DOI: 10.20103/j.stxb.202307161524

雷自然,张永娥,贾国栋,余新晓,吕相融,张益,张潇,张龙齐.北京山区旱/雨季侧柏叶片水 δ¹⁸0 富集度差异与模拟.生态学报,2025,45(16):

Lei Z R, Zhang Y E, Jia G D, Yu X X, Lv X R, Zhang Y, Zhang X, Zhang L Q.Difference and simulation of δ^{18} O enrichment in leaf water of *Platycladus orientalis* during dry and rainy season in a mountainous area of Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(16): -.

北京山区旱/雨季侧柏叶片水 δ^{18} O富集度差异与模拟

雷自然^{1,2},张永娥³,贾国栋^{1,2,*},余新晓^{1,2},吕相融^{1,2},张 益^{1,2},张 潇^{1,2},张龙齐^{1,2} 1 北京林业大学国家林业与草原局水土保持重点实验室,北京 100083 2 北京林业大学水土保持学院,北京 100083 3 中国水利水电科学研究院泥沙研究所,北京 100038

摘要:稳定氢氧同位素广泛用于追踪生态水文循环过程,提供水分运输和植物蒸腾信息。分析北京山区旱季(5—6月)与雨季(7—8月)侧柏叶片水 δ^{18} O 富集值(Δ^{18} O_{LW})的季节变化,探究侧柏 Δ^{18} O_{LW}与环境及生理因子的关系,评估 Craig-Gordon 模型、 2-Pool模型和 Péclet 模型模拟侧柏 Δ^{18} O_{LW}的性能。结果表明:雨季降水量、相对湿度、土壤体积含水量、侧柏叶片蒸腾速率与气 孔导度均显著高于旱季(P<0.05)。侧柏的 Δ^{18} O_{LW}呈"低-高-低"日变化模态,旱季 Δ^{18} O_{LW}显著高于雨季((14.17±2.05)‰>(7. 79±2.13)‰)(P<0.05)。温度、饱和水汽压差、蒸腾速率、气孔导度均与侧柏 Δ^{18} O_{LW}呈显著正相关,而相对湿度与 Δ^{18} O_{LW}呈显著 负相关。 e_a/e_i 与 Δ^{18} O_{LW}呈负相关,且 Δe 与 Δ^{18} O_{LW}呈正相关的现象仅出现在雨季。雨季侧柏林内较高大气水汽湿度与土壤水 分是抑制 Δ^{18} O_{LW}增加的主要原因。Craig-Gordon 模型高估侧柏 Δ^{18} O_{LW},而 2-Pool 模型和 Péclet 模型模拟 Δ^{18} O_{LW}效果优于 Craig-Gordon 模型。

关键词:侧柏;叶片水;稳定同位素;同位素稳态;模型

Difference and simulation of δ^{18} O enrichment in leaf water of *Platycladus orientalis* during dry and rainy season in a mountainous area of Beijing

LEI Ziran^{1,2}, ZHANG Yonge³, JIA Guodong^{1,2,} *, YU Xinxiao^{1,2}, LV Xiangrong^{1,2}, ZHANG Yi^{1,2}, ZHANG Xiao^{1,2}, ZHANG Longqi^{1,2}

1 Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 Institute of Sediment Research, China Institute of Water Resources and Hydropower Research, Beijing 100038, China

Abstract: Stable hydrogen and oxygen isotopes have been widely used to investigate ecological hydrological processes, offering insights into water movement and plant transpiration. We conducted an analysis of the seasonal fluctuations in δ^{18} O enrichment within the leaves of *Platycladus orientalis* ($\Delta^{18}O_{LW}$) in a mountainous area, Beijing, focusing on dry season (May—June) and rainy season (July—August). Furthermore, we investigated the correlations between $\Delta^{18}O_{LW}$ and a range of environmental and physiological variables. Additionally, we assessed the efficacy of the Craig-Gordon model, the 2-Pool model, and the Péclet model in simulating $\Delta^{18}O_{LW}$. The results showed that, in the rainy season, there were significant increases in precipitation, relative humidity, soil volumetric water content, transpiration rate, and stomatal conductance compared to the dry season (P<0.05). $\Delta^{18}O_{LW}$ showed a daily variation pattern characterized by a "low-high-low" trend, with markedly elevated values observed during the dry season in comparison to those recorded during the rainy season ($(14.17\pm2.05)\%o>(7.79\pm2.13)\%o$) (P<0.05). Temperature, vapor pressure difference, transpiration rate, and stomatal

基金项目:国家自然科学基金项目(42277062)

收稿日期:2023-07-16; 网络出版日期:2025-00-00

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: jiaguodong@ bjfu.edu.cn

conductance were significantly positively correlated with $\Delta^{18} O_{LW}$, whereas relative humidity demonstrated a significant negative correlation with $\Delta^{18} O_{LW}$. Notably, during the rainy season, e_a/e_i was negatively correlated with $\Delta^{18} O_{LW}$, while Δe showed a positive correlation with $\Delta^{18} O_{LW}$. The high atmospheric humidity and soil moisture in the forest of *Platycladus orientalis* during the rainy season were the main factors for inhibiting the increase of $\Delta^{18} O_{LW}$. Craig-Gordon model tends to overestimate $\Delta^{18} O_{LW}$, whereas both 2-Pool model and the Péclet model demonstrate a more accurate simulation of $\Delta^{18} O_{LW}$.

Key Words: Platycladus orientalis; leaf water; stable isotope; isotope steady state; model

华北地区水热条件不均,7—9月降水占年降水量 80%,季节性干旱加剧,区域性林-水关系愈发复杂。水 分是植被生长的重要限制因子^[1]。水资源可获得性影响森林生态系统服务功能^[2]。植物通过根系吸水与冠 层蒸腾调节森林生态系统水分通量,对气候水文做出即时反馈^[3]。稳定氢氧同位素广泛应用于生物物理和 生物化学系统用于追踪生态水文循环过程,提供了水分运输途径和植物蒸腾的重要信息,是植物生理和生态 过程的有力示踪剂^[4-6]。

叶片是植物进行物质与能量交换的重要场所,含有稳定水同位素,H₂¹⁸O或HDO的分子结合能高,蒸发 扩散速率慢于H₂O。蒸腾过程中,叶片组织中会富集重同位素^[7–8]。叶水稳定同位素影响许多重要生物和大 气过程的同位素特征,具有重要的生态学意义:从叶片内外物质交换角度,叶水氧同位素组成部分控制着大气 CO₂^[9]和大气O₂^[10]的氧同位素组成,影响着大气的¹⁸O收支平衡;从生物光合物理及生物化学角度,植物叶水 同位素富集信号会被纳入糖或其他代谢物中,保留在纤维素^[11]、叶蜡^[12]等结构有机化合物中,为碳循环约束 模型和古气候重建提供有价值的见解^[13];另外,叶水同位素能捕捉特殊水通量过程(如:夜间蒸腾、叶片吸 水),有助于精确描述植被与大气边界层之间的水分交换^[14]。

国内外对叶水同位素研究十分广泛,包括叶水同位素富集模拟^[15]、叶水同位素对环境变化的响应^[16]、叶 片解剖学特征和生理性状与叶水同位素的关系^[17]、蒸散发拆分^[18]、探究地理来源^[19]、揭示水分利用策略^[20] 等。Plavcová等^[21]研究发现欧洲山毛榉(Fagus sylvatica)的叶水同位素富集呈现"夏高秋低"的季节模态,暗 示植物水源与蒸发需求的季节差异。Kannenberg等^[22]发现扭叶松(Pinus contorta)和西黄松(Pinus ponderosa)的针叶从叶片基部到尖端呈现"渐进富集",并认为其主要驱动因素是相对湿度和蒸腾速率。 Liu^[23]等研究表明黄土高原海拔断面上多种植物叶片水同位素(δ¹⁸O_{leaf})受源水同位素与气象参数(降水、温 度和相对湿度)的共同控制。叶水同位素富集与相对湿度呈显著负相关^[24],受气孔中水分子的运动方向与逃 逸速率影响,叶水同位素富集与大气水汽同位素也密切相关^[25]。除环境因素,叶片气孔大小与密度^[26]、叶片 细胞壁特征^[27]等叶片结构特征也会影响叶水同位素的富集程度。

然而,目前研究尚存在一定局限:一方面,全球变暖改变降水时空格局,华北地区水文气候的季节异质性 明显,但旱/雨季叶水同位素富集的环境或生理控制因素很大程度上还不清楚。忽略降水季节性差异对叶水 同位素的潜在影响,则可能会在植物纤维素与叶蜡同位素反映古气候信息的研究中引入不确定性^[28]。另一 方面,近年来稳态叶水同位素富集模型(Craig-Gordon 模型、2-Pool 模型和 Péclet 模型)的愈发复杂,精度有所 提升^[29],但针对鳞叶叶型的侧柏(*Platycladus orientalis*)而言,尚不清楚哪种模型能更准确地预测其叶片水的 同位素富集,需基于野外监测数据来评估其适用性。

因此,本文以北京山区典型树种侧柏为研究对象,测定旱/雨季侧柏叶水 δ^{18} O 富集(Δ^{18} O_{LW})变化特征,同 期观测气温、相对湿度、大气水汽 δ^{18} O、降水量、太阳辐射、土壤水分等环境因子,以及叶片蒸腾速率、气孔导 度与叶温等生理因子,探究侧柏 Δ^{18} O_{LW}的控制因素,系统评估 Craig-Gordon 模型、2-Pool 模型和 Péclet 模型模 拟侧柏 Δ^{18} O_{LW} 的具体性能。审视半干旱半湿润地区植被生态水文过程,对指导植被经营保护与退化林地恢 复有一定参考意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于北京市西北部鹫峰林场(40°03′ N,116°05′ E),海拔 100 m—1153 m,属于暖温带半湿润半干

3

(3)

旱大陆性季风气候区。多年平均气温 11.6 ℃,多年平均潜在蒸散发量 1800 mm—2000 mm,多年平均光照时 间 2565.8 h,无霜期 151 d。多年平均降水量 660 mm,雨季(7—9月)降水量占全年降水量的 70%—80%,呈 季节性干旱。植被覆盖率约 90%,木本植物有侧柏、油松(*Pinus tabuliformis*)与栓皮栎(*Quercus variabilis*)等, 灌木有孩儿拳头(*Grewia biloba*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)与胡枝子(*Lespedeza bicolor Turcz.*)等。 1.2 微气象与土壤含水量

借助林内气象塔在冠层高度 8 m 处安装温湿度传感器(HOBO-U30,美国),测定气温(T, \mathcal{C})与相对湿度 (RH, %);安装水汽同位素分析仪(WVIA-45EP,加拿大),测定大气水汽的δ¹⁸O(δ_v, ∞),以纯水为标准源,配 套 WVISS 校准模块每 30 min 对仪器进行一次校准,测定精度为±0.2‰。安装 HOBO 气象站(U30-NRC,美 国),监测降水量(P, mm),太阳辐射($R_n, \mu mol m^{-2} s^{-1}$)等气象因子。安装土壤水分传感器(ECH₂O,美国)和 数据采集器(EM50,美国)收集并记录土壤体积含水量(SWC, %),所有数据采集测定频率 10 min/次。

根据T与RH计算出饱和水汽压差(VPD,kPa):

$$VPD = 0.611 \times e^{[17.502T/(240.97+T)]} \times (1-RH)$$
(1)

根据 Plavcová 等^[21]的方法,计算环境水汽压(e_a , kPa)与叶肉间隙水汽压(e_i , kPa):

$$e_a = 0.6108 \times \exp(17.27 \times T_{\rm air} / (T_{\rm air} + 237.3)) \times \frac{RH}{100}$$
(2)

$$e_i = 0.6108 \times \exp[17.27 \times T_{leaf}/(T_{leaf} + 237.3)]$$

式中: T_{air} 和 T_{leaf} 分别为气温与叶温,单位 \mathbb{C} 。基于 e_a 与 e_i 可计算环境水汽压与叶肉间隙水汽压比值($h = e_a / e_i$)^[15]与差值($\Delta e = e_i - e_a$)^[25]。

1.3 叶片光合参数

2021 年 5—8 月在旱季(05-24、05-30、06-05)和雨季(07-29、08-12、08-17)各选择 3 个典型晴天,随机选择 3 棵健康侧柏,随机选择 3 片向阳非新生叶片,采用便携式光合仪(Li-6800,美国)测定叶片蒸腾速率(E, mmol m⁻² s⁻¹)、气孔导度(g_s , mol m⁻² s⁻¹)与叶片温度(T_{leaf} , ℃),测定 3 次并记录均值,测定时间为 6:00—21:00,测定频率为 1 h/次。

1.4 样品采集与δ¹⁸O同位素测定

在冠层同一位置采集 3—5 片向阳非新生叶,用锡箔包裹标记,放入液氮保存,采集 3 枝栓化枝条,剪成 10 cm 小段放入 50 ml 离心管,用 Parafilm[®] M 封口膜密封,放入液氮保存。样品带回实验室后-20 ℃冷冻保 存至同位素分析。采用全自动真空冷凝抽提系统(Li-2100,中国)提取木质部和叶片样品水分,抽提温度为 105 ℃,抽提时长为4h,测试抽提效率大于 99 %。提取的水样用 0.22 μm 有机过滤器过滤,并采用液态水同 位素分析仪(DLT-100,美国)测定叶片水和木质部水的 δ¹⁸O 值,测量精度为±0.17‰。抽提植物水样中残存 有机物会引起光谱干扰,导致同位素数据出现偏差,故所有同位素数据通过拟合特定有机物污染校正曲线进 行过有效修正^[30-31]。

1.5 叶片水 δ¹⁸O 富集计算与模拟

1.5.1 叶片水 δ¹⁸O 富集计算

同位素比值参考维也纳标准样品(VSMOW)计算:

$$\delta^{18} O = \left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} - 1\right) \times 1000 \tag{4}$$

式中:R_{sample}和 R_{standard}分别表示样品与标准样品的¹⁸ O/¹⁶ O的摩尔比值。

叶片水 δ¹⁸O 富集值的计算公式为^[13]:

$$\Delta^{18}O_{LW} = \frac{\delta^{18}O_{leaf} - \delta^{18}O_{xylem}}{1 + \delta^{18}O_{xylem}}$$
(5)

式中:δ¹⁸O_{leaf}和δ¹⁸O_{xylem}分别表示叶片水与木质部水δ¹⁸O,单位为‰。

1.5.2 叶片水 δ¹⁸O 富集模拟

广泛使用的叶水富集模型由 Craig-Gordon 模型(后简称 C-G 模型)修改得到,用于预测海洋表面蒸发水汽 同位素组成^[32]:

$$\delta_E = \frac{\alpha_K \left(\frac{\delta_L}{\alpha^+} - h \delta_V \right)}{1 - h}$$
(6)

式中: δ_L 和 δ_V 分别为待蒸发液态水和水汽同位素比值; α_K 和 α^+ 分别为动力分馏系数^[33]和平衡分馏系数^[34]; $h=e_a/e_i$ 为环境水汽压与叶肉间隙水汽压比值;同位素稳态假设(ISS)蒸腾水汽同位素比值等于木质部水同 位素比值。

叶水同位素富集用 Δ 表示^[35],单位为‰, Dongmann 等^[36] 修改 C-G 模型并模拟叶片蒸发点水同位素 富集:

$$\Delta_{c} \approx \varepsilon^{+} + \varepsilon_{k} + (\Delta_{V} - \varepsilon_{k}) \frac{e_{a}}{e_{i}}$$
⁽⁷⁾

式中: Δ_c 为叶片蒸发点水同位素富集值; ε^{\dagger} =1000(1-1/ α^{\dagger}),定义为受温度控制的平衡分馏效应。

$$\varepsilon_k = \frac{(\alpha_{ks} - l)r_s + (\alpha_{kb} - l)r_b}{r_s + r_b}$$
(8)

式中: ε_k 定义为水分子克服气孔阻力(r_s)和边界层阻力(r_b)的动力学分馏效应,取 ε_k =28‰^[33]。

参考 Horita 和 Wesolowski^[34]计算¹⁸0 的平衡分馏系数(α_o^+):

$$1000 \ln\alpha_{o}^{+} = -7.685 + \frac{6.7123 \times 10^{3}}{T} - \frac{1.6664 \times 10^{6}}{T^{2}} + \frac{0.35041 \times 10^{9}}{T^{3}}$$
(9)

式中:T为温度,单位为K。

C-G 模型模拟叶片蒸发点水同位素值会高估全叶水同位素比值^[13],2-Pool 模型和 Péclet 模型用于修正这种偏差。2-Pool 模型描述两个离散水池的比例混合^[37]:

$$\Delta_L = \Delta_C (1 - f_u) \tag{10}$$

式中: f_u 为全叶水中 δ^{18} O 未富集水比例,参考 Kannenberg 等^[22]的方法对 f_u 进行参数化。

Péclet 模型则描述由叶片水平流和叶片蒸发点富集水反向扩散形成的叶水富集梯度^[22,32]:

$$\Delta_L = \frac{\Delta_C (1 - e^{-P_c})}{P_c} \tag{11}$$

式中: P_e 为 Péclet 数,代表叶片水平流与扩散传输的比率, $P_e = EL/CD$; E 是蒸腾速率; L 是有效路径长度; C 是水的摩尔密度(5.55×10⁴ mol/m³); $D = 97.5 \times 10^{-9} \exp(-\frac{577}{T+128})$ 是受 T 影响的液态水分子扩散系数。参考 Song 等^[38]的研究方法对侧柏叶片的 L 进行参数化。

1.6 数据处理

采用 Tukey-HSD 检验各环境因子、E、 g_s 和 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的差异,用最小二乘线性回归与皮尔逊相关分析评估 $\Delta^{18}O_{LW}$ 与环境因子、E和 g_s 的关系,采用均方根误差(RMSE)检验模型模拟效果,采用 Excel 处理数据,SPSS 统计分析,Sigmaplot 绘图。

2 结果

2.1 环境因子变化

图 1 所示, 2021 年 5—8 月总降水量为 594.8 mm, 5—6 月的降水量(15.8 mm、88.7 mm)低于 7—8 月 (385.0 mm、105.3 mm), 7—8 月的降水占总降水的 82.4 %。受降水影响, RH、VPD 和 SWC 的季节差异显著

(*P*<0.05)(表1),7—8月平均*RH*和平均SWC分别为(90.5±9.6)%和(30.5±4.2)%,显著高于5—6月平均 *RH*((51.9±26.1)%)和平均SWC((12.1±3.6)%)。7—8月平均VPD((0.33±0.34)kPa)低于5—6月的平均 VPD((1.53+0.92)kPa)。除个别日期外,5—8月*T*和*R*_n的季节差异不显著(*P*>0.05)。基于7—8月高降水 量、高*RH*、高SWC和低VPD的水文气候特征(5—6月与之相反),并结合已有研究中北京山区季节性降水的 描述^[39—40],划分5—6月为旱季,7—8月为雨季。



图 1 2021 年 5-8 月北京山区旱/雨季环境因子变化

Fig.1 Variations of environmental factors in the dry/rainy season in Beijing mountainous area from May to August 2021

表1 北京山区旱/雨季环境因子的单因素方差分析(平均值±标准差)

Tabla 1	One wew	ANOVA	of anyironmontal	factors in	the dry	/roinv	concon in	Raijing	mountainous	ara
rapie r	Une-way	ANUYA	of environmental	factors m	the ary	// rainy	season m	Derjing	mountamous	area

季节 Season	月份 Month	<i>P</i> /mm	RH/%	VPD/kPa	<i>T</i> ∕ °C	SWC/%	$R_{\rm n}/$ (µmol m ⁻² s ⁻¹)
旱季	5(n=31)	$0.51 \pm 1.67 c$	$42.98{\pm}20.70{\rm c}$	$1.60 \pm 0.63 a$	$22.70{\pm}2.54\mathrm{b}$	$10.91{\pm}0.18\mathrm{b}$	245.24±75.50a
Dry season	6(n=30)	$2.96{\pm}7.88{\rm b}$	$61.17{\pm}28.16\mathrm{b}$	$1.46 \pm 1.45a$	26.57±2.86a	$13.36 \pm 4.82 \mathrm{b}$	228.04±104.67a
雨季	7(n=31)	12.42±22.63a	$94.08 \pm 7.28a$	$0.22 \pm 0.27 \mathrm{b}$	26.97±1.77a	30.26±5.74a	$158.71{\pm}89.48\mathrm{b}$
Rain season	8(n=31)	$3.29{\pm}9.80{\rm b}$	$87.00 \pm 10.42a$	$0.44 \pm 0.37 \mathrm{b}$	25.89±1.95a	30.70±1.60a	194.61±73.62a

P:降水量 Precipitation; RH:相对湿度 Relative humidity; VPD:饱和水汽压差 Vapor pressure difference; T:温度 Temperature; SWC:土壤含水量 Soil water content; R_n:太阳净辐射 Solar radiation, 下同; 同列不同小写字母表示在月份间差异显著(P<0.05); 表中"平均值±标准差"表示该月份 相关环境因子的日均值; "n"表示天数

2.2 蒸腾速率与气孔导度变化

图 2 所示,旱季与雨季的蒸腾速率(E)和气孔导度(g_s)呈"单峰型"日变化。旱季 E 峰值分别为 1.67、

http://www.ecologica.cn

1.63、1.55 mmol m⁻² s⁻¹,均在 12:00 出现,低值在 21:00 出现,极差分别为 1.63、1.59 和 1.52 mmol m⁻² s⁻¹。雨季 *E* 峰值分别为 2.25、2.24 和 2.05 mmol m⁻² s⁻¹,均在 13:00 出现,低值在 21:00 出现,极差分别为 2.18、2.18 和 1.99 mmol m⁻² s⁻¹。旱季 *g*_s 峰值分别为 0.15、0.13 和 0.13 mol m⁻² s⁻¹,雨季 *g*_s 峰值分别为 0.19、0.20 和 0.19 mol m⁻² s⁻¹,旱/雨季叶片 *g*_s 峰值和低值出现时间均与 *E* 一致,但雨季 *g*_s 峰值出现时间滞后旱季约 1 h。雨季 侧柏叶片 *E* 和 *g*_s 均显著高于旱季(*P*<0.05),表现出更强的蒸腾作用。







2.3 侧柏叶片水 δ¹⁸O 富集变化

旱/雨季侧柏叶片水氧同位素组成($\delta^{18}O_{leaf}$)呈现出"低-高-低"的日变化,呈一定波动且各观测日差异明显(图 2)。旱季 $\delta^{18}O_{leaf}$ 为 3.92‰—13.21‰, $\delta^{18}O_{leaf}$ 最大值和最小值分别在 13:00 和 6:00 出现;雨季 $\delta^{18}O_{leaf}$ 的

7

变化范围为 0.21%—7.62‰, $\delta^{18}O_{leaf}$ 最大值和最小值分别在 15:00 和 6:00 出现。旱季侧柏 $\delta^{18}O_{leaf}$ 显著高于雨季的 $\delta^{18}O_{leaf}(P<0.05)$ 。与 $\delta^{18}O_{leaf}$ 类似,旱/雨季侧柏叶片水 $\delta^{18}O$ 富集度($\Delta^{18}O_{LW}$)也呈明显的"低-高-低"的日变化模态,且旱季 $\Delta^{18}O_{LW}$ 显著高于雨季(图 2)。旱季 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的变化范围为 9.53%—19.38‰,均值为(14.17± 2.05)‰;而雨季 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的变化范围为 3.05%—11.97‰,均值为(7.79±2.13)‰(图 2)。旱季 $\Delta^{18}O_{LW}$ 随时间的最小二乘非线性回归拟合系数 R^2 分别为 0.899、0.729 和 0.933;雨季 R^2 分别为 0.904、0.738 和 0.853。 2.4 环境及生理因子和 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的关系

图 3 所示,旱季 T 和 RH 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的线性回归方程分别为: $y=0.41x+2.13(R^2=0.50)$ 和 y=-0.09x+17.18($R^2=0.37$),但 VPD 和 R_n 与 $\delta^{18}O_{LW}$ 的线性回归关系不明显;雨季 T、RH 与 VPD 分别与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 呈现出弱正相关、弱负相关和弱正相关的线性回归关系, R^2 分别为 0.28、0.18 和 0.21,但雨季 R_n 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的线性关系并不显著。同时,无论是雨季还是旱季,侧柏叶片的 E 和 g_s 均与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 呈现出弱正相关的线性回归关系, R^2 分别为 0.30、0.25、0.16 和 0.31。

Pearson 相关分析表明,旱季 $T_{XH}, E \ \pi_{g_s} 与 \Delta^{18}O_{LW}$ 的 Pearson 相关系数分别为 0.711、-0.612、-0.536 和 -0.400,均通过 P < 0.01 或 P < 0.05 双尾检验, $T_{XE} \ \pi_{g_s} = \Delta^{18}O_{LW}$ 呈正相关, $RH = \Delta^{18}O_{LW}$ 呈负相关(表 2)。而 R_n 、VPD 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的 P 值分别为 0.16 和 0.96,说明 R_n 、VPD 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的关系并不显著。雨季 T_{XH} 、VPD、E和 $g_s = \Delta^{18}O_{LW}$ 的 Pearson 相关系数分别为 0.517、-0.429、0.456、0.490、0.545,均通过 P < 0.01 双尾检验,但 R_n 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的 P 值为 0.309,说明雨季 R_n 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的关系不显著,而 VPD 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的关系有所提升。仅有 RH与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 呈极显著负相关,而其余环境因子、 $E \ \pi_{g_s}$ 均与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 呈极显著正相关。旱/雨季侧柏叶片生理因 子与环境因子之间的关系也十分密切,呈现出显著或极显著相关性(表 2)。

Table 2	Pearson correlation a	analysis of $\Delta^{18}O_1$	Lw with environn	nental factors, tra	nspiration rate	and stomatal con	nductance
旱季 Dry season	$\Delta^{18}\mathrm{O}_{\mathrm{LW}}$	Т	RH	VPD	$R_{\rm n}$	Ε	g_s
$\Delta^{18} \mathrm{O_{LW}}$	1	0.711 **	-0.612 **	-0.007	0.206	0.546 *	0.400 *
Т		1	-0.870 **	0.165	0.549 **	0.665 *	0.400 *
RH			1	-0.516 **	-0.258	-0.364 *	-0.291 *
VPD				1	0.399 **	0.526 **	0.492 **
$R_{ m n}$					1	0.773 **	0.852 **
Ε						1	0.943 **
g_s							1
雨季 Rain season	$\Delta^{18}\mathrm{O}_{\mathrm{LW}}$	Т	RH	VPD	$R_{\rm n}$	Ε	g_s
$\Delta^{18}{\rm O}^{}_{\rm LW}$	1	0.517 **	-0.429 **	0.456 **	0.152	0.490 **	0.545 **
Т		1	-0.801 **	0.811 **	0.782 **	0.902 **	0.915 **
RH			1	-0.993 **	-0.671 **	-0.757 **	-0.752 **
VPD				1	-0.671 **	0.745 **	0.744
$R_{ m n}$					1	0.747 **	0.728 **
Ε						1	0.928 **
g_s							1

表 2 $\Delta^{18}O_{LW}$ 与环境因子、蒸腾速率和气孔导度的 Pearson 相关分析

 $\Delta^{18}O_{LW}$:叶片水 $\delta^{18}O$ 富集度 $\delta^{18}O$ enrichment in leaf water; E:蒸腾速率 Transpiration rate; g_s : 气孔导度 Stomatal conductance; ** 和*分别表示在 P<0.01 和 P<0.05 水平显著

2.5 同位素稳态模型模拟 Δ¹⁸O_{LW}效果

根据 Kannenberg 等^[22]的研究划定 11:00—15:00 时段满足 ISS 条件,即蒸腾水汽同位素组成等于植物木 质部水同位素组成。如图 4 所示,旱季 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的变化范围为 13.22‰—19.37‰,日变化幅度小于 2.5‰,雨季 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的变化范围为 6.43‰—11.97‰,日变化幅度约 4‰。旱季 C-G 模型、2-Pool 模型与 Péclet 模型模拟的



o 旱季 --- 旱季回归 ● 雨季 --- 雨季回归

图 3 环境因子及生态因子与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的最小二乘线性回归分析 Fig.3 Least squares linear regression analysis between environmental and ecological factors with $\Delta^{18}O_{LW}$

 $\Delta^{18}O_{LW}$ 范围为 15.94%e—26.06%e、14.47%e—21.25%e和 13.25%e—22.19%e,均值为(22.17±0.84)%e、(18.01±0.85)%e和(18.67±0.95)%e。C-G 模型的 $\Delta^{18}O_{LW}$ 模拟值与观测值的重合度低,2-Pool 模型和 Péclet 模型模拟 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的效果较好,模拟值与观测值的重合度分别达到 67 %和 60 %。雨季 C-G 模型、2-Pool 模型和 Péclet 模型预测 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的范围为 12.14%e—16.97%e、7.29%e—13.37%e和 11.30%e—16.42%e,均值为(15.12±0.95)%e、(10.85±0.83)%e和(14.11±0.89)%e,雨季仅有 2-Pool 模型的 $\Delta^{18}O_{LW}$ 模拟值与观测值相近,C-G 模型和 Péclet 模型的 $\Delta^{18}O_{LW}$ 模拟值均高于观测值。



图 4 同位素稳态 C-G 模型、2-Pool 模型和 Péclet 模型对 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的模拟 Fig.4 Simulations of C-G, 2-Pool and Péclet models to $\Delta^{18}O_{LW}$ under the isotope steady state

2.6 Δ¹⁸O_{LW}观测值与模拟值比较

以 $\Delta^{18}O_{LW}$ 观测值为纵坐标,C-G 模型、2-Pool 模型和 Péclet 模型得到的 $\Delta^{18}O_{LW}$ 模拟值为横坐标建立 1:1 图(图 5),三角斜边代表斜率(K)为1的1:1 趋势线。 $\Delta^{18}O_{LW}$ 模拟值与观测值的回归方程分别为:y = 0.65x+0.89 ($R^2 = 0.69$)、y = 0.94x+0.72 ($R^2 = 0.70$)和y=0.77x+0.63 ($R^2 = 0.63$)。2-Pool 模型得到的回归方程决定 系数最大、K 最接近 1,且 RSME 值最小,说明 2-Pool 模型对 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的模拟优于 C-G 模型和 Péclet 模型。

3 讨论

3.1 环境与生理因子对 Δ¹⁸O_{LW}的影响

多数研究表明 T_RH_VPD 等环境因子影响 $\Delta^{18}O_{LW}$ 。Dongmann 等^[36] 发现夏栎(Quercus robur) 与欧洲山



Fig.5 Comparison of observed- $\Delta^{18}O_{LW}$ and simulated- $\Delta^{18}O_{LW}$



毛榉(*Fagus sylvatica*)的 $\Delta^{18}O_{LW}$ 与T呈正相关,周盼盼等^[41]发现侧柏叶水 $\delta^{18}O$ 与T呈弱正相关。本文结果中,旱季和雨季侧柏 $\Delta^{18}O_{LW}$ 与T的相关系数分别为0.711和0.517,且在P<0.01水平极显著,线性回归中 $\Delta^{18}O_{LW}$ 也随T升高而增大。Kannenberg 等^[22]和Wu等^[24]研究表明, $\Delta^{18}O_{LW}$ 与RH呈显著负相关,RH升高,水分子从气孔扩散的阻力会增大,抑制蒸腾导致 $\Delta^{18}O_{LW}$ 降低。娄源海等^[42]研究也证实RH是控制叶片水 $\delta^{18}O$ 的重要因子。本研究发现 $\Delta^{18}O_{LW}$ 与RH呈负相关,在旱季和雨季相关系数分别为-0.612和-0.429,雨季 $\Delta^{18}O_{LW}$ 与VPD呈正相关性,相关系数0.456,均通过P<0.01双尾检验。环境因子对 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的影响会通过控制平衡分馏^[34]和动力分馏^[33]过程实现:气孔与角质层是叶片水分进入大气的主要路径,液态水会蒸发为气态水以降低释放过程中受到的扩散阻力,平衡分馏便会发生;而水汽扩散受到气孔阻力与边界层阻力影响,动力分馏便会发生。 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的平衡分馏与动力分馏均受到T的影响^[43],T是影响热力学平衡分馏系数的关键因子。T越高、气孔界面上水分子活跃速率越高,扩散速率越快,水分子间氢键更易断裂,T可间接影响动力学分馏。而RH和 VPD影响水汽从气孔向外界扩散的阻力大小^[25,33],高RH(低 VPD)的环境下,外界环境的水汽分子含量高,叶片气孔内外不易形成水汽浓度梯度,气孔内水汽向外界逸散的阻力加大,故与动力学分馏密切相关。

植物 $\Delta^{18}O_{LW}$ 还可能受生理因子如 $E_{\chi g_s}$ 、气孔密度或叶肉细胞壁结构影响。本研究发现侧柏叶片 $E_{\chi g_s}$ 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 呈正相关性,与 *RH* 呈负相关性,支持上述观点。蒸腾作用越强时,气孔蒸散量越大, $\Delta^{18}O_{LW}$ 就越富 集^[28]。Sheshshayee 等^[44]研究也表明水稻(*Oryza sativa L.*)的 $E_{\chi g_s}$ 和 $\Delta^{18}O_{LW}$ 呈正相关,气孔关闭会降低叶片 g_s ,抑制叶水 $\Delta^{18}O_{LW}$ 。Sternberg 和 Manganiello^[45]分析气孔大小与密度对 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的影响,发现气孔密度低且孔 隙大的叶片,叶水 $\Delta^{18}O_{LW}$ 较低。Larcher 等^[26]基于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)水培实验研究,证实了高气孔 密度能促进 $\Delta^{18}O_{LW}$ 增加。

3.2 旱/雨季侧柏 $\Delta^{18}O_{LW}$ 差异的原因

经研究发现北京山区旱季叶水 $\Delta^{18}O_{LW}$ 显著高于雨季。5—8月为植物生长旺季,排除侧柏蒸腾量下降引起 7—8月叶水 $\Delta^{18}O_{LW}$ 降低^[21]。本研究认为降雨量、 $RH(ext{ of VPD})$ 、T、SWC 等环境因子综合作用导致侧柏叶水 $\Delta^{18}O_{LW}$ 在旱季与雨季的显著差异。

叶片气孔内外水汽浓度梯度影响水分子扩散方向与逃逸速率^[25],可采用 e_a/e_i 或 Δe 量化,用于解释旱季和雨季叶水 $\Delta^{18}O_{LW}$ 差异的水文学机制。研究表明,旱季 e_a/e_i 、 Δe 与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的线性回归关系不明显,而雨季

 $e_a/e_i \Delta e = \Delta^{18}O_{LW}$ 的线性回归方程分别为 y = -26.01x + 23.52 ($R^2 = 0.87$)和 y = 2.44x - 2.28 ($R^2 = 0.75$)(图 6)。旱季 RH 低,林内水汽浓度低于叶肉间隙水汽浓度, $e_i > e_a$,导致 h < 1或 $\Delta e > 0$,水分子从气孔逸散, $\Delta^{18}O_{LW}$ 因水分子逸出而增大。但雨季 RH 高,林内水汽浓度高于或近似等于叶肉间隙水汽浓度, $e_i \leq e_a$,导致 h > 1或 $\Delta e \leq 0$,抑制水分子从气孔扩散,进而导致 $\Delta^{18}O_{LW}$ 降低。Lehmann 等^[46]认为高湿度大气环境会抑制叶片气孔 内水分子逸散,Eller 等^[47]表明 RH 较高甚至会发生叶片吸水,均支持本研究结果。本研究表明,雨季 e_a/e_i 与 侧柏 $\Delta^{18}O_{LW}$ 呈负相关, Δe 与侧柏 $\Delta^{18}O_{LW}$ 呈正相关(图 6),解释了旱季与雨季 $\Delta^{18}O_{LW}$ 差异的原因。另外,雨季 SWC 较高会间接降低侧柏 $\Delta^{18}O_{LW}$,因为高 SWC 有利于根系吸水和木质部输水,叶片水能及时补给, $\Delta^{18}O_{LW}$ 会 被 $\delta^{18}O$ 贫化的土壤水抵消。



图 6 e_a/e_i 、 Δe 和 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的关系

Fig.6 The relationship between $e_a/e_i \Delta e$ and $\Delta^{18}O_{LW}$

3.3 叶水同位素富集模型模拟 Δ¹⁸O_{LW}

本研究中的模型仅满足同位素稳态假设,是分析叶脉至蒸发点单方向的一维水平模型,并未考虑同位素 非稳态假设(NSS),NSS认为叶片蒸腾水汽的 $\delta^{18}O$ 仅在中午时刻与木质部水 $\delta^{18}O$ 大致相等,其余时刻均不满 足^[48],而肉质化程度高或蒸腾速率低的植物叶片更难达到同位素稳态,长期处于 NSS 状态^[49]。Cernusak 等^[13]表明 C-G 稳态模型会高估侧柏 $\Delta^{18}O_{LW}$,与本研究结果相符。叶片蒸发点 $\delta^{18}O$ 富集水会逆向扩散并与叶 脉未富集水混合,构成全叶 $\Delta^{18}O_{LW}$ 。2-Pool 模型和 Péclet 模型添加修正参数 f_u 和 P_e ,获得更接近观测 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的模拟值。Barbour 等^[17]研究发现裸子植物叶片具有维管束结构,不易产生 Péclet 效应理论假设的 $\Delta^{18}O_{LW}$ 富 集梯度。但 Kannenberg 等^[22]和 Gerlein-Safdi 等^[50]分别在针叶植物(*Pinus contorta* 和 *Pinus ponderosa*)和阔叶 植物(*Colocasia esculenta*)中观察到叶水 $\Delta^{18}O_{LW}$ 富集梯度,有效证实了 Péclet 效应理论在预测叶水 $\Delta^{18}O_{LW}$ 方面 的发展前景。叶片水分周转时间(τ)为单位叶面积含水量与蒸腾量的商^[51], τ 在白天正午时刻较短(符合 ISS 条件),但在早晨和夜间时刻较长(符合 NSS 条件)^[52]。Xiao 等^[53]的研究强调叶水同位素模型建模时考虑 τ 的必要性,在动力学分馏参数化中忽略 τ 会导致对夜间 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的低估,但 τ 对白天 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的总体影响不大, 故 ISS 条件下,Dongmann 等^[36]提出的 C-G 模型及后续修正模型(2-Pool 模型和 Péclet 模型)将 τ 设置为固定 常数。本研究虽未深入分析 τ 的影响机制,但多数研究已经证实 τ 对 $\Delta^{18}O_{LW}$ 具有重要作用^[54],高叶片含水 量^[55]或低潜热通量^[56]会导致 τ 延长,并限制 ISS 蒸腾条件的出现。

本结果可用于模型筛选的初步建议,未来需考虑从非稳态效应、混合路径 Péclet 效应、叶片水分周转时间 以及多维模型构建等角度构建并验证精度更高的叶水同位素富集模型。但本研究结果仍具一定生态水文意 义:一方面,本研究证实了叶水同位素富集值对水文环境变化具有高敏感性,暗示其作为评估植物对水文环境 变化反馈的代用指标的可能性;另一方面,本研究侧面强调了稳定氢氧同位素示踪在定量评估生态系统生态 水文成分间的关系方面具有巨大的应用潜力。

4 结论

降雨量、*RH*(或 VPD)、*T*、SWC 等环境因子的综合作用,共同导致北京山区侧柏 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的季节异质性。旱季侧柏林内 *RH*低(VPD 高),林内水汽压低于叶肉间隙水汽压($e_a/e_i < 1$ 或 $\Delta e > 0$),水分子更易从气孔蒸发,从而导致 $\Delta^{18}O_{LW}$ 增大;而雨季恰恰相反,侧柏林内高水汽浓度(*RH* 高)导致林内水汽压大于或等于叶肉间隙水 汽压($e_a/e_i \ge 1$ 或 $\Delta e \le 0$),抑制 $\Delta^{18}O_{LW}$ 增大,甚至会发生叶片吸水现象。

评估三种稳态模型模拟结果, C-G 模型模拟叶片蒸发点水同位素富集值会高估侧柏 $\Delta^{18}O_{LW}$, 2-Pool 模型 模拟值与 $\Delta^{18}O_{LW}$ 观测值拟合回归方程的决定系数最大($R_{2-Pool}^2 = 0.70 > R_{C-G}^2 = 0.69 > R_{Péclet}^2 = 0.63$), 斜率最接近 1($K_{2-Pool} = 0.94 > K_{Péclet} = 0.77 > K_{C-G} = 0.65$), 且 RSME 值最小(RSME_{2-Pool} = 2.24 < RSME_{Péclet} = 3.55 < RSME_{C-G} = 5.40), 说明 2-Pool 模型对 $\Delta^{18}O_{LW}$ 的模拟总体优于 C-G 模型和 Péclet 模型。未来可以从 NSS 效应、混合路径 Péclet 效应理论以及多维模型构建等角度修正并评估更高精度叶水同位素富集模型。

参考文献(References):

- Schlaepfer D R, Bradford J B, Lauenroth W K, Munson S M, Tietjen B, Hall S A, Wilson S D, Duniway M C, Jia G S, Pyke D A, Lkhagva A, Jamiyansharav K. Climate change reduces extent of temperate drylands and intensifies drought in deep soils. Nature Communications, 2017, 8: 14196.
- [2] Clark J S, Iverson L, Woodall C W, Allen C D, Bell D M, Bragg D C, D'Amato A W, Davis F W, Hersh M H, Ibanez I, Jackson S T, Matthews S, Pederson N, Peters M, Schwartz M W, Waring K M, Zimmermann N E. The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. Global Change Biology, 2016, 22(7): 2329-2352.
- [3] Dubbert M, Werner C. Water fluxes mediated by vegetation: emerging isotopic insights at the soil and atmosphere interfaces. New Phytologist, 2019, 221(4): 1754-1763.
- [4] Rothfuss Y, Javaux M. Reviews and syntheses: isotopic approaches to quantify root water uptake: a review and comparison of methods. Biogeosciences, 2017, 14(8): 2199-2224.
- [5] Penna D, Hopp L, Scandellari F, Allen S T, Benettin P, Beyer M, Geris J, Klaus J, Marshall J D, Schwendenmann L, Volkmann T H M, von Freyberg J, Amin A, Ceperley N, Engel M, Frentress J, Giambastiani Y, McDonnell J J, Zuecco G, Llorens P, Siegwolf R T W, Dawson T E, Kirchner J W. Ideas and perspectives: Tracing terrestrial ecosystem water fluxes using hydrogen and oxygen stable isotopes-challenges and opportunities from an interdisciplinary perspective. Biogeosciences, 2018, 15(21): 6399-6415.
- [6] 汤显辉,陈永乐,李芳,宋欣.水同位素分析与生态系统过程示踪:技术、应用以及未来挑战.植物生态学报,2020,44(4):350-359.
- [7] Barbour M M. Stable oxygen isotope composition of plant tissue: a review. Functional Plant Biology, 2007, 34(2): 83-94.
- [8] Holloway-Phillips M, Cernusak L A, Barbour M, Song X, Cheesman A, Munksgaard N, Stuart-Williams H, Farquhar G D. Leaf vein fraction influences the Péclet effect and ¹⁸ O enrichment in leaf water. Plant, Cell & Environment, 2016, 39(11): 2414-2427.
- [9] Farquhar G D, Lloyd J, Taylor J A, Flanagan L B, Syvertsen J P, Hubick K T, Wong S C, Ehleringer J R. Vegetation effects on the isotope composition of oxygen in atmospheric CO₂. Nature, 1993, 363(6428): 439-443.
- [10] Luz B, Barkan E. The isotopic composition of atmospheric oxygen. Global Biogeochemical Cycles, 2011, 25(3): n/a.
- [11] Gessler A, Ferrio J P, Hommel R, Treydte K, Werner R A, Monson R K. Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. Tree Physiology, 2014, 34(8): 796-818.
- [12] Kahmen A, Schefuß E, Sachse D. Leaf water deuterium enrichment shapes leaf wax n-alkane δD values of angiosperm plants I: Experimental evidence and mechanistic insights. Geochimica et Cosmochimica Acta, 2013, 111: 39-49.
- [13] Cernusak L A, Barbour M M, Arndt S K, Cheesman A W, English N B, Feild T S, Helliker B R, Holloway-Phillips M M, Holtum J A M, Kahmen A, McInerney F A, Munksgaard N C, Simonin K A, Song X, Stuart-Williams H, West J B, Farquhar G D. Stable isotopes in leaf water of terrestrial plants. Plant, Cell & Environment, 2016, 39(5): 1087-1102.
- [14] Parkes S D, McCabe M F, Griffiths A D, Wang L X, Chambers S, Ershadi A, Williams A G, Strauss J, Element A. Response of water vapour Dexcess to land-atmosphere interactions in a semi-arid environment. Hydrology and Earth System Sciences, 2017, 21(1): 533-548.
- [15] Farquhar G D, Cernusak L A. On the isotopic composition of leaf water in the non-steady state. Functional Plant Biology, 2005, 32(4): 293-303.
- [16] Timofeeva G, Treydte K, Bugmann H, Salmon Y, Rigling A, Schaub M, Vollenweider P, Siegwolf R, Saurer M. How does varying water supply

affect oxygen isotope variations in needles and tree rings of Scots pine? Tree Physiology, 2020, 40(10): 1366-1380.

- [17] Barbour M M, Loucos K E, Lockhart E L, Shrestha A, McCallum D, Simonin K A, Song X, Griffani D S, Farquhar G D. Can hydraulic design explain patterns of leaf water isotopic enrichment in C₃ plants? Plant, Cell & Environment, 2021, 44(2): 432-444.
- [18] Xiao W, Wei Z W, Wen X F. Evapotranspiration partitioning at the ecosystem scale using the stable isotope method—a review. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 263: 346-361.
- [19] Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, Templer P H, Tu K P. Stable isotopes in plant ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33: 507-559.
- [20] Zhan L C, Chen J S, Li L, Xin P. Plant water use strategies indicated by isotopic signatures of leaf water: Observations in southern and northern China. Agricultural and Forest Meteorology, 2019, 276: 107624.
- [21] Plavcová L, Hronková M, Šimková M, Květoň J, Vráblová M, Kubásek J, Šantrůček J. Seasonal variation of δ¹⁸O and δ²H in leaf water of Fagus sylvatica L. and related water compartments. Journal of Plant Physiology, 2018, 227: 56-65.
- [22] Kannenberg S A, Fiorella R P, Anderegg W R L, Monson R K, Ehleringer J R. Seasonal and diurnal trends in progressive isotope enrichment along needles in two pine species. Plant, Cell & Environment, 2021, 44(1): 143-155.
- [23] Liu J Z, Jiang C, Wu H W, Guo L, Zhang H W, Zhao Y. Controls on leaf water hydrogen and oxygen isotopes: a local investigation across seasons and altitude. Hydrology and Earth System Sciences, 2023, 27(2): 599-612.
- [24] Wu Y J, Du T S, Wang L X. Isotope signature of maize stem and leaf and investigation of transpiration and water transport. Agricultural Water Management, 2021, 247: 106727.
- [25] Goldsmith G R, Lehmann M M, Cernusak L A, Arend M, Siegwolf R T W. Inferring foliar water uptake using stable isotopes of water. Oecologia, 2017, 184(4): 763-766.
- [26] Larcher L, Hara-Nishimura I, Sternberg L. Effects of stomatal density and leaf water content on the ¹⁸O enrichment of leaf water. New Phytologist, 2015, 206(1): 141-151.
- [27] Ellsworth P Z, Ellsworth P V, Mertz R A, Koteyeva N K, Cousins A B. Leaf cell wall properties and stomatal density influence oxygen isotope enrichment of leaf water. Plant, Cell & Environment, 2023, 46(9): 2694-2710.
- [28] Yu W S, Xu B Q, Lai C T, Ma Y M, Tian L D, Qu D M, Zhu Z Y. Influences of relative humidity and Indian Monsoon precipitation on leaf water stable isotopes from the southeastern Tibetan Plateau. Geophysical Research Letters, 2014, 41(21): 7746-7753.
- [29] 罗伦, 余武生, 万诗敏, 周平. 植物叶片水稳定同位素研究进展. 生态学报, 2013, 33(4): 1031-1041.
- [30] Schultz N M, Griffis T J, Lee X H, Baker J M. Identification and correction of spectral contamination in 2H/1H and ¹⁸O/16O measured in leaf, stem, and soil water. Rapid Communications in Mass Spectrometry, 2011, 25(21): 3360-3368.
- [31] Jia G D, Nehemy M F, Chen L X, Yu X X, Liu Z Q. Ephemeral connectivity between trees and groundwater in a temperate forest in China. Journal of Hydrology, 2022, 610: 127887.
- [32] Farquhar G D, Cernusak L A, Barnes B. Heavy Water Fractionation during Transpiration. Plant Physiology, 2007, 143(1): 11-18.
- [33] Merlivat L. Molecular diffusivities of H2 160, HD160, and H2 ¹⁸O in gases. The Journal of Chemical Physics, 1978, 69(6): 2864-2871.
- [34] Horita J, Wesolowski D J. Liquid-vapor fractionation of oxygen and hydrogen isotopes of water from the freezing to the critical temperature. Geochimica et Cosmochimica Acta, 1994, 58(16): 3425-3437.
- [35] 林光辉. 稳定同位素生态学. 北京: 高等教育出版社, 2013: 22-27.
- [36] Dongmann G, Nürnberg H W, Förstel H, Wagener K. On the enrichment of H2¹⁸O in the leaves of transpiring plants. Radiation and Environmental Biophysics, 1974, 11(1): 41-52.
- [37] Leaney F W, Osmond C B, Allison G B, Ziegler H. Hydrogen-isotope composition of leaf water in C3 and C4 plants: its relationship to the hydrogen-isotope composition of dry matter. Planta, 1985, 164(2): 215-220.
- [38] Song X, Barbour M M, Farquhar G D, Vann D R, Helliker B R. Transpiration rate relates to within- and across-species variations in effective path length in a leaf water model of oxygen isotope enrichment. Plant, Cell & Environment, 2013, 36(7): 1338-1351.
- [39] 张潇,武娟娟,贾国栋,雷自然,张龙齐,刘锐,吕相融,代远萌.降水控制对侧柏液流变化特征及其水分来源的影响.植物生态学报, 2023,47(11):1585-1599.
- [40] 王欣,贾国栋,邓文平,刘自强,刘子赫,邱贵福,李文立.季节性干旱地区典型树种长期水分利用特征与模式.应用生态学报,2021, 32(6):1943-1950.
- [41] 周盼盼,张明军,王圣杰,王杰,赵培培,刘雪梅.兰州城区绿化植物稳定氢氧同位素特征.生态学杂志,2016,35(11):2942-2951.
- [42] 娄源海,余新晓,邓文平,贾国栋,刘自强.北京山区三种植物叶片水δ¹⁸0特征及影响因子.生态学杂志,2016,35(5):1240-1247.
- [43] 梁杰. 红树林叶和冠层的水同位素分馏机制及其应用研究[D]. 北京:清华大学, 2019.
- [44] Sheshshayee M S, Bindumadhava H, Ramesh R, Prasad T G, Lakshminarayana M R, Udayakumar M. Oxygen isotope enrichment (delta¹⁸O) as a

measure of time-averaged transpiration rate. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(422): 3033-3039.

- [45] Sternberg L D S L, Manganiello L M. Stomatal pore size and density in mangrove leaves and artificial leaves: effects on leaf water isotopic enrichment during transpiration. Functional Plant Biology, 2014, 41(6): 648-658.
- [46] Lehmann M M, Goldsmith G R, Schmid L, Gessler A, Saurer M, Siegwolf R T W. The effect of ¹⁸ O-labelled water vapour on the oxygen isotope ratio of water and assimilates in plants at high humidity. New Phytologist, 2018, 217(1): 105-116.
- [47] Eller C B, Lima A L, Oliveira R S. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). New Phytologist, 2013, 199(1): 151-162.
- [48] Cernusak L A, Farquhar G D, Pate J S. Environmental and physiological controls over oxygen and carbon isotope composition of Tasmanian blue gum, *Eucalyptus globulus*. Tree Physiology, 2005, 25(2): 129-146.
- [49] Cernusak L A, Mejia-Chang M, Winter K, Griffiths H. Oxygen isotope composition of CAM and C3 *Clusia species*: non-steady-state dynamics control leaf water ¹⁸O enrichment in succulent leaves. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(11): 1644-1662.
- [50] Gerlein-Safdi C, Gauthier P P G, Sinkler C J, Caylor K K. Leaf water ¹⁸ O and ² H maps show directional enrichment discrepancy in Colocasia esculenta. Plant, Cell & Environment, 2017, 40(10): 2095-2108.
- [51] Lai C T, Ehleringer J R, Bond B J, Kyaw Paw U. Contributions of evaporation, isotopic non-steady state transpiration and atmospheric mixing on the delta¹⁸O of water vapour in Pacific Northwest coniferous forests. Plant, Cell & Environment, 2006, 29(1): 77-94.
- [52] Zhang Y E, Wang D D, Liu Z Q, Yu X X, Jia G D, Chen L H. Assessment of leaf water enrichment of Platycladus orientalis using numerical modeling with different isotopic models. Ecological Indicators, 2020, 111: 105995.
- [53] Xiao W, Lee X H, Wen X F, Sun X M, Zhang S C. Modeling biophysical controls on canopy foliage water ¹⁸O enrichment in wheat and corn. Global Change Biology, 2012, 18(5): 1769-1780.
- [54] Song X, Simonin K A, Loucos K E, Barbour M M. Modelling non-steady-state isotope enrichment of leaf water in a gas-exchange cuvette environment. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(12): 2618-2628.
- [55] Simonin K A, Roddy A B, Link P, Apodaca R, Tu K P, Hu J, Dawson T E, Barbour M M. Isotopic composition of transpiration and rates of change in leaf water isotopologue storage in response to environmental variables. Plant, Cell & Environment, 2013, 36(12): 2190-2206.
- [56] Griffis T J, Lee X, Baker J M, Billmark K, Schultz N, Erickson M, Zhang X, Fassbinder J, Xiao W, Hu N. Oxygen isotope composition of evapotranspiration and its relation to C₄ photosynthetic discrimination. Journal of Geophysical Research, 2011, 116(G1): G01035.