



缢蛏动态能量收支生长模型的建立

骆云慧¹, 吴波¹, 徐善良^{1*}, 徐继林^{1,2}, 王丹丽¹

(1. 宁波大学海洋学院, 浙江宁波 315211;

2. 宁波大学, 海洋生物工程浙江省重点实验室, 浙江宁波 315211)

摘要: 为建立缢蛏动态能量收支 (dynamic energy budget, DEB) 的数值模型, 实验根据 DEB 理论, 采用相应方法测定计算了建模必须的形状系数 (δ_m)、阿伦纽斯温度 (T_A)、单位时间单位体积维持生命所需的能量 [p_M]、形成单位体积结构物质所需的能量 [E_G] 和单位体积最大储存能量 [E_M] 等基本参数。以水温和叶绿素浓度作为强制函数, 针对围塘水质因子与春秋两季放养的缢蛏生长数据, 利用 STELLA 10.0 软件构建了缢蛏的 DEB 模型。结果显示, 缢蛏 δ_m 值为 0.3458, T_A 平均值为 (5448±960) K, [p_M]=17.68 J/(cm³·d), [E_G]=4050 J/cm³, [E_M]=1 840 J/cm³; 构建的 DEB 模型可以较好地模拟缢蛏软体部干重的生长, 并且反映了不同时间的能量分配情况。春季放苗的缢蛏, 在 8 月 10 日—9 月 20 日, 水温 (29.8~32.2 °C) 为其主要生长限制因子; 在 9 月 30 日—11 月 10 日, 食物为主要限制因子。秋季放苗的缢蛏, 则在 7 月 1 日—9 月 20 日表现出强烈的温度限制 (30.5~32.2 °C), 而食物限制贯穿于整个模拟期间, 在 3 月 10 日—5 月 20 日限制最大。故秋季放苗的缢蛏更应在春季加大藻的培育, 在夏季高温前达到上市规格。

关键词: 缢蛏; 生长; 动态能量收支模型; 养殖环境

中图分类号: S 968.31

文献标志码: A

养殖生物的个体能量学研究, 是种群生物能量学及生态系统动力学的基础。1986 年 Kooijman^[1] 首次提出基于 k-rule 的个体动态能量收支 (dynamic energy budget, DEB) 理论, DEB 理论是基于能量代谢的物理、化学特性而建立的, 其优点是体现了生物能量代谢的普遍性规律。DEB 模型不仅能够反映生物用于生长的能量, 量化能量在整个生活史阶段的分配, 包括用于贝壳和性腺发育等方面的能量。而且此模型可以应用于不同种类及不同海域条件下的生长研究^[2-3], 使 DEB 模型的应用范围更为广泛。

滤食性贝类的 DEB 模型主要描述生物个体

通过摄食获取能量及其在不同发育生长阶段的主要生理机能中 (维持、生长和繁殖) 的能量分配, DEB 模型已经在国际上广泛应用, 用于预测个体的软体部、壳长等的生长变化等^[4-6]; 也应用于种群动力学研究, 为贝类养殖及渔业管理提供指导^[7-9]; 并能通过饵料的可获得性预测养殖密度对生长的影响^[8]。而我国在该方面的研究还较为少见, 仅有张继红等^[2] 建立了虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*) DEB 生长模型, 通过模型分析, 指出长海筏式养殖的虾夷扇贝养殖密度已经超出了海域的养殖容量。

缢蛏 (*Sinonovacula constricta*) 属于瓣鳃纲

收稿日期: 2019-09-04 修回日期: 2020-08-31

资助项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-47); 浙江省重大科技专项 (2019C02057); 宁波市科技攻关项目 (2017C110003)

第一作者: 骆云慧 (照片), 从事池塘养殖生态研究, E-mail: 1002217610@qq.com

通信作者: 徐善良, E-mail: xushanliang@nbu.edu.cn



(Lamellibranchia)、帘蛤目 (Veneroida)、竹蛏科 (Solenidae), 具有生长速率快、适应能力强、养殖效益高等特点, 是我国的江苏、浙江和福建 3 省主要的滩涂和海水围塘养殖贝类之一。2017 年的全国养殖面积达到 583 万 hm^2 , 产量达 86.25 万 t, 其中浙江省缢蛏养殖产量为 30.55 万 t, 居全国首位^[10]。以往浙江地区围塘养殖的缢蛏苗种几乎均源自滩涂中间培育, 其在冬季气温较低时, 由于温度抑制和饵料缺乏, 缢蛏苗种生长极为缓慢, 至次年春天才能达到播苗规格。近年来由于缢蛏育苗季节提前, 中苗培育移入水泥池进行工厂化人工培育, 缩短了培育周期, 可实现当年秋季直接投放到围塘养殖。

因此, 建立围塘养殖缢蛏的春秋两季苗种的个体动态能量收支数值模型, 可以了解缢蛏个体动态能量收支情况, 分析养殖水温 and 饵料可获得性对不同季节播养缢蛏的生长、繁殖等能量分配的影响; 并依此评估缢蛏秋季播苗养殖新模式的可行性, 为新模式推广提供指导意见, 作为子模型, 亦可为池塘缢蛏养殖容量评估和增养殖产业的发展提供理论支持。

1 材料与方 法

1.1 模型概念及模型中的函数

动态能量收支 (DEB) 理论将生物个体的生理过程, 如摄食、同化、呼吸、生长和繁殖, 联系在一个单一的框架内。DEB 理论假设从摄入的食物中提取的同化物质直接进入储备, 因此, 当食物供应充足时, 储备能量就会得到补充, 而在食物短缺期间, 储备能量就会减少。从储备中分配的能量, 固定比例 k (κ) 用于生长和维持结构物质, 其余 $(1-k)$ 用于性腺发育和繁殖。基于这一规则, DEB 增长模型被称为 k 规则模型 (图 1)。储备能量优先考虑维持结构物质, 如果储备的能量不再足以维持结构物质, 个体就会死亡。

该模型包括贝类的摄食能, 以及用于结构物质、性腺发育、维持生命活动等机能方面的能量分配参数。各变量之间的主要关系式见表 1^[8,11]。

1.2 模型基本参数的获取

实验测定了 5 个基本参数, 包括形状系数 (δ_m)、阿伦纽斯温度 (T_A)、单位时间单位体积维

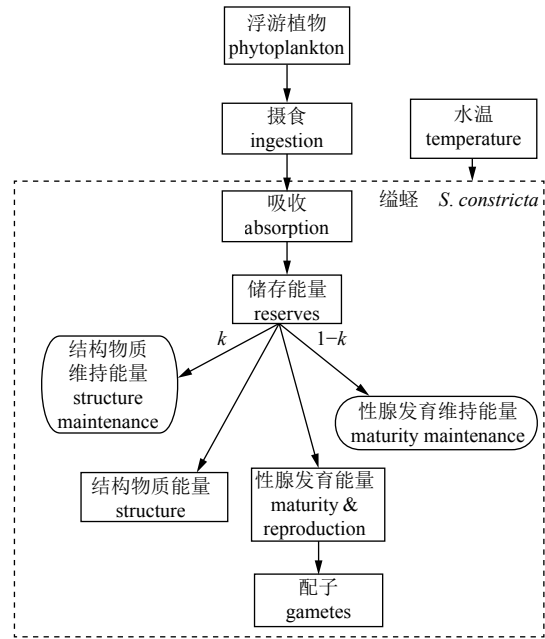


图 1 缢蛏动态能量收支模型概念

Fig. 1 Concept of dynamic energy budget model in *S. constricta*

持生命所需的能量 $[p_M][\text{J}/(\text{cm}^3 \cdot \text{d})]$ 、形成单位体积结构物质所需的能量 $[E_G][\text{J}/\text{cm}^3]$ 和单位体积最大储备能量 $[E_M][\text{J}/\text{cm}^3]$ 。AE 取值参照 van der Veer^[11] 等的方法。K(能量分配系数) 和 k_R (固定在卵中的生殖储备比例) 采用模型调试法获取。主要关系式见表 1)。

形状系数 (δ_m) 的获得 于 2017 年 11 月至 2018 年 5 月, 每月取围塘养殖的缢蛏 30 个, 共 180 个。分别测定缢蛏的壳长 L 及软体部湿重 W 。假设软体部的比重为 $1 \text{ g}/\text{cm}^3$ ^[12], 可求得 $V(\text{cm}^3)$ 。再根据公式 $V=(\delta_m L)^3$, 计算得出形状系数 δ_m 。

阿伦纽斯温度 (T_A) 的测定 依据范德朋等^[13] 与焦海峰等^[14] 的 3 个不同规格组 (A、B 和 C 组) 的缢蛏实验数据换算, 通过缢蛏的耗氧率 $[\text{mg}/(\text{h} \cdot \text{g DW})]$, DW 代表干重] 与水温 (T , 热力学温度 K) 倒数的线性回归, 即可计算得出 T_A 。 T_A 的计算公式: $\ln R=a \times T^{-1}+b$ ^[3]。式中斜率 a 的绝对值即为 T_A 。

参数 $[p_M]$ 、 $[E_G]$ 和 $[E_M]$ 的测定 $[p_M]$ 、 $[E_G]$ 和 $[E_M]$ 为构建 DEB 模型所必需的参数, 依据张继红等^[15] 的方法, 于 2018 年 10 月—2018 年 12 月通过饥饿实验测定。饥饿实验进行至耗氧率基本保持恒定时, 视为缢蛏维持生存所需的最低能量 $[p_M]$ 。随着缢蛏饥饿时间的延长, 其

表 1 DEB 模型中所用的主要关系式

Tab. 1 List of main functions in the DEB model

描述 description	函数 equation
温度依赖关系 temperature dependence	$K(T) = k_1 \cdot \exp\left\{\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right\} \cdot \left(1 + \exp\left\{\frac{T_{M1}}{T} - \frac{T_{M1}}{T_1}\right\} + \exp\left\{\frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T}\right\}\right)$, 式中, $K(T)$ 为水温为 T 时生物的生理反应速率; T 为水温($^{\circ}\text{C}$); T_1 为生理实验的参考温度($^{\circ}\text{C}$); k_1 为参考温度下生理反应速率的值
代谢率 catabolic rate	$P_C = \frac{[E]}{[E_G] + k[E]} \times \left[\left(\frac{[E_G] \cdot \{P_{AM}\} \cdot V^{2/3}}{[E_M]}\right) + [P_M] \times V\right]$, 式中, $[E]$ 为单位体积的储能(J/cm^3), 位于 0 和 $[E_M]$ 之间; V 为贝类软体部的体积(cm^3); $V^{2/3}$ 为贝类软体部的表面积(cm^2)
摄食率 ingestion rate	$J_X = f \cdot \{J_{XM}\} \cdot V^{2/3}$
吸收能量速率 assimilation rate	$P_A = AE \cdot \mu_X \cdot J_X = f \cdot \{P_{AM}\} \cdot V^{2/3}$, 式中, μ_X 为食物能量转换系数(J/mg)
食物的功能性反应 functional response	$f = \frac{F}{F + F_H}$, 式中, F 为环境中食物的浓度, F_H 为半饱和常数, 本文中的食物浓度指标采用叶绿素 a 浓度(mg/m^3)
维持率 maintenance rate	$P_M = [P_M] \cdot V$
繁育维持率 reproductive maintenance rate	$P_J = \min(V, V_P) \cdot [P_M] \cdot \frac{1-k}{k}$
储能动力学 reserve dynamics	$\frac{dE_R}{dt} = (1-k) \cdot P_C - P_J$
生物体积生长 bio-volume growth	$\frac{dV}{dt} = (k \cdot P_C - P_M) / [E_G]$
繁育储能动力学 reproductive reserve dynamics	$\frac{dE_R}{dt} = (1-k) \cdot P_C - P_J$, 式中, E_R 为分配到繁育中的能量(J)
干重 dry tissue mass	$DW = \frac{E}{\mu_E} + \frac{k_R \cdot E_R}{\mu_E} + V \cdot \rho$

体内储存的能量被逐渐消耗。当储存的能量被消耗完时, 缢蛭软体部干重基本保持恒定, 不随饥饿时间的延长而改变, 此时的软体部质量即为缢蛭的结构物质。计算方法:

$$[E_G] = W_1 \times C_1 \times k / (T_r \times V)$$

式中, W_1 为实验结束时保持恒定软体部干重 (g); C_1 为实验结束时缢蛭软体部有机物含量 (%); k 为有机物的能值 ($8\ 000\ \text{J}/\text{g}$)^[16], V 为软体部的体积 (cm^3), T_r 为生长效率的转换系数 ($T_r=40\%$)。

缢蛭初始能量与饥饿后剩余的结构物质能量之差, 视为缢蛭体内存储的能量 $[E_M]$:

$$[E_M] = k \times (W_0 \times C_0 - W_1 \times C_1) / V$$

式中, W_0 为软体部干重的初始值 (g), C_0 为实验初始时缢蛭软体部有机物含量 (%)。

1.3 模型中的状态变量和驱动因子

养殖围塘水温和叶绿素 a 浓度为模型的强制函数。缢蛭软体部干重 (DW, g) 为模型的状态变量。养殖围塘的水温、叶绿素 a 浓度以及缢蛭生长数据逐月采集。每次随机取样 30 个。

1.4 模型的运行与验证

采用 STELLA 10.0 软件构建数值模型。春

季放苗缢蛭的生长模拟从 8 月 10 日开始至次年 4 月 10 日结束, 缢蛭的初始值: 软体部干重 $0.27\ \text{g}$ 、壳长 $30.24\ \text{mm}$ 。秋季放苗缢蛭的模拟从 3 月 10 日开始到 10 月 10 日结束, 缢蛭的初始值: 软体部干重 $0.56\ \text{g}$ 、壳长 $41.16\ \text{mm}$ 。计算步长均设为 $1\ \text{d}$, 春季和秋季放苗缢蛭的模拟时长分别为 270 和 240 d。

1.5 模拟结果准确性

预测值 (Y) 和实测值 (X) 之间的拟合度可根据 X 与 Y 的线性回归结果 (R^2 值和置信度 95%) 和回归直线与 $Y=X$ 直线差异显著性 (paired samples test, $P>0.05$ 视为无显著性差异) 来判定。

1.6 缢蛭生长限制性分析

食物的功能性反应 f 值依据环境中的食物浓度而变化, 可以反映外界环境中食物对缢蛭能量的获得及生长的影响情况; f 值为 $0\sim 1$, 值越小, 说明对缢蛭获取能量的限制性越大^[17]。温度依赖关系 T -dependence 反映了随外界水温的变化, 贝类生理反应速率相对于参考温度的变化情况, T -dependence 的值 >0 , 值越小, 说明水温对缢蛭生长的限制性越大, 并且 T -dependence 的最大值

出现在外界水温为最适温度时。

2 结果

2.1 模型基本参数

缢蛏的形状系数 (δ_m) 将缢蛏软体部

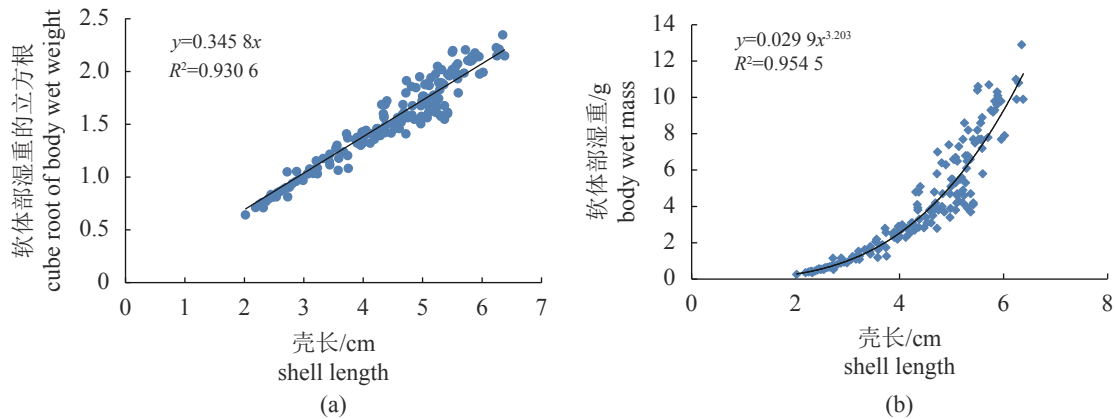


图2 缢蛏软体部湿重与壳长的关系

(a) 软体部湿重立方根与壳长的线性关系; (b) 软体部湿重与壳长的线性关系

Fig. 2 Relation between body wet weight and shell length for *S. constricta*

(a) the relation between cube root of body wet weight and shell length; (b) the relation between body wet weight and shell length

表2 3个规格缢蛏的基本生物学特性

Tab. 2 Biological characteristics of *S. constricta* used in the experiment

组别 group	壳长/cm shell length	湿质量/g wet weight	软体部干重/g dry tissue weight
A	4.296 ± 0.247	4.56	0.212 ± 0.062
B	5.259 ± 0.174	10.74	0.479 ± 0.055
C	6.233 ± 0.456	15.52	2.007 ± 0.238

3个规格组(A、B、C)的缢蛏耗氧率与水温(热力学温度, T)倒数的线性回归关系分别为 $\ln R = -6798.3 T^{-1} + 23.4 (R^2 = 0.954)$; $\ln R = -4643.6 T^{-1} + 15.6 (R^2 = 0.976)$; $\ln R = -4903.8 T^{-1} + 16.2 (R^2 = 0.881)$ 。设 T_A 为线性回归方程斜率的绝对值, 获得模型所需的参数 (T_A), 平均值为 $(5448 \pm 960) K$ (图3)。

$[p_M]$ 、 $[E_G]$ 和 $[E_M]$ 用于饥饿实验的缢蛏基本参数: 壳长为 $(5.24 \pm 0.89) cm$, 总湿重为 $(10.52 \pm 0.64) g$, 软体部湿重为 $(8.32 \pm 0.59) g$, 软体部干重为 $(0.93 \pm 0.12) g$ 。

饥饿实验共持续 40 d, 实验结束时缢蛏软

湿重的立方根与壳长进行线性回归, 所得的线性回归方程斜率即为 δ_m , 其值为 0.345 8(图2)。

阿伦纽斯温度 (T_A) 缢蛏的平均壳长为 4.296~6.233 cm, 软体部干重的平均值为 0.212~2.007 g^[13-14](表2)。

体部干重和耗氧率分别降低了 59.5% 和 86.2%。实验开始和结束时, 缢蛏软体部有机物含量分别为 81.4% 和 61.0%。

缢蛏耗氧率随饥饿时间的变化情况见图4。在 20 °C 时, 缢蛏的耗氧率稳定在 0.15 mg/(个·h), 把耗氧转换为能量单位, 相当于 51.14 J/(个·d) (1 mL O₂=20.3 J)^[18]; 根据形状系数, 转换为单位体积的能量, 得 $[p_M]$ 平均值为 17.68 J/(cm³·d)。

饥饿持续 25 d 之后, 缢蛏软体部干重保持恒定, 基本维持在 $(0.33 \pm 0.07) g$ (图5)。根据实验结束时贝类软体部有机物含量 $(61.0\% \pm 2.7\%)$ 、有机物的能值 (23 kJ/g) 以及 δ_m , 将其转换为能量单位, 相当于 1 620 J/cm³。然后除以反映生长效率的转换系数 40%, 即可获得 $[E_G]$ 值, 为 4 050 J/cm³(表3)。

将贝类初始能量与饥饿后剩余的结构物质能量之差, 视为贝类体内存储的能量(平均为 4.93 kJ/个), 根据 δ_m , 将其转化为单位体积最大存储能量, 得 $[E_M]$ 值为 1 840 J/cm³(表3)。

模型各参数的赋值、单位、内容和数据来源见表4。

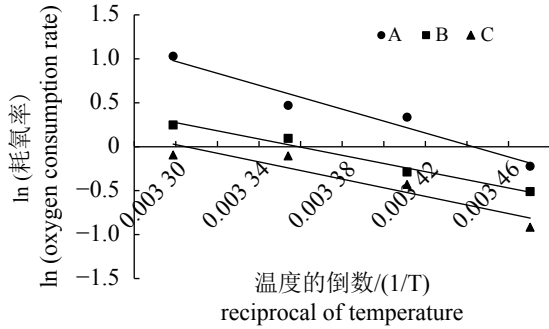


图3 基于不同规格缢蛭耗氧率的阿伦纽斯图
 Fig. 3 Arrhenius plot (ln rate versus 1/T) for the oxygen consumption rates of different sizes of *S. constricta*

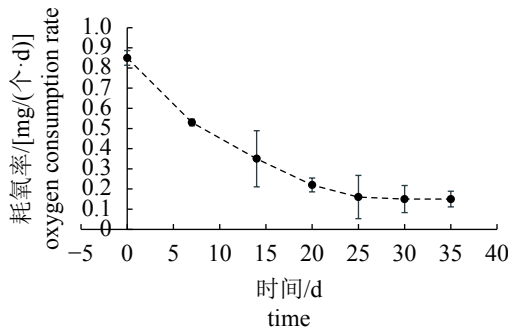


图4 缢蛭耗氧率随饥饿时间的变化情况
 Fig. 4 Changes in oxygen consumption rate in *S. constricta* during the starvation experiment

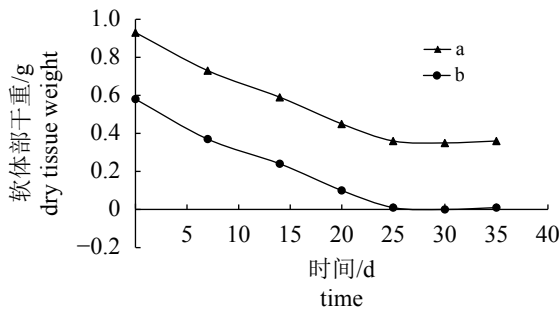


图5 缢蛭软体部干重(a)和存储物质(b)随饥饿时间的变化情况
 Fig. 5 Changes in dry tissue weight (a) and storage of reserves (b) in *S. constricta* during the starvation experiment

2.2 模型强制函数变化

养殖池塘水温及叶绿素 a 含量变化见图6；7—8 月份水温最高达到 32.2 °C；12 月至次年 1 月水温最低为 7.8 °C。叶绿素 a 含量为 4.16~32.55 mg/m³。

表 3 [E_G] 和 [E_M] 的计算结果

参数 parameters	初始值 initial value	结束值 final value	计算结果 calculated value
软体部干重/(g/个) dry tissue weight	0.93±0.12	0.36±0.04	
软体部有机物含量/% content of soft tissue	81.4±1.71	61.0±2.76	
软体部能量/(kJ/个) energy content	17.41	5.05	
[E _G]/(J/cm ³)			4050
[E _M]/(J/cm ³)			2840

2.3 缢蛭的 DEB 模型模拟结果

春季、秋季放苗缢蛭的生长的实测值与模拟值的线性回归结果及模拟值在 y=x 直线两侧的分布情况分别如图 7 和图 8 所示。模拟值与实测值呈显著线性相关关系 (R²=0.956 9、0.926 5；P<0.01)，且其回归直线与 y=x 直线较为接近，模拟值与实测值无显著性差异 (P>0.05)。

2.4 缢蛭能量分配

缢蛭软体部的质量包括结构物质、生殖系统和存储物质 3 部分。图 9 所示为秋季放苗缢蛭的能量分配模拟结果。其中，分配到缢蛭结构物质中的能量占绝对优势，为 55%~80%。在模拟的前 80 d，分配到生殖系统的能量很少，之后随着时间的推移，分配到生殖系统的能量缓慢增加。在 40~240 d，存储的能量向结构物质和生殖系统分配，使得存储的能量由最初的 35% 降至 16%，生殖系统在 210 d 时增至最大，为 25%，然后产卵排放。

2.5 缢蛭生长限制因子

食物的功能性反应 f 值和温度的依赖关系 T-dependence 的结果见图 10。春季放苗的缢蛭，在模拟的 1~40 d (即 8 月 10 日—9 月 20 日)，T-dependence 值明显小于 f 值，即高水温为主要生长限制因子；在模拟的 51~90 d (即 9 月 30 日—11 月 10 日)，f 值小于 T-dependence，即食物为主要生长限制因子；在模拟的 150~190 d (即 12 月 10 日—次年 2 月 20 日)，f 值、T-dependence 均属于模拟期间的最低范围，低水温与食物为共同限制因子。

表 4 缢蛏生长模型的参数取值

Tab. 4 Parameters of the growth model of *S. constricta*

参数 symbol	赋值 value	单位 unit	参数描述 definition	数据来源 reference
$[P_M]$	17.68	$J/(cm^3 \cdot d)$	单位体积维持耗能率 volume-specific maintenance rate	2.1模型基本参数
$[E_M]$	4050	J/cm^3	最大单位体积储能 maximum storage density	2.1模型基本参数
$[E_G]$	2840	J/cm^3	形成单位体积结构物质所需的能量 volume-specific costs for structure	2.1模型基本参数
k	0.78		能量分配系数 fraction of catabolic flux to growth and maintenance	模型软件调试
k_R	0.67		固定在卵中的生殖储备比例 fraction of reproductive reserves fixed in eggs	模型软件调试
V_P	0.54	cm^3	结构物质的体积 structural body volume at puberty	2.1模型基本参数
δ_m	0.3458		形状系数 shape coefficient	2.1模型基本参数
T_1	293	K	参考温度 reference temperature	2.1模型基本参数
T_A	5448	K	阿伦纽斯温度 Arrhenius temperature	2.1模型基本参数
T_H	303	K	温度耐受上限 upper limit of temperature tolerance range	2.1模型基本参数
T_L	278	K	温度耐受下限 lower limit of temperature tolerance range	2.1模型基本参数
T_{AL}	35000	K	生理代谢率下降的阿伦纽斯温度下限 Arrhenius temperature for the rate of decrease at lower limit	2.1模型基本参数
T_{AH}	75000	K	生理代谢率下降的阿伦纽斯温度上限 Arrhenius temperature for the rate of decrease at upper limit	2.1模型基本参数
F_H	8.53	mg/m^3	半饱和常数 half saturation constant	[19]
AE	0.78		吸收效率 assimilation efficiency	[20]
$\{P_{AM}\}$	410	$J/(cm^3 \cdot d)$	单位体表面积最大吸收率 maximum surface area-specific assimilation rate	[20]
$\{J_{XM}\}$	560	$J/(cm^3 \cdot d)$	单位体表面积最大摄食率 maximum feeding rate per unit body surface	[19]

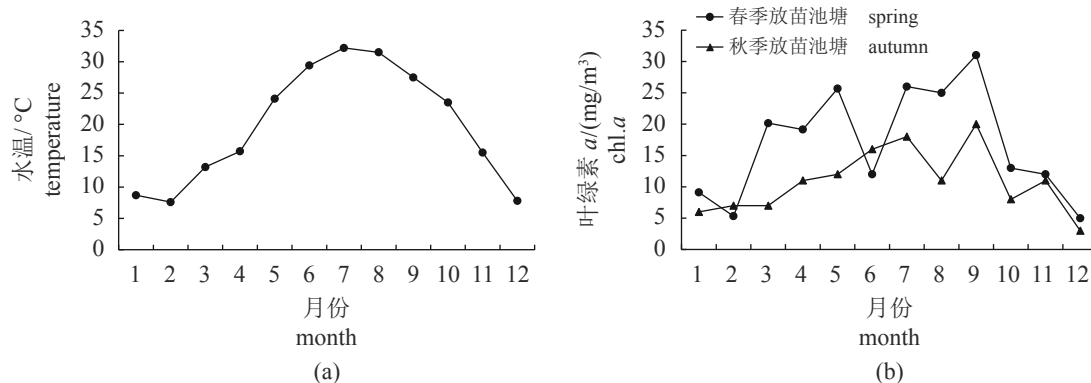


图 6 养殖池塘水温 (a) 与叶绿素 a(b) 的变化

Fig. 6 Temperature (a) and Chl. a (b) change data of aquaculture ponds

秋季放苗的缢蛏, 在模拟的 120~200 d(7 月 1 日—9 月 20 日) 期间表现出强烈的温度限制; 而食物限制贯穿于整个模拟期间, 在模拟的 1~70 d(3 月 10 日—5 月 20 日) 期间限制最大。

3 讨论

3.1 缢蛏 DEB 动态能量模型的生物学意义

DEB 动态能量收支理论是根据能量代谢的

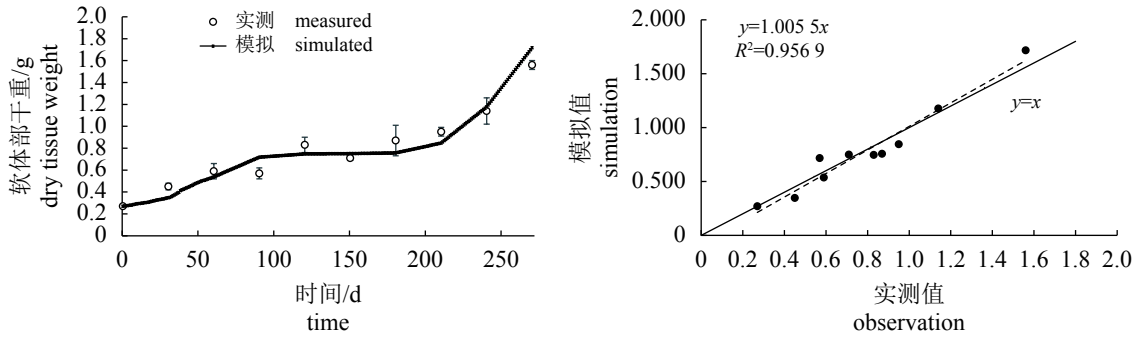


图 7 春季放苗缢蛏软体部干重实际测定与模型模拟结果的比较

Fig. 7 Comparison of observations (dots) and simulations (line) of dry tissue mass in *S. constricta* in spring

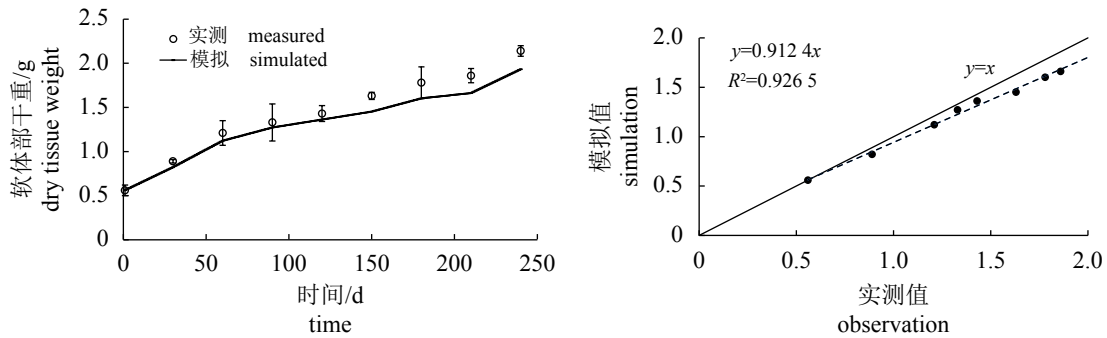


图 8 秋季放苗缢蛏软体部干重实际测定与模型模拟结果的比较

Fig. 8 Comparison of observations (dots) and simulations (line) of dry tissue weight in *S. constricta* in autumn

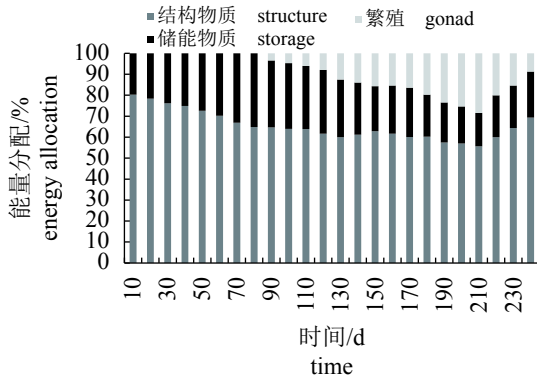


图 9 秋季放苗缢蛏能量分配情况

Fig. 9 Energy allocation of *S. constricta* in autumn

物理和化学特性而建立的^[1], 是一种描述生理反应的有效方法。DEB 模型利用常微分方程描述了个体生长和生理状态的动态变化。这些方程包含生物个体对其环境的各方面变化的功能描述, 例如食物浓度和温度。其优点为体现了生物能量代谢的普遍性规律, 可量化个体生物不同生长阶段的能量流动; 可以反映外界环境(水温 and 叶绿素 *a*) 的动态变化对生物动态能量收

支的影响。本研究以围塘养殖的缢蛏为对象, 利用 STELLA 软件建立了 DEB 生长模型。从模拟值与实测值的比较看, 证实了模型的模拟预测结果的可靠性。

模型参数的准确获取对模型的成功构建起到至关重要的作用。生物的体积是 DEB 模型最基本的参数之一, 模型中的众多参数都包含体积参数。缢蛏体形不规则, 直接测量体积有一定难度, 而壳长的测量则较为方便, 故采用形状参数来计算体积 $V=(\delta_m L)^3$, 即通过壳长与体积的关系来获得形状系数。已有文献报道显示, 贝类的形状系数为 0.175~0.381^[15,21-23], 长牡蛎(*Crasostrea gigas*) 为 0.175, 砂海螂 (*Mya arenaria*) 为 0.277, 虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*) 为 0.32, 紫贻贝 (*Mytilus edulis*) 为 0.332 7, 波罗的海白樱蛤 (*Macoma balthica*) 为 0.365, 鸟尾蛤 (*Cerastoderma edule*) 为 0.381。本研究获得的缢蛏形状系数为 0.345 8, 在已有研究报道的形状系数范围内。

DEB 理论假设生物个体的一个物种的所有生理过程, 如摄食、同化、呼吸、生长和繁殖, 均与 T_A 有关。在一定温度范围内, 能量代谢率

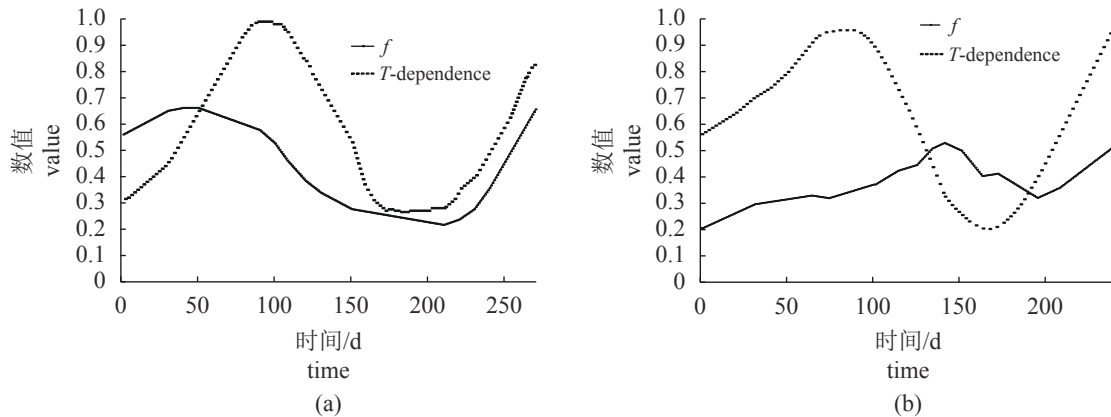


图 10 春季 (a)、秋季 (b) 放苗缢蛏模拟 f 值、温度依赖关系 (T -dependence) 随时间变化情况

Fig. 10 Simulation of f -value and T -dependence of seedling in spring (a) and autumn (b) with time

随着水温的升高而增加; 在超出适温范围后, 代谢率随之降低。 T_A 可根据贝类在不同温度下的耗氧量、排氨率以及生长率等来计算, Van Haren^[12] 根据贻贝幼体壳长生长率与水温 and 饵料之间的关系计算得出 T_A 。在已有的报道中, 利用贝类耗氧率与水温关系计算获得 T_A 的较多。 van der Veer 等^[17] 根据 Wilson 等^[24] 的研究结果计算了波罗的海白樱蛤的 $T_A=(5672\pm522)$ K, 而 Wilson 等^[24] 的结果得出乌尾蛤的 $T_A=(5290\pm1107)$ K。本研究缢蛏的 T_A 为 (5448 ± 960) K, 与已有报道的其他贝类结果相近。

缢蛏维持生存所需的最低能量 [p_M] 测定的方法主要有现场生长间接法与饥饿法, 生长间接法即在水温不适宜生长或极度缺少饵料生物的条件下, 经过一段时间养殖后, 软体部质量减少, 并根据软体部质量减少的值来推算^[22]。饥饿法则是在室内可控条件下进行的, 但是饥饿实验进行的时间不能过长, 否则软体部中的结构物质会作为能量来源被消耗掉, 使得计算的值偏低。

3.2 DEB 动态能量模型的模拟作用与实际应用价值

池塘养殖缢蛏的生长受浮游植物丰度和水温的双重影响, 实践经验和研究结果都表明, 尽管夏季水体中浮游植物丰富, 但 30°C 以上的高温对缢蛏生长的抑制非常强烈; 而在冬季, 低于 10°C 的低温以及食物的缺乏双重限制同时存在。另外, 从能量分配的情况来看, 虽然存储的能量一度降低到 8.6%, 但并未出现负值, 可见, 食物限制并未使得缢蛏存储能量耗尽以

至于影响生殖或消耗结构物质。故食物限制只是减缓了缢蛏的生长速率, 未影响缢蛏的生理状态或造成结构物质损伤。春季放苗与秋季放苗的缢蛏因实验塘放养密度较高 (350 个/ m^2), 故食物限制在模拟期间始终存在, 3 月 10 日—5 月 20 日限制最大, 因此可适当降低秋季放苗缢蛏养殖密度, 或在次年春季加大饵料微藻投喂, 加快缢蛏生长速率, 使缢蛏于温度适宜阶段达到上市规格, 避免夏季高温及秋季因繁殖后体质虚弱导致大批量死亡而降低缢蛏养殖效益。

从构建的 DEB 模型及实际养殖情况看, 缢蛏提早育苗及工厂化培育大规格缢蛏苗种技术, 可以将传统的播苗季节提前至秋天, 并实现翌年夏季高温前收获, 这是一项全新的缢蛏养殖模式, 从生物学理论上初步证明具有可行性, 但尚需进一步验证。

参考文献 (References):

- [1] Kooijman S A L M. Dynamic energy and mass budgets in biological systems[M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [2] 张继红, 吴文广, 刘毅, 等. 虾夷扇贝动态能量收支生长模型[J]. 中国水产科学, 2017, 24(3): 497-506. Zhang J H, Wu W G, Liu Y, et al. A dynamic energy budget (DEB) growth model for Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* cultured in China[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(3): 497-506(in Chinese).
- [3] Van Der Veer H W, Kooijman S A L M, Van Der Meer J. Intra- and interspecies comparison of energy flow in

- North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets[J]. *Journal of Sea Research*, 2001, 45(3-4): 303-320.
- [4] Bourlès Y, Alunno-Bruscia M, Pouvreau S, *et al.* Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond[J]. *Journal of Sea Research*, 2009, 62(2-3): 62-71.
- [5] Rosland R, Bacher C, Strand Ø, *et al.* Modelling growth variability in longline mussel farms as a function of stocking density and farm design[J]. *Journal of Sea Research*, 2011, 66(4): 318-330.
- [6] Handå A, Alver M, Edvardsen C V, *et al.* Growth of farmed blue mussels (*Mytilus edulis* L.) in a Norwegian coastal area; comparison of food proxies by DEB modeling[J]. *Journal of Sea Research*, 2011, 66(4): 297-307.
- [7] Marinov D, Galbiati L, Giordani G, *et al.* An integrated modelling approach for the management of clam farming in coastal lagoons[J]. *Aquaculture*, 2007, 269(1-4): 306-320.
- [8] Sato T, Imazu Y, Sakawa T, *et al.* Modeling of integrated marine ecosystem including the generation-tracing type scallop growth model[J]. *Ecological Modelling*, 2007, 208(2-4): 263-285.
- [9] Spillman C M, Hamilton D P, Hipsey M R, *et al.* A spatially resolved model of seasonal variations in phytoplankton and clam (*Tapes philippinarum*) biomass in Barbamarco Lagoon, Italy[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 79(2): 187-203.
- [10] 农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴 2018[M]. 北京: 中国农业出版社, 2018.
- Fisheries and Fisheries Administration Bureau of the Ministry of Agriculture and Rural Areas, National Aquatic Technology Promotion Station, China Society of Fisheries. China Fishery statistical yearbook-2018[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018 (in Chinese).
- [11] Van Der Veer H W, Cardoso J F M F, Van Der Meer J. The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species[J]. *Journal of Sea Research*, 2006, 56(2): 107-124.
- [12] Van Haren R J F, Kooijman S A L M. Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.)[J]. *Netherlands Journal of Sea Research*, 1993, 31(2): 119-133.
- [13] 范德朋, 潘鲁青, 马牲, 等. 温度对缢蛏(*Sinonovacula constricta*)耗氧率和排氮率的影响[J]. 青岛海洋大学学报, 2002, 32(1): 56-62.
- Fan D P, Pan L Q, Ma S, *et al.* Effects of temperature on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of *Sinonovacula constricta*[J]. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 2002, 32(1): 56-62(in Chinese).
- [14] 焦海峰, 项翔, 尤仲杰, 等. 泥蚶、缢蛏和僧帽牡蛎呼吸与排泄的周年变化[J]. 海洋学报, 2013, 35(6): 147-153.
- Jiao H F, Xiang X, You Z J, *et al.* Annual change of respiration and excretion of *Tegillarca granosa*, *Sinonovacula constricta* and *Saccostrea cucullata*[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2013, 35(6): 147-153(in Chinese).
- [15] 张继红, 吴文广, 徐东, 等. 虾夷扇贝动态能量收支模型参数的测定[J]. 水产学报, 2016, 40(5): 703-710.
- Zhang J H, Wu W G, Xiu D, *et al.* The estimation of dynamic energy budget (DEB) model parameters for scallop *Patinopecten yessoensis*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(5): 703-710(in Chinese).
- [16] Brey T, Rumohr H, Ankar S. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1988, 117(3): 271-278.
- [17] Van Der Meer J. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation[J]. *Journal of Sea Research*, 2006, 56(2): 85-102.
- [18] Ren J S, Schiel D R. A dynamic energy budget model: Parameterisation and application to the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand waters[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 361(1): 42-48.
- [19] 何苗. pH、温度、饵料浓度对缢蛏钙化率及能量代谢的影响[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.
- He M. Studies on calcification and metabolism of *Sinonovacula constricta*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017 (in Chinese).
- [20] 林元烧, 曹文清, 罗文新, 等. 几种主要养殖贝类滤水率的研究[J]. 海洋学报, 2003, 25(1): 86-92.
- Lin Y S, Cao W Q, Luo W X, *et al.* Experimental stud-

- ies on filtration rates in four species of suspension feeding bivalves[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2003, 25(1): 86-92(in Chinese).
- [21] 郭凯, 张晨, 赵文, 等. 低浓度悬浮颗粒物对缢蛏清滤率和吸收效率的影响[J]. *大连海洋大学学报*, 2014, 29(4): 369-372.
Guo K, Zhang C, Zhao W, *et al.* Effects of low concentration of suspended particles on clearance rate and absorption efficiency of *Sinonovacula constricta*[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2014, 29(4): 369-372(in Chinese).
- [22] Lavaud R, Flye-Sainte-Marie J, Jean F, *et al.* Feeding and energetics of the great scallop, *Pecten maximus*, through a DEB model[J]. *Journal of Sea Research*, 2014, 94: 5-18.
- [23] Alunno-Bruscia M, Van Der Veer H W, Kooijman S A L M. The AquaDEB project: physiological flexibility of aquatic animals analysed with a generic dynamic energy budget model (phase II)[J]. *Journal of Sea Research*, 2011, 66(4): 263-269.
- [24] Wilson J G, Elkaim B. Tolerances to high temperature of infaunal bivalves and the effect of geographical distribution, position on the shore and season[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1991, 71(1): 169-177.

Establishment of a dynamic energy budget (DEB) growth model for *Sinonovacula constricta*

LUO Yunhui¹, WU Bo¹, XU Shanliang^{1*}, XU Jilin^{1,2}, WANG Danli¹

(1. School of Marine Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211, China;

2. Key Laboratory of Marine Biotechnology of Zhejiang, Ningbo University, Ningbo 315211, China)

Abstract: The purpose of this study is to establish a numerical model of dynamic energy budget for *Sinonovacula constricta*. According to DEB theory, the basic parameters of the model were measured and calculated by corresponding methods: shape coefficient δ_m , energy per unit volume of Arrhenius temperature T_A , per unit time $[p_M]$, energy needed to form structural matter per unit volume $[E_G]$ and maximum stored energy per unit volume $[E_M]$. Taking water temperature and chlorophyll concentration as forced functions, and based on the growth data of *S. constricta* from different seedling sources and water quality factors in ponds, STELLA 10.0 software was used to establish the DEB model of the system. The results show that the mean value is 0.3458, the average value of T_A is (5 448±960) K, $[p_M]=17.68$ J/(cm³·d), $[E_G]=4$ 050 J/cm³, $[E_M]=1$ 840 J/cm³; and the constructed DEB model can well simulate the growth of dry weight of the soft body part and reflect the energy distribution at different time. The water temperature of the seedling released in spring was the main growth restriction factor from August 10 to September 20, and the food was the factor from September 30 to November 10. The main limiting factor was that *S. constricta* released in autumn showed a strong temperature limit from July 1 to September 20, while the food limit ran through the whole simulation period, with the maximum limit from March 10 to May 20. It is inferred that *S. constricta* released in autumn could increase the supply of food algae in spring and reach the commercial specification before high temperature in summer.

Key words: *Sinonovacula constricta*; growth; dynamic energy budget model; pond culture

Corresponding author: XU Shanliang. E-mail: xushanliang@nbu.edu.cn

Funding projects: China Agriculture Research System (CARS-47); Zhejiang Province Major Science and Technology Special (2019C02057); Ningbo City Science and Technology Tackling Project (2017C110003)