

稳定同位素在陆地生态系统动-植物相互关系研究中的应用

王建柱 林光辉* 黄建辉 韩兴国

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; Department of Global Ecology, Carnegie Institution of Washington, Stanford, CA 94305, USA. * 联系人, E-mail: ghlin@ibcas.ac.cn, glin@globalecology.stanford.edu)

摘要 稳定同位素(stable isotope)作为一种天然的示踪物, 已广泛应用于植物生理学、生态学和环境科学研究中. 近年来, 动物生态学家也开始将稳定同位素技术应用于动-植物相互关系研究中. 动物同位素组成总是与其生活环境中植物同位素组成相一致, 而且还反映了一段时间内(几小时到几年甚至更长时间)动物所采食的所有食物同位素组成的综合特征. 当动物栖息环境发生变化或动物迁移到一个新的生境中, 动物组织同位素组成又会向新环境的同位素特征转变. 这样, 动物组织同位素组成能真实地反映一段时期内动物的食物来源、栖息环境、分布格局及其迁移活动等信息, 是动物生存状况理想的指示者. 而且, 分析不同时间尺度上动物组织同位素组成还可以深入了解动物对环境变化的适应等过程. 此外, 动物吸收利用营养过程中存在的同位素分馏效应, 为研究动物食物网和群落结构提供了理想工具. 稳定同位素技术可以连续地测出食物网和群落中动物所处的营养级位置, 从本质上揭示动物间捕食与被捕食关系及其在整个生态系统物质平衡和能量流动中的作用, 从而使其成为动-植物相互关系研究中十分重要的、有效的研究工具. 本文主要综述稳定同位素在动-植物相互关系研究方面的最新进展, 评价其应用上的优缺点, 并进一步提出未来研究方向.

关键词 稳定同位素 动-植物关系 食物来源 营养级 动物迁移

在过去 20 多年里, 稳定同位素技术作为一项比较成熟的技术应用于生态学和环境科学的各个领域, 已经成为上述研究领域中最有效的研究方法之一^[1]. 在植物生理生态学方面^[1], 稳定同位素用于研究植物光合途径^[2]、对生源元素吸收^[3]、水分来源^[4]、水分平衡和利用效率^[5]等. 生态系统生态学家则利用稳定同位素技术研究生态系统的气体交换^[6]、生态系统功能及对全球变化的响应^[7]等.

在动物生态学方面, 稳定同位素(^2H , ^{13}C , ^{15}N 和 ^{18}O)也已广泛地应用于区分动物的食物来源^[8,9]、食物链、食物网^[10]和群落结构^[11]以及动物的迁移活动^[12]等. 从目前的研究来看, 稳定同位素技术在研究动物与植物相互关系方面有很强的优势, 解决了很多用传统方法难以解决的难题, 如小型无脊椎动物的食物来源、复杂食物网结构以及鸟类迁徙中中途停留地等问题. 稳定同位素技术已经成为动-植物相互关系研究中十分重要的工具. 然而, 稳定同位素技术在我国生态学和环境科学研究中的应用才刚刚起步^[13], 有关稳定同位素技术在陆地生态系统动-植物相互作用中的应用更是寥寥无几^[14]. 本文主要从动物的食

物来源、营养级结构和动物的迁移活动等方面, 重点综述稳定同位素在动-植物相互关系研究上的最新进展, 分析其应用上的优缺点, 并提出未来的研究方向, 为稳定同位素技术在我国动物生态学研究中的进一步应用起到启示和参考作用.

1 稳定同位素及其测度

同位素是一类具有相同原子和质子数, 但不同中子数的元素, 而稳定同位素则是不具放射性的同位素. 稳定同位素之间虽然没有明显的化学性质差别, 但其物理化学性质(如在气相中的传导率、分子键能、生化合成和分解速率等)因质量上的不同常有微小的差异, 导致它们在反应前后同位素组成上有明显的差异. 正是由于这一特征, 使得稳定同位素技术成为当前广泛应用于生态学和环境科学的新方法^[15].

同位素之间由于物理化学性质上的一些差异, 使反应物和生成物在同位素组成上有所差异, 这种现象称为同位素效应(isotope effect). 同位素效应的大小常常用同位素分馏(isotope fractionation)或同位素判别(isotope discrimination)程度表示.

稳定同位素在自然界中含量极低, 用绝对量表

达同位素的差异比较困难,因而国际上公认使用相对量来表示同位素的富集程度,用公式可以表示为:

$$\delta X = [(R_{\text{sam}} - R_{\text{std}}) / R_{\text{std}}] \times 1000 \quad (1)$$

其中 R_{sam} 是样品中元素的重轻同位素丰度之比(如 $^{13}\text{C}_{\text{sam}}/^{12}\text{C}_{\text{sam}}$); R_{std} 是国际通用标准物的重轻同位素丰度之比(如 $^{13}\text{C}_{\text{std}}/^{12}\text{C}_{\text{std}}$).

2 植物的稳定同位素特征

陆地生态系统中,不同区域植物中存在稳定同位素(H, C, N, O)组成差异,而环境中存在的各种同位素的效应是造成不同地域、不同植物间产生同位素组成差异的主要原因.例如, H和O,在同样条件下,轻同位素 H_2O^{16} 比重同位素 D_2O^{18} 更容易蒸发,且在向内陆运动过程中也移动得更快;但在降水过程中, D_2O^{18} 却先下落.因此,降水中 δD 值和 $\delta^{18}\text{O}$ 值在陆地上的不同纬度、不同海拔及与海洋距离不同的地区呈明显规律变化^[16,17].

植物光合途径的不同(C_3 , C_4 和CAM途径)是产生碳同位素组成不同的主要原因. C_3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值约为 -20‰ ~ -35‰ (平均为 -26‰), C_4 植物约为 -7‰ ~ -15‰ (平均为 -12‰), CAM植物约为 -10‰ ~ -22‰ (平均为 -16‰).此外,植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值还受土壤含水量、湿度、光照、温度和大气 CO_2 浓度等环境因子的影响^[1],导致不同地理分布的植物存在不同的 $\delta^{13}\text{C}$ 值.同一个地区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值随海拔高度增加而增加,海拔每上升1000m, $\delta^{13}\text{C}$ 值大约增加1.5‰^[18].

对于N,到目前为止,还没有发现植物在吸收N元素时发生同位素分馏的现象^[19].植物 $\delta^{15}\text{N}$ 值是具有不同同位素值的多个氮源、氮有效性的时空变异和植物需求的变化共同影响的结果^[1,3].

3 动物的稳定同位素特征

DeNiro和Epstein^[20]在研究动物碳同位素组成与食物关系中发现,动物 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其食物 $\delta^{13}\text{C}$ 值相差甚微(平均不到0.8‰).并且发现同种动物在食用不同食物时其同位素组成有明显不同,而不同种动物在食用同种食物时其同位素组成却十分相近. Yoneyama等人^[21]用已知同位素组成的食物对3种不同年龄的老鼠进行实验,测得老鼠不同组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与食物 $\delta^{13}\text{C}$ 值平均相差在0.5‰以内.此外, Teeri和Schoeller^[22]分别用小麦面粉(C_3)、玉米面粉(C_4)及二者混合物(各50%)来饲养甲虫(*Tribolium castaneum*),结果表明甲虫 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其所食食物的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值高

度吻合.这些结果揭示食物同位素组成决定了动物同位素组成.

动物组织同位素值不仅能反映食物的同位素组成特征,而且不同组织的同位素值还能反映出不同时间段内动物的食物组成特征(各组织能反映时间尺度的长短主要依赖于该组织新陈代谢的速率).例如,动物呼出气体和血液同位素值反映的是几小时到几天的食物特征;脂肪、肌肉和毛发等组织同位素值反映的是几周、几个月甚至几年的食物特征;而骨骼、牙齿则反映其几十年、一生的食物变化特征^[23]. Tieszen等人^[24]对沙鼠(*Meriones unguiculatus*)不同组织进行实验,当沙鼠的食物从玉米(C_4)转变为小麦(C_3)后,其组织中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也随之改变为新食物中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,而且沙鼠不同组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值并不一致($\delta^{13}\text{C}$ 值:毛>脑>肌肉>肝>脂肪). Hobson和Bairlein^[25]测定了刺嘴莺(*Sylvia borin*)的血液及羽毛同位素更新速率.结果也表明,同一动物不同组织的同位素组成可以反映不同时间尺度上动物的食物变化及其活动等信息^[26].

虽然动物组织中同位素值能反映出食物的同位素组成,但动物在吸收利用食物的过程中还是存在一定程度的同位素分馏^[9,27],而且动物不同组织对不同元素同位素的分馏效应也有很大差异.如Roth和Hobson^[28]分析了红狐(*Vulpes Vulpes*)不同组织(血清、红细胞、肝、肌肉和毛皮)与食物稳定碳和氮同位素组成后发现,相对于食物,组织中 ^{13}C 富集最多的是毛皮(+2.6‰),其次是肌肉(1.1‰),最小的是肝和红细胞(0.4‰~0.6‰);对于 ^{15}N ,除血清(4.2‰)外,各组织差异都很小(肝、肌肉和毛皮约为3.3‰~3.5‰). Kurlle^[29]进一步研究了动物组织对食物的同位素分馏效应,发现海豹(*Callorhinus ursinus*)血液各组分(血浆、血清、红细胞)中重同位素 ^{13}C 和 ^{15}N 富集程度也有明显差异:血清、血浆和红细胞 ^{13}C 分别平均增加了0.6‰, 1.0‰, 1.4‰;红细胞 ^{15}N 平均增加了4.1‰,而血浆和血清增加了5.2‰.

尽管动物在利用食物过程中存在不同程度的同位素分馏现象,但从整体上看,动物的同位素组成还是由食物同位素组成决定的,而植物间也存在稳定同位素组成差异,且这种差异在特定环境中是恒定的、可以预测的.同时,植物同位素组成差异又反映在生活于不同环境的动物组织中^[30].由此可见,植物与动物组织中稳定同位素组成的对应关系是利用稳

定同位素技术研究动-植物关系的理论基础。所以,测得动物组织中稳定同位素值,结合动物生存环境中植物的稳定同位素组成特征,我们就可以对动物的食物来源、所处营养级位置及其分布格局进行准确地估计和划分。

4 稳定同位素在调查动物食物来源及营养级方面的应用

不管是调查动物的食物来源,还是调查其在生态系统中的营养级位置,传统方法都是通过直接观察、胃容物分析、食物残留物分析及其粪便分析等来实现。但传统方法所获得的信息极其有限。首先,数据只能反映动物最近取食情况,很难调查动物的食物变化,尤其是较长时间段内或是动物一生的取食变化情况;其次,数据只能反映表面现象,对于有些食物,动物虽然采食了,但并没有被消化吸收^[31],调查的资料与动物长期依赖的主要食物可能有很大偏差;再者,对于有些体型很小的动物(昆虫和土壤动物),调查就更为困难。并且这种方法对动物伤害严重、时间长、劳动强度大,在应用时还有很大的局限性。

如上所述,动物同位素组成总是与其栖息环境中植物同位素组成相一致,而且还整合了一段时间内(几小时到几年,甚至更长时间),动物所采食的所有食物同位素组成的综合特征。同时,不同生态系统、生态系统中不同植物间都存在明显的同位素组成差异,使我们可以利用这些同位素组成的差异研

究动物与植物间的相互关系。例如,对于C和N同位素(图1)。测出动物(组织)同位素组成及其可能食物的同位素组成,不但可以确定动物所喜食的食物^[32]、动物食物的主要来源^[33]、季节变化和年变化^[34],还可以计算出每种食物(有多种食物来源的动物)在整体食物中所占的比例,分析动物所处的营养级位置,划分复杂食物网及群落结构等。

4.1 动物的食物来源

近年来,稳定同位素在调查动物食物来源方面已得到了广泛应用^[36],并展现出很大的优越性。例如,Romanek等人^[37]利用稳定同位素($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)调查林鹤(*Mycteria americana*)的觅食活动,发现林鹤的食物主要以淡水生物为主。尽管生境中盐水生物丰富且更易捕获,但林鹤更喜欢用淡水食物来饲养它们后代,这一结果也得到用航空示踪器所调查结果的证实。

稳定同位素也可用来研究动物食物的季节性变化。Ben-David等人^[34]分析了貂鼠(*Martes americana*)及其可能的食物(鹿尸、田鼠、松鼠、野鼠类、蟹和鲑鱼) $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值,结果表明,虽然貂鼠有多种猎物,但貂鼠(血细胞和肌肉)同位素值与野鼠类的种群数量有相似的季节变化和年变化,说明貂鼠更喜食野鼠类。尽管其他食物(如鲑鱼)常年都可捕食,只有当野鼠类的数量不足时,貂鼠才食用这些食物。Darimont和Reimchen^[38]用同样的方法调查了灰狼(*Canis lupus*)食物季节性变化,随着每年夏季鲑鱼

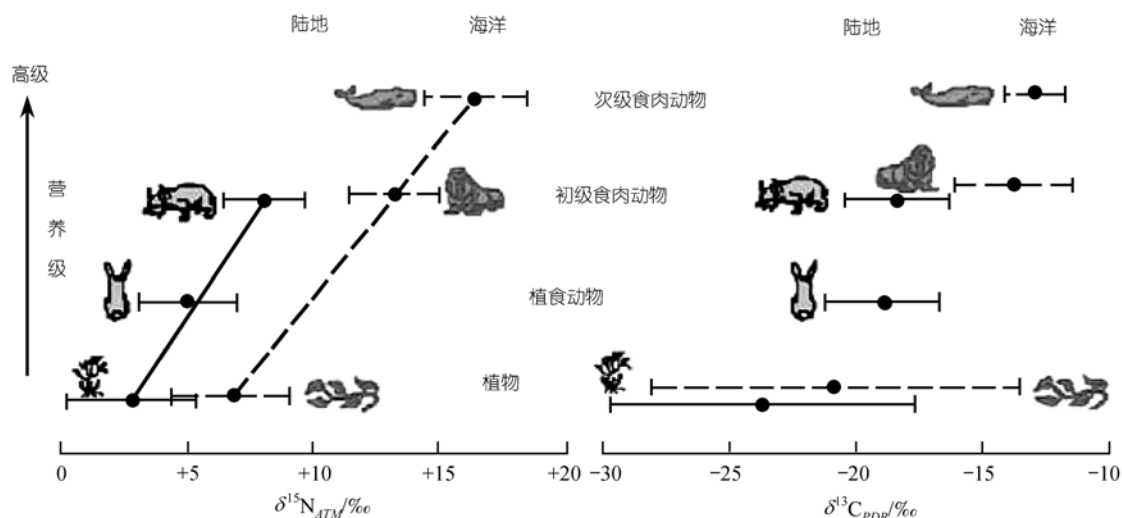


图1 不同生态系统动-植物中的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值

(引自Schoeninger和DeNiro^[35], 略作修改)

(*Onchorynchus* spp.)的迁移到来,灰狼的食物也发生了明显改变。

当动物有多种食物来源时,用同位素方法可以确定其主要食物来源。Cormie和Schwarcz^[39]研究北美白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)食物组成时发现,即使在干季,草原上C₄植物占优势,而北美白尾鹿还是很少食用C₄植物(<10%)。此外,Ramsay和Hobson^[40]对北极熊(*Ursus maritimus*)骨骼、肌肉和脂肪组织 $\delta^{13}\text{C}$ 分析发现,虽然北极熊一年有1/3时间活动在陆地上,但它几乎不食用陆生食物。

用同位素方法还可以调查那些大型珍稀动物和已灭绝动物的食物来源。Cerling等人^[41]比较了生活在稀树草原和森林中现存大象同位素组成时发现,现存大象均是食叶动物。Hilderbrand等人^[42]分析已灭绝的穴居熊(*U. spelaeus*)和棕熊(*U. arctos*)骨骼同位素($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)组成,结果与以前研究结果不同的是^[43],穴居熊不仅不是草食动物,而且它所利用的食物中肉类占41%~78%。

由此可见,稳定同位素可以标记动物食物的来源。对于那些已灭绝的动物(穴居熊)或大型珍稀动物(大象),稳定同位素是研究它们的食物来源及其生活环境变迁的理想工具。另外,对于体型非常小的土壤动物、昆虫以及水生无脊椎动物,用传统方法确定它们的食物来源及食性十分困难,稳定同位素技术也为解决这一难题提供了有力工具。

4.2 分析动物食物来源的模型

对于有多种(两种或两种以上)食物来源的动物,可以通过下述同位素质量平衡方程(isotope mass balance equation)(式2, 3, 4)确定不同食物在动物食物中所占比例。如下:

$$\delta^{13}\text{C}'_i = \sum_{j=1}^n [f'_{ij}(\delta^{13}\text{C}_j + \Delta'_C)] \quad (2)$$

$$\delta^{15}\text{N}'_i = \sum_{j=1}^n [f'_{ij}(\delta^{15}\text{N}_j + \Delta'_N)] \quad (3)$$

$$\sum_{j=1}^n f'_{ij} = 1 \quad (4)$$

式中 $\delta^{13}\text{C}'_i$ 和 $\delta^{15}\text{N}'_i$ 分别是消费者C和N同位素组成; $\delta^{13}\text{C}_j$ 和 $\delta^{15}\text{N}_j$ 分别为食物C和N同位素组成; Δ'_C 和 Δ'_N 分别为C和N同位素分馏值; f'_{ij} 是不同食物在整体食物中所占比例; n 代表消费者全部食物种类^[44]。

Boutton等人^[45]用稳定碳同位素分析了东非草原

上白蚁(*Macrotermes michaelsoni*)的食物组成,并分别求出在Kajiado和Ruiru的白蚁食物中C₄植物约占70%和64%。此外,Magnusson等人^[46]在亚马逊中部的热带稀树草原上研究了C₃、C₄植物对不同动物食物的贡献,分别计算出C₃、C₄植物在多种动物食物中所占比例。如蝗虫(*Tropidacris collaris*)食物中C₃植物约占90%,2种切叶蚁(*Acromyrmex laticeps nigrosetosus*和*Atta laevigata*)食物中C₃植物约占70%;2种白蚁(*Syntermes molestus*和*Nasutitermes* sp.)主要以C₄植物为食,而以白蚁为食的青蛙和蜥蜴有超过50%食物源于C₄植物;杂食啮齿动物(*Bolomys lasiurus*)大约有60%食物来自C₃植物。

Ostrom等人^[47]则用稳定C和N同位素研究农业生态系统中植物(小麦、玉米和苜蓿)-蚜虫-瓢虫(*Hippodamia variegata*)间能量流动时,运用上述同位素质量平衡方程计算瓢虫的食物组成,结果显示,在5月份,瓢虫的食物有32%来自苜蓿,有68%来自玉米;到了8月份,其食物组成为苜蓿52%,小麦6%和玉米42%。

4.3 动物的营养级位置

在动物营养级关系研究中, ^{15}N 应用最多,其次是 ^{13}C ,也有一小部分应用D。很多研究表明,在一定环境条件下,动物组织 $\delta^{15}\text{N}$ 值在相邻营养级间差异($\Delta\delta^{15}\text{N}$)明显,且比较恒定, $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 大约为3.0‰~5.0‰^[48]。这样,测得已知相邻营养级间动物组织 $\delta^{15}\text{N}$ 值,就可以划分动物的营养级位置:

$$\lambda = 1 + (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}}) / \Delta\delta^{15}\text{N} \quad (5)$$

式中, $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ 是食物链底层生物N同位素比率(即初级生产者), $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 是相邻营养级同位素分馏值,即 $\Delta\delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{diet}}$ ^[49]。当 $\lambda = 1$ 时,是初级生产者; $\lambda = 2$ 时,是严格意义上的草食动物。值得注意的是, $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ 和 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 值随环境条件不同(不同地理位置)、生态系统的不同(陆地或海洋生态系统)而有所不同^[49]。 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 值应从实际捕食关系中(观察到的)或是统计学角度(与主要食物间的差值)确定^[50]。而且,当 $\lambda > 2$ 时,值通常不是整数,也就是说消费者消费的不单是同一营养级食物^[51]。一些研究表明,动物组织 $\delta^{13}\text{C}$ 值随营养级位置增加也呈增加趋势^[51],可以与 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 一起作为动物营养级位置指示者^[52]。但有些研究认为相邻营养级间 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差值($\Delta\delta^{13}\text{C}$)较小,约为0.4‰~1.0‰,使 $\delta^{13}\text{C}$ 值在动物营养级研究方面的应用受到限制^[48]。由于动物组织 δD 值受环境(水源)

影响很大,同时动物各组织间 δD 值差异也较大,所以 δD 在动物营养级研究方面应用较少^[30,53].

重同位素在不同营养级间富集特性也为研究复杂食物网结构提供了可行的工具^[54].迄今为止,这方面的研究基本上都是运用稳定性C和N同位素.例如,Fry等人^[55]用 $\delta^{13}C$ 划分了沙丘动物群落结构;Thompson等人^[56]划分冰岛上6种海鸟的营养级关系;Struck等人^[57]研究了巨蜥(*Varanus mabitang*)的营养级位置;Forero和Hobson^[11]调查了地中海地区海鸟的群落结构等;蔡德陵等^[58,59]用碳稳定同位素初步研究了崂山湾潮间带食物网结构.这些研究均表明,重同位素在动物体内的富集,能从本质上揭示动物间捕食与被捕食的关系.与传统方法相比,稳定同位素技术在研究动物群落结构方面有如下优点:()稳定同位素技术可以连续地测出食物网中动物的营养级位置,从而克服了传统方法营养级只有整数的缺点,比较真实地反映了动物在食物网及群落中的位置及作用;()用稳定性同位素技术所得到的营养级关系,反映了动物间捕食与被捕食相互作用的长期结果,而不是某一偶然的捕食关系;()稳定同位素方法在研究小体型(昆虫和土壤动物)及复杂动物群落结构(水生动物)时更显示其优越性,使我们可以真正地弄清这些动物在生态系统能量流动过程中的作用.由此可见,稳定同位素技术为我们更深入地理解生态系统中复杂的动-植物相互作用提供了有力的研究工具.

5 稳定同位素在研究动物分布格局及活动中的应用

由于陆地上不同区域植物同位素组成(δD , $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ 和 $\delta^{18}O$)有明显差异(如上所述),而动物组织中的同位素组成总是与其食物中的同位素组成相一致^[48],所以当动物从一个地方迁移到其他地方时,动物组织中的同位素特征就会转化为新食物的同位素组成.但这种转化是一种动态的渐变过程,原来食物的同位素特征还会在动物组织中保留一段时间^[52].所以分析动物不同组织的同位素组成可以获得不同时间段内动物的活动区域及其迁移信息^[26,60].

5.1 鸟类的迁移

作为动物活动的自然示踪者,稳定同位素一个重要的用途就是追踪鸟类在繁殖地与越冬地间的迁徙活动^[61,62].Alisauskas和Hobson^[63]首次将稳定同位

素($\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$)用于雪雁(*Chen caerulescens caerulescens*)冬季栖息环境变化的研究后,认为稳定同位素可以作为一种自然标记来深入研究动物的活动区域变化.Marra等人^[64]也将稳定碳同位素作为候鸟美洲红尾鸲(*Setophaga ruticilla*)冬夏季栖息地转化的指示者.他们的研究发现,适合美洲红尾鸲冬季栖息的生境非常有限,并且红尾鸲在春季到达繁殖地的时间与它冬季栖息环境的质量有密切关系.如果冬季栖息地的质量较差,红尾鸲到达繁殖地的时间就会提前或推迟,进而会影响到它来年的繁殖活动.

黑海鸥(*Puffinus griseus*)和短尾海鸥(*P. tenuirostris*)有2条迁徙路线,即沿东太平洋或西太平洋.根据迁徙路线上食物的同位素组成差异,Munami等人^[65,66]利用稳定同位素方法成功地区分了分别沿不同路线迁移的个体.Bearhop等人^[67]认为,鸟爪比羽毛更适合研究鸟类食物变化及迁移活动,因为鸟爪代谢缓慢,几乎不受外界环境影响,并且生长连续.所以鸟爪中同位素组成($\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$)能更好地反映鸟类在迁徙过程中的中途停留地及迁徙地的同位素特征.

随着地理纬度、海拔高度及与海洋距离的增加,大陆上降水 δD 也呈规律性变化^[16].这种规律性变化又反映在相应区域的植物中^[17],并依次向食物网更高级的动物传递.Hobson和Wassenaar^[68]利用大陆上 δD 这种规律性分布格局(图2)研究了新热带区鸟类在繁殖地与越冬地间的迁移活动.他们分析了北美洲落叶阔叶林中6种候鸟羽毛 δD 值时发现,羽毛 δD 值与该地区降水中的平均 δD 值密切相关($R^2 = 0.89$),并且随地理纬度变化呈现明显规律性变化.

Chamberlain等人^[69]研究表明,在北美东部黑喉蓝羽莺(*Dendroica caerulescens*)的繁殖地,黑喉蓝羽莺羽毛 δD 和 $\delta^{13}C$ 值随地理纬度变化也呈规律性变化,而且这种变化也与该区域环境的同位素变化相一致.Kelly等人^[70]在研究威尔逊柳莺(*Wilsonia pusilla*)时也同样得出鸟羽中 δD 值与地理纬度的这种相关关系.而且他们通过分析其羽毛 δD 值还发现,威尔逊柳莺是一种交替前进候鸟:秋季,在北方繁殖的威尔逊柳莺要先经过墨西哥才抵达中美南部的越冬地.利用 δD 值在陆地上的分布格局^[71],结合其他稳定同位素(C, N, S和Sr)地理差异,可以更准确地追踪候鸟冬夏不同季节在繁殖地与越冬地间的迁移活动^[72-74],从而更深入地研究候鸟的迁徙习性.

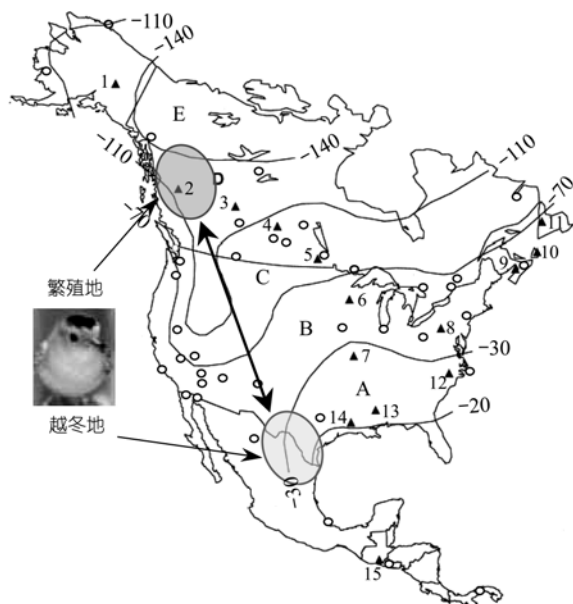


图2 北美生长季降雨中平均 δD 值的分布格局
空心点为测定地点, 三角点为燕雀繁殖地的取样点(引自Hobson和Wassebaa^[69], 略作修改)

在山区, 随着海拔的升高, 植物同位素组成(δD , $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$)也发生相应的改变(如上所述), 这种变化也被用于跟踪鸟类在垂直方向上的迁移活动。Hobson等人^[73]测定了不同海拔梯度上(300~3290 m)的8种蜂雀羽毛同位素值(δD , $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$)后发现, 蜂雀羽毛 δD 值和 $\delta^{13}C$ 值与海拔高度有密切关系: 从1300到3120 m, 蜂雀羽毛 $\delta^{13}C$ 值逐渐增加($R^2 = 0.54$, $P < 0.001$), 海拔每增加1000 m, $\delta^{13}C$ 值增加1.5‰。

5.2 哺乳动物的活动

Ambrose和DeNiro^[76]分析了从森林到草原的43种238个哺乳动物个体的同位素组成, 并根据动物骨骼中 $\delta^{13}C$ 值确定它们的活动小生境。例如, 森林/草原或是森林与草原边界区, 生活在林下($\delta^{13}C$ 值约为-25‰)/林冠($\delta^{13}C$ 值约为-19‰)等。他们还发现, 非洲鹿(*Tragelaphus scriptus*)骨骼 $\delta^{13}C$ 值与其生活的海拔高度密切相关, 可以用 $\delta^{13}C$ 值来确定其生活的海拔高度范围。另外, 啃食动物(grazer)、食叶动物、混合型(mixing feeder)也可以根据 $\delta^{13}C$ 值来划分。Schoeninger等人^[77]用同位素方法分析了生活在Ugalla和Ishasha的黑猩猩栖息环境发现, 虽然这2个地方都可以称为稀树草原类型, 但在Ugalla的黑猩猩主要生活在小片的河滨森林中, 而Ishasha的则主要在开阔干旱稀树草原上活动。

由于哺乳动物的活动范围较小, 并且在其活动范围内植物同位素不会有明显改变, 所以, 同位素在研究哺乳动物的活动方面受到一定限制。目前研究较多的是在较长时间尺度上研究哺乳动物对环境变化的适应过程。例如, Koch等人^[78]分析在肯尼亚安博塞利公园(Amboseli Park)相继死去(1970~1990)的大象(象牙)稳定同位素(C, N和Sr)组成, 揭示了大象的栖息环境从林地→灌丛→草原的转变过程以及大象在森林和草原间相互迁移的过程, 并解释了气候、环境的变化对大象栖息地转变的影响。

Rubenstein和Hobson^[79]详细地介绍了同位素方法在示踪动物活动时的特点、应用范围及应用时应注意的问题, 认为同位素方法在示踪动物活动方面将是一个令人振奋的领域并会得到长足的发展。由此可见, 动物中的稳定同位素组成是其食物及活动的正确指示者, 分析动物组织中的同位素组成可以调查一段时期内动物的食物来源、生存状况、栖息环境、分布格局及其迁移活动等信息, 还可以深入地理解动物对气候变化的适应过程等内容。

6 讨论与有待解决的问题

虽然稳定同位素技术的发展为揭示动物与环境之间复杂的相互关系提供了重要技术手段, 而且在研究上取得了巨大进步, 但在应用稳定同位素研究动物与植物间关系时, 还有许多潜在的问题值得注意, 并有待于进一步的研究^[79]。

首先, 在调查动物食物来源和不同食物在其食物中所占比例时, 各食物的同位素组成必须有明显差异, 而且还应注意“同位素印迹(isotopic routing)”的现象^[80], 也就是同位素组成不同的食物在进入动物组织时, 并不是先进行充分混合, 然后平均分配到动物的不同组织或组织的不同组分中去, 而是不同食物会直接进入动物的特定组织或部位^[24]。虽然同位素印迹现象还没有得到更多研究的确认, 但有研究表明同位素印迹现象确实存在^[81,82]。这可能导致动物组织并不能反映其整体的食物组成, 也使得利用动物组织同位素组成来研究动物食物来源变得更为复杂。要使动物组织同位素组成能更准确地反映其食物组成, 还需要更深入地研究动物组织同位素组成与其食物成分同位素组成间的关系, 特别是当动物食物发生转变时, 动物组织同位素组成的动态平衡特征^[51,60]。

其次,在研究动物营养级位置时,虽然稳定同位素在划分一些复杂食物网和群落结构(如蚁类和鸟类群落)时具有很大优势,但应该注意到,在研究不同生态系统动物群落时一定要选择一个适当的同位素基线(isotopic baseline)。因为不同环境中,动物赖以生存的C源($\delta^{13}\text{C}_{\text{base}}$)和N源($\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$)的同位素组成差异很大,没有一个适当的同位素基线,单从动物组织同位素组成是无法估计动物所处的营养级位置^[49]。目前, $\delta^{15}\text{N}$ 在研究动物营养级位置中应用比较多,但有关 ^{15}N 在动物组织中富集现象还存在许多未知的因素,比如饥饿、生理胁迫^[83]和元素互作及组织内在的生化过程^[84]等。McClelland和Montoya^[85]对水生生物中的16种氨基酸进行更深入的研究发现,消费者与其食物间不同氨基酸 ^{15}N 的富集程度有很大差别,谷胺酸 $\delta^{15}\text{N}$ 值变化最大,约7‰;而苯丙氨酸的 $\delta^{15}\text{N}$ 值则基本没有变化。陆地生态系统中动物营养级间不同物质的同位素富集程度有待于进一步研究。此外,其他元素(^{13}C 和 ^{18}O)在营养级间的富集程度也值得更深入研究。

第三,调查降水中 δD 值在陆地生态系统的规律性分布,做出同位素等值线(isotopic contour)分布图,为研究大范围内动物的迁移活动提供了有力工具^[69]。也有研究发现 $\delta^{18}\text{O}$ 在陆地上的分布也有明显的纬度地带性(从赤道到高纬度相差20‰)^[86]。陆地上 $\delta^{13}\text{C}$ 的分布与植被类型(C_3 、 C_4 和CAM)密切相关。有关同位素在大尺度范围内的分布格局还需要做进一步研究,结合陆地植被分布图^[87],就可以对动物(尤其鸟类)迁移路线及中途停留地进行准确跟踪和深入研究。

最后,目前用同位素方法研究动物活动(采食与迁移)对植物影响的研究较少。Cook^[88]和Neilson等人^[89]在调查动物采食活动对植物 ^{13}C 和 ^{15}N 组成的影响时发现,动物的采食可以导致植物叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的增加。有关动物的活动对植被的影响也需要做进一步研究。

综上所述,稳定同位素技术已成为研究动物-植物相互关系中十分重要的工具,并已初步显示了它在研究中的优越性。但也存在着诸多不确定因素,在应用中相对受到限制。因此,我们还需要做更多控制试验来确定动物组织同位素组成与其食物同位素组成之间的关系,使同位素技术在研究动-植物相互关系及环境科学中发挥更大作用。

致谢 本工作受中国科学院知识创新工程重要方向项目(批准号:KSCX2-SW-109)和“百人计划”资助项目资助。

参 考 文 献

- 1 Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, et al. Stable isotopes in plant ecology. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 507~559[DOI]
- 2 Schulze E D, Ellis R, Schulze W, et al. Diversity, metabolic type and $\delta^{13}\text{C}$ carbon isotope ratios in the flora of Namibia in relation to growth form, precipitation and habitat conditions. *Oecologia*, 1996, 106: 352~369[DOI]
- 3 Evans R D. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends Plant Sci*, 2001, 6: 121~126[DOI]
- 4 Máguas C, Griffiths H. Applications of stable isotopes in plant ecology. *Prog Botany*, 2003, 64: 473~505
- 5 Schwinning S, Ehleringer J R. Water use trade-off and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *J Ecol*, 2001, 89: 464~480[DOI]
- 6 Yakir D, Sternberg L D S L. The use of stable isotopes to study ecosystem gas exchange. *Oecologia*, 2000, 123: 297~311[DOI]
- 7 Pataki D E, Ellsworth D S, Evans R D, et al. Tracing changes in ecosystem function under elevated carbon dioxide conditions. *BioScience*, 2003, 53: 805~818
- 8 Balasse M. Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis: Time resolution of intra-tooth sequential sampling. *International Journal of Osteoarchaeology*, 2002, 12: 155~165[DOI]
- 9 Sponheimer M, Lee-Thorp J A. Differential resource utilization by extant great apes and australopithecines: Towards solving the C conundrum. *Comp Biochem Physiol A*, 2003, 136: 27~34
- 10 易现峰, 张晓爱, 李来兴, 等. 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. *动物学研究*, 2004, 25(1): 1~6
- 11 Forero M G, Hobson K A. Using stable isotopes of nitrogen and carbon to study seabird ecology: Applications in the Mediterranean seabird community. *Scientia Marina*, 2003, 67(supp. 2): 23~32
- 12 Hobson K A. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: A review. *Oecologia*, 1999, 120: 314~326[DOI]
- 13 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 稳定碳同位素技术在生态学研究中的应用. *植物生态学报*, 2002, 26(5): 549~556
- 14 易现峰, 李来兴, 张晓爱, 等. 大鸛的食性改变: 来自稳定性碳同位素的证据. *动物学报*, 2003, 49(6): 764~768
- 15 林光辉, 柯渊. 稳定同位素技术与全球变化研究. 见: 李博, 主编. *现代生态学讲座*. 北京: 科学出版社, 1995. 161~188
- 16 Taylor H P Jr. An application of oxygen and hydrogen isotope studies to problems of hydrothermal alteration and ore deposition. *Economic Geology*, 1974, 69: 843~883
- 17 Yapp C J, Epstein S. A re-examination of cellulose carbon-bound hydrogen D measurements and some factors affecting plant-water D/H relationships. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1982, 46: 955~965[DOI]
- 18 Körner C, Farquhar G D, Wong S C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 1991, 74: 623~632[DOI]

- 19 Garten C T J. Variation in foliar ^{15}N abundance and the availability of soil nitrogen on Walker Branch watershed. *Ecology*, 1993, 74: 2098~2113
- 20 DeNiro M J, Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1978, 42: 495~506
- 21 Yoneyama T, Ohta Y, Ohtani T. Variations of natural ^{13}C and ^{15}N abundances in the rat tissues and their correlation. *Radioisotopes*, 1983, 32: 330~332
- 22 Teeri J A, Schoeller D A. $\delta^{13}\text{C}$ values of an herbivore and the ratio of C_3 to C_4 plant carbon in its diet. *Oecologia*, 1979, 39: 197~200
- 23 Jim S, Ambrose S H, Evershed R P. Stable carbon isotopic evidence for differences in the dietary origin of bone cholesterol, collagen and apatite: Implications for their use in palaeodietary reconstruction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2004, 68: 61~72[DOI]
- 24 Tieszen L L, Boutton T W, Tesdahl K G, et al. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 1983, 57: 32~37[DOI]
- 25 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. *Can J Zool*, 2003, 81: 1630~1635
- 26 Hobson K A, Schell D M, Renouf D, et al. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Can J Fish Aquat Sci*, 1996, 53: 528~533[DOI]
- 27 DeNiro M J, Epstein S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1981, 45: 341~351[DOI]
- 28 Roth J D, Hobson K A. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissue of captive red fox: Implications for dietary reconstruction. *Can J Zool*, 2000, 78: 848~852[DOI]
- 29 Kurle C M. Stable-isotope ratios of blood components from captive northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their diet: Applications for studying the foraging ecology of wild otariids. *Can J Zool*, 2002, 80: 902~909[DOI]
- 30 Cormie A B, Schwartz H P, Gray J. Determination of the hydrogen isotopic composition of bone collagen and correction for hydrogen exchange. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1994, 58: 365~375[DOI]
- 31 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. *Ecology*, 1997, 78: 1271~1276
- 32 张雪莲. 应用古人骨的元素、同位素分析研究其食物结构. *人类学学报*, 2003, 22(1): 75~84
- 33 Chisholm B S, Nelson D E, Schwarcz H P. Stable-carbon isotopes as a measure of marine versus terrestrial protein in ancient diets. *Science*, 1982, 216: 1131~1132
- 34 Ben-David M, Flynn R W, Schell D M. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, 1997, 111: 280~291[DOI]
- 35 Schoeninger M J, DeNiro M J. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1984, 48: 625~639[DOI]
- 36 Sponheimer M, Grant C C, Ruiter D D, et al. Diets of impala from Kruger National Park: Evidence from stable carbon isotopes. *Koedoe*, 2003, 46: 101~106
- 37 Romanek C S, Gaines K F, Bryan Jr. I L, et al. Foraging ecology of the endangered wood stork recorded in the stable isotope signature of feathers. *Oecologia*, 2001, 125: 584~594[DOI]
- 38 Darimont C T, Reimchen T E. Intra-hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in gray wolf diet. *Can J Zool*, 2002, 80: 1638~1642[DOI]
- 39 Cormie A B, Schwarcz H P. Effects of climate on deer bone $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$: lack of precipitation effects on $\delta^{15}\text{N}$ for animals consuming low amount of C_4 plant. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1996, 21: 4161~4166[DOI]
- 40 Ramsay M A, Hobson K A. Polar bears make little use of terrestrial food web: evidence from stable carbon isotope analysis. *Oecologia*, 1991, 86: 598~600[DOI]
- 41 Cerling T E, Harris J M, Leakey M G. Browsing and grazing in elephants: the isotope record of modern and fossil proboscideans. *Oecologia*, 1999, 120: 364~374[DOI]
- 42 Hilderbrand G V, Farly S D, Robbins C T, et al. Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Can J Zool*, 1996, 74: 2080~2088
- 43 Bocherens H, Fizet M, Mariotti A. Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 1994, 107: 213~225[DOI]
- 44 Saito L, Johnson B M, Bartholow J, et al. Assessing ecosystem effects of reservoir operations using food web-energy transfer and water quality models. *Ecosystems*, 2001, 4: 105~125[DOI]
- 45 Boutton T W, Arshad M A, Tieszen L L. Stable isotope analysis of termite food habits in East African grasslands. *Oecologia*, 1983, 59: 1~6[DOI]
- 46 Magnusson W E, Araujo M C, Cintra R, et al. Contributions of C_3 and C_4 plants to higher trophic levels in an Amazonian savanna. *Oecologia*, 1999, 119: 91~96[DOI]
- 47 Ostrom P H, Colunga-Garcia M, Gage S H. Establishing pathways of energy flow for insect predators using stable isotope ratios: Field and laboratory evidence. *Oecologia*, 1997, 109: 108~113[DOI]
- 48 Peterson B J, Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Rev Ecol Syst*, 1987, 18: 293~320[DOI]
- 49 Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002, 83: 703~718
- 50 Bearhop H, Drucher D. Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. *International Journal of Osteoarchaeology*, 2003, 13: 46~53[DOI]
- 51 McCutchan Jr JH, William M, Kendall C, et al. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 2003, 102: 378~390[DOI]
- 52 Olive P J W, Pinnegar J K, Polunin N V C, et al. Isotope trophic step fractionation: A dynamic equilibrium model. *J Animal Ecol*, 2003, 72: 608~617[DOI]
- 53 Estep M F, Dabrowski H. Tracing food webs with stable Hydrogen isotopes. *Science*, 1980, 209: 1537~1538

- 54 Ehleringer J R, Rundel P W, Nagy K A. Stable isotopes in physiological ecology and food web research. *Tree*, 1986, 1: 42~45
- 55 Fry B, Jeng W L, Scalan R S, et al. Del ^{13}C food web analysis of a Texas sand dune community. *Geochimica et Cosmochimica Acta.*, 1978, 42: 1299~1302
- 56 Thompson D R, Lilliendahl K, Solmundsson J, et al. Trophic relationships among six species of Iceland seabirds as determined through stable isotope analysis. *Condor*, 1999, 101: 898~899
- 57 Struck U, Altenbach A V, Gaulke M, et al. Tracing the diet of the monitoie lizard *Varanus mabitang* by stable isotope analyses (^{15}N , ^{13}C). *Naturwissenschaften*, 2002, 89: 470~473[DOI]
- 58 蔡德陵, 洪旭光, 毛兴华, 等. 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
- 59 蔡德陵, 王荣, 毕洪生. 渤海生态系统的营养关系: 碳同位素研究的初步结果. *生态学报*, 2001, 21(8): 1354~1359
- 60 Wassenaar L I, Hobson K A. A stable-isotope approach to delineate geographical catchment areas of avian migration monitoring stations in North America. *Environ Sci Technol*, 2001, 35: 1845~1850[DOI]
- 61 Rubenstein D R, Chamberlain C P, Holmes R T, et al. Linking breeding and wintering ranges of a migratory songbird using stable isotopes. *Science*, 2002, 295: 1062~1065[DOI]
- 62 Wassenaar L I, Hobson K A. Stable-carbon and hydrogen isotope ratios reveal breeding origins of red-winged blackbirds. *Ecological Applications*, 2000, 10: 911~916
- 63 Alisauskas R, Hobson K A. Determination of lesser snow goose diets and winter distribution using stable isotope analysis. *J Wildl Manage*, 1993, 57: 49~54
- 64 Marra P P, Hobson K A, Holmes R T. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable carbon isotopes. *Science*, 1998, 282: 1884~1886[DOI]
- 65 Minami H M, Minagawa, Ogi H. Changes in stable carbon and nitrogen isotope ratios in sooty and short-tailed shearwaters during their northward migration. *Condor*, 1995, 97: 565~574
- 66 Minami H M, Ogi H. Determination of migratory dynamics of the sooty shearwater in the Pacific using stable carbon and nitrogen isotopic analysis. *Mar Ecol Prog Ser*, 1997, 158: 249~256
- 67 Bearhop S, Furness R W, Hilton G M, et al. A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology*, 2003, 17: 270~275
- 68 Chamberlain C P, Blum J D, Holmes R T, et al. The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. *Oecologia*, 1997, 109: 132~141[DOI]
- 69 Hobson K A, Wassenaar L I. Linking breeding and wintering grounds of neotropical migrant songbirds using stable hydrogen isotopic analysis of feathers. *Oecologia*, 1997, 109: 142~148[DOI]
- 70 Kelly J F, Atudorei V, Sharp Z D, et al. Insights into Wilson's Warbler migration from analyses of hydrogen stable isotope ratios. *Oecologia*, 2002, 130: 216~221
- 71 Kelly J F, Finch D M. Tracking migrant songbirds with stable isotopes. *Trends Ecol Evol*, 1998, 13: 48~49[DOI]
- 72 Kelly J F, Smith R, Finch D M, et al. Influence of summer biogeography on wood warbler stopover abundance. *Condor*, 1999, 101: 76~85
- 73 Wassenaar L I, Hobson K A. A stable-isotope approach to delineate geographical catchment areas of avian migration monitoring stations in North America. *Environ Sci Technol*, 2001, 35: 1845~1850[DOI]
- 74 Lott C A, Meehan T D, Heath J A. Estimating the latitudinal origins of migratory birds using hydrogen and sulfur stable isotopes in feathers: Influence of marine prey base. *Oecologia*, 2003, 134: 505~510
- 75 Hobson K A, Wassenaar L I, Milá B, et al. Stable isotopes as indicators of altitudinal distributions and movements in an Ecuadorian hummingbird community. *Oecologia*, 2003, 136: 302~308[DOI]
- 76 Ambrose S H, DeNiro M J. The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia*, 1986, 69: 395~406[DOI]
- 77 Schoeninger M J, Moore J, Sept J. Subsistence strategies of two "savanna" Chimpanzee populations: The stable isotope evidence. *Am J Primatol*, 1999, 49: 297~314[DOI]
- 78 Koch P L, Heisinger J, Moss C, et al. Isotopic tracing of change in diet and habitat use in African elephants. *Science*, 1995, 267: 1340~1343
- 79 Rubenstein D R, Hobson K A. From birds to butterflies: Animal movement patterns and stable isotopes. *Trends Ecol Evol*, 2004, 19: 256~263[DOI]
- 80 Schwarcz H P. Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. *J Archaeol Sci*, 1991, 18: 261~275[DOI]
- 81 Gannes L Z, Martínez del Rio C, Koch P. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comp Biochem Physiol*, 1998, 199A: 725~737
- 82 Bearhop S, Waldron S, Votier S C, et al. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol Biochem Zool*, 2002, 75: 451~458[DOI]
- 83 Ponsard S, Averbuch P. Should growing and adult animals fed on the same diet show different $\delta^{15}\text{N}$ values? *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 1999, 13: 1305~1310[DOI]
- 84 Vanderklift M A, Ponsard S. Sources of variation in consumer diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 2003, 136: 169~182[DOI]
- 85 McClelland J W, Montoya J P. Trophic relationship and the nitrogen isotopic composition of amino acids in plankton. *Ecology*, 2002, 83: 2173~2180
- 86 Macfadden B J, Cerling T, Harris J M, et al. Ancient latitudinal gradients of C_3/C_4 grasses interpreted from stable isotopes of New World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. *Global Ecology and Biogeography*, 1999, 8: 137~149[DOI]
- 87 Cerling T E, Wang Y, Quade J. Expansion of C_4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene. *Nature*, 1993, 361: 344~345[DOI]
- 88 Cook G D. Effects of frequent fires and grazing on stable nitrogen isotope ratios of vegetation in northern Australia. *Austral Ecology*, 2001, 26: 630~636[DOI]
- 89 Neilson R, Robinson D, Marriott C A. Above-ground grazing affects floristic composition and modifies soil trophic interactions. *Soil Biol Biochem*, 2002, 34: 1507~1512[DOI]

(2004-07-30 收稿, 2004-10-25 收修改稿)