•研究报告•

贵州荔波玉屏洞穴陆生动物食物来源及营养级

徐承香^{ID*}, 赵璐, 杜维锋, 张思强, 吴永英, 周非

贵州师范大学生命科学学院, 贵阳 550025

摘要: 洞穴是“极端地下生物多样性”的聚集地, 为了揭示洞穴陆生动物食物来源以及营养级关系, 本文于2016年10月对贵州荔波玉屏镇的3个代表性洞穴内的陆生动物进行调查, 应用 ^{13}C 和 ^{15}N 稳定同位素方法, 分析了洞内陆生动物和基础碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值变化特征, 探究了各动物类群的营养级位置以及不同的基础碳源对动物的食物源的贡献率。结果表明: 洞穴植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-38.25\text{‰} \pm 0.95\text{‰}$ 至 $-29.44\text{‰} \pm 0.49\text{‰}$, 土壤有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-32.73\text{‰} \pm 0.03\text{‰}$ 至 $-24.68\text{‰} \pm 0.41\text{‰}$, 大部分不在洞穴植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 变化范围内。洞穴动物 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围分别为 $-34.22\text{‰} \pm 0.39\text{‰}$ 至 $-14.83\text{‰} \pm 0.78\text{‰}$ 、 $1.86\text{‰} \pm 0.20\text{‰}$ 至 $16.43\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$, 表现出较大的种(或类群)间差异。IsoSource软件估算结果表明, 洞穴土壤有机质对78.3%动物类群的食物源的贡献率高于植物。荔波玉屏洞穴消费者的营养级范围为1.01–5.32, 其中, 巨蚓科、螺类、潮虫科、马陆、大蚊科、夜蛾科主要处于第2营养层次; 蛭蟥科、蚁蛉科(幼虫)、蝙蝠处于第3营养层次; 蜚蠊科处于第2–3营养层次; 驼螽科、螳螂科处于第2–4营养层次; 蜘蛛处于第2–5营养层次, 跨3个营养级。综上认为, 洞穴土壤有机质是洞穴消费者的主要食物基础。大部分同一类群的动物在洞穴中所处的营养级位置较稳定, 少部分同属于一个类群的动物在不同洞穴或同一洞穴不同光带所处的营养级位置有差异。

关键词: 稳定同位素; 营养级; 食物源; 洞穴动物; 荔波; 贵州

徐承香, 赵璐, 杜维锋, 张思强, 吴永英, 周非 (2021) 贵州荔波玉屏洞穴陆生动物食物来源及营养级. 生物多样性, 29, 1108–1119. doi: 10.17520/biods.2021086.

Xu CX, Zhao L, Du WF, Zhang SQ, Wu YY, Zhou F (2021) Food sources and trophic levels of terrestrial cave fauna in Yuping Town, Libo County, Guizhou Province. Biodiversity Science, 29, 1108–1119. doi: 10.17520/biods.2021086.

Food sources and trophic levels of terrestrial cave fauna in Yuping Town, Libo County, Guizhou Province

Chengxiang Xu^{ID*}, Lu Zhao, Weifeng Du, Siqiang Zhang, Yongying Wu, Fei Zhou

School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025

ABSTRACT

Aims: Karst caves are a gathering place for biodiversity in belowground extreme environments, but little is known about their food web structure. We investigated this by assessing the food sources and trophic levels of terrestrial cave fauna in Yuping Town, Libo County, Guizhou Province. We further documented cave biodiversity resource utilization to provide important reference data to inform conservation of karst ecosystems.

Methods: We investigated terrestrial cave animals in three representative caves in Yuping Town, Libo County, Guizhou Province in October 2016. In each cave system, we recorded $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of terrestrial cave animals and assessed variation in these characteristics. We then assessed the basic carbon source by analyzing the stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. We then estimated the contribution rates of five types of basic carbon sources to terrestrial consumers using IsoSource software, and explored the trophic level of each faunal species in each cave.

Results: The $\delta^{13}\text{C}$ value of cave plants ranged from $-38.25\text{‰} \pm 0.95\text{‰}$ to $-29.44\text{‰} \pm 0.49\text{‰}$, while that of soil organic matter ranged from $-32.73\text{‰} \pm 0.03\text{‰}$ to $-24.68\text{‰} \pm 0.41\text{‰}$. Most of these values were outside the change interval of $\delta^{13}\text{C}$ in cave plants. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of cave fauna ranged from $-34.22\text{‰} \pm 0.39\text{‰}$ to $-14.83\text{‰} \pm 0.78\text{‰}$ and from $1.86\text{‰} \pm 0.20\text{‰}$ to $16.43\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$, respectively, suggesting large differences among species and groups. The

收稿日期: 2021-03-09; 接受日期: 2021-05-07

基金项目: 贵州省科技计划项目(黔科合基础(2017) 1416)、国家自然科学基金(31660152)和贵州省科技计划项目(黔科合平台人才(2017) 5726)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xcxiang119@163.com

78.3% contribution rate of soil organic matter to cave fauna was higher than that of the primary productivity of plants. The trophic level of cave consumers in Yuping Town, Libo County ranged from 1.01 to 5.32. Megascolecidae, snails, Oniscidae, horseshoes, Tipulidae, and Noctuidae were mainly classified as primary consumers into the second trophic level; Scutigerae, Myrmeleontidae (larvae), and bats were classified into the third trophic level; Blattidae were classified into the second to third trophic level; Raphidophoridae and Labiduridae were classified into the second to fourth trophic level; and spiders spanned three trophic levels, being classified into the second to fifth trophic level.

Conclusions: Organic matter in cave soil is the main food source for cave consumers. Most cave fauna in the same taxonomic group had a consistent trophic level in caves, though some fauna belonging to the same taxa had different trophic levels in different caves or in different light zones of the same cave.

Key words: stable isotope; trophic level; food source; cave fauna; Libo County; Guizhou Province

生态系统之间的物质循环和能量流动直接或间接地驱动生态系统的功能(Montagano et al, 2019), 是生态研究的热点。在生态系统中, 食物网描述了不同生物体之间复杂的营养相互作用, 以一种易于量化的框架代表生物多样性和能量流动模式(Thompson et al, 2012; 刘晓收等, 2020)。营养级是群落中每一种生物在食物链或食物网中所处的位置, 是了解生态系统能量流动的核心(温周瑞等, 2016)。基础碳源是生物生长的重要营养物, 是食物网基础能量来源, 维持着生物多样性、群落结构及其稳定性(李斌等, 2017)。因此, 对动物营养级位置的确定和基础碳源的判定是生态学研究的重要内容之一。洞穴是天然地下空间, 具有完全黑暗或低光照、初级生产力分布少、营养贫瘠、温度稳定和湿度高等特征(Schneider, 2009; Tomczyk-Zak & Zielenkiewicz, 2016), 是“极端地下生物多样性”的聚集地。对于特殊的洞穴生态系统, 其物质循环和能量流动可能与洞外生态系统存在差异, 而洞穴动物是洞内最主要的生物类群, 是维持洞穴生态可持续利用与发展的最重要因素。因此, 对洞穴动物的食物来源及其营养级关系的研究, 是洞穴生态学研究的重要内容, 也是对整个生态学研究的重要补充。

食物网和营养级的传统研究方法有野外直接观察、室内培养实验观察、胃/肠内容物分析等方法, 这些方法直观、快速, 但工作量大, 难以用于小型动物, 且仅能提供近期摄食信息, 不能提供摄食史和同化作用(Herwig et al, 2004; Pasquaud et al, 2007; 窦永静等, 2015)。另外, 洞穴内的动物多为小型动物(如蜘蛛、大蚊), 很难进行胃/肠内容物分析, 而且洞穴的特殊性以及真洞穴动物对洞穴环境的适应性, 目前在实验室很难重建洞穴环境, 难以进行室内喂养观察。碳、氮稳定同位素技术能够提供食

物网中物质和能量的传递信息, 可以反映生物在较长时间段内的摄食习性、食物来源和营养级关系, 测定速度快, 结果准确, 适用于小型动物(窦永静等, 2015; 宋博等, 2019), 是室内培养实验观察或胃/肠内容物分析的重要补充(Herwig et al, 2004)。

碳、氮稳定同位素广泛应用于洞外生态系统的食物网和营养级的研究, 涉及海洋(刘晓收等, 2020)、湖泊(Herwig et al, 2004; 温周瑞等, 2016)、溪流(Estévez et al, 2019; 周正等, 2020)、水库(胡忠军等, 2019)、湿地(张昕丽等, 2019)、森林(张淑花和张雪萍, 2014)等各类生态系统。相较洞外, 利用稳定同位素对洞穴生态系统食物网和营养级的研究较薄弱, 研究报道的文献也较洞外少。在国外主要有对陆地碎屑输入的洞穴溪流食物网结构和微生物碳在洞穴溪流食物网中作用的研究(Simon et al, 2003); 对洞穴蟋蟀、蟑螂、蜘蛛、蝙蝠粪便和洞口附近落叶 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 的测定, 表明洞内节肢动物并非仅以蝙蝠粪便为食(Salgado et al, 2014); Macavoy等(2016)比较了洞穴和泉水中钩虾*Gammarus minus*的C/N比值以及营养可塑性。但对于洞内陆生动物的营养级位置以及洞穴植物和土壤有机质对动物的食物源贡献率的系统性研究鲜见报道。国内目前仅有对东风洞等少数几个洞穴食物网结构、营养级关系的初步报道(黎道洪和苏晓梅, 2012; 韩康等, 2014; 赵璐等, 2017; 徐承香等, 2020)。

荔波地处贵州省最南部, 境内洞穴数量多, 洞穴动物丰富。该地区洞穴生态系统的研究主要集中在动物分类、动物群落结构及其与环境的关系(梁象秋等, 2005; 黎道洪, 2007; 雷莉莎等, 2021), 对营养级水平以及食物网结构的研究未见报道。本文以玉屏镇3个代表洞穴为研究对象, 分析了洞内陆生动物、植物、土壤有机质的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 特征, 估算了

基础碳源对动物的食物源贡献率和动物的营养级,旨在确定洞内各类消费者的营养级位置和探讨消费者的主要食物来源,为研究洞穴生态系统的物质循环和能量流动提供基础资料,也为荔波洞穴资源的开发利用和保护管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 洞穴概况

2016年10月,在荔波县玉屏镇选择水江洞、龙宫洞、双龙洞3个代表性洞穴(规模大,受人为干扰小)进行研究。根据光照强度,各洞穴分别划分为有光带、弱光带、黑暗带(徐承香等, 2020)。3个洞穴的概况如下:

水江洞位于水浦村,洞口位置 25°33' N, 107°55' E, 海拔556 m。洞口高40 m, 宽20 m。有光带采样时的温度、湿度、土壤含水率的均值分别为 22℃、88%、14.9%, 弱光带分别为 18℃、96%、21.1%, 黑暗带分别为 18℃、98%、19.6%。

龙宫洞位于水浦村,洞口位置 25°31' N, 107°55' E, 海拔684 m。洞口高30 m, 宽50 m。有光带采样时的温度、湿度、土壤含水率的均值分别为 21℃、92%、15.7%, 弱光带分别为 18℃、98%、13.3%, 黑暗带分别为 15℃、99%、10.9%。

双龙洞位于水丰村,洞口位置 25°26' N, 107°48' E, 海拔843 m。洞口高10 m, 宽20 m。有光带采样时的温度、湿度、土壤含水率的均值分别为 18℃、96%、20.5%, 弱光带分别为 19℃、92%、33.9%, 黑暗带分别为 20℃、88%、41.4%。

1.2 样品采集与处理

在每个光带各布设5个梅花型样方进行样品采集,样方调查总面积不小于该光带总面积的25%。

植物采集及处理:弱光带和黑暗带光照强度弱或完全黑暗,无高等植物分布,故仅在在有光带采集植物。在有光带样方内或其附近采集整株生长较好的植物,装入牛皮纸袋带回实验室鉴定分类。鉴定后的样品先用去离子水冲洗去除表面吸附的尘土和颗粒物,然后105℃下杀青30 min,再60℃烘箱烘干,取出研磨过100目筛。苔藓植物因植株小,故将其整体研磨。其他植物样品按根、茎、叶等器官分开研磨,然后再把每株植物按相同重量的根、茎、叶混合为1个小样品,再将他们按分类单元归类为蕨类植物、单子叶植物、双子叶植物。

动物采集及处理:采集样方内及距离样方较近两洞壁(较低处)肉眼可见的动物,75%的酒精浸泡保存带回实验室鉴定分类。鉴定后的样品先用去离子水冲洗去除表面吸附的尘土颗粒物和酒精,然后60℃烘箱烘干至恒重,取出研磨。翼手类是将肌肉、内脏、皮肤、骨骼分别处理后再等重量混合为1个小样品。

土壤采集及处理:在样方内梅花型采集洞底土壤(0–10 cm深)1 kg。土壤烘干、研磨 过100目筛,然后等量分为2份。一份用1 mol/L的HCL酸化(消除无机碳影响),去离子水冲洗、烘干,用于测定 $\delta^{13}\text{C}$;另一份不酸化处理,测定 $\delta^{15}\text{N}$ 。

1.3 碳氮稳定同位素测定

样品在中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室测定,仪器为MAT253同位素比率质谱仪。碳、氮稳定同位素测试标准物分别为V-PDB和空气中的氮气。每个样品测定3个平行样,测试6个样品后加测2个标准样,仪器测量误差小于0.01‰。

本研究未采集到软体动物活体,均为螺壳。在分析软体动物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化以及估算食物源贡献率时,以15.9‰为富集值,通过以下公式对软体动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 测定值进行转换(刘宗秀等, 2006)。

$$\delta^{15}\text{C}_{\text{org}} = (\delta^{15}\text{C}_{\text{a}} - 15.9)/1.0159 \quad (1)$$

式中, $\delta^{15}\text{C}_{\text{org}}$ 表示软体动物躯干的碳同位素值, $\delta^{15}\text{C}_{\text{a}}$ 表示壳体的碳同位素值。

1.4 食物贡献率的计算

稳定同位素多元线性混合模型可以估算两种及以上食物对动物的相对贡献率,公式如下(Saito et al, 2001):

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

$$\sum_{i=1}^n f'_{ij} = 1 \quad (3)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}'_i$ 表示消费者的碳同位素组成; $\delta^{13}\text{C}_j$ 表示食物的碳同位素组成; $\Delta'\text{C}$ 表示碳同位素的分馏值; f'_{ij} 表示各种食物的比例; n 表示消费者的全部食物种类。本研究利用该模型的计算软件IsoSource (Phillips & Gregg, 2003)来估算食物贡献率。由于初级生产力植物主要分布在洞穴的有光带,故本研究仅估算有光带的土壤有机质、单子叶植物、双子叶

植物、苔藓植物、蕨类植物5类基础碳源对洞穴动物的食物源贡献率。

1.5 营养级的计算

估算营养级时, 需要选择基准物, 它通常为初级生产者\初级消费者\碎屑等(徐军等, 2010)。由于洞穴黑暗或低光照, 初级生产力植物分布少, 结合本研究得出的土壤有机质对大部分洞穴动物的食物源贡献高于植物, 故选择土壤有机质作为基准。营养级的公式为:

$$TL = (\delta^{15}N_{consumer} - \delta^{15}N_{baseline}) / \Delta\delta^{15}N + \lambda \quad (4)$$

式中, TL表示生物的营养级; $\delta^{15}N_{consumer}$ 表示消费者的氮同位素比值; $\delta^{15}N_{baseline}$ 表示基准物的氮同位素比值($\lambda = 1$, 基准物为初级生产者; $\lambda = 2$, 基准物为初级消费者); $\Delta\delta^{15}N$ 为营养级传递过程中的氮富集度, 取3.4‰ (Post, 2002)。

采用SPSS 19.0对数据进行单因素方差分析, 检验样品间碳氮稳定同位素组成的差异, 使用

Origin 9.1绘图。

2 结果

2.1 洞穴基础碳源的 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 值

洞穴基础碳源植物、土壤有机质的 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 值见表1。

植物 $\delta^{13}C$ 值范围为 $-38.25\text{‰} \pm 0.95\text{‰}$ 至 $-29.44\text{‰} \pm 0.49\text{‰}$, 均值为 -30.09‰ ; $\delta^{15}N$ 值范围为 $-2.26\text{‰} \pm 0.11\text{‰}$ 至 $3.72\text{‰} \pm 0.16\text{‰}$, 均值为 0.78‰ 。单因素方差分析显示(表2), 同一洞穴内不同类植物的 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 值差异显著($P < 0.01$), 同类植物在不同洞穴的 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 值也不同, 如苔藓植物 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 值在3个洞穴间跨度均最大, 其跨度值分别为 7.22‰ 、 5.91‰ 。

土壤有机质的 $\delta^{13}C$ 值范围为 $-32.73\text{‰} \pm 0.03\text{‰}$ 至 $-24.68\text{‰} \pm 0.41\text{‰}$, 均值 -28.30‰ , 大部分不在洞穴植物的 $\delta^{13}C$ 变化范围; $\delta^{15}N$ 值范围为 $-2.12\text{‰} \pm$

表1 3个洞穴内土壤有机质和植物的 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{15}N$ 值(平均值 $\pm$ 标准差)

Table 1 The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of soil organic matter and plants in three caves (mean $\pm$ SD)

洞穴 Cave	样本 Sample	样本数 Sample number	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)
水江洞 Shuijiang Cave	有光带土壤有机质 Soil organic matter in light zone	5	-27.01 ± 0.13	4.46 ± 0.55
	弱光带土壤有机质 Soil organic matter in weak light zone	5	-29.97 ± 0.01	2.74 ± 0.39
	黑暗带土壤有机质 Soil organic matter in dark zone	5	-26.42 ± 0.03	3.31 ± 0.05
	苔藓植物 Bryophyte	NC	-38.14 ± 0.45	3.65 ± 0.24
	蕨类植物 Pteridophyte	62	-31.79 ± 0.21	0.84 ± 0.07
	单子叶植物 Monocotyledon	19	-33.30 ± 0.03	0.01 ± 0.34
	双子叶植物 Dicotyledon	66	-33.03 ± 0.19	1.41 ± 0.16
龙宫洞 Longgong Cave	有光带土壤有机质 Soil organic matter in light zone	5	-26.98 ± 0.08	5.67 ± 0.50
	弱光带土壤有机质 Soil organic matter in weak light zone	5	-32.73 ± 0.03	1.58 ± 0.15
	黑暗带土壤有机质 Soil organic matter in dark zone	5	-30.09 ± 0.32	-2.12 ± 0.60
	苔藓植物 Bryophyte	NC	-38.25 ± 0.95	-2.26 ± 0.11
	蕨类植物 Pteridophyte	49	-32.51 ± 0.17	-0.27 ± 0.00
	单子叶植物 Monocotyledon	22	-33.46 ± 0.47	3.14 ± 0.36
	双子叶植物 Dicotyledon	33	-32.38 ± 0.22	3.72 ± 0.16
双龙洞 Shuanglong Cave	有光带土壤有机质 Soil organic matter in light zone	5	-24.68 ± 0.41	4.59 ± 0.17
	弱光带土壤有机质 Soil organic matter in weak light zone	5	-26.47 ± 0.27	4.84 ± 0.08
	黑暗带土壤有机质 Soil organic matter in dark zone	5	-30.34 ± 0.67	1.11 ± 0.44
	苔藓植物 Bryophyte	NC	-31.03 ± 0.29	-0.88 ± 0.28
	蕨类植物 Pteridophyte	55	-33.38 ± 0.47	-0.66 ± 0.30
	单子叶植物 Monocotyledon	19	-29.44 ± 0.49	0.58 ± 0.34
	双子叶植物 Dicotyledon	56	-32.59 ± 0.14	0.10 ± 0.26

NC表示因苔藓植物较小, 未统计样本数量。

NC indicates that bryophytes are too small to count their numbers.

0.60‰至5.67‰ ± 0.50‰, 均值2.91‰。单因素方差分析显示(表2), 除水江洞土壤有机质的 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著差异外($P > 0.05$), 其余同一洞穴内不同光带的土壤有机质的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值差异显著($P < 0.01$), 不同洞穴同一光带土壤有机质的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值也不同, 最大相差分别为6.26‰(弱光带)、5.43‰(黑暗带)。

2.2 洞穴动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值

3个洞穴内共采集动物59种, 隶属4门8纲18目

37科。因部分物种达不到检测的量, 故以科为单元测定其 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值; 龙宫洞弱光带很短, 动物类群极少, 故未检测该光带动物的同位素值, 结果见表3。

洞穴动物 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为-34.22‰ ± 0.39‰至-14.83‰ ± 0.78‰, 最低和最高的分别是大蚊科(水江洞有光带)和巨蚓科(双龙洞有光带), 两者相差19.39‰; $\delta^{15}\text{N}$ 值范围为1.86‰ ± 0.20‰至16.43‰ ±

表2 3个洞穴内植物和土壤有机质的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值的方差分析

Table 2 Variance analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of plants and soil organic matter in three caves

洞穴 Cave	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)				$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			
	植物 Plants		土壤有机质 Soil organic matter		植物 Plants		土壤有机质 Soil organic matter	
水江洞 Shuijiang Cave	$F = 326.65$	$P < 0.01$	$F = 1,225.08$	$P < 0.01$	$F = 143.20$	$P < 0.01$	$F = 8.845$	$P > 0.05$
龙宫洞 Longgong Cave	$F = 76.57$	$P < 0.01$	$F = 683.14$	$P < 0.01$	$F = 504.54$	$P < 0.01$	$F = 168.16$	$P < 0.01$
双龙洞 Shuanglong Cave	$F = 64.80$	$P < 0.01$	$F = 110.05$	$P < 0.01$	$F = 15.59$	$P < 0.01$	$F = 169.41$	$P < 0.01$

表3 3个洞穴内各光带洞穴动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值及营养级

Table 3 The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values and trophic levels of cave fauna in different light zones of three caves

洞穴 Cave	光带 Light zone	洞穴动物 Cave fauna	样本数 Sample number	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) (mean ± SD)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) (mean ± SD)	营养级 Trophic level
水江洞 Shuijiang Cave	有光带 Light zone	环口螺科 Cyclophoridae	16	-28.55 ± 1.20	4.49 ± 1.27	1.01 ± 0.37
		钻头螺科 Subulinidae	17	-32.04 ± 1.41	6.51 ± 1.41	1.60 ± 0.41
		烟管螺科 Clausiliidae	3	-27.84 ± 0.71	—	—
		瞳孔蜗牛科 Corillidae	3	-28.80 ± 0.15	4.40 ± 0.42	1.02 ± 0.12
		巴蜗牛科 Bradybaenidae	104	-27.99 ± 0.46	4.91 ± 0.22	1.13 ± 0.06
		派模蛛科 Pimoidae	3	-25.20	10.13	2.67
		肖蛸科 Tetragnathidae	3	-25.80 ± 0.12	7.46 ± 0.05	1.88 ± 0.02
		球蛛科 Theridiidae	3	-28.54 ± 0.26	6.09 ± 0.14	1.48 ± 0.04
		蚁蛉科 Myrmeleontidae	10	-27.12 ± 0.12	10.55 ± 0.11	2.79 ± 0.03
	弱光带 Weak light zone	大蚊科 Tipulidae	24	-34.22 ± 0.39	7.61 ± 0.41	1.93 ± 0.12
		环口螺科 Cyclophoridae	3	-27.09 ± 0.28	—	—
		烟管螺科 Clausiliidae	3	-24.17 ± 0.95	—	—
		巴蜗牛科 Bradybaenidae	8	-26.30 ± 0.33	—	—
		暗蛛科 Amaurobiidae	9	-23.87 ± 0.19	16.43 ± 0.05	5.03 ± 0.01
		蠼螋科 Labiduridae	2	-27.04 ± 0.41	9.96 ± 0.10	3.12 ± 0.03
		驼螽科 Rhaphidophoridae	30	-25.21 ± 0.19	8.11 ± 0.03	2.58 ± 0.01
		大蚊科 Tipulidae	2	-24.60	6.88	2.22
	黑暗带 Dark zone	暗蛛科 Amaurobiidae	11	-24.44 ± 0.18	15.51 ± 0.06	4.59 ± 0.02
		蚰蜒科 Scutigerae	2	-25.38 ± 0.04	8.51 ± 0.08	2.53 ± 0.02
		交翅马陆科 Cambalopsidae	8	-25.70 ± 0.10	6.66 ± 0.06	1.99 ± 0.02
		驼螽科 Rhaphidophoridae	30	-25.49 ± 0.40	7.80 ± 0.29	2.32 ± 0.09
		大蚊科 Tipulidae	2	-28.46	6.92	2.06
		夜蛾科 Noctuidae	6	-28.31 ± 0.03	4.96 ± 0.01	1.48 ± 0.00
		假吸血蝠科 Megadermatidae	2	-25.73 ± 0.05	9.23 ± 0.02	2.74 ± 0.00
龙宫洞 Longgong Cave	有光带 Light zone	漏斗蛛科 Agelenidae	2	-28.56 ± 0.33	9.19 ± 0.03	2.04 ± 0.01
		园蛛科 Araneidae	2	-26.24 ± 0.11	10.40 ± 0.13	2.39 ± 0.04
		跳蛛科 Salticidae	3	-28.80 ± 0.25	8.17 ± 0.03	1.74 ± 0.01
		刺客蛛科 Sicariidae	2	-23.43 ± 0.03	14.21 ± 0.07	3.51 ± 0.02

表3 (续) Table 3 (Continued)

洞穴 Cave	光带 Light zone	洞穴动物 Cave fauna	样本数 Sample number	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) (mean $\pm$ SD)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) (mean $\pm$ SD)	营养级 Trophic level
龙宫洞 Longgong Cave	有光带 Light zone	肖蛸科 Tetragnathidae	3	-25.87	10.91	2.54
		妩蛛科 Uloboridae	3	-25.67 $\pm$ 0.15	11.64 $\pm$ 0.04	2.76 $\pm$ 0.01
		角囊马陆科 Cambalidae	3	-24.87 $\pm$ 0.33	3.83 $\pm$ 0.23	1.54 $\pm$ 0.07
		蜚蠊科 Blattidae	3	-27.85 $\pm$ 0.23	7.86 $\pm$ 0.06	1.65 $\pm$ 0.02
		蠼螋科 Labiduridae	2	-25.27	10.01	2.28
	黑暗带 Dark zone	蚁蛉科 Myrmeleontidae	18	-26.98 $\pm$ 0.33	—	—
		大蚊科 Tipulidae	6	-31.71	6.17	1.15
		拟阿勇蛱蛱科 Ariophantidae	3	-29.30 $\pm$ 0.48	—	—
		椎实螺科 Lymnaeidae	3	-29.74 $\pm$ 0.31	2.54 $\pm$ 0.25	2.37 $\pm$ 0.08
		坚齿螺科 Canaenidae	2	-28.92 $\pm$ 0.11	1.86 $\pm$ 0.20	2.17 $\pm$ 0.06
		巨蟹蛛科 Sparassidae	2	-26.68 $\pm$ 0.16	8.11 $\pm$ 0.07	4.01 $\pm$ 0.02
		刺盲蛛科 Podoctidae	2	-27.76 $\pm$ 0.23	7.10 $\pm$ 0.36	3.71 $\pm$ 0.11
		蜚蠊科 Blattidae	3	-27.74 $\pm$ 0.10	3.34 $\pm$ 0.18	2.61 $\pm$ 0.05
		蠼螋科 Labiduridae	2	-26.35 $\pm$ 0.39	8.07 $\pm$ 0.08	4.00 $\pm$ 0.02
		驼螽科 Rhaphidophoridae	22	-25.85 $\pm$ 0.19	7.20 $\pm$ 0.40	3.74 $\pm$ 0.12
		大蚊科 Tipulidae	3	-33.52 $\pm$ 0.44	2.06	2.23
		夜蛾科 Noctuidae	3	-27.18 $\pm$ 0.05	3.27 $\pm$ 0.02	2.59 $\pm$ 0.01
双龙洞 Shuanglong Cave	有光带 Light zone	环口螺科 Cyclophoridae	12	-26.97 $\pm$ 0.15	5.53 $\pm$ 0.24	1.28 $\pm$ 0.07
		交翅马陆科 Cambalopsidae	2	-26.26 $\pm$ 0.30	4.47 $\pm$ 0.23	1.04 $\pm$ 0.07
		角囊马陆科 Cambalidae	3	-24.44 $\pm$ 0.19	8.52 $\pm$ 0.27	2.09 $\pm$ 0.08
		夜蛾科 Noctuidae	5	-29.11 $\pm$ 0.45	4.98 $\pm$ 0.08	1.12 $\pm$ 0.02
		步甲科 Carabidae	2	-26.89 $\pm$ 0.01	—	—
		蚁蛉科 Myrmeleontidae	7	-25.00 $\pm$ 0.36	11.19 $\pm$ 0.10	2.94 $\pm$ 0.03
		长头蜈蚣科 Mecistocephalidae	2	-26.23 $\pm$ 0.21	—	—
		驼螽科 Rhaphidophoridae	3	-26.89 $\pm$ 0.49	12.04 $\pm$ 0.08	3.19 $\pm$ 0.02
		巨蚓科 Megascleidae	1	-14.83 $\pm$ 0.78	3.71 $\pm$ 0.05	1.26 $\pm$ 0.02
		长蹄盲蛛科 Phalangidae	3	-26.52 $\pm$ 0.20	—	—
		跳蛛科 Salticidae	3	-27.47 $\pm$ 0.30	8.50 $\pm$ 0.07	2.15 $\pm$ 0.02
		漏斗蛛科 Agelenidae	3	-28.80 $\pm$ 0.80	8.42 $\pm$ 0.01	2.13 $\pm$ 0.00
	弱光带 Weak light zone	烟管螺科 Clausiliidae	2	-31.41	4.45 $\pm$ 0.12	1.11 $\pm$ 0.03
		巴蜗牛科 Bradybaenidae	10	-28.94 $\pm$ 0.48	4.68 $\pm$ 0.23	1.05 $\pm$ 0.07
		潮虫科 Oniscidae	4	-24.36 $\pm$ 0.73	7.36 $\pm$ 0.39	1.74 $\pm$ 0.11
		拟态蛛科 Mimetidae	3	-26.87 $\pm$ 0.55	6.99 $\pm$ 0.03	1.63 $\pm$ 0.01
		跳蛛科 Salticidae	3	-27.57 $\pm$ 0.13	7.61 $\pm$ 0.16	1.81 $\pm$ 0.05
		蛞蝓科 Scutigeridae	3	-26.81 $\pm$ 0.36	10.51 $\pm$ 0.65	2.67 $\pm$ 0.19
		交翅马陆科 Cambalopsidae	30	-26.17 $\pm$ 1.26	3.64 $\pm$ 0.35	1.35 $\pm$ 0.10
		奇马陆科 Paradoxosomatidae	3	-20.86 $\pm$ 0.17	4.52 $\pm$ 0.27	1.09 $\pm$ 0.08
		驼螽科 Rhaphidophoridae	29	-25.56 $\pm$ 0.65	7.51 $\pm$ 0.65	1.79 $\pm$ 0.19
		大蚊科 Tipulidae	4	-25.82 $\pm$ 0.28	6.18 $\pm$ 0.16	1.39 $\pm$ 0.05
	黑暗带 Dark zone	夜蛾科 Noctuidae	7	-30.26 $\pm$ 0.14	7.44 $\pm$ 0.05	1.76 $\pm$ 0.02
		烟管螺科 Clausiliidae	50	-30.79 $\pm$ 0.05	6.19 $\pm$ 0.62	2.49 $\pm$ 0.18
		巴蜗牛科 Bradybaenidae	17	-29.02 $\pm$ 0.41	5.03 $\pm$ 0.99	2.15 $\pm$ 0.29
		暗蛛科 Amaurobiidae	2	-24.79 $\pm$ 0.09	15.81 $\pm$ 0.16	5.32 $\pm$ 0.05
		蛞蝓科 Scutigeridae	1	-24.83	9.46 $\pm$ 0.07	3.46 $\pm$ 0.02
		交翅马陆科 Cambalopsidae	21	-27.14 $\pm$ 0.14	4.33 $\pm$ 0.15	1.95 $\pm$ 0.04
		驼螽科 Rhaphidophoridae	24	-26.37 $\pm$ 0.22	6.23 $\pm$ 0.13	2.51 $\pm$ 0.04
		菊头蝠科 Rhinolophidae	5	-27.84 $\pm$ 0.22	7.91 $\pm$ 0.03	3.00 $\pm$ 0.01

— 表示样品量不够, 未检测; 同位素值无标准差的是指样品量仅够检测1次。

— indicates that the sample is not enough for measuring. Isotope values without standard deviation mean that the sample size is enough for only one test.

0.05‰, 最低和最高的分别是坚齿螺科(龙宫洞黑暗带)和暗蛛科(水江洞弱光带), 两者相差14.57‰, 即洞穴动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值均表现出较大的种间差异。

部分消费者与所测定的食物源(或有机碳源)之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异较大, 表明洞穴内除了初级生产力植物、土壤有机质外, 可能存在其他潜在营养源供给。各动物类群的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值依次为: 巨蚓科(3.71‰) < 螺类(4.60‰) < 马陆(5.14‰) < 夜蛾科(5.16‰) < 蜚蠊科(5.60‰) < 大蚊科(5.97‰) < 盲蛛(7.10‰) < 潮虫科(7.36‰) < 驼螽科(8.15‰) < 蝙蝠(8.57‰) < 蠼螋科(9.35‰) < 蛭蜒科(9.49‰) < 蜘蛛(10.33‰) < 蚁蛉科(10.87‰), 由此看出各个相邻类群之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 值相差总体小于3.4‰, 说明各个类群的生态位有重叠现象。

同一动物类群在同一洞穴不同光带或不同洞穴同一光带中的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值不同, 如暗蛛科的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值在水江洞的弱光带和黑暗带间均存在显著差异($\delta^{13}\text{C}$: $F = 13.80$, $P < 0.05$; $\delta^{15}\text{N}$: $F = 387.06$, $P < 0.01$), 在水江洞的黑暗带和双龙洞的黑暗带间也存在显著差异($\delta^{13}\text{C}$: $F = 9.03$, $P < 0.05$; $\delta^{15}\text{N}$: $F = 9.66$, $P < 0.05$)。总体看, 本研究洞穴动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 值之间呈显著正相关($R^2 = 0.08$; $P < 0.05$) (图1), 表明其食物来源相对单一。

2.3 洞穴基础碳源对动物食物源的贡献率

洞穴基础碳源对动物食物源的贡献率见图2, 其中动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值满足模型条件的在水江洞有8科,

龙宫洞有5科, 双龙洞有10科。

苔藓植物对动物食物源贡献率为0–36.1%, 蕨类植物为0–26.2%, 单子叶植物为0–23.5%, 双子叶植物为0–22.1%, 土壤有机质为8.6%–100.0%。除了大蚊科、夜蛾科以及钻头螺科和双龙洞的漏斗蛛科外, 土壤有机质对78.3%的动物类群食物源贡献率大于50.0%。其中, 土壤有机质对蚁蛉科(幼虫)食物源贡献率最高, 其范围高达94.9%–100.0%。相较而言, 洞穴内4类植物对大蚊科食物源总贡献率最高, 其范围为72.2%–91.4%, 其次对夜蛾科食物源总贡献率也较高, 为67.6%。总体来说, 洞穴土壤有机质对大部分洞穴动物的食物源的贡献率高于植物, 是洞穴消费者的主要食物基础。

2.4 洞穴动物的营养级

洞穴内各动物类群的营养级计算结果见表3。

各洞穴陆生动物营养级范围: 水江洞为1.01–5.03, 龙宫洞为1.15–4.01, 双龙洞为1.04–5.32。各动物类群的营养级: 巨蚓科为1.26; 螺类为1.01–2.49 (均值1.57); 潮虫科为1.74; 蜘蛛为1.48–5.32 (均值2.80); 刺盲蛛科为3.71; 蛭蜒科为2.53–3.46 (均值2.89); 马陆为1.04–1.99 (均值1.49); 蜚蠊科为1.65–2.61 (均值2.13); 蠼螋科为2.28–4.00 (均值3.13); 驼螽科为1.79–3.74 (均值2.69); 蚁蛉科(幼虫)为2.79–2.94 (均值2.87); 大蚊科为1.15–2.23 (均值1.83); 夜蛾科为1.12–2.59 (均值1.74); 蝙蝠为2.74–3.00 (均值2.87)。

综上, 在荔波玉屏洞穴陆生生态系统中, 消费者的营养级范围为1.01–5.32。巨蚓科、螺类、潮虫科、马陆、大蚊科、夜蛾科主要处于第2营养层次(初级消费者); 蛭蜒科、蚁蛉科(幼虫)、蝙蝠处于第3营养层次; 蜚蠊科处于第2–3营养层次; 驼螽科、蠼螋科处于第2–4营养层次; 蜘蛛处于第2–5营养层次。由此可见, 大部分同一类群的动物在洞穴中所处的营养级位置较稳定, 少部分同属于一个类群的动物在不同洞穴或同一洞穴不同光带所处的营养级位置有差异, 尤其是蜘蛛差异最大, 跨度3个营养级。

图1 洞穴动物 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 含量的关系

Fig. 1 The relationship between the content of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in cave fauna

3 讨论

3.1 洞穴基础碳源的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 特征

洞外陆生植物主要包括 C_3 和 C_4 两类, 其中 C_3 植

图2 3个洞穴内土壤有机质、植物对洞穴动物的食物源贡献率。SOM: 有光带的土壤有机质; Br: 苔藓植物; Pt: 蕨类植物; Mo: 单子叶植物; Di: 双子叶植物。无数值显示表示有机碳源对该动物类群贡献率低于2.0%。

Fig. 2 Contribution rates of soil organic matter and plants to the food sources of cave fauna in three caves. SOM, Soil organic matter of light zone; Br, Bryophyte; Pt, Pteridophyte; Mo, Monocotyledon; Di, Dicotyledon. There are no numerical display when the contribution rates of organic carbon sources to animals less than 2.0%.

物 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 -35‰ 至 -20‰ (均值 -27‰), C_4 植物为 -19‰ 至 -9‰ (均值 -13‰) (许文强等, 2014)。本研究洞穴植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-38.25\text{‰} \pm 0.95\text{‰}$ 至 $-29.44\text{‰} \pm 0.49\text{‰}$ (均值 -30.09‰), 即多为 C_3 植物。再结合贵州织金洞(-43.46‰ 至 -37.54‰)和麻湾洞(-41.78‰ 至 -38.80‰)植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(赵璐等, 2017; 徐承香等, 2020), 可得出洞穴植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值总体较洞外植物低。孙爱芝等(2005)认为大气中 CO_2 浓度增加, 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值下降, 光照度增强, 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大; 容丽等(2008)认为植物叶片高 $\delta^{13}\text{C}$ 值是对低水分、高光照强度的适应。洞穴相对洞外而言, CO_2 浓度偏高, 湿度大, 光照强度弱或无光照(黎道洪, 2007; Tomczyk-Zak & Zielenkiewicz, 2016), 这些特征可能是造成洞穴植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值低于洞外植物的原因。本研究中植物 $\delta^{15}\text{N}$ 值($-2.26\text{‰} \pm 0.11\text{‰}$ 至 $3.72\text{‰} \pm 0.16\text{‰}$) 在洞外陆生植物 $\delta^{15}\text{N}$ 值(-10.0‰ 至 9.0‰)范围内(刘贤赵等, 2014), 这与贵州织金洞和麻湾洞的研究结果一致(赵璐等, 2017; 徐承香等, 2020)。

一般认为, 土壤中的有机碳主要来自于陆生植物, 土壤有机碳中 $\delta^{13}\text{C}$ 值与作为该有机碳来源植被的 $\delta^{13}\text{C}$ 值具有相似的变化范围(许文强等, 2014)。本研究中土壤有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-32.73\text{‰} \pm 0.03\text{‰}$ 至 $-24.68\text{‰} \pm 0.41\text{‰}$ (均值 -28.30‰), 大部分不在洞穴植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 变化范围, 说明洞穴土壤有机碳除了来源于洞穴植物外, 可能还来源于其他途径(如洞外地表衍生的有机物)。另外, 贵州荔波玉屏洞穴土壤有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 值总体低于洞外茂兰保护区的土壤有机碳中的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(森林点: -27.12‰ 至 -23.86‰ ; 农田点: -23.26‰ 至 -19.66‰) (刘启明等, 2002), 这主要是由于洞穴和地表植物类群及分布数量不同有关, 在洞内植物分布少, 尤其是黑暗带几乎没有高等植物。洞外土壤全氮和土壤氨态氮 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围分别为 -6.0‰ 至 16.0‰ , -3.0‰ 至 8.0‰ (刘贤赵等, 2014), 本研究的土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 值在其范围内。从各洞穴各光带土壤有机质的同位素测定值看, 除水江洞土壤有机质的 $\delta^{15}\text{N}$ 值无显著差异外, 其余同一洞穴内不同光带的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值差异显著, 造成差异的原因可能与不同光带的环境因子及有机质的来源等有关。

3.2 洞穴动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 特征

本研究洞穴动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值表现出较大的种间(或类群间)差异, $\delta^{13}\text{C}$ 值从大蚊科的 $-34.22\text{‰} \pm$

0.39‰至巨蚓科的 $-14.83\text{‰} \pm 0.78\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ 值从坚齿螺科的 $1.86\text{‰} \pm 0.20\text{‰}$ 至暗蛛的 $16.43\text{‰} \pm 0.05\text{‰}$, 其原因主要是不同类群的动物食性差异很大, 也与动物本身的代谢特性有关。另外, 洞穴动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值表现出显著相关性, 这与织金洞的相关研究一致, 表明洞穴动物具有相对单一的食物来源(Faneli et al, 2011; 赵璐等, 2017)。同一动物类群在同一洞穴不同光带或不同洞穴同一光带中的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值有差异, 如暗蛛的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值在水江洞的弱光带和黑暗带间均存在显著差异, 在水江洞与双龙洞的黑暗带间也存在显著差异, 这可能与不同洞穴或不同光带的生境异质性和食物资源差异有关, 还可能与种内不同个体间的大小差异有关。有研究表明洞穴动物的稳定同位素比值与它们的个体大小具有相关性(Revill et al, 2009; Wilson et al, 2009)。由于本次采集的大部分洞穴动物个体较小(如大蚊、蜘蛛)、数量少, 无法对这些动物的稳定同位素比值与其个体的大小进行相关性研究, 因此, 以后可以针对性地选取满足条件的洞穴动物研究它们的同位素比值与个体大小的关系。

稳定同位素生态位能够反映生物的生长状况和营养结构。本研究洞穴动物 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值依次为巨蚓科 < 螺类 < 马陆 < 夜蛾科 < 蜚蠊科 < 大蚊科 < 盲蛛 < 潮虫科 < 驼螽科 < 蝙蝠 < 蠼螋科 < 蚰蜒科 < 蜘蛛 < 蚁蛉科, 各个相邻类群之间的 $\delta^{15}\text{N}$ 值相差总体小于 3.4‰ , 说明各个类群的生态位有重叠现象, 这应该与不同类群动物摄食共同的食物, 一些高营养级种类往往摄取较低营养级种类有关(刘晓收等, 2020)。另外, 蝙蝠虽为高等哺乳动物, 但是其 $\delta^{15}\text{N}$ 的值却小于蜘蛛等节肢动物, 其原因可能是蝙蝠的繁殖在洞内完成, 而绝大多数食物的获取都要飞到洞外寻觅。

有研究认为洞穴动物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值普遍低于洞外动物(黎道洪和苏晓梅, 2012; 周谷春等, 2015), 本研究对比了洞穴内外的蜘蛛、螺类的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 发现并无规律: 本研究蜘蛛 $\delta^{15}\text{N}$ (均值 10.33‰)较葫芦岛冶金区(均值 7.95‰)、万山汞矿区(最大值 8.11‰)蜘蛛高(郑冬梅等, 2013; Kasun等, 2016), 与杭州湾湿地蜘蛛的均值相近(张昕丽等, 2019); 本研究螺类 $\delta^{15}\text{N}$ 值(1.86‰ – 6.51‰ , 均值 4.60‰)较三江平原毛茭草沼泽中螺类(-0.46‰ 至 2.99‰)高(陈展彦等, 2018),

较东营和烟台潮间带海草床螺类(6.60‰ – 10.22‰)低(宋博等, 2019)。为了摸清洞穴动物与洞外动物的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 值差异, 建议今后对同一区域洞穴内外的同一动物类群的同位素值开展对比研究。

3.3 洞穴动物的食物来源

同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 常被用来分析生态系统中消费者的食物来源(胡忠军等, 2019; 刘晓收等, 2020)。本研究采用IsoSource软件估算5类基础碳源对消费者的食物源贡献率, 结果表明洞穴土壤有机质对 78.3% 的动物的食物源贡献率高于初级生产力植物, 是洞穴消费者的食物基础, 该结果与织金洞、麻湾洞的研究结果基本一致(赵璐等, 2017; 徐承香等, 2020)。然而, 在地表生态系统, 植物是初级生产者, 是动物直接或间接的食物来源, 被认为是食物网的基础, 如在亚马孙热带稀树草原, 蝗虫*Tropidacris collaris*的膳食碳约 90% 来自 C_3 植物, 切叶蚁约 70% 来自 C_3 植物, 蜥蜴和青蛙两者的膳食碳均有 50% 以上来自 C_4 草类的食物链(Magnusson et al, 1999)。另外, 通常认为摄食者与其食物的碳稳定同位素差异在 0.4‰ – 1.3‰ 或低于 1‰ (胡忠军等, 2019), 在本研究, 部分消费者与其食物之间的碳稳定同位素差异较大, 表明洞穴内除了基础碳源植物、土壤有机质外, 可能还存在其他潜在营养源供给。此外, 不同洞穴中消费者营养级的种类组成不同, 相同动物类群的食物来源组成会存有差异, 同一洞穴内不同种类间也可能存在一定的竞争和资源分配等竞争关系, 而基础碳源在不同洞穴中对动物的贡献不同还可能与种间关系有关。

国外有学者提出, 洞穴内由于缺乏光照和初级生产力植物, 大多数动物依赖洞外地表营养和能量的流动, 即洞外地表衍生的有机物(Engel, 2007; Schneider, 2009)。这些衍生的有机物通常靠以下形式进入: 风吹、岩石裂缝渗透、溪流携带的碎屑(如树叶、木质碎片等颗粒物或溶解的有机碳), 或蝙蝠等动物的粪便, 或动物媒介(如蝙蝠)从洞外带入食物, 或空气携带的有机物颗粒等(Engel, 2007; Schneider, 2009; Tomczyk-Zak & Zielenkiewicz, 2016)。实际上, 这些物质的大部分最终都会进入洞内土壤, 更进一步表明了洞内土壤有机质是消费者的主要食物基础。有研究得出在含硫化物洞穴内, 花鳍鱼*Poecilia mexicana*主要从化能自养细菌中吸

收碳和氮(Roach et al, 2011)。本研究在选择基础碳源时, 未考虑弱光带、黑暗带的低等植物(地衣、苔藓等), 也未考虑地下光能自养生物以及洞外地表衍生的有机物的物质循环和能量流动的途径等, 这些有待在今后的研究中逐步深入。

3.4 洞穴动物的营养级

评价消费者营养级位置需要确定基准物, 通过比较消费者与基准的 $\delta^{15}\text{N}$ 及其在营养级之间的富集度($\Delta\delta^{15}\text{N}$)计算其营养级, 基准生物选择和 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 是决定营养级的两个关键因素(Post, 2002; 徐军等, 2010)。目前对洞穴食物网研究较少, 暂未有合适的选取标准供参考。有研究表明, 生物食物来源的时空与组成的变化特征在某种意义上决定了基准生物的选择(徐军等, 2010), 故本研究选择贡献率最大的土壤有机质作为基准。相邻营养级之间的富集度在洞外生态系统也未有统一的标准, Peterson和Fry (1987)综述了在许多食物网中, 如果出现3~5次连续的营养转移, $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 为3‰~5‰; Post (2002)研究了25个湖泊的数据, 表明 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 平均值是3.4‰。本研究选取 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ 平均值3.4‰进行初探。

荔波玉屏洞穴消费者营养级范围为1.01~5.32, 相差约4个营养级, 表明研究区洞穴动物组成较丰富, 生态系统结构较复杂。研究发现大部分同一类群的动物可能因食性方面具有很大的相似性, 在洞内所处的营养级位置较稳定, 如大部分螺类都处于第2营养层次, 因为多数软体动物为初级消费者, 摄食植物、有机碎屑, 只有少数为肉食性和杂食性。本研究螺类营养级(1.01~2.49, 均值1.57)与三江平原沼泽中螺类(1.02~2.04)和太湖贡湖湾软体动物(1.8~2.1)基本一致(温周瑞等, 2016; 陈展彦等, 2018)。少部分同属于一个类群的动物在不同洞穴或同一洞穴不同光带所处的营养级位置也有差异, 如蜘蛛在本研究中处于第2~5营养层次(跨度3个营养级), 其原因有: 一是同种蜘蛛在不同时空条件下可能有着不同的取食对象, 而不同的洞穴或光带的小生境差异很大; 二是同类群但不同种的蜘蛛生活习性不一样(有洞穴地表活动型、结网型、游猎型), 其捕食的范围也就不一样(周谷春等, 2015)。通常情况下, 直翅目昆虫、夜蛾主要是植食性动物, 为初级消费者, 如葫芦岛锌厂的蟋蟀*Gryllus testaceus*、东亚飞蝗(*Locusta migratoria manilensis*)、中华蚱蜢

(*Acrida chinensis*)的营养级处于1.02~2.01 (郑冬梅等, 2013), 而本研究中驼螽科为1.79~3.74, 夜蛾科为1.12~2.59, 这可能与驼螽科在洞内的特殊取食有关, 我们团队前期实地观察到驼螽科、夜蛾科昆虫残食马陆的现象。

综合东风洞等洞穴的研究(黎道洪和苏晓梅, 2012; 韩康等, 2014; 周谷春等, 2015; 赵璐等, 2017; 徐承香等, 2020), 初步总结出: 在洞穴生态系统, 大部分螺类、马陆、夜蛾科、潮虫科等处于第2营养层次(初级消费者); 蛭蜒科、蜈蚣、无尾两栖类、蝙蝠等处于第3营养层次; 盲蛛、驼螽科、大蚊科等处于第2~3营养层次; 蜘蛛处于第2~5营养层次。但是营养级的精确评估, 需要考虑选取合适的基准物、富集度($\Delta\delta^{15}\text{N}$)、多种食物来源、物种个体大小、模型选取等因素, 这在今后的研究中不断深入、完善。

ORCID

徐承香 <https://orcid.org/0000-0002-7228-3981>

参考文献

- Chen ZY, Guan Q, Wu HT, Lu KL, Lü XG, Wang YB (2018) Characteristics of stable isotopes of carbon and nitrogen and food sources of snails in *Carex lasiocarpa* marshes in Sanjiang Plain. *Wetland Science*, 16, 38–44. (in Chinese with English abstract) [陈展彦, 管强, 武海涛, 芦康乐, 吕宪国, 王云彪 (2018) 三江平原毛茛草沼泽中螺类的碳、氮稳定同位素特征及其食物来源结构. *湿地科学*, 16, 38–44.]
- Dou YJ, Chang L, Wu DH (2015) Research methods of soil animal food web: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 247–255. (in Chinese with English abstract) [窦永静, 常亮, 吴东辉 (2015) 土壤动物食物网研究方法. *生态学杂志*, 34, 247–255.]
- Engel AS (2007) Observations on the biodiversity of sulfidic karst habitats. *Journal of Cave and Karst Studies*, 69, 187–206.
- Estévez E, Álvarez-Martínez JM, Álvarez-Cabria M, Robinson CT, Battin TJ, Barquín J (2019) Catchment land cover influences macroinvertebrate food-web structure and energy flow pathways in mountain streams. *Freshwater Biology*, 64, 1557–1571.
- Fanelli E, Papiol V, Cartes JE, Rumolo P, Brunet C, Sprovieri M (2011) Food web structure of the epibenthic and infaunal invertebrates on the Catalan slope (NW Mediterranean): Evidence from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research*, 58, 98–109.
- Han K, Xu CX, Li DH, Zheng CW, Luo QH (2014) Trophic relationships in Guizhou Shibingxia Cave and Mulaotang Cave by means of stable carbon and nitrogen isotopes.

Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition), 32, 154–161. (in Chinese with English abstract) [韩康, 徐承香, 黎道洪, 郑传伟, 罗庆怀 (2014) 应用同位素研究施秉下洞和木老唐洞的营养级. 广西师范大学学报(自然科学版), 32, 154–161.]

- Herwig BR, Soluk DA, Dettmers JM, Wahl DH (2004) Trophic structure and energy flow in backwater lakes of two large floodplain rivers assessed using stable isotopes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 12–22.
- Hu ZJ, Shi XH, Wu H, Li YL, Li XX, Chen LQ, Liu QG (2019) Food web structure in Qingcaosha Reservoir of Shanghai, China. *Journal of Hydroecology*, 40(2), 47–54. (in Chinese with English abstract) [胡忠军, 史先鹤, 吴昊, 李亚雷, 李晓雪, 陈立侨, 刘其根 (2019) 上海青草沙水库食物网结构特征分析. 水生态学杂志, 40(2), 47–54.]
- Kasun A, Ao M, Eben G, Yang XD, Xu XH, Xu ZD, Qiu GL (2016) Mercury and selenium in arthropods and their bioaccumulation across food webs. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 1031–1037. (in Chinese with English abstract) [Kasun A, 敖明, Eben G, 杨效东, 徐晓航, 许志东, 仇广乐 (2016) 节肢动物体内汞、硒分布及食物链传递特征. 生态学杂志, 35, 1031–1037.]
- Lei LS, Tian DH, Xu CX, Zhang SQ, Hu BL, Du WF (2021) Relationship between terrestrial animal community structure and environmental factors in Ganxi Cave and Lasuo Cave, Libo, Guizhou. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 38, 53–62. (in Chinese with English abstract) [雷莉莎, 田大海, 徐承香, 张思强, 胡碧露, 杜维锋 (2021) 贵州荔波干细洞和拉梭洞陆生动物群落结构与环境因子的关系. 农业资源与环境学报, 38, 53–62.]
- Li B, Xu DD, Wu D, Tao M (2017) Research on carbon sources of river food webs based on the carbon and nitrogen stable isotopic technique. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 31, 1029–1035. (in Chinese with English abstract) [李斌, 徐丹丹, 吴迪, 陶敏 (2017) 基于C、N同位素技术的河流食物网基础碳源研究进展. 核农学报, 31, 1029–1035.]
- Li DH (2007) The correlation between the environmental factors and animal community structure in Boduo Cave and Jialiang Cave of Guizhou Province. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 2167–2176. (in Chinese with English abstract) [黎道洪 (2007) 贵州波多洞和甲良洞内部分环境因子与动物群落结构的相关性. 生态学报, 27, 2167–2176.]
- Li DH, Su XM (2012) The studies on the food web structures and trophic relationships in Guangxi Dongfang Cave by means of stable carbon and nitrogen isotopes. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3497–3504. (in Chinese with English abstract) [黎道洪, 苏晓梅 (2012) 应用稳定同位素研究广西东方洞食物网结构和营养级关系. 生态学报, 32, 3497–3504.]
- Liang XQ, Chen HM, Li WX (2005) Three new species of atyid shrimps (Decapoda, Caridea) from caves of Guizhou, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 30, 529–534. (in Chinese with English abstract) [梁象秋, 陈会明, 李维贤 (2005) 贵州荔波洞穴匙指虾三新种. 动物分类学报, 30, 529–534.]
- Liu QM, Wang SJ, Piao HC, Ouyang ZY (2002) Soil organic matter changes of turnover ecosystems traced by stable carbon isotopes. *Environmental Science*, 23(3), 75–78. (in Chinese with English abstract) [刘启明, 王世杰, 朴河春, 欧阳自远 (2002) 稳定碳同位素示踪农林生态转换系统中土壤有机质的含量变化. 环境科学, 23(3), 75–78.]
- Liu XS, Ni DP, Zhong X, Zhang ZN (2020) Structure of benthic food web and trophic relationship of macrofauna in the Yellow Sea. *Periodical of Ocean University of China*, 50(9), 20–33. (in Chinese with English abstract) [刘晓收, 倪大朋, 钟鑫, 张志南 (2020) 黄海大型底栖动物食物网结构和营养关系研究. 中国海洋大学学报(自然科学版), 50(9), 20–33.]
- Liu XZ, Zhang Y, Su Q, Tian YL, Wang Q, Quan B (2014) Progress of research on relationships between terrestrial plant nitrogen isotope composition and climate environment change. *Advances in Earth Science*, 29, 216–226. (in Chinese with English abstract) [刘贤赵, 张勇, 宿庆, 田艳林, 王庆, 全斌 (2014) 陆生植物氮同位素组成与气候环境变化研究进展. 地球科学进展, 29, 216–226.]
- Liu ZX, Gu ZY, Wu NQ, Xu B (2006) Carbon isotopic composition of food-controlled terrestrial snails. *Chinese Science Bulletin*, 51, 2410–2416. (in Chinese) [刘宗秀, 顾兆炎, 吴乃琴, 许冰 (2006) 食物控制的陆生蜗牛碳同位素组成. 科学通报, 51, 2410–2416.]
- MacAvoy SE, Braciszewski A, Tengi E, Fong DW (2016) Trophic plasticity among spring vs. cave populations of *Gammarus minus*: Examining functional niches using stable isotopes and C/N ratios. *Ecological Research*, 31, 589–595.
- Magnusson WE, Carmozina de Araújo M, Cintra R, Lima AP, Martinelli LA, Sanaiotti TM, Vasconcelos HL, Victoria RL (1999) Contributions of C₃ and C₄ plants to higher trophic levels in an Amazonian savanna. *Oecologia*, 119, 91–96.
- Montagano L, Leroux SJ, Giroux MA, Lecomte N (2019) The strength of ecological subsidies across ecosystems: A latitudinal gradient of direct and indirect impacts on food webs. *Ecology Letters*, 22, 265–274.
- Pasquaud S, Lobry J, Elie P (2007) Facing the necessity of describing estuarine ecosystems: A review of food web ecology study techniques. *Hydrobiologia*, 588, 159–172.
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 293–320.
- Phillips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources. *Oecologia*, 136, 261–269.
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703–718.
- Revill AT, Young JW, Lansdell M (2009) Stable isotopic evidence for trophic groupings and bio-regionalization of predators and their prey in oceanic waters off eastern Australia. *Marine Biology*, 156, 1241–1253.
- Roach KA, Tobler M, Winemiller KO (2011) Hydrogen sulfide, bacteria, and fish: A unique, subterranean food chain. *Ecology*, 92, 2056–2062.
- Rong L, Wang SJ, Du XL (2008) Responses of $\delta^{13}\text{C}$ values of plant leaves to environmental gradients along environmental gradient factors in rocky desertified area of a typical karst

- gorge. *Environmental Science*, 29, 2885–2893. (in Chinese with English abstract) [容丽, 王世杰, 杜雪莲 (2008) 喀斯特峡谷区常见植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与环境因子的关系研究. *环境科学*, 29, 2885–2893.]
- Saito L, Johnson BM, Bartholow J, Hanna RB (2001) Assessing ecosystem effects of reservoir operations using food web-energy transfer and water quality models. *Ecosystems*, 4, 105–125.
- Salgado SS, Motta PC, de Souza Aguiar LM, Nardoto GB (2014) Tracking dietary habits of cave arthropods associated with deposits of hematophagous bat guano: A study from a neotropical savanna. *Austral Ecology*, 39, 560–566.
- Schneider K (2009) How the Availability of Nutrients and Energy Influence the Biodiversity of Cave Ecosystems. PhD dissertation, University of Maryland, Baltimore.
- Simon KS, Benfield EF, Macko SA (2003) Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology*, 84, 2395–2406.
- Song B, Chen LL, Yan L, Jiang SY, Liu CY, Li BJ, Li BQ (2019) Food web characteristics of seagrass beds in intertidal of Dongying and Yantai, Shandong Province. *Biodiversity Science*, 27, 984–992. (in Chinese with English abstract) [宋博, 陈琳琳, 闫朗, 姜少玉, 刘春云, 李秉钧, 李宝泉 (2019) 山东东营和烟台潮间带海草床食物网结构特征. *生物多样性*, 27, 984–992.]
- Sun AZ, Ma YZ, Wu J, Cui QY (2005) Environmental factors and the $\delta^{13}\text{C}$ values of different plant species. *Arid Land Geography*, 28, 538–540. (in Chinese with English abstract) [孙爱芝, 马玉贞, 伍婧, 崔巧玉 (2005) 环境因子与植物体 $\delta^{13}\text{C}$ 值关系的研究. *干旱区地理*, 28, 538–540.]
- Thompson RM, Dunne JA, Woodward G (2012) Freshwater food webs: Towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshwater Biology*, 57, 1329–1341.
- Tomczyk-Zak K, Zielenkiewicz U (2016) Microbial diversity in caves. *Geomicrobiology Journal*, 33, 20–38.
- Wen ZR, Xiong Y, Xu J, Xie P (2016) The studies on the structures of the food web and the trophic relationships in the Gonghu Bay of the Taihu Lake. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 40, 131–138. (in Chinese with English abstract) [温周瑞, 熊鹰, 徐军, 谢平 (2016) 太湖贡湖湾食物网特征研究. *水生生物学报*, 40, 131–138.]
- Wilson RM, Chanton J, Lewis G, Nowacek D (2009) Isotopic variation ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{34}\text{S}$) with body size in post-larval estuarine consumers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 83, 307–312.
- Xu CX, Du WF, Zhang SQ, Zhang Y, Yang RQ, Liu XZ (2020) Using stable isotopes to assess food source and trophic level of terrestrial animals in Mawan Cave of Fenggang in Guizhou. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 2024–2032. (in Chinese with English abstract) [徐承香, 杜维锋, 张思强, 张燕, 杨瑞泉, 柳希竹 (2020) 应用稳定同位素测定贵州凤冈麻湾洞穴陆生动物的食物来源及营养级. *生态学杂志*, 39, 2024–2032.]
- Xu J, Zhang M, Xie P (2010) Variability of stable nitrogen isotopic baselines and its consequence for trophic modeling. *Journal of Lake Sciences*, 22, 8–20. (in Chinese with English abstract) [徐军, 张敏, 谢平 (2010) 氮稳定同位素基准的可变性及对营养级评价的影响. *湖泊科学*, 22, 8–20.]
- Xu WQ, Chen X, Luo GP, Feng YX (2014) Progress of research on soil carbon cycle using carbon isotope approach. *Arid Land Geography*, 37, 980–987. (in Chinese with English abstract) [许文强, 陈曦, 罗格平, 冯异星 (2014) 基于稳定同位素技术的土壤碳循环研究进展. *干旱区地理*, 37, 980–987.]
- Zhang SH, Zhang XP (2014) Study on the trophic levels of soil macrofauna in artificial protection forests by means of stable nitrogen isotopes. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 2892–2899. (in Chinese with English abstract) [张淑花, 张雪萍 (2014) 基于 $\delta^{15}\text{N}$ 稳定同位素分析的人工防护林大型土壤动物营养级研究. *生态学报*, 34, 2892–2899.]
- Zhang XL, Jiao SW, Zhao E, Wu M, Shao XX, Ye XQ, Yan YN (2019) Diet of two passerine birds during breeding season in reed wetland of Hangzhou Bay. *Chinese Journal of Ecology*, 38, 1810–1816. (in Chinese with English abstract) [张昕丽, 焦盛武, 赵镔, 吴明, 邵学新, 叶小齐, 闫雅楠 (2019) 杭州湾湿地芦苇生境两种雀形目鸟类繁殖期食性. *生态学杂志*, 38, 1810–1816.]
- Zhao L, Xu CX, Li DH, Yan HL (2017) Food sources and trophic level of animals in Guizhou Zhijin Cave by means of stable carbon and nitrogen isotopes. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 1444–1451. (in Chinese with English abstract) [赵璐, 徐承香, 黎道洪, 晏翰林 (2017) 应用碳氮稳定同位素研究贵州织金洞动物食物来源与营养级. *生态学杂志*, 36, 1444–1451.]
- Zheng DM, Sun LN, Li HY, Li XX (2013) Carbon and nitrogen stable isotopes composition and its relationships with trophic levels of arthropods in smelting areas. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1857–1861. (in Chinese with English abstract) [郑冬梅, 孙丽娜, 李卉颖, 李昕馨 (2013) 冶金区节肢动物碳、氮稳定同位素组成及营养级关系. *生态学杂志*, 32, 1857–1861.]
- Zhou GC, Xu CX, Li DH, Luo QH (2015) Trophic structure of the cave community of Laizi Cave and Qingcai Cave of karst cave in Guizhou: A stable isotope analysis. *Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition)*, 33, 152–158. (in Chinese with English abstract) [周谷春, 徐承香, 黎道洪, 罗庆怀 (2015) 稳定同位素技术对贵州青菜洞和癞子洞营养级关系的研究. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 33, 152–158.]
- Zhou Z, Huang YB, Wang BL, Mi WJ, Song QY, Xu YZ, Bi YH (2020) The analysis of food web structure in the area in front of the Three Gorges Dam using the stable isotope technology. *Ecological Science*, 39(5), 82–90. (in Chinese with English abstract) [周正, 黄宇波, 王斌梁, 米武娟, 宋庆洋, 许元钊, 毕永红 (2020) 运用稳定同位素技术分析三峡坝前水域的食物网结构. *生态科学*, 39(5), 82–90.]

(责任编辑: 吴东辉 责任编辑: 闫文杰)