

国家自然科学基金项目(31600345,30670405)资助
江苏政府留学奖学金 (JS-2017-156) 资助

太湖浮游植物

有机碳生态作用的初步研究

Taihu Fuyou Zhiwu

钱奎梅 著

Youjitan Shengtai Zuoyong De Chubu Yanjiu

中国矿业大学出版社

项目(31600345,30670405)资助
江苏政府留学奖学金(JS-2017-156)资助

太湖浮游植物 有机碳生态作用的初步研究

钱奎梅 著

中国矿业大学出版社

内 容 摘 要

本书通过对太湖浮游植物有机碳生产的现场原位测定,以及浮游植物优势种类有机碳生产的室内实验,并利用全湖可溶性有机碳(DOC)和浮游植物生物量的监测资料,研究了太湖浮游植物有机碳的生产效率及其与环境因子的关系,并比较了太湖水体中可溶性有机碳的时空分布特点与相关环境要素的关系。

图书在版编目(CIP)数据

太湖浮游植物有机碳生态作用的初步研究 / 钱奎梅
著. — 徐州 : 中国矿业大学出版社, 2018.12

ISBN 978 - 7 - 5646 - 4270 - 9

I. ①太… II. ①钱… III. ①太湖—浮游植物—碳循环—研究 IV. ①X524

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018)第 298894 号

书 名 太湖浮游植物有机碳生态作用的初步研究
著 者 钱奎梅
责任编辑 李 敬 郭 玉
出版发行 中国矿业大学出版社有限责任公司
(江苏省徐州市解放南路 邮编 221008)
营销热线 (0516)83884103 83885105
出版服务 (0516)83995789 83884920
网 址 <http://www.cumtp.com> E-mail: cumtpvip@cumtp.com
印 刷 徐州中矿大印发科技有限公司
开 本 880×1230 1/32 印张 3.625 字数 98 千字
版次印次 2018 年 12 月第 1 版 2018 年 12 月第 1 次印刷
定 价 21.00 元

(图书出现印装质量问题,本社负责调换)

前 言

碳是构成生物有机体的最重要元素,因此,生态系统碳循环研究成为系统能量流动的核心问题。近年来,温室气体的浓度急剧上升所导致的全球气温反常快速上升,使得全球碳循环的研究进入了一个新的阶段。据估计,大气中的 CO_2 造成的温室效应约占总温室效应的一半,而大气中的 CO_2 通过水气界面进入海洋等水生态系统,并通过各种作用转化为其他形式碳的化合物,同时也存在部分的碳在水体与大气之间、水体内部及水体与底质之间进行不断的循环。因此,人们已经认识到海洋等水生态系统必然通过碳的生物地球化学过程对大气中的 CO_2 起着重要的调节和控制作用,水生态系统是全球气候变化重要的控制因子之一。为了了解水生态系统对 CO_2 的调节和控制作用,及对碳和其他的生源要素的生物地球化学过程的控制作用,就必须研究碳在水体中的运输、存储、转移的过程,由此可见,水生态系统中有机碳的来源、传输、转换以及去向的研究就变得尤为重要。

本书通过对太湖浮游植物有机碳生产的现场原位测定,以及浮游植物优势种类有机碳生产的室内实验,并利用全湖可溶性有机碳(DOC)和浮游植物生物量的监测资料,研究了太湖浮游植物有机碳的生产效率及其与环境因子的关系,并比较了太湖水体中可溶性有机碳的时空分布特点与相关环境要素的关系。结果显示,2003~2007年,太湖全湖 DOC 平均浓度有逐年增高的趋势,竺山湾和五里湖的 DOC 浓度相对较高,南太湖和东太湖相对较低。太湖中 DOC 浓度与叶绿素 a 有显著的相关关系,说明太湖中

太湖浮游植物有机碳生态作用的初步研究

的 DOC 主要是浮游植物产生的。但 DOC 与蓝藻生物量的相关关系不显著,可能是由于蓝藻只是太湖中局部湖区的优势种,且易随波漂流。浮游植物有机碳的生产存在着明显的季节变化和空间差异,春夏季高,秋冬季低;蓝藻水华严重的湖区高,水草区低。室内实验结果表明,微囊藻和栅藻在生长过程中除了增加自身的生物量之外,还会释放一定量的有机碳到周围的环境中,其有机碳的生产受温度的影响较大。

本书的创新之处,在于首先将海洋有机碳的生态作用研究方法引入大型浅水湖泊,探讨了太湖浮游植物有机碳的定量生产及其与主要环境因子的关系,并重点研究了太湖主要优势种类微囊藻和栅藻的有机碳生产效率,为全球碳循环和温室效应的研究提供了大型浅水湖泊碳素平衡的宝贵资料,填补了世界上有关大型浅水湖泊有机碳研究的空白。

著 者

2018年6月

目 录

1 绪论	1
1.1 引言	1
1.2 有机碳的分类	2
1.3 有机碳在全球的交换情况	4
1.4 本书的研究内容及意义	13
2 太湖可溶性有机碳的时空分布及其与浮游植物的关系	16
2.1 引言	16
2.2 研究方法	19
2.3 研究结果	20
2.4 讨论	26
2.5 小结	29
3 太湖浮游植物群落的有机碳生产及其与环境因子的关系	31
3.1 引言	31
3.2 实验设计	33
3.3 材料与方法	35
3.4 结果	37
3.5 讨论	46
3.6 小结	52

4 太湖浮游植物优势种类有机碳生产的初步实验	54
4.1 引言	54
4.2 实验设计	57
4.3 材料与方法	58
4.4 结果	62
4.5 讨论	68
4.6 小结与展望	69
5 太湖浮游植物群落结构变化	71
5.1 引言	71
5.2 研究方法	72
5.3 研究结果	73
5.4 讨论	80
5.5 小结	83
6 结论与展望	85
6.1 结论	85
6.2 展望	87
参考文献	89

CHAPTER 1

绪 论

1.1 引 言

碳是构成生物有机体的最重要元素之一,因此,生态系统碳循环研究成为系统能量流动的核心问题。近年来,温室气体的浓度急剧上升所导致的全球气温反常快速上升,使得全球碳循环的研究进入了一个新的阶段。研究自然界中碳的循环规律是揭示地球环境因子变化的重要手段。一方面,碳在自然界的物质循环过程影响着地球气候与环境的变化,二氧化碳(CO_2)含量的变化是地球气候发生改变的关键;另一方面,碳是生命物质构成的最基本元素之一,生命活动是碳元素在自然界进行循环的最重要影响因素。

据估计,大气中的 CO_2 造成的温室效应约占总温室效应的一半,而大气中的 CO_2 通过水气界面进入海洋等水生态系统(Sarmiento et al., 1992),并通过各种作用转化为其他形式碳的化合物,同时也存在部分的碳在水体与大气之间、水体内部及水体与底

质之间进行不断的循环。因此,人们已经认识到海洋等水生态系统必然通过碳的生物地球化学过程对大气中的 CO_2 起着重要的调节和控制作用,水生态系统是全球气候变化重要的控制因子之一。

为了了解水生态系统对 CO_2 的调节和控制作用,及对碳和其他的生源要素的生物地球化学过程的控制作用,就必须研究碳在水体中的运输、存储、转移的过程,由此可见,水生态系统中有机碳的来源、传输、转换以及去向的研究就变得尤为重要。

1.2 有机碳的分类

水生态系统中的有机碳主要以溶解态和颗粒态两种形式存在于水中。将水样用 $0.45 \mu\text{m}$ 的玻璃纤维膜或银膜过滤,滤下的水中的有机碳被称为溶解态有机碳(dissolved organic carbon, DOC),而留在滤膜上的有机碳被称为颗粒态有机碳(particulate organic carbon, POC)。溶解态有机碳的主要组成是浮游植物的分泌物、动物的分泌物和排泄物、死生物的自消解和细菌分解过程中的产物等。溶解态有机碳中所包括的有机物种类繁多、结构复杂,目前研究较多的有以下几种:氨基酸——包括各种酸性、中性、碱性的氨基酸;碳水化合物——包括单糖和多糖类;类脂化合物——溶于海水中的类脂化合物;维生素;等等。水体中颗粒态有机碳包括生命与非生命两部分,生命部分包括微小型光合浮游植物以及细菌、真菌、噬菌体、浮游动物、小鱼小虾直至大到哺乳动物;非生命部分也称为有机碎屑,包括水体生物生命活动过程中产生的残骸和粪便(Wetzel, 1983)。水体中的颗粒态有机碳主要来自水体生物的排泄物和生物分解而成的碎屑;河口区的颗粒态有机碳主要是由河流和风从陆地带入海洋的。颗粒态有机碳的组成非常复杂,是许许多多物质的混合物。

颗粒态有机碳在某种适宜的条件下可以进一步分解,变成溶解态有机碳及其他产物,如各种氨基酸、叶绿素、糖类、类脂化合物和三磷酸腺苷等。在水体的颗粒态有机碳中,还通常结合着40%~70%的硅、铁、铅、钙等无机物。据分析表明,颗粒态有机碳中有3%还是活的水体生物。颗粒态有机碳是水体食物链中的重要一环,它可从表层逐渐下沉到海底,部分可能被底栖生物所捕食,大部分则变成水底沉积物。

水生态系统中有机碳沿5条流程流动,其中3条都有微生物参与。如果微生物产生后长时间未被利用,则大量有机质形成CO₂流散,转化效率就降低。

有机碳在水体中的物质循环过程为:

第1条 POC——动物,主要是藻类碎屑和动物粪粒,多被水生动物直接利用,流动快,转化效率高。

第2条 POC——微生物,主要是水生维管束植物碎屑,动物难以直接消化利用,必须经微生物分解后,动物主要利用附生的微生物,流动时间长,转化效率低。

第3条 DOC——微生物——动物,主要是生物死体沥滤物和胞外产物,很快被细菌利用,动物利用细菌,这条线流量大,流程快,转化效率高。

第4条 DOC——微生物——无定形碎屑——动物,主要是附生细菌分泌黏液状多聚体,再被动物利用。这种胞外多聚体作纤维状黏附和包裹在水下物体表面,并从周围水中吸收和浓聚DOC和离子,并常附有微生物。这种多聚体本身营养价值较差,但附着的微生物和DOC可能是动物的优良食物。

第5条 DOC——无定形碎屑——动物。无定形碎屑通过物理过程,在水草或岩石以及水底沉淀质粒、浪花泡沫和其他水下物体与水的界面上形成并为微生物和藻类所团聚,在河流上游以及海洋和大湖的深底带为动物的主要食物源泉(刘建康,1999)。

1.3 有机碳在全球的交换情况

大量的研究表明,有机碳是水生态系统中最大的有机物库。因此,水生态系统中有机碳的产生和传输利用成为生态系统物质转化和能量流动的关键环节。有机碳在水生态系统中的产生和传输利用过程包括有机碳的来源、有机碳的传输与转换以及有机碳的去向。

1.3.1 水生态系统中有机碳的来源

从本质上讲,初级生产力是水生态系统中有机碳的最终来源(Wiebinga et al., 1998)。从全球范围来讲,水生态系统中的有机碳来源主要包括两种:内源有机碳和外源有机碳。水生态系统的内源有机碳是水体内部生产者(藻类和水生高等植物等)利用光合作用产生的,包括所有营养级生物的分泌物和排出物以及死亡生物体的腐烂。水体中的有机物有着时间和地域的变化,而且它的浓度受其形成过程、流量、转化和移动过程的影响(Pugnetti et al., 2005)。外源有机碳主要是由陆地生态系统生产并通过不同途径传输到水体中的,来源于陆地和半水生环境,它的数量和质量取决于陆地特点和人类活动的影响,包括农业活动、家庭活动和工业活动所产生的外来有机物。外源有机碳的运输很大程度上取决于水文因素(Moore et al., 1989)。所有营养级有机体的分泌和排泄物、死亡生物体的分解产物都是 DOC 的外部来源(Tranvik, 1992)。

有关水生态系统中有机碳来源的研究开始于 1980 年。Honjo(1980)通过对马尾藻海海岸的中部、热带大西洋以及北大西洋的中部深海的捕捉器得到的沉降颗粒的分析,发现其中的大颗粒主要包括有孔虫的壳、放射虫的骨骼、翼足类软体动物的壳以及浮游动物的粪粒。从颗粒物质的类型可部分看出颗粒物质的来

源,它的来源主要包括:① 浮游藻类和其他活的绿色的细胞,微型浮游动物,包括卵、幼虫和聚集在一起的细菌浮游生物的比较大的部分;② 各种生物和它们的粪便的残留物;③ 生物的外壳及来自陆源和风化的产物;④ DOC 向 POC 的转化。

目前,大多数的研究都表明水生生态系统中有机碳主要来源于浮游植物的释放 (Ittekkot et al., 1981; Biddanda et al., 1997; Meon et al., 2001)。有资料显示,在浮游植物的指数增长到稳定期的转变过程中,或者是在营养充足到营养衰竭的转变过程中,浮游植物释放大量的累积可溶糖类,主要是多糖 (Ittekkot et al., 1981; Bronk et al., 1994; Williams, 1995; Biddanda et al., 1997; Meon et al., 2001)。Wetz et al. (2003) 在海水上涌季节在 Oregon 海岸进行了甲板培养,研究发现在浮游植物的指数增长期间,积累的总有机物有大于 78% 的以颗粒有机物的形式存在。这表明在海岸浮游植物暴发期间,溶解有机物只是其中很小的一部分。尽管溶解有机物的产生机制有很多, Wetz et al. 的研究结果表明,溶解有机物的累积与浮游植物暴发的营养限制有关。在其他海洋生态系统中已经证实了受营养物质限制的浮游植物暴发过程中会释放一定量的溶解有机物 (Obernosterer et al., 1995)。Wetz et al. 的研究结果显示,在硝酸盐耗尽之后,从其培养样品中,发现了很多空的硅藻细胞膜,这表明,细胞溶菌作用或捕食构成了部分的溶解有机碳累积。但是,在硝酸盐衰竭之后,总有机碳浓度的增加表明光合作用对碳的固定还会持续几天。氮的限制影响浮游植物光合作用碳的新陈代谢中酶的功能,最终会影响细胞利用光能的能力。另外,糖类的释放是以聚合体的方式 (Passow et al., 1994), 这是在海水上涌区的硅藻种子储备的一种适应 (Smetacek, 1985)。最近的研究表明可溶性有机物 (DOM) 在河流和河口中的新陈代谢方面是很重要的,它为细菌和某些藻类提供能量(碳)和营养物质(氮),最终导致沿岸超营养作用和氧的缺乏

(Seitzinger et al., 1997; Stepanauskas et al., 1999; Glibert et al., 2001; Wiegner et al., 2001)。

Giani et al. (2005)在 1999 年 6 月至 2002 年 7 月对亚得里亚海北部溶解有机碳和颗粒有机碳的分布特征进行了测量,发现 2000 年夏季植物分泌物最多,2002 年有机碳的分布范围很广。溶解有机碳(DOC)的季节变化非常大,夏季(高达 $150 \mu\text{mol/L}$)是冬季的两倍。颗粒有机碳(POC)的变化也很大,季节变化类型仅次于溶解有机碳(DOC),因为 POC 在河流中和浮游植物水华中的变化是独立的。这两种复合物在黏液时期前(3~5 月)、后(6~8 月)的比较表明,DOC,特别是 POC,在 2002 年之前含量是特别高的,在低盐的水表层更加明显,POC 增加,2002 年在 6 月黏液发生前的 3 月达到 $36 \mu\text{mol/L}$ 。以上资料表明 POC 在黏液形成中的作用比 DOC 的作用更大。有机物的最大季节变化是在低盐的表层水中发生,表明在亚得里亚海北部有机物的分层和密度跃层的积累的重要性。在贫营养水体中,POC 在总的有机碳中的含量是很低的($\text{DOC/POC} > 15$);在生产率高的水体中,POC 随着浮游植物生物量的增加而增加($\text{DOC/POC} < 10$)。颗粒有机碳在黏液聚集时期占主要位置($\text{DOC/POC} < 1$)。在黏液聚集时期,有机碳达到 13.6 mmol/L ,比周围水中的高,表明有机碳的分布在亚得里亚海北部黏液聚集时期是非常不均匀的。

小型湖泊中的碳来源也受到陆地来源有机物的输入的影响,而陆地有机物经常是腐殖质湖泊中 DOC 的主要来源(Tranvik, 1992)。每年在靠近落叶森林的大多数湖泊中,外源 POC 在秋季进入湖泊,之后被细菌利用分解(Wetzel et al., 1995; Arvola et al., 1996)。小型湖泊,由于其面积相对于森林很小,可能受到陆地 DOM 的影响会更大。但是,DOC 的这个来源供养的浮游细菌群体生长缓慢,或者事实上阻碍了微生物群体的生长(Tranvik, 1992)。河流中细菌的生长也受到 DOM 的来源及其浓度的影响

(Koetsier et al., 1997)。

之后,又有很多关于河口的有机碳来源情况的研究,但是河口却很难估计有机物的来源(如藻类和高等植物)和归宿(如传到更高营养级和输出)。脂类混合物和稳定的同位素是同时追踪河口有机物来源(Mannino et al., 1999)和生物学归宿(Boschker et al., 1999; Boschker et al., 2005)的补充方法的例子。

1.3.2 水生态系统中有机碳的传输与转换

水环境中绿色植物的光合作用对水体物质循环和能量转换过程起着关键作用。绿色植物通过光合作用将二氧化碳等无机物质合成为各种复杂的有机化合物,并将太阳能储存于植物体内。积累在植物体内的这些物质和能量将为异养生物所利用。水生生物,如鱼类,以浮游生物或其他动物作为食物,在消耗过程中分解一部分有机物质以获得能量,并把植物的有机物质转化为动物有机物质。这种过程既破坏、分解现成的有机物质,又有活的有机体的再生产。这种水生动物通过食物链网的代谢作用,破坏、分解作用超过合成作用,产生的二氧化碳又在一定程度上补充浮游植物和高等水生植物光合作用的消耗。植物合成的大部分有机物质,如纤维素、木质素等不能被水生动物利用,动物体及其排泄物也不能直接被水生植物吸收利用。它们必须在水团或底部沉积物中被微生物分解、矿化后,才能进入下一次循环中被利用。通过食物链网各个环节研究水体有机物现存量及其利用率,对于研究水体富营养化形成及控制机理是十分有意义的工作(刘建康, 1999)。

1.3.2.1 海洋中

海洋中的初级生产量有着不同的利用方式。一部分被草食动物利用,其利用量从少量红树林的一部分到海洋浮游植物群落的很大一部分(Johnstone, 1981)。没有被草食动物消耗的那部分转化为植物的生物量,最终死亡转化为碎屑。随后,碎屑在生态系统中被

分解,或者通过物理过程和生物过程运输到邻近的生态系统中。运输到邻近的生态系统中的量的变化很大,取决于碎屑的浮力和外力的方向。例如,位于海湾之中的海洋大型植物和微型藻类不容易被移动,而在强烈波浪中的海藻就容易被移走(Marsden, 1991)。还有一部分初级生产量沉积到生态系统底部(Cebrian, 2002)。

海洋中稳定和半稳定的 DOM,很少能被微生物迅速降解,可以通过水平对流、垂直混合以及聚合体的沉积而从透光层输出,而这些途径可能导致碳元素和氮元素从透光层长期离开。颗粒有机物(POM)从透光层的离开,可以通过以下几种方式:颗粒有机物的沉积;在透光层以外的垂直混合;由于水平对流引起的水平运输。在 Oregon 大陆架的水体底部 POM 浓度的增加,表明有机物的沉积作用很大(Hwang et al., 2006)。Kim et al.(2005)在 Bransfield 海峡配置了沉积物捕集器,从 1998 年 12 月至 2001 年 12 月进行了三年多的调查。调查发现,在 Bransfield 东部海湾表层水的生产量和输出量之间有一个月的滞后期,可能是因为浮游植物在夏初的生长条件较好,而产生的有机物都转化为浮游植物的生物量,几乎没有有机颗粒沉积到海底。Farias et al.(2003)调查了一个半封闭的浅水海湾,Concepcion 海湾 ($36^{\circ}40'S, 73^{\circ}02'W$),由于其中浮游植物的高生产率和高沉积率,其沉积物中含有很高比例的有机物。

1.3.2.2 湖泊中

土地利用和人类活动加剧所导致的营养元素输入的增加是引起湖泊富营养化趋势增强的重要原因。巢湖沉积钻孔柱状样中总有机碳和总氮自 20 世纪 70 年代以来呈明显升高趋势,分别增加了 2.5 倍和 2.9 倍。由柱状样中的 TOC/TN 比值判断得出,19 世纪末至 20 世纪 40 年代中期 TOC 是陆源和内源两种来源并重;40 年代中期至 70 年代初期以陆源为主,并可能存在石油污染;70 年代以来沉积物有机质中藻类来源的有机质占主要地位。巢湖沉积柱状样的研究表明 20 世纪 70 年代以来巢湖富营养化开始恶化

(姚书春 等, 2004)。

1.3.3 水生态系统有机碳的去向

了解碳的转换过程对于理解碳的全球的生物地球化学循环很重要, 在这个系统中, 初级生产量生产了很大部分的有机物, 新产生的光合作用产物的胞外释放是形成海洋生态系统中溶解有机碳的主要过程。DOC 的这个来源对于浮游生物的营养生态学来说是很重要的, 因为那些释放的有机物会很快被异养细菌所吸收 (Cole et al., 1982), 使得浮游植物的初级生产量和细菌的生产量之间在微食物圈和微食物网的物质循环中有一个联系。光合作用产物还有很大一部分沉积到海底, 保存在沉积物中 (Budge et al., 1998)。

细菌是水中有有机碳和营养物质的主要矿化者。细菌生物量的产生将溶解有机碳和高等生物联系起来。事实上, 异养细菌对溶解有机碳的消耗是碳在水生态系统中的一个重要通量。这些 DOC 或者转化为细菌的生物量 (细菌的次级产量, BP), 或者通过细菌的呼吸转化为无机碳 (细菌的呼吸, BR)。BP 和 BR 的相对大小受细菌生长率 [$BGE = BP / (BP + BR)$] 控制, 被吸收的碳只有很少一部分用于生长。在湖泊中, DOC 来源于湖泊内部产生的初级生产量 (内源), 或者来源于陆地 (外源)。因为 DOC 的来源很复杂, 所以也就不清楚细菌利用的碳的来源 (Tranvik, 1998)。一般认为, 细菌利用的碳主要是浮游植物产生的有机物, 细菌能够很快利用来源于浮游植物的碳 (Chen et al., 1996)。并且在交叉系统的比较中, 细菌的丰度和生产率与藻类的丰度和生产率有着很大的关系 (Cole et al., 1988)。而一般认为陆源的 DOC, 细菌是很难降解的 (Wetzel et al., 1972), 尽管以前有人认为外源的有机物可能供养水生食物链 (Naumann, 1918)。最近的研究表明, 细菌可以降解外源的 DOC。即使只有很少一部分外源 DOC 能够被细

菌利用(Tranvik, 1988; Moran et al., 1990), DOC 库也可以供养很大一部分细菌对碳的消耗和能量利用。很多研究表明,很多水生生态系统都是异养的,即总呼吸量超过总初级生产量(Cole et al., 1994; Giorgio et al., 1994)。

目前,利用同位素方法来追踪有机碳进入沉积物的研究很多。例如 Rember et al.(2005)通过对沉积物中过多的 ^{210}Pb 和 ^{137}Cs 的描绘来测定 Outer Cook 河口和阿拉斯加的 Shelikof 海湾中的沉积物积累速率。除了沉积速度很快外, ^{210}Pb 和淤泥很多,在阿拉斯加 Shelikof 海湾的中心和南部的表层沉积物中,还发现了总有机碳、Pb 和 Mn。通过对表层沉积物 $\delta^{13}\text{C}$ 的分析,来源于海洋的碳在 Outer Cook 河口为 30%,而在 Shelikof 海湾的中部和南部为 60%。Goni et al.(2005)利用稳定碳和大量有机物中的碳同位素组成以及个别有机化合物的碳同位素组成,包括来源于木质素的苯酚和来源于油脂的脂肪酸,对 Mackenzie 河和 Beaufort 浅海中的沉积物中有机物的来源进行了调查。研究发现,Beaufort 浅海的表层沉积物有一大部分(70%)是从 Mackenzie 河输出的,是古代的有机碳,包括旧的预老化土壤材料以及化石沥青或油母质。现在的有机碳占河流和浅海沉积物中的 30%,主要来源于河流和陆架样品中的维管植物衍生材料以及陆架沉积物中的海洋藻类。海洋有机物呼吸的颗粒范围决定了 Mackenzie 三角洲/Beaufort 浅海地区的碳的新陈代谢。但是,来源于陆地,包括来源于维管束植物的有机碳,要经过降解才能沉积下来。Vizzini et al.(2006)利用碳和氮的稳定同位素,对地中海的半封闭的沿岸地区(Stagnone di Marsala, Italy)的食物网结构的空问变率进行了调查。在两个不同环境特征(例如水动力特征、远海的影响和植物覆盖率)的地点取样,来测定其中的有机物的来源和消耗者。浮游的消费者(浮游动物和小鱼)在这两个地区存在很小的空问差异,表明浮游植物是其最终的能量来源。而底栖的消费者(底栖动物和定居鱼类)则