



热带海草床重要植食者栖息地选择的关键影响因素

何佳潞^{1,4}, 江志坚^{1,2,3,4*}, 崔黎军^{1,4}, 吴云超^{1,2,3}, 刘松林^{1,2,3}, 李进隆^{1,4}, 李玲兰^{1,4}, 方扬^{1,4}, 黄小平^{1,2,3,4}

1. 中国科学院南海海洋研究所, 热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广州 510301;

2. 中国科学院南海生态环境工程创新研究院, 广州 510301;

3. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广州 511458;

4. 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: jiangzj1982@scsio.ac.cn

收稿日期: 2021-01-31; 接受日期: 2021-03-16; 网络版发表日期: 2021-04-06

国家自然科学基金(批准号: 41730529, 41976144)、广东省自然科学基金(批准号: 2019A1515010552)和中国科学院南海生态环境工程创新研究院自主部署项目(批准号: ISEE2018PY01, ISEE2018ZD02)资助

摘要 植食者链接初级生产者和次级消费者之间的物质和能量流动, 在维持海草床生物多样性和复杂食物网结构等方面具有重要的作用. 不同海草生境中, 植食者的食源组成和被捕食风险可能存在差异, 进而会影响到其栖息地的选择. 然而, 有关不同海草生境中植食者栖息地选择的影响因素研究尚未开展, 亟待探讨, 以利于揭示海草床中植食动物栖息地选择的关键过程, 加深对海草床生物多样性维持机制的认识. 因此, 本研究选取热带海草床的重要植食者——红树拟蟹守螺(*Cerithidea rhizophorarum*)作为研究对象, 开展野外调查和原位实验, 探讨其在海菖蒲(*Enhalus acoroides*)、泰来草(*Thalassia hemprichii*)和圆叶丝粉草(*Cymodocea rotundata*)三种海草生境中的数量分布和被捕食率, 并通过稳定碳氮同位素分析技术, 定量分析不同海草生境中各类食源的贡献比例, 结合海草的相关指标, 阐明海草床中重要植食者栖息地选择的关键影响因素. 研究发现, 海菖蒲、泰来草和圆叶丝粉草的叶片面积分别为 $(124.76 \pm 19.72) \text{ cm}^2$, $(10.25 \pm 5.54) \text{ cm}^2$ 和 $(5.98 \pm 1.06) \text{ cm}^2$, 叶片硬度分别为 $(1.41 \pm 0.34) \text{ N}$, $(0.51 \pm 0.14) \text{ N}$, $(0.18 \pm 0.03) \text{ N}$, 其叶片附生藻类生物量对应分别为 $(16.34 \pm 6.79) \text{ g/m}^2$, $(4.29 \pm 1.98) \text{ g/m}^2$ 和 $(1.93 \pm 0.68) \text{ g/m}^2$. 红树拟蟹守螺的分布密度呈现海菖蒲<泰来草<圆叶丝粉草生境的变化趋势, 而被捕食率却呈现相反的变化趋势. 同时, 海菖蒲、泰来草和圆叶丝粉草叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别为 $(-8.26 \pm 0.25)\text{‰}$, $(-8.45 \pm 0.18)\text{‰}$ 和 $(-8.81 \pm 0.26)\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为 $(11.11 \pm 0.18)\text{‰}$, $(10.98 \pm 0.87)\text{‰}$ 和 $(8.11 \pm 0.74)\text{‰}$. 三种海草生境中红树拟蟹守螺的 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别为 $(-9.35 \pm 0.60)\text{‰}$, $(-8.84 \pm 0.35)\text{‰}$ 和 $(-8.20 \pm 0.25)\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值分别为 $(11.76 \pm 0.27)\text{‰}$, $(11.91 \pm 0.51)\text{‰}$ 和 $(11.10 \pm 0.48)\text{‰}$. 采用贝叶斯混合模型(MixSIAR)对同位素进行分析, 发现海菖蒲、泰来草和圆叶丝粉草叶片对红树拟蟹守螺的食源贡献比例分别为14.8%, 30.3%和61.8%, 而海草叶片上的附生藻类的食源贡献则分别为48.3%, 26.8%和3.1%. 三种海草生境中大型藻类的食源贡献较为一致, 范围是27.2%~32.2%, 悬浮颗粒有机质和沉积物有机质的食源贡献均相对较小. 因此, 红树拟蟹守螺在三种海草生境中分布密度、被捕食率和食源组成存在明显的差异, 食物的可获取性和被捕食压力是影响红树拟蟹守螺栖息地选择的两个关键因素.

引用格式: 何佳潞, 江志坚, 崔黎军, 等. 热带海草床重要植食者栖息地选择的关键影响因素. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1582–1592
He J L, Jiang Z J, Cui L J, et al. Key factors affecting herbivore habitat selection in tropical seagrass beds (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1582–1592, doi: [10.1360/SSV-2020-0365](https://doi.org/10.1360/SSV-2020-0365)

关键词 海草, 螺类, 稳定同位素, 食物来源, 被捕食压力, 生境选择

海草(seagrass)是生活在海水中的唯一高等被子植物, 广泛分布于全球温带和热带近岸海域. 海草床作为滨海三大典型生态系统之一, 具有极高的初级生产力和丰富的生物多样性^[1], 提供了重要的生态服务功能, 是近岸众多海洋生物的重要栖息地和食物来源^[2]. 螺类是软体动物腹足类的通称, 广泛分布于潮间带区域, 是海草床中重要的无脊椎动物, 更是海草床生态系统的重要环境指示生物^[3,4]. 螺类会通过摄食初级生产者和沉积物有机质等, 将能量和物质上传到食物网中, 从而促进生态系统的能量流动和物质循环, 这对维持海草床生态系统的结构和功能具有重要作用^[5,6].

全球海草种类的多样, 意味着不同海草生境中的生态结构和生态功能会产生差异^[7,8], 进而影响到海草床生态系统中海洋动物的食源组成. 海洋动物对栖息地的选择是多种因素共同作用的结果(如觅食和逃避敌害等), 其通过对不同的环境因子做出适应性的变化来寻求生存繁衍^[9]. 海草床中的螺类可以通过摄食作用对该生态系统产生自上而下的影响^[10,11], 然而, 目前缺乏对不同种类海草生境中螺类食源差异的探讨, 难以从食源的角度阐明螺类对栖息地选择的影响因素. 而且不同种类的海草生境, 其捕食者的丰度和栖息地环境的多相性等均存在差异^[12], 可能导致螺类的被捕食风险产生差异, 进而影响螺类的栖息地选择, 但相关研究仍未开展.

目前, 稳定碳氮同位素分析技术已被广泛应用于海草床消费者的食源示踪研究, 可定量分析各类食源的贡献比例^[6,13~15]. 红树拟蟹守螺(*Cerithidea rhizophorarum*)是广泛分布于温带和热带的潮间带区域的重要植食者^[16], 前期调查发现, 该螺是黎安港海草床中的优势物种, 且在不同海草生境中均有分布. 因此, 本研究选取红树拟蟹守螺作为研究对象, 结合野外调查和原位实验, 探讨其在海菖蒲(*Enhalus acoroides*)、泰来草(*Thalassia hemprichii*)和圆叶丝粉草(*Cymodocea rotundata*)三种不同海草生境中的数量分布和被捕食率, 并结合稳定碳氮同位素技术, 通过贝叶斯混合模型(MixSIAR)计算不同海草生境中各类食源(海草、附生藻类、大型藻类、悬浮颗粒有机质和沉积物有机

质)的贡献比例, 在此基础上结合海草的相关指标, 进一步阐明螺类栖息地选择的关键影响因素, 为海草床的保护和生物多样性的维持提供一定的科学依据.

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

实验样地是位于热带海域海南省的黎安港(18°25'30"N, 109°2'30"E), 这是一个近封闭的天然潟湖湾, 湾内0~3 m的水域生长有多种类的海草, 主要优势种包括海菖蒲、泰来草和圆叶丝粉草^[17](图1). 所选取的实验样地中, 海菖蒲、泰来草、圆叶丝粉草三种海草生境在一定区域内呈斑块状分布(利于区分生境和采样对比分析), 且在三种生境中均发现有红树拟蟹守螺分布(图2). 依据文献中螺类食源的分析, 初步确定其潜在食源包括海草叶片、附生藻类、大型藻类、悬浮颗粒有机质和沉积物有机质^[6,11].

1.2 样品采集与原位实验

2019年10月在黎安港内侧的海草床区域选择海菖蒲、泰来草和圆叶丝粉草三种海草生境, 每种生境选择三处重复采样点, 不同种类采样点间距保持在20 m以上. 低潮时, 在每处采样点采集海草植株和表层沉积物(约0~1 cm); 同时在采样点周围随机选择25 cm×25 cm样方, 计数其海草密度, 将框内所有红树拟蟹守螺采集并计数; 在高潮时采集水样.

用手术刀小心地刮取海草叶片表面的附生藻类, 测量刮取叶片的面积估算附生藻类生物量; 将海草整株分为根、茎、叶并用蒸馏水清洗去除泥沙和附着物, 测量海草形态数据(叶长、叶宽和根长); 用预先在450℃下烧超过4 h的Whatman GF/F膜过滤水样得到悬浮颗粒有机质样品. 所有样品均低温保存并运回实验室处理.

在以上采样基础上, 现场开展不同生境(海菖蒲、泰来草和圆叶丝粉草)中红树拟蟹守螺被捕食率的原位监测实验^[18], 监测时间为24天. 采用随机采样的方法, 现场采集足量鲜活的红树拟蟹守螺, 用约0.5 m的

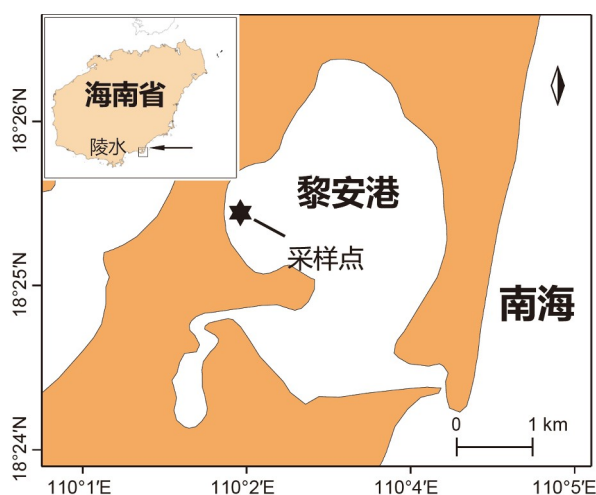


图1 海南黎安港海草床采样和实验点图(网络版彩图)

Figure 1 Sampling and experimental point at seagrass bed in Li'an Port, Hainan (color online)

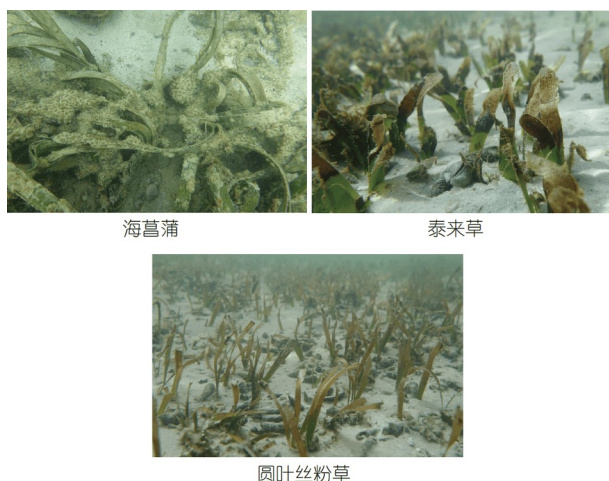


图2 海南黎安港三种海草生境对比图(网络版彩图)

Figure 2 Comparison of the three seagrass habitats in Li'an Port, Hainan (color online)

细绳一端将螺固定, 另一端固定在一根木棍上(螺可以在一定范围自由活动); 随机选择20个螺固定在一根木棍上作为一个实验对象, 将其固定在三种海草生境中, 每种生境中设置三个重复, 每两到三天观察并计数每个实验对象的存活数量(图3)。以螺类被捕食数量的多少作为衡量该种螺被捕食压力大小的依据, 被捕食率计算方法: 被捕食率=(总数量-存活数量)÷总数量。

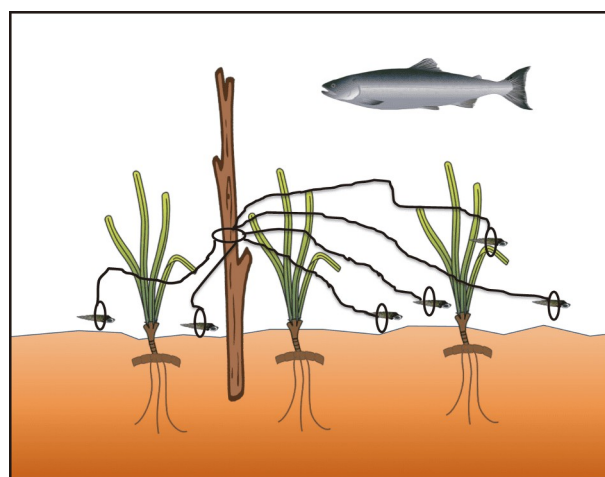


图3 不同海草生境中螺类被捕食率原位监测实验概念图(网络版彩图)

Figure 3 Schematic picture of the *in-situ* monitoring experiment of predation rate on snails in different seagrass habitats (color online)

1.3 样品处理与测定

将红树拟蟹守螺挑出并测量其体长后, 取其肌肉组织进行冷冻干燥, 接着研磨成粉状, 备用; 沉积物样品60℃烘干后研磨, 用1 mol/L盐酸酸化除去无机碳酸盐, 再用蒸馏水洗净, 60℃烘干备用; 附生藻类用1 mol/L盐酸酸化后, 用蒸馏水过膜冲洗干净, 60℃烘干并称重, 备用; 悬浮颗粒有机质用浓盐酸熏蒸超过24 h, 蒸馏水冲洗干净后60℃烘干备用。海草叶片、根和茎分别60℃烘干, 并研磨过筛备用^[19]。

上述样品均使用MAT 253同位素比率质谱仪(Thermo Fisher Scientific, Inc., 美国)分析测定 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 每个样品设置两个平行, 每11个样品添加1个标准样, 测定精密度 $\delta^{13}\text{C} < 0.1\text{‰}$ 和 $\delta^{15}\text{N} < 0.2\text{‰}$ 。碳氮稳定同位素以国际通用的 δ 值(‰)表示:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left[\frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}} - 1 \right] \times 1000,$$

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = \left[\frac{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{sample}}}{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{PDB}}} - 1 \right] \times 1000,$$

式中, $(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}$ 和 $(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{PDB}}$ 为国际标准物PDB (Pee Dee Belemnite)的碳氮同位素比值, $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的值越小代表样品中重同位素(^{13}C 和 ^{15}N)含量越低。

上述备用样品均使用意大利Milan公司生产的Flash EA3000碳氮元素分析仪测定其碳氮含量, 求得

螺类和各食源的C/N比值。

螺类食物资源的可获取性可从海草叶片的硬度、厚度和附生藻类的丰度等指示获得, 叶片硬度和厚度越小, 附生藻类丰度越大, 该食物资源的可获取性越强^[20,21]。海草叶片的硬度采用CS-100数显测力系统测定(用叶片破碎挤压力表征, 力越大代表硬度越高), 叶片厚度采用0~150 mm电子数显卡尺测定。将野外采集的三种新鲜海草样品快速运回实验室, 每种海草随机选取20组叶片测定其硬度和厚度, 并记录。

1.4 数据分析

用Excel 2010软件对所有数据进行统计和预处理, 用SPSS 19.0软件对数据进行单因素方差分析(analysis of variance, ANOVA)和Turkey's HSD多重比较分析, 所得数据以均值±标准误表示。

消费者和其食源之间稳定同位素比值的差异在自然界中普遍存在, 被称为同位素营养富集度^[22,23]。不同生物食性是不一致的, 其同位素营养富集度也不相同^[24]。根据国外对海草床中腹足类动物食源的研究, 选择0.5‰和2.3‰作为腹足动物同化和消化的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值营养富集度^[6,25,26]。采用Stock和Semmens^[27]基于贝叶斯框架算法编写的贝叶斯混合模型(MixSIAR), 在R 3.6.3软件中计算这五类食源(海草、附生藻类、大型藻类、悬浮颗粒有机质和沉积物有机质)对红树拟蟹守螺的贡献比例, 三种海草生境中螺类食源共用大型藻类的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 。计算结果表示为每种食源对红树拟蟹守螺的食源贡献均值和2.5%~97.5%的置信区间值。

2 结果与分析

2.1 红树拟蟹守螺的分布密度与被捕食率

在三种海草生境中, 红树拟蟹守螺的分布密度呈现圆叶丝粉草>泰来草>海菖蒲生境的变化趋势, 分别为 864 ± 178 , 750 ± 124 , 310 ± 61 (个/ m^2)(图4)。根据原位实验发现, 红树拟蟹守螺在海菖蒲生境中的被捕食率最高($60.0\pm7.1\%$), 在泰来草生境居中($41.7\pm20.8\%$), 而在圆叶丝粉草生境中最低($13.3\pm5.8\%$), 这与螺类的分布密度变化趋势相反, 表明螺类在被捕食率较低的生境中分布密度较大(图5)。

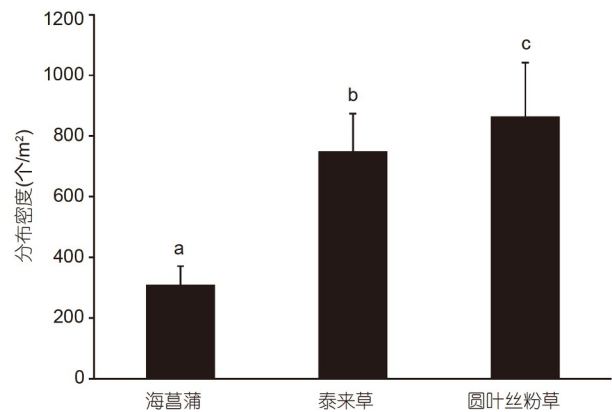


图4 不同海草生境中红树拟蟹守螺的分布密度图。图中不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$)

Figure 4 Distribution density of *Cerithidea rhizophorum* in different seagrass habitats. Different lowercase letters indicated significant differences ($P<0.05$)

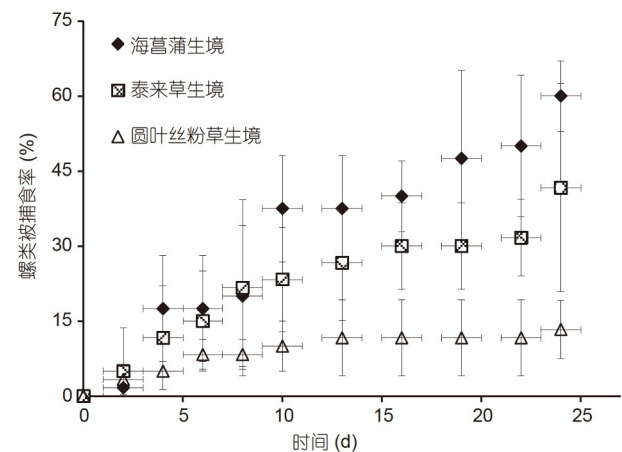


图5 不同海草生境中红树拟蟹守螺被捕食率变化图

Figure 5 Variation of predation rate of *Cerithidea rhizophorum* in different seagrass habitats

2.2 海草形态特征及各食源的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值

三种海草生境中, 叶长呈现为海菖蒲>圆叶丝粉草>泰来草, 叶宽呈现为海菖蒲>泰来草>圆叶丝粉草, 海菖蒲叶片的面积最大(124.76 ± 19.72) cm^2 , 其次为泰来草(10.25 ± 5.54) cm^2 , 最小的是圆叶丝粉草(5.98 ± 1.06) cm^2 (表1)。叶片硬度呈现为海菖蒲>泰来草>圆叶丝粉草, 分别是(1.41 ± 0.34) N, (0.51 ± 0.14) N和(0.18 ± 0.03) N。叶片厚度呈现为海菖蒲>泰来草>圆叶丝粉草, 分别是(0.88 ± 0.16) mm, (0.33 ± 0.04) mm和(0.17 ± 0.02) mm, 三种海草叶片以海菖蒲叶片硬度和

厚度最大。同时海菖蒲叶片上附生藻类生物量达到最大(16.34 ± 6.79) g/m², 泰来草叶片居中(4.29 ± 1.98) g/m², 圆叶丝粉草叶片最小(1.93 ± 0.68) g/m²。

三种海草生境中, 红树拟蟹守螺的五类食源(海草、附生藻类、大型藻类、悬浮颗粒有机质和沉积物有机质)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均有显著差异(表2, $P < 0.05$)。三种海草叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也有显著差异($P < 0.05$), 范围是 $-8.81\text{‰} \sim -8.26\text{‰}$, 以海菖蒲 $\delta^{13}\text{C}$ 均值最高(-8.26 ± 0.25)‰, 泰来草居中(-8.45 ± 0.18)‰, 圆叶丝粉草最低(-8.81 ± 0.26)‰; 三种海草生境中附生藻类的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也存在显著差异($P < 0.05$), 海菖蒲生境中为(-11.38 ± 1.53)‰, 泰来草生境中为(-7.88 ± 1.09)‰, 圆叶丝粉草生境中为(-11.98 ± 0.67)‰; 三种海草生境中悬浮颗粒有机质的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围是 $-16.78\text{‰} \sim -15.99\text{‰}$, 沉积物有机质的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围是 $-16.69\text{‰} \sim -15.58\text{‰}$, 两者的变化范围均较小, 无显著差异($P > 0.05$); 大型藻类的 $\delta^{13}\text{C}$ 均值为(-8.22 ± 0.93)‰。

在三种生境中, 红树拟蟹守螺的五类食源的 $\delta^{15}\text{N}$ 值均有显著差异(表2, $P < 0.05$)。三种海草叶片的 $\delta^{15}\text{N}$ 值也有显著差异($P < 0.05$), 范围是 $8.11\text{‰} \sim 11.11\text{‰}$, 以海菖蒲 $\delta^{15}\text{N}$ 均值最高(11.11 ± 0.18)‰, 泰来草居中(10.98 ± 0.87)‰, 圆叶丝粉草最低(8.11 ± 0.74)‰。同时, 三种海草生境中附生藻类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值存在显著差异($P < 0.05$), 在海菖蒲生境中为(8.73 ± 0.45)‰, 泰来草生境中为(10.20 ± 1.62)‰, 圆叶丝粉草生境中为(9.39 ± 0.90)‰; 三种海草生境中悬浮颗粒有机质的 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围是 $6.68\text{‰} \sim 8.98\text{‰}$, 沉积物有机质的 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围是 $7.48\text{‰} \sim 8.37\text{‰}$, 两者均无显著差异($P > 0.05$); 大型藻类的 $\delta^{15}\text{N}$ 均值为(10.72 ± 0.16)‰。

三种海草叶片的C/N值差异显著, 表现为圆叶丝粉草(16.97)>泰来草(12.63)>海菖蒲(10.77), 但三种海草叶片上的附生藻类C/N值差异却较小, 范围是 $6.05 \sim 6.65$ 。同时, 三种海草生境中沉积物有机质和悬浮颗粒有机质的C/N值变化范围小, 无显著差异, 分别为 $7.80 \sim 8.28$ 和 $4.55 \sim 4.81$ 。

2.3 红树拟蟹守螺的 $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值和食源贡献

三种海草生境中, 红树拟蟹守螺的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变动范围为($-9.35\text{‰} \sim -8.03\text{‰}$), $\delta^{15}\text{N}$ 值变动范围为 $10.39\text{‰} \sim 11.91\text{‰}$, 且红树拟蟹守螺的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值存在显著性差异($P < 0.05$, 表3), $\delta^{13}\text{C}$ 值表现为圆叶丝粉草>泰来草>

海菖蒲生境, $\delta^{15}\text{N}$ 值表现为泰来草>海菖蒲>圆叶丝粉草生境。三种海草生境中红树拟蟹守螺的C/N值较接近, 无显著差异($P > 0.05$)。

表4为三种海草生境中各食源对红树拟蟹守螺的贡献比例。在海菖蒲生境中, 红树拟蟹守螺的主要食源是附生藻类(48.3%)、大型藻类(27.3%)和海菖蒲(14.8%); 在泰来草生境中, 其主要食源是泰来草(30.3%)、大型藻类(27.2%)和附生藻类(26.8%); 然而在圆叶丝粉草生境中, 其主要食源为圆叶丝粉草(61.8%)和大型藻类(32.2%), 附生藻类占比较少(3.1%); 在这三种海草生境中, 悬浮颗粒有机质($1.4\% \sim 6.8\%$)和沉积物有机质($1.4\% \sim 8.9\%$)都不是红树拟蟹守螺的主要食物来源; 大型藻类在三种海草生境的食源贡献比例较为接近($27.2\% \sim 32.2\%$)。因此, 三种海草生境中大型藻类、悬浮颗粒有机质和沉积物有机质对红树拟蟹守螺的食源贡献是相对固定的, 其食源差异主要体现在海草叶片和附生藻类的摄食比例上。

3 讨论

海草床作为腹足类动物的重要栖息地, 主要是由于其提供了充足的食物资源和良好的庇护场所^[10]。在本研究区域的三种海草生境中, 食物资源的种类、丰度和质量不同, 其所提供的立体空间结构和群落组成也不同^[28,29](图2), 这些生境的差异会导致螺类的食源组成和被捕食风险产生差异^[30,31]。本研究从三种海草生境中螺类的食源组成分析, 结合分布密度和被捕食率, 得出食物获取和天敌威胁均是影响植食者生境选择的两大重要因素。

3.1 食物资源的可获取性影响植食者栖息地的选择

在海草床中, 多数螺类通过口齿刮伤叶片表面细胞进食^[11], 例如, 一种夏威夷特有的螺*Smaragdia bryanae*, 主要通过刺穿夏威夷喜盐草(*Halophila hawaii-ana*)叶表皮细胞获取叶片细胞的原生质^[30]。能否有效地破坏叶表面细胞成为螺类能否直接摄食海草的关键, 这与螺的种类有关, 也与海草叶片大小、叶片厚度和叶片硬度等有关^[32,33]。在三种海草生境中, 圆叶丝粉草对红树拟蟹守螺的食源贡献(61.8%)比泰来草(30.3%)和海菖蒲(14.8%)高, 圆叶丝粉草叶片面积

表 1 海草的形态与附生藻类特征^{a)}Table 1 Characteristics of seagrass morphology and epiphytes^{a)}

生境	叶长(cm)	叶片硬度(N)	叶片厚度(mm)	叶宽(cm)	根长(cm)	茎枝密度 (株/m ²)	附生藻类生物量 (g/m ²)
海菖蒲	68.18±11.28 ^a	1.41±0.34 ^a	0.88±0.16 ^a	1.83±0.13 ^a	15.15±2.08 ^a	164±55 ^a	16.34±6.79 ^a
泰来草	10.25±4.00 ^b	0.51±0.14 ^b	0.33±0.04 ^b	1.00±0.17 ^b	5.70±2.07 ^b	520±113 ^b	4.29±1.98 ^b
圆叶丝粉草	16.61±1.26 ^b	0.18±0.03 ^c	0.17±0.02 ^c	0.36±0.04 ^c	8.22±2.70 ^c	2075±12 ^c	1.93±0.68 ^c

a) 数据以平均值±标准差表示, 表中不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$). 下同

表 2 三种海草生境中食源的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值Table 2 The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of food sources in the three seagrass habitats

生境	食源	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	C/N	测定样品数(n)
海菖蒲生境	叶片	-8.26±0.25	11.11±0.18	10.77±0.39	3
	附生藻类	-11.38±1.53	8.73±0.45	6.11±0.68	3
	悬浮颗粒有机质	-15.99±0.83	8.50±0.65	4.55±0.43	3
	沉积物有机质	-16.22±1.44	8.37±0.64	7.80±2.50	3
泰来草生境	叶片	-8.45±0.18	10.98±0.87	12.63±0.70	3
	附生藻类	-7.88±1.09	10.20±1.62	6.65±1.00	3
	悬浮颗粒有机质	-16.05±0.31	8.98±0.58	4.57±0.28	3
	沉积物有机质	-15.86±0.87	7.48±0.22	8.28±3.22	3
圆叶丝粉草生境	叶片	-8.81±0.26	8.11±0.74	16.97±0.49	3
	附生藻类	-11.98±0.67	9.39±0.90	6.05±0.31	3
	悬浮颗粒有机质	-16.78±0.71	6.68±0.51	4.81±0.11	3
	沉积物有机质	-16.69±1.80	7.90±1.32	8.03±0.55	3
	大型藻类	-8.22±0.93	10.72±0.16	11.05±0.03	4

表 3 不同海草生境中红树拟蟹守螺的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值Table 3 The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *Cerithidea rhizophorarum* in different seagrass habitats

生境	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	C/N	测定次数(n)
海菖蒲	-9.35±0.60 ^a	11.76±0.27 ^a	3.59±0.20 ^a	16
泰来草	-8.84±0.35 ^b	11.91±0.51 ^a	3.52±0.10 ^a	18
圆叶丝粉草	-8.20±0.25 ^c	11.10±0.48 ^b	3.53±0.10 ^a	18

((5.98±1.06) cm²)比另外两种海草叶片(分别为(10.25±5.54) cm²和(124.76±19.72) cm²)小, 叶片厚度((0.17±0.02) mm)较薄, 同时叶片硬度((0.18±0.03) N)也较低, 这与de los Santos等人^[34]的研究结果一致, 使红树拟蟹守螺能更容易破坏圆叶丝粉草的叶表皮细胞和取食叶片, 因此该海草叶片的可获取性较强。

同时, 随着海草叶片食源贡献的降低, 附生藻类的

食源贡献却相应增加, 呈现圆叶丝粉草(3.1%)<泰来草(26.8%)<海菖蒲(48.3%)生境的变化趋势(图6), 这与海草叶面积和附生藻类生物量的变化趋势一致, 表明附生藻类的丰度会影响红树拟蟹守螺的食源组成。特别是海菖蒲生境中, 附生藻类的贡献接近50%, 这可能是因为海菖蒲叶片面积较大, 附生藻类生物量较多, 红树拟蟹守螺能更容易地获取附生藻类, 且附生藻类的

表 4 不同海草生境中食源对红树拟蟹守螺的贡献率(%)^{a)}

Table 4 Contribution rate of food sources to *Cerithidea rhizophorarum* in different seagrass habitats (%)^{a)}

生境	海草叶片	附生藻类	大型藻类	悬浮颗粒有机质	沉积物有机质
海菖蒲	14.8(0.7~37.2)	48.3(28.4~64.8)	27.3(2.2~49.2)	4.9(0.2~14.7)	4.7(0.2~14.9)
泰来草	30.3(1.1~69.0)	26.8(7.3~55.6)	27.2(1.2~63.8)	6.8(0.3~16.4)	8.9(0.5~19.1)
圆叶丝粉草	61.8(45.3~81.2)	3.1(0.1~9.8)	32.2(15.6~46.4)	1.4(0~4.8)	1.4(0~4.6)

a) 表格括号外为均值, 括号内为2.5%~97.5%置信区间值

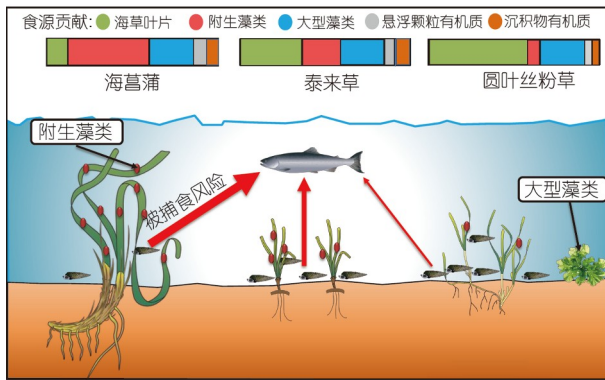


图 6 三种海草生境中红树拟蟹守螺的食源组成和被捕食风险概念图。(概念图内容引自<https://ian.umces.edu/symbols/>)
Figure 6 Schematic picture of food source composition and predation risk of *Cerithidea rhizophorarum* in the three seagrass habitats. (Schematic picture is cited from <https://ian.umces.edu/symbols/>)

C/N比值比海草低, 木质素和关键次生代谢物含量较低, 其营养质量相对海草较高, 植食动物会优先摄食附生藻类^[10,35,36]。同时, 海草床中也有部分植食动物, 在摄食纤维素含量较高且难以消化的海草叶片后, 会将叶片直接排泄出而留下附生藻类^[6,37]。另外, 大型藻类在三种海草生境中对红树拟蟹守螺的食源贡献比例相近(27%~33%), 这可能是因为大型藻类容易受到潮汐的影响, 使其在海草床内具有较好的漂浮迁移能力^[38,39], 在三种海草生境中分布较均匀, 导致红树拟蟹守螺取食到大型藻类的概率接近。另外, 悬浮颗粒有机质(1.4%~6.8%)和沉积物有机质(1.4%~8.9%)在三种海草生境中对螺的食源贡献均相对较小, 可能是因为腹足类动物更多地是通过口齿进行摄食行为, 而较少地进行滤食行为^[40,41]。海草床生境对植食动物的作用和植食动物对生境的影响是相互的, 植食动物会因为生境的不同而调整其食源组成^[10,42]。

本文研究结果表明, 红树拟蟹守螺在三种海草生境中的分布密度与其摄食海草的比例一致, 即在螺类

摄食海草组分越高的生境中, 其分布密度越大。从食源角度分析, 红树拟蟹守螺更适合生长于圆叶丝粉草这类小型海草的生境中。在海草床中, 附生藻类的生物量会随季节产生波动, 在冬季含量较低, 在夏季含量较高^[43,44], 而大型藻类的迁移性又相对较强, 分布具有一定的随机性, 只有海草稳定生长并为螺类提供长期且可靠的食物来源, 故而在海草摄食比例较高的生境中会有较多的红树拟蟹守螺分布。因此, 食物的稳定性和可获取性是影响红树拟蟹守螺栖息地选择的重要因素。

3.2 被捕食压力影响植食者栖息地的选择

在三种海草生境中, 红树拟蟹守螺分布密度与被捕食率的变化趋势相反, 即在被捕食率最高(60.0%)的海菖蒲生境中分布密度(310±61个/m²)最小, 在被捕食率最低(13.3%)的圆叶丝粉草生境中分布密度(864±178个/m²)最大。生境结构复杂程度的增加, 会提高消费者的聚集度^[45,46]。海菖蒲整体植株较大, 泰来草次之, 圆叶丝粉草较小, 海菖蒲在水中的空间高度明显高于后面两者, 使得其立体空间更大更复杂, 而复杂的空间结构会促进生物的多样性, 吸引更多的捕食者进入^[47,48], 提高了红树拟蟹守螺在海菖蒲生境中的被捕食风险, 降低了螺的栖息密度(图6)。而且更大的空间更容易形成复杂的群落组成, 会吸引更多的食物竞争者, 进一步压缩螺类的分布空间。

趋利避害是动物生存的本能, 海草生境中食物资源的可获取性和被捕食压力是红树拟蟹守螺栖息地选择的两个关键影响因素。相比于食物资源的获取, 被捕食压力可能对螺类的栖息地选择具有更大程度的影响。附生藻类由于其较高的营养质量和易取食性等特点, 成为红树拟蟹守螺的优先摄食对象^[10,35,36]。三种海草生境中, 在其他食源的丰度差异较小的情况下, 红树

拟蟹守螺对附生藻类的摄食比例随着该生境中附生藻类生物量的上升而显著增加, 凸显了附生藻类作为优先摄食对象的地位。然而, 在附生藻类生物量最多的海菖蒲生境中, 红树拟蟹守螺的分布数量最少, 在附生藻类生物量最少的圆叶丝粉草生境中分布数量最多, 这可能是螺类基于被捕食压力而做出的抉择。红树拟蟹守螺在栖息地选择的过程中, 更加注重躲避天敌的威胁, 而不是食物资源的获取。尽管影响动物栖息地选择的因素是复杂且多样的^[49,50], 但在海草床生态系统中, 植食动物受到食物链上端的影响可能比食物链下端的影响更为显著。

另外, 不同的海草种类, 可能存在营养质量(脂肪酸、氨基酸等)和关键次生代谢物(单宁、多酚和黄酮

等)的差异, 这些都可能会影响植食者的摄食偏好和生境选择^[51~53], 值得进一步深入探讨。

4 结论

在海菖蒲、泰来草和圆叶丝粉草生境中, 重要植食者红树拟蟹守螺的分布密度逐渐增大, 而被捕食率却相应减小; 同时三种海草叶片对树拟蟹守螺的食源贡献逐渐增加, 而海草叶片上附生藻类的食源贡献逐渐减少。因此, 红树拟蟹守螺在三种海草生境中分布密度、被捕食率和食源组成存在明显的差异, 食物资源的可获取性和被捕食压力是红树拟蟹守螺栖息地选择的两个关键影响因素。

参考文献

- 1 Scott A L, York P H, Duncan C, et al. The role of herbivory in structuring tropical seagrass ecosystem service delivery. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 127
- 2 Jiang Z, Huang D, Fang Y, et al. Home for marine species: seagrass leaves as vital spawning grounds and food source. *Front Mar Sci*, 2020, 7: 194
- 3 Rappe R A. Population and community level indicator in assessment of heavy metal contamination in seagrass ecosystem. *Coast Mar Sci*, 2010, 34: 198–204
- 4 Reguera P, Couceiro L, Fernández N. A review of the empirical literature on the use of limpets *Patella* spp. (Mollusca: Gastropoda) as bioindicators of environmental quality. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2018, 148: 593–600
- 5 Cardoso P G, Raffaelli D, Pardal M A. Seagrass beds and intertidal invertebrates: an experimental test of the role of habitat structure. *Hydrobiologia*, 2007, 575: 221–230
- 6 Fong J M, Lai S, Yaakub S M, et al. The diet and feeding rates of gastropod grazers in Singapore's seagrass meadows. *Botanica Marina*, 2018, 61: 181–192
- 7 Zheng F Y, Han X D, Jin Y M, et al. Interspecific differences of seagrass morphology and growth patterns and their allometry (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2012, 31: 2412–2419 [郑凤英, 韩晓弟, 金艳梅, 等. 海草形态、生长的种间差异及其相关生长关系. *生态学杂志*, 2012, 31: 2412–2419]
- 8 Ambo-Rappe R. Differences in richness and abundance of species assemblages in tropical seagrass beds of different structural complexity. *J Environ Sci Tech*, 2016, 9: 246–256
- 9 Beermann J, Boos K, Gutow L, et al. Combined effects of predator cues and competition define habitat choice and food consumption of amphipod mesograzers. *Oecologia*, 2018, 186: 645–654
- 10 Heck Jr K L, Valentine J F. Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2006, 330: 420–436
- 11 Holzer K K, Rueda J L, McGlathery K J. Differences in the feeding ecology of two seagrass-associated snails. *Estuar Coast*, 2011, 34: 1140–1149
- 12 Nagelkerken I. Ecological Connectivity among Tropical Coastal Ecosystems. Dordrecht: Springer, 2009. 357–399
- 13 Nakamoto K, Hayakawa J, Kawamura T, et al. Seasonal fluctuation in food sources of herbivorous gastropods in a subtropical seagrass bed estimated by stable isotope analysis. *J Mar Biol Ass*, 2019, 99: 1119–1125
- 14 Douglass J G, Emmett Duffy J, Canuel E A. Food web structure in a Chesapeake Bay eelgrass bed as determined through gut contents and ¹³C and ¹⁵N isotope analysis. *Estuar Coast*, 2011, 34: 701–711
- 15 Michel L N, Dauby P, Gobert S, et al. Dominant amphipods of *Posidonia oceanica* seagrass meadows display considerable trophic diversity. *Mar Ecol*, 2016, 36: 969–981
- 16 Ota N, Kawai T, Hashimoto A. Recruitment, growth, and vertical distribution of the endangered mud snail *Cerithidea rhizophorarum* A. Adams,

- 1855: implications for its conservation. *Molluscan Res*, 2013, 33: 87–97
- 17 Huang X P, Jiang Z J, Liu S L, et al. Ecology of Tropical Seagrass in China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2019. 8–62 [黄小平, 江志坚, 刘松林, 等. 中国热带海草生态学研究. 北京: 科学出版社, 2019, 8–62]
- 18 Barbeau M A, Scheibling R E. Procedural effects of prey tethering experiments: predation of juvenile scallops by crabs and sea stars. *Mar Ecol Prog Ser*, 1994, 111: 305–310
- 19 Du J, Zheng X, Peristiwady T, et al. Food sources and trophic structure of fishes and benthic macroinvertebrates in a tropical seagrass meadow revealed by stable isotope analysis. *Mar Biol Res*, 2016, 12: 748–757
- 20 Wakefield R L, Murray S N. Factors influencing food choice by the seaweed-eating marine snail *Norrisianorristi* (Trochidae). *Mar Biol*, 1998, 130: 631–642
- 21 Molis M, Scrosati R A, Ehab F E, et al. Wave-induced changes in seaweed toughness entail plastic modifications in snail traits maintaining consumption efficacy. *J Ecol*, 2015, 103: 851–859
- 22 Cai D L, Li H Y, Tang Q S, et al. The establishment of a continuous nutrient profile in the food web of the Yellow Sea and East China Sea ecosystem: results from the stable carbon and nitrogen isotope (in Chinese). *Sci China Ser C Life Sci*, 2005, 35: 123–130 [蔡德陵, 李红燕, 唐启升, 等. 黄东海生态系统食物网连续营养谱的建立: 来自碳氮稳定同位素方法的结果. 中国科学C辑: 生命科学, 2005, 35: 123–130]
- 23 Teichberg M, Fox S E, Aguila C, et al. Macroalgal responses to experimental nutrient enrichment in shallow coastal waters: growth, internal nutrient pools, and isotopic signatures. *Mar Ecol Prog Ser*, 2008, 368: 117–126
- 24 Bergfur J, Johnson R K, Sandin L, et al. Effects of nutrient enrichment on C and N stable isotope ratios of invertebrates, fish and their food resources in boreal streams. *Hydrobiologia*, 2009, 628: 67–79
- 25 France R L, Peters R H. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Can J Fish Aquat Sci*, 1997, 54: 1255–1258
- 26 Vanderklift M A, Ponsard S. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 2003, 136: 169–182
- 27 Stock B C, Semmens B X. MixSIAR GUI User Manual Version 3.1, 2016
- 28 Heck Jr K L, Orth R J. Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. In: Kennedy V S, ed. *Estuarine Perspectives*. New York: Academic Press, 1980. 449–464
- 29 Peterson B J, Thompson K R, Cowan Jr J H, et al. Comparison of predation pressure in temperate and subtropical seagrass habitats based on chronographic tethering. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 224: 77–85
- 30 Schrandt M N, Switzer T S, Stafford C J, et al. Similar habitats, different communities: fish and large invertebrate assemblages in eastern Gulf of Mexico polyhaline seagrasses relate more to estuary morphology than latitude. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2018, 213: 217–229
- 31 Klumpp D W, Salita-Espinosa J S, Fortes M D. The role of epiphytic periphyton and macroinvertebrate grazers in the trophic flux of a tropical seagrass community. *Aquat Bot*, 1992, 43: 327–349
- 32 Unabia C R C. The snail *Smaragdia bryanae* (Neritopsina, Neritidae) is a specialist herbivore of the seagrass *Halophila hawaiiiana* (Alismatidae, Hydrocharitaceae). *Invertebr Biol*, 2011, 130: 100–114
- 33 Jensen K R. Factors affecting feeding selectivity in herbivorous Ascoglossa (Mollusca: Opisthobranchia). *J Exp Mar Biol Ecol*, 1983, 66: 135–148
- 34 de los Santos C B, Onoda Y, Vergara J J, et al. A comprehensive analysis of mechanical and morphological traits in temperate and tropical seagrass species. *Mar Ecol Prog Ser*, 2016, 551: 81–94
- 35 Marco-Méndez C, Ferrero-Vicente L M, Prado P, et al. Epiphytes and nutrient contents influence *Sarpa salpa* herbivory on *Caulerpa* spp vs. seagrass species in Mediterranean meadows. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2017, 184: 54–66
- 36 Vizzini S, Sarà G, Michener R H, et al. The trophic role of the macrophyte *Cymodocea nodosa* (Ucria) Asch. In a Mediterranean saltworks: evidence from carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Bull Mar Sci*, 2002, 71: 1369–1378
- 37 Larkum A W, Orth R J, Duarte C M. Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Dordrecht: Springer, 2006: 159–192
- 38 Biber P D. Transport and persistence of drifting macroalgae (Rhodophyta) are strongly influenced by flow velocity and substratum complexity in tropical seagrass habitats. *Mar Ecol Prog Ser*, 2007, 343: 115–122
- 39 Arina N, Raynusha C, Hidayah N, et al. Coralline macroalgae contribution to ecological services of carbon storage in a disturbed seagrass meadow. *Mar Environ Res*, 2020, 162: 105156
- 40 Cox T E, Murray S N. Feeding preferences and the relationships between food choice and assimilation efficiency in the herbivorous marine snail *Lithopoma undosum* (Turbinidae). *Mar Biol*, 2006, 148: 1295–1306

- 41 Borell E M, Foggo A, Coleman R A. Induced resistance in intertidal macroalgae modifies feeding behaviour of herbivorous snails. *Oecologia*, 2004, 140: 328–334
- 42 Eggertsen M, Chacin D H, Åkerlund C, et al. Contrasting distribution and foraging patterns of herbivorous and detritivorous fishes across multiple habitats in a tropical seascape. *Mar Biol*, 2019, 166: 51
- 43 Nelson W G. An evaluation of factors controlling the abundance of epiphytes on *Zostera marina* along an estuarine gradient in Yaquina Bay, Oregon, USA. *Aquat Bot*, 2018, 148: 53–63
- 44 Horinouchi M. Review of the effects of within-patch scale structural complexity on seagrass fishes. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2007, 350: 111–129
- 45 Jinks K I, Brown C J, Rasheed M A, et al. Habitat complexity influences the structure of food webs in Great Barrier Reef seagrass meadows. *Ecosphere*, 2019, 10: e02928
- 46 Duffy J E. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser*, 2006, 311: 233–250
- 47 Barnes R. Spatial stability of macrobenthic seagrass biodiversity. *Mar Ecol Prog Ser*, 2013, 493: 127–139
- 48 Meadows P, Campbell J. Habitat selection by aquatic invertebrates. *Adv Mar Biol*, 1972, 10: 271–382
- 49 Yeager M E, Hovel K A. Structural complexity and fish body size interactively affect habitat optimality. *Oecologia*, 2017, 185: 257–267
- 50 Vergés A, Pérez M, Alcoverro T, et al. Compensation and resistance to herbivory in seagrasses: induced responses to simulated consumption by fish. *Oecologia*, 2008, 155: 751–760
- 51 Zidorn C. Secondary metabolites of seagrasses (Alismatales and Potamogetonales; Alismatidae): Chemical diversity, bioactivity, and ecological function. *Phytochemistry*, 2016, 124: 5–28
- 52 Huang X P, Jiang Z J. Research progress of the transfer process of organic carbon through food chain in seagrass bed (in Chinese). *Adv Earth Sci*, 2019, 34: 480–487 [黄小平, 江志坚. 海草床食物链有机碳传递过程的研究进展. *地球科学进展*, 2019, 34: 480–487]
- 53 Hernán G, Castejón I, Terrados J, et al. Herbivory and resource availability shift plant defense and herbivore feeding choice in a seagrass system. *Oecologia*, 2019, 189: 719–732

Key factors affecting herbivore habitat selection in tropical seagrass beds

HE JiaLu^{1,4}, JIANG ZhiJian^{1,2,3,4}, CUI LiJun^{1,4}, WU YunChao^{1,2,3}, LIU SongLin^{1,2,3},
LI JinLong^{1,4}, LI LingLan^{1,4}, FANG Yang^{1,4} & HUANG XiaoPing^{1,2,3,4}

¹ Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China;

² Innovation Academy of South China Sea Ecology and Environmental Engineering, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301, China;

³ Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory, Guangzhou 511458, China;

⁴ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Seagrass beds are highly productive ecosystems that provide habitat and food sources for fishes and invertebrates. Herbivores are the critical link between primary producers and secondary consumers and maintain the biodiversity and complexity of food web structures in seagrass beds. Herbivore habitat selection in different seagrass habitats is influenced by food source composition, predation risks, and other factors; however, research is needed to better understand how habitat selection influences the biodiversity maintenance mechanism in seagrass beds. In this study, the distribution and predation rate of *Cerithidea rhizophorarum*, an important herbivorous sea snail found in tropical seagrass beds, was studied using field investigations and *in-situ* experiments. Three seagrass habitats were selected, which included the seagrass species *Enhalus acoroides*, *Thalassia hemprichii*, and *Cymodocea rotundata*. Dual stable isotope techniques were also used to investigate the food source composition of *C. rhizophorarum*. The results showed that the leaf area of *E. acoroides*, *T. hemprichii*, and *C. rotundata* were $(124.76 \pm 19.72) \text{ cm}^2$, $(10.25 \pm 5.54) \text{ cm}^2$, and $(5.98 \pm 1.06) \text{ cm}^2$, respectively. Leaf toughness was measured to be $(1.41 \pm 0.34) \text{ N}$, $(0.51 \pm 0.14) \text{ N}$, and $(0.18 \pm 0.03) \text{ N}$, respectively, and the corresponding leaf epiphyte biomasses were $(16.34 \pm 6.79) \text{ g/m}^2$, $(4.29 \pm 1.98) \text{ g/m}^2$, and $(1.93 \pm 0.68) \text{ g/m}^2$, respectively. The distribution density of *C. rhizophorarum* showed a trend of *E. acoroides* < *T. hemprichii* < *C. rotundata* habitats, while the predation rate exhibited the opposite trend. Also, the $\delta^{13}\text{C}$ values of *E. acoroides*, *T. hemprichii* and *C. rotundata* were $(-8.26 \pm 0.25)\text{‰}$, $(-8.45 \pm 0.18)\text{‰}$, and $(-8.81 \pm 0.26)\text{‰}$, respectively. The corresponding $\delta^{15}\text{N}$ values were $(11.11 \pm 0.18)\text{‰}$, $(10.98 \pm 0.87)\text{‰}$, and $(8.11 \pm 0.74)\text{‰}$, respectively. The $\delta^{13}\text{C}$ values of *C. rhizophorarum* were $(-9.35 \pm 0.60)\text{‰}$, $(-8.84 \pm 0.35)\text{‰}$, and $(-8.20 \pm 0.25)\text{‰}$, respectively. The $\delta^{15}\text{N}$ values were $(11.76 \pm 0.27)\text{‰}$, $(11.91 \pm 0.51)\text{‰}$, and $(11.10 \pm 0.48)\text{‰}$, respectively. Based on Bayesian Mixed Model (MixSIAR) analysis, we found that the diet contribution of *E. acoroides*, *T. hemprichii*, and *C. rotundata* to *C. rhizophorarum* were 14.8%, 30.3%, and 61.8%, respectively. The diet contributions of epiphytes were 48.3%, 26.8%, and 3.1%, respectively. The contribution of macroalgae ranged consistently from 27.2% to 32.2%. The contribution of particulate organic matter and sediment organic matter was relatively small. Overall, there were significant differences in the distribution density, predation rate, and food source composition of *C. rhizophorarum* among the three seagrass habitats. Food accessibility and the threat from natural predators were the two key factors that affected habitat selection.

seagrass, herbivore, stable isotope, food source, predation stress, habitat selection

doi: 10.1360/SSV-2020-0365