

DOI: 10.5846/stxb202003120508

吴丽杰, Arisa Kaewmano, 付培立, 王文礼, 范泽鑫. 热带季节性湿润林苦楝 (*Melia azedarach*) 径向生长季节动态及其对环境因子的响应. 生态学报, 2020, 40(19): 6831-6840.

Wu L J, Kaewmano Arisa, Fu P L, Wang W L, Fan Z X. Intra-annual Radial Growth of *Melia azedarach* in a Tropical Moist Seasonal Forest and its Response to Environmental Factors in Xishuangbanna, Southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(19): 6831-6840.

## 热带季节性湿润林苦楝 (*Melia azedarach*) 径向生长季节动态及其对环境因子的响应

吴丽杰<sup>1,2</sup>, Arisa Kaewmano<sup>2,3</sup>, 付培立<sup>2</sup>, 王文礼<sup>1</sup>, 范泽鑫<sup>2,\*</sup>

1 云南大学生态与环境学院, 昆明 650091

2 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 勐腊 666303

3 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:** 气候变化导致的温度升高和降水格局改变可能会影响到树木的生长速率和季节物候。西双版纳热带季节性湿润林分布在石灰岩山中部, 属于热带喀斯特生境。由于土层浅薄, 土壤保水能力极差, 植物生长更容易遭到受到季节性干旱气候的影响。为探究热带季节性湿润林的树木径向生长季节动态及其对环境因子的响应, 利用高精度树木生长仪连续两年监测了云南西双版纳热带季节性湿润林中落叶树种苦楝 (*Melia azedarach*) 的树干径向变化, 并与同步监测的环境因子进行相关分析。结果表明, 苦楝径向生长开始、结束以及持续生长的时间在年际间存在差异。与 2018 年相比, 2019 年苦楝生长开始和结束的时间较晚, 且年生长量较小, 这可能是与 2019 年雨季开始较晚且在生长季早期经历了严重的高温干旱有关。苦楝的径向日生长量与日降水量和相对湿度呈正相关关系, 与光合有效辐射、水汽压亏缺和风速呈负相关关系, 表明了苦楝的径向生长主要受水分条件限制。在干旱年份 (2019 年), 苦楝的日生长量与降水和相对湿度的相关性更强。研究结果有助于进一步了解热带喀斯特生境树木生长对气候变化的敏感性以及树木适应季节性干旱气候的策略。

**关键词:** 高精度生长仪; 径向生长; 生长-气候响应; 热带; 季节性湿润林

## Intra-annual Radial Growth of *Melia azedarach* in a Tropical Moist Seasonal Forest and its Response to Environmental Factors in Xishuangbanna, Southwest China

WU Lijie<sup>1,2</sup>, KAEWMANO Arisa<sup>2,3</sup>, FU Peili<sup>2</sup>, WANG Wenli<sup>1</sup>, FAN Zexin<sup>2,\*</sup>

1 School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650091, China

2 CAS-Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Temperature increases and altered precipitation amounts and distribution may affect tree growth rates and seasonal dynamics. Tropical moist seasonal forests are distributed on limestones (karst) with shallow soil layers and poor soil water-retention capacity, making plant growth more vulnerable to seasonal drought. This study aims to investigate the seasonal dynamics of radial tree growth in a tropical moist seasonal forest and their response to environmental factors. Using a high resolution dendrometer, we monitored the radial stem growth of a deciduous tree species (*Melia azedarach*) in a tropical moist seasonal forest in Xishuangbanna, Yunnan for two consecutive years. We analyzed the seasonal dynamics of its

基金项目: 国家自然科学基金 (31870591, 31861133007); 中国科学院 135 计划方向 (2017XTBG-F01)

收稿日期: 2020-03-12; 网络出版日期: 2020-07-31

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fanzexin@xtbg.org.cn

radial growth and their associations with environmental factors. Our results showed considerable inter-annual differences in growth phenology (start, end, and duration) of *Melia azedarach*. Compared to a normal year (2018), the radial growth started and ended later in a drier year (2019), resulting in decreased annual growth. The decreased growth rate and shorter duration in 2019 may be due to the late onset of the rainy season and a severe and persistent heat wave during the early growing season. Daily growth of *Melia azedarach* correlated positively with daily rainfall and relative humidity, but negatively with photosynthetically active radiation, water vapor pressure deficit, and wind speed, indicating that the radial growth was mainly limited by water deficit. Moreover, the radial growth of *Melia azedarach* in the dry year (2019) showed a high correlation with precipitation and relative humidity. Our results provide clues for understanding climate sensitivity of tree growth in tropical moist seasonal forests and their adaptations to seasonal dry climates.

**Key Words:** dendrometer; stem radius variation; growth-climate response; tropical; moist seasonal forest

作为陆地生态系统的重要组成部分,树木生长对环境变化十分敏感,能迅速对环境变化做出响应<sup>[1-4]</sup>。温度的升高和降水的变化可能会以正面或负面的方式影响树木季节性生长模式。树木径向生长对气候因子的响应是树轮气候学研究的基础,然而传统的树木年轮研究仅能在年际时间尺度上评估环境因子对树木生长的研究,缺乏树木生长的生理基础<sup>[5]</sup>。

高精度生长仪(High resolution dendrometer)有助于在没有破坏性采样的情况下,以高分辨率(微米级)连续自动监测树木径向生长的年内变化过程,有助于从生理生态学角度深入认识不同时间尺度上树木生长季节动态规律及其对环境因子的响应,近年来得到广泛应用<sup>[6-11]</sup>。在温带和高海拔地区的研究发现,温度是限制生长开始的最重要因素<sup>[12-13]</sup>。对青海云杉(*Picea crassifolia*)径向生长季节动态的研究发现,土壤温度是限制树木生长开始的主要因素<sup>[14]</sup>。我国北方半干旱地区的常绿树种侧柏(*Platycladus orientalis*)的径向生长主要受到水分的限制<sup>[15]</sup>。对祁连山脉祁连圆柏(*Sabina przewalskii*)的研究发现,不同海拔梯度的祁连圆柏的径向生长主要受到降水的限制,但在生长起止时间、生长速率及生长期长度上有较大的差异<sup>[16]</sup>。而对热带地区的研究也发现降水和土壤含水量对树木的生长起着重要的作用<sup>[17-18]</sup>。对热带喀斯特森林树木生长的研究表明,树木生长主要受到降水和相对湿度的限制,且生长季初期的降水对树木的生长尤为重要<sup>[19]</sup>。

喀斯特(岩溶)地貌在我国西南广泛分布,云南西双版纳地区的喀斯特地貌面积高达19%。喀斯特地貌由于土层浅薄,土壤保水能力差,许多植物生长在裸露的岩石上,即使在多雨的湿润地区,植物也遭受频繁受到干旱胁迫。受热带季风气候的影响,西双版纳地区一年中有近6个月的旱季<sup>[20]</sup>。热带季节性湿润林主要分布与石灰岩山中部,是滇南石灰岩森林的代表植被类型,落叶树种在乔木种类中约占30%<sup>[21]</sup>。研究喀斯特生境树木年内径向生长动态及其对环境因子的响应,可为了解热带季节性湿润林植物的生长策略及其对季节性干旱的适应提供参考。本研究选取云南西双版纳热带季节性湿润林的落叶树种苦楝(*Melia azedarach*)为研究对象,楝科植物多具有清晰的年轮,且在东南亚热带地区广泛分布,在热带树木年轮研究中具有较好的价值。研究选择的苦楝,是热带喀斯特生境中的常见树种,多分布于土层浅薄的石灰岩山,旱季落叶。利用高精度树木径向生长测量仪,在2018和2019两个年度测定了苦楝的径向生长季节动态,并与同步监测的环境因子进行相关分析,旨在(1)确定苦楝(*Melia azedarach*)径向生长的年内动态规律及其年际间差异,(2)分析苦楝树木径向生长与气候因子的响应关系,明确苦楝径向生长物候特征和主要限制气候因子。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究树种及样地

本研究地点位于西双版纳绿石林森林公园(21°54'N, 101°46'N, 海拔680 m),是云南省西双版纳国家级自然保护区的一部分。公园内石灰岩丛生,土壤为石灰岩基质上发育的砖红壤,呈斑块状散布于裸露岩石之间,地表崎岖呈喀斯特地貌,植被属于喀斯特热带季节性湿润林,含有一定比例旱季落叶成分。西双版纳地区

年均温 21.7 ℃,年平均降雨量 1560 mm,存在明显的干、湿之分,每年的 5—10 月为雨季,11 月至翌年 4 月为干季,其中 11 月到次年 2 月为雾凉季,早晚有浓雾,弥补了降水的不足<sup>[22]</sup>。其中雨季降雨量占全年的 83%,干季降雨量不足 20%。本研究选取热带季节性湿润林中自然分布的落叶树种苦楝(*Melia azedarach*)作为研究树种。

## 1.2 树木径向生长动态监测

本研究选取了在胸径、树高和生长状况等方面特征相似的 4 株苦楝(*Melia azedarach*)植株(平均胸径为(32±5) cm),在选取植株的胸高(<1.3 m)处安装高精度生长仪(精度:±2 μm,DR 型,德国 Ecomatik),连续两年(2018—2019 年)持续监测了苦楝的树干径向变化,以 10 min 为间隔自动记录并保存数据。为了减少树皮膨胀和收缩过程对树干径向监测的影响,在安装生长仪时剥去部分树皮。

## 1.3 气象数据的获取

气象数据使用中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站(21°55'N,101°16'E)监测数据,该气象站距离森林公园监测样点 3.5 km。气象因子包括空气温度(Air Temperature, T)、相对湿度(Relative humidity, RH)、降水量(Precipitation, Prec)、光合有效辐射(Photosynthetic active radiation, PAR)、土壤温度(Soil Temperature, ST)、土壤含水量(Soil water content, SWC)、风速(Wind speed, WS)等。气象数据均为日平均值。根据空气温度(平均)和空气相对湿度计算得出饱和水汽压亏缺(VPD):

$$VPD = a \times \exp \left[ \frac{b \times T_a}{T_a + c} \times (1 - RH) \right]$$

式中, $T_a$ 为空气温度, $RH$ 为相对湿度。 $a$ ,  $b$ ,  $c$ 是常数,分别为 0.611 kPa, 17.052 (无单位)和 240.97 ℃。

## 1.4 数据分析

使用 Gompertz 函数来拟合树木的径向生长变化,确定两个研究树种的生长季<sup>[23]</sup>。Gompertz 函数公式如下:

$$Y = Y_0 + A \exp(-e^{\beta - \kappa t})$$

式中, $Y$ 表示日径向累积增长量; $Y_0$ 是下渐近线; $A$ 为上渐近线; $\beta$ 为 $x$ 轴的截距参数; $\kappa$ 为变化速率参数,其大小会影响生长季的长短; $t$ 为时间,以儒略日(DOY)表示,儒略日(Day of year, DOY)为一年中的一天。因此,  $(A - Y_0)$ 表示季节性生长总量,而 $(Y_t - Y_{t-1})$ 对应于增长速率(mm/d),当达到总生长量的 10%和 90%时,确定为生长开始和生长停止的时间<sup>[24]</sup>。

高精度树木生长仪记录的数据不仅包括了由生长引起的树干的不可逆膨胀,还包括了由于水分变化引起的树木的可逆收缩。根据 Downes 等的树干日循环法<sup>[25]</sup>可将树木的径向生长划分为 3 个不同的阶段:(1)收缩阶段,即当日最大值到当日最小值之间的时间段,(2)恢复阶段,树干直径从当日最小值到次日最大值之间的时间段,(3)增长阶段,树干直径超过早晨的最大值到随后的最大值之间的部分扩张阶段。从中提取树干的每日收缩和日净增长量,树干日净增长量(Daily radius increment, DR)为连续两日的最大値之差,而树干最大日收缩(Maximum daily shrinkage, MDS)为当日树干直径最大値和最小値之差。

将 2018—2019 年生长季(3—10 月)的树干径向增长量与气候因子做相关分析,利用 R 软件的 nlme 软件包建立线性混合效应模型(Linear mixed-effects modeling, LMM),将不同样木个体作为随机因子,树木径向日生长量为因变量,气候因子(降水、空气温湿度、土壤温度、20cm 深度土壤含水量、光合有效辐射)作为自变量,通过标准化回归系数评估分析不同气候因子对树木径向生长的影响,以确定主要限制因子。统计分析利用 R 统计软件完成<sup>[26]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 环境因子的变化

研究地点的气候具有明显的季节性特征,旱季和雨季气候变化差异明显。图 1 展示了 2018—2019 年两

年的气候因子季节动态。2018 年的日平均气温为 22.3 ℃,极端最高温为 36 ℃,2018 年年降水总量为 1899.4 mm,略高于该地区的多年平均降水量。2019 年年降水总量为 832.6 mm,2019 年年均气温为 23 ℃略高于 2018 年,2019 年极端最高温达 42.4 ℃(5 月 20 日),而极端最低气温为 5.1 ℃(12 月 10 日)。2019 年 5 月温度为 1959 年以来最高,大于 0.1 mm 降水量为历史以来最低。由于 2019 年高温少雨,导致相对湿度和水汽压亏缺的波动幅度远远大于 2018 年,并在 2019 年 5 月 20 日出现极值(相对湿度:56%,水汽压亏缺:1.75 kPa)。

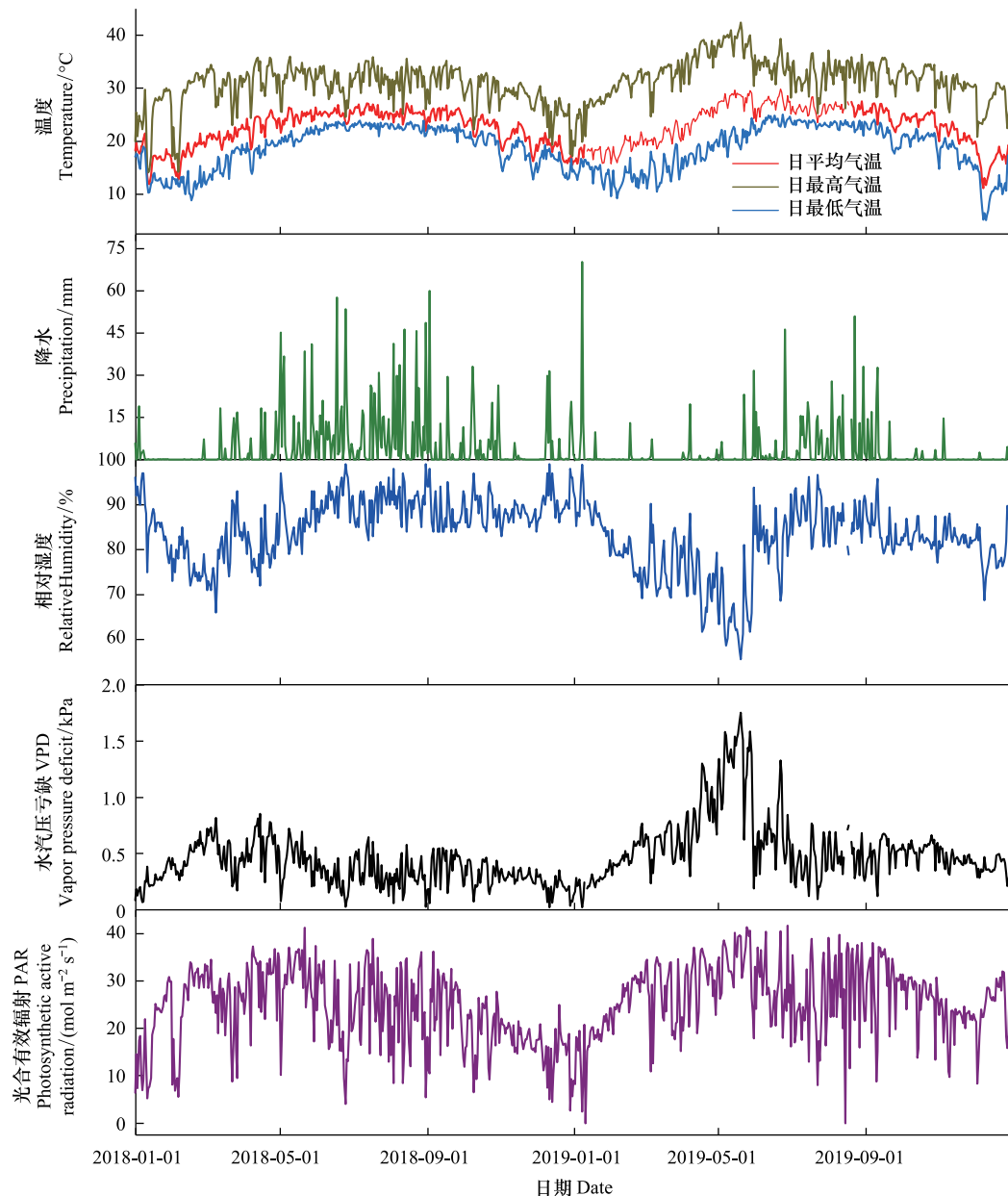


图 1 西双版纳勐仑地区 2018—2019 年温度、降水、相对湿度、水汽压亏缺和光合有效辐射因子变化(数据由西双版纳生态站提供)

Fig.1 Seasonal variations of temperature, rainfall, relative humidity, vapour pressure deficit, photoactive radiation over the 2018—2019 in Menglun, Xishuangbanna (The data provided by Xishuangbanna Ecological Station)

## 2.2 树干径向季节变化

利用 Gompertz 函数对苦楝的径向生长进行拟合(图 2),结果表明:2018 年苦楝的最大生长速率集中在 5 月中下旬(DOY134-144),而 2019 年苦楝的最大生长速率集中在 6 月初到 7 月中旬(DOY158-200)。苦楝在 2019 年的年总生长量(0.90 mm)略低于 2018 年的年总生长量(0.95 mm),但 2019 年苦楝的最大生长速率要



高于 2018 年(图 2 和图 3)。由于两个生长季气候差异,苦楝开始生长和结束生长的时间也存在不同,2018 年苦楝径向生长开始的时间为 3 月初(DOY64),2019 年开始生长的时间为 6 月中旬(DOY163),2019 年苦楝开始生长的时间要比 2018 年晚,可能与 2019 年 4—5 月的高温干旱有关。2018 年苦楝结束生长的时间为 DOY155 要早于 2019 年结束生长的时间(DOY242)。

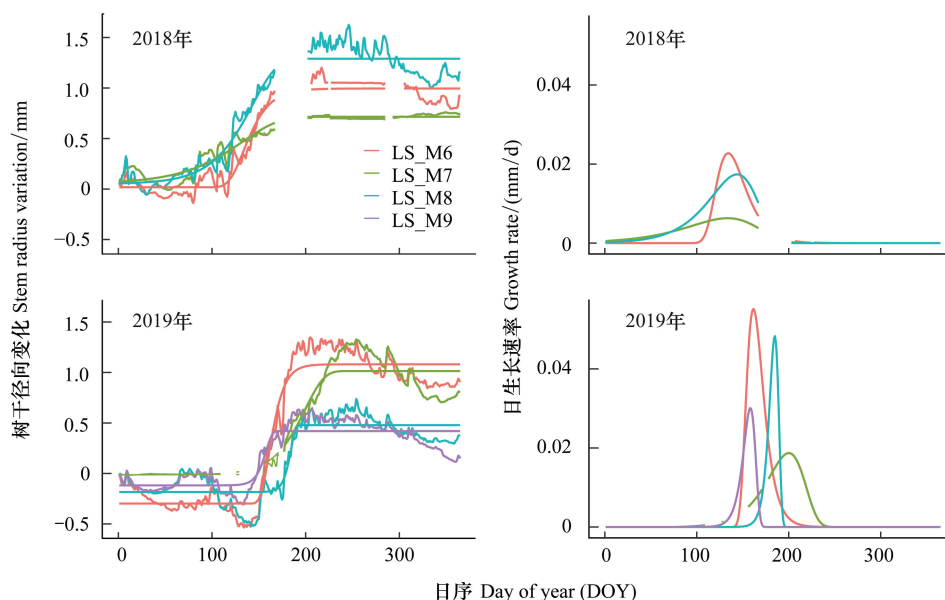


图 2 苦楝(*Melia azedarach*)2018 和 2019 年树干径向变化和 Gompertz 函数模拟的日生长速率

Fig.2 Stem radius variation and daily growth rates modeled by Gompertz function of *Melia azedarach* for year 2018 and 2019

LS-M6, LS-M7, LS-M8, LS-M9 为研究样树树号

### 2.3 树干径向季节对气候因子的响应

将 2018—2019 年生长季期间苦楝的树干直径日净增长量(DR)与气候因子做相关分析(图 4),结果表明:2018 年径向日净增长量与降水和相对湿度呈正相关关系,而与土壤含水量、空气温度(最高/最低/平均温)、土壤温度、光合有效辐射、水汽压亏缺和风速呈负相关关系;而 2019 年径向日净增长量与降水、相对湿度、土壤含水量、最低/平均气温和土壤温度呈正相关关系,与最高气温、光合有效辐射、水汽压亏缺和风速呈负相关关系。不管是降水较多的湿润年份(2018 年),还是降水较少的干旱年份(2019 年),苦楝的径向日净增长量均与降水和相对湿度呈正相关关系,但这种相关性在干旱年份(2019 年)更强(图 5)。在 7 天的时间尺度上,2018—2019 年生长季期间苦楝的树干直径日净增长量与降水和相对湿度响应趋势与日尺度上一致,径向生长量与降水和相对湿度仍然是正相关关系(图 6)。

利用线性混合效应模型分析各个气候因子对苦楝树木径向生长的贡献,通过模型选择剔除部分不限制的气候因子后,分别选择出 2018 年和 2019 年显著的气候因子(图 7),结果表明:2018 年径向日净增长量与降水和日平均气温呈正相关关系,与光合有效辐射和土壤含水量呈负相关关系;2019 年径向日净增长量与降水、相对湿度和土壤温度呈正相关关系,与土壤含水量呈负相关关系。不管是降水多的年份还是降水较少的年份,热带季节性湿润林中苦楝的径向生长都与降水有稳定的正相关关系,说明苦楝的径向生长主要受到了水分的影响。

### 3 讨论

研究结果表明,苦楝的生长季较短,2018 年苦楝径向生长主要集中在 3 月初到 6 月初;而 2019 年苦楝径向生长主要集中在 6 月中旬到 8 月底。本研究中苦楝的生长季较短可能与石灰岩生境较为严重的干旱胁迫

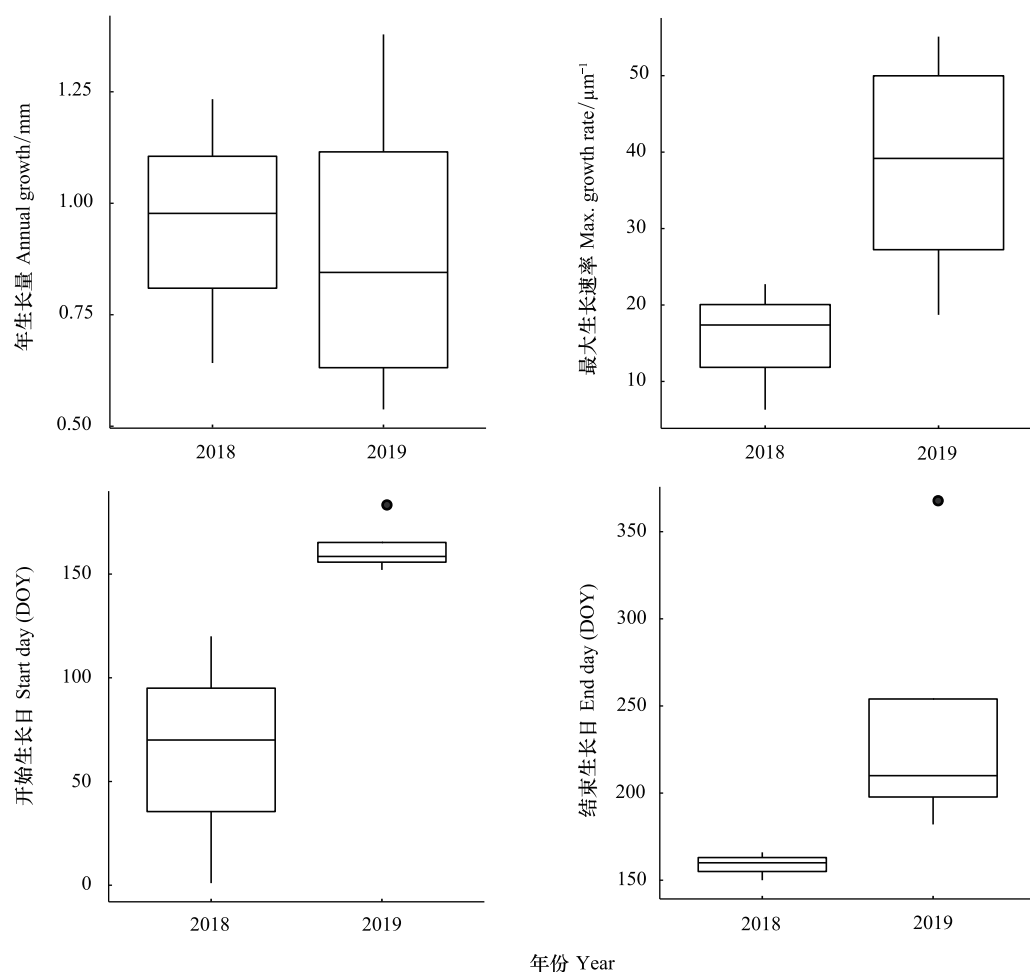


图3 苦楝(*Melia azedarach*)2018和2019年径向生长物候参数箱型图

Fig.3 Boxplots of growth phenology parameters of *Melia azedarach* for year 2018 and 2019

有关。由于我们计算径向生长开始的时间是参照的是生长达到最大生长量的10%作为标准,但实际上树木形成层活动的时间可能会早于根据此标准计算的结果<sup>[27]</sup>。另外一方面,由于树木形成层活动过程中还会经历细胞壁加厚这一过程,但这一阶段较难通过生长仪监测出来。由于年际间气候的差异,树木开始生长,结束生长以及持续生长的时间存在差异。2019年树木开始生长和结束生长的时间都要晚于2018年,且2018年的生长持续时间要长于2019年,年总生长量也高于2019年(图3)。热带季节性湿润林苦楝的径向生长在不同年份存在较大差异,研究地区在2019年生长季早期(4—6月)经历了严重的高温干旱,降水量少,相对湿度低,水汽压亏缺高,加上喀斯特土壤持水能力差,树木可能经历严重的干旱胁迫,较低的土壤含水量不能满足苦楝形成层细胞启动生长所需的条件,因此径向生长开始较2018年晚,年总生长量也较少。对热带北缘喀斯特森林的四个主要树种的径向生长研究发现,径向生长开始于旱季末期,在雨季加速,10月以后生长减缓甚至停止<sup>[19]</sup>。但在对厄瓜多尔南部不同热带森林中的 *Tabebuia chrysantha* 研究发现,形成层活动期的长度不是确定绝对生长量的唯一因素<sup>[18]</sup>。

我们的研究发现不管是降水多的年份还是降水较少的年份,苦楝的径向生长与降水和相对湿度呈正相关关系,与光合有效辐射(PAR)、水汽压亏缺(VPD)和风速(WS)呈负相关关系,这些环境因子都是直接(Prec、RH)或间接(PAR、VPD、WS)的方式影响树木的水分供应,从而影响树木的径向生长,这表明了在热带喀斯特地区树木的径向生长受到了水分的限制。García-Cervigón等人对厄瓜多尔南部的热带干旱森林中5种树种的树干径向变化研究发现,木质部的生长主要受降水量的限制<sup>[28]</sup>。Hu和Fan对热带喀斯特森林的4个树种

研究同样也得到了相似的结论,降水和相对湿度是限制树木径向生长的主要因子,其中生长初期的降水量尤为重要<sup>[19]</sup>。Muller 等人发现,水分通过影响细胞的膨压进而影响细胞分裂和伸长生长<sup>[29]</sup>。由于细胞的分裂和扩大取决于细胞的膨大,水分亏缺可能直接影响到木质部形成层的分化和细胞生长<sup>[30]</sup>。厄瓜多尔南部不同热带森林中树木的生长与降雨量以及水汽压亏缺之间存在正相关关系,表明降雨对树木的生长起着重要的作用<sup>[18]</sup>。对亚热带卡西亚松树木径向生长与环境因子关系的研究,也证明降水和相对湿度是树木径向生长的最重要限制因素,而水汽压亏缺会影响树木的水分平衡<sup>[31]</sup>。对我国祁连山东部青杆(*Picea wilsonii*)年内径向生长对气候因子的响应研究发现了相似的结果,在不同的时间尺度上青杆的径向生长与降水呈正相关,与温度和水汽压亏缺呈负相关,青杆的径向生长受到了水分的限制<sup>[32]</sup>。细胞的扩大促进了树木的径向增长<sup>[33]</sup>,而细胞的扩大主要是因为细胞内水分含量导致的。在本研究中,苦楝的径向生长与降水和相对湿度呈正相关关系,土壤含水量增高有利于树干夜间补充水分,使得形成层细胞处于正压的环境,导致形成层细胞增大<sup>[34]</sup>。苦楝的径向生长与日最高气温、光合有效辐射、水汽压亏缺呈负相关关系,这些环境因子的升高会导致蒸腾速率升高,增大了水分运输系统的负压,树木形成层区域细胞膨压降低<sup>[35]</sup>,导致气孔关闭<sup>[36]</sup>,进而影响了植物

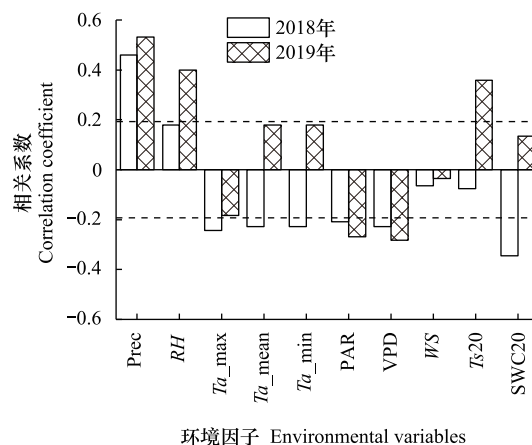


图4 苦楝(*Melia azedarach*)2018年和2019年树干径向日净增长量与气候因子的Spearman相关分析

Fig.4 Spearman correlation coefficients between daily growth rates of *Melia azedarach* and climatic factors for year 2018 and 2019

图中灰色短虚线为  $P < 0.05$  显著水平线; Prec: 降水量 Precipitation; RH: 相对湿度 Relative humidity; SWC20: 20cm 土壤含水量 Soil water content at 20cm;  $Ta_{max}$ : 日最高气温 Daily maximum air temperature;  $Ta_{mean}$ : 日平均气温 Daily mean air temperature;  $Ta_{min}$ : 日最低气温 Daily minimum air temperature;  $Ts20$ : 20cm 土壤温度 Soil temperature at 20cm; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetic active radiation; VPD: 水汽压亏缺 Vapor Pressure deficit; WS: 风速 Wind Speed

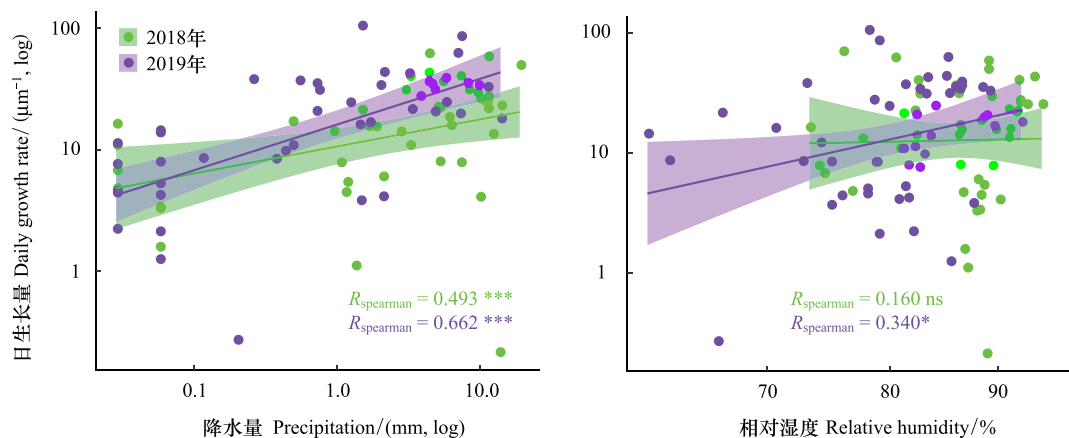


图5 苦楝(*Melia azedarach*)2018和2019年日生长量与降水和相对湿度的散点图

Fig.5 Scatter Plots between daily growth rates of *Melia azedarach* and precipitation and relative humidity for year 2018 and 2019

碳水化合物形成和径向生长<sup>[37]</sup>。在旱季长度和干旱严重程度不同的两种热带干旱森林的研究也发现,较高的气温对径向增量速率产生了负面影响,这可能是由于水汽压亏缺的增加和蒸发散增加所致<sup>[38]</sup>。

4 结论

本研究利用高精度生长仪连续两年监测了西双版纳石灰岩山的热带季节性湿润林苦楝的径向生长动态。由于年际间气候存在差异,苦楝生长开始、结束以及持续生长的时间在不同年份之间存在较大差异。苦楝的径向生长与降水和相对湿度呈正相关关系,与光合有效辐射、水汽压亏缺和风速呈负相关关系,表明了热带石灰岩生境树木的径向生长受到了水分的限制。在极端干旱的年份(2019年),热带季节性湿润林苦楝的径向生长开始时间较晚,可能因为水分供应不足导致的木质部细胞分化延迟所致。在气候变暖和区域干旱化的背景下,热带石灰岩生境植物可能面对更为严重的干旱胁迫,结合径向生长监测、形成层活动和树木光合水分生理测定,有望进一步评估热带季节性湿润林植物的生长策略和适应性。楝科植物多具有清晰的年轮,且在东南亚热带地区广泛分布,在热带树木年轮研究中具有较好的价值,本文的研究结果可为深入认识热带地区树木生长的季节动态和气候敏感性提供参考。

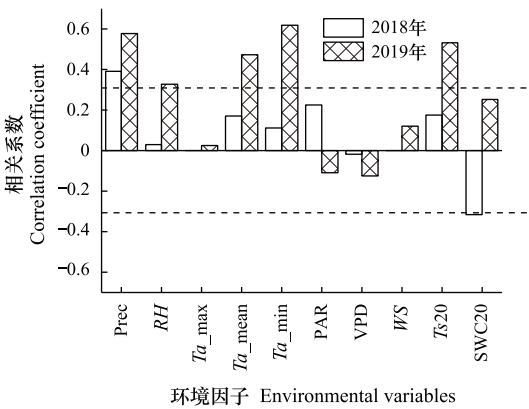


图6 苦楝(*Melia azedarach*)2018年和2019年树干径向净增长量(7d)与气候因子的Spearman相关分析  
Fig.6 Spearman correlation coefficients between weekly radial growth rates of *Melia azedarach* and climatic factors for year 2018 and 2019

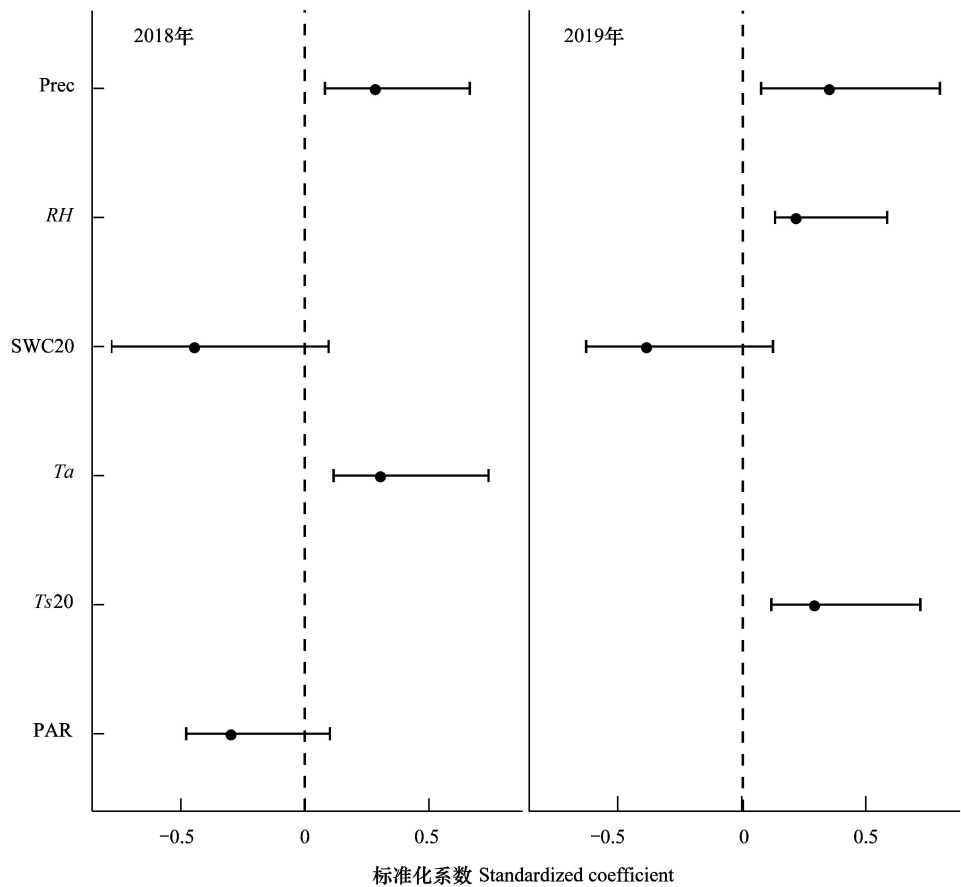


图7 苦楝(*Melia azedarach*)2018和2019年日生长量与气候因子的混合效应模型的标准化系数

Fig.7 Standardized coefficients for the linear mixed-effects models to explain the variations of daily growth rates of *Melia azedarach* and climatic factors for year 2018 and 2019



**致谢:**感谢马宏和谭美毅在野外试验中提供的帮助。感谢中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站提供的气象数据。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Deslauriers A, Fonti P, Rossi S, Rathgeber C B K, Gričar J. EcoPhysiology and Plasticity of wood and Phloem formation. Amoroso M M, Daniels L D, Baker P J, Camarero J, eds. Dendroecology. Cham: Springer, 2017: 13-33.
- [ 2 ] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, Breshears D D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, SPerry J, West A, Williams D G, YePez E A. Mechanisms of Plant survival and mortality during drought: why do some Plants survive while others succumb to drought? New Phytologist, 2008, 178(4): 719-739.
- [ 3 ] Körner C, Basler D. Phenology under global warming. Science, 2010, 327(5972): 1461-1462.
- [ 4 ] Keenan R J. Climate change imPacts and adaPtation in forest management: a review. Annals of Forest Science, 2015, 72(2): 145-167.
- [ 5 ] Robinson W J, Cook E, Pilcher J R, Eckstein D, Kairiukstis L, Shiyatov S, Norton D A. Some historical background on dendrochronology//Cook E R, Kairiukstis L A, eds. Methods of Dendrochronology. Dordrecht: Springer, 1990: 1-21.
- [ 6 ] Deslauriers A, Rossi S, Anfodillo T. Dendrometer and intra-annual tree growth: what kind of information can be inferred? Dendrochronologia, 2007, 25(2): 113-124.
- [ 7 ] Deslauriers A, Anfodillo T, Rossi S, Carraro V. Using simPle causal modeling to understand how water and temPerature affect daily stem radial variation in trees. Tree Physiology, 2007, 27(8): 1125-1136.
- [ 8 ] Zweifel R, Häsler R. Frost-induced reversible shrinkage of bark of mature subalPine conifers. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 102(4): 213-222.
- [ 9 ] Wang Z Y, Yang B, Deslauriers A, Qin C, He M H, Shi F, Liu J J. Two Phases of seasonal stem radius variations of *Sabina Przewalskii* Kom. in northwestern China inferred from sub-diurnal shrinkage and exPansion Patterns. Trees, 2012, 26(6): 1747-1757.
- [ 10 ] Xiao S C, Xiao H L, Peng X M, Tian Q Y. Intra-annual stem diameter growth of *Tamarix ramosissima* and association with hydroclimatic factors in the lower reaches of China's Heihe River. Journal of Arid Land, 2014, 6(4): 498-510.
- [ 11 ] Zhang R B, Yuan Y J, Gou X H, Zhang T W, Zou C, Ji C R, Fan Z, Qin L, Shang H M, Li X J. Intra-annual radial growth of Schrenk sPruce (*Picea schrenkiana* Fisch. et Mey) and its resPonse to climate on the northern sloPes of the Tianshan Mountains. Dendrochronologia, 2016, 40: 36-42.
- [ 12 ] Turcotte A, Morin H, Krause C, Deslauriers A, Thibeault-Martel M. The timing of sPring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black sPruce. Agricultural and Forest Meteorology, 2009, 149(9): 1403-1409.
- [ 13 ] Wang Z Y, Yang B, Deslauriers A, Bräuning A. Intra-annual stem radial increment resPonse of Qilian juniPer to temPerature and PreciPitation along an altitudinal gradient in northwestern China. Trees, 2015, 29(1): 25-34.
- [ 14 ] Tian Q Y, He Z B, Xiao S C, Peng X M, Ding A J, Lin P F. ResPonse of stem radial growth of Qinghai sPruce (*Picea crassifolia*) to environmental factors in the Qilian Mountains of China. Dendrochronologia, 2017, 44: 76-83.
- [ 15 ] Jiang Y, Wang B Q, Dong M Y, Huang Y M, Wang M C, Wang B. ResPonse of daily stem radial growth of *Platycladus orientalis* to environmental factors in a semi-arid area of North China. Trees, 2015, 29(1): 87-96.
- [ 16 ] 张军周. 祁连山树木形成层活动及年内径向生长动态监测研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2018.
- [ 17 ] KrePkowski J, Bräuning A, Gebrekirstos A, Strobil S. Cambial growth dynamics and climatic control of different tree life forms in troPical mountain forest in EthioPia. Trees, 2011, 25(1): 59-70.
- [ 18 ] Volland-Voigt F, Bräuning A, Ganzhi O, Peters T, Maza H. Radial stem variations of *Tabebuia chrysantha* (Bignoniaceae) in different troPical forest ecosystems of southern Ecuador. Trees, 2011, 25(1): 39-48.
- [ 19 ] Hu L F, Fan Z X. Stem radial growth in resPonse to microclimate in an Asian troPical dry karst forest. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(5): 401-409.
- [ 20 ] Cao M, Zou X M, Warren M, Zhu H. TroPical forests of xishuangbanna, China. BiotroPica, 2006, 38(3): 306-309.
- [ 21 ] 朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建候. 西双版纳森林植被研究. 植物科学学报, 2015, 33(5): 641-726.
- [ 22 ] Liu W J, Meng F R, Zhang Y P, Liu Y H, Li H M. Water inPut from fog driP in the troPical seasonal rain forest of Xishuangbanna, South-West China. Journal of TroPical Ecology, 2004, 20(5): 517-524.
- [ 23 ] Rossi S, Deslauriers A, Morin H. APPLication of the GomPertz equation for the study of xylem cell develoPment. Dendrochronologia, 2003, 21(1): 33-39.
- [ 24 ] Oberhuber W, Gruber A, Kofler W, Swidrak I. Radial stem growth in resPonse to microclimate and soil moisture in a drought-Prone mixed

- coniferous forest at an inner Alpine site. *European Journal of Forest Research*, 2014, 133(3): 467-479.
- [25] Downes G, Beadle C, Worledge D. Daily stem growth Patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. *Trees*, 1999, 14(2): 102-111.
- [26] Team R C. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2013.
- [27] 彭小梅. 额济纳胡杨径向生长特征及其对历史分水事件的响应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.
- [28] García-Cervigón A I, Camarero J J, Espinosa C I. Intra-annual stem increment Patterns and climatic responses in five tree species from an Ecuadorian tropical dry forest. *Trees*, 2017, 31(3): 1057-1067.
- [29] Muller B, Pantin F, Génard M, Turc O, Freixes S, Piques M, Gibon Y. Water deficits uncouple growth from Photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(6): 1715-1729.
- [30] Rossi S, Anfodillo T, Čufar K, Cuny H E, Deslauriers A, Fonti P, Frank D, Gričar J, Gruber A, King G M, Krause C, Morin H, Oberhuber W, Prislan P, Rathgeber C B K. A meta-analysis of cambium Phenology and growth: linear and non-linear Patterns in conifers of the northern hemisphere. *Annals of Botany*, 2013, 112(9): 1911-1920.
- [31] Fan Z X, Bräuning A, Fu P L, Yang R Q, Qi J H, Griebinger J, Gebrekirstos A. Intra-annual radial growth of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* is mainly controlled by moisture availability in the Ailao Mountains, Southwestern China. *Forests*, 2019, 10(10): 899.
- [32] 牛豪阁, 张芬, 于爱灵, 王放, 张军周, 勾晓华. 祁连山东部青杆年内径向生长动态对气候的响应. *生态学报*, 2018, 38(20): 7412-7420.
- [33] Deslauriers A, Morin H, Urbinati C, Carrer M. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees*, 2003, 17(6): 477-484.
- [34] Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F, Newbery D M. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(6): 1445-1459.
- [35] Köcher P, Horna V, Leuschner C. Environmental control of daily stem growth Patterns in five temperate broad-leaved tree species. *Tree Physiology*, 2012, 32(8): 1021-1032.
- [36] RiPullone F, Guerrieri M R, Magnani F, Nole' A, Magnani F, Borghetti M. Stomatal conductance and leaf water Potential responses to hydraulic conductance variation in *Pinus Pinaster* seedlings. *Trees*, 2007, 21(3): 371-378.
- [37] Michelot A, Simard S, Rathgeber C, Dufrêne E, Damesin C. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus Petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf Phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology*, 2012, 32(8): 1033-1045.
- [38] Mendivelso H A, Camarero J J, Gutiérrez E, Castaño-Naranjo A. Climatic influences on leaf Phenology, xylogenesis and radial stem changes at hourly to monthly scales in two tropical dry forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 216: 20-36.