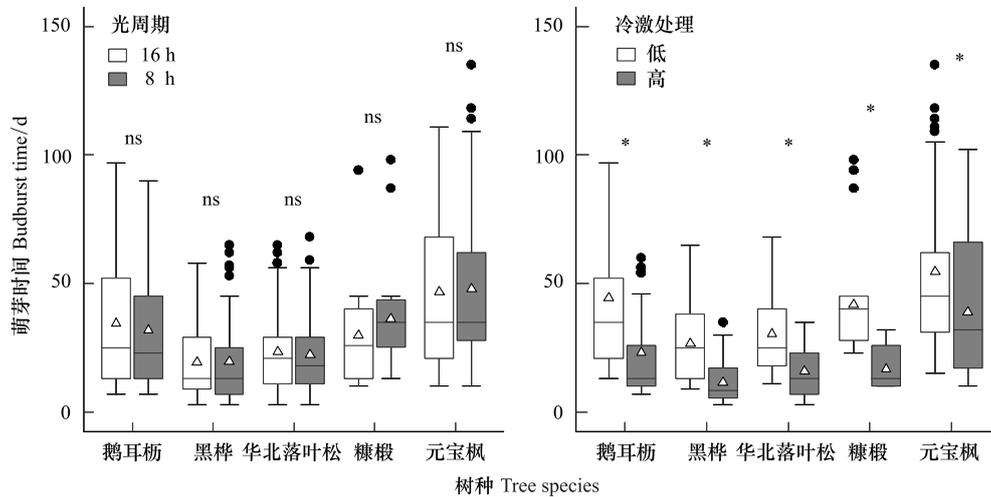


图2 光周期和冷激对不同树种春季萌芽的影响

Fig.2 Effects of photoperiod and chilling on spring budburst of different species

ns:无统计学差异; \*:  $P < 0.05$ 

温度敏感性分析也发现了类似的结果:不同光周期条件下,所有树种春季萌芽的温度敏感性均不存在显著差异,表明光周期不会影响各树种萌芽对温度的响应(图4)。冷激增加显著降低了春季萌芽的温度敏感性,鹅耳枥温度敏感性降低幅度最大,为  $1.7 \text{ d}/^{\circ}\text{C}$ ,之后依次为黑桤、糠椴、华北落叶松和元宝枫,温度敏感性分别降低了  $1.6$ 、 $1.6$ 、 $1.2$  和  $0.7 \text{ d}/^{\circ}\text{C}$ 。其中,元宝枫温度敏感性在不同冷激条件下不存在显著差异( $P > 0.5$ )。

### 2.3 春季萌芽响应气候变化的种间差异

各个树种萌芽时间在不同冷激、温度处理下的变化趋势保持一致,但是变化幅度存在差异(图5)。在两个冷激处理下,鹅耳枥、黑桤、华北落叶松和元宝枫萌芽时间的变化幅度类似,而糠椴变化幅度较大。在低冷激条件下,糠椴和鹅耳枥萌芽时间较为接近,而在高冷激处理下,糠椴和鹅耳枥萌芽时间间隔延长,而与华北落叶松萌芽时间间隔显著缩短(图5)。

随着温度升高,各树种春季萌芽时间变化趋势也基本一致(图5)。但是在不同温度条件下,萌芽时间变化幅度存在显著差异。在  $5^{\circ}\text{C}$  温度处理下,树种间萌芽的时间间隔较大,表现出较大的时间生态位分化,平均萌芽波动为  $23.4 \text{ d}$ 。随着温度升高,各树种萌芽时间间隔大幅缩短,萌芽时间逐渐集中。 $20^{\circ}\text{C}$  条件下,各树种萌芽时间最为集中,萌芽波动缩短为  $4.9 \text{ d}$ ,糠椴和元宝枫的展叶顺序发生转变。

## 3 讨论

### 3.1 春季变暖对萌芽的影响

基于遥感和野外观测的物候数据都发现全球变暖导致温带和北方森林春季物候显著提前<sup>[14,36-38]</sup>,这在本研究的控制实验中也得到了进一步证实。这是因为春季温度升高能够更快地满足植物解除休眠的热量需

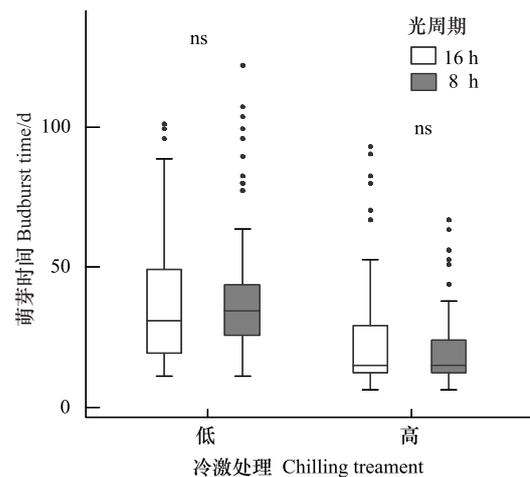


图3 冷激和光周期对所有树种萌芽时间的影响

Fig.3 Effects of chilling and photoperiod on budburst across

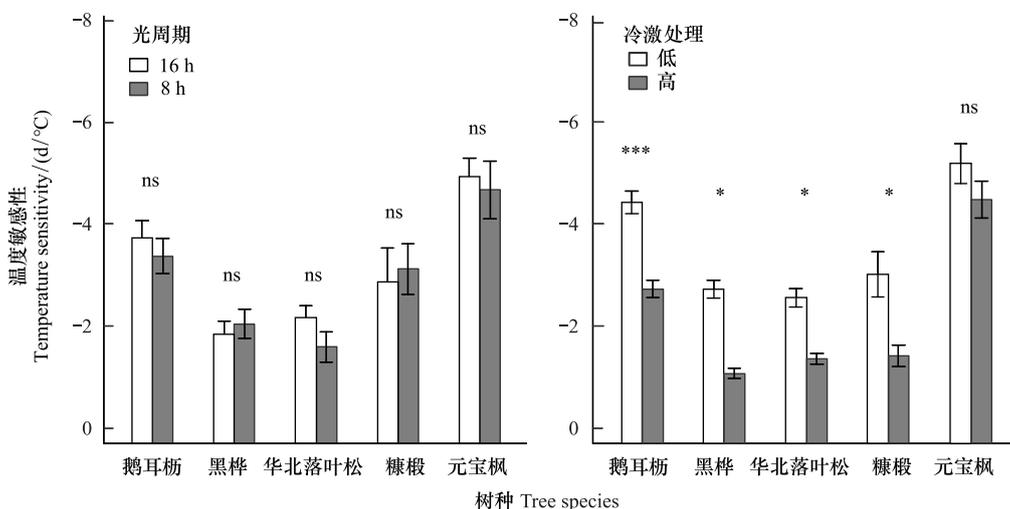


图 4 不同光周期和冷激条件下春季萌芽的温度敏感性

Fig.4 Temperature sensitivity of budburst under different photoperiod and chilling treatments

ns: 无统计学差异; \*:  $P < 0.05$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$

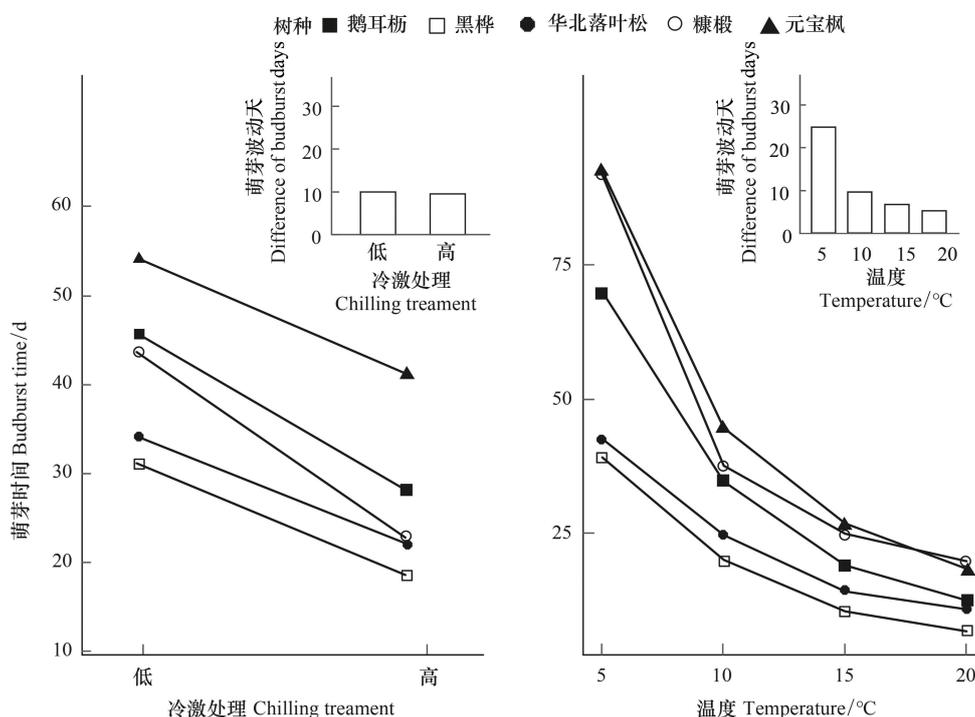


图 5 冷激与温度对树种间萌芽时间间隔的影响

Fig.5 Effects of chilling and temperature on the time interval of budburst among tree species

求,导致休眠解除提前,春季萌芽时间变早<sup>[39]</sup>。此外,本研究还发现,随着温度升高,植物萌芽的热量需求逐渐降低(图6)。从5°C到20°C,元宝枫热量需求降低了190°C,糠椴、鹅耳枥、华北落叶松和黑桦热量需求分别降低了176°C、143°C、77°C和77°C。这说明植物热量需求和培养环境温度的关系是非线性的,即当植物处于较高的环境温度时,植物热量积累效率提高,热量需求减少,进而导致春季萌芽时间提前<sup>[13,40]</sup>。但是当温度到达15°C之后,萌芽时间缩短幅度下降,随着温度的进一步升高,萌芽时间的变化趋势将存在较大的不确定

性,需要更多的温度梯度实验进行进一步的研究。

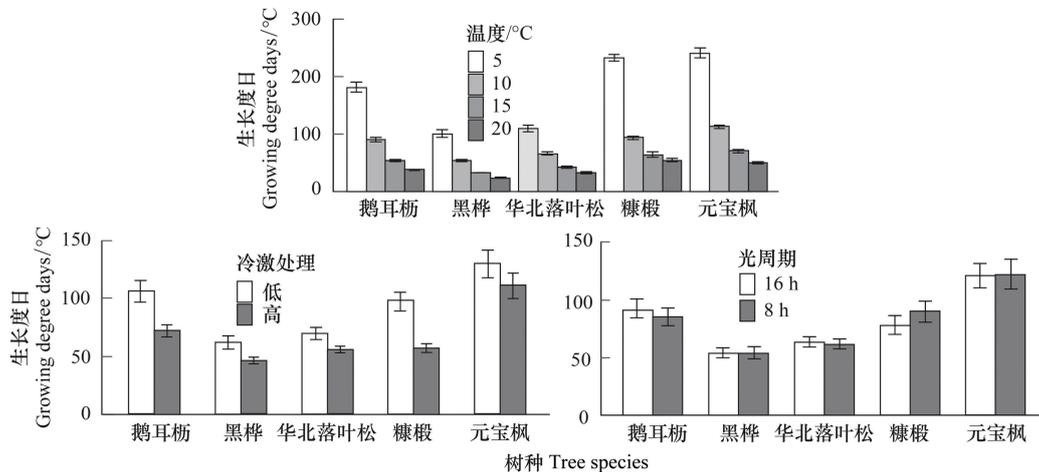


图 6 温度、冷激和光周期对不同树种萌芽生长度日的影响

Fig.6 The effects of temperature, chilling and photoperiod on growing degree days

此外,研究还发现随着温度升高,所有树种春季萌芽的温度敏感性逐渐降低,这和以前的研究保持一致<sup>[12]</sup>。以往的研究认为冬季冷激减少导致春季萌芽温度敏感性降低,但实验中不同温度条件下枝条经历的冷激是一致的,因此这一理论不能完全解释本研究结果。当春季温度升高时,植物为了抵御早春潜在的霜冻风险可能是导致上述温度敏感性降低的原因<sup>[12,41]</sup>。此外,在实验中发现,植物在低温条件下(5°C、10°C)春季萌芽时间缩短幅度较大,而高温条件下(15°C、20°C)缩短幅度较小,这可能也是造成敏感性降低的原因。

### 3.2 春季萌芽对冷激和光周期响应

全球变化背景下,不同季节温度均存在升高趋势。研究发现,我国冬季变暖幅度大于春季<sup>[42]</sup>,冬季变暖将导致温带森林冷激减少,影响植物由生理休眠到生态休眠的过渡<sup>[7]</sup>。和之前的结果一致,本研究发现冷激增加导致春季萌芽时间显著缩短,这主要是因为冷激不足会提高春季萌芽的热量需求<sup>[39,40]</sup>。但是在不同的区域,冬季变暖对冷激的影响存在差异,如在海拔地区,变暖会导致冷激积累增加,而在低海拔地区,变暖将导致冷激积累减少<sup>[43]</sup>,纬度梯度上也得到了相似的结果<sup>[44-47]</sup>。此外,实验证据表明,随着冷激增加,所有树种的温度敏感性显著降低,这主要是因为5°C时,冷激导致春季萌芽时间大幅缩短,而在较高的温度条件下(15°C、20°C)冷激对萌芽时间的影响较小。德国东北的研究发现冷激发挥作用的时间在元旦之前<sup>[45,48]</sup>,本实验结果发现元旦之后2°C的冷激依旧有效,仍可以显著降低植物后期对热量的需求(图6)。但是,冷激对春季萌芽时间的影响涉及到复杂的生理机制<sup>[49]</sup>,而且冷激发挥作用的准确温度阈值也存在争议<sup>[50]</sup>,本实验设置的两个冷激梯度也无法准确推断冷激的作用时间,因此,需要更多的冷激梯度来探究其发挥作用的时间,进而阐明冷激对植物从生理休眠过渡到生态休眠的驱动机制。

除春季温度和冬季冷激外,春季的光周期也会显著影响植物萌芽<sup>[51]</sup>。以前的研究发现变暖导致的春季展叶提前会受到光周期的限制,这主要是为了减小植物由于展叶提前而面临的霜冻风险<sup>[13]</sup>,因此,短光周期会增加植物解除休眠的热量需求。但是本实验结果发现,两个光周期条件下植物萌芽的热量需求不存在显著差异。这可能是因为光周期发挥作用存在一个温度阈值,只有当温度高于这一阈值时,光周期才会发挥作用<sup>[52]</sup>。事实上,光周期和温度对春季物候的影响存在相互作用,即温度和光周期可以互相弥补,当春季变暖导致物候提前时,白昼时长变短,春季物候的热量需求比正常萌芽时要求高,这就减缓了由于气候变暖导致的春季物候提前,Fu等人对欧洲的6个树种的研究结果也证实了光周期与展叶积温呈负相关<sup>[13]</sup>。此外,不同区域的植物对光周期的响应存在差异,研究发现,光周期只对低纬度地区的树种存在限制作用,而高纬度地区的植物不受光周期限制<sup>[52]</sup>。本实验的研究对象为中高纬度树种,可能温度的作用要远大于光周期,这在之前

的研究中也得到了证实<sup>[35]</sup>。

### 3.3 树种间春季萌芽时间间隔对气候变化的响应

气候变化对森林生态系统的结构和功能产生了重要影响<sup>[53]</sup>。对于研究的 5 个目标树种,不同冷激处理下,各树种春季萌芽时间均显著提前且提前幅度相似,这说明冬季变暖并不会改变温带树种的萌芽时序。但是随着温度升高,不同树种春季萌芽的响应幅度存在差异:萌芽较晚的树种(元宝枫、糠椴)提前幅度显著大于萌芽较早的树种(华北落叶松和黑桦)。树种对气候变化的响应差异导致随着温度升高种间萌芽时间间隔显著减小,这个变化趋势将导致群落内不同树种在较短的时间内同时萌芽,进而改变树种的时间生态位<sup>[20]</sup>。群落内不同树种生态位的重叠将造成群落种内和种间对营养和光资源的竞争加剧,不仅会降低早春树种的固碳能力<sup>[21]</sup>,还会造成整个森林群落的生产力下降<sup>[54]</sup>。此外,群落内树种在同一时间萌芽也会导致水分需求增加,甚至造成生长季的干旱胁迫,影响森林生态系统的功能。

## 4 结论

本研究通过剪枝实验分析了北京常见落叶树种春季萌芽对温度、光周期和冷激的响应,结果发现春季温度升高和冬季冷激增加会导致植物萌芽时间提前,而光周期对萌芽时间影响不显著。春季变暖会显著缩短温带物种春季萌芽的时间间隔,改变树种的时间生态位和树种共存机制,进而对森林生态系统群落结构和功能产生重要影响。气候变化背景下,在森林的经营管理过程中要准确把握不同树种对气候变化的响应差异,充分发挥森林生态系统的碳汇能力。

**致谢:**感谢北京师范大学郭亚会、周轩成、陈首志、李昕熹、张雅茹等同学在野外采样和内业处理上给予的帮助。

### 参考文献(References):

- [ 1 ] 朴世龙, 方精云. 1982—1999 年我国陆地植被活动对气候变化响应的季节差异. 地理学报, 2003, 58(1): 119-125.
- [ 2 ] Ahlbeck J R. Comment on “Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981—1999” by L. Zhou et al. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2002, 107(D11): 4128.
- [ 3 ] 吴兆飞. 东北天然林主要林型生长动态模拟[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [ 4 ] Wu Z F, Zhang Z H, Wang J. Estimating the productive potential of five natural forest types in northeastern China. Forest Ecosystems, 2019, 6(1): 42.
- [ 5 ] 孙艳玲, 郭鹏. 1982—2006 年华北植被覆盖变化及其与气候变化的关系. 生态环境学报, 2012, 21(1): 7-12.
- [ 6 ] Hänninen H. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. Acta Forestalia Fennica, 1990, (213): 7660.
- [ 7 ] 付永硕, 李昕熹, 周轩成, 耿晓君, 郭亚会, 张雅茹. 全球变化背景下的植物物候模型研究进展与展望. 中国科学: 地球科学, 2020, 50(9): 1206-1218.
- [ 8 ] Keenan T F, Gray J, Friedl M A, Toomey M, Bohrer G, Hollinger D Y, Munger J W, O’Keefe J, Schmid H P, Wing I S, Yang B, Richardson A D. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology. Nature Climate Change, 2014, 4(7): 598-604.
- [ 9 ] 陈效速, 庞程, 徐琳, 李静, 张晴华, 尉杨平. 中国温带旱柳物候期对气候变化的时空响应. 生态学报, 2015, 35(11): 3625-3635.
- [ 10 ] Chuine I, Bonhomme M, Legave J M, De Cortázar-Atauri I G, Charrier G, Lacoine A, Améglio T. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. Global Change Biology, 2016, 22(10): 3444-3460.
- [ 11 ] 陈效速, 张福春. 近 50 年北京春季物候的变化及其对气候变化的响应. 中国农业气象, 2001, 22(1): 1-5.
- [ 12 ] Fu Y H, Zhao H F, Piao S L, Peaucelle M, Peng S, Zhou G Y, Ciais P, Huang M T, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitis Y, Zeng Z Z, Janssens I A. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. Nature, 2015, 526(7571): 104-107.
- [ 13 ] Fu Y H, Piao S, Zhou X G, Geng X J, Hao F H, Vitis Y, Janssens I A. Short photoperiod reduces the temperature sensitivity of leaf - out in saplings of *Fagus sylvatica* but not in horse chestnut. Global Change Biology, 2019, 25(5): 1696-1703.
- [ 14 ] Fu Y H, Campioli M, Deckmyn G, Janssens I A. Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 181: 125-132.

- [15] Fu Y H, Piao S L, Vitasse Y, Zhao H F, De Boeck H J, Liu Q, Yang H, Weber U, Hänninen H, Janssens I A. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980-2012: effects of chilling, precipitation and insolation. *Global Change Biology*, 2015, 21(7): 2687-2697.
- [16] 胡植, 王焕炯, 戴君虎, 葛全胜. 利用控制实验研究植物物候对气候变化的响应: 进展与展望. *生态学报*, 2021, 23(11): 1-11.
- [17] 葛全胜, 戴君虎, 郑景云. 物候学研究进展及中国现代物候学面临的挑战. *中国科学院院刊*, 2010, 25(3): 310-316.
- [18] Yuan Z Q, Ali A, Wang S P, Wang X G, Lin F, Wang Y Y, Fang S, Hao Z Q, Loreau M, Jiang L. Temporal stability of aboveground biomass is governed by species asynchrony in temperate forests. *Ecological Indicators*, 2019, 107: 105661.
- [19] 潘元琪, 杜彦君, 陈文德, 赵袁. 植物物候是否能解释物种共存: 以浙江古田山亚热带常绿阔叶林为例. *中国科学: 生命科学*, 2020, 50(4): 362-372.
- [20] Huang L, Xue W, Herben T. Temporal niche differentiation among species changes with habitat productivity and light conditions. *Journal of Vegetation Science*, 2019, 30(3): 438-447.
- [21] Geng X J, Fu Y H, Hao F H, Zhou X C, Zhang X, Yin G D, Vitasse Y, Piao S, Niu K C, De Boeck H J, Menzel A, Peñuelas J. Climate warming increases spring phenological differences among temperate trees. *Global Change Biology*, 2020, 26(10): 5979-5987.
- [22] 赵袁, 杜彦君, 曹洪麟, 胡小丽, 马克平. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林开花和结实物候的种间种内差异. *中国科学: 生命科学*, 2016, 46(11): 1312-1323.
- [23] Vitasse Y, Basler D. What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech. *European Journal of Forest Research*, 2013, 132(1): 1-8.
- [24] 孟芮莹. 城郊型森林公园游憩功能评价及结构优化方法研究——以鹭峰国家森林公园为例[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [25] 楚雅南. 鹭峰森林公园主要林分类型空间结构特征及经营迫切性评价[D]. 北京: 北京林业大学, 2018.
- [26] 王勇. 北京林业大学实验林场资源概览. 北京: 中国林业出版社, 2012.
- [27] Vitasse Y, Basler D. Is the use of cuttings a good proxy to explore phenological responses of temperate forests in warming and photoperiod experiments? *Tree Physiology*, 2014, 34(2): 174-183.
- [28] Lin S Z, Wang H J, Ge Q S, Hu Z. Effects of chilling on heat requirement of spring phenology vary between years. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 312: 108718.
- [29] Du Y J, Pan Y Q, Ma K P. Moderate chilling requirement controls budburst for subtropical species in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 278: 107693.
- [30] Song Z Q, Song X Q, Pan Y Q, Dai K, Shou J J, Chen Q, Huang J X, Tang X R, Huang Z L, Du Y J. Effects of winter chilling and photoperiod on leaf-out and flowering in a subtropical evergreen broadleaved forest in China. *Forest Ecology and Management*, 2020, 458: 117766.
- [31] Zohner C M, Benito B M, Svenning J C, Renner S S. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants. *Nature Climate Change*, 2016, 6(12): 1120-1123.
- [32] Wu Z F, Lin C F, Wang S X, Gong Y F, Fu Y H, Tang J, De Boeck H J, Vitasse Y, Zhao Y P. The sensitivity of ginkgo leaf unfolding to the temperature and photoperiod decreases with increasing elevation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 315: 108840.
- [33] Tottman D R. The decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Annals of Applied Biology*, 1987, 110(2): 441-454.
- [34] Vitasse Y. Ontogenic changes rather than difference in temperature cause understory trees to leaf out earlier. *New Phytologist*, 2013, 198(1): 149-155.
- [35] Wu Z F, Wang S X, Fu Y H, Gong Y F, Lin C F, Zhao Y P, Prevéy J S, Zohner C. Spatial difference of interactive effect between temperature and daylength on ginkgo budburst. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 887226.
- [36] Sarvas R. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. *Finland Metsantutkimuslaitos Julkaisuja*, 1973, 84(1): 101.
- [37] Caffarra A, Donnelly A, Chuine I, Jones M B. Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. I. Temperature and photoperiod: a conceptual model. *Climate Research*, 2011, 46(2): 147-157.
- [38] Beatley J C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. *Ecology*, 1974, 55(4): 856-863.
- [39] Went F W. Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*, 1949, 30(1): 1-13.
- [40] Flynn D F B, Wolkovich E M. Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community. *New Phytologist*, 2018, 219(4): 1353-1362.
- [41] Laube J, Sparks T H, Estrella N, Höfler J, Ankerst D P, Menzel A. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Global Change Biology*, 2014, 20(1): 170-182.
- [42] Vitasse Y, Hoch G, Randin C F, Lenz A, Kollas C, Scheepens J F, Körner C. Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. *Oecologia*, 2013, 171(3): 663-678.

- [43] 周雅清, 任国玉. 中国大陆 1956—2008 年极端气温事件变化特征分析. *气候与环境研究*, 2010, 15(4): 405-417.
- [44] Vitasse Y, Signarbieux C, Fu Y H. Global warming leads to more uniform spring phenology across elevations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(5): 1004-1008.
- [45] 陶泽兴, 葛全胜, 王焕炯. 1963—2018 年中国垂柳和榆树开花始期积温需求的时空变化. *地理学报*, 2020, 75(7): 1451-1464.
- [46] Roberts A M I, Tansey C, Smithers R J, Phillimore A B. Predicting a change in the order of spring phenology in temperate forests. *Global Change Biology*, 2015, 21(7): 2603-2611.
- [47] Fu Y H, Piao S, Zhao H F, Jeong S J, Wang X H, Vitasse Y, Ciais P, Janssens I A. Unexpected role of winter precipitation in determining heat requirement for spring vegetation green-up at northern middle and high latitudes. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3743-3755.
- [48] Song Z Q, Fu Y H, Du Y J, Huang Z L. Global warming increases latitudinal divergence in flowering dates of a perennial herb in humid regions across eastern Asia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 296: 108209.
- [49] Beil I, Kreyling J, Meyer C, Lemcke N, Malyshev A V. Late to bed, late to rise—Warmer autumn temperatures delay spring phenology by delaying dormancy. *Global Change Biology*, 2021, 27(22): 5806-5817.
- [50] Wang H J, Wu C Y, Ciais P, Peñuelas J, Dai J H, Fu Y H, Ge Q S. Overestimation of the effect of climatic warming on spring phenology due to misrepresentation of chilling. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 4945.
- [51] Wilczek A M, Burghardt L T, Cobb A R, Cooper M D, Welch S M, Schmitt J. Genetic and physiological bases for phenological responses to current and predicted climates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1555): 3129-3147.
- [52] Zohner C M, Renner S S. Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf - out. *New Phytologist*, 2015, 208(4): 1023-1030.
- [53] 吴兆飞, 张雨秋, 张忠辉, 何怀江, 张春雨, 赵秀海. 东北温带森林林分结构与生产力关系研究. *北京林业大学学报*, 2019, 41(5): 48-55.
- [54] Jeong S J, Medvigy D, Shevliakova E, Malyshev S. Uncertainties in terrestrial carbon budgets related to spring phenology. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2012, 117(G1): G01030