

DOI: 10.5846/stxb201312253024

丛日杰, 吴星兵, 李枫, 张欣宇, 侯艳超, 张永忠, 郝志, 张星烁. 稳定同位素分析在鸟类生态学中的应用. 生态学报, 2015, 35(15): 4945-4957.

Cong R J, Wu X B, Li F, Zhang X Y, Hou Y C, Zhang Y Z, Hao Z, Zhang X S. Application of stable isotope analysis in avian ecology. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(15): 4945-4957.

稳定同位素分析在鸟类生态学中的应用

丛日杰^{1,2}, 吴星兵^{1,3}, 李 枫^{1,*}, 张欣宇¹, 侯艳超¹, 张永忠², 郝 志¹, 张星烁¹

1 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040

2 连云港市林业技术指导站, 连云港 222001

3 连云港市锦屏高级中学, 连云港 222021

摘要: 稳定同位素作为一种自然标记物是研究鸟类生态学的重要工具之一, 与传统研究方法相比其呈现的信息更为真实全面, 是一种日趋成熟的鸟类生态学研究方法。近几年该方法在鸟类迁徙生态学、取食生态学等方面取得较大成就, 展现出传统研究方法无可比拟的优越性。但目前该方法在我国鸟类生态学上的应用较少, 基于此, 从迁徙、取食等方面分别阐述稳定同位素在鸟类生态学上的应用, 以促进我国鸟类生态学的快速发展和推动稳定同位素生态学与其它学科的交叉融合。

关键词: 稳定同位素分析; 迁徙生态学; 营养分配策略; 季节间相互作用

Application of stable isotope analysis in avian ecology

CONG Rijie^{1,2}, WU Xingbing^{1,3}, LI Feng^{1,*}, ZHANG Xinyu¹, HOU Yanchao¹, ZHANG Yongzhong², HAO Zhi¹, ZHANG Xingshuo¹

1 College of Wildlife Resources, Northeast Forest University, Harbin 150040, China

2 Forestry Technical Guidance Station of Lianyungang City, Lianyungang 222001, China

3 Lianyungang Jinping High School, Lianyungang 222021, China

Abstract: Stable isotopes as natural markers are important tools to study avian ecology. Compared with traditional methods, stable isotopes enable accurate and complete analyses. Stable isotope analysis has gradually become an established avian ecology research method. In recent years, the method has made great achievements in the study of bird migration and forage ecology, showing incomparable superiority over other methods. However, the stable isotope analysis method has been rarely applied in the research of avian ecology in China. To promote rapid development of avian ecology and accelerate stable isotope ecology and other interdisciplinary integration, this review illustrates the application of stable isotope analysis in avian ecology.

Key Words: stable isotope analysis; forage ecology; nutrient-allocation strategies; seasonal interactions

上世纪 90 年代末稳定同位素技术广泛应用于动物学领域, 在国外已成功应用于哺乳动物^[1-2]、鱼类^[3]、昆虫^[4]及鸟类^[5]生态学研究。在鸟类生态学方面, 稳定同位素主要应用于迁徙生态^[6-8]、取食生态^[9]、群落生态^[10]等方面。稳定同位素分析技术在生态学上的广泛应用, 促使稳定同位素生态学学科的诞生^[11], 作为一种高效的生态学分析技术, 在国内鸟类生态学方面应用较少, 仅在鸟类取食生态学^[12-14]方面有少量研究, 在其它领域的应用尚属空白。鉴于以上, 本文分别从鸟类迁徙生态学、取食生态学及其他应用方面系统的阐述

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30770309, 31071940)

收稿日期: 2013-12-25; 修订日期: 2014-12-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lifeng604@163.com

稳定同位素的应用,旨在为稳定同位素技术在我国鸟类生态学上的应用提供理论支持,并推动稳定同位素生态学领域与其它学科的交叉融合。

1 稳定同位素及其应用原理

同位素是质子数相同中子数不同的同一原子,稳定同位素是不具放射性的同位素。由于稳定同位素在自然界中含量较少,用相对含量表示其存在程度,相对含量用丰度表示。稳定同位素丰度表示为样品与标准物之间偏差的千分数。

$$\delta R_{\text{sample}}(\text{‰}) = (R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}} \times 1000$$

式中, δR_{sample} 为被测材料的同位素组成; R_{standard} 为标准物的同位素比值,标准物信息见表 1。

表 1 常见稳定同位素国际标准物及其用途

Table 1 Summary of most commonly used stable isotope standards and applications

元素 Element	符号 Notation	测量比率 Isotope ratio	国际标准 National standard	用途 Application
氢 Hydrogen	δD	D/H	SNOW/SLAP	迁徙
碳 Carbon	$\delta^{13}\text{C}$	$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	PDB	食性、食物网结构、迁徙
氮 Nitrogen	$\delta^{15}\text{N}$	$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$	AIR- N_2	迁徙、确定营养级位置
氧 Oxygen	$\delta^{18}\text{O}$	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$	SNOW/PDB/SLAP	迁徙、气候变化对鸟类的影响
硫 Sulfur	$\delta^{33}\text{S}$	$^{33}\text{S}/^{32}\text{S}$	CDT	污染、疾病对鸟类的影响
锶 Strontium	$\delta^{88}\text{Sr}$	$^{88}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	SRM987	迁徙、古生物年代追溯

表 2 景观水平同位素丰度变化情况(改自 Hobson 2005^[15])

Table 2 Isotopes ratio varied in landscapes level(rewrite by Hobson 2005^[15])

对比 Contrast	同位素 Isotope
C-3 到 C-4, C-3 到 CAM 光合路径 C-3 to C-4, C-4 to CAM photosynthetic pathway	$\delta^{13}\text{C}$ 增加
C-4 到 CAM 光合路径 C-4 to CAM photosynthetic pathway	δD 增加
陆地到海域 Terrestrial to marine	$\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{33}\text{S}$, δD , $\delta^{18}\text{O}$ 增加
近海到远海 Inshore to offshore 旧土到新土 Older soils to younger soils	$\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{33}\text{S}$ 下降, $\delta^{88}\text{Sr}$ 下降
低海拔到高海拔 Low elevation to high elevation	$\delta^{13}\text{C}$ 增加, δD , $\delta^{18}\text{O}$ 下降
低纬度到高纬度 Low latitudes to high latitudes	δD , $\delta^{18}\text{O}$ 下降

稳定同位素之间虽然没有明显的化学性质差别,但其物理性质(如在气相中的传导率、分子键能、生化合成和分解速率等) 因质量上的不同而有微小的差异,导致它们在化学反应前后同位素组成上有明显差异,这种现象叫做同位素效应。使用自然界中稳定同位素作为示踪者的主要原理是同位素在化学、物理和生物过程中发生同位素效应,因为分馏程度的差异导致不同的生物组织及同一生物组织的不同部位具有不同的同位素组成^[16]。生物组织中同位素反应的是当地食物网的化学特性,所以动物组织(血液 羽毛或者肌肉) 中同位素丰度会随着生物、气候及地理过程的变化而变化^[17-19]。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^[20-23]。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,因此同位素是动物生存状况的理想指示者。

一般来说,不同组织反映不同时间尺度内环境中同位素的变化。一些组织如活体、红细胞反应的是过去几天^[21,24];血液反应的是几周^[25-26]肌肉和骨骼反应的是个月或几年^[21],羽毛和毛发反应动物生长期间其所食食物内同位素的变化^[21,25]。对于鸟类而言,一些内部代谢的角质组织(如;羽毛、爪、甲) 一旦形成就不会发生变化,将一直保留到下一次换羽^[27]。因此可以通过某一固定时间段取样,根据取样组织内同位素丰度估计该时间段内鸟类的生态学信息及地理来源^[28-29]。

2 稳定同位素在鸟类生态学研究中的优势和进展

研究鸟类生态学的传统方法包括环志、无线电追踪、雷达等,虽然环志能够直观的提供鸟类来源信息,但是能够回收的环志个体数量非常少^[30],且反应的数据存在一定的片面性。卫星追踪器、无线电追踪及雷达仅适合大型鸟类,地理追踪器(geolocators)的纬度精度受栖息植被影响较大。与传统方法相比稳定同位素分析方法具有明显优势:不像环志和标记重捕法,必须依赖前期抓捕的鸟类个体为研究基础;同位素信息较易获得,可从活体取样,也可以从标本上获得^[31];同位素作为自然标记物能在个体、种群、群落、生态系统等不同层次全面真实的反应鸟类各阶段的生活史特征和鸟类与其栖息环境之间的依存关系。

近年来,人们常用同位素技术开展鸟类在近海与远海、海洋与陆地、海洋与淡水等各个生态系统内部或之间的鸟类生态学研究(表2)。但此技术也存在不足,同位素应用于鸟类学研究需满足:在不同栖息地生存的鸟类拥有不同的同位素比率,或在鸟类各个生活史阶段,所栖息的生境具有明显同位素差异的条件,否则该技术的研究效率将大大降低。目前稳定同位素在鸟类生态学上的进展包括:研究种群的迁徙生态学,种群的取食情况、食物网和营养级结构、营养利用策略等方面。本文将从以下几个方面逐一阐述稳定同位素分析在鸟类生态学上的应用。

2.1 稳定同位素在迁徙生态学上的应用

稳定同位素用于研究鸟类迁徙须满足:(1)研究对象的分布范围具有明显的同位素组成差异。(2)个体组织中的同位素信息能够反应生长过程中所栖息环境的同位素变化。(3)了解物种的生活史信息。以往利用稳定同位素研究鸟类迁徙生态学的研究方向包括:首先量化栖息地降水中 δD 、 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{18}O$ 与鸟组织内 δD 、 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{18}O$ 的相关性,依据同一地理环境下,种群新生组织同位素组成与自然界中同位素分布一致的规律^[28],定性的研究候鸟在繁殖地和越冬地之间的迁徙情况;其次依据鸟组织内 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 和 δD 所反应的取食、食物网结构及迁徙方面的信息,在种群或个体水平研究生活史中的某一阶段对迁徙鸟类适合度及行为的影响^[18,32-34]。

研究内容可以细化为以下几方面:(1)利用降水内 δD ^[35-36]与鸟羽毛内 δD 的关系,确定迁徙鸟类的分布范围、迁徙来源^[37-38]、迁徙形式^[39],最终建立繁殖地、越冬地和中转站间的迁徙连接^[40],量化迁徙链接的程度。(2)根据鸟类在不同光合类型植物主导的食物网之间的运动,利用鸟类组织内 $\delta^{13}C$ 组成差异,区分栖息地内的留鸟和候鸟^[41-43];(3)依据种群水平羽毛内 δD 变化和取食差异情况,研究鸟类的繁殖扩散和出生扩散^[44-45]。根据以上可将同位素在迁徙生态学上的应用简单归纳为:迁徙来源、迁徙连接、扩散和季节间相互作用。

2.1.1 迁徙来源

Hobson 等学者最初利用羽毛中的 δD 研究越冬地5种鸣禽的迁徙来源^[29],随着同位素分析方法的日趋成熟, $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 、 $\delta^{87}Sr$ 、 $\delta^{18}O$ 等多种同位素被同时应用于迁徙来源的研究中(表1)。Duxbury^[36,46]等人在穴小鸮(*athene cunicularia hypugaea*)的10个越冬地和14个繁殖地收集穴小鸮的体羽和飞羽,根据繁殖地和越冬地穴小鸮羽毛内 δD 、 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 的关系,研究穴小鸮越冬地种群的繁殖来源。结果表明:在加拿大繁殖的穴小鸮到墨西哥中部越冬。由于欧柳莺(*Phylloscopus trochilus*)的两个亚种(*Phylloscopus trochilus trochilus*和*Phylloscopus trochilus acredula*)具有不同迁徙路线和越冬地,Chamberlain^[47]等人在繁殖期验证欧柳莺*trochilus*和*acredula*亚种飞羽内 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 是否能准确反应二者越冬地信息,结果表明*acredula*亚种在瑞典北部繁殖,欧柳莺*trochilus*亚种在瑞典南部繁殖,且*acredula*羽毛内的 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 值明显高于欧柳莺亚种,但两亚种的越冬地点仍不能确定。Bensch^[48]等人增加越冬地(非洲)欧柳莺两亚种样本,对二者的繁殖期越冬来源继续研究,结果表明在瑞典北部繁殖的*acredula*亚种羽毛内 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 与非洲南部越冬个体内 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 一致,在瑞典南部繁殖的欧柳莺亚种羽毛内 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 与非洲西部越冬个体内的 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 具有一定的相关性,说明*trochilus*和*acredula*亚种越冬地分别为西非和南非,与环志结果一致。

Yohannes^[49]等人对在同一繁殖地繁殖的大苇莺 (*Acrocephalus arundinaceus*) 噪大苇莺 (*Acrocephalus stentoreus*) 及二者杂交种的越冬地进行溯源,通过分析 3 种成鸟在外部形态、尾羽中 δD 、 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 的异同,及比较尾羽内 δD 与降水中的 δD 差异,追溯 3 种鸟的越冬地。结果表明;虽然大苇莺和噪大苇莺具有相似的生态学习性,但二者越冬地不同。大苇莺和杂交种的越冬地在非洲,噪大尾莺的越冬地为印第安。Bairlein 等^[6,20]利用 δD 及地理追踪器研究发现来自阿拉斯加的穗鹀 (*Oenanthe oenanthe*) 主要在东非越冬,来自加拿大东部的极地鸟类主要在西非越冬。该研究第一次证明迁徙鸣禽有能力将旧大陆非洲生态系统和新大陆极地区域联系起来。以上研究表明运用多重^[50]同位素 (δD 、 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 、 $\delta^{88}Sr$) 分析和辅助设备能更准确的确定鸟类迁徙来源。

鸟类到达繁殖地、越冬地及中转站的时间对于迁徙鸟类有重要影响,到达的时间越早越能占据有利资源^[22, 51-52]。评价迁徙鸟类到达繁殖地、越冬地及迁徙中转站是鸟类学研究的难点之一,Abby^[53]利用王绒鸭 (*Somateria spectabilis*) 血液中 $\delta^{13}C$ 的转换率估计其到达阿拉斯加北部繁殖地的时间,研究表明红细胞内同位素发生转变的时间是 6 月 4—9 日,表明王绒鸭在 6 月 4—9 日到达阿拉斯加北部繁殖地。此结果与卫星跟踪器的调查结果一致,说明同位素分析是研究鸟类生活史阶段相对简单经济的方法。

2.1.2 迁徙连接

迁徙连接是指个体在繁殖地、越冬地以及迁徙中转站之间的运动^[54],迁徙连接的强弱影响迁徙鸟类对自然选择压力的反应程度。若迁徙连接较弱,来自同一个繁殖种群的个体迁徙到不同的越冬地,迁徙个体在越冬地的混合导致种群内部发生基因交流,并阻止某一种群在越冬地产生较强的适应性;若迁徙链接较强,则同一繁殖地的个体均迁徙到同一越冬地,繁殖期和越冬期的自然选择压力,导致个体产生较强的适应性,使其在遗传学和形态学上产生分化,最终导致亚种形成。因此研究迁徙连接的程度是理解迁徙动物的基础生物学过程,可以了解上个季节种群动态对下个季节种群动态的影响;研究迁徙连接的形式可以了解动物的迁徙进化、基因结构和生活史特征,对物种的生态学、生物进化和迁徙生物的保护具有重要影响^[54-57]。

近几十年,同位素分析已经被广泛应用于鸟类迁徙连接的研究中,环境中的同位素在营养吸收的过程中通过食物链传递到植物体内^[58-59],在高营养级动物体内同位素组成反应的是动物组织生长地的同位素信息。动物组织内同位素的地理变异为确定迁徙种群时间和空间的地理来源提供同位素基础,如 Norris^[60]等人将橙尾鸫尾羽中的 δD 信息与繁殖多度结合起来研究橙尾鸫在繁殖地和越冬地之间的迁徙连接及迁徙形式。Clegg^[61]等人利用同位素和微卫星研究威尔逊莺的迁徙形式及其在繁殖地和越冬地之间的迁徙连接,研究结果表明威尔逊莺的迁徙形式为跳跃式迁徙,在美国最北部繁殖,在美国中部的最南部越冬,另外同位素信息表明沿海繁殖鸟在墨西哥西部越冬,而西部鸟类则在内陆及墨西哥东部的高海拔地区越冬。Procházka^[62]利用环志和 $\delta^{15}N$ 、 $\delta^{13}C$ 研究芦苇莺 (*Acrocephalus scirpaceus*) 的迁徙连接,结果表明芦苇莺有西南和东南两条迁徙路线,在繁殖期由于两条迁徙路线上的芦苇莺体内 $\delta^{15}N$ 差异较大,证实在非洲出现越冬地分离,越冬地未知的芦苇莺种群属于东南迁徙路线。

2009 年 Hobson^[63]首次运用 δD 量化欧洲斑尾林鸽种群结构和迁徙连续性,探究不同地区狩猎管理的有效性,在法国冬季狩猎的斑尾林鸽主要 (>54%) 来自当地及周边地区的留鸟,30% 是来自芬诺斯堪底亚 (芬兰,挪威,瑞典,丹麦之总称) 的中距离迁徙鸟类,仅有 13% 是来自俄罗斯西北部的长距离迁徙鸟类。在法国西南部狩猎的大部分斑尾林鸽为来自北方地区的迁徙鸟,在法国狩猎的斑尾林鸽居留类型的差异表明;不同地区狩猎管理存在一定差异。2004 年以后 Deborah, Franks, James, Wakelin, Kelly 等人^[22, 64]研究濒危物种水栖苇莺 (*Acrocephalus Paludicola*)、西滨鹬 (*Calidris mauri*) 蓝燕 (*Hirundo atrocaerulea*)、纹霸鹟 (*Empidonax trailii*) 的迁徙形式及迁徙连接,都是利用在繁殖地或非繁殖地不同的地理种群间个体羽毛内 δD 、 $\delta^{15}N$ 和 $\delta^{13}C$ 的相似性或已有的 δD 、 $\delta^{15}N$ 、 $\delta^{13}C$ 同位素地图对比来建立迁徙连接。由于湿地中的 δD 与预测的降水 δD 可能存在差异,所以研究水鸟时不建议使用陆地上的同位素地图,但可以通过评价地理种群间羽毛和爪的同位素变异程度确定迁徙连接如 Clark^[65]。

建立繁殖地和越冬地的联系是研究鸟类迁徙连接的重要环节,从 Hobson^[29]发表以来,利用稳定同位素分析研究繁殖地和越冬地之间关系的研究逐渐增多。如 Hobson^[66]利用 δD 和 $\delta^{13}C$ 研究比氏夜鸫 (*Catharus icknelli*) 在不同繁殖地间羽毛内 δD 差异,以此评价各个繁殖种群对越冬种群的贡献率及探究越冬种群是否为混合种群,结果表明繁殖地之间羽毛内 δD 相似度较大说明具有较强的出生地扩散,越冬种群来自更北的繁殖区域且为混合种群。Rubenstein^[56]分别将黑喉蓝林莺 (*Dendroica caerulescens*) 在繁殖地(北美)和越冬地(大安第斯群岛)羽毛内 δD 、 $\delta^{13}C$ 与当地的经纬度建立回归模型以此探究越冬种群的繁殖纬度。结果表明在繁殖地 δD 和 $\delta^{13}C$ 随纬度的增加而下降,在越冬地 δD 和 $\delta^{13}C$ 随经度的减小而增加,因此部分来自北部繁殖区的黑喉蓝莺主要在西部的古巴和牙买加越冬,来自南部繁殖区的黑喉蓝莺主要在伊斯帕尼奥拉岛和波多黎各岛越冬。同时在最北部 4 个岛屿内建立繁殖期黑喉蓝莺羽毛内 δD 、 $\delta^{13}C$ 与繁殖经度的回归模型,依据此模型推断越冬种群的繁殖经度,结果表明黑喉蓝莺越冬种群繁殖于北美,并且由多个经度取样点的繁殖种群混合而成。此外迁徙连接的强弱也能导致部分个体的归家冲动(philopatry)和出生地扩散。

2.1.3 扩散

扩散是生物的最基本特征之一和栖息地选择的空间行为。它不仅对于鸟类的地理分布、种群结构与数量动态具有重要意义,而且在鸟类种群遗传结构和遗传多样性、种群生存、灭绝与重建,以及进化等方面起着极为重要的作用。扩散是指鸟类个体相互远离的单线性运动过程,包括出生地与繁殖地(出生地扩散)和繁殖地与繁殖地之间(繁殖扩散)的扩散。

利用同位素技术研究鸟类扩散时^[44-45],可以根据鸟组织中的稳定同位素比率计算个体的扩散距离,鉴别从其他地方扩散到某一种群的个体,并且不需要预先标记或抓捕个体。Graves^[45]通过 7a 连续研究,从归家冲动和出生地扩散两种角度报道了繁殖地黑喉蓝林莺羽毛内同位素特点;在研究地海拔每增加 1000 m, C3 植物的 $\delta^{13}C$ 增加 1.1‰,而黑喉蓝林莺成鸟羽毛内 $\delta^{13}C$ 也有类似的变化规律,海拔每增加 1000 m,羽毛内的 $\delta^{13}C$ 增加 1.3‰,说明成鸟每年都回到出生地去繁殖,因此黑喉蓝林莺成鸟有较强的归家冲动,而亚成体羽毛内 $\delta^{13}C$ 不具备这种明显的变化规律,可能是由于亚成体存在一定程度的出生地扩散引起的。Hobson^[44]运用同位素方法检查繁殖于加拿大的橙尾鸫莺和橙顶水鸫 (*Seiurus aurocapillus*) 种群的繁殖扩散和出生地扩散,研究表明橙尾鸫莺和橙顶水鸫种群内羽毛同位素变化是由于在其它地区繁殖或出生的个体扩散到研究区域造成,一般来说繁殖区的亚成体羽毛内同位素变异性较高。也可以通过建立同位素地图方式研究鸟类扩散,这种方法要了解鸟类的换羽地点(繁殖地或越冬地),根据种群内同位素的变异范围,提取物种的有效迁徙信息,如 Meehan 和 Lott^[43,67]。

Meehan 发现在北美库氏鹰 (*Accipiter cooperii*) 繁殖地降水中 δD 的纬度分辨率为 1.5°;在同位素等高线较宽的地区, δD 的纬度分辨率下降到 2°或者更多。Lott 发现生活在内陆和海域的 9 种猛禽羽毛内 δD 和 $\delta^{33}S$ 具有较大差异,海域生活的猛禽羽毛内 δD 、 $\delta^{33}S$ 明显偏大,因此种群内同位素的变异范围可能暗示不同的纬度来源及生境信息。此外也可以使用多重同位素相结合以对其来源进行精确定位^[67-68],或将同位素与追踪元素相结合来研究鸟类的扩散^[40,66,69]。

2.1.4 季节间相互作用

季节间的相互作用是指在发生在上一个季节的事件在以后的生活史阶段对个体或种群产生的影响,季节间的相互作用能影响个体存活及种群动态^[70]、迁徙鸟类的行为生态学及进化过程;如个体的繁殖策略及遗传分化^[71]。了解季节间的相互作用对于揭示鸟类的个体适合度、生活史权衡、种群动态具有重要作用。同位素分析主要从冬季食物质量、栖息地分布对身体情况、到达繁殖地时间及对繁殖成效等几个相互影响环节研究迁徙鸟类个体水平在季节间的相互作用。

在 Norris^[72]综述中较详细的介绍冬季栖息地质量对鸟类个体水平季节间相互作用的影响,迁徙鸟类冬季占据质量较高的栖息地其春季到达繁殖地的时间较早,反之则较晚^[70,73-76]。关于橙尾鸫莺季节间相互作用的研究较为全面,如 Marra^[73]根据橙尾鸫莺组织及越冬地的 $\delta^{13}C$ 特点判断,到达繁殖地较早的个体,其身体情况

较好且来自质量较高的越冬地。Norris^[75]利用 $\delta^{13}\text{C}$ 研究种个体水平季节间相互作用,研究表明长距离迁徙鸟类其繁殖成效受越冬地质量影响,如越冬地质量影响雄性橙尾鸲莺到达繁殖地的时间,而这种影响将反作用于繁殖的关键阶段,包括孵化的个体数量。占据质量较好的越冬地,在繁殖地能孵化较多的个体数量且比晚到达的个体提前1个月左右进入繁殖期。Norris^[77]利用 δD 和光谱反射评价繁殖期能量投入对橙尾鸲莺换羽地点及羽毛颜色的影响,研究发现若雄性橙尾鸲莺在繁殖期投入较高的能量,则在迁徙过程中换羽,且羽色较暗;如繁殖期投入较低或不投入能量该鸟则在繁殖地换羽,且羽色较鲜艳。Sorensen^[78]利用 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 研究小海雀(*Ptychoramphus aleuticus*),非繁殖期食物对繁殖行为的影响,结果表明在2—4月雌鸟以较高能量的绕足类(*Neocalanus* spp)为食物,繁殖较早产较大体积的卵;而以较低能量的岩鱼(*Sebastes* spp)为食物的雌鸟则繁殖较晚,产卵体积较小。Inger^[8]利用 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 揭示转移效应对长距离迁徙鸟类繁殖成本的影响,研究表明由于黑雁亲鸟须照顾幼鸟,所以被驱赶到质量较差的越冬地越冬,而未繁殖鸟则在质量较好的越冬地越冬,最后导致繁殖鸟在下个繁殖期不进行繁殖,此结果也是由于个体水平季节间相互影响所致。

Norris, Marra, Sorensen 和 Inger 主要研究迁徙鸟类越冬生态对繁殖行为的影响,通过在繁殖地捕鸟,利用羽毛中同位素推断迁徙鸟类的繁殖前期食物、越冬食物、越冬栖息地及分布。以上研究表明越冬栖息地的质量影响迁徙鸟类的身体状况进而影响其到达繁殖地的时间、产卵体积大小、繁殖行为及存活率。

2.2 稳定同位素在取食生态学上的应用

消费者组织中稳定同位素比率所反应的是组织合成过程中消费者所同化的食物中同位素比率^[20];消费者在取食、消化、吸收及同化过程中伴随着同位素的转移,最终导致食物和消费者组织内的同位素比率也存在一定差异;如果动物在具有同位素差异的地理区域运动,由于组织间转化率的差异导致不同组织(如:羽毛、爪、血液、肌肉、骨骼等)能整合不同空间尺度的取食信息^[18]。因此可以用消费者组织中的同位素比率进行取食生态学研究。如利用 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 研究鸟类营养级关系^[19, 22]、食性^[21-22, 79]所占据的生态位^[80]及群落结构^[81]等。

在鸟类取食生态学研究,肌肉组织通常作为稳定同位素分析的对象^[73, 82],当了解换羽时间及形式时,羽毛和爪成为研究取食生态学的理想材料,羽毛中同化的同位素信息反应的是羽毛生长地食物网内的同位素信息^[21]。但羽毛属于内部代谢,长到一定程度便不再生长,因此羽毛记录离散的生长信息;而爪属于连续生长,记录连续的生长信息^[83],骨骼(骨胶原)由于代谢周期较长,记录了鸟类长期的取食信息多用于研究灭绝物种的取食信息^[79]。鉴于同位素在动物组织内具有以上特点,同位素分析取食生态学具有以下优势^[80]:(1) $\delta^{13}\text{C}$ 仅仅反映那些确实被动物吸收并同化的食物,而不是所有被取食的食物。(2)稳定同位素测定捕食者营养级位置是建立在测定组织内同位素的代谢比率基础上且反映捕食者长期的食性特征。

2.2.1 食物组成及营养级结构研究

在鸟类学研究中利用1种或多种同位素研究种内及种间的营养结构和食物选择,进行以上研究时首先需计算同位素在某一物种组织内的转换率及营养级(TEFs)^[21, 25, 53, 84]。利用同位素研究食性及营养级较早的研究为Romanek^[85]等利用成鸟羽毛及反刍食物中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 研究林鸲(*Mycteria americana*)的觅食行为及营养级水平,研究发现林鸲的食物主要以淡水生物为主。同位素也可以确定灭绝物种的食性及以营养级位置。如Hobson^[79]利用 $\delta^{15}\text{N}$ 研究灭绝物种大海雀骨骼中 $\delta^{15}\text{N}$ 丰度及其所在的营养级位置,研究表明大海雀占据营养级位置是3—5。Hobson^[86]研究加拿大北方森林和南方湿地草原两种不同生境下鸣禽营养级位置差异,研究表明两种生境下鸣禽羽毛内 $\delta^{13}\text{C}$ 无明显差异,但 $\delta^{15}\text{N}$ 差异显著,此结果说明评价不同生境下同一物种的营养级位置时不可使用同一线性模型。

同位素可以研究水鸟的营养级分割和食性改变问题,如Manuela^[87]研究发现不同年龄和性别的大海燕(*Macronectes giganteus*)出现营养级分离。易现锋^[12]等发现高寒草甸生态系统经人为灭鼠后大鸕食性发生了变化,灭鼠前主要以小型哺乳类为食,灭鼠后主要以雀形目鸟类为食,处在4.23左右的营养级位置。Podlesak^[88]利用呼吸、血液、排泄物、羽毛中 $\delta^{13}\text{C}$ 研究鸣禽在迁徙中转站内个体食物的变化。Moody 和

Hobson^[89]利用 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 研究厚嘴崖海鸦(*Uria lomvia*)普通海鸦(*U. aalge*);刀嘴海雀(*Alca torda*)在冬季营养级水平差异及食源差异。此外将同位素与传统技术相结合能更准确的分析鸟类食性和营养级水平,如Neves^[9]利用羽毛及胃容物中的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 和地理追踪器研究小鸕(*Puffinus baroli baroli*)年龄组间的营养级结构,研究表明小鸕亚成体阶段处于较低的营养级而成鸟阶段则处于较高的营养级。

2.2.2 稳定同位素在营养分配策略上的应用

近几十年稳定同位素广泛应用于鸟类能量分配领域,通过测定卵或幼鸟组织中稳定同位素比率估计鸟类对内源性能量和外源性能量的利用程度^[5]。稳定同位素碳($\delta^{13}\text{C}$)、氮($\delta^{15}\text{N}$)、硫($\delta^{33}\text{S}$)等元素用于追踪鸟类营养来源尤其繁殖期鸟类内源性和外源性能量分配问题^[90-96]。如雪雁种群体内储存能量中的同位素与其繁殖地食物中的 $\delta^{13}\text{C}$ 明显不同,是由于雪雁在越冬地以C4植物玉米为食,进入繁殖地之前已经将冬季食物同化为体内能量储存^[97]。Morrison和Hobson^[23]发现雪雁卵或雏鸟羽毛中 $\delta^{13}\text{C}$ 与其繁殖地的 $\delta^{13}\text{C}$ 不同,说明繁殖期雪雁主要以前期储存的内源性能量进行繁殖。Klaassen^[96]通过测定涉禽所产的卵、巢内雏鸟羽毛,海域环境下生长的成鸟羽毛、繁殖地的亚成体羽毛内 $\delta^{13}\text{C}$,研究该鸟的营养分配情况,作者认为如果卵内含来自海洋的内源性能量,则雏鸟羽毛中 $\delta^{13}\text{C}$ 将高于亚成体羽毛内 $\delta^{13}\text{C}$,因为亚成体在繁殖地生长,其羽毛中同位素反应的是繁殖地信息。Hobson^[90]分析海鸟卵内 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 追踪其外源能量和内源能量在卵形成过程中的贡献率,Hobson^[93]认为通过卵内 $\delta^{13}\text{C}$ 分析发现白颊鸭对于繁殖采取内源和外源混合的能量策略。Hobson^[91]详细综述如何利用同位素定量追踪迁徙鸟类繁殖期外源和内源能量分配情况。

传统方法研究鸟类繁殖期能量分配主要在种群水平取样,比较繁殖期雌鸟获得的外源性能量和损失的内源性能量,由于鸟体内源性能量储存与卵、个体繁殖之间的能量转换效率尚不清楚所以多数情况下种群的内源性能量被高估。当迁徙鸟类繁殖地和越冬地食物中稳定同位素有明显差异时,利用稳定同位素技术测定鸟体内能量储存及鸟卵中同位素能够定量追踪鸟卵中内源性和外源性能量分配情况^[93]。

2.3 稳定同位素在鸟类生态学其它方面的应用

利用同位素还可以研究鸟类换羽、追踪水体污染、鸟类中的疾病爆发,辨别鸟类年龄如Quinlan^[98]利用羽毛中的氘证实黑喉蓝林莺在繁殖地或繁殖地附近进行大换羽(prebasic molt),部分体羽和飞羽在越冬地脱换(prealternate molt)。Fraser^[39]利用爪和羽毛内 δD 研究5种迁徙鸟类,繁殖地和换羽地海拔的变化情况。Ramos^[99]利用水鸟作为指示物种研究水体食物网空间和时间范围内汞、硒、铅的富集程度。Yohannes^[100]利用羽毛内的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 、 δD 、 $\delta^{34}\text{S}$ 预测;非洲西部较干旱地区的大苇莺繁殖种群更容易爆发疟疾病,Franks^[101]利用飞羽内的 δD 判断3种水鸟的年龄组信息。

3 同位素数据统计模型的发展

使用同位素分析研究鸟类生态学时将同位素与统计学方法结合能对个体进行更有效的溯源研究,使用同位素估计种群迁徙来源的常用统计学方法包括:简单回归模型^[40]、聚类分析^[102-103]、同位素地图和以概率为基础的模型^[104]或判别分析方法^[58, 43, 102, 104]。

一般建立回归模型根据 δD 、 $\delta^{18}\text{O}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 等同位素受纬度、经度、海拔、或C3、C4植物分布类型等因素的影响,在一定范围内呈现明显的规律性变化,建立羽毛内 δD 、 $\delta^{18}\text{O}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 与其影响因素之间的一元或多多元的回归方程,以此判断鸟类的迁徙方式和迁徙来源。图1^[56]为黑喉蓝林莺在繁殖地和越冬地羽毛内 δD 、 $\delta^{13}\text{C}$ 与繁殖纬度和越冬经度间的回归方程,图2^[56]为根据图1方程及PR、H、J、C等越冬地羽毛内 δD 、 $\delta^{13}\text{C}$ 预测其繁殖纬度。

同位素地图方法较直接,可以将鸟羽毛内同位素比率换算到分馏之前,将其与同位素空间分布图进行对比,确定鸟类迁徙溯源,但目前除北美洲、欧洲的部分地区外,全球大部分地区都缺少同位素空间分布图,而我国也仅有降水中 $\delta^{18}\text{O}$ 的空间分布图,关于此图详细信息可查阅Zhao和xiao^[105]等人于2010年所做的研究。

以概率为基础的模型或判别分析方法是在以某些种群特征;如种群空间分布、种群密度为基础确定种群

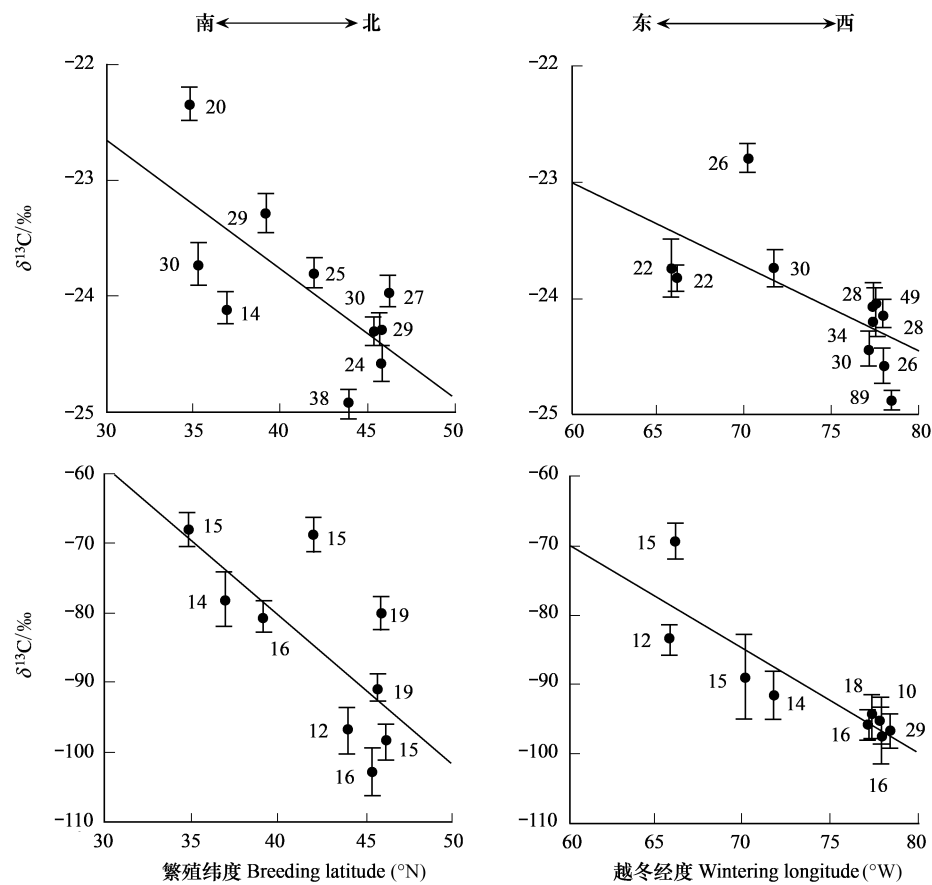


图1 δD 、 $\delta^{13}\text{C}$ 与繁殖纬度和越冬经度间的回归方程^[56]

Fig.1 The relationship between δD , $\delta^{13}\text{C}$ and breeding latitude or wintering longitude^[56]

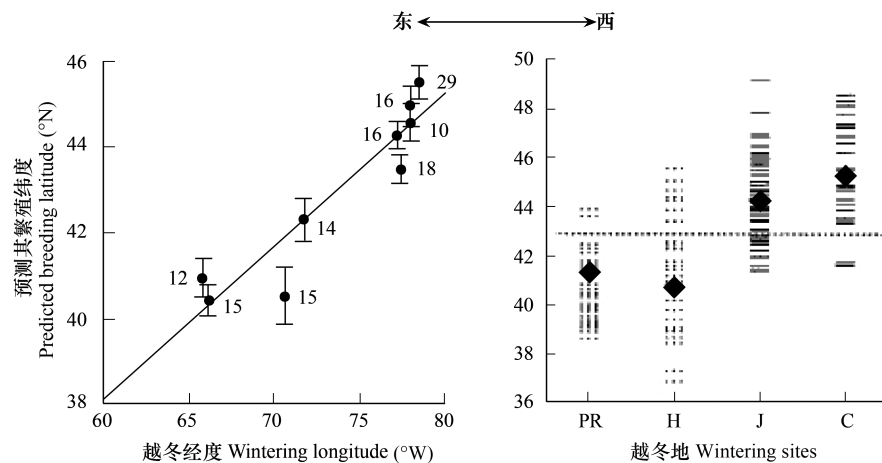


图2 预测的繁殖地纬度^[56]

Fig.2 Predicted breeding latitudes^[56]

出现的先验概率,然后再根据回归模型或羽毛内同位素值的地域特点,对种群的迁徙来源进行对比或判别分析。为了提高判断准确性种群内具有明显分化趋势的体外器官测量数据(如体长)、基因等也常被作为辅助同位素数据分类的变量。如 Norris^[60]、Van^[106]、Chabot^[107]、Wunder^[108]等都依据贝叶斯原理对种群可能的迁徙概率进行预测,以环志数据和种群内基因数据作为辅助分析变量,最后结合羽毛内同位素数据建立相关预测种群来源的模型或进行判别分析。一般来说以概率为基础的方法优于随机分配和回归模型,其精度随着标

记元素种类的增加而提高,可以直接确定鸟类的迁徙来源,而回归模型只能预测大概地理区域,预测的准确性较低。聚类分析方法较常用,但判断方法单一结论较片面,常须其他方法进行辅助分析。因此以概率为基础建立模型或进行判别分析法是依据种群空间地理分布信息为基础,预测其某一事件可能发生的概率,结合同位素数据进行综合判断。该方法较其他方法而言,能从种群特征、同位素空间分布等方面对影响种群迁徙的多个因素进行权衡,最后给出更全面更综合的迁徙生态学信息。

4 同位素分析应注意的问题

环境中同位素随着纬度、海拔、气候^[36,39,72,78]等因素的变化而变化;动物组织中的同位素比率受分馏因子、代谢率、同化率^[19,25,79]等因素影响较大,因此同位素作为宏观空间标记物其地理分辨率较低,不适合研究较小空间范围内鸟类运动^[62,108]。而使用 1 种同位素进行分析时研究精度不高,必要时辅以传统方法结合多重同位素或其它内源或外源性标记物提高研究精度,如 Clegg 将羽毛内 δD 的纬度变异情况与微卫星结合研究威尔逊莺种群的迁徙连接。

目前羽毛成为研究鸟类生态学最为常见的材料,但影响羽毛内同位素变化的因素有很多;如换羽时间^[76]、生理机能、同位素在空间分布上的差异、年龄组、取样年份和年龄组间的相互作用^[80,109]等因素的影响。因此野外采样时应标明取样个体的性别、年龄、取样年份、居留类型、取样地点、羽毛类型等详细信息以此评价以上因素对羽毛内同位素比率的综合影响,减小同位素在鸟类生态学研究上造成的偏差。数据统计分析过程中应综合考虑物种各个生活史阶段的相互影响,建立更全面的数据模型,不能将同位素信息与其它生物学信息割裂开,以此获得更准确的结果。

5 研究展望

稳定同位素分析技术已经成为鸟类学领域不可或缺的研究工具,由于陆地上宏观尺度内稳定同位素比率受多重环境因子的共同作用,所以使用同位素分析研究鸟类生活史时,需了解常见 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 、 δD 、 $\delta^{34}S$ 等同位素的分布详情,因此现在亟需针对鸟类分布现状,建立同位素地理信息系统,为鸟类学研究奠定同位素基础。目前稳定同位素分析在我国鸟类学研究领域的应用才刚刚起步,应用范畴不仅涉及种群的迁徙、取食、换羽、预测疾病暴发和预测水体污染等方面,还可以揭示群落结构中鸟类对资源的竞争、共存机制、栖息地利用等方面的信息。此外由于稳定同位素不随着时间发生衰变的特点,此技术在探究物种灭绝的原因、古鸟研究及鸟类起源方面展现出无可比拟优势。相信随着同位素分析成本的降低,稳定同位素分析技术必定会为鸟类学研究带来更多的便利和成果。

参考文献 (References):

- [1] Ben-David M, Flaherty E A. Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of Mammalogy*, 2012, 93(2): 312-328.
- [2] Crawford K, McDonald R A, Bearhop S. Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, 2008, 38(1): 87-107.
- [3] Huxham M, Kimani E, Newton J, Augley J. Stable isotope records from otoliths as tracers of fish migration in a mangrove system. *Journal of Fish Biology*, 2007, 70(5): 1554-1567.
- [4] Miller N G, Wassenaar L I, Hobson K A, Norris D R. Monarch butterflies cross the Appalachians from the west to recolonize the east coast of North America. *Biology Letters*, 2011, 7(1): 43-46.
- [5] Inger R, Bearhop S. Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis*, 2008, 150(3): 447-461.
- [6] Bairlein F, Norris D R, Nagel R, Bulte M, Voigt C C, Fox J W, Hussell D J T, Schmaljohann H. Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biology Letters*, 2012, 8(4): 505-507.
- [7] Norris D R. Carry-over effects and habitat quality in migratory populations. *Oikos*, 2005, 109(1): 178-186.
- [8] Inger R, Harrison X A, Ruxton G D, Newton J, Colhoun K, Gudmundsson G A, McElwaine G, Pickford M, Hodgson D, Bearhop S. Carry-over effects reveal reproductive costs in a long-distance migrant. *Journal of Animal Ecology*, 2010, 79(5): 974-982.

- [9] Neves V C, Bried J, González-Solís J, Roscales J L, Clarke M R. Feeding ecology and movements of the Barolo shearwater *Puffinus baroli baroli* in the Azores, NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 452: 269-285.
- [10] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, Post D M. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 2007, 88(1): 42-48.
- [11] 林光辉. 稳定同位素生态学: 先进技术推动的生态学新分支. *植物生态学报*, 2010, 34(2): 119-122.
- [12] 易现峰, 李来兴, 张晓爱, 李明财. 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.
- [13] 杨月琴, 易现峰, 李宁. 利用稳定同位素技术分析青海湖优势水鸟的营养级结构. *动物学研究*, 2009, 30(4): 418-422.
- [14] 赵亮, 易现峰, 周华坤, 张晓爱. 用稳定同位素技术确定高寒草甸生态系统中动物营养级模型. *动物学研究*, 2004, 25(6): 497-503.
- [15] Hobson K A. Using stable isotopes to trace long-distance dispersal in birds and other taxa. *Diversity and Distributions*, 2005, 11(2): 157-164.
- [16] Gannes L Z, del Rio C M, Koch P. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 1998, 119(3): 725-737.
- [17] Rubenstein D R, Hobson K A. From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(5): 256-263.
- [18] Bowen G J, Wassenaar L I, Hobson K A. Global application of stable hydrogen and oxygen isotopes to wildlife forensics. *Oecologia*, 2005, 143(3): 337-348.
- [19] Kelly J F. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 2000, 78(1): 1-27.
- [20] Peterson B J, Fry B. *Stable isotopes in ecosystem studies*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987, 18: 293-320.
- [21] Hobson K A, Clark R G. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *The Condor*, 1992, 94(1): 181-188.
- [22] Wunder M B, Norris D R. Improved estimates of certainty in stable-isotope-based methods for tracking migratory animals. *Ecological Applications*, 2008, 18(2): 549-559.
- [23] Morrison R I G, Hobson K A. Use of body stores in shorebirds after arrival on high-arctic breeding grounds. *The Auk*, 2004, 121(2): 333-344.
- [24] Pearson S F, Levey D J, Greenberg C H, del Rio C M. Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon isotopic signatures in an omnivorous songbird. *Oecologia*, 2003, 135(4): 516-523.
- [25] Bearhop S, Waldron S, Votier S C, Furness R W. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2002, 75(5): 451-458.
- [26] Ogden L J E, Hobson K A, Lank D B. Blood isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) turnover and diet-tissue fractionation factors in captive dunlin (*Calidris alpina pacifica*). *The Auk*, 2004, 121(1): 170-177.
- [27] Fry B. *Stable Isotope Ecology*. New York: Springer-Verlag, 2006: 252-252.
- [28] Chamberlain C P, Blum J D, Holmes R T, Feng X H, Sherry T W, Graves G R. The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. *Oecologia*, 1996, 109(1): 132-141.
- [29] 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(1): 142-148.
- [30] Gómez-Díaz E, González-Solís J. Geographic assignment of seabirds to their origin: combining morphologic, genetic, and biogeochemical analyses. *Ecological Applications*, 2007, 17(5): 1484-1498.
- [31] McKechnie A E. Stable isotopes: powerful new tools for animal ecologists. *South African Journal of Science*, 2004, 100(3/4): 131-134.
- [32] Meehan T D, Lott C A, Sharp Z D, Smith R B, Rosenfield R N, Stewart A C, Murphy R K. Using hydrogen isotope geochemistry to estimate the natal latitudes of immature Cooper's Hawks migrating through the Florida Keys. *The Condor*, 2001, 103(1): 11-20.
- [33] Hobson K A, Bowen G J, Wassenaar L I, Ferrand Y, Lormee H. Using stable hydrogen and oxygen isotope measurements of feathers to infer geographical origins of migrating European birds. *Oecologia*, 2004, 141(3): 477-488.
- [34] Kelly J F, Atudorei V, Sharp Z D, Finch D M. Insights into Wilson's Warbler migration from analyses of hydrogen stable-isotope ratios. *Oecologia*, 2002, 130(2): 216-221.
- [35] West J B, Bowen G J, Dawson T E, Tu K P. *Isoscapes: Understanding Movement, Pattern, and Process on Earth through Isotope Mapping*. New York: Springer, 2010.
- [36] Duxbury J M, Holroyd G L, Muehlenbachs K. Changes in hydrogen isotope ratios in sequential plumage stages: an implication for the creation of isotope-base maps for tracking migratory birds. *Isotopes in Environmental and Health Studies*, 2003, 39(3): 179-189.
- [37] Wassenaar L I, Hobson K A. A stable-isotope approach to delineate geographical catchment areas of avian migration monitoring stations in North America. *Environmental Science & Technology*, 2001, 35(9): 1845-1850.
- [38] Mazerolle D F, Hobson K A, Wassenaar L I. Stable isotope and band-encounter analyses delineate migratory patterns and catchment areas of white-

- throated sparrows at a migration monitoring station. *Oecologia*, 2005, 144(4): 541-549.
- [39] Fraser K C, Kurt Kyser T, Ratcliffe L M. Detecting altitudinal migration events in neotropical birds using stable isotopes. *Biotropica*, 2008, 40(3): 269-272.
- [40] Hobson K A, Aubry Y, Wassenaar L I. Migratory connectivity in Bicknell's Thrush: Locating missing populations with hydrogen isotopes. *The Condor*, 2004, 106(4): 905-909.
- [41] Alisauskas R T, Klaas E E, Hobson K A, Ankney C D. Stable-Carbon Isotopes Support Use of Adventitious Color to Discern Winter Origins of Lesser Snow Geese (Isótopos Estables de Carbón Apoyan el uso de Colores Adventicios Para Determinar el Origen de Individuos de Chen *Caerulescens caerulescens*). *Journal of Field Ornithology*, 1998, 69(2): 262-268.
- [42] Caccamise D F, Reed L M, Castelli P M, Wainright S, Nichols T C. Distinguishing migratory and resident Canada geese using stable isotope analysis. *The Journal of Wildlife Management*, 2000, 64(4): 1084-1091.
- [43] Perez G E, Hobson K A. Winter habitat use by Loggerhead Shrikes (*Lanius ludovicianus*) in Mexico: separating migrants from residents using stable isotopes. *Journal of Ornithology*, 2009, 150(2): 459-467.
- [44] Hobson K A, Wassenaar L I, Bayne E. Using isotopic variance to detect long-distance dispersal and philopatry in birds: an example with ovenbirds and American redstarts. *The Condor*, 2004, 106(4): 732-743.
- [45] Graves G R, Romanek C S, Navarro R A. Stable isotope signature of philopatry and dispersal in a migratory songbird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(12): 8096-8100.
- [46] Duxbury J M. Stable Isotope Analysis and the Investigation of the Migrations and Dispersal of Peregrine Falcons (*Falco peregrinus*) and Burrowing Owls (*Athene cunicularia hypugaea*) [D]. Edmonton, Alberta, Canada: University of Alberta, 2005.
- [47] Chamberlain C P, Bensch S, Feng X, Åkesson S, Andersson T. Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers (*Phylloscopus trochilus trochilus* and *Phylloscopus trochilus acredula*) reflect their African winter quarters. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2000, 267(1438): 43-48.
- [48] Bensch S, Bengtsson G, Åkesson S. Patterns of stable isotope signatures in willow warbler *Phylloscopus trochilus* feathers collected in Africa. *Journal of Avian Biology*, 2006, 37(4): 323-330.
- [49] Yohannes E, Lee R W, Jochimsen M C, Hansson B. Stable isotope ratios in winter-grown feathers of Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus*, Clamorous Reed Warblers *A. stentoreus* and their hybrids in a sympatric breeding population in Kazakhstan. *Ibis*, 2011, 153(3): 502-508.
- [50] Wassenaar L I, Hobson K A. Stable-carbon and hydrogen isotope ratios reveal breeding origins of red-winged blackbirds. *Ecological Applications*, 2000, 10(3): 911-916.
- [51] Kokko H. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 1999, 68(5): 940-950.
- [52] Baker A J, Gonzalez P M, Piersma T, Niles L J, de Lima Serrano do Nascimento I, Atkinson P W, Clark N A, Minton C D T, Peck M K, Arts G. Rapid population decline in red knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 2004, 271(1541): 875-882.
- [53] Oppel S, Powell A N. Carbon isotope turnover in blood as a measure of arrival time in migratory birds using isotopically distinct environments. *Journal of Ornithology*, 2010, 151(1): 123-131.
- [54] Webster M S, Marra P P, Haig S M, Bensch S, Holmes R T. Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(2): 76-83.
- [55] Esler D. Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. *Conservation Biology*, 2000, 14(2): 366-372.
- [56] Rubenstein D R, Chamberlain C P, Holes R T, Ayres M P, Waldbauer J R, Graves G R, Tuross N C. Linking breeding and wintering ranges of a migratory songbird using stable isotopes. *Science*, 2002, 295(5557): 1062-1065.
- [57] Marra P P, Norris D R, Haig S M, Webster M S, Royle J A. Migratory connectivity. *Conservation Biology Series-Cambridge*, 2006, 14: 157-157.
- [58] DeNiro M J, Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1978, 42(5): 495-506.
- [59] Blum J D, Taliaferro E H, Weisse M T, Holmes R T. Changes in Sr/Ca, Ba/Ca and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios between trophic levels in two forest ecosystems in the northeastern USA. *Biogeochemistry*, 2000, 49(1): 87-101.
- [60] Norris D R, Marra P P, Bowen G J, Ratcliffe L M, Royle J A, Kyser T K. Migratory connectivity of a widely distributed songbird, the American Redstart (*Setophaga ruticilla*). *Ornithological Monographs*, 2006, 61: 14-28.
- [61] Clegg S M, Kelly J F, Kimura M, Smith T B. Combining genetic markers and stable isotopes to reveal population connectivity and migration patterns in a Neotropical migrant, Wilson's warbler (*Wilsonia pusilla*). *Molecular Ecology*, 2003, 12(4): 819-830.
- [62] Prochazka P, Hobson K A, Karcza Z, Kralj J. Birds of a feather winter together: migratory connectivity in the Reed Warbler *Acrocephalus*

- scirpaceus. *Journal of Ornithology*, 2008, 149(2): 141-150.
- [63] Hobson K A, Lormee H, Van Wilgenburg S L, Wassenaar L I, Boutin J M. Stable isotopes (δD) delineate the origins and migratory connectivity of harvested animals: the case of European wood pigeons. *Journal of Applied Ecology*, 2009, 46(3): 572-581.
- [64] Pain D J, Green R E, Giebing B, Kozulin A, Poluda A, Ottosson U, Flade M, Hilton G M. Using stable isotopes to investigate migratory connectivity of the globally threatened aquatic warbler *Acrocephalus paludicola*. *Oecologia*, 2004, 138(2): 168-174.
- [65] Clark R G, Hobson K A, Wassenaar L I. Geographic variation in the isotopic (δD , $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, $\delta^{34}S$) composition of feathers and claws from lesser scaup and northern pintail: implications for studies of migratory connectivity. *Canadian Journal of Zoology*, 2006, 84(10): 1395-1401.
- [66] Hobson K A, McFarland K P, Wassenaar L I, Rimmer C C, Goetz J E. Linking breeding and wintering grounds of Bicknell's Thrushes using stable isotope analyses of feathers. *The Auk*, 2001, 118: 16-23.
- [67] 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(4): 505-510.
- [68] Sellick M J, Kyser T K, Wunder M B, Chipley D, Norris D R. Geographic variation of strontium and hydrogen isotopes in avian tissue: implications for tracking migration and dispersal. *PLOS One*, 2009, 4(3): e4735.
- [69] Poesel A, Nelson D A, Gibbs H L, Olesik J W. Use of trace element analysis of feathers as a tool to track fine-scale dispersal in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2008, 63(1): 153-158.
- [70] Gill J A, Norris K, Potts P M, Gunnarsson T G, Atkinson P W, Sutherland W J. The buffer effect and large-scale population regulation in migratory birds. *Nature*, 2001, 412(6845): 436-438.
- [71] Both C, Visser M E. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 2001, 411(6835): 296-298.
- [72] Norris D R, Marra P P. Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor*, 2007, 109(3): 535-547.
- [73] Marra P P, Hobson K A, Holes R T. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*, 1998, 282(5395): 1884-1886.
- [74] Bearhop S, Hilton G M, Votier S C, Waldron S. Stable isotope ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2004, 271(Suppl 4): S215-S218.
- [75] Norris D R, Marra P P, Kyser T K, Sherry T W, Ratcliffe L M. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 2004, 271(1534): 59-64.
- [76] Gunnarsson T G, Gill J A, Newton J, Potts P M, Sutherland, W J. Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 272(1578): 2319-2323.
- [77] Norris D R. Geographic Connectivity and Seasonal Interactions in a Migratory Bird. Kingston, Ontario, Canada: Queen's University, 2004.
- [78] Sorensen M C, Hipfner J M, Kyser T K, Norris D R. Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 2009, 78(2): 460-467.
- [79] Hobson K A, Montevecchi W A. Stable isotopic determinations of trophic relationships of great auks. *Oecologia*, 1991, 87(4): 528-531.
- [80] Hobson K A, Welch H E. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, 84: 9-18.
- [81] Carleton S A, Bakken B H, del Rio C M. Metabolic substrate use and the turnover of endogenous energy reserves in broad-tailed hummingbirds (*Selasphorus platycercus*). *Journal of Experimental Biology*, 2006, 209(14): 2622-2627.
- [82] Bearhop S, Thompson D R, Waldron S, Russell I C, Alexander G, Furness R W. Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *Journal of Applied Ecology*, 1999, 36(1): 75-84.
- [83] Bearhop S, Furness R W, Hilton G M, Votier S C, Waldron S. A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology*, 2003, 17(2): 270-275.
- [84] Hahn S, Hoyer B J, Korthals H, Klaassen M. From food to offspring down: tissue-specific discrimination and turn-over of stable isotopes in herbivorous waterbirds and other avian foraging guilds. *PLOS One*, 2012, 7(2): e30242.
- [85] Romanek C S, Gaines K F, Bryan A L Jr, Brisbin I L Jr. Foraging ecology of the endangered wood stork recorded in the stable isotope signature of feathers. *Oecologia*, 2000, 125(4): 584-594.
- [86] Hobson K A. Stable-carbon and nitrogen isotope ratios of songbird feathers grown in two terrestrial biomes: implications for evaluating trophic relationships and breeding origins. *The Condor*, 1999, 101(4): 799-805.
- [87] Forero M G, González-Solís J, Hobson K A, Donazar J A, Bertellotti M, Blanco G, Bortolotti G R. Stable isotopes reveal trophic segregation by sex and age in the southern giant petrel in two different food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 296: 107-113.
- [88] Podlesak D W, McWilliams S R, Hatch K A. Stable isotopes in breath, blood, feces and feathers can indicate intra-individual changes in the diet

- of migratory songbirds. *Oecologia*, 2005, 142(4): 501-510.
- [89] Moody A T, Hobson K A. Alcid winter diet in the northwest Atlantic determined by stable isotope analysis. *Marine Ornithology*, 2007, 35(3): 39-46.
- [90] Hobson K A, Hughes K D, Ewins P J. Using stable-isotope analysis to identify endogenous and exogenous sources of nutrients in eggs of migratory birds: applications to Great Lakes contaminants research. *The Auk*, 1997, 114(3): 467-478.
- [91] Hobson K A, Thompson J E, Evans M R, Boyd S. Tracing nutrient allocation to reproduction in Barrow's Goldeneye. *Journal of Wildlife Management*, 2005, 69(3): 1221-1228.
- [92] Bond J C, Esler D. Nutrient acquisition by female Harlequin Ducks prior to spring migration and reproduction: evidence for body mass optimization. *Canadian Journal of Zoology*, 2006, 84(9): 1223-1229.
- [93] Hobson K A. Using stable isotopes to quantitatively track endogenous and exogenous nutrient allocations to eggs of birds that travel to breed. *Ardea-Wageningen*, 2007, 94(3): 359-369.
- [94] Langin K M, Norris D R, Kyser T K, Marra P P, Ratcliffe L M. Capital versus income breeding in a migratory passerine bird: evidence from stable-carbon isotopes. *Canadian Journal of Zoology*, 2006, 84(7): 947-953.
- [95] Schmutz J A, Hobson K A, Morse J A. An isotopic assessment of protein from diet and endogenous stores: effects on egg production and incubation behaviour of geese. *Ardea-Wageningen*, 2006, 94(3): 385-397.
- [96] Klaassen M, Lindström Å, Meltofte H, Piersma T. Ornithology: Arctic waders are not capital breeders. *Nature*, 2001, 413(6858): 794-794.
- [97] Gauthier G, Bêty J, Hobson K A. Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, 2003, 84(12): 3250-3264.
- [98] Quinlan S P, Green D J. Variation in deuterium (δD) signatures of Yellow Warbler *Dendroica petechia* feathers grown on breeding and wintering grounds. *Journal of Ornithology*, 2011, 152(1): 93-101.
- [99] Ramos R, González-Solís J, Forero M G, Moreno R, Gómez-Díaz E, Ruiz X, Hobson K A. The influence of breeding colony and sex on mercury, selenium and lead levels and carbon and nitrogen stable isotope signatures in summer and winter feathers of *Calonectris* shearwaters. *Oecologia*, 2009, 159(2): 345-354.
- [100] Yohannes E, Hansson B, LEE R W. Isotope signatures in winter moulted feathers predict malaria prevalence in a breeding avian host. *Oecologia*, 2008, 158(2): 299-306.
- [101] Franks S E, Lank D B, Norris D R, Sandercock B K, Taylor C M, Kyser T K. Feather isotope analysis discriminates age-classes of Western, Least, and Semipalmated sandpipers when plumage methods are unreliable. *Field Ornithol*, 2009, 80(1): 51-63.
- [102] Pérez G E, Hobson K A. Isotopic evaluation of interrupted molt in northern breeding populations of the Loggerhead Shrike. *The Condor*, 2006, 108(4): 877-886.
- [103] Chang Y M, Hatch K A, Ding T S, Eggett D L, Yuan H W, Roeder B L. Using stable isotopes to unravel and predict the origins of great cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) overwintering at Kinmen. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2008, 22(8): 1235-1244.
- [104] Meehan T D, Rosenfield R N, Atudorei V N, Bielefeldt J, Rosenfield L J, Stewart A C, Stout W E, Bozek M A. Variation in hydrogen stable-isotope ratios between adult and nestling Cooper's Hawks. *The Condor*, 2003, 105(3): 567-572.
- [105] Zhao L J, Xiao H L, Zhou M X, Cheng G D, Wang L X, Yin L, Ren Juan. Factors controlling spatial and seasonal distributions of precipitation $\delta^{18}O$ in China. *Hydrological Processes*, 2012, 26(1): 143-152.
- [106] Van Wilgenburg S L, Hobson K A. Combining stable-isotope (δD) and band recovery data to improve probabilistic assignment of migratory birds to origin. *Ecological Applications*, 2011, 21(4): 1340-1351.
- [107] Chabot A A, Hobson K A, Van Wilgenburg S L, McQuat G J, Loughheed S C. Advances in linking wintering migrant birds to their breeding-ground origins using combined analyses of genetic and stable isotope markers. *PLoS One*, 2012, 7(8): e43627.
- [108] Wunder M B, Kester C L, Knopf F L, Rye R O. A test of geographic assignment using isotope tracers in feathers of known origin. *Oecologia*, 2005, 144(4): 607-617.
- [109] Körner C, Farquhar G D, Wong S C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 1991, 88(1): 30-40.