

# 南海南部浮游动物稳定同位素研究——氮稳定同位素<sup>\*</sup>

刘华雪<sup>1</sup>, 徐军<sup>2</sup>, 李纯厚<sup>1</sup>, 陈作志<sup>1</sup>, 黄洪辉<sup>1</sup>

1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东省渔业生态环境实验室, 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东 广州 510300;  
2. 中国科学院水生生物研究所, 湖北 武汉 430072

**摘要:** 研究分析了南海南部海域不同粒径浮游动物春季和夏季的生物量和氮稳定同位素特征。结果表明, 海域大部分站位春季浮游动物生物量高于夏季( $p < 0.05$ ), 而夏季在西南陆架区生物量出现极高值(受西南陆架上升流影响), 拉高了夏季的均值。根据粒径将浮游动物分成 3 组, 分别是大于 500 μm 组(大型)、380 ~ 500 μm 组(中型)和 180 ~ 380 μm 组(小型)。大型浮游动物生物量在夏季的比例更高, 而中型和小型浮游动物在春季的比例更高。春季浮游动物氮稳定同位素  $\delta^{15}\text{N}$  值高于夏季, 大部分站位大型浮游动物的  $\delta^{15}\text{N}$  值高于中型, 而小型浮游动物的  $\delta^{15}\text{N}$  值最低。广义加性模型(GAM)分析显示, 小型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值受环境和生物因子的共同影响非常明显。

**关键词:** 南海; 浮游动物; 稳定同位素; 广义加性模型

中图分类号: P735; S963.21+4 文献标识码: A 文章编号: 1009-5470(2015)02-0032-07

## Stable nitrogen isotope of zooplankton in the southern South China Sea

LIU Hua-xue<sup>1</sup>, XU Jun<sup>2</sup>, LI Chun-hou<sup>1</sup>, CHEN Zuo-zhi<sup>1</sup>, HUANG Hong-hui<sup>1</sup>

1. Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, Guangdong Province; Key Laboratory of South China Sea Fishery Resource Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;  
2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

**Abstract:** Stable isotope analysis has emerged as one of the primary means to analyze the structure of food webs. Size fractionated zooplankton biomass and stable isotopes in the southern South China Sea during spring and summer 2013 were investigated. The results showed that zooplankton biomass in spring was higher than those in summer at most sites ( $p < 0.05$ ), while the maximal value was found in the southwestern continental shelf (influenced by coastal upwelling) with increased mean value of zooplankton biomass during summer. Zooplankton was divided into three groups according to size. Macrozooplankton contributed more to the total zooplankton biomass during summer, while meso- and micro-zooplankton contributed more during spring. Mean  $\delta^{15}\text{N}$  value in spring was higher than that in summer, and the  $\delta^{15}\text{N}$  value of macro-zooplankton was higher than those of meso- and micro-zooplankton at most sites. Zooplankton biomass was negatively related to mixed layer depth and seawater temperature at 75-m depth, and positively related to salinity at 75 m, indicating that zooplankton biomass was influenced by vertical mixing. The result of GAM (generalized additive model) indicated that the  $\delta^{15}\text{N}$  value of micro-zooplankton was affected by combined impacts by environmental and biological factors.

**Key words:** South China Sea; zooplankton; stable isotope; generalized additive model

近年来, 稳定同位素技术已经成为研究生态系统特征与过程、探讨物质和能量在生物圈的流动和循环的重要手段之一, 被广泛应用于湖泊、森林、草原等生态系统(Fanelli et al., 2011)。生态系统食物

网底层不同营养物质来源的稳定同位素特征(包括内源与外源、自然与人为等不同来源)都会影响食物网不同营养级生物的稳定同位素组成; 同时, 随着物质在生态系统不同生物组分间的循环, 同位素组

收稿日期: 2014-06-08; 修订日期: 2014-09-01。孙淑杰编辑

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(201403008); 农业部财政重大专项(NFZX2013); 广东省自然科学基金项目(S2013040016424); 中央级公益性科研院所基本业务费(2013TS07)

作者简介: 刘华雪(1984~), 男, 山东省济宁市人, 博士, 从事海洋生态学研究。E-mail: liuhuaxue@scsfri.ac.cn

通信作者: 黄洪辉。E-mail: huanghh@scsfri.ac.cn

\*调查取样过程中得到了“南锋”号科学考察船工作人员的协助, 数据分析得到了陈绵润博士的帮助, 谨致谢忱。

成也在改变(徐军 等, 2010)。Rolff (2000)发现粒径为 20~500 $\mu\text{m}$  的悬浮有机质的  $\delta^{15}\text{N}$  值和粒径的对数呈显著的正相关, 认为在海洋浮游食物网中存在以个体大小为基础的消费关系。Loick 等(2007)发现越南上升流海区浮游生物的  $\delta^{15}\text{N}$  值随个体体型的变大而增加, 由此推论更大粒径的浮游生物拥有更高的营养级。目前, 国内关于浮游食物网粒级结构的研究很少, 仅有蔡德陵等(2001, 2005)发现浮游生物的营养层次随颗粒的增大而升高, 以及柯志新等(2012)发现大亚湾浮游动物生物量与氮稳定同位素构建的营养级谱的斜率与总溶解氮的浓度和氮磷比呈显著负相关关系。

浮游动物担负着将浮游植物固定的能量向高营养层次传递的任务, 并调控食物网中营养级间的生态效率(Legendre et al, 2008)。南海南部位于热带季风区, 既是热带气旋形成的源地之一, 又是南、北半球赤道气流交换的重要通道(方文东 等, 1998), 复杂的物理过程使得南海浮游动物多样性高, 时空变化明显(尹健强 等, 2003, 2006, 2011)。目前南海浮游动物研究已取得一定的研究进展, 但关于南海浮游动物稳定同位素的研究尚无公开报道。本文根据 2013 年春季和夏季的现场调查, 对浮游动物氮稳定同位素的时空分布特征进行了研究, 研究结果可填补南海这一研究空白, 并为南海生态系统的研究提供基础资料。

## 1 材料和方法

在 2013 年春季(3 月 10 日至 4 月 16 日)和夏季(6 月 8 日至 7 月 18 日), 使用“南锋”科学考察船对南海南部海域进行了调查。站位布置如图 1 所示, 共设置站位 15 个(其中春季采样 11 站, 夏季采样 13 站, 共同站位 9 个), 其中陆架区站位(A47、A49、A53、A55 和 A56)水深小于 200m, 其余站位水深均超过 200m。

### 1.1 样品采集与分析

温度、盐度和叶绿素荧光值由温盐深仪(CTD)现场测定。使用型浮游动物网(网目 160 $\mu\text{m}$ )采集 0~200m 水柱内浮游动物(水深小于 200m 时, 拖至底层)。将样品置于盛有已过滤海水的水桶中, 阴凉处排空, 将排空后的样品依次用 500 $\mu\text{m}$ 、380 $\mu\text{m}$  和 180 $\mu\text{m}$  的筛网过滤分离(Rau et al, 1990; Rolff, 2000; 柯志新 等, 2012), 将浮游动物的粒级梯度设为 180~380 $\mu\text{m}$  组(小型)、380~500 $\mu\text{m}$  组(中型)和大于 500 $\mu\text{m}$  组(大型), 用蒸馏水反洗后用 GF/C 滤膜收集。所有的用于样品富集的 GF/C 滤膜经过 450°C

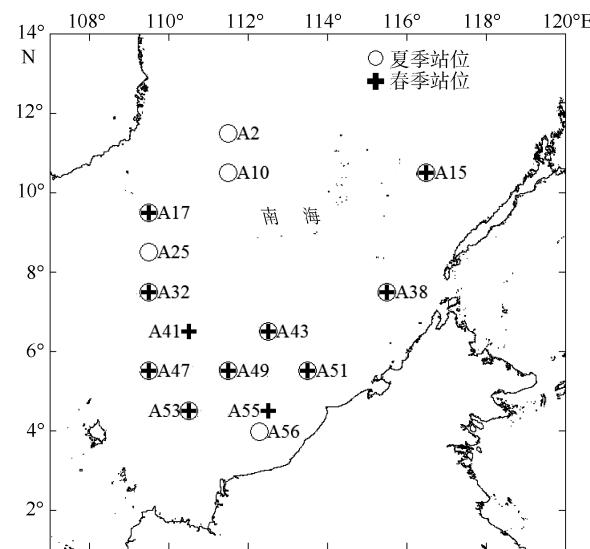


图 1 南海南部浮游动物采样站位图

Fig. 1 Sampling sites of zooplankton in the southern South China Sea. The circles represent sampling sites in summer and the stars represent sites in spring

预灼烧 4h 以除去可能的有机质的影响, 保存在干燥器中。将承载了各样品的滤膜用锡纸包裹, 置于 -20°C 冰箱保存, 到实验室于 60°C 烘干 24h 至恒重, 称量并计算单位水体浮游动物生物量(单位干重:  $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ )。将各样品用研钵研磨成均匀粉末, 放入干燥器保存留待  $\delta^{15}\text{N}$  值的分析。

稳定同位素质谱仪-元素分析联用仪为 Finnigan delta plus 和 Flash EA1112。为了保证测试结果的准确性, 每测试 10 个样品后加测 1 个标准样, 并且对个别样品进行了 2~3 次复测。

### 1.2 数据分析

$\delta$  值的计算公式如下(Zandbergen et al, 1999):

$$\delta = \frac{R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}}{R_{\text{standard}}} \times 1000$$

式中  $\delta$  代表  $^{15}\text{N}$ ;  $R_{\text{sample}}$  代表所测的同位素  $^{15}\text{N}$  与  $^{14}\text{N}$  的比值。 $R_{\text{standard}}$  是国际通用标准物的重轻同位素丰度之比。 $\delta$  值越小表示样品重同位素含量越低, 氮同位素标准则采用大气氮。混合层深度(UML)的计算根据刘辉等(2007)的方法, 即用比近表层 10m 深处温度低 0.8°C 所在的深度来定义混合层深度。采用 SPSS 软件包中的单因素方差分析(One-way ANOVA)比较浮游动物生物量和稳定同位素值(Petursdottir et al, 2010)。本实验使用 R 3.0.2 软件, 以环境变量(UML、表层和 75m 层的温度、盐度)和生物变量(表层和 75m 层的荧光值、浮游动物的生物量)作为解释变量, 以同位素值作为响应变量, 构建广义加性模型(generalized additive model, GAM)。GAM 模型可

用于更深入地探讨稳定同位素与影响因子间的关系(Wood, 2006), 以及确定每个因子的重要程度(Chen et al, 2012), 利用赤池信息准则(AIC准则)检验模型的拟合程度。

## 2 结果

### 2.1 环境参数

受中尺度物理过程影响, 南沙群岛海域多涡现象明显, 春季航次处于季风转换期, 根据同航次物理结果(未发表数据), 研究区域的东南和西北部有两个气旋, 而其他区域受反气旋控制。夏季为西南季风期, 南部被气旋控制, 东北部被反气旋控制, 此外 A38 可能受外海水入侵的影响。海水混合层深度(UML)和垂直温盐结构发生了显著变化, 具体环境数据如表 1 所示。海水温度和盐度的季节性变化

不明显, 尤其是海水盐度。表层、75m 和 200m 层水温的平均值并没有出现明显的季节变化, 但夏季 A38 站的 75m 层水温高达 27.58°C, 可能与外海水入侵有关。夏季 UML 值明显高于春季, 说明上层水体垂直混合增强。叶绿素荧光值季节变化亦不明显, 但存在显著的空间差异, 最大值易出现在 50m 和 75m。

### 2.2 不同粒级浮游动物的生物量比较

浮游动物的生物量存在显著的时空差异(图 2), 整体上最高值出现在夏季的 A56 站( $2.25 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ), 其次是夏季的 A53 站( $1.09 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ )和春季的 A38 站( $1.21 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ )。大部分海域春季浮游动物生物量高于夏季( $p < 0.05$ ), 而在西南陆架区浮游动物生物量值极高, 拉高了夏季的均值。在粒径结构上, 大型浮游动物在夏季的比例(41.25%)更高, 而中型和小型浮游动物在春季的比例更高(图 3)。

表 1 采样站位环境参数的平均值

Tab. 1 Mean values of environmental parameters at the sampling sites

参数	春季			夏季		
	最小值	最大值	均值±标准差	最小值	最大值	均值±标准差
混合层深度/m	11.00	42.50	$27.73 \pm 8.30$	38.00	57.50	$47.87 \pm 6.97$
0m 层温度/°C	28.55	29.84	$29.42 \pm 0.40$	29.47	30.24	$29.90 \pm 0.28$
75m 层温度/°C	21.78	24.37	$23.36 \pm 0.86$	22.19	27.58	$24.01 \pm 0.49$
200m 层温度/°C	14.08	15.67	$14.96 \pm 0.57$	14.51	16.79	$15.31 \pm 0.71$
0m 层盐度/‰	32.60	33.89	$33.01 \pm 0.42$	32.07	33.27	$33.00 \pm 0.34$
75m 层盐度/‰	33.67	34.13	$33.90 \pm 0.15$	33.80	34.10	$33.96 \pm 0.11$
200m 层盐度/‰	34.51	34.52	$34.52 \pm 0.11$	34.51	34.53	$34.52 \pm 0.01$
0m 层荧光值/( $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ )	0.12	0.16	$0.14 \pm 0.01$	0.13	0.22	$0.15 \pm 0.03$
75m 层荧光值/( $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ )	0.32	1.00	$0.54 \pm 0.21$	0.37	1.00	$0.58 \pm 0.22$
200m 层荧光值/( $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ )	0.11	0.11	0.11	0.10	0.11	0.11

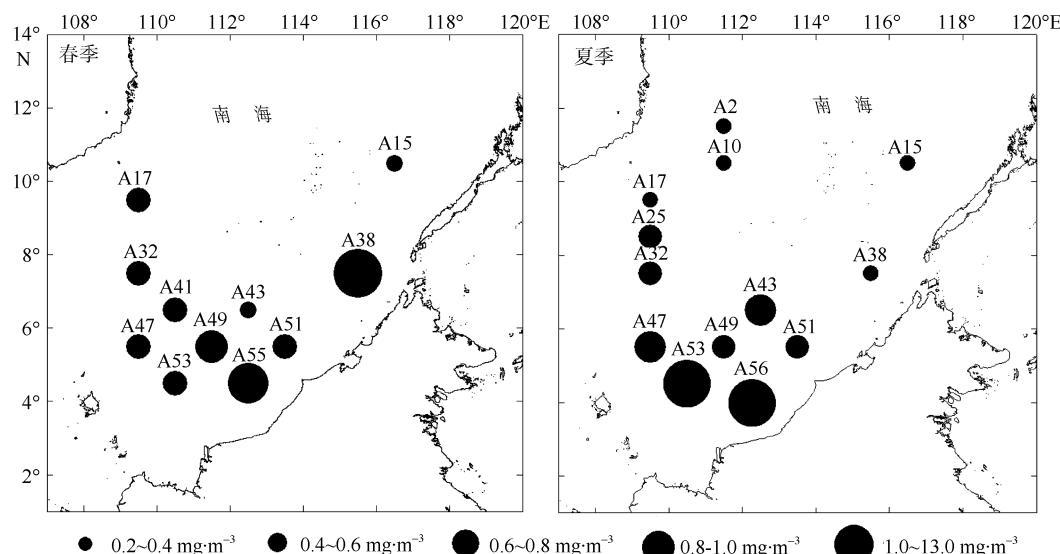


图 2 浮游动物生物量的空间分布

Fig. 2 Spatial distribution of zooplankton biomass

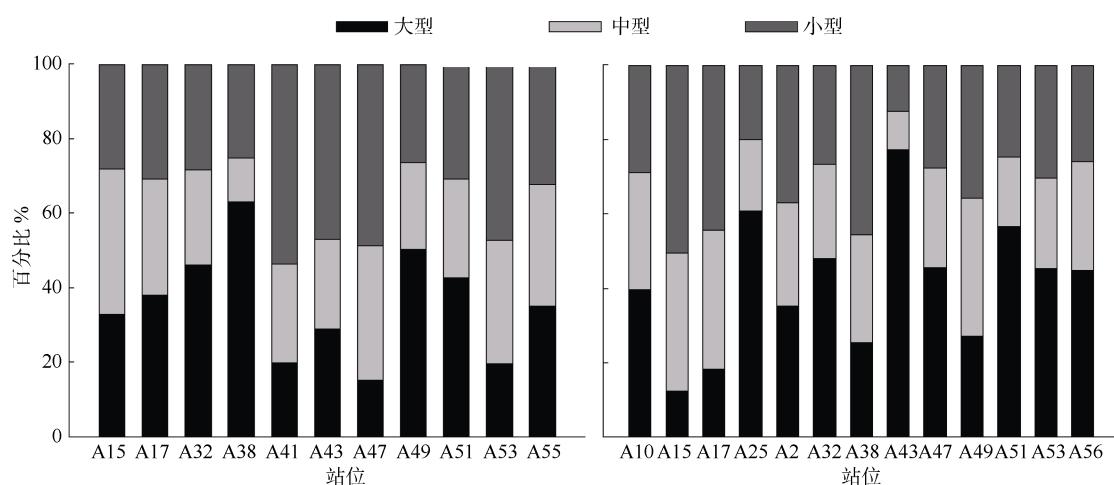


图 3 各粒径浮游动物春季(a)和夏季(b)生物量的比例

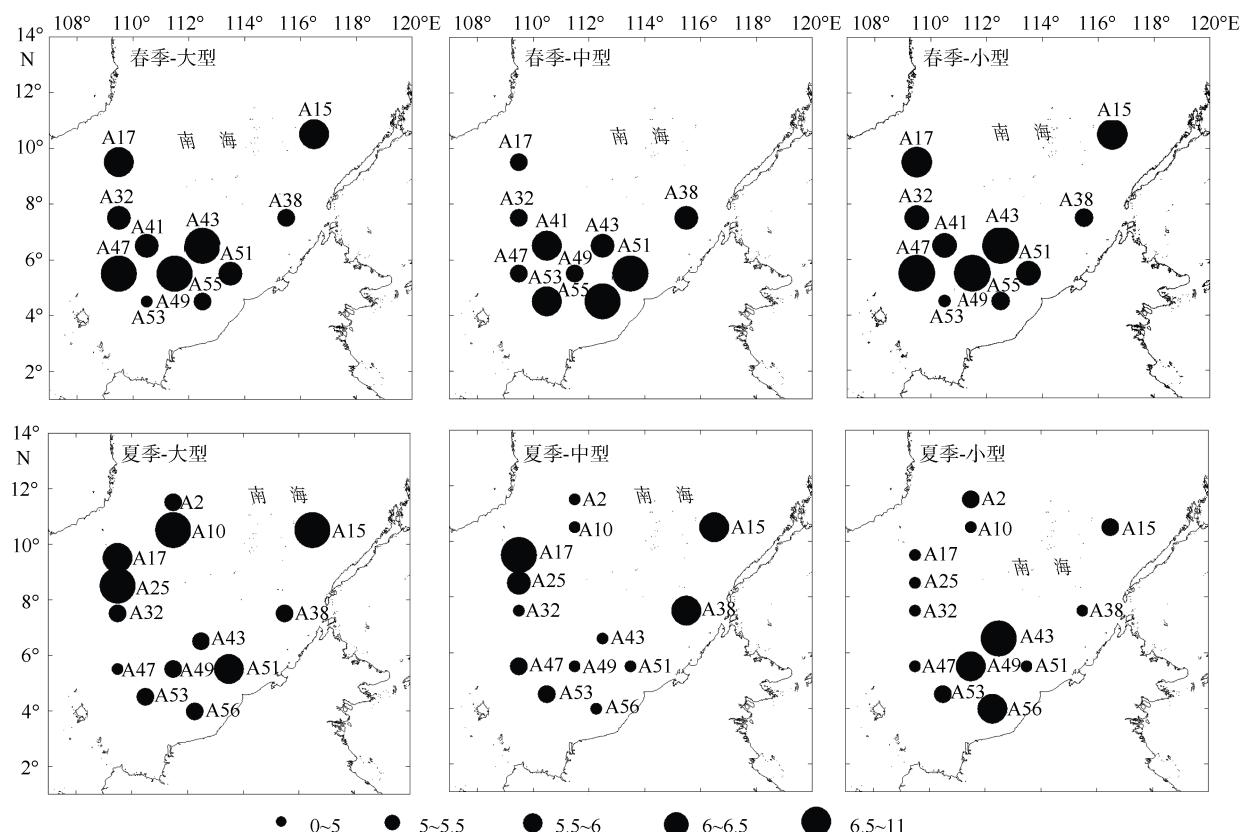
Fig. 3 Ratio of size fractioned zooplankton biomass to total zooplankton biomass in spring (a) and summer (b)

### 2.3 不同粒级浮游动物的稳定同位素

浮游动物氮稳定同位素出现比较明显的季节变化(图 4), 春季  $\delta^{15}\text{N}$  的平均值高于夏季。从粒径结构看, 大部分站位大型浮游动物的  $\delta^{15}\text{N}$  值高于中型浮游动物, 而小型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值最低。在春季, 大型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值变化范围为 4.94 ~ 8.18, 除了 A43、A47 和 A49 站外, 其余站位均较低; 中型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值的变化范围为 5.15 ~ 9.25, 只有 A51 站较高; 小型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值的变化范围为 3.79 ~

6.76, 低值出现在 A53 和 A15 站。在夏季, 大型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值变化范围为 4.87 ~ 10.25, 最高出现在 A15 站, 最低出现在 A47 站; 中型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值的变化范围为 3.12 ~ 6.79, 低值出现在 A43 站和 A49 站; 小型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值的变化范围为 2.53 ~ 6.51, 低值出现在 A10、A25 和 A32 站。

表层水温越高, 75m 层水温越低, UML 越低, 并且 75m 层荧光值与 75m 层水温正相关, 反映了层化加强后叶绿素最大值层的下移。在春季, 浮游动物

图 4 各粒径浮游动物氮稳定同位素  $\delta^{15}\text{N}$  值空间分布Fig. 4 Spatial distribution of  $\delta^{15}\text{N}$  value of size fractionated zooplankton

生物量与表层盐度呈明显相关, 尤其是大型浮游动物。在夏季, 浮游动物生物量与 UML 值和 75m 层温度负相关, 而与 75m 层盐度正相关( $p < 0.05$ ), 说明水体垂直混合强度对浮游动物生物量有明显影响。

广义相加模型的最主要功能在于检视生物因变量和自变量之间的非线性关系。根据本文 GAM

分析结果(表 2), 大型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值与对应粒径的浮游动物生物量有着较紧密的关系(图 5), 而中型浮游动物与环境因素及生物量的关系不明显。小型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值与环境因素有着明显的非线性相关, 且与生物量也相关性明显, 反映了小型浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值受环境因子和生物因子的共同影响非常显著。

表 2 稳定同位素广义加性模型分析结果

Tab. 2 Results of generalized Additive Models analysis for stable isotopes

参数	大型浮游动物 $\delta^{15}\text{N}$		中型浮游动物 $\delta^{15}\text{N}$		小型浮游动物 $\delta^{15}\text{N}$	
	F	p	F	p	F	p
混合层深度	0.488	0.498	0.561	0.470	11.000	0.003
0m 层温度	0.413	0.618	0.204	0.782	11.967	0.011
75m 层温度	1.100	0.314	1.826	0.204	8.113	0.262
0m 层盐度	0.397	0.540	1.139	0.320	1.557	0.335
75m 层盐度	1.809	0.202	0.554	0.472	1.167	0.016
0m 层荧光值	1.170	0.299	0.754	0.462	9.023	0.003
75m 层荧光值	0.594	0.455	3.214	0.101	12.392	0.075
大型浮游动物生物量	5.533	0.035	/	/	/	/
中型浮游动物生物量	/	/	0.067	0.800	/	/
小型浮游动物生物量	/	/	/	/	4.100	0.004
偏差解释率	0.500		0.616		0.896	
赤池信息量准则	-236.1		-226.5		-274.6	

### 3 讨论

海水的混合、温度和盐度的层化将影响营养盐的浓度和分布, 从而影响叶绿素 a 的垂直分布。受涡旋影响, 本文中混合层深度出现明显的季节变化, 影响了水体营养盐含量和叶绿素 a 浓度(如春季 A38 站), 进而改变了浮游动物生物量。此外受季风和地形影响, 在西南陆架区出现水体涌升现象, 因此夏季 A56 站出现浮游动物生物量最高值。水体的物理性质影响着稳定同位素的大小, GAM 分析显示混合层深度、表层水温和 75m 层盐度均对稳定同位素值有一定的影响, 这是因为混合层深度和 75m 层盐度可以反映水体的垂直混合状况, 而垂直混合是浮游生物和有机质垂直分布的关键影响因素。此外, 浮游动物生物量(大型和小型)对浮游动物氮稳定同位素有着较明显的影响。

通过不同粒径浮游生物类群的稳定同位素值差异来研究浮游食物网的结构, 已成为研究微食物网的常用手段(周林滨 等, 2010), 如不同粒径生物的同位素技术的应用, 可以估算食物网捕食者和被捕食者的生物量比例和能量在各营养级中的转换效

率。由于生物稳定性同位素的富集同时受到食性、发育阶段、环境和饵料质量以及样品采集和处理等一系列因素的影响(徐军 等, 2010), 因此准确判定影响稳定同位素数值的因素具有一定的难度。

小型浮游动物的  $\delta^{15}\text{N}$  值在春、夏季都低于大型和中型浮游动物, 反映了浮游动物稳定同位素值出现了显著的粒径差异。飞马哲水蚤 *Calanus finmarchicus* 在不同发育阶段和不同季节发生了植食性向杂食性的转化, 其  $\delta^{15}\text{N}$  值亦发生了明显变化(Sagge et al, 2008)。此外, 浮游动物食性不同也影响  $\delta^{15}\text{N}$  值, 肉食性浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值较高(Koppelman et al, 2009)。北大西洋中脊锋面区域飞马哲水蚤的  $\delta^{15}\text{N}$  值高于其他区域, 可能是由浮游植物的群落差异造成的(Petursdottir et al, 2010)。马赛湾浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值随着粒径的增大而升高(Bănaru et al, 2014), 最高值出现在 1~2mm 这个粒径范围, 而大于 2mm 的浮游动物则  $\delta^{15}\text{N}$  值较低, 这是因为胶体生物主导这个粒径, 其组成多由中小个体组成。大亚湾浮游动物  $\delta^{15}\text{N}$  值的粒径间差异可归因于种类差异, 这是因为大于 500μm 粒级的样品中肉食性的箭虫 *Chaetognath* 和莹虾 *Luciferidae* 的比例要远大于 200~500μm 组, 而 200~500μm 组

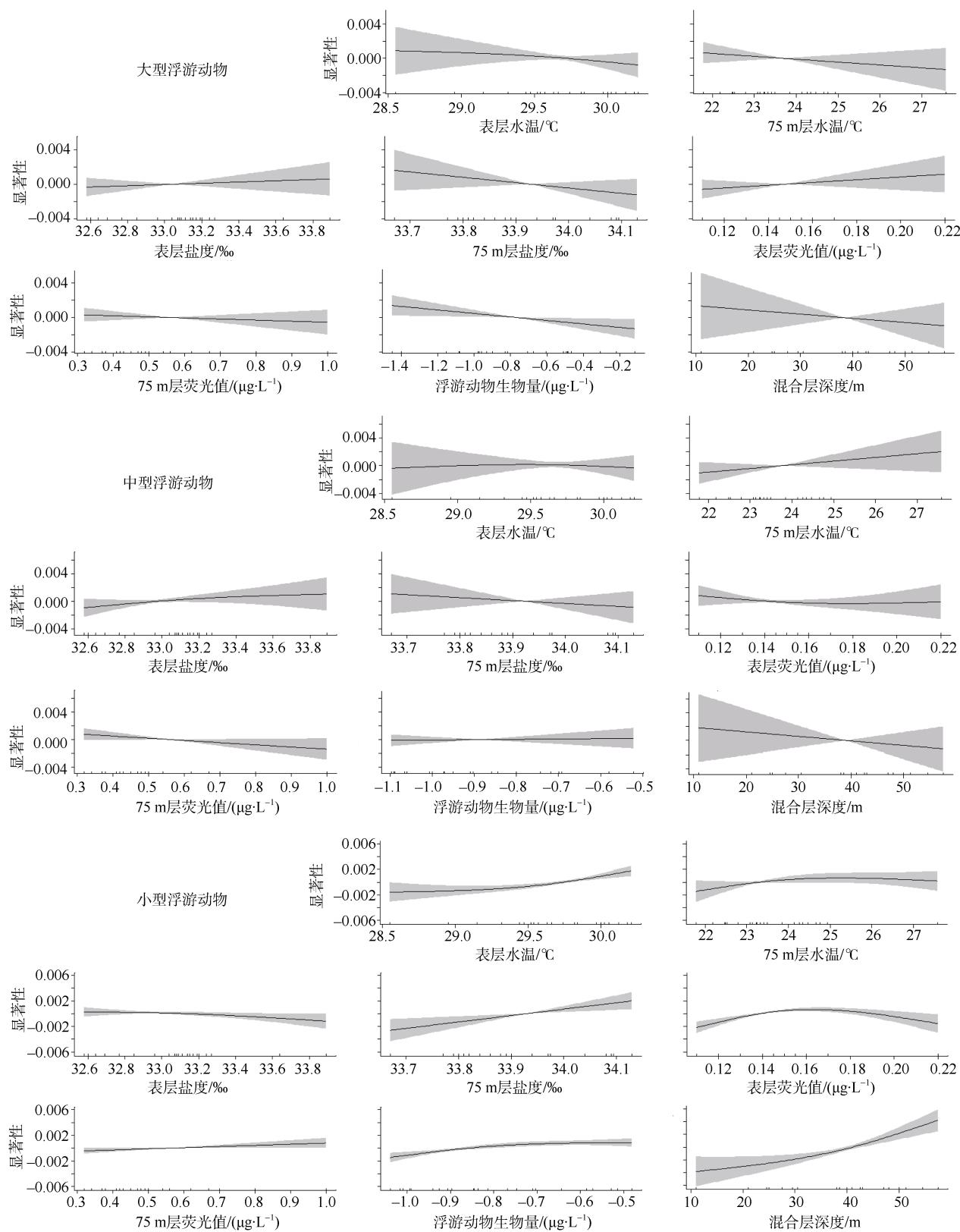


图 5 浮游动物氮稳定同位素的广义加性模型分析(横坐标内刻度为相应环境参数值)

Fig. 5 Generalized Additive Models analysis for nitrogen stable isotopes

则主要由植食性或杂食性的桡足类和枝角类组成。

受条件限制,本文只是针对南海浮游动物氮稳定同位素开展的初步研究,以后仍需在单分子浮游动物稳定同位素分析以及浮游动物脂肪酸与稳定同

位素手段相结合上继续努力。

#### 4 结论

南海水体垂直混合强度对浮游动物生物量有

明显影响,浮游动物氮稳定同位素出现比较明显的季节变化和结构差异。GAM分析显示,小型浮

游动物 $\delta^{15}\text{N}$ 值受环境因子和生物因子的共同影响非常明显。

## 参考文献

- 蔡德陵,王荣,毕洪生. 2001. 渤海生态系统的营养关系: 碳同位素研究的初步结果[J]. 生态学报, 21(8): 1354–1359.
- 蔡德陵,李红燕,唐启升,等. 2005. 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[J]. 中国科学, 35 (2): 123–130.
- 方文东,方国洪. 1998. 南海南部海洋环流研究的新进展[J]. 地球科学进展, 13(2): 166–172.
- 柯志新,黄良民,徐军,等. 2012. 大亚湾冬季不同粒级浮游生物的氮稳定同位素特征及其与生物量的关系[J]. 生态学报, 32(22): 7102–7108.
- 刘辉,江丽芳,齐义泉,等. 2007. 南沙群岛海域混合层深度季节变化特征[J]. 海洋科学进展, 25(3): 268–279.
- 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[J]. 湖泊科学, 22 (1): 8–20.
- 尹健强,陈清潮,谭烨辉,等. 2003. 南沙群岛渚碧礁春季浮游动物群落特征[J]. 热带海洋学报, 22(6): 1–8.
- 尹健强,陈清潮,张谷贤,等. 2006. 南沙群岛海区上层浮游动物种类组成与数量的时空变化[J]. 科学通报, 51(SII): 129–138.
- 尹健强,黄良民,李开枝,等. 2011. 南沙群岛珊瑚礁浮游动物多样性与群落结构[J]. 生物多样性, 19 (6): 685–695.
- 周林滨,谭烨辉,黄良民,等. 2010. 水生生物粒径谱/生物量谱研究进展[J]. 生态学报, 30(12): 3319–3333.
- BÂNARU D, CARLOTTI F, BARANI A, et al. 2014. Seasonal variation of stable isotope ratios of size-fractionated zooplankton in the Bay of Marseille (NW Mediterranean Sea) [J]. Journal of Plankton Research, 36(1): 145–156.
- CHEN, M R, LIU, H B, CHEN, B Z. 2012. Effects of dietary essential fatty acids on reproduction rates of a subtropical calanoid copepod, *Acartia erythraea* [J]. Marine Ecology Progress Series, 455: 95–110.
- FANELLI E, CARTES J E, PAPIOL V. 2011. Food web structure of deep-sea macrozooplankton and micronekton off the Catalán slope: Insight from stable isotopes [J]. Journal of Marine Systems, 87: 79–89.
- KOPPELMANN R, SCHNACK R B, MOBIUS J, et al. 2009. Trophic relationships of zooplankton in the eastern Mediterranean based on stable isotope measurements [J]. Journal of Plankton Research, 31: 669–686.
- LEGENDRE L, RIVKIN R B. 2008. Planktonic food webs: Microbial hub approach [J]. Marine Ecology Progress Series, 365: 289–309.
- LOICK N, DIPPNER J, DOAN H N, et al. 2007. Pelagic nitrogen dynamics in the Vietnamese upwelling area according to stable nitrogen and carbon isotope data [J]. Deep-sea Research , 54: 596–607.
- PETURSDOTTIR H, PETERSEN S F, HOP H, et al. 2010. *Calanus finmarchicus* along the northern Mid-Atlantic Ridge: variation in fatty acid and alcohol profiles and stable isotope values,  $d^{15}\text{N}$  and  $d^{13}\text{C}$  [J]. Journal of Plankton Research, 32: 1067–1077.
- RAU G H, TEYSSIE J L, RASSOULZADEGAN F, et al. 1990.  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  variations among size-fractionated marine particles: implications for their origin and trophic relationships [J]. Marine Ecology Progress Series, 59: 33–38.
- ROLFF C. 2000. Seasonal variation in C and N of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper [J]. Marine Ecology Progress Series, 203: 47–65.
- SAGGE A, ALTIN D, VADSTEIN O, et al. 2008. Trophic position of *Calanus finmarchicus* (Copepoda, Calanoida) in the Trondheim Fjord [J]. Journal of Sea Research, 59 (3): 162–172.
- WOOD S N. 2006. Generalized Additive Models: An Introduction with R[M]. Boca Raton (Florida): Chapman & Hall: 119–140.
- ZANDEN J M V, RASMUSSEN B J. 1999. Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumer[J]. Ecology, 80(4): 1395–1404.