

DOI: 10.13657/j.cnki.gxkxyxb.20180717.003

高霆炜, 杨明柳, 丁慧, 等. 稳定同位素技术在红树林生态系统中动物食物来源研究的应用[J]. 广西科学院学报, 2018, 34(3): 235-241.

GAO T W, YANG M L, DING H, et al. Application of stable isotope technique in the study of food sources of animal in mangrove ecosystem[J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 2018, 34(3): 235-241.

稳定同位素技术在红树林生态系统中动物食物来源研究的应用*

Application of Stable Isotope Technique in the Study of Food Sources of Animal in Mangrove Ecosystem

高霆炜, 杨明柳**, 丁慧, 阎冰

GAO Tingwei, YANG Mingliu, DING Hui, YAN Bing

(广西科学院广西红树林研究中心, 广西红树林保护与利用重点实验室, 广西北海 536000)

(Guangxi Key Lab of Mangrove Conservation and Utilization, Guangxi Mangrove Research Center, Guangxi Academy of Sciences, Beihai, Guangxi, 536000, China)

摘要:近年来, 稳定同位素技术在动物生态学研究得到了广泛的应用, 也为动物的食性研究提供了非常有效的手段。大型底栖动物、游泳动物、浮游动物是红树林生态系统中的重要类群, 其食物来源和营养关系的研究对揭示红树林生态系统物质循环和能量流动具有重要意义。本文重点综述了稳定同位素技术在红树林生态系统中大型底栖动物、游泳动物、浮游动物食物来源方面的应用研究, 对存在的问题和前景进行了分析和展望。

关键词: 稳定同位素 红树林生态系统 动物 食物来源

中图分类号: Q958.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-7378(2018)03-0235-07

Abstract: Recently, stable isotope technique had been widely used in animal ecology studies, and became an effective method for animal diet research. Macrobenthos, swimming animals and zooplankton were important groups in the mangrove ecosystem, and the study of their food sources and trophic relationships would be significant in revealing the material circulation and energy flowing of mangrove ecosystem. This paper mainly reviewed the applications of stable isotopes in researching the food sources of macrobenthos, swimming animals and zooplankton in mangrove ecosystem, and some existing problem and the prospect of such studies were also analyzed.

Key words: stable isotope, mangrove ecosystem, animal, food sources

收稿日期: 2018-01-10

修回日期: 2018-06-25

作者简介: 高霆炜(1988—), 男, 助理研究员, 主要从事海洋生态研究。

* 广西自然科学基金项目(2017GXNSFBA198163), 广西科学院基本科研业务费资助项目(15YJ22HSL12)和广西红树林保护与利用重点实验室主任基金项目(GKLM-201407)资助。

** 通信作者: 杨明柳(1988—), 女, 助理研究员, 主要从事海洋生物研究, E-mail: yangmingliu2010@163.com。

0 引言

红树林是生长在热带亚热带海湾河口潮间带的盐生木本植物群落, 在我国自然分布于海南、广西、广东、福建、台湾等沿海地区, 是我国滨海湿地生态系统的重要类型之一^[1]。红树林作为河口海岸带生

态系统重要的初级生产者,其复杂的生境结构、高度的空间异质性和丰富的物种多样性,为海区与海陆交界的生物提供了丰富的食物来源与重要的栖息繁衍场所,也因此被誉为世界上“四大最丰富生物多样性的海洋生态系统之一”^[1-2]。红树林生态系统中,大型底栖动物、游泳动物、浮游动物等是其系统内的重要类群,能对其结构和功能产生重要的影响^[3]。了解这些动物类群的食物来源、营养结构对研究红树林生态系统的物质循环和能量流动具有重要意义。然而,红树林生态系统位于陆海交界处,其生境中的底栖动物、游泳动物、浮游动物受陆源性碳输入和潮汐的影响,这些动物类群的食物来源变得十分复杂,传统的动物食性研究方法已经不能充分反映各种食物在能量流动过程中被同化的比例情况。稳定同位素作为一种天然示踪物,具有检测速度快、结果准确、灵敏等特征,被广泛应用于生态学研究^[4],特别是在动物食性方面的研究应用,并且取得了一定成果^[5-8]。本研究从稳定同位素技术在红树林生态系统中大型底栖动物、游泳动物、浮游动物的食物来源方面的研究加以综述,以期揭示红树林生态系统中动物的食性和能量流动的特征,为红树林物种多样性的保护和资源的可持续利用提供科学依据。

1 稳定同位素简介

1.1 稳定同位素介绍

原子数和质子数相同,中子数不同的元素,称之为稳定同位素,如¹²C与¹³C、¹⁴N与¹⁵N、³²S与³⁴S等^[4]。通常是采用相对测量法来测定稳定同位素,即将需要测定样品的同位素值与相对应的标准物质的同位素值作对比,对比的结果即为样品的稳定同位素比率,用 δ 表示:

$$\delta X = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000\%, \quad (1)$$

其中, X 表示所测的“重”同位素(如¹³C、¹⁵N、³⁴S), R_{sample} 表示样品中重同位素与轻同位素的比值(如¹³C/¹²C), R_{standard} 则表示国际通用标准物质中重同位素与轻同位素的比值。用于碳稳定同位素分析的标准物质为Pee Dee Belemnite(PDB),是美国卡罗莱纳州白垩纪Pee Dee组的拟箭石化石^[9],现已耗尽,但文献中仍常沿用它作为碳稳定同位素的标准物质。氮稳定同位素分析的标准物为大气中的氮气,其 $\delta^{15}\text{N}$ 被定义为0‰。

1.2 食物源组成的数据分析

对于有两种或两种以上食物来源的动物,可以

根据同位素质量平衡方程来确定食物在动物食物来源中所占的比例,公式如下:

$$\delta^{13}\text{C}_i = \sum_{j=1}^n [f_{ij} (\delta^{13}\text{C}_j + \Delta_c)] , \quad (2)$$

$$\delta^{15}\text{N}_i = \sum_{j=1}^n [f_{ij} (\delta^{15}\text{N}_j + \Delta_N)] , \quad (3)$$

$$\sum_{j=1}^n f_{ij} = 1, \quad (4)$$

其中, $\delta^{13}\text{C}_i$ 和 $\delta^{15}\text{N}_i$ 分别表示消费者的碳、氮同位素组成, $\delta^{13}\text{C}_j$ 和 $\delta^{15}\text{N}_j$ 则分别表示可能性食物的碳、氮同位素组成, Δ_c 和 Δ_N 分别表示营养级的碳、氮同位素判别值; f_{ij} 是食物 j 在消费者食物源中所占的比例, n 则代表消费者所有的食物种类^[10]。然而,当食物来源数量过多时,计算越复杂。目前主要是利用稳定同位素信息建立混合模型,估算食物对消费者的贡献比例,常用的稳定同位素混合模型有IsoSource、MixSIR、SIRA^[11-13]。

1.3 稳定同位素技术在动物食物源研究中的应用的优势

传统的动物食物来源研究方法虽然能够直接观察动物所摄取的食物,但只能简单反映动物在短时间的摄食情况,不能代表长期的摄食情况,且由于动物对所摄取的食物消化的程度不同,可能会导致研究结果与动物的实际摄食种类有较大偏差^[14]。另外,这些方法较难应用于小型个体。与传统食性研究方法相比,稳定同位素技术有以下优点:能够反映动物消化吸收的食物,并且能反映动物较长时期以来的食物来源信息;动物不同组织的稳定同位素比值还能反映不同时间尺度上动物的食物特征,从而可以获得不同时间尺度上动物的食性变化及迁徙活动等重要信息^[15];稳定同位素技术可以连续地监测出动物在食物网中的营养级位置,如实反映生态系统中动物的位置和作用^[16];稳定同位素技术还能更有效地应用于体型较小的动物的食性研究^[17]。

2 稳定同位素技术在动物食物源研究的应用

2.1 大型底栖动物

大型底栖动物是红树林生态系统中的重要类群,对系统中的能量流动和传递有重要作用^[3,18]。红树林处陆海交界处,潮间带水体底部环境复杂,这决定了底栖动物食源的复杂性。传统观点认为,大型底栖动物的主要食物来源为红树植物凋落物及其分解产物^[19-21]。早期的一些野外观察和室内喂养实验以及胃含物分析,均表明生活在红树林区内相手蟹以红树植物凋落物及碎屑为主要食物来源,甚至

一些相手蟹如迈纳新胀蟹 (*Neosarmatium meinerti*) 的胃含物中红树植物组织占的比例高达 90%^[22]。然而,并不是所有的红树植物碎屑均能被同化,绝大多数碎屑则会被以粪便的形式排出体外^[23-24]。Rodelli 等^[5]认为较高的 C/N 比值和不溶解性是红树植物碎屑难以被消费者同化的重要原因。C/N 比值小于或等于 17 的食物有利于无脊椎动物的生长^[25]。然而,红树植物叶片中的 C/N 比值普遍高于这个值,高 C/N 比值的红树植物组织难以满足大型底栖动物的对氮的营养需求,说明它们可能还需要其他氮富集的食物源来补充氮,底栖动物应该存在其他食物来源。Kristensen 等^[26]对摄食红树植物叶片的相手蟹 (*Neopisesarma versicolor*) 稳定同位素研究发现,红树植物叶片的氮含量低,不能满足 *N. versicolor* 对氮的需求,*N. versicolor* 需要通过摄食动物残体组织和底栖微生物来获得足够的氮。大型无脊椎动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与红树植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值相差 3%~11%,这个差值表明红树植物作为食物的贡献比例相对较小,而一些底栖微藻、附生植物、当地和外源输入性藻类等初级生产者对这些无脊椎动物的贡献作用更大^[6]。也有研究者发现红树植物新鲜叶片和衰老叶片的稳定同位素值与相手蟹组织的稳定同位素值相比过于贫化,难以成为相手蟹的食物来源^[27]。Wardiatno 等^[28]基于稳定同位素法对日本冲绳红树林生态系统中大型底栖动物的潜在食物来源进行了研究,研究表明沉积物是其主要食物来源。杨明柳等^[29]对廉州湾红树林大型底栖动物的食性研究中也发现,颗粒有机物(POM)和沉积物是大型底栖动物主要食物来源,红树植物碎屑的贡献率极低。

但是在不同红树林区域,红树林来源的有机碎屑对大型底栖动物的贡献作用在不同的地理位置和生境中也有所不同。Fry 和 Smith^[30]利用碳、氮、硫稳定同位素分析了佛罗里达河口红树植物与滤食动物之间的关系,发现在河口中游位置红树植物碎屑的贡献率达到 60%,而底栖微藻等则是整个河口区滤食性动物的主要碳源,贡献率达 40%~75%,河口区地理位置会影响红树植物碎屑对滤食性动物的食物贡献作用。Tue 等^[31]发现越南红树林生态系统内大型底栖动物的碳氮稳定同位素比值范围比较广泛,说明其食物来源复杂多源性,但能直接利用红树林来源有机物质的则通常是一些林内栖息物种。王瑁等^[32]对海南清澜港不同栖息位置的红树林软体动物的食物来源进行了研究,结果表明红树拟蟹

守螺和(*Cerithidea rhizophorarum*)和小翼拟蟹守螺(*C. microptera*)的主要食物为大型藻类,红树蚬则主要取食沉积物表层凋落的红树植物碎屑。由此可见,在红树林区域中,也有部分大型底栖动物对红树林来源的有机物质存在一定依赖性。

2.2 游泳动物

鱼类等游泳动物对红树林有很强的依赖性,红树林的结构复杂多样及林内的附着生物为它们提供了理想的栖息地及丰富的食物来源。Verweij 等^[33]认为红树林复杂的自然结构是吸引鱼类的主要原因之一,红树植物的呼吸根、支柱根、树干等为鱼类提供了复杂的栖息环境,红树林区域内附着的藻类、底栖硅藻及红树植物伴生的基质为其提供了丰富的食物来源。红树林输出有机物质对鱼类等游泳动物是否有重要的营养支持作用,存在很大争议,基于稳定同位素技术的许多研究结果并不认同红树林对渔业的营养支持理论。鱼类、虾类等游泳动物具有很强的游泳活动能力,可以根据食物资源的变化来改变其摄食区域和摄食对象。Chong 等^[34]发现在红树林地区,红树植物碳源对对虾组织的贡献率高达 84%,但比例会随着离岸的距离增加而下降,浮游植物的贡献率会逐渐增大。

Melville 和 Connolly^[35]对红树林外无植被海滩上 3 种主要的经济鱼类与所有可能的食物源(包括红树、藻类、底栖微藻、大型藻类附生植物、海草、盐沼植物等)的空间相关性进行研究后,发现红树植物对鱼类的食物贡献率最多为 33%左右,而微藻和来自临近生态系统的有机物质如海草、附生藻类等对鱼类食物贡献更为重要。Claudino 等^[36]的研究也表明,沿着河口—海洋的梯度方向,食物源和消费者的碳、氮比值都有变化,在河口内,鱼类主要趋向于从红树植物和大型藻类获得营养,但在邻接海洋处的河口区,则主要从大型藻类、海草及沉积物中获得营养。有研究表明,低 $\delta^{13}\text{C}$ 值的红树植物和盐沼肉质植物对鱼类的营养作用最多为 30%,而红树植物对鱼类的营养作用则更低^[37-38]。Heithaus 等^[39]的研究并没有发现红树林生产力对鱼类存在直接的贡献,大型藻类、底栖微藻、浮游微藻等其他初级生产者则更可能是鱼类的潜在食物源。Tue 等^[40]用碳氮稳定同位素对越南红河红树林生态系统中的鱼类食物源进行了研究,结果表明红树林碳源对红树林鱼类的贡献只占很小的一部分,其主要食物来源于底栖无脊椎动物。Vaslet 等^[41]指出在红树林—海草场的迁移性鱼类主要在海草场及其附生植物上

获得食物,只有一些植食性鱼类、肉食性鱼类呈现出低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,显示出它们对红树林中的食物存在一定依赖性,但是红树林输出有机物对迁移性鱼类的食物贡献率较少,它们更多的依赖于海草场食物源。

2.3 浮游动物

浮游动物是河口生态系统中一个重要的生物类群,能够摄食红树植物有机碎屑、浮游植物、底栖微藻,同时又能被鱼虾等游泳动物捕食,在食物网中具有连接初级生产者和高营养级动物的纽带作用,是食物网中的关键环节^[42-44]。由于受到摄食大小的限制,有机碎屑、藻类、微型底栖藻类和细菌等都可能成为浮游动物的食物来源^[45]。传统观点认为,浮游动物对摄食不具有主动选择性^[46-47]。然而,一些实验室和野外实验的结果证明浮游动物除了能对摄食物质颗粒大小的进行筛选外,还有能力区分活体和死体浮游藻类^[48-50]。Bouillon 等^[51]对印度两个相邻红树林湿地生态系统内 POM 和桡足类的碳稳定同位素比值和 C/N 比值进行了比较,结果发现浮游动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化范围比 POM 的更宽,并且浮游动物能够主动摄食 POM 中的一些特定组分,而不是无选择性的摄食颗粒物质,尽管水体中有大量的陆源性颗粒物质和红树植物碎屑,但本地源的浮游植物却是浮游动物更重要的碳源。Chew 等^[52]的研究也表明,在浑浊的红树林水体中,浮游植物对浮游动物的营养贡献率达 70%~84%,而红树林的贡献小于 11%。也有研究指出,植物碎屑也可以成为浮游动物的食物来源^[53-54]。此外,外来入侵植物所产生的碎屑也会影响浮游动物的食物比例。冯建祥^[55]对漳江口红树林的浮游动物有机碳来源的研究结果表明,本地源的红树植物和底栖微藻等是浮游动物的主要有机碳源,而互花米草的入侵会对浮游动物的有机碳来源比例产生显著影响,甚至能成为其主要食物来源。

3 总结与展望

综上所述,大型底栖动物、游泳动物、浮游动物的主要食物来源并不是红树林来源的有机质,而是附生藻类、海草、浮游植物、底栖硅藻、沉积物等其他初级生产者,红树林扮演的角色更多是为这个生态系统内的水生生物提供栖息、摄食、繁殖场所。但是不能完全否定红树林来源的有机质对大型底栖动物、游泳动物等的食物贡献能力,红树林生产力对食物网的贡献率取决于特定的环境,与外界相对隔离的红树林区域中的动物类群或一些特有种类(如长

期在红树林区域生存的种类)对红树林初级生产比较依赖^[39,56-58]。由此可见,稳定同位素技术为红树林生态系统中动物食物来源的研究提供了重要技术手段,并且取得了巨大成效,也更明确了红树林生态系统对底栖动物、游泳动物等在能量流动中的作用。随着技术的不断发展与进步,稳定同位素的检测成本也越来越低,这势必会使同位素技术得到更广泛的应用。然而,在应用稳定同位素技术的同时,仍注意一些问题。

(1)需要考虑到稳定同位素在消费者体内的分馏及影响。动物在吸收利用食物的过程中由于各组织的新陈代谢不同,分馏效应会使动物各组织间不同元素的同位素值存在一定差异^[59]。同位素分馏与动物物种和取样组织部位有关^[60],动物与其食物源之间的稳定同位素分馏值多数来自对已发表数据的总结值,没有充分考虑不同消费者的营养水平及不同校正因子的影响^[61]。因此,需要更多的室内控制实验来确定具体物种的特定判别值和分馏系数,并根据实验目的的不同选取不同机体组织进行分析。

(2)样品的不同处理方式会影响稳定同位素值的测定结果。检测样品的稳定同位素前,利用酸化处理来去除动物组织中无机碳的影响是非常重要的步骤,然而经过酸化处理样品会显著改变动物组织的稳定同位素值,尤其是对 $\delta^{15}\text{N}$ 值的改变^[62-63]。因此,需要慎重考虑酸化处理对同位素值的影响。

(3)计算动物食物来源和不同食物所占贡献比例时,各食物的稳定同位素组成必须存在明显的差异^[4]。特别是当研究的动物有多种食物来源的时候,需要对稳定同位素相近的食物种类先进行组合再分析^[64],但无法实现对差异较小的食物来源贡献比例的判断。

(4)当消费者有多种食物来源且变异性较高时,往往需要结合双同位素及多元素(C、N、S、O)稳定同位素进行分析,才能得到消费者更准确的食物来源。此外,还需要与传统的研究方法相结合,以辅助分析消费者的食性。

因此,在今后的动物食性稳定同位素研究工作中,需要进行更多的室内控制实验来确定动物组织同位素与食物同位素组成之间的关系,明确不同物种及不同动物组织的分馏值;确定不同动物组织样品的预处理方法标准;在计算动物食物来源和不同食物贡献比例方面,要提高食物源贡献比例的准确度,需要进行多次取样分析和一定的室内实验,以及

完善相关计算软件的编程;综合运用多元素(C、N、S、O)稳定同位素进行分析与传统分析方法相结合,从而使稳定同位素技术在动物食性研究中得到更好的应用。

参考文献:

- [1] 林鹏. 中国红树林生态系统[M]. 北京:科学出版社, 1997.
LIN P. Mangrove ecosystem in China[M]. Beijing: Science Press, 1997.
- [2] MANSON F J, LONERAGAN N R, SKILLETER G A, et al. An evaluation of the evidence for linkages between mangroves and fisheries: A synthesis of the literature and identification of research directions[J]. *Oceanography and Marine Biology*, 2005, 43: 483-513.
- [3] 徐姗楠, 陈作志, 李适宇. 红树林水生动物栖息地功能及其渔业价值[J]. *生态学报*, 2010, 30(1): 186-196.
XU S N, CHEN Z Z, LI S Y. The habitat functions of mangroves for aquatic fauna and fisheries[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(1): 186-196.
- [4] 林光辉. 稳定同位素生态学[M]. 北京:高等教育出版社, 2013.
LIN G H. Stable isotope ecology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2013.
- [5] RODELLI M R, GEARING J N, GEARING P J, et al. Stable isotope ratio as a tracer of mangrove carbon in Malaysian ecosystems[J]. *Oecologia*, 1984, 61(3): 326-333.
- [6] BOUILLON S, KOEDAM N, RAMAN A V, et al. Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests[J]. *Oecologia*, 2002, 130(3): 441-448.
- [7] CLAUDINO M C, PESSANHA A L M, ARA UJO F G, et al. Trophic connectivity and basal food sources sustaining tropical aquatic consumers along a mangrove to ocean gradient[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 167: 45-55.
- [8] CHEN Q, LIU Y, HO W T, et al. Use of stable isotopes to understand food webs in Macao wetlands[J]. *Wetlands Ecology and Management*, 2017, 25: 59-66.
- [9] CRAIG H. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1957, 12(1/2): 133-149.
- [10] SAITO L, JOHNSON B M, BARTHOLOW J, et al. Assessing ecosystem effects of reservoir operations using food web-energy transfer and water quality models[J]. *Ecosystems*, 2001, 4: 105-125.
- [11] PHILLIPS D L, GREGG J W. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources[J]. *Oecologia*, 2003, 136: 261-269.
- [12] MOORE J W, SEMMENS B X. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11: 470-480.
- [13] PARNELL A C, INGER R, BEARHOP S, et al. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation[J]. *Plos One*, 2010, 5(3): e9672.
- [14] GANNES L Z, O'BRIEN D M, DEL RIO C M. Stable isotopes in animal ecology: Assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments[J]. *Ecology*, 1997, 78(4): 1271-1276.
- [15] HOBSON K A, BAIRLEIN F. Isotopic fractionation and turnover in captive Garden Warblers (*Sylvia borin*): Implications for delineating dietary and migratory associations in wild passerines[J]. *Canadian Journal of Zoology*, 2003, 81(9): 1630-1635.
- [16] QUEVEDO M, SVANBÄCK R, EKLÖV P. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity[J]. *Ecology*, 2009, 90(8): 2263-2274.
- [17] PETERSON B J, FRY B. Stable isotopes in ecosystem studies[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18: 293-320.
- [18] SMITH T J III, BOTO K G, FRUSHER S D, et al. Keystone species and mangrove forest dynamics: The influence of burrowing by crabs on soil nutrient status and forest productivity[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1991, 33(5): 419-432.
- [19] ODUM W E, HEALD E J, CRONIN L. The detritus-based food web of an estuarine community[J]. *Estuarine research*, 1975, 1: 265-286.
- [20] FRATINI S, CANNICCI S, VANNINI M. Competition and interaction between *Neosarmatium smithi* (Crustacea: Grapsidae) and *Terebralia palustris* (Mollusca: Gastropoda) in a Kenyan mangrove[J]. *Marine Biology*, 2000, 137(2): 309-316.
- [21] ASHTON E C. Mangrove sesarmid crab feeding experiments in Peninsular Malaysia[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, 273(1): 97-119.
- [22] GIDDINS R L, LUCAS J S, NEILSON M J, et al. Feeding ecology of the mangrove crab *Neosarmatium smithi* (Crustacea: Decapoda: Sesarmidae)[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1986, 33: 147-155.
- [23] CAMILLERI J C. Leaf-litter processing by invertebrates in a mangrove forest in Queensland[J]. *Marine*

- Biology, 1992, 114(1): 139-145.
- [24] LEE S Y. Potential trophic importance of the faecal material of the mangrove sesarmine crab *Sesarma messa* [J]. Marine Ecology Progress Series, 1997, 159: 275-284.
- [25] RUSSEL-HUNTER W D. Aquatic productivity: An introduction to some basic aspects of biological oceanography and limnology [J]. Bioscience, 1974, 21(11): 549-550.
- [26] KRISTENSEN D K, KRISTENSEN E, MANGION P. Food partitioning of leaf-eating mangrove crabs (Sesarinae): Experimental and stable isotope (^{13}C and ^{15}N) evidence [J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2010, 87: 583-590.
- [27] MAZUMDER D, SAINTILAN N. Mangrove leaves are not an important source of dietary carbon and nitrogen for crabs in temperate Australian mangroves [J]. Wetlands, 2010, 30(2): 375-380.
- [28] WARDIATNO, MARDIANSYAH, PRARTONO T, et al. Possible food sources of macrozoobenthos in the Manko mangrove ecosystem, Okinawa (Japan): A stable isotope analysis approach [J]. Tropical Life Sciences Research, 2015, 26(1): 53-65.
- [29] 杨明柳, 高霆炜, 邢永泽, 等. 廉州湾红树林大型底栖动物食物来源研究 [J]. 广西科学, 2017, 24(5): 490-497.
- YANG M L, GAO T W, XING Y Z, et al. Study on the food sources of mangrove macrobenthos in Lianzhou Bay [J]. Guangxi Sciences, 2017, 24(5): 490-497.
- [30] FRY B, SMITH T J III. Stable isotope studies of red mangroves and filter feeders from the shark river estuary, Florida [J]. Bulletin of Marine Science, 2002, 70(3): 871-890.
- [31] TUE N T, HAMAOKA H, SOGABE A, et al. Food sources of macro-invertebrates in an important mangrove ecosystem of Vietnam determined by dual stable isotope signatures [J]. Journal of Sea Research, 2012, 72: 14-21.
- [32] 王瑁, 高雪芹, 丁弈朋, 等. 海南清澜港不同栖息位置红树林软体动物的食物来源 [J]. 湿地科学, 2015, 13(2): 171-176.
- WANG M, GAO X Q, DING Y P, et al. Identification of the food sources of mangrove molluscs from different microhabitats at Qinglangang, Hainan [J]. Wetland Science, 2015, 13(2): 171-176.
- [33] VERWEIJ M C, NAGELKERKEN I, DE GRAAFF D, et al. Structure, food and shade attract juvenile coral reef fish to mangrove and seagrass habitats: A field experiment [J]. Marine Ecology Progress Series, 2006, 306: 257-268.
- [34] 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 [J]. Marine Biology, 2001, 138(1): 77-86.
- [35] MELVILLE A J, CONNOLLY R M. Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish [J]. Oecologia, 2003, 136(4): 499-507.
- [36] CLAUDINO M C, PESSANHA A L M, ARA UJO F G, et al. Trophic connectivity and basal food sources sustaining tropical aquatic consumers along a mangrove to ocean gradient [J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2015, 167: 45-55.
- [37] CONNOLLY R M, GUEST M A, MELVILLE A J, et al. Sulfur stable isotopes separate producers in marine food-web analysis [J]. Oecologia, 2004, 138(2): 161-167.
- [38] 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(2): 363-371.
- [39] HEITHAUS E R, HEITHAUS P A, HEITHAUS M R, et al. Trophic dynamics in a relatively pristine subtropical fringing mangrove community [J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 428: 49-61.
- [40] TUE N T, HAMAOKA H, QUY T D, et al. Dual isotope study of food sources of a fish assemblage in the Red River mangrove ecosystem, Vietnam [J]. Hydrobiologia, 2014, 733(1): 71-83.
- [41] VASLET A, PHILLIPS D L, FRANCE C A M, et al. Trophic behaviour of juvenile reef fishes inhabiting interlinked mangrove-seagrass habitats in offshore mangrove islets [J]. Journal of Fish Biology, 2015, 87(2): 256-273.
- [42] 杨宇峰, 王庆, 陈菊芳, 等. 河口浮游动物生态学研究进展 [J]. 生态学报, 2006, 26(2): 576-585.
- YANG Y F, WANG Q, CHEN J F, et al. Research advance in estuarine zooplankton ecology [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(2): 576-585.
- [43] CHEW L L, CHONG V C. Copepod community structure and abundance in a tropical mangrove estuary, with comparisons to coastal waters [J]. Hydrobiologia, 2011, 666(1): 127-143.
- [44] BĂNARU D, CARLOTTI F, BARANI A, et al. Seasonal variation of stable isotope ratios of size-fraction-

- ated zooplankton in the Bay of Marseille (NW Mediterranean Sea) [J]. *Journal of Plankton Research*, 2013, 36(1):145-156.
- [45] PERISSINOTTO R, WALKER D R, WEBB P, et al. Relationships between zoo- and phytoplankton in a warm-temperate, semi-permanently closed estuary, South Africa [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2000, 51(1):1-11.
- [46] HUMMEL H, MOERLAND G, BAKKER C. The concomitant existence of a typical coastal and a detritus food chain in the Westerschelde estuary [J]. *Hydrobiological Bulletin*, 1988, 22(1):35-41.
- [47] TURNER J T, TESTER P A. Zooplankton feeding ecology: nonselective grazing by the copepods *Acartia tonsa* Dana, *Centropages velificatus* De Oliveira, and *Eucalanus pileatus* Giesbrecht in the plume of the Mississippi River [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1989, 126(1):21-43.
- [48] DEMOTT W R. Discrimination between algae and detritus by freshwater and marine zooplankton [J]. *Bulletin of Marine Science*, 1988, 43(3):486-499.
- [49] DEMOTT W R. Food selection by calanoid copepods in response to between-lake variation in food abundance [J]. *Freshwater Biology*, 1995, 33(2):171-180.
- [50] MCKINNON A D, KLUMPP D W. Mangrove zooplankton of North Queensland, Australia [J]. *Hydrobiologia*, 1997, 362(1/2/3):145-160.
- [51] BOUILLON S, MOHAN P C, SREENIVAS N, et al. Sources of suspended organic matter and selective feeding by zooplankton in an estuarine mangrove ecosystem as traced by stable isotopes [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 208:79-92.
- [52] CHEW L L, CHONG V C, TANAKA K, et al. Phytoplankton fuel the energy flow from zooplankton to small nekton in turbid mangrove waters [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 469:7-24.
- [53] SIERSZEN M E, MORRICE J A, MOFFETT M F, et al. Benthic versus planktonic foundations of three lake superior coastal wetland food webs [J]. *Journal of Great Lakes Research*, 2004, 30(1):31-43.
- [54] DEHAIRS F, RAO R G, MOHAN P C, et al. Tracing mangrove carbon in suspended matter and aquatic fauna of the Gautami-Godavari Delta, Bay of Bengal (India) [J]. *Hydrobiologia*, 2000, 431(2/3):225-241.
- [55] 冯建祥. 互花米草入侵和利用本土红树植物防控情境下红树林湿地食物网关系研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2013.
- FENG J X. Effects of the invasion and ecological control of *Spartina alterniflora* on the foodweb of mangrove wetlands [D]. Xiamen: Xiamen University, 2013.
- [56] AL-MASLAMANI I, WALTON M E M, KENNEDY H A, et al. Are mangroves in arid environments isolated systems? Life-history and evidence of dietary contribution from inwelling in a mangrove-resident shrimp species [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2013, 124:56-63.
- [57] ZAGARS M, IKEJIMA K, KASAI A, et al. Trophic characteristics of a mangrove fish community in Southwest Thailand: Important mangrove contribution and intraspecific feeding variability [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2013, 119:145-152.
- [58] ABRANTES K G, JOHNSTON R, CONNOLLY R M, et al. Importance of mangrove carbon for aquatic food webs in wet-dry tropical estuaries [J]. *Estuaries and Coasts*, 2015, 38:383-399.
- [59] ROTH J D, HOBSON K A. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissue of captive red fox: Implications for dietary reconstruction [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 2000, 78(5):848-852.
- [60] YOKOYAMA H, TAMAKI A, HARADA K, et al. Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 296:115-128.
- [61] SCHWAMBORN R, GIARRIZZO T. Stable isotope discrimination by consumers in a tropical mangrove food web: How important are variations in C/N ratio? [J]. *Estuaries and Coasts*, 2015, 38(3):813-825.
- [62] BUNN S E, LONERAGAN N R, KEMPSTER M A. Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: Implications for food-web studies using multiple stable isotopes [J]. *Limnology and Oceanography*, 1995, 40(3):622-625.
- [63] CLOERN J E, CANUEL E A, HARRIS D. Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system [J]. *Limnology and Oceanography*, 2002, 47(3):713-729.
- [64] CONNOLLY R M, GUEST M A, MELVILLE A J, et al. Sulfur stable isotopes separate producers in marine food-web analysis [J]. *Oecologia*, 2004, 138(2):161-167.