基于单体氨基酸氮同位素的鄱阳湖水生生态系统食物网结构

张忠义^{1,2*}, 郑能建^{1,2}, 肖化云¹

1. 东华理工大学江西省大气污染成因与控制重点实验室, 南昌 330013;

2. 东华理工大学水资源与环境工程学院, 南昌 330013

* 联系人, E-mail: zhangzhongyi@ecit.cn

收稿日期: 2019-03-14; 接受日期: 2019-04-19; 网络版发表日期: 2019-06-19

国家重点基础研究发展计划(批准号: 2016YFA0601000)和国家自然科学基金(批准号: 41425014, 41863001)资助

摘要 过去的数十年内, 利用单体化合物(尤其是氨基酸)氮同位素分析技术追踪氮的来源、转化和归宿, 已经成为生态学和生物地球化学研究中的重要手段. 在氨基酸代谢过程中, 以苯丙氨酸为代表的“源”氨基酸分馏极小($<0.5\%$), 而以谷氨酸为代表的“营养”氨基酸极度偏正($+6\%\sim+8\%$), 因此比较不同氨基酸氮同位素差异可以用来高精度定量生物营养级位置. 本研究应用成熟可靠的氨基酸氮同位素测定方法, 解析了鄱阳湖水生生态系统中主要生物的营养级位置, 结合不同食物来源的相对贡献, 建立了从初级生产者到顶级捕食者的水生生物网营养结构图. 作为一种前沿的手段, 单体氨基酸氮同位素方法建立在氨基酸代谢的生物化学理论基础上, 因此能够可靠地确定生物体营养级位置.

关键词 氨基酸氮同位素, 营养级, 贝叶斯混合模型, 鄱阳湖

准确预测和估算复杂生态系统中生物营养级位置是生态学领域中一个持续的挑战^[1-3]. 某个食物网或群落中动物所占据的营养级位置, 在本质上揭示了动植物间相互作用关系(如捕食与被捕食)乃至整个生态系统中物质传递和能量流动的途径^[3-5]. 传统的胃含物分析以及组织总碳、氮同位素($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$)方法确定生物营养级位置均有较大的缺陷: 胃含物分析研究生物在被捕捞前一段时间内所捕食的食物来确定其食性, 结果有较大的不确定性, 尤其对杂食性物种而言; 组织总氮同位素分析方法, 不仅需要测定目标生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 还需要生态系统基准 $\delta^{15}\text{N}$ 值的信息, 然而该基准值

时空差异较大且总氮同位素方法采用的富集因子($\Delta^{15}\text{N}$, 通常取 $+3.4\%$)是经验观测值, 在不同物种间差别极大($0\%\sim+9\%$)^[1,6,7].

单体氨基酸氮同位素手段(下文统称氨基酸方法)可以较好地规避上述缺陷, 近年来被广泛应用于评估水生和陆生生态系统食物网和群落结构^[8-10]. 氨基酸方法建立在生物体内氨基酸氮代谢途径上, 理论基础牢靠. 具体来讲, 单个生物体的氨基酸氮同位素同时包含了生态系统氮同位素基准信息和营养级位置信息^[6]. 根据生物代谢过程中不同氨基酸氮同位素分馏程度的差异, 蛋白质氨基酸通常被分为两组: “源”氮

引用格式: 张忠义, 郑能建, 肖化云. 基于单体氨基酸氮同位素的鄱阳湖水生生态系统食物网结构. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1024–1031
Zhang Z Y, Zheng N J, Xiao H Y. High-resolution food web structure of Poyang Lake based on nitrogen isotopic signature of amino acids (in Chinese).
Sci Sin Vitae, 2019, 49: 1024–1031, doi: 10.1360/SSV-2019-0017

氨酸和“营养”氨基酸。其中,以谷氨酸(Glu)为代表的“营养”氨基酸在每一营养级传递过程中明显富集 ^{15}N ;而以苯丙氨酸(Phe)为代表的“源”氨基酸氮同位素在食物链传递过程中变化不大(图1)。研究表明,由于生物酶的动力同位素效应,Glu在相邻营养级传递过程中大概富集+8.0‰;Phe代谢过程中碳-氮键既不形成也不裂解,氮同位素轻微分馏,约为 $0.4\text{‰}\pm 0.5\text{‰}$ [6,11,12]。因此,消费者组织中氨基酸氮同位素携带的双重信息可以用来解决生态学领域一系列问题,比如更加精确的计算营养级位置、某些物种觅食生态学、动物迁徙等[10,11,13]。Chikaraishi等人[6]首次提出了氨基酸方法计算营养级的公式(1): $\text{TP}=[(\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}}-\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}-\beta)/\text{TEF}]+1$,其中 β 为生态系统中初级生产者Glu与Phe氮同位素差异,通常非维管束植物(藻类,苔藓等) β 取值+3.4‰,C3植物 β 取值-8.4‰,C4植物 β 取值-0.4‰;TEF为平均每一营养级间Glu与Phe氮同位素差值,为7.6‰。此后,越来越多的研究均采用氨基酸方法估算生物营养级位置[9,14,15]。然而,这些研究均集中在初级生产者相对单一的生态系统中,尤其以研究海洋生态系统为主。淡水湖泊生态系统初级生产者构成较为复杂,陆源输入、水草以及附着藻类均可被湖泊水生生物利用[4,16,17]。由于维管束植物和非维管束植物 β 值的巨大差异,初级生产者的不均一性使得已有的氨基酸方法不能直接应用于淡水湖泊生态系统。为此,本研究首先利用贝叶斯同位素混合模型区分不同生物食物来源,使得 β 值能够反映每个消费者种类所摄食的初级生产者的相对比例,对式(1)进行改善,据此绘制鄱阳湖水生食物网结构。

1 材料与方法

1.1 样品采集

本研究于2016年10~11月(枯水期)在鄱阳湖南部湖区采集水生生物样品。鄱阳湖是我国第一大淡水湖泊,是长江流域最大的通江湖泊和重要湿地。鄱阳湖生物资源丰富,湖区复杂的水陆交替环境为多种生物提供了栖息地。鄱阳湖湿生植被优势种主要为藃草(*Carex* spp.),沉水植物主要是马来眼子菜(*Potamogeton malaianus*)、苦草(*Vallisneria spiralis*)和黑藻(*Hydrilla verticillata*)^[18,19]。因此,本研究主要采集这4种水草以及藻类作为主要的湖泊内源初级生产者。其次,通过小毛刷轻轻刮取附着在岸边石头或者水草上的附着

图1 氨基酸氮同位素方法计算营养级原理图(适用于湖泊生态系统, 改自文献[6])。计算公式 $\text{TP}_{\text{Glu-Phe}}=1+(\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}}-\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}-\beta_1*f-\beta_2*(1-f))/\text{TEF}$, 其中 f 为维管束植物贡献比例, β_1 等于-8.4‰, β_2 等于+3.4‰(网络版彩图)

Figure 1 Illustration of the relation between the amino acid nitrogen isotopic composition and trophic position in food webs (adapted from ref. [6]), when samples are collected in a freshwater lake ecosystem containing both algal and vascular plant primary producers (color online)

物获取附着藻类样品;利用GF/C滤膜过滤去除大颗粒物的水样所获得的悬浮颗粒物(POM)样品代表浮游生物样品。外源枯落物输入通过收集漂浮在水面上的高等植物叶片获得。鱼类及其他底栖生物样品主要通过设置网具和购买渔民渔获物收集。大型鱼类一般取第一背鳍两侧白色肌肉组织,小型鱼类去皮后取整体样品,虾类取其背部肌肉,螃蟹类取其第一鳌足肌肉组织,田螺去壳后取肌肉组织,贝类取闭壳肌肉组织。所有样品用超纯水多次清洗,冷冻干燥后磨碎封装、低温保存。

1.2 总碳氮同位素分析方法

采样期间获取32种消费者(图2),每种消费者重复数量不同,总计212个消费者用于同位素分析。共获取21个鄱阳湖初级生产者,其中水生维管束植物4类(藃草、马来眼子菜、黑藻和苦草)12个样品,附着藻类、POM以及陆源输入样品各3个。所有同位素分析均在东华理工大学江西省大气污染成因与控制重点实验室完成。总碳氮($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$)同位素分析使用美国Thermo公司的MAT 253 Plus测定,测定方法成熟可靠。碳氮同位素分别以国际通用标准PDB和大气氮作为参考标准。为保证测试结果的准确性和校正仪器漂移误差,每

图2 鄱阳湖水生生物谷氨酸及苯丙氨酸氮同位素特征

Figure 2 The biplot of $\delta^{15}\text{N-Glu}$ and $\delta^{15}\text{N-Phe}$ of aquatic organisms in Poyang Lake

隔15个样品插测一个实验室标准。本研究所采用的标准包括IAEA-600, USGS-41a和工作标准UREA(Thermo, $\delta^{13}\text{C}=-41.3\text{‰}$; $\delta^{15}\text{N}=-0.32\text{‰}$)。 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的分析精度均小于 $\pm 0.1\text{‰}$ 。

1.3 氨基酸氮同位素($\delta^{15}\text{N-AA}$)分析方法

样品水解、衍生、仪器条件及 $\delta^{15}\text{N-AA}$ 测定方法见参考文献^[6,20]。简单来讲,生物样品首先经过高温酸水解释放出游离氨基酸;水解液充分脱脂后,加入内标(α -氨基丁酸, $\delta^{15}\text{N}=-8.2\text{‰}$),氮气吹干。吹干后的样品进行酯化-酰化衍生反应:加入1 mL亚硫酸氯-异丙醇(1:4, v/v)于110℃下酯化2 h,吹干剩余的衍生剂后再加入1 mL新戊酰氯-二氯甲烷溶液(1:4, v/v)于110℃下酰化2 h,生成N-新戊酰基和O-异丙醇酯(氨基酸衍生物),多余的衍生化试剂经氮吹后完全去除。氨基酸衍生物用0.5 mL二氯甲烷溶液定容,经气相色谱-燃烧-同位素比值质谱(GC-C-IRMS)测定氮同位素值。

色谱柱: Agilent DB-5ms 毛细管柱(30 m $\times$ 0.25 mm $\times$ 0.25 μm);载气:氦气(99.9999%),流速1.4 mL/min;进样口温度:250℃。升温程序:初始40℃保持2.5 min,以15℃/min升至110℃,再以3℃/min升至150℃,最后以

6℃/min升至230℃。无分流模式进样,进样量1.0~1.5 μL 。单个氨基酸保留时间用GC-MS确定。氨基酸氮同位素分析使用GC-C-IRMS测定,氨基酸衍生化样品先通过GC分离,然后进入毛细管微反应器(Iso-Link)转化为相应的气体,燃烧产生的水分由全氟磺酸渗透膜去除,将连通燃烧管与质谱仪的毛细管置于液氮冷阱中,以固定样品燃烧产生的 CO_2 ,每测定10个样品后,将冷阱去掉,以释放固定住的 CO_2 ,防止堵塞该毛细管。设定IsoLink温度为1030℃,选用 N_2 测定模式,自动调用 m/z 28, 29, 30的离子参数。ISODAT软件自动采集同位素信号。

1.4 食物源及营养级位置确定

湖泊生态系统的初级生产力包括外源输入和内源贡献,据此本研究确定了5个主要的食物源:附着藻类、POM、沉水植物、挺水植物以及陆源输入。利用贝叶斯混合模型(SIMMR)计算食物源对每种消费者的相对比例。我们选择 $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 以及 $\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ 4个同位素指标运行贝叶斯模型,对应的同位素分馏系数分别为 $0\text{‰}\pm 0.5\text{‰}$, $3.4\text{‰}\pm 1\text{‰}$, $8.0\pm 1.2\text{‰}$ 和 $0.4\pm 0.5\text{‰}$ 。由此估算的每种食物源对应的平均值即作为该食物源

的相对贡献。

优化后的氨基酸方法计算营养级公式(2)为 $TP_{Glu-Phe} = 1 + (\delta^{15}N_{Glu} - \delta^{15}N_{Phe} - \beta_1 * f - \beta_2 * (1-f)) / TEF$, 其中 f 为维管束食物源贡献, 即陆源输入、沉水植物和挺水植物贡献总和; β_1 取值-8.4‰, β_2 取值+3.4‰。

2 结果与讨论

2.1 氨基酸氮同位素分布特征

如图2所示, 以Glu为代表的营养氨基酸氮同位素组成范围较宽, +1.0‰~+27.2‰。 $\delta^{15}N_{Glu}$ 如此大的变化范围是由于在营养传递过程中较大的分馏(+8‰)造成的。一般而言, $\delta^{15}N_{Glu}$ 越高代表生物位于较高的营养位置^[14]。就鱼类而言, 以乌鳢、鲶鱼等代表的肉食性鱼类 $\delta^{15}N_{Glu}$ 最高, 草鱼等草食性鱼类 $\delta^{15}N_{Glu}$ 较低。 $\delta^{15}N_{Phe}$ 范围相对较窄 ($\Delta\delta^{15}N_{Phe} = 14.2\text{‰}$), 其中附着藻类 $\delta^{15}N_{Phe}$ 最低(+4.5‰), 藁草 $\delta^{15}N_{Phe}$ 最高(+18.7‰)。Phe参与木质素等一系列酚类化合物合成, 苯丙氨酸裂解酶作用下的动力学同位素分馏使得C-¹⁴N键优先断裂, 因此剩余的Phe富集¹⁵N^[21]。由于维管束植物和非维管束植物Phe代谢途径的差异, 维管束植物 $\delta^{15}N_{Phe}$ 普遍高于非维管束植物^[11,22]。木质素合成是维管束植物特有的代谢过程, 这也就解释了维管束植物 $\delta^{15}N_{Phe}$ 普遍偏高的现象。类似于组织总碳同位素, Phe在两个食物源(藻类、水草)之间巨大的差异以及在食物链传递过程中较小的氮同位素分馏, 使得Phe成为一个潜在的区分食物源的有效指标。维管束植物叶片包含大量难以消化的木质素和维管束组分, 因此水草、海藻等通常被认为是难以利用的, 然而先前的一些研究也表明水草是湖泊生态系统中草食性鱼类及底栖生物潜在的食物来源^[23-25]。本研究中, 消费者 $\delta^{15}N_{Phe}$ 大致位于这两个端元之内, 表明水草可能是鄱阳湖水生生物重要的食物源^[4]。如图2所示, 两种草食性鱼类(草鱼和鳊鱼)的 $\delta^{15}N_{Phe}$ 最为偏正, 与水草 $\delta^{15}N_{Phe}$ 接近, 表明维管束植物蛋白质对鄱阳湖水生生物的食物组成有直接或者间接的贡献。

2.2 基于贝叶斯模型估算的食物源相对贡献

当需要确定的食物源种类($n > 1$)大于测定的稳定同位素(n)指标时, 贝叶斯模型在欠定状态下运行, 输出结果的准确性和可信度会变差^[26]。为此, 本研究中

选取4个同位素($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, $\delta^{15}N_{Glu}$ 和 $\delta^{15}N_{Phe}$)指标输入贝叶斯模型。

如图3所示, 不同食物源对每种生物的相对贡献一般符合该物种的捕食策略。维管束食物源对草食性鱼类贡献最高, 而藻类食物源对滤食性鱼类贡献最高。草鱼、鳊鱼等草食性鱼类主要以摄食水生高等植物为主, 附着在水草上的藻类及丝状藻类也会随之被摄食, 因此草食性鱼类食谱中维管束植物源并没有占到百分之百。滤食性的鲢鱼主要摄取浮游藻类, 而鳙鱼主要摄取浮游动物, 因此藻类食物源贡献最高; 来自湖泊自生水草及陆源输入产生的POM也可能被滤食性生物摄取, 其食谱中也会有一定程度的维管束食物源贡献。由于POM中不仅包含浮游植物, 而且还有其他形式的动物有机质, 如浮游动物碎片及异养微生物等, POM的营养级位置应大于1.0。过去的研究也证实了, 湖泊或海洋POM的营养级位置均显著高于1.0^[8,25,27]。我们的研究也发现, 鄱阳湖采集的POM营养级位置约为1.4。因此, 以POM为食的滤食性鱼类及河蚌等底栖生物营养级位置应位于2.0~2.5。本研究中, 河蚌营养级位置均高于2.0, 位于2.1~2.5, 表明不同个体的摄食行为可能有所区别。此外, 传统研究中采用总氮同位素方法计算营养级的策略中, 使用河蚌等底栖无脊椎动物作为基准生物(初级消费者, 设定其营养级为2.0), 可能使得其他个体营养级位置产生整体漂移。

一般而言, 维管束食物源的相对贡献与生物体 $\delta^{15}N_{Phe}$ 有较为一致的变化趋势(图3)。维管束食物源贡献越高, 通常生物体 $\delta^{15}N_{Phe}$ 越高。杂食性鱼类食谱较宽, 因此维管束食物源对杂食性鱼类贡献比例变化范围较宽, 位于0.2~0.6。维管束食物源对肉食性鱼类, 尤其是底栖性捕食者贡献一般较高, 位于0.4~0.6。这表明, 鄱阳湖大部分生物可能栖息于近岸底栖环境中。

2.3 氨基酸氮同位素构建食物网结构

根据氨基酸氮同位素测试结果及营养级计算公式, 鄱阳湖水生生物的营养级位置大致位于1.0~4.0(图4)。鄱阳湖水生生物大致可以分为以下几个营养级: 以水草、藻类等为代表的湖泊初级生产者, 营养级位置在1.0附近; 以草鱼、鳊鱼、鲢鱼等为代表的初级消费者, 营养级位置在2.0附近; 以乌鳢、鲶鱼及翘嘴红鲌为代表的顶级消费者, 营养级位置在3.0~4.0; 其余鱼类基本位于2.0~3.0。依据食物源的相对贡献, 鄱阳湖鱼类

图 3 消费者苯丙氨酸氮同位素值及其各个食物源相对贡献比例
Figure 3 The $\delta^{15}\text{N-Phe}$ values of each consumer and the corresponding contributions of each potential dietary resource

图 4 鄱阳湖水生食物网结构, 其中浮游食物链及底栖食物链物种分别以红色和蓝色标注
Figure 4 Illustration of aquatic food web structure in the Poyang Lake ecosystem. The pelagic and benthic food webs are colored red and blue, respectively

主要存在两条营养传递途径(图4),即以浮游生物为初级生产力的浮游能量传递途径和以水草等为初级生产力的近岸底栖能量传递途径^[18]。由于水生植物是湖泊生态系统重要的初级生产者,不仅为鱼类及其他水生生物提供能量以及栖息场所,还起着调节水体、降解污染物以及提高水体透明度的作用^[19]。因此,近岸底栖能量传递途径是世界上大型湖泊中水生生物重要的能量获取方式^[28]。

鄱阳湖水生生态系统另外一个重要的特点是广泛存在的杂食性捕食策略^[18]。杂食性鱼类占所调查鱼类的比例高达70%以上,并且在顶级捕食者中最为突出。杂食性被认为是季节性水文变化、食物匮乏等不利条件的一种适应性机制,这种机制被认为广泛存在于淡水生态系统,尤其是湖泊生态系统^[29,30]。例如, González-Bergonzoni 等人^[31]对269个水生系统中研究表明,杂食性物种丰度受纬度制约,其中低纬度湖泊中较高的温度及鱼类物种多样性都会增加杂食性物种丰度。

尽管有所争论,杂食性鱼类的增多意味着生态系统具有较高的稳定度^[32,33]。

3 结论

本研究在前期实验的基础上,优化了淡水湖泊生态系统中氨基酸氮同位素计算营养级位置的策略,采集并分析了鄱阳湖水生生态系统食物网营养结构,结果表明,(i)由于Phe代谢路径的差异,藻类及维管束植物 $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ 差异巨大,这使得Phe成为一个潜在的区分食物源的有效指标;(ii)贝叶斯模型是区分食物源有效的手段,据此估算的鄱阳湖消费者中食物源的相对贡献与生物捕食习性一致;(iii)以Glu为代表的营养氨基酸在食物链传递过程中分馏明显,而Phe等源氨基酸分馏较小;结合贝叶斯混合模型,氨基酸氮同位素方法在鄱阳湖水生生态系统中依然适用;(iv)鄱阳湖等淡水湖泊中大部分鱼类可能采用杂食性捕食策略。

参考文献

- 1 Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002, 83: 703–718
- 2 Wang J Z, Lin G H, Huang J H, et al. The application of stable isotopes to study plant-animal relationships in terrestrial ecosystem (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2004, 49: 2141–2149 [王建柱, 林光辉, 黄建辉, 等. 稳定同位素在陆地生态系统动-植物相互关系研究中的应用. 科学通报, 2004, 49: 2141–2149]
- 3 Cai D L, Li H Y, Tang Q S, et al. Establishment of trophic continuum in the food web of the Yellow Sea and East China Sea ecosystem: Insight from carbon and nitrogen stable isotopes (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2005, 48: 531 [蔡德陵, 李红燕, 唐启升, 等. 黄东海生态系统食物网连续营养谱的建立: 来自碳氮稳定同位素方法的结果. 中国科学: 生命科学, 2005, 35: 123–130]
- 4 Li Y K, Gong Y. Food web structure of the East Lake Taihu by analysis of stable carbon and nitrogen isotopes (in Chinese). *Chin J Ecol* 2014, 33: 1534–1538 [李云凯, 贡艺. 基于碳、氮稳定同位素技术的东太湖水生食物网结构. 生态学杂志, 2014, 33: 1534–1538]
- 5 Thompson R M, Brose U, Dunne J A, et al. Food webs: Reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends Ecol Evol*, 2012, 27: 689–697
- 6 Chikaraishi Y, Ogawa N O, Kashiyama Y, et al. Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Limnol Oceanogr Methods*, 2009, 7: 740–750
- 7 Xu J, Zhang M, Xie P. Variability of stable nitrogen isotopic baselines and its consequence for trophic modeling (in Chinese). *J Lake Sci*. 2010, 22: 8–20 [徐军, 张敏, 谢平. 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, 2010, 22: 8–20]
- 8 Batista F C, Ravelo A C, Crusius J, et al. Compound specific amino acid $\delta^{15}\text{N}$ in marine sediments: A new approach for studies of the marine nitrogen cycle. *Geochim Cosmochim Acta*, 2014, 142: 553–569
- 9 Nielsen J M, Popp B N, Winder M. Meta-analysis of amino acid stable nitrogen isotope ratios for estimating trophic position in marine organisms. *Oecologia*, 2015, 178: 631–642
- 10 Ohkouchi N, Chikaraishi Y, Close H G, et al. Advances in the application of amino acid nitrogen isotopic analysis in ecological and biogeochemical studies. *Org Geochem*, 2017, 113: 150–174
- 11 Yamaguchi Y T, Chikaraishi Y, Takano Y, et al. Fractionation of nitrogen isotopes during amino acid metabolism in heterotrophic and chemolithoautotrophic microbes across eukarya, bacteria, and archaea: Effects of nitrogen sources and metabolic pathways. *Org Geochem*, 2017,

- 111: 101–112
- 12 Goto A S, Miura K, Korenaga T, et al. Fractionation of stable nitrogen isotopes ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) during enzymatic deamination of glutamic acid: Implications for mass and energy transfers in the biosphere. *Geochem J*, 2018, 52: 273–280
- 13 Ishikawa N F, Chikaraishi Y, Ohkouchi N, et al. Integrated trophic position decreases in more diverse communities of stream food webs. *Sci Rep*, 2017, 7: 2130
- 14 O'Connell T C. “Trophic” and “source” amino acids in trophic estimation: A likely metabolic explanation. *Oecologia*, 2017, 184: 317–326
- 15 McMahon K W, Polito M J, Abel S, et al. Carbon and nitrogen isotope fractionation of amino acids in an avian marine predator, the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). *Ecol Evol*, 2015, 5: 1278–1290
- 16 Wang Y Y, Yu X B, Zhang L, et al. Food web structure of Poyang Lake during the dry season by stable carbon and nitrogen isotopes analysis (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2009, 29: 1181–1188 [王玉玉, 于秀波, 张亮, 等. 应用碳、氮稳定同位素研究鄱阳湖枯水末期水生食物网结构. *生态学报*, 2009, 29: 1181–1188]
- 17 Tanentzap A J, Kielstra B W, Wilkinson G M, et al. Terrestrial support of lake food webs: Synthesis reveals controls over cross-ecosystem resource use. *Sci Adv*, 2017, 3: e1601765
- 18 Wang Y Y, Yu X B, Li W H, et al. Potential influence of water level changes on energy flows in a lake food web. *Chin Sci Bull*, 2011, 56: 2794–2802
- 19 Du W, Li Z, Zhang Z, et al. Composition and biomass of aquatic vegetation in the poyang lake, china. *Scientifica*, 2017, 2017: 1–10
- 20 Zhang Z, Tian J, Xiao H, et al. A reliable compound-specific nitrogen isotope analysis of amino acids by GC-C-IRMS following derivatisation into *N*-pivaloyl-*iso*-propyl (NP) esters for high-resolution food webs estimation. *J Chromatogr B*, 2016, 1033–1034: 382–389
- 21 Ritter H, Schulz G E. Structural basis for the entrance into the phenylpropanoid metabolism catalyzed by phenylalanine ammonia-lyase. *Plant Cell*, 2004, 16: 3426–3436
- 22 Styring A K, Fraser R A, Bogaard A, et al. Cereal grain, rachis and pulse seed amino acid $\delta^{15}\text{N}$ values as indicators of plant nitrogen metabolism. *Phytochemistry*, 2014, 97: 20–29
- 23 Vander Zanden H, Arthur K, Bolten A, et al. Trophic ecology of a green turtle breeding population. *Mar Ecol Prog Ser*, 2013, 476: 237–249
- 24 Ishikawa N F, Kato Y, Togashi H, et al. Stable nitrogen isotopic composition of amino acids reveals food web structure in stream ecosystems. *Oecologia*, 2014, 175: 911–922
- 25 Choi B, Ha S Y, Lee J S, et al. Trophic interaction among organisms in a seagrass meadow ecosystem as revealed by bulk $\delta^{13}\text{C}$ and amino acid $\delta^{15}\text{N}$ analyses. *Limnol Oceanogr*, 2017, 62: 1426–1435
- 26 Phillips D L, Inger R, Bearhop S, et al. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can J Zool*, 2014, 92: 823–835
- 27 Carstens D, Lehmann M F, Hofstetter T B, et al. Amino acid nitrogen isotopic composition patterns in lacustrine sedimenting matter. *Geochim Cosmochim Acta*, 2013, 121: 328–338
- 28 Vadeboncoeur Y, McIntyre P B, Vander Zanden M J. Borders of biodiversity: Life at the edge of the world's large lakes. *Bioscience*, 2011, 61: 526–537
- 29 Blanchette M L, Davis A M, Jardine T D, et al. Omnivory and opportunism characterize food webs in a large dry-tropics river system. *Freshwater Sci*, 2014, 33: 142–158
- 30 Wootton K L. Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality? *Freshw Biol*, 2017, 62: 821–832
- 31 González-Bergonzoni I, Meerhoff M, Davidson T A, et al. Meta-analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems. *Ecosystems*, 2012, 15: 492–503
- 32 Gellner G, McCann K. Reconciling the omnivory-stability debate. *Am Natist*, 2012, 179: 22–37
- 33 Wang Y Y, Xu J, Lei G C. Proximate and ultimate determinants of food chain length (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2013, 33: 5990–5996 [王玉玉, 徐军, 雷光春. 食物链长度远因与近因研究进展综述. *生态学报*, 2013, 33: 5990–5996]

High-resolution food web structure of Poyang Lake based on nitrogen isotopic signature of amino acids

ZHANG ZhongYi^{1,2}, ZHENG NengJian^{1,2} & XIAO HuaYun¹

1 Jiangxi Province Key Laboratory of the Causes and Control of Atmospheric Pollution, East China University of Technology, Nanchang 330013, China;

2 School of Water Resources and Environmental Engineering, East China University of Technology, Nanchang 330013, China

Compound-specific stable isotope analysis, particularly when used in conjunction with amino acids, has become an important approach for addressing numerous questions regarding the sources, transformation process, fate, and cycling of nitrogen in ecology and biogeochemistry. The $\delta^{15}\text{N}$ values of source amino acids change very slightly ($<0.5\text{‰}$) during metabolic processes because the carbon–nitrogen (C–N) bonds are neither formed nor cleaved; conversely, the ^{15}N values of trophic amino acids are highly enriched (i.e., $+6\text{‰}\sim+8\text{‰}$) during transamination due to the cleavage of C–N bonds. The present study employs this approach to estimate the trophic positions and dietary sources (based on Bayesian mixing model) of organisms in the Poyang Lake ecosystem. Based on the trophic positions and corresponding contributions of individual resources, we can resolve the trophic structure of the complex food webs in Poyang Lake. When compared with the bulk isotope method, the amino acid approach provides more accurate and precise estimations of the trophic positions because it is based on the metabolic pathways of amino groups; therefore, it can provide a robust tracer of the nitrogen baseline based on a single-organism sample.

compound-specific nitrogen isotope of amino acids, trophic position, Bayesian mixing model, Poyang Lake

doi: [10.1360/SSV-2019-0017](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0017)