

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20221027002

http://www.yykxjz.cn/

赵永松, 单秀娟, 杨涛, 金显仕, 韦超. 稳定同位素模型在水生生态系统食物网中的研究进展. 渔业科学进展, 2024, 45(1): 01-13

ZHAO Y S, SHAN X J, YANG T, JIN X S, WEI C. Research progress of stable isotope models in aquatic ecosystem food webs. Progress in Fishery Sciences, 2024, 45(1): 01-13

稳定同位素模型在水生生态系统食物网中的研究进展*

赵永松¹ 单秀娟^{1,2①} 杨涛^{1,2} 金显仕^{1,2} 韦超¹

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 农业农村部海洋渔业与可持续发展重点实验室 山东省渔业资源与生态环境重点实验室 山东 青岛 266071; 2. 山东长岛近海渔业资源国家野外科学观测研究站 山东 烟台 265800)

摘要 水生生态系统食物网具有错综复杂的营养关系。稳定同位素技术的发展对了解生物间的摄食关系和食物网结构发挥着极为重要的作用。其中, 稳定同位素混合模型(stable isotope mixing models, SIMMs)近年来的迅猛发展为进一步解决水生食物网的复杂性问题提供了有力的手段, 尤其是在确定食物来源贡献和构建营养生态位方面。在本研究中, 作者综述了稳定同位素模型的发展历程、主要模型的特点以及运行这类模型的条件; 同时, 对稳定同位素混合模型在水生生态系统食物网领域中的应用前景与局限性进行了总结与展望, 以期对相关研究者提供参考。

关键词 稳定同位素; 水生食物网; 食物来源; 贝叶斯混合模型

中图分类号 S931 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2024)01-0001-13

水生生态系统是人类赖以生存和发展的重要资源。海洋面积占地球表面积的 2/3, 陆地上还包括各式各样的江、河、湖、沼等水体。水体中生物间错综复杂的营养关系构筑成水生生态系统食物网。有关水生生态系统食物网的研究描述了生态系统的许多关键过程, 如营养联系、物质循环和能量流动(Barneche *et al.*, 2021、2018; Martinez *et al.*, 1993; Nagelkerken *et al.*, 2020), 这对于保障生态系统的多样性、稳定性和功能性具有重要意义。然而, 水生生态系统食物网的复杂性问题一直困扰着生态学研究(图 1)(Lavigne *et al.*, 1996)。

近年来, 稳定同位素技术在动物生态学领域迅猛发展, 为解决食物网复杂性问题提供了有力工具。尤其是在确定动物食物来源、构建食物链和食物网等方

面, 稳定同位素技术提供了一种独特而崭新的视角(Zanden *et al.*, 2001; Boecklen *et al.*, 2011; Layman *et al.*, 2012)。稳定同位素是指某元素中不发生或极不易发生放射性衰变的具有相同质子数、不同中子数的同一元素的不同核素(Fry, 2006)。在动物摄食生态学中通常研究碳、氮稳定同位素(Minagawa *et al.*, 1984; Goericke *et al.*, 1994)。动物组织的碳、氮稳定同位素组成与其食物来源息息相关, 反映了一段时期内动物组织同化的所有食物同位素组成的综合特征(McConnaughey *et al.*, 1979)。由于同位素之间在物理、化学性质上的差异, 导致反应底物和生成产物在同位素组成上出现差异。通常, 与重同位素相比, 轻同位素活性更高, 能更快、更容易在产物中富集(林光辉, 2013)。因此, 生物组织同化食物的物理、生物和化

* 崂山实验室科技创新项目(LSKJ202203803)、中央级公益性科研院所基本科研业务费(2020TD01; 2022YJ01)和山东省泰山学者专项基金共同资助。赵永松, E-mail: zhaoyongsong777@126.com

① 通信作者: 单秀娟, 研究员, E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2022-10-27, 收修改稿日期: 2022-12-07

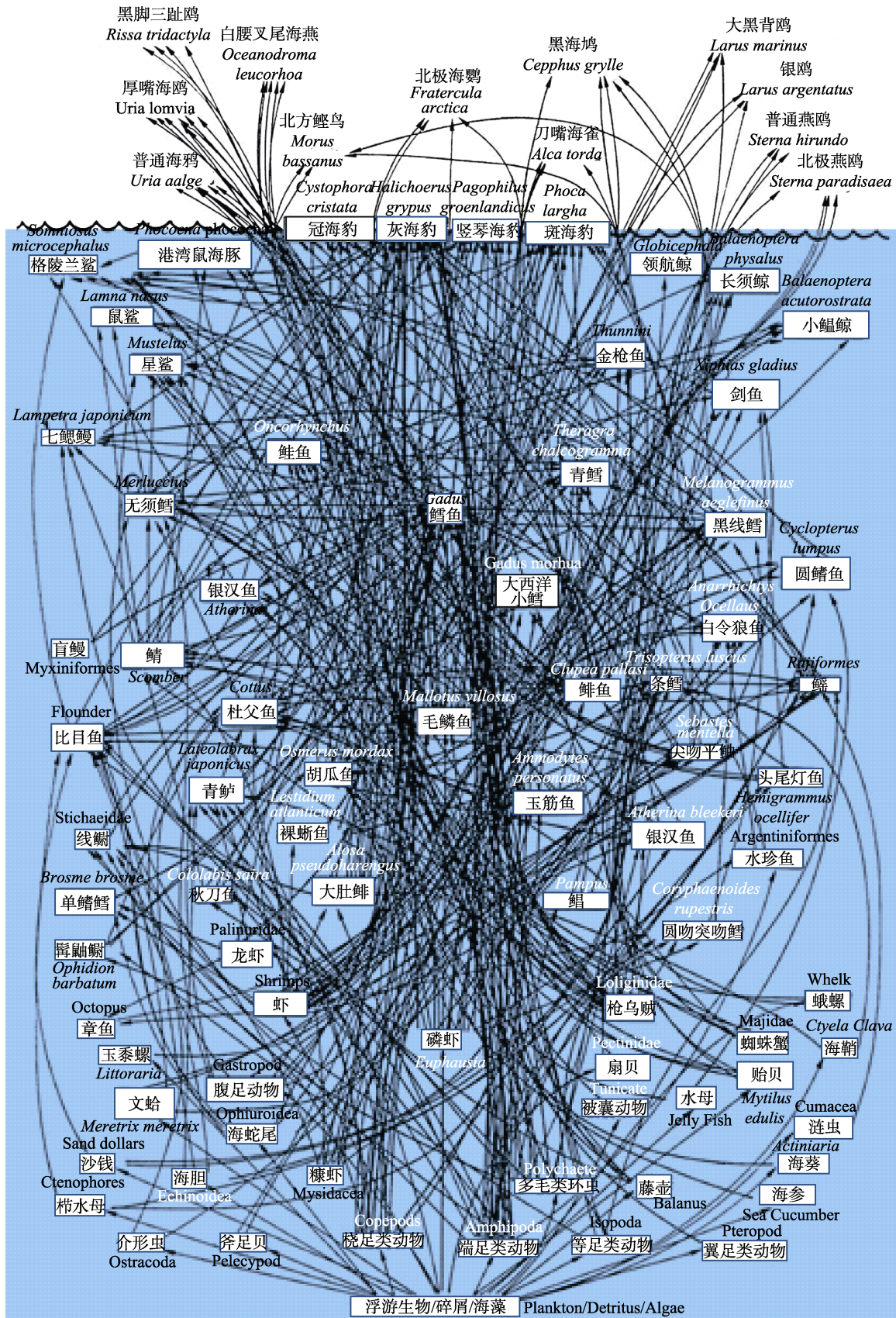


图1 简化的西北大西洋食物网错综复杂的网络关系表现出水生生态系统食物网复杂性(修改参考 Lavigne et al, 1996)
 Fig.1 Simplified northwest Atlantic food web: The intricate network relationships showed the complexity of food web (revised according to Lavigne et al, 1996)

学过程中会产生轻重同位素的分馏,造成不同生物间同位素组成差异(Deniro *et al.*, 1977)。研究表明,动物碳同位素组成可以指示它们的食物来源,氮稳定同位素组成由于富集度较强可以反映营养结构(Zanden *et al.*, 2001)。与传统胃含物、排泄物分析方法相比,稳定同位素组成能够更真实地反映一段时间内动物的食物来源(高小迪等, 2018)。

动物摄食不是由单一食物来源组成,食源复杂性与不确定性使得碳、氮稳定同位素数据在解释食物来源贡献问题时变得复杂。为了解决这个问题,越来越多的同位素混合模型(stable isotope mixing models, SIMMs)被开发并应用于水生生态系统食物网(Parnell *et al.*, 2013)。各模型均主要使用 2 种及 2 种以上的稳定同位素来估算不同食物来源对消费者的相对贡献,并不断增加同位素以外的环境变量和生物变量对模型进行优化,旨在减少模型的不确定性,使食物来源贡献的估算更接近于真实情况。然而,几十年发展历程形成的近十几种稳定同位素模型给刚接触稳定同位素的研究人员造成了许多困惑。因此,本研究综述了稳定同位素模型的发展历程,介绍了目前广泛应用的几种同位素模型(Simmr、MixSIAR 和 SIBER),并对模型实际应用的关注点进行详细介绍;同时,对稳定同位素混合模型在水生食物网领域中的应用前景与局限性进行总结与展望,以期对同位素与食物网相关研究提供参考。

1 稳定同位素混合模型的发展历程

生物间相互交织的摄食关系构成了复杂的食物网,能量沿着食物网传递至整个生态系统(高小迪等, 2018)。确定不同能量来源的相对重要性一直以来是理解生态系统变化的基础之一(薛莹等, 2003; Vannote *et al.*, 1980)。过去,研究人员主要依靠胃含物分析方法来确定消费者的主要食物来源,并依据相关的统计方法计算不同食物来源的贡献率(颜云榕等, 2011; Hyslop, 1980; Bigg *et al.*, 1985; Assis, 1996)。然而,这种方法具有许多局限性,例如:对研究目标物种的破坏性较大,需要杀死动物来获取胃含物;对于体型较小的昆虫、无脊椎动物和小型鱼类等,通常无法获取它们的胃用以胃含物分析,无法确定和计算食物来源的贡献;胃含物分析通常只能获取动物短期内瞬时的饵料生物组成,无法获取其长期的食物来源信息,具有偶然性;通常显微镜下观察到的胃含物多为难以消化、易于辨认的较大饵料生物,对于一些微型饵料生物较难以观测;同时,由于胃含物鉴定主要依靠研究

人员观测,大多难以鉴定到较低的分类单元,容易受到主观因素影响,缺乏客观性(高小迪等, 2018)。稳定同位素技术为解决这些困难提供了一个崭新的视角,逐渐成为分析食物来源贡献等食物网关键问题的重要工具之一(Crawford *et al.*, 2008),并由此诞生了稳定同位素混合模型。基于动物稳定同位素比值与其食物来源稳定同位素比值相近的原则,稳定同位素混合模型将同位素数据转化为对动物摄食中各种组成的食物来源贡献的估计(高春霞, 2020)。稳定同位素模型的发展大致分为 3 个阶段,分别为早期起步阶段(1976—2001 年),主要发展线性模型;补充阶段(2001—2008 年),该时期得益于计算机技术的发展,模型中加入了各种不确定性因素;目前为贝叶斯混合模型阶段(2008 年至今),基于质量守恒和贝叶斯框架的混合模型大大提高了模型分析的准确性与可信性(图 2)。

第一阶段(起步阶段):利用稳定同位素估计有关食物来源贡献的研究最早来自于 Haines (1976)对佐治亚州盐沼中 C4 植物、C3 植物和盐沼土对大西洋泥招潮蟹(*Uca pugnax*)的相对重要性研究, Haines 构建了 C4 植物、C3 植物和盐沼土的碳稳定同位素比值与大西洋泥招潮蟹的碳稳定同位素比值的线性回归,发现 C4 植物与大西洋泥招潮蟹的碳稳定同位素比值呈线性关系,而盐沼土与其线性关系并不明显,由此判断 C4 植物对大西洋泥招潮蟹的能量贡献更大,是其主要食物来源。该研究也是最早采用稳定同位素判断食物来源贡献的经典研究。因为同位素测量技术的限制,起初线性模型只能对 1 种稳定同位素和 2 种食物来源进行定量计算, Fry 等(1981)采用此方法用 $\delta^{13}\text{C}$ 研究海草和浮游植物对美国德克萨斯海湾虾类 *Pannaeus azteus* 的食物来源贡献。随着同位素测量技术的发展,多同位素测量模型开始出现,主要包括质量守恒模型 Mass Conservation Model (Schwarcz, 1991)和欧式距离混合模型 Euclidean Distance Mixing Model (Ben-David *et al.*, 1997)。上述 2 种模型主要为线性混合模型(Liner Mixing Model),最多对 2 种稳定同位素和 3 种食物来源进行计算,当食物来源大于 3 时,模型无法进行分析(Zanden *et al.*, 2001)。这些研究使得稳定同位素模型开始被用于食物来源贡献研究,但直到计算机时代到来,稳定同位素模型才开始被广泛开发并应用于食物网研究。

第二阶段(补充阶段):随着计算机技术的发展,模型分析数据能力迎来了新阶段。最初线性混合模型只能计算 2 种和 3 种食物来源的贡献,当食物来源过多时,模型出现多种结果。并且这些模型仅能提供食

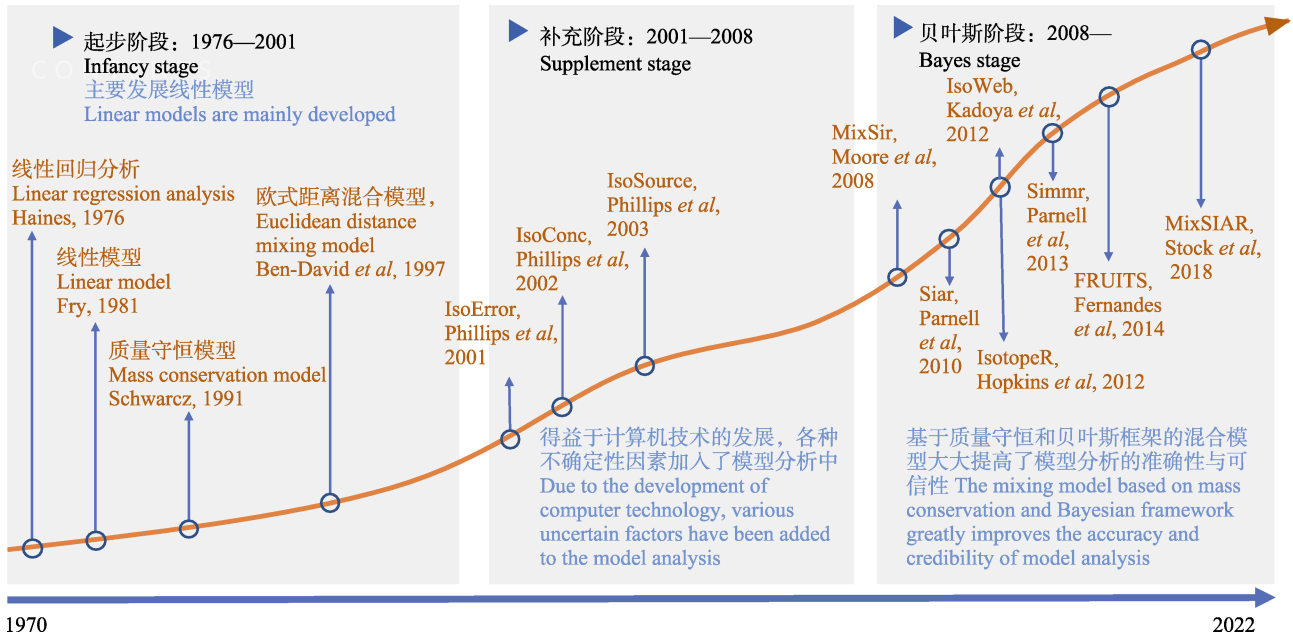


图2 稳定同位素模型的发展阶段(1970—2022)

Fig.2 Development stages of stable isotope models (1970—2022)

物来源贡献的点估计,并不能指出不确定性水平来解释食物来源和消费者稳定同位素的可变性、差异性和测量误差等。21世纪伊始,Phillips、Gregg和Koch就这一问题陆续开发出了3种稳定同位素混合模型,分别为IsoError(2001)、IsoConc(2002)和IsoSource(2003)。其中,IsoError模型首次尝试解决差异性和不确定性问题(Phillips *et al.*, 2001);食物来源差异性可能导致其各元素浓度间存在较大差异,因此,IsoConc模型在计算中又加入了食物源和消费者元素浓度加权,以减少元素浓度差异对模型产生的影响(Phillips *et al.*, 2002);而IsoSource则为了解决计算多食物来源问题而开发,最多可计算多达10种来源贡献的比例范围(Phillips *et al.*, 2003)。该模型基于用户定义的阈值,通过迭代算法,产生一系列可行解。由于其界面易于操作,结果易于提取和分析,该模型被广泛应用。但该模型采用的是一种最大似然法分析方法,在分析中并未考虑到同位素组成的变异性 and 不确定性,必须假定食物来源同位素的浓度、同化效率一致,不同组织间无同位素判别值的差异(高春霞, 2020)。因此,该模型在计算中未能包含样本的不确定性和变异性,已不适合目前同位素分析要求。

第三阶段(贝叶斯阶段):近些年,研究人员根据贝叶斯统计框架开发出了贝叶斯混合模型(Bayesian Mixing Models),这种模型依据质量守恒混合模型(Mass-Balance Mixing Model),使用统计分布来表征食物来源和消费者同位素值,并在贝叶斯框架下来确

定食物源对混合物贡献比例的概率分布,充分估计了食物来源贡献的不确定性。其允许在严格的贝叶斯框架下灵活的指定模型,通过添加同位素的变异性、不确定性、元素浓度、不同的同位素判别值、大量食物来源等不确定性信息来降低模型的不确定性(高春霞, 2020; Phillips *et al.*, 2014)。相较于以往的混合模型,贝叶斯混合模型更具优势,贝叶斯统计提供了一种解释数据的强大方法,因为它们可以整合先验信息,整合不确定性来源,并明确比较对竞争模型或参数值的支持强度(Hilborn *et al.*, 1997; Ellison, 2004)。贝叶斯混合模型建立在一个基本的质量平衡混合模型假设上,对于给定的同位素,混合物的同位素特征 δ_M 如下:

$$\delta_M = f_1 \times (\delta_1 + \gamma_1) + f_2 \times (\delta_2 + \gamma_2) \cdots f_n \times (\delta_n + \gamma_n)$$

式中, f_i 是第*i*个食物源对混合物的贡献比例, δ_i 是第*i*个食物源的稳定同位素与特征, γ_i 是第*i*个食物源的同位素判别值,即同位素特异性判别值或分馏值(Isotope-specific Fractionation)。

Moore等(2008)率先开发出了基于采样重要性重采样算法(sampling-importance-resampling, SIR)的贝叶斯混合模型 MixSIR。其可以通过数值积分检查食物来源贡献比例向量的后验概率(Rubin, 1988)。MixSIR同时将多个食源、同位素判别因子和同位素特征相关的不确定性加入模型中,但未充分考虑个体差异和数据的误差等不确定性因素(高春霞, 2020)。Parnell等(2010)结合以往模型的不足,充分考虑不确定性,使用马尔科夫链蒙特卡洛模拟(Markov Chain

Monte Carlo, MCMC)分析食物来源贡献的概率分布, 开发出了 SIAR 模型。SIAR 与 MixSIR 有很多相似的地方, 但由于其增加了 MixSIR 中没有的残差项, 其与 MixSIR 存在根本的区别。SIAR 加入了元素浓度的校正, 允许各种参数的不确定性, 但其缺乏同时结合浓度依赖和个体水平估计能力(高春霞, 2020)。过去, SIAR 曾一度被大量使用, 目前 SIAR 包在 R 软件中已停止更新并不再被业内接受。Hopkins 等(2012)针对 SIAR 的不足开发出了 IsotopeR 模型, 相比于 SIAR, 该模型包含更多的参数不确定性。Kadoya 等(2012)于同年开发了 IsoWeb 模型, 该模型基于多营养级食物网定量推算, 试图重建整个食物网中所有消费者的食性。但该模型对样本数据量要求非常高, 同时需要食物网拓扑结构来支撑其食物网中的大量摄食关系, 目前并未被广泛应用。除了这些模型, 一些其他的模型也被陆续开发出来, 如 FRUITS、SISUS、DeSIR 等, 但同样并未得到广泛应用(Fernandes *et al.*, 2014; Erhardt *et al.*, 2014; Healy, 2017)。目前, 被广泛接受的稳定同位素混合模型包括 Simmr (Stable Isotope Mixing Models in R)和 MixSIAR 等, 其中, Simmr 是 SIAR 包的升级版, 而 MixSIAR 整合了 MixSIR 和 SIAR (Parnell *et al.*, 2013; Moraes *et al.*, 2018; Stock *et al.*, 2018)。稳定同位素模型除了在分析食物来源贡献时展现出巨大优势, 其在分析生态位重叠问题上同样展现出巨大潜力。SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R)是一种被用于比较群落内或群落间同位素生态位宽幅(重叠)的模型(Jackson *et al.*, 2011)。主要稳定同位素模型汇总于表 1。

由于计算机科学的进步, 稳定同位素模型得到迅猛发展, 同位素模型在食物网研究中广泛应用, 其中水生生态系统的相关研究占据了绝大部分(图 3), 相比于陆地食物网, 稳定同位素模型在解决水生生态系统食物网上具有更多优势。在不同模型使用数量上(图 4), IsoSource 在 2003—2012 年期间占据绝对优势地位, 但随着贝叶斯混合模型的发展, 从 2013 年开始其使用的占比越来越少。SIAR 从 2010 年开始被广泛应用起来, 成为了从 2010—2018 年间最常用的稳定同位素混合模型之一, 但随着其 R 软件包的停止更新, 从 2018 年以后 SIAR 的使用占比逐渐降低, 科研工作者不再使用 SIAR 模型, 转而使用其升级版 Simmr, 以提供更加强大和稳定的分析。MixSIAR 和 SIBER 在 2015 年前后开始陆续广泛使用, 而 Simmr 由于 SIAR 包的停用, 在近年逐渐发展为主流同位素混合模型。

相较于国外, 稳定同位素技术在我国生态学研究起步较晚, 但发展迅速, 已取得许多重要的进展。2006 年, 美国生态学家 Brian Fry 撰写出版了《Stable Isotope Ecology》一书, 这是世界范围内第一本系统论述稳定同位素生态学的著作, 在国际上产生了很大的影响。我国第一本系统且深入描述稳定同位素技术的专著是清华大学林光辉教授的《稳定同位素生态学》, 该书 2013 年出版, 对稳定同位素技术的相关发展历程、基础知识以及在生态学中的应用进行了阐述(林光辉, 2013)。在水域生态系统领域, 李忠义等(2005)曾对稳定同位素技术在水域生态系统研究中的应用进行总结; 高小迪等(2018)分析了水生食物网研究方法的发展动态, 表明胃含物方法在未来仍是不可缺少的研究方法, 稳定同位素技术和胃含物方法的结合将更有利于重建复杂水生食物网。在稳定同位素构建食物网营养结构方面, 稳定同位素基准(基线)的选取尤为重要。徐军等(2010)综述了水域生态系统研究中初级生产者和初级消费者氮稳定同位素作为基准的应用, 为后续研究打下了坚实的基础; 在海洋领域, 陈玲等(2016)对岛礁水域海藻场食物网基准生物的选择进行了评估; 在此基础上, 贡艺等(2017)又对海洋生态系统(河口、海湾、浅海、大洋及深海)稳定同位素基线的选取进行了综述, 分析了影响基线选择的主要因素。稳定同位素虽然在水域生态系统食物网的构建中扮演着越来越重要的角色, 但当水生生物样品获取过程存在不确定性时, 同样会影响稳定同位素模型的分析结果。徐军等(2020)通过数据模拟分析和文献总结的方法, 对水域生态学中生物稳定同位素样品采集、处理与保存进行了详细的总结与阐述, 进一步完善了稳定同位素样品获取过程的研究规范。王康等(2022)和祝孔豪等(2022)总结了基于稳定同位素的消费者营养来源溯源的方法、过程及评估方法, 以期减少稳定同位素模型构建过程中的不确定性因素。在稳定同位素模型的应用方面, 高春霞(2020)基于稳定同位素技术与模型对浙江中南部近海渔业生物群落营养结构展开了系统研究; 赵永松(2022)基于多种稳定同位素混合模型对庙岛群岛(长岛)毗邻海域关键种摄食生态和食物网营养结构进行了系统研究。

2 主要模型

2.1 Simmr

Simmr 是一个 R 包, 旨在贝叶斯框架内解决稳定同位素数据的混合方程。它是 SIAR 包的升级版, 可以长期替代以前广泛使用的 SIAR 包。二者虽然包

表1 稳定同位素模型的研究方法、优点与不足

Tab.1 Research methods, advantages and shortages of stable isotope models

模型 Model	时间 Time	描述 Description	优点 Advantage	不足 Shortage	代表文献 Reference
线性回归分析 Linear regression	1976	构建食物源的消费者碳同位素线性相关性	最早利用稳定同位素研究动物食物来源	只考虑了1种同位素的相关性	Haines, 1976
线性模型 Linear model	1981	1种同位素对2种食源进行测定	最早对食源贡献进行定量测定	只能计算1种同位素和2种食源	Fry, 1981
质量守恒模型 Mass conservation model	1991	质量守恒原理	首次对双同位素和三食源进行计算	只能计算双同位素和3种食源	Schwarcz, 1991
欧式距离混合模型 Euclidean distance mixture model	1997	利用欧几里得距离计算食源贡献	首次采用欧几里得距离计算食源	忽略质量平衡, 低估食源贡献, 不确定性大	Ben-David <i>et al</i> , 1997
IsoError	2001	提供食物来源贡献的点估计	首次提出食物源同位素的差异与不确定性	只能基于1个或2个同位素划分2种或3种食源	Phillips <i>et al</i> , 2001
IsoConc	2002	对消费者和食物源之间碳氮含量相差较大的情况进行分析	加入了食物源和消费者的元素浓度加权	只能基于1个或2个同位素划分2种或3种食源	Phillips <i>et al</i> , 2002
IsoSource	2003	为了计算更多来源的贡献而开发, 并得到广泛应用	适用于多食源分析, 界面易操作, 结果易提取分析	最大似然法估计, 未充分考虑数据的不确定性	Phillips <i>et al</i> , 2003
MixSIR	2008	基于SIR拟合算法的贝叶斯混合模型	多个食源、同位素判别因子和同位素特征相关的不确定性	未充分考虑数据的不确定性	Moore <i>et al</i> , 2008
SIAR	2010	基于MCMC方法的贝叶斯混合模型, 曾广泛使用	加入了元素浓度的校正, 允许参数的不确定性	缺乏同时结合浓度依赖和个体水平估计的能力, 目前已停止更新	Parnell <i>et al</i> , 2010
IsotopeR	2012	基于MCMC方法的贝叶斯层次分析混合模型	加入了食源同化效率的校正, 包含更多的参数不确定性	-	Hopkins <i>et al</i> , 2012
IsoWeb	2012	多营养级食物网定量推算	重建整个食物网中所有消费者的食性	对样本数据要求很高, 需要拓扑结构	Kadoya <i>et al</i> , 2012
Simmr	2013	SIAR的升级版, 包含不确定性、浓度依赖及大量来源分析	更复杂的模型、简单的用户界面和更高级的绘图	只能对同一生态系统的食物来源贡献进行分析	Parnell <i>et al</i> , 2013
FRUITS	2014	基于MCMC方法的贝叶斯混合模型	加入了食源的营养成分(蛋白质、脂肪)的校正, 将同位素路径纳入	-	Fernandes <i>et al</i> , 2014
MixSIAR	2018	整合了MixSIR和SIAR, 一个强大的、丰富的、灵活的贝叶斯示踪混合模型框架	将固定和随机效应作为协变量, 解释混合比例的可变性, 并通过信息标准计算对多个模型的相对支持度。	目前最强大的贝叶斯混合模型, 可以对多个生态系统同时进行分析	Stock <i>et al</i> , 2018
SIBER	2011	用来比较“2个生态系统”	可用来比较群落间和群落内同位素生态位宽度	-	Jackson <i>et al</i> , 2011

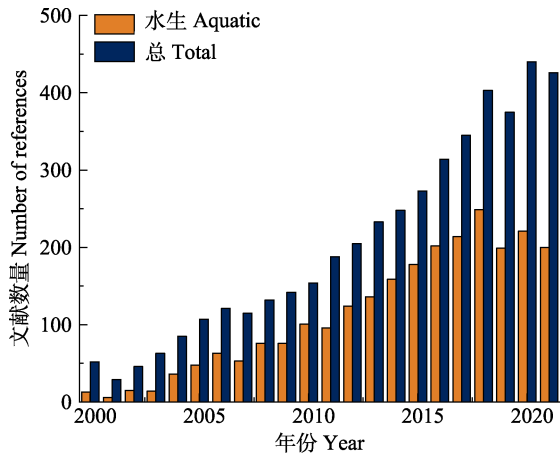


图 3 2000—2021 年, 在 Web of Science 中以“stable isotope”、“mixing model”和“Aquatic”为主题关键词检索到的文章数量

Fig.3 Number of published articles retrieved in Web of Science from 2000 to 2021 using the subject keywords "stable isotope", "Mixing model" and "Aquatic"

蓝色为总的文章数量, 橘色为水生生态系统所占的文章数量。数据截至 2022 年 2 月。

Blue is the total number of articles, and orange is the number of articles accounted for by aquatic ecosystems. It was retrieved in February 2022.

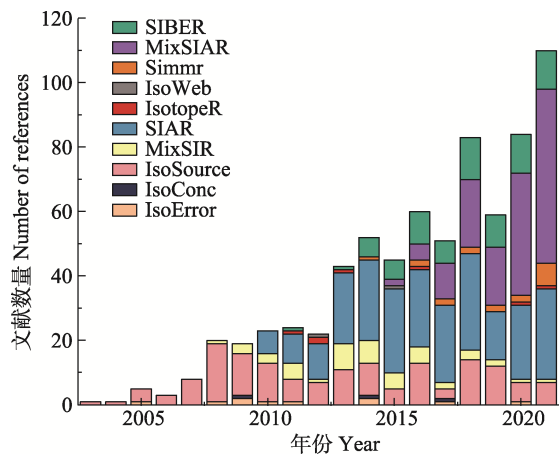


图 4 2000—2021 年, 在 Web of Science 中分别以稳定同位素混合模型为主题关键词检索到的文章数量

Fig.4 Number of published articles retrieved by stable isotope mixing model in Web of Science from 2000 to 2021, respectively

数据截至 2022 年 2 月。

It was retrieved in February 2022.

含许多相同的特性, 但 Simmr 包含一个更加复杂的混合模型、一个更简单的用户界面和更高级的绘图功能。Simmr 来自于 Parnell 等 (2013) 发表在《Environmental Metrics》论文中的代码, 相比 SIAR 有一个更丰富的混合模型; Simmr 软件包使用 JAGS

(Just Another Gibbs Sampler)程序来运行稳定同位素混合模型。在安装 Simmr 之前, 请访问 JAGS 网站下载和安装 JAGS。Simmr 还支持使用 ggplot2 来绘制更美观的图片。

当食物来源种类较多时, 模型可能无法分清相似的食物来源, 从而大大增加模型结果的不确定性, 因此, 可以依据食物来源的同位素空间(Isospace)位置、聚类分析结果和生态上较为接近等先验信息对相似食源进行合并, 也可通过模型分析后的后验信息将相似食源的贡献比例合并。Simmr 提供了合并相似食源的“combine_sources”函数, 可对相似食源依据分析结果进行后验组合。除此以外, Simmr 还可对不同食物来源对多种物种或种群的贡献展开研究。

王康等(2022)基于实测同位素数据, 通过统计检验、营养来源先验信息矫正, 通过 Simmr 构建系列贝叶斯模型, 总结了基于稳定同位素的消费者营养来源溯源的方法与过程。

2.2 MixSIAR

MixSIAR 是一个 R 包, 可以创建和运行贝叶斯混合模型来分析生物示踪剂(例如稳定同位素、脂肪酸等), 不仅可以分析单个生态系统, 还可同时对多生态系统进行分析; 不仅在动物食物来源贡献上应用广泛, 还可分析植物根系对不同来源水分的吸收利用情况等多种来源问题(周艳清等, 2021), 是目前为止最强大、丰富和灵活的贝叶斯混合模型。MixSIAR 是 MixSIR、SIAR 和 IsoSource 背后的研究者们共同协作编码的成果(Brice Semmens、Brian Stock、Eric Ward、Andrew Parnell、Donald Phillips 和 Andrew Jackson)。其融合了自 MixSIR 和 SIAR 以来贝叶斯混合模型理论几年来的进步, 包括: (1)任何数量的生物示踪剂(例如 1 种同位素、2 种同位素、8 个脂肪酸和 22 个脂肪酸); (2)源数据在模型中符合层次结构; 按分类协变量划分的源数据(例如按地区划分的源数据); (3)分类协变量最多 2 个, 可选择建模为随即或固定效应、嵌套或独立; (4)连续协变量最多 1 个; (5)带有协方差的误差结构选型(残差); (6)包含浓度依赖性; (7)绘制并包含“uninformative”、“generalist”或“informative priors”; (8)使用 LOO/WAIC 权重拟合多个模型并比较相对支持度。详细信息请参考 Stock 等 (2018)发表的文章, 文章详细描述了 MixSIAR 模型的方程, 对 4 个常见问题(错误结构、先验、组合来源和协变量)进行了解释并提出了建议, 并讲述了一个突出新功能的案例。

需要值得注意的是, MixSIAR 支持在先验信息

中提供不同食物来源的实际构成比例,如在实际环境中的数量占比等,研究者可以根据实际的生物量信息提供更加可靠和丰富的先验信息。

2.3 SIBER

稳定同位素模型除了用于分析食物来源对混合物的贡献,还可以用于比较生态位的重叠程度。利用稳定同位素数据推断群落结构和群落成员生态位宽度的方法越来越普遍(Bearhop *et al.*, 2004)。但由于无法使用描述性指标对单个群落进行统计上的比较,它们的全面影响受到了阻碍(Quevedo *et al.*, 2009)。Jackson 等(2011)通过在贝叶斯框架中重新制定度量标准来解决这些问题,考虑了采样数据中的不确定性和采样过程中产生的误差,开发了一种基于多元椭圆(Multivariate Ellipse-based Metrics)的度量方法,以代替之前最常使用的凸多边形(Convex Hull)方法。传统的凸多边形容易受到样本数量强烈的影响,而与凸多边形不同的是,椭圆在样本大小方向是无偏的,并且通过贝叶斯推断允许它们在包含不同样本大小的数据集之间进行稳健性比较(robust comparison),为比较群落内和群落间的生态位宽幅提供了有利的手段(Jackson *et al.*, 2011)。

3 模型应用时的条件

3.1 模型能否被应用

虽然现如今基于贝叶斯框架的同位素混合模型已经非常强大,但研究人员在进行相关分析前,应该充分考虑研究内容与同位素数据能否应用于稳定同位素混合模型(Phillips *et al.*, 2014)。例如,以下情况通常不适合运用稳定同位素混合模型:(1)不知道明确食物来源的新研究系统。即研究人员要知道所研究物种的食物中可能有哪些不同的来源。食物来源鉴定通常可以通过传统方法,如胃含物分析、粪便分析、文献查找等方式获取相关信息。需要注意的是,消费者的稳定同位素特征是由被同化的食物来源共同决定的,而不是被摄食的食物来源。因为被摄食的食物不一定会被消化吸收用于自身生长发育(Votier *et al.*, 2003)。(2)不同食物来源间稳定同位素差异不大。通常要求不同食物来源之间的稳定同位素比率要具有显著性差异,避免模型在分析过程中无法区分不同的食物来源,造成较大的误差与不确定性。(3)某种食物来源稳定同位素特征在消费者移动的空间尺度上具有较大的差异(Phillips *et al.*, 2014)。(4)食物来源组成或同位素比率相比于采样的消费者组织的同化时间

具有较大时间尺度变化(Layman *et al.*, 2012)。

3.2 食物来源的数量、时间和地理空间

确定了可能的食物来源之后,还应对其进行筛选与整合,如合并相似的食物来源。由于同位素混合模型要求尽可能包含所有的食源,其对缺失的食源十分敏感(Parnell *et al.*, 2013)。因此,这就要求研究人员尽可能对所有食物来源进行采样(Parnell *et al.*, 2010)。但食源数量增加同样会增加模型分析中的不确定性(Phillips *et al.*, 2014)。所以,在不排除来源的情况下,应尽可能减少食源种类。通常当食源种类高于 6~7 种时,混合模型精度开始明显下降(Phillips *et al.*, 2014)。因此,当食物来源种类过多时,可以对同位素空间(Isospace)或生物学特征相似的食源进行合并,以减少模型分析的不确定性。食物来源的同位素特征在不同时间和空间上的差异往往很大。研究人员在进行实验设计时应充分考虑到这些影响因素,尽可能降低其对模型分析结果不确定性的影响。

3.3 样品数量和代表性

样品数量和代表性可能会对混合模型分析的准确程度产生巨大影响。贝叶斯混合模型使用用户提供的均值和方差来代表每种食物来源同位素特征的不确定性,当每种食物来源样本数量较少(<20),或者代表性较差时,其均值和方差可能存在较大的误差,不能充分代表总体(Ward *et al.*, 2010)。由于采样时间、采样费用和同位素样品检测费用等因素影响,研究人员往往不能大量获取同位素样品和数据。因此,研究者应尽可能提高样品代表性,并且在样本大小和模型精度之间进行权衡,尽可能降低模型分析结果的不确定性。

3.4 稳定同位素判别值(TDF)

同位素分馏是指由于同位素质量不同,在物理、化学及生物化学作用过程中一种元素的不同同位素在 2 种或 2 种以上物质之间的分配具有不同的同位素比值的现象,消费者组织的同位素判别值(Tissue Discrimination Factors, TDF)通常表示同位素分馏的程度(DeNiro *et al.*, 1976)。不同环境、不同组织的 TDF 可能存在较大差异(Ben-David *et al.*, 1997)。能够影响 TDF 的因素有很多,这也是导致使用稳定同位素混合模型分析食物来源贡献最大不确定性之一。如今许多混合模型已经可以预先输入 TDF 和其标准差,用来解释分析中的不确定性。研究人员应该结合自身研究区域、研究对象、不同食物来源和消费者组织,参考邻近区域的相关研究,确定合理的 TDF。通常, $\delta^{13}\text{C}$ 在相邻的 2 个营养级间的 TDF 为 0.4%~1.0%, $\delta^{15}\text{N}$ 在相邻

2 个营养级间的 TDF 为 3.0‰~5.0‰ (祝孔豪等, 2022)。

3.5 消费者与凸多边形

消费者的碳、氮稳定同位素的空间位置(Isospace) 通常需要大部分落在食物来源同位素值组成的混合凸多边形内(在 C、N 双位图中, 用线连接各食物来源的同位素点, 创建以这些食物来源为顶点的凸多边形), 在此情形下, 这些食物来源同位素值才能共同形成消费者(混合物)稳定同位素特征(图 5)。若消费者没有落在凸多边形内部, 则说明该研究缺少食物来源, 即目前食物来源无法同化构成消费者的同位素特征(图 5)。

3.6 浓度依赖值

如果食物来源同位素元素浓度有很大的差异, 应在模型中将浓度依赖考虑进去。因为在应用同位素混合模型分析消费者食物来源贡献时, 模型通常会假设每个来源对消费者贡献的 C 比例与 N 比例相同。如果 C 和 N 元素浓度差别很大, 可能会导致模型分析中较大的误差。

3.7 不确定性

由于食物来源和消费者的样本数量、同位素组成、TDF、元素浓度等都存在一定程度的差异性与不确定性, 导致混合模型分析结果一定存在不确定性。研究人员在表述模型输出结果时, 应该更加谨慎, 尽量避免只使用贡献的均值, 应该表述出贡献比例估计的分布, 避免结果的唯一性, 充分地将结果的不确定性考虑进去。

此外, 当模型不能很好地区分食物来源或解析食物来源贡献时, 仍然会寻求一个最优解, 这给解释食物来源的贡献造成了困难, 加上模型中各种不确定性, 这就需要对模型性能与拟合结果进行评估, 使其符合实际的生态学意义和统计学意义。祝孔豪等 (2022) 综述了评估贝叶斯混合模型拟合结果优劣的一般方法, 这些方法将进一步降低模型分析不确定性, 使其更好地符合实际的生态学理论。

4 总结与展望

稳定同位素技术已经有相当久的发展历程, 各种稳定同位素模型的出现也加深了同位素技术在食物网领域的应用, 这些模型具有强大的分析能力, 为科研工作者分析食物网结构提供了有力的手段, 然而, 由于同位素分析和模型的局限性, 研究者在选取模型分析同位素数据时更应该注意相关前提条件与现实

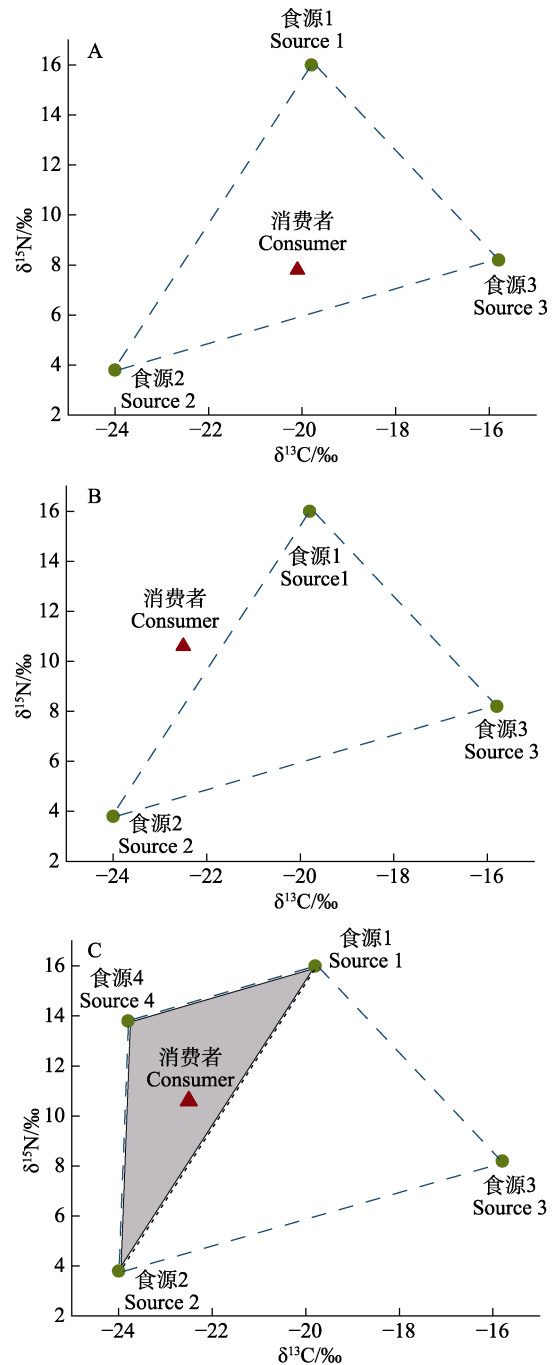


图 5 消费者(混合物)的碳、氮稳定同位素空间位置与食物来源构成的凸多边形间的关系

Fig.5 The relationship between Isospace of carbon and nitrogen stable isotopes of consumers (mixtures) and convex polygons formed by food sources

A: 消费者同位素空间位置落在凸多边形内部; B: 落在外部, 即缺少食物来源; C: 补充食物来源后消费者的同位素空间位置落在凸多边形内部。

A: The spatial position of the consumer isotope falling inside the convex polygon; B: The isotope spatial position of consumers falling outside the convex polygon, that is, lack of food sources; C: The isotope spatial position of consumers falling inside the convex polygon after replenishment of food sources.

生态意义,同时还要依据实际实验条件制定合理的野外调查和实验处理方案,避免造成同位素模型错误分析与滥用,尽可能降低模型分析结果的不确定性。

由于同位素混合模型要求对消费者的食物来源具有一个明确的认识,目前传统的胃含物方法仍旧是食物网及稳定同位素模型分析的基础,并且发挥着重要的作用。但是,传统胃含物和文献查阅方法可能常常无法满足某些物种食物来源划分,因此,在未来研究上可以结合更加先进的划分方法,如结合分子生物学技术来鉴定食物来源,多种方法结合也更有利于模型分析的准确性与可信性。

参 考 文 献

- ASSIS C A. A generalised index for stomach contents analysis in fish. *Scientia Marina*, 1996, 60(2/3): 385–389
- BARNECHE D R, ALLEN A P, MUMBY P. The energetics of fish growth and how it constrains food-web trophic structure. *Ecology Letters*, 2018, 21(6): 836–844
- BARNECHE D R, HULATT C J, DOSSENA M, *et al.* Warming impairs trophic transfer efficiency in a long-term field experiment. *Nature*, 2021, 592(7852): 76–79
- BEARHOP S, ADAMS C E, WALDRON S, *et al.* Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73: 1007–1012
- BEN-DAVID M, FLYNN R W, SCHELL D M. Annual and seasonal changes in diets of martens: Evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, 1997, 111(2): 280–291
- BEN-DAVID M, HANLEY T A, KLEIN D R, *et al.* Seasonal changes in diets of coastal and riverine mink: The role of spawning Pacific salmon. *Canadian Journal of Zoology*, 1997, 75(5): 803–811
- BIGG M A, PEREZ M A. Modified volume: A frequency-volume method to assess marine mammal food habits. *Marine Mammals and Fisheries*. London: George Allen & Unwin, 1985, 277–283
- BOECKLEN W J, YARNES C T, COOK B A, *et al.* On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2011, 42(1): 411–440
- CHEN L, WANG K, ZHOU X J, *et al.* Investigation on food web's isotopic baseline in typical reef ecosystem-seaweed bed. *Marine Fisheries*, 2016, 38(4): 364–373 [陈玲, 王凯, 周曦杰, 等. 岛礁水域海藻场食物网基准生物的选择. *海洋渔业*, 2016, 38(4): 364–373]
- CRAWFORD K, MCDONALD R A, AND BEARHOP S. Applications of stable iso-tope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, 2008, 38(1): 87–107
- DENIRO M J, EPSTEIN S. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, 1977, 197(4300): 261–263
- DENIRO M J, EPSTEIN S. You are what you eat (plus a few permil): The carbon isotope cycle in food chains. *Geological Society of America (Abstracts with Programs)*, 1976, 8: 834–835
- ELLISON A M. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7(6): 509–520
- ERHARDT E B, WOLF B O, BEN-DAVID M, *et al.* Stable isotope sourcing using sampling. *Open Journal of Ecology*, 2014, 4(6): 289–298
- FERNANDES R, MILLARD A R, BRABEC M, *et al.* Food reconstruction using isotopic transferred signals (FRUITS): A Bayesian model for diet reconstruction. *PLoS One*, 2014, 9(2): e87436
- FRY B. Natural stable carbon isotope tag traces Texas shrimp migrations. *Fishery Bulletin*, 1981, 79(2): 337–345
- FRY B. *Stable isotope ecology*. New York: Springer, 2006: 1–20
- GAO C X. Stable isotope-based community trophic structure of fishery organisms in the offshore waters of central and southern Zhejiang. Doctoral Dissertation of Shanghai Ocean University, 2020 [高春霞. 基于稳定同位素技术的浙江中南部近海渔业生物群落营养结构研究. 上海海洋大学博士研究生学位论文, 2020]
- GAO X D, CHEN X J, LI Y K. A review on the methods used in aquatic food web research: Development and applications. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(6): 1347–1360 [高小迪, 陈新军, 李云凯. 水生食物网研究方法的发展和应用. *中国水产科学*, 2018, 25(6): 1347–1360]
- GOERICKE R, FRY B. Variations of marine plankton $\delta^{13}\text{C}$ with latitude, temperature, and dissolved CO_2 in the world ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 1994, 8(1): 85–90
- GONG Y, CHEN L, LI Y K. Selection of isotopic baselines in marine ecosystems. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(7): 2399–2404 [贡艺, 陈玲, 李云凯. 海洋生态系统稳定同位素基线的选取. *应用生态学报*, 2017, 28(7): 2399–2404]
- HAINES E B. Relation between the stable carbon isotope composition of fiddler crabs, plants, and soils in a salt marsh. *Limnology and Oceanography*, 1976, 21: 880–883
- HEALY S B A K. Predicting trophic discrimination factor using Bayesian inference and phylogenetic, ecological and physiological data. *DESiR: Discrimination estimation in R*. *PeerJ Preprints*, 2017, 5: 1–21
- HILBORN R, MANGEL M. *The ecological detective*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1997
- HOPKINS J B, FERGUSON J M. Estimating the diets of animals using stable isotopes and a comprehensive Bayesian mixing model. *PLoS One*, 2012, 7(1): e28478
- HYSLOP E J. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 1980, 17(4): 411–429
- JACKSON A L, INGER R, PARNELL A C, *et al.* Comparing isotopic niche widths among and within communities:

- SIBER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(3): 595–602
- KADOYA T, OSADA Y, TAKIMOTO G. IsoWeb: A Bayesian isotope mixing model for diet analysis of the whole food web. *PLoS One*, 2012, 7(7): e41057
- LAVIGNE D M. Ecological interactions between marine mammals, commercial fisheries, and their prey: Unravelling the tangled web. *Canadian Wildlife Service Occasional*, 1996, 91: 77
- LAYMAN C A, ARAUJO M S, BOUCEK R, *et al.* Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2012, 87(3): 545–562
- LI Z Y, JIN X S, ZHUANG Z M, *et al.* Applications of stable isotope techniques in aquatic ecological studies. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 260–268 [李忠义, 金显仕, 庄志猛, 等. 稳定同位素技术在水域生态系统研究中的应用. *生态学报*, 2005, 25(11): 260–268]
- LIN G H. *Stable isotope biology*. Beijing: Higher Education Press, 2013, 8 [林光辉. 稳定同位素生态学. 北京: 高等教育出版社, 2013, 8]
- MARTINEZ N D. Effect of scale on food web structure. *Science*, 1993, 260(5105): 242–243
- MCCONNAUGHEY T, MCROY C P. Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology*, 1979, 53(3): 257–262
- MINAGAWA M, WADA E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1984, 48(5): 1135–1140
- MOORE J W, SEMMENS B X. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, 2008, 11(5): 470–480
- MORAES C R F D, HENRY-SILVA G G. Mixing models and stable isotopes as tools for research on feeding aquatic organisms. *Ciência Rural*, 2018, 48(7): 1–14
- NAGELKERKEN I, GOLDENBERG S U, FERREIRA C M, *et al.* Trophic pyramids reorganize when food web architecture fails to adjust to ocean change. *Science*, 2020, 369(6505): 829–832
- PARNELL A C, INGER R, BEARHOP S, *et al.* Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *PLoS One*, 2010, 5(3): e9672
- PARNELL A C, PHILLIPS D L, BEARHOP S, *et al.* Bayesian stable isotope mixing models. *Environmental Metrics*, 2013, 24(6): 387–399
- PHILLIPS D L, GREGG J W. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources. *Oecologia*, 2003, 136(2): 261–269
- PHILLIPS D L, GREGG J W. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*, 2001, 127(2): 171–179
- PHILLIPS D L, INGER R, BEARHOP S, *et al.* Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 2014, 92(10): 823–835
- PHILLIPS D L, KOCH P L. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, 2002, 130(1): 114–125
- QU P, ZHANG Z H, PANG M, *et al.* Stable isotope analysis of food sources sustaining the subtidal food web of the Yellow River estuary. *Ecological Indicators*, 2019, 101: 303–312
- QUEVEDO M, SVANBACK R, EKLOV P. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*, 2009, 90: 2263–2274
- RUBIN D B. *Using the SIR algorithm to simulate posterior distributions*. Clarendon Press, Oxford, 1988, 385–402
- SCHWARCZ H P. Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. *Journal of Archaeological Science*, 1991, 18(3): 261–275
- STOCK B C, JACKSON A L, WARD E J, *et al.* Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 2018, 6: e5096
- VANNOTE R L, MINSHALL G W, CUMMINS K W, *et al.* The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 1980, 37: 130
- VOTIER S C, BEARHOP S, MACCORMICK A, *et al.* Assessing the diet of great skuas, *Catharacta skua*, using five different techniques. *Polar Biology*, 2003, 26: 20–26
- WANG K, ZHU K H, GUO Y L, *et al.* Reconstruction of consumer dietary sources based on stable isotopes. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, 46(5): 767–777 [王康, 祝孔豪, 郭钰伦, 等. 基于稳定同位素的消费者营养来源溯源的方法和过程. *水生生物学报*, 2022, 46(5): 767–777]
- WARD E J, SEMMENS B X, SCHINDLER D E. Including source uncertainty and prior information in the analysis of stable isotope mixing models. *Environmental Science and Technology*, 2010, 44: 4645–4650
- XU J, WANG Y Y, WANG K, *et al.* Protocols for sample collection, pretreatment and preservation of aquatic organisms in stable isotope ecology. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, 44(5): 989–997 [徐军, 王玉玉, 王康, 等. 水域生态学中生物稳定同位素样品采集、处理与保存. *水生生物学报*, 2020, 44(5): 989–997]
- XU J, ZHANG M, XIE P. Variability of stable nitrogen isotopic baselines and its consequence for trophic modeling. *Journal of Lake Science*, 2010, 22(1): 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(1): 8–20]
- XUE Y, JIN X S. Review of the study on feeding habits of fishes and food webs. *Marine Fisheries Research*, 2003, 24(2): 76–87 [薛莹, 金显仕. 鱼类食性和食物网研究评述. *海洋水产研究*, 2003, 24(2): 76–87]
- YAN Y R, LU H S, JIN X S. Marine fish feeding ecology and food web: Progress and perspectives. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(1): 145–153 [颜云榕, 卢伙胜, 金显仕.]

- 海洋鱼类摄食生态与食物网研究进展. 水产学报, 2011, 35(1): 145–153]
- ZANDEN M J V, RASMUSSEN J B. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(8): 2061–2066
- ZHAO Y S, YANG T, SHAN X J, *et al.* Stable isotope analysis of food web structure and the contribution of carbon sources in the sea adjacent to the Miaodao Archipelago (China). *Fishes*, 2022, 7(1): 32
- ZHAO Y S. Structural characteristics of benthic food web in the sea adjacent to Miaodao Archipelago. Doctoral Dissertation of Shanghai Ocean University, 2022 [赵永松. 庙岛群岛毗邻海域底栖食物网结构特征. 上海海洋大学博士学位论文, 2022]
- ZHENG Y Y, NIU J G, ZHOU Q, *et al.* Effects of resource availability and hydrological regime on autochthonous and allochthonous carbon in the food web of a large cross-border river (China). *Science of the Total Environment*, 2018, 612: 501–512
- ZHOU Y Q, GAO X D, WANG J X, *et al.* *Lycium barbarum* root water uptake characteristics in the Qaidam Basin irrigation. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2021, 29(2): 400–409 [周艳清, 高晓东, 王嘉昕, 等. 柴达木盆地灌区枸杞根系水分吸收来源研究. 中国生态农业学报, 2021, 29(2): 400–409]
- ZHU K H, LI B, WANG K, *et al.* Stable isotope mixing model evaluation: Quantifying the quality of predictions. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, 46(3): 427–438 [祝孔豪, 李斌, 王康, 等. 稳定同位素质量平衡混合模型的性能评估. 水生生物学报, 2022, 46(3): 427–438]

(编辑 冯小花)

Research Progress of Stable Isotope Models in Aquatic Ecosystem Food Webs

ZHAO Yongsong¹, SHAN Xiujuan^{1,2①}, YANG Tao^{1,2}, JIN Xianshi^{1,2}, WEI Chao¹

(1. Key Laboratory of Marine Fisheries and Sustainable Development, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shandong Provincial Key Laboratory of Fishery Resources and Ecological Environment,

Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;

2. Shandong Changdao National Observation and Research Station for Fishery Resources, Yantai 265800, China)

Abstract The aquatic ecosystem is essential for human survival and development. Food web studies on aquatic ecosystems describe many key processes, such as material cycling and energy flow processes. The results are of great significance for protecting the diversity, stability, and functionality of biological and ecological systems. However, the extreme complexity of aquatic ecosystem food webs has puzzled ecological researchers. The development of stable isotope technology has contributed significantly to our understanding of intricate feeding relationships and structure of food webs. The carbon and nitrogen-stable isotope compositions of animal tissues are closely related to their food sources, reflecting the comprehensive characteristics of all food isotopic compositions assimilated over a period of time by animal tissues. The carbon isotope composition of animals can indicate their food source, while the nitrogen-stable isotope composition can reflect the trophic structure. However, the animal diet is not composed of a single food source, and the complexity and unpredictability of food sources complicate the interpretation of carbon and nitrogen-stable isotope data regarding the contribution of food sources. In recent years, the rapid development of stable isotope mixing models (SIMMs) has provided a powerful means to solve the complexity of aquatic food webs, particularly with regard to determining the contribution of food sources and comparing consumer niches.

In this study, we reviewed the historical evolution of stable isotope models, the characteristics of the most prominent models, and factors to consider when utilizing such models. This study summarized the application prospects and limitations of stable isotope mixing models in the research field of aquatic

① Corresponding author: SHAN Xiujuan, E-mail: shanxj@ysfri.ac.cn

ecosystem food webs in order to provide a reference and scientific basis for subsequent research.

The development of stable isotope models can roughly be divided into three stages: the early initial stage (1976–2001), which mainly involved the development of linear models; the supplementary stage (2001–2008), during which numerous uncertain factors were added to the model analysis as a result of the advancement of computer technology; the Bayesian mixed model stage (2008–current). The mixed model stage is based on mass conservation, and the Bayesian framework greatly improves the accuracy and credibility of model analysis. Simmr, MixSIAR, and SIBER have become the primary isotope models used today.

Stable isotope technology has a long history of development, and the emergence of various stable isotope models has expanded the application of isotope technology in the research field of food webs. These models have powerful analytical capabilities and provide researchers with a powerful means for analyzing the structure of the food web. However, owing to the limitations of isotope analysis and models, researchers should pay more attention to the relevant prerequisites and practical ecological significance when selecting models to analyze isotope data. Researchers should also devise reasonable field investigation and experimental treatment plans based on their own experimental conditions and economic capacity in order to avoid the error analysis and misuse of isotope models and reduce the uncertainty of model analysis results as much as possible.

Based on the previous research progress, the authors share their experience and understanding of the application of isotope mixing models. The purpose of this study was to assist fellow researchers in quickly understanding the development process and matters requiring the attention of isotope models, as well as to provide fundamental data and theoretical support for related research.

Key words Stable isotope; Aquatic food web; Food sources; Bayesian mixing model