



植物物候变化的全气候生产要素影响机制与模型研究

周广胜^{1,2*}, 宋兴阳^{1,3}, 周梦子^{1,3}, 周莉^{1,3,4}, 汲玉河^{1,3,4}

1. 中国气象科学研究院灾害天气国家重点实验室, 北京 100081;
2. 南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 南京 210044;
3. 河北固城农业气象国家野外科学观测研究站, 保定 072656;
4. 中国气象科学研究院-郑州大学生态气象联合实验室, 郑州 450001

* 联系人, E-mail: zhongs@cma.gov.cn

收稿日期: 2022-01-10; 接受日期: 2022-04-12; 网络版发表日期: 2023-01-04

国家自然科学基金重点项目(批准号: 42130514)资助

摘要 物候是气候变化的重要指示指标, 不仅是植被动态模型的重要参数, 也是陆地碳循环模型和大气环流模式的重要参数. 本文从物候变化机制和物候模拟模型两方面综述了植物物候研究最新进展, 剖析了物候研究趋势, 指出当前物候研究大都仅考虑单一气候因子或少数几个气候因子的影响, 涉及多气候因子相互作用影响的研究仍很少, 还没有开展植物全气候生产要素相互作用影响物候的研究; 受物候变化机制认识与研究物种的限制, 现有物候模型仍不能反映植被生长的真实性, 也不能有效模拟物候变化. 本文指出, 全面认识物候变化的机制迫切需要考虑影响植物物候的全气候生产要素及其相互作用, 为物候模型发展提供依据. 本文基于植物光合作用是最主要的物候影响因子的研究结论, 提出采用气候生产潜力作为植物物候变化驱动因子, 不仅体现气候环境因子对植物生产的综合作用及其在植物生长全过程中的一致性, 还体现了生物因子、环境因子及其相互作用以及极端天气气候事件的影响, 从而实现物候的准确模拟. 本文提出的未来物候研究方向, 有助于丰富物候认知、提升陆地碳循环和大气环流模式模拟的准确性.

关键词 物候, 全气候生产要素, 机制, 模型, 研究展望

物候学是研究自然界植物(包括农作物)、动物和环境条件(气候、水文、土壤)的周期变化及其相互关系的科学^[1]. 植物生长周期, 如植物叶的开始、结束和持续时间, 决定生态系统物质生产和固碳^[2]以及生态系统与大气之间水、热交换的时间^[3]. 近几十年来, 全球大部分地区植物绿色的开始、结束和持续时间都发

生了变化, 春夏物候普遍提前^[4]. 物候变化不仅显著影响全球碳循环^[5]和大气环流模式的预测效果^[6], 而且影响粮食生产安全与管理.

研究表明, 大部分物种春季物候呈提前趋势^[7], 且春季物候期越早, 提前趋势越显著^[8]; 秋季物候则因研究区域不同而不同. 欧洲21个国家(1971~2000年)的

引用格式: 周广胜, 宋兴阳, 周梦子, 等. 植物物候变化的全气候生产要素影响机制与模型研究. 中国科学: 生命科学, 2023, 53: 380–389
Zhou G S, Song X Y, Zhou M Z, et al. Advances in influencing mechanism and model of total climatic production factors of plant phenology change (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2023, 53: 380–389, doi: 10.1360/SSV-2022-0010

542种植物物候观测表明, 78%的植物展叶、开花、结实等物候期呈提前趋势(30%显著), 只有3%的明显推迟^[9]. 关于文献报道的677个物种(观测年份在16~132年)春季物候变化评估表明, 62%的物种呈提前趋势, 27%的物种没有发生显著变化, 而有9%的物种呈推迟趋势^[10]. 与春季物候研究相比, 秋季物候(如叶变色、落叶等物候期)的观测研究较少^[11]. 欧洲21个国家(1971~2000年)的542种植物物候观测表明, 植物秋季叶变色期变化趋势不明显(48%提前, 52%推迟)^[12]. 但是, 中国和北美地区的植物秋季物候期推迟显著^[7]. 物候变化速率的区域差异很大^[13], 欧洲21国的植物春季和夏季物候期每十年提前2.5天; 中国1981~2011年61个站点的植物春季展叶期每十年提前5.5天^[7], 较欧洲和北美提前幅度更大. 中国1982~2011年植物秋季物候期每十年推迟2.6天^[7], 北美每十年推迟2.4~3.6天^[11].

气候变暖背景下, 作物物候也发生显著变化. 美国大平原、澳大利亚、阿根廷以及德国等地的冬小麦抽穗期和开花期均因气温升高, 尤其是春季气温升高呈提前趋势^[14~16]. 中国作物物候研究主要集中在小麦、玉米、水稻三大粮食作物的播种期/出苗期(水稻为移栽期)、抽穗期/开花期、成熟期、营养生长期、生殖生长期以及全生育期^[17]. 全国农业气象观测站点统计数据显示, 40%的站点春小麦和冬小麦抽穗期和成熟期显著提前, 60%的站点生殖生长期显著延长, 30%的站点全生育期和营养生长期显著缩短^[18,19]. 58.9%的站点玉米抽穗期提前; 41.1%的站点玉米全生育期显著延长. 在只考虑气温升高(农业管理措施保持不变)情况下, 全国约80%的站点玉米抽穗期和成熟期提前, 全生育期缩短^[20]. 全国单季稻和双季稻的移栽期、抽穗期、成熟期提前, 早熟稻、晚熟稻和单季稻全生育期均呈延长趋势^[21,22]. 气候变暖对单季稻、早熟稻、晚熟稻生育期长度变化的贡献比例分别为-40%, -45%和-35%, 品种更新对生育期长度变化的贡献比例则分别为58%, 44%以及37%, 二者对水稻生育期长度的影响均不可忽视^[23,24].

植物物候研究可以增进生态系统对气候变化响应的理解, 特别是物候模型与陆地生态系统动态模型、作物模型和全球气候模式的结合, 可以提高生态系统-大气间能量与物质交换的模拟精度, 准确评估生态系统生产力与碳收支^[25], 提高农业气象灾害预防能力、农业生产管理水平以及农业产量^[17], 而且可以提高气

候预测预估水平^[6]. 正因为如此, 物候变化机制及其模型研究一直是农业、林业、生态学、大气科学等学科的研究重点与热点.

本文从物候变化机制和物候模拟模型方面综述物候研究现状, 剖析物候研究趋势, 指出当前物候研究的不足, 提出未来物候研究方向.

1 物候变化的主要气候驱动因素

植物物候是植物与环境相互作用的结果, 不仅体现了植物对环境的适应, 也与植物生物学特性以及管理措施(如农作物)有关. 物候变化的驱动因素主要包括环境(气候、土壤和生物)和管理措施^[26], 其中气候是影响植物生长发育最重要的因素, 是植物形态构建、生理生化变化的基础^[27]. 关于物候变化的气候驱动因素研究主要集中在温度、光周期和水分(降水或空气湿度)影响方面.

1.1 温度

温度控制着植物生长速度, 是影响植物生长周期的基本生理过程, 在决定物候期和生长季长度方面发挥着重要作用. 增温使温带和北方林地区的春季物候提前^[28], 秋季物候推迟^[29]. 副热带地区的植物物候需要考虑春化作用^[30]. 尽管不同植物物候对春化和热量需求大不相同^[31], 但是植物物候对温度响应的方向甚至数量是一致的^[32]. 不同时期的温度对物候的影响不同. 影响植物春季物候的温度不仅需要满足冷激需求以打破内休眠期, 而且需要满足热强迫需求以打破外休眠促进芽细胞的生长^[33,34]. 研究表明, 季前温度对春季物候影响最大^[35], 而且影响树木开花始期和开花末期^[36]. 剧烈的增暖和展叶之间不是直接关系, 还受低温和光周期等因素的调节^[37,38], 而温度对秋季物候的影响较弱, 这是因为秋季物候受温度与其他环境因子综合影响^[39,40], 即物候变化通常是由多个因素共同决定的结果.

1.2 光周期

植物对昼夜长短的响应称为光周期现象. 所有物种均存在光周期效应, 且光周期效应对春季物候具有重要意义^[41]. 通常, 长日照能促进晚春花蕾发育, 部分补偿春季物候的冬季春化不足^[42], 短日照增加植物的

热量需求, 通过减缓早春萌芽避免叶片受到霜冻危害^[38,43], 并且, 日照时间缩短还导致寒冷地区植物叶片衰老提前^[44]. 光周期对春季物候的影响因物种、区域气候、研究方法和研究时段的不同而不同, 这是因为光周期通过改变热量与春化需求之间的非线性关系间接影响春季物候^[45]. 目前, 关于光周期与其他环境因子之间相互作用调控春季物候的机制仍不清楚^[46]. 光周期对秋季物候的影响机制较为明确^[42], 秋季日长持续缩短是引起植物生长停止的关键环境因素. Fu等人^[47]指出, 光周期通过改变植被物候热强迫和冷激需求之间的非线性关系影响春季物候发生的时间. 气候变暖背景下, 森林树种的春季物候, 尤其是温带树种, 主要受光周期和低温的影响^[48,49], 这可能是温带树种为避免过早发育受冻的生存对策^[48].

1.3 水分

水分是影响植物物候的重要因子, 尤其在干旱半干旱地区, 通常采用降水或空气湿度表示. 水分不足制约干旱半干旱区植物的光能利用和热量利用, 半干旱区植物物候与降水呈正相关关系^[50-52], 草甸草原的春季物候与冬春降水则呈负相关^[53]. 森林植物物候对降水的响应与草原不同, 降水通过影响辐射和热量需求间接影响物候, 冬季降水会对森林展叶期的温度敏感性产生间接影响^[43], 冬季降水影响中高纬度植被春季物候的热强迫^[54], 季前降水的有效性是调节植物物候响应气候变暖的重要因素^[55]. 降水对低海拔地区的草原春季物候有提前作用^[55,56], 但对中高海拔地区的草原春季物候则有推迟作用^[56], 这是因为中高海拔地区温度相对较低, 增加降水不利于获得足够的热量, 而低海拔地区温度相对较高, 增加降水有利于植物生长. 冬季降水间接影响北方森林的春季物候, 冬季降水增多改变了地表热收支和春季热积累, 从而导致春季物候延迟. 降水增加引起秋季物候提前^[57], 但目前关于降水对秋季物候的影响研究仍很少^[46]. 关于空气湿度对物候的影响研究大多限于模拟实验, 基于自然观测的研究很少^[46]. 通常认为, 空气湿度是影响春季物候的重要因子, 但其对物候的影响程度与植物物种有关^[58].

1.4 极端天气气候事件

极端天气气候事件(简称极端事件)指某个异常天

气或气候变量值的发生高于(或低于)观测值区间的上限(或下限)端附近某一阈值的事件^[59]. 气候变暖背景下, 干旱、强降雨、高温热浪等极端事件呈不断增多与增强趋势^[60], 显著影响植物物候. 温带地区冬末早春极端增温事件使植物返青期提前^[61], 花期提前或秋季出现二次开花, 一些物种花期推迟到初冬甚至不能开花^[62]. 秋季极端增温事件推迟植物枯黄期, 延长生长季^[63], 并显著提前来年的春季返青期^[61]. 极端增温还减少城市和农村地区春季物候的差异^[64]. 春季极端干旱对花期影响的结论存在差异, 如生长季初期极端干旱使青藏高原高寒草甸植被群落半花期提前2.3天, 旺季极端干旱显著缩短花期持续时间^[65]. 极端干旱使金雀花(*Genista tinctoria*)的盛花期明显推迟1个月, 但对花期长度没有影响; 对石楠(*Calluna vulgaris*)的盛花期则没有影响, 但整个花期延长6~10天; 极端降水使金雀花的盛花期提前, 花期长度缩短2个月, 而对石楠盛花期没有影响, 但整个花期缩短4天^[66]. 寒冷、霜冻、湿润条件和热浪使落叶林更早进入休眠期, 结束生长; 中度的高温和干旱胁迫则使得植物推迟进入休眠期, 且不同地点的落叶林秋季物候对极端气候的非线性响应存在差异^[57]. 目前, 关于物候对极端事件的响应机制仍不清楚^[61,67].

2 物候模拟模型

全球气候变化研究使得物候受到高度关注, 但是关于物候模型的研究有限且不足^[46]. 图1列出了物候模拟模型发展进程与不足. 物候模型研究可以追溯到18世纪, Reaumur^[68]首次建立的生长度日模型(又称单阶段模型). 该模型简单地假设植物展叶前只经历生态休眠阶段. 休眠是植物经过长期演化获得的一种对环境条件及季节性气候变化的生物学适应^[69]. 根据休眠的诱因, 休眠可分为生态休眠、相对休眠和内生休眠. 生态休眠指由于环境条件(如营养亏缺、病虫害、水分胁迫、光照与氧气不足、温度不适等)引起的休眠. 相对休眠指由芽外部结构(组织或器官)以外的生理因素(如顶端优势、光周期反应、激素)引起的休眠, 又称为平行休眠. 内生休眠指由芽本身的生理因素(如低温、光周期)引起的休眠. 尽管关于内休眠和生态休眠之间的联系仍不清楚, 但研究发现环境因子是影响物候的关键因子. 据此, 物候模型从单阶段模型进入双

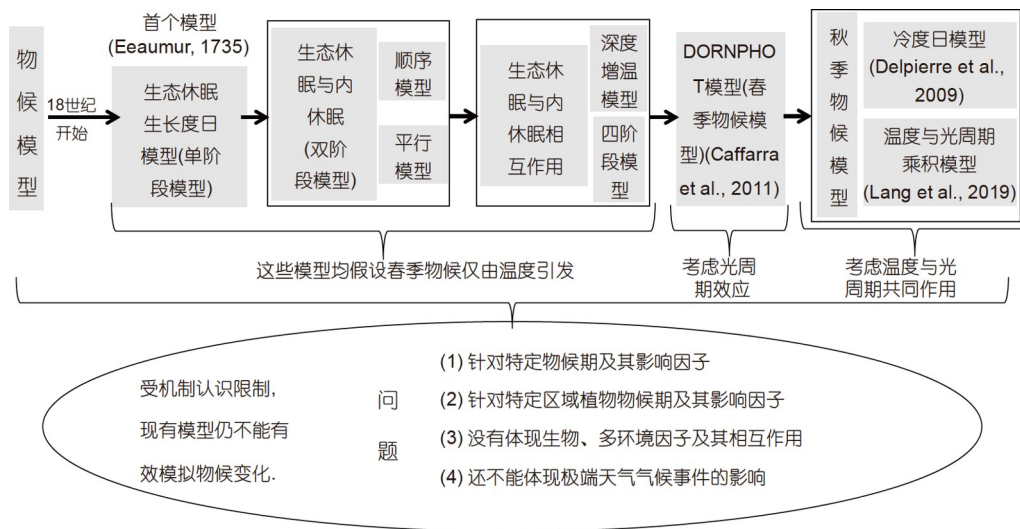


图 1 物候模拟模型发展进程与不足

Figure 1 Development and deficiencies of phenological simulation models (color online)

阶段模型, 如顺序模型(sequential model)中生态休眠直到春化需求满足时才发生, 不同休眠阶段按顺序各自独立发生; 平行模型(parallel model)假设内生休眠和生态休眠在时间上是重叠的^[70]. 随后, 关于发芽期间存在内生休眠和生态休眠相互作用^[71]、甚至包括两个以上休眠阶段的观点被提出, 如深度增温模型(deeping rest model)^[72]和四阶段模型(four phase model)^[73], 这些模型均假设春季物候仅由温度引发. 近年来, 春季物候模型也开始考虑光周期效应, 如DORNPHT模型^[74]. 受物候资料的数量与质量限制, 秋季物候模型研究仍很有限. 秋季物候通常受光周期和温度的共同作用. Delpierre等人^[75]和Lang等人^[44]认为秋季物候由光周期和最低温度共同决定, 分别提出冷度日模型和温度与光周期乘积模型.

3 存在不足

综上所述, 关于气候对物候的影响已经开展大量研究, 但这些研究大都仅考虑单一气候因子或少数几个气候因子的影响^[26,76], 涉及多气候因子相互作用影响的研究仍很少, 更没有涉及植物全气候生产要素相互作用的影响研究. 例如, 温度和光周期协调控制春季物候, 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有响应等. 因此, 全面

认识物候变化的机制迫切需要开展植物全气候生产要素及其相互作用的影响, 以为物候模型发展提供依据.

目前, 物候模型已经从统计模型发展到机理模型, 并已经广泛用于缺乏物候数据地区的物候模拟和未来气候变化影响预估^[46]. 但是, 受物候变化机制认识限制, 特别是实验研究通常关注特定物种, 这些物候模型并不能反映植被生长的真实性, 也不能有效模拟物候期^[77], 主要原因在于: (1) 模型主要是针对某个特定物候期及影响因子建立, 没有包含所有物候期的所有影响因子及其相互作用, 难以应用到未来气候变化的物候预估; (2) 模型没有体现生物因子、环境因子及其相互作用; (3) 模型还不能体现极端天气气候事件的影响; (4) 模型主要是针对某个特定区域植物物候期及影响因子建立, 难以应用到其他区域. 目前的物候模型主要来自温带和北方林地区, 这些地区植物物候的驱动机制与亚热带热带地区的并不完全相同, 使得这些模型难以在温带和北方林地区以外的区域推广应用.

4 研究展望

胡明新和周广胜^[78]研究表明, 植物光合作用是最主要的物候影响因子. 植物光合作用是环境因子与植物生态学特性相互作用的结果, 包括植物全气候生产要素及其相互作用的影响. 物候变化的驱动因素包括环境(气候、土壤和生物)和管理措施^[26], 其中气候是

影响植物生长发育最重要的因素, 是植物形态构建、生理生化变化的基础^[27].

气候生产潜力指充分和合理利用当地的光、热、水等气候资源, 在其他条件(如土壤、养分、二氧化碳等)处于最适状况时, 单位面积土地上可能获得的最高生物学产量或农业产量. 气候生产潜力不仅反映影响植物生产的各气候环境因子(太阳辐射、温度和水分等)及其综合作用, 而且在植物生长全过程及其与环境相互作用的周期性变化中均确保影响因子的统一性; 同时, 气候生产潜力还体现了包含生物因子(叶面积等)、环境因子及其相互作用的综合影响, 并包含极端天气气候事件的影响. 因此, 将气候生产潜力作为植物物候变化的驱动因子将避免现有模型存在的不足, 从而实现物候的准确模拟.

气候生产潜力可采用联合国粮农组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)推荐的逐级订正法计算, 即基于植物生理机制和能量转化, 对光合产量潜力逐步进行温度订正和水分订正.

$$YW = Q \times f(Q) \times f(t) \times f(w) \\ = YQ \times f(t) \times f(w) = YT \times f(w), \quad (1)$$

式中, YW 为单位面积气候生产潜力(kg hm^{-2}); Q 为植物某生育期内太阳总辐射(MJ m^{-2}); $f(Q)$ 为光合有效系数(g kJ^{-1}); $f(t)$ 为温度订正系数, $f(w)$ 为水分订正系数; YQ 为单位面积光合生产潜力(kg hm^{-2}); YT 为单位面积光温生产潜力(kg hm^{-2}).

光合生产潜力是在假定气温、水分、土壤条件、农业设施等最适条件下, 仅由太阳辐射所决定的植物产量, 计算如下:

$$YQ = f(Q) \times Q \\ = C \times S \times \varepsilon \times \varphi \times (1 - \alpha) \times (1 - \beta) \times (1 - \rho) \\ \times (1 - \gamma) \times (1 - \omega) \times f(L) \times E \\ \times \sum Q_i \times (1 - \eta)^{-1} \times (1 - \xi)^{-1} \times q^{-1}, \quad (2)$$

式中, C 为单位换算系数($=10000$), Q 为植物生长季太阳总辐射($\sum Q_i$)(MJ m^{-2}), $f(L)$ 为叶面积订正函数. 其余各参数均是植物本身生物学特性有关的常数, 其他参数见表1.

Q_0 ($\text{MJ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$)计算如下:

$$Q_0 = \left(T \times \frac{I_0}{\pi \rho^2} \right) \times (\omega \sin \varphi \sin \delta + \cos \varphi \cos \delta \sin \omega), \quad (3)$$

式中, T 是以日为周期的时间($=24 \times 60 \text{ min}$), I_0 是太阳常数($0.082 \text{ MJ m}^{-2} \text{ min}^{-1}$), ω 是时角(rad), φ 是地理纬度(rad), δ 是太阳赤纬(rad), ρ 是日地距离, ρ^2 是地球轨道偏心率订正系数.

$$\delta = 0.006918 - 0.399912 \cos \theta + 0.070257 \sin \theta \\ - 0.006758 \cos 2\theta + 0.000907 \sin 2\theta \\ - 0.002697 \cos 3\theta + 0.000148 \sin 3\theta, \quad (4)$$

$$\frac{1}{\rho^2} = 1.00011 + 0.342221 \cos \theta + 0.00128 \sin \theta \\ + 0.000719 \cos 2\theta + 0.00077 \sin 2\theta, \quad (5)$$

$$\theta = 2\pi(d_n - 1) / 365,$$

式中, θ 为日角(rad), d_n 为日序, 以1月1日为1, 1月2日为2, 依次类推.

光温生产潜力是在水分、土壤条件、农业设施等条件最适宜时, 受太阳总辐射和气温共同决定的生产力或产量上限, 计算如下:

$$YT = YQ \times f(t), \quad (6)$$

$$f(t) = \begin{cases} 0, & t < t_{\min}, t > t_{\max}, \\ \frac{t - t_{\min}}{t_s - t_{\min}}, & t \leq t < t_s, \\ \frac{t_{\max} - t}{t_{\max} - t_s}, & t_s \leq t < t_{\max}, \end{cases} \quad (7)$$

式中, $0 \leq f(t) \leq 1$, t 为某生育期平均温度($^{\circ}\text{C}$), $t_{\min}$, t_s , $t_{\max}$ 分别为该生育期下限温度、最适温度和上限温度($^{\circ}\text{C}$).

气候生产潜力是在 CO_2 、土壤条件、种植技术等方面在最适宜条件下, 受当地太阳辐射、温度和水分因素共同决定的生产力或产量上限, 计算如下:

$$YW = YT \times f(w), \quad (8)$$

$$f(w) = \begin{cases} 1, & \text{VPD} < \text{VPD}_{\min}, \\ \frac{\text{VPD}_{\max} - \text{VPD}}{\text{VPD}_{\max} - \text{VPD}_{\min}}, & \text{VPD}_{\min} \leq \text{VPD} \leq \text{VPD}_{\max}, \\ 0, & \text{VPD} \geq \text{VPD}_{\max}, \end{cases} \quad (9)$$

式中, VPD 为水汽压亏损, $\text{VPD}_{\max}$ 和 $\text{VPD}_{\min}$ 由植被类型决定的常数.

为使得各物候期下的气候生产潜力可比, 在此提出单位叶面积气候生产潜力 LNPP 概念, 即为气候生产潜力(YW)除以叶面积订正函数 $f(L)$, 计算如下:

$$\text{LNPP} = YW / f(L). \quad (10)$$

表 1 方程中各参数意义
Table 1 Explanation of each parameter in the equation

参数	意义
C	单位换算系数(=10000)
S	光合固定CO ₂ 的能力
ε	光合辐射占总辐射比例
φ	光合作用量子效率
α	群体反射率
β	群体漏射率
ρ	非光合器官截留辐射比例
γ	光饱和和限制
ω	呼吸消耗占光合产物比例
η	含水量(干草)
ζ	无机灰分比例
E	经济系数
q	单位干物质含热量(KJ g ⁻¹)

据此, 可以计算自1月1日起的每一天的LNPP, 并求取累积的LNPP, 以体现气候资源状况, 即累积气候生产潜力. 累积气候生产潜力理论上是时间的函数, 符合Logistic曲线变化规律. 根据累积气候生产潜力可求取其一阶导数和二阶导数, 分别反映其气候资源的变化速度与加速度(突变).

考虑到植物物候变化对气候资源的累积性、累积速度及其累积变异的要求, 如春季物候与秋季物候存在突变性, 可以采用累积气候生产潜力(自每年1月1日开始计算累积量)的突变性(二次导数)来反映, 而对于春季物候和秋季物候之间的各物候期特征反映的资源累积性, 可以采用累积气候生产潜力的变化速度(一次

导数)来反映. 如此, 利用物候观测相应的气象资料就可计算气候生产潜力、累积气候生产潜力及其一阶导数和二阶导数, 分析相应物候期的对应值. 尽管对于不同气候区不同类型植物不同物候期的植物全气候生产要素(气候生产潜力、累积气候生产潜力及其一阶导数和二阶导数)的指示指标可能并不相同, 但植物全气候生产要素及其相互作用可能是指示物候变化的重要指标.

植物物候变化的全气候生产要素影响机制与模型研究是未来物候研究方向, 有助于丰富物候认知、提升陆地碳循环和大气环流模式模拟的准确性. 需要指出的是, 在未来物候研究中应该选取代表性自然植被以及分布于不同气候区的农作物, 采用同一气候背景下的原位控制试验、大型人工气候室控制试验和物候长期定位观测, 以及不同气候背景下的作物分期播种试验、自然植物物候的样线(温度、水分)调查及植物物候长期定位观测方法, 结合模拟模型技术, 阐明植物关键物候期(木本植物: 展叶期、开花期与落叶期; 草本植物: 返青期、抽穗期、枯黄期; 玉米: 出苗期、拔节期、抽穗期、成熟期)的开始与持续时间变化规律、影响因子识别和光合生理生态特征, 定量揭示植物全气候生产要素及其相互作用对物候变化的影响途径与贡献; 分析研究不同气候区不同类型植物物候与气候生产潜力的关系以及同一气候区不同物种物候与全气候生产要素之间的关系; 构建基于全气候生产要素的植物物候模拟模型, 为揭示气候变化对生态系统的影响, 准确模拟生态系统生产力、碳收支及生态系统与大气之间物质与能量交换提供准确的物候预测.

参考文献

1 Zhu K Z, Wan M W. Phenology (in Chinese). Beijing: Science Press, 1973 [竺可桢, 宛敏渭. 物候学. 北京: 科学出版社, 1973]
2 Piao S, Ciais P, Friedlingstein P, et al. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature*, 2008, 451: 49–52
3 Peñuelas J, Rutishauser T, Filella I. Phenology feedbacks on climate change. *Science*, 2009, 324: 887–888
4 WMO (World Meteorological Organization). WMO Statement on the State of the Global Climate in 2018. WMO-No. 1233, Chairperson: Publications Board, 2019
5 Keeling C D, Chin J F S, Whorf T P. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature*, 1996, 382: 146–149
6 Chase T N, Pielke R A, Kittel T G F, et al. Sensitivity of a general circulation model to global changes in leaf area index. *J Geophys Res*, 1996, 101: 7393–7408

- 7 Ge Q, Wang H, Rutishauser T, et al. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis. *Glob Change Biol*, 2015, 21: 265–274
- 8 Panchen Z A, Primack R B, Nordt B, et al. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy. *New Phytol*, 2014, 203: 1208–1219
- 9 Menzel A, Sparks T H, Estrella N, et al. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 1969–1976
- 10 Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421: 37–42
- 11 Gallinat A S, Primack R B, Wagner D L. Autumn, the neglected season in climate change research. *Trends Ecol Evol*, 2015, 30: 169–176
- 12 Menzel A, von Vopelius J, Estrella N, et al. Farmers' annual activities are not tracking the speed of climate change. *Clim Res*, 2006, 32: 201–207
- 13 Wang H, Ge Q, Dai J, et al. Geographical pattern in first bloom variability and its relation to temperature sensitivity in the USA and China. *Int J Biometeorol*, 2015, 59: 961–969
- 14 Hu Q, Weiss A, Feng S, et al. Earlier winter wheat heading dates and warmer spring in the U.S. Great Plains. *Agric For Meteorol*, 2005, 135: 284–290
- 15 Sadras V O, Monzon J P. Modelled wheat phenology captures rising temperature trends: shortened time to flowering and maturity in Australia and Argentina. *Field Crops Res*, 2006, 99: 136–146
- 16 Rezaei E E, Siebert S, Ewert F. Intensity of heat stress in winter wheat-phenology compensates for the adverse effect of global warming. *Environ Res Lett*, 2015, 10: 024012
- 17 Zhao Y X, Xiao D P, Bai H Z, et al. Research progress on the response and adaptation of crop phenology to climate change in China (in Chinese). *Prog Geography*, 2019, 38: 224–235 [赵彦茜, 肖登攀, 柏会子, 等. 中国作物物候对气候变化的响应与适应研究进展. 地理科学进展, 2019, 38: 224–235]
- 18 Tao F, Zhang S, Zhang Z. Spatiotemporal changes of wheat phenology in China under the effects of temperature, day length and cultivar thermal characteristics. *Eur J Agronomy*, 2012, 43: 201–212
- 19 Tao F, Zhang Z, Xiao D, et al. Responses of wheat growth and yield to climate change in different climate zones of China, 1981–2009. *Agric For Meteorol*, 2014, 189–190: 91–104
- 20 Tao F, Zhang S, Zhang Z, et al. Maize growing duration was prolonged across China in the past three decades under the combined effects of temperature, agronomic management, and cultivar shift. *Glob Change Biol*, 2014, 20: 3686–3699
- 21 Zhang S, Tao F, Zhang Z. Rice reproductive growth duration increased despite of negative impacts of climate warming across China during 1981–2009. *Eur J Agronomy*, 2014, 54: 70–83
- 22 Wang X, Ciaisi P, Li L, et al. Management outweighs climate change on affecting length of rice growing period for early rice and single rice in China during 1991–2012. *Agric For Meteorol*, 2017, 233: 1–11
- 23 Tao F, Zhang Z, Shi W, et al. Single rice growth period was prolonged by cultivars shifts, but yield was damaged by climate change during 1981–2009 in China, and late rice was just opposite. *Glob Change Biol*, 2013, 19: 3200–3209
- 24 Hu X, Huang Y, Sun W, et al. Shifts in cultivar and planting date have regulated rice growth duration under climate warming in China since the early 1980s. *Agric For Meteorol*, 2017, 247: 34–41
- 25 Piao S, Fang J, Zhou L, et al. Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 672–685
- 26 Dai W, Jin H, Zhang Y, et al. Advances in plant phenology (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2020, 40: 6705–6719 [代武君, 金慧颖, 张玉红, 等. 植物物候学研究进展. 生态学报, 2020, 40: 6705–6719]
- 27 Hossain A, Teixeira da Silva J A, Lozovskaya M V, et al. High temperature combined with drought affect rainfed spring wheat and barley in South-Eastern Russia: I. Phenology and growth. *Saudi J Biol Sci*, 2012, 19: 473–487
- 28 Richardson A D, Bailey A S, Denny E G, et al. Phenology of a northern hardwood forest canopy. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 1174–1188
- 29 Jeong S J, Ho C H, Gim H J, et al. Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982–2008. *Glob Change Biol*, 2011, 17: 2385–2399
- 30 Song Z, Song X, Pan Y, et al. Effects of winter chilling and photoperiod on leaf-out and flowering in a subtropical evergreen broadleaved forest in China. *For Ecol Manage*, 2020, 458: 117766
- 31 Vitasse Y, Bresson C C, Kremer A, et al. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Funct Ecol*, 2010, 24: 1211–1218
- 32 Vitasse Y, Delzon S, Duffrène E, et al. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar

responses? [Agric For Meteor](#), 2009, 149: 735–744

- 33 Piao S, Liu Q, Chen A, et al. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges. [Glob Change Biol](#), 2019, 25: 1922–1940
- 34 Yu H, Luedeling E, Xu J. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2010, 107: 22151–22156
- 35 Wang H, Tetzlaff D, Buttle J, et al. Climate-phenology-hydrology interactions in northern high latitudes: assessing the value of remote sensing data in catchment ecohydrological studies. [Sci Total Environ](#), 2019, 656: 19–28
- 36 Wang H, Zhong S, Tao Z, et al. Changes in flowering phenology of woody plants from 1963 to 2014 in North China. [Int J Biometeorol](#), 2019, 63: 579–590
- 37 Fu Y H, Campioli M, Deckmyn G, et al. Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species. [Agric For Meteor](#), 2013, 181: 125–132
- 38 Pletsers A, Caffarra A, Kelleher C T, et al. Chilling temperature and photoperiod influence the timing of bud burst in juvenile *Betula pubescens* Ehrh. and *Populus tremula* L. trees. [Ann For Sci](#), 2015, 72: 941–953
- 39 Estrella N, Menzel A. Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. [Clim Res](#), 2006, 32: 253–267
- 40 Tao Z, Wang H, Dai J, et al. Modeling spatiotemporal variations in leaf coloring date of three tree species across China. [Agric For Meteor](#), 2018, 249: 310–318
- 41 Laube J, Sparks T H, Estrella N, et al. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. [Glob Change Biol](#), 2013, 20: 170–182
- 42 Way D A, Montgomery R A. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. [Plant Cell Environ](#), 2015, 38: 1725–1736
- 43 Fu Y H, Piao S, Zhou X, et al. Short photoperiod reduces the temperature sensitivity of leaf-out in saplings of *Fagus sylvatica* but not in horse chestnut. [Glob Change Biol](#), 2019, 25: 1696–1703
- 44 Lang W, Chen X, Qian S, et al. A new process-based model for predicting autumn phenology: how is leaf senescence controlled by photoperiod and temperature coupling? [Agric For Meteor](#), 2019, 268: 124–135
- 45 Fu Y H, Zhang X, Piao S, et al. Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time. [Glob Change Biol](#), 2019, 25: 2410–2418
- 46 Fu Y, Li X, Zhou X, et al. Progress in plant phenology modeling under global climate change. [Sci China Earth Sci](#), 2020, 63: 1237–1247
- 47 Fu Y H, Piao S, Vitasse Y, et al. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980–2012: effects of chilling, precipitation and insolation. [Glob Change Biol](#), 2015, 21: 2687–2697
- 48 Vitasse Y, Lenz A, Körner C. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. [Front Plant Sci](#), 2014, 5: 541
- 49 Gauzere J, Lucas C, Ronce O, et al. Sensitivity analysis of tree phenology models reveals increasing sensitivity of their predictions to winter chilling temperature and photoperiod with warming climate. [Ecol Model](#), 2019, 411: 108805
- 50 Prevéy J S, Seastedt T R. Seasonality of precipitation interacts with exotic species to alter composition and phenology of a semiarid grassland. [J Ecol](#), 2015, 102: 1549–1561
- 51 Liu Q, Fu Y H, Zeng Z, et al. Temperature, precipitation, and insolation effects on autumn vegetation phenology in temperate China. [Glob Change Biol](#), 2016, 22: 644–655
- 52 Tao Z, Wang H, Liu Y, et al. Phenological response of different vegetation types to temperature and precipitation variations in northern China during 1982–2012. [Int J Remote Sens](#), 2017, 38: 3236–3252
- 53 Ganjurjav H, Gao Q, Schwartz M W, et al. Complex responses of spring vegetation growth to climate in a moisture-limited alpine meadow. [Sci Rep](#), 2016, 6: 23356
- 54 Fu Y S H, Campioli M, Vitasse Y, et al. Variation in leaf flushing date influences autumnal senescence and next year's flushing date in two temperate tree species. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2014, 111: 7355–7360
- 55 Ganjurjav H, Gornish E S, Hu G, et al. Warming and precipitation addition interact to affect plant spring phenology in alpine meadows on the central Qinghai-Tibetan Plateau. [Agric For Meteor](#), 2020, 287: 107943

- 56 Zhang R, Guo J, Liang T, et al. Grassland vegetation phenological variations and responses to climate change in the Xinjiang region, China. *Quat Int*, 2019, 513: 56–65
- 57 Xie Y, Wang X, Silander John A. J. Deciduous forest responses to temperature, precipitation, and drought imply complex climate change impacts. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 13585–13590
- 58 Laube J, Sparks T H, Estrella N, et al. Does humidity trigger tree phenology? Proposal for an air humidity based framework for bud development in spring. *New Phytol*, 2014, 202: 350–355
- 59 IPCC. Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation: A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2012
- 60 IPCC. IPCC Fifth Assessment Report (AR5). Cambridge: Cambridge University Press, 2013
- 61 Crabbe R A, Dash J, Rodriguez-Galiano V F, et al. Extreme warm temperatures alter forest phenology and productivity in Europe. *Sci Total Environ*, 2016, 563-564: 486–495
- 62 Luterbacher J, Liniger M A, Menzel A, et al. Exceptional European warmth of autumn 2006 and winter 2007: historical context, the underlying dynamics, and its phenological impacts. *Geophys Res Lett*, 2007, 34: L12740
- 63 Rammig A, Mahecha M D. Ecosystem responses to climate extremes. *Nature*, 2015, 527: 315–316
- 64 Jochner S C, Beck I, Behrendt H, et al. Effects of extreme spring temperatures on urban phenology and pollen production: a case study in Munich and Ingolstadt. *Clim Res*, 2011, 49: 101–112
- 65 Mou C, Sun G, Luo P, et al. Flowering responses of alpine meadow plant in the Qinghai-Tibetan Plateau to extreme drought imposed in different periods (in Chinese). *Chin J Appl Environ Biol*, 2013, 19: 272–279 [牟成香, 孙庚, 罗鹏, 等. 青藏高原高寒草甸植物开花物候对极端干旱的响应. 应用与环境生物学报, 2013, 19: 272–279]
- 66 Nagy L, Kreyling J, Gellesch E, et al. Recurring weather extremes alter the flowering phenology of two common temperate shrubs. *Int J Biometeorol*, 2013, 57: 579–588
- 67 Friedl M A, Gray J M, Melaas E K, et al. A tale of two springs: using recent climate anomalies to characterize the sensitivity of temperate forest phenology to climate change. *Environ Res Lett*, 2014, 9: 054006
- 68 Reaumur R A F. Observations du thermomètre, faites à Paris pendant l'année 1735, comparées avec celles qui ont été faites sous la ligne, à l'île de France, à Alger et quelques unes de nos îles de l'Ame'rique (in French). *Mem Paris Acad Sci*, 1735, 1735: 545
- 69 Anderson J V, Chao W S, Horvath D P. Review: a current review on the regulation of dormancy in vegetative buds. *Weed Sci*, 2001, 49: 581–589
- 70 Landsberg J J. Apple fruit bud development and growth; analysis and an empirical model. *Ann Bot*, 1974, 38: 1013–1023
- 71 Kramer K. Selecting a model to predict the onset of growth of *fagus sylvatica*. *J Appl Ecol*, 1994, 31: 172–181
- 72 Kobayashi K, Fuchigami L, English M. Modeling temperature requirements for rest development in *Cornus sericea*. *Am Soc Hort Sci*, 1999, 107: 914–918
- 73 Hänninen H. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta For Fenn*, 1990, 213: 1–47
- 74 Caffarra A, Donnelly A, Chuine I. Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. II. Integrating complex effects of photoperiod into process-based models. *Clim Res*, 2011, 46: 159–170
- 75 Delpierre N, Dufrêne E, Soudani K, et al. Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agric For Meteorol*, 2009, 149: 938–948
- 76 Liu Y J, Ge Q S, Dai J H. Research progress in crop phenology under global climate change (in Chinese). *Acta Geo Sin*, 2020, 75: 14–24 [刘玉洁, 葛全胜, 戴君虎. 全球变化下作物物候研究进展. 地理学报, 2020, 75: 14–24]
- 77 Hänninen H, Kramer K, Tanino K, et al. Experiments are necessary in process-based tree phenology modelling. *Trends Plant Sci*, 2019, 24: 199–209
- 78 Hu M X, Zhou G S. Phenological change and its ecophysiological mechanism of spring maize responding to drought at jointing stage and rewatering (in Chinese). *Acta Eco Sin*, 2020, 40: 274–283 [胡明新, 周广胜. 拔节期干旱和复水对春玉米物候的影响及其生理生态机制. 生态学报, 2020, 40: 274–283]

Advances in influencing mechanism and model of total climatic production factors of plant phenology change

ZHOU GuangSheng^{1,2}, SONG XingYang^{1,3}, ZHOU MengZi^{1,3}, ZHOU Li^{1,3,4} & JI YuHe^{1,3,4}

1 State Key Laboratory of Severe Weather, Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China;

2 Collaborative Innovation Center on Forecast Meteorological Disaster Warning and Assessment, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China;

3 Hebei Gucheng Agricultural Meteorology National Observation and Research Station, Baoding 072656, China;

4 Joint Eco-Meteorological Laboratory of Chinese Academy of Meteorological Sciences and Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China

Phenology is an important indicator of climate change. It is not only the key to vegetation dynamic simulation, but also directly affects the simulation accuracy of terrestrial carbon cycle and atmospheric general circulation model. This paper summarizes the research status of plant phenology from two aspects: phenological change mechanism and phenological simulation model, and analyzes the research trend of phenology. It points out that most of the current phenological studies only consider the impact of a single climate factor or a few climate factors, and there are still few studies involved in the interaction of multiple climate factors, let alone the interaction of total climate production factors determining plant phenology. Due to the limitation of the understanding of phenological change mechanism and the study of species, the existing phenological models cannot reflect the authenticity of vegetation growth, nor can they effectively simulate the phenological period. The paper points out that it is essential to study the relationship between phenology and total climatic production factors in order to comprehensively understand the mechanism of phenological change. Based on the fact that plant photosynthesis is the most important phenological influencing factor, this paper puts forward the viewpoint of using climate production potential as the driving factor of plant phenological change. Climate production potential not only reflects the comprehensive effect of climate and environmental factors on plant production and their consistency of these factors in the whole process of plant growth, but also includes the interaction between biological factors and environmental factors and the impact of extreme weather and climate events, which is able to realize the accurate simulation of phenology. The future phenological research directions proposed in this paper will help enrich phenological knowledge and improve the simulation accuracy of land carbon cycle model and atmospheric circulation model.

plant phenology, total climatic production factors, influencing mechanism, simulation model, research prospect

doi: [10.1360/SSV-2022-0010](https://doi.org/10.1360/SSV-2022-0010)