

稳定性同位素技术在生态学上的应用*

易现峰^{1,2,3**} 张晓爱²

(¹ 河南科技大学农学院, 洛阳 471003; ² 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ³ 中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要 稳定性同位素技术早在 20 世纪 70 年代末期就被引入到生态学领域。最初是利用植物稳定性碳同位素的差异, 开展了许多有关营养流动方面的研究; 到 90 年代, 稳定性碳和氮同位素被用来分析动物的食性、营养级位置关系以及食物链结构; 本世纪初, 由于技术的进步, 稳定性同位素(特别是氢同位素)被用来开展动物迁徙习性方面的研究。到目前为止, 国内有关这方面的研究还鲜有报道, 而且对自然界存在的稳定性同位素的理解还存在一定偏差。本文主要介绍了稳定性同位素效应及其分馏原理、稳定性同位素在示踪动物食性信息、确定营养级位置关系、分析食物网结构以及研究动物迁徙生态学中的作用等方面的内容。

关键词 稳定性碳、氮同位素, 食性, 迁徙, 营养级关系

中图分类号 S124 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2005)03-0306-09

Application of stable isotopic approach in ecology: A review. YI Xianfeng^{1,2,3}, ZHANG Xiaoi¹ (¹ College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China; ² Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ³ Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(3):306~314.

Great progress has been made in stable isotope approach to diet composition, migration and trophic position relationships as well as food webs in ecosystems in the last century. However, fewer domestic reports touched on this subject. It is necessary to mention isotopic effect and measurement of isotopes and to explain how to apply this technique to diet information, migration and trophic position relationships and food web analyses of ecosystems.

Key words stable carbon and nitrogen isotopes, diet, migration, trophic relationships, food web.

1 引言

稳定性同位素是天然存在于生物体内的不具有放射性的一类同位素。碳元素和氮元素分别有两种中子数不同的稳定性同位素, 即¹³C 和¹²C 以及¹⁴N 和¹⁵N, 其中重同位素(如¹³C 和¹⁵N)在生物体内的含量非常低。对于¹²C 和¹³C 来讲, ¹²C 占大气稳定性碳同位素总量的 98.89% 左右, ¹³C 占其总量的 1.1% 左右, ¹³C/¹²C 的比值为 0.011123 左右。大气氮气中¹⁴N 和¹⁵N 的相对丰度分别为 99.64% 和 0.36%, ¹⁵N/¹⁴N 的比值为 0.003613。通常情况下, 测定稳定性同位素的绝对含量无太大意义, 而是将其与国际标准比对后进行比较研究, 一般用¹³C 和¹⁵N 来分别表示某种物质中这两种稳定性同位素的丰富度(enrichment)^[23]。同位素在质量上的微小差别引起它们的物理化学性质(如在气相中的传导速率, 键能强度等)有细小差别, 因此物质反应前后存在同位素组成上的不同。这一特性在 20 世纪 70

年代初被成功地引入了生物学多个研究领域, 如光合作用途径的研究、光能利用率、环境污染、植物水分利用率、矿质代谢、气候效应和生物量变化等^[26, 27, 37, 58, 64, 72, 99]。近年来, 生物体组织中的稳定性碳同位素已被用来研究生态学诸多学科的相关内容^[93, 100]。目前, 稳定性同位素技术已被广泛应用于生态研究^[87], 而且逐步向分子水平渗透。鉴于国内有关稳定性同位素技术在生态学中的研究还较少, 本文仅就稳定性同位素技术在动物食性信息、迁徙生态学、营养关系以及食物网结构上的应用及发展动态加以阐述。

2 同位素效应

稳定性同位素效应是在原子的键合和键裂过程中发生的分馏效应(fractionation effect)^[28], 也可以由气体扩散等诸多因素引起。同位素效应可分为动

*国家自然科学基金资助项目(39870121)。

**通讯作者

收稿日期: 2004-02-28 改回日期: 2004-08-05

力学和热力学两种类型。其中动力学分馏效应在动态过程(如化学反应和运输)中产生,而热力学型同位素效应是温度依赖型的,通常在平衡状态(化学平衡、溶解状态以及相变过程中)下产生。如果将同位素效应(也可以称之为分馏因子, fractionation factor)用 a 来表示,则 $a = R_r / R_p$, 其中 R_r 是反应物(底物)的 ^{13}C 与 ^{12}C 或 ^{15}N 与 ^{14}N 的比率, R_p 是产物的 ^{13}C 与 ^{12}C 或 ^{15}N 与 ^{14}N 的比率^[28]。对于生态系统内的消费者而言,上述的反应物和产物分别指消费者所摄取的食物和自身组织以及代谢物等。

3 稳定性碳、氮同位素比值的测定方法

最初,对于稳定性同位素含量测定是通过下线(off-line)燃烧法进行,该方法不仅操作繁琐,而且费时费力^[13]。目前同位素比值可以在线(online)测定,气体样品的制备和同位素含量的测定实现了流程化操作,因而省时省力,且精确度高。国内有很多科研院所均可承担这方面的测试工作,如中国科学院广州地球化学研究所和兰州地质所等。具体操作方法如下:样品在 70 °C 恒温下干燥 48 h 至恒重,充分研磨,以 Finnigan MAT DELTA PLUS XL 同位素质谱仪和元素分析仪进行测定,二者的操作界面为 ConFlow。制备条件:氧化炉温度为 900 °C,还原炉温度为 680 °C,柱温为 40 °C。测定结果以 ^{13}C 和 ^{15}N 表示^[19]:

$$^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{\text{样品}} / \frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{\text{标准品}} - 1 \right) \times 1000 \right] \quad (1)$$

$$^{15}\text{N} = \left[\left(\frac{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}}{\text{样品}} / \frac{^{15}\text{N}/^{14}\text{N}}{\text{标准品}} - 1 \right) \times 1000 \right] \quad (2)$$

式中, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 是样品和标准品(大气中的氮气)的氮同位素比率,也即样品和标准品所产生 N_2 中 30/28 的绝对同位素比; $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 是样品和标准品(PDB)的碳同位素比率,也即样品和标准品燃烧所产生 CO_2 中 45/44 的绝对同位素比。整个分析过程(包括样品处理和分析)的精度为 $\pm 0.2\%$ 。这里的标准品分别是取自美国南卡罗来那州 Pee Dee River 河区的一种古生物化石——美洲拟箭石(PDB)和大气中的 N_2 。当然,不同的测试单位,对于同位素的测定方法、使用的仪器型号、参照的标准品以及测定精度的要求都有所差异。

4 稳定性碳同位素与营养流动途径

稳定性碳同位素示踪碳的流动与传统的方法相

比,具有几个不可替代的优点:1) 消费者组织中 ^{13}C 和 ^{12}C 的比值相对可以反映出动物长期的食性特征^[32]; 2) 稳定性碳同位素比值仅仅反映那些确实被动物吸收并同化入自身组织的物质,而不是所有被取食的物质。利用稳定性碳同位素研究碳流动的前提是弄清系统基底层的碳同位素分布模式以及影响它们的物理、化学以及生化分馏过程。针对碳流动的研究主要依赖于消费者本身与其潜在食物之间的碳同位素组成上的紧密联系。在营养流动方面,主要集中于不同来源碳素在生态系统中的流动上^[77], 其中最多的是应用稳定性碳同位素来研究不同光合型(C_3 、 C_4 和 CAM) 植物对昆虫碳源的贡献^[32,34,67] 和营养关系^[31,33,59], 因为不同光合型植物的稳定性碳同位素组成差异很大^[13,14,85]。 C_3 (Calvin 途径的) 植物通过 RuBP 羧化酶固定 CO_2 , 而 C_4 植物(Hatch-Slack 途径) 以 PEP 羧化酶固定 CO_2 。2 种途径中不同的羧化酶对 ^{13}C 的排斥效应不同,这样就使得 C_4 植物的 ^{13}C 值介于 -17% ~ -11% , 平均值约为 -13% ^[38]; 而 C_3 植物的 ^{13}C 值在 -34% ~ -25% , 平均值约为 -27% ^[14,16,17]。具有 CAM 光合途径的植物的 ^{13}C 通常介于 C_3 和 C_4 植物之间, 约为 -34% ~ -11% ^[13,85]。通过稳定性同位素的质量平衡原理,便可以得知消费者对不同光合型植物的利用情况。当然,对于更高的营养阶层,也可以通过这种方法估算不同光合型植物营养在它们体内的传递、积累与分配^[100]。另外,根据消费者特定的稳定性碳同位素组成,可以获得其准确的食性信息。我们知道,溪流和河流的碳素来源多而复杂,有的是外来的,如陆地上的叶片、嫩枝以及木质等; 有的是溪流内部的,如藻类、水生大型植物以及溪流中的苔藓等。用传统的方法评价这两种碳素源的相对重要性显得比较困难^[36], 而利用稳定性碳同位素技术便迎刃而解^[68]。例如, Rounick 等^[76] 发现,新西兰小溪中外来陆生植物及碎屑与本地藻类的同位素组成有明显差异,为分析水生动物的食性提供了一个基础。研究发现,发源于森林小溪中的无脊椎动物的 ^{13}C 要比临近草地内小溪中的轻得多(depleted), 主要是由于草地小溪中的有机物主要来源于 C_4 植物,而森林主要被 C_3 植物所占据。Winterbourn 等^[101] 对新西兰小溪中食物链的研究发现,在一个刚砍伐过的林地下的一个集水处,一种在石头表面取食的蜉蝣类(*Deleatidium*) 的 ^{13}C 为 -

41.8‰,恰恰反映了当地藻类的 ^{13}C 组成。相反,以沉积物为食物的食粪类(detritivorous) (*Spaniocercoides cowleyi*) 和取食摇蚊(chironomid)的石蛾(caddisfly)都具有较高的 ^{13}C (分别为 -27.5‰和 -28.8‰)。这表明,它们主要依赖于陆地碳源。有趣的是,对这种环境以及临近小溪中蜉蝣类(*Deleatidium*)的肠胃内容物进行分析,只发现大量的藻类物质。Markow等^[57]利用同位素技术,进一步验证了双翅目昆虫果蝇与不同宿主之间的营养关系。Briones等^[18]利用稳定性碳氮同位素技术,调查了蚯蚓对不同生境和土地类型的利用状况,而Tayasu等^[89]比较了白蚁食物来源和生境之间的关系。针对蚯蚓营养流动的问题,Whalen等^[98]首次利用 ^{13}C 和 ^{15}N 双标记方法进行了这方面的研究,并且发现二者存在不同的代谢途径。Füeder等^[35]应用稳定性同位素技术,开展了高山溪流昆虫群落营养生态学。

5 稳定性同位素在动物食性信息研究中的应用

$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 和 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 等同位素比值的变化通过代谢过程完成,如碳水化合物代谢、蛋白质合成和脱氨基作用等。消费者最初获得的营养来自于植物,因而植物的稳定性同位素分布模式必将影响到动物的组成。植物光合途径^[14,16,17]和氮素利用途径^[11]的不同,常常引起同位素组成具有巨大差异。由于植物体稳定性碳同位素组成的差异,所以可以利用稳定性同位素的质量平衡原理来估算消费者营养中 C_3 和 C_4 食物的比例。当然动物对豆科和非豆科植物的利用也可以用氮同位素的质量平衡原理进行衡量^[11]。在动物的代谢过程中,较轻同位素容易通过排泄物或呼吸作用丧失,而较重同位素得以保留。因此,捕食者体内稳定性同位素比率比它们的猎物要高,可以作为食性信息的参考指标。动物 ^{13}C 较它们的食物相对丰富1‰~2‰左右,而 ^{15}N 相对丰富2‰~3‰^[24,25]。陆地和水生生态学中都存在稳定性同位素的差异, ^{13}C 和 ^{15}N 均有随营养级的升高而增加的趋势^[11,12],从而为食性研究提供了理论基础和前提条件。

在动物食性信息研究中,肌肉组织可以作为稳定性同位素分析的对象^[11,12],但多数情况下是利用那些同位素代谢周期较长的组织或器官,如骨骼(骨胶原)、角和毛发等,因为它们可以反映出动物长期的食性信息,有时也用来研究绝灭物种的食性信息

(paleodiet)。骨胶原和牙釉质的 ^{13}C 值真实记录了哺乳类的取食习性^[19,24,73],其中牙釉质很难发生同位素交换^[73,97],是研究食性信息的理想材料。Cerling等^[19,20]测定大型哺乳类(包括大象)的牙釉质和食物之间的同位素丰富度 δ 为14.1,而Vogel等^[94]测定大象骨胶原和食物之间为5.5,而且 δ 在任何分馏因子情况下保持恒定。因为捕食者骨骼中骨胶原几乎全部来自捕食对象自身的蛋白质^[54],这样就可以通过测定一些古生物的牙釉质或骨胶原来追踪其食性信息以及古气候信息^[50]。由于骨胶原具有较长的代谢周转率,可以作为动物生命活动中对食物同化的有效指标。例如Szepanski等^[88]利用陆生和水生食物网的 ^{15}N 和 ^{13}C 的值的不同特点,研究了亚历山大群岛狼种群的食性,发现食性的可塑性是西南阿拉斯加野狼成活的主要限制因素。Szepanski等发现,西南拉斯加野狼骨胶原的 ^{13}C 和 ^{15}N 值较低,说明它们主要以陆生生物为食,而很少捕食水生物种。稳定性同位素分析也是区分热带和亚热带地区牧食(grazing)和攀食(browsing)性物种的有效途径^[53],尤其对不同类长颈鹿食性的研究更为便利。除此以外,动物的其它组织也可以被用来了解食性信息,比如Thompson等^[90]和Mizutani等^[65]分别利用羽毛的稳定性碳、氮同位素组成,来评价管鼻鹱(*Northern fulmars*)食性的季节变化和普通鸬鹚的摄食生态学。Hobson等^[47]通过对鸟类血细胞和血浆成分的稳定性碳、氮同位素的测定,实现对鸟类食性的追踪。对于水生生物食性的研究,稳定性同位素也发挥不可替代的作用。比如,Page等^[66]基于稳定性碳和氮同位素技术,在西班牙大西洋西海岸地区对潮间双壳类进行了食性分析。无独有偶,Melville等^[61]在澳大利亚昆士兰州东南隅对3种鱼类(*Acanthopagrus australis*, *Sillago ciliata*和*S. maculata*)的食性进行了系统的分析研究。国内蔡德陵等在崂山湾^[4,5]和渤海^[6]地区也得到令人可喜的结果。然而到目前为止,利用同位素技术针对爬行类进行的研究似乎还较少^[92]。基于以上信息,动物食性的确定可以用以下2个公式来计算,即:

$$PW = ({}^{13}\text{C}_{\text{SA}} - {}^{13}\text{C}_{\text{G}}) / ({}^{13}\text{C}_{\text{W}} - {}^{13}\text{C}_{\text{G}}) \quad (3)$$

式中, $^{13}\text{C}_{\text{SA}}$ 为动物食物的 ^{13}C 值, $^{13}\text{C}_{\text{G}}$ 为 C_3 植物的 ^{13}C 平均值, $^{13}\text{C}_{\text{W}}$ 为 C_4 植物的 ^{13}C 平均值,PW为 C_4 植物对草食动物食物的贡献率。

$^{13}\text{C}_{\text{SA}}$ 对于初级食肉类来说,应在部分肌肉或全部个体测定值的基础上降低 2%^[46],若测定的是骨胶原或其它组织和器官,也需要相应降低;对于杂食性动物来说降低 1.5%^[30];对于草食性动物来说下降 1%。该公式适合于草食性动物,可相对定量出 C_3 植物和 C_4 植物在动物食物中的比例,也可以应用于较高的营养级,以估算 C_3 和 C_4 两种营养源在食物链间的传递。William 等^[100]成功地利用该公式,研究了某生态系统中蟾蜍、蝗虫、鸟类等动物营养中 C_3 和 C_4 植物的比例及食物网结构。Smith 等^[87]进一步利用骨骼内磷灰石的稳定性碳同位素比值,发现沙漠鸟类和哺乳类对 C_4 植物取食比例的增加是碳同位素比值升高的主要原因。

对食肉动物食物成分的估算,一般以下面方法进行,同时这也适用于草食动物。首先对食肉动物的 ^{13}C 和 ^{15}N 值进行校正。在食肉动物肌肉或整体同位素测定值的基础上, ^{13}C 和 ^{15}N 值分别降低 2%和 3%^[10,41];对于虫草杂食性动物来说, ^{13}C 和 ^{15}N 值应分别降低 1%和 2%^[30]。这个下降幅度(食物与组织间的分馏效应)也可以由系统中两种稳定性同位素的富集因子来替代。进一步利用双同位素多源混合模型(dual-isotope multiple-source mixing model)^[10,75]估算食物 A_i 在动物食物中的比例 FCR_i 。食物比例 FCR_i 值可以由 Ben-David 等^[11,12]方法进行转换得到:

$$\text{FCR}_i = \left[\frac{Z_{A_i}^{-1}}{Z_{A_i}^{-1}} \right] \times 100 \quad (4)$$

式中, Z_{A_i} 是食物 A_i 与动物之间的值。 Z 值由下式(Ben-David 等^[12])来计算:

$$Z = \sqrt{x^2 + y^2} \quad (5)$$

式中, Z 表示校正后动物的同位素值与各食物成分的同位素值之间的欧氏距离, x 表示动物和各食物成分的 ^{13}C 值之差, y 表示动物和各食物成分的 ^{15}N 值之差。 Z 值越小,说明该食物成分在动物食物中所占的比例越大。需要说明的是,在使用欧氏距离模型和其它有关同位素技术定量食性的模型时,一个重要的前提就是,各食物资源的碳和氮同位素之间应存在显著性差异。欧氏距离模型有时会低估那些取食较多的食物种类,也会高估某些取食比例较低的食物资源,所以也是一个相对的食物比例,而非绝对的取食比例。利用这一模型,我们已成功地对青海省玛多县大鸮的食性进行了分析^[55],发现

大鸮主要以小型哺乳类高原鼠兔为食物来源。目前,同位素技术在食性研究中,也出现了多种混合模型。其中由 Phillips 等^[69~71]提出的线形混合模型是近年来讨论比较多的一种。Robbins 等^[74]在此基础上又进行扩展和延伸。对于该模型,Phillips 及其同事还开发出了一种相应的统计分析软件——IsoSource。该软件适应于两种同位素下多种食物资源(3~10种)比例的相对定量,主要依据不同步长下的多次积分得到食物的相对比例。

6 稳定性碳同位素在营养关系研究中的应用

营养级关系是群落内各生物成员之间最重要的联系,是群落赖以生存的基础,也是了解生态系统能量流动的核心。食物则是研究营养结构中一个重要的不可回避的问题,所以在研究群落时,首先把注意力集中在食物的生产和消耗上。群落的营养级关系就是指生物有机体以什么作为食物,以什么方式获取营养来维持自己的生长和繁衍。用通俗的话讲,就是生物有机体取食什么,又被什么有机体所捕食。正是这种营养级关系以及由此得出的能流途径,形成了系统的营养级结构。群落中各种生物有机体在食物链或食物网中所处的位置,亦即贮存于有机体内的物质和能量作为其它有机体的营养和能量,而沿食物链移动的过程中暂时停留的位置,叫做营养位置或营养水平(trophic position 或 trophic level)。它实际上是把食物网错综复杂的取食关系简化为物质和能量移动的级别关系,营养位置的分类是机能的分类,而不是简单的物种分类。

近年来,稳定性碳、氮同位素技术被应用于分析生态系统中的营养级关系,是较为实用、准确和简单的一种方法。稳定性同位素技术是基于生物体内天然存在的同位素比值与它们食物密切相关这一原理建立起来的^[24,25]。稳定性同位素的比值, ^{13}C 和 ^{15}N 在营养级间的富集常常分别以 0.1%~0.2%和 0.3%~0.4%存在^[41,43,88],因此顶级捕食物种(top predator)组织内 ^{13}C 和 ^{15}N 的浓度是最高的。测定消费者组织中的同位素,就可以推断它们的食物信息以及在生态系统中的营养级位置。消费者与群落基底物种(初级生产者) ^{13}C 和 ^{15}N 比值的差异已经被用来研究物种间的营养关系^[82]。Wada 等^[96]已经利用这一技术研究了南极罗斯(Ross)海中生物群落的营养级关系。基于稳定性氮同位素在生态系统中固定的富集效应,Herrera 等^[39]利用 TP(trophic position) = $1 + (^{15}\text{N}_{\text{消费者}} - ^{15}\text{N}_{\text{初级生产者}}) / 3.1$

这一公式,发现墨西哥韦拉克鲁斯地区热带雨林鸟类群落存在明显的营养分割现象。在国内,蔡德陵等^[4-6]利用稳定性碳同位素对崂山湾和渤海水体生物食物网的营养关系进行了详细的研究,证明了稳定性碳同位素在研究营养级关系和食物网结构中的作用。但这些研究均集中于水生生态系统营养结构上,对于陆地生态系统营养结构的研究很少涉及,可能与陆地生态系统的高度复杂性有关。由于¹³C和¹⁵N在营养级间存在固定的富集效应(enrichment),我们尝试用稳定性碳、氮同位素的比率来建立高寒草甸生态系统的营养级位置关系。

稳定性同位素比值(¹³C和¹⁵N)随营养级的升高而逐渐富集。在二维平面上,一个物种的这两种同位素比值就会形成一个坐标点和与原点之间的向量。这样,该向量与横坐标间就会形成一个角度,可由 $|\frac{^{15}\text{N}}{^{13}\text{C}}|$ 的反正切值得到。同样初级消费者-小型哺乳类也会形成一个角度 α 。一个消费者的同位素组成也会与横轴形成一个角度 α 。研究发现^[41,43],特定生态系统中稳定性同位素(¹³C/¹²C和¹⁵N/¹⁴N)在营养级间的富集效应为一相对固定值。我们对海北高寒草甸生态系统的研究表明^[3],¹³C和¹⁵N在营养级间的富集效应 $1.05 \pm 0.45\%$ 和 $2.45 \pm 0.09\%$ 。基于以上信息,我们得到一个营养级间同位素角度的富集值 α ,为 5.93° (图1)。各消费者的营养位置则以下式计算: $TP = 2 + (\text{消费者} - \text{初级消费者}) / \alpha$ 。式中,TP代表特定物种的营养位置,初级消费者约为 6.32° 。上式中初级消费者也可以被初级生产者来取代。但多数生态系统中初级生产者的¹³C和¹⁵N变化较大,不宜作为背景值进行营养级关系的定量。如果初级生产者碳、氮同位素组成比较一致,则可以通过下式来构

建系统的营养级关系: $TP = 1 + (\text{消费者} - \text{初级生产者}) / \alpha$ 。此时,和初级生产者和要发生相应的改变。

稳定性同位素技术在生态学领域的研究还存在一些不足,但针对同位素分布模式的研究,已通过¹³C和¹⁵N的混合模型成功地构建出了海北高寒草甸生态系统的营养位置关系。并在此基础上,基于同位素的营养结构(stable isotope-based trophic position)开展了食物网和食物链结构的分析^[2]。

7 稳定性同位素在研究动物迁徙中的应用

由于食物网内同位素特征(signature)具体反映在生物体的各种组织中,因此这种组成特征在一系列生物、地理和化学变化过程中以及在空间上是不同的。这项技术被广泛用于示踪动物在近海岸与远海岸、海水与淡水、陆生与水生、湿生与旱生、C₃与C₄植物(或CAM)食物网间的营养动态。传统的利用标记(mark)、重获(re-capture)以及卫星遥测技术研究动物迁徙的方法,仅仅局限于大型物种,而不适用于个体较小的物种(如鸣禽、蝙蝠和昆虫等)。稳定性同位素与传统技术相结合,具有很多优点(工作量减少、费用较低等)^[48],有助于示踪动物(包括小型昆虫、鸟类和哺乳类)的迁徙和活动。了解动物整个生活史过程与其所生存的环境之间的联系,对其有效保护将起到至关重要的作用。所以,应在动物的繁殖、越冬和中途停留地之间开展大量有关稳定性同位素技术的研究,以组织中的内源同位素组成作为标签研究动物食性信息及生存起源问题。

Hobson等^[48]提出,由迁徙所形成的季节内动物组织同位素的差异是了解动物迁徙的重要途径。他建立了一个粗略的数据库(coarse database),阐明了繁殖区王蝶(*Danaus plexippus*)的氮同位素以及¹³C模型。一些角质组织,如毛发、羽毛或指(趾)甲在合成中的代谢是迟钝的,包含了这些物质合成源地的同位素记录^[65]。在陆地生态系统,示踪动物食性和迁徙习性是基于它们对稳定性同位素分馏效应的不同,而这种分馏效应是由C₃、C₄、CAM不同类型植物光合途径对不同碳同位素反应的结果^[91]。最初通过同位素技术研究水生哺乳动物迁徙的尝试是利用加利福尼亚灰鲸(*Eschrichtius robustus*),分析其身体上附着的藤壶的稳定性同位素。后来利用傻子海龟(*Caretta caretta*),研究其迁徙洄游^[52]。

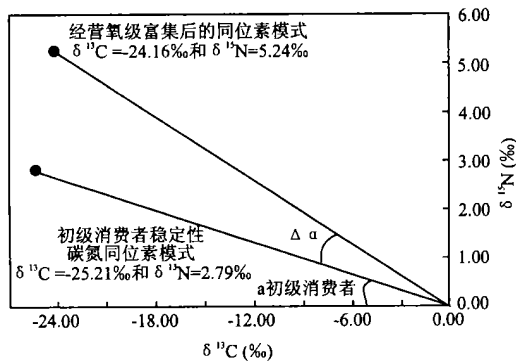


图1 构建系统营养级位置的双同位素(¹³C和¹⁵N)模型
Fig. 1 A graphic illustration for modeling trophic positions combining ¹³C and ¹⁵N values

Schell 等^[81]利用稳定性同位素技术分析了北极露脊鲸 (*Balaena mysticetus*) 鲸须和其它组织,发现鲸须的 ^{15}N 、 ^{13}C 值变化较大,认为这种变化是北极露脊鲸在富同位素的西部越冬区(白令海和楚克其海域)与贫同位素的东部夏季繁殖区之间的年际迁徙的结果^[80]。地理位置差异引起的夏、冬两季浮游动物稳定性同位素的差异,是造成该地区鲸须内同位素不同的主要原因。Schell 等^[81]还发现,秋季在波弗特海东部捕杀的北极露脊鲸具有较低的 ^{13}C ,而春季捕杀的向北迁徙的新生露脊鲸具有较高的 ^{13}C 。Best 等^[15]测定了南脊美鲸 (*Eubalaena australis*) 鲸须的 ^{13}C 和 ^{15}N 格局,进一步证实了这一结论。Merwe 等^[62]和 Vogel 等^[95]分别利用同位素技术测定象牙(或骨胶原)来示踪非洲象 (*Loxodonta africana*) 象牙的同位素特征。他们推断,与以 C_4 牧草为食的草原象不同,森林象主要以 C_3 植物作为食物,因为象牙(或骨胶原)具有相对较小(负)的 ^{13}C 值;生活在茂密热带雨林的大象,由于植物呼吸出的 CO_2 可重新被冠层下的植物所利用^[63],使得大象食物的 ^{13}C 值较低,因而象牙(或骨胶原)具有相对较小(负)的 ^{13}C 值。生长在干旱地区的植物含丰富的 ^{15}N 。动物体内丰富的 ^{15}N 与动物自身蛋白质代谢及干旱胁迫有关^[8,83]。大象种群中稳定性同位素比率的差异在很大程度上与植物性食物的同位素值有关,也与该地区的土壤和水分状况有关^[42]。利用多元(multivariate)稳定性同位素(C 、 N 、 Sr 、 Pb)技术,Hobson 等^[30]研究并描述了几个大象种群的同位素之间的分割现象(segregation)。

蝙蝠是一类食性复杂的哺乳动物(包括食肉、食菌和食蜜等类型),其中的一些种类还具有迁徙特性,常在 C_3 、 C_4 和 CAM 植物占优势的地区迁徙。最初有关蝙蝠稳定性同位素的研究,是利用新墨西哥 Carsbad 地区 Guano 蝙蝠体内的烷烃进行的。Fleming 等^[29]测定了两种食蜜蝙蝠肌肉组织的 ^{13}C 值,其中一种蝙蝠是 *Leptonycteris curasoae*,属于迁徙性物种。滞留型种群生活在 Baja California 地区,主要以 CAM 食物网为基础,而迁徙型种群在墨西哥南北方之间进行迁徙。研究表明,它们在南方的秋、冬季节利用 C_3 植物,而在北方的夏季以 CAM 植物为食。Alisauskas 等^[7]利用稳定性同位素技术研究了谷物种植区(C_4 植物)、稻米种植区(C_3 植物)和河口(estuarine) 3 种生境中小雪鹅 ^{13}C 和 ^{15}N

的分布模式,确定小雪鹅 ^{13}C 和 ^{15}N 分布与生境的相关性,并且提出繁殖的成功与否取决于鸣禽到达繁殖地的时间以及筑巢时期,早期育雏鸟类的繁殖的成功率大于晚到个体。不同区域内食物同位素的差异可影响到动物组织的同位素分布模式^[42,90]。Smith 等^[86]研究北魁北克昂加瓦半岛淡水湖中斑海豹亚种(harbor seal) *Phoca vitulina mellonae* 的同位素格局,尽管该湖毗邻海岸,但其中海豹的同位素特征与海水中的完全不同,而反映了长期适应淡水环境的特点。

鸟卵是最适宜于稳定性同位素区域特征分析的理想材料,因其中的营养成分直接全部由产卵的雌鸟的食物成分转化而来^[51,77],而且还可以避免对鸟类的捕杀。Hobson 等^[47]研究加拿大安大略湖两种迁徙性食鱼鸟类(*Sterna caspia* 和 *Phalacrocorax auritus*) 鸟卵的 ^{13}C 和 ^{34}S 模式(pattern),分析冬季海水贮存的营养对淡水区所产卵内物质的贡献。

最近,有关动物迁徙的研究有了重大突破:因为降水中的稳定性氢同位素比率在各个地区间有所不同^[84],可以通过测定食物网及动物组织中 D(deuterium) 的分布特征,来确定动物的迁徙途径和路线,Yapp 等^[102]已经确定出生长季内降水中 D 的平均值与植物之间存在明显的相关关系。Cormie 等^[22]进一步阐述这种相关性可以传递到更高的营养级。因此,Chamberlain 等^[21]以及 Hobson 等^[47]利用鸟类羽毛中的 D,来示踪迁徙鸟类的出生地。他们发现,黑喉蓝柳莺(*Dendroica caerulescens*) 羽毛中的 D 和 ^{13}C 值,在东部北美洲的生长区内随着纬度的变化产生规律性的变化,表现出与环境同位素梯度间极强的相关性。Hobson 等^[47]测定了北美洲干旱森林新热带区(neotropical)不同 D 降水梯度下 6 种食虫迁徙鸟类羽毛中氘的水平,发现羽毛中氘同位素的分布特征与生长季内降水的平均 D 值间有极强的相关性($r^2 = 0.89$),由此可利用稳定性同位素来确定迁徙动物的出生地(或海拔梯度)。Meehan 等^[60]利用羽毛和降水 D 之间的回归模型,结合北美地区降水的 D 同位素地理信息系统,成功地研究了库柏鹰(Cooper's Hawk, *Accipiter cooperii*) 在不同纬度之间地迁徙路线。最近,Hobson 等^[49]又将稳定性碳、氮和氢同位素分布模式相结合,分析了厄瓜多尔安第斯山地区厄瓜多尔蜂雀种群沿纬度的分布状况和迁徙途径。通常状况下,自然界中的同位素分布,在有机体和无机体中形成

空间和时间上的不同分布格局。Champerlain 等^[21]和 Hobson 等^[48]提出,确定气格局与迁徙动物出生地关系时,最好测定其它相关的稳定性同位素,如¹³C 和 ⁸⁷Sr,这样可使物种迁徙路线和迁徙习性更加精确化。有关随机步骤多相同位素混合模型(random-step multiple isotope mixing model)分析的方法,Rosing 等^[75]给予了详细的阐述。通过大量的捕杀实验^[9,40,43~45],可以测定食物网中,诸多消费者的稳定性同位素的格局。由于技术的进步,现在可以直接测定生物体内特异化合物的稳定性同位素比率,如必须氨基酸和脂肪酸等的同位素格局^[56,75,78]。利用稳定性同位素分析(¹³C、¹⁵N、³⁴S 和 ⁸⁷Sr 等)示踪动物的营养来源和迁徙,已经取代了传统利用外部标记或内源标记(如脂肪酸特征“fat acid profile”和分子 DNA 标记)等示踪方法。

8 结 语

尽管稳定性同位素分析在生态学研究得到了广泛应用,但仍处于初级阶段。随着“持续流同位素比集运量光谱学”、“¹⁸O 和 D 在线热解测定”以及“常规特异复合物测定”技术的发展,在不远的将来,稳定性同位素分析将得到长足发展。当前,GC-IRMS 和 LC-IRMS 已研制成功和投入使用,这样一些特异化合物和分子的同位素模式就能得到精确定量。到那时,稳定性同位素分析无疑将对探讨动物取食模式(或食性)、竞争、协同进化、动物生理生态学、迁徙生态学、生态系统复杂性、种群波动、元素地球化学循环、环境污染,以及对生态的保护、合理利用和生态恢复等一系列生态学问题起到积极的作用。

参考文献

- [1] 苏波,韩兴国,黄建辉. 1999. ¹⁵N 自然丰度法在生态系统氮素循环研究中的应用[J]. 生态学报, **19**:408~416.
- [2] 易现峰,张晓爱,李来兴,等. 2004. 高寒草甸生态系统食物链结构分析——来自稳定性碳同位素的证据[J]. 动物学研究, **25**:1~6.
- [3] 易现峰. 2004. 基于稳定性碳氮同位素的高寒草甸生态系统营养结构研究[D]. 西宁:中国科学院西北高原生物研究所.
- [4] 蔡德陵,孟凡,韩贻兵,等. 1999. ¹³C/¹²C 比值作为海洋生态系统食物网示踪剂的研究:崂山湾水体生物食物网的营养关系[J]. 海洋与湖沼, **30**:671~678.
- [5] 蔡德陵,洪旭光,毛兴华,等. 2001a. 崂山湾潮间带食物网结构的碳稳定同位素初步研究[J]. 海洋学报, **23**:41~47.
- [6] 蔡德陵,王荣,毕洪生. 2001b. 渤海生态系统的营养关系:碳同位素研究的初步结果[J]. 生态学报, **21**:1354~1359.
- [7] Alisauskas RT, Hobson KA. 1993. Determination of lesser snow goose diets and winter distribution using stable isotope analysis[J]. *J. Wild Man.*, **57**:49~54.
- [8] Ambrose SH, DeNiro MJ. 1986. The isotope ecology of East African mammals[J]. *Oecologia*, **69**:395~406.
- [9] Ambrose SH, Norr L. 1993. Carbon isotope evidence for routing of dietary protein to bone collagen, and whole diet to bone apatite carbonate: Purified diet growth experiments [A]. In: Lambert J, Grupe G, eds. *Molecular Archaeology of Prehistoric Human Bone* [C]. Berlin Heidelberg, New York: Springer, 1~37.
- [10] Ben-David M, Bowyer RT, Faro JB. 1996. Niche separation by mink and river otters: Coexistence in a marine environment[J]. *Oikos*, **75**:41~48.
- [11] Ben-David M, Flynn RW, Schell DM. 1997a. Annual and seasonal changes in diets of martens: Evidence from stable isotope analysis[J]. *Oecologia*, **111**:280~291.
- [12] Ben-David M, Hanley TA, Klein DR, et al. 1997b. Seasonal changes in diets of costal and riverine mink: The role of spawning Pacific salmon[J]. *Can. J. Zool.*, **75**:803~811.
- [13] Bender MM. 1971. Variation in the ¹³C/¹²C ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation[J]. *Phytochemistry*, **10**:1239~1244.
- [14] Bender MM, Rouhani I, Vines HM, et al. 1972. ¹³C/¹²C ratio changes in CAM plant[J]. *Plant Physiol.*, **52**:427~430.
- [15] Best PB, Schell DM. 1996. Stable isotopes in southern right whale (*Eubalaena australis*) baleen as indicators of seasonal movements, feeding and growth[J]. *Mar. Biol.*, **124**:483~494.
- [16] Bloom AJ, Troughten JH. 1979. High productivity and photosynthetic flexibility in a CAM plant[J]. *Oecologia*, **38**:35~43.
- [17] Bolton J K, Bravn RH. 1980. Photosynthetic in grass species differing in carbon dioxide fixation pathway. Response of *Panicum maximum*, *Panicum milioides* and *Tall fescue* to nitrogen nutrition[J]. *Plant Physiol.*, **66**:97~100.
- [18] Briones MJL, Bol R, Sleep D, et al. 2001. Spatio-temporal variation of stable isotopic ratios in earthworms under grassland and maize cropping systems[J]. *Soil Biol. Biochem.*, **33**:1673~1682.
- [19] Cerling TE, Harris JM, MacFadden BJ, et al. 1997. Global changes through the Miocene/Pliocene boundary[J]. *Nature*, **389**:153~158.
- [20] Cerling TE, Harris JM. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies[J]. *Oecologia*, **120**:347~363.
- [21] Chamberlain CP, Blum JD, Holmes RT, et al. 1997. The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds[J]. *Oecologia*, **109**:132~241.
- [22] Cormie AB, Schwartz HP, Gray J. 1994. Determination of the hydrogen isotopic composition of bone collagen and correction for hydrogen exchange[J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **58**:365~375.
- [23] Craig H. 1954. Carbon-13 in plants and the relationships between carbon-13 and carbon-14 variations in nature[J]. *J. Geol.*, **62**:115~149.
- [24] DeNiro MJ, Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals[J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **42**:495~506.
- [25] DeNiro MJ, Epstein S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals[J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **45**:341~351.
- [26] Ehleringer JR, Field CB, Lin ZF, et al. 1986. Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline[J]. *Oecologia*, **70**:520~526.
- [27] Ehleringer JR. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **24**:411~439.

- [28] Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT. 1976. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. *Ann. Rev. Inc.*, **7**:503 ~ 537.
- [29] Fleming TH, Nunez RA, Sternberg LSL. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis [J]. *Oecologia*, **94**:72 ~ 75.
- [30] Forsberg BR, Araujo-Lima CARM, Martinelli LA, et al. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon [J]. *Ecology*, **74**:643 ~ 652.
- [31] Fry B, Joern A, Paker PL. 1978. Grasshopper food web analysis: Use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores [J]. *Ecology*, **59**:498 ~ 506.
- [32] Fry B, Arnold C. 1982. Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*) [J]. *Oecologia*, **54**:200 ~ 204.
- [33] Fry B, Lutes R, Northam MP, et al. 1982. A $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ comparison of food webs in Caribbean seagrass meadows and coral reefs [J]. *Aquat. Bot.*, **14**:389 ~ 398.
- [34] Fry B, Sherr EB. 1984. ^{13}C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems [J]. *Contrib. Mar. Sci.*, **27**:13 ~ 47.
- [35] Freder L, Welter C, Jackson J K. 2003. Dietary and stable isotope (^{13}C , ^{15}N) analyses in alpine stream insects [J]. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, **88**:314 ~ 331.
- [36] Goldman CR, Kimmel BL. 1978. Biological processes associated with suspended sediment and detritus in lakes and reservoirs [A]. In: Cairns J, eds. Current Perspectives on River Reservoir Ecosystems [C]. North American Benthological Society, 19 ~ 44.
- [37] Haines EB, Montague CL. 1979. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios [J]. *Ecology*, **60**:48 ~ 56.
- [38] Hattersly PW. 1992. C_4 photosynthetic pathway variation in grasses (*Poaceae*): Its significance for arid and semi-arid lands [A]. In: Chapman GP, eds. Decertified Grasslands: Their Biology and Management [C]. London: The Linnaean Society of London, 181 ~ 212.
- [39] Herrera LG, Hobson KA, Rodrguez M, et al. 2003. Trophic partitioning in tropical rain forest birds: Insights from stable isotope analysis [J]. *Oecologia*, **136**:439 ~ 444.
- [40] Hesslein RH, Hallard KA, Ramlal P. 1993. Replacement of sulfur, carbon and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by ^{34}S , ^{13}C and ^{15}N [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**:2071 ~ 2076.
- [41] Hilderbrand GV, Farley SD, Robbins CT, et al. 1996. Use of stable isotope to determine diets of living and extinct bears [J]. *Can. J. Zool.*, **74**:2082 ~ 2088.
- [42] Hobson KA. 1990. Stable isotope analysis of marbled murrelets: Evidence for freshwater feeding and determination of trophic level [J]. *Condor*, **92**:896 ~ 903.
- [43] Hobson KA, Clark RW. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I. Turnover of carbon 13 [J]. *Condor*, **94**:181 ~ 188.
- [44] Hobson KA, Clark RW. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II. Factors influencing diet-tissue fractionation [J]. *Condor*, **94**:189 ~ 197.
- [45] Hobson KA, Clark RW. 1993. Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions of blood: Implications for nondestructive sampling in avian dietary studies [J]. *Auk*, **110**:638 ~ 641.
- [46] Hobson KA, Schell DM, Renouf D, et al. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **5**:528 ~ 533.
- [47] Hobson KA, Wassenaar LI. 1997. Linking breeding and wintering grounds of neotropical migrant songbirds using stable hydrogen isotopic analysis of feathers [J]. *Oecologia*, **109**:142 ~ 148.
- [48] Hobson KA, Wassenaar LI, Taylor O. 1999. Stable isotopes are geographic indicators of monarch butterfly natal origins in eastern North America [J]. *Oecologia*, **36**:227 ~ 240.
- [49] Hobson KA, Wassenaar LI, Ma B, et al. 2003. Stable isotopes as indicators of altitudinal distributions and movements in an Ecuadorian hummingbird community [J]. *Oecologia*, **136**:302 ~ 308.
- [50] Iacumin P, Nikolae V, Ramigni M. 2000. C and N stable isotope measurements on Eurasian fossil mammals, 40 000 to 10 000 years BP: Herbivore physiologies and palaeoenvironmental reconstruction [J]. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, **163**:33 ~ 47.
- [51] Jarman WM, Hobson KA, Sydesman WJ, et al. 1996. Influence of trophic position and feeding location on contaminant levels in the Gulf of the Farallones food web revealed by stable isotope analysis [J]. *Environ. Sci. Technol.*, **30**:654 ~ 660.
- [52] Killingley JS. 1980. Migrations of California gray whales tracked by oxygen 18 variations in their epizoic barnacles [J]. *Science*, **207**:759 ~ 760.
- [53] Kingdon J. 1979. East African mammals: An atlas of evolution in Africa, Vol III. Large mammals [C]. Chicago: University of Chicago Press.
- [54] Krueger HW, Sullivan CH. 1984. Models for carbon isotope fractionation between diet and bone [A]. Stable Isotopes in Nutrition [C]. Washington DC: American Chemical Society, 205 ~ 220.
- [55] Li LX, Yi XF, Li MC, et al. 2004. Analysis on diet of upland buzzards using stable carbon and nitrogen isotope ratios [J]. *Israel J. Zool.*, **51**:75 ~ 85.
- [56] Macko SA. 1994. Compound - specific approaches to using stable isotopes [A]. In: Michener RH, eds. Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science [C]. Oxford: Blackwell, 45 ~ 62.
- [57] Markow TA, Anwar S, Pfeiler E. 2000. Stable isotope ratios of carbon and nitrogen in natural populations of *Drosophila* species and their hosts [J]. *Funct. Ecol.*, **14**:261 ~ 266.
- [58] Mashall JD, Zhong P. 1994. Carbon isotope discrimination and water use efficiency in native plants of the North-Central Rockies [J]. *Ecology*, **75**:1887 ~ 1895.
- [59] McConnanghey T, McRov CP. 1979. Food web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea [J]. *Mar. Biol.*, **53**:257 ~ 262.
- [60] Meehan TD, Lott CA, Sharp ZD, et al. 2001. Using hydrogen isotope geochemistry to estimate the natal latitudes of immature Cooper's hawks migrating through the Florida Keys [J]. *The Condor*, **103**:11 ~ 20.
- [61] Melville KJ, Connolly RM. 2003. Spatial analysis of stable isotope data to determine primary sources of nutrition for fish [J]. *Oecologia*, **136**:499 ~ 507.
- [62] Merwe NJ, van der Medina E. 1989. Photosynthesis and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in Amazonian rain forests [J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **53**:1091 ~ 1094.
- [63] Merwe NJ, van der Medina E. 1991. The canopy effect, carbon isotope ratios and food webs in Amazonia [J]. *J. Archaeol. Sci.*, **18**:249 ~ 259.
- [64] Michael JD, Samuel E. 1978. Carbon isotope evidence for different feeding patterns in two hyrax species occupying the same habitat [J]. *Science*, **201**:906 ~ 908.
- [65] Mizutani H, Fukuda M, Kabaya Y, et al. 1990. Carbon isotope ratio of feathers reveals feeding behavior of cormorants [J]. *Auk*, **107**:400 ~ 437.
- [66] Page HM, Lastra M. 2003. Diet of intertidal bivalves in the Ra de Arosa (NW Spain): Evidence from stable C and N isotope analysis [J]. *Mar. Biol.*, **143**:519 ~ 532.
- [67] Peterson BJ, Howarth RW, Garritt RH. 1985. Multiple stable

- isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs [J]. *Science*, **227**:1361 ~ 1363.
- [68] Peterson BJ, Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **18**:293 ~ 320.
- [69] Phillips DL. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: A critique [J]. *Oecologia*, **127**:166 ~ 170.
- [70] Phillips DL, Gregg JW. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes [J]. *Oecologia*, **127**:171 ~ 179.
- [71] Phillips DL, Koch PL. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models [J]. *Oecologia*, **130**:114 ~ 125.
- [72] Pinder JE, Kroh GC. 1987. Insect herbivore and photosynthetic pathway in old-field ecosystems [J]. *Ecology*, **68**:254 ~ 259.
- [73] Quade J, Cerling TE, Barry JC, et al. 1992. A 16-Ma record of paleodiets using carbon and oxygen isotopes in fossil teeth from Pakistan [J]. *Chem. Geol.*, **94**:183 ~ 192.
- [74] Robbins CT, Hilderbrand GV, Farley SD. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: A response to Phillips and Koch (2002) [J]. *Oecologia*, **133**:10 ~ 13.
- [75] Rosing MN, Ben-David M, Barry RP. 1998. Novel branched-chain fatty acids in certain fish oils [J]. *Lipids*, **12**:170 ~ 176.
- [76] Rounick JS, Winterbourn MJ, Lyon GL. 1982. Differential utilization of allochthonous and autochthonous inputs by aquatic invertebrates in some New Zealand streams: A stable carbon isotope study [J]. *Oikos*, **39**:191 ~ 198.
- [77] Rounick JS, Winterbourn MJ. 1986. Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems [J]. *Biol. Sci.*, **36**:171 ~ 177.
- [78] Ruess L, Häggblom MM, Langel R, et al. 2004. Nitrogen isotope ratios and fatty acid composition as indicators of animal diets in belowground systems [J]. *Oecologia*, **139**:336 ~ 346.
- [79] Schaffner FC, Swart PK. 1991. Influence of diet and environmental water on the carbon and oxygen isotopic signatures of seabird eggshell carbonate [J]. *Bull. Mar. Sci.*, **48**:23 ~ 38.
- [80] Schell DM, Saue SM, Haubenstock N. 1989. Bowhead whale (*Balaena mysticetus*) growth and feeding as estimated by ¹³C techniques [J]. *Mar. Biol.*, **103**:433 ~ 443.
- [81] Schell DM, Saue SM. 1993. Feeding and growth as indicated by stable isotopes [A]. In: Burns JJ, eds. The Bowhead Whale. Special Publication No. 2 of the Society for Marine Mammalogy [C]. Lawrence, Kans: Allen Press, 491 ~ 509.
- [82] Schoeninger MJ, DeNiro MJ. 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals [J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **48**:625 ~ 639.
- [83] Sealey JC, van Der Merwe NJ, Lee Thorp JA, et al. 1987. Nitrogen isotopic ecology in southern Africa: Implications for environmental and dietary tracing [J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **51**:2707 ~ 2717.
- [84] Sheppard SMF, Neilsen RL, Talor HP. 1969. Oxygen and hydrogen isotope ratios of clay minerals from porphyry copper deposition [J]. *Econ. Geol.*, **64**:755 ~ 777.
- [85] Smith BN, Epstein S. 1971. Two categories of ¹³C/¹²C ratios for higher plants [J]. *Plant Physiol.*, **47**:380 ~ 384.
- [86] Smith RJ, Hobson KA, Koopman HN, et al. 1996. Distinguishing between populations of fresh and saltwater harbour seals (*Phoca vitulina*) using stable-isotope ratios and fatty acid profiles [J]. *Can. J. Fish. Sci.*, **53**:272 ~ 279.
- [87] Smith KF, Sharp ZD, Brown JH. 2002. Isotopic composition of carbon and oxygen in desert fauna: Investigations into the effects of diet, physiology, and seasonality [J]. *J. Arid Environ.*, **52**:419 ~ 430.
- [88] Szepanski M, Ben-David M, Ballenberghe V. 1999. Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotopic analysis [J]. *Oecologia*, **120**:327 ~ 335.
- [89] Taysu I, Hyodo F, Abe T, et al. 2002. Nitrogen and carbon stable isotope ratios in the sympatric Australian termites, *Amitermes laurensis* and *Drepanotermes rubriceps* (Isoptera: Termitidae) in relation to their feeding habits and the quality of their food materials [J]. *Soil Biol. Biochem.*, **34**:297 ~ 301.
- [90] Thompson DR, Furness RW. 1995. Stable isotope ratios of carbon and nitrogen in feathers indicate seasonal dietary shift in Northern fulmars [J]. *Auk*, **112**:493 ~ 498.
- [91] Tieszen LL, Boutton TW. 1988. Stable isotopes in terrestrial ecosystem research [A]. In: Rundel PW, ds. Stable Isotopes in Ecological Research [C]. Berlin Heidelberg, New York: Springer, 167 ~ 195.
- [92] Ulrich S, Alexander VA, Maren G, et al. 2002. Tracing the diet of the monitor lizard *Varanus mabitang* by stable isotope analyses (¹⁵N, ¹³C) [J]. *Naturwissenschaften*, **89**:470 ~ 473.
- [93] Vander Zanden MJ, Casselman JM, Rasmussen JB. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes [J]. *Nature*, **401**:464 ~ 467.
- [94] Vogel JC, Talma AS, Hall-Main AJ, et al. 1990a. Carbon and nitrogen isotopes in elephants [J]. *South Afr. J. Sci.*, **86**:147 ~ 150.
- [95] Vogel JC, Eglinton B, Auret JM. 1990b. Isotope fingerprints in elephant bone and ivory [J]. *Nature*, **346**:747 ~ 749.
- [96] Wada E, Teragaki M, Kobaya Y, et al. 1987. ¹⁵N and ¹³C abundances in the Arctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web [J]. *Deep Sea Res.*, **34**:829 ~ 841.
- [97] Wang Y, Cerling TE. 1994. A model of fossil tooth enamel and bone diagenesis: Implications for stable isotope studies and paleo-environment reconstruction [J]. *Paleogeogr. Paleoclim. Palaeoecol.*, **107**:281 ~ 289.
- [98] Whalen J K, Janzen HH. 2002. Labeling earthworms uniformly with ¹³C and ¹⁵N: Implications for monitoring nutrient fluxes [J]. *Soil Biol. Biochem.*, **34**:1913 ~ 1918.
- [99] Whelan T, Sackett WM, Benedict CR. 1973. Enzymatic fractionation of carbon isotope by Phosphoenol pyruvate carboxylation from C₄ plants [J]. *Plant Physiol.*, **51**:1051 ~ 1054.
- [100] William EM, Carmozina de Araujo M, Renato C, et al. 1999. Contributions of C₃ and C₄ plants to higher trophic levels in an Amazonian savanna [J]. *Oecologia*, **119**:91 ~ 96.
- [101] Winterbourn MJ, Rounick JS. 1985. Benthic faunas and food resources of insects in small New Zealand streams subjected to different forestry practices [J]. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **22**:2148 ~ 2152.
- [102] Yapp CJ, Epstein S. 1982. A re-examination of cellulose carbon-bound hydrogen D measurements and some factors affecting plant-water D/H relationships [J]. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **46**:955 ~ 965.

作者简介 易现峰,男,1975年生,博士,副教授,主要从事稳定性同位素生态学研究,发表论文10余篇。E-mail: yxfeng1975@sohu.com
责任编辑 李凤芹