

能量标签技术及其在红树林生态系统 能流研究中的应用

黄振远 ,王 琨* ,王文卿

(厦门大学生命科学院 ,福建 厦门 361005)

摘要 :传统上认为红树林输出的有机质产生巨大的能流 ,支持了巨大的河口和近岸水域生态系统的次级生产。但能量标签技术的研究结果却显示红树林输出的有机质的作用并没有如此巨大。用红树碎屑难消化特性来解释此现象 ,此外数学模型模拟分析发现潮汐的稀释作用也可以解释这种现象。但这两者都不能解释 ,在其他初级生产者稀少时 ,红树材输出的有机质可以被大量利用的现象。在有红树林的河口和近海岸水域生态系统中 ,藻类等非红树初级生产者具有比红树植物更高的初级生产力 ,而且更容易被动物获得和消化。可以认为是藻类等巨大初级生产力的竞争作用导致红树初级生产在消费者组织中很难被发现 ,如此上面提到的难题就能得到很好的解决。此外能量标签技术检测出的是红树的初级生产在消费者组织中的相对比率 ,不是绝对数量值 ,从此角度看 ,能量标签技术的结果与传统观点不是矛盾而是互相补充的关系。由此推测红树的初级生产应该还是被消费者所利用 ,只是它们在消费者初级营养来源组成中占的比例并不大 ,但其绝对数量并不少。这与传统观点认为的红树的初级生产被大量利用 ,支撑了具有巨大的次级生产稍有不同。此外 ,能量标签技术在红树林生态系统中的适用性尚未检验 ,计算食物组成的数学工具不是很完善 ,实验设计上考虑的不够全面 ,对定量研究有一定的影响。

关键词 稳定性同位素 , ^{13}C 能量输出 ,消费者 ,初级生产

文章编号 :1000-0933 (2007)03-1206-11 中图分类号 :Q948 文献标识码 :A

Energy signature technology and its application on energy flux in mangrove ecosystems :a review and outlook

HUANG Zhen-Yuan , WANG Mao* , WANG Wen-Qing

School of Life Sciences , Xiamen University , Xiamen 361005 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (3) :1206 ~ 1216.

Abstract : A central view of tropical estuarine ecology is that export of organic matter from mangroves represents a major energy pathway and support much of the secondary production of estuaries and nearshore waters. Nevertheless , recent results , especially those obtained using energy signature technology , contradict this paradigm. Overall , most studies found a limited role of mangrove detritus in estuarine food webs. Usually only animals collected inside mangrove swamps or in mangrove - lined waterways have depleted carbon isotopic signatures characteristic of mangrove detritus. These findings are explicable by the difficulty in assimilation of mangrove carbon and the dilution effect of the tides. These factors , however , cannot explain the heavy use of mangroves in estuarine habitats when other primary production sources are scarce. Algae and other primary production sources (e. g. seagrass) have much higher productivity than mangrove in estuaries and nearshore

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (40376025)

收稿日期 2006-01-26 ; 修订日期 2006-10-06

作者简介 黄振远 (1979 ~) 男 山东日照人 硕士生 主要从事近海生态学研究. E-mail : zhenyuan_h79@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : wangmao72@hotmail.com

Foundation item : The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40376025)

Received date 2006-01-26 ; **Accepted date** 2006-10-06

Biography : HUANG Zhen-Yuan , Master candidate , mainly engaged in offshore ecology. E-mail : zhenyuan_h79@163.com

waters , and are easy to obtain and digest. So these alternative carbon sources and the complicated food web structure mask the nutrition role of mangroves. If this hypothesis is true then it could offer an explanation for the observation that mangrove litter is heavily used by consumers when other primary production sources are scarce , a phenomenon that cannot be explained by the difficulty in assimilation or tidal dilution. Energy signature technology addresses the relative contribution of mangroves to the consumer's carbon sources , not the biomass in numbers. Energy signature technology addresses the relative proportion of the assimilated carbon from mangrove to all the consumer carbon , not the biomass in numbers. The traditional view is that mangrove primary production supports large consumer biomass but not the relative proportion. With that in mind energy signature technology is not inconsistent with the traditional view but is complementary. We hypothesize that all of mangrove litter production is used by aquatic consumers. The mode of the use is , however , not in terms of dominance in the consumer (s tissue but small contributions to many individuals. One blemish of past isotopic studies is that none has directly tested the applicability of the approach to food web links between consumer and mangrove. Another blemish is that what isotopic data indicated was the proportion of the assimilated carbon from mangrove to all the consumer carbon , not its importance. For example algae could get into food webs directly through consumption by all kinds of fishes but mangrove litter must be consumed by crabs first and then perhaps by fish. So in fish tissue there will be much less carbon from mangrove than from algae if the initial primary production in terms of carbon mass of mangrove and algae is equal. Because the carbon mass of mangrove is much reduced after crab digestion and absorption. Digestion and absorption will affect the importance of different carbon sources too , but this issue has been ignored in past studies. The study of energy flux in mangrove ecosystems only focused on particulate organic matter but has ignored dissolved organic carbon (DOC) , which is the dominant form of carbon exported from mangroves. N and P export is also important. It is apparent that mangrove litter is not the main source of primary production fuelling the food chains in estuaries and nearshore waters. Isotope signature technology is not yet a perfect tool for studying these trophic linkages , but the imperfection is in the details.

Key Words : stable isotope ; ¹³C ; energy export ; mangrove ; consumer ; primary production

红树林是热带亚热带海岸潮间带的木本植物群落 ,是海湾河口生态系统重要的第一生产者 ,也是世界“四大最丰富生物多样性海洋生态系统”之一 ,它具有高生产、高归还和高分解三高特点^[1]。红树林作为沿海地区重要的湿地 ,是许多珍稀动物的栖息地 ,也是生物多样性保护的热点地区^[1] ;同时它以其巨大的生物量和生产力对其附近的河口近岸水域的次级生产有着巨大影响^[2]。红树林区的渔业产值也比其他海洋生态系统的高 ,例如澳大利亚北部和美国佛罗里达红树林区的鱼类生物量分别比其邻近的海草场高 4 ~ 10 倍和 35 倍^[3] ,在澳大利亚红树林中年捕捞生物量高达 5840kg/hm² ,市场价值约为 5330 美元^[4]。研究显示红树林区的渔业产值很高^[3~9] ,这是红树林被保护的重要原因之一^[10]。

能量标签技术即稳定性同位素技术在红树林生态系统中的应用 ,在研究动物的食物来源 ,食物链、食物网、群落结构等方面与传统方法相比具有很大的优势^[11,12] ,特别是在研究小型甚至是微型动物例如蚯蚓等食物来源方面^[13~16]。国外的学者应用此技术解决了许多传统方法不能解决的难题 ,取得了一定的成果^[11]。例如发现在红树林生态系统中 ,动物组织的 C 主要来源不是红树的初级生产^[17,18] ,从而引起研究者的重视。然而学者们从不同角度研究后得出的结果不一致 ,存在争议^[14]。

与国外大量的研究相比 ,能量标签技术在我国生态学和环境科学研究中的应用才刚刚起步^[11] ,国内对红树林与林区水生生物关系的研究还主要集中于鱼类和底栖无脊椎动物的生物多样性调查 ,季节变化和经济鱼类产量的研究^[19~22] ,而在应用能量标签技术研究红树林与河口近海岸水域中消费者的关系方面还是空白。因此本文对此问题作一简单的总结并对某些问题提出一些自己看法 ,促进对红树林的保护与研究。

1 能量标签技术简介

1.1 稳定同位素的特点

元素一般都有几种同位素 ,例如 C 有¹⁴C、¹³C、¹²C ,N 有¹⁵N、¹⁴N ;其中¹⁴C 为放射性同位素 ,¹³C、¹⁵N 为稳定

性同位素。稳定性同位素在大气中的含量在一定程度上是恒定的,当自养生物进行光合作用时,由于光合途径和同位素热力学性质的不同^[23]从而导致光合作用的底物与产物中的¹³C的含量不同,这就是稳定性同位素分馏。动物在同化食物中的C时基本不发生分馏,因而可以用它示踪动物食物的来源。N在光合过程中不发生分馏但在动物的新陈代谢过程中由于酶对¹⁵N的偏好^[24]导致动物组织中的¹⁵N比其食物富集(一般是3‰左右)因而可以利用用动物组织中¹⁵N的富集程度推测动物所处的营养级^[11,12]。

1.2 稳定同位素的测定方法

稳定同位素的测量一般要经过以下几个过程:(1)预处理,(2)气化,(3)干扰物去除,(4)质谱分析^[12]。由于稳定同位素在物质中含量很低,通常采用相对法进行量度,以国际通用的“δ”标记法表示,用公式可以表示为:

$$\delta X = [(R_{sam} - R_{std}) / R_{std}] \times 1000$$

式中 R_{sam} 是样品中元素的重轻同位素丰度之比如(¹³C_{sam}/¹²C_{sam}) R_{std} 是国际通用标准物的重轻同位素丰度之比(如¹³C_{std}/¹²C_{std})^[25]。

1.3 同位素质量平衡方程

计算动物食物组成时的数学工具比较多,主要有质量守恒模型和欧几里得距离模型^[26]。比较准确且在研究红树林能量流中使用较多的是同位素质量平衡方程^[26,27]。李忠义等详细介绍了各种计算方法^[28]。同位素质量平衡方程如下:

$$\delta^{13}C'_i = \sum_{j=1}^n [f'_{ij} (\delta^{13}C_j + \Delta'_C)]$$
$$\delta^{15}N'_i = \sum_{j=1}^n [f'_{ij} (\delta^{15}N_j + \Delta'_N)]$$
$$\sum_{j=1}^n f'_{ij} = 1$$

式中 $\delta^{13}C'_i$ 和 $\delta^{15}N'_i$ 分别是消费者C和N同位素组成; $\delta^{13}C_j$ 和 $\delta^{15}N_j$ 分别为食物C和N同位素组成; Δ'_C 和 Δ'_N 分别为C和N同位素分馏值; f'_{ij} 是不同食物在整体食物中所占比例; n 代表消费者全部食物种类

1.4 稳定同位素技术在红树林生态系统中的运用——能量标签技术

早在1979年就有人提出:消费者的C组成决定于其食物的C组成。不同的生产者有不同的δ值,但生产者和消费者在δ值统一的基础上存在分馏^[29,30]。Twilley将稳定C同位素技术应用于红树林生态系统提出能量标记假说发现红树林输出碎屑的数量和周期性变化取决于红树林的环境特性,Mancera和Twilley用稳定性同位素¹³C的比率验证了能量标签假说^[31],认为应用能量标签技术研究红树林的能流非常合适。

2 红树林与其附近水域中消费者的关系

2.1 传统的研究方法及其缺陷

红树林是热带海岸潮间带最典型最重要的生物群落,有着巨大的面积和生物量,但人们对红树林的了解却一直不够。直到1968年Odum在第二次海洋大会上发表演讲认为:海岸湿地输出的巨大有机质产生巨大的能流物流,支持了河口和近岸水域生态系统中巨大的次级生产^[2]。支持Odum观点的研究结果主要有以下3个:(1)消费者消化道内含物与栖息地两方面分析的结果显示红树林支持了很高的次级生产^[32,33];(2)许多研究发现红树林与其附近的多数近海鱼类有很大的相关性^[3~8];(3)物质平衡计算方面显示红树林是其周围水域次级生产的主要支持者^[34]。由于以上几个方面证据的支持Odum的观点影响很大^[31]。

但消化道内含物分析、统计相关性分析、物质平衡计算,这3种方法都是间接的推断红树林与消费者的营养关系,不够直接精确。另外这些方法本身还存在一定的缺陷,例如消化道内含物分析,通常发现的只是动物摄食的大型的和不容易消化的食物,小型或微型食物还有很容易被消化的食物则通常被忽略。统计相关分析法则只能说明二者具有很大的关系,不能说明具体是什么关系。物质平衡计算有一定说服力但不够精确。而能量标签技术则通过检测消费者组织中的C的组成来揭示消费者的营养来源,比传统方法更直接更有说服

力。因此获得广泛的应用^[11,12]。

2.2 能量标签技术在研究消费者的营养来源中的应用及结果

2.2.1 红树林对消费者的营养贡献

传统认为:红树林能比其他栖息地为鱼类提供更丰富的食物^[7]。总体上红树林对林区食物网的贡献有以下几个方面:(1)红树凋落物是碎屑食物网的基础;(2)红树林林区较其他地区丰富的无脊椎动物的幼虫是鱼类的重要食物;(3)红树林林内和滩涂中的沉积有机质含量较高,营养丰富,是某些动物的重要食物;(4)红树根系的分泌物有利于藻类等浮游生物的生长。这些使红树林生态系统的食物网高度发达且有效率^[35](图1)。

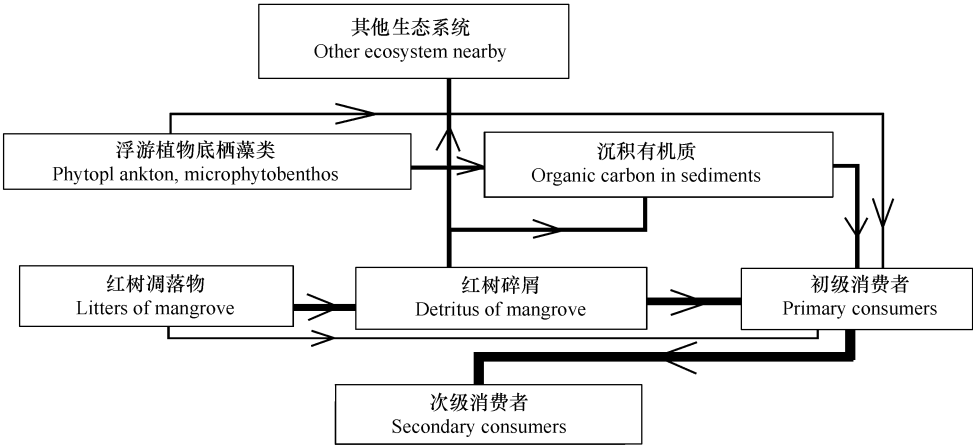


图1 传统上的红树林生态系统能流(线条粗细代表能流的大小)

Fig.1 Energy output flux of mangrove ecosystem in tradition (thread show the scale of energy output flux)

普遍接受的红树林与鱼类高的相关性的主要原因之一,是红树林为鱼类提供了优良的摄食场^[7]。但能量标签技术却研究发现,红树林为鱼类提供优良摄食场的观点与 Odum 的物质输出的理论一样,都是非常片面的^[36]。例如 Melville 和 Connolly 发现,澳大利亚昆士兰的 Moreton 湾红树林边缘泥滩上分布的鱼类的营养最多有 30% 来自¹³C 含量低的初级生产者(红树、盐沼肉质植物)^[37],红树对鱼类的营养作用则更低,具体的需进一步通过另一种稳定同位素,例如³⁴S 在鱼类和红树以及中的分布得到^[38]。在印度 kakinada 湾,潮下带底栖无脊椎动物群具有明显的选择浮游植物和底栖微藻为食物的习性^[39,40]。Bouillon 在研究了 Wildlife Sanctuary 的沉积物、初级生产者(红树、MPB、浮游生物等)、22 种潮间带无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值后发现,大多数潮间带无脊椎动物是以本地和周围水域中的藻类为主要营养来源^[41]。

Melville 和 Connolly 分析了所有可能的生产者(红树、藻类、大型海藻附生植物、底栖微藻、海草、盐沼植物)与 3 种主要的经济鱼类¹³C 组成的空间变化的相关性后发现,红树林与河口海岸生态系统的营养相关性很低,消费者主要的营养来源只能是其他生产者^[42]。运用能量标签技术对红树林林内及其周围的水域中的 DOC、POC 进行追踪研究,也发现红树林对周围生态系统的作用被高估了^[43]。Lee 综合了现有的能量标签技术的结果后,认为支持红树林的初级生产支撑了巨大的近海岸水域次级生产的证据并不充分^[36](表 1)。虽然 Thimdee 等在泰国的 Khung Krabaen 湾的研究发现红树林支持了红树林内生活的部分动物的次级生产,但到目前为止绝大部分的研究结果显示,红树林输出的 C 仅仅被大量发现于红树林内部极小区域内的不多的物种^[41~60]。

所以,来自红树林的 C 并不是河口海岸生态系统水域中消费者组织中 C 的主要组成部分,而林区及附近水域的浮游植物、滩涂上的底栖藻类,还有来自附近其他的生态系统如盐沼、海草场等的有机质中的 C,才是水域中消费者组织中 C 的主要组成部分,但具体到某个地区的红树林,这几种 C 来源的相对重要性会有所不同。具体食物网应修正为如下图 2。

表 1 关于应用稳定同位素示踪技术研究红树林与近海岸营养联系结果的汇总^[36]

Table 1 A summary of the results of energy signature technology studies investigating the mangrove – offshore tropic connection ^[36]				
游泳动物 Nekton species	示踪同位素 Isotope tracers	游泳动物 δ 值 Signature of nekton (‰)	红树植物 δ 值 Signature of mangroves (‰)	红树-消费者 δ 值之差 Difference (‰) (consumer-mangrove)
对虾属 <i>Penaeus</i> spp.	¹³ C	δ ¹³ C : − 14.9 ~ 17.9		δ ¹³ C 6.6 ~ 13.6
新对虾属 <i>Metapenaeus</i> spp.			δ ¹³ C : − 24.5 ~ − 28.8	
细巧仿对虾 <i>Parapeneopsis</i> spp.		δ ¹³ C : − 13.1 ~ − 18.6		δ ¹³ C 5.9 ~ 15.4
对虾属 <i>Penaeus</i> spp.	¹⁵ N , ¹³ C	δ ¹³ C : − 15.3 ~ − 17.8	δ ¹³ C : − 26.7 ~ − 29.8	δ ¹³ C 8.9 ~ 14.5
细巧仿对虾 <i>Parapeneopsis</i> spp.	³⁴ S	δ ¹⁵ N 11.1 ~ 12.1 δ ³⁴ S : − 10.1 ~ − 12.4	δ ¹⁵ N 2.2 ~ 6.3 δ ³⁴ S : − 1.4 ~ − 5.1	δ ¹⁵ N 4.8 ~ 9.9 δ ³⁴ S : − 5.0 ~ − 13.8
对虾属 <i>Penaeus</i> spp.	¹⁵ N , ¹³ C	δ ¹³ C : − 15.5 ~ − 19.6	δ ¹³ C : − 26.9 ~ − 30.0	δ ¹³ C 7.3 ~ 14.5
新对虾属 <i>Metapenaeus</i> spp.		δ ¹⁵ N 8.4 ~ 11.3	δ ¹⁵ N 6.3 ~ 8.0	δ ¹⁵ N : − 0.4 ~ 5.0
对虾属 <i>Penaeus</i> spp.	¹⁵ N , ¹³ C	δ ¹³ C : − 14 ~ − 17	δ ¹³ C : − 27.0 ~ − 28.8	δ ¹³ C 10 ~ 15
新对虾属 <i>Metapenaeus</i> spp.		δ ¹⁵ N 5.210.0	δ ¹⁵ N 1.3 ~ 3.7	δ ¹⁵ N : − 1.5 ~ 8.7
细巧仿对虾 <i>Parapeneopsis</i> spp.	¹⁵ N , ¹³ C	δ ¹³ C : − 18.2 ~ − 20.2	δ ¹³ C : − 24.4 ~ − 28.1	δ ¹³ C 4.2 ~ 9.9
新对虾属 <i>Metapenaeus</i> spp.		δ ¹⁵ N 10.0 ~ 12.6	δ ¹⁵ N 4.0 ~ 12.6	δ ¹⁵ N 40 ~ 8.6
对虾属 <i>Penaeus</i> spp.	¹⁵ N , ¹³ C	δ ¹³ C : − 17.0 ~ − 25.1	δ ¹³ C : − 28.7 ~ − 26.7	δ ¹³ C 1.6 ~ 11.7
新对虾属 <i>Metapenaeus</i> spp.		δ ¹⁵ N 8.4 ~ 11.3	δ ¹⁵ N 4.4 ~ 6.3	δ ¹⁵ N 2.1 ~ 6.9
十足目 Decapod larve	¹⁵ N , ¹³ C	δ ¹³ C : − 17 ~ − 23 δ ¹⁵ N 6.2 ~ 7.7	δ ¹³ C : − 25.5 ~ − 26.8 δ ¹⁵ N 4.4	δ ¹³ C 2.5 ~ 9.8 δ ¹⁵ N 1.8 ~ 3.3
平均值 Mean value		δ ¹³ C : − 15.6 ~ − 19.9		δ ¹³ C 5.9 ± 3.0 ~ 13.1 ± 2.3

2.2.2 消费者不以红树林碎屑为主要食物的原因

在热带河口海岸 ,红树林有非常广阔的面积与很高的净初级生产力^[61]。早期就是用其生产力和物质守恒律^[34]去论证它们对生物网的重要贡献 ,然而新的实验结果却显示红树林的作用并没有如此巨大。如此就存在一个问题 :红树林如此巨大的生产力为何不为消费者所利用 ,它的最终去向又是哪里 ?

Rodell 等发现 ,红树碎屑很难被消费者所同化 ,原因是碎屑的不溶解性和高的 C/N 比^[17]。理论模拟也发现 ,潮汐的稀释作用会使得红树林输出的有机质对周围的生态系统的影响不明显^[62]。实地研究也有相同的结果 ,例如 Chong 等发现在上游的红树林地区 ,对虾组织中的 C 有高达 84% 来自红树植物 ,但在下游随着浮游植物和潮汐影响的增加 ,对虾来自红树植物的 C 下降到 16% ~ 24%^[63]。Rodelli 等发现在潮沟中消费者同化的 C 中 65% 是来自红树植物 ,但比例随着潮沟与红树林距离的增加逐渐下降^[17]。虽然以上这两种解释各自能解释一部分实验结果 ,但都不能解释当其他食物来源稀少时 ,来自红树的 C 可以占消费者组织中 C 的 30% ~ 50%^[10]。而且用高 C/N 比和难溶解性来解释红树碎屑不能被同化 ,也不是很确切。因为红树凋落物在凋落的初期 C/N 比碎屑的 C/N 还要高 ,只是在随后的分解的过程中 ,由于糖等易溶物质的快速丢失而使碎屑的 C/N 降低 ,同时难溶解性增加营养价值减少^[63]。此外红树的净初级生产只有大约 30% 是以凋落物的形式输出的^[66]。

红树林区的浮游植物虽然数量不多但世代更新快 ,在单位时间上输出的生物量相当巨大^[1]。Wafar 等估

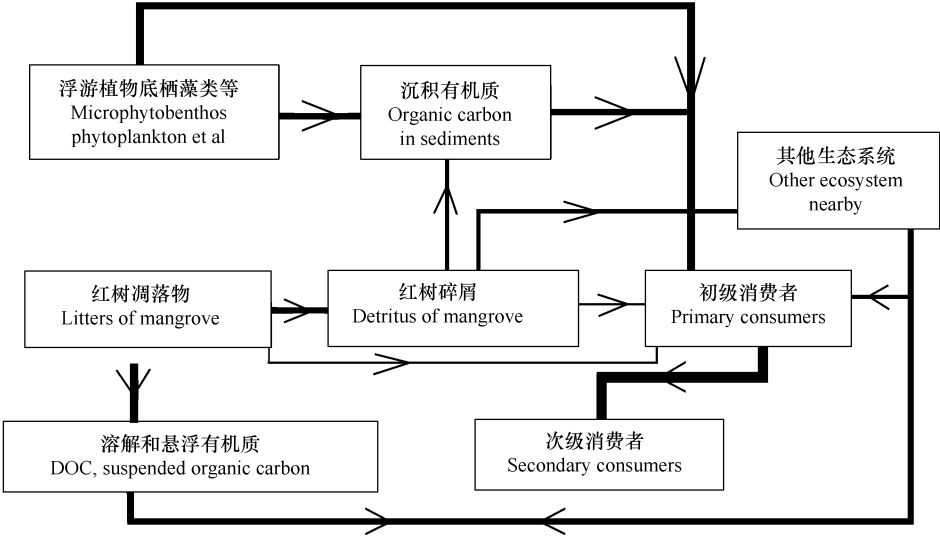


图2 新的红树林生态系统能流 (线条粗细代表能流的大小)
Fig.2 New energy output flux of mangrove ecosystem (thread show the scale of energy output flux)

计在 western Indian estuary 所有潜在的红树林输出的 C 仅仅是浮游植物输出 C 的 37% ,而 N 和 P 等则降到 3% ~4% [64] ;Li 和 Lee 估计在 Deep Bay 红树林仅仅贡献了全部 C 库的 1.8% [65] ;Dehairs 等使用凋落物测量法 ,测得浮游植物的平均重量高达 1.2g C/ (m²·d) [66] ,而在热带红树仅为 5 ~10Mg C/ (hm²·a) [66] 。所有这些结果都显示浮游植物有巨大的生产力 ,可以为水域中的次级生产提供有力的营养支撑。

此外 ,虽然红树林内有限的光线和可溶性单宁的作用 ,限制了林内底栖微藻 (microphytobenthos MPB) 的生产力 [67-68] ,但泥滩内有大量的底栖微藻 (MPB) ,他们被无脊椎动物所摄食 ,底栖微藻 (MPB) 也是其他潮间带生态系统例如盐沼的重要 C 来源 [69-71] ,有学者建议对它们在红树林生态系统中的作用作进一步研究 [72-73] 。

稳定同位素分析显示 红树林附近的海草、海草附生植物、盐沼肉质植物等与藻类和浮游生物一样生产力很高 [51-74] 。同时发现红树林附近的海草场才是鱼类的主要摄食场所 [51] ,只在雨季时红树林的林缘潮沟的狭小区域 ,才是鱼虾等的主要摄食区域 [74] 。

因此笔者认为 :在有红树林的河口海岸生态系统中 ,红树林的初级生产不是消费者营养最初来源的主要原因是 ,由于红树林生态系统中具有更加巨大生产力并且容易被采食和消化的藻类等其他初级生产者的竞争 ,掩盖了红树林初级生产的作用。潮汐的稀释和碎屑的难溶特性也有一定的作用。理由如下 : (1) 其他初级生产者稀少的情况下红树的初级生产会被大量利用 [60] ; (2) 藻类等其他初级生产者巨大的更容易消化的初级生产力的存在 [65-66] ,会对红树初级生产的作用产生竞争性遮盖 ; (3) 能量标签技术检测出的 ,是消费者不同营养来源的比例 ,是相对值而不是数量上的绝对值。据此评价红树初级生产的重要性 ,会低估其重要性。因此 ,能量标签技术的结果与传统的认为红树的初级生产支撑了巨大的海岸水域次级生产的观点 ,不是冲突而是互相补充的关系。 (4) 传统的统计相关性分析、物质平衡计算和胃含物分析的方法虽然不够精确但没有错误。

据此可以推测红树的初级生产 ,应该最终还是被鱼类等水生生物所利用 ,只是利用的方式与传统的认识不同 ,存在两种情况 :一在小范围少数物种中被大量利用 ,例如红树林中存在大量以红树叶为主食的蟹类 ;二多数物种的单个生物体对红树碎屑的利用不多 ,个体数却是很多 ,因此红树输出有机物的影响范围要比传统上认为的大得多。当然这还需要实验检验。

2.2.3 红树林输出的有机质的最终去向

Lee 发现 红树林生产力的输出主要是以溶解有机碳 (DOC) 的形式 [61] ,碎屑并不是主要的有机质输出。

而且碎屑的最大的一部分进入细菌食物链^[64];另一部分沉积在红树林下或滩涂上,还有一部分由潮汐转运到其他地区沉积下来,或进入食物网。例如 Bouillon^[1]研究了印度 Andhra Pradesh 三角洲、斯里兰卡西南部 Galle and Pambala 等地的沉积有机质的含量、C/N、和¹³C 含量后,又与其他地区的资料对比分析后,发现红树林内以及泥滩上的沉积有机质有 3 种类型的来源^[75]:一主要来自海洋悬浮物;二主要来自红树凋落物;三是海洋悬浮物与红树凋落物的混合体。在所有的这些来源中,都有部分直接进入了消费者体内(图 2)。Hemminga 等也发现红树林下的沉积有机质部分是来自海草场^[43]。

3 红树林对河口海岸水域生态系统的影响

虽然红树林对河口海岸生态系统的营养贡献并不明显,但其复杂的根系、广阔的面积、巨大的生产力,对周围生态系统的影响非常的巨大。

首先,由于红树林的周围环境及红树林本身结构的特点非常适合鱼类的栖息,因而在有红树林的地区富集了巨大的生物量,支撑了很高的生物多样性。其次,红树林有很好的保护海岸的作用能有效抵御四十年一遇的台风侵袭^[76]。再次,红树林对其所在的河口海岸生态系统的水质有很大影响,同时它对林区的养殖鱼塘的废水也有明显的净化作用。目前国内外已经对红树林净化水体的功能开展了大量研究,已经成为热点^[77]。最后,红树林向周围水域环境中的 C 输出,很大程度上依赖于生态系统的地形和潮汐特征^[81]。虽然红树林输出的 C 对周围生态系统的影响范围很小,一般只能影响到红树林周围几米的范围^[78]。但是红树林红树林可以为生活在其周围生态系统中的鱼类在某些时候提供栖息地和避难所^[87],能明显的提高其附近珊瑚礁等生态系统的鱼类多样性^[79],对海草场的鱼类也有相似的影响。

国外学者普遍接受的红树林与林区鱼类高相关性观点的原因主要有 3 点^[85]:一红树林本身的结构多相性对它们有特殊的吸引力;二与其他栖息场所相比,红树林复杂的结构可以降低幼鱼的被捕食率;三红树林区鱼类的食物非常丰富。红树林被保护主要是由于它是许多经济鱼类和无脊椎动物的重要栖息地以及林区生物多样性高的特点,在美国佛罗里达和澳大利亚的昆士兰,红树林被保护就是这种情况,而在某些发达国家或地区红树林被保护却是因为其可作为旅游点^[63]。

总之,红树林的初级生产并不是鱼类的主要营养来源。结构的多相性、林区丰富的食物来源以及其所在区域的环境特点,是红树林与林区鱼类以及其周围的其他生态系统的密切关系的主要原因。

4 问题与讨论

红树林生态系统一般处于海陆交错带的河口区,海洋、陆地、河流对它都有很大的影响,同时受到气候、地形、潮汐、人类活动等因素的影响,此外各个地区的红树林系统间存在着很大的差异,能量来源和流动途径复杂。因此,红树林与林区及周围环境中的其他生物的关系极其错综复杂,再加上研究方法的多样性,而各种方法又不是很完美,因而研究中存在许多问题。

4.1 稳定性同位素技术本身有缺陷,可能没有真实的测出红树林初级生产与消费者间的关系。

(1) 计算动物食物来源和不同来源食物所占的比例时,必须与消化道内含物分析相结合,并且各食物的同位素组成必须有明显差异^[11]。在研究的生物有多种食物来源的时候(多于 4 种),对生物主要食物来源的分析就可能存在困难,需要一定的策略或多种稳定同位素进行复合分析^[87, 88],在某些情况下则可能没办法得出结果。

(2) 目前仅利用同位素物质平衡方程等工具研究了不同来源的 C 在动物组织中的比例,没有考虑不同来源的各种初级生产的相对重要性。消费者特别是高级消费者组织中的 C 是经过生物链的传递而来,而动物食物组成通常不单一,并且相邻营养级间生物量差别巨大。因此一旦动物的不同类食物的营养级不一致,同位素物质平衡方程计算出的结果就不能反映不同初级生产者的相对重要性。例如,红树凋落物必须经过蟹类的处理后,才能被鱼类所利用^[86],藻类等则可直接被鱼类所采食。如此,当有相同量的红树凋落物和藻类同时进入食物链时,由于红树凋落物要比藻类多经过一个营养级,最后进入鱼类组织的藻类的初级生产就会比红树的多 10 倍(相邻营养级间的生物量大约是 10 倍的关系)左右。同时目前所有的研究都没有整合食物的

吸收转化效率,很多食物特别是富含纤维的食物的吸收转化率很底^[80],而红树恰好就是此类食物。在此特殊条件下,能量标签技术的结果就会有很大的误差甚至是错误的,但幸好此情况并不多见。

(3)红树叶腐烂过程中只发生很小的同位素分馏^[45-60],但是在进一步的同化过程中有没有分馏却没有实验验证。虽然“消费者的C组成决定于其食物的C组成”的C稳定同位素规则在盐沼生物中适用,但是在红树林生物中却适用得不是很好^[29]。实验室和自然条件下都发现真菌可以使¹³C富集6‰,某些红树林内的蟹类在同化过程中也可以使¹³C富集3‰^[32]。所以,在真菌(真菌是食碎屑食物网的重要中间环节)和红树林蟹类有重要作用的红树林区,C稳定同位素规则就可能不能完全适用。对陆生蚯蚓(多毛类)的研究也显示它们在同化C时可以使¹³C富集3‰~4‰^[13-16],而在红树林区的多毛类也是红树凋落物的重要消费者。

但是,如果这种分馏作用在红树林的多毛类中也真实的存在,那么红树林与它们就有100%的营养相关性^[10](消费者组织的¹³C大约是-21‰~-24‰,红树大约是-27‰)。然而这成立的不能性不大,因为这与红树林周围水域中存在有其他具有巨大生产力而且容易被获得和消化的初级生产者(浮游植物、藻类等)相矛盾^[1],而且林区动物的食性也不可能如此单一到完全以红树输出的有机质为食。

(4)通常鱼类只在红树林内度过其部分生活史,而能量标签技术检测出的却是生物长期的食物来源状况。另外“同位素印迹”现象^[80-81]的存在也会增加实验误差。

需要强调的是,虽然能量标签技术存在以上细节问题,但基本上可以确定红树的初级生产不是鱼类等最初营养的主要来源^[36]。此外,能量标签技术检测出的是消费者不同营养来源在比例上的相对值,而不是数量上的绝对值。从这个角度看,能量标签技术的结果与传统认为红树的初级生产支撑了巨大的海岸水域次级生产观点,不是对立而是互相补充的关系。

4.2 物质平衡计算和能量标签技术研究都显示:红树林输出的N、P在河口海岸的营养循环中有重要作用,因而存在红树林向消费者提供N、P而不是C的可能^[82-85]。

4.3 红树凋落物的大部分,并不是以前学者们认为的被埋在了泥滩里^[86],也不是快速的被消费者采食,而是随潮水向潮沟、林外滩涂、近海转移。凋落物的分解也不是在泥下发生。红树树下和泥滩上的沉积有机质不是原生性的由红树凋落物直接在泥滩内分解形成,而是有相当一部分来自其他生态系统的次生性沉积^[75],至于比例的大小要由具体的红树林所在的环境特点所决定。

5 总结与展望

综上所述,鱼类等水生生物体内C的主要来源不是红树,而是浮游植物、底栖藻类、海草等其他初级生产者。红树林生态系统中藻类等容易被获得和消化而且具有巨大生产力的初级生产者的竞争性掩盖作用,是红树林区鱼类不以红树初级生产为主要食物的主要原因。能量标签技术检测出的,是消费者不同营养来源的相对比例,而不是数量上的绝对值。因此,它与传统的认为红树的初级生产支撑了巨大的海岸水域次级生产观点不是冲突而是补充关系。推测红树初级生产应该最终还是被鱼类等水生生物所完全利用。今后要作的工作主要有以下几个方面:

- (1)完善能量标签技术。
- (2)开展红树林食物网的细节研究,追踪红树林输出的溶解有机物的最终去向。
- (3)寻找新的可以检测红树林初级生产营养作用的研究方法,以及其他实验结果以检验上述的观点。

References :

[1] Lin P. Mangrove Ecosystem in China. Beijing, New York :Science Press ,1999.

[2] Odum E P. A research challenge : evaluating the productivity of coastal and estuarine water. University of Rhode Island :Proceedings of the Second Sea Grant Conference ,1968. 63—64.

[3] Ronnback P. The ecological basis for economic value of seafood production supported by mangrove ecosystems. Ecological Economics ,1999 ,29 (2) :235—252.

[4] Morton R M ,Community structure ,density and standing crop of fishes in a subtropical Australian mangrove area. Marine Biology ,1990 ,105 (3) :385—394.

- [5] Nickerson D J. Trade-offs of mangrove area development in the Philippines. *Ecological Economics* ,1998 ,28 (2) :279 — 298.
- [6] Laedsgaard P , Johnon C R. Mangrove habitats as nurseries : unique assemblages of juvenile fish in subtropical mangrove in eastern Australia. *Marine Ecology Progress Series* ,1995 ,126 (1-3) :67 — 81.
- [7] Laedsgaard P , Johnson C R. Why do juvenile fish utilize mangrove habitats ? *Journal of Experimental Marine and Ecology* ,2001 ,257 (2) :229 — 253.
- [8] Roberston A I , Duck N C. Mangrove-fish communities in tropical Queensland Australia : spatial and temporal patterns in densities , biomass and community structure. *Marine Biology* ,1990 ,104 (3) :369 — 379.
- [9] Roberston A I , Duck N C. Recruit growth and residence time of fish in a tropical Australian Mangrove. *Estuarine Coastal and Shelf Science* ,1990 ,31 (5) :725 — 745.
- [10] Fry B , Ewel K C. Using stable isotope in mangrove fisheries research a review and outlook. *Isotopes in Environmental and Health Studies* ,2003 ,39 (3) :191 — 196.
- [11] Wang J Z , Lin G H , Huang J H , *et al.* The application of isotope in the study of relationships between animals and plants in the land ecosystem. *Chinese Science Bulletin* ,2004 ,49 (21) :2141 — 2149.
- [12] Cai D L , Zhang J H , Zhang J. Applications of stable carbon and nitrogen isotope methods in ecological studies. *Journal of Ocean University of Qingdao* ,2002 ,32 (2) :287 — 295.
- [13] Hendrix P E , Callahan M A , Jr Lachicht S T , *et al.* Stable isotope studies of resource utilization by nearctic earthworms (*Diplocardia* , *Oligochaeta*) in subtropical savanna and forest ecosystems. *Pedobiologia* ,1999 ,43 (9) :818 — 823.
- [14] Neilson R , Boag B , Smith M. Earthworm $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analyses suggest that putative functional classifications of earthworms are site-specific and may also indicate habitat diversity. *Soil Biology and Biochemistry* ,2000 ,32 (8-9) :1053 — 1061.
- [15] Spain A V , Saffigna P G , Wood A W. Tissue carbon sources for *Pontoscolex corethrurus* (Oligochaeta : Glossoscolecidae) in a sugarcane ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* ,1990 ,22 :703 — 706.
- [16] Spain A , Le Feuvre R. Stable C and N isotope values of selected components of a tropical Australian sugarcane ecosystem. *Biology and Fertility of Soils* ,1997 ,24 (1) :118 — 122.
- [17] Rodelli M R , Gearing J N , Gearing P J , *et al.* Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems. *Oecologia* ,1984 ,61 (3) :326 — 333.
- [18] Stoner A W , Zimmerman R J. Food pathways associated with penaeid shrimps in a mangrove-fringed estuary. *Fisheries Bulletin* ,1988 ,86 (3) :543 — 551.
- [19] Fan H Q , He B Y , Wei S Q. Influences of traditional fishing on the mangrove fisheries and management countermeasures in Yingluo Bay , Guangxi Province. *Chinese Biodiversity* ,1996 ,4 (3) :167 — 174.
- [20] Fan H Q , Wei S Q , He B Y , *et al.* The seasonal dynamics of nekton assemblages in mangrove-fringed tidal waters of Yingluo Bay , Guangxi. *Guangxi Sciences* ,1998 ,5 (1) :45 — 50.
- [21] He B Y , Fan H Q , Mo Z C. Study on species diversity of fishes in mangrove area of Yingluo Bay , Guangxi Province. *Journal of Tropical Oceanography* ,2001 ,20 (4) :74 — 79.
- [22] Lin P. The Synthetical Scientific Investigation of Zhangjiangkou Mangrove Wetland Natural Reserve in Fujian. Xiamen : Xiamen University Press. 2001. 68 — 103.
- [23] Nier A O. A mass spectrometer for isotope and gas analysis. *Review of Scientific Instruments* ,1947 ,18 :398 — 411.
- [24] Davidson D W , Cook S C , Snelling R R , *et al.* Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* ,2003 ,300 (5621) :969 — 972.
- [25] Zheng S H , Zheng S C , Mo Z C. Isotope analysis of the geochemistry. Beijing : Beijing University Press. 1986. 309.
- [26] Phillip s D L. Mixing models in analyses of diet using multiple stableiso tope : a critique. *Oecologia* ,2001 ,127 (2) :166 ~ 170.
- [27] Saito L , Johnson B M , Bartholow J , *et al.* Assessing ecosystem effects of reservoir operations using food web-energy transfer and water quality models. *Ecosystems* ,2001 ,4 :105 — 125.
- [28] Li ZY , Jin X S , Zhuang Z M , *et al.* Appl ica t ion s of stable isotope techniques in aquatic ecological studies. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (11) :3052 — 3060.
- [29] Haines E B , Montague C L. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. *Ecology* ,1979 ,60 (1) :48 — 56.
- [30] Fry B , Sherr E B. ^{13}C measurements as indicators of carbon flow in marine food webs. *Contribution in Marine Science* ,1984 ,27 (1) :15 — 47.
- [31] Mancera J E , Twilley R R. Testing the energy signature hypothesis of mangroves using carbon isotope ratio analysis. 2003 FCE LTER All Scientists Meeting ,2003.
- [32] Odum W E , Heald E J. Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science* ,1972 ,22 (3) :671 — 738.
- [33] Odum W E , Heald E J. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In : Wiley M. ed. *Estuarine Research I*. New York : Academic Press ,1975. 265 — 286.
- [34] Twilley R R. Coupling of mangroves to the productivity of estuarine and coastal waters. In : Jansson B. O. ed. *Coastal offshore Ecosystem Interactions*. Berlin : Springer-Verlag. 1988. 155 — 180.
- [35] Shi F S , Wang M , Wang W Q , *et al.* A review of the relationships between mangroves and fishes. *Marine Sciences* ,2005 ,29 (5) :54 — 59.

- [36] Lee S Y. Exchange of Organic Matter and Nutrients Between Mangroves and Estuaries : Myths , Methodological Issues and Missing Links. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* ,2005 ,31 (3) :163 — 176.
- [37] Melville A J , Connolly R M. Food webs supporting fish over subtropical mudflats are based on transported organic matter not in situ microalgae. *Marine Biology* ,2005. 148 (2) 363 — 371.
- [38] Connolly R M , Guest M A , Melville A J , *et al.* Sulfur stable isotopes separate producers in marine food-web analysis. *Oecologia* ,2004 ,138 (2) : 161 — 167.
- [39] Bouillon S , Ramen A V , Dauby P , *et al.* Carbon and nitrogen stable isotope ratios of subtidal benthic invertebrates in an estuarine mangrove ecosystem (Andhra Pradesh , India). *Estuarine Coastal and Shelf Science* ,2002 ,54 (5) :901 — 913.
- [40] Bouillon S , Koedam N , Baeyens W , *et al.* Selectivity of subtidal benthic invertebrate communities for local microalgal production in an estuarine mangrove ecosystem during the post-monsoon period. *Journal of Sea Research* ,2004 ,51 (2) :133 — 144.
- [41] Bouillon S , Koedam N , Raman A V , *et al.* Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. *Oecologia* , 2002 ,130 (3) :441 — 448.
- [42] Melville A J , Connolly R M. spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish. *Oecologia* ,2003 ,136 (4) : 499 — 507.
- [43] Hemminga M A , Slim F J , Kazungu J , *et al.* Carbon outwelling from a mangrove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazi Bay , Kenya). *Marine Ecology Progress Series* ,1994 ,106 (3) :291 — 301.
- [44] Fry B. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios and the trophic importance of algae in Florida *Syringodium filiforme* seagrass meadows. *Marine Biology* ,1984 ,79 (1) :11 — 19.
- [45] Zieman J C , Macko S A , Mills A L. Role of seagrasses and mangroves in estuarine food webs : temporal and spatial changes in stable isotope composition and amino acid content during decomposition. *Bulletin of Marine Science* ,1984 ,35 (3) :380 — 392.
- [46] Harriga P , Ziema J C , Macko S A. The base of nutritional support for the gray snapper (*Lutjanus griseus*) : an evaluation based on combined stomach content and stable isotope analysis. *Bulletin of Marine Science* ,1989 ,44 (1) :65 — 77.
- [47] Fleming M , Li G , Sternberg L , *et al.* Influence of mangrove detritus in an estuarine system. *Bulletin of Marine Science* ,1990 ,47 (3) :663 — 669.
- [48] Newell R I E , Marshall N , Sasekumar A , *et al.* Relative importance of benthic microalgae phytoplankton and mangroves as sources of nutrition for penaeid prawns and other coastal invertebrates from Malaysia. *Marine Biology* ,1995 ,123 (3) :595 — 606.
- [49] Primavera J H. Stable carbon and nitrogen isotope ratios of penaeid juveniles and primary producers in a riverine mangrove in Guimaras Philippines. *Bulletin of Marine Science* ,1996 ,58 (2) :675 — 683.
- [50] Dittel A I , Epifanio C E , Cifuentes L A , *et al.* Carbon and nitrogen sources for shrimp postlarvae fed natural diets from a tropical mangrove system. *Estuarine and Coastal Marine Science* ,1997 ,45 (5) :629 — 637.
- [51] Marguillier S , van der Velde G , Dehairs F , *et al.* Tropical relationship in an interlinked mangrove-seagrass ecosystem as traced by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Marine Ecology Progress Series* ,1997 ,151 (1-3) :113 — 121.
- [52] France R. Estimating assimilation of mangrove detritus by fiddler crabs in Laguna Joyuda , Puerto Rico , using dual stable isotopes. *Journal of Tropical Ecology* ,1998 ,14 (4) :413 — 425.
- [53] Hayas S , Ichikawa T , Tanaka K. Preliminary report on stable isotope ratio analysis for samples from Matang mangrove brackish water ecosystems. *Japan Agricultural Research Quarterly* ,1999 ,33 (3) :215 — 221.
- [54] Bouillon S , Chandra Mohan P , Sreenivas N , *et al.* Sources of suspended organic matter and selective feeding by zooplankton in an estuarine mangrove ecosystem as traced by stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* ,2000 ,208 :79 — 92.
- [55] Lee S Y. Carbon dynamics of Deep Bay , eastern Pearl River estuary , China , II : trophic relationship based on carbon- and nitrogen-stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* ,2000 ,205 :1 — 10.
- [56] Chong V C , Low C B , Ichikawa T. Contribution of mangrove detritus to juvenile prawn nutrition : a dual stable isotope study in a Malaysian mangrove forest. *Marine Biology* ,2001 ,138 (1) :77 — 86.
- [57] Thimdee W , Deecin G , Sangrungruang C , *et al.* Stable carbon and nitrogen isotopes of mangrove crabs and their food sources in a mangrove fringed estuary in Thailand. *Benthos Research* ,2001 ,56 (1) :73 — 80.
- [58] Hsieh H L , Chen C P , Chen Y G , *et al.* Diversity of benthic organic matter flows through polychaetes and crabs in a mangrove estuary : $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{34}\text{S}$ signals. *Marine Ecology Progress Series* ,2002 ,227 :145 — 155.
- [59] Schwamborn R , Ekau W , Voss M , *et al.* How important are mangroves as a carbon source for decapod crustacean larvae in a tropical estuary ? *Marine Ecology Progress Series* ,2002 ,229 ,195 — 205.
- [60] Fry B , Smith T J III. Stable isotope studies of red mangroves and filter feeders from the Shark River estuary , Florida. *Bulletin of Marine Science* , 2002 ,70 (3) :871 — 890.
- [61] Lee S Y. Mangrove outwelling-a review. *Hydrobiologia* ,1995 ,295 (1-3) :203 — 212.
- [62] Odum W E. Dual gradient concept of detritus transport and processing in estuaries. *Bulletin of Marine Science* ,1984 ,35 (3) :510 — 521.
- [63] Farnsworth E J , Elliso A M. The global conservation status of mangroves. *Ambio* ,1997 ,26 (6) :328 — 334.
- [64] Wafar S , Untawale A G , Wafar M. Litter fall and energy flux in a mangrove ecosystem. *Estuarine , Coastal and Shelf Science* ,1997 ,44 (1) :111

— 124.

- [65] Li M S , Lee S Y. The particulate organic matter dynamics of Pearl Bay , eastern Pearl River estuary , China. I. Implications for waterfowl conservation. *Marine Ecology Progress Series* ,1998 ,172 :73 — 87.
- [66] Dehairs F , Rao R G , Chandra Mohan P , *et al.* Tracing mangrove carbon in suspended matter and aquatic fauna of the Gautami-Godavari Delta , Bay of Bengal (India). *Hydrobiologia* ,2000 ,431 (2-3) :225 — 241.
- [67] Twilley R R , Poro M , Garcia V H , *et al.* Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River Estuary , Ecuador. *Oecologia* ,1997 ,111 (1) :109 — 122.
- [68] Lee S Y. Ecological role of grapsid crabs in mangrove ecosystems : a review. *Marine and Freshwater Research* ,1998 ,49 (4) :335 — 343.
- [69] Sullivan M J , Moncreiff C A. Edaphic algae are an important component of salt marsh food webs : evidence from multiple stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* ,1990 ,62 :149 — 159.
- [70] Currin C A , Newell S Y , Paerl H W. The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt marsh food webs : considerations based on multiple stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* ,1995 ,121 :99 — 116.
- [71] Page H M. Importance of vascular plant and algal production to macro-invertebrate consumers in a southern California salt marsh. *Estuarine , Coastal and Shelf Science* ,1997 ,45 (6) :823 — 834.
- [72] Micheli F. Feeding ecology of mangrove crabs in North Eastern Australia : mangrove litter consumption by *Sesarma messa* and *Sesarma smithii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* ,1993 ,171 (2) :165 — 186.
- [73] Dennison W C , Abal E G. Moreton Bay study : A scientific basis for the healthy waterways campaign. In : South East Queensland Regional Water Quality Management Strategy. Brisbane :1999.
- [74] Loneragan N R , Bunn S E , Kellaway D M. Are mangroves and seagrass sources of organic carbon for penaeid prawns in a tropical Australian estuary ? A multiple stable-isotope study. *Marine Biology* ,1998 ,30 (2) :289 — 300.
- [75] Bouillon S , Dahdouh-Guebas F , Rao A V V S , *et al.* Sources of organic carbon in mangrove sediments : variability and possible ecological implications. *Hydrobiologia* ,2003 ,495 (1) :33 — 39.
- [76] Han W D , Gao X M , Lu C Y , *et al.* The ecological values of mangrove ecosystems in China. *Ecologic Science* ,2000 ,19 (1) :40 — 46.
- [77] Costanza R , d'Arge R , de Groot R , *et al.* The value of the world (s ecosystem services and natural capital. *Ecological Economics* ,1997 ,387 (1) :253 — 260.
- [78] Guest MA , Connolly RM. Fine-scale movement and. assimilation of carbon in saltmarsh and mangrove habitat by resident animals. *Aquatic Ecology* ,2004 ,38 (4) :599 — 609.
- [79] Mumby P J , Edwards A J , J E Arias-Gonz lez *et al.* Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* ,2004 ,427 (6974) :533 — 536.
- [80] Schwarcz H P. Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. *Journal of Archaeology Science* ,1991 ,18 (3) :261 ~275.
- [81] Gannes L Z , Martínez del Río C , Koch P. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology* ,1998 ,199 (3) :725 — 737.
- [82] Torgersen T , Chivas A R. Terrestrial organic carbon in marine sediment : a preliminary balance for a mangrove environment derived from ¹³C. *Chemical Geology* ,1985 ,52 :379 — 390.
- [83] Twilley R R. The exchange of organic carbon in basin mangrove forests in a southwest Florida estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science* ,1985 ,20 (5) :543 — 557.
- [84] Cifuentes L A , Coffin R B , Solorzano L , *et al.* Isotopic and elemental variations of carbon and nitrogen in a mangrove estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science* ,1996 ,433 (6) :781 — 800.
- [85] Dittmar T , Lara R J. Do mangroves rather than rivers provide nutrients to coastal environments south of the Amazon River ? Evidence from long-term flux measurements. *Marine Ecology Progress Series* ,2001 ,213 :67 — 77.
- [86] Holguin G , Vazquez P , Bashan Y. The role of sediment microorganisms in the productivity , conservation , and rehabilitation of mangrove ecosystems : an overview. *Biology and Fertilization Soils* ,2001 ,33 (4) :265 — 278.

参考文献：

- [11] 王建柱,林光辉,黄建辉,等. 稳定同位素在陆地生态系统动-植物相互关系研究中的应用. *科学通报* ,2004 ,49 (21) :2141 ~2149.
- [12] 蔡德陵,张淑芳,张经. 稳定碳、氮同位素在生态系统研究中的应用. *青岛海洋大学学报* ,2002 ,32 (2) :287 ~295.
- [19] 范航清,何斌源,韦受庆. 传统渔业活动对广西英罗港红树林区渔业资源的影响与管理对策. *生物多样性* ,1996 ,4 :167 ~174.
- [20] 范航清,韦受庆,何斌源. 等. 英罗港林缘潮水中游泳动物的季节动态. *广西科学* ,1998 ,5 (1) :45 ~50.
- [21] 何斌源,范航清,莫竹承. 广西英罗港红树林区鱼类多样性研究. *热带海洋学报* ,2001 ,4 :74 ~79.
- [22] 林鹏. 福建漳江口红树林湿地自然保护区综合科学考察报告. 厦门 :厦门大学出版社,2001. 68 ~103.
- [25] 郑淑惠,郑斯成,莫志超. 稳定同位素地球化学分析. 北京 :北京大学出版社,1986. 309.
- [35] 施富山,王瑁,王文卿,等. 红树林与鱼类关系的研究进展. *海洋科学* ,2005 ,29 (5) :54 ~59.
- [76] 韩维栋,高秀梅,卢昌义,等. 中国红树林生态系统生态价值评估. *生态科学* ,2000 ,19 (1) :40 ~46.