

枸杞岛海藻场小型无脊椎动物的食物来源

蒋日进^{1,2}, 章守宇^{1*}, 毕远新², 汪振华¹,
周曦杰¹, 赵旭¹, 陈亮然¹

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 浙江省海洋水产研究所, 农业部重点渔场渔业资源科学观测实验站, 浙江 舟山 316021)

摘要: 枸杞岛近岸海藻场生态系统内浮游动物、端足类、多毛类和棘皮动物等小型无脊椎动物是海藻场食物网的重要组成部分, 承担了将初级生产者的能量产出向高级消费者传递转移的功能。为了探明桡足类、太平洋磷虾、中国毛虾、短毛海鳞虫、厚壳贻贝、角蝶螺、紫海胆、钩虾、麦秆虫、海绵和钩虾幼体等海藻场内主要小型无脊椎动物的能量来源, 本研究应用稳定同位素技术分析海藻场食物网内这些小型无脊椎动物及其潜在食源浮游植物、大型海藻、底栖微藻等初级生产者的碳、氮稳定同位素组成, 并用 IsoSource 多源线性混合模型来估算不同初级生产者对小型无脊椎动物的食源贡献率。结果表明, 初级生产者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-21.7\text{‰} \sim -13.8\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值为 $2.3\text{‰} \sim 11.6\text{‰}$ 。初级生产者沉积相颗粒有机物、浮游植物、水相颗粒有机物、铜藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著的季节差异 ($P > 0.05$), 附生生物、孔石莼和底栖微藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值有明显的季节变化 ($P < 0.05$)。在所有的初级生产者中, 仅附生生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值有极显著的季节差异, 其余种类的季节变化不显著。小型无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-20.3\text{‰} \sim -15.4\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值为 $2.5\text{‰} \sim 8.1\text{‰}$ 。在所有的无脊椎动物中, 仅桡足类的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值有显著的季节变化 ($P < 0.05$), 其余小型无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值都无显著的季节变化 ($P > 0.05$)。基于 IsoSource 模型分析发现, 浮游植物和水相颗粒有机物等是桡足类、太平洋磷虾和中国毛虾等浮游动物以及海绵的主要食源; 钩虾幼体和麦秆虫等肉食性端足类主要以附着微藻为食; 大型海藻和底栖微藻是钩虾、紫海胆和角蝶螺等底栖生物的主要能量来源。

关键词: 海藻场; 小型无脊椎动物; 浮游植物; 附生生物; 大型海藻; 底栖微藻

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

冷温带的大陆沿岸广泛分布着数量众多的褐藻 (Phaeophyta) 和红藻 (Rhodophyta) 等大型海藻, 形成一种由底栖海藻支撑的近岸生态系统——海藻场^[1]。海藻场一般具有较高的初级生产力, 支持了数量众多、种类多样的生物资源, 是许多鱼类和小型无脊椎动物良好的索饵场、栖息地和庇护所^[2-4], 其生态系统内部物质循环和能量流动复杂, 了解海藻场内物种之间营养关系一直是海洋科学研究的热点之一。在海洋生态系统中, 浮游动物 (Zooplankton)、端足类 (Amphipoda)、多毛类 (Polychaeta) 和棘皮动物

(Echinodermata) 等小型无脊椎动物作为海洋食物链的重要环节, 承担了将初级生产者的能量产出向高级消费者传递转移的职责, 在生态系统的物质循环和能量流动中起到了承上启下的作用^[5]。小型无脊椎动物等初级消费者的地位举足轻重, 它们的功能和作用是食物网研究中的一个重要内容, 研究它们的能量来源是了解海洋生态系统内物种之间营养关系的基础。

研究动物食性的传统方法是消化道观察法^[6-7], 这种方法可以比较直观地确定生物被捕前的摄食情况, 但是不能反映动物长期的食性变

收稿日期: 2015-02-23 修回日期: 2015-07-07

资助项目: 国家自然科学基金 (41176110; 41406153); 浙江省自然科学基金 (LY13D060006); 浙江省科技厅项目 (2014F30023)

通信作者: 章守宇, E-mail: syzhang@shou.edu.cn

化^[8],而且观察结果往往偏向于不易消化的饵料生物,一些个体较小或者易于消化的种类很难被鉴定出来^[9],因此不能准确反映不同营养级生物间的关系。由于浮游动物等小型无脊椎动物本身个体较小,通过解剖消化道来研究其食性可操作性较差,由于水体中的溶解无机碳等因素的影响,其消化道中的食物形状往往难以辨认,通过传统方法来研究小型无脊椎动物的食性费时费力。为了克服消化道观察方法的缺点,稳定同位素(stable isotope)技术作为一种新方法逐渐被应用到动物摄食生态研究中来,通过分析海洋生物的碳、氮稳定同位素组成,可以很好地解释食物网中营养来源和营养级等诸多难题。生物组织中的碳稳定同位素比值($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$)与其食物较接近(分馏值为1‰~2‰),可以提供一个长期的摄食信息,常用来确定消费者的食物来源^[10-14];而氮稳定同位素比值($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$)会在生物体内形成比其食物高出3‰~4‰的富集效应,可以用来估测消费者的营养级^[15-17]。但是仅利用碳稳定同位素示踪的方法可能无法有效地分析食物来源,同时利用碳、氮同位素示踪($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)来分析有机物源的贡献程度可以提高模型输出结果的准确性。自从上世纪60年代稳定同位素技术获得突破性进展以来^[8],该技术已被广泛应用到海洋、湖泊和陆地等生态学领域,成为揭示物质循环路径和探究消费者、生产者间的营养关系的重要方法,为分析生态系统内的营养关系、食物网结构等研究提供有益的信息^[18-20]。与鱼类等大型游泳动物全面详细的食性研究相比,有关浮游动物、端足类和多毛类等小型无脊椎动物的食性研究仍相对较少^[21-22]。部分学者在食物网研究中进行过简单介绍^[10-11,23],金鑫等^[24]通过脂肪酸标记方法研究了长江口浮游动物的食性和营养级,认为桡足类等小型浮游动物主要是植食性的,但是未定量地分析各种初级生产者的贡献率。

枸杞岛位于长江、钱塘江冲淡水 and 台湾暖流的交汇处,同时也受黄海近岸水团的影响,在浅海强潮流、岛礁上升流和大陆冲淡水的混合交换作用下,陆地径流带来的丰富营养盐为浮游植物、微藻、大型海藻等初级生产者提供了充足的养分,使该海域成为水质肥沃饵料丰富的优良渔场。枸杞岛岸线主要是以花岗岩为主的岩礁组成,在潮间带和20m宽度的潮下带的礁石带上分布有铜藻

(*Sargassum horueri*)、瓦氏马尾藻(*S. vachellianum*)、孔石莼(*Ulva pertusa*)等大型海藻^[25-27]。目前,有关海藻场内小型无脊椎动物摄食习性的研究报道很少,本研究应用碳、氮稳定同位素技术分析枸杞岛海藻场内浮游动物、多毛类和端足类等小型无脊椎动物的能量来源,评估各种初级生产者的营养贡献,探讨海藻场内生物之间的营养关系,以期揭示海洋生态系统食物网的结构与功能提供参考资料。

1 材料与方法

1.1 调查地点和时间

2012年11月(秋季)、2013年2月(冬季)、2013年5月(春季)和2013年8月(夏季)在浙江省嵊泗县枸杞岛近岸的断桥(St. 1)、后头湾(St. 2)、黄石洞(St. 3)、龙泉(St. 4)、里西(St. 5)和大王(St. 6)6个站点进行了样品采集工作(图1)。在枸杞岛近岸海藻场,春夏季是海藻繁盛期,秋冬季是海藻衰退期^[26],因此本研究按照春、夏季和秋、冬季2个时间阶段比较分析小型无脊椎动物稳定同位素组成的季节变化。

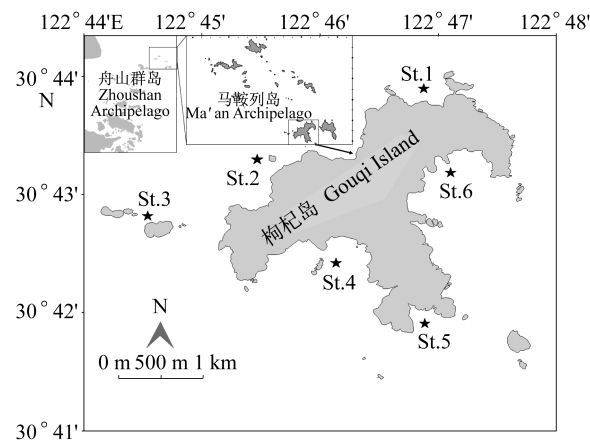


图1 研究区地理位置和采样站点

Fig. 1 Location of the Gouqi Island and sampling station

1.2 采样方法和样品处理

枸杞岛近岸海藻场内的小型无脊椎动物主要由桡足类(Copepoda)和太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)等浮游动物,钩虾(Gammaridae)、麦秆虫(Caprellidae)等附着动物,以及角蝶螺(*Turbo cornutus*)和紫海胆(*Anthocidaris crassispina*)等底栖动物组成^[23]。小型无脊椎动物的潜在食源主

要包括浮游植物 (phytoplankton, PHY)、水相颗粒有机物 (particulate organic matter, POM)、沉积相颗粒有机物 (sedimentary organic matter, SOM)、大型海藻 (marine algae, ALG)、底栖微藻 (benthic microalgae, BM)、附着在大型海藻或其他固着物体上的硅藻、细菌和有机碎屑等附生生物 (epiphyte, EPI)。

小型无脊椎动物潜在食源的采集和样品前处理 大型海藻:手工采集分布在潮间带和潮下带的大型海藻,所有大型海藻样品都要经自来水冲洗干净后再用蒸馏水冲洗多次至除去附着的碎屑物。

附着生物:将取得的大型海藻“洗刷液”通过 63 μm 的筛绢过滤,静置 3~5 min 后,所得的上清液过滤到 GF/F 膜 (Waterman, 美国) (需预先经马弗炉 500 $^{\circ}\text{C}$ 灼烧 4~6 h,下同)上,所得膜样品即为附着生物。

浮游植物:用浅水 III 型浮游生物网 (77 μm) 采集浮游植物,先除去浮游动物和碎屑等,用筛绢 (160 μm) 进行过滤到预先灼烧过的 GF/F 膜上,所得膜样品即为浮游植物。

水相颗粒有机物:用采水器取表层水 1~2 L,经筛绢 (160 μm) 过滤,所得滤液经预先灼烧过 GF/F 膜过滤,所得膜样品即为水相颗粒有机物。

沉积相颗粒有机物:使用箱式采泥器采集海藻场表层底泥沉积物,沉积物经 63 μm 的筛绢分筛,所获得的颗粒物即为沉积相颗粒有机物样品。

底栖微藻:落潮时,在潮间带采用“沙埋法”采集底栖微藻样品,详细的方法参照文献 [5, 10-11, 28-29],将灼烧处理的沙子铺在长有底栖硅藻的泥土上面,在沙子上铺一张孔径 63 μm 的筛绢网,利用底栖微藻 (主要是硅藻) 具有一定运动能力的特点,2 h 后收集筛绢上的底栖微藻并过滤到预先灼烧过的 GF/F 膜上。

小型无脊椎动物的采集和样品前处理 用浅水 I 型浮游生物网 (505 μm) 采集桡足类、太平洋磷虾等浮游动物,每次水平拖网 10 min; 用抄网采集附着在大型海藻等物体上的钩虾和麦秆虫等端足类;将浮游动物和端足类等样品去除杂质置于预先经 0.45 μm 滤膜过滤的海水中暂养 2~4 h,待胃排空后取样,钩虾、麦秆虫等有壳的小型甲壳类取整体用 1 mol/L HCl 酸化处理,直至没

有气泡产生。

用箱式采泥器采集多毛类等;潜水采集紫海胆、海绵 (Spongia)、厚壳贻贝 (*Mytilus coruscus*)、角螺等底栖生物。

所有样品置于 60 $^{\circ}\text{C}$ 的烘箱中烘 48 h 至恒重,然后用石英钵研磨成粉,经 165 μm 的筛绢过滤后收集于样品瓶中,然后置于干燥器中保存待同位素分析。

1.3 稳定同位素测试

所有样品的稳定碳、氮同位素比值的测定通过同位素比率质谱仪 (Isotope Ratio Mass Spectrometer Thermo Scientific, 德国) 来完成。同位素丰度的计算方法为 $\delta X (\text{‰}) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3$ 。式中, $X = ^{13}\text{C}$ 或 ^{15}N , $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 或 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 。 $\delta^{13}\text{C}$ 值的测定精度 $< \pm 0.1\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值的测定精度 $< \pm 0.2\text{‰}$ 。

1.4 数据处理与分析

采用 SPSS16.0 的单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 检验初级生产者 (SOM、POM、浮游植物、附生生物、底栖微藻、铜藻、孔石莼、瓦氏马尾藻和裙带菜) 相互之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的差异;采用成组数据 t 检验分析初级生产者和小型无脊椎动物的稳定同位素组成的季节变化。

本研究结合消费者可能食物来源的碳、氮稳定同位素特征,应用质量守恒定律,采用 Phillips 以质量守恒模型为基础编写的 IsoSource 软件,定量计算消费者的饵料贡献比例, IsoSource 软件已经被广泛应用到食物网研究中 [5, 10-11, 15, 30]。为了获取更具有解释性的结果,应用后整合方法 (Posteriori aggregation) 合并具有相似 $\delta^{13}\text{C}$ 值初级生产者的相对贡献 [31]。

2 结果与分析

2.1 初级生产者和小型无脊椎动物的种类及其稳定同位素组成

在秋、冬季节,初级生产者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -21.7‰ 和 -13.8‰,平均值为 -17.8‰。其中,底栖微藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (-13.8‰ \pm 1.0‰) 最大,其次是铜藻 (-15.4‰ \pm 0.7‰) 和孔石莼 (-16.2‰ \pm 0.9‰), SOM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (-21.7‰ \pm 0‰) 最小。初级生产者的 $\delta^{15}\text{N}$ 值介于 2.3‰ 和 11.6‰,平均值为 5.7‰。其中附生生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最大为 (11.6‰ \pm 0.8‰),其余初级生产者的

$\delta^{15}\text{N}$ 值都小于 6.7‰ (表 1)。

在春、夏季节,初级生产者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-21.2\text{‰} \sim -14.2\text{‰}$,平均值为 -17.6‰ 。其中,孔石莼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 ($-14.2\text{‰} \pm 0.1\text{‰}$) 最大,其次是瓦氏马尾藻 ($-15.7\text{‰} \pm 1.6\text{‰}$) 和裙带菜 ($-16.5\text{‰} \pm 0.3\text{‰}$),SOM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 ($-21.2\text{‰} \pm 1.0\text{‰}$) 最小。初级生产者的 $\delta^{15}\text{N}$ 值为 $4.0\text{‰} \sim 7.3\text{‰}$,平均值为 5.8‰ 。其中 SOM 的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最大,浮游植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值最小(表 1)。

单因素方差分析结果显示,秋、冬季节初级生产者之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异极显著 ($F = 16.320, P < 0.01$), $\delta^{15}\text{N}$ 差异极显著 ($F = 4.888, P < 0.01$)。其中,SOM、浮游植物和 POM 3 种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不显著,它们与微藻、大型海藻的差异显著 ($P < 0.05$),底栖微藻与附生生物的差异显著 ($P < 0.05$),铜藻和孔石莼之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不显著 ($P > 0.05$);附生生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值与其他初级生产者相比有显著的差异 ($P < 0.05$),其他种类之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著性差异 ($P > 0.05$) (表 1)。

单因素方差分析结果显示,春、夏季不同初级生产者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异极显著 ($F = 17.629, P < 0.01$)。其中,SOM、浮游植物和 POM 3 种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不显著 ($P > 0.05$),它们与其他初级生产者差异显著 ($P < 0.05$),底栖微藻与附着生物的

差异显著 ($P < 0.05$),铜藻和附着之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不显著 ($P > 0.05$),裙带菜、瓦氏马尾藻和铜藻之间差异不显著 ($P > 0.05$),孔石莼与瓦氏马尾藻差异不显著 ($P > 0.05$),但是与其他种类差异显著 ($P < 0.05$) (表 1)。不同初级生产者的 $\delta^{15}\text{N}$ 差异显著 ($F = 2.179, P < 0.05$),其中除浮游植物之外的其他种类之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著性差异 ($P > 0.05$),浮游植物与铜藻、裙带菜和瓦氏马尾藻之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著性差异 ($P > 0.05$),但是与其他种类有显著差异 ($P < 0.05$)。

秋、冬季小型无脊椎动物主要包括浮游动物桡足类、太平洋磷虾和中国毛虾 (*Acetes chinensis*),底栖动物短毛海鳞虫 (*Halosydna brevisetosa*)、厚壳贻贝、角螺螺和紫海胆,以及附着动物钩虾和麦秆虫等(表 1)。小型无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-20.3\text{‰} \sim -15.6\text{‰}$,平均值为 -17.6‰ ,其中桡足类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最小,紫海胆最大。小型无脊椎动物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值为 $2.7\text{‰} \sim 8.1\text{‰}$,平均值为 5.0‰ 。与秋、冬季的小型无脊椎动物相比,春、夏季的种类多了钩虾幼体和海绵等。小型无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-19.3\text{‰} \sim -15.4\text{‰}$,平均值为 -17.3‰ ,其中桡足类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最小,钩虾最大。小型无脊椎动物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值为 $2.5\text{‰} \sim 7.2\text{‰}$,平均值为 4.2‰ 。

表 1 枸杞岛近岸海域初级生产者和小型无脊椎动物的稳定同位素值 ($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$) 的季节变化
Tab. 1 Temporal variation of stable isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) for the primary producers and consumers in the offshore of Gouqi Island

种类 species	缩写 abbreviation	秋、冬季 autumn and winter			春、夏季 spring and summer		
		$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	N	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	N
初级生产者 primary producers							
沉积相颗粒有机物 SOM	SOM	-21.7 ± 0^a	3.1 ± 0.1^b	2	-21.2 ± 1.0^a	7.3 ± 1.0^a	2
浮游植物 Phytoplankton	PHY	-20.2 ± 0.4^a	5.8 ± 1.3^b	4	-20.0 ± 0.7^a	4.0 ± 0.5^b	6
水相颗粒有机物 POM	POM	-21.3 ± 1.8^a	2.3 ± 4.9^b	2	-20.6 ± 0.3^a	6.5 ± 0.6^a	9
附生生物 Epiphyte	EPI	-17.6 ± 0.5^b	11.6 ± 0.8^a	3	-18.7 ± 0.2^b	6.3 ± 0.4^a	6
底栖微藻 Benthic microalgae	BM	-13.8 ± 0.7^c	6.7 ± 1.0^b	2	-16.4 ± 0.3^c	6.6 ± 0.7^a	17
铜藻 <i>Sargassum horueri</i>	Hor	-15.4 ± 0.7^c	3.7 ± 1.3^b	3	-17.2 ± 0.7^{bc}	4.2 ± 0.8^{ab}	6
孔石莼 <i>Ulva pertuca</i>	Ulv	-16.2 ± 0.9^{bc}	5.3 ± 1.9^b	5	-14.2 ± 0.1^d	6.4 ± 0.6^a	5
裙带菜 <i>Undaria pinnatifida</i>	Und				-16.5 ± 0.3^c	5.0 ± 0.1^{ab}	5
瓦氏马尾藻 <i>Sargassum vachellianum</i>	Vac				-15.7 ± 1.6^{cd}	4.9 ± 0.4^{ab}	4
小型无脊椎动物 small invertebrates							
桡足类 Copepoda	Cop	-20.3 ± 0.2	5.4 ± 0.2	7	-19.3 ± 0.1	3.3 ± 0.5	5

续表 1

种类 species	简写 abbreviation	秋、冬季 autumn and winter			春、夏季 spring and summer		
		$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	N	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$	N
太平洋磷虾 <i>Euphausia pacifica</i>	Eup	-20.1 ± 0.4	6.3 ± 0.3	2			
短毛海鳞虫 <i>Halosydna brevisetosa</i>	Hal	-16.5 ± 0.4	7.0 ± 0.4	5	-16.6 ± 1.2	7.2 ± 0.9	3
厚壳贻贝 <i>Mytilus coruscus</i>	Myt	-17.1 ± 0.4	3.7 ± 0.4	6	-16.7 ± 0.3	4.1 ± 0.5	11
角蝶螺 <i>Turbo cornutus</i>	Tur	-17.5 ± 0.8	5.2 ± 0.1	3	-16.9 ± 0.4	5.0 ± 0.2	2
麦秆虫 Caprellidae	Cap	-18.0 ± 0.6	2.7 ± 0.2	3	-17.3 ± 0.3	2.5 ± 0.3	7
钩虾 Gammaridae	Gam	-15.9 ± 0.5	4.2 ± 0.2	5	-15.4 ± 0.5	4.5 ± 1.0	5
紫海胆 <i>Anthocidaris crassispina</i>	Ant	-15.6 ± 0.9	5.7 ± 0.1	4	-18.0 ± 0.4	5.5 ± 0.3	4
中国毛虾 <i>Acetes chinensis</i>	Ace	-18.4 ± 0.5	8.1 ± 0.1	2			
海绵 <i>Spongia</i> sp.	Spo				-18.4 ± 0.3	3.5 ± 0.1	3
钩虾幼体 Gammaridae larvae	Gam lar				-17.4 ± 0.3	5.6 ± 0.2	5

注:表中所有数值以平均 δ 值 ± 标准差表示;不同的小写字母表示不同初级生产者之间的稳定同位素比值经单因素方差分析后具有显著性差异 ($P < 0.05$)。

Notes: Data are mean δ values ± SD. Different lowercase letters by one-way ANOVA denote significant differences between autotrophs at $P < 0.05$.

2.2 初级生产者和小型无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 的关系及其季节变化

初级生产者和小型无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 关系结果显示,桡足类 (Cop)、太平洋磷虾 (Eup)、中国毛虾 (Ace) 等浮游动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与浮游植物 (PHY)、POM 相近,表明浮游动物主要以浮游植物和 POM 为食(图 2)。嗜食性的钩虾 (Gam)、角蝶螺 (Tur) 和紫海胆 (Ant) 等消费者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值更接近底栖微藻 (BM) 和大型海藻 (Hor、Ulv、Und 和 Vac),表明钩虾等底栖小型无脊椎动物主要以大型海藻和底栖微藻为食;麦秆虫 (Cap) 和海藻上栖息的钩虾幼体 (Gam lar) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值更接近附着生物,表明附着动物主要以附着微藻等为食。

各种初级生产者的稳定同位素组成在秋、冬季与春、夏季之间有 不同的 差异水平。其中 SOM、浮游植物、POM、铜藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值无显著季节差异 ($P > 0.05$),附生生物、孔石莼和底栖微藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值有明显的季节变化 ($P < 0.05$)。在所有的初级生产者中,仅 EPI 的 $\delta^{15}\text{N}$ 值有极显著的季节差异,其余种类的季节变化不显著。在所有的 小型无脊椎动物中,仅桡足类的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值有显著的季节变化 ($P < 0.05$),其余的小型无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值都无显著的季节变化 ($P > 0.05$) (表 2)。

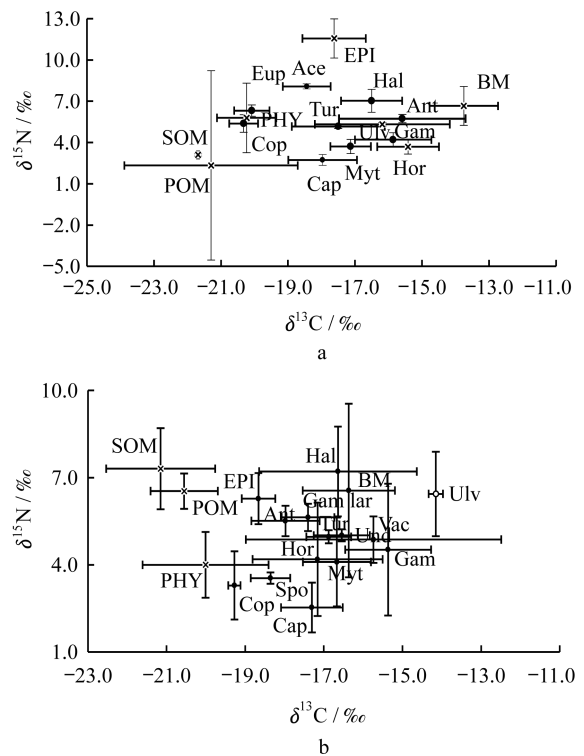


图 2 枸杞岛初级生产者及小型无脊椎动物的稳定同位素 ($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$) 组成

(a) 秋、冬季; (b) 春、夏季; 误差棒表示标准差; 初级生产者 和小型无脊椎动物的简写参照表 1, 下同

Fig. 2 Stable isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) for primary producers and consumers

(a) autumn and winter; (b) spring and Summer; the bars show ± SD. The abbreviation of primary producers and consumers is shown in Tab. 1, the same as the following

表 2 各主要小型无脊椎及其潜在食源稳定同位素 ($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$) 的季节变化
 Tab.2 Temporal variation of stable isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) for food sources and small invertebrates

种类 Species	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		
	t	df	P	t	df	P
初级生产者 Primary producers						
沉积相颗粒有机物 SOM	-0.546	1.000	0.682	-4.261	1.007	0.145
浮游植物 Phytoplankton	-0.257	8	0.804	1.332	3.817	0.257
水相颗粒有机物 POM	-0.401	1.049	0.755	-0.863	1.003	0.546
附生生物 Epiphyte	2.380	7	0.049	7.035	7	0.000
底栖微藻 Benthic microalgae	3.002	17	0.008	0.047	17	0.963
铜藻 <i>Sargassum horveri</i>	1.684	7	0.136	-0.588	5.872	0.579
孔石莼 <i>Ulva pertuca</i>	-3.406	4.153	0.026	-1.660	4.537	0.164
小型无脊椎动物 Small invertebrates						
桡足类 Copepoda	-5.163	10	0.000	4.023	10	0.002
短毛海鳞虫 <i>Halosydna brevisetosa</i>	0.137	6	0.896	-0.215	6	0.837
厚壳贻贝 <i>Mytilus coruscus</i>	-1.161	15	0.264	-0.585	15	0.567
角螺螺 <i>Turbo cornutus</i>	-0.584	3	0.600	1.250	3	0.300
麦秆虫 Caprellidae	-1.131	8	0.291	0.519	7.718	0.618
钩虾 Gammaridae	-0.704	8	0.502	-0.299	4.389	0.779
紫海胆 <i>Anthocidaris crassispina</i>	2.299	4.210	0.080	0.753	6	0.480

2.3 各初级生产者对小型无脊椎动物的相对贡献

根据 IsoSource 模型的计算,可得到不同初级生产者产出的有机质在消费者食谱中可能占有的比重范围,由此可以比较不同初级生产者的营养贡献大小。浮游植物(PHY)、POM 和 SOM 之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不显著,依据先验聚合方法(priori aggregation)将这 3 种食物源合并为 1 个逻辑组,以浮游植物(PHY)为代表^[10,32]。

在枸杞岛近岸海域的桡足类(Cop)食谱中,无论是秋、冬季还是春、夏季,浮游植物的平均食源贡献都超过了 80% (图 3)。秋冬季浮游植物对太平洋磷虾(Eup)和中国毛虾(Ace)的可能营养贡献分别为 82.2% 和 46.2%。底栖微藻(BM)和大型海藻(ALGAE)对桡足类和太平洋磷虾(Eup)的营养贡献都低于 6%。由此可知,浮游植物(PHY)是桡足类(Cop)、太平洋磷虾(Eup)和中国毛虾(Ace)等浮游动物的主要碳源。在滤食性的双壳类厚壳贻贝(Myt)食谱中,浮游植物在秋冬季占最大值为 39.8%,而在春、夏季却最低仅为 19%,其他初级生产者的营养贡献都超过了 20%。另一种滤食性的种类是海绵(Spo),在春、夏季的食源主要是浮游植物等有机物(64%)。

在秋、冬季,EPI 对角螺螺(Tur)的营养贡

献最大为 33.9%,大型海藻的贡献为 22.4%;在春、夏季,大型海藻对角螺螺(Tur)的营养贡献最大为 39.1%,季节变化明显。麦秆虫(Cap)和钩虾幼体(Gam lar)在春、夏季的食谱中 EPI 的营养贡献都最高,分别为 35.1% 和 35.3%。

在秋、冬季底栖微藻和大型海藻对钩虾的营养贡献分别为 37.3% 和 34.7%,在春、夏季大型海藻的贡献更大为 54.5%,其次是底栖微藻为 38%。

海胆在秋、冬季主要以底栖微藻和大型海藻为主食,二者的营养贡献分别是 46.4% 和 29.7%,而在春、夏季则以 EPI、底栖微藻和大型海藻为主食。另一种底栖动物短毛海鳞虫(Hal)的食源中浮游植物的贡献在四季都是最少的,其主要是以底栖微藻或大型海藻的碎屑为食。

3 讨论

3.1 初级生产者的稳定同位素组成

Kang 等^[33]测定了韩国南海岸近岸潮间带初级生产者的碳、氮稳定同位素比值发现 POM 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $(-20.4\text{‰} \pm 1.1\text{‰})$, SOM 为 $(-19.5\text{‰} \pm 0.9\text{‰})$,底栖微藻为 $(-14.1\text{‰} \pm 0.4\text{‰})$,浮游植物为 $(-20.8\text{‰} \pm 1.1\text{‰})$,它们的 $\delta^{15}\text{N}$ 值平均为 10‰左右;郑新庆^[10]发现厦门筭笪湖的 POM 的

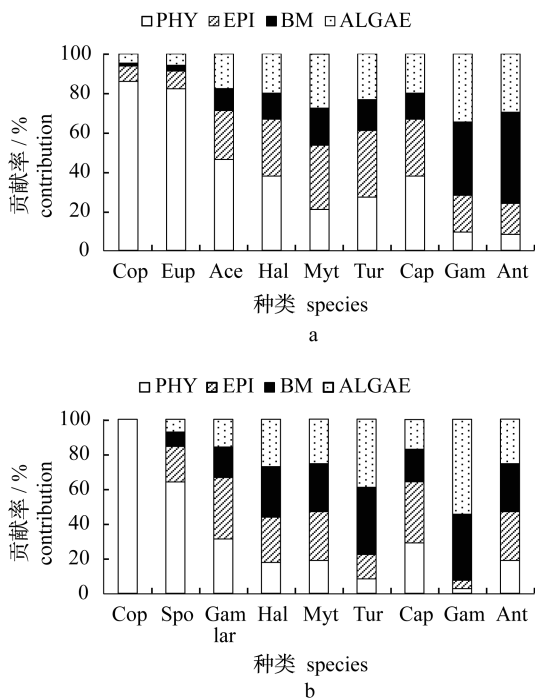


图3 枸杞岛近岸海域潜在食物源对小型无脊椎动物的食物组成的相对贡献平均值(基于 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的IsoSource模型)

(a) 秋冬季; (b) 春夏季

Fig. 3 Relative contribution of various potential food sources to small invertebrates in Gouqi inland (IsoSource model based on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$)

(a) autumn and winter; (b) spring and summer

$\delta^{13}\text{C}$ 值3月为 -23.84‰ ,9月为 -20.61‰ 。枸杞岛海藻场初级生产者的碳稳定同位素比值与上述研究的结果基本一致。

大量研究发现浮游植物的碳同位素组成来源于海水中的溶解无机碳,与光合途径关系不大,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -22‰ ~ -18‰ 之间,并且表现出明显的纬度和温度差异^[1,5,10-11,18,20,23,34-36]。本研究中浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值秋、冬季为 $(-20.2\text{‰} \pm 0.4\text{‰})$,春、夏季为 $(-20.0\text{‰} \pm 0.7\text{‰})$,小于低纬度的南海渚碧礁浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (-18.3‰) ,大于高纬度低水温的南极地区浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (-27‰) ^[20],与邻近的长江口九段沙海域的浮游植物值 $(-21.4\text{‰} \sim -19.8\text{‰})$ 相近^[5,11]。海洋浮游植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围一般为 $3\text{‰} \sim 9\text{‰}$ ^[10],枸杞岛海藻场浮游植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值秋、冬季为 $(5.8\text{‰} \pm 1.3\text{‰})$,春、夏季为 $(4.0\text{‰} \pm 0.5\text{‰})$ 。

众多的研究表明,底栖微藻的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值往往要高于浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[33,37-40],其 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-22.2\text{‰} \sim -12.1\text{‰}$,本研究中秋、冬季的底栖微藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -13.8‰ ,春、夏季的 -16.4‰ 。结果显示底栖微藻与大型海藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不显著,可以通过其C/N值来区分,C/N值反映了生物组织成分的差异,铜藻和瓦氏马尾藻等大型海藻的C/N值要高于底栖微藻^[23]。

通常春、夏季较高的温度和太阳辐射可以使初级生产者的 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于温度相对较低的秋、冬季^[23,41-43],但是本研究中仅浮游植物和孔石莼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值春、夏季高于秋、冬季,铜藻等初级生产者则相反,这可能由于利用的碳源不同引起的。枸杞岛海藻场内龙须菜(*Gracilariopsis lemaneiformis*)、鼠尾藻(*Sargassum thunbergii*)等的低 $\delta^{13}\text{C}$ 值可能是其主要利用海水中的溶解的 CO_2 ($\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-7.8\text{‰} \sim -8.5\text{‰}$)^[23]造成的,孔石莼的较高 $\delta^{13}\text{C}$ 值意味着其主要是以 HCO_3^- ($\delta^{13}\text{C}$ 值为 0‰)作为碳源^[44]。

3.2 小型无脊椎动物的食物来源

由于水环境中各种因子的复杂变化,通过传统方法定量分析浮游动物等小型无脊椎动物的食物来源较为困难。通过稳定同位素质量平衡方程的建立,可以对食物来源分析进行准确的定性定量计算。IsoSource模型计算不同食源对消费者的营养贡献时建议将那些稳定同位素标记没有差异或差异较小的不同源项聚合在一起分析^[45]。本研究中浮游植物、POM和SOM具有相似的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,差异不显著,这3种初级生产者对小型无脊椎动物等初级消费者的相对贡献,POM中通常包括有浮游植物和其他的颗粒有机质,因此将这3种食源聚合在一起估算它们对小型无脊椎动物的混合贡献。浮游植物、底栖微藻、附生生物和大型海藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异较显著,能相对较好地评估食物源的贡献情况。

Fry^[46]认为每升高一个营养级生物体内的碳稳定同位素富集 1.5‰ 左右,氮稳定同位素富集值为 3.5‰ 。秋、冬季浮游桡足类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比浮游植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值略低,这可能是浮游动物体内含有较多的脂类引起的,脂类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比蛋白质要低得多,类似的现象在南海渚碧礁和南大洋也有发现^[20,47]。以往研究发现在海洋浮游食物网中存在以个体大小为基础的消费关系^[48-49],柯志新

等^[22]曾报道大亚湾冬季浮游生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值基本随着粒径的增大而增加。浮游动物的消化道中不仅有浮游植物,也有很多碎屑,这些碎屑的来源较复杂,可能包括再悬浮的底栖硅藻和大型海藻的碎屑等,本研究结果显示大型海藻和底栖微藻等都可能出现在秋、冬季桡足类和太平洋磷虾等浮游动物的食谱中(图3)。

蔡德陵等^[50]应用稳定同位素技术发现崂山湾潮间双壳类等滤食性动物主要食物来源是颗粒有机质。枸杞岛近岸浮游植物等有机质对贻贝的食源贡献秋、冬季为 39.8%,春、夏季为 19.0%。在岛礁近岸的大型海藻、海草和岩石等表明生活着麦秆虫、钩虾幼体等大量的附着动物,钩虾幼体就栖息在孔石莼和裙带菜等大型海藻的叶片表面,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -17.4‰ ,介于 EPI 和 BM 之间,四源模型的分析结果显示,EPI 对钩虾幼体的食源贡献最大,麦秆虫的食物来源主要是附生微藻、底栖微藻及颗粒有机物等。郑新庆^[10]也证实上野螺赢蜚 (*Corophium uenoi*) 等端足类主要以大型海藻表面的附生硅藻为食,Aikins 等^[51]发现上野螺赢蜚的密度与附生微藻的密度成明显的负相关关系,对微藻有很强的摄食压力。

底栖微藻是许多湿地和近岸浅滩底栖食物网的重要食物来源^[33,37-40],在河口高浊度水域,从沉积物中被潮流再悬浮起来的底栖微藻的生物量要高于浮游植物^[10],常常能够成为水体中的初级生产力的主要成分^[5,52]。多数腹足类的主要食物为底栖硅藻和甲壳类动物^[50],Kang 等^[33]发现底栖微藻和浮游植物分别是近岸海域底栖和浮游食物网的营养基础。枸杞岛海藻场底栖动物多毛类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (-16.6‰ 和 -16.5‰) 与大型海藻、底栖微藻及附着生物的非常接近,说明这 3 类初级生产者是主要食源,经多源模型分析计算的结果也支持同样的结论。

3.3 大型海藻的相对贡献

枸杞岛近岸岩礁区潮间带和潮下带广泛分布 20 多种底栖海藻,其中低潮带的大型海藻以铜藻、裙带菜和瓦氏马尾藻为优势种,中潮带的海藻优势种为孔石莼和鼠尾藻等为主,高潮带由于长期暴露在空气中,出现的种类较少^[25]。铜藻等大型海藻在粗糙的附着基表面分布密度大,在空间分布格局上呈斑块状聚集分布且有明显的垂直分布特点;孔石莼贴地生长,分布广泛,全年均有分

布^[27]。秋、冬季的大型海藻主要以铜藻和孔石莼为主;春、夏季的大型海藻种类较多,主要以铜藻、孔石莼、裙带菜 (*Undaria pinnatifida*) 和瓦氏马尾藻等种类为主^[25]。

结果显示,大型海藻与底栖小型无脊椎动物的碳氮稳定同位素值较接近,基于 IsoSource 模型分析可知大型海藻是钩虾、海胆和角蝾螺等小型无脊椎动物的主要食物来源,可能营养贡献都超过了 20%。通过胃含物分析方法发现紫海胆在自然海区摄食的饵料包括大型海藻类、底栖硅藻类及有机碎屑等,其中以海带、石莼等海藻为主,而且摄食有一定的选择性^[53-54]。钩虾等端足类是依赖大型海藻生存的消费者,大型海藻与钩虾等的生物量呈正相关关系,当大型海藻繁盛时,端足类的丰度也较高,当大型海藻衰退时,钩虾等端足类也迅速消亡^[52]。本研究中春、夏季大型海藻繁盛期时孔石莼的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -14.2‰ ,裙带菜为 -16.5‰ ,瓦氏马尾藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -15.7‰ ,而钩虾的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 15.4‰ ,介于这些大型海藻之间,表明钩虾主要以大型海藻为食。基于 IsoSource 混合模型的结果显示,大型海藻是钩虾的主要食物来源(图3)。栖息在不同大型海藻叶子上的同种钩虾会显示不同的体色,例如裙带菜和铜藻上采集的钩虾体色呈褐色,而孔石莼等绿藻上采集的钩虾呈绿色,这种体色的变化是钩虾自身的保护色,还是由于摄食不同颜色的大型海藻引起的,抑或是这 2 种因素都存在,仍需进一步的研究。总之,在枸杞岛海藻场生态系统内,大型海藻不仅为小型无脊椎动物提供庇护场所,而且是这些小型无脊椎动物的主要碳源。

本研究工作得到了上海海洋大学海洋科学学院王旭、梁金玲、沈天跃、徐胜南和邓明星等研究生同学的大力协助,特表谢忱!

参考文献:

- [1] Kang C K, Choy E J, Son Y, et al. Food web structure of a restored macroalgal bed in the eastern Korean peninsula determined by C and N stable isotope analysis[J]. Marine Biology, 2008, 153(6): 1181-1198.
- [2] Larry G A, Daniel J P, Michael H H. The ecology of marine fishes: California and adjacent waters [M]. Berkeley: University of California Press, 2006, 227

- 252.
- [3] Rosenthal R J, Clarke W D, Dayton P K. Ecology and natural history of a stand of giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, off Del Mar, California [J]. Fish Bulletin, 1974, 72: 670 - 684.
- [4] Dunton K H, Schell D M. Dependence of consumers on macroalgal (*Laminaria solidungula*) carbon in an arctic kelp community: $\delta^{13}\text{C}$ evidence [J]. Marine Biology, 1987, 93: 615 - 625.
- [5] Shang X. Analysis of stable carbon and nitrogen of food web in salt marshes of the Yangtze River estuary [D]. Shanghai: East China Normal University, 2007. [商栩. 长江口盐沼湿地食物网结构的碳、氮稳定同位素初步研究. 上海: 华东师范大学, 2007.]
- [6] Gleason D F. Utilization of salt marsh plants by post-larval brown shrimp: Carbon assimilation rates and food preferences [J]. Marine Ecology Progress Series, 1986, 31: 151 - 158.
- [7] Jiang R J, Xu H X, Jin H W, et al. Feeding habits of blue mackerel scad *Decapterus maruadsi* Temminck et Schlegel in the East China Sea [J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(2): 42 - 53. [蒋日进, 徐汉祥, 金海卫, 等. 东海蓝圆鲹的摄食习性研究. 水产学报, 2012, 36(2): 216 - 227.]
- [8] Miyake Y, Wada E. The abundance of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in marine environments [R]. Records of Oceanographic Works in Japan, 1967, 9: 32 - 53.
- [9] Gee J M. An ecological and economic review of meiofauna for benthos communities [J]. Oecologia, 1989, 96: 243 - 261.
- [10] Zheng X Q. Studies of trophic structure and energy flow in Yuandang Lagoon food web [D]. Xiamen: Xiamen University, 2011. [郑新庆. 筲筴湖食物网营养结构和能流过程的研究. 厦门: 厦门大学, 2011.]
- [11] Quan W M. Food web analysis of salt marshes of the Yangtze River estuary by using stable isotopes [D]. Shanghai: Fudan University, 2007. [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. 上海: 复旦大学, 2007.]
- [12] Peterson B J, Howarth R W, Garrit R H. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs [J]. Science, 1985, 227(4692): 1361 - 1363.
- [13] Peterson B J. Stable isotopes as traces of organic matter input and transfer in benthic food webs: A review [J]. Acta Oecologica, 1999, 20: 479 - 487.
- [14] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions [J]. Ecology, 2002, 83(3): 703 - 718.
- [15] Li Z Y, Zuo T, Dai F Q, et al. Trophic level analysis of organisms from Changjiang estuary and adjacent waters of southern Yellow Sea in spring with stable isotope technology [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(1): 103 - 109. [李忠义, 左涛, 戴芳群, 等. 运用稳定同位素技术研究长江口及南黄海水域春季拖网渔获物的营养级. 中国水产科学, 2010, 17(1): 103 - 109.]
- [16] Fry B. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions [J]. Limnology and Oceanography. 1988, 33: 1182 - 1190.
- [17] Cabana G, Rasmussen J B. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes [J]. Nature, 1994, 372(6503): 255 - 257.
- [18] Cai D L, Mao Z H, Han Y B. Application of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio to studies of trophic relation in a marine ecosystem [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica. 1999, 30(3): 306 - 314. [蔡德陵, 毛兴华, 韩贻兵. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比值在海洋生态系统营养关系中的应用—海洋植物的同位素组成及其影响因素的初步探讨. 海洋与湖沼, 1999, 30(3): 306 - 314.]
- [19] Cai D L, Zhang S F, Zhang J. Applications of stable carbon and nitrogen isotope methods in ecological studies [J]. Journal of Ocean of University of Qingdao, 2002, 32(2): 287 - 295. [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.]
- [20] Guo W D, Yang Y P, Wu L X, et al. Stable carbon isotope study on trophic relationships of Zhubi reef ecosystem in Nansha Islands [J]. Journal of Oceanography In Taiwan Strait, 2002, 21(1): 94 - 101. [郭卫东, 杨逸萍, 吴林兴, 等. 南沙渚碧礁生态系统营养关系的稳定碳同位素研究. 台湾海峡, 2002, 21(1): 94 - 101.]
- [21] Jin X, Li C L, Liu M T. The diet of the common medusa species in the East China Sea revealed by fatty acid and stable carbon and nitrogen isotopic analysis [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2012, 43(3): 486 - 493. [金鑫, 李超伦, 刘梦坛. 基于脂肪酸标记法和碳氮稳定同位素比值法的东海水母常见种的食性分析. 海洋与湖沼, 2012, 43(3): 486 - 493.]
- [22] Ke Z X, Huang L M, Xu J, et al. The stable nitrogen

- isotope of size - fractionated plankton and its relationship with biomass during winter in Daya Bay [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32 (22) : 7102 - 7108. [柯志新, 黄良民, 徐军, 等. 大亚冬季不同粒径浮游生物的氮稳定同位素特征及其与生物量的关系. *生态学报*, 2012, 32 (22) : 7102 - 7108.]
- [23] Jiang R J, Zhang S Y, Wang K, *et al.* Stable isotope analysis of the offshore food web of Gouqi Island [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33 (4) : 930 - 938. [蒋日进, 章守宇, 王凯, 等. 枸杞岛近岸海域食物网的稳定同位素分析. *生态学杂志*, 2014, 33 (4) : 930 - 938.]
- [24] Jin X, Li C L, Sun S, *et al.* The diet of the common zooplankton species in Changjiang estuary adjacent sea revealed by fatty acid analysis [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43 (6) : 1083 - 1090. [金鑫, 李超伦, 孙松, 等. 基于脂肪酸标记的长江口海区浮游动物常见种食性分析. *海洋与湖沼*, 2012, 43 (6) : 1083 - 1090.]
- [25] Zhang S Y, Liang J, Wang Z H, *et al.* Ecological distribution of benthic algae in intertidal zone of Ma'an Archipelago in Zhejiang Province [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19 (10) : 2299 - 2307. [章守宇, 梁君, 汪振华, 等. 浙江马鞍列岛海域潮间带底栖海藻分布特征. *应用生态学报*, 2008, 19 (10) : 2299 - 2307.]
- [26] Wang L, Zhang S Y, Wang Z H, *et al.* Constitution of fish assemblages in three nearshore habits and the effect of benthic macroalgae on fish assemblages in Gouqi Island [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 35 (7) : 1037 - 1049. [王蕾, 章守宇, 汪振华, 等. 枸杞岛近岸 3 种生境鱼类群落组成及岩礁区底栖海藻对鱼类群落结构的影响. *水产学报*, 2013, 35 (7) : 1037 - 1049.]
- [27] Zhang S Y, Bi Y X, Wu Z L. Spatial distribution pattern of *Sargassum horneri* around Gouqi Island Shengsi, China [J]. *Journal of Fisheries of China*, 37 (6) : 884 - 893. [章守宇, 毕远新, 吴祖立. 枸杞岛铜藻空间分布格局初探. *水产学报*, 37 (6) : 884 - 893.]
- [28] Page H M. Importance of vascular plant and algal production to macro - invertebrate consumers in a southern California Salt Marsh [J]. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 1997, 45 (6) : 823 - 834.
- [29] Riera P, Stal L J, Nieuwenhuize J, *et al.* Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes; Importance of locally produced sources [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 187 : 301 - 307.
- [30] Melville A J, Connolly R M. Food webs supporting fish over subtropical mudflats are based on transported organic matter not in situ microalgae [J]. *Marine Biology*, 2005, 148 : 363 - 371.
- [31] Phillips D L, Newsome S D, Gregg J W. Combining sources in stable isotope mixing models; Alternative methods [J]. *Oecologia*, 2005, 144 (4) : 520 - 527.
- [32] Phillips Donald L, Gregg Jillian W. Source partitioning using stable isotopes; Coping with too many sources [J]. *Ecologia*, 2003, 136 (2) : 261 - 269.
- [33] Kang C K, Kim J B, Lee K S, *et al.* Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea; Dual stable C and N isotope analyses [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 259 : 79 - 92.
- [34] Hayes J M. Factors controlling ^{13}C contents of sedimentary organic compounds; Principles and evidences [J]. *Marine Geology*, 1993, 113 : 111 - 125.
- [35] Emerson S, Hedges J. Processes controlling the organic carbon content of open ocean sediments [J]. *Paleoceanography*, 1988, 3 : 621 - 634.
- [36] O'Leary M H. Carbon isotopes in photosynthesis [J]. *BioScience*, 1988, 38 : 328 - 336.
- [37] Rubach A, Hillebrand H, Erikon B K. Understorey benthic microalgae and their consumers depend on habitat complexity and light in a microtidal coastal ecosystem [J]. *Aquatic Botany*, 2001, 95 (3) : 200 - 206.
- [38] Steven Y L, Michael P W. Life history strategies of estuarine nekton; The role of marsh macrophytes, benthic microalgae, and phytoplankton in the trophic spectrum [J]. *Estuaries*, 2003, 26 (2B) : 552 - 562.
- [39] Emily S A, Kasai A, Ueno M, *et al.* Spatial - temporal feeding dynamics of benthic communities in an estuary - marine gradient [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2012, 112 (suppl.) : 86 - 97.
- [40] Thomas C J, Cahoon L B. Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky - reef fishes [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, 95 : 19 - 24.
- [41] Grice A, Loneragan N, Dennison W. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and*

- Ecology, 1996, 195(1): 91 – 110.
- [42] Durako M, Hall M. Effects of light on the stable carbon isotope composition of the seagrass *Thalassia testudinum* [J]. Marine Ecology Progress Series, 1992, 86(1): 99 – 101.
- [43] Cooper L W, DeNiro M J. Stable carbon isotope variability in the seagrass *Posidonia oceanica*: Evidence for light intensity effects [J]. Marine Ecology Progress Series, 1989, 50: 225 – 229.
- [44] Thimdee W, Deen G, Sangrungrung C, et al. Analysis of primary food sources and trophic relationships of aquatic animals in a mangrove – fringed estuary, Khung Krabaec Bay (Thailand) using dual stable isotope techniques [J]. Wetlands Ecology and Management, 2004, 12(2): 135 – 144.
- [45] Gannes L Z, Martínez del Rio C, Koch P. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology [J]. Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular & Integrative Physiology, 1998, 119(3): 725 – 737.
- [46] Fry B. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions [J]. Limnology and Oceanography, 1998, 33: 1182 – 1190.
- [47] Wada E, Terazaki M, Kabaya Y, et al. ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web [J]. Deep – Sea Research, 1987, 34: 829 – 841.
- [48] Rolff C. Seasonal variation in C and N of size – fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper [J]. Marine Ecology Progress Series, 2000, 203: 47 – 65.
- [49] Loick N, Dippner J, Doan H N, et al. Pelagic nitrogen dynamics in the Vietnamese upwelling area according to stable nitrogen and carbon isotope data [J]. Deep – Sea Research I, 2007, 54(4): 596 – 607.
- [50] Cai D L, Hong X G, Mao X H, et al. Preliminary studies on trophic structure of tidal zone in the Laoshan Bay by using carbon stable isotopes [J]. Acta Oceanologica Sinica, 2001, 23(4): 41 – 47. [蔡德陵, 洪旭光, 毛兴华, 等. 崂山湾等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.]
- [51] Aikins S, Kikuchi E. Grazing pressure by amphipods on microalgae in Gamo Lagoon, Japan [J]. Marine Ecology-Progress Series, 2002, 245: 171 – 179.
- [52] Shaffer G P, Sullivan M J. Water column productivity attributable to displaced benthic diatoms in well – mixed shallow estuaries [J]. Journal of Phycology, 1988, 24: 132 – 140.
- [53] Zhang F Y, Wu B L, Liao Y L, et al. Sea urchin of China [J]. Bulletin of Biology, 1957, 7: 18 – 25. [张凤瀛, 吴宝铃, 廖玉麟, 等. 中国的海胆. 生物学通报, 1957, 7: 18 – 25.]
- [54] Gao X S, Sun M Y, Li G Y, et al. Preliminary study on feeding habits of purple sea urchin *Strongylocentrotus nudus* [J]. Journal of Fisheries of China, 1990, 14(3): 227 – 232. [高绪生, 孙勉英, 李国友, 等. 大连紫海胆食性的初步探讨. 水产学报, 1990, 14(3): 227 – 232.]

Food sources of small invertebrates in the macroalgal bed of Gouqi Island

JIANG Rijing^{1,2}, ZHANG Shouyu^{1*}, BI Yuanxin², WANG Zhenhua¹,
ZHOU Xijie¹, ZHAO Xu, CHEN Liangran¹

(1. College of Marine Science and Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Marine Fisheries Research Institute of Zhejiang Province, Scientific Observing and Experimental Station of Fishery Resources for Key Fishery Grounds, Ministry of Agriculture, Zhoushan 316021, Zhejiang, China)

Abstract: Within the ecosystem of macroalgal bed of Gouqi Island offshore, small invertebrates such as zooplankton, amphipod, polychaetes and echinodermata were important parts of the food web, which bore the responsibility of transferring the energy of the primary producers to advanced consumers. To find out the food sources of copepoda, *Euphausia pacifica*, *Acetes chinensis*, *Acetes chinensis*, *Halosydna brevisetosa*, *Mytilus coruscus*, *Turbo cornutus*, *Anthocidaris crassispina*, gammaridae, caprellidae, *Spongia*, gammaridae larvae etc., this research analyzed the carbon and nitrogen stable isotope composition of small invertebrates and primary producers including phytoplankton, macroalgae, microalgae etc. Meanwhile, the research estimated the food source contribution rate of primary producers to small invertebrates by using IsoSource multi-source linear mixed model. The results showed the $\delta^{13}\text{C}$ value of primary producers was between -21.7‰ and -13.8‰ , and the $\delta^{15}\text{N}$ of primary producers was between 2.3‰ and 11.6‰ . The stable isotope composition of primary producers had different variations between the period of autumn and winter and that of spring and summer. Among them, the $\delta^{13}\text{C}$ value of SOM, phytoplankton, POM and *Sargassum horuerei* had no significant seasonal difference ($P > 0.05$), while the $\delta^{13}\text{C}$ value of epiphyte, *Ulva pertuca* and benthic microalgae had significant seasonal difference ($P < 0.05$). Among all the primary producers, only the $\delta^{15}\text{N}$ values of epiphyte had very significant seasonal difference, while the $\delta^{15}\text{N}$ value of all the others had no significant seasonal difference. The $\delta^{13}\text{C}$ value of small invertebrates was between -20.3‰ and -15.4‰ , and the $\delta^{15}\text{N}$ of small invertebrates was between 2.5‰ and 8.1‰ . Meanwhile, among all the small invertebrates, only the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ value of copepoda had significant seasonal difference ($P < 0.05$), while the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of all the others had no significant seasonal difference ($P > 0.05$). Based on the multi-source linear mixed model, the research found phytoplankton was the main carbon source of *Spongia* and zooplankton such as Copepoda, *Euphausia pacifica* and *Acetes chinensis*. Caprellidae and Gammaridae larvae etc. mainly fed on epiphyte. As to small benthic invertebrates, such as Gammaridae, *Anthocidaris crassispina* and *Turbo cornutus* etc., their main nutrition sources were macroalgae and benthic microalgae.

Key words: macroalgal bed; small invertebrates; phytoplankton; epiphyte; benthic microalgae; macroalgae

Corresponding author: ZHANG Shouyu. E-mail: syzhang@shou.edu.cn