

DOI: 10.5846/stxb201404200779

郑新庆, 王倩, 黄凌风, 王建佳, 林荣澄, 黄丁勇, 孙晓红. 基于碳、氮稳定同位素的厦门筲筴湖两种优势端足类的食性分析. 生态学报, 2015, 35(23): - .

Zheng X Q, Wang Q, Huang L F, Wang J J, Lin R C, Huang D Y, Sun X H. Feeding habits for two dominant amphipod species in the Yundang Lagoon based on stable carbon and nitrogen isotope analysis. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(23): - .

基于碳、氮稳定同位素的厦门筲筴湖两种优势端足类的食性分析

郑新庆^{1,*}, 王倩², 黄凌风³, 王建佳¹, 林荣澄¹, 黄丁勇¹, 孙晓红⁴

1 国家海洋局第三海洋研究所, 厦门 361005

2 海洋出版社, 北京 100081

3 厦门大学环境与生态学院, 厦门 361005

4 山东大学(威海)海洋学院, 威海 264209

摘要:本研究测定了厦门市筲筴湖(内、外湖)大型海藻群落两种优势端足类(强壮藻钩虾 *Ampitoea valida* 和上野螺赢蜚 *Corophium uenoi*)及其潜在食源的碳、氮稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$),分析研究了这两种端足类摄食习性的空间变动特征。研究发现,端足类的潜在食源包括悬浮颗粒有机物(Particulate organic matter; POM),沉积有机物(Sedimentary organic matter; SOM),石莼(*Ulva lactuca*; Ulva)及其表面的附生生物(Epiphytes; Epi),它们的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别介于 -24.0‰ (POM) — -11.8‰ (Ulva) 和 -1.7‰ (POM) — 4.7‰ (Ulva) 之间。其中, Ulva 和 POM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的内、外湖差异不显著;而外湖 SOM 和 Epi 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值则明显高于内湖。采样区 SOM 有机质来源的空间差异是其 $\delta^{13}\text{C}$ 内、外湖差异的主要原因。除 POM 外,外湖有机碳源的 $\delta^{15}\text{N}$ 明显高于内湖,这与它们利用氮源的 $\delta^{15}\text{N}$ 的差异有关。潜在食源稳定同位素组成的空间差异,使得筲筴湖端足类的稳定同位素组成,尤其是 $\delta^{15}\text{N}$ 值表现出显著的空间变动特征(强壮藻钩虾和上野螺赢蜚 $\delta^{15}\text{N}$ 的内、外湖差异高达 1.6‰ 和 4.2‰ ,变幅约 1 个营养级),但 2 种端足类食性的空间差异却不尽相同,强壮藻钩虾的食性相对稳定,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 Ulva 和 Epi 之间,表明它主要从 Ulva 及其表面的 Epi 获取碳源;而上野螺赢蜚的食性内、外湖差异较大;内湖从石莼表面的 Epi 获取碳源,约 20% 是来自 POM 的贡献,而外湖则主要以 Ulva 及其表面的 Epi 为食。分析显示,筲筴湖内、外湖端足类 $\delta^{15}\text{N}$ 的空间差异并不是端足类的营养级发生了变化,而是由于端足类食源 $\delta^{15}\text{N}$ 的空间差异引起的,而不同端足类食性的内、外湖差异则可能与环境中饵料的丰度和生物量密切相关。

关键词: 稳定同位素, 强壮藻钩虾, 上野螺赢蜚, 端足类, 食性, 筲筴湖

Feeding habits for two dominant amphipod species in the Yundang Lagoon based on stable carbon and nitrogen isotope analysis

ZHENG Xinqing^{1,*}, WANG Qian², HUANG Lingfeng³, WANG Jianjia¹, LIN Rongcheng¹, HUANG Dingyong¹, SUN Xiaohong⁴

1 Third Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Xiamen 361005, China

2 China Ocean Press, Beijing 100081, China

3 College of the Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361005, China

4 Marine College, Shandong University, Weihai 264209, China

Abstract: Amphipods are common, key grazers in coastal macroalgal communities. Understanding their feeding habits will

基金项目:福建省自然科学基金面上资助(2014J01127);国家自然科学基金面上资助(31272703)

收稿日期:2014-04-20; 网络出版日期:2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhengxinqing@tio.org.cn

help us predict the fate of primary producers in macroalgal-based ecosystems and the role of amphipods in the detritus and grazing food chains. The feeding habits of amphipods are frequently reported; however, these data are primarily obtained from laboratory experiments. Considering that amphipod feeding selectivity is influenced by various factors such as habitat, food availability, morphological traits, and nutritional value of food sources, differences between laboratory and field experiments are expected. This study measured stable carbon and nitrogen isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively) of two dominant amphipod species, *Ampithoe valida* and *Corophium uenoi*, and their potential food sources in Yundang Lagoon, and analyzed spatial variation in their diet. Potential amphipod food sources contained particulate organic matter (POM), sedimentary organic matter (SOM), and *Ulva lactuca* and its associated epiphytes. The $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -24.0‰ for POM to -11.8‰ for *U. lactuca*, and the corresponding $\delta^{15}\text{N}$ values from -1.7‰ to 4.7‰ . There were no significant differences between the $\delta^{13}\text{C}$ values of *U. lactuca* and POM; however, the $\delta^{13}\text{C}$ values for sedimentary organic matter (SOM) and *U. lactuca* epiphytes were higher in the outer lagoon than the inner lagoon. The difference in $\delta^{13}\text{C}$ for SOM between the inner and outer lagoon was mainly explained by spatial shifts in the sources of organic matter, such as POM sedimentation before macroalgal blooms in the inner lagoon and organic debris from decaying *U. lactuca* in the outer lagoon. Epiphytes mainly contained benthic microalgae, bacteria, and organic debris, so variation in $\delta^{13}\text{C}$ may be caused by spatial shifts in epiphyte composition. Other than POM, the $\delta^{15}\text{N}$ values of the carbon sources were higher in the outer lagoon than in the inner lagoon, and this is largely attributed to differences in the nitrogen sources that are absorbed. This inference is also supported by the spatial variation in $\delta^{15}\text{N}$ for phytoplankton cultivated in the laboratory using filtered seawater collected from the Yundang Lagoon. Spatial dietary variation was not obvious for *A. valida*, which mainly obtained carbon from *U. lactuca* and associated epiphytes. However, significant spatial variation in diet was observed for *C. uenoi*, which mainly fed on epiphytes attached to *U. lactuca* and POM in the inner lagoon, but *U. lactuca* and associated epiphytes in the outer lagoon. Our results showed that the $\delta^{15}\text{N}$ content in amphipods was much higher in the outer lagoon than the inner lagoon, and this variation is largely caused by spatial variation in food sources.

Key Words: Stable isotope; *Ampithoe valida*; *Corophium uenoi*; amphipod; feeding habits; Yundang Lagoon

随着水域富营养化的加剧,在全世界范围内沿岸水体、河口、咸水或半咸水泻湖的底栖群落中大型海藻形成密集的藻丛(Canopies)是一个越来越普遍的现象^[1-4]。这些海藻大部分以绿藻为主,如石莼 *Ulva*、浒苔 *Enteromorpha* 和刚毛藻 *Cladophora*^[1, 5-7],一般生活史短暂而且生长迅速,在和其它生产者竞争光和营养盐中占有优势^[8],因此往往形成一个种类相对单一、生物量很高的大型海藻群落^[1, 4]。

大型海藻的蓬状结构和藻体之间的纠结缠绕为生物提供了一个理想的栖息地和庇护所,支撑着密集和多样的动物群落。其中,个体小、生长迅速的端足类往往是最主要的初级消费者^[2, 7, 9-11]。例如,Duffy(1990)报道,在美国北卡罗来纳州 Radio Island Jetty,栖息在马尾藻 *Sargassum filipendula* 上肉眼可见的动物中,97%是端足类,密度达 130 ind./g 鲜藻^[2, 9]。Balducci 等(2001)在威尼斯泻湖的调查中发现,在硬石莼 *Ulva rigida* 占优势的植物群落中,栖息在硬石莼上的动物(<10mm)中,钩虾 *Gammarus aequicauda* 的丰度占总丰度的 82.8%^[2]。它们为鱼类和其它捕食者提供了丰富的食物来源^[9, 12-13],在沿岸藻基的生态系统(macroalgal-based ecosystems)的能流过程中扮演着关键性的作用。

迄今为止,发现的端足类种类繁多,尤其是钩虾亚目,其数量约占端足类总数的 80%,有 6000 余种,近 1000 属,大多是海水种。它们的生活习性多样,对食物的需求也不尽相同,摄食行为和食性在属、种间存在较大的差异。即使同一种类,其食性可能还受到栖息环境、食物丰歉等因子影响,而采取不同的摄食策略^[14]。不同的端足类,由于食性的差异,在生态系统中的地位不尽相同。例如 *Jassa slatteryi*,利用口器附肢撕碎海草叶,减小碎屑颗粒,加速分解过程;同时,*J. slatteryi* 又是海草附生植物的啃食者,降低附生植物对光照和营养盐的竞争,促进海草的生长,因此 *J. slatteryi* 在海草床碎屑和牧食食物链中都扮演重要的角色^[15]。由此可

见,了解藻栖端足类的摄食习性,有助于认识藻场生态系统中各初级生产者的能流走向和端足类在不同能流途径(碎屑食物链和牧食食物链)中的作用。

筲箕湖是厦门市一个水深较浅的富营养化半咸水潟湖。从 2001 年起,在温度较低的冬春两季,筲箕湖区出现以石莼和条浒苔占主导的大型海藻群落,端足类作为筲箕湖大型海藻群落藻栖动物的优势类群和啃食者,它们对筲箕湖大型海藻群落的摄食调控作用引起我们的关注。本研究选取了筲箕湖最优势的两种管栖性端足类(强壮藻钩虾 *Ampithoe valida* 和上野螺赢蜚 *Corophium uenoi*) 为研究对象^[16],通过测定筲箕湖内、外湖这两种端足类及其潜在食源的碳、氮稳定同位素($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$),研究这两种端足类摄食习性的空间变化特征;同时,我们也比较了内、外湖海水培养的浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的差异,研究筲箕湖初级生产者利用氮源 $\delta^{15}\text{N}$ 的空间差异;结合摄食习性的分析数据,初步分析引起端足类 $\delta^{15}\text{N}$ 空间变动的主要原因。

1 材料与方法

1.1 研究点描述

筲箕湖位于厦门岛西部,面积约 1.5km^2 ,毗连西海域,是一个水深较浅($<5\text{m}$)的半封闭咸水潟湖(图 1)。水体运动的主要形式是由纳潮引发的水循环,从西海域引入的海水经引水渠、内湖和外湖,最后经过水闸排入厦门西海域(图 1 箭头所示为水流方向),水停留时间约 3 天。此外,来自干渠上游的松柏湖水也会沿干渠进入内湖和外湖。由于大量陆源营养物的输入,湖区水体富营养化严重^[17],冬春季(每年 11 月至次年的 5 月)常爆发大型海藻(主要是石莼 *Ulva lactuca*)的藻华(绿潮)^[18]。

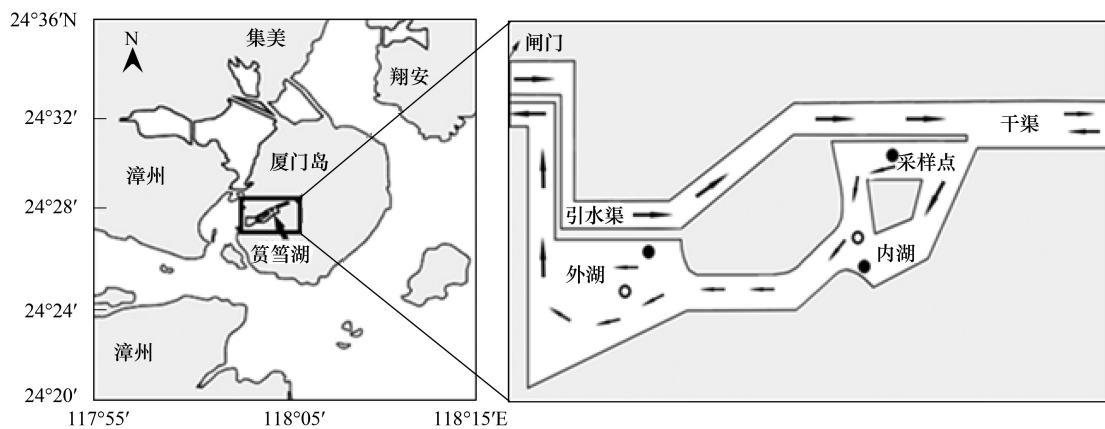


图 1 采样站位图

Fig. 1 The location of Yundang Lagoon and the sampling sites

本研究于 2013 年 3 月在内、外湖采集强壮藻钩虾和上野螺赢蜚及其潜在食源,比较它们碳、氮稳定同位素比值及食性的空间差异。分别在内、外湖水深较深的区域(水深 $\approx 4-5\text{m}$,见图 1“○”所示位置)采集悬浮颗粒有机物(Particulate organic matter;POM)避免沉积物再悬浮产生的干扰,在内、外湖的近岸浅水水域采集沉积有机物(Sedimentary organic matter;SOM),石莼(*Ulva lactuca*:Ulva)和端足类(水深不到 1m ,见图 1“●”所示位置)。

1.2 样品的采集与前处理

1.2.1 潜在食源样品的采集及前处理

取 1—2 L 表层水,经 $170\ \mu\text{m}$ 的筛滤过滤,所获取的滤液经预先在马弗炉 $550\ ^\circ\text{C}$ 灼烧过的 GF/F 膜过滤,所得的样品即为 POM。采集 Ulva 装在封口袋中。所获取的 Ulva 在 $0.22\ \mu\text{m}$ 的过滤海水中轻轻荡涤,去除表面附着的一些无机颗粒和一些松散附着的微型生物,然后用刷子轻刷 Ulva 表面,待 Ulva 表面洗净后,用 MiliQ 水冲洗 Ulva 藻表面 3 次,所得样品即为 Ulva。将“刷洗液”通过 $63\ \mu\text{m}$ 的筛绢过滤,静置 3—5 min 后,所得的上清液过滤到预先在马弗炉 $550\ ^\circ\text{C}$ 灼烧过的 GF/F 膜上,所得膜样品即为 Epi。采用柱状采样器采集 SOM,

每个站位取 5—10 个柱状样,取表层 0.5 cm 的沉积物混合于一个样品中。将采集的沉积物经 63 μm 筛绢分筛,所获得的颗粒物即为 SOM。

1.2.2 端足类样品的采集及前处理

强壮藻钩虾和上野螺赢蜚是筲箕湖绿潮期间最优势的端足类,它的丰度受到大型海藻丰度的强烈影响,是典型的海藻伴生性端足类^[16, 19]。本研究用箱式采样器(采样面积 0.04 m^2)采集强壮藻钩虾和上野螺赢蜚。采集的端足类用过滤海水(0.45 μm)暂养 2—4 h,待排空胃含物后,收集于洗净的离心管。

将上述样品(包括膜样品、沉积物样品和端足类样品)置于烘箱 60 $^{\circ}\text{C}$ 烘 48 h 至恒重。为了去除样品中的碳酸盐成分,膜样品和沉积物样品还必须经过酸化的步骤。膜样品采用酸熏的方法:在洗净的干燥器中用 12 mol/L 的 HCl 酸化 48 h,然后迅速将膜样品放在烘箱中 60 $^{\circ}\text{C}$ 烘 48 h。用 1 mol/L 的 HCl 酸化 SOM 样品,每隔 1 h 搅拌摇匀一次,直至没有气泡产生,然后再用 MilliQ 水反复冲洗 SOM 样品 5 次,去除样品中残余的 HCl,最后将酸化后的 SOM 样品置于烘箱中,60 $^{\circ}\text{C}$ 烘 48 h 至恒重。除膜样品外,其它的样品都研磨成粉,经 100 目的筛绢过筛后收集于样品瓶中,然后置于干燥器中保存以待分析。

1.3 室内培养浮游植物样品的采集及前处理

为了确定内、外湖初级生产者所利用碳、氮源稳定同位素组成的差异,于 2013 年 3 月用玻璃蓝盖瓶采集 1L 左右的筲箕湖内、外湖海水,带回实验室用 0.22 μm 的滤膜过滤,获取过滤海水。将浓缩的筲箕湖浮游植物(以中肋骨条藻 *Skeletonema costatum* 为主)接种至过滤海水中,在光照培养箱 15 $^{\circ}\text{C}$ 下(该温度为筲箕湖 3 月份的平均水温)培养,光暗周期设置为 10 h:14 h,平行样 $n=3$ 。每天早、晚摇匀一次,保证浮游植物悬浮。待培养藻液为深黄色时用移液枪取约 100ml 的上层藻液过滤至经预先在马弗炉 550 $^{\circ}\text{C}$ 灼烧过的 GF/F 膜上,滤膜经上述酸化步骤后,烘干,保存以待分析。

1.4 样品的测定

样品的碳、氮稳定同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)采用 DELTA V Advantage 同位素比率质谱仪(Isotope Ratio Mass Spectrometer)测定。外部设备为 Flash EA1112 HT 元素分析仪(Elemental Analyzer)。它的原理是利用样品在元素分析仪中高温燃烧后生成 CO_2 和 N_2 ,质谱仪通过检测 CO_2 的 ^{13}C 与 ^{12}C 比率和 N_2 的 ^{15}N 与 ^{14}N 比率,并与国际标准物(Pee Dee Belemnite 和大气 N_2)比对后计算出样品的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 比率值。其中, $\delta^{13}\text{C}$ 的测定精度为 $\pm 0.1\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 的测定精度为 $\pm 0.2\text{‰}$ 。

计算公式如下:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ 或 } \delta^{15}\text{N} = (R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}} \times 1000$$

其中, R 指的是 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 。

1.5 数据处理与分析

采用 SPSS 16.0 分析所获得的数据。采用成组数据 t 检验比较内、外湖端足类及潜在食源的 $\delta^{13}\text{C}$ 或 $\delta^{15}\text{N}$ 的差异,比较取自内、外湖海水培养的浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 或 $\delta^{15}\text{N}$ 的差异,比较端足类各食源的 C/N ,显著性水平 $P < 0.05$ 。

采用 IsoSource 线性混合模型分析不同食源对消费者的食源贡献率。模型计算时,采用的 Increment 值和 Tolerance 值分别为 1 和 0.1%。根据 Vander Zanden 和 Rasmussen(2001),假设相邻营养级 $\delta^{13}\text{C}$ 的营养富集因子(Trophic enriched factor:TEF)是 0.47 ‰。植食性消费者的 $\delta^{15}\text{N}$ 的 TEF 是 2.52 ‰^[20]。

2 结果

2.1 潜在食源的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值及其 C/N

端足类潜在食源包括 POM, SOM, Ulva 及其表面的 Epi,其 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值分别介于 -24.0 ‰—-11.8 ‰和 -1.7 ‰—4.7 ‰之间, Ulva 最高, POM 最低(图 2A, 2B)。成组数据 t 检验显示,内、外湖的 Ulva 和 POM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不显著($p > 0.05$),但 Ulva 表面的附生生物和 SOM 差异显著,其中内、外湖之间 SOM 的 $\Delta \delta^{13}\text{C}$ 高达

4.3‰;除 POM 外,外湖采集的 SOM, Ulva 及其表面 Epi 显著高于内湖, $\Delta \delta^{15}\text{N}$ 介于 1.0‰—1.7‰ 不等。

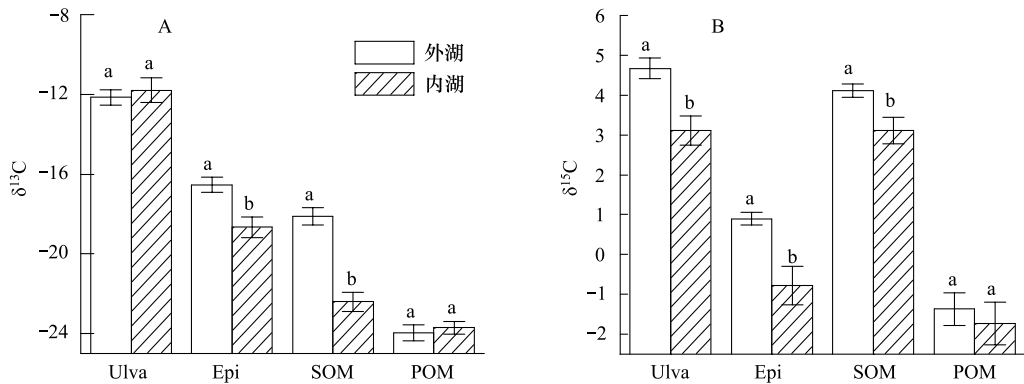


图 2 筲筍湖内、外湖的端足类潜在食源的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$

Fig. 2 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of various food sources collected from inner and outer lagoon

Ulva: 石莼; Epi: 附生生物; SOM: 沉积有机物; POM: 悬浮颗粒有机物

Ulva: *Ulva lactuca*; Epi: Epiphytes; SOM: sedimentary organic matter; POM: particulate organic matter

2.2 浮游植物的稳定同位素组成

本研究通过比较采自筲筍湖内、外湖海水培养的浮游植物的稳定同位素组成的差异,分析初级生产者所利用碳、氮源稳定同位素组成的差异,结果如表 1 所示。结果显示,内、外湖海水培养的浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 相当,但外湖海水培养的浮游植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 远高于内湖海水。这个结果表明外湖初级生产者利用的氮源有着明显富集的 $\delta^{15}\text{N}$ ($P < 0.05$)。

C/N 可以作为有机物营养价值的重要指标,其值越低,表示有机物的氮含量越高,其相对营养价值越高。端足类几种潜在食源的 C/N 如图 3 所示,其中, Ulva 和内湖 SOM 的 C/N 最高, POM 和 Epi 相当。从平均值来看,外湖各食源的 C/N 比低于内湖,但内、外湖 Ulva 和 POM 的差异不显著 ($P > 0.05$),而外湖采样点的 SOM 约为内湖的 2/3 ($P < 0.05$)。

2.3 强壮藻钩虾和上野螺赢蜚的稳定同位素组成

筲筍湖 2 种优势端足类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 如图 4 所示。内、外湖强壮藻钩虾的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相当(约为 -14.8‰),但外湖上野螺赢蜚的 $\delta^{13}\text{C}$ 值远高于内湖 ($P < 0.05$), $\Delta \delta^{13}\text{C}$ 达 3.8‰ 。外湖强壮藻钩虾和上野螺赢蜚的 $\delta^{15}\text{N}$ 皆高于内湖,其 $\Delta \delta^{15}\text{N}$ 分别为 1.6‰ 和 4.2‰ 。

3 讨论

3.1 筲筍湖有机碳源的稳定同位素组成

筲筍湖内、外湖的 Ulva 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值约 12‰ ,这个值与 Lin 等(2007)^[21]在台湾七股瀉湖, Page 和 Lastre (2003)^[22]在西班牙 Ria de Arosa 河口及 Martinetto 等(2006)^[23]在美国马萨诸塞州 Sage Lot Pond 瀉湖的研究结果相近。镜检显示, Ulva 表面的 Epi 主要以底栖微藻(Benthic microalgae: BM)为主,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -18

表 1 筲筍湖内、外湖海水培养的浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$

Table 1 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of the phytoplankton cultivated in filtered seawaters collected from inner and outer lagoon

海水来源 Source of seawater	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
内湖 Inner lagoon	-18.05 ± 0.46 ^a	2.40 ± 0.40 ^b
外湖 Outer lagoon	-17.54 ± 0.29 ^a	7.63 ± 0.66 ^b

注:表格纵列中的不同字母表示处理组之间差异显著 ($P < 0.05$)

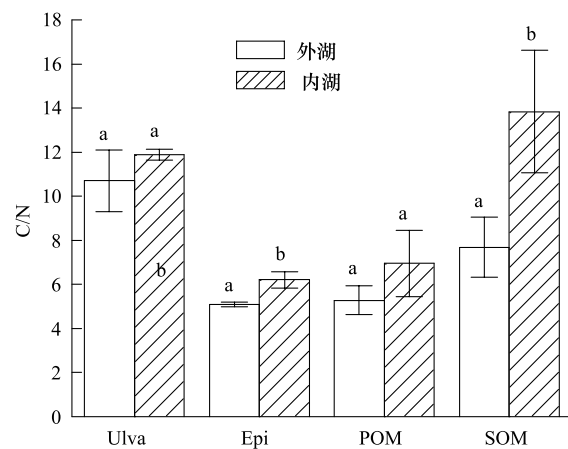


图 3 筲筍湖内、外湖端足类潜在食源的 C/N 值

Fig. 3 C/N values of various food sources in inner and outer lagoon

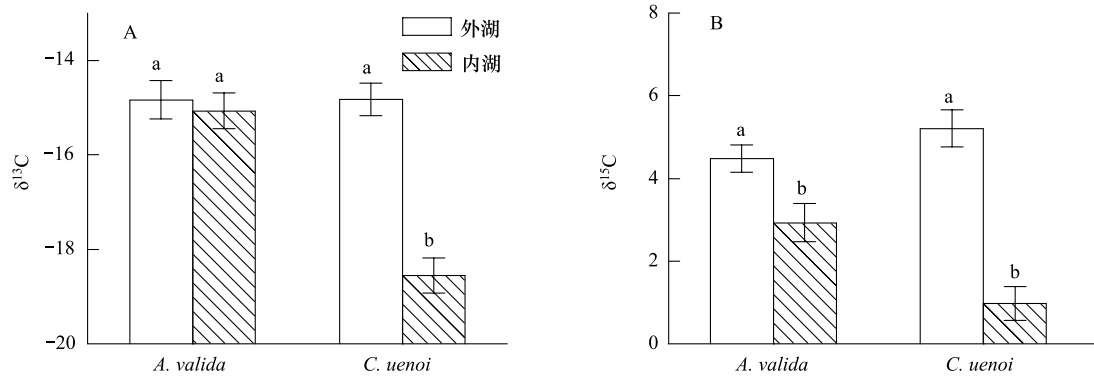


图4 筲箕湖内、外湖的强壮藻钩虾和上野螺赢蜚的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$

Fig. 4 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *A. valida* and *C. uenoi* collected from inner and outer lagoon

‰ — 16‰ 之间, 均值 17.6‰ , 这个值落在先前报道的 BM 的范围内 (-19.8‰ — 14.5‰)^[24-26], 也与 Moncreiff 和 Sullivan (2001)^[27] 采自二药藻 *Halodule wrightii* 表面附生植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值接近 (均值 17.5‰), 但低于 Jaschinski 等 (2008) 报道的大叶藻 *Zostera marina* 表面附生植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[28]。除 BM 以外, Epi 还包括大量的细菌和有机碎屑等, 因此内、外湖 *Ulva* 表面 Epi $\delta^{13}\text{C}$ 的差异可能是内、外湖 Epi 的不同组分所占的比重不同引起的, 内、外湖 Epi 碳氮比的差异也证实了这一点 (图 3)。

利用筲箕湖海水培养的浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值约 -18‰ , 这个值与 Middelburg 和 Nieuwenhuize (1998) 在比利时 Schelde 河口^[29], Kanaya 等 (2008) 在日本 Gamo 潟湖^[26] 以及 Goering 等 (1990) 在美国阿拉斯加州 Auke 湾^[30] 的调查结果接近, 但比 Shang 等 (2008) 在长江河口崇明岛光滩^[24], Moncreiff 和 Sullivan 在墨西哥湾 Horn 岛海草床^[27], Kang 等 (2003) 在韩国 Deukyang 等 3 个海湾^[31], van Dover (1992) 在美国新泽西沿岸^[32] 的调查结果富集。本研究结果显示, 筲箕湖 POM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 远比筲箕湖水培养的纯浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 贫化 (图 2, 表 1), 表明浮游植物并不是这时期筲箕湖 POM 的主要贡献者, 它存在其它 $\delta^{13}\text{C}$ 贫化的有机物源。郑新庆等 (2013) 的研究结果表明, 外源输入的有机碳, 例如陆源有机碎屑和生活污水的输入时冬春季筲箕湖内湖 POM 的主要贡献者。

内、外湖 SOM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 存在显著的差异, 这主要是由于采样区 SOM 的来源不同造成的。内湖采样区的石莼处于生长期, 大型海藻形态完整, SOM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 与 POM 接近, 表明这时期 SOM 主要源自海藻爆发前 POM 的自然沉降; 而外湖采样点的石莼正处于衰败期, 石莼破碎化, 形成大小 $10\text{--}15\text{cm}$ 的海藻碎片, 沉积物黑色, 主要是石莼来源的有机碎屑。因此, 外湖 SOM 中石莼来源的有机碎屑贡献的增加使其 SOM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 明显富集。

除 POM 外, 外湖有机碳源的 $\delta^{15}\text{N}$ 明显高于内湖 (图 2), 这可能与外湖初级生产者利用的氮源具有相对富集的 $\delta^{15}\text{N}$ 有关。室内培养浮游植物 $\delta^{15}\text{N}$ 的内、外湖差异也证实了这一点。不过, 到底何种原因引起内、外湖初级生产者利用氮源 $\delta^{15}\text{N}$ 的差异还需要未来进一步深入研究。

3.2 强壮藻钩虾和上野螺赢蜚的食性分析

强壮藻钩虾和上野螺赢蜚是筲箕湖绿潮期间最优势的端足类, 它的丰度受到大型海藻丰度的强烈影响, 是典型的海藻伴生性端足类^[16, 18, 19]。本研究的结果显示, 外湖采样区的强壮藻钩虾和上野螺赢蜚的 $\delta^{13}\text{C}$ 介于 *Ulva* 及其表面的 Epi 之间 (图 5), 表明外湖两种端足类主要从 *Ulva* 及其表面的 Epi 获取碳源。IsoSource 模型的输出结果显示, *Ulva* 及其表面的 Epi 对强壮藻钩虾食源的贡献率分别为 39.2% 和 40.4% , 对上野螺赢蜚食源的贡献率分别为 45.9% 和 28.3% (图 6)。

内湖采样区的强壮藻钩虾同样介于 *Ulva* 和 Epi 之间, 表明内、外湖强壮藻钩虾食性接近, 都以 *Ulva* 及其表面的 Epi 为食, 但内湖 Epi 对强壮藻钩虾食源的贡献率更高 (64.1% , 图 6)。上野螺赢蜚的 $\delta^{13}\text{C}$ 与 Epi 相当 (图 5), 表明内湖上野螺赢蜚主要从 *Ulva* 表面的 Epi 获取碳源 (72.1%), 另有部分 (约 20%) 来自沉降的 POM (图 6)。

现场和实验室的观察和研究结果表明,强壮藻钩虾喜食大型海藻,高密度的强壮藻钩虾会引起大型海藻生物量的下降^[2-3]。先前许多研究也显示,与强壮藻钩虾同属的 *Ampithoe longimana*, *A. marcuzzii*, *A. ramondi* 和 *A. lacertosa* 都以大型海藻为食^[2-3, 14]。本研究的结果表明,除 *Ulva* 以外,强壮藻钩虾还摄入相当部分附着在 *Ulva* 表面的 *Epi*,在内湖的采样区, *Epi* 对它食源的贡献率甚至高于 *Ulva*。我们猜测这可能是由于强壮在啃食石莼时,也同时摄入了附着在它表面的 *Epi*。 *Epi* 有着比石莼更高的营养价值(图 3),因此强壮藻钩虾可能对 *Epi* 有着更高的同化效率。这也解释了为什么被广泛接受以大型海藻为食的强壮藻钩虾的 $\delta^{15}\text{N}$ 仅比 *Ulva* 略高。Jephson 等(2008)发现,在瑞士沿岸的大叶藻群落,丝状海藻与端足类 *Gammarus locusta* 和 *Microdeutopus gryllotalpa* 的 $\delta^{13}\text{C}$ 相近,是端足类主要的食物来源^[33],但与本研究的结果相似,端足类 *G. locusta* 和 *M. gryllotalpa* 和丝状海藻之间没有出现明显的富集现象,而且在平均值上还比丝状海藻的 $\delta^{15}\text{N}$ 稍低。同样的结果也被 Martinetto 等(2006)发现^[23]。我们结果表明,这可能归因于这些消费者摄入部分 $\delta^{15}\text{N}$ 相对贫化的海藻表面附生生物^[23],而在沿岸的大型海藻群

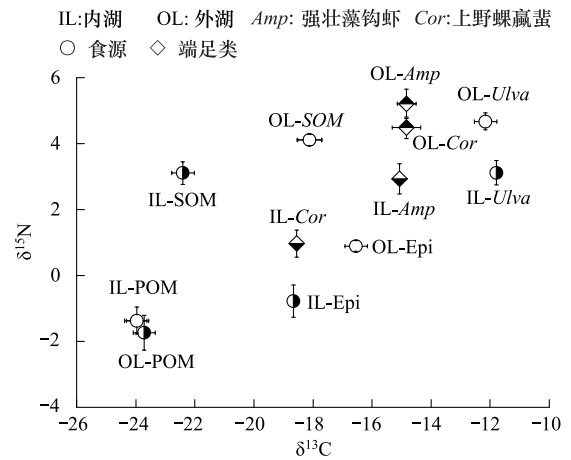


图 5 筲筍湖端足类及其潜在食源的 $\delta^{13}\text{C}$ — $\delta^{15}\text{N}$ 关系图
Fig. 5 Plot of $\delta^{13}\text{C}$ — $\delta^{15}\text{N}$ relationship in amphipods and their potential food sources in the Yundang Lagoon

Amp:强壮藻钩虾; Cor:上野螺赢蜚

圆圈代表食源;菱形代表端足类

Amp: *Ampithoe valida*; Cor: *Corophium uenoi*

Circles in the plot represent the food sources and diamonds represent amphipod species

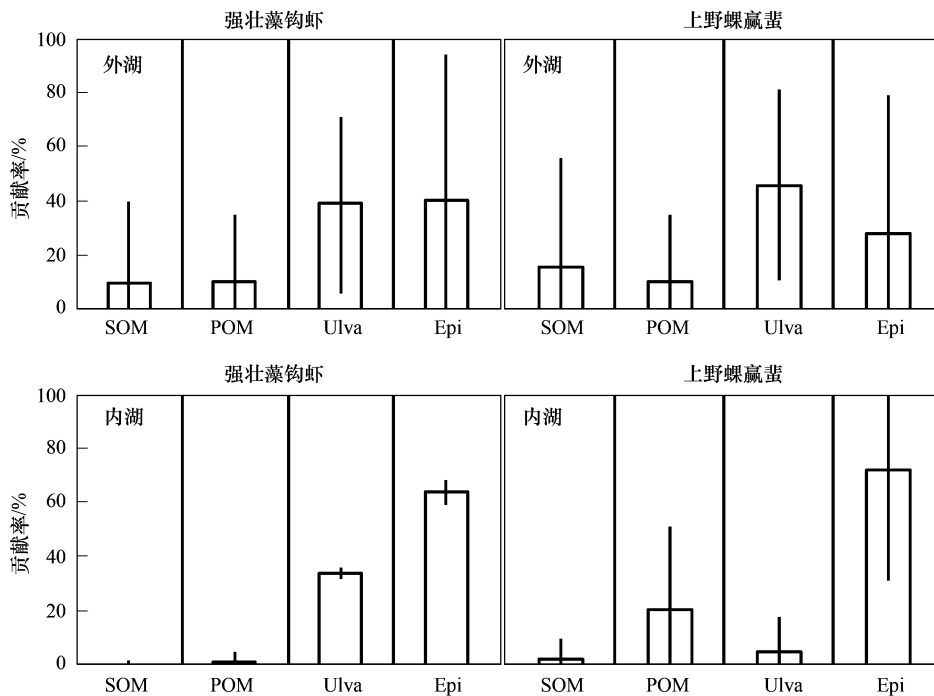


图 6 不同有机碳源对内、外湖的强壮藻钩虾和上野螺赢蜚食物组成的贡献率

Fig. 6 Contribution of carbon sources to the diet of *A. valida* and *C. uenoi* in inner and outer lagoon

A:外湖;B:内湖

A: Outer lagoon; B: Inner lagoon

落或大型海藻主导的生态系统 (macroalgal-based ecosystem) 中, 海藻表面附生生物对消费者的营养重要性并没有受到重视。

本研究结果表明, Ulva 表面的 Epi 是上野螺赢蜚重要的食物来源, 这与 Aikins 和 Kikuchi (2002) 在日本仙台市 Gamo 泻湖的研究结果一致。Aikins 和 Kikuchi (2002) 发现, 上野螺赢蜚主要以江蓠 *Gracilaria vermiculophylla* 表面的附生硅藻为食, 它的丰度与江蓠表面附生硅藻的密度成明显的负相关关系, 对附生硅藻有明显的摄食压力^[34]。该结果也得到 Kanaya 等 (2007) 稳定同位素数据的支持^[35]。不过, 在笏筲湖, 上野螺赢蜚的食性存在明显的空间差异, 外湖采集的上野螺赢蜚似乎还摄入很大比例的石莼。这可能与内、外湖大型海藻所处的生长阶段不同有关: 内湖石莼处于生长期, 大型海藻形态完整; 而外湖石莼正处于衰败期, 石莼破碎化, 形成大小 10—15cm 的海藻碎片, 沉积物呈现黑色, 主要是石莼来源的有机碎屑。上野螺赢蜚是典型的刮食性消费者, 其附肢密布刚毛, 它无法直接啃食大型海藻, 而逐渐腐败并形成碎屑颗粒的碎屑间接为上野螺赢蜚提供丰富的碳源。

由上可见, 内、外湖端足类稳定同位素组成, 尤其是 $\delta^{15}\text{N}$ 值的显著差异 (图 4B), 并不是端足类的营养级发生变化, 而是与端足类食源 $\delta^{15}\text{N}$ 的空间变化有关 (图 2B, 4B), 通过同位素在有机体内的分馏作用, 这种差异性会表现在消费者身上。

4 小结

(1) 笏筲湖内、外湖 Ulva 和 POM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 差异不显著; 外湖 SOM 和 Epi 则明显高于内湖。SOM $\delta^{13}\text{C}$ 的内、外湖差异主要是由于采样区 SOM 有机质来源的差异造成, 而 Epi 的差异则可能是由于 Epi 中不同组分所占比重不同引起的。除 POM 外, 外湖有机碳源的 $\delta^{15}\text{N}$ 也明显高于内湖, 这是内、外湖初级生产者所利用氮源的 $\delta^{15}\text{N}$ 的差异引起的。

(2) 笏筲湖强壮藻钩虾的食性相对稳定, 主要从 Ulva 及其表面的 Epi 获取碳源; 而上野螺赢蜚的食性内、外湖差异较大: 内湖从石莼表面的 Epi 获取碳源, 约 20% 是来自 POM 的贡献, 而外湖则主要以 Ulva 及其表面的 Epi 为食。

(3) 笏筲湖端足类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值存在明显的空间变动特征, 这主要是其食源 $\delta^{15}\text{N}$ 的空间差异引起的, 通过同位素在有机体内的分馏作用, 这种差异性会表现在消费者身上。

参考文献 (References):

- [1] Baeta A, Pinto R, Valiela I, Richard P, Niquil N, Marques J C. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in the Mondego estuary food web: Seasonal variation in producers and consumers. *Marine environmental research*, 2009, 67: 109-116.
- [2] Balducci C, Sfriso A, Pavoni B. Macrofauna impact on *Ulva rigida* C. Ag. production and relationship with environmental variables in the lagoon of Venice. *Marine Environmental Research*, 2001, 52(1): 27-49.
- [3] Cruz-Rivera E, Hay M E. The effects of diet mixing on consumer fitness: macroalgae, epiphytes, and animal matter as food for marine amphipods. *Oecologia*, 2000, 123(2): 252-264.
- [4] Martins I, Maranhão P, Marques J C. Modelling the effects of salinity variation on *Echinogammarus marinus* Leach (Amphipoda, Gammaridae) density and biomass in the Mondego Estuary (Western Portugal). *Ecological Modelling*, 2002, 152(2-3): 247-260.
- [5] Lapointe B E, O'Connell J. Nutrient-enhanced growth of *Cladophora prolifera* in Harrington Sound, Bermuda: eutrophication of a confined, phosphorus-limited marine ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1989, 28(4): 347-360.
- [6] Lavery P S, Lukatelich R J, McComb A J. Changes in the biomass and species composition of Macroalgae In a Eutrophic Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1991, 33(1): 1-22.
- [7] Cebrián J. Grazing on benthic primary producers // Nielsen S L, Banta G T, Pedersen M F, eds. *Estuarine Nutrient Cycling: The Influence of Primary Producers*. Netherlands: Springer, 2004: 153-185.
- [8] Valentine J F, Duffy J E. The Central role of grazing in seagrass ecology // *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Netherlands: Springer, 2006: 463-501.
- [9] Ceh J, Molis M, Dzaha T M, Wahl M. Induction and reduction of anti-herbivore defenses in brown and red macroalgae off the Kenyan coast. *Journal*

- of Phycology, 2005, 41(4): 726-731.
- [10] Kraufvelin P, Salovius S, Christie H, Moy F E, Karez R, Pedersen M F. Eutrophication-induced changes in benthic algae affect the behaviour and fitness of the marine amphipod *Gammarus locusta*. Aquatic Botany, 2006, 84(3): 199-209.
- [11] Kamermans P, Malta E-J, Verschuure J M, Schrijvers L, Lentz L F, Lien A T A. Effect of grazing by isopods and amphipods on growth of *Ulva* spp. (Chlorophyta). Aquatic Ecology, 2002, 36(3): 425-433.
- [12] Costa F O, Costa M H. Life history of the amphipod *Gammarus locusta* in the Sado estuary (Portugal). Acta Oecologica, 1999, 20(4): 305-314.
- [13] Christie H, Kraufvelin P. Mechanisms regulating amphipod population density within macroalgal communities with low predator impact. Scientia Marina, 2004, 68(S1): 189-198.
- [14] Cruz-Rivera E, Hay M E. Macroalgal traits and the feeding and fitness of an herbivorous amphipod: the roles of selectivity, mixing, and compensation. Marine Ecology Progress Series, 2001, 218: 249-266.
- [15] Howard R K. Impact of feeding activities of epibenthic amphipods on surface-fouling of eelgrass leaves. Aquatic Botany, 1982, 14: 91-97.
- [16] 郑新庆, 黄凌风, 王蕾, 谢天宏, 洪清波, 黄邦钦. 筲筍湖大型海藻群落的几种藻栖端足类的种群动态研究. 厦门大学学报: 自然科学版, 2011, 50(5): 928-933.
- [17] 李娟, 黄凌风, 郭丰, 蔡阿员, 郑颖. 细基江藻对氮、磷营养盐的吸收及其对赤潮发生的抑制作用. 厦门大学学报: 自然科学版, 2007, 46(2): 221-225.
- [18] Zheng X Q, Huang L F, Huang B Q, Lin Y Q. Factors regulating population dynamics of the amphipod *Ampithoe valida* in a eutrophic subtropical coastal lagoon. Acta Oceanologica Sinica, 2013, 32(6): 56-65.
- [19] 郑新庆, 姚雪芬, 黄凌风, 郭丰, 林玉美, 徐向伟, 傅迅毅. 厦门筲筍湖龙须菜生长的主要影响因素. 海洋科学, 2008, 32(12): 47-51.
- [20] Vander Zanden M J, Rasmussen J B. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. Limnology and Oceanography, 2001, 46(8): 2061-2066.
- [21] Lin H J, Kao W Y, Wang Y T. Analyses of stomach contents and stable isotopes reveal food sources of estuarine detritivorous fish in tropical/subtropical Taiwan. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2007, 73(3-4): 527-537.
- [22] Page H M, Lastra M. Diet of intertidal bivalves in the Ría de Arosa (NW Spain): evidence from stable C and N isotope analysis. Marine Biology, 2003, 143(3): 519-532.
- [23] Martinetto P, Teichberg M, Valiela I. Coupling of estuarine benthic and pelagic food webs to land-derived nitrogen sources in Waquoit Bay, Massachusetts, USA. Marine Ecology Progress Series, 2006, 307: 37-48.
- [24] Shang X, Zhang G S, Zhang J. Relative importance of vascular plants and algal production in the food web of a *Spartina*-invaded salt marsh in the Yangtze River estuary. Marine Ecology Progress Series, 2008, 367: 93-107.
- [25] Choy E J, Richard P, Kim K-R, Kang C K. Quantifying the trophic base for benthic secondary production in the Nakdong River estuary of Korea using stable C and N isotopes. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2009, 382(1): 18-26.
- [26] Kanaya G, Takagi S, Kikuchi E. Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalva) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons. Marine Ecology Progress Series, 2008, 359: 133-144.
- [27] Moncreiff C A, Sullivan M J. Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: evidence from multiple stable isotope analyses. Marine Ecology Progress Series, 2001, 215: 93-106.
- [28] Jaschinski S, Brepohl D C, Sommer U. Carbon sources and trophic structure in an eelgrass *Zostera marina* bed, based on stable isotope and fatty acid analyses. Marine Ecology Progress Series, 2008, 358: 103-114.
- [29] Middelburg J J, Nieuwenhuize J. Carbon and nitrogen stable isotopes in suspended matter and sediments from the Schelde Estuary. Marine Chemistry, 1998, 60(3-4): 217-225.
- [30] Goering J, Alexander V, Haubstock N. Seasonal variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios of organisms in a North Pacific bay. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 1990, 30(3): 239-260.
- [31] Kang C K, Kim J B, Lee K S, Kim J B, Lee P Y, Hong J S. Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea: dual stable C and N isotope analyses. Marine Ecology Progress Series, 2003, 259: 79-92.
- [32] van Dover C L, Grassle J F, Fry B, Garritt R H, Starczak V R. Stable isotope evidence for entry of sewage-derived organic material into a deep-sea food web. Nature, 1992, 360(6400): 153-156.
- [33] Jephson T, Nyström P, Moksnes P O, Baden S P. Trophic interactions in *Zostera marina* beds along the Swedish coast. Marine Ecology Progress Series, 2008, 369: 63-76.
- [34] Aikins S, Kikuchi E. Grazing pressure by amphipods on microalgae in Gamo Lagoon, Japan. Marine Ecology Progress Series, 2002, 245: 171-179.
- [35] Kanaya G, Takagi S, Nobata E, Kikuchi E. Spatial dietary shift of macrozoobenthos in a brackish lagoon revealed by carbon and nitrogen stable isotope ratios. Marine Ecology Progress Series, 2007, 345: 117-127.