

动态物候模型发展及其在全球变化研究中的应用^{*}

宋富强^{1, 2} 张 平^{1*, *}

(¹ 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; ² 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 物候模型可以通过环境因子预测植物物候期, 是植物物候学的一个重要内容。其中, 试图反映生物过程的动态物候模型往往预测比较准确, 因此这类物候模型有助于探讨植物在全球变化中的响应。本文把动态物候模型分为 3 大类, 温度物候模型、冷激物候模型和其它物候模型, 阐述了每个模型的基本原理和假设, 重点论述了常见的温度物候模型。提出物候模型的真实性和广泛性还需要进一步提高, 并介绍了温度物候模型在全球变化中运用的几个代表案例, 指出目前的物候模型研究刚刚起步, 还有许多方面需要进一步深入和开拓。

关键词 植物物候; 物候模型; 全球变化

中图分类号 Q142.2 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2007)01-0115-06

Dynamic phenological models and their application in climate change research SONG Fu-qiang^{1, 2}, ZHANG Yip-ing¹ (¹Kunming Branch, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(1): 115–120

Abstract Phyto-phenology is defined as the relationships between recurring vegetation cycle and environment. In the beginning it mainly contributed to and adhered to agriculture, and in last century, several dozens of phenological models have been developed. These models could be classified into two groups, i.e., static model and dynamic model. The latter attempts to describe the physiological processes which preceded phenophase occurrence, and thus could be used to somewhat accurately speculate the commencement dates of phenophases. In this paper, the dynamic phenological models including temperature model, chilling model and others were outlined, among which, temperature model is drawn more concentration than the other models. The underlying principles and hypotheses of the models were described, and several cases of their application in global change were demonstrated. The study of dynamic phenological models was just at its inspiring beginning, and there were more work to be done.

Key words phyto-phenology; phenological model; global change

1 引 言

植物物候学是研究植物周期性事件和环境关系的一门科学 (利思, 1984), 已经有 3 000 年的历史, 并且很长时期内仅作为农学的一个分支存在 (Schwartz, 2003)。直到 19 世纪中叶, 物候学才成为一门独立的系统学科 (Schwartz, 2003)。由于物候学反映了生物和环境之间的密切关系, 20 世纪以来的全

球变暖使得这门学科重新成为人们关注的热点, 尤其物候模型的建立和改进 (Cannell & Smith, 1983; 1986; Hänninen, 1990; 1995; Chuine *et al.*, 1999; Chuine, 2000; Mann & Jones, 2003)。通过物候模型预测未来植物物候期的变化可以探讨植物如何响应全球变化, 以及植物物候改变后导致的相关生物活动变化, 因此物候模型研究是全球变化研究的一个重要手段。如, Kramer 等 (2000) 综述了物候模型在植被生长变化研究中的重要性。国外对物候模型研究做了不少工作, 而国内的研究较少。本文回顾了有关物候模型的发展, 希望对以后物候模型和全球变化研究有借鉴和参考作用。

* 云南省自然科学基金项目 (2004C0053M) 和国家重点基础研究发展规划资助项目 (2003CB415101)。

** 通讯作者 E-mail: yipingzhang@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2006-03-30 接受日期: 2006-10-20

2 物候模型

最早进行物候模型探讨的是 Reaumur 他在 1735 年提出了积温 (degree-time) 概念, 并用来解释不同地方葡萄成熟期的差异 (Chuine *et al.*, 2003)。20 世纪以后, 物候模型研究有了较大发展, 出现了各种各样的模型 (A mold 1959, Thomson & Moncrieff 1982, Cannell & Smith 1983, Kramer 1994, Chuine *et al.*, 1998, Chuine *et al.*, 2003, Gienapp *et al.*, 2005)。目前的物候模型可以简单分为 2 类: 即静态模型和动态模型。静态模型直接用统计方法拟合物候期与相关因子关系而得, 很少考虑环境因子对生物的影响机制, 如有的模拟地理位置和物候期之间的关系 (里德等, 1981; 龚高法和简慰民, 1983; 郑景云等, 2003), 气候因子与物候期间的关系 (张福春和陈效述, 1995; White *et al.*, 1997; 陈效述, 2000) 等。这类模型对气候变化条件下的植物物候预测研究意义不大, 因此不作详细论述。动态模型则是通过数学方法再现生物过程与环境的关系, 试图从机制上探讨物候相发生条件, 因此又可以称为机制模型。这类模型往往可以比较准确地预测气候条件变化后物候相出现的时间, 所以这里重点讨论。

芽 (以下如无特殊说明, 则包括叶芽和花芽) 的开放不仅是一个比较明显的生物特征, 而且标志着一个发育阶段的开始, 因此动态物候模型多是预测芽绽放的时间, 这里有必要对芽开放的过程做一个说明。芽开放前有一个休眠期, Sarvas (1974) 把这个休眠期划分为 2 个阶段: 停滞期 (rest) 和静止期 (quiescence)。停滞期内, 芽的发育受到强烈生理抑制, 只有经过一定冷激 (chilling) 处理, 芽才能打破停滞期 (式 (1)); 处于静止期的芽是由于外源环境抑制而不能开放, 但只要经过足够多的发育温度 (forcing temperature) 积累, 芽就可以开放 (式 (2))。这 2 个时期可以用方程表达如下:

$$S_{chl} = \sum_{t_1}^t R_{chl} \tag{1}$$

$$S_{fre} = \sum_{t_2}^t R_{fre} \tag{2}$$

式中, S_{chl} 为冷激状态, R_{chl} 为冷激速度, t_1 为停滞期起始时间, S_{fre} 为发育状态, R_{fre} 为发育温度作用速度, t_2 为静止期起始时间, t 为结束时间。当然, 光照也可能促进冷激作用 (Cannell & Smith 1983; Kramer 1994; Linkosalo 2000; Schaber & Badeck 2003; W in-

dauer *et al.*, 2006)。

2.1 与积温相关的物候模型 (温度物候模型)

Reaumur 建立的积温和植物生长发育关系被广泛用于物候期的预测, 并于 1983 年被命名为积温模型 (Thermal Time Model 式 (3)) (Cannell & Smith 1983, 1986)。

$$R_{fre} = \begin{cases} 0 & T \leq T_b \\ K(T - T_b) & T > T_b \end{cases} \tag{3}$$

式中: $0 \leq K \leq 1$, 发育响应状态, 只有当 $K > 0$ 时, 发育温度才可以促进芽发育; T_b 为发育最低温度; T 为日均温。这个模型未考虑停滞期对积温作用的影响, 认为植物在发育温度作用之前已经经过充分冷激作用 ($K = 1$), 这可能和模型最初来源于对果实成熟期的预测有关 (Chuine *et al.*, 2003)。模型假设温度对休眠静止期的作用和发育温度之间呈直线关系, 温度越高, 促进发育的作用越大。这个假设在一些试验中得到证实 (Angus *et al.*, 1981; Moot *et al.*, 2000), 所以此模型适用于对一些植物萌芽期或开花期的预测 (Angus *et al.*, 1981; Cannell & Smith 1983; Chuine & Cour 1999; Hannerz 1999; Osborne *et al.*, 2000; Kang *et al.*, 2003; Picard *et al.*, 2005)。比较而言, 这个模型较其它模型简单, 所以是许多植物物候期的首选拟合模型。但是由于该模型忽略了停滞期对开花的作用, 因此较适用于气候变化季节性比较强, 冷激作用易实现的地区, 如高海拔和高纬度地区。

后来, 不少试验结果表明, 停滞期冷激作用的满足与否会影响芽静止期对发育温度的需求, 即发育温度在一定程度上可以弥补冷激作用不足, 但需要更多地发育温度来实现, 积温与冷激处理之间呈现指数负相关关系 (Cannell & Smith 1983, 1986; Murray *et al.*, 1989)。于是出现了新的物候模型, 这个模型就是替代模型 (Alternating Model 式 (4) 和式 (5)):

$$R_{chl} = \begin{cases} 1 & T \leq T_b \\ 0 & T > T_b \end{cases} \tag{4}$$

$$F_{cri} = \alpha + \beta e^{-\gamma S_{chl}} \tag{5}$$

式中: F_{cri} 为发育温度阈值, 超过后, 芽就开放; α , β 和 γ 为常数。这个模型假设整个休眠期内冷激作用是一样的, 只要低于一定温度 (T_b) 就起作用, 作用的效果按天来累积。不同冷激作用对促进芽开放的效果影响可能不一样, 在一定冷激时期, 连续冷激作用要大于间断冷激作用 (Cannell & Smith 1983); 停滞期冷激作用的时间还会影响发育最低温度 (Can-

nell & Smith 1983)。

也有的物候模型认为停滞期冷激所需温度不仅有个范围, 还有一个最适范围 (式 (6)):

$$R_{chl} = \begin{cases} 0 & T \leq T_{min} \\ \frac{T - T_{min}}{T_0 - T_{min}} & T_{min} < T \leq T_0 \\ \frac{T - T_{max}}{T_0 - T_{max}} & T_0 < T < T_{max} \\ 0 & T \geq T_{max} \end{cases} \quad (6)$$

式中, T_0 为冷激最适温度, T_{min} 为冷激最低响应温度, T_{max} 为冷激最高响应温度。Hanninen (1990) 对这 4 类模型做了总结, 包括顺序模型 (Sequential Model)、平行模型 (Parallel Model)、深度停滞模型 (Deepening Rest Model) 和 4 阶段模型 (Four Phase Model)。另外, 这 4 个模型同时假设, 静止期中发育温度的作用与温度呈指数关系:

$$R_{fre} = \begin{cases} 0 & T \leq T_b \\ K \frac{a}{1 + e^{b(T+c)}} & T > T_b \end{cases} \quad (7)$$

式中, a , b 和 c 为常数。其中, 前 2 个模型仍仅把停滞期视为 1 个阶段, 顺序模型认为只有冷激作用打破停滞期后发育温度才能促进芽开放 (式 (8)), 而平行模型认为停滞期内发育温度同样能够促进芽的发育 (式 (9))。2 个模型的发育响应状态可以表达为:

$$K = \begin{cases} 0 & S_{chl} < C_{cri} \\ 1 & S_{chl} \geq C_{cri} \end{cases} \quad (8)$$

$$K = \begin{cases} K_{min} + \frac{1 - K_{min}}{C_{cri}} S_{chl} & S_{chl} < C_{cri} \\ 1 & S_{chl} \geq C_{cri} \end{cases} \quad (9)$$

式中: C_{cri} 为冷激阈值, 超过后, 植物就打破了停滞期; K_{min} 为发育温度能够作用的最低发育响应状态。后 2 个模型分别把停滞期又细分为 2 个和 3 个阶段, 深度停滞模型中, 停滞期被分为深度停滞期和缓冲期 (式 (10)); 而 4 阶段模型中, 停滞期可以分为停滞前期, 真停滞期和停滞后期 (式 (11) 和式 (12))。在停滞期不同阶段, 冷激作用方式不一致; 同时, 不同停滞期的发育响应状态也是不一样的:

$$K = \begin{cases} 1 - \frac{1 - K_{min}}{C_{cri}} S_{chl} & S_{chl} < C_{dr} \\ K_{min} + \frac{(1 - K_{min})(S_{chl} - C_{cri})}{C_{cri} - C_{dr}} & C_{dr} \leq S_{chl} < C_{cri} \\ 1 & S_{chl} > C_{cri} \end{cases} \quad (10)$$

$$K = \begin{cases} 1 & S_{chl} < C_{dr}, T > T_{trh} \\ 0 & S_{chl} < C_{dr}, T \leq T_{trh} \\ 0 & C_{dr} \leq S_{chl} < C_{pr} \\ 0 & C_{pr} \leq S_{chl} < C_{cri}, T \leq T_{trh} \\ 1 & C_{pr} \leq S_{chl} < C_{cri}, T > T_{trh} \\ 1 & S_{chl} \geq C_{cri} \end{cases} \quad (11)$$

$$T_{trh} = \begin{cases} T_1 + \frac{T_2 - T_1}{C_{tr}} S_{chl} & S_{chl} < C_{dr} \\ T_1 + \frac{(T_1 - T_2)(S_{chl} - C_{cri})}{C_{cri} - C_{pr}} & C_{pr} \leq S_{chl} < C_{cri} \end{cases} \quad (12)$$

式中: C_{dr} 为打破深度停滞期的冷激积累阈值; C_{dr} 为停滞前期到真停滞期的冷激积累阈值; C_{pr} 为真停滞期到停滞后期的冷激积累阈值; T_{trh} 为发育温度阈值, 超过这个值则芽能够发育, 不足则芽不发育; T_1 为可能发育的温度下限; T_2 为可能发育的温度上限。在停滞期内, 发育温度的作用和发育响应状态的关系如式 (7) 所示。

Chuine 等 (1999) 重组上面几个经典物候模型, 因此又出现了 8 个模型: 指数发育模型 (ForcSar)、积温发育模型 (ForcTT)、顺序积温模型 (SeqTT)、顺序指数模型 (SeqSar)、平行积温模型 I (ParlTT)、平行指数积温模型 I (ParlSar)、平行积温模型 II (Par2TT) 和平行指数模型 II (Par2Sar)。这些模型也能对一些植物开花期进行很好预测。2000 年, Chuine 找出了统一物候模型形式 (式 (13) 和式 (14)):

$$R_{chl} = \frac{1}{1 + e^{\frac{a(T-c)^2 + b(T-c)}{C_{cri}}}} \quad (13)$$

$$R_{fre} = \frac{1}{1 + e^{\frac{b(T-c)}{C_{cri}}}} \quad (14)$$

式中: T 为温度; a , b 和 c 为常数。这个统一模型可以涵盖几个经典的物候模型, 如积温模型, 替代模型, 顺序模型和平行模型等, 扩展了模型的适用范围, 使模型有了一定的广泛性。

2.2 与冷激处理相关的物候模型 (冷激物候模型)

还有一些其它以冷激单位为变量的冷激物候预测模型, 如犹他模型 (Utah Model)、北卡罗莱纳模型 (North Carolina Model)、低冷激模型 (Low Chilling Model) 和正冷激单位模型 (Positive Chill Unit) 等 (Richardson *et al.*, 1974; Gilreath & Buchanan, 1981; Shaulsout & Unrath, 1983; Linsley-Noakes *et al.*,

1995)。这些模型假设休眠期只有 1 个停滞期,认为当有效冷激单位累积到一定阈值 (CR) 时芽就开放,因此可以用冷激单位累积进行物候期预测。每个模型给特定温度范围的冷激作用赋予特定的权值,比如犹他模型中, 6.1 °C 冷激作用最大,为 1; 而 23.3 °C 的冷激作用最小,为 -2。尽管冷激累积起始时可能会出现负的冷激累积,但有效冷激累积仅从最大负冷激累积的第 2 天开始。Cesaraccio 等 (2004) 又提出类似平行模型的冷激-日数模型 (The Chill Days Model), 认为停滞期的冷激处理累积和静止期反冷激处理累积抵消时芽即开放。

2.3 其它物候模型

上面模型过高评估物候早期数据,低估了物候晚期数据,且模型灵活性不足 (Schaber & Badeck, 2003)。基于激素对植物生长发育调节的认识, Schaber 和 Badeck (2003) 提出了促进-抑制因子模型 (Promoter Inhibitor Model), 可以减少提到的问题。这个模型主要假设叶变色时和休眠时抑制因子浓度最高,促进因子浓度最低; 叶芽开放时,促进因子浓度最高,抑制因子浓度最低。同时,模型认为促进和抑制因子的浓度变化受温度和光照的调节。只有一定范围温度才对 2 个因子浓度变化起作用,并且有个最适温度; 而光照通过长短对 2 个因子进行调控,长光照促进抑制因子分解促进因子形成,短光照则促进抑制因子形成和促进因子分解。

3 物候模型评价

Levis (1968) 提出判断生物模型有效性的 3 个标准: 真实性、准确性和广泛性。每个物候模型的准确性是每个模型确立必须考虑的首要条件,但是一个预测准确的模型是否具有真实性和广泛性还需要进一步验证。通过用不同物候模型对人工模拟物候数据的预测分析, Hunter 和 Lechowicz (1992) 首次对经典物候模型的真实性的真实性提出了质疑。Hänninen (1995) 也发现,有些模型预测自然条件下萌芽期很准确,但是对增温处理下的萌芽期却不能准确预测。于是,他认为基于自然条件下物候数据拟合出的物候模型并不能保证其真实性,应该通过试验条件下的数据来证实。此外,模型拟合所用的数据也是模型失真的一个重要因素。因为模型所用的物候数据仅是一个物候相完成发育时的数据 (即物候相出现的日期), 而缺乏完整发育过程的数据,这可以借助解剖学和生物化学的方法来确定或标记中间阶段。

同时,他还提出可以同时通过不同模型拟合同一植物物候期的方法来检验模型的真实性的真实性,因为同一种植物不会采取多种调控机制。另外,参数评估方法优劣与否也是制约模型发展的一个因素。采用最优的参数评估方法会增加模型的真实性的真实性 (Angus *et al.*, 1981; Kramer 1994; Chuine *et al.*, 1998)。多数物候模型适用范围往往仅限于一个或几个种,缺乏一定的广泛性 (Kramer 1994; Chuine *et al.*, 1998; 1999), 但是很少研究探讨物候模型的广泛性 (Chuine, 2000)。这些问题的出现可能与植物生长发育内部机制不清楚有关 (Perry, 1971; Schaber & Badeck, 2003)。所以,物候模型的有效改进还需要很长时间,更要基于对植物生理过程进一步的了解。

4 物候模型在全球变化研究中的应用

由于动态物候模型能通过模拟生物机制来预测植物物候期,所以不少学者尝试用物候模型进行物候对全球变化响应的研究 (Cannell & Smith, 1986; Murry *et al.*, 1989; Hänninen, 1995)。温度模型认为随着全球变暖,发育温度也会很快累积到植物萌芽和开花的阈值,所以植物就可能提前打破静止期,萌发新叶,绽放花蕾 (Cannell & Smith, 1986; Murry *et al.*, 1989; Osborne *et al.*, 2000)。因为温度是植物芽开放的重要条件,只要满足了温度条件,植物就会萌芽和开花。不少物候长期变化趋势研究表明,温度升高使得春季物候 (包括春季萌芽和开花) 普遍呈现提前的趋势 (张福春和陈效述, 1995; Sparks & Carey, 1995; Menzel & Fabian, 1999; Fitter & Fitter, 2002; 徐雨晴等, 2005; Chen *et al.*, 2005)。同时,温度模型认为冷激处理也是限制植物芽开放的一个重要影响因子。因此,对于冷激作用处于临界阈值地区的植物,如果冬季和春季温度升高,可能导致一些植物冷激处理不能满足,芽的停滞期就无法按时打破,而必须依赖更多的发育温度处理来弥补,这些植物的芽就很难提前开放,甚至出现推迟开放 (Murry *et al.*, 1989)。植物萌芽推迟和不变的现象在长期物候变化研究中有报道 (Sparks & Carey, 1995; Menzel & Fabian, 1999; Fitter & Fitter, 2002)。Fitter 等 (1995) 研究表明,开花前 4—6 月温度升高会导致开花推迟,这个时间和冷激作用时间比较相似。因此,对于目前春季物候普遍提前的结论需要进一步验证,不能忽略植物物候期呈相反的变化趋势的植物。

植物新枝对春季寒害很敏感, 目前人们又普遍认为物候期会提前, 所以植物是否会增加遭受春季寒害风险也成了人们关注的一个问题 (Cannell & Smith 1986)。在物候模型拟合试验中, 不同植物对冷激处理变短的反应不同, 有些植物发芽提前, 有些植物推迟 (Cannell & Smith 1986; Murry *et al.*, 1989)。这些试验从一定程度上说明温度升高可能使一些植物遭受寒害, 而另一些植物不一定, 同时, 这也说明物候模型对于预测植物是否遭受寒害是有一定帮助的。

气候变化对植物分布也可能造成影响 (Sanz-Elorza *et al.*, 2003), 但是还没有一个比较好的预测植物分布模型。物候是评价植物适应性的一个重要指标, 所以 Chuine 和 Beaubien (2001) 建立一个以完整物候过程为基础的过程模型——物候拟合模型 (Phenofit) 来模拟植物分布区。

物候期预测模型还可能对其它全球变化研究内容有重要意义。生长期 (萌芽) 起始时间变化可能影响植物对物质能量的利用, 以其竞争力, 对植被生物量积累意义也很大 (Gouhen *et al.*, 1996); 此外, 生长期变化还会影响生物地球化学循环; 开花期变化会导致植物对共同传粉者的竞争, 也可能影响专一寄生者的生长, 同样会影响敏感人群的健康。因此, 准确物候模型的建立对全球变化研究有重要意义。

综上所述, 动态物候模型有了很大发展, 并尝试了一些有意义的应用, 但是仍有许多问题有待研究。除了模型本身还需要不断改进外, 模型研究范围还显不足, 从物候相来说, 主要集中在开花和萌芽; 从研究对象上说, 多是集中在木本植物; 从地区上, 主要集中在中、高纬度季节明显的地区; 从应用上, 以上的案例仅仅只是开始。因此, 拓展物候模型的研究和应用范围是今后该研究领域的重要内容。

参考文献

- 陈效速. 2000 论树木物候生长季节与气温生长季节的关系——以德国中部 Taunus 山区为例. 气象学报, **58** (6): 726–737.
- 龚高法, 简慰民. 1983 我国植物物候期的地理分布. 地理学报, **38** (3): 33–39.
- 徐雨晴, 陆佩玲, 于强. 2005 近 50 年北京树木物候对气候变化的响应. 地理研究, **24** (3): 412–420.
- 张福春, 陈效速. 1995 气候变化对中国木本植物物候的可能影响. 地理学报, **50** (5): 402–410.
- 郑景云, 葛全胜, 赵会霞. 2003 近 40 年中国植物物候对气候变化的响应研究. 中国农业气象, **24** (1): 28–32.
- 里德 R, 雷德福 JS, 利思 H. 1984 建立北美东部重要植物物候现象的模式 // 利思 H (颜邦侗等译). 物候学于季节性模式的建立. 北京: 科学出版社: 156–165.
- 利思 H. 1984 物候学一书的目的 // 利思 H (颜邦侗等译). 物候学于季节性模式的建立. 北京: 科学出版社: 1–12.
- Angus JE, Cunningham RB, Moncur MW, *et al.* 1981. Phasic development in field crops I. Thermal response in the seedling phase. *Field Crops Research*, **3**: 365–378.
- Amoh CY. 1959 The determination and significance of the base temperature in a linear unit system. *Proceedings of American Society of Horticultural Science*, **74**: 430–445.
- Cannell MGR, Smith RI. 1983 Thermal time, chilling days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology*, **20**: 951–963.
- Cannell MGR, Smith RI. 1986 Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. *Journal of Applied Ecology*, **23**: 177–191.
- Cesariaccio C, Spano D, Snyder R, *et al.* 2004 Chilling and forcing model to predict budburst of crop and forest species. *Agricultural and Forest Meteorology*, **126**: 1–13.
- Chen XQ, Hu R, Yu R. 2005 Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change in parts in temperate eastern China. *Global Change Biology*, **11**: 1118–1130.
- Chuine I, Beaubien EG. 2001 Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, **4**: 500–510.
- Chuine I, Cour P, Rousseau DD. 1998 Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. *Plant Cell and Environment*, **21**: 455–466.
- Chuine I, Cour P, Rousseau DD. 1999 Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees. Implications for tree phenology modeling. *Plant Cell and Environment*, **22**: 1–13.
- Chuine I, Cour P. 1999 Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist*, **143**: 339–349.
- Chuine I, Kramer K, Hänninen H. 2003 Plant development models // Schwartz MD, ed. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. London: Kluwer Academic Publishers: 217–235.
- Chuine I. 2000 A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology*, **207**: 337–347.
- Fitter AH, Fitter RSR, Harris ITR, *et al.* 1995 Relationships between first flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology*, **9**: 55–60.
- Fitter AH, Fitter RSR. 2002 Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, **296**: 1689–1691.
- Gienapp P, Hemerik L, Visser ME. 2005 A new statistical tool to predict phenology under climate change scenarios. *Global Change Biology*, **11**: 600–606.
- Gilbreath PR, Buchanan DW. 1981 Rest prediction model for

- low-chilling 'Sungold' nectarine. *Journal of the American Society Horticultural Science*, **106**: 426–429.
- Goulden ML, Munger JW, Fan SM, *et al*. 1996. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest response to interannual climate variability. *Science*, **271**: 1576–1578.
- Hannertz M. 1999. Evaluation of temperature models for predicting budburst in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, **29**: 9–19.
- Hänninen H. 1990. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta Forestalia Fennica*, **213**: 1–47.
- Hänninen H. 1995. Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions. An ecophysiological approach to modeling of bud burst phenology. *Canadian Journal of Botany*, **73**: 183–199.
- Hunter AF, Lechowicz MJ. 1992. Predicting the timing of budburst in temperate trees. *Journal of Applied Ecology*, **29**: 597–604.
- Kang S, Running SW, Lin JH, *et al*. 2003. 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*, **86**: 232–242.
- Kramer K, Leinonen J, Loustau D. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems. An overview. *International Journal of Biometeorology*, **44**: 67–75.
- Kramer K. 1994. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *Journal of Applied Ecology*, **31**: 172–181.
- Levins R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton: Princeton University Press.
- Linkosalo T. 2000. Mutual regularity of spring phenology of some boreal tree species. Predicting with other species and phenological models. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**: 667–673.
- Linsley-Noakes GC, Louw M, Allan P. 1995. Estimating daily positive Utah chill units from daily maximum and minimum temperature observations. *HortScience*, **25**: 14–16.
- Mann ME, Jones PD. 2003. Global surface temperatures over the past two millennia. *Geophysical Research Letters*, **30**: 1820–1824.
- Menzel A, Fabian P. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature*, **397**: 659.
- Moot DJ, Scott WR, Roy AM, *et al*. 2000. Base temperature and thermal time requirements for germination and emergence of temperate pasture species. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **43**: 15–25.
- Murray MB, Cannell MGR, Smith RI. 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology*, **26**: 693–700.
- Osborne CP, Chuine I, Viner D, *et al*. 2000. Olive phenology as a sensitive indicator of future climatic warming in the Mediterranean. *Plant, Cell and Environment*, **23**: 701–701.
- Perry TO. 1971. Dormancy of trees in winter. *Science*, **171**: 29–36.
- Picard G, Quegan S, Debart N, *et al*. 2005. Bud-burst modeling in Siberia and its impact on quantifying the carbon budget. *Global Change Biology*, **11**: 2164–2176.
- Richardson EA, Seeley SD, Walker DR. 1974. A model for estimating the completion of rest for Redhaven and Elberta peach trees. *HortScience*, **9**: 331–332.
- Sanz-Elorza M, Dana ED, González A, *et al*. 2003. Changes in the high-mountain vegetation of the Central Iberian Peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany*, **92**: 273–280.
- Sarvas R. 1974. Investigations on the annual cycle of development of forest trees II. Autumn dormancy and winter dormancy. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, **84**: 1–101.
- Schalber J, Badeck FW. 2003. Physiology-based phenology models for forest tree species in Germany. *International Journal of Biometeorology*, **47**: 193–201.
- Schwartz MD. 2003. Introduction // Schwartz MD, ed. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. London: Kluwer Academic Publishers. 3–7.
- Shauhtout AD, Unnath CR. 1983. Rest completion prediction model for Starkrimson Delicious apples. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, **108**: 957–961.
- Sparks TH, Carey PD. 1995. The responses of species to climate over two centuries: An analysis of the Marsham phenological record, 1736–1947. *Journal of Ecology*, **83**: 321–329.
- Thomson AJ, Moncrieff SM. 1982. Prediction of budburst in Douglas fir by degree-day accumulation. *Canadian Journal of Forest Research*, **12**: 448–452.
- White MA, Thornton PE, Running SW. 1997. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global Biogeochemical Cycles*, **11**: 217–234.
- Windauer LB, Sklar GA, Ravetta DA, *et al*. 2006. Environmental control of phenological development in two *Lesquerella* species. *Field Crops Research*, **96**: 320–327.

作者简介 宋富强,男,1978年生,博士研究生。主要从事生态气候方向研究。E-mail: sfq@xtbg.ac.cn
责任编辑 王伟
