

DOI: 10.5846/stxb201909252007

代武君,金慧颖,张玉红,周志强,刘彤.植物物候学研究进展.生态学报,2020,40(19):6705-6719.

Dai W J, Jin H Y, Zhang Y H, Zhou Z Q, Liu T. Advances in plant phenology. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(19): 6705-6719.

# 植物物候学研究进展

代武君<sup>1</sup>,金慧颖<sup>2</sup>,张玉红<sup>1</sup>,周志强<sup>1</sup>,刘彤<sup>2,\*</sup>

1 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

2 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

**摘要:**植物物候变化在研究陆地生态系统对气候变化的响应时被誉为“矿井中的金丝雀”,全球气候变化愈演愈烈,重新引起了人们对植物物候研究的广泛关注。随着观测技术的发展,在各种空间和生态尺度上收集到的物候观测数据迅速累积,尽管已经在多个尺度上(物种、群落和景观尺度)观察到物候变化,但物候变化的机理仍然没有得到很好的理解。回顾了国内外植物物候研究的发展历程;总结了物候数据收集技术进展和全球物候变化的主要趋势;归纳了植物物候变化的机理与驱动因素;探讨了物候模型研究及物候对气候变化响应研究的主要方向。随着物候观测技术在不同尺度上应用的增加,物候研究进入了一个新的阶段。未来物候研究需要制定跨区域标准化观测指南,融合所有相关学科,改进物候模型,拓展研究区域;同时融合有效的历史物候资料,采用新技术和长期收集的物候数据为大数据时代植物物候学研究提供基础。

**关键词:**植物物候;观测方法;物候变化;物候模型;温度敏感性

## Advances in plant phenology

DAI Wujun<sup>1</sup>, JIN Huiying<sup>2</sup>, ZHANG Yuhong<sup>1</sup>, ZHOU Zhiqiang<sup>1</sup>, LIU Tong<sup>2,\*</sup>

1 Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract:** Phenology shifts over time is known as “canary in the mine” when studying the response of terrestrial ecosystems to climate change, and increasing global climate change has renewed widespread interest in plant phenological research. With the development of observational techniques, the phenological observation data collected at various spatial and ecological scales are rapidly accumulating. Although phenological changes have been observed at multiple scales (species, community, and landscape scale), the mechanisms of phenological changes are still poorly understood. In order to improve the understanding of plant phenology, in this review article, we briefly reviewed the development of plant phenology research in China and abroad; summarized the progress of phenology data collection technology and the major trend of global phenological change; summarized the mechanism and driving factors of plant phenological change; and discussed the main direction of phenological models research and phenology response to climate change. With the increasing application of phenological observation techniques at different scales, phenological research has entered a new phase. In the future, phenological research requires the development of standardized observational guidelines across regions, the integration of all relevant disciplines, the improvement of phenological models, and expansion of research areas. At the same time, it is necessary to integrate effective historical phenological data, and adopt new technologies and long-term collected phenological data to provide the basis for plant phenological research in the era of big data.

**Key Words:** plant phenology; observation method; phenological change; phenological model; temperature sensitivity

基金项目:博士研究生自主创新基金项目(2572016AA50)

收稿日期:2019-09-25; 网络出版日期:2020-07-31

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: frauliu@126.com

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、土壤条件)的周期变化之间相互关系的科学<sup>[1]</sup>。植物物候研究历史可以大致分为3个阶段:第一阶段(18世纪以前为古老的农业物候时期)物候研究主要是农民通过对自然界动植物每年重复出现的现象观察掌握自然界的季节规律从而合理安排农时。第二阶段(18世纪—20世纪90年代为近代物候时期)物候学作为一门科学学科诞生及其初期发展。在此期间,地理学家和自然历史学家开始系统记录各种物候事件的时间,并用统计和实验方法研究物候机理。瑞典、英国、德国等国科学家分别在18世纪中后期和19世纪前期开始进行物候观测和记录,19世纪中叶以后由于资本主义国家工业的发展和人口的增加迫切需要增加农业生产,这才开始注重物候学的研究。Phenology一词最早由比利时植物学家 Charles Morren

于1849年提出<sup>[2]</sup>。第三阶段(20世纪90年代至今为全球气候变化物候时期)全球气候变化及其对生态系统的潜在影响受到学术研究的广泛关注(图1),国际物候观测网络的建立促进了大规模和标准化物候数据的收集和共享。同时,遥感技术的快速发展极大地拓宽研究范围,促进了全球变化时期宏观物候学的发展,提高了我们对不同尺度(物种观测,生物群落,景观尺度)植物物候变化的理解<sup>[3]</sup>。另外,物候实验研究为物候过程的机械理论提供了新的见解;更加科学的观测技术和物候模型模拟也促进了物候研究的全面发展,有助于我们预测未来不同气候条件下植物物候的变化。

我国的近代物候学发展起源于20世纪20年代初,被誉为中国物候学之父的竺可桢先生于1921年在南京开始物候观测并持续终生。在1931年《论新月令》一文中竺可桢首次提出物候学一词,系统总结中国历来物候思想,同时汲取欧洲西方国家物候研究之精华,阐述了现代物候观测与研究的重要意义,为我国物候学研究留下了浓墨重彩的一笔。早在1934年,竺可桢先生就开始筹备在全国范围内开展物候观测,便是中国物候观测网的雏形,也是我国近代物候观测的开端。1963年,在竺可桢先生的领导下,中国物候观测网正式成立。植物物候学目的是认识自然季节现象变化的规律,以服务于农业生产和科学研究<sup>[1,4]</sup>。我国现代物候学发展起始于2002年,葛全胜先生自筹经费使“中国科学院物候观测网”部分观测站点恢复工作<sup>[5]</sup>,并于2014年上线中国物候观测网,直接推动了近年我国物候研究的发展。

随着物候学的发展与全球气候变化的研究的深入,人们逐渐认识到,物候不仅能够反应自然生命周期的变化用以指导农业生产,而且能指示生态系统对全球环境变化的响应和适应,现代物候学成为研究热点一个重要原因是因为物候变化被认为是全球气候变化的一项独立证据<sup>[6]</sup>。此外,物候研究正被用作教育、推广、培养科学素养的平台,物候观测网络鼓励公民科学参与观测,让公众体验参与科学研究的过程。

## 1 物候数据收集的方法

获取长期、连续、多尺度的植物物候数据成为物候研究的基础。地面物候观测是最为传统的获取物候数据的方法,学者或业余爱好者按照各地的物候观测标准,定期观测选定的植株的物候期并填写物候观测记录表。过去的20年,全球建立了大量的物候观测网(表1),例如中国 Phenological Observation Network,欧洲 International Phenological Gardens,美国 National Phenology Network,加拿大 PlantWatch,印度 SeasonWatch,澳大利亚 ClimateWatch 等等。公民科学(Citizen Science)为物候观测网的数据收集也做出了重要贡献<sup>[7]</sup>,能够在许多地点观察到不同植物种类的不同物候期,因此地面物候观测也是最为有效的物候数据收集方法。近几十

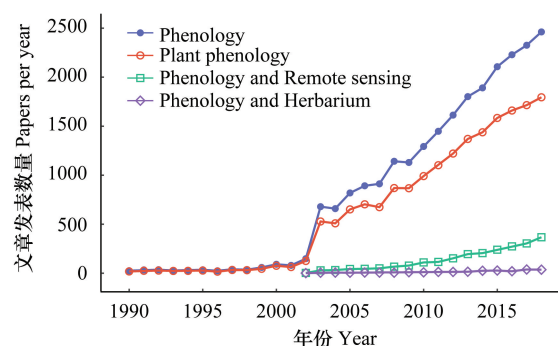


图1 植物物候研究论文在1990—2018年间发表趋势

Fig.1 Plant phenology research papers published between 1990 and 2018

统计数据来 Web of Science (检索主题词分别是 Phenology, Plant phenology, Phenology and Remote sensing, Phenology and Herbarium)

年来,遥感技术成为收集大尺度植物物候数据的有效手段。遥感数据是对地面观测的有益补充,二者结合可以实现物候研究由个体水平向区域尺度转化。卫星遥感获取的相关植被指数数据已经广泛应用于景观尺度植物物候学的研究,如叶面积指数(LAI, Leaf area index)<sup>[8]</sup>、归一化植被指数(NDVI, Normalized difference vegetation index)和增强型植被指数(EVI, Enhanced vegetation index)等<sup>[3]</sup>;此外,遥感获取的太阳诱导叶绿素荧光(SIF, Sun-induced chlorophyll fluorescence)数据作为一种新的工具判定季节物候<sup>[9-10]</sup>,遥感数据结合了广泛的地面覆盖度和定期的重复观测,这些优势是其他任何手段都无法比拟的。近地遥感为物候观测数据的获取提供了一种新的方法,光学传感器安装在相对接近地表(通常 50 m 或更低)的地方,通过收集高频率下量化地表光谱特性随植被发育和衰老的变化数据监测植物物候动态<sup>[11]</sup>。近地遥感是站点观测植物物候的重要手段,弥补了卫星物候观测与常规地面物候观测在空间和技术上的差距;以最小的大气干扰提供基本连续的数据,清晰捕捉植物群体生长发育过程的详细信息,有利于物候研究从个体水平推向群落尺度<sup>[12]</sup>。利用无人机(UAV, Unmanned Aerial Vehicle)搭载光谱仪用来收集植物(从个体水平到景观尺度)多光谱和高光谱图像数据,将地面观测与卫星遥感联系起来,能够提供比近地遥感更大范围、多群落水平的物候观测数据<sup>[13]</sup>。

表 1 陆地物候观测网列表

Table 1 List of terrestrial phenological observation networks

| 地区<br>Region       | 物候观测网<br>Phenology Networks              | 上线时间<br>Launch Date | 网站链接<br>Web Links                                                                                                                                                                                   |
|--------------------|------------------------------------------|---------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 中国 China           | Chinese Phenological Observation Network | 2013                | <a href="http://www.cpon.ac.cn/">http://www.cpon.ac.cn/</a>                                                                                                                                         |
| 日本 Japan           | Phenological Eyes Network                | 2003                | <a href="http://www.pheno-eye.org">http://www.pheno-eye.org</a>                                                                                                                                     |
| 印度 India           | SeasonWatch                              | 2018                | <a href="https://www.seasonwatch.in/">https://www.seasonwatch.in/</a>                                                                                                                               |
| 美国 USA             | USA-National Phenology Network           | 2007                | <a href="https://www-dev.usanpn.org/">https://www-dev.usanpn.org/</a>                                                                                                                               |
| 美国 USA             | Project BudBurst                         | 2007                | <a href="http://budburst.org/">http://budburst.org/</a>                                                                                                                                             |
| 美国 USA             | A.T. Seasons                             | 2014                | <a href="http://scistarter.com/project/970-A.T.%20Seasons">http://scistarter.com/project/970-A.T.%20Seasons</a>                                                                                     |
| 美国 USA             | California Phenology Project             | 2010                | <a href="https://cpp-dev.usanpn.org/">https://cpp-dev.usanpn.org/</a>                                                                                                                               |
| 美国 USA             | Wisconsin Phenological Society           | 2014                | <a href="https://people.uwm.edu/wisconsin-phenological-society/">https://people.uwm.edu/wisconsin-phenological-society/</a>                                                                         |
| 美国,加拿大 USA, Canada | Northeast Regional Phenology Network     | 2008                | <a href="http://www.nerpn.org/">http://www.nerpn.org/</a>                                                                                                                                           |
| 美国,加拿大 USA, Canada | PhenoCam Network                         | 2012                | <a href="https://phenocam.sr.unh.edu/webcam/">https://phenocam.sr.unh.edu/webcam/</a>                                                                                                               |
| 美国,加拿大 USA, Canada | PopClock                                 | 2013                | <a href="http://www-dev.usanpn.org/nn/popclock">http://www-dev.usanpn.org/nn/popclock</a>                                                                                                           |
| 加拿大 Canada         | Alberta Plantwatch                       | 2008                | <a href="https://www.naturewatch.ca/plantwatch/">https://www.naturewatch.ca/plantwatch/</a>                                                                                                         |
| 加拿大 Canada         | PlantWatch                               | 2012                | <a href="http://www.naturesask.ca/what-we-do/plantwatch">http://www.naturesask.ca/what-we-do/plantwatch</a>                                                                                         |
| 澳大利亚 Australia     | ClimateWatch                             | 2009                | <a href="http://www.climatewatch.org.au/">http://www.climatewatch.org.au/</a>                                                                                                                       |
| 新西兰 New Zealand    | NZ Plant Conservation Network            | 2003                | <a href="http://www.nzpcn.org.nz/page.aspx?flora_phenology">http://www.nzpcn.org.nz/page.aspx?flora_phenology</a>                                                                                   |
| 欧洲 Europe          | PEP725                                   | 2011                | <a href="http://www.pep725.eu/">http://www.pep725.eu/</a>                                                                                                                                           |
| 欧洲 Europe          | International Phenological Gardens       | 2011                | <a href="http://ipg.hu-berlin.de/">http://ipg.hu-berlin.de/</a>                                                                                                                                     |
| 奥地利 Austria        | Phänologie                               | 2006                | <a href="http://zacost.zamg.ac.at/phaeno_portal/">http://zacost.zamg.ac.at/phaeno_portal/</a>                                                                                                       |
| 爱沙尼亚 Estonia       | Hello, Spring!                           | 2001                | <a href="https://terekevad.ee/?aasta=2019&amp;leht=english">https://terekevad.ee/?aasta=2019&amp;leht=english</a>                                                                                   |
| 法国 France          | Observatoire des SAISONS                 | 2008                | <a href="http://www.obs-saisons.fr/">http://www.obs-saisons.fr/</a>                                                                                                                                 |
| 爱尔兰 Ireland        | Nature's Calendar                        | 2005                | <a href="http://naturescalendaireireland.com/index.php">http://naturescalendaireireland.com/index.php</a>                                                                                           |
| 葡萄牙 Portugal       | Serralves em Flora                       | 不详                  | <a href="https://cibio.up.pt/citizen-science-serralves-em-flora">https://cibio.up.pt/citizen-science-serralves-em-flora</a>                                                                         |
| 西班牙 Spain          | #FenoDato                                | 2016                | <a href="http://www.fenodato.net/">http://www.fenodato.net/</a>                                                                                                                                     |
| 德国 Germany         | Phänologie                               | 2018                | <a href="https://www.naturgucker.info/vielfalt-studieren/naturguckermonitoring/phaenologie-mit-dwd/">https://www.naturgucker.info/vielfalt-studieren/naturguckermonitoring/phaenologie-mit-dwd/</a> |
| 瑞典 Sweden          | Naturens kalender                        | 2018                | <a href="http://www.naturenskalender.se/">http://www.naturenskalender.se/</a>                                                                                                                       |
| 瑞士 Switzerland     | PhaenoNet within GLOBE                   | 2012                | <a href="https://www.globe-swiss.ch/de/">https://www.globe-swiss.ch/de/</a>                                                                                                                         |
| 英国 UK              | Nature's Calendar                        | 2000                | <a href="https://naturescalendar.woodlandtrust.org.uk/">https://naturescalendar.woodlandtrust.org.uk/</a>                                                                                           |
| 英国 UK              | Track a Tree                             | 2014                | <a href="http://trackatree.bio.ed.ac.uk/">http://trackatree.bio.ed.ac.uk/</a>                                                                                                                       |
| 全球 Global          | GLOBE                                    | 2012                | <a href="http://www.globe.gov/web/phenology-and-climate/overview">http://www.globe.gov/web/phenology-and-climate/overview</a>                                                                       |
| 全球 Global          | Tulip Test Gardens                       | 2019                | <a href="https://journeynorth.org/tulips">https://journeynorth.org/tulips</a>                                                                                                                       |

有许多物候观测网正处于建设中,我们不可能做到全覆盖。这里讨论的观测网主要包含已经建成的具有英文网站链接的物候观测网。全球还包含许多正在进行的物候观测,但大多网站都没有英文版本



地面物种观测和遥感观测数据为研究植物物候的时空变化提供了直接证据。然而,植物物候的变化受到多种环境因素的共同影响,而这些环境因素本身往往是相互关联的,控制实验成为检验物候理论假说的理想选择。通过控制一个或多个影响因素(温度、水分、光照、矿质元素等)的梯度变化来研究物候变化,短时间内就能够收集量的物候数据<sup>[14]</sup>。同时,控制实验可以将植物置身于超出当前自然条件下气候变化程度的环境中,从而收集未来可能发生的植物在极端条件下物候模拟数据。此外,扦插休眠枝条能够去除遗传变异的影响,休眠枝条实验反映的是环境因素对物候变化的影响,而不是个体之间的遗传差异<sup>[15]</sup>,使得扦插休眠枝条成为另一种收集物候数据的途径,并大大加深了我们关于物候对气候变化的响应的理解。

花卉一直深受广大摄影家的喜爱和关注,不知不觉中他们为植物物候留下了丰富的数字图像资源。研究人员正在利用具有参考地理位置的年代照片和录像提取物候数据<sup>[16]</sup>。随着商业数码相机和计算机视觉技术的发展,数码摄影<sup>[17-18]</sup>、城市监控影像<sup>[19]</sup>已成为新兴的监测植物和景观的时间变化的工具,将进一步丰富区域和全球物候观测网络。此外,植物蜡叶标本、古人日记、编年史、传世诗歌等往往也蕴藏着大量的物候数据<sup>[20-23]</sup>。部分历史记载物候资料进入主要档案馆的可能性很小,依然保存在当地博物馆、私人收藏柜或无人问津的书架上等待着被发掘。

## 2 植物物候变化

过去的几十年,已经有大量关于植物物候变化(既有遥感卫星观测,也有区域地面站点观测)的研究报道,春季物候提前作为显著的物候变化之一已经在欧洲、北美、亚洲得到了广泛验证<sup>[24]</sup>。Parmesan 等人对文献中报道的 677 个物种(观测年份在 16—132 年的跨度内)进行了定量评估,结果表明 27% 的物种物候没有表现出显著的变化趋势,只有 9% 的物种表现出春季物候推迟的趋势,而其余 62% 的物种都表现出春季物候提前的趋势<sup>[25]</sup>。Menzel 等人分析了欧洲 21 个国家(1971—2000 年) 542 种植物物候观测网的数据集。结果表明:78% 的植物展叶、开花、果实物候均有提前趋势(30% 显著),只有 3% 明显推迟;而叶变色和落叶物候期变化趋势不明显;欧洲春季和夏季物候每十年提前 2.5d<sup>[26]</sup>。相比之下,中国的春季物候似乎比欧洲和北美提前的幅度更大。通过分析 61 个站点观测物种组合物候记录结果表明:1982—2011 年间,中国春季展叶期每十年提前 5.5d<sup>[24]</sup>。事实上,大多数的站点观测研究结论都显示春季物候提前,不同研究区域、时期和研究物种,物候提前的幅度在不同的报道中有很大的差异<sup>[27]</sup>,其原因可能与不同的区域的小气候或植物来源的地理变异有关。农民控制每一年作物的播种时间,导致农作物物候的变化幅度明显小于野外观测植物。欧洲农民的播种和收获每十年只提前了 2.1d,而观测植物物候则提前了 4.4—7.1d<sup>[28]</sup>。Iler 等人通过分析美国 Colorado 的亚高山草甸和格陵兰岛 Zackenberg 的北极苔原花期数据表明:两个地点的花期物候都明显提前,认为长期线性趋势分析可能掩盖了短期物候变化的方向和幅度<sup>[29]</sup>。

与全球大量春季物候研究报道相比,当前只有较少的研究记录了观测站点秋季物候事件(如叶变色、落叶等物候期)<sup>[30]</sup>。尽管如此,已有的物候观测数据分析结论往往显示落叶末期有推迟趋势,但是其变化幅度远远小于春季物候,尤其是在欧洲。例如,Menzel 分析欧洲物候观测网的物候数据发现,与春季物候明显提前相比,秋季叶变色期的变化趋势相当模糊(48% 提前,52% 推迟),趋势并不明显,因为显著提前和推迟趋势的比例相似,秋季叶变色期的变化幅度趋近于 0。相比之下,中国和北美秋季物候期的推迟更为明显,其中中国在 1982—2011 年,每 10 年推迟 2.6d<sup>[24]</sup>;北美叶变色期每十年推迟 2.4—3.6d<sup>[31]</sup>。此外,物候期越早的植物表现出的物候提前的趋势更明显<sup>[32]</sup>,不同物种物候变化趋势的差异还与植物授粉类型、生活型、系统进化及木材类型等有关,不同植被类型物候变化规律也应该引起广泛关注。卫星数据物候观测数据主要来源于植被指数(NDVI, EVI, LAI 等)主要关注区域植物生长季开始(SOS, Start of the season)和结束(EOS, End of the season)及生长季长度(LOS, Length of growing season)<sup>[3]</sup>。与地面观测一致,基于卫星的研究也揭示了过去三十年来 SOS 在不同的研究区域、时期有不同程度的提前;也有大量研究报告了过去几十年 EOS 推迟的趋势。例如,在区域尺度上,1982—2006 年间北美地区 SOS 每 10 年只提前了 0.56d,而 EOS 推迟趋势速率的延迟率

为每 10 年 5.5d,中高纬度地区生长季每 10 年显著延长 6.8d<sup>[33]</sup>。Yu 等人研究了 1982 — 2015 年我国东北地区生长季开始、结束及长度的空间特征及其变化趋势。研究结果表明,东北地区出现了明显的 SOS 提前和 EOS 推迟现象,其中尤以东北北部最为明显。EOS 的平均推迟速率为每十年 2.5d,比 SOS 的提前速率每十年 1.3d 幅度更大;其中落叶针叶林和草地的 LOS 均呈上升趋势,分别为每十年 6.3d 和 6.6d,说明 34 年的生长季长度分别增加了 21.42d 和 22.44d;然而,呼伦湖附近几乎没有检测到提前信号<sup>[34]</sup>。物候变化趋势在不同时期存在明显差异。Yu 等人利用归一化植被指数研究 1982—2006 年中国西部青藏高原草甸和草原植被生长季的开始、结束及长度,结果表明对于这两种植被类型,春季物候最初都有明显提前,但在 90 年代中期开始提前趋势变弱。站点地面观测和遥感 NDVI 的观测均表明,1982—2011 年春季物候期显著提高,平均每十年提前 4.5d,这一趋势在整个时期并不一致,而且 2000—2011 年期间明显减弱。此外,在 2000 年至 2011 年期间,在原位观测和 NDVI 观测之间发现了相反的趋势。在所有物种的平均水平上,地面站点观测数据表明展叶期稍有提前的趋势,而 NDVI 数据则显示出春季物候推迟的趋势<sup>[35]</sup>。

3 植物物候变化的驱动因素

植物物候对环境变化的敏感性使其能够维持特定种群个体间有性生殖的同步性,有效避开不利的季节因素以适应自然选择。了解植物物候变化的驱动因素,对于预测未来植物物候变化及其对生态系统的影响具有重要意义。物候变化的驱动因素主要包括环境因素(气候因素、土壤因素和生物因素),地理因素(经纬度、海拔、小气候)及生理因素(基因调控、激素调节、适应性、系统发育)等(表 2)。气候因子主要包括空气温度、光周期、降水、融雪、湿度等。温度控制着植物生长速度,进而影响着植物的生长周期的基本生理过程,并在决定物候期和生长季长度方面发挥着重要作用。温度(Chilling, Forcing, 白天温度及夜晚温度等)作为植物物候变化的主要驱动因子这一结论已经得到全世界的普遍认可。土壤因子主要包括土壤温度、土壤湿度及土壤养分含量等。生物因子主要包括人类及动物的活动<sup>[36]</sup>、不同植被类型对资源的竞争<sup>[37]</sup>及植物自身不同发育阶段间的相互影响<sup>[38]</sup>等。在中温带生物群落中,全年的降水量是有规律的,对于变化幅度最大的物候期(生长季开始和结束)温度可能是主要驱动因素;在生长季中期,当气候变化较小,植物之间对土壤、光照和养分资源的竞争较强时,生物因素可能控制着物候变化。干旱和半干旱生态系统水分似乎是物候的关键驱动因素;草原生态系统物候主要是由温度和湿度驱动的;在热带地区,温度、降水和辐照度可能相互作用,对植物物候产生复杂的影响<sup>[39]</sup>。梳理植物物候与驱动因素之间关系是物候研究的一个重大挑战。

表 2 植物物候变化的主要驱动因素  
Table 2 The main driving factors of plant phenology change

| 类别<br>Type                  | 影响因素<br>Factors    | 类别<br>Type                 | 影响因素<br>Factors |
|-----------------------------|--------------------|----------------------------|-----------------|
| 气候因素 Meteorological factors | 空气温度               | 生物因素 Biological factors    | 垂直结构            |
|                             | 光周期                |                            | 物候期相互影响         |
|                             | 降水                 |                            | 林分密度            |
|                             | 空气湿度               |                            | 食物链             |
|                             | 降雪量                |                            | 互利共生            |
|                             | 太阳辐射               |                            | 人类活动            |
|                             | CO <sub>2</sub> 浓度 | 生理因素 Physiological factors | 脱落酸             |
|                             | 霜冻                 |                            | 系统发育            |
|                             | 极端气候事件             |                            | 遗传基因            |
|                             | 厄尔尼诺效应             |                            | 适应性             |
| 土壤因素 Edaphic factors        | 北大西洋涛动             | 地理因素 Geographical factors  | 滞后效应            |
|                             | 土壤温度               |                            | 海拔梯度            |
|                             | 土壤湿度               |                            | 微气候             |
|                             | 养分含量               |                            | 经纬度             |

植物物候变化的驱动因素的研究方法主要包括:温室幼苗实验<sup>[40]</sup>,休眠枝条实验<sup>[41]</sup>以及设置天然地热区<sup>[14]</sup>等。近年来,随着全球陆地物候观测历史数据的积累,统计分析的结论表明极端气候事件(Extreme events)<sup>[42]</sup>、北大西洋涛动(North Atlantic Oscillation)<sup>[43]</sup>及厄尔尼诺事件(El Niño effects)<sup>[44]</sup>等因素也对植物的物候变化有着不可忽视的作用。这些因素对植物物候期的影响程度取决于植物自身不同发育阶段和植物个体的生长发育状况,且只能解释部分物候期的变化,而其他未被重视的因素也对物候变化起着不可忽视的作用。

#### 4 植物物候模型

物候模型作为植物物候研究中的重要研究手段,其作用包括:1)用来推断影响物候变化的生理机制,环境阈值及驱动因素<sup>[45]</sup>;2)有效地推测历史缺失的物候数据和预测未来物候变化,从而研究长期物候与气候变化之间的关系<sup>[46]</sup>;3)将物候研究与陆地生态系统模型相结合,探索局部区域到全球范围内的碳、水循环和能量流动<sup>[47]</sup>;4)预测未来气候变化对物种分布的影响<sup>[48]</sup>。关于物候模型研究的起源和人类文明一样古老,农谚、歌谣等都是物候模型的结晶,如二十四节气便是黄河流域我国历史物候模型研究结论的应用。在过去的几十年里,已经建立了大量物候模型(表3),主要包括:统计模型、过程机理模型和理论模型。

统计模型,也称为经验物候模型,将不同的环境因素(主要是气候要素)视为控制物候事件发生时间的决定因素,而不考虑植物生长发育的生物学过程。统计模型假设物候期与物候事件发生前不同时段(特别是2、3、4月)的平均气温有简单的线性关系,很少采用其他曲线拟合方法(如指数拟合和二次拟合)。物候记录与温度敏感时段(以15d间隔搜索平均物候期前平均温度与物候数据相关系数最高的时段)之间的线性关系被认为提高了统计模型的精度<sup>[67,76]</sup>。它们的参数是由各种统计拟合方法得到的经验数据。过程机理模型能够反映物候与气候间的非线性关系。

过程机理模型假设植物的生长发育主要受到温度光照等因素的控制,过程机理模型通常考虑植物每年生长发育周期的主要阶段(包括自然休眠、生态休眠和打破休眠),只有当植物所经受的积温或光照累计达到物候事件发生所需的临界值物候事件才会发生。设定的起始日期是大多数模型所共有的参数,在此日期之后,特定的环境驱动因素会影响植物的发育,一个或多个参数控制着环境驱动因素对植物发育速度的影响。春季增温(Spring Warming)模型是最简单的过程机理模型,其假设春季植物积温达到临界值之后植物展叶才会发生。模型包含3个参数:基础温度、积温阈值(Forcing)和开始温度累积的日期。大多数基于过程的模型通用的参数是使用任意日期(例如1月1日)或任意基础温度(-5℃、0℃或5℃)。过程机理模型还包括基于寒冷需求(Chilling),光周期(Photoperiod)等<sup>[77]</sup>更复杂的生理过程。

理论模型主要指基于生态系统能量流动,收支平衡等的生物群落模型,尝试探究各种基于过程机理或生理方面的机理,以了解植物叶片生命周期的发育过程。这些模型主要包括碳平衡模型、激素和相互作用模型、生存和生殖适应性模型、物种范围小生境模型、遗传行为模型和遥感模型等<sup>[78]</sup>。Jolly等人选择一组常见的变量:光周期,蒸气压差和最低温度,这些变量可以组合成一个指数来量化全年植被的绿色程度。对于每个变量设置一个阈值,在阈值范围内,假设植被的相对物候表现从基态到激发态不等,推算了3个指标的乘积,得到的综合生长季指数(Growing Season Index)与遥感数据NDVI有很高的相关性,用来预测植物物候及其对气候变化的响应<sup>[70]</sup>。Choler等人建立了一个生态水文模型,根据卫星数据进行校准,以预测半干旱热带草原的物候<sup>[75]</sup>。理论模型都使用卫星观测作为模型驱动,因为在许多生物群落中,模型构建、校准和测试所需的地面观测根本无法获得。了解大气气候和生态系统之间的相互作用是改进陆地生态系统和监测全球气候变化影响的必要组成部分。对于陆地生态系统,植物物候模型为卫星生物气候学和地表物候提供服务,可以对观测到的极端物候事件进行解释,为大气-生物圈模拟模型和全球变化监测提供所需信息。提升局部或区域尺度的植物物候模型精度将为潜在的天气和气候、物候和生态系统功能之间的关系模型提供基础。



表 3 文献中描述的不同植物物候模型列表  
Table 3 List of the different plant phenological models

| 模型类别<br>Model Types              | 模型名称<br>Model         | 输入变量<br>Input Variables    | 注释/参考文献<br>Comments/References                                            |
|----------------------------------|-----------------------|----------------------------|---------------------------------------------------------------------------|
| 统计模型                             | Mean                  |                            | Mean historical phenological records                                      |
| Statistical Models               | Linear                | $T$                        | Simple linear regression with average temperature of the sensitive period |
|                                  | Log-linear            | $T$                        | [42]                                                                      |
|                                  | Quadratic             | $T$                        | [42]                                                                      |
|                                  | Multiple linear       | $T$ , Pre, Pho, NAO        | [43]                                                                      |
|                                  | Machine Learning      | $T$                        | [46]                                                                      |
| 过程机理模型                           | Spring warming        | $T$                        | [49]                                                                      |
| Process-based Mechanistic Models | Alternating           | $T$                        | [50]                                                                      |
|                                  | Sequential            | $T$                        | [51]                                                                      |
|                                  | Parallel              | $T$                        | [52]                                                                      |
|                                  | Unified               | $T$                        | [53]                                                                      |
|                                  | Four-Phase            | $T$                        | [54-55]                                                                   |
|                                  | Deepening-Rest        | $T$                        | [56]                                                                      |
|                                  | Photosensitivit       | $T$ , Pho                  | [57]                                                                      |
|                                  | Photothermal-time     | $T$ , Pho                  | [58]                                                                      |
|                                  | CLM                   | $T$ , SM                   | [59]                                                                      |
|                                  | DORMPHOT              | $T$ , Pho                  | [60]                                                                      |
|                                  | PIM                   | $T$ , Pho                  | [61]                                                                      |
|                                  | M1                    | $T$ , Pho                  | [62]                                                                      |
|                                  | TP                    | $T$ , Pre                  | [63]                                                                      |
|                                  | Multiplicative        | $T$ , Pho                  | [64]                                                                      |
|                                  | Stand scale           | $T$ , Pho                  | [65]                                                                      |
|                                  | P <sub>HF</sub>       | $T$ , Pho                  | [31]                                                                      |
|                                  | TPM                   | $T$ , Pho                  | [66]                                                                      |
|                                  | SpaceSens             | $T$ , Pho                  | [67]                                                                      |
| 理论模型                             | Synthetic theory      | LI, Rp                     | [68]                                                                      |
| Theoretical Models               | Continental           | $T$ , Pho, Pre, RAD, Tsoil | [69]                                                                      |
|                                  | GSI                   | $T$ , VPD, Pho, NDVI       | [70]                                                                      |
|                                  | GMA                   | $T$ , Urban FC, NDVI       | [71]                                                                      |
|                                  | Satellite-based SW    | $T$                        | [72]                                                                      |
|                                  | GGP                   | $T$ , SM, Pho, LAI         | [73]                                                                      |
|                                  | PPM                   | $T$ , Pho, SM, PFT         | [74]                                                                      |
|                                  | Ecohydrological model | SM, LCS                    | [75]                                                                      |

$T$ : 温度, Temperature; Pho: 光周期, Photoperiod; Pre: 降雨量, Precipitation; LI: 光照强度, Light intensity, Rp: 光合作用速率, Rate of photosynthesis; VPD: 蒸气压差, Vapor pressure deficit; NAO: 北大西洋涛动, North Atlantic Oscillation; Urban FC: 城市覆盖率, urban fractional cover; NDVI: 归一化植被指数, Normalized difference vegetation index; RAD: 太阳辐射, Radiation; Tsoil: 土壤温度, Soil temperature; SM: 土壤湿度, Soil moisture; LAI: 叶面积指数, Leaf area index; PFT: 植物功能种类, Plant functional types; SOS: 生长季开始, Start of the season; EOS: 生长季结束, End of the season; LCS: 叶面碳储量, Leaf carbon store

5 植物物候温度敏感性变化

春季展叶期提前、秋季落叶期推迟、生长季延长等都是植物物候对气候变暖响应的常见现象。温度敏感性(物候敏感时段温度每上升 1℃ 物候期变化的天数)被用来衡量植物物候对气候变暖的响应程度<sup>[79]</sup>。温度敏感性在时空尺度上都存在着明显的差异。Prevéy 等人使用超过 23000 个基于样地的高纬度植物物候数据,

研究冻土带不同气候条件地区物候对夏季温度敏感性的差异,结果表明冻土带植物展叶期和花期物候的温度敏感性在较冷且纬度较高的地区要高于较暖且纬度较低地区的植物<sup>[80]</sup>。通过对 7 种欧洲优势树种 1245 个地点 1980—2013 年的长期观测,所有观测树种展叶期的温度敏感性均显著下降;总体(所有站点的所有植物)温度敏感性均值从 1980—1994 年的 4.0d/℃ 下降到 1999—2013 年的 2.3d/℃,降低了 40%<sup>[81]</sup>。瑞士在 1970—2012 间 108 个观测站物候观测数据研究表明:平均而言,温度敏感性随海拔(较冷的气候)上升而增加,在春季较暖的时段敏感性显著降低,这些趋势在物种水平上差异显著<sup>[79]</sup>。国内研究也表明哈尔滨大多数物种展叶期温度敏感性在 1988—2016 年时段显著高于 1962—1987 年时段,且在这两段时间内温度敏感性随时间变化均显著减小<sup>[46]</sup>。

目前关于温度敏感性在时间尺度的变化规律还存在着争议,Wang 等通过分析欧洲物候展叶期物候数据时空尺度变化规律结果表明:温度敏感性在 1951—1980 年时段(3.6d/℃)和 1984—2013 年时段(3.7d/℃)差异不显著;并认为,长期的温度敏感性显著下降是无法持续的,不能断定植物展叶期提前的趋势未来将会放缓,未来气候变暖情况下的温度敏感性变化仍然是不确定的<sup>[82]</sup>。也有研究认为长期线性趋势可能掩盖了短期时空尺度温度敏感性的变化趋势<sup>[83]</sup>。此外,不同起源和分类群植物物候的温度敏感性可能还存在着明显的差异。随着全球陆地物候观测数据的积累,温度敏感性时空尺度的变化规律将会越来越清晰。

## 6 植物物候的应用

### 6.1 指导农业与园艺

长久以来,植物物候与农业和园艺密不可分,农业耕种与园艺管理对长期物候观测和记录的需求,促进了物候研究的持续发展,农民和园艺工作者通过观测和分析物候期的变化决定农时,以提高农业耕种与园艺种植的效率<sup>[3]</sup>。传统农业地区物候研究的应用仍非常广泛,包括在特定的区域为各种作物确定播种的季节,帮助农民和园艺工作者选择最适合新气候条件的种源或品种,以及根据作物物候发展状况评估作物遭受损失的风险。除这些用途外,其他应用领域包括植物重要的生长阶段田间管理的时间安排,例如杀虫剂或肥料的施用时间以及合理灌溉等。植物发育和产量的农业模型也高度依赖于物候信息,以解释微气候和其他地理因素对植物物候的影响<sup>[84]</sup>。

### 6.2 研究气候变化与古气候重建

植物通过改变物候适应其周围环境的季节性变化,植物物候变化为气候变化提供了最直接的证据,表明物种和生态系统正在受到全球环境变化的影响,被誉为“矿井中的金丝雀”<sup>[23]</sup>。物候数据为这些影响提供了从个体水平到群落尺度独立的解释,导致科学界对物候研究的兴趣激增。物候观测和实验研究将持续为全球变化研究提供数据,为研究未来自然生态系统对气候变化的响应提供基础。同时,植物物候通过影响不同季节的反射率、冠层电导率以及水、能量、二氧化碳和植物体挥发性有机化合物的通量进而调节区域尺度的气候模式和长期的全球气候<sup>[45]</sup>。精确的物候模型将提高预测生态系统生产力和与大气的交换的准确性,从而准确预测我们未来的气候变化趋势。此外,物候观测记录还是重建历史气候的有效指标,长期的历史物候记录可以指示历史上温度计出现之前的近似温度,从而重建历史温度<sup>[21]</sup>。竺可桢先生最早系统地使用历史资料中提取的物候记录作为指标重建中国历史温度并定量评价其变化规律<sup>[85]</sup>。

### 6.3 生态系统功能

植物物候通过调节地表植被的季节性活动,在调节光合作用等生理过程,动植物之相互作用,对气候系统反馈方面发挥着基础性作用<sup>[86]</sup>。植物物候变化会对整个生态系统产生连锁反应。例如,森林植物展叶标志着生长季的开始,同时也指示着碳、水、营养物质的循环及大气层之间能源交换的进展<sup>[87]</sup>;秋季落叶标志着生长季的结束,生长季延长促进 CO<sub>2</sub> 的吸收<sup>[88]</sup>,提高森林生产力<sup>[89]</sup>。大规模的模型尤其是动态植被模型中,精确的物候数据的重要性是不言而喻的<sup>[45]</sup>。物候作为生态系统模型的重要组成部分,准确的预测未来气候变化对物候的影响,能有效减少陆地生态系统模型预测的不确定性。此外,如果虫媒植物在暖春开花提前,但它



们的传粉昆虫还没有开始活动,植物和昆虫种群数量都可能受到负面影响。物候变化还能够改变生态系统物种组成,影响动植物之间的相互作用,从而干扰种间竞争并改变物种分布<sup>[90]</sup>。物候还对环境因素的微小变化(如空气、土壤温度等)非常敏感,在景观尺度上,即使物候期的微小变化也可能对生态系统产生重大的影响<sup>[91]</sup>。物候观测数据能够促进我们对物候变化机制及其对生态系统结构、功能和生态系统化学循环影响的理解。

#### 6.4 基因流动与食物链

春季开花的植物物候受环境因素影响非常敏感且差异显著,随着气候变暖,展叶提前增加了早春幼叶受到霜冻伤害的风险进而死亡<sup>[92]</sup>,导致不能适应当前寒冷的植物基因型在适应自然选择过程中流失。一年生植物比同属多年生植物更有可能早开花,虫媒植物比风媒植物更有可能早开花,种间差异将影响物种间的基因流动<sup>[93]</sup>;气候变暖花期可能趋同,基因在纬度上的流动也会增加<sup>[80]</sup>。物候变化常常导致相互影响的物种(如生产者与消费者)在物候期上不同步变化,导致食物链上的不匹配,造成生态系统养分流失。当高级消费者对其食物大量需求的时间与该食物枝繁叶茂的时间不一致时,就会导致营养不同步,高级消费者群体的减少和植物适应性的降低,从而引起生态系统功能紊乱<sup>[94]</sup>。

#### 6.5 旅游业与市场经济

植被表现出的季节性变化形成的多种自然景观通常受到游客的青睐,春季山花烂漫,秋季五彩缤纷。当一些特有物种分布区植被处于特定的物候期(开花,叶变色)时,这些旅游区就会变得格外有魅力,吸引大批游客前来观光。比如北京的香山红叶,黑龙江沙兰镇的熔岩杜鹃花海,日本的浪漫樱花等。因此,植物物候与植被景观及季相之间联系紧密,利用物候学规律指导观赏类旅游活动的开展具有重要意义<sup>[95]</sup>。此外,软质水果容易腐烂、市场价格高、季节性强,销售价格通常对时间敏感。采摘水果需要付出大量的劳动力,而且价格越来越昂贵,这使得准确的物候预测对种植者来说能够及时调整市场价格<sup>[96]</sup>。林区往往出产各种珍异食品(新鲜的山野菜,草药,坚果等),价格高昂,采集者凭借多年积累的物候知识确定采摘时节并确定市场价格,带来可观的经济收益。

#### 6.6 教育与健康

物候学是一门综合的学科,涉及众多交叉学科,非常适合于正式和非正式环境下的教育应用。例如,物候观测网倡导大众参与物候观测,当观测员参与物候数据收集时,他们不仅能对所观察到的植物体的生命周期有即时和完整的理解,而且往往对环境驱动因素的变化也变得敏感。在更正式的环境中,物候数据可以为几乎任何年龄层的实践课程提供便利,这些课程涵盖了科学研究的整个范围,包括野外现场实践、模型公式假设、数据分析和结果可视化<sup>[91]</sup>,这些技能有助于大众理解气候变化对国家自然资源的影响,培养下一代对生物学、生态学、地理学和气候学交叉感兴趣的科学家。此外,准确掌握植物花期规律能有效预防花粉过敏的爆发,远离过敏源,保障花粉过敏人群的健康。物候能够用于准确地追踪暂时性寄生虫(蜚虫等)活动时间的环境因素,有效避免一些人兽共患疾病的传播。

### 7 植物物候研究的挑战与方向

#### 7.1 丰富物候数据收集手段和观测范围

近几十年来植物物候研究快速发展,尽管在各个领域都有了重要的发现和实质的进展,在气候持续变化的背景下,未来的物候研究仍存在很多挑战。目前的物候观测方法也存在一些不足之处。首先地面站点观测标准不统一,全球物候观测网观测站点大都集中在城市公园内,观测物种大多都是经过引种驯化或移植,可能其自身还没有渡过对新环境的适应期,导致收集到的物候数据并不能反映真实自然状况下植物物候对气候变化的响应规律,已有研究表明城市和偏远地区物候存在着显著的差异<sup>[97]</sup>。遥感卫星每日观测覆盖全球成为观测物候的重要手段,然而,多种因素可能导致卫星获取的植物物候数据估计精度下降,无法准确区分森林生态系统中林冠层(乔木)和林下层(低矮的灌木和草本植物),林下层植被受到林冠层的严重遮挡,物候期也受

到林冠层影响,同时遥感卫星获得的光谱数据对林冠层季节中期物候变化并不敏感<sup>[98]</sup>。另外,在卫星图像中无法分辨出开花和结果等特定的物候期,同时缺乏生物尺度的地面物候数据,无法有效地与使用普通尺度的卫星测量数据进行比较。近地遥感技术提取景观尺度物候数据的技术仍然是不成熟的;数字化的植物标本往往需要添加物候识别及分类等有效信息,需要耗费大量的精力;另外标本获得的植物发育状态信息往往是不连续的;实验样地面积通常很小(小于 10 m<sup>2</sup>),持续时间一般都不超过 10 年,个体树木的大小、年龄和生境(林内或林隙)不同,其物候期也存在明显差异<sup>[99]</sup>,对幼苗进行的控制实验结论将没有普适性。实验方法都各不相同且只能说明少量几个影响因子的作用,得到的结论只适用于特定地理位置和物种,无法推广。

地面物候观测对象主要关注灌木、乔木和多年生草本,缺少对一年生草地、草原及菌类等的观测<sup>[91,100]</sup>。观测站点的空间分布极不均匀,观测区域主要集中在北半球温带和亚高山森林,在青藏高原、南北极、草原、亚热带、热带地区非常稀少;这些地区季节变化边界并不清晰增加了物候观测的难度<sup>[77]</sup>。在严酷的环境中,如南北极、高山苔原和干旱的沙漠生态系统中,基于地面的观测也很少见。除了持续对植物展叶、开花、落叶的物候期研究外,也应该更多关注花期长度、果期及生长季长度等物候期数据的收集<sup>[101]</sup>。此外,将植物物候研究从物种扩展到群落乃至景观水平仍然是一个巨大的挑战。物候数据的收集应该结合更多新兴的计算机视觉技术,多尺度和时空数据融合需要统一术语、定义,且支持跨尺度、数据源和物种的物候数据。

## 7.2 深化物候驱动因素研究

关于物候驱动因素还有很多问题需要研究,如温度和光周期是如何协调控制春季物候,不同驱动因素是同时作用于植物还是根据不同发育阶段有序进行;冬季植物休眠何时开始,休眠芽何时开始对春季上升的温度开始有响应。尽管已经有大量的设置实验与数据分析研究植物物候变化的驱动因子,但这些实验大都控制少数几个驱动因子变量。任何一种驱动因子都不可能单独的决定植物物候期,可能直接或者间接对植物物候期起着不可忽视的作用,因此驱动因子的相对重要性有待进一步的研究。物候驱动因素研究的实验主要分布在北半球温带地区,迄今为止还没有在青藏高原、南北极和亚热带地区进行相关实验。目前还不清楚这些驱动因素和过程在多大程度上调节青藏高原、南北极和亚热带地区植物的物候,以及温带植物的观测结果是否适用于青藏高原、南北极和亚热带地区<sup>[102]</sup>。需要进行更多的气候调控实验,尤其是在青藏高原、南北极和亚热带地区,明确了解驱动植物物候变化的因素的作用机理和关键过程,以推动物候模型的发展。

## 7.3 提升物候模型的精度

物候模型既是依据历史物候记录预测未来物候变化的重要手段,也是推断历史缺失物候数据的有效方法,现有物候模型预测精度远远不能令人满意,且无法对基于外部数据做出准确的预测。例如统计模型太依赖物候观测数据的质量和时序的长度,在长时间序列的物候数据中任意一个错误的都会对物候模型产生巨大影响,同时线性回归模型起始和结束年份的物候观测值也对模型的系数起到决定作用。尽管过程机理模型能够反映物候期对温度的非线性响应,却只能包含有限数量的生理过程,需要大量物候资料来拟合它们的参数。随着参数数量的增加,模型的复杂性急剧增加,参数化也变得越来越困难。另外比较不同物种物候预测的准确性取决于不同的生态生理学假设,目前没有任何一种过程机理模型精度明显优于其他模型。从温室试验中得到的特定物种过程机理模型在应用范围上受到限制。

目前,大多数物候模型使用历史物候观测数据(自然条件观测和控制实验结果)和气候数据作为输入。模型的构建主要依赖统计算法,而驱动物候事件的机理过程很少被纳入模型。在预测物候对未来气候的响应时,过程机理的缺失将会大大降低预测精度。未来利用气候控制实验的方法进行研究,综合考虑植物生长发育过程中的生理生态学和形态学进程可能有助于解决这一问题。同时,在气候控制实验中观测到的生态生理和物候响应有助于反演模型的复杂参数。在城市站点物候观测或实验中,往往容易获得准确的气象数据;在对野外物种进行观测时,气象数据通常从距离较远的气象站推测从而影响物候模型的表现<sup>[77]</sup>。已有研究表明,机器学习算法可以在地球科学和生态学的许多问题上超越传统的统计方法。相对于传统的统计方法,在生态学和地球科学等自然科学领域,机器学习算法在理解和预测生物系统和非生物系统间复杂的相互作用方

面具有优势,同时可以自动分析数据规律并利用其预测未知数据。尽管有这些优点和潜在的用途,机器学习算法在植物物候研究领域的应用很少而且还有很大的进步空间<sup>[46]</sup>。准确的物候数据是研究陆地生态系统物候对全球气候变化响应的重要前提。

#### 7.4 融合不同学科

物候学是一门综合的学科,传统意义的物候研究仅限于地上植被的年际变化规律。分子物候学是研究利用分子生物学技术捕获植物体的物候信号,高分辨率分子物候学(High-resolution molecular phenology)数据使我们能够用自然系统生物学的方法研究物候学<sup>[103]</sup>。根系物候学对气候变化的响应可能与地面物候学的响应存在显著差异。Radville 等人研究了升温实验对北极格陵兰岛南部禾本科植物和灌木群落的影响,根系物候并没有明显的变化,生长季节温度可能不再是该地区根系物候学的主要限制因素,认为该地区植物物候学对未来变暖的响应可能较弱。为了提高我们对根系物候过程及其主要决定因素的认识,以及在气候变化下植物叶和根系物候的同步或去同步,还需要对根系物候进行更多系统的研究。树木年轮学提供一个独特的植物物候数据记录,Yang 等人利用验证的树木年轮数据研究青藏高原 1960—2014 年期间植被物候变化<sup>[104]</sup>。此外,为了增进对植物物候的理解,需要将生态学、进化生物学、生物气象学、植物生理学、解剖学和植物分类学等多个学科与跨多个空间尺度的长期监测数据相结合<sup>[105]</sup>,利用其他学科的知识解释物候变化及其驱动因素有助于我们理解和预测未来人为干扰气候变化条件下植物的适应能力。

#### 参考文献(References):

- [1] 竺可桢, 宛敏渭. 物候学. 北京: 科学出版社, 1973.
- [2] Hopp R J. Plant phenology observation networks//Lieth H, ed. Phenology and Seasonality Modeling. Heidelberg, Berlin: Springer, 1974: 25-43.
- [3] Duarte L, Teodoro A C, Monteiro A T, Cunha M, Gonçalves H. QPhenoMetrics: an open source software application to assess vegetation phenology metrics. Computers and Electronics in Agriculture, 2018, 148: 82-94.
- [4] 宛敏渭, 刘秀珍. 中国物候观测方法. 北京: 科学出版社, 1979.
- [5] 葛全胜, 戴君虎, 郑景云. 物候学研究进展及中国现代物候学面临的挑战. 中国科学院院刊, 2010, 25(3): 310-316.
- [6] Rosenzweig C, Casassa G, Karoly D J, Imeson A, Liu C Z, Menzel A, Rawlins S, Root T L, Seguin B, Tryjanowski P. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems//Parry M L, Canziani O F, Palutikof J P, van der Linden P J, Hanson C E, eds. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007: 79-131.
- [7] Scheffinger H, Templ B. Is citizen science the recipe for the survival of paper-based phenological networks in Europe? BioScience, 2016, 66(7): 533-534.
- [8] Kang S, Running S W, Lim J H, Zhao M S, Park C R, Loehman R. A regional phenology model for detecting onset of greenness in temperate mixed forests, Korea: an application of MODIS leaf area index. Remote Sensing of Environment, 2003, 86(2): 232-242.
- [9] Yang X, Tang J W, Mustard J F, Lee J E, Rossini M, Joiner J, Munger J W, Kornfeld A, Richardson A D. Solar-induced chlorophyll fluorescence that correlates with canopy photosynthesis on diurnal and seasonal scales in a temperate deciduous forest. Geophysical Research Letters, 2015, 42(8): 2977-2987.
- [10] Smith W K, Biederman J A, Scott R L, Moore D J P, He M, Kimball J S, Yan D, Hudson A, Barnes M L, MacBean N, Fox A M, Litvak M E. Chlorophyll fluorescence better captures seasonal and interannual gross primary productivity dynamics across dryland ecosystems of southwestern North America. Geophysical Research Letters, 2018, 45(2): 748-757.
- [11] Richardson A D, Jenkins J P, Braswell B H, Hollinger D Y, Ollinger S V, Smith M L. Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest. Oecologia, 2007, 152(2): 323-334.
- [12] Richardson A D, Klosterman S, Toomey M. Near-surface sensor-derived phenology//Schwartz M D, ed. Phenology: An Integrative Environmental Science. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2013: 413-430.
- [13] Klosterman S, Melaas E, Wang J A, Martinez A, Frederick S, O'Keefe J, Orwig D A, Wang Z S, Sun Q S, Schaaf C, Friedl M, Richardson A D. Fine-scale perspectives on landscape phenology from Unmanned Aerial Vehicle (UAV) photography. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 248: 397-407.
- [14] Valdés A, Marteinsdóttir B, Ehrlén J. A natural heating experiment: phenotypic and genotypic responses of plant phenology to geothermal soil warming. Global Change Biology, 2019, 25(3): 954-962.



- [15] Primack R B, Miller-Rushing A J. The role of botanical gardens in climate change research. *New Phytologist*, 2009, 182(2): 303-313.
- [16] De Frenne P, Van Langenhove L, Van Driessche A, Bertrand C, Verheyen K, Vangansbeke P. Using archived television video footage to quantify phenology responses to climate change. *Methods in Ecology and Evolution*, 2018, 9(8): 1874-1882.
- [17] Yalcin H. Plant phenology recognition using deep learning: deep-Pheno//Proceedings of the 2017 6th International Conference on Agro-Geoinformatics. Fairfax: IEEE, 2017: 1-5.
- [18] Koide D, Ide R, Oguma H. Detection of autumn leaf phenology and color brightness from repeat photography: accurate, robust, and sensitive indexes and modeling under unstable field observations. *Ecological Indicators*, 2019, 106: 105482.
- [19] Deng L J, Lin Y, Yan L, Tesfamichael S, Billen R, Yao Y J, Yao W, Chen X W, Feng X, Wang C, Jing X. Urban plant phenology monitoring: expanding the functions of widespread surveillance cameras to nature rhythm understanding. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 2019, 15: 100232.
- [20] Aono Y, Kazui K. Phenological data series of cherry tree flowering in Kyoto, Japan, and its application to reconstruction of springtime temperatures since the 9th century. *International Journal of Climatology*, 2008, 28(7): 905-914.
- [21] Ge Q S, Wang H J, Zheng J Y, This R, Dai J H. A 170 year spring phenology index of plants in eastern China. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2014, 119(3): 301-311.
- [22] Lang P L M, Willems F M, Scheepens J F, Burbano H A, Bossdorf O. Using herbaria to study global environmental change. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 110-122.
- [23] Brenskelle L, Stucky B J, Deck J, Walls R, Guralnick R P. Integrating herbarium specimen observations into global phenology data systems. *Applications in Plant Science*, 2019, 7(3): e01231.
- [24] Ge Q S, Wang H J, Rutishauser T, Dai J H. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2015, 21(1): 265-274.
- [25] Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421(6918): 37-42.
- [26] 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, Jatzcak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger 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.
- [27] Wang H J, Ge Q S, Dai J H, Tao Z X. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China. *International Journal of Biometeorology*, 2015, 59(8): 961-969.
- [28] Menzel A, von Vopelius J, Estrella N, Schleip C, Dose V. Farmers' annual activities are not tracking the speed of climate change. *Climate Research*, 2006, 32(3): 201-207.
- [29] Iler A M, Høye T T, Inouye D W, Schmidt N M. Long-term trends mask variation in the direction and magnitude of short-term phenological shifts. *American Journal of Botany*, 2013, 100(7): 1398-1406.
- [30] Gallinat A S, Primack R B, Wagner D L. Autumn, the neglected season in climate change research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(3): 169-176.
- [31] Jeong S J, Medvigy D. Macroscale prediction of autumn leaf coloration throughout the continental United States. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(11): 1245-1254.
- [32] Panchen Z A, Primack R B, Nordt B, Ellwood E R, Stevens A D, Renner S S, Willis C G, Fahey R, Whittmore A, Du Y J, Davis C C. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy. *New Phytologist*, 2014, 203(4): 1208-1219.
- [33] Zhu W Q, Tian H Q, Xu X F, Pan Y Z, Chen G S, Lin W P. Extension of the growing season due to delayed autumn over mid and high latitudes in North America during 1982-2006. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(2): 260-271.
- [34] Yu L X, Liu T X, Bu K, Yan F Q, Yang J C, Chang L P, Zhang S W. Monitoring the long term vegetation phenology change in Northeast China from 1982 to 2015. *Scientific Reports*, 2017, 7: 14770.
- [35] Fu Y H, Piao S L, de Beeck M O, Cong N, Zhao H F, Zhang Y, Menzel A, Janssens I A. Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(11): 1255-1263.
- [36] Liu Y Z, Miao R H, Chen A Q, Miao Y, Liu Y J, Wu X W. Effects of nitrogen addition and mowing on reproductive phenology of three early-flowering forb species in a Tibetan alpine meadow. *Ecological Engineering*, 2017, 99: 119-125.
- [37] Jochner S, Höfler J, Beck I, Göttlein A, Ankerst D P, Traidl-Hoffmann C, Menzel A. Nutrient status: a missing factor in phenological and pollen research? *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(7): 2081-2092.
- [38] Chen L, Huang J G, Ma Q, Hänninen H, Tremblay F, Bergeron Y. Long-term changes in the impacts of global warming on leaf phenology of four

- temperate tree species. *Global Change Biology*, 2019, 25(3): 997-1004.
- [39] Wolkovich E M, Cook B I, Davies T J. Progress towards an interdisciplinary science of plant phenology: building predictions across space, time and species diversity. *New Phytologist*, 2014, 201(4): 1156-1162.
- [40] Fu Y H, Liu Y J, De Boeck H J, Menzel A, Nijs I, Peaucelle M, Peñuelas J, Piao S L, Janssens I A. Three times greater weight of daytime than of night-time temperature on leaf unfolding phenology in temperate trees. *New Phytologist*, 2016, 212(3): 590-597.
- [41] Zohner C M, Renner S S. Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out. *New Phytologist*, 2015, 208(4): 1023-1030.
- [42] Mulder C P H, Iles D T, Rockwell R F. Increased variance in temperature and lag effects alter phenological responses to rapid warming in a subarctic plant community. *Global Change Biology*, 2017, 23(2): 801-814.
- [43] Črepinšek Z, Kajfež-Bogataj L, Bergant K. Modelling of weather variability effect on fitophenology. *Ecological Modelling*, 2006, 194(1/3): 256-265.
- [44] Chapman C A, Valenta K, Bonnell T R, Brown K A, Chapman L J. Solar radiation and ENSO predict fruiting phenology patterns in a 15-year record from Kibale National Park, Uganda. *Biotropica*, 2018, 50(3): 384-395.
- [45] Richardson A D, Keenan T F, Migliavacca M, Ryu Y, Sonnentag O, Toomey M. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 169: 156-173.
- [46] Dai W J, Jin H Y, Zhang Y H, Liu T, Zhou Z Q. Detecting temporal changes in the temperature sensitivity of spring phenology with global warming: application of machine learning in phenological model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 279: 107702.
- [47] Krinner G, Viovy N, de Noblet-Ducoudré N, Ogée J, Polcher J, Friedlingstein P, Ciais P, Sitch S, Prentice I C. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeochemical Cycles*, 2005, 19(1): GB1015.
- [48] Chuine I. Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1555): 3149-3160.
- [49] 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.
- [50] Murray M B, Cannell M G R, Smith R I. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology*, 1989, 26(2): 693-700.
- [51] Sarvas R. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. II. Autumn dormancy and winter dormancy. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 1974, 84: 1-101.
- [52] Landsberg J J. Apple fruit bud development and growth: analysis and an empirical model. *Annals of Botany*, 1974, 38(5): 1013-1023.
- [53] Chuine I. A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology*, 2000, 207(3): 337-347.
- [54] Vegis A. Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1964, 15: 185-224.
- [55] Hänninen H. Effects of temperature on dormancy release on woody plants: implication of prevailing models. *Silva Fennica*, 1987, 21(3): 279-299.
- [56] Kobayashi K D, Fuchigami L H. Modeling bud development during the quiescent phase in red-osier dogwood (*Cornus sericea* L.). *Agricultural Meteorology*, 1983, 28(1): 75-84.
- [57] Kramer K. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *Journal of Applied Ecology*, 1994, 31(1): 172-181.
- [58] Masle J, Doussinault G, Farquhar G D, Sun B. Foliar stage in wheat correlates better to photothermal time than to thermal time. *Plant, Cell & Environment*, 1989, 12(3): 235-247.
- [59] Zhang L X, Lei H M, Shen H, Cong Z T, Yang D W, Liu T X. Evaluating the representation of vegetation phenology in the community land model 4.5 in a temperate grassland. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2019, 124(2): 187-210.
- [60] 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.
- [61] Schaber J, Badeck F W. Physiology-based phenology models for forest tree species in Germany. *International Journal of Biometeorology*, 2003, 47(4): 193-201.
- [62] Blümel K, Chmielewski F M. Shortcomings of classical phenological forcing models and a way to overcome them. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 164: 10-19.
- [63] Li R P, Zhou G S. A temperature-precipitation based leafing model and its application in Northeast China. *PLoS One*, 2012, 7(4): e33192.
- [64] 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.
- [65] Delpierre N, Dufrêne 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.

- [66] Lang W G, Chen X Q, Qian S W, Liu G H, Piao S L. A new process-based model for predicting autumn phenology: how is leaf senescence controlled by photoperiod and temperature coupling? *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 268: 124-135.
- [67] Wang H J, Ge Q S, Rutishauser T, Dai Y X, Dai J H. Parameterization of temperature sensitivity of spring phenology and its application in explaining diverse phenological responses to temperature change. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8833.
- [68] Kikuzawa K. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73(2): 158-163.
- [69] White M A, Thornton P E, Running S W. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global Biogeochemical Cycles*, 1997, 11(2): 217-234.
- [70] 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.
- [71] White M A, Nemani R R, Thornton P E, Running S W. Satellite evidence of phenological differences between urbanized and rural areas of the eastern United States deciduous broadleaf forest. *Ecosystems*, 2002, 5(3): 260-273.
- [72] Fisher J I, Richardson A D, Mustard J F. Phenology model from surface meteorology does not capture satellite-based greenup estimations. *Global Change Biology*, 2007, 13(3): 707-721.
- [73] Knorr W, Kaminski T, Scholze M, Gobron N, Pinty B, Giering R, Mathieu P P. Carbon cycle data assimilation with a generic phenology model. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2010, 115(G4): G04017.
- [74] Stöckli R, Rutishauser T, Dragoni D, O'Keefe J, Thornton P E, Jolly M, Lu L, Denning A S. Remote sensing data assimilation for a prognostic phenology model. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2008, 113(G4): G04021.
- [75] Choler P, Sea W, Briggs P, Raupach M, Leuning R. A simple ecohydrological model captures essentials of seasonal leaf dynamics in semi-arid tropical grasslands. *Biogeosciences*, 2010, 7(3): 907-920.
- [76] Fu Y S H, Campioli M, Vitasse Y, De Boeck H J, Van den Berge J, AbdElgawad H, Asard H, Piao S L, Deckmyn G, Janssens I A. Variation in leaf flushing date influences autumnal senescence and next year's flushing date in two temperate tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(20): 7355-7360.
- [77] Schwartz M D. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Dordrecht: Springer, 2013.
- [78] Zhao M F, Peng C H, Xiang W H, Deng X W, Tian D L, Zhou X L, Yu G R, He H L, Zhao Z H. Plant phenological modeling and its application in global climate change research: overview and future challenges. *Environmental Reviews*, 2013, 21(1): 1-14.
- [79] Güsewell S, Furrer R, Gehrig R, Pietragalla B. Changes in temperature sensitivity of spring phenology with recent climate warming in Switzerland are related to shifts of the pre-season. *Global Change Biology*, 2017, 23(12): 5189-5202.
- [80] Prevéy J, Vellend M, Rüger N, Hollister R D, Bjorkman A D, Myers-Smith I H, Elmendorf S C, Clark K, Cooper E J, Elberling B, Fosaa A M, Henry G H R, Høye T T, Jónsdóttir I S, Klanderud K, Lévesque E, Mauritz M, Molau U, Natali S M, Oberbauer S F, Panchen Z A, Post E, Rumpf S B, Schmidt N M, Schuur E A G, Semenchuk P R, Troxler T, Welker J M, Rixen C. Greater temperature sensitivity of plant phenology at colder sites: implications for convergence across northern latitudes. *Global Change Biology*, 2017, 23(7): 2660-2671.
- [81] 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, Vitasse Y, Zeng Z Z, Janssens I A. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 2015, 526(7571): 104-107.
- [82] Wang H J, Rutishauser T, Tao Z X, Zhong S Y, Ge Q S, Dai J H. Impacts of global warming on phenology of spring leaf unfolding remain stable in the long run. *International Journal of Biometeorology*, 2016, 61(2): 287-292.
- [83] Fu Y H, Piao S L, Ciais P, Huang M T, Menzel A, Peaucelle M, Peng S S, Song Y, Vitasse Y, Zeng Z Z, Zhao H F, Zhou G Y, Peñuelas J, Janssens I A. Long-term linear trends mask phenological shifts. *International Journal of Biometeorology*, 2016, 60(11): 1611-1613.
- [84] Chmielewski F M. Phenology in agriculture and horticulture//Schwartz M D, ed. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Dordrecht: Springer, 2013: 539-561.
- [85] Chu K C. A preliminary study on the climatic fluctuations during the last 5000 years in China. *Scientia Sinica*, 1973, 16(2): 226-256.
- [86] Richardson A D, Anderson R S, Arain M A, Barr A G, Bohrer G, Chen G S, 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 Q, Vargas R, Verbeeck H, Xiao J F, Xue Y K. Terrestrial biosphere models need better representation of vegetation phenology: results from the North American Carbon Program Site Synthesis. *Global Change Biology*, 2012, 18(2): 566-584.
- [87] Wolkovich E M, Cook B I, Allen J M, Crimmins T M, Betancourt J L, Travers S E, Pau S, Regetz J, Davies T J, Kraft N J B, Ault T R, Bolmgren K, Mazer S J, McCabe G J, McGill B J, Parmesan C, Salamin N, Schwartz M D, Cleland E E. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 2012, 485(7399): 494-497.
- [88] Piao S L, Liu Z, Wang T, Peng S S, Ciais P, Huang M T, Ahlstrom A, Burkhardt J F, Chevallier F, Janssens I A, Jeong S J, Lin X, Mao J F,



- Miller J, Mohammad A, Myneni R B, Peñuelas J, Shi X Y, Stohl A, Yao Y T, Zhu Z C, Tans P P. Weakening temperature control on the interannual variations of spring carbon uptake across northern lands. *Nature Climate Change*, 2017, 7(5): 359-363.
- [ 89 ] Keenan T F, Gray J, Friedl M A, Toomey M, Bohrer G, Hollinger D Y, Munger J W, O'Keefe J, Schmid H P, Wing I S, Yang B, Richardson A D. Net carbon uptake has increased through warming-induced changes in temperate forest phenology. *Nature Climate Change*, 2014, 4(7): 598-604.
- [ 90 ] Saikkonen K, Taulavuori K, Hyvönen T, Gundel P E, Hamilton C E, Vänninen I, Nissinen A, Helander M. Climate change-driven species' range shifts filtered by photoperiodism. *Nature Climate Change*, 2012, 2(4): 239-242.
- [ 91 ] Schwartz M D. Phenology//Liu W D, Marston R A, eds. *The International Encyclopedia of Geography: People, the Earth, Environment and Technology*. Hoboken: John Wiley & Sons, Ltd., 2017: 1-7.
- [ 92 ] Zohner C M, Rockinger A, Renner S S. Increased autumn productivity permits temperate trees to compensate for spring frost damage. *New Phytologist*, 2019, 221(2): 789-795.
- [ 93 ] Fitter A H, Fitter R S R. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 2002, 296(5573): 1689-1691.
- [ 94 ] Visser M E, Gienapp P. Evolutionary and demographic consequences of phenological mismatches. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(6): 879-885.
- [ 95 ] Ge Q S, Dai J H, Liu J, Zhong S Y, Liu H L. The effect of climate change on the fall foliage vacation in China. *Tourism Management*, 2013, 38: 80-84.
- [ 96 ] Lee M A, Monteiro A, Barclay A, Marcar J, Miteva-Neagu M, Parker J. A framework for predicting soft-fruit yields and phenology using embedded, networked microsensors, coupled weather models and machine-learning techniques. *Computers and Electronics in Agriculture*, 2020, 168: 105103.
- [ 97 ] Gazal R, White M A, Gillies R, Rodemaker E, Sparrow E, Gordon L. GLOBE students, teachers, and scientists demonstrate variable differences between urban and rural leaf phenology. *Global Change Biology*, 2008, 14(7): 1568-1580.
- [ 98 ] Laskin D N, McDermid G J, Nielsen S E, Marshall S J, Roberts D R, Montaghi A. Advances in phenology are conserved across scale in present and future climates. *Nature Climate Change*, 2019, 9(5): 419-425.
- [ 99 ] Puchałka R, Koprowski M, Gričar J, Przybylak R. Does tree-ring formation follow leaf phenology in Pedunculate oak (*Quercus robur* L.)? *European Journal of Forest Research*, 2017, 136(2): 259-268.
- [ 100 ] Capinha C. Predicting the timing of ecological phenomena using dates of species occurrence records: a methodological approach and test case with mushrooms. *International Journal of Biometeorology*, 2019, 63(8): 1015-1024.
- [ 101 ] Nagahama A, Kubota Y, Satake A. Climate warming shortens flowering duration: a comprehensive assessment of plant phenological responses based on gene expression analyses and mathematical modeling. *Ecological Research*, 2018, 33(5): 1059-1068.
- [ 102 ] Piao S L, Liu Q, Chen A P, Janssens I A, Fu Y S, Dai J H, Liu L L, Lian X, Shen M G, Zhu X L. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges. *Global Change Biology*, 2019, 25(6): 1922-1940.
- [ 103 ] Kudoh H. Molecular phenology in plants: *in natura* systems biology for the comprehensive understanding of seasonal responses under natural environments. *New Phytologist*, 2016, 210(2): 399-412.
- [ 104 ] Yang B, He M H, Shishov V, Tychkov I, Vaganov E, Rossi S, Ljungqvist F C, Bräuning A, Grießinger J. New perspective on spring vegetation phenology and global climate change based on Tibetan Plateau tree-ring data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(27): 6966-6971.
- [ 105 ] Zettlemoyer M A, Schultheis E H, Lau J A. Phenology in a warming world: differences between native and non-native plant species. *Ecology Letters*, 2019, 22(8): 1253-1263.