DOI: 10.20103/j.stxb.202307041434

林楠, 刘冬, 王雨欣, 王姝纯, 卢凡青, 王森, 张煦庭, 李秋月, 徐琳.基于光周期和温度的物候模型对华北平原刺槐始花期的模拟.生态学报, 2024,44(9):3745-3758.

Lin N, Liu D, Wang Y X, Wang S C, Lu F Q, Wang M, Zhang X T, Li Q Y, Xu L.Modeling the first flowering date of *Robinia pseudoacacia* L. based on photoperiod and temperature in the North China Plain. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(9): 3745-3758.

基于光周期和温度的物候模型对华北平原刺槐始花期 的模拟

林 楠^{1,2},刘 冬^{1,3},王雨欣^{1,3},王妹纯⁴,卢凡青⁵,王 淼⁶,张煦庭^{3,7},李秋月⁸,徐 琳^{1,3,*}

1 中国农业大学资源与环境学院,北京 100193

2 华风气象传媒集团有限责任公司,北京 100081

3 中国气象局-中国农业大学农业应对气候变化联合实验室,北京 100193

4 四川省气象服务中心,成都 610072

5 开封市气象局, 开封 475000

6 中国农业大学水利与土木工程学院,北京 100083

7 陕西省农业遥感与经济作物气象服务中心, 西安 710016

8 北京市气候中心,北京 100089

摘要:光周期和温度是影响木本植物开花的两大关键气象因素。基于我国华北平原 1963—2018 年 57 个站点的刺槐始花期实 测数据,构建了 6 种基于气温或光周期驱动的春季物候过程模型(积温模型、光周期模型、光周期-温度顺序模型、温度-光周期 顺序模型、光周期-温度平行模型、光周期-温度乘法模型),并进行了参数率定和模型比较优选,以期明确刺槐开花的主导驱动 因子以及潜在的光温作用机制。根据内部模拟的赤池信息准则(AIC)判定光周期-温度顺序模型的表现最佳,模拟值与观测值 的相关系数(r)为 0.86,均方根误差(RMSE)为 4.81d,纳什效率系数(NSE)达到 0.74,说明刺槐始花期的发生同时受到光周期和 温度的作用。同时,在华北平原 14 个代表性站点上,光周期-温度顺序模型的表现普遍优于均值模型。基于光周期-温度顺序 模型的参数率定结果,以下限温度 6.5℃和下限日长 4.5h 来统计刺槐开花的实际有效积温量和实际有效日长累积量的年际变 化情况,结果表明 56 年来刺槐开花的实际有效积温量呈现显著递增趋势,平均每 10 年增加 4.5℃·d(P<0.05),而实际有效日长 累积量却呈现极显著递减趋势,平均每 10 年减少 23.9h·d(P<0.01),这说明在气候变暖背景下,刺槐开花的热量需求会更快速 完成,引起刺槐开花日期的提前,但自然光周期的年内变化只与地理位置有关,日长累积需求则需要更长的时间完成,因此会在一定程度上抑制春季升温引起的开花日期提前。

关键词:光周期;温度;刺槐;始花期;物候模型

Modeling the first flowering date of *Robinia pseudoacacia* L. based on photoperiod and temperature in the North China Plain

LIN Nan^{1,2}, LIU Dong^{1,3}, WANG Yuxin^{1,3}, WANG Shuchun⁴, LU Fanqing⁵, WANG Miao⁶, ZHANG Xuting^{3,7}, LI Qiuvue⁸, XU Lin^{1,3,*}

1 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

2 Huafeng Meteorological Media Group, Beijing 100081, China

基金项目:国家重点研发计划项目(2019YFA0607402);国家重点研发计划项目(2018YFA0606102);北京市自然科学基金面上项目(8232034) 收稿日期:2023-07-04; 网络出版日期:2024-02-01

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: linxu5048@163.com

3 CMA-CAU Joint Laboratory of Agriculture Addressing Climate Change, Beijing 100193, China

4 Sichuan Meteorological Service Center, Chengdu 610072, China

5 Kaifeng Meteorological Bureau, Kaifeng 475000, China

6 College of Water Resources and Civil Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China

7 Shaanxi Meteorological Service Center of Agricultural Remote Sensing and Economic Crops, Xi'an 710016, China

8 Beijing Municipal Climate Centre, Beijing 100089, China

Abstract: Photoperiod and temperature are regarded as two key meteorological factors affecting flowering of woody plants. In this study, we constructed six spring phenological mechanism models driven by photoperiod or temperature (TT model, PP model, TP_a model, TP_b model, TP_c model, and TP_d model) derived from the observations of the first flowering date of Robinia pseudoacacia L. at 57 phenological observation stations in the North China Plain from 1963 to 2018. Based on these data, we firstly calibrated the parameters of each model by the means of simulated annealing algorithm and then selected the optimal one on the basis of indicators. Our purpose is to identify the dominant drivers of the first flowering date of Robinia pseudoacacia L. and try to explain the potential mechanisms of photoperiod and temperature. According to the internal validation indicators, TP_a model was considered to be optimal among the six phenological models with the lowest Akaike Information Criterion (AIC) 2372.3; the correlation coefficient (r) between the simulated and observed Day of Year was 0.86, the Root Mean Squared Error (RMSE) was 4.81 days, and the Nash-Sutcliffe Efficiency (NSE) reached 0.74. The internal validation results indicated that the first flowering date of Robinia pseudoacacia L. was influenced by both photoperiod and temperature. Besides, TP_a model generally outperformed the mean value model at 14 representative phenological observation stations in the North China Plain. In addition, based on the parameterization results of TP_a model, we set 6.5° C as the base temperature and 4.5h as the base daylength to separately calculate the actual effective accumulated temperature and daylength of the first flowering date of Robinia pseudoacacia L. in the past 56 years. The results showed that there was a significant increasing trend of the actual effective accumulated temperature, with an average increase rate of 4.5°C·d per decade (P < 0.05), while the actual effective accumulated daylength showed an extremely significant decreasing trend, with an average decrease rate of $23.9h \cdot d$ per decade (P < 0.01). It indicates that the heat demand of flowering will be completed more rapidly in the context of climate warming, causing an earlier date of the first flowering of Robinia pseudoacacia L., but the intra-annual variation of the photoperiod is only related to the geographical location, and the cumulative demand for daylength takes longer time to complete, so it will suppress the advance rate of the first flowering caused by spring warming to some extent.

Key Words: photoperiod; temperature; Robinia pseudoacacia L.; first flowering; phenological model

春季的植物花期是个体由营养生长转向生殖生长的关键阶段^[1],温带植物开花作为一种季节性周期现 象,不仅能够直观地反映前期环境因子的变化,也会影响植物种子或果实数量和质量的形成,进而影响区域物 种繁衍和生物多样性。花期物候的研究在农业生产和日常生活中具有重要应用^[2]:春季各地的"桃花节"、 "樱花节"等时令旅游的开闭幕时间就是依据花期预测结果而拟定的^[3];通过花期预测结果可以判断苹果树、 梨树等经济果树遭受春季晚霜冻的风险程度,从而提前制定保护措施^[4];对椴树、枣树、刺槐等蜜源植物而 言,可以根据花期的早晚,设计放蜂路线,合理安排蜂群转地追花取蜜等,节约经济成本^[5]。

温度可以通过影响植物体内酶的活性来加快或者延缓植物物候进程,被认为是影响物候最重要的气象因素^[6]。Hasan等^[7]研究发现,2006—2011年土耳其 23个不同甜樱桃品种的开花始期和日平均温度(4.5—6.5℃)之间的关系是温度每变化 1℃,开花始期相应变化 4d,并且提出在 2006—2008年,开花前突然升温很可能加快樱桃的开花速率。此外有研究表明,植物在始花期前的有效积温需求决定了物候的发生^[8],在当前气候变暖的背景下,北半球春季大多数植物开花所需积温能够更快速地达到,导致始花期会显著提前^[9],例

如储吴樾等对观赏海棠的花期研究发现,海棠始花期与前期的有效积温呈显著相关,气温上升导致花期提早发生^[10]。

光周期是指昼夜周期中光照期和暗期长短的交替变化^[11]。随着气候变暖,各地气温会发生变化,但是光 周期只取决于所在地的纬度与太阳直射点的位置,因此光周期可视为一种稳定的季节性信号^[12-13]。研究发 现在奥地利的 33 种高山植物中超过半数的植物花期对光周期敏感,这说明光周期对较晚开始生长的植物起 着主导作用,对于这些植物而言温度仅具有一个调节性作用^[14]。尽管光周期不会随着气候变暖而改变,但研 究发现植物在春季物候发生较早时会经历较短的光周期,而较短的光周期可能限制植物对气候变化的响应速 率^[15],另一方面较短的光周期会显著增加物候发生的积温需求,也可能导致春季物候对温度的敏感性降 低^[16]。Geng 等^[17]通过比较气候变暖引起的温带树木春季物候差异发现,与生长季开始较早的物种相比,生 长季开始较晚的物种对光周期短缺的敏感性更高,对积温需求量的增加更大,导致生长季开始较晚物种的发 育进程相对较慢,使春季物候的种间差异增加。

由此可见,温度和光周期是影响植物物候的关键气象因素,然而在不同地区或物种之间,温度和光周期的 作用可能存在一定差异,例如在纬度较高的温带和寒带地区,温度和光周期通常共同作为主要控制因素^[18], 而在低纬度的热带地区,常年温度偏高、光周期较短,光温变幅不大,加之植物本身对热量需求较多,因此温度 是该地区植被物候期的主要控制因子^[19]。基于上述分析,本文提出的科学问题是明确驱动木本植物开花的 光温作用机制,根据这一科学问题本文以我国华北平原的刺槐为研究对象,基于 57 个站点的刺槐始花期实测 数据,构建了 6 种基于气温或光周期驱动的春季物候过程模型(积温模型、光周期模型、光周期-温度顺序模型、温度-光周期顺序模型、光周期-温度平行模型以及光周期-温度乘法模型),并进行了参数率定和模型比较 优选,最后分析了刺槐开花的实际有效积温量和实际有效日长累积量的年际变化。

1 材料与方法

1.1 研究区域与物种选择

本文的研究区域选取华北平原,它是中国三大平原之一,整体地势低平,是典型的冲积平原,涵盖的区域 包括北京市、天津市、河北省、山东省、河南省以及江苏省和安徽省的北部^[20]。华北平原大部属于温带季风气候,光热资源丰富,雨热同季,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥。近几十年来,华北平原气候有向干热化发展趋势:年平均气温整体呈现升高趋势,每10年增加约0.26℃,但是季节性变化幅度略有不同,春季增温最快,冬季最慢;降水量则整体呈现减少趋势,每10年减少约18.15mm,不过季节性差异显著,在秋季减少最快,冬季反而略微增加^[21]。

本文研究的树种是刺槐(Robinia pseudoacacia L.),又名洋槐,属豆科(Leguminosae)刺槐属(Robinia),原 产于北美洲,自 20 世纪引入中国后,具有良好的适应性,在华北平原分布广泛^[22]。刺槐是高 10—25m 的落叶 乔木,其木质坚硬,热值高,生长迅速,有较高的景观生态价值^[23];叶片具有粗蛋白,是动物饲料的重要来 源^[24];花量大,花蜜足,是我国主要蜜源植物之一^[25]。

1.2 物候与气象数据

本文将刺槐始花期作为研究对象,物候观测资料分别来自中国气象局农业气象观测网和中国科学院地理 科学与资源研究所中国物候观测网。根据《农业气象观测规范》^[26]和《中国物候观测方法》^[27],始花期的定 义为"观测树上有一朵或同时几朵花的花瓣开始完全开放"。根据这两个观测网的资料,筛选出 1963—2018 年华北平原 57个站点共 940条刺槐始花期观测记录(表 1、图 1),为方便计算,刺槐始花期均采用年日序 (DOY)的表示方法(1月1日记为1,1月2日记为2,以此类推……)。气象数据来源于中国气象数据网 (http://data.cma.cn/site/index.html),根据物候站点位置,筛选了相近气象站点的逐日日均温数据作为模型 输入数据。

			Table 1 Record years of phenological observation si	ites for Robi	ria pseudoacacia	L. in the	North China Plain
站点序号	站点名	年数/a	年份	站点序号	站点名 4	∓数/a	年份
Number	Name	Count	Year	Number	Name	Count	Year
-	石家庄	-	1964	30	潍坊	31	1967,1981-2005,2010-2011,2016-2018
2	栾城	7	1982—1985、1991—1993	31	莱阳	27	1984-2005, 2010-2011, 2016-2018
ю	林县	1	1979	32	崂山	ю	1966,1974—1975
4	汤阴	21	1986—1987,1989—2004,2010—2011,2017	33	青岛	5	1981—1985
5	遵化	2	2010-2011	34	菏泽	22	1990-2005,2010-2011,2015-2018
9	通州	12	1990—2001	35	济宁	35	1965 - 1967, $1973 - 1975$, $1981 - 2005$, $2010 - 2011$, $2016 - 2017$
L	秦皇岛	22	1967-1977,1979-1980,1983-1986,1988-1991,1993	36	莒县	ю	1991—1993
8	涿州	4	1990—1993	37	临沂	31	1981 - 2005, $2010 - 2011$, $2015 - 2018$
6	容城	3	1983—1985	38	洛阳	28	1964—1967 ,1973—1996
10	北京	43	1963—1968、1972—1988、1990—1997、2001—2012	39	伊川	2	2012-2013
11	霸州	1	1990	40	郑州	24	1986-2005, $2010-2011$, $2017-2018$
12	天津	10	1980、1983—1987、1989—1992	41	许昌	16	1990—2005
13	保定	12	1986-1993,2007-2008,2011-2012	42	杞县	20	1990-2005,2010-2011,2016,2018
14	深州	4	1990—1993	43	西华	29	1982-2005, $2010-2011$, $2016-2018$
15	静海	22	1990-2007,2010-2011,2017-2018	44	驻马店	28	1981 - 2005, $2010 - 2011$, $2016 - 2018$
16	黄骅	4	1982—1985	45	信阳	29	1983 - 2005, $2010 - 2011$, $2015 - 2018$
17	南百	12	1998-2005,2010-2011,2016-2017	46	曹县	20	1990-2005,2010,2016-2018
18	阜城	2	1984—1985	47	商几	2	1966—1967
19	德州	37	1966—1968、1972—1977、1982—1989、1991—2005、2010— 2011、2016—2018	48	徐州	ю	2016—2018
20	惠民县	28	1984-2005,2010-2011,2015-2018	49	徐州农试站	16	1992-2005,2010-2011
21	蓬莱	13	1981—1993	50	沐阳	12	19942005
22	福山	17	1994-2005,2010-2011,2016-2018	51	赣榆	7	1984
23	文璒	30	1966—1967、1981—1999、2002—2005、2010—2011、 2016—2018	52	滨海	23	1983—2005
24	聊城	32	1964—1965、1971—1975、1978—1997、2010—2011、 2016—2018	53	蒙城	18	1983 - 1984, $1990 - 2005$
25	平阴	4	1964—1965、1973—1974	54	宿州	30	1984-2005,2010-2014,2016-2018
26	济阳	20	1990-1999,2001-2005,2010-2011,2016-2018	55	准阴县	5	1986—1990
27	济南	9	1963—1965、1967、1978—1979	56	阜阳	26	1983
28	泰安	38	1963 ,1974—2005 ,2010—2011 ,2016—2018	57	固始	11	1981—1990、1993
29	御御	26	1981, 1986—2005, 2010—2011, 2016—2018				

表1 华北平原刺槐物候观测站点记录年数、年份

http://www.ecologica.cn



图1 华北平原刺槐物候观测站点分布图

Fig.1 Distribution of phenological observation sites for *Robinia pseudoacacia* L. in the North China Plain 站点下方的数字为站点序号

1.3 物候模型

本文使用的物候过程机理模型,分别是:仅考虑热效应的积温模型、仅考虑昼夜长短效应的光周期模型、 光周期-温度顺序模型、温度-光周期顺序模型、光周期-温度平行模型、光周期-温度乘法模型。

(1)积温模型(TT model)

积温模型只考虑温度对植物生长发育的影响,是目前应用最广泛的树木物候模型^[28]。基本假设是生长状态与大于下限温度 T_i 时的温度 T之间存在线性关系^[29—30], F_i 为温度累计需求(℃·d),当累积发育速率满足临界阈值(F_i)时,物候现象发生,如公式1所示:

$$TT = \sum \left(T - T_b \right) \ge F_t \tag{1}$$

式中, T_b 为下限温度(\mathcal{C}),T为某日平均气温(\mathcal{C}),温度 T低于 T_b 时,TT 设为零。此模型中, T_b 、 F_i 为待定 参数。

(2)光周期模型(PP model)

光周期模型的基本假设是生长状态与大于下限日长 P_b 时的光周期 P 之间存在线性关系, F_p 为光周期累 计需求(h·d),当累积发育速率满足临界阈值(F_p)时,物候现象发生,如公式 2 所示:

$$PP = \sum \left(P - P_b \right) \ge F_p \tag{2}$$

其中,P为某日的光周期(h),即日长,由站点所在地的纬度和当天的太阳高度角共同决定,计算方式为^[31]:

$$P = \frac{24}{\pi} \omega_s \tag{3}$$

$$\omega_s = \cos^{-1} \left[-\tan(\varphi) \tan(\delta) \right] \tag{4}$$

$$\delta = 0.409 \sin\left(\frac{2\pi}{365}J - 1.39\right)$$
(5)

式中, ω_s 是时角(rad), φ 是站点纬度(rad), δ 是太阳赤纬(rad),J是日序(DOY)。

(3) 光周期-温度顺序模型(TP_a model)

光周期-温度顺序模型的基本假设是植物先开始有效光周期的累积(PP),当累积光周期发育速率满足临 界阈值(F_p)时,表示完成光周期的累积,转而开始进行有效温度的累积(TT),当累积温度发育速率满足临界 阈值(F_t)时,物候现象发生。

(4) 温度-光周期顺序模型(TP_b model)

与光周期-温度顺序模型相反,温度-光周期顺序模型的基本假设是植物先开始有效温度的累积(TT),当 累积温度发育速率满足临界阈值(F_i)时,表示完成温度累积,转而开始进行有效光周期的累积(PP),当累积 光周期发育速率满足临界阈值(F_i)时,物候现象发生。

(5)光周期-温度平行模型(TP_c model)

光周期-温度平行模型的基本假设是植物同时开始有效温度(TT)和有效光周期(PP)的累积,当累积温度发育速率或累积光周期发育速率中任意一个满足其临界阈值(F_i或F_p)时,物候现象发生。

(6) 光周期-温度乘法模型(TP_d model)

光周期-温度乘法模型的基本假设是考虑光温同时相互作用,认为植物的每日发育速率由光周期与温度 共同决定。本文将光周期模块整合到积温模型中,利用乘法关系构建^[32],当每日发育速率累计达到阈值 *F_{tp}* 时,物候现象发生,具体计算公式如下:

$$TP_{d} = \sum \left(\left(T - T_{b} \right) \times \left(P - P_{b} \right) \right) \ge F_{tp}$$

$$\tag{6}$$

1.4 模型参数估计与检验方法

随机抽取 80%的时空混合样本作为建模样本,进 行6个始花期物候模型的参数率定。参数的估计方法 采用最小二乘法,即当一组参数使模型的模拟值与观测 值之间的误差达到最小,即认为这组参数是该模型的最 优解。为了避免找到的最优参数解仅适用于局部而非 全局,本文利用模拟退火算法进行拟合,该算法是将固 体退火原理应用于组合优化问题,产生全局最优解,且 计算复杂度较低,运行速度快,目前在物候模型参数求 解方面运用广泛^[33-34]。本文所涉及的物候模型参数取 值范围如表 2 所示。

本文计算了利用建模样本得到的模拟值和观测值 临界值 Cumulative daylength threshold; *F*_{tp}: 光温累计临界值 之间的相关系数(r)(公式 7)、均方根误差(RMSE)(公 Cumulative daylength-temperature threshold 式 8)、赤池信息准则(AIC)(公式 9)和纳什效率系数(NSE)(公式 10),作为各模型的效果评价指标。AIC 综 合考虑了各模型的参数个数以及误差等因素,可将 AIC 最小值所对应的模型作为华北平原刺槐始花期的最 优模型。NSE 可用于表示模型的模拟效率,取值范围为负无穷至 1,当 NSE>0 时,说明模型有效且优于均值 模型;当 NSE 越接近 1,表示模型效率越高,可信度越高;当 NSE<0 时,说明该模型比均值模型模拟效率差,模 拟结果不可信^[35]。

$$r = \frac{\sum_{i=1}^{n} (\operatorname{obs}_{i} - \overline{\operatorname{obs}}_{i}) (\operatorname{pre}_{i} - \overline{\operatorname{pre}}_{i})}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n} (\operatorname{obs}_{i} - \overline{\operatorname{obs}}_{i})^{2}} \sqrt{\sum_{i=1}^{n} (\operatorname{pre}_{i} - \overline{\operatorname{pre}}_{i})^{2}}}$$
(7)

http://www.ecologica.cn

表 2 物候模型参数在模拟退火算法中的取值范围

Table 2 Parameter ranges of phenological models in simulated

annealing algorithm	
参数 Parameter	取值范围 Range
T_b	0—20°C
P_{b}	0—20h
F_{t}	0—1000℃·d
F_p	0—500h•d
F	0-1000°C.h.d

 T_b :下限温度 Base temperature; P_b :下限日长 Base daylength; F_t :温度累计临界值 Cumulative temperature threshold; F_p :日长累计 临界值 Cumulative daylength threshold; F_{tp} :光温累计临界值 Cumulative daylength-temperature threshold

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (obs_i - pre_i)^2}{n}}$$
(8)

AIC =
$$n \times \ln(\frac{\sum_{i=1}^{n} (obs_i - pre_i)^2}{n}) + 2(k+1)$$
 (9)

NSE = 1 -
$$\frac{\sum_{i=1}^{n} (\text{pre}_i - \text{obs}_i)^2}{\sum_{i=1}^{n} (\text{obs}_i - \overline{\text{obs}}_i)^2}$$
(10)

式中,obs_i为第*i*个样本的观测值,obs_i为*i*个样本的平均观测值;pre_i为第*i*个样本的模拟值;pre_i为*i*个样本的 平均模拟值,*n*为样本个数;*k*为待定参数的个数。

2 结果与分析

2.1 刺槐始花期物候模型的优选与验证

本文利用随机抽样的方式,将刺槐始花期时空混合样本分为两部分:一部分是建模样本,占所有样本的 80%,共752条,涵盖56个站点,将这些样本所对应的逐日平均气温数据以及逐日光周期数据分别代入6种 始花期物候模型中,通过模拟退火算法获得各模型的全局最优参数解,并求出基于最优参数解下模型的内部 模拟结果,以此选出始花期的最优物候模型;另一部分是外推样本,占所有样本的20%,共188条,涵盖45个 站点,是用于验证最优模型在独立条件下的模拟与预测能力。

通过建模样本进行 6 种模型参数率定与内部模拟的结果如表 3 所示。参数率定结果表明,含有温度因子的各物候模型所计算出的华北平原刺槐始花期发育下限温度(*T_b*)介于 6.5—13.0℃之间,符合大多数温带树木生长发育所需的临界温度^[36—37]。当温度和光周期因子以不同方式起作用时,在各模型下计算得到的最优积温或日长累积阈值存在较大差异,例如对于积温模型而言,当下限温度为 8.4℃,有效积温达到 200.0℃•d时,即为该模型最优参数解,而当考虑了光周期因子时,例如在温度-光周期顺序模型中,当下限温度为 8.2℃, 有效积温为 123.9℃•d 就可作为该模型的最优参数解。内部模拟结果表明,6 种物候模型的模拟值与观测值间均呈现出显著的正相关关系(*P*<0.01),其中光周期模型的模拟值与观测值的相关系数最低而均方根误差最高(*r*=0.44,RMSE=8.95),其他几种物候模型的相关系数都在 0.8 以上,RMSE 都在 6d 以内。从 NSE 的值可知,6 种物候模型模的模拟值和观测值之间 NSE 值均大于 0,说明它们的模拟结果都是有效的,不过光周期 模型的 NSE 最低为 0.12,略优于均值模型,而积温模型、光周期-温度顺序模型以及温度-光周期平行模型的 NSE 最高,都达到 0.74。根据 AIC 的值来看,光周期-温度顺序模型的 AIC 最小,表现效果最佳,可作为华北平 原刺槐始花期的最优物候模型。

Table 3 Parameter estimation and internal validation of the first flowering date of Robinia pseudoacacia L. under six phenological models									
模型		1Ni	参数 Paramet	er			DMSE / J	AIC	NSF
Model	T_b	P_{b}	F_{t}	F_p	F_{tp}	, r	RMSE/ u	AIC	NSE
积温模型 TT model	8.4	_	200.0		_	0.86 **	4.89	2393.7	0.74
光周期模型 PP model	—	9.6	—	196.0	—	0.44 **	8.95	3301.5	0.12
光周期-温度顺序模型 TP_a model	6.5	4.5	274.5	335.4	—	0.86 **	4.81	2372.3	0.74
温度-光周期顺序模型 TP_b model	8.2	1.5	123.9	116.1	_	0.84 **	5.21	2492.9	0.70
光周期-温度平行模型 TP_c model	7.0	5.4	269.9	117.8	_	0.86 **	4.86	2387.3	0.74
光周期-温度乘法模型 TP_d model	13.0	11.4	—	_	95.9	0.80 **	5.78	2647.7	0.63

表 3 刺槐始花期物候模型参数估计和内部模拟

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; **:相关系数显著性水平 P<0.01

9期

利用外推样本对华北平原刺槐始花期最优物候模型进行外部检验结果表明(图 2),光周期-温度顺序模型在外部检验中的模拟值与观测值的相关系数为 0.85 (*P*<0.01),RMSE 为 4.69d,模拟误差较小,NSE 达0.72,说明模型有效且模拟质量较高。在参与外部检验的188条始花期样本中,模拟值晚于观测值的样本占37.8%,而模拟值早于观测值的样本相对较多占 46.3%。

由于所用的 57 个站点在华北平原分布的经纬度和 观测序列长短差异都较大,本文筛选了观测年数不少于 28 年的 14 个站点,这些站点的经度介于 112.5— 122.0°E,纬度介于 32.1—39.9°N,基本上能够代表华北 平原的地域特征,且分布相对均匀,观测序列较其余站 点更完整。表4展示了光周期-温度顺序模型在这些代 表性站点上的内部模拟和外部检验结果。在内部模拟 中,所有代表性站点的模拟值与观测值都呈现正相关关 系,其中有 13 个站点模拟值和观测值呈现极显著正相 关(*P*<0.01);有 12 个站点的 RMSE 小于 5d,济宁站的 RMSE 最小为 2.76d;另外除了潍坊站的 NSE 小于 0 以





外,在其余站点上 NSE 都大于 0,说明模型在这些站点上的表现都优于均值模型,其中宿州站的 NSE 最大达 到了 0.78,模拟效率较高。在外部检验中,最优模型仅在潍坊、洛阳、驻马店等少数站点上的模拟效果欠佳,参 与外部检验的样本数量普遍较少,也会对结果会产生一定影响。

Table 4 Internal validation and external validation of representative sites in the North China Plain based on the optimal model										
站点名	经度	纬度		内部模拟 Int	ernal validatio	n		外部检验	External validat	ion
Name	Longitude(E)	Latitude(N)	n	r	RMSE/d	NSE	n	r	RMSE/d	NSE
北京	116.3°	39.9°	35	0.86 **	3.42	0.63	8	0.91 **	3.72	0.54
德州	116.3°	37.4°	28	0.90 **	2.82	0.77	9	0.79 *	4.52	0.55
惠民县	117.5°	37.5°	20	0.68 **	6.74	0.41	8	0.75 *	6.11	0.47
文登	122.0°	37.2°	21	0.92 **	3.51	0.51	9	0.89 **	2.58	0.79
聊城	116.0°	36.4°	30	0.86 **	3.47	0.70	2	1.00	1.00	0.56
泰安	117.1°	36.2°	30	0.91 **	3.58	0.67	8	0.98 **	2.81	0.63
潍坊	119.2°	36.8°	26	0.46 *	5.54	-0.23	5	-0.06	6.68	-4.21
济宁	116.6°	35.4°	27	0.86 **	2.76	0.71	8	0.98 **	1.12	0.94
临沂	118.4°	35.1°	19	0.85 **	3.51	0.62	12	0.96 **	2.52	0.80
洛阳	112.5°	34.6°	24	0.85 **	2.92	0.62	4	0.77	2.60	0.30
西华	114.5°	33.8°	24	0.75 **	4.28	0.32	5	0.92 *	1.73	0.85
驻马店	114.0°	33.0°	24	0.88 **	2.92	0.77	4	0.68	6.71	-3.21
信阳	114.1°	32.1°	22	0.93 **	3.62	0.72	7	0.90 **	5.32	0.73
宿州	117.0°	33.6°	23	0.92 **	2.93	0.78	7	0.99 **	1.69	0.93

表 4 最优物候模型在华北平原代表性站点的内部模拟与外部检验

n:样本数量;**:相关系数显著性水平 P<0.01;*:相关系数显著性水平 P<0.05

2.2 刺槐始花期最优模型在华北平原各站点以及逐年的模拟效果

图 3 为使用刺槐始花期最优模型即光周期-温度顺序模型得到在各个站点上模拟值和观测值的 RMSE,用不同颜色表示各个站点上模拟值和观测值的 NSE 正负情况。从 RMSE 来看,在这 57 个站点中刺槐始花期的

平均 RMSE 为 4.69d, 仅有 4 个站点的 RMSE 大于 10d, 其中栾城、遵化、阜城站的观测记录较少, 可能会增加 观测值的偶然性并放大模拟误差。从 NSE 来看, 光周期-温度顺序模型在 42 个站点上的 NSE 大于 0, 占站点 总数的 73.7%, 在这些站点上该模型表现优于均值模型, 其中有 9 个站点的 NSE 达到 0.8 以上, 模拟效率较高; 而在 12 个站点上的 NSE 小于 0, 说明在这些站点上最优模型的模拟效率比均值模型差。此外由于石家 庄、林县、霸州站都只有 1 年的观测记录, 在这些站点上无法求算 NSE。综合来看, 光周期-温度顺序模型在大 多数站点上表现较好, 模拟结果可信。





图 4 为在 1963—2018 年各年份使用光周期-温度顺序模型得到刺槐始花期模拟值与观测值之间的 RMSE 以及 NSE 的正负情况。从 RMSE 来看, 1963—2018 年期间刺槐始花期的 RMSE 都不超过 10d, 平均值为 4.32d。从 NSE 来看, 光周期-温度顺序模型在 47 个年份中的模拟有效(NSE>0), 占总年份数的 82.5%, 其中



图 4 光周期-温度顺序模型在各年份对刺槐始花期的模拟效果

Fig.4 Simulation effect of the first flowering date of Robinia pseudoacacia L. in each year based on TP_a model

http://www.ecologica.cn

在 12 个年份中 NSE 均超过 0.8; 仅在 1963 年、2006 年、2008 年、2012 年和 2013 年的模拟效率比均值模型差 (NSE<0), 此外还有 4 年(1969 年、1970 年、2009 年、2014 年) 观测记录太少, 无法求算 NSE。综合来看, 光周 期-温度顺序模型在大多数年份间的模拟效果较好, 模拟结果可信度高。

2.3 刺槐始花期实际有效积温量和实际有效日长累积量的年际变化趋势分析

根据 2.1 的结果,光周期-温度顺序模型为华北平原刺槐始花期的最优模型,表明光周期和温度对刺槐始 花期的发生均起到作用。

为了分析华北平原刺槐始花期实际有效积温量和实际有效日长累积量随时间的变化情况,本文以光周 期-温度顺序模型中的下限温度(6.5℃)来计算各站点-年份的温度初日,以模型中的下限日长(4.5h)来计算 各站点的光周期初日,分别计算样本的温度初日至始花期的实际有效积温以及光周期初日至始花期的实际有 效日长,最终得到的统计结果如图 5 和图 6 所示。

图 5 表明,在 1963—2018 年间,虽然刺槐开花的实际有效积温波动幅度较大,但是整体上呈现出随时间 推移而显著增加的趋势(*P*<0.05),平均每 10 年增加 4.5℃·d,其中在 1971 年刺槐开花的平均实际有效积温最 少,仅 204.2℃·d,而在 2008 年平均实际有效积温最多,达到了 338.6℃·d。



Fig.5 Interannual changes about the actual effective accumulated temperature of the first flowering date of *Robinia pseudoacacia* L. based on TP_a model

图 6 基于光周期-温度顺序模型下刺槐始花期的实际有效日长 累积量年际变化

Fig.6 Interannual changes about the actual effective accumulated daylength of the first flowering date of *Robinia pseudoacacia* L. based on TP_a model

相比于实际有效积温量增加的趋势,在 1963—2018 年间,刺槐开花的实际有效日长累积量则呈现出极显 著减少趋势(图 6),平均每 10 年减少 23.9h·d(P<0.01);自 1985 年起,实际有效日长累积量均不足 900h·d。 另外,1990—2018 年刺槐开花的实际有效日长累积量减少速率较快,平均每 10 年减少 33.0h·d,为 1963— 1989 年减少速率(18.2h d 10a⁻¹)的 1.5 倍以上。

此外,本文使用 2.1 中筛选的 14 个代表性站点,统计了这些站点上刺槐始花期实际有效积温量和实际有效日长累积量的年际变化趋势(表 5),结果表明有 9 个站点的实际有效积温随时间推移呈现增加趋势,潍坊、西华站的刺槐开花实际有效积温平均每 10 年增加速率超过 25℃·d;有 13 个站点的实际有效日长累积量随时间推移呈现减少趋势,其中有 9 个站点的倾向率达到显著水平(*P*<0.05),减少速率最快的是信阳站,达到 50.6h d 10a⁻¹。

3 讨论

本文以中国华北平原刺槐为研究对象,结合气象数据与物候观测资料,首先对比积温模型、光周期模型、 光周期-温度顺序模型、温度-光周期顺序模型、光周期-温度平行模型和光周期-温度乘法模型对刺槐开花始期 的模拟效果。从内部模拟结果可以看出,光周期-温度顺序模型表现效果最佳,这表明光周期和温度因子均对 刺槐始花期的发生起到驱动作用,而且二者的作用机制存在一定的先后顺序,即必须满足日长累积量阈值以 后才开始进行温度的累积。另外,将光周期-温度顺序模型与积温模型、光周期模型两两之间比较可知,前两 个模型的模拟效果差别并不算大,RMSE 分别为 4.81d 和 4.89d,且它们模拟的精度都远大于光周期模型 (RMSE=8.95),这说明温度是控制刺槐开花的主导因子,与 Basler 等人^[38]认为温度在控制植物物候发生中 起到决定性作用的观点吻合。有研究表明^[39]对于温带树木而言,加入光周期因素后模拟效果会优于仅考虑 温度单一要素的模型,在本文中光周期模型模拟精度相对较差,体现出光周期不能独立作为刺槐开花的控制 因素,但是光周期因子与温度因子进行特定顺序的相互作用之后,反而有助于物候模型的优化,即光周期因子 在某些条件下对刺槐始花期的发生起到了调控作用。

|--|

 Table 5
 Interannual changes about the actual effective accumulated temperature and daylength of the first flowering date of *Robinia pseudoacacia* L.in the representative sites in the North China Plain

年际变化趋势 Interannual changes				年际变化趋势 Interannual changes				
站点名 Name	实际有效积 温倾向率 Slope of actual effective accumulated temperature/ (℃ d 10a ⁻¹)	实际有效日长 累积量倾向率 Slope of actual effective accumulated daylength∕ (h d 10a ⁻¹)	站点名 Name	实际有效积 温倾向率 Slope of actual effective accumulated temperature∕ (℃ d 10a ⁻¹)	实际有效日长 累积量倾向率 Slope of actual effective accumulated daylength/ (h d 10a ⁻¹)			
北京	10.47 *	-14.21 *	济宁	10.19*	-14.1 *			
德州	1.83	-16.81 *	临沂	4.03	-22.15 **			
惠民县	-3.95	-28.76	洛阳	-20.84 **	-2.38			
文登	-1.69	-13.85	西华	25.46**	-15.89			
聊城	-0.84	-13.74 *	驻马店	0.54	-28.24 **			
泰安	8.39*	-17.09 **	信阳	-24.57 **	-50.63 **			
潍坊	32.94 **	9.71	宿州	1.85	-32.65 **			

**:实际有效积温或实际有效日长累积量倾向率显著性水平 P<0.01;*:实际有效积温或实际有效日长累积量倾向率显著性水平 P<0.05

为进一步了解光周期对调控刺槐始花期发生的具体作用,本文将刺槐始花期观测值与基于光周期-温度 顺序模型、积温模型得到的始花期模拟值在 1963—2018 年间的倾向率进行对比(表 6)。无论是光周期-温度 顺序模型还是积温模型都能较好地捕捉到刺槐始花期随时间推移而显著提前的趋势,但是与实际提前速率相 比,两种模型模拟的始花期提前速率都略偏大。相比之下,光周期-温度顺序模型模拟的提前速率略小于积温 模型,更贴近实际观测值的变化趋势,因此光周期可能存在的作用机制是在一定程度上抑制刺槐始花期的提 前速率。

表 6 1963—2018 年刺槐始花期观测值与基于光周期-温度顺序模型、积温模型的始花期模拟值倾向率对比

Table 6 Comparison of the first flowering slope of *Robinia pseudoacacia* L. among observed values and simulated values based on TP_a and TT model

类别 Type	始花期倾向率 Slope/(d 10a ⁻¹)
观测值 Observed values	-2.74 **
模拟值(光周期-温度顺序模型)Simulated values(TP _a) model	-3.30 **
模拟值(积温模型)Simulated values(TT) model	-3.36 **

**:始花期倾向率显著性水平 P<0.01

基于光周期-温度顺序模型求出的最佳下限温度与下限日长,本文统计了华北平原刺槐开花的实际有效 积温和实际日长累积量随时间的变化情况。在1963—2018年间,刺槐开花的实际有效积温呈现递增趋势,由 气候变暖引起温度升高,会使刺槐开花的热量需求更加快速地满足,从而引起刺槐开花日期的提前,体现出植 物对气候变化的适应。另一方面,刺槐开花的实际有效日长累积量呈现递减趋势,且自然光周期的年内变化 只与地理位置有关,因此刺槐开花的日长累积需求需要更长的时间来完成,这会在一定程度上抑制春季升温 引起的开花日期提前,这也进一步解释了光周期对刺槐开花的调控作用,即在刺槐能更快速满足开花热量需 求的情况下,通过减缓刺槐达到日长累积需求的速度,从而抑制始花期的提前速率,降低植物在春季经历晚霜 冻的风险^[40]。

近年来,物候模拟研究是热点话题,为了提升模型的精度与适用性,物候模型的组成与结构也呈现复杂 化、多样化的发展趋势,出现一些参数较多的模型,例如 Caffarra 等^[41-42]提出的 DORMPHOT 模型参数达到了 11 个。对于数据量不大的研究而言,所用模型参数偏多,可能存在过度拟合的问题,而且某些复杂化模型对 于模拟效果的解释度反而会有所降低。本文选用的是对木本植物开花影响较大的两个因子:光周期与温度, 借鉴了积温模型的建模思路,将光周期因子转化为有效日长累积量,构建光周期模型,同时通过有效积温与有 效日长累积量的不同组合方式,衍生出另外 4 种光温模型,来探究光周期和温度对刺槐始花期的作用机制。 这种做法可以将光周期效应化繁为简,直接表现光周期的作用,同时这 6 个模型的子模块组成和结构都有一 定的联系和相似度,使模型间的可对比性更强,模型的优选结果也更加可靠。

由 2.2 的结果可知,光周期-温度顺序模型在大多 数研究站点间以及年份内的模拟结果可信,表现较好, 不过在某些站点以及年份间模型失效。本文所用的时 空混合样本中刺槐始花期平均发生日序为 119DOY,标 准差为9d,将始花期观测值按照偏离均值程度进行分 组来分析观测样本的模拟偏差(模拟值减去观测值的 差值),由图7可知,虽然有86.5%的样本模拟偏差绝对 值在 5d 以内,不过当始花期发生早于 101DOY 时,模拟 值偏晚显著,其中有4个样本模拟值偏晚幅度达30d以 上,这些模拟偏晚较多的样本可能导致对应的站点或年 份内模拟值与观测值之间的 RMSE 较大;而当始花期发 生晚于138DOY时,模拟值普遍早于观测值,但是偏早 的幅度不大,所以当始花期观测值偏离样本均值2倍标 准差以上的时候,光周期-温度顺序模型的模拟效果不 太理想。本文所选的最优模型仅考虑光周期和温度两 个因素,其中特定地点每年光周期的变化规律是一定

图 7 光周期-温度顺序模型对不同刺槐始花期观测值的模拟偏 差分布

Fig.7 Simulated deviation of TP_a model for different observed the first flowering date of *Robinia pseudoacacia* L.

的,不受气候异常因素干扰,实际上只有温度这一个变量来模拟始花期极早或极晚发生的极端情况,忽略了降水、土壤水分等其他因素的作用,因此考虑纳入更多气象因素进行建模可进一步提高气候极端态下刺槐始花期的模拟精度,这也是今后改进该模型的方向之一。

4 结论

刺槐是一种重要的造林绿化树种和蜜源植物,本文基于我国华北平原多站点、多年的刺槐始花期实测数据,构建了多种光周期和温度驱动的物候机理模型(积温模型、光周期模型、光周期-温度顺序模型、温度-光周期顺序模型、光周期-温度平行模型、光周期-温度乘法模型),并通过模型优选和参数比较揭示了光周期和温度因子对刺槐始花期的调控机制,得出以下主要结论:

(1)通过内部模拟的 AIC 检验结果,光周期-温度顺序模型的表现效果最佳(r=0.86, RMSE=4.81),说明 刺槐始花期的发生同时受到光周期和温度的作用,且作用方式是通过先进行光周期效应累积,再进行温度效 应累积的这种顺序进行的。

(2)在1963—2018年间,刺槐开花的实际有效积温随时间推移而显著增加,平均每10年增加4.5℃·d (P<0.05),气候变暖引起温度的升高,刺槐开花对热量需求的满足也会快速完成,引起刺槐开花日期的提前; 不过刺槐开花的实际有效日长累积量则呈现出极显著减少趋势,平均每10年减少23.9h·d(P<0.01),由于光 周期的年内变化只与地理位置有关,因此日长累积需求需要更长的时间完成,这会在一定程度上抑制春季升 温引起的开花日期提前,即光周期对刺槐开花的调控机制在于减缓达到日长累积需求的速度,来抑制始花期 的提前速率,从而降低植物经历春季晚霜冻的风险。

参考文献(References):

- [1] 杨淑华,王台,钱前,王小菁,左建儒,顾红雅,姜里文,陈之端,白永飞,孔宏智,陈凡,萧浪涛,董爱武,种康.2015年中国植物科学 若干领域重要研究进展.植物学报,2016,51(4):416-472.
- [2] 张增信, 王言鑫, 杨艳蓉, 叶镜中, 郝雨杉, 周洋, 姜爱国. 南京地区 8 种常见观赏树木花期可预报研究. 生态科学, 2014, 33(4): 642-648.
- [3] 马丽,方修琦.近20年气候变暖对北京时令旅游的影响——以北京市植物园桃花节为例.地球科学进展,2006,21(3):313-319.
- [4] 邬定荣, 霍治国, 王培娟, 王景红, 姜会飞, 柏秦凤, 杨建莹. 陕西苹果花期机理性预报模型的适用性评价. 应用气象学报, 2019, 30 (5): 555-564.
- [5] 徐琳,陈效逑,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.
- [6] Menzel A, Estrella N, Fabian P. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. Global Change Biology, 2001, 7(6): 657-666.
- [7] Sarisu H. Change of flowering and harvest dates of CherryVarieties with air temperature. Polish Journal of Environmental Studies, 2020, 30(1): 351-359.
- [8] Beaubien E, Hamann A. Spring flowering response to climate change between 1936 and 2006 in *Alberta*, Canada. BioScience, 2011, 61(7): 514-524.
- [9] Zhuang W B, Cai B H, Gao Z H, Zhang Z. Determination of chilling and heat requirements of 69 Japanese apricot cultivars. European Journal of Agronomy, 2016, 74: 68-74.
- [10] 储吴樾,张往祥,范俊俊.观赏海棠花期性状与有效积温的关系. 福建农林大学学报:自然科学版, 2018, 47(2): 153-159.
- [11] 王秉昆,王允兰.中国二十四番花信风是世界上最早的光周期现象. 沈阳农业大学学报, 1987, 18(3): 35-38.
- [12] Way Danielle A, Montgomery Rebecca A. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(9): 1725-1736.
- [13] Hänninen H, Tanino K. Tree seasonality in a warming climate. Trends in Plant Science, 2011, 16(8): 412-416.
- [14] Keller F, Körner C. The role of photoperiodism in alpine plant development. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2003, 35(3): 361-368.
- [15] Fu Y H, Zhao H, Piao S, Peaucelle M, Peng S, Zhou G, Ciais P, Huang M, Menzel A, Peuelas J, Song Y, Vitasse Y, Zeng Z, Janssens I A. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. Nature, 2015, 526, 104-107.
- [16] Flynn D F B, Wolkovich E M. Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community. The New Phytologist, 2018, 219(4): 1353-1362.
- [17] Geng X J, Fu Y H, Hao F H, Zhou X C, Zhang X A, Yin G D, Vitasse Y, Piao S L, Niu K C, De Boeck H J, Menzel A, Peñuelas J. Climate warming increases spring phenological differences among temperate trees. Global Change Biology, 2020, 26(10): 5979-5987.
- [18] 翟佳, 袁凤辉, 吴家兵. 植物物候变化研究进展. 生态学杂志, 2015, 34(11): 3237-3243.
- [19] 莫非,赵鸿,王建永,强生才,周宏,王绍明,熊友才.全球变化下植物物候研究的关键问题.生态学报,2011,31(9):2593-2601.
- [20] 杨勇, 邓祥征, 李志慧, 吴锋, 李小云. 2000—2015 年华北平原土地利用变化对粮食生产效率的影响. 地理研究, 2017, 36(11): 2171-2183.
- [21] 阿多, 赵文吉, 宫兆宁, 张敏, 范云豹. 1981—2013 华北平原气候时空变化及其对植被覆盖度的影响. 生态学报, 2017, 37(2): 576-592.
- [22] 赵培洁,肖建中.中国野菜资源学.北京:中国环境科学出版社,2006:287-288.
- [23] 王林,冯锦霞,万贤崇. 土层厚度对刺槐旱季水分状况和生长的影响. 植物生态学报, 2013, 37(3): 248-255.
- [24] 乔伯英. 刺槐的应用价值及栽培技术. 现代园艺, 2020(4): 34-35.
- [25] 霍福山,梁诗魁,吴美根,张文松,王敏.全国主要蜜源植物资源区划和利用(四)——(四)华北及黄河中下游蜜源基地区.中国养蜂, 1983, 34(6):23-25.
- [26] 国家气象局编定. 农业气象观测规范(上卷). 北京: 气象出版社, 1993: 140.
- [27] 宛敏渭,刘秀珍. 中国物候观测方法. 北京:科学出版社, 1979: 51-53.
- [28] Hunter A F, Lechowicz M J. Predicting the timing of budburst in temperate trees. The Journal of Applied Ecology, 1992, 29(3): 597-604.
- [29] Bonhomme R. Bases and limits to using 'degree.day' units. European Journal of Agronomy, 2000, 13(1): 1-10.
- [30] Thompson R, Clark R M. Spatio-temporal modelling and assessment of within-species phenological variability using thermal time methods.

International Journal of Biometeorology, 2006, 50(5): 312-322.

- [31] Allen R G, Pereira L S, Raes D, Smith M. Crop Evapotranspiration: Guidelines for Computing Crop Water Requirements. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1998: 9-10.
- [32] Yan W K, Wallace D H. Simulation and prediction of plant phenology for five crops based on photoperiod × temperature interaction. Annals of Botany, 1998, 81(6): 705-716.
- [33] 杨真真, 方秀男. 模拟退火算法及实例应用. 中国科技信息, 2021(15): 65-66.
- [34] 林楠,徐琳,卢凡青,王姝纯,王森,李秋月.华北区域杨柳科树木春季物候期模拟.生态学报,2023,43(6):2452-2464.
- [35] 丁志宏, 张金萍, 赵焱. 基于 CEEMDAN 的黄河源区年径流量多时间尺度变化特征研究. 海河水利, 2016(6): 1-6.
- [36] Fu Y H, Zhang X A, Piao S L, Hao F H, Geng X J, Vitasse Y, Zohner C, Peñuelas J, Janssens I A. Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time. Global Change Biology, 2019, 25(7): 2410-2418.
- [37] Murray M B, Cannell M G R, Smith R I. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. The Journal of Applied Ecology, 1989, 26(2): 693-700.
- [38] 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.
- [39] 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.
- [40] Meng L, Zhou Y Y, Gu L H, Richardson A D, Peñuelas J, Fu Y S, Wang Y Q, Asrar G R, De Boeck H J, Mao J F, Zhang Y G, Wang Z S. Photoperiod decelerates the advance of spring phenology of six deciduous tree species under climate warming. Global Change Biology, 2021, 27 (12): 2914-2927.
- [41] 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.
- [42] Caffarra A, Donnelly A, Chuine I. Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. II. Integrating complex effects of photoperiod into processbased models. Climate Research, 2011, 46(2): 159-170.