

DOI: 10.5846/stxb201908091672

郑彦佳, 徐琳, 于瑶. 光温耦合的中国温带地区旱柳花期时空格局模拟. 生态学报, 2020, 40(17): 6147-6160.

Zheng Y J, Xu L, Yu Y. Modeling spatio-temporal patterns of *Salix matsudana* flowering dates based on temperature and photoperiod in temperate zone of China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(17): 6147-6160.

光温耦合的中国温带地区旱柳花期时空格局模拟

郑彦佳, 徐琳*, 于瑶

中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193

摘要: 建立基于温度和光周期驱动的旱柳花期物候模型, 旨在寻找影响旱柳花期时空变化的主要气象因子, 揭示调控植物开花时间的生态机制, 还可为改善柳絮造成的环境污染和花粉过敏等人类健康问题提供参考信息和依据。利用中国气象局农业气象观测网提供的中国温带地区 1982—2011 年 49 个站点的旱柳开花始期、盛期和末期观测资料及平行的逐日气象数据, 分别对 6 种模型(简单积温模型、温度三基点模型、八时段温度模型、简单积温-日长模型、温度三基点-日长模型和八时段温度-日长模型)进行了参数率定和假设检验, 根据外部检验结果, 从中选出针对旱柳 3 个花期的最优物候模型, 进而利用连续地理气象数据和最优物候模型重建了 1982—2011 年旱柳开花始期、盛期、末期和花期长度的时空变化特征。结果表明: 光温耦合的物候模型对旱柳花期的模拟效果和外推效果优于仅基于温度的模型。旱柳开花始期和盛期最优模型均为八时段温度-日长模型, 末期为温度三基点-日长模型, 说明光周期和温度可能是影响旱柳花期开始、繁盛和结束时间的主要气象因子。同时, 优选出的物候模型能够较准确地对不同年份和不同地区的旱柳花期进行模拟及预测。重建的 1982—2011 年旱柳平均开花始期、盛期和末期日期分别为 4 月 24 日、4 月 28 日和 5 月 3 日, 平均花期长度为 9 d, 始期、盛期和末期出现日期呈现出从海拔低到高、从南向北、从西向东逐渐推迟的空间格局。1982—2011 年旱柳开花始期、盛期和末期在大部分地区呈提前趋势, 呈显著提前趋势的面积分别占总面积的 49.78%、50.01% 和 53.40%, 花期长度变化差异不显著。

关键词: 旱柳; 花期; 物候模型; 温度; 光周期

Modeling spatio-temporal patterns of *Salix matsudana* flowering dates based on temperature and photoperiod in temperate zone of China

ZHENG Yanjia, XU Lin*, YU Yao

College of Resource and Environment Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: Developing *Salix matsudana* flowering phenological model based on temperature and photoperiod is crucial for finding the main meteorological factors which affected the spatio-temporal changes of the *Salix matsudana* flowering dates, revealing the ecological mechanism of regulating plant flowering dates, and providing reference information for improving human health problems such as environmental pollution and pollen allergy caused by willow catkins. In this study, we used *Salix matsudana* phenology data of beginning of flowering (BF), full flowering (FF) and end of flowering (EF) at 49 phenological observation stations acquired from the China Meteorological Administration (CMA) phenological network during 1982—2011 to establish and compare six flowering models (simple accumulated temperature model, three-base temperature model, eight-stage temperature model, simple accumulated temperature × photoperiod model, three-base temperature × photoperiod model, eight-stage temperature × photoperiod model). According to external validation results, we selected the optimal phenological model for BF, FF and EF, respectively. Subsequently, we obtained spatial patterns of multi-year and yearly *Salix matsudana* flowering dates over continuous geographic coverage during 1982—2011 by using the

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFA0606102); 国家自然科学基金项目(41401048)

收稿日期: 2019-08-09; 修订日期: 2020-06-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: linux5048@cau.edu.cn

optimal phenological model. The results showed that *Salix matsudana* flowering was better fitted to the model which considered both the effect of temperature and photoperiod. The eight-stage temperature \times photoperiod model outperformed the other two models for BF and FF. For EF, the three-base temperature \times photoperiod model performed better than the other five models. It indicated that photoperiod and temperature were the main meteorological factors influencing the *Salix matsudana* flowering. The effect of simulation and prediction was more accurately for different stations and years by using the optimal flowering phenological model. The multi-year simulated mean dates of BF, FF and EF were April 24, April 28, and May 3, respectively. And the multi-year simulated mean *Salix matsudana* flowering dates showed a delayed spatial progression from low altitude to high altitude, from south to north, and from west to east. The simulated linear trends in BF, FF and EF dates in most areas from 1982 to 2011 indicated an advancement and the areas with significant advancement accounted for 49.78%, 50.01% and 53.40% of the total area, respectively. In addition, the multi-year simulated mean LF was 9 days, and no significant trends were found in most areas for FL.

Key Words: *Salix matsudana*; flowering date; phenological model; temperature; photoperiod

物候现象是环境条件和年际变化最直观和最敏感的综合指示器^[1-2]。随着全球变暖,世界各地植物的春季物候(如展叶和开花)都发生了一定程度的变化^[3-5]。植物物候变化不仅影响着植物的抗寒性^[6]、分布^[7]及生产力^[8],而且对地表—大气之间能量传输和水分交换、径流季节变化及全球碳氮循环也有着深远的影响^[9-10]。

开花花期是被子植物由营养生长转向生殖生长的一个发育阶段,其变化影响着植物的繁殖和进化^[5]。国内许多学者对中国不同地区植物花期变化趋势的研究表明,植物开花始期、盛期和末期主要以提前趋势为主,花期长度因地点和物种各异^[11-15]。花期物候研究对人类生产和健康具有重要意义,例如以赏花为主题的旅游活动可增加城市的经济效益^[16],模拟蜜源植物花期可合理安排蜂群转地追取花蜜^[17],预测致敏花粉植物的花期可预防过敏性疾病^[18]。大多数风媒植物在开花期散播大量致敏花粉^[19],或是在果实成熟时产生白色飞絮,影响空气质量,危害人体健康^[20]。因此,近年来对风媒植物花期的研究受到较广泛关注。

物候模型是通过数学方程来探究环境因子与植物生长发育之间的关系,是模拟和预测植物物候的重要手段^[14]。北半球植物春季物候现象提前主要由温度变暖引起^[4],国内外常见的春季物候模型大多是基于温度构建,如简单积温模型、选择模型、顺序模型、平行模型等。然而,温度并不是影响春季物候的唯一环境因素,大量的统计和实验研究表明光周期提供了比温度更为一致和可靠的季节性信号^[21-24]。植物对光周期的响应致使其对温度的敏感性下降^[3,24],从而降低植物春季早霜冻风险^[24]。尽管基于温度与光周期调控植物物候的分子和遗传基础仍然未知,但利用温度与光周期来模拟与预测植物物候已经引起了较多的关注。将光周期加入树木物候模型的构建中,可提高一些模型的模拟效果^[23]。例如,Migliavacca 等^[25]在哈佛森林实验表明,加入了光周期的物候模型,其模拟效果更优。预测桦树(*B. pubescens*)萌芽期时,加入光周期模块的 DORMPHOT 模型模拟效果要优于仅基于温度的 Unified 模型^[22,26]。

基于上述分析,本文以中国温带地区广泛分布的风媒树种旱柳为研究对象,利用其开花始期、盛期和末期观测资料,建立了 6 种物候模型并从中分别优选出针对旱柳开花始期、盛期和末期的物候模型,并利用插值数据和最优花期物候模型重建 1982—2011 年旱柳花期的时空格局。

1 材料与方法

1.1 研究区域与物种选择

本文研究区域为中国温带地区,该地区包含了中国北方大部分地区,包含湿润、半湿润、半干旱和干旱 4 个气候大区^[27]。该地区四季分明,水热条件呈现季节上与空间上的差异,植物物候具有显著的时空变化,对气候变化的响应十分敏感,因此该地区适合进行植物物候对气候变化的模拟研究^[9]。另外,为在连续地理空

间上模拟旱柳花期时空格局,将高于物种分布适宜海拔高度 1600 m 以上的地区^[28]及 1:400 万植被类型图^[29]中的无植被地区排除可获得树种潜在分布范围。

旱柳(*Salix matsudana*)隶属杨柳科(*Salicaceae*)柳属(*Salix*),落叶乔木,喜光,不耐庇荫;喜水湿,耐干旱和寒冷;对土壤要求不严,是中国温带地区常见树种和造林树种^[30]。陈效逯等^[31]和周孝煌^[15]等证明了旱柳花期对气候在时空上的变化具有较好的响应能力。因此,本文选择旱柳作为研究对象,研究中国温带地区植物物候的空间模拟是适宜的。

1.2 物候与气象数据

本文所用旱柳物候数据取自中国气象局农业气象观测网的自然物候观测数据集,该物候观测网是中国地面站点最多的物候观测网络系统。针对温带地区春季柳絮防治及花粉过敏等问题,选择开花期作为指示物候期,包括开花始期、盛期、末期和花期长度。根据站点旱柳花期观测数据的准确性和时间序列完整性要求,以 1982—2011 年期间旱柳花期大于或等于 18 a 为标准,共筛选出 49 个站点作为建模站点。这些站点覆盖了中国温带地区除寒温带外大部分区域,且分布均匀,具有较好的区域代表性(图 1)。

1982—2011 年逐日平均气温、最高气温和最低气温数据均来源于中国气象数据共享服务网(<http://data.cma.cn/>),其中,利用与物候观测站点相平行的气象站点数据进行物候模型参数拟合,1982—2011 年中国温带地区逐日气温格点数据是利用中国温带地区国家标准站与一般站的气象数据、ANUSPLIN4.2 插值软件和 8 km×8 km 分辨率的数字高程模型(DEM)生成。

逐日日长可由太阳高度角的年内变化得出,求算如公式 1 和公式 2 所示^[32]:

$$P_i = 12 \times \left[1 + \frac{2}{\pi} a \sin\left(\frac{\sin \text{LAT} \sin \delta}{\cos \text{LAT} \cos \delta}\right) \right] \quad (1)$$

$$\sin \delta = -\sin\left(\frac{23.45\pi}{180}\right) \cos\left(\frac{\text{DAY} + 10}{365} \times 2\pi\right) \quad (2)$$

式中, P_i 为台站第 i 日日长,LAT 是台站地理纬度, δ 是太阳赤纬(在 $\pm 23.45^\circ$ 间变化),DAY 是一年中该天的日序。

1.3 物候模型

本文选取简单积温模型、温度三基点模型和八时段温度模型,以及耦合了光周期模块的简单积温-日长模型、温度三基点-日长模型和八时段温度-日长模型对旱柳开花始期、盛期和末期进行模拟和预测。其基本假设是植物完成某种发育进程仅需一定的发育速率积累,植物每日发育速率 R_i 由不同的函数决定,当发育速率累计值(S_f)达到一临界值(F^*)时物候现象发生(公式 3)。

$$S_f = \sum_{i=t_0}^{t_1} R_i \geq F^* \quad (3)$$

式中, t_0 为初始日序(本文固定为 1); t_1 为预测物候发生日序。

1.3.1 温度单因子物候模型

简单积温模型、温度三基点模型和八时段温度模型只考虑温度对植物生长发育的影响,其每日发育速率 R_i 由当日热量状况决定。

(1) 简单积温模型

简单积温模型也称热时模型(Thermal time model)或度日模型(Degree-day model),是目前应用最广泛的树木物候模型^[33-34],每日积温发育速率($f(D_i)$)如公式 4 所示(图 2):

$$f(D_i) = \begin{cases} 0 & T_i \leq T_b \\ T_i - T_b & T_i > T_b \end{cases} \quad (4)$$

式中, T_b 表示下限温度; T_i 为第 i 日平均气温。

(2) 温度三基点模型

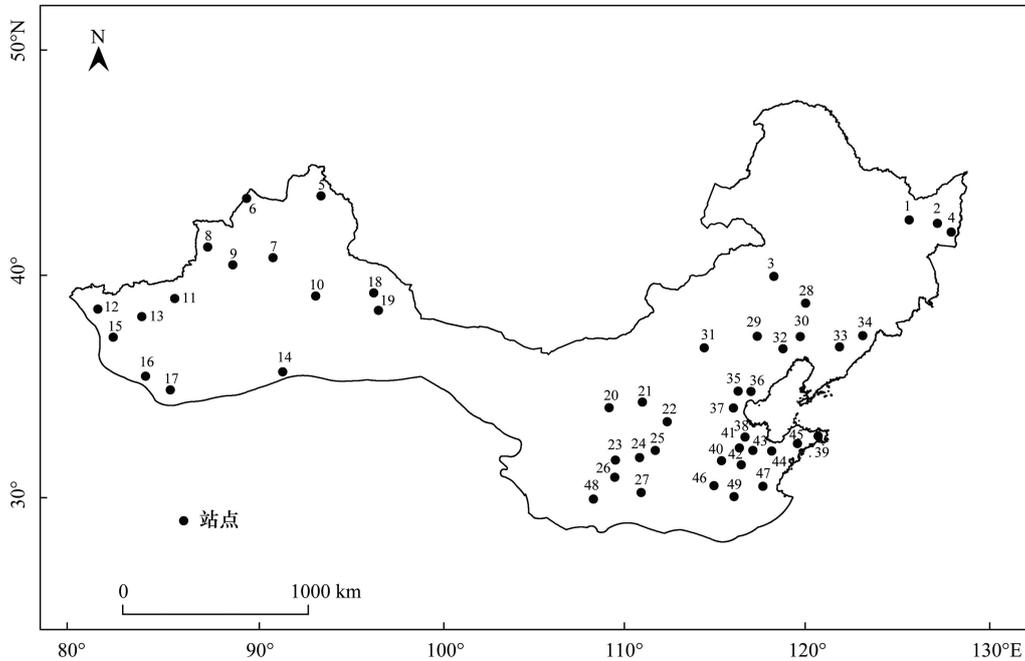


图1 旱柳物候站点的分布

Fig.1 Location of phenological stations for *Salix matsudana*

站点旁侧数字为编号,无实际意义

温度三基点模型中每日发育速率由每日平均温度发育速率($f(T_i)$)决定,其值介于0—1之间(图2B),如公式5所示^[35-36]:

$$f(T_i) = \begin{cases} 0 & (T_i \leq T_b) \\ \frac{T_i - T_b}{T_o - T_b} & (T_b < T_i \leq T_o) \\ \frac{T_m - T_i}{T_m - T_o} & (T_o < T_i \leq T_m) \\ 0 & (T_i > T_m) \end{cases} \quad (5)$$

式中, T_b 、 T_o 和 T_m 分别为下限温度、最适温度和上限温度; T_i 为第*i*日平均气温。

(3) 八时段温度模型

对于昼夜温差较小的地区,可使用日均温来表示每天的气温,但对于昼夜温差较大的地区,使用日均温则不能客观真实地描述作物发育过程对温度的实际响应^[37]。Penning等^[38]研究中将一天中的24 h分成8个时间段,各时段温度($T_i(I)$)通过温度变化因子、日最高气温和日最低气温决定(公式6和公式7),以期更好的模拟植物发育进程。该方法考虑了昼夜温度对植物物候期的影响,在小麦生理发育时间模拟中已成功应用^[37]。

$$T_{\text{fac}}(I) = 0.931 + 0.114 \times I - 0.0703I^2 + 0.0053 \times I^3 \quad (6)$$

$$T_i(I) = T_{\text{min}}(i) + T_{\text{fac}}(I) \times [T_{\text{max}}(i) - T_{\text{min}}(i)] \quad (7)$$

式中, I 取值为1—8整数,依次代表各个时段; $T_{\text{fac}}(I)$ 为第*I*时段温度变化因子; $T_{\text{max}}(i)$ 为第*i*日最高气温; $T_{\text{min}}(i)$ 为第*i*日最低气温。

八时段温度模型的每日发育速率由每日热效应速率($f(E_i)$)决定, $f(E_i)$ 由8个时段相对热效应发育速率平均后可得(公式8),各时段相对热效应发育速率($E_i(I)$)的值在0—1之间(图2C), $E_i(I)$ 求算如公式9

所示^[37]:

$$f(E_i) = \frac{1}{8} \sum_{I=1}^8 E_i(I) \quad (8)$$

$$E_i(I) = \begin{cases} 0 & (T_i(I) \leq T_b) \\ \left\{ \sin \left[\frac{T_i(I) - T_b}{T_o - T_b} \times \frac{\pi}{2} \right] \right\}^{t_s} & (T_b < T_i(I) \leq T_o) \\ \left\{ \cos \left[\frac{T_i(I) - T_o}{T_m - T_o} \times \frac{\pi}{2} \right]^{\frac{T_m - T_o}{T_o - T_b}} \right\}^{t_s} & (T_o < T_i(I) \leq T_m) \\ 0 & (T_i(I) < T_m) \end{cases} \quad (9)$$

式中, T_b 、 T_o 和 T_m 同公式5; t_s 为温度敏感性(取值为1)。

1.3.2 温度与光周期耦合的物候模型

光温耦合物候模型中的每日发育速率由温度与光周期共同决定,考虑光温相互作用,其每日发育速率通常由每日温度发育速率和每日光周期发育速率之间通过乘法构建^[39],例如 Robertson^[40]、Campbell 和 Sugano^[41]以及 Soltani 等^[36]均利用乘法关系对光温耦合模型进行构建和求解。为探究光周期对植物花期的影响,将光周期模块整合到简单积温模型、温度三基点模型和八时段温度模型中,利用乘法关系构建出三种新的物候模型,即简单积温-日长模型、温度三基点-日长模型和八时段温度-日长模型。每日光周期发育速率($f(P_i)$)的值在0—1之间(图2),求算如公式10所示^[35-36]:

$$f(P_i) = \begin{cases} 0 & (P_i \leq P_b) \\ \frac{P_i - P_b}{P_o - P_b} & (P_b < P_i \leq P_o) \\ 1 & (P_i > P_o) \end{cases} \quad (10)$$

式中, P_b 和 P_o 分别表示临界日长和最适日长; P_i 为第 i 日日长。

本文选取的简单积温模型、温度三基点模型、八时段温度模型、简单积温-日长模型、温度三基点-日长模型和八时段温度-日长模型中的每日发育速率 R_i 分别为 $f(D_i)$ 、 $f(T_i)$ 、 $f(E_i)$ 、 $f(D_i) \times f(P_i)$ 、 $f(T_i) \times f(P_i)$ 和 $f(E_i) \times f(P_i)$ 。

1.4 物候模型参数估计与检验

为获得针对早柳的花期模型和生理参数,本文借鉴其他研究中将不同时空样本混合的方法^[14,42],估计了特定物种及特定物候期的早柳花期模型参数。利用时空混合样本中随机80%的样本序列进行模型的参数值估计,6种模型的参数值估计均采用最小二乘法原则,即找到最优的一组参数组合使观测值与模拟值之间的误差最小。本文基于 Metropolis 法则的模拟退火算法对模型参数进行求解,Chuine 等^[43]已评估了该优化算法在植物物候模型参数值求解中的收敛性和稳定性,已成功用于不同地区物候模型参数的估计工作中^[14,44]。对于6种模型,开花盛期和末期物候模型除临界值(F^*)外,均与各模型所求开花始期物候模型参数值设定为同一值。

为验证所求物候模型的准确性,计算用于参数拟合的观测值与模拟值的均方根误差(RMSE)、信息准则(AIC)和纳什效率系数(NSE),作为内部检验的结果;再计算未参与模型拟合的观测值与预测值的RMSE、AIC和NSE,作为外部检验的结果。其中,RMSE用来衡量模型模拟或预测的误差;AIC综合考虑了模型的参数个数、复杂程度和误差等,用于不同模型比较;NSE可衡量模型效率,用于评价模型的有效性。

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\text{obs}_i - \text{pre}_i)^2}{n}} \quad (11)$$

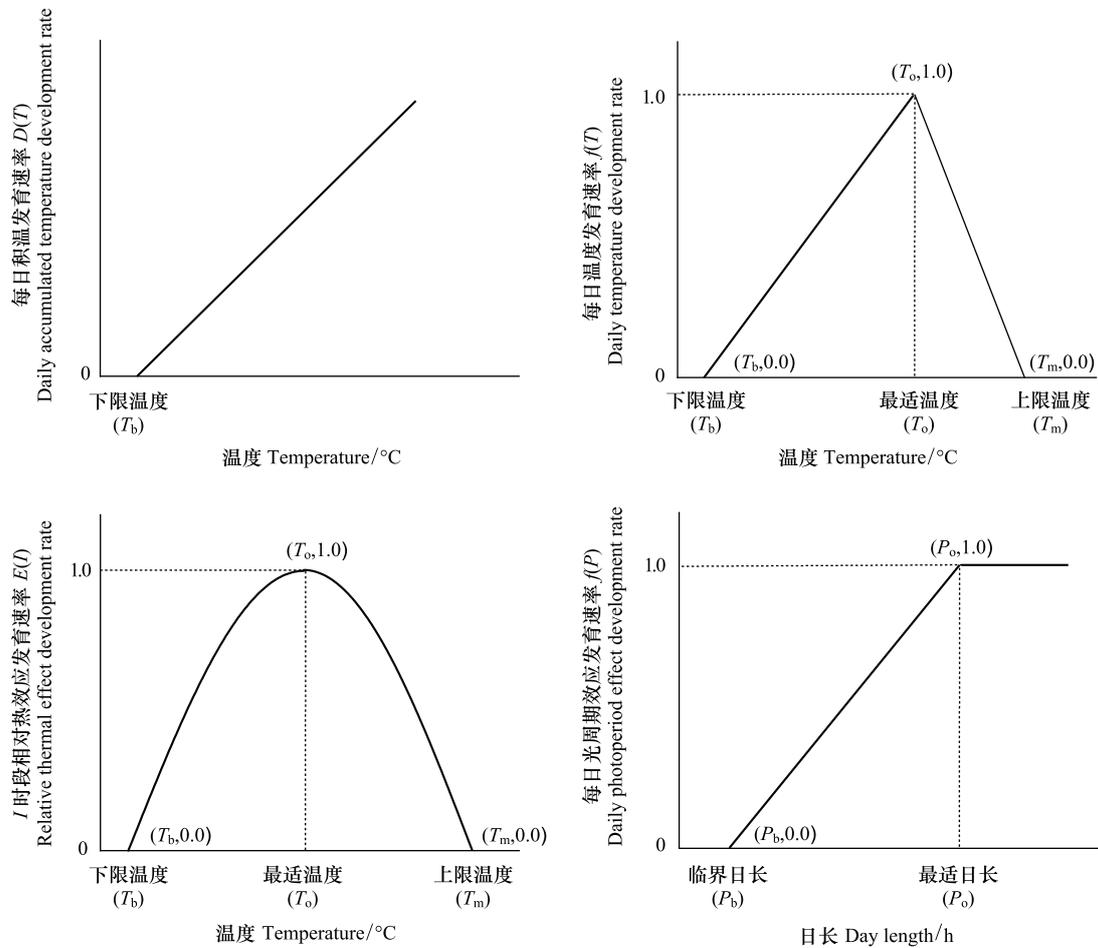


图2 发育速率假设

Fig.2 The hypothesis of development rate

$$AIC = n \times \ln\left(\frac{\sum_{i=1}^n (\text{obs}_i - \text{pre}_i)^2}{n}\right) + 2(k + 1) \quad (12)$$

$$NSE = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (\text{obs}_i - \text{pre}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (\text{obs}_i - \overline{\text{obs}})^2} \quad (13)$$

式中, obs_i 和 pre_i 分别为第 i 个样本的观测值和模拟(预测)值; $\overline{\text{obs}}$ 为观测平均值; n 为样本个数; k 为待定参数个数。

2 结果与分析

2.1 旱柳花期物候模型的建立与检验

旱柳开花始期、盛期和末期的6种物候模型参数估计如表1所示。从中可知,不同模型求出的旱柳开花始期发育的下限温度、最适温度、上限温度、临界日长、最适日长及临界值均不同。内部检验结果表明(表2),对于开花始期和盛期,八时段温度-日长模型计算得到的RMSE分别为7.31 d和7.92 d, AIC分别为4126.84和4289.21, NSE分别为0.80和0.78,该模型求出的RMSE和AIC最小,且NSE大于0,即八时段温度-日长模型对开花始期和盛期的模拟效果最优。对于开花末期,模拟效果表现最优的模型为温度三基点-日长模型,其

求得的 RMSE、AIC 和 NSE 分别为 8.32 d、1026.79 和 0.74。光温耦合模型中的温度三基点-日长模型和八时段温度-日长模型对旱柳开花始期和盛期的模拟效果均要优于温度单因子模型。另外,考虑了最适温度和上限温度的模型模拟效果均要好于仅考虑下限温度的模型。

表 1 旱柳花期物候模型参数估计结果

Table 1 Best parameters estimates of *Salix matsudana* flowering under six phenology models

模型 Model	参数 Parameters					F^*		
	T_b	T_o	T_m	P_b	P_o	开花始期 Beginning of flowering	开花盛期 Full flowering	开花末期 End of flowering
Model 1	0.26	—	—	—	—	263.86	305.69	373.78
Model 2	0.63	24.49	34.27	—	—	10.96	11.95	15.22
Model 3	4.01	26.79	39.07	—	—	11.27	13.14	16.48
Model 4	0.00	—	—	4.25	12.13	253.27	308.44	373.35
Model 5	0.21	21.33	34.72	4.51	12.02	11.56	14.34	17.45
Model 6	2.01	25.93	32.98	3.11	12.19	14.05	16.29	19.84

Model 1:简单积温模型, Simple accumulated temperature model; Model 2:温度三基点模型, Three-base temperature model; Model 3:八时段温度模型, Eight-stage temperature model; Model 4:简单积温-日长模型, Simple accumulated temperature \times photoperiod model; Model 5:温度三基点-日长线性模型, Three-base temperature \times photoperiod model; 八时段温度-日长模型, Eight-stage temperature \times photoperiod model; T_b : 下限温度, Base temperature; T_o : 最适温度, Optimum temperature; T_m : 上限温度, Maximum temperature; P_b : 临界日长, Base photoperiod; P_o : 最适日长, Optimum photoperiod; F^* : 累计临界值, Cumulative threshold

表 2 旱柳花期物候模型检验结果

Table 2 Internal and external validity of *Salix matsudana* flowering under six phenology models

花期 Flowering dates	模型 Model	内部检验 Internal validation			外部检验 External validation		
		RMSE(d)	AIC	NSE	RMSE(d)	AIC	NSE
始花期 Beginning of flowering	Model 1	7.81	4255.40	0.78	8.49	1114.07	0.75
	Model 2	7.45	4162.35	0.80	7.33	1041.87	0.81
	Model 3	7.40	4150.21	0.80	7.32	1041.40	0.81
	Model 4	7.74	4242.18	0.78	8.41	1113.47	0.73
	Model 5	7.35	4140.24	0.80	7.26	1041.17	0.81
	Model 6	7.31	4126.84	0.80	7.13	1031.28	0.82
盛花期 Full flowering	Model 1	8.37	4396.04	0.75	9.00	1144.01	0.72
	Model 2	8.00	4305.38	0.77	7.66	1064.55	0.80
	Model 3	7.99	4304.64	0.78	7.64	1063.10	0.80
	Model 4	8.33	4390.42	0.76	8.91	1143.16	0.72
	Model 5	7.96	4299.71	0.78	7.65	1068.13	0.80
	Model 6	7.92	4289.21	0.78	7.53	1059.81	0.80
末花期 End of flowering	Model 1	8.98	4198.33	0.70	8.43	1025.02	0.74
	Model 2	8.54	4106.40	0.73	8.43	1029.05	0.74
	Model 3	8.59	4117.76	0.73	8.47	1031.47	0.73
	Model 4	8.97	4200.83	0.70	8.38	1026.85	0.74
	Model 5	8.52	4106.98	0.73	8.32	1026.79	0.74
	Model 6	8.61	4125.33	0.73	8.43	1032.72	0.74

RMSE:均方根误差, Root Mean Squared Error; AIC: 赤池信息准则, Akaike information criterion; NSE: 纳什效率系数, Nash-Sutcliffe efficiency coefficient

外部检验结果表明,八时段温度-日长模型对开花始期(RMSE = 7.13 d, AIC = 1031.28, NSE = 0.82)和盛期(RMSE = 7.53 d, AIC = 1069.81, NSE = 0.80)的预测效果最优;温度三基点-日长模型对开花末期的预测效果最优(RMSE = 8.32 d, AIC = 1026.79, NSE = 0.74)。与内部检验结果一致,对旱柳 3 个花期模拟和预测效果

最优的模型均为光温耦合模型。同时,简单积温-日长模型对开花始期、盛期和末期的模拟和预测效果均优于简单积温模型;温度三基点-日长模型对开花始期、盛期和末期的模拟和预测效果均优于温度三基点模型;八时段温度-日长模型对开花始期、盛期的模拟和预测效果均优于八时段温度模型。

由于外部检验能反映模型在独立条件下对物候期的预测能力,因此本文根据外部检验结果选择预测能力最佳的模型作为早柳花期最优物候模型。早柳 3 个花期最优物候模型均为光温耦合模型,其中,早柳开花始期和盛期的最优花期物候模型为考虑昼夜温度因素的八时段温度-日长模型,而开花末期为基于日平均温度的温度三基点-日长模型。

图 3 为利用上述优选出的早柳花期最优物候模型求出的模拟值(预测值)与观测值之间的比较,结果显示,用来建模的开花始期、盛期和末期样本点观测值和模拟值之间的拟合直线接近 1:1 线,其 R^2 分别为 0.80 ($P < 0.001$)、0.78 ($P < 0.001$) 和 0.73 ($P < 0.001$);其余样本点观测值和预测值之间的拟合直线同样接近 1:1 线,其 R^2 分别为 0.82 ($P < 0.001$)、0.80 ($P < 0.001$) 和 0.74 ($P < 0.001$)。综上所述,优选出的针对早柳开花始期、盛期和末期的物候模型能准确地模拟和预测不同年份和站点的花期,且在独立条件下模型可对早柳花期进行预测,模型适用性较强。

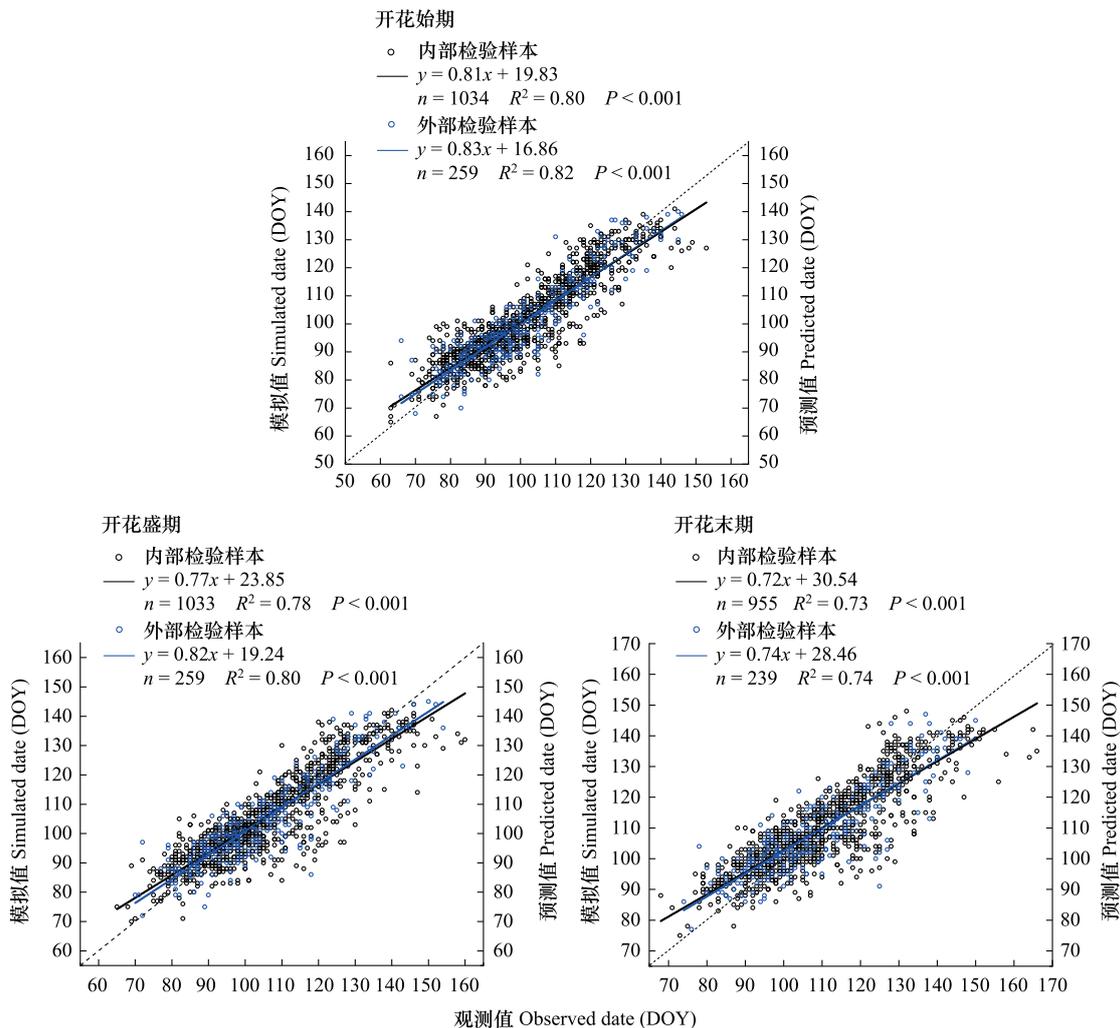


图 3 研究区早柳花期最优花期物候模型的模拟和预测效果

Fig.3 Simulating and predicting effect of the optimal flowering phenological model for the *Salix matsudana* flowering dates in the study area

2.2 1982—2011 年中国温带早柳花期的时空格局

鉴于上述优选出的花期物候模型对早柳花期有较好的模拟效果和预测能力,将 1982—2011 年 $8\text{ km} \times 8\text{ km}$ 逐日气温格点数据和日长数据代入早柳开花始期、盛期和末期分别对应的最优花期物候模型中,计算得到中国温带地区逐年早柳花期及花期变化趋势的空间格局。多年平均早柳花期的空间格局表明(图 4),中国温带早柳开花始期、盛期和末期出现日期均呈现从海拔低到高、从南向北、从西向东逐渐推迟的空间格局,华北平原南部及塔里木盆地的早柳花期率先发生,大兴安岭及阿尔泰山附近的早柳花期发生晚于其它地区。南部地区的早柳花期长度略长于北部地区,全区域早柳花期长度差异不大,介于 8—12 d 之间,平均花期长度为 9 d。

1982—2011 年中国温带早柳花期线性趋势空间格局表明(图 5),30 年间花期变化趋势存在一定的空间差异。除东北三省、准噶尔盆地及内蒙古高原东北部外,大部分地区的早柳开花始期、盛期和末期均呈显著提前的趋势,显著提前的区域分别约占全区总面积的 49.78%、50.01% 和 53.40%。其中,提前的倾向率最大的地区位于华北平原南部,达到 $-10\text{—}-4\text{ d}/10\text{a}$ 。大部分地区早柳花期长度变化不显著,在三江平原、大兴安岭北部、小兴安岭西北部和准噶尔盆地西南部等地区呈显著缩短趋势,在燕山山脉附近、山东丘陵和华北平原中部等地区呈显著延长趋势。

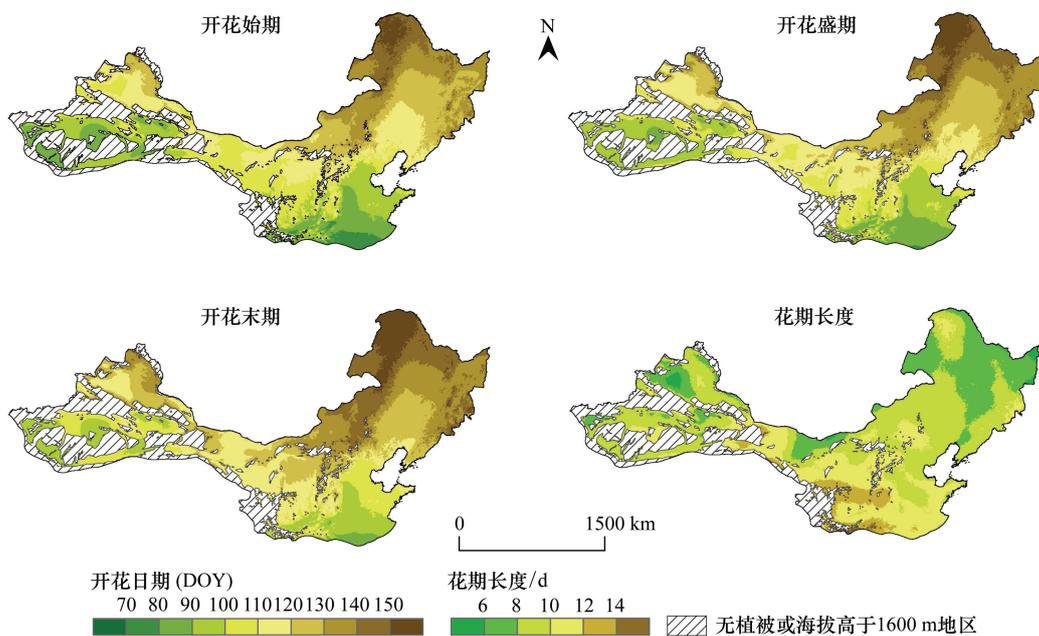


图 4 基于最优花期物候模型模拟的早柳花期多年平均值的空间格局

Fig.4 Spatial pattern of multi-year average of *Salix matsudana* flowering dates based on the optimal flowering phenological model

区域平均来看,1982—2011 年中国温带地区早柳花期及长度变化如图 6 所示,其中,开花始期、盛期和末期在中国温带潜在分布区内均呈显著($P < 0.05$) 提前趋势,提前的倾向率分别为 $2.22\text{ d}/10\text{a}$ 、 $2.23\text{ d}/10\text{a}$ 和 $2.17\text{ d}/10\text{a}$,其 30 年均值分别为 $114 \pm 4\text{ d}$ 、 $118 \pm 4\text{ d}$ 和 $123 \pm 4\text{ d}$,年际偏移量均在 $\pm 7\text{ d}$ 之内。从早柳 3 个花期的年际变化与 30 年均值对比可看出,1996 年为早柳花期物候转折点,1996 年前,大多数年份的早柳开花始期、盛期和末期晚于均值;1996 年后,早柳花期早于均值。潜在分布区内早柳花期长度呈不显著缩短趋势,变化趋势仅为 $-0.049\text{ d}/10\text{a}$,其 30 年间平均值为 $9 \pm 1\text{ d}$,花期长度总体上围绕 30 年均值上下波动,变化幅度较小。

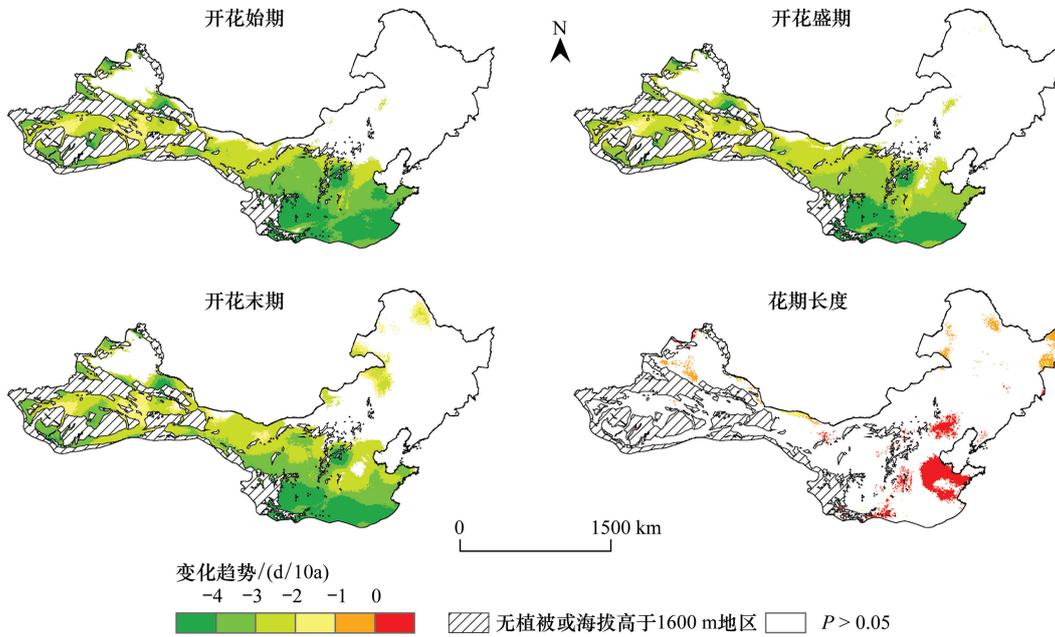


图 5 1982—2011 年中国温带旱柳花期线性趋势及其显著性水平的空间格局

Fig.5 Spatial pattern of significant linear trends ($P < 0.05$) of *Salix matsudana* flowering dates in the study area from 1982 to 2011

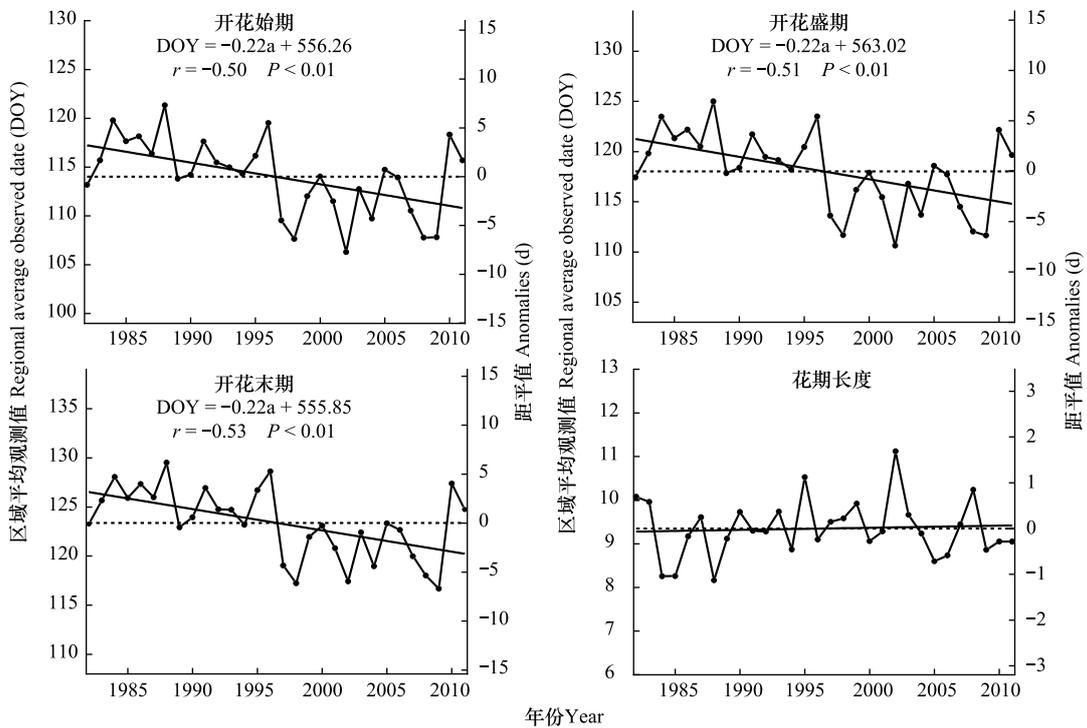


图 6 区域平均旱柳花期线性趋势

Fig.6 Regional average liner trend of *Salix matsudana* flowering dates

3 讨论与结论

3.1 讨论

本文通过比较简单积温模型、温度三基点模型、八时段温度模型、简单积温-日长模型、温度三基点-日长线性模型及八时段温度-日长模型 6 种模型对旱柳开花始期、盛期和末期的模拟和预测效果, AIC 结果表明将光周期加入物候模型能够提高旱柳花期模拟的准确性。Liu 等^[45]在模拟全球植物春季物候时也发现光温耦合的物候模型优于仅考虑温度的模型。但从 RMSE 来看, 6 种模型对旱柳花期模拟的误差差距均小于 1.5 d, 说明不同模型的模拟效果差距并不显著, 可见相比于热效应, 光周期效应对旱柳开花时间的调控作用较弱。到目前为止, 即使是光周期敏感植物, 仍没有证据表明在预测植物物候期时, 光周期比温度更占优势^[46]。虽然光周期会影响某些植物达到某一生育阶段所需的累积温度, 但温度仍是控制植物物候发生的最主要因素^[47], 光周期通常被视为温度的辅助因子。温度在控制植物物候过程中起着多重作用, 如打破植物休眠需要一定低温, 即冷激需求^[48-49], 国内外学者对冷激作用的影响进行了较多的研究, 但目前仍存在不确定性。有研究发现冷激需求的不足会导致植物春季物候期对温度的敏感性降低^[3, 50], 从而延迟春季物候现象发生的时间, 甚至极大地改变物种物候现象发生的先后顺序^[47]。同时, 也有研究指出随着冬季增温而减少的冷激需求仍能促使温带大部分地区树木打破芽休眠^[51]。Xu 和 Chen^[52]研究表明, 冬季升温并未显著影响中国北方大部分地区落叶乔木的展叶始期, 低温对早春树种的影响可能高于晚春树种。除此之外, Basler^[53]研究中欧 6 种温带树木春季物候期时指出, 若基于较长的物候时间序列, 则仅考虑驱动需求的物候模型即可合理地预测物候事件的发生时间。

长期来看, 光周期对植物物候发生日期出现的早晚起到了一定的调控作用。通过比较在 6 种模型下 1982—2011 年区域平均旱柳花期的年际变化可知(表 3), 光温耦合物候模型模拟得到的旱柳花期提前的倾向率均小于基于温度的物候模型, 可见光周期可能延缓了气候变暖导致植物春季物候期提前的现象, 这与 Fu 等^[3]和 Way 和 Montgomery^[23]研究得出的结论一致。光周期对植物春季物候现象发生显现出越来越重要的作用^[46], 光周期敏感种群在全球变暖的大环境中将取得种间竞争优势。同时, 不同物种和不同纬度之间对光周期敏感性可能存在显著差异^[54]。

表 3 6 种花期物候模型下 1982—2011 年区域平均旱柳花期倾向率

Table 3 Regional average *Salix matsudana* flowering slope from 1982 to 2011 under six flowering phenological models

模型 Model	倾向率 Slope(d/10a)		
	开花始期 Beginning of flowering	开花盛期 Full flowering	开花末期 End of flowering
简单积温 Simple accumulated temperature	-2.30 ^(a)	-2.30 ^(a)	-2.28 ^(a)
简单积温-日长 Simple accumulated temperature × photoperiod	-2.16 ^(a)	-2.17 ^(a)	-2.16 ^(a)
温度三基点 Three-base temperature	-2.30 ^(a)	-2.31 ^(a)	-2.28 ^(a)
温度三基点-日长 Three-base temperature × photoperiod	-2.17 ^(a)	-2.18 ^(a)	-2.17 ^(a)
八时段温度 Eight-stage temperature	-2.41 ^(a)	-2.42 ^(a)	-2.41 ^(a)
八时段温度-日长 Eight-stage temperature × photoperiod	-2.22 ^(a)	-2.23 ^(a)	-2.18 ^(a)

^(a)代表 $P < 0.05$

本文模拟得到的旱柳花期提前的倾向率在 2.10—2.30 d/10a 之间, 这与其它研究中对中国花期提前趋势的结果一致。例如, 中国 136 种植物的开花始期、盛期和末期在 1963—2013 年提前的倾向率在 1.4—2.2 d/10a 之间^[11]; 华北地区 127 种植物开花始期在 1963—2014 年提前的倾向率在 1.43—2.68 d/10a 之间, 97 种植物开花末期提前的倾向率在 1.28—1.97 d/10a 之间^[12]。本文模拟的旱柳花期长度呈延长趋势, 而对花期长度变化趋势因地点和物种而异, 如中国 23 种植物花期在近 50 年间有 61.4% 呈延长趋势^[5], 而英国根西岛 232 种植物在 1985—2011 年间花期长度呈现缩短趋势^[13]。Wang 等^[12]研究发现哈尔滨地区在 1963—2014 年间

花期长度以 0.51 d/10a 的速率缩短,但在北京和西安地区花期长度则分别以 0.42 d/10a、0.93 d/10a 的速率延长,且在气温升高和花期长度变化之间没有找到一致的联系。区域和种间花期变化差异的主要原因是由于不同物种对不同时段环境变化响应敏感度不同,引起花期变化的环境因素较为复杂,花期对气候变化响应及模拟还有待深入研究。

3.2 结论

本文建立了 6 种花期物候模型,并从中优选出针对旱柳开花始期、盛期和末期的物候模型,重建了中国温带地区旱柳花期的时空格局,得到以下结论:

(1) 光温耦合的物候模型对旱柳开花始期、盛期和末期的模拟效果优于仅考虑温度的物候模型。此外,在考虑温度对旱柳开花始期和盛期的影响时,不仅要考虑平均温度的变化,也需将日最高温和日最低温对其的影响纳入考虑范围。

(2) 利用最优旱柳花期物候模型求出的花期模拟值(预测值)和观测值之间的 RMSE 在 7—9 d 之间, R^2 在 0.80 左右,表明优选出的物候模型能够准确对长时间序列和连续地理空间上的开花始期、盛期和末期进行模拟和预测。

(3) 利用最优花期物候模型重建的 1982—2011 年中国温带地区旱柳开花日期时空格局显示,区域平均而言,1982—2011 年旱柳开花始期、盛期和末期均呈显著($P < 0.05$)提前趋势,提前的倾向率在 2.10—2.30 d/10a 之间。旱柳开花日期区域差异明显,整体呈现从平原到山地、从南向北、从西向东逐渐变晚的空间演进特征。30 年间,旱柳花期,尤其是开花始期在中国温带大部分地区呈提前趋势,且显著($P < 0.05$)提前的区域约占全区总面积的一半。1982—2011 年区域平均旱柳花期长度无显著年际变化,大部分地区花期长度变化不显著。区域内高纬地区花期长度长于低纬度地区,介于 8—12 d 之间。

参考文献(References):

- [1] Menzel A, Fabian P. Growing season extended in Europe. *Nature*, 1999, 397(6721): 659-659.
- [2] Beaubien E G, Freeland H J. Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44(2): 53-59.
- [3] Fu Y H, Zhao H F, Piao S L, Peaucelle M, Peng S S, Zhou G Y, Ciais P, Huang M T, Menzel A, Peñuelas J, Song Y, Vitis Y, Zeng Z Z, Janssens I A. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 2015, 526(7571): 104-107.
- [4] Menzel A, Sparks T H, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski F M, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl Å, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatczak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheffinger H, Striz M, Susnik A, Van Vliet A J H, Wielgolaski F E, Zach S, Züst A. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 2006, 12(10): 1969-1976.
- [5] 陶泽兴, 仲舒颖, 葛全胜, 戴君虎, 徐韵佳, 王焕炯. 1963-2012 年中国主要木本植物花期长度时空变化. *地理学报*, 2017, 72(1): 53-63.
- [6] Hänninen H. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta Forestalia Fennica*, 1990, 213(213): 7660.
- [7] Chuine I, Beaubien E G. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, 2001, 4(5): 500-510.
- [8] Loustau D, Bosc A, Colin A, Ogee J, Davi H, François C, Dufrene E, Déqué M, Cloppet E, Arrouays D, Bas C L, Saby N, Pignard G, Hamza N, Granier A, Bréda N, Ciais P, Viovy N, Delage F. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiology*, 2005, 25(7): 813-823.
- [9] Chen X Q, Xu L. Temperature controls on the spatial pattern of tree phenology in China's temperate zone. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 154-155: 195-202.
- [10] Czikowsky M J, Fitzjarrald D R. Evidence of seasonal changes in evapotranspiration in eastern U. S. hydrological records. *Journal of Hydrometeorology*, 2004, 5(5): 974-988.
- [11] Mo F, Zhang J, Wang J, Cheng Z G, Sun G J, Ren H X, Zhao X Z, Cheruiyot W K, Kavagi L, Wang J Y, Xiong Y C. Phenological evidence from China to address rapid shifts in global flowering times with recent climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 246: 22-30.
- [12] Wang H J, Zhong S Y, Tao Z X, Dai J H, Ge Q S. Changes in flowering phenology of woody plants from 1963 to 2014 in North China. *International Journal of Biometeorology*, 2017, 63(5): 579-590.
- [13] Bock A, Sparks T H, Estrella N, Jee N, Casebow A, Schunk C, Leuchner M, Menzel A. Changes in first flowering dates and flowering duration of

- 232 plant species on the island of Guernsey. *Global Change Biology*, 2014, 20(11): 3508-3519.
- [14] 仲舒颖, 葛全胜, 戴君虎, 王焕炯. 中国典型观赏植物花期模型建立及过去花期变化模拟. *资源科学*, 2017, 39(11): 2116-2129.
- [15] 周孝煌, 郑彦佳, 徐琳, 张煦庭, 魏培. 基于去趋势分析的中国温带旱柳开花始期对气候变暖的响应. *中国农业气象*, 2018, 39(9): 559-566.
- [16] 陶泽兴, 葛全胜, 王焕炯, 戴君虎. 中国中东部植被景观观赏季划分的物候学基础. *地理学报*, 2015, 70(1): 85-96.
- [17] 徐琳, 陈效迷, 杜星. 中国东部暖温带刺槐花期空间格局的模拟与预测. *生态学报*, 2013, 33(12): 3584-3593.
- [18] 张明庆, 杨国栋, 范振涛, 张玲. 北京地区主要致敏花粉树木花期的预报. *环境与健康杂志*, 2008, 25(3): 262-263.
- [19] 辛嘉楠, 欧阳志云, 郑华, 王效科, 苗鸿. 城市中的花粉致敏植物及其影响因素. *生态学报*, 2007, 27(9): 3820-3827.
- [20] 王建红, 车少臣, 邵金丽, 仇兰芬, 郭蕾. 北京杨柳飞絮治理现状、问题与展望. *北京园林*, 2011, (1): 48-50.
- [21] Caffarra A, Donnelly A, Chuine I, Jones M B. Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. I. Temperature and photoperiod: a conceptual model. *Climate Research*, 2011, 46(2): 147-157.
- [22] Caffarra A, Donnelly A, Chuine I. Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. II. Integrating complex effects of photoperiod into process-based models. *Climate Research*, 2011, 46(2): 159-170.
- [23] Way D A, Montgomery R A. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(9): 1725-1736.
- [24] Basler D, Körner C. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 165: 73-81.
- [25] Migliavacca M, Sonnentag O, Keenan T F, Cescatti A, O'Keefe J, Richardson A D. On the uncertainty of phenological responses to climate change, and implications for a terrestrial biosphere model. *Biogeosciences*, 2012, 9(6): 2063-2083.
- [26] Jochner S, Caffarra A, Menzel A. Can spatial data substitute temporal data in phenological modelling? A survey using birch flowering. *Tree Physiology*, 2013, 33(12): 1256-1268.
- [27] 中国气象局. 中华人民共和国气候图集. 北京: 地图出版社, 1978.
- [28] 华北树木志编写组. 华北树木志. 北京: 中国林业出版社, 1984: 89-90.
- [29] 侯学煜, 孙世洲, 何妙光, 张经纬, 王义风, 孔德珍, 王绍庆. 中国植被图(1: 400 万). 北京: 地图出版社, 1980.
- [30] 《中国森林》编辑委员会. 中国森林. 北京: 中国林业出版社, 2000: 1320-1322.
- [31] 陈效迷, 庞程, 徐琳, 李静, 张晴华, 尉杨平. 中国温带旱柳物候期对气候变化的时空响应. *生态学报*, 2015, 35(11): 3625-3635.
- [32] 余卫东, 汤新海. 气温日变化过程的模拟与订正. *中国农业气象*, 2009, 30(1): 35-40.
- [33] Cannell M G R, Smith R I. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology*, 1983, 20(3): 951-963.
- [34] Hunter A F, Lechowicz M J. Predicting the timing of budburst in temperate trees. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29(3): 597-604.
- [35] Jolly W M, Nemani R, Running S W. A generalized, bioclimatic index to predict foliar phenology in response to climate. *Global Change Biology*, 2005, 11(4): 619-632.
- [36] Soltani A, Hammer G L, Torabi B, Robertson M J, Zeinali E. Modeling chickpea growth and development: phenological development. *Field Crops Research*, 2006, 99(1): 1-13.
- [37] 刘铁梅, 谢国生. 农业系统分析与模拟. 北京: 科学出版社, 2010: 118-128.
- [38] Penning De Vries F W T, Van Laar H H. *Simulation of Plant Growth and Crop Production*. Wageningen: Centre for Agricultural Pub. and Documentation, 1982.
- [39] Yan W K, Wallace D H. Simulation and prediction of plant phenology for five crops based on photoperiod \times temperature interaction. *Annals of Botany*, 1998, 81(6): 705-716.
- [40] Robertson G W. A biometeorological time scale for a cereal crop involving day and night temperatures and photoperiod. *International Journal of Biometeorology*, 1968, 12(3): 191-223.
- [41] Campbell R K, Sugano A I. Phenology of bud burst in Douglas-Fir related to provenance, photoperiod, chilling, and flushing temperature. *Botanical Gazette*, 1975, 136(3): 290-298.
- [42] Delpierre N, Dufrière E, Soudani K, Ulrich E, Cecchini S, Boé J, François C. Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(6/7): 938-948.
- [43] Chuine I, Cour P, Rousseau D D. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. *Plant, Cell & Environment*, 1998, 21(5): 455-466.
- [44] Tao Z X, Wang H J, Dai J H, Alatalo J, Ge Q S. Modeling spatiotemporal variations in leaf coloring date of three tree species across China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 249: 310-318.

- [45] Liu Q, Fu Y H, Liu Y W, Janssens I A, Piao S L. Simulating the onset of spring vegetation growth across the northern hemisphere. *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 1342-1356.
- [46] Chuine I, Morin X, Bugmann H. Warming, photoperiods, and tree phenology. *Science*, 2010, 329(5989): 277-278.
- [47] Laube J, Sparks T H, Estrella N, Höfler J, Ankerst D P, Menzel A. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Global Change Biology*, 2014, 20(1): 170-182.
- [48] Perry T O. Dormancy of trees in winter. *Science*, 1971, 171(3966): 29-36.
- [49] Linkosalo T, Häkkinen R, Hänninen H. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? *Tree Physiology*, 2006, 26(9): 1165-1172.
- [50] Yu H Y, Luedeling E, Xu J C. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(51): 22151-22156.
- [51] Chen X Q, Wang L X, Inouye D. Delayed response of spring phenology to global warming in subtropics and tropics. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 234-235: 222-235.
- [52] Xu L, Chen X Q. Regional unified model-based leaf unfolding prediction from 1960 to 2009 across northern China. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 1275-1284.
- [53] Basler D. Evaluating phenological models for the prediction of leaf-out dates in six temperate tree species across central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 217: 10-21.
- [54] Zohner C M, Benito B M, Svenning J C, Renner S S. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants. *Nature Climate Change*, 2016, 6(12): 1120-1123.