

中国常见木本植物春季展叶物候及叶冻害变化

陶泽兴¹, 戴君虎^{1,2,3}

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所陆地表层格局与模拟院重点实验室, 北京 100101;
2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 中国—巴基斯坦地球科学研究中心, 伊斯兰堡 45320)

摘要:植物遭受冻害将导致细胞脱水、光合能力降低,造成巨大的生态和经济损失。过去40年,气候增暖一方面降低了霜冻事件的发生频率和强度,另一方面使植物春季物候期提前,延长了植物叶和花暴露在严酷低温环境的时间。准确评估植物冻害变化需综合考虑气候增暖的双重效应。目前,国内尚未有研究对植物在中国不同气候分区的冻害进行系统分析。论文基于中国物候观测网的物候观测记录,计算了过去40年4种常见木本植物(榆树、刺槐、垂柳、白蜡)叶的春季冻害程度,揭示了冻害变化的时空格局,同时探究了春季最大冻害发生时间的变化及其与物候的关系。研究发现:①各物种展叶始期主要呈提前趋势,约60%的区域提前趋势显著($P<0.05$)且幅度超过1 d/a。②各物种在72.22%~83.03%的区域最大冻害发生时间提前,这与其更早的展叶始期密切相关。其中,各物种在温带地区最大冻害时间提前最多(8.3 d),其次为暖温带、亚热带、高原气候和寒温带地区。③榆树、刺槐和垂柳叶的春季冻害较大,最大冻害主要出现在50°N以北及青藏高原西侧部分地区。相比之下,白蜡由于展叶始期较晚且叶的抗冻性较强,其受到的冻害相对较小。榆树、刺槐和垂柳的年平均冻害程度显著增大($P<0.05$),而白蜡的冻害程度变化整体不明显。就不同气候分区而言,榆树和垂柳在温带地区冻害增加的比例最大,刺槐在高原气候区冻害增加的比例近10%,在寒温带、温带和暖温带区的冻害增加的比例均在3%~6%之间,白蜡仅在暖温带地区的冻害有所增加。研究结果可为准确评估植物冻害风险、制定具有区域差异的气候变化响应和适应策略提供参考。

关键词:物候;展叶;抗冻性;冻害;木本植物

冻害是影响植物生长发育和繁殖的严重自然灾害之一^[1]。冻害诱导冰核在质外体中形成,从而对细胞膜造成物理损伤,导致细胞脱水死亡^[2]。植物芽、叶和花遭受冻害将导致植物光合能力下降、果实产量减少,进而使得群落生产力降低,并造成巨大的生态和经济损失^[3-5]。有研究表明,仅一次0℃以下的霜冻事件就可能导致植物高达90%的产量损失^[6]。一般而言,植物在冬季休眠期内的抗冻性较强,甚至能耐受零下几十度的低温^[7],因此较少遭受冻害^[8]。然而,随着春季回暖,气温逐渐升高,植物的抗冻能力经过脱锻炼后迅速降低^[9]。因此,在植物春季展叶或开花期间突发气温骤降等事

件时,植物极易受冻害的影响^[10]。评估植物在春季遭遇的冻害风险对制定气候变化的响应和适应策略具有重要意义。

过去几十年,气候变化已导致欧洲地区植物的春季冻害发生了明显变化^[11]。如对欧洲中部13种植物春季叶和花的冻害模拟研究发现,由于终霜冻日提前速率大于植物物候提前速率,霜冻时段整体缩短,植物的冻害风险降低^[12]。这一结论在后续研究中也得到了进一步验证^[7,13]。但与此相反,对瑞士地区13种乔木和灌木的冻害模拟结果显示,1950—2011年各物种春季冻害主要呈增大趋势^[14],这一结论也得到了部分研究的支持^[15]。有学者尝试对中

收稿日期:2022-09-20;修订日期:2022-11-06。

基金项目:国家重点研发计划项目(2018YFA0606102);国家自然科学基金项目(41901014)。**[Foundation:** National Key Research and Development Program of China, No. 2018YFA0606102; National Natural Science Foundation of China, No. 41901014.]

第一作者简介:陶泽兴(1989—),男,湖北十堰人,博士,副研究员,主要从事物候学和全球变化研究。

E-mail: taozx.12s@igsrr.ac.cn

引用格式:陶泽兴,戴君虎. 中国常见木本植物春季展叶物候及叶冻害变化[J]. 地理科学进展, 2023, 42(4): 766-781. [Tao Zexing, Dai Junhu. Variations in spring leaf phenology and leaf freezing damage of common woody species in China. Progress in Geography, 2023, 42(4): 766-781.] DOI: 10.18306/dlkxjz.2023.04.012

国典型站点的植物冻害进行探讨,结果显示,1976—2016年中国香港等特定站点的植物冻害变得更加频繁^[16],但温带地区大部分站点的植物冻害反而有所减弱^[17-18]。由此可见,植物春季冻害变化的方向和幅度根据研究物种和研究区域的不同存在较大差异。

这种差异的可能原因是气候增暖对植物春季冻害的影响具有双重性。首先,春季气温持续升高导致全球大部分地区霜冻日数减少,霜冻强度降低、最后一次发生霜冻事件的日期即终霜冻日大幅提前^[19]、植物遭遇冻害的潜在时段缩短^[20]。例如,中国577个气象站点的观测记录显示,1961—2007年霜冻日数平均每年减少0.34 d^[21-22]。在此影响下,植物遭受的冻害风险可能呈减小趋势。然而,春季增温同时使植物春季物候发生的积温需求能更快满足,导致春季物候期显著提前^[23]。例如,通过对中国1263条物候变化序列的荟萃分析显示,1960—2011年木本植物春/夏季物候平均每年提前0.23 d,并且提前幅度在1980年代以后更大^[24]。植物春季物候的提前将导致植物的叶和花在春季回暖前更早地暴露在低温环境中,也更易遇到强烈的冻害事件^[25-26],进而导致植物的冻害风险增大。因此,植物冻害变化取决于冻害发生强度、频率与植物物候变化的权衡关系。

中国地域辽阔,气候复杂。不同气候区初、终霜冻日期及其年际变化差异明显^[22],且植物春季物候在南方地区的提前幅度显著大于北方^[24]。在此综合影响下,植物冻害可能呈现较大的空间差异。目前,国内仅有少数研究在有限的站点结合植物物候变化开展了植物冻害风险分析^[18],仍缺乏对植物冻害在全国时空分布格局的系统评估。本文基于中国物候观测网(www.cpon.ac.cn)的物候记录和日平均温度、最低温度格网数据,模拟了1980—2018年4种中国典型落叶阔叶木本植物(榆树、刺槐、白蜡、垂柳)在全国的物候变化和春季冻害变化。本文的目标是:①揭示在升温导致的霜冻事件变化和物候变化的综合影响下,植物叶春季冻害变化的时空格局,识别冻害的种间差异;②探究植物叶最大冻害发生时间的变化及其与植物物候的关系。本文研究结果可为准确评估植物冻害风险、针对不同区域制定气候变化的响应和适应策略提供参考。

1 数据与方法

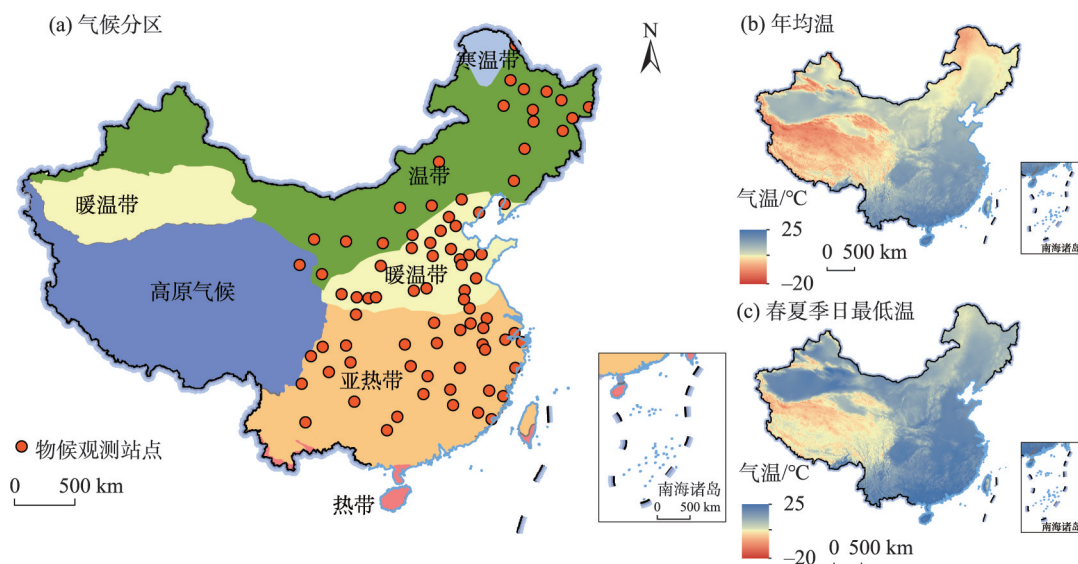
1.1 研究区概况和数据

本文的研究对象(榆树、刺槐、白蜡、垂柳)均为中温带针叶与落叶阔叶混交林、暖温带落叶阔叶林的优势物种,在中国分布广泛(表1、图1)。榆树、垂

表1 研究涉及的物种信息
Tab.1 Summary information of the species investigated in this study

物种名	拉丁名	站点数量/个	观测站点	记录数量/条	平均展叶始期(序日)	无分布省份
榆树	<i>Ulmus pumila</i>	53	蚌埠、保定、北安、北京、承德、贵阳、哈尔滨、汉中、杭州、合肥、呼和浩特、呼玛、虎林、黄山、霍山、鸡西、济南、佳木斯、酒泉、昆明、拉萨、民勤、牡丹江、南昌、南充、南京、嫩江、齐齐哈尔、秦皇岛、沈阳、石家庄、太原、天津、潍坊、乌鲁木齐、乌苏、武功、西安、西宁、锡林浩特、邢台、熊岳、徐州、延安、伊春、宜昌、银川、鄯县、榆林、原平、张家口、长春、郑州	545	4月13日 (104.8)	海南
刺槐	<i>Robinia pseudoacacia</i>	49	蚌埠、保定、北京、常德、承德、贵阳、哈尔滨、杭州、合肥、衡阳、呼和浩特、黄山、吉安、济南、昆明、拉萨、民勤、牡丹江、南昌、南充、南京、南平、嫩江、秦皇岛、沈阳、石家庄、太原、天津、屯溪、潍坊、武功、武汉、西安、西昌、西宁、信阳、邢台、熊岳、徐州、雅安、延安、宜宾、宜昌、银川、榆林、原平、张家口、长春、郑州	568	4月12日 (103.0)	海南
垂柳	<i>Salix babylonica</i>	54	蚌埠、保定、北安、北京、承德、福州、贵阳、桂林、哈尔滨、杭州、合肥、衡阳、呼和浩特、虎林、黄山、鸡西、济南、佳木斯、昆明、柳州、牡丹江、南昌、南充、南京、南平、嫩江、平湖、秦皇岛、厦门、沈阳、石家庄、太原、天津、屯溪、潍坊、武功、武汉、西安、西昌、西宁、信阳、邢台、熊岳、宿县、雅安、延安、宜宾、银川、鄯县、榆林、原平、张家口、长春、郑州	522	3月20日 (80.9)	—
白蜡	<i>Fraxinus hinensis</i>	19	保定、北京、贵阳、哈尔滨、呼和浩特、昆明、柳州、南昌、秦皇岛、太原、天津、乌鲁木齐、乌苏、西安、邢台、熊岳、延安、银川、郑州	195	4月7日 (98.4)	西藏、新疆、青海

注:序日指从1月1日起的日数;“—”表示该物种在所有省份区域均有分布;未包含港澳台地区数据。



注:本图基于自然资源部标准地图服务网站下载的审图号为GS(2019)1823号的标准地图制作,底图无修改。下同。

图1 研究区气候分区^[30]和气候标准时段(1981—2010年)气候背景

Fig.1 Climate zones and climatic background of the study area during the standard period (1981–2010)

柳和白蜡原产于中国,经长期适应,对于冷气候的忍耐力相对较强;而刺槐是一种原产于北美的温带树种,18世纪末引入中国,抗冻性相对较差^[27]。选择这4种植物为研究对象有良好的地域代表性,且能较好地反映植物抗冻性和冻害变化的种间差异。此外,本文从中国物候观测网获取了各物种1963—2018年的展叶始期观测数据。这4种植物在中国物候观测网的物候观测记录最丰富,因此,以这4种植物为研究对象建立的物候模型代表性较强、精度较高。根据中国物候观测方法,展叶始期定义为观测植株出现第一批有一、二片的叶片平展的时间^[28]。综合中国木本植物分布图集^[29]、全球生物多样性信息网络(Global Biodiversity Information Facility, GBIF)、中国数字植物标本馆(Chinese Virtual Herbarium, CVH)的记录可识别各物种在中国无分布的省份(表1)。本文将各物种有分布记录的省份作为该物种的理论分布区。在后续分析中,仅对各物种在理论分布区内的物候和冻害变化格局进行研究。

为分析各物种在中国地区的物候和冻害时空格局,首先需要利用物候模型将站点物候数据插值为覆盖全国的物候格网数据。用于物候模型建模的站点气象数据来源于中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>),主要包括1963—2018年各物候观测站点最相邻气象站点的逐日平均气温。其中,西安、贵

阳等气象站点的气温数据进行了均一化处理,以消除站点迁址的影响^[31]。1980—2018年全国格网温度数据来源于中国区域地面气象要素驱动数据集^[32],空间分辨率为0.1°,时间分辨率为3 h。基于该数据集,提取了全国逐日的平均温度和最低温度,用于物候和冻害模拟计算及时空格局分析。

1.2 研究方法

1.2.1 冻害时段和冻害程度计算

植物叶片春季的冻害损伤取决于春季低温事件的发生时间、强度和植物叶片的抗冻性^[3,20,33–34]。当春季某日的最低温度低于抗冻性时,记为一次冻害事件^[35]。由于中国地区植物展叶通常发生在7月中旬前^[36],且此后温度逐渐呈上升趋势,因此,将植物在7月15日前最后一次发生冻害事件的时间称为终霜日(last frost day, LFD)^[11]。若植物在展叶始期到7月15日之间发生1次及以上冻害事件,则植物在春季的冻害程度(FD)可计算为:

$$FD = LT_{50} - \min(T_{LUD}, T_{LUD+1}, \dots, T_{LFD}) \quad (1)$$

式中: LT_{50} 为植物叶片春季的抗冻性(温度); T_{LUD} , T_{LUD+1} , \dots , T_{LFD} 表示展叶始期到终霜日的逐日最低温度; \min 表示整个时段日最低温度的最小值。FD越大,表明植物叶片遭受的春季冻害越大。FD出现的日期称为最大冻害时间(occurrence time of maximum frost damage, T_{MFD})。若出现多个最大冻害时

间,则记录为第一次出现的时间。若植物在展叶始期到7月15日之间未发生冻害事件,则植物的冻害程度记为0。冻害时段和冻害程度计算方法示意图如图2所示。

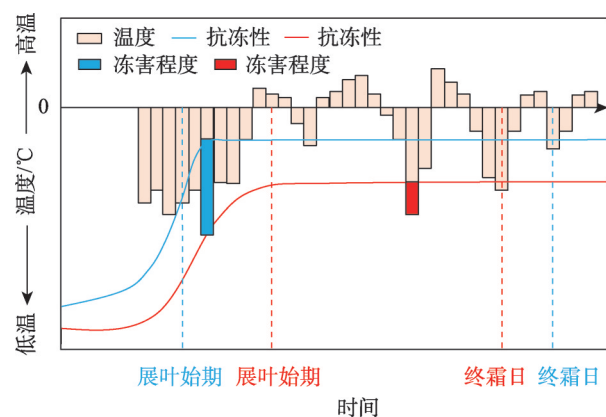
为表现植物叶片在春季抗冻性的种间差异,本文从已有研究中获取了基于实验测定的北京地区各物种叶片展叶后的抗冻性值(榆树、刺槐、垂柳和白蜡分别取 -1.4 、 -0.5 、 -6.1 和 -4.9 $^{\circ}\text{C}$),用于植物冻害时段和冻害程度的计算^[37]。但受种群遗传分化和对区域气候适应性的影响,同一物种在不同区域的抗冻性可能存在差异^[38]。通常情况下,生长在较冷区域的个体面临更严峻的低温环境,其抗冻性整体要强于生长在较暖区域的个体^[10,39]。由于目前缺乏全国不同地区的植物抗冻性实测数据,本文尝试构建了一个区域校正系数 α ,将各物种叶片在北京的抗冻性转换为在其他地区的抗冻性^[37]。转换公式如下:

$$LT_{50i} = LT_{50BJ} + (T_i - T_{BJ}) \times \alpha \quad (2)$$

式中: LT_{50i} 和 LT_{50BJ} 分别为植物叶片春季在地点*i*和北京的抗冻性, T_i 和 T_{BJ} 分别为地点*i*和北京的春季多年平均温度。校正系数 α 表示春季温度平均每高 1 $^{\circ}\text{C}$,抗冻性减小的绝对值,单位为 $^{\circ}\text{C}/^{\circ}\text{C}$ 。本文参考Li等^[40]在欧洲北部、中部和南部测定的欧洲白桦(*Betula pendula* Roth)抗冻性差异和3个区域的春季温度差异,将 α 设置为 0.05 。利用式(2)模拟各物种叶片春季在全国不同区域的抗冻性。

1.2.2 春季物候期模拟和检验

为模拟各物种在分布范围内逐年的展叶始期变化,首先基于中国物候观测网的观测数据,利用



注:图中红色和蓝色分别表示2个不同物种的物候期。

图2 冻害时段和冻害程度的示意图

Fig.2 Schematic diagram of the period and degree of frost damage

时空耦合(temporal-spatial coupling, TSC)模型进行春季展叶始期的建模^[39]。TSC模型在传统春暖(spring warming, SW)模型的基础上考虑了不同物种的积温阈值随纬度的变化,因此,在进行区域性物候模拟时的模拟精度要显著优于传统模型。在冬季温度较低的高纬地区,植物春季物候期发生所需要的积温阈值也相对较低。可采用不同站点各年份冬季(前一年12月到次年2月)均温来反映积温阈值的空间差异^[41]。TSC模型包含5个参数: t_0 、 T_b 、 a 、 b 和 f ,模型公式如下:

$$\sum_{t=t_0}^y R_f(x_t) = a + b \times e^{T_i^{w1}/f} \quad (3)$$

$$R_f(x_t) = \begin{cases} 0 & (x \leq T_1) \\ x_t - T_1 & (x \geq T_1) \end{cases} \quad (4)$$

式中: y 为展叶始期, x_t 是第*t*天的日平均气温, $R_f(x_t)$ 是驱动单元, T_1 为临界温度, t_0 是驱动单元开始累积的时间, a 、 b 、 f 是模型参数, T_i^{w1} 是站点*i*冬季的平均温度。

考虑到植物物候对气候响应的敏感性与植物生境条件相关,即植物在不同区域的物候模型参数可能存在一定差别,本文按照气候分区对物候观测站点进行划分,分别利用各气候区内的物候观测记录进行建模。由于寒温带观测站点少,因此将寒温带和温带的观测数据合并进行建模。其中,每次建模选取某区域所有样本中奇数年的物候观测数据进行建模和参数估计,偶数年的数据用于外部检验。参数估计采用最小二乘法,使模拟日期和观测日期的误差平方和最小。建模过程采用模拟退火算法^[42-43]。利用方差解释量 R^2 和均方根误差(root mean square error, RMSE)对模型效果进行评价。

1.2.3 时空格局分析

分别以年份为自变量,各物种展叶始期和冻害程度为因变量进行回归分析,回归系数即为展叶始期和冻害的年际变化趋势。通过对最低温度数据进行滑动*t*检验分析发现,1985—2015年,全国平均最低温度在每一年的前后2个时段(如1980—1985年和1986—2018年)都呈现显著差异($P < 0.001$)。因此考虑将1980—2018年分为2个长度相近的时段,即1980—1999年和2000—2018年,并对这2个时段的植物最大冻害时间进行比较。同时,为比较植物冻害程度及最大冻害时间变化的空间格局,按照气候分区分别进行统计,并比较各气候分区间的差异。由于各物种在热带地区的冻害可能不明显,因

此,仅对寒温带、温带、亚热带、暖温带和高原气候区5个气候分区进行统计。

2 结果与分析

2.1 春季物候变化的时空格局

利用TSC模型模拟各物种展叶始期的参数和模拟效果如图3和表2所示。在内部检验中,各物种展叶始期在不同区域观测值和预测值的平均均方根误差(RMSE)为6.19~7.58 d,拟合优度(R^2)平均可达0.54~0.66。在交叉检验中,RMSE和 R^2 分别为5.20~8.03 d和0.62~0.77,表明TSC模型可较为准确地预测所选物种的展叶始期。

利用构建的TSC模型模拟了各物种1980—2018年在不同区域的展叶始期(图4)。总体而言,榆树、刺槐和白蜡的平均展叶始期集中在4月下旬,

且在空间上呈现显著的南早北晚特征,空间上的标准差约1个月。相比之下,垂柳的展叶始期相对较早(主要集中在4月中旬),且南北差异更加明显(标准差约40 d)。从变化趋势的空间格局上看,各物种展叶始期在大部分区域均呈现提前趋势,提前趋势显著($P<0.05$)且提前幅度大于1 d/a的区域占总面积的近60%。各物种展叶始期显著推迟的区域面积不超过总面积的20%,这些区域主要位于青藏高原的西北部 and 北部边缘。

各物种平均展叶始期的年际变化相似,最晚的展叶始期出现在1980年和1988年,最早的展叶始期发生在2009年和2018年(图5)。值得注意的是,所有物种展叶始期在2010—2012年间均出现一个小的峰值。在此时段内,各物种展叶始期大多晚于其多年平均值。就变化趋势而言,1980—2020年各物种展叶始期总体呈显著提前趋势,提前幅度达到

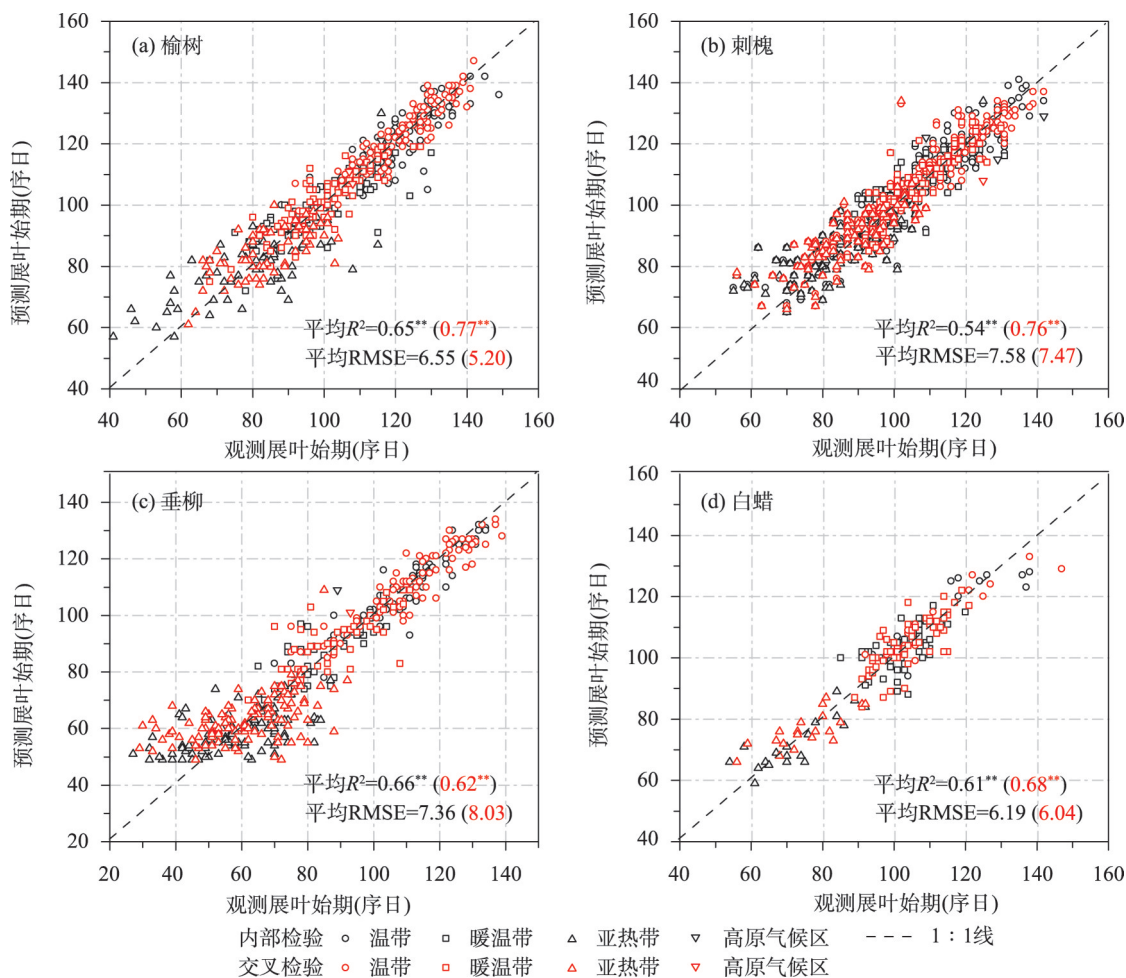


图3 不同气候区春季物候模型的拟合效果

Fig.3 Performance of the TSC model in simulating the leaf unfolding date of the species for different climatic regions

表2 不同区域春季物候模型参数

Tab.2 Summary of the parameters in phenological models of different regions

物种名	气候分区	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>f</i>	<i>T_i</i>	<i>t₀</i>
榆树	温带	241.31	69.49	7.67	0.66	30
	暖温带	232.60	58.12	8.16	0.71	22
	亚热带	170.26	15.18	9.53	3.86	28
	高原气候区	197.04	160.74	4.28	0.75	17
刺槐	温带	236.35	183.39	8.88	1.80	24
	暖温带	173.75	66.65	8.49	3.73	28
	亚热带	254.95	51.44	7.94	2.44	24
	高原气候区	182.82	186.12	4.59	1.08	16
垂柳	温带	172.33	15.59	9.28	0.01	29
	暖温带	171.21	15.51	7.96	0.01	25
	亚热带	170.28	15.32	4.61	0.04	23
	高原气候区	174.43	17.62	9.15	0.01	30
白蜡	温带	318.42	29.05	4.48	0.25	21
	暖温带	176.98	111.96	9.70	2.48	27
	亚热带	213.23	26.67	5.83	1.38	28

0.24~0.27 d/a。

2.2 植物春季最大冻害时间变化

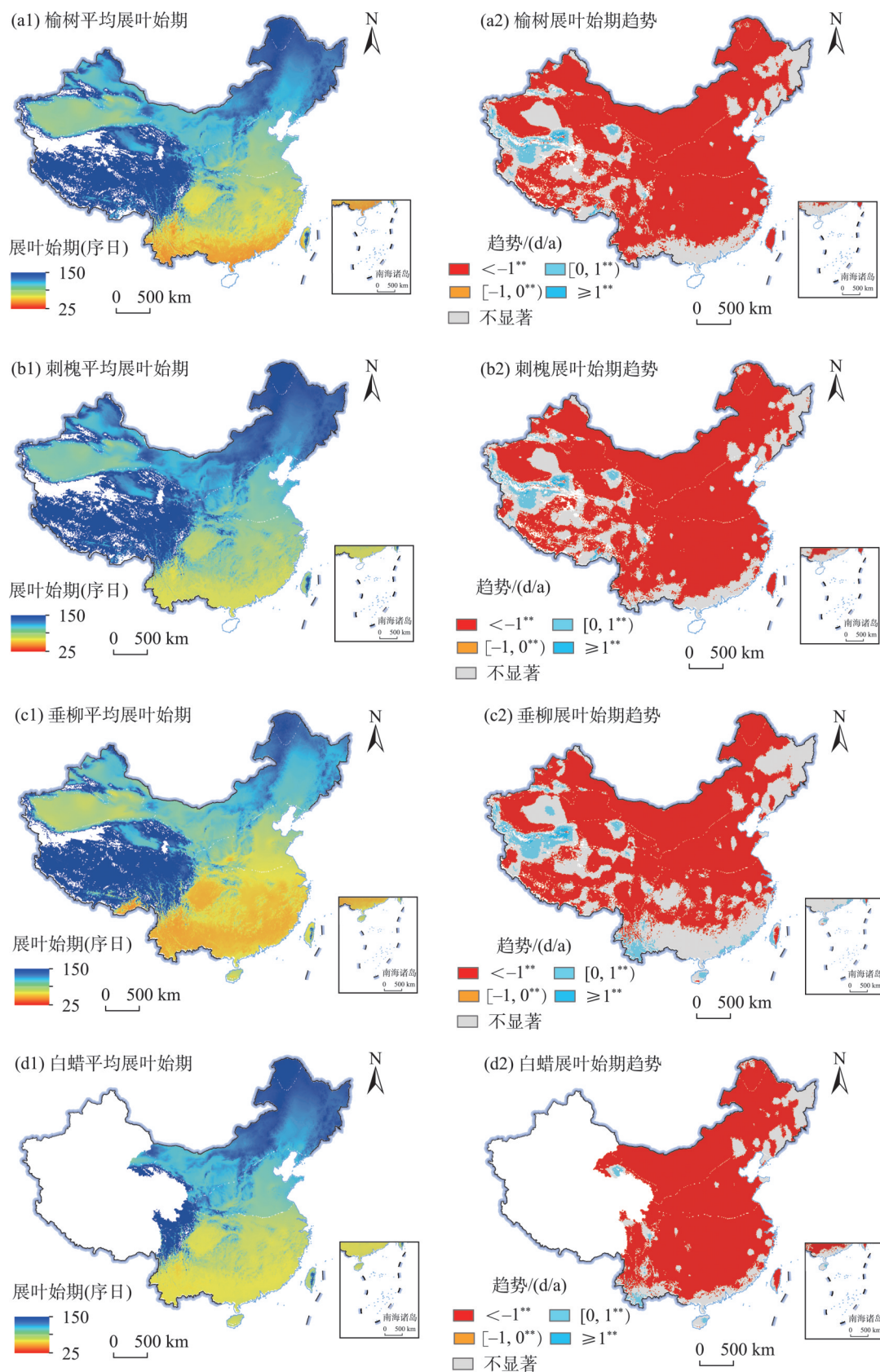
除冻害程度外,各物种叶片发生最大冻害的时间在 1980—1999 年和 2000—2018 年 2 个时段也呈现明显差异(图 6)。在前一时段,各物种在全国的平均最大冻害时间为 5 月 4 日(序日:126),标准差 14.5 d;在后一时段,平均最大冻害时间提前了约一周(4 月 27 日,序日:119),标准差和前一时段基本一致。频率分布结果显示,各物种最大冻害时间提前的区域面积占比达到 72.22%~83.03%。其中,榆树、刺槐、垂柳最大冻害时间提前幅度主要集中在 0~10 d,占比分别达到 48.2%、53.2% 和 32.7%。而白蜡最大冻害时间提前 10~25 d 的区域最多。最大冻害时间推迟的区域面积占比仅为 1/6。

除亚热带外,各物种在不同气候分区的最大冻害时间均主要呈提前趋势(图 7)。其中,各物种在温带地区最大冻害时间的提前最明显,2000—2018 年比 1980—1999 年平均提前 8.3 d。其次为暖温带(平均提前 6.2 d)、亚热带(平均提前 5.2 d)、高原气候区(平均提前 3.9 d)和寒温带(平均提前 3.4 d)。此外,最大冻害时间变化也呈现明显的种间差异。其中,白蜡最大冻害时间的提前幅度最大,在所有气候分区平均提前 8.6 d。其他 3 个物种最大冻害时间的提前幅度约为白蜡的 1/2(4.4~4.9 d)。

2.3 植物春季冻害变化的时空格局

图 8 显示了不同物种叶片春季冻害的多年平均值和变化趋势。总体上,榆树、刺槐的春季冻害程度相对较高,特别是在东北 50°N 以北、天山北部以及青藏高原西缘部分地区。这 2 个树种最大冻害分别达到 2.37、2.78 °C,平均冻害分别为 0.11、0.10 °C。相较而言,垂柳和白蜡的春季冻害程度较低。垂柳的最大冻害出现在青藏高原西部和北部边缘地区,最大冻害程度约为榆树和刺槐的 1/4(0.63 °C),平均冻害仅为榆树和刺槐的约 1/5(0.02 °C)。白蜡的冻害程度总体最低,最大冻害为 0.42 °C,平均冻害(0.003 °C)远低于其他物种。各物种冻害的年际波动也较为相似。最低冻害均发生在 1988 年前后,而 2001、2014 和 2018 年是 3 个冻害峰值年份。就年际趋势而言,榆树、刺槐和垂柳的年平均冻害程度显著增大($P<0.05$),而白蜡的冻害变化不显著。

不同气候分区下,各物种的平均冻害呈现较大差异(图 9)。其中,春季冻害在寒温带地区最为显著(榆树和刺槐的平均冻害超过 0.4 °C),在温带、暖温带和高原气候区域较少(平均值不到 0.2 °C),在亚热带地区极少发生。就冻害的变化趋势来看,榆树和垂柳在寒温带地区冻害增加的比例最大,其次为温带、高原气候区和暖温带。刺槐在高原气候区冻害增加的比例近 10%,在寒温带、温带和暖温带区的冻害增加的比例均在 3%~6% 之间。白蜡仅在暖温带地区的冻害有所增加,冻害增加的比例约为



注:本图基于中国物候观测网的观测数据进行模拟,覆盖全国范围。下同。

图4 各物种平均展叶始期及展叶始期变化趋势的空间格局

Fig.4 Spatial pattern of mean LUD and trend in LUD for each species

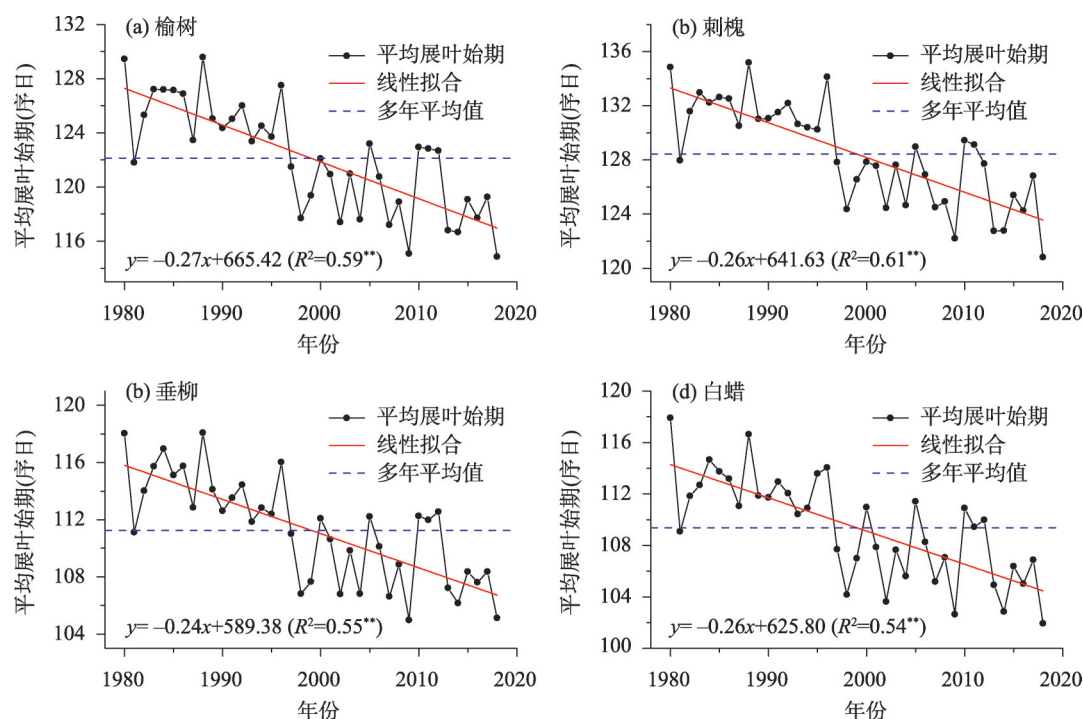


图5 各物种平均展叶始期的年际变化

Fig.5 Interannual variations in mean LUD for each species

0.5%。相比之下,榆树和刺槐的春季冻害在温带、暖温带和高原气候区的少数地区有所减少,这些地区占比均不足1%。

3 讨论

植物在长期适应环境过程中通过自身的变异和自然选择获得了对低温的适应能力,即植物的抗冻性。在整个生命周期内,植物抗冻性受温度和光周期调控,呈周期性变化,这是植物降低冻害风险的一种适应策略^[15,44]。总体而言,植物在初秋暴露在短日照环境下,木质部导管的水分被抽回,以防枝干发生冰冻时出现水膨胀而开裂;当温度降低至0℃以下,植物经过抗冻锻炼,抗冻性显著增强^[42]。在早春萌芽之前,植物经历一段时期的冷激后,芽开始对气温变暖和日照增长变得敏感,随着气温回升,植物抗冻性逐渐减弱^[8,45]。这种植物抗冻性的周期性变化与植物物候密切相关。已有研究提出植物抗冻性变化拐点和植物物候期近似对应,春季当芽的鳞片开始脱落(芽膨大)后,抗冻性开始下降,当超过一半的小枝的叶子展叶时,植物抗冻性达到最弱水平^[17]。因此,植物冻害通常更易发生在抗冻性最弱的展叶阶段。植物叶的春季冻害基本可表征

其全年的最大冻害。

早在1986年,Cannell等^[46]就提出冻害假说(frost damage hypothesis),指出虽然随着气候变暖,霜冻事件发生的频率减少、程度降低,终霜日提前,在一定程度上降低了植物冻害的概率,但气候变暖将同时导致树木过早萌芽,从而增大植物在早春霜冻期间遭受的冻害。后续大量研究对这一假说进行了论证。例如,对美国东北部和芬兰等地区木本植物的冻害分析结果显示,随着全球温度升高,植物物候期提前将导致植物遭受的冻害概率增大^[47-48]。本文的结果同样显示,榆树、刺槐和垂柳的展叶始期提前,年平均冻害程度均呈现显著增大趋势,进一步证实了物候提前导致植物冻害增大的负面效应。但值得注意的是,白蜡的年平均冻害程度变化并不明显,主要原因包括2个方面:首先相比于榆树和刺槐,白蜡春季叶的抗冻性(-4.9℃)更强,因此当暴露于程度较轻的霜冻事件中时,白蜡遭受的损伤相对较小。其次,白蜡的展叶始期(平均观测日期为4月7日)比垂柳(3月20日)晚半个多月,气候变暖使垂柳可能提前在2月底到3月初展叶,此时的低温环境较为严酷。而白蜡展叶时的环境仍相对较为温和,因此其遭受的早春冻害较小。综上所述,气候变暖背景下,展叶始期较早或抗冻性较弱

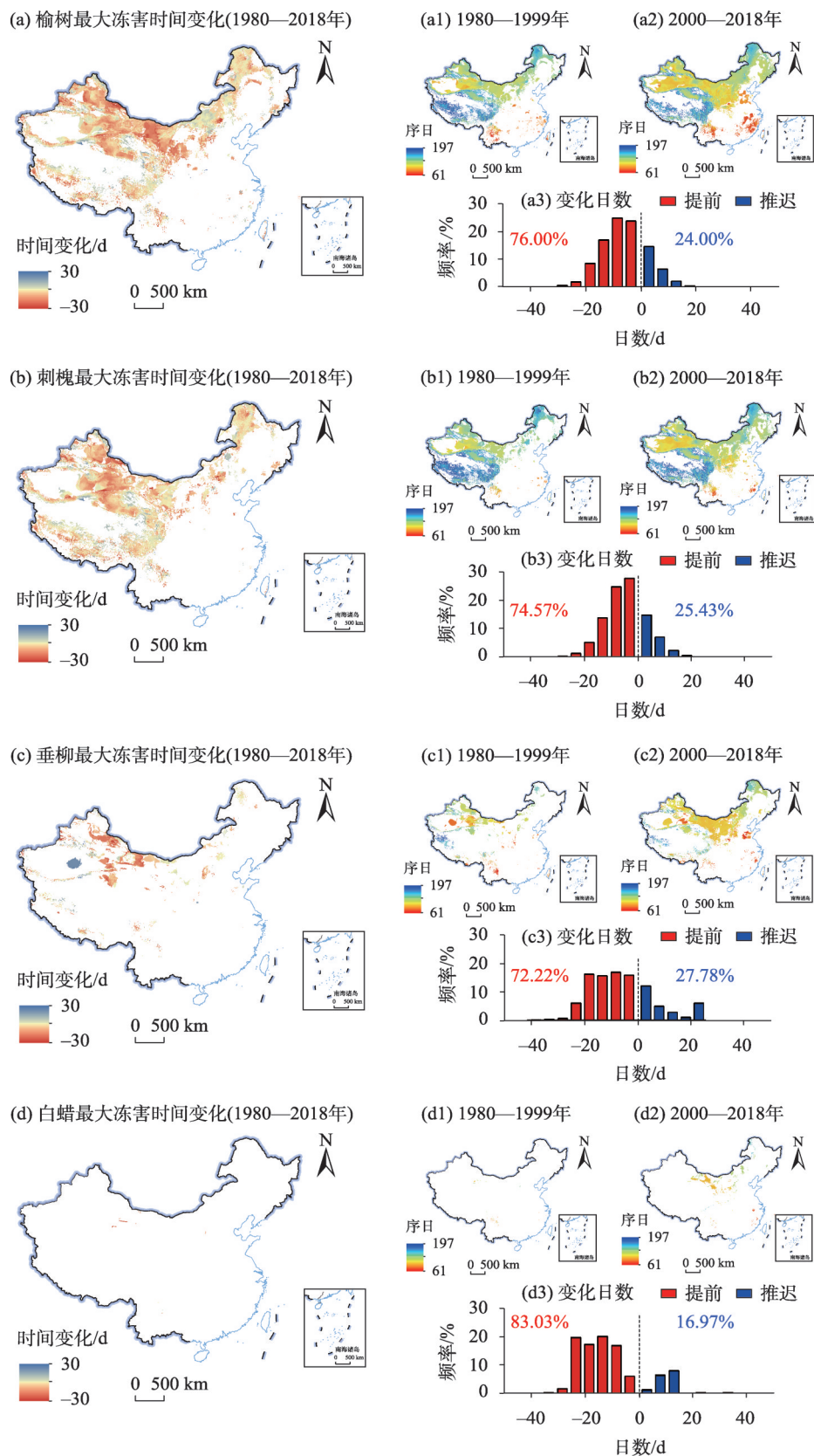
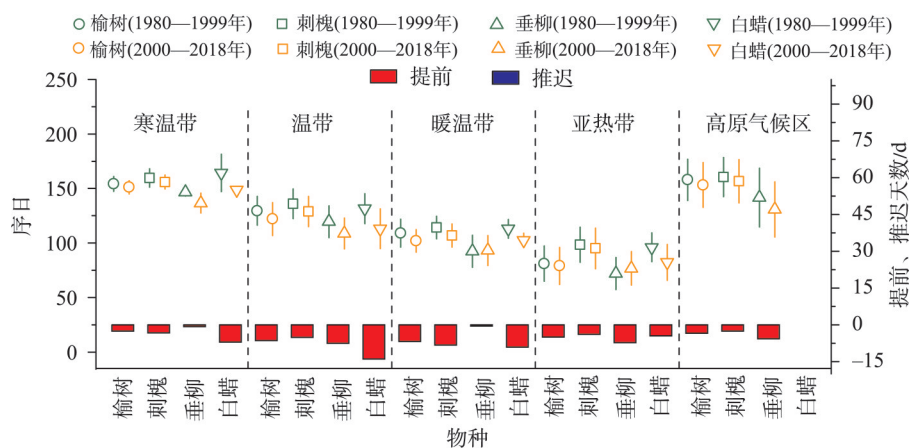


图6 最大冻害时间变化

Fig.6 Changes in the occurrence time of maximum frost damage



注:图中每个物种线段长度表示最大冻害时间变化标准差。

图7 不同气候分区最大冻害时间变化

Fig.7 Changes in the occurrence time of maximum frost damage for different climatic zones

的物种往往面临冻害事件时更加脆弱,冻害风险更高。

从本文的结果还可看出,各物种叶片发生最大冻害的平均时间为4月下旬到5月上旬,其中在北方大部分地区集中在3—4月,说明在大部分地区最大冻害仍发生在春季,特别是早春。春季气温回升后,因寒潮导致的突然急剧降温,即“倒春寒”现象,极易造成植物叶片冻伤。相比之下,夏季的温度变化较为平稳,极端低温较少,因此,植物叶片在夏季的最大冻害通常小于春季。但值得注意的是,青藏高原和东北部分地区由于春夏季温度整体较低,植物展叶较晚,因此叶的最大冻害主要发生在春末夏初。此外,本文还发现植物叶片的最大冻害时间呈现提前的趋势,与植物展叶始期的变化趋势相一致。这进一步证实在当前气候变化条件下,展叶始期提前是决定植物叶片冻害风险增大的决定性因素^[15]。

有研究表明,2000年后的10多年间全球变暖出现停滞现象,意味着在这一时段升温速率显著减缓^[49]。在此影响下,植物面临的低温事件的频率和强度也可能变化较小。但值得注意的是,植物展叶始期在此时段仍呈显著的提前趋势(图5),可能原因是植物展叶主要受季前2~3个月积温的影响。虽然全年平均温度的变化并不明显,但植物生长季前2个月的平均温度在21世纪初期显著升高^[50]。植物展叶的显著提前进一步增大植物暴露在极端低温环境的时间。因此,在整个全球变暖停滞的时段,特别是21世纪初期,植物面临的霜冻风险依然持续增大(图8)。

虽然本文发现过去50年植物遭受的冻害有所增加,但未来气候变化下植物的冻害风险是否会持续增加还值得进一步探讨。一方面,气候变化评估报告指出全球变暖停滞现象已结束,未来100年全球气候还将继续变暖,这将导致霜冻强度进一步减弱^[51];另一方面,有研究表明植物春季展叶物候对未来温度变化的敏感度有降低的趋势^[52],具体表现为植物春季物候提前趋势减缓。因此,增温对植物的正面影响可能会在某一阶段超过展叶提前带来的负面影响,从而使植物冻害变化出现“拐点”。

本文结果的不确定性体现在物候模型构建和植物抗冻性的区域校正2个方面。首先,木本植物春季物候虽然主要受温度影响,但有研究表明,在干旱、半干旱地区,降水对春季物候也同时存在直接和间接的影响^[53]。因此,在物候模型中仅考虑温度对春季展叶始期的影响可能在干旱、半干旱地区造成一定的不确定性。其次,植物对本地气候条件的适应性导致其不同地区的抗冻性差异,虽然这种区域性差异主要体现在秋、冬季,而在春、夏季较小^[37]。例如,Li等^[40]通过实验发现欧洲北部、中部和南部三种不同生态型的欧洲白桦(*Betula pendula* Roth)的抗冻性在6月的差异小于0.3℃,而在12月的抗冻性相差高达近8℃。本文在模拟植物抗冻性变化时,考虑了植物对本地气温条件的适应性所导致的抗冻性区域差异,即生长在较冷区域的抗冻性整体要强于生长在较暖区域的个体^[10,39],并尝试通过校正系数 α 近似对植物在不同区域的抗冻性进行校正。然而,有研究发现,高原地区植物的抗冻

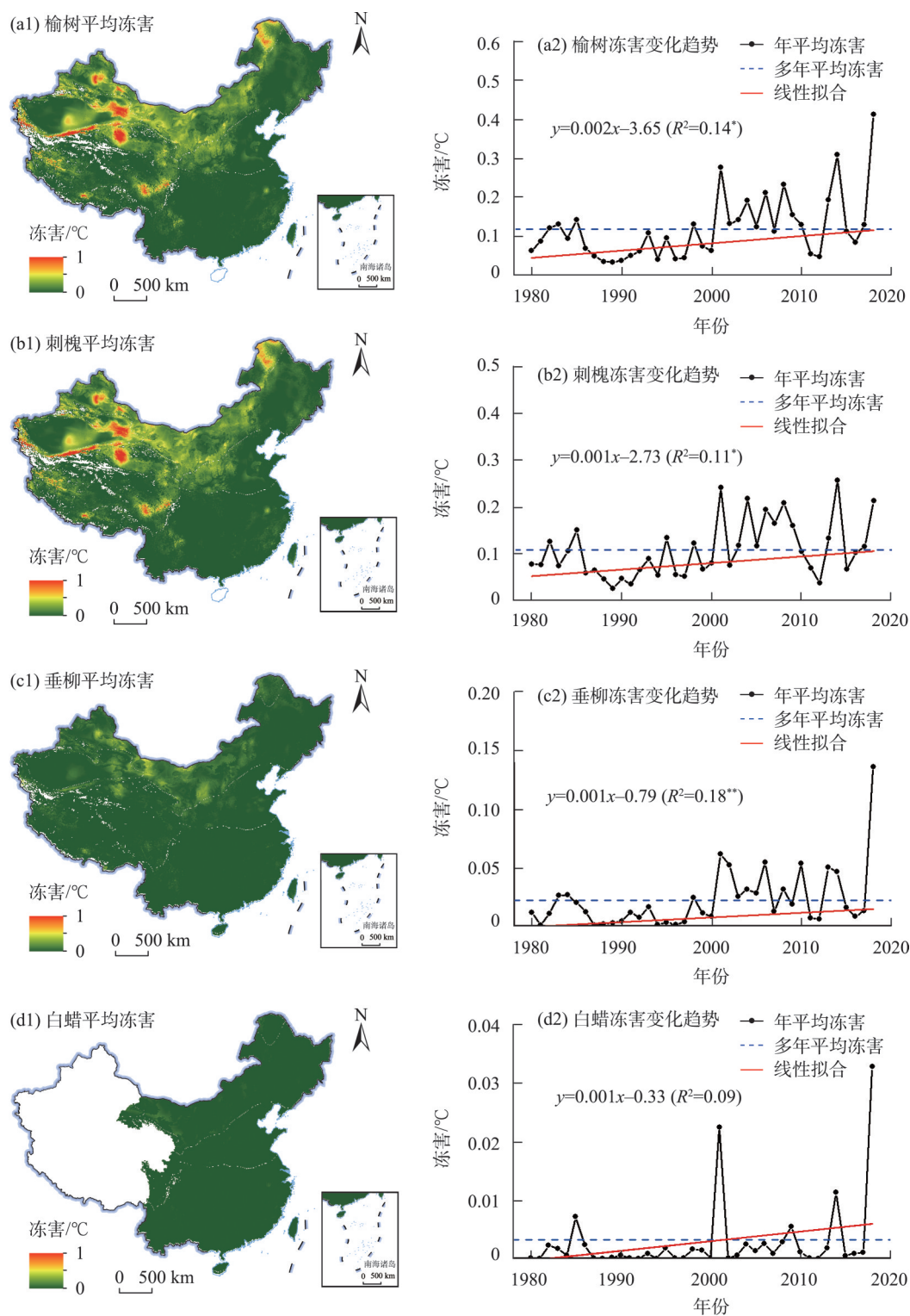


图8 各物种多年平均冻害的空间格局及冻害的年际变化

Fig.8 Spatial pattern of multiyear mean frost damage and interannual variations in frost damage for each species

性还与水分条件相关,可能原因是暴露在低温下的植物可能会表现出与暴露在干旱下的植物相似的生理反应,即细胞脱水,植物可同时通过渗透调节

来应对水分短缺和低温带来的压力^[54]。因此,干旱可能会在一定程度上增强植物抗冻性。未考虑干旱对植物抗冻性的影响也可能造成一定的不确定

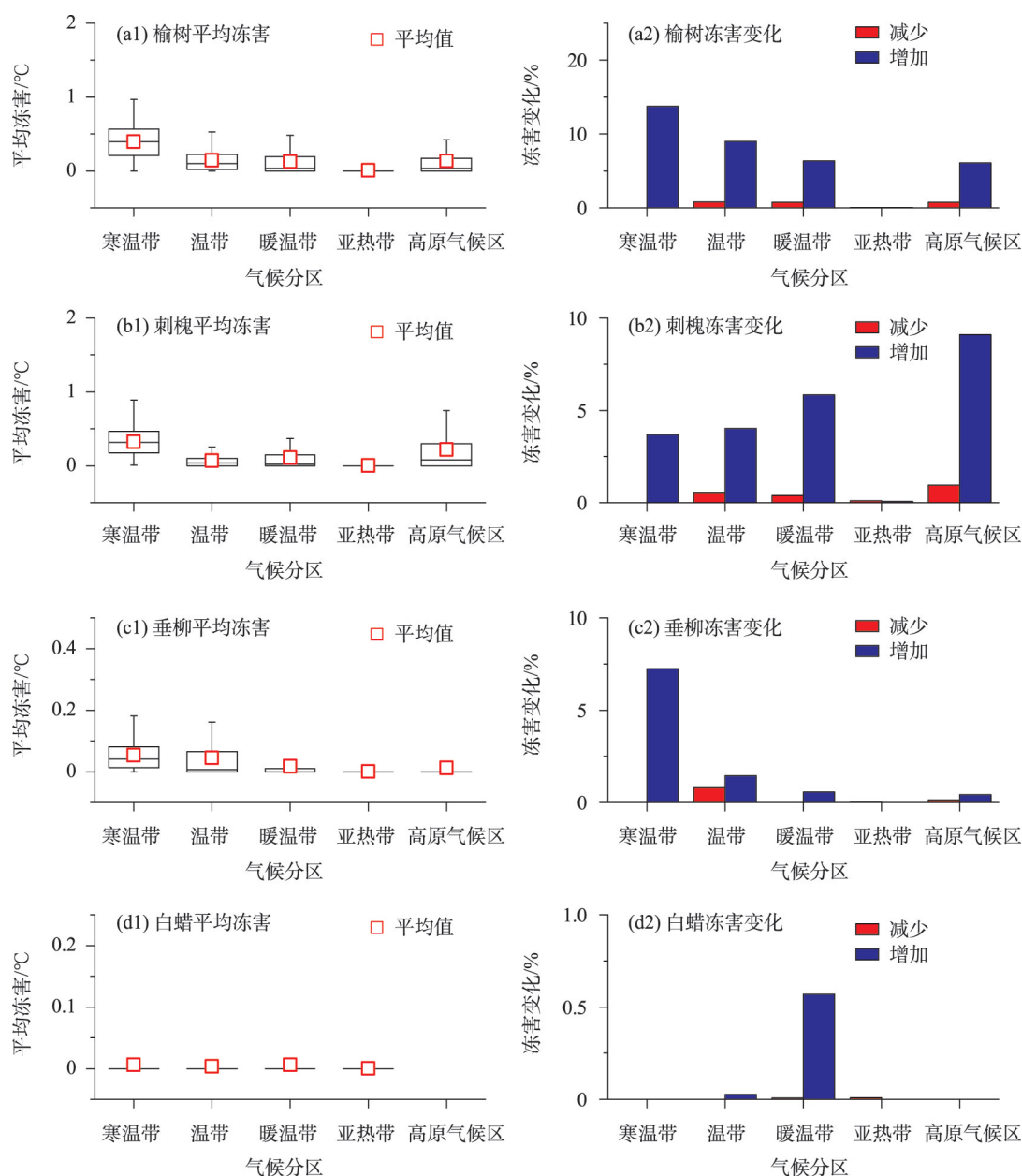


图9 不同气候分区平均冻害及其变化趋势

Fig.9 Mean frost damage and trend in frost damage for each climatic zone

性。未来研究中,需进一步开展植物物候和抗冻性的控制实验,揭示不同气象环境要素对植物物候和抗冻性的耦合影响机制,从而实现植物物候和植物冻害更精准的预估。

4 结论

本文基于物候观测数据和气象数据分析了1980—2018年4种广布落叶阔叶木本植物的展叶始期、叶的冻害程度和最大冻害发生时间的变化,

主要结论如下:

(1) 时空耦合模型可较好地模拟各物种的展叶始期,交叉检验中均方根误差为5.20~8.03 d。模拟的展叶始期主要呈提前趋势,提前趋势显著($P < 0.05$)且提前幅度大于1 d/a的区域占总面积的近60%。

(2) 相比于1980—1999年,各物种在2000—2018年的最大冻害时间提前的区域占72.22%~83.03%。其中,榆树、刺槐、垂柳最大冻害时间提前幅度主要集中在0~10 d,白蜡最大冻害时间提前10~25 d的区域最多。就不同气候区而言,各物种

在温带地区最大冻害时间提前最多(8.3 d),其次为暖温带、亚热带、高原气候区和寒温带。此外,白蜡最大冻害时间的平均提前幅度最大(8.6 d),其他3个物种最大冻害时间的提前幅度仅约为白蜡的1/2。

(3) 榆树、刺槐和垂柳的最大冻害分别达到2.37、2.78和0.63 °C,主要分布在东北50°N以北、天山北部以及青藏高原西缘部分地区。白蜡的最大冻害仅为0.42 °C,平均冻害也远低于其他物种。榆树、刺槐和垂柳叶的年平均冻害均呈显著的增大趋势($P<0.05$),而白蜡叶的冻害变化不显著。就不同气候分区而言,榆树和垂柳在寒温带地区冻害增加的比例最大,其次是温带、高原气候区和暖温带。刺槐在高原气候区冻害增加的比例近10%,在寒温带、温带和暖温带区的冻害增加的比例均在3%~6%之间。白蜡仅在暖温带地区的冻害有所增加。

参考文献(References)

- [1] 温智虹, 邓国荣, 赵建军, 等. 大兴安岭植被变绿速率对霜冻的响应研究 [J]. 地理科学进展, 2021, 40(5): 839-847. [Wen Zhihong, Deng Guorong, Zhao Jianjun, et al. Response of velocity of vegetation greenup to frost in the Greater Khingan Mountains. Progress in Geography, 2021, 40(5): 839-847.]
- [2] 成京晋, 李浩, 早浩龙, 等. 植物响应低温胁迫的分子调控机制 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(9): 3104-3115. [Cheng Jingjin, Li Hao, Zao Haolong, et al. Molecular regulation mechanism of plant response to cold stress. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(9): 3104-3115.]
- [3] Marquis B, Bergeron Y, Simard M, et al. Growing-season frost is a better predictor of tree growth than mean annual temperature in boreal mixedwood forest plantations [J]. Global Change Biology, 2020, 26(11): 6537-6554.
- [4] 屈振江, 周广胜, 魏钦平. 苹果花期冻害气象指标和风险评估 [J]. 应用气象学报, 2016, 27(4): 385-395. [Qu Zhenjiang, Zhou Guangsheng, Wei Qiping. Meteorological disaster index and risk assessment of frost injury during apple florescence. Journal of Applied Meteorological Science, 2016, 27(4): 385-395.]
- [5] 高文波, 林正雨, 王明田, 等. 1971—2020年西南茶区灌木型茶树晚霜冻害危险性时空演变特征 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(11): 4029-4038. [Gao Wenbo, Lin Zhengyu, Wang Mingtian, et al. Spatiotemporal evolution characteristics of the late frost damage risk to shrubby tea trees in tea region, Southwest China from 1971 to 2020. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(11): 4029-4038.]
- [6] Chmielewski F M, Götz K P, Weber K C, et al. Climate change and spring frost damages for sweet cherries in Germany [J]. International Journal of Biometeorology, 2018, 62(2): 217-228.
- [7] Morin X, Chuine I. Will tree species experience increased frost damage due to climate change because of changes in leaf phenology? [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2014, 44(12): 1555-1565.
- [8] Vitra A, Lenz A, Vitasse Y. Frost hardening and dehardening potential in temperate trees from winter to budburst [J]. New Phytologist, 2017, 216(1): 113-123.
- [9] Rubio-Cuadrado Á, Gómez C, Rodríguez-Calcerrada J, et al. Differential response of oak and beech to late frost damage: An integrated analysis from organ to forest [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 297: 108243. doi: 10.1016/j.agrformet.2020.108243.
- [10] Sierra-Almeida A, Cavieres L A, Bravo L A. Warmer temperatures affect the in situ freezing resistance of the Antarctic vascular plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1456. doi: 10.3389/fpls.2018.01456.
- [11] Ma Q Q, Huang J G, Hänninen H, et al. Divergent trends in the risk of spring frost damage to trees in Europe with recent warming [J]. Global Change Biology, 2019, 25(1): 351-360.
- [12] Scheffinger H, Menzel A, Koch E, et al. Trends of spring time frost events and phenological dates in Central Europe [J]. Theoretical and Applied Climatology, 2003, 74 (1): 41-51.
- [13] Menzel A, Helm R, Zang C. Patterns of late spring frost leaf damage and recovery in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in south-eastern Germany based on repeated digital photographs [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 110. doi: 10.3389/fpls.2015.00110.
- [14] Bigler C, Bugmann H. Climate-induced shifts in leaf unfolding and frost risk of European trees and shrubs [J]. Scientific Reports, 2018, 8: 9865. doi: 10.1038/s41598-018-27893-1.
- [15] Vitasse Y, Lenz A, Körner C. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees [J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 541. doi: 10.3389/fpls.2014.00541.
- [16] Abbas S, Nichol J E, Fischer G A. Mapping and assessment of impacts of cold and frost on secondary forest in the marginally tropical landscape of Hong Kong [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 232: 543-549.
- [17] Tao Z X, Xu Y J, Ge Q S, et al. Reduced frost hardiness

- in temperate woody species due to climate warming: A model-based analysis [J]. *Climatic Change*, 2021, 165: 35. doi: 10.1007/s10584-021-03074-4.
- [18] Dai J H, Wang H J, Ge Q S. The decreasing spring frost risks during the flowering period for woody plants in temperate area of eastern China over past 50 years [J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2013, 23(4): 641-652.
- [19] He Z B, Du J, Chen L F, et al. Impacts of recent climate extremes on spring phenology in arid-mountain ecosystems in China [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 260/261: 31-40.
- [20] Park I W, Ramirez-Parada T, Mazer S J. Advancing frost dates have reduced frost risk among most North American angiosperms since 1980 [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(1): 165-176.
- [21] Easterling D R. Recent changes in frost days and the frost-free season in the United States [J]. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2002, 83(9): 1327-1332.
- [22] 叶殿秀, 张勇. 1961—2007年我国霜冻变化特征 [J]. *应用气象学报*, 2008, 19(6): 661-665. [Ye Dianxiu, Zhang Yong. Characteristics of frost changes from 1961 to 2007 over China. *Journal of Applied Meteorological Science*, 2008, 19(6): 661-665.]
- [23] 高成蹊, 王焕炯, 葛全胜. 增温和光周期变化对温带典型木本植物展叶始期的影响 [J]. *地理科学进展*, 2022, 41(3): 451-460. [Gao Chengxi, Wang Huanjiong, Ge Quansheng. Effects of warming and photoperiod changes on the leaf-out date of typical temperate woody plants. *Progress in Geography*, 2022, 41(3): 451-460.]
- [24] Ge Q S, Wang H J, Rutishauser T, et al. Phenological response to climate change in China: A meta-analysis [J]. *Global Change Biology*, 2015, 21(1): 265-274.
- [25] Liu Q, Piao S L, Janssens I A, et al. Extension of the growing season increases vegetation exposure to frost [J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 426. doi: 10.1038/s41467-017-02690-y.
- [26] Zohner C M, Mo L D, Sebald V, et al. Leaf-out in northern ecotypes of wide-ranging trees requires less spring warming, enhancing the risk of spring frost damage at cold range limits [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(6): 1065-1072.
- [27] Wu Z Y, Raven P H, Hong D Y. *Flora of China* [M]. Beijing, China: Science Press, 1994.
- [28] 宛敏渭, 刘秀珍. 中国物候观测方法 [M]. 北京: 科学出版社, 1979. [Wan Minwei, Liu Xiuzhen. *Method of Chinese phenological observation*. Beijing, China: Science Press, 1979.]
- [29] Fang J Y, Wang Z H, Tang Z Y. *Atlas of woody plants in China: Distribution and climate* [M]. Beijing, China: Higher Education Press, 2009.
- [30] 郑景云, 卞娟娟, 葛全胜, 等. 1981—2010年中国气候区划 [J]. *科学通报*, 2013, 58(30): 3088-3099. [Zheng Jingyun, Bian Juanjuan, Ge Quansheng, et al. The climate regionalization in China for 1981-2010. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(30): 3088-3099.]
- [31] 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 [J]. *地理学报*, 2020, 75(7): 1451-1464. [Tao Zexing, Ge Quansheng, Wang Huanjiong. Spatio-temporal variations in the thermal requirement of the first flowering dates of *Salix babylonica* and *Ulmus pumila* in China during 1963-2018. *Acta Geographica Sinica*, 2020, 75(7): 1451-1464.]
- [32] He J, Yang K, Tang W J, et al. The first high-resolution meteorological forcing dataset for land process studies over China [J]. *Scientific Data*, 2020, 7: 25. doi: 10.1038/s41597-020-0369-y.
- [33] Jeong Y, Chung U, Kim K H. Predicting future frost damage risk of kiwifruit in Korea under climate change using an integrated modelling approach [J]. *International Journal of Climatology*, 2018, 38(14): 5354-5367.
- [34] 杨洋, 张晓煜, 张磊, 等. 宁夏酿酒葡萄越冬期冻害时空分布特征 [J]. *自然灾害学报*, 2019, 28(6): 214-222. [Yang Yang, Zhang Xiaoyu, Zhang Lei, et al. Spatial-temporal distribution characteristic of freezing damage risk for wine grape during overwintering in Ningxia. *Journal of Natural Disasters*, 2019, 28(6): 214-222.]
- [35] Rammig A, Jönsson A M, Hickler T, et al. Impacts of changing frost regimes on Swedish forests: Incorporating cold hardiness in a regional ecosystem model [J]. *Ecological Modelling*, 2010, 221(2): 303-313.
- [36] 王焕炯, 戴君虎, 葛全胜. 1952—2007年中国白蜡树春季物候时空变化分析 [J]. *中国科学(地球科学)*, 2012, 42(5): 701-710. [Wang Huanjiong, Dai Junhu, Ge Quansheng. Temporal and spatial changes of spring phenology of *Fraxinus mandshurica* in China from 1952 to 2007. *Scientia Sinica (Terrae)*, 2012, 42(5): 701-710.]
- [37] 徐韵佳. 耦合物候变化的中国温带典型落叶阔叶树种抗冻性模拟与预估 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2020. [Xu Yunjia. *Simulation and prediction of frost resistance of typical deciduous broad-leaved tree species in temperate zone of China coupled with phenological changes*. Beijing, China: University of Chinese Academy of Sci-

- ences, 2020.]
- [38] Hofmann M, Durka W, Liesebach M, et al. Intraspecific variability in frost hardiness of *Fagus sylvatica* L [J]. European Journal of Forest Research, 2015, 134(3): 433-441.
- [39] Kreyling J, Schmid S, Aas G. Cold tolerance of tree species is related to the climate of their native ranges [J]. Journal of Biogeography, 2015, 42(1): 156-166.
- [40] Li C Y, Viherä-Aarnio A, Puhakainen T, et al. Ecotype-dependent control of growth, dormancy and freezing tolerance under seasonal changes in *Betula pendula* Roth [J]. Trees, 2003, 17(2): 127-132.
- [41] Ge Q S, Wang H J, Dai J H. Simulating changes in the leaf unfolding time of 20 plant species in China over the twenty-first century [J]. International Journal of Biometeorology, 2014, 58(4): 473-484.
- [42] Chuine I, Cour P, Rousseau D D. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing [J]. Plant, Cell and Environment, 1998, 21(5): 455-466.
- [43] Körner C, Basler D. Plant science: Phenology under global warming [J]. Science, 2010, 327: 1461-1462.
- [44] Taiz L, Zeiger E. Plant physiology [M]. 4th ed. Sunderland, UK: Sinauer Associates, 2006.
- [45] Lenz A, Hoch G, Vitasse Y, et al. European deciduous trees exhibit similar safety margins against damage by spring freeze events along elevational gradients [J]. New Phytologist, 2013, 200(4): 1166-1175.
- [46] Cannell M G R, Smith R I. Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees [J]. Journal of Applied Ecology, 1986, 23(1): 177-191.
- [47] Augspurger C K. Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: Spring damage risk is increasing [J]. Ecology, 2013, 94(1): 41-50.
- [48] Linkosalo T, Carter T R, Häkkinen R, et al. Predicting spring phenology and frost damage risk of *Betula* spp. under climatic warming: A comparison of two models [J]. Tree Physiology, 2000, 20(17): 1175-1182.
- [49] Fyfe J C, Meehl G A, England M H, et al. Making sense of the early-2000s warming slowdown [J]. Nature Climate Change, 2016, 6: 224-228.
- [50] Shen M G, Jiang N, Chen J, et al. Continuous advance in the onset of vegetation green-up in the Northern Hemisphere, during hiatuses in spring warming [J]. Climate and Atmospheric Science, 2022, doi: 10.21203/rs.3.rs-2120619/v1.
- [51] IPCC. Summary for policymakers // IPCC. Global Warming of 1.5 °C [R]. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organization, 2018.
- [52] Fu Y H, Zhao H F, Piao S L, et al. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding [J]. Nature, 2015, 526: 104-107.
- [53] Shen M G, Piao S L, Cong N, et al. Precipitation impacts on vegetation spring phenology on the Tibetan Plateau [J]. Global Change Biology, 2015, 21(10): 3647-3656.
- [54] Sierra-Almeida A, Reyes-Bahamonde C, Cavieres L A. Drought increases the freezing resistance of high-elevation plants of the Central Chilean Andes [J]. Oecologia, 2016, 181(4): 1011-1023.

Variations in spring leaf phenology and leaf freezing damage of common woody species in China

TAO Zexing¹, DAI Junhu^{1,2,3}

(1. Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulation, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. China-Pakistan Joint Research Center on Earth Sciences, Islamabad 45320, Pakistan)

Abstract: Freezing damage results in the dehydration of plant cells and reduces the photosynthetic capacity of plants, which causes significant losses to ecology and economy. Over the past 40 years, global warming has reduced the frequency and intensity of frost events while bringing forward the spring phenology of plants, increasing the exposure of their leaves and flowers to harsh cold temperatures. Therefore, the dual effects of climate warming should be considered in order to accurately assess the changes of plant freezing damage. To date, there is no systematic analysis of plant freezing damage in different climatic regions of China. Based on phenological observation records from the China Phenological Observation Network, leaf frost damage of four common woody plants (*Ulmus pumila*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix babylonica*, *Fraxinus chinensis*) in the spring over the past 40 years was calculated, and the spatio-temporal patterns were analyzed. We also investigated the change in the occurrence time of maximum frost damage (T_{MFD}) and its relationship with plant phenology. The results show that: 1) Most species presented an overall trend towards an earlier leaf unfolding date, and the advancing trend was significant and greater than 1 d/a in about 60% of the regions ($P < 0.05$). 2) The T_{MFD} occurred earlier in 72.22%–83.03% of the regions, which was closely related to plants' earlier leaf unfolding date. The T_{MFD} of all species advanced the most (8.3 days) in the temperate climate zone, followed by the warm temperate, subtropical, plateau, and cold temperate zones. 3) The leaves of *U. pumila*, *R. pseudoacacia* and *S. babylonica* suffered more freezing damage in the spring, and the most significant freezing damage was mainly found in the north of 50°N region and part of the west of the Qinghai-Tibet Plateau. In comparison, the leaves of *F. chinensis* suffered less frost damage due to later leaf unfolding date and stronger leaf frost resistance. With regard to interannual variations, the average freezing damage of *U. pumila*, *R. pseudoacacia* and *S. babylonica* increased significantly ($P < 0.05$), but that of *F. chinensis* did not change obviously. In addition, the freezing damage of *U. pumila* and *S. babylonica* increased the most in the cold temperate zone, while that of *R. pseudoacacia* increased in about 10% of the regions in the plateau climate zone, and 3%–6% of the regions in the cold temperate, temperate, and warm temperate climate zones. The freezing damage of *F. chinensis* merely increased in the warm temperate zone. The results of this study can provide a reference for assessing the risk of plant freezing damage accurately and help develop regional-specific response and adaptation strategies to climate change.

Keywords: phenology; leaf unfolding; freezing resistance; freezing damage; woody plant