北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

中国东部不同纬度代表性树种休眠解除对低温的响应特征

何佳 周燕 李志骏 赵宇 郑韵清 吴家胜 张瑞 刁松锋

Response characteristics of dormancy release of representative tree species at different latitudes in eastern China to chilling temperature

He Jia, Zhou Yan, Li Zhijun, Zhao Yu, Zheng Yunqing, Wu Jiasheng, Zhang Rui, Diao Songfeng

引用本文:
何佳, 周燕, 李志骏, 赵宇, 郑韵清, 吴家胜, 张瑞, 刁松锋. 中国东部不同纬度代表性树种休眠解除对低温的响应特征[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(9):57–66. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250217
He Jia, Zhou Yan, Li Zhijun, Zhao Yu, Zheng Yunqing, Wu Jiasheng, Zhang Rui, Diao Songfeng. Response characteristics of dormancy release of representative tree species at different latitudes in eastern China to chilling temperature[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(9):57–66. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250217

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250217

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

黄土高原地区4种常见树种适宜区对气候变化响应

Response of four common tree species suitable areas to climate change in the Loess Plateau region of northern China

北京林业大学学报, 2023, 45(3): 21–33. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220138

长白山云冷杉针阔混交林3种常见树种径向生长对气候变化的响应

Response of radial growth of three common tree species to climate change in a spruce–fir mixed stand in Changbai Mountain of northeastern China

北京林业大学学报, 2023, 45(4): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210479

庐山日本柳杉水分利用效率对气候变化的响应

Response of water use efficiency of *Cryptomeria japonica* to climate change in Lushan Mountain, Jiangxi Province of eastern China

北京林业大学学报, 2023, 45(3): 48–57. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220279

庐山日本柳杉早材与晚材年轮宽度对气候变化的响应

Response of earlywood and latewood ring width of *Cryptomeria japonica* to climate change in Lushan Mountain, eastern China

北京林业大学学报, 2020, 42(9): 61–69. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190439

基于气候与物种扩散的破坏草入侵区域对未来气候变化的响应

Response of invasive area of *Ageratina adenophora* to future climate change based on climate and species diffusion

北京林业大学学报, 2022, 44(1): 69–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210063

气候变化下黄枝油杉与江南油杉的潜在适生区预测

Prediction of potential suitable areas of *Keteleeria calcarea* and *Keteleeria cyclolepis* under climate change

北京林业大学学报, 2025, 47(6): 30–42. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240094

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250217

中国东部不同纬度代表性树种休眠解除对低温的响应特征

何 佳[1,2] 周 燕[2] 李志骏[2] 赵 宇[2] 郑韵清[2] 吴家胜[2] 张 瑞[2] 刁松锋[1]
（1. 中国林业科学研究院经济林研究所，经济林种质创新与利用国家林业和草原局重点实验室，河南 郑州 450003；
2. 浙江农林大学森林食物资源挖掘与利用全国重点实验室，浙江 杭州 311300）

摘要:【目的】明晰植物休眠解除对低温的响应机制是理解其适应环境变化的重要基础，探究我国不同纬度树种休眠解除对低温的差异响应规律，以期为物候研究提供试验依据与理论支持。**【方法】**选取我国东部地区高纬度（42°N）、中纬度（36°N）及低纬度（30°N）地区的典型树种，开展人工气候室控制试验，连续积冷处理后观测萌芽时间，并统计萌芽率。基于指数模型定量分析树种萌芽率和萌芽时间对低温的响应过程，进一步比较不同纬度各树种在休眠解除速率方面的差异。**【结果】**高纬度树种的萌芽率增长速率和积温需求量衰减速率均最高，表明其对积冷的响应更为敏感。中纬度树种休眠解除速率最高，且平均萌芽时间最短，表明其积冷效率更高。低纬度树种在无积冷条件下平均萌芽率最高，但平均萌芽时间最长，且相关指标的变异系数最大，表明其种间差异性更大。**【结论】**树种休眠解除响应积冷机制存在纬度梯度差异，高纬度树种表现出更强的积冷依赖性与快速响应能力，中纬度树种具备较强适应性，低纬度常绿树种的响应机制则呈现出异质性强的特征。研究结果有助于理解不同生态型树种的低温适应机制，并为未来气候变暖背景下的森林更新、物种引种与区划管理提供理论支持。

关键词：纬度梯度；休眠解除；积冷响应；气候变化；过程模型
中图分类号：S718.5 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)09−0057−10
引文格式：何佳，周燕，李志骏，等. 中国东部不同纬度代表性树种休眠解除对低温的响应特征［J］. 北京林业大学学报，2025，47(9)：57−66. He Jia, Zhou Yan, Li Zhijun, et al. Response characteristics of dormancy release of representative tree species at different latitudes in eastern China to chilling temperature[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(9): 57−66.

Response characteristics of dormancy release of representative tree species at different latitudes in eastern China to chilling temperature

He Jia[1,2] Zhou Yan[2] Li Zhijun[2] Zhao Yu[2] Zheng Yunqing[2] Wu Jiasheng[2]
Zhang Rui[2] Diao Songfeng[1]
(1. Institute of Economic Forests, Chinese Academy of Forestry Sciences, National Key Laboratory of Germplasm Innovation and Utilization for Economic Forests, Zhengzhou 450003, Henan, China;
2. National Key Laboratory of Forest Food Resources Exploration and Utilization, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: ［**Objective**］The response of dormancy release to chilling temperatures is fundamental for understanding how plants adapt to environment. This paper aims to explore different response patterns of tree species from various latitudes in China, which can provide experimental evidence and theoretical support for phenological research. ［**Method**］Representative tree species from high (42°N), middle (36°N),

收稿日期: 2025−06−16 **修回日期:** 2025−07−25
基金项目: 国家自然科学基金项目（32171832），国家重点研发计划（2022YFD2200400），国家级科技成果推广项目（2023133107）。
第一作者: 何佳。主要研究方向：经济林物候。Email: he_jia2000@qq.com 地址：311300 浙江省杭州市临安区浙江农林大学林业与生物技术学院。
责任作者: 刁松锋，副研究员。主要研究方向：林果林药栽培育种。Email: dsf@caf.ac.cn 地址：4500031 河南省郑州市中国林业科学研究院经济林研究所。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

and low (30°N) latitudes in eastern China were selected for controlled experiments by climate chambers. Budburst timing and budburst rates were recorded following continuous chilling durations. Two exponential models were used to quantitatively analyze species-specific responses of budburst percentage and timing to chilling conditions, and latitudinal differences in rates of rest break were further compared. [**Result**] High-latitude tree species showed the highest growth rate of budburst percentage and the fastest decay rate of forcing requirement, indicating that they were more sensitive to chilling temperature. Mid-latitude tree species showed the highest rate of rest break, and the shortest average germination time, suggesting greater chilling efficiency. In contrast, low-latitude species showed the highest budburst percentage without chilling accumulation but the longest mean days to budburst, along with the largest coefficients of variation in key indicators, suggesting greater interspecific variability. [**Conclusion**] The mechanisms by which dormancy release responds to chilling in tree species vary along a latitude gradient. High-latitude tree species exhibite not only stronger dependence on chilling condition but also faster responses; mid-latitude tree species show greater adaptive capacity; and low-latitude evergreen tree species display highly heterogeneous response patterns. These findings enhance our understanding of chilling adaptation strategies across ecological types and offer theoretical support for forest regeneration, species introduction, and cultivation zoning under future climate warming scenarios.

Key words: latitudinal gradient; dormancy release; chilling accumulation response; climate change; process model

树木春季萌芽的时机决定了生长季的开始，同时也标志着碳同化过程的启动。随着全球气候变暖的加剧，树木春季物候提前，这一变化促进了温带森林碳吸收量的增加，并推动了全球碳汇的增长，从而在一定程度上缓解了气候变化带来的负面影响[1−2]。然而，随着气候变化进一步加剧，倒春寒、暖冬等极端气候事件可能会干扰树木的正常萌芽过程[3]，进而削弱甚至逆转其在碳储存方面所产生的积极效应[4]。因此，探究树木休眠解除进程、预测春季物候对气候变化的响应机制具有重要意义。

树木休眠是多年生植物调节季节性生长周期的重要适应机制，通常分为内休眠（endodormancy）、保护性休眠（paradormancy）和生态休眠（ecodormancy）[5]。其中，内休眠状态须使休眠芽在长期（数日至数月）低温条件下获得一定积冷量才能解除[6]。随后，树木恢复对外界环境因子的响应，进入生态休眠阶段，并在积温驱动下完成个体发育，最终实现萌动与展叶[7−8]。若休眠解除过程中积冷不足，树木通常需要更多的积温以完成发育，从而导致物候期延迟[9]。不同地理纬度树种对积冷的响应存在显著差异。在高纬度地区，花旗松（*Pseudotsuga menziesii*）[10]和薄壳山核桃（*Carya illinoinensis*）[11]等北方温带树种的最佳积冷温度通常在 4 ~ 8 ℃，积冷上限为 10 ~ 15 ℃。对于大多数树种而言，高于 10 ℃ 的温度对休眠解除几乎没有积冷作用[12−13]。在低纬度地区，浙江樟（*Cinnamomum chekiangense*）和银杏（*Ginkgo biloba*）等部分亚热带树种也存在休眠期，并需要积冷解除休眠[14]，这与北方温带树种相似。不过，亚热带地区的冬季较短，气温较温暖，导致这些树木通常具有较浅的自然休眠及较小的低温需求[15]。因此，亚热带树种的最佳积冷温度和积冷上限温度更高，且在不同树种之间的变异性较大。研究表明，15 ℃ 尚未达到部分亚热带树种自然休眠解除温度范围的上限，并且能促进某些树种的冷量积累[16]。而在更低纬度地区，如中国广州（23°06′N，113°15′E），冬季最低气温均高于 14 ℃[17]，这表明亚热带低纬度边缘的树木积冷温度上限可能更高，或者树木不存在自然休眠[18]。这些现象表明，不同地理区域的树木休眠解除机制在生理生态学上存在较大差异。然而，当前物候学研究仍缺乏基于系统试验的跨纬度比较，尤其是对不同气候区树种在相同积冷条件下休眠解除动态的定量评估。

本研究以中国东部不同纬度梯度（42°N、36°N、30°N）的 9 种典型树种为研究对象，拟通过人工气候室控制试验，设置 7 个积冷处理梯度（0 ~ 10 周），系统探究各树种在同一积冷条件下休眠解除进程的动态变化，在连续积冷处理后观测萌芽时间并统计萌芽率。基于指数模型定量分析树种萌芽率和萌芽时间对低温的响应过程，进一步比较不同纬度各树种在休眠解除速率方面的差异。研究结果有望揭示典型树种在不同纬度带下对积冷条件的生理响应机制，丰富树木春季物候过程建模的数据基础，并为经济林木种质资源的气候适应性评估及栽培区划提供理论支持。

1　材料与方法

1.1　研究区与研究对象

试验点位于浙江农林大学（30°14′N，119°42′E）。该地区属中亚热带北缘季风气候，气候温和湿润，四季分明。根据 2022—2024 年气象观测数据统计，年平均气温为 18.2 ℃，月均温呈显著季节性变化：1 月均温最低（6.5 ℃）；7 月均温最高（30.1 ℃），适合多种温带及亚热带树种生长[19]。本研究以分布于我国东部 3 个典型纬度带（42°N、36°N、30°N）的 9 种代表性木本植物为研究对象。其中，暴马丁香（*Syringa reticulata*）、红枫（*Acer rubrum*）、红瑞木（*Cornus alba*）代表高纬度（42°N，辽宁省铁岭市），国槐（*Styphnolobium japonicum*）、柿（*Diospyros kaki*）、香椿（*Toona sinensis*）代表中纬度（36°N，山东省泰安市），苦槠（*Castanopsis sclerophylla*）、香榧（*Torreya grandis*）、浙江楠（*Phoebe chekiangensis*）代表低纬度（30°N，浙江省杭州市）地区（表 1）。根据 2023 年气象观测数据统计，铁岭市年平均气温为 8.7 ℃，1 月最冷，月均温为−10.7 ℃，7 月最热，月均温为 24.8 ℃；泰安市年平均气温为 13.1 ℃，1 月最冷，月均温为−1.6 ℃，7 月最热，月均温为 25.7 ℃；杭州市年平均气温为 18.1 ℃，1 月最冷，月均温为 6.5 ℃，7 月最热，月均温为 29.2 ℃[19]。

试验材料采自各纬度带当地林场处于休眠初期（2023 年 11 月初）的实生苗，每个树种采集数量不少于 100 株。筛选标准为植株生长健壮、无病虫害，并且同一树种内苗龄、株高和地径等生长参数相近，便于随后在人工气候箱内进行规范处理时，重点比较树种间在统一低温条件下的响应特征。苗木采集后疏除约 80% 叶片，保留根部土方并适度喷水保湿，随后立即用保鲜膜包裹进行保湿，在 24 h 内转运至浙江农林大学试验地点。到达试验地后，根据株高配置容器：株高超过 1 m 的植株栽植于 12 cm × 12 cm × 24 cm（3.4 L）的容器；株高不足 1 m 的植株栽植于直径 16 cm、高 17.5 cm（3.8 L）的容器。

1.2　研究方法

1.2.1　积冷处理试验设计

本研究于 2023 年 11 月 8 日—15 日期间，模拟各树种进入自然休眠的阶段，分批次启动积冷处理，设置温度为 7 ℃。其中 42°N 的树种于 11 月 8 日开始处理，36°N 和 30°N 树种分别于 11 月 12 日和 15 日开始处理。试验设置 7 个积冷持续时间梯度（0、1、2、4、6、8、10 周），其中 0 周为对照处理。积冷处理时统一控制环境参数：全黑暗条件（0 h 光照），相对湿度 60% ~ 75%，CO_2 浓度 300 ~ 400 μmol/mol。采用 iButton 温度记录仪实时监测气候箱温度，每周导出数据。积冷处理结束后，将苗木转移至人工气候室进行积温培养，设置为 20 ℃ 恒温，光周期设置为 14 h 光照/10 h 黑暗，光合光子通量密度（PPFD）为 400 μmol /（m^2·s），其他环境参数与积冷阶段保持一致。所有处理组苗木均采用随机区组排列，每周进行位置轮换以消除微环境变异。

1.2.2　萌芽观测

本研究参考 Zhang 等[20]关于划分物候阶段的方法，在积温条件下每 2 ~ 3 d 观察并记录苗木芽体发育阶段，主要划分为阶段 1，休眠芽被芽鳞包被，体积小且呈现褐色或深绿色；阶段 2，芽膨大且芽鳞开裂，颜色变浅；阶段 3，芽轴伸长，完全离开芽鳞包被，叶片部分可见；阶段 4，叶片展平。其中，将苗木顶芽达到第 4 阶段作为判断萌芽完成的指标，用于统计萌芽时间（Days to Bud Burst，DBB）并计算萌芽率。试验截止日期为 2024 年 5 月 19 日（累计观测 200 d）。

1.2.3　萌芽率模型和萌芽时间模型构建

为探究不同积冷条件下树木萌芽动态的响应规律，本研究分别构建了萌芽率随积冷持续时间增长

表 1　试验树种概况

Tab. 1　Overview of experimental tree species

气候带	经纬度	地点	试验树种	拉丁名	叶物候分类
中温带	42°18′N，123°50′E	辽宁铁岭	暴马丁香	*Syringa reticulata*	落叶
			红枫	*Acer rubrum*	落叶
			红瑞木	*Cornus alba*	落叶
暖温带	36°10′N，117°03′E	山东泰安	国槐	*Styphnolobium japonicum*	落叶
			柿	*Diospyros kaki*	落叶
			香椿	*Toona sinensis*	落叶
北亚热带	30°18′N，119°42′E	浙江杭州	苦槠	*Castanopsis sclerophylla*	常绿
			香榧	*Torreya grandis*	常绿
			浙江楠	*Phoebe chekiangensis*	常绿

的变化模型，以及萌芽时间与积冷持续时间之间的关系模型。萌芽率（BB）的变化趋势采用指数增长模型拟合[11]，函数形式如下。

$$BB(t) = f_1(t) = a_1 e^{-b_1 k^t} \quad (1)$$

式中：t 表示积冷处理的持续时间（d），a_1 表示最大萌芽率（设定为 100%），b_1 为拟合参数，k 表示萌芽率随积冷时间增加的增长速率。通过非线性最小二乘法进行模型参数拟合。

萌芽时间（DBB）与积冷持续时间之间的关系模型采用负指数函数拟合[20]，模型如下。

$$DBB(t) = f_2(t) = y_0 + a_2 e^{-b_2 t} \quad (2)$$

式中：y_0、a_2、b_2 为拟合参数。y_0 被设定为各树种在 7 ℃ 条件下处理 10 周的 DBB 平均值[21]，a_2 为截距（通常对应 0 周积冷处理下萌芽所需天数），b_2 用于表征树种积温需求的衰减速率[11]，其值反映随着积冷量的增加，苗木在个体发育阶段所需积温量下降的程度；b_2 的绝对值越大，表示积冷对休眠解除的促进作用越明显，DBB 降低的速度越快。

1.2.4 休眠解除速率

采用休眠解除速率（rate of rest break，R_r）指标来定量描述不同积冷条件下休眠状态解除的进程，定义为个体萌芽所需时间的倒数并乘以 100，计算公式如下。

$$R_r(T) = \frac{100}{\Delta t(T)} \quad (3)$$

式中：$R_r(T)$表示不同积冷温度下苗木的休眠解除速率（%/h），其描述了休眠芽对低温的响应。$\Delta t(T)$表示个体在温度 T 下发生萌芽事件所需的时间，其判定方法为：当函数 $f_2(t)$的一阶导数为−0.3 时所对应的 t 值[20]。

1.2.5 树种萌芽率增长与积温需求变化的纬度差异

为进一步探究不同纬度树种休眠特性的差异，本研究基于萌芽率模型和萌芽时间模型的拟合结果，提取萌芽率增长速率（k）和积温需求量衰减速率（b_2）两个参数，分别表征树种萌芽率对积冷积累的响应速度及个体发育对积温需求的下降速度。具体方法为在指数增长模型与负指数模型拟合的基础上，分别计算各树种的 k 值和 b_2 值，并按纬度带（42°N、36°N、30°N）进行分组比较。利用方差分析（ANOVA）和多重比较（Tukey's HSD）检验纬度带间及种间的显著性差异，并以箱线图形式展示不同纬度带的变化特征。通过该分析，可定量揭示不同纬度树种在低温促进休眠解除过程中的地理分化模式。

1.3 数据分析

采用最新版本的 R（版本 4.4.1）和 R Studio（版本 2024.12.1）来进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 不同纬度树种的萌芽响应差异

结果（图 1，图 2）表明，在 7 ℃ 恒温处理条件下，各树种的萌芽率随积冷持续时间的增加总体呈上升趋势，萌芽时间随积冷时间的延长而下降，表明低温处理促进了树木休眠的解除。然而，不同纬度和树种的萌芽率和萌芽时间存在显著差异，反映出树种对低温积累的依赖程度存在地理与种属间的分化。

2.1.1 不同纬度树种的萌芽率变化

在 42°N 纬度的中温带树种（图 1A ~ C）中，暴马丁香与红瑞木的萌芽起始较早，0 d 处理时已有 33.3% 的萌芽率，随积冷时间增加，萌芽率快速上升，28 d 后均达到 100%，说明其休眠深度相对较浅，低温需求适中。红枫在前 28 d 积冷处理下均未萌芽，直至 42 d 才出现较低的萌芽率（50%），70 d 处理后达到 66.7%，表明此树种对积冷具有较高的依赖性。在 36°N 纬度的暖热带树种（图 1D ~ F）中，国槐在 0 d 时萌芽率为 33.3%，表明休眠较浅或部分个体已解除休眠状态，28 d 后即达到 100%。柿在 7 d 处理时萌芽率达 50%，28 d 处理后达到 100%，表现出一定的低温需求。香椿的萌芽响应稍慢，处理 14 d 时萌芽率为 50%，至 42 d 才达到 100%，表现出较高的积冷需求。30°N 纬度的北亚热带树种（图 1G ~ I）中，苦楮和浙江楠在 0 d 处理时即分别达到 66.7% 和 66.7% 的萌芽率，表现出对低温极低的依赖性。而香榧在 0 ~ 14 d 内无萌芽，但自 28 d 起萌芽率即达到 100%，表明香榧分布范围处在较低纬度，但对积冷量有一定需求。

总体来看，纬度越高的树种，其休眠深度越深，对积冷的需求越高；而低纬度树种的萌芽率起始高、上升快，体现出更浅的休眠深度。这种地理分异反映了树种在长期进化中对当地气候环境的适应性调整策略。

2.1.2 不同纬度树种的萌芽时间变化

在 42°N 纬度（图 2A ~ C），暴马丁香与红瑞木的萌芽时间下降更为迅速，从初期的 50 d 以上迅速降低至 14 ~ 15 d，70 d 处理时最低萌芽时间分别为 15.0 和 13.3 d。红枫的萌芽时间变化显著，28 d 处理时平均萌芽时间仍为 119 d，至 70 d 处理后降至 76.5 d，整体下降幅度达 42.5 d，表明其发育过程对积冷高度敏感。在 36°N 纬度（图 2D ~ F），国槐、柿和香椿的萌芽时间整体低于温带种，平均差值为 5.2 d，范围为 23.3 ~ 80.7 d，变化趋势平稳，显示出中等的低温需求与较快的发育启动速度。特别是国槐，

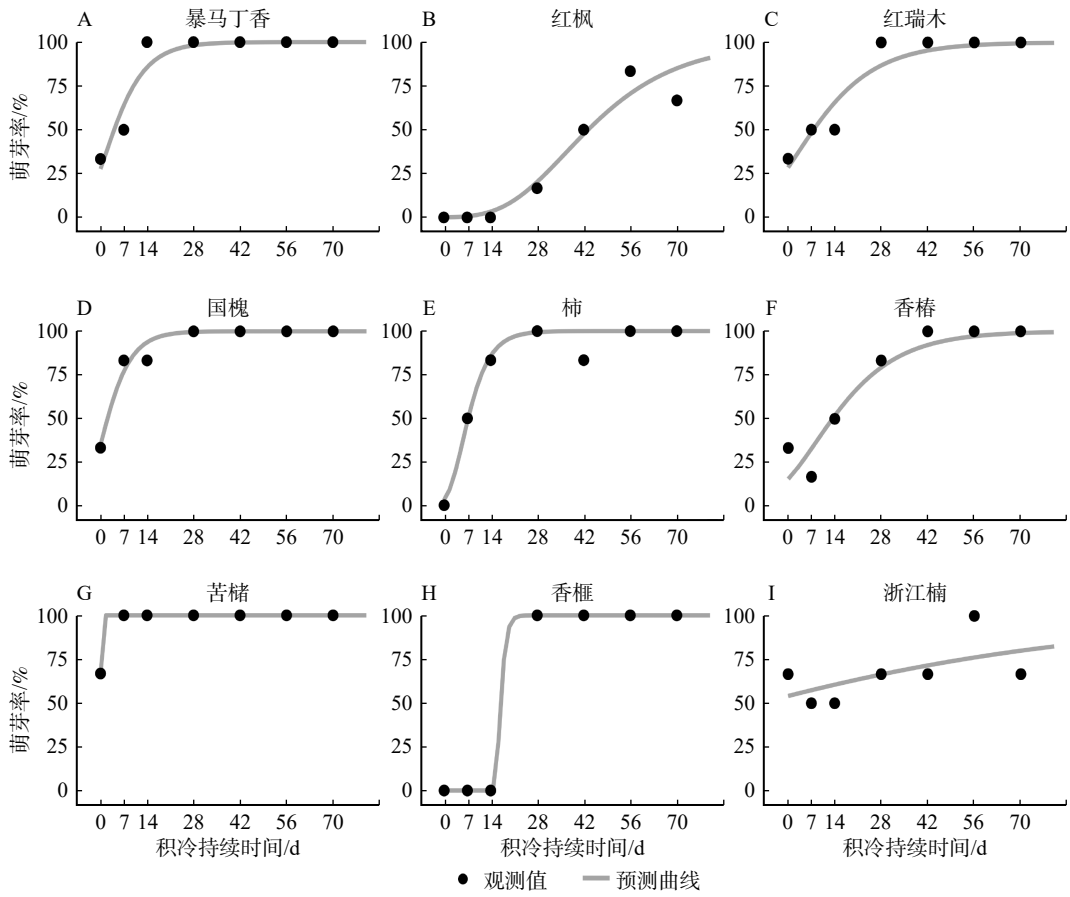


图 1　积冷天数对各纬度树种萌芽率的影响

Fig. 1　Effects of chilling duration on germination rate of tree species at various latitudes

在 14 d 处理后萌芽时间已明显下降，至 70 d 时仅为 28.3 d，说明其对增加的积冷量具有高敏感性。在 30°N 纬度的树种(图 2G ~ I)中，苦楮萌芽时间变化较大，随着积冷处理从 0 到 70 d，萌芽时间由 93.5 d 降至 20 d，呈现显著下降趋势。香椿则表现出较强的响应性，28 d 处理后萌芽时间为 76.8 d，至 70 d 已下降至 47.8 d。浙江楠的萌芽时间变化波动较大，处理后期虽未持续降低，但整体从 121.3 d 降至 52 d。综合来看，在 7 ℃ 积冷条件下，中纬度树种的萌芽时间普遍早于高纬度树种，且对积冷的敏感性更高。相比之下，低纬度树种萌芽时间对积冷的响应表现出较大的种间变异性，响应模式更为复杂。

2.2　不同纬度树种的休眠解除速率差异

为进一步比较不同树种的休眠解除特征，本研究基于各树种在 7 ℃ 冷处理下的萌芽率与萌芽时间数据，拟合了相应模型(表 2)，并计算了树种休眠解除过程对低温的响应速率(表 3)。结果显示，树种在萌芽启动速度及其对冷量积累的敏感性方面，存在明显的纬度梯度差异。

表 2 显示：除香椿外，其余树种均能较好地拟合。香椿的 b_1 参数异常大，为 3 257 270.84，可能由于数据离散或拟合失稳，不具比较意义。对比 Δt(休眠解除所需时间)指标，红枫(42°N)最大(73.8 d)，香椿(36°N)最小(24.9 d)。同时，高、中、低纬度树种的平均 Δt 值分别为 42.2、32.2、57.2 d。进一步通过 R_r 指标对不同树种的休眠解除速率进行量化，结果如表 3 所示。42°N 纬度的暴马丁香和红瑞木的 R_r 值分别为 0.161 8%/h 和 0.153 6%/h，远高于同纬度红枫(0.056 5%/h)，说明前两者在低温驱动下更快速地完成休眠解除。在 36°N 纬度，香椿 R_r 值最高，为 0.167 6%/h，表现出极高的积冷效率，而国槐和柿则略低，分别为 0.101 4%/h 和 0.136 5%/h，显示出一定的种间差异。在 30°N 纬度，3 个树种整体 R_r 值明显低于中、高纬树种，其中浙江楠、香椿、苦楮的 R_r 值均在 0.068%/h ~ 0.081%/h 之间，表明其休眠解除对积冷的响应速率较低。

2.3　树种萌芽率增长与积温需求变化的纬度差异

基于以上数据，本研究继续计算并分析了萌芽率增长速率(k)与积温需求量衰减速率(b_2)，以量化树种对积冷响应的敏感性以及积冷对休眠解除的促进作用。不同纬度带典型树种在这两个参数上表现出显著的地理差异和种间差异。

2.3.1　萌芽率增长速率差异

不同纬度树种萌芽率增长速率变化结果如图 3

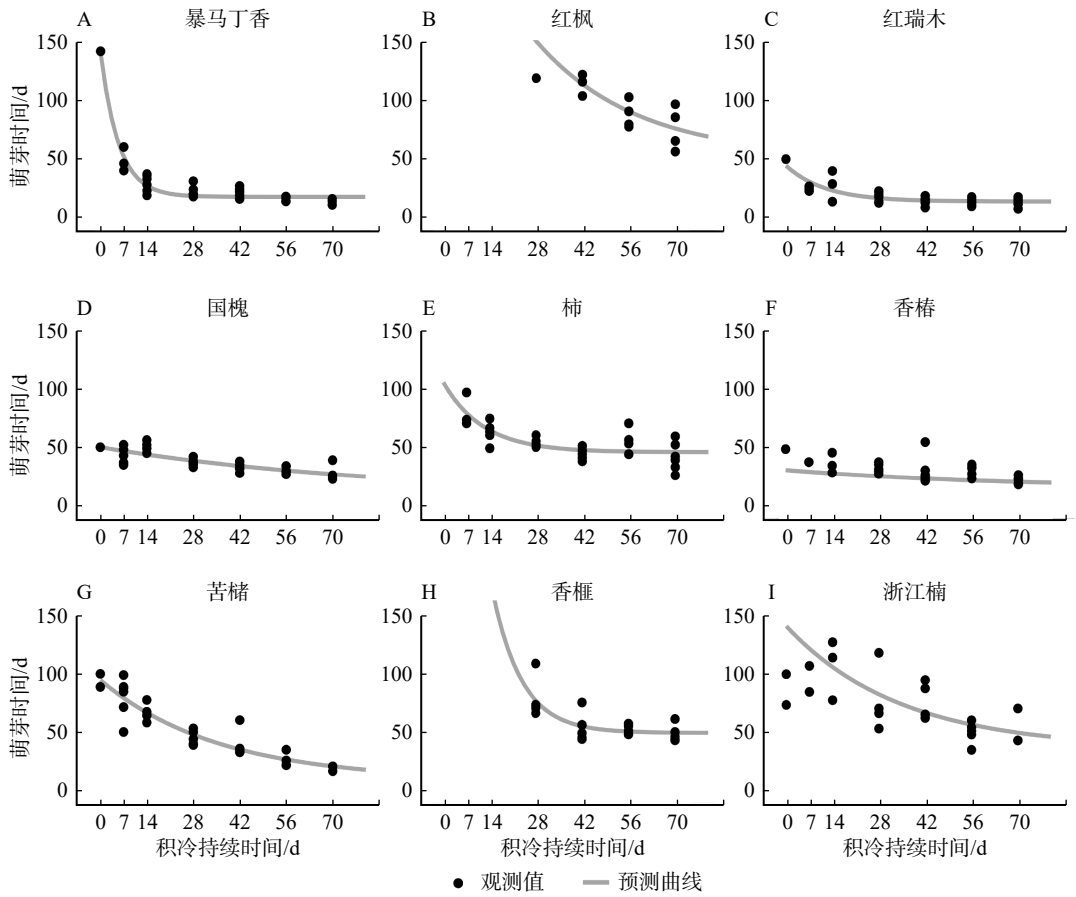


图 2 积冷天数对各纬度树种萌芽时间的影响

Fig. 2 Effects of chilling accumulation duration on germination time of tree species at various latitudes

表 2 各树种萌芽率与萌芽时间对低温积冷响应的模型参数

Tab. 2 Model parameters of germination rate and germination time of various tree species in response to chilling accumulation

纬度	树种	萌芽率模型参数			萌芽时间模型参数		
		a_1	b_1	k	y_0	a_2	b_2
42°N	红瑞木	100.00	1.26	0.58	15.00	30.34	−0.08
	暴马丁香	100.00	1.29	0.35	13.33	124.56	−0.15
	红枫	100.00	7.34	0.68	76.50	185.63	−0.05
36°N	国槐	100.00	1.05	0.25	28.33	24.90	−0.03
	香椿	100.00	1.87	0.59	23.33	21.61	−0.03
	柿	100.00	3.48	0.21	42.83	50.15	−0.05
30°N	浙江楠	100.00	0.61	0.90	52.00	63.04	−0.03
	香榧	100.00	3 257 270.84	0.00	47.83	403.54	−0.09
	苦楮	100.00	0.41	0.00	20.00	76.73	−0.04

注：a_1，最大萌芽率；b_1，函数曲线沿x轴的位移量；k，萌芽率增长速率；y_0，积冷10周处理的平均萌芽时间；a_2，函数曲线在y轴上的截距，对应0周积冷处理下萌芽所需天数；b_2，积温需求量衰减速率。

所示。在高纬度(42°N)树种中，暴马丁香的增长速率最低(0.35)，红枫最高(0.68)，3 个树种萌芽率增长速率的变异系数为 31.5%。在中纬度(36°N)树种中，国槐和香椿的萌芽率增长速率分别处于中等(0.25)与偏高(0.59)水平，柿树则最低(0.21)。中纬度树种萌芽率的平均增长速率(0.85)略低于高纬度树种(0.91)，而变异系数增加到 59.7%。在低纬度(30°N)树种，浙江楠的增长速率最高(0.90)，表明其对积冷具有极高的敏感性，而香榧与苦楮的增长速率为 0。低纬度树种的萌芽率增长速率表现出明显

表 3　各树种休眠解除对低温的响应速率

Tab. 3　Response rate of dormancy release to chilling temperature in different tree species

纬度	树种	Δt/d	R_r/(%· h^{-1})
42°N	红瑞木	25.7	0.161 8
	暴马丁香	27.1	0.153 6
	红枫	73.8	0.056 5
36°N	国槐	30.5	0.136 5
	香椿	24.9	0.167 6
	柿	41.1	0.101 4
30°N	浙江楠	60.7	0.068 6
	香榧	51.4	0.081 1
	苦槠	59.6	0.069 9

注: Δt, 休眠解除所需时间; R_r, 休眠解除速率。

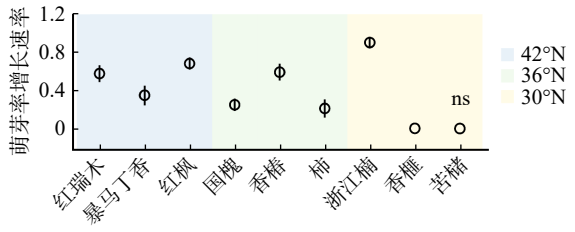


图 3　各树种萌芽率增长速率的比较

Fig. 3　Comparison in growth rate of germination rate for each tree species

的种间变异，变异系数显著升高至 173.0%。

2.3.2　积温需求量衰减速率差异

积温需求量衰减速率差异的结果如图 4 所示。高纬度树种中，暴马丁香积温需求量的衰减速率最高，为−0.15，红瑞木与红枫分别为−0.08 与−0.05，表明 7 ℃ 能够显著加速休眠解除，减少萌芽所需积温。中纬度树种中，国槐、香椿与柿的积温需求量衰减速率分别为−0.03、−0.03 和−0.05，平均低于高纬度树种，表明其休眠解除进程较缓，表现出更稳定的萌芽积温响应。低纬度树种表现出较复杂的变异性，香榧积温需求量衰减速率为−0.09，苦槠为−0.04，而浙江楠则仅为−0.03，反映出部分低纬度树种仍对积温变化保持敏感，但整体响应强度不如高纬树种。进一步的变异系数分析显示，低纬度树种间积温需求量衰减速率的变异程度（60.3%）高于中纬度（31.5%）和高纬度（55.0%），表明其休眠解除对积冷的响应存在较大的种间差异，这可能对应其在不同环境条件下采用多样化的生态适应策略。

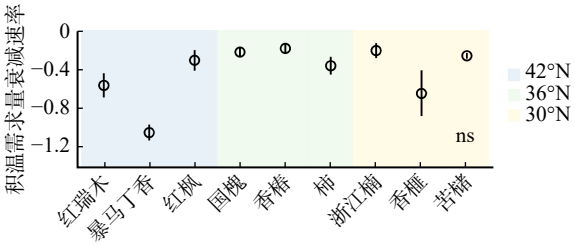


图 4　各树种积温需求量衰减速率的比较

Fig. 4　Comparison of attenuation rate of accumulated temperature demand of each tree species

3　讨　　论

3.1　纬度特异性响应模式的生态适应意义

以往研究[22−23]表明，高纬度或高海拔地区的植物通常具有更高的温度敏感性，尤其是在春季物候事件中，平均气温越低，生长季开始的时间越早。本研究进一步补充了该结果，即高纬度树种整体表现出更深的休眠状态和对积冷更强的依赖性。暴马丁香和红瑞木在未经积冷处理时即开始萌芽，萌芽率快速上升并达到 100%，表明其虽属于高纬树种，但对积冷具有较强的响应能力。而红枫则表现出显著的延迟萌芽现象和较高的积冷需求，表明即便在相同纬度，不同树种的休眠深度亦存在显著差异。该差异可能源于不同气候带树种在长期进化过程中，由于适应环境而形成的低温响应机制差异[24]。高纬度物种长期处于严寒冬季，对积冷量的依赖性更强。相比高纬度地区，中低纬度地区冬季气候相对温和，且春季升温过程较为缓慢，树种在越冬期间面临的环境条件更为复杂，不稳定的温度波动出现频率更高[25]。因此，中低纬度地区的树种往往具备更强的环境适应能力，表现出对短时低温事件的更高敏感性以及更强的表型可塑性[26]。在本研究中，中纬度树种如香椿、柿和国槐对低温的响应较快，萌芽率增长与萌芽时间缩短均较明显，表现出适中的休眠深度与较高的积冷效率，尤其香椿的休眠解除速率在所有树种中最高，说明其具备快速适应低温变化的潜力。这一现象表明，中纬度树种可能具有灵活调控休眠解除与春季物候事件发生时机的能力，以提升其生态适应性与生存竞争能力[27]。而在低纬度地区，低纬度树种如苦槠、香榧和浙江楠在无积冷条件下即表现出较高萌芽率，显示出浅休眠或非休眠特征。然而，其萌芽时间普遍较长，且变异系数较高，说明其对积冷响应的个体差异大，表现出更为多样化的环境适应策略。

值得注意的是，尽管不同纬度树种的最适积冷温度与阈值存在一定差异，但本研究统一采用 7 ℃ 作为积冷处理温度具有生理响应基础。7 ℃ 存在于大多数木本植物休眠解除的有效积冷温度范围内，表 3 显示各树种的休眠解除速率均大于 0.05%/h，说明该温度能有效驱动休眠解除过程。另一方面，前期预试验发现，7 ℃ 为试验设备可控制的最稳定的

温度，有助于提高处理一致性与结果可比性，因此适用于本研究的跨纬度系统比较设计。为进一步明确不同树种的最适积冷温度与生态适应类型，后续试验可考虑设置多个积冷温度梯度进行精细化探究。

3.2 休眠解除与个体发育启动的生理特征差异

从模型拟合结果看，休眠解除速率(R_r)表现出明显的纬度梯度特征。高纬度树种暴马丁香与红瑞木的 R_r 值远高于红枫，表明即使在高纬环境中，不同种属的积冷响应效率也存在较大差异。同样，在中纬度地区，香椿表现出极高的 R_r 值，而国槐与柿相对较低。对于积冷温度阈值上限较高的低纬度树种，在 7 ℃ 处理下其 R_r 值反而整体偏。通过进一步比较休眠解除相关参数，发现低纬度树种萌芽率增长速率表现出较大的种间差异，如香椿和苦楮的萌芽率增长速率为 0，反映出其休眠解除进程对积冷的依赖性较弱。而浙江楠的增长速率高达 0.90，说明在低纬度地区存在部分对积冷仍具有强依赖性的树种，可能与其分布范围内的温度年际变动有关[21]。在相同积冷条件下，高纬度树种的积温需求量衰减速率在三个纬度带中呈最高，反映其休眠解除对积冷高度敏感。这使得其休眠解除进程显著加快，树木能够更早进入个体发育阶段，快速恢复生长，并对春季温暖气温迅速作出响应。而中纬度树种在萌芽率增长速率与积温需求量衰减速率这两个参数上表现均衡，表明其生理调控机制趋于稳定，对气候变动的适应性较强。低纬度树种则表现出参数差异大的特点，说明其对低温的响应机制更加复杂，可能受限于生态位适应范围与遗传背景[28]。

3.3 低纬度常绿树种的差异性生态策略

本研究所涉及的 9 种树种中，分布于低纬度地区(30°N)的均为常绿类型。与落叶种相比，常绿树种在生态策略与生理机制上存在显著差异。已有研究表明，常绿与落叶树种存在一定差异的糖转移和转化适应机制[29]。在春季物候过程中，树木萌芽展叶需要大量碳汇[30]。常绿种倾向于在新梢快速生长期内，利用近端组织(如老叶和旧枝)中的非结构性碳水化合物(NSC)及主要营养元素(N、P)以支持其个体发育[31]；而落叶种则在萌芽前即完成储存物质的积累与分配[32]。此差异可能是常绿树种对低温响应较弱但具较强萌芽能力的生理基础。同时，常绿树种的春季物候过程重叠程度较高，往往同时进行营养生长和生殖生长，储存与利用碳、氮、磷等养分的能力较强[33]。因此，在低纬度暖冬或积冷不足的条件下，常绿种仍可依靠储备资源启动个体发育过程，表现出对低温的较低敏感性。

以香椿为例，其萌芽率对积冷的响应呈现出典型的阈值效应，显著区别于其他树种。在积冷 0、7、14 d 处理条件下，香椿萌芽率均为 0，而在 28 d 时突增至 100%。这一响应特征导致其萌芽率响应模型拟合失稳，表现为模型参数 b_1 值异常增大(3 257 270.84)，而萌芽率增长速率 r 值与实际增长率不符(0.00)。在 Zhang 等[16, 34]对香椿实生苗与成年树体开展的控制试验中(5～6 ℃ 积冷，20 ℃ 积温)，萌芽结果也表现出前期完全停滞，后期集中爆发的过程。这些结果表明香椿休眠解除过程中，可能存在一定的积冷阈值，超过阈值后即迅速启动个体发育进程。在一定程度上，该特征反映出该常绿针叶树种在适应低纬暖冬环境中的特化策略[35]。同时，也表明传统连续型响应模型可能不适用于该树种萌芽进程的模拟。

此外，尽管苦楮、浙江楠等低纬度常绿树种通常被认为不具有明显的休眠阶段，但仍在夏末秋初表现出生长停滞的状态。类似现象已在多种寒温带落叶树种中被发现，如白云杉(*Picea glauca*)[36]和日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)[37]，并被认为是休眠芽形成的前体阶段。本研究结果显示，苦楮、浙江楠的芽体存在一定的低温响应特征。同时，Zhang 等[38]在积冷试验时中，对于生长停止后再次抽梢的亚热带树种，仍通过芽体发育阶段评估其休眠解除特征，说明即使再次抽梢，苗木依然具有一定的休眠深度和积冷需求。本研究在统一积冷条件下探究树种的物候动态，有助于了解浅休眠或非休眠树种对低温积冷的响应规律，评估低纬度地区树种对气候变化的响应能力，并揭示其与中、高纬度树种休眠解除特征的差异，研究结果将为相关地区的森林更新、物种分布格局和生态适应性研究提供参考依据。

4 结论与展望

本研究通过对我国不同纬度(42°N、36°N、30°N)典型树种的人工气候室积冷处理试验，系统比较了各树种在萌芽率、萌芽时间、休眠解除速率、萌芽率增长速率及积温需求变化等方面的响应差异，揭示了树种休眠解除对低温的响应存在明显的纬度梯度规律和种间差异。研究得到以下结论。

(1)纬度越高，树种对积冷的依赖性越强，休眠深度越深，积冷驱动下的休眠解除速度越快。高纬度树种的萌芽率增长速率和积温需求量衰减速率均最高。

(2)中纬度树种休眠解除响应积冷的特点为较高的适应灵活性和积冷效率，休眠解除速率最高，发生个体发育事件所需的时间及平均萌芽时间均最短。

(3)在低纬度地区，树种整体休眠浅，但对积冷的响应差异大，树种间适应环境策略多样化。树种

在无积冷条件下平均萌芽率最高，但平均萌芽时间最长，萌芽率增长速率及积温需求量衰减速率的变异系数与各纬度相比均为最高。

在未来气候变暖的背景下，高纬度树种可能更易受暖冬影响而出现物候错配风险，中纬度树种潜在适应力较强，风险较小；而低纬度树种较大的种间差异反映了不同的生理策略分化，可能与其生态位分布优化或种间竞争平衡有关。这些结果可为经济林区划、物种引种选择及森林更新管理提供依据。未来可结合长期监测与多因子控制试验，进一步提升物候模型在变暖情景下的预测能力。

参　考　文　献

[1] Keenan T F, Gray J, Friedl M A, et al. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology[J]. Nature Climate Change, 2014, 4(7): 598−604.

[2] Lu X, Keenan T F. No evidence for a negative effect of growing season photosynthesis on leaf senescence timing[J]. Global Change Biology, 2022, 28(9): 3083−3093.

[3] Chamberlain C J, Cook B I, Garcia D C A I, et al. Rethinking false spring risk[J]. Global Change Biology, 2019, 25(7): 2209−2220.

[4] 陈心怡, 吴晨, 黄锦学, 等. 增温对林木细根物候影响的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2023, 47(11): 1471−1482.
Chen X Y, Wu C, Huang J X, et al. Effects of warming on fine root phenology of forests: a review[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(11): 1471−1482.

[5] 江泽平. 温带木本植物芽休眠的解除与温度 [J]. 林业科学, 1995, 31(2): 160−168.
Jiang Z P. The effect of temperature on dormancy release in buds of temperature woody perennials: a review[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1995, 31(2): 160−168.

[6] Ettinger A, Chamberlain C, Morales-Castilla I, et al. Winter temperatures predominate in spring phenological responses to warming[J]. Nature Climate Change, 2020, 10(12): 1137−1142.

[7] Fu Y H, Piao S, Vitasse Y, et al. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980−2012: effects of chilling, precipitation and insolation[J]. Global Change Biology, 2015, 21(7): 2687−2697.

[8] 周广胜, 宋兴阳, 周梦子, 等. 植物物候变化的全气候生产要素影响机制与模型研究 [J]. 中国科学: 生命科学, 2023, 53(3): 380−389.
Zhou G S, Song X Y, Zhou M Z, et al. Advances in influencing mechanism and model of total climatic production factors of plant phenology change[J]. Scientia Sinica Vitae, 2023, 53(3): 380−389.

[9] Man R, Lu P, Dang Q L. Effects of insufficient chilling on budburst and growth of six temperate forest tree species in Ontario[J]. New Forests, 2021, 52(2): 303−315.

[10] Campbell R K, Sugano A I. Genecology of bud-burst phenology in Douglas-fir: response to flushing temperature and chilling[J]. Botanical Gazette, 1979, 140(2): 223−231.

[11] Smith M W, Carroll B L, Cheary B S. Chilling requirement of pecan[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1992, 117(5): 745−748.

[12] Baumgarten F, Zohner C M, Gessler A, et al. Chilled to be forced: the best dose to wake up buds from winter dormancy[J]. New Phytologist, 2021, 230(4): 1366−1377.

[13] 胡植, 王焕炯, 戴君虎, 等. 利用控制实验研究植物物候对气候变化的响应综述 [J]. 生态学报, 2021, 41(23): 9119−9129.
Hu Z, Wang H J, Dai J H, et al. Using controlled experiments to investigate plant phenology in response to climate change: progress and prospects[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(23): 9119−9129.

[14] 刘艺鸣. 不同季节昼夜升温对亚热带树种休眠物候特性的影响 [D]. 浙江: 浙江农林大学, 2024.
Liu Y M. The effect of daytime and nighttime warming in different seasons on the dormant phenological characteristics of subtropical plants[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2024.

[15] Song Z, Song X, Pan Y, et al. Effects of winter chilling and photoperiod on leaf-out and flowering in a subtropical evergreen broadleaved forest in China[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 458: 117766.

[16] Zhang R, Lin J, Wang F, et al. The chilling requirement of subtropical trees is fulfilled by high temperatures: a generalized hypothesis for tree endodormancy release and a method for testing it[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 298: 1−12.

[17] 王琳婷. 多尺度绿地空间格局与近地气候效应的关联研究: 以广州市为例 [D]. 广州: 华南理工大学, 2021.
Wang L T. Relationship between multi-scale green spatial pattern and near-ground climate effect: a case study of Guangzhou[D]. Guangzhou: South China University of Technology, 2021.

[18] Jewaria P K, Hanninen H, Li X, et al. A hundred years after: endodormancy and the chilling requirement in subtropical trees[J]. New Phytologist, 2021, 231(2): 565−570.

[19] National Centers for Environmental Information. Global Summary of the Day - GSOD[EB/OL]. (2025−06−04) [2025−06−09]. https://www.ncei.noaa.gov/data/global-summary-of-the-day/archive/.

[20] Zhang R, Lin J H, Wang F C, et al. Spring phenology in subtropical trees: developing process-based models on an experimental basis[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 314: 1−14.

[21] Zhang R, Li Z J, Liang L, et al. Organ-specific rest and quiescence in response to chilling and forcing in subtropical *Torreya grandis* trees[J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2024, 349: 1−11.

[22] 丛楠, 张扬建, 朱军涛. 北半球中高纬度地区近 30 年植被春季物候温度敏感性 [J]. 植物生态学报, 2022, 46(2): 125−135.
Cong N, Zhang Y J, Zhu J T. Temperature sensitivity of vegetation phenology in spring in mid- to high-latitude regions of Northern Hemisphere during the recent three decades[J]. Chinese

Journal of Plant Ecology, 2022, 46(2): 125−135.

[23] Chen L, Huang J G, Ma Q, et al. Spring phenology at different altitudes is becoming more uniform under global warming in Europe[J]. Global Change Biology, 2018, 24(9): 3969−3975.

[24] Provost G L, Lalanne C, Lesur I, et al. Oak stands along an elevation gradient have different molecular strategies for regulating bud phenology[J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 108.

[25] Zohner C M, Benito B M, Svenning J C, et al. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants[J]. Nature Climate Change, 2016, 6(12): 1120−1123.

[26] Ren S, Chen X, Pan C. Temperature-precipitation background affects spatial heterogeneity of spring phenology responses to climate change in northern grasslands (30° N−55° N)[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 315: 108816.

[27] Delgado A, Egea J A, Fernandez E, et al. Discrepancies in methodologies to determine chill requirements in temperate fruit trees constrain guidelines for future plantings in a global warming context[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2024, 349: 109970.

[28] Zeng X, Du Y, Vitasse Y. Untangling winter chilling and spring forcing effects on spring phenology of subtropical tree seedlings[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2023, 335: 109456.

[29] 欧阳明, 杨清培, 祁红艳, 等. 亚热带落叶与常绿园林树种非结构性碳水化合物的季节动态比较 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2014, 38(2): 105−110.
Ouyang M, Yang Q P, Qi H Y, et al. A comparison of seasonal dynamics of nonstructural carbohydrates for deciduous and evergreen landscape trees in subtropical region, China[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2014, 38(2): 105−110.

[30] 郑云普, 王贺新, 娄鑫, 等. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展 [J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1188−1196.
Zheng Y P, Wang H X, Lou X, et al. Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: a review[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(4): 1188−1196.

[31] Löiez S, Piper F I. Phenology explains different storage remobilization in two congeneric temperate tree species with contrasting leaf habit[J]. Tree Physiology, 2022, 42(3): 501−512.

[32] 章异平, 海旭莹, 徐军亮, 等. 秦岭东段栓皮栎枝条非结构性碳水化合物含量的季节动态 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(6): 521−531.
Zhang Y P, Hai X Y, Xu J L, et al. Seasonal dynamics of non-structural carbohydrate content in branch of *Quercus variabilis* growing in east Qinling Mountain range[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(6): 521−531.

[33] Han Q, Kabeya D, Inagaki Y, et al. Carbon use strategies in shoot and acorn growth of two evergreen broadleaf trees unraveled by seasonal carbohydrate measurements and carbon isotope analysis[J]. Tree Physiology, 2024, 44(13): 221−231.

[34] Zhang R, Li Z J, Liang L, et al. Organ-specific rest and quiescence in response to chilling and forcing in subtropical *Torreya grandis* trees[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2024, 349: 109968.

[35] Chang C Y Y, Bräutigam K, Hüner N P A, et al. Champions of winter survival: cold acclimation and molecular regulation of cold hardiness in evergreen conifers[J]. New Phytologist, 2021, 229(2): 675−691.

[36] Hamilton J A, Kayal W E, Hart A T, et al. The joint influence of photoperiod and temperature during growth cessation and development of dormancy in white spruce (*Picea glauca*)[J]. Tree Physiology, 2016, 36(11): 1432−1448.

[37] Hiejima S, Seino H, Hachisuka R, et al. Physiological and biochemical traits of dormancy release and growth resumption in Japanese cedar in the warm-temperate zone[J]. Forest Science, 2025, 71(3): 321−343.

[38] Zheng J B, He Y, Wang F, et al. Dormancy characteristics of lammas-growth seedlings of subtropical trees and their phenological responses to experimental warming[J]. Tree Physiology, 2024, 44(11): tpae124.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 马履一）