

DOI: 10.5846/stxb202007221914

李晓晓, 杨薇, 孙涛, 崔保山, 邵冬冬. 黄河口近海海草床浮游-底栖营养传递特征. 生态学报, 2021, 41(10): 3816-3825.

Li X X, Yang W, Sun T, Cui B S, Shao D D. Assessment of energy flows and system attributes of seagrass bed in Yellow River estuary wetland. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 3816-3825.

黄河口近海海草床浮游-底栖营养传递特征

李晓晓¹, 杨薇^{1,2,*}, 孙涛^{1,2}, 崔保山^{1,2}, 邵冬冬^{1,2}

1 北京师范大学环境学院, 水环境模拟国家重点实验室, 北京 100875

2 黄河口湿地生态系统教育部野外科学观测研究站, 东营 257500

摘要:为了探寻海草床浮游-底栖营养传递耦合特征,于2017年7月对黄河口近海海草床碳源和消费者功能群进行样品采集和碳氮稳定同位素($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)测定,计算了消费者功能群的营养级,利用基于贝叶斯的稳定同位素混合模型量化消费者功能群的食源组成,计算了消费者功能群的浮游、底栖营养贡献比例。结果表明:黄河口近海海草床的碳源和消费者功能群的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值均呈现显著性差异($P<0.05$),浮游碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著低于底栖碳源,消费者功能群的营养级范围为1.49—4.20。浮游动物和腹足类分别由浮游和底栖营养传递途径提供能量来源,其余消费者功能群共同依赖于这两种营养传递路径。消费者功能群随着浮游营养贡献比例的增加,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值逐渐降低。反之,随着底栖营养贡献比例的增加,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值逐渐增加。这与浮游碳源和底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的分化现象一致。对该海草床营养传递特征的系统性定量化解析有助于了解海草床的能量传递模式,为海草床的生态保护和修复提供系统性视角。

关键词:海草床;稳定同位素;SIAR模型;浮游-底栖

Assessment of energy flows and system attributes of seagrass bed in Yellow River estuary wetland

LI Xiaoxiao¹, YANG Wei^{1,2,*}, SUN Tao^{1,2}, CUI Baoshan^{1,2}, SHAO Dongdong^{1,2}

1 State Key Laboratory of Water Environment Simulation, School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2 Yellow River Estuary Wetland Ecosystem Observation and Research Station, Ministry of Education, Dongying 257500, China

Abstract: Seagrass ecosystems form the foundation of one of the most important coastal wetlands, whereas their habitat quality is declining due to the climate change and multiple anthropogenic pressures. Understanding the pelagic-benthic coupling in energy flows is essential to the protection and restoration of seagrass beds. Stable isotope analysis (mostly $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) constitutes a radical improvement to analyze diets, which is now widely used to trace the pathways of energy flows and determine the contributions of different diet sources to the ingestion of consumers. In this paper, we conducted the field sampling of the carbon sources and consumer trophic groups of the seagrass bed in the Yellow River estuary wetland in July 2017. In total, we divided all organisms into 15 trophic groups, comprising detritus (suspended particular matter), phytoplankton, epilithic algal matrix, seagrass, *Spartina alterniflora*, zooplankton, gastropods, bivalves, crabs, polychaetes, shrimps, *Planiliza haematocheila*, *Cynoglossus semilaevis*, *Synechogobius hasta*, and *Lateolabrax japonicus*. We then detected the stable carbon and nitrogen isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of all trophic groups. The trophic positions of consumer trophic groups were estimated based on the $\delta^{15}\text{N}$ values. We obtained the potential diet sources for each consumer trophic group based on the published diet data using gut content analysis or isotope signatures in other seagrass beds or closing to our study area. We ran the Bayesian mixing isotope model (SIAR package in R) each time for each consumer

基金项目:国家重点研发计划(2018YFC1406404);NSFC-山东联合基金重点项目(U1806217)

收稿日期:2020-07-22; 修订日期:2021-04-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yangwei@bnu.edu.cn

trophic group to quantify its diet composition, and then calculated its pelagic and benthic contributions. The results showed that the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of carbon sources and consumer trophic groups in the seagrass bed all showed significant differences ($P < 0.05$). The $\delta^{13}\text{C}$ value of pelagic carbon source (phytoplankton) was significantly lower than that of benthic carbon sources (-22.26‰ and -12.34‰ , respectively). The trophic positions of consumer trophic groups ranged from 1.49 (zooplankton) to 4.20 (*Lateolabrax japonicus*). Zooplankton relied on pelagic pathway and gastropods relied on the benthic pathway, whereas other consumer trophic groups relied both on the two pathways. Moreover, we found that the $\delta^{13}\text{C}$ values of consumer trophic groups decreased significantly with the increasing pelagic contribution, otherwise increased significantly with the increasing benthic contribution ($\text{Adj } R^2 = 0.49$, $P = 0.015$), which is consistent with the distinction of $\delta^{13}\text{C}$ values between pelagic and benthic carbon sources. The quantitative analysis of the seagrass bed in terms of trophic structure and its pelagic-benthic coupling can help us to gain insight on the trophic transferring characteristics and thereby provide a more systematic perspective on the ecological protection and restoration of seagrass beds.

Key Words: seagrass bed; stable isotopes; SIAR model; pelagic-benthic

海草是生活于河口、海湾的潮间带和潮下带湿地的单子叶植物,常见于热带和温带海域的浅水水域,大面积分布的海草形成海草床^[1]。对全球 215 项海草床研究分析显示^[2],自 1980 年以来海草的退化速度为 $110 \text{ km}^2/\text{a}$,且这种速度正在加快;已知的全球海草分布范围相比 1879 年已经消失了 29%。我国已探寻的海草床总面积约为 8765.1 hm^2 ,当前也面临着严重威胁,如华南地区、山东半岛、莱州湾大面积的海草床衰退^[3-5]。

生态系统以物种之间复杂的相互作用进行物质循环和能量流动^[6]。探究系统内部的营养传递特征对于揭示该生态系统的营养结构和生态功能具有重要作用,是实现生态系统水平管理的基础^[7]。目前常用的方法主要有胃含物分析、稳定同位素分析和生态模型分析等^[8]。其中,稳定同位素混合模型的发展为量化物种之间复杂的相互作用进一步提供科学支撑^[9-10],近年来,稳定同位素混合模型已由较为简单的线性混合模型、IsoSource 模型等发展到考虑数据的不确定性(标准差、营养富集系数)且适用于 n 个同位素和 $> n+1$ 种源的贝叶斯混合模型,如 MixSIAR^[11] 和 SIAR^[12],引入了先验知识的概念,提高准确性。浮游-底栖(pelagic-benthic)营养传递的耦合表现为浮游生产者(如浮游植物)和底栖生产者(如水生植物、底栖藻类等)之间的能量、物质,以及营养向高营养级物种传递时两种不同能量流动路径的耦合^[6,13-15]。这种耦合关系在水生生态系统中发挥着重要作用,促进了系统的能量循环和物质交换。现有研究多集中在探究湖泊食物网浮游-底栖能量耦合在富营养化下的响应,进而与湖泊生态修复相结合以系统的角度提供修复和保护的关键技术^[16-17]。而浮游-底栖能流在滨海湿地海草床的耦合特征尚不清晰,难以从能量流动的系统角度对滨海湿地海草床的生态保护和修复提供科学指导。

本研究以黄河口近海海草床为研究案例,利用碳源和消费者功能群的碳氮稳定同位素和基于贝叶斯的稳定同位素混合模型,阐明海草床内消费者功能群的食源构成特征,量化各消费者功能群的浮游和底栖的贡献比例,揭示该海草床浮游和底栖的营养传递特征和耦合模式,从系统性视角为海草床生态修复与保护提供科学支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究选择黄河三角洲孤东海堤外侧的海草床($37^{\circ}50'59''$ — $37^{\circ}51'10''\text{N}$, $119^{\circ}6'33''$ — $119^{\circ}6'43''\text{E}$)为研究区,该区域海草主要为日本鳗草(*Zostera japonica*)。该研究区距黄河入海口较远,约 20 km,受淡水入流和泥沙运输的影响较小。该区域海草在靠海侧分布比较密集,与互花米草(*Spartina alterniflora*)在近岸侧存在混生区域。地表螺类、壳类等底栖动物较为丰富,包括中华拟蟹守螺(*Cerithidea sinensis*)、秀丽织纹螺(*Nassarius dealbatus*)、日本镜蛤(*Dosinorbis japonica*)、江户明樱蛤(*Moerella jedoensis*)等。该区域为暖温带气

候,其年均气温为 11.7—12.6℃,年均降雨量为 530—630 mm,年均蒸发量为 1750—2430 mm。潮汐为非规则半日潮和半日潮^[18]。

1.2 样品采集及稳定同位素测定

于 2017 年 7 月 10 日—25 日在研究区进行碳源和消费者功能群的采集。其中,碳源包括悬浮颗粒物、植物、表生藻类基质和浮游植物;消费者主要包括浮游动物、大型底栖动物和鱼。各要素的采集方法如下^[19-21]:

水体悬浮颗粒物:使用有机玻璃采水器采集 2 L 表层水体,将水样通过 200 μm 的网以去除杂物,静置半小时后,取上清液用马弗炉燃烧过的 0.45 μm Whatman GF/F 玻璃纤维滤膜(450℃下燃烧 6 h)抽滤,冰冻保存。

水生植物:手工采集水生植物(互花米草、海草),每个样品由 10 株植物的叶子混合而成,所有的样品用蒸馏水冲洗几次以除去附着的碎屑物。

表生藻类基质:在研究区石头、贝壳等表面小心刮取绿色部分。

浮游植物:使用有机玻璃采水器采集至少 5 L 表层水体,以确保足够稳定同位素的测定。将水样沿 25 号浮游生物采集网(网长 50 cm,网圈内径 20 cm,网目 0.064 mm)中心倾倒,收集网内水体,用马弗炉燃烧过的 0.45 μm Whatman GF/F 玻璃纤维滤膜抽滤,冰冻保存。

浮游动物:使用有机玻璃采水器采集至少 20 L 表层水体,将采集的水体沿 13 号浮游生物采集网(网长 50 cm,网圈内径 20 cm,网目 0.122 mm)中心倾倒,收集网内水体,用马弗炉燃烧过的 0.45 μm Whatman GF/F 玻璃纤维滤膜抽滤,冰冻保存。

大型底栖动物:采集 33 cm × 30 cm × 20 cm 采样框内的沉积物,就近取水对采集的样品经过初步淘洗、分拣,实验室内进一步细选,在显微镜下鉴定其种类。对于虾类,将其整个甲壳和头尾除去后,取肌肉。蟹类个体大的取大螯,个体较小的,去掉内脏,取腹部肌肉。对于端足类、多毛类、甲壳类等体积较小的取其全部个体。

鱼:在海草床的潮沟内选取适当位置放置地笼,于第二天收集地笼中的样品并记录鱼的种类、个数。对每一种鱼,选择大小相近的 3 个个体,从每个个体剥取其背部的肌肉组织。

共采集 21 个碳源样品和 42 个消费者样品。所有样品用 1 mol/L 的盐酸酸化处理,以除去碳酸钙等碳酸盐影响,再用蒸馏水淋洗至中性,放入烘箱中 60℃烘干(72 h),然后研磨成细粉末状。基于德国 Thermo Fisher Scientific 公司的稳定同位素质谱仪(DELTA V Advantage)测定碳氮稳定同位素含量。

稳定同位素含量采用稳定同位素比值的形式表示,采用相对测量法,将所测样品的同位素比值与相应的标准物质的同位素比值作比较,即 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值:

$$\delta^{15}\text{N} = \left(\frac{{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{sample}}}{{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{atmosphere}}} - 1 \right) \times 1000 \quad (1)$$

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{sample}}}{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{VPDB}}} - 1 \right) \times 1000 \quad (2)$$

式中, ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{atmosphere}}$ 为标准大气氮同位素比值; ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{VPDB}}$ 为国际标准物质 VPDB 的碳同位素比值。VPDB (Vienna Peedee Belemnite) 在美国国家标准和技术研究所提供的 NBS-19 方解石为标准的条件下,其稳定性同位素比值是 1.95‰。氮稳定性同位素分析标准为空气,其 ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ 值为 $(3676.5 \pm 8.1) \times 10^{-6}$ 。 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的测定精度分别为 $\pm < 0.1\text{‰}$ 和 $\pm < 0.2\text{‰}$ 。

基于氮稳定同位素确定消费者的营养级^[9],其计算公式为:

$$TL_{\text{消费者}} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{消费者}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{基线}}) / \text{TEF} + \lambda \quad (3)$$

式中, $TL_{\text{消费者}}$ 指消费者的营养级; $\delta^{15}\text{N}_{\text{消费者}}$ 和 $\delta^{15}\text{N}_{\text{基线}}$ 分别指消费者和基线的 $\delta^{15}\text{N}$ 值,本研究中基线的 $\delta^{15}\text{N}$ 值为浮游动物、腹足类和双壳类样品的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 值; λ 为基线值对应的营养级,此处为 2; TEF 为相邻营养级同位素富集度,本研究采用 3.4‰^[9]。

1.3 稳定同位素混合模型

根据以往在渤海、长江口、其他海草生态系统等开展的胃含物分析或稳定同位素特征^[20-27], 确定捕食者与被捕食者之间的潜在食源关系。构建基于贝叶斯的稳定同位素混合模型(SIAR 模型), 利用模型输出消费者每个潜在食源的贡献比例范围, 若食源贡献比例 50% 置信区间的下限大于 5%, 则该食源关系在本研究区成立。

SIAR 模型采用马科夫链-蒙特卡洛模拟, 利用狄利克雷先验分布产生消费者每个食源的贡献比例范围, 模型运行次数设为 50000 次。参考国内外相关文献^[9], 确定氮的营养富集因子为 $(3.4 \pm 1.0) \text{‰}$, 碳的营养富集因子为 $(0.4 \pm 1.3) \text{‰}$ 。模型主要结构如公式(4—7)。

$$X_{ij} \sim N(S_{ij}, \sigma_{ij}^2) \quad (4)$$

$$S_{ij} = \frac{\sum_{m=1}^{M_i} P_{ik_i[m]} Q_{jk_i[m]} (S_{jk_i[m]} + c_{jk_i[m]})}{\sum_{m=1}^{M_i} P_{ik_i[m]} Q_{jk_i[m]}} \quad (5)$$

$$c_{jk_i[m]} \sim N(\Lambda_j, \tau_{jk_i[m]}^2) \quad (6)$$

$$P_{ik_i[1]}, \dots, P_{ik_i[M_i]} \sim \text{Dirichlet}(\alpha_{i1}, \dots, \alpha_{iM_i}) \quad (7)$$

式中, X_{ij} 是稳定同位素 j 在消费者 i 中的含量, 服从正态分布, 均值为 S_{ij} , 标准差为 σ_{ij}^2 。 $c_{jk_i[m]}$ 指在食物链中从食物资源 $k_i[m]$ 到消费者 i 的营养富集因子 ($k_i[m]$ 是消费者 i 的第 m 个食物资源)。 $P_{ik_i[m]}$ 指食物资源 $k_i[m]$ 对消费者 i 的食源贡献比例。 $S_{jk_i[m]}$ 为稳定同位素 j 在消费者 i 的 $k_i[m]$ 个食物资源中的均值。 $Q_{jk_i[m]}$ 是稳定同位素 j 在食物资源 $k_i[m]$ 中的测定含量。 $\alpha_{i1} = \dots = \alpha_{iM_i}$ 是服从狄利克雷先验分布的参数, Λ_j 和 $\tau_{jk_i[m]}^2$ 是在多个食物链中稳定同位素 j 的营养富集因子的均值和先验分布变量。

1.4 消费者浮游、底栖碳源贡献比例

基于 SIAR 模型确定的消费者每个食物来源的贡献比例的均值, 计算每个消费者的浮游碳源贡献比例和底栖碳源贡献比例, 如下所示:

$$PP_j = \sum_{i \in \Omega_j} PP_i \times f_{ij} \quad (8)$$

$$PB_j = \sum_{i \in \Omega_j} PB_i \times f_{ij} \quad (9)$$

式中, PP_j 是消费者 j 的浮游碳源贡献比例, PP_i 是食源 i 的浮游碳源贡献比例, PB_j 是消费者 j 的底栖碳源贡献比例, PB_i 是食源 i 的底栖碳源贡献比例, Ω_j 为消费者 j 的所有食源, f_{ij} 为 SIAR 模型确定的食源 i 对消费者 j 的食源贡献比例均值。对于每个消费者, $PP_j + PB_j = 1$ 。

1.5 统计分析

利用单因素分析法(one-way ANOVA) 分别分析该区域碳源、消费者功能群的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值是否有显著差异, 并利用 Turkey 法对不同碳源和不同消费者功能群进行两两比较, 在 0.05 水平上进行显著性分析。上述方法均通过 SPSS 20.0 进行。对消费者各功能群的浮游及底栖碳源贡献比例与其 $\delta^{13}\text{C}$ 值的响应关系采用线性回归方法分析, 利用 Origin 2018 进行线性回归拟合。

2 结果

2.1 海草床碳源和消费者功能群的碳氮稳定同位素值

黄河口近海海草床碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 分布范围较广且呈现出显著性差异(表 1, 单因素方差分析, $F_{4,20} = 99.94$, $P < 0.001$)。作为浮游碳源的浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 为 $(-22.26 \pm 1.07) \text{‰}$ (平均值 \pm 标准差), 显著低于其他碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 ($P < 0.001$)。作为底栖碳源的海草、互花米草和表生藻类基质的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值为 $(-12.75 \pm 1.28) \text{‰}$, 其中海草和互花米草的 $\delta^{13}\text{C}$ 存在显著性差异 ($P = 0.001$), 但表生藻类基质与其两者均不存在显著性差异 ($P > 0.05$)。

悬浮颗粒物的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 $(-11.54 \pm 1.22)\text{‰}$, 与海草和表生藻类基质均没有显著性差异 ($P > 0.05$), 且其 $\delta^{13}\text{C}$ 与海草接近 (分别为 -11.54‰ 和 -11.66‰)。主要原因可能是通过地表沉积物的再悬浮作用使得悬浮颗粒物的主要来源为海草和表生藻类基质的碎屑, 因此本研究在分析浮游-底栖营养传递耦合时将悬浮颗粒物考虑为底栖营养传递路径。

该区域碳源的 $\delta^{15}\text{N}$ 也存在显著性差异 (表 1, 单因素方差分析, $F_{4,20} = 7.29, P = 0.002$), 从浮游植物的 $(2.5 \pm 0.04)\text{‰}$ 到悬浮颗粒物的 $(5.3 \pm 1.2)\text{‰}$ 。且浮游植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值显著低于悬浮颗粒物 ($P = 0.002$), 表生藻类基质 ($P = 0.02$) 和互花米草 ($P = 0.02$)。

表 1 黄河口近海海草床碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值

Table 1 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for the carbon sources collected from a seagrass bed in Yellow River estuary wetland

碳源 Carbon sources	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$		$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$		样品数 Sample size
	均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD	
悬浮颗粒物 Suspended particular matter	-11.54a	1.22	5.29A	1.15	6
浮游植物 Phytoplankton	-22.26c	1.07	2.49C	0.04	3
表生藻类基质 Epilithic algal matrix	-12.98ab	0.40	5.02AB	1.20	3
海草 Seagrass	-11.66a	0.42	3.61BC	0.66	6
互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	-14.68b	0.22	4.95AB	0.05	3

a, b, c 表征不同碳源 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的显著性差异 ($P < 0.05$), A, B, C 表征不同碳源 $\delta^{15}\text{N}$ 值之间的显著性差异 ($P < 0.05$)

黄河口近海海草床浮游-底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值及其他水生生态系统分析结果如表 2 所示, 浮游碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显低于同区域底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。本研究区浮游碳源和底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差别约为 10‰ ; 东太湖两种碳源之间的差值较小, 约为 6‰ , 而 Jurien 湾海洋公园近岸水域和 Superior 湖两种碳源差值较高, 分别约为 15‰ 和 14‰ 。

表 2 浮游和底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异

Table 2 Difference in $\delta^{13}\text{C}$ values between the pelagic and benthic carbon sources

研究区 Area	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$		参考文献 References
	浮游碳源 Pelagic carbon source	底栖碳源 Benthic carbon source	
黄河口海草床 Seagrass bed in Yellow River estuary wetland	-22.26	-12.34	本研究
墨西哥湾海草系统 Gulf of Mexico seagrass system	-21.8	-17.5—-12.2	[28]
地中海海洋保护区 Mediterranean Marine Protected Area	-24—-21	-20—-13	[29]
Jurien 湾海洋公园近岸水域 Coastal waters of Jurien Bay Marine Park	-25—-22	-14—-10	[30]
东太湖 East Lake Taihu	-28—-26	-25—-22	[31]
Superior 湖 Lake Superior	-31.5	-28—-18	[32]

黄河口近海海草床消费者功能群的 $\delta^{13}\text{C}$ 也呈现出显著性差异 (表 3, 单因素方差分析, $F_{9,41} = 11.11, P < 0.001$)。浮游动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 最低, 为 $(-21.78 \pm 0.98)\text{‰}$, 与浮游植物最接近。大型底栖动物 (包括腹足类、双壳类、蟹、多毛类、虾) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 $(-14.19 \pm 2.49)\text{‰}$, 鱼 (梭鱼、半滑舌鳎、沙鲢鱼、鲈鱼) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 为 $(-17.37 \pm 1.68)\text{‰}$ 。腹足类的 $\delta^{13}\text{C}$ 最高, 为 $(-12.01 \pm 1.46)\text{‰}$, 与螃蟹和多毛类的 $\delta^{13}\text{C}$ 没有显著性差异 ($P > 0.05$)。

消费者 $\delta^{15}\text{N}$ 范围较广且存在着显著性差异 (表 3, 单因素方差分析, $F_{9,41} = 29, P < 0.001$)。浮游动物的 $\delta^{15}\text{N}$ 显著低于其他消费者 ($P < 0.05$), 以浮游动物、腹足类和双壳类的平均 $\delta^{15}\text{N}$ 为基线时, 浮游动物的营养级为 1.49。大型底栖动物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值从双壳类 ($(6.95 \pm 1.07)\text{‰}$) 到虾 ($(10.42 \pm 2.34)\text{‰}$), 其营养级为 2.23—3.25。鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 分布范围从梭鱼 ($(10.37 \pm 0.35)\text{‰}$) 到鲈鱼 ($(13.65 \pm 0.52)\text{‰}$), 其营养级 3.23—4.20。鲈鱼和沙鲢鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 显著高于大型底栖动物 ($P < 0.05$)。

表 3 黄河口近海海草床消费者 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 比值和营养级Table 3 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values and trophic positions for the consumer trophic groups collected from a seagrass bed in Yellow River estuary wetland

消费者功能群 Consumer trophic groups	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$		$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$		样品数 Sample size	营养级 Trophic position
	均值 Mean	标准差 SD	均值 Mean	标准差 SD		
浮游动物 Zooplankton	-21.78d	0.98	4.44D	0.04	3	1.49
双壳类 Bivalves	-15.37a	1.77	6.95C	1.07	6	2.23
腹足类 Gastropods	-12.01bc	1.46	7.17C	0.78	10	2.29
蟹 Crabs	-15.73abc	0.59	9.08BC	0.47	3	2.85
多毛类 Polychaetes	-14.33ab	2.66	9.29B	1.01	4	2.91
虾 Shrimps	-16.56bc	2.91	10.42B	2.34	4	3.25
梭鱼 <i>Planiliza haematocheila</i>	-16.32bc	2.33	10.37B	0.35	3	3.23
半滑舌鲷 <i>Cynoglossus semilaevis</i>	-16.79bc	1.22	11.62AB	0.70	3	3.60
沙逖鱼 <i>Synechogobius hasta</i>	-16.85bc	0.14	13.41A	0.87	3	4.13
鲈鱼 <i>Lateolabrax japonicus</i>	-19.51cd	0.78	13.65A	0.52	3	4.20

a、b、c 表征不同消费者 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的显著性差异 ($P < 0.05$), A、B、C 表征不同消费者 $\delta^{15}\text{N}$ 值之间的显著性差异 ($P < 0.05$)

2.2 消费者功能群的食源组成

基于 SIAR 模型获得了消费者各功能群的潜在食源组成(图 1)。由于 SIAR 模型输出的悬浮颗粒物对浮游动物食源贡献比例 50% 置信区间的下限 $< 5\%$, 因此本研究仅考虑浮游植物为浮游动物的食源。腹足类对海草具有较高的食源偏好(60%), 且对表生藻类基质的食源偏好(22%) 略高于对互花米草的食源偏好(18%)。双壳类的食源组成比较均一, 由 SPM(56%) 和浮游植物构成(44%)。入侵的互花米草对螃蟹的食源贡献(28%) 高于海草的贡献(16%)。该研究区捕食性多毛类物种所占比例较高, 因此腹足类和双壳类对其食源贡献较高(均为 28%)。虾对双壳类的食源偏好(31%) 略高于其他潜在食源。消费者梭鱼的食源最为丰富且食源组成均一化(11%—17%)。半滑舌鲷、沙逖鱼和梭鱼的潜在食源均包括蟹和虾。

2.3 浮游-底栖营养传递特征及与碳稳定同位素的关系

基于 SIAR 模型得到的消费者各功能群食源组成, 量化各个消费者功能群的浮游-底栖贡献比例。其中, 浮游动物和腹足类分别属于浮游和底栖营养传递路径(图 2), 而其他消费者功能群共同依赖于两者。双壳类的底栖营养传递的贡献比例高于浮游贡献, 分别为 $(65 \pm 26)\%$ 和 $(35 \pm 26)\%$ 。底栖食源对蟹和梭鱼的贡献比例最高, 分别是 85% 和 86%。浮游食源对虾的贡献比例最高(56%), 其次为双壳类(44%)。多毛类、半滑舌鲷、沙逖鱼和鲈鱼的浮游、底栖贡献比例近似, 约为 30% 和 70%。

考虑到浮游碳源和底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异明显, 我们对消费者各功能群的浮游-底栖碳源贡献比例与其 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行了线性回归拟合。结果表明, 消费者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随浮游碳源贡献的增加而逐渐降低, 随底栖碳源贡献的增加而逐渐增加(图 3)。这与两种碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的分化现象一致。

3 讨论

本研究获取的黄河口近海海草床碳源和消费者功能群的 $\delta^{13}\text{C}$ 的均值范围(-22.26‰ — -11.54‰) 与宋博等^[33]于 2018 年 8 月测定的 $\delta^{13}\text{C}$ 均值范围(-21.99‰ — -12.13‰) 近似, 可以较为准确地反映系统的营养结构。浮游碳源和底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著(表 2), 主要由于作为浮游、底栖碳源的主要生产者的光合作用途径不同^[34], 同时也受到水环境扰动、光照和温度的影响。有研究^[20]发现作为底栖碳源的陆生 C4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -16‰ — -7‰ , 而作为浮游碳源的温带海洋浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -18‰ — -24‰ 。本研究的浮游碳源和底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均在上述范围内。

该研究区碳源和消费者功能群的 $\delta^{15}\text{N}$ 的均值范围为 2.49‰ — 13.65‰ , 其中消费者功能群范围为 4.44‰ — 13.65‰ 。本研究发现鲈鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 值是该区域所有消费者功能群的最大值, 这与宋博等^[33]发现的矛

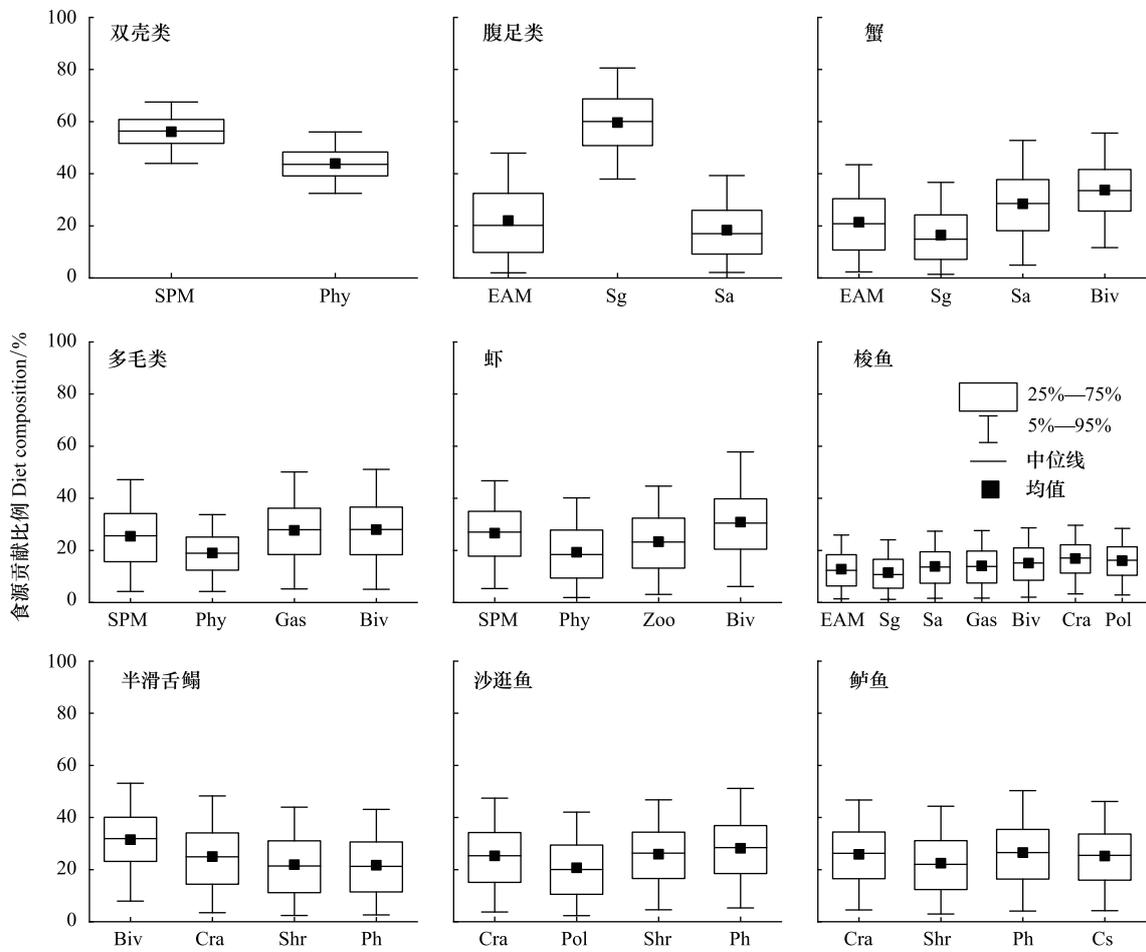


图 1 基于 SIAR 模型的各消费者功能群的食源组成

Fig.1 Diet composition of each consumer trophic group based on the output of SIAR model

Biv: 双壳类 bivalves; Cra: 蟹 crabs; Cs: 半滑舌鲷 *Cynoglossus semilaevis*; EAM: 表生藻类基质 epilithic algal matrix; Gas: 腹足类 gastropods; Ph: 梭鱼 *Planiliza haematocheila*; Phy: 浮游植物 phytoplankton; Pol: 多毛类 polychaetes; Sa: 互花米草 *Spartina alterniflora*; Shr: 虾 shrimps; Sg: 海草 seagrass; SPM: 悬浮颗粒物 suspended particulate matter; Zoo: 浮游动物 zooplankton

尾刺虾虎鱼的 $\delta^{15}\text{N}$ 值 (11.05‰) 为最大值不同, 但与在渤海湾研究发现的鲈鱼 $\delta^{15}\text{N}$ 值最高 (13.28‰) 一致^[35]。本研究以植食者 (包括浮游动物、腹足类和双壳类) 的平均值作为计算消费者营养级的基线, 可以避免某一植食者 $\delta^{15}\text{N}$ 值过低或过高对营养级估计的影响。该区域消费者的营养级范围为 1.49—4.20, 较高于宋博等^[33] 估计的营养级 (2.00—3.85)。本研究结果发现, 大型底栖动物基本上占据第二营养级, 而大多数鱼类为第三或第四营养级, 这与 Mao 等^[19] 的研究结果一致。

基于浮游-底栖营养传递的研究结果发现, 黄河口近海海草床的消费者功能群主要分为三类: 以浮游碳源为营养来源的浮游动物、以底栖碳源为营养来源的腹足类、以及共同依赖于浮游和底栖碳源的其余消费者功能群。与浮游、底栖碳源 $\delta^{13}\text{C}$ 值的分化现象一致, 本研究发现消费者功能群的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随浮游碳源贡献比例的增加相应的降低, 反之增加。有研究^[34] 发现, 由底栖碳源提供营养的消费者功能群的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值比依赖于浮游碳源的消费者约富集 5‰。因此, $\delta^{13}\text{C}$ 值可作为区分消费者营养来源的初步甄别指标^[34,36]。例如通过对海草床栖息的鱼类和大型底栖动物的食性和 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行 meta 分析显示^[34]: 对于大型底栖动物, 其依赖于浮游碳源的物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常低于 -18‰, 其依赖于底栖碳源的物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常高于 -16‰; 对于海草床栖息的鱼类, 其依赖于浮游碳源的物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常低于 -15‰, 其依赖于底栖碳源的物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常高于 -

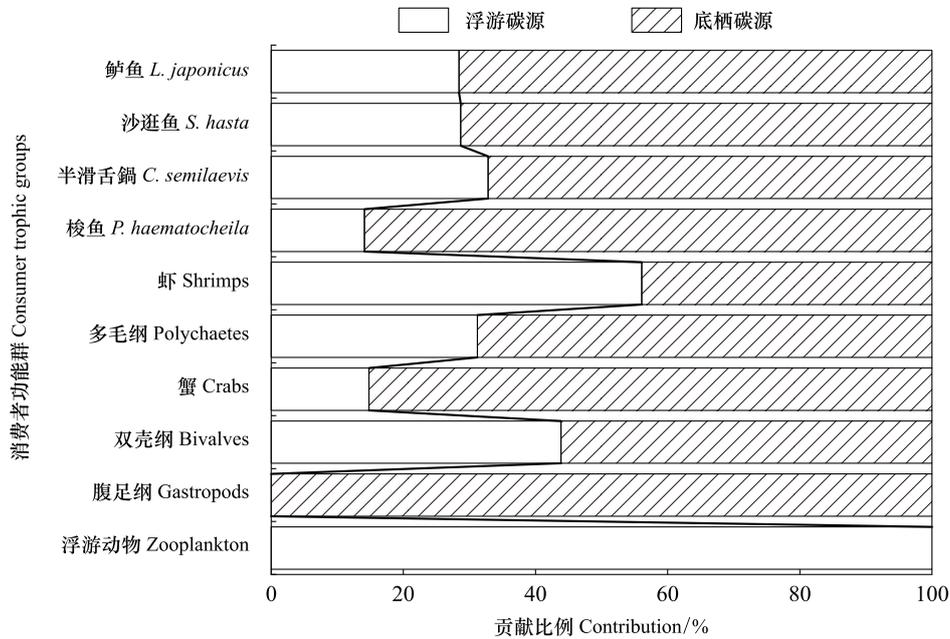


图2 黄河口近海海草床消费者功能群的浮游-底栖营养贡献比例

Fig.2 Pelagic-benthic contributions in each consumer trophic group in the seagrass bed in Yellow River estuary wetland

14‰。本研究中主要依赖于底栖碳源的消费者功能群的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也高于 -16‰ , 如双壳类、腹足类、蟹、多毛类, 而主要依赖浮游碳源的浮游动物和虾的 $\delta^{13}\text{C}$ 值则低于 -16‰ 。本研究区域的鱼类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均低于 -15‰ , 然而这些鱼类由底栖碳源的贡献比例高于浮游碳源的贡献。我们推测可能的原因是浮游营养传递途径的营养传递效率 (Trophic transfer efficiency) 高于底栖营养传递途径。如 Lischke 等^[37] 发现在浅水湖泊浮游营养传递的效率约高于底栖营养传递效率一个数量级。因此, 后续开展基于碳流通量的生态系统能量流转研究, 可加强对营养传递效率的定量化, 以更全面解析该区域的浮游-底栖营养传递特征, 为生态保护和修复提供更系统化的科学支撑。

4 结论

(1) 黄河口近海海草床碳源和消费者功能群的碳氮稳定同位素含量均呈现显著性差异 ($P < 0.05$), 浮游碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (均值: -22.26‰) 显著低于底栖碳源 (均值: -12.34‰)。

(2) 基于稳定同位素混合模型和浮游-底栖营养路径分析发现该区域浮游动物由浮游路径唯一提供营养来源, 腹足类由底栖碳源提供唯一营养来源, 其余消费者功能群共同依赖于两种营养传递路径。

(3) 消费者功能群 $\delta^{13}\text{C}$ 值随浮游营养贡献比例的增加而逐渐降低, 且随底栖营养贡献比例的增加而逐渐增加, 符合浮游和底栖碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分化现象。

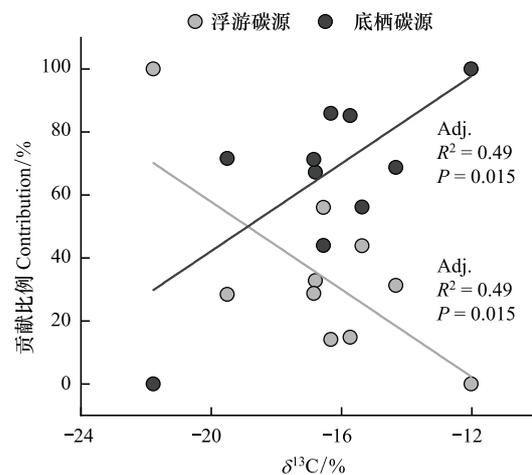


图3 黄河口近海海草床消费者功能群的浮游-底栖碳源贡献比例与其 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关系

Fig.3 Relationships between $\delta^{13}\text{C}$ values and the contributions of pelagic and benthic carbon sources among consumer trophic groups in the seagrass bed in Yellow River estuary wetland

参考文献 (References):

- [1] 林栖凤, 施耀忠. 海草床资源的保护与开发利用//2005 年全国海洋高新技术产业论坛论文集. 海口: 中国高科技产业化研究会, 2005: 154-156.
- [2] Zhang X M, Lin H Y, Song X Y, Xu S C, Yue S D, Gu R T, Xu S, Zhu S Y, Zhao Y J, Zhang S Y, Han G X, Wang A D, Sun T, Zhou Y. A unique meadow of the marine angiosperm *Zostera japonica*, covering a large area in the turbid intertidal Yellow River Delta, China. *Science of the Total Environment*, 2019, 686:118-130.
- [3] 周毅, 张晓梅, 徐少春, 宋肖跃, 林海英, 王朋梅, 顾瑞婷. 中国温带海域新发现较大面积(大于 50ha)的海草床: I 黄河河口区罕见大面积日本鳗草海草床. *海洋科学*, 2016, 40(9):95-97.
- [4] 郑凤英, 邱广龙, 范航清, 张伟. 中国海草的多样性、分布及保护. *生物多样性*, 2013, 21(5):517-526.
- [5] 黄小平, 黄良民, 李颖虹, 许战洲, 方静威, 黄道建, 韩秋影, 黄晖, 谭焯辉, 刘胜. 华南沿海主要海草床及其生境威胁. *科学通报*, 2006, 51(S2):114-119.
- [6] Woodland R J, Secor D H. Benthic-pelagic coupling in a temperate inner continental shelf fish assemblage. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(3):966-976.
- [7] Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(20):12917-12922.
- [8] 付奕奕. 广西近海生态系统食物网结构及能量流动研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2012.
- [9] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002, 83(3):703-718.
- [10] Vander Zanden M J, Casselman J M, Rasmussen J B. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, 1999, 401(6752):464-467.
- [11] Moore J W, Semmens B X. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, 2008, 11(5):470-480.
- [12] Parnell A C, Inger R, Bearhop S, Jackson A L. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One*, 2010, 5(3):e9672.
- [13] McMeans B C, McCann K S, Tunney T D, Fisk A T, Muir A M, Lester N, Shuter B, Rooney N. The adaptive capacity of lake food webs: from individuals to ecosystems. *Ecological Monographs*, 2016, 86(1):4-19.
- [14] Kiljunen M, Peltonen H, Lehtiniemi M, Uusitalo L, Sinisalo T, Norkko J, Kunasranta M, Torniainen J, Rissanen A J, Karjalainen J. Benthic-pelagic coupling and trophic relationships in northern Baltic Sea food webs. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(8):1706-1722.
- [15] Isaac E J, Hrabik T R, Stockwell J D, Gamble A E. Prey selection by the Lake Superior fish community. *Journal of Great Lakes Research*, 2012, 38(2):326-335.
- [16] 刘正文, 张修峰, 陈非洲, 杜璞珣, 关保华, 于谨磊, 何虎, 张永东. 浅水湖泊底栖-敞水生境耦合对富营养化的响应与稳态转换机理: 对湖泊修复的启示. *湖泊科学*, 2020, 32(1):1-10.
- [17] 李华, 沈洪艳, 李双江, 梁雅卓, 卢传昱, 张璐璐. 富营养化对白洋淀底栖-浮游耦合食物网结构和功能的影响. *生态学报*, 2018, 38(6):2017-2030.
- [18] He Q, Cui B S, Cai Y Z, Deng J F, Sun T, Yang Z F. What confines an annual plant to two separate zones along coastal topographic gradients? *Hydrobiologia*, 2009, 630(1):327-340.
- [19] Mao Z G, Gu X H, Zeng Q F, Chen H H. Carbon sources and trophic structure in a macrophyte-dominated polyculture pond assessed by stable-isotope analysis. *Freshwater Biology*, 2016, 61(11):1862-1873.
- [20] 蒋日进. 枸杞岛近岸海域食物网结构研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.
- [21] 全为民. 长江口盐沼湿地食物网的初步研究: 稳定同位素分析[D]. 上海: 复旦大学, 2007.
- [22] 蔡德陵, 洪旭光, 毛兴华, 张淑芳, 韩贻兵, 高素兰. 崂山湾潮间带食物网结构的碳稳定同位素初步研究. *海洋学报*, 2001, 23(4):41-47.
- [23] 窦硕增, 杨纪明. 渤海南部半滑舌鳎的食性及摄食的季节性变化. *生态学报*, 1992, 12(4):368-376.
- [24] Zhang Y Q, Xu Q, Xu Q Z, Alós J, Zhang H Y, Yang H S. Dietary composition and trophic niche partitioning of spotty-bellied greenlings *Hexagrammos agrammus*, fat greenlings *H. otakii*, Korean rockfish *Sebastes schlegelii*, and Japanese seaperch *Lateolabrax japonicus* in the Yellow Sea revealed by stomach content analysis and stable Isotope Analysis. *Marine and Coastal Fisheries*, 2018, 10(2):255-268.
- [25] Zheng T, You X Y. Key food web technique and evaluation of nearshore marine ecological restoration of Bohai Bay. *Ocean & Coastal Management*, 2014, 95:1-10.

- [26] 李军. 渤海鲈鱼食物组成与摄食习性的研究. 海洋科学, 1994, 18(3):39-44.
- [27] Christian R R, Luczkovich J J. Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. *Ecological Modelling*, 1999, 117(1):99-124.
- [28] 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.
- [29] Vizzini S, Mazzola A. Stable isotopes and trophic positions of littoral fishes from a Mediterranean marine protected area. *Environmental Biology of Fishes*, 2009, 84(1):13-25.
- [30] Hanson C E, Hyndes G A, Wang S F. Differentiation of benthic marine primary producers using stable isotopes and fatty acids; implications to food web studies. *Aquatic Botany*, 2010, 93(2):114-122.
- [31] 李云凯, 刘恩生, 王辉, 贡艺. 基于 Ecopath 模型的太湖生态系统结构与功能分析. *应用生态学报*, 2014, 25(7):2033-2040.
- [32] Keough J R, Sierszen M E, Hagley C A. Analysis of a Lake Superior coastal food web with stable isotope techniques. *Limnology and Oceanography*, 1996, 41(1):136-146.
- [33] 宋博, 陈琳琳, 闫朗, 姜少玉, 刘春云, 李秉钧, 李宝泉. 山东东营和烟台潮间带海草床食物网结构特征. *生物多样性*, 2019, 27(9):984-992.
- [34] France R L. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, 1995, 40(7):1310-1313.
- [35] 万祎, 胡建英, 安立会, 安伟, 杨敏, 伊藤光明, 服部达也, 陶澍. 利用稳定氮和碳同位素分析渤海湾食物网主要生物种的营养层次. *科学通报*, 2005, 50(7):708-712.
- [36] Bouillon S, Connolly R M, Gillikin D P. Use of stable isotopes to understand food webs and ecosystem functioning in estuaries. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, 2011, 7:143-173.
- [37] Lischke B, Mehner T, Hilt S, Attermeyer K, Brauns M, Brothers S, Grossart H P, Köhler J, Scharnweber K, Gaedke U. Benthic carbon is inefficiently transferred in the food webs of two eutrophic shallow lakes. *Freshwater Biology*, 2017, 62(10):1693-1706.