中国科学: 地球科学 2020 年 第 50 卷 第 9 期: 1206 ~ 1218
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

评 述

全球变化背景下的植物物候模型研究进展与展望

付永硕*, 李昕熹, 周轩成, 耿晓君, 郭亚会, 张雅茹

北京师范大学水科学研究院, 北京 100875
* 通讯作者, E-mail: yfu@bnu.edu.cn

收稿日期: 2019-11-20; 收修改稿日期: 2020-03-15; 接受日期: 2020-04-23; 网络版发表日期: 2020-06-05
国家自然科学基金项目(批准号: 31770516)、国家重点研发计划项目(编号: 2017YFA06036001)、高等学校学科创新引智计划项目(编号: B18006)和中央高校基础研究经费项目(编号: 2018EYT05)资助

摘要 植物物候学是研究自然界的植物(包括农作物)和环境条件(气候、水文、土壤等条件)的周期性变化之间相互关系的科学. 植物物候不仅通过物种间的物候适应度差异影响生态系统结构和功能, 还可以通过改变植被冠层与近地面大气之间的碳、水和能量交换影响局地天气和气候系统. 因此, 准确模拟植物物候期对于理解生态系统对气候变化的响应, 以及模拟陆地生态系统碳、水和能量平衡具有重要的意义. 全球变化背景下物候学研究取得蓬勃发展, 但物候模型研究相对滞后. 物候模型模拟结果的不准确, 已成为全球陆面模式模拟陆地生态系统碳、水循环准确性的重要限制因素. 基于新的实验手段, 明确物候响应气候变化机制, 构建基于过程的植物物候模型, 已成为全球变化生态学领域重要的前沿问题. 文章首先综述了不同环境因子对植物物候的影响, 回顾了植物模型发展历史, 指出了气候变化背景下的植物物候模型所面临的挑战, 探讨了结合机器学习和贝叶斯等数学方法的物候模型优化思路, 以提高物候模型在全球变化背景下物候模拟和预测的准确性.

关键词 全球变化, 植物物候, 物候模型, 机器学习, 生理生态实验

1 引言

物候学研究具有悠久的历史, 从古代以农业生产为目的的物候观测逐渐过渡到现代科学意义的物候学研究(朴世龙等, 2019). 植物物候学研究植物(包括农作物)生长发育过程中物候事件, 例如展叶、开花、结实和叶衰等. 植物物候现象不仅可以反映季节变化, 而且能表现出生态系统对全球环境变化的响应和适应(竺可桢和宛敏渭, 1973). 植物物候是气候变化最敏感性的生物学指标(Cleland等, 2006), 20世纪中叶以来, 随着全球变暖趋势的加剧, 物候学研究焕发了新的活力, 已经成为全球变化生态学重要研究方向之一. 全球气候变化通过影响植物物候期改变生态系统结构和功能, 例如全球气温升高导致植物生长季延长, 进而引起陆地生态系统碳汇能力和蒸散发的增加(Peñuelas和Filella, 2001; Peñuelas等, 2004, 2009), 改变陆地生态系统与大气之间碳、水和能量交换(Ryu等, 2008; Zha等, 2010); 气候变化下植物生态位及物候适合度(Phenology Fitness)的变化影响种间竞争水平, 改变植物空间分布和生态系统结构和功能(Chuine, 2010). 因此准确

中文引用格式: 付永硕, 李昕熹, 周轩成, 耿晓君, 郭亚会, 张雅茹. 2020. 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, 50: 1206–1218, doi: 10.1360/SSTe-2019-0277
英文引用格式: Fu Y, Li X, Zhou X, Geng X, Guo Y, Zhang Y. 2020. Progress in plant phenology modeling under global climate change. Science China Earth Sciences, 63: 1237–1247, https://doi.org/10.1007/s11430-019-9622-2

© 2020 《中国科学》杂志社

模拟和预测植物物候期，对理解生态系统对气候变化的响应具有重要意义.

植物物候模型是准确模拟和预测植物物候期的重要方法. 植物物候模型以植物生理过程为基础, 量化外部环境要素对植物物候过程的作用，通过统计分析和过程反演等方法, 构建基于物候过程的数学方程(李荣平等, 2005)，进而对物候响应外界环境因子进行模拟和预测(Hänninen, 2016). 物候模型的发展大致分为两个阶段，基于统计分析的经验模型或者统计模型阶段(statistic models)，以及基于物候机制的过程模型阶段(process-based models, 详见2.1部分). 研究发现基于过程的物候模型的模拟效果相对于经验物候模型的模拟效果普遍较好(Fu等, 2012; Hänninen, 2016). 然而，由于缺乏对植物物候响应气候变化机制的认识，物候模型对物候期的模拟及预测准确度和有效性较低. 植物物候模拟的不准确已经成为陆地生态系统碳循环模拟准确性的主要限定因子(Richardson等, 2012). 例如, 研究发现春季展叶期预测偏差将导致初级生产力估算误差增加(Migliavacca等, 2012)，森林冠层发育时间一周的差异可使森林净光合产量年际变化20%以上(Myneni等, 1997). 未来气候变化条件下, 准确预测植物物候期是探究陆地生态系统响应气候变化机制、模拟陆地生态系统碳、水和能量循环的基础，具有重要的科学意义.

基于此，本文首先综述了植物物候与环境因子的关系，以明确物候响应气候变化的机制，进而总结了植物物候模型研究进展，指出了气候变化背景下的植物物候模型所面临的挑战，并结合机器学习等新技术和实验手段, 对物候模型的发展趋势进行展望.

2　植物叶物候机制和影响因子

植物(此处指温带以北地区植物)在一年生命周期内经历生长和休眠两个阶段，在经历春夏生长发育后，随着秋季光照时长缩短以及温度降低，植物叶片开始衰亡凋落(leaf senescence)，植物从生长阶段逐渐过渡到休眠阶段，而整个休眠期又可分为两个休眠阶段(Chuine等, 2016)：生理休眠期(endodormancy)和生态休眠期 (ecodormancy). 生理休眠期植物芽胞内细胞逐渐失去活性停止生长, 为了打破生理休眠期, 植物需要一定的低温冷激(chilling, 植物解除生理休眠所需要的低于空气温度阈值的温度累积量), 当冷激累积达到其冷激需求的阈值(chilling requirement)，植物进入生态休眠期. 在生态休眠期芽孢细胞分裂，植物开始生长，随着日照时长和热量(heating)或积温(growing degree days, GDD, 植物解除生态休眠所需要的高于阈值的温度累积量)的积累，植物逐渐从休眠状态恢复，萌芽生长并开启新一轮的生长周期(图1). 目前研究发现，除了冷激、日照和积温，其他环境因子也对春、秋季物候有一定影响. 本文列举影响植物生长发育过程的多个环境因子并进行讨论，其中温度、光周期已经广泛应用在植物物候模型中，而其他变量的影响机制仍不清楚, 因此尚未在模型中加以考虑.

2.1　温度

温度被认为是影响物候最重要的环境要素，气温升高导致温带及寒带植物春季物候显著提前(郑景云等, 2003; Richardson等, 2010; 王焕炯等, 2012), 秋季物候延迟(陆佩玲等, 2006; 陈效逑和喻蓉, 2007; Jeong等, 2011)，从而导致植物生长季延长. 同时最新研究发现亚热带植物也需要冷激打破休眠期，冷激的增加会提高展叶数量并提前展叶时间(Song等, 2020). 对于高纬度和高海拔地区的草地也不例外，温度与草地返青期呈显著地正相关关系，但温度对草地的影响机制与其他地区不同. 一方面，温度与积雪厚度共同决定积雪融化时间, 另一方面, 当积雪融化后, 草地在温度和降雨的共同作用下生长发育(Dunne等, 2003).

然而，温度对春季物候的影响具有正反两方面的作用: 一方面气候变暖导致冬季升温, 冷激不足，延迟春季物候的发生. 另一方面春季升温导致热量累积加快，更快速地满足植物对积温的需求，加快春季物候的发生. 因此，温度影响物候是一个非线性过程(郑景云等, 2002; Chuine等, 2010)，需要考虑冷激和积温的共同作用. 植物物候对温度的响应存在着显著的种间差异(Vitasse等, 2009)，主要原因在于不同物种冷激和积温的需求存在显著差异(Vitasse等, 2010). 例如, 温度升高会导致榛树、杨树等激进型树种(指温度敏感性高, 在春季变暖趋势下生长加速的树种)的展叶期显著提前, 而山毛榉、椴树等保守型树种(指与激进型相比温度敏感性低，在春季变暖趋势下没有加速生长的树种)的展叶期提前量较小(Borchert等, 2005). 另外，植物物候对温度的敏感性随着温度升高显著降低. 已有

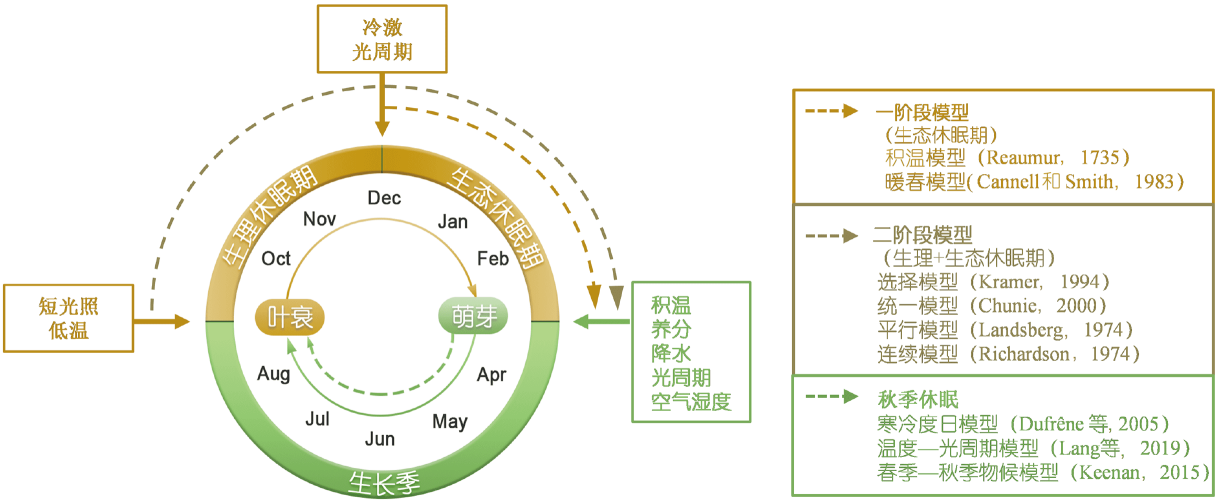

图 1　温带、寒带植物生长周期及环境因子影响示意图

绿色、棕色实线表示植物生长季和休眠期, 绿色虚线表示植物春季物候对秋季物候的影响. 右侧为植物春、秋季物候模型分类图

研究发现过去30年, 随着气温升高, 欧洲植物春季展叶物候的温度敏感性显著降低了40%(Fu等, 2015a). 利用控制实验方法, Morin等(2010)发现随着气温不断增加, 三种欧洲栎树的春季展叶物候提前趋势不断减少.

温度对不同植被类型的秋季物候影响机制不同. 研究发现, 夏末和初秋的温度增加会导致温带植被秋季物候推迟, 但对寒带植被秋季物候的影响在不同地区不一致. Jeong等(2011)利用卫星数据发现, 气温增加导致欧亚大陆寒带植被推迟, 而在加拿大北部和阿拉斯加呈现提前趋势. 温度对植物秋季物候的影响不仅在空间上存在差异, 在时间上也存在不同, Wu等(2013)发现植物秋季物候对日最高、最低温的响应存在一定差异. 相对于春季物候, 温度对秋季物候控制力较弱, 主要与其他环境因子协同控制秋季物候.

气候变化导致夜温升幅大于日温, 也对物候产生影响. 研究发现春季物候主要受到日最高温的影响(Piao等, 2015), 利用贝叶斯统计, Fu等(2016)发现日最高温对春季展叶物候的影响是日最低温的三倍. 目前, 温度影响秋季物候的研究较少且响应机制更为复杂. 温度升高导致秋季物候延迟, 但温度升高导致水分限制增强, 也将导致物候期延迟时间缩短(Xie等, 2015). 相对于春季物候, 温度对秋季物候控制力较弱, 主要与其他环境因子协同控制秋季物候(Estrella和Menzel, 2006; Tao等, 2018).

2.2　光周期

光周期也是影响植物物候的重要因子(Schaber和Badeck, 2002; Körner, 2007; Flynn和Wolkovich, 2018), 本文光周期是指影响物候发生的光照时长, 是指白昼光照的持续时间. 光周期的敏感性是植物抵御春季霜冻伤害的适应性策略(Viherä-Aarnio等, 2006; Körner和Basler, 2010). 光周期对物候的影响已有较多研究成果, 如研究发现长光周期可以弥补生理休眠期冷激需求的不足, 进而对植物春季物候产生影响(Heide, 1993; Basler和Körner, 2014; Way和Montgomery, 2015). 基于过程的模型研究发现, 与考虑温度与光周期协同作用的物候模型相比, 仅考虑温度的物候模型对春季物候的模拟精度更高(Linkosalo等, 2006; Vitasse等, 2011), 说明光周期对植物春季物候影响较小. 基于野外实验和室内控制实验, Laube等(2013)、Flynn和Wolkovich(2018)均发现光周期对树木春季物候的影响普遍存在, 其影响可能小于冷激影响, 但光周期如何耦合其他因子在植物休眠期不同阶段协调控制春季物候的机制一直存在争议, 这就导致光周期对不同植被类型的春季物候影响的不确定. 光周期影响物候的争议可能与物种、区域气候特征、研究方法以及研究时段等差异有关. 最近, Fu等(2019a)提出了温周期与光周期耦合调控春季物候期的理论框架, 很好地解释了不同研究结果之间的差异. 温周期指控制植物生长发

育的温度，包括冬季冷激和春季积温，季节性周期变化．根据该机制，光周期通过调整物候积温需求和冷激需求的非线性关系，进而调整春季物候发生时间，以达到最长生长季与避免霜冻伤害平衡的最优生长策略(Fu等, 2019c). 另外, 光周期是对植物秋季物候起主导作用的环境因子(Way和Montgomery, 2015), 当光周期缩短至限制植物生长发育的阈值时，将诱导植物叶片衰老并进入休眠状态.

2.3　降水

降水是影响干旱半干旱区生态系统植物物候的主要因素．水分不足限制了干旱半干旱地区植物对光、热条件的利用，降雨与植物物候呈正相关关系(Prevéy和Seastedt, 2015; Liu等, 2016; Tao等, 2017). 如前文所述，降雪会显著影响高纬度和高海拔地区草地物候．春季温度升高导致融雪加快，进而导致土壤水分含量和土壤温度增加，二者和逐渐升高的气温共同作用促使草地返青期和花期提前(Lesica和Kittelson, 2010; Chen等, 2015). 但草地物候对积雪的响应存在滞后效应, Dong等(2013)发现青藏高原草地的返青期与4月和5月积雪的相关性强而与1~3月积雪相关性弱．这可能是由于4月和5月气温较高，融雪较多导致土壤含水量升高，从而促使草地返青期显著提前，但气温和融雪对草地返青期的协同作用尚未得到量化．降水对森林物候的影响不同于草地．Fu等(2015b)研究发现植物休眠期降水量与春季物候积温需求存在显著负相关关系，这表明降水对森林物候的影响是通过改变积温和辐射间接发生的．同时研究发现与温度和光周期相比，降雨是影响热带植被物候的重要因素，但热带植被对降雨的响应在群落尺度上存在差异，这可能与枯水季的长短相关(Reich, 1995). 与温度不同的是, 降雨在不同热带地区变化趋势不一致, Christensen等(2007)发现亚马孙地区降水趋势与非洲中部地区相反，这就导致了两地区物候变化规律的不一致．目前，降水对秋季物候影响的相关研究较少，已有研究发现降水增加导致秋季物候提前, 但并不显著(Xie等, 2015).

2.4　空气湿度

空气湿度也可能对植物春季物候产生影响(Sparks和Menzel, 2002). Laube等(2014)利用剪枝实验发现空气湿度是影响植物春季物候的主要因素，较高的空气湿度(90%)使植物展叶时间提前了7天左右．但空气湿度对物候的影响存在较大的种间差异．研究表明，云杉等树种春季物候未随空气湿度梯度(20~94%)发生显著变化(Zipf和Primack, 2017). 然而，剪枝实验切割枝条处理破坏了枝条与树木之间激素和水分传输系统的完整性, 可能会对实验结果产生影响. 目前，有关空气湿度对春季物候影响的研究仅限于实验研究，缺乏对自然环境下植物物候对空气湿度响应的研究.

2.5　养分

养分是控制植物生长、衰老的重要因素．实验研究表明，增加土壤氮元素含量不会影响黑云杉幼苗萌芽时间(Bigras等, 1996)，而对成年云杉冠层施加高浓度氮营养液会导致萌芽时间显著提前(Barba等, 2015). 研究还发现，春季展叶物候和秋季叶衰物候存在显著正相关关系(Liu等, 2016)，而生长季土壤养分含量(氮、磷、钾)增加影响秋季物候期，进而显著影响春、秋季物候的关系(Fu等, 2019b). Weih(2009)也发现土壤氮元素含量增加会导致植物秋季物候延迟．总体而言，目前关于土壤营养元素如何影响春季物候仍不确定(Fu等, 2019b). 除了土壤营养元素, 大气二氧化碳施肥效应也影响植物物候(Jach等, 2001)，但研究结果存在争议．如高雷明等(1999)和Karnosky等(2003)研究发现植物萌芽和秋季停止生长时间与大气中CO_2浓度呈显著的正相关关系，而Repo等(1996)得到了相反结论，这一矛盾结果可能与CO_2相对其他环境因子对物候影响作用较小有关.

3　物候模型发展及参数化

3.1　植物物候模型的发展历史

近年来, 随着全球变化研究的不断深入, 植物物候研究得到了越来越多地关注. 自20世纪90年代以来, 关于植物物候的发文量呈指数似发展，但物候模型的研究明显滞后(图2).

植物物候模型(指过程模型)是基于植物对外部环境因子的响应机制而建立的用以模拟植物生长发育的数学方程(李荣平等, 2005). Reaumur(1735)首次发现有效积温的积累会影响农作物的物候过程，提出积温模型(spring warming model或growing degree days model)(Hänninen, 2016). 积温模型认为植物萌芽前只经历

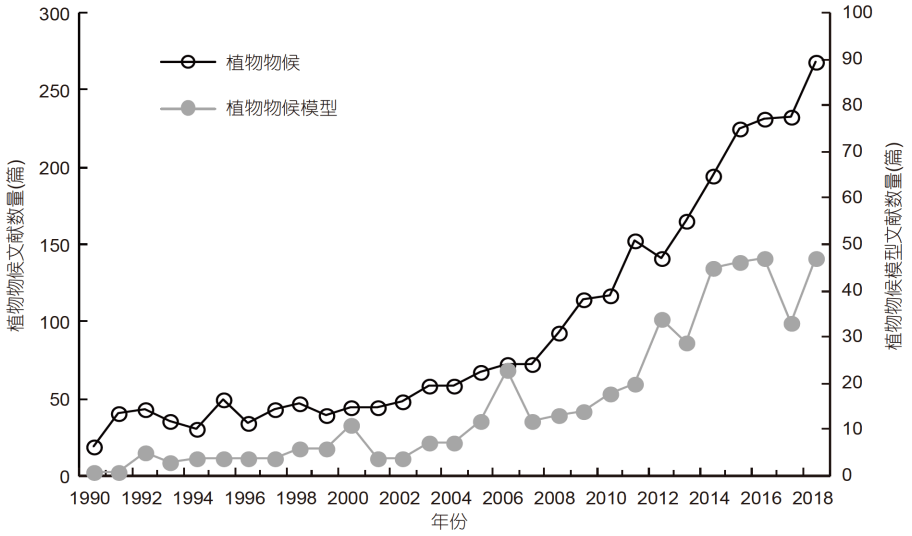

图 2　20世纪90年代以来植物物候和植物物候模型文章发表趋势

数据来自Web of Science

一个休眠阶段, 即生态休眠阶段, 所以积温模型也称为一阶段模型(one phase model, 图1). 在全球气候变化影响下, 植物物候发生显著改变, 积温模型的基本假设不断受到挑战. 随着对植物响应气候变化的研究逐渐深入, 将植物休眠期细分为两个阶段, 即生理休眠阶段和生态休眠阶段. 研究发现植物生长首先需要一定冷激累积以打破生理休眠, 从而进入到生态休眠阶段. 在生态休眠阶段, 植物需要热量或积温以打破生态休眠. 因此, 两个阶段的环境因子都会影响植物物候, 考虑这两个阶段的物候模型也被称之为二阶段模型(two phase model, 图1). 然而, 生理休眠期与生态休眠期相对关系存在争议, 不同学者提出了考虑不同相对关系的二阶段模型. Richardson等(1974)认为生理休眠期和生态休眠期是两个完全独立的过程, 在时间上具有连续性, 进而在积温模型的基础上提出了连续模型(sequential model). Landsberg(1974)基于苹果树的萌芽特性发现生理休眠和生态休眠是同时进行的, 两个休眠阶段在时间上可以重叠, 提出了平行模型(parallel model). Kramer(1994)则认为萌芽过程中生理休眠和生态休眠交互出现, 发明了交互模型(Alternating model). Chuine(2000)将以上模型进行整合提出了unified model, unified model的不同形式可以很好地代表一阶段模型和二阶段模型. 此外, 也有研究将休眠过程分为多个阶段, 例如深休眠模型(deeping rest model)(Kobayashi等, 1999)、四阶段模型(four phase model)(Hänninen, 1990)等. 上述模型仅考虑温度的影响, 近年来的一些研究也将光周期的影响纳入物候模型, 例如, Caffarra等(2011a, 2011b)基于室内控制实验提出DORMPHOT模型, 提高了春季物候模拟精度, DORMPHOT模型也被称为春季光周期模型.

由于秋季物候观测资料少且精度较差, 秋季物候模型也相对较少(Estrella和Menzel, 2006). 已有研究发现, 光周期和温度被认为是秋季物候发生的最重要环境因子(Richardson等, 2013). 光周期是植物秋季物候发生的指示信号, 温度降低会驱动植物秋季物候的发生, 温度升高将导致秋季物候期的延迟(Jeong等, 2011), 然而光周期将限制升温导致的秋季物候延迟时间(Richardson等, 2013). 基于温度和光周期相对秋季物候的作用, Delpierre等(2009)和Lang等(2019)分别提出了CDD(cold degree days, 温控模型)和TPM(temperature and photoperiod multiplicative model, 温度-光周期耦合模型)模型. 同时研究发现植物春季物候事件会影响秋季物候事件(Fu等, 2014a), Keenan和Richardson(2015)基于这一发现, 开发了春秋耦合物候模型SIAM, 这一模型将固定的CDD需求修正为基于春季物候的动态需求, 改进了模型模拟效果.

以上模型构建冷激和积温方程及参数汇总见网络版附录1~3(www.earthcn.scichina.com).

3.2　物候模型及参数化

目前对植物物候过程仍存在很多科学问题需要解答, 比如如何确定生理休眠和生态休眠阶段的起止时间? 两个休眠阶段是否存在重叠? 光周期在不同植物萌芽过程中的作用是什么? 不同物种之间冷激和积温需求的差异如何? 光周期如何影响冷激和积温需求? 这些问题导致模型中的参数难以直接获得, 目前参数确定往往采用实验方法和统计方法间接估算. 实验方法由于需要对研究的物种逐一分析, 无法有效应用到大尺度物候模拟. 统计方法计算快且能在无资料地区参数化而被广泛应用. 最简单估计参数的方法是变化一个参数, 固定其他参数, 计算拟合结果的方差. 遍历整个参数空间后得到拟合方差最小对应的各个参数值. 然而此方法存在以下问题: (1) 参数估计时是相互独立的, 然而参数之间可能存在相关性, 如前文所述, 光照强度的增加会弥补冷激量不足. (2) 根据方差最小原则确定各个参数值时只考虑了局部最优效果, 忽略了全局最优效果.

采用优化算法不仅可以考虑全局最优效果还可以提高计算效率, 常用的优化算法包括模拟退火法(simulated annealing method)、下降单纯形法(downhill simplex)等. 然而以上传统优化算法通常确定唯一参数值, 并不考虑参数取值的不确定性, 因此具有较大的不确定性. 模型的参数, 比如植物的冷激和积温需求往往随着物种、时间和地点而改变(Fu等, 2014b, 2015a; Way和Montgomery, 2015), 因此需要考虑模型参数的取值范围, 进而估算模型结果的不确定性. 贝叶斯法利用实验结果和前人计算结果作为先验信息与优化算法结合可以得到参数的概率分布. 这不仅提高了模型的真实性而且考虑参数不确定性, 因此本文以贝叶斯方法为例进一步介绍.

贝叶斯方法以概率分布的形式对模型输入和输出进行量化, 并应用概率论的规则来更新数据的分布. 植物物候模型中使用结合马尔可夫链蒙特卡罗采样算法的贝叶斯公式, 通过荟萃分析实验数据, 获取模型参数的先验信息, 以确定模型参数的分布(先验分布: prior distribution); 利用贝叶斯方法进行有效率定参数(Dose和Menzel, 2004; Thorsen和Höglind, 2010), 从而确定的模型参数的分布(后验分布: poster distribution), 减少并量化模型输出的不确定度, 标定模型参数之间的相关性(Fu等, 2012). 贝叶斯法估计参数的概率分布(后验概率)等于已知的参数概率分布(先验概率)乘以预测误差为变量的似然函数(Van Oijen等, 2005), 用公式简化表示如下:

$$P(\theta \mid BB) = P(BB \mid \theta)P(\theta), \tag{1}$$

式中, $P(\theta)$是参数θ的先验分布, $P(BB \mid \theta)$是参数的似然函数, $P(\theta \mid BB)$是参数的后验分布, 也是参数的取值概率分布.

(1) 先验概率反映对参数的掌握情况. 如果先验分布设置参数阈值, 随着新数据的积累和校正处理, 后验分布将不会包含阈值之外的数据. 因此, 需要谨慎地设置先验分布的上下限.

(2) 似然函数以模型预测的误差为变量(式(2)), 植物物候模型通常假设误差是不相关且为正态分布. 更多讨论误差及似然函数模型的选择可以参考相关研究成果, 如(Gallagher和Doherty, 2007; Yang等, 2007)

$$L_i = \prod_{i=1,n} \frac{1}{\sigma_i\sqrt{2\pi}} \exp\left[-\frac{1}{2}\left(\frac{M(\theta)_i - BB_i}{\sigma_i}\right)^2\right], \tag{2}$$

式中, $M(\theta)_i$是模型预测的萌芽日期, BB_i是观测值, σ_i为标准差.

(3) 后验概率分布使用Metropolis采样方法计算. Metropolis采样方法首先选取先验空间固定的参数值使用似然函数计算其概率, 再在选取的参数加上某一值构成候选参数重复第一步计算候选参数的后验分布, θ'为候选参数, 当候选参数的后验分布与之前的选取参数的后验分布之比β大于在(0, 1)均匀分布中生成的随机数时(式(3)), 候选参数成为后验分布的一部分. 贝叶斯校准方案最后生成一条参数系数链(后验分布), 模型预测值, 平均值、标准差、协方差和相关性, 应在参数链上计算.

$$\beta = \frac{P(\theta' \mid D)}{P(\theta_t \mid D)} = \frac{P(D \mid \theta') \times P(\theta')}{P(D \mid \theta_t) \times P(\theta_t)}. \tag{3}$$

4　物候模型研究面临的挑战

4.1　基于结果反演模型缺乏对过程的认识

目前物候模型的模拟结果仅利用物候发生过程的

结果, 即物候期, 进行模型评价, 常用评价指标如均方根误差(root mean squared error, RMSE)和赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)等. 基于反演过程的物候模型虽然被广泛应用于无资料区物候模拟和未来气候变化条件下的物候变化预测(Hänninen等, 2019), 但仅将环境因子、物候数据作为输入值, 缺乏对于过程的描述, 无法准确模拟生长发育过程, 导致模型缺乏真实性, 无法有效模拟物候期和预测未来气候变化下的物候波动(Hunter和Lechowicz, 1992; Hänninen等, 2019). 虽然基于反演过程的物候模型评价结果较好, 但物候过程模拟过程可能完全无效. 例如, 利用温度和光周期物候模型模拟赤松春季物候, 模拟物候期与实际物候期一致, 但模型显示光周期并不会影响赤松的萌芽时间, 而自然条件下光周期对赤松春季物候具有较强决定作用(Hänninen, 1995). 因此, 缺乏机制的认识, 仅依靠结果的反演过程模拟, 会导致物候模型产生较大不确定性, 甚至导致结果缺乏实际意义, 从而无法有效评估和预测物候和生态系统对气候变化响应和适应能力.

4.2 物候模型主要考虑外部环境因子, 缺乏对内部因素的考虑

研究发现物候不仅受外界环境因子影响, 内部生理关联也显著影响物候发生. 例如, 春季物候的发生与木质部结构存在关联, 植物不同生长发育阶段存在相关性(Hänninen和Tanino, 2011). 最近研究发现, 春、秋季物候之间存在显著正相关(Fu等, 2014a; Liu等, 2016), 而且春季物候也与后一年春季物候期显著相关(Fu等, 2014a), 物候事件之间关联, 以及物候期年际间的波动, 可能是内部生理因子(比如叶片寿命、碳同化速率、碳存储能力等)和外界环境因子共同作用的结果(Fu等, 2014a). 而随着气候变化加剧, 决定和影响物候的内部生理因子与外部环境因子之间的关系, 比如相对贡献率, 如何变化? 物候适合度(phenology fitness)如何响应内外部因子的变化? 这些问题需要物候模型进行解答, 然而目前物候模型大多为仅仅考虑外部环境因子作用的经验模型, 缺乏对内在生理机制的关注.

4.3 物候模型没有考虑极端气候的影响

近年来, 极端气候事件发生频率显著增加, 对陆地生态系统组成及功能和人类社会生产生活造成严重影响(范泽孟等, 2019; 朴世龙等, 2019). 但目前物候对极端气候的响应机制还不清楚(Friedl等, 2014; Crabbe等, 2016). 基于阿尔卑斯山移栽(高温)和降水控制实验发现, 高温和干旱将导致草地生态系统生物量显著降低和物候期变化, 进而影响生物多样性(Boeck等, 2016). 基于积温模型模拟的极端高温年份白蜡树物候期模拟准确度远低于正常年份, 这可能是由于极端条件下水分限制和积温需求变化导致的(Carter等, 2017). 总体而言, 目前对于极端气候条件下的物候响应研究较少, 传统模型无法准确有效地模拟极端气候条件下的物候响应. 因此, 未来物候模型的发展还需要加强极端气候事件对植物物候影响的研究, 进而提高对极端气候影响陆地生态系统结构和功能的理解(Clark等, 2014).

4.4 物候模型大多依据温带和寒带特性建立, 缺乏热带和亚热带物候模型

物候模型始于寒温带树木物候模拟(Reaumur, 1735), 目前物候模型主要依据温带和寒带特性建立, 考虑光周期、积温、冷激等外界环境变量. 然而, 亚热带和热带地区, 由于气候特征差异较大, 物候模型可能无法有效进行模拟. 比如, 热带和亚热带地区, 光周期(日照时长)的波动不显著, 而降水和与之相关的光强度波动较大, 可能显著影响热带植物物候(Zimmerman等, 2007; Zalamea和González, 2008). 因此, 寒带和温带地区物候模型可能无法有效应用于热带地区. 最近研究发现, 亚热带地区虽然冬春季均温高于冰点, 但亚热带森林树种春季物候期依然依靠冷激需求打破休眠期(Chen等, 2017), 这表明冷激累积的阈值可能远高于寒带和温带区域, 冷激与积温的关系可能也与寒带和温带森林不同. 另外, 由于物种组成复杂, 地面观测困难导致热带和亚热带物候研究工作较少, 构建适用于热带和亚热带地区的物候模型仍面临较大挑战.

5 物候模型发展机遇

5.1 基于过程的实验与物候模型相结合

物候模型既需要考虑模拟结果准确性又要考虑过程模拟有效性. 如上所述, 物候模型缺乏考虑内部生理

因子，极端气候的影响以及缺乏亚热带、热带物候模型．基于反演过程的物候模型，由于仅考虑模拟的结果，而忽略重要的生理过程，因此具有较大的不确定性(Hänninen等，2019)．因此，需要更深入的研究物候响应气候变化的机制，设计基于生理过程的物候实验，充分考虑物候过程重要过程和阈值，并将其耦合到物候模型是十分必要的．室内和室外控制实验作为物候研究的重要手段，能够为物候模型提供重要生理参数．比如，基于实验研究发现光周期和积温共同作用于毛桦生态休眠阶段，在传统模型中引入光周期变量建立DORMPHOT模型，提高了对毛桦萌芽期的模拟精度(Caffarra等，2011a，2011b)．虽然模型准确性提高，但生态休眠期的发展过程并不清楚，而在模型中引入生理休眠结束时间可以显著提高模型的预测精度(Chuine等，2016)．目前植物物候实验设计已经比较成熟，需要考虑通过生理实验确定植物生长发育过程重要参数，尤其是生理和生态休眠期开始和结束时间，更新模型输入参数库，以提高模型对物候过程的模拟精度．

5.2　机器学习在物候模型中的应用

物候模型已经成为研究生态系统响应气候变化的重要方法，也是准确评估陆地生态系统碳、水和能量平衡的重要工具，因此提高物候模型模拟精度具有十分重要的意义．由于物候数据具有非线性和多维复杂关联特征，而传统统计方法存在局限性，加之物候发生过程内在机制仍不清晰，不考虑复杂内部过程的物候统计分析分析方法具有一定的优势．随着计算机技术和人工智能的迅速发展，机器学习方法能够更好地处理具有复杂交互甚至是存在缺失值的高维非线性数据，已有研究证明在生态学中机器学习算法较传统统计模型有着更好的表现(Reichstein等，2019)．目前机器学习已应用于植物分类、物候检测、农作物长势检测、产量预测等方面(Almeida等，2014; Thessen，2016; Czernecki等，2018; Dai等，2019)．本文试图探讨结合植物生理实验和机器学习方法构建植物物候模型，并以春季物候模型构建为例介绍理论框架(图3)．该框架通过设计基于机理的控制实验，可以对物候响应极端气候、多环境要素耦合对不同区域，尤其是亚热带区域

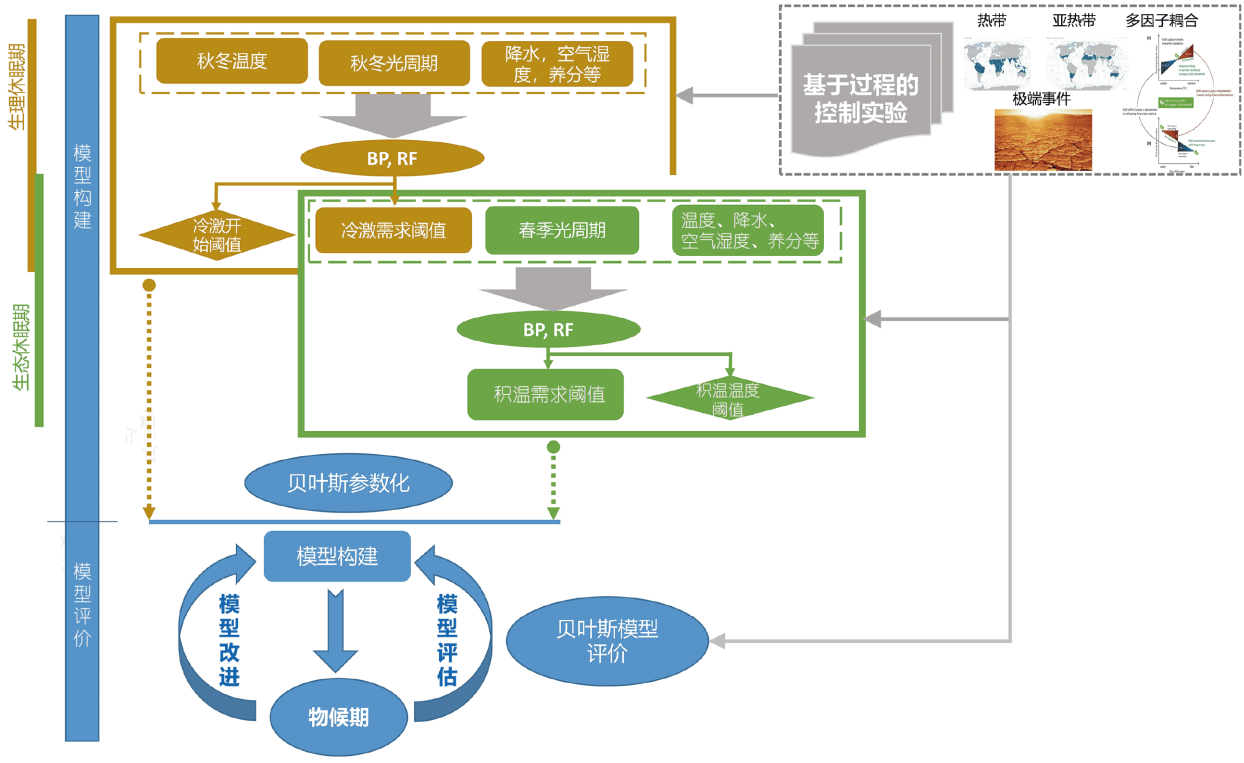

图 3　耦合植物过程实验, 机器学习的春季物候模型构建理论框架

BP, 机器学习反向传播算法; RF, 随机森林算法

的物候影响机理进行分析，明确物候发生的重要过程阶段，解耦多环境因子对物候的作用，量化物候重要参数的阈值；与此同时结合实验分析结果，借助机器学习方法对大尺度物候期进行模拟，明确重要参数阈值的时空分布，比如明确物候冷激和积温需求的温度阈值的时空变化，进而构建物候过程模型. 因此，基于控制实验和机器学习的物候模型具有将物候机制和统计分析方法相结合的优势，以及准确进行大尺度物候模拟和预测的潜力. 然而，不可忽略的是机器学习也存在过度拟合、模型结构追求复杂、多预测因子导致模型冗余等缺点(Hawkins, 2004). 因此，将机器学习与统计分析方法(如贝叶斯方法)相结合，例如通过贝叶斯分析确定输入参数取值范围，可以在一定程度上提高物候模型精度和灵活性. 由此看来，机器学习在植物物候模型开发和过程诊断中拥有广阔的应用前景.

6 讨论

随着全球气候变化加剧和新技术快速发展，物候学研究进入了一个新的阶段. 人们关注的重点不仅是物候时空变化特征或其与环境因子间的关系，更多的是基于物候过程的物候模型，以更有效地理解生态系统对气候变化的响应，以及植物物候对陆地生态系统碳、水和能量循环和局地天气及全球气候系统的反馈作用. 光周期、降水与土壤水、养分、空气湿度等环境因子是影响物候的重要环境因子，但目前物候过程仍不清楚，导致物候模型准确性较低和过程模拟不准确. 因此，开展基于过程的植物多个生长发育阶段的控制实验，明确物候发生的重要生理过程及其限定因子，结合机器学习和贝叶斯等数学方法，可以有效保证模型的真实性并提高模型的预测精度.

致谢 衷心感谢北京师范大学江源教授对本文修改完善提出的宝贵意见，衷心感谢北京师范大学冯思芳、吴立钰在本文成文过程中的帮助.

参考文献

陈效逑, 喻蓉. 2007. 1982~1999年我国东部暖温带植被生长季节的时空变化. 地理学报, 62: 41–51

高雷明, 黄银晓, 林舜华. 1999. CO_2倍增对羊草物候和生长的影响. 环境科学, 20: 25–29

范泽孟, 范斌, 岳天祥. 2019. 欧亚大陆植被生态系统潜在分布情景及其对气候变化的响应. 中国科学: 地球科学, 49: 1817–1830

李荣平, 周广胜, 阎巧玲. 2005. 植物物候模型研究. 中国农业气象, 26: 210–214

陆佩玲, 于强, 贺庆棠. 2006. 植物物候对气候变化的响应. 生态学报, 26: 923–929

朴世龙, 张新平, 陈安平, 刘强, 连旭, 王旭辉, 彭书时, 吴秀臣. 2019. 极端气候事件对陆地生态系统碳循环的影响. 中国科学: 地球科学, 49: 1321–1334

王焕炯, 戴君虎, 葛全胜. 2012. 1952~2007年中国白蜡树春季物候时空变化分析. 中国科学: 地球科学, 42: 701–710

竺可桢, 宛敏渭. 1973. 物候学. 北京: 科学出版社

郑景云, 葛全胜, 郝志新. 2002. 气候增暖对我国近40年植物物候变化的影响. 科学通报, 47: 1582

郑景云, 葛全胜, 赵会霞. 2003. 近40年中国植物物候对气候变化的响应研究. 中国农业气象, 24: 28–32

Almeida J, Dos Santos J A, Alberton B, Torres R D S, Morellato L P C. 2014. Applying machine learning based on multiscale classifiers to detect remote phenology patterns in Cerrado savanna trees. Inform, 23: 49–61

Barba D, Rossi S, Deslauriers A, Morin H. 2015. Effects of soil warming and nitrogen foliar applications on bud burst of black spruce. Trees, 30: 87–97

Basler D, Körner C. 2014. Photoperiod and temperature responses of bud swelling and bud burst in four temperate forest tree species. Tree Physiol, 34: 377–388

Bigras F J, Gonzalez A, D'Aoust A L, Hébert C. 1996. Frost hardiness, bud phenology and growth of containerized Picea mariana seedlings grown at three nitrogen levels and three temperature regimes. New For, 12: 243–259

Boeck H J, Bassin S, Verlinden M, Zeiter M, Hiltbrunner E. 2016. Simulated heat waves affected alpine grassland only in combination with drought. New Phytol, 209: 531–541

Borchert R, Robertson K, Schwartz M D, Williams-Linera G. 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. Int J Biometeorol, 50: 57–65

Caffarra A, Donnelly A, Chuine I, Jones M. 2011a. Modelling the timing of Betula pubescens budburst. I. Temperature and photoperiod: A conceptual model. Clim Res, 46: 147–157

Caffarra A, Donnelly A, Chuine I. 2011b. Modelling the timing of Betula pubescens budburst. II. Integrating complex effects of photoperiod into process-based models. Clim Res, 46: 159–170

Carter J M, Orive M E, Gerhart L M, Stern J H, Marchin R M, Nagel J, Ward J K. 2017. Warmest extreme year in U.S. history alters thermal requirements for tree phenology. Oecologia, 183: 1–14

Chen X, An S, Inouye D W, Schwartz M D. 2015. Temperature and

snowfall trigger alpine vegetation green-up on the world's roof. Glob Change Biol, 21: 3635–3646

Chen X, Wang L, Inouye D. 2017. Delayed response of spring phenology to global warming in subtropics and tropics. Agric For Meteorol, 234–235: 222–235

Chuine I. 2000. A unified model for budburst of trees. J Theor Biol, 207: 337–347

Chuine I. 2010. The role of phenology in ecology and evolution: Why does phenology drive species distribution? Phil Trans R Soc B, 365: 3149–3160

Chuine I, Morin X, Bugmann H. 2010. Warming, photoperiods, and tree phenology. Science, 329: 277–278

Chuine I, Bonhomme M, Legave J M, García de Cortázar-Atauri I, Charrier G, Lacointe A, Améglio T. 2016. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. Glob Change Biol, 22: 3444–3460

Christensen J H, Hewitson B, Busuioc A, Chen A, Gao X, Held I, Jones R, Kolli R K, Kwon W T, Laprise R, Magana Rueda V, Mearns L, Menéndez C G, Räisänen J, Rinke A, Sarr A, Whetton P. 2007. Regional. Cimate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. USA: Cambridge University Press

Clark J S, Salk C, Melillo J, Mohan J. 2014. Tree phenology responses to winter chilling, spring warming, at north and south range limits. Funct Ecol, 28: 1344–1355

Cleland E E, Chiariello N R, Loarie S R, Mooney H A, Field C B. 2006. Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. Proc Natl Acad Sci USA, 103: 13740–13744

Crabbe R A, Dash J, Rodriguez-Galiano V F, Janous D, Pavelka M, Marek M V. 2016. Extreme warm temperatures alter forest phenology and productivity in Europe. Sci Total Environ, 563-564: 486–495

Czernecki B, Nowosad J, Jabłońska K. 2018. Machine learning modeling of plant phenology based on coupling satellite and gridded meteorological dataset. Int J Biometeorol, 62: 1297–1309

Dai W, Jin H, Zhang Y, Liu T, Zhou Z. 2019. Detecting temporal changes in the temperature sensitivity of spring phenology with global warming: Application of machine learning in phenological model. Agric For Meteorol, 279: 1–14

Dose V, Menzel A. 2004. Bayesian analysis of climate change impacts in phenology. Glob Change Biol, 10: 259–272

Dunne J A, Harte J, Taylor K J. 2003. Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: Integrating experimental and gradient methods. Ecol Monographs, 73: 69–86

Delpierre N, Dufrêne E, Soudani K, Ulrich E, Cecchini S, Boé J, François C. 2009. Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. Agric For Meteorol, 149: 938–948

Dong J, Zhang G, Zhang Y, Xiao X. 2013. Reply to Wang: Snow cover and air temperature affect the rate of changes in spring phenology in the Tibetan Plateau. Proc Natl Acad Sci USA, 110: E2856

Estrella N, Menzel A. 2006. Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. Clim Res, 32: 253–267

Flynn D F B, Wolkovich E M. 2018. Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community. New Phytol, 219: 1353–1362

Friedl M A, Gray J M, Melaas E K, Richardson A D, Hufkens K, Keenan T F, Bailey A, O'Keefe J. 2014. A tale of two springs: Using recent climate anomalies to characterize the sensitivity of temperate forest phenology to climate change. Environ Res Lett, 9: 054006

Fu Y H, Campioli M, Demarée G, Deckmyn A, Hamdi R, Janssens I A, Deckmyn G. 2012. Bayesian calibration of the Unified budburst model in six temperate tree species. Int J Biometeorol, 56: 153–164

Fu Y H, Campioli M, Vitasse Y, De Boeck H J, Van den Berge J, AbdElgawad H, Asard H, Piao S, Deckmyn G, Janssens I A. 2014a. Variation in leaf flushing date influences autumnal senescence and next year's flushing date in two temperate tree species. Proc Natl Acad Sci USA, 111: 7355–7360

Fu Y H, Piao S, Zhao H, Jeong S J, Wang X, Vitasse Y, Ciais P, Janssens I A. 2014b. Unexpected role of winter precipitation in determining heat requirement for spring vegetation green-up at northern middle and high latitudes. Glob Change Biol, 20: 3743–3755

Fu Y H, Zhao H, Piao S, Peaucelle M, Peng S, Zhou G, Ciais P, Huang M, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitasse Y, Zeng Z, Janssens I A. 2015a. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. Nature, 526: 104–107

Fu Y H, Piao S, Vitasse Y, Zhao H, De Boeck H J, Liu Q, Yang H, Weber U, Hänninen H, Janssens I A. 2015b. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980–2012: Effects of chilling, precipitation and insolation. Glob Change Biol, 21: 2687–2697

Fu Y H, Liu Y, De Boeck H J, Menzel A, Nijs I, Peaucelle M, Peñuelas J, Piao S, Janssens I A. 2016. Three times greater weight of daytime than of night-time temperature on leaf unfolding phenology in temperate trees. New Phytol, 212: 590–597

Fu Y H, Piao S, Zhou X, Geng X, Hao F, Vitasse Y, Janssens I A. 2019a. Short photoperiod reduces the temperature sensitivity of leaf-

out in saplings of *Fagus sylvatica* but not in horse chestnut. Glob Change Biol, 25: 1696–1703

Fu Y H, Piao S, Delpierre N, Hao F, Hänninen H, Geng X, Peñuelas J, Zhang X, Janssens I A, Campioli M. 2019b. Nutrient availability alters the correlation between spring leaf-out and autumn leaf senescence dates. Tree Physiol, 39: 1277–1284

Fu Y H, Zhang X, Piao S, Hao F, Geng X, Vitasse Y, Zohner C, Peñuelas J, Janssens I A. 2019c. Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time. Glob Change Biol, 25: 2410–2418

Gallagher M, Doherty J. 2007. Parameter estimation and uncertainty analysis for a watershed model. Environ Model Software, 22: 1000–1020

Hänninen H. 1990. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. Acta For Fenn, 213: 1–47

Hänninen H. 1995. Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions: An ecophysiological approach to modelling of bud burst phenology. Tree Physiol, 73: 183–199

Hänninen H. 2016. The annual phenological cycle. In: Hänninen H, ed. Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate: Modelling the Ecophysiology of Seasonality. Netherlands: Springer Press. 35–138

Hänninen H, Tanino K. 2011. Tree seasonality in a warming climate. Trends Plant Sci, 16: 412–416

Hänninen H, Kramer K, Tanino K, Zhang R, Wu J, Fu Y H. 2019. Experiments are necessary in process-based tree phenology modelling. Trends Plant Sci, 24: 199–209

Hawkins D M. 2004. The Problem of Overfitting. J Chem Inform Computer Sci, 44: 1–12

Heide O M. 1993. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. Physiologia Plantarum, 88: 531–540

Hunter A F, Lechowicz M J. 1992. Predicting the timing of budburst in temperate trees. J Appl Ecol, 29: 597–604

Jach M, Ceulemans R, Murray M. 2001. Impacts of greenhouse gases on the phenology of forest trees. In: Karnosky D F, Ceulemans R, Scarascia-Mugnozza G E, Innes J L, eds. The Impact of Carbon Dioxide and Other Greenhouse Gases on Forest Ecosystems. Wallingford: CABI Press. 193–235

Jeong S J, Ho C H, Gim H J, Brown M E. 2011. Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982–2008. Glob Change Biol, 17: 2385–2399

Karnosky D F, Zak D R, Pregitzer K S, Awmack C S, Bockheim J G, Dickson R E, Hendrey G R, Host G E, King J S, Kopper B J, Kruger E L, Kubiske M E, Lindroth R L, Mattson W J, Mcdonald E P, Noormets A, Oksanen E, Parsons W F J, Percy K E, Podila G K, Riemenschneider D E, Sharma P, Thakur R, Sober A, Sober J, Jones W S, Anttonen S, Vapaavuori E, Mankovska B, Heilman W, Isebrands J G. 2003. Tropospheric O_3 moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO_2: A synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. Funct Ecol, 17: 289–304

Keenan T F, Richardson A D. 2015. The timing of autumn senescence is affected by the timing of spring phenology: Implications for predictive models. Glob Change Biol, 21: 2634–2641

Kobayashi K, Fuchigami L, English M. 1999. Modeling temperature requirements for rest development in Cornus sericea. Am Soc Hort Sci, 107: 914–918

Körner C. 2007. Significance of temperature in plant life. In: Morison J, Morecroft M, eds. Plant Growth and Climate Change. Oxford: Blackwell Publishing Ltd. 48–69

Körner C, Basler D. 2010. Phenology under global warming. Science, 327: 1461–1462

Kramer K. 1994. Selecting a model to predict the onset of growth of fagus sylvatica. J Appl Ecol, 31: 172–181

Landsberg J J. 1974. Apple fruit bud development and growth; analysis and an empirical model. Ann Bot, 38: 1013–1023

Lang W, Chen X, Qian S, Liu G, Piao S. 2019. A new process-based model for predicting autumn phenology: How is leaf senescence controlled by photoperiod and temperature coupling? Agric For Meteorol, 268: 124–135

Laube J, Sparks T H, Estrella N, Höfler J, Ankerst D P, Menzel A. 2013. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. Glob Change Biol, 20: 170–182

Laube J, Sparks T H, Estrella N, Menzel A. 2014. Does humidity trigger tree phenology? Proposal for an air humidity based framework for bud development in spring. New Phytol, 202: 350–355

Lesica P, Kittelson P M. 2010. Precipitation and temperature are associated with advanced flowering phenology in a semi-arid grassland. J Arid Environ, 74: 1013–1017

Linkosalo T, Hakkinen R, Hanninen H. 2006. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: Is there something missing? Tree Physiol, 26: 1165–1172

Liu Q, Fu Y H, Zeng Z, Huang M, Li X, Piao S. 2016. Temperature, precipitation, and insolation effects on autumn vegetation phenology in temperate China. Glob Change Biol, 22: 644–655

Migliavacca M, Sonnentag O, Keenan T F, Cescatti A, O'Keefe J, Richardson A D. 2012. On the uncertainty of phenological responses to climate change, and implications for a terrestrial biosphere model. Biogeosciences, 9: 2063–2083

Myneni R B, Keeling C D, Tucker C J, Asrar G, Nemani R R. 1997.

Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. Nature, 386: 698–702

Morin X, Roy J, Sonié L, Chuine I. 2010. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. New Phytol, 186: 900–910

Van Oijen M, Rougier J, Smith R. 2005. Bayesian calibration of process-based forest models: Bridging the gap between models and data. Tree Physiol, 25: 915–927

Peñuelas J, Filella I. 2001. Phenology: Responses to a warming world. Science, 294: 793–795

Peñuelas J, Filella I, Zhang X, Llorens L, Ogaya R, Lloret F, Comas P, Estiarte M, Terradas J. 2004. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. New Phytol, 161: 837–846

Peñuelas J, Rutishauser T, Filella I. 2009. Phenology feedbacks on climate change. Science, 324: 887–888

Piao S, Ciais P, Friedlingstein P, Peylin P, Reichstein M, Luyssaert S, Margolis H, Fang J, Barr A, Chen A, Grelle A, Hollinger D Y, Laurila T, Lindroth A, Richardson A D, Vesala T. 2008. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. Nature, 451: 49–52

Piao S, Tan J, Chen A, Fu Y H, Ciais P, Liu Q, Janssens I A, Vicca S, Zeng Z, Jeong S J, Li Y, Myneni R B, Peng S, Shen M, Peñuelas J. 2015. Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. Nat Commun, 6: 6911

Piao S, Liu Q, Chen A, Janssens I A, Fu Y, Dai J, Liu L, Lian X, Shen M, Zhu X. 2019. Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. Glob Change Biol, 25: 1922–1940

Prevéy J S, Seastedt T R. 2015. Seasonality of precipitation interacts with exotic species to alter composition and phenology of a semi-arid grassland. JJ Ecol, 102: 1549–1561

Reaumur RAF. 1735. Observations du thermome`tre, faites a` Paris pendant l'anne´e 1735, compare´es avec celles qui ont e´te´ faites sous la ligne, a` l'isle de France, a` Alger et quelques unes de nos isles de l'Ame´rique (in French). Mem Paris Acad Sci, 1735: 545

Reich P B. 1995. Phenology of tropical forests: Patterns, causes, and consequences. Can J Bot, 73: 164–174

Reichstein M, Camps-Valls G, Stevens B, Jung M, Denzler J, Carvalhais N, Prabhat N. 2019. Deep learning and process understanding for data-driven Earth system science. Nature, 566: 195–204

Repo T, Hanninen H, Kellomaki S. 1996. The effects of long-term elevation of air temperature and CO on the frost hardiness of Scots pine. Plant Cell Environ, 19: 209–216

Richardson A D, Bailey A S, Denny E G, Martin C W, O'Keefe J. 2010. Phenology of a northern hardwood forest canopy. Glob Change Biol, 12: 1174–1188

Richardson A D, Anderson R S, Arain M A, Barr A G, Bohrer G, Chen G, Chen J M, Ciais P, Davis K J, Desai A R, Dietze M C, Dragoni D, Garrity S R, Gough C M, Grant R, Hollinger D Y, Margolis H A, McCaughey H, Migliavacca M, Monson R K, Munger J W, Poulter B, Raczka B M, Ricciuto D M, Sahoo A K, Schaefer K, Tian H, Vargas R, Verbeeck H, Xiao J, Xue Y. 2012. Terrestrial biosphere models need better representation of vegetation phenology: Results from the North American Carbon Program Site Synthesis. Glob Change Biol, 18: 566–584

Richardson A D, Keenan T F, Migliavacca M, Ryu Y, Sonnentag O, Toomey M. 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. Agric For Meteorol, 169: 156–173

Richardson E, Seeley S, Walker D. 1974. A model for estimating the completion of rest for "Redhaven" and "Elberta" peach trees. Hortscience, 9: 331–332

Ryu Y, Baldocchi D D, Ma S, Hehn T. 2008. Interannual variability of evapotranspiration and energy exchange over an annual grassland in California. J Geophys Res-Atmos, 113: D9104

Schaber J, Badeck F W. 2002. Evaluation of methods for the combination of phenological time series and outlier detection. Tree Physiol, 22: 973–982

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. 2020. Effects of winter chilling and photoperiod on leaf-out and flowering in a subtropical evergreen broadleaved forest in China. For Ecol Manage, 458: 117766

Sparks T H, Menzel A. 2002. Observed changes in seasons: An overview. Int J Climatol, 22: 1715–1725

Tao Z, Wang H, Liu Y, Xu Y, Dai J. 2017. Phenological response of different vegetation types to temperature and precipitation variations in northern China during 1982–2012. Int J Remote Sens, 38: 3236–3252

Tao Z, Wang H, Dai J, Alatalo J, Ge Q. 2018. Modeling spatiotemporal variations in leaf coloring date of three tree species across China. Agric For Meteorol, 249: 310–318

Thessen A. 2016. Adoption of machine learning techniques in ecology. One Ecosyst, 1: e8621

Thorsen S M, Höglind M. 2010. Modelling cold hardening and dehardening in timothy. Sensitivity analysis and Bayesian model comparison. Agric For Meteorol, 150: 1529–1542

Viherä-Aarnio A, Hakkinen R, Junttila O. 2006. Critical night length for bud set and its variation in two photoperiodic ecotypes of Betula pendula. Tree Physiol, 26: 1013–1018

Vitasse Y, Delzon S, Dufrêne E, Pontailler J Y, Louvet J M, Kremer A, Michalet R. 2009. Leaf phenology sensitivity to temperature in

European trees: Do within-species populations exhibit similar responses? Agric For Meteorol, 149: 735–744

Vitasse Y, Bresson C C, Kremer A, Michalet R, Delzon S. 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. Funct Ecol, 24: 1211–1218

Vitasse Y, François C, Delpierre N, Dufrêne E, Kremer A, Chuine I, Delzon S. 2011. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. Agric For Meteorol, 151: 969–980

Way D A, Montgomery R A. 2015. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. Plant Cell Environ, 38: 1725–1736

Weih M. 2009. Genetic and environmental variation in spring and autumn phenology of biomass willows (Salix spp.): Effects on shoot growth and nitrogen economy. Tree Physiol, 29: 1479–1490

Wu C, Chen J M, Black T A, Price D T, Kurz W A, Desai A R, Gonsamo A, Jassal R S, Gough C M, Bohrer G, Dragoni D, Herbst M, Gielen B, Berninger F, Vesala T, Mammarella I, Pilegaard K, Blanken P D. 2013. Interannual variability of net ecosystem productivity in forests is explained by carbon flux phenology in autumn. Glob Ecol Biogeogr, 22: 994–1006

Xie Y, Wang X, Silander J A. 2015. Deciduous forest responses to temperature, precipitation, and drought imply complex climate change impacts. Proc Natl Acad Sci USA, 112: 13585–13590

Yang J, Reichert P, Abbaspour K C, Yang H. 2007. Hydrological modelling of the Chaohe Basin in China: Statistical model formulation and Bayesian inference. J Hydrol, 340: 167–182

Zalamea M, González G. 2008. Leaf fall Phenology in a subtropical wet forest in Puerto Rico: From Species to Community Patterns. Biotropica, 40: 295–304

Zha T, Barr A G, van der Kamp G, Black T A, McCaughey J H, Flanagan L B. 2010. Interannual variation of evapotranspiration from forest and grassland ecosystems in western canada in relation to drought. Agric For Meteorol, 150: 1476–1484

Zimmerman J K, Wright S J, Calderón O, Pagan M A, Paton S. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: The role of annual changes in irradiance. J Trop Ecol, 23: 231–251

Zipf L, Primack R B. 2017. Humidity does not appear to trigger leaf out in woody plants. Int J Biometeorol, 61: 2213–2216

(责任编委: 岳天祥)