



## 文蛤动态能量收支模型构建、验证与应用

张虎<sup>1,2</sup>, 张俊波<sup>2,3</sup>, 杨晨星<sup>4</sup>, 贲成恺<sup>1</sup>, 袁健美<sup>1</sup>,  
胡海生<sup>1</sup>, 肖悦悦<sup>1</sup>, 吕泽华<sup>2,3,5</sup>, 万荣<sup>2,3,5\*</sup>

(1. 江苏省海洋水产研究所, 江苏 南通 226007;

2. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

3. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;

4. 上海海洋大学经济管理学院, 上海 201306;

5. 国家远洋渔业工程技术研究中心舟山分中心, 浙江 舟山 316014)

**摘要:** 为评估文蛤生态容量, 实验根据动态能量收支理论, 基于 R 语言构建了文蛤动态能量收支模型, 采用线性与非线性回归法估算模型参数, 通过对比围塘环境下文蛤壳长、湿重、软体部湿重的实测值与模拟值验证模型, 并应用于模拟黄海海域滩涂区文蛤的生长过程。结果显示, 文蛤模型主要参数形状系数、阿伦纽斯温度系数和单位体积结构物质所需能量分别为 0.57、9278 K 和 2056 J/cm<sup>3</sup>; 实测与模拟的文蛤壳长、湿重和软体部湿重相关系数  $R^2$  平均为 0.996, 模拟值与实测值的平均误差为 3.58%; 如东沿海区域 6 月实测文蛤软体部干重为 0.48 g, 壳长 3.12 cm, 模型模拟的软体部干重、湿重和壳长分别为 0.476 g, 6.6 g 和 3.2 cm。研究表明, 实验构建的文蛤动态能量收支模型的准确度较高, 可真实地反映出文蛤在自然水域中的生长过程, 为评估文蛤生态容纳量及构建文蛤相关的生态系统模型提供科学参考。

**关键词:** 文蛤; 动态能量收支; 个体生长; 模型参数

**中图分类号:** S 917.4

**文献标志码:** A

文蛤 (*Meretrix meretrix*) 是我国重要的经济底栖双壳贝类之一, 素有“天下第一鲜”的美称, 隶属于软体动物门 (Mollusca) 瓣鳃纲 (Izrnelibranchia) 帘蛤目 (Veneroida) 帘蛤科 (Veneridae) 文蛤属, 广泛分布于我国南北沿海滩涂地带<sup>[1]</sup>。江苏与辽宁沿海区域是文蛤等贝类的天然附苗场, 文蛤资源量在万吨以上。但随着采捕强度逐年加大, 渔业资源普遍衰退, 作为特色、优势种群的文蛤等贝类资源量也急剧下降<sup>[2-3]</sup>。为恢复文蛤等水生生物种群数量、改善水域渔业资源群落结构、维持生态系统健康、促进渔业可持续

发展, 农业农村部于 2007 年批准建立蒋家沙竹根沙泥螺文蛤种质资源保护区, 面积 17430 hm<sup>2</sup>, 是我国第一批国家级水产种质资源保护区。

但由于海洋生态系统中能量流动、物质循环过程的复杂性, 实现保护区可持续发展需要对生态系统过程或机理进行多学科的综合研究。数学模型是一种研究保护区内贝类容量的有效工具, 近年来逐渐受到国内外学者的关注。动态能量收支 (dynamic energy budget) 理论由 Kooijman 于 1986 年提出, 广泛应用于藻类、贝类、鱼类等多种生物的能量学研究<sup>[4-9]</sup>。Ren 等<sup>[4]</sup> 基于动态能量

收稿日期: 2021-07-15 修回日期: 2021-11-01

资助项目: 江苏省财政资金项目 (2019-SJ-018-1); 国家重点研发计划 (2019YFC0312104)。

第一作者: 张虎 (照片), 从事海洋生态与渔业资源研究, E-mail: ahu80@163.com

通信作者: 万荣, 从事渔具理论与设计、离岸养殖设施水动力学及渔业资源评估与管理研究,

E-mail: rwan@shou.edu.cn



收支理论构建了仿刺参 (*Apostichopus japonicus*)、紫贻贝 (*Mytilus edulis*) 等生物的个体生长模型, 并对贝类养殖系统的优化设计进行了理论经验研究。然而, 目前关于应用 R 语言构建的文蛤动态能量收支模型还鲜有研究。利用数学模型准确模拟预测文蛤在自然水域中的生长过程, 对文蛤生态容量评估等研究具有重要的理论意义和应用价值。

实验根据动态能量收支理论, 结合环境因子, 对模型所需的参数进行估算, 构建文蛤动态能量收支模型, 并将验证后的模型应用于模拟黄海海域滩涂区文蛤的动态生长过程, 以期为文蛤增殖养殖业可持续发展提供参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 模型构建

底栖双壳贝类文蛤动态能量收支模型将文蛤的生化、遗传和生理过程与机体性能联系起来, 用微分方程描述动态环境下其生命周期各个阶段的同化、维持、发育、生长和繁殖过程的相互联系, 主要通过结构物质体积 ( $V$ ,  $\text{cm}^3$ )、储备能量 ( $E$ , J)、发育能量 ( $E_H$ , J) 与繁殖能量 ( $E_R$ , J) 4 个状态变量体现。

文蛤动态能量收支模型中储存的能量根据能量分配系数 ( $\kappa$ , -) 用于生长和维持生命活动, 其余部分 ( $1-\kappa$ ) 则用于繁殖和维持繁育活动 (图 1), 其控制方程:

$$\frac{d}{dt} E = \dot{p}_A - \dot{p}_C \tag{1}$$

$$\frac{d}{dt} V = \frac{1}{[E_G]} (\kappa \dot{p}_C - \dot{p}_S) \tag{2}$$

$$\frac{d}{dt} E_H = (1-\kappa) \dot{p}_C - \dot{p}_J \quad \text{if} \quad E_H < E_H^p, \text{else} \quad \frac{d}{dt} E_H = 0 \tag{3}$$

$$\frac{d}{dt} E_R = 0 \quad \text{if} \quad E_H < E_H^p, \text{else} \quad \frac{d}{dt} E_R = (1-\kappa) \dot{p}_C - \dot{p}_J \tag{4}$$

$$\frac{d}{dt} W_w = d_V V + \frac{W_E}{\mu_E} (E + E_R) \tag{5}$$

式中,  $t$  为时间 (d),  $\dot{p}_A$  为摄食同化率 (J/d),  $\dot{p}_C$  为代谢率 (J/d),  $[E_G]$  为单位体积结构物质所需能量 (J/ $\text{cm}^3$ ),  $\dot{p}_S$  为体细胞维持率 (J/d),  $\dot{p}_J$  为发育成熟

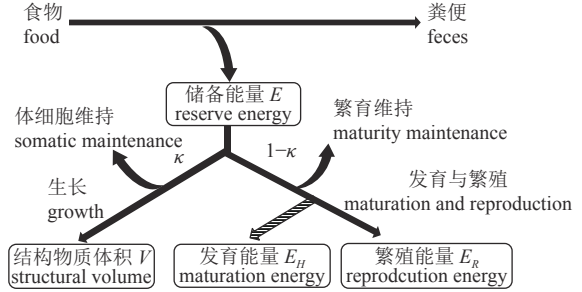


图 1  $\kappa$ -规则下文蛤动态能量收支模型示意图

Fig. 1 Schematic representation of the  $\kappa$ -rule dynamic energy budget model of hard clam *Meretrix meretrix*

维持率 (J/d),  $E_H^p$  为初情期成熟度阈值 (J),  $W_w$  为文蛤湿重 (g),  $d_V$  为结构体积密度 ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ),  $w_E$  为储存物质摩尔量 (g/mol),  $\mu_E$  为储存物质化学势 (J/mol)。摄食同化率、代谢率、体细胞维持率与发育成熟维持率等公式:

$$\dot{p}_A = c(T)f(X) \{ \dot{p}_{Am} \} L^2 \quad \text{if} \quad E_H \geq qE_H^p, \text{else} \quad \dot{p}_A = 0 \tag{6}$$

$$L = V^{1/3} \tag{7}$$

$$f(X) = \frac{X}{X + K} \tag{8}$$

$$c(T) = \left( \frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T} \right) \cdot \left[ 1 + \exp \left( \frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_1} \right) + \exp \left( \frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T} \right) \right] \tag{9}$$

$$\dot{p}_C = c(T) \{ \dot{p}_{Am} \} L^2 \left( \frac{ge}{g+e} \right) \cdot \left( 1 + \frac{L}{gL_m} \right) \tag{10}$$

$$L_m = \frac{\kappa \{ \dot{p}_{Am} \}}{[\dot{p}_S]} \tag{11}$$

$$g = \frac{\dot{v} [E_G]}{\kappa \{ \dot{p}_{Am} \}} \tag{12}$$

$$e = \frac{E}{V} \frac{\dot{v}}{\{ \dot{p}_{Am} \}} \tag{13}$$

$$\dot{p}_S = c(T) ([\dot{p}_S] L^3) \tag{14}$$

$$\dot{p}_J = c(T) \dot{K}_J E_H \tag{15}$$

式中,  $c(T)$  为温度修正因子 (-),  $f(X)$  为食物标度功能反应 (-),  $\{ \dot{p}_{Am} \}$  为单位体表面积最大吸收率 [ $\text{J}/(\text{cm}^2 \cdot \text{d})$ ],  $L$  为结构长度 (cm),  $L_m$  为最大结构长度 (cm),  $E_H^p$  为孵化后发育度阈值 (J),  $X$  为环境中的食物浓度, 实验中以能量表示 ( $\text{J}/\text{m}^3$ ),  $K$  为半饱和和常数 ( $\text{J}/\text{m}^3$ ),  $T_A$  为阿伦纽斯温度 (K),  $T_1$  为参考温度 (K),  $T_{AL}$  为水温 (K),  $T_L$  为生理代谢率下降

的阿伦纽斯温度下限 ( $K$ ),  $T_L$  为温度耐受下限 ( $K$ ),  $T_{AH}$  为生理代谢率下降的阿伦纽斯温度上限 ( $K$ ),  $T_H$  为温度耐受上限 ( $K$ ),  $g$  为能量投入比 (-),  $e$  为标度能量密度 (-),  $\dot{v}$  为能量传导率 ( $\text{cm/d}$ ),  $[p_s]$  为单位体积体细胞维持耗能率 [ $\text{J}/(\text{cm}^3 \cdot \text{d})$ ],  $K_J$  为发育成熟维持率系数 ( $1/\text{d}$ ).

## 1.2 模型参数估算、运行与验证

用于估算底栖双壳贝类文蛤生理生态方面模型参数的数据主要参考历史文献<sup>[10-16]</sup>, 估算方法为线性回归与非线性回归。对于需要进行转换的数据, 根据  $1 \text{ g}$  湿重= $0.12 \text{ g}$  无灰分干重 (AFDM),

$1 \text{ g AFDM}=0.4 \text{ g C}$ ,  $1 \text{ g AFDM}=23 \text{ kJ}$  进行换算<sup>[17-18]</sup>。

采用基于 R 语言的 WHDEBSTD v1.0 软件模拟温州市龙湾区永兴围塘养殖区底栖双壳贝类文蛤的生长, 并将模拟值与实测值对比以验证模型。水温以及生长数据来源于文献<sup>[15]</sup>。文蛤生长阶段测量时间为 2008 年 3—11 月, 每隔 2 个月随机取部分文蛤, 经暗沉淀及二次砂滤的栖息地海水暂养 2 d, 排空消化道内含物后测定文蛤生物学数据 (表 1)。用于模型验证的水温最低  $15.6 \text{ }^\circ\text{C}$ , 最高为  $32.5 \text{ }^\circ\text{C}$ ; 食物浓度平均在  $450 \text{ J}/\text{m}^3$ , 食物来源充足。模型模拟初始时间为 2008 年 3 月, 文蛤的初始壳长为  $0.93 \text{ cm}$ 。

表 1 文蛤生物学数据测量方法

Tab. 1 Measurement method of growth data of hard clam

指标 index	测量方法 measuring method	测量工具 measuring tool
壳/cm shell length	直接测量	数显电子游标卡尺 (精度为 $0.01 \text{ mm}$ )
湿重/g total weight	滤纸吸干体表水分后称量	
软体部湿重/g soft tissue weight	直接打开贝壳, 用滤纸吸软体部的表面水分后称量	电子天平 (最高精度为 $0.0001 \text{ g}$ )
软体部干重/g soft tissue dry weight	在 $60 \text{ }^\circ\text{C}$ 的烘箱中烘 3d 后称量	

## 1.3 模型应用

将验证后的模型用于模拟江苏省东南部沿海滩涂区域 (南通市如东县) 文蛤的生长过程<sup>[9]</sup>, 模

型驱动数据食物浓度和水温如图 2 所示。模型应用的时间为 2018 年 6 月至 2019 年 6 月, 文蛤的初始壳长  $1.51 \text{ cm}$ 。

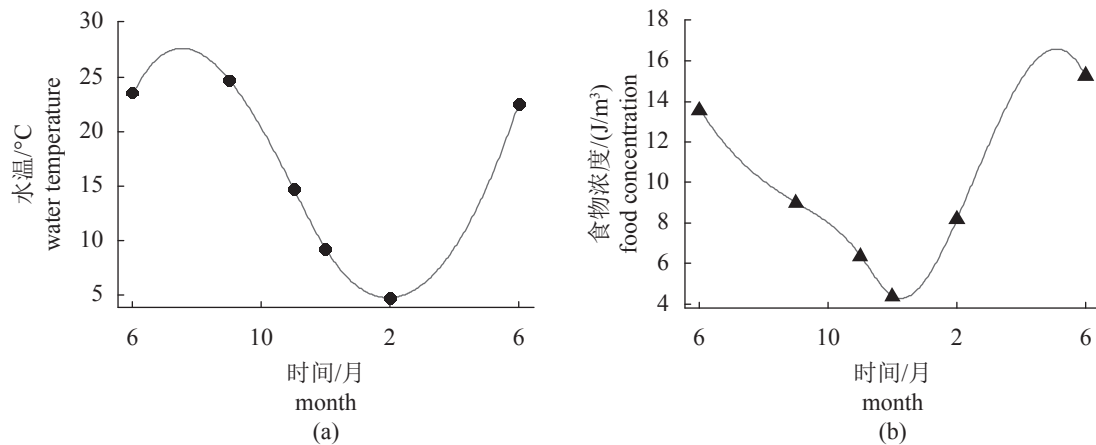


图 2 用于模型应用的江苏省东南部沿海滩涂区域水温 (a) 与食物浓度 (b) 驱动数据

Fig. 2 Water temperature (a) and food concentration (b) used as the input data for model application in mudflat area of Southeast Jiangsu Province

## 2 结果

### 2.1 文蛤动态能量收支模型参数估算

文蛤动态能量收支模型参数的测定及计算较为复杂, 其准确性对模型结果有较大影响。基于

已有的文蛤生理生态学指标实验数据进行重新计算和分析, 是估算模型所需参数的重要途径<sup>[5,9,18]</sup>。文蛤动态能量收支模型中, 形状系数为文蛤壳长与体质量 (繁殖后的湿重) 的立方根和壳长线性回归所得的斜率 ( $\pm \text{SE}$ )<sup>[17]</sup>, 值为  $0.57 \pm 0.004$  (表 2)。

表 2 文蛤动态能量收支模型参数表

Tab. 2 Parameters of dynamic energy budget model of hard clam *Meretrix meretrix*

模型参数描述 definition of parameter	符号 symbol	数值 value	单位 unit	参考文献 reference
形状系数 shape coefficient	$\delta$	0.57	—	本研究 this study
单位体积结构物质所需能量 volume-specific cost for structure	$[E_G]$	2056	J/cm <sup>3</sup>	本研究 this study
初情期成熟度阈值 maturity threshold at puberty	$E_H^p$	3550	J	[19]
结构体积密度 structure density	$d_V$	1	g/cm <sup>3</sup>	[20]
储存物质摩尔量 molar weight of reserve	$w_E$	23.9	g/mol	[20]
储存物质化学势 chemical potential of reserve	$\mu_E$	5850 00	J/mol	[20]
单位体表面积最大吸收率 maximum surface-area-specific assimilation rate	$\{\dot{p}_{Am}\}$	391.68	J/(cm <sup>2</sup> ·d)	[9]
孵化后发育度阈值 maturity threshold at birth	$E_H^b$	0.003 63	J	[19]
半饱和常数 half-saturation coefficient	$K$	51.92	J/m <sup>3</sup>	本研究 this study
阿伦纽斯温度 Arrhenius temperature	$T_A$	9278	K	本研究 this study
参考温度 reference temperature	$T_1$	295	K	本研究 this study
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 boundary	$T_{AL}$	1311 89	K	本研究 this study
温度耐受下限 lower boundary temperature of the tolerance range	$T_L$	281	K	本研究 this study
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 boundary	$T_{AH}$	312 06	K	本研究 this study
温度耐受上限 upper boundary temperature of the tolerance range	$T_H$	301.5	K	本研究 this study
单位体积体细胞维持耗能率 volume-specific somatic maintenance rate	$[\dot{p}_S]$	2.37	J/(cm <sup>3</sup> ·d)	[9]
发育成熟维持率系数 maturity maintenance rate coefficient	$\dot{K}_J$	0.002	1/d	[20]
能量分配系数 fraction of utilized reserve to growth and maintenance	$\kappa$	0.9	—	[20]

半饱和常数采用不同颗粒有机物 (POM) 浓度下文蛤摄食率的倒数与 POM 浓度双曲线方程的线性变换计算得出, 为 51.92 J/m<sup>3</sup>。

阿伦纽斯温度系数、生理代谢率下降的阿伦纽斯温度上限和下限, 是基于不同温度下的文蛤耗氧率计算得到。4 个规格组的文蛤耗氧率对数与水温 (热力学温度) 倒数的线性回归关系如图 3 所示。设阿伦纽斯温度系数为线性回归方程斜率, 获得模型所需的参数阿伦纽斯温度系数 ( $\pm$ SE) 为 (9278.74 $\pm$ 528.83) K。阿伦纽斯温度上限和下限值 是当文蛤体内 69% 的酶类处于活跃状态时计算而得出<sup>[18]</sup>。

用于估算单位体积结构物质所需能量的数据来源于文献<sup>[11]</sup>, 2 月文蛤单位结构体质量指数下

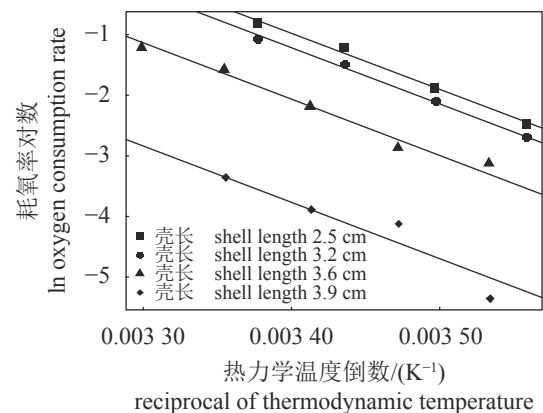


图 3 不同规格文蛤耗氧率对数与热力学温度倒数的关系图

Fig. 3 Relation between oxygen consumption rate of *M. meretrix* with different sizes and the reverse of thermodynamic temperature

限约为 8.35 mg/cm<sup>3</sup> (图 4)。按照 van der Veer 等<sup>[17]</sup>提出的估算方法, 根据有机物的能值 (23 kJ/g)、形状系数以及 40% 的有机体物质合成消耗, 将其转换为能量单位相当于 2056.3 J/cm<sup>3</sup>。

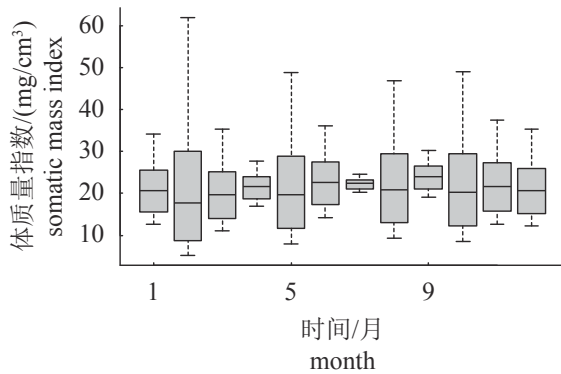


图 4 文蛤单位结构体重的月度变化图

Fig. 4 Monthly variation of volume-specific somatic mass of *M. meretrix*

### 2.2 模型验证

文蛤 2008 年 3—11 月, 壳长、湿重、软体部湿重实测值与模拟值的线性回归结果显示,

模拟与实测结果的相关性较好, 均呈显著线性相关关系 ( $P < 0.01$ ), 壳长、湿重和软体部湿重的相关系数  $R^2$  分别为 0.998、0.996 和 0.995 (图 5-a~e)。模拟值与实测值线性回归斜率 ( $\pm SE$ ) 分别为  $0.98 \pm 0.023$ 、 $1.028 \pm 0.036$  和  $1.035 \pm 0.04$ , 与直线斜率 1 较为接近 (图 5-d~f), 说明模型能够较好地反映文蛤壳长、湿重和软体部湿重随时间的变化情况。

### 2.3 模型应用

2018 年 6 月如东沿海区域水温为 23.6 °C, 至 9 月上旬, 因水中饵料生物含量相对其他时间较高, 文蛤生长速度较快。8—11 月, 水温逐渐下降, 文蛤生长速度逐渐变慢。水温在 12 月上旬降至 10 °C 以下, 文蛤生长停滞, 开始越冬, 直至来年 3 月下旬水温开始回升逐渐恢复生长, 至 6 月文蛤软体部干重为 0.48 g, 壳长 3.12 cm (图 6)。模型模拟的软体部干重值为 0.476 g, 湿重模拟值为 6.6 g, 壳长为 3.2 cm, 准确地再现了文蛤在该海域的生长过程, 模拟与实测结果的相关性较好, 均呈显著线性相关关系 ( $P < 0.01$ ), 软体部干重的相关系数  $R^2$  为 0.997 (图 7)。

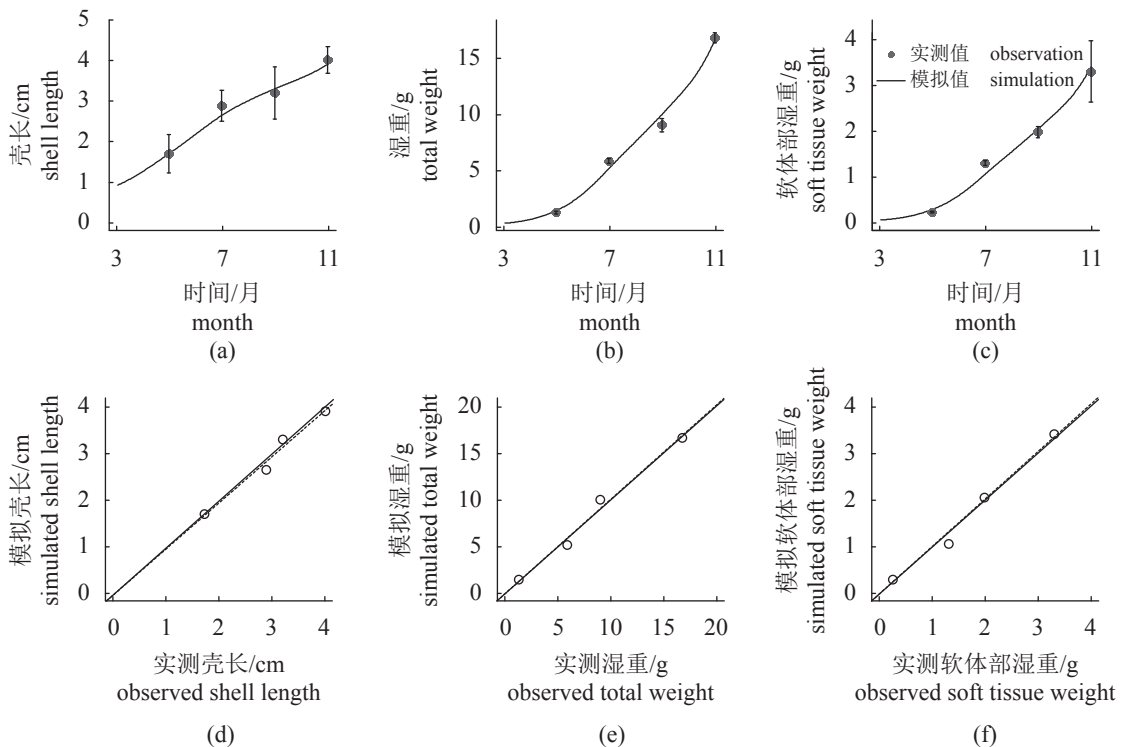


图 5 围塘养殖实测与模拟的文蛤壳长、湿重与软体部湿重对比图

Fig. 5 Model validation: comparison of measured and simulated shell length, total weight and soft tissue weight of *M. meretrix* in earth pond



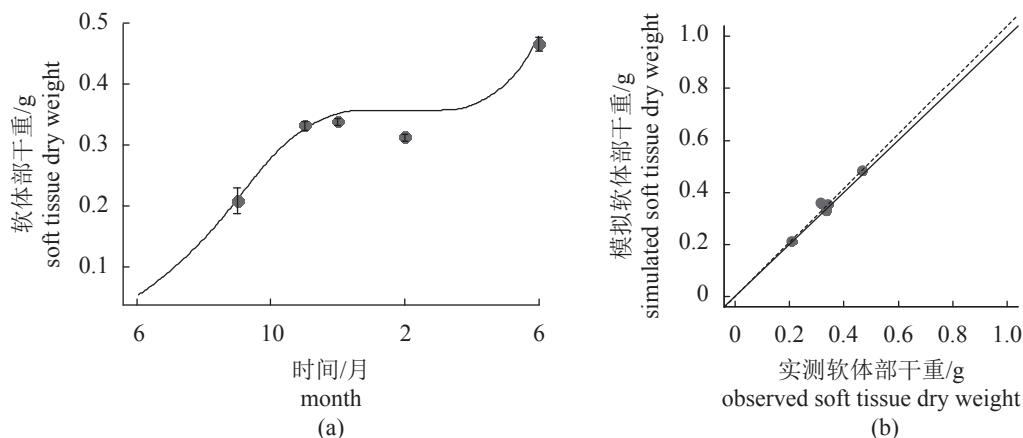


图 6 江苏省东南部沿海滩涂区域实测与模拟的文蛤软体部干重对比图

Fig. 6 Comparison of measured and simulated soft tissue dry weight of *M. meretrix* in mudflat area of Southeast Jiangsu Province

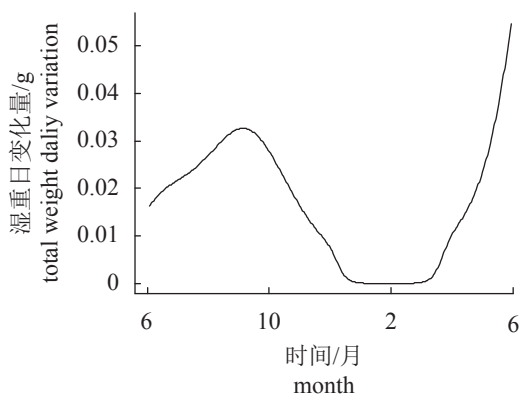


图 7 江苏省东南部沿海滩涂区域文蛤湿重日变化模拟图

Fig. 7 Simulated daily variation of soft tissue wet weight of *M. meretrix* in mudflat area of Southeast Jiangsu Province

### 3 讨论

模型参数是文蛤动态能量收支模型的核心部分, 对准确构建模型起到至关重要的作用<sup>[21-22]</sup>。生物体积是动态能量收支模型最基本的状态变量, 其中与贝类生物体积直接相关的形状系数  $\delta$  是模型关键参数之一, 通过贝类壳长与体质量估算得出。通常推荐使用贝类繁殖后的湿重进行计算, 但也可以采用去除生殖器官重量的软体部重量<sup>[18]</sup>。异柱目和贻贝目贝类, 如虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*) 的形状系数为 0.32, 长牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 为 0.175, 紫贻贝 (*Mytilus edulis*) 为 0.231<sup>[5,18,23]</sup>。帘蛤目贝类的形状系数为 0.18~0.75<sup>[20,24-26]</sup>, 本实验估算文蛤的形状系数为 0.57, 与何田妹<sup>[9]</sup> 估算值

0.374 均在帘蛤目贝类形状系数的范围内, 差异的原因可能是本实验采用的体质量是湿重而不是软体部湿重。

贝类是一种变温动物, 温度对贝类摄食、呼吸、代谢等生理活动产生重要影响<sup>[27]</sup>。阿伦纽斯温度能较好地反映出在适温范围内贝类能量代谢率随水温的变化, 测定该值多采用不同规格贝类的耗氧率<sup>[18]</sup>。帘蛤目贝类多属于广温种, 与异柱目的虾夷扇贝 (4160 K) 等低温种相比, 其值较高, 如菲律宾蛤仔 (*Ruditapes philippinarum*) 为 6071 K, 鸡帘蛤 (*Chamelea gallina*) 为 8000 K, 硬壳蛤为 (*Mercenaria mercenaria*) 12000 K<sup>[20,24]</sup>。何田妹<sup>[9]</sup> 采用相同规格文蛤测定的值为 5849 K, 而实验基于多规格文蛤估算出的值为 9278 K, 这表明文蛤规格可能影响值的估算, 所获得的阿伦纽斯温度值具有一定的差别。

单位体积结构物质所需能量通常采用 2 种数据集估算法, 一种为文蛤在饥饿状态条件下, 体质量下降至恒定后进行估算; 另一种采用文蛤在繁殖后生长几乎停滞的体质量进行估算。通常采用第 2 种方式获取的数据估算单位体积结构物质所需能量能更好地反映自然情况, 参数准确性可能较高<sup>[18]</sup>。本实验所估算值为 2056.3 J/cm<sup>3</sup>, 与帘蛤目贝类的值相近, 如菲律宾蛤仔和沟纹蛤仔 (*Ruditapes decussatus*) 为 2357.9 J/cm<sup>3</sup><sup>[24]</sup>。但值在同种贝类间具有一定差异, 如紫贻贝的值为 1900 J/cm<sup>3</sup> 或 5993 J/cm<sup>3</sup><sup>[23-24]</sup>。同样的情况在文蛤值估算时也存在, 分别为 5682.8<sup>[9]</sup> 和 2056.3 J/cm<sup>3</sup>。这是由于采用不同方法所估算的值有所不同, 总体来说采

用饥饿法估算的值要较高。参数对模型的输出结果影响较大<sup>[8]</sup>，在赋值选取时应慎重考虑。

从文蛤在围塘环境中不同生长阶段的模拟结果来看，文蛤壳体形态变化的模拟结果较好，相关系数  $R^2$  平均为 0.996，模拟值与实测值的平均误差为 3.58%，可见本实验建立的文蛤动态能量收支模型的准确度较高。在黄海海域滩涂区，当冬季水温降至 10℃ 以下，文蛤停止摄食进入越冬期，生长处于停滞状态。而文蛤体质量在过度饥饿时会减小，但动态能量收支模型未涉及文蛤冬眠这一特殊时期，无法准确模拟其体质量变化，导致模拟值与实测值有所差异。从模拟结果可知，到 3 月中下旬水温上升后，文蛤逐渐恢复生长，这与范可章等<sup>[3]</sup>的报道一致。在渤海葫芦岛沿海海域，文蛤的生长停滞期从 11 月中旬开始<sup>[2]</sup>，有所提前，可能的原因是渤海的水温低于黄海，且浮游生物和底栖硅藻类生物量低，导致文蛤生长停滞的时间提前<sup>[2-3]</sup>。本实验中 12 个月后模拟的文蛤壳长达到 3.20 cm，略高于实测壳长 (3.12 cm)，这可能是未考虑雌雄文蛤在生长方面的差异所致。文蛤平均性成熟壳长值约为 4 cm<sup>[2]</sup>，但达到成熟期的最小壳长可为 2.1 cm<sup>[3]</sup>，其中雄性为 1.93 cm<sup>[28]</sup>。Yang 等<sup>[29]</sup> 研究发现，分别模拟中国明对虾 (*Fenneropenaeus chinensis*) 雌雄个体的生长可有效提升模型的精确性。后续研究将针对雌雄差异以及文蛤冬眠期等方面进行深入剖析，进一步提高模型的准确性和稳定性，为未来构建生态系统模型文蛤模块以及评估文蛤生态容纳量等提供参考。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

### 参考文献 (References):

- [1] 张安国, 李太武, 苏秀榕, 等. 文蛤养殖现状及展望[J]. 水产科学, 2005, 24(2): 31-33.  
Zhang A G, Li T W, Su X R, et al. Current status and prospect of *Meretrix meretrix* culture[J]. Fisheries Science, 2005, 24(2): 31-33 (in Chinese).
- [2] 赫崇波, 陈洪大. 滩涂养殖文蛤生长和生态习性的初步研究[J]. 水产科学, 1997, 16(5): 17-19.  
Hao C B, Chen H D. A preliminary study on the growth and ecological habits of *Meretrix meretrix* in mudflat aquaculture[J]. Fisheries Science, 1997, 16(5): 17-19 (in Chinese).
- [3] 范可章, 姚国兴, 陈爱华, 等. 江苏海域文蛤周年性腺发育的初步研究[J]. 海洋科学, 2006, 30(7): 27-32.  
Fan K Z, Yao G X, Chen A H, et al. A preliminary study on the anniversary gonadal development of hard clam (*Meretrix meretrix*) in Jiangsu maritime space[J]. Marine Sciences, 2006, 30(7): 27-32 (in Chinese).
- [4] Ren J S, Stenton-Dozey J, Plew D R, et al. An ecosystem model for optimising production in integrated multi-trophic aquaculture systems[J]. Ecological Modelling, 2012, 246: 34-46.
- [5] 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, Xu 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).
- [6] Kitazawa D, Tabeta S, Kato T, et al. A comparative study of the biomass-based and individual-based models of blue mussels[J]. Ecological Modelling, 2008, 215(1-3): 93-104.
- [7] Dortel E, Pecquerie L, Chassot E. A dynamic energy budget simulation approach to investigate the eco-physiological factors behind the two-stanza growth of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*)[J]. Ecological Modelling, 2020, 437: 109297.
- [8] 董世鹏, 蔺凡, 姜妮妮, 等. 胶州湾菲律宾蛤仔个体生长模型的构建与验证[J]. 渔业科学进展, 2020, 41(4): 94-101.  
Dong S P, Lin F, Jiang W W, et al. Simulation and validation of Manila clam *Ruditapes philippinarum* growth with a DEB-based individual growth model in Jiaozhou Bay[J]. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(4): 94-101 (in Chinese).
- [9] 何田妹. 基于 STELLA 的浅海滩涂养殖文蛤 (*Meretrix meretrix*) 动态能量收支生长模型构建 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.  
He T M. Building a dynamic energy budget growth model for cultured *Meretrix meretrix* in shallow tidal flat based on STELLA[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2020 (in Chinese).
- [10] Narasimham K A, Muthiah P, Sundararajan D, et al. Biology of the great clam, *Meretrix meretrix* in the Korampallam creek, Tuticorin[J]. Indian Journal of Fisheries, 1988, 35(4): 288-293.
- [11] Sharma R, Venkateshvaran K, Purushothaman C S. Length-weight relationship and condition factor of *perna viridis* (Linnaeus, 1758) and *meretrix meretrix* (Linnaeus, 1758) and *meretrix meretrix* (Linnaeus, 1758) and *meretrix meretrix* (Linnaeus, 1758) [J].  
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- naeus, 1758) from Mumbai waters[J]. Journal of the Indian Fisheries Association, 2005, 32: 157-163.
- [12] Tang B J, Liu B Z, Yang H S, *et al.* Oxygen consumption and ammonia-N excretion of *Meretrix meretrix* in different temperature and salinity[J]. *Chinese Journal of oceanology and Limnology*, 2005, 23(4): 469-474.
- [13] Zhuang S H, Liu X M. The influence of fresh weight and water temperature on metabolic rates and the energy budget of *Meretrix meretrix* Linnaeus[J]. *Marine Biology*, 2006, 150(2): 245-252.
- [14] 冯建彬, 王美珍, 陈汉春, 等. 温度和规格对文蛤耗氧率的影响[J]. 上海水产大学学报, 2004, 13(2): 126-129.
- Feng J B, Wang M Z, Chen H C, *et al.* Effects of temperature and body size on oxygen consumption rate of *Meretrix meretrix*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2004, 13(2): 126-129 (in Chinese).
- [15] 金建钰, 陈坚. 围塘养殖文蛤 *Meretrix meretrix* Linnaeus 生长性状的相关分析[J]. 现代渔业信息, 2009, 24(5): 6-8, 21.
- Jin J Y, Chen J. Correlative analysis on growth traits of *Meretrix meretrix* Linnaeus cultured in the pond[J]. Modern Fisheries Information, 2009, 24(5): 6-8, 21 (in Chinese).
- [16] 顾炎斌. 东营文蛤生态学调查及其标志放流技术研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
- Gu Y B. Ecological investigation and tagging methods research of Dongying *Meretrix meretrix*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013 (in Chinese).
- [17] 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.
- [18] 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.
- [19] Jayabal R, Kalyani M. Reproductive cycles of some bivalves from Vellar estuary, East coast of India[J]. Indian Journal of Geo-Marine Sciences, 1986, 15(1): 59-60.
- [20] Kooijman S A L M. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation[M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2010.
- [21] Nisbet R M, Jusup M, Klanjscek T, *et al.* Integrating dynamic energy budget (DEB) theory with traditional bioenergetic models[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2012, 215(6): 892-902.
- [22] Skorczewski T, Andersen B. A dynamic energy budget model of ornate box turtle shell growth[J]. *Spora: A Journal of Biomathematics*, 2021, 7(1): 8-16.
- [23] Rosland R, Strand Ø, Alunno-Bruscia M, *et al.* Applying dynamic energy budget (DEB) theory to simulate growth and bio-energetics of blue mussels under low seston conditions[J]. *Journal of Sea Research*, 2009, 62(2-3): 49-61.
- [24] Maynou F, Costa S, Freitas R, *et al.* Effects of triclosan exposure on the energy budget of *Ruditapes philippinarum* and *R. decussatus* under climate change scenarios[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 777: 146068.
- [25] Petter G, Weitere M, Richter O, *et al.* Consequences of altered temperature and food conditions for individuals and populations: a dynamic energy budget analysis for *Corbicula fluminea* in the Rhine[J]. *Freshwater Biology*, 2014, 59(4): 832-846.
- [26] Wijsman J W M. Dynamic energy budget (DEB) parameters for *Ensis directus*[R]. Netherlands: Institute for Marine Resources & Ecosystem Studies, 2011.
- [27] 王盛青, 尤宏争, 邵蓬, 等. 温度和盐度对文蛤耗氧率、排氮率、滤食率的影响[J]. 经济动物学报, 2016, 20(2): 69-73, 77.
- Wang S Q, You H Z, Shao P, *et al.* Effect of temperature and salinity on oxygen consumption rate, ammonia excretion rates and ingestion rate of *Meretrix meretrix*[J]. Journal of Economic Animal, 2016, 20(2): 69-73, 77 (in Chinese).
- [28] 林志华, 单乐州, 柴雪良, 等. 文蛤的性腺发育和生殖周期[J]. 水产学报, 2004, 28(5): 510-514.
- Lin Z H, Shan L Z, Chai X L, *et al.* Study on the gonad development and reproductive cycle of *Meretrix meretrix* Linnaeus[J]. Journal of Fisheries of China, 2004, 28(5): 510-514 (in Chinese).
- [29] Yang T, Ren J S, Kooijman S A L M, *et al.* A dynamic energy budget model of *Fenneropenaeus chinensis* with applications for aquaculture and stock enhancement[J]. *Ecological Modelling*, 2020, 431: 109186.



## Construction, validation and application of dynamic energy budget model for benthic bivalve clam (*Meretrix meretrix*)

ZHANG Hu<sup>1,2</sup>, ZHANG Junbo<sup>2,3</sup>, YANG Chenxing<sup>4</sup>, Ben Chengkai<sup>1</sup>, YUAN Jianmei<sup>1</sup>,  
HU Haisheng<sup>1</sup>, XIAO YueYue<sup>1</sup>, LÜ Zehua<sup>2,3,5</sup>, WAN Rong<sup>2,3,5\*</sup>

(1. Maine Fisheries Research Institution of Jiangsu, Nantong 226007, China;

2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. College of Economics and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

5. Zhoushan Branch of National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Zhoushan 316014, China)

**Abstract:** Benthic bivalve clam (*Meretrix meretrix*) is one of the most important economic shellfish and widely distributed in the coastal tidal flats of China. The coastal areas of Jiangsu and Liaoning Provinces are natural nursing ground for clams, and the amount of clams had reached more than ten thousand tons in the history. However, due to overfishing, the fishery resources of clams generally decline. Understanding the growth process of *M. meretrix* in natural waters is of great theoretical significance and application value for the quantitative research on assessing the ecological capacity of *M. meretrix*. Because the matter circulation and the energy flow are complex in marine ecosystems, it is difficult to evaluate the dynamic growth changes of benthic bivalve clam in natural waters through experiments. A mathematical model, as a research tool, provides an effective tool for the study of shellfish growth in varied water environments. In this study, a new model of the clam, based on the dynamic energy budget theory, was constructed. The developed model was parameterized based on the physiological and ecological data of clam obtained in laboratory and field experiments, which were analyzed by linear and nonlinear regression methods. The relationship between shell length and wet weight of clam was verified based on the comparison between data observation and simulation. The change process of shell length and wet weight of soft tissue was simulated by using WHDEBSTD software, which was originally developed by the authors, in the field environment. The results show that the shape coefficient of the clam is 0.57, the Arrhenius temperature value is estimated to be 9278 K, and the volume-specific cost for structure value is 2056.3 J/cm<sup>3</sup>. The good agreement between measured and simulated results of shell length, total weight and soft body weight change can be found in earth pond culture of *M. meretrix*. The average correlation coefficient  $R^2$  is about 0.996 and the average discrepancy between simulated and measured is 3.58%. In the coastal area of Rudong, the shell length and the soft body dry weight of *M. meretrix* were observed as 3.12 cm and 0.48 g in June, and the simulated value were 3.2 cm and 0.476 g, respectively, which indicate that the numerical model could reproduce the growth of *M. meretrix* in the natural sea. This study provides useful information for research on constructing the clam module in ecosystem model and evaluating the ecological capacity of clam in natural waters. However, some discrepancies can still be found between the simulated and the observed growth of clam, which might be caused by the difference between the sexes of the clam in terms of growth and the fact that the hibernation state of *M. meretrix* cannot be reproduced by the numerical model. Follow-up studies will focus on the sexual differences and the hibernation state of clams, so as to further improve the accuracy and stability of the model.

**Key words:** *Meretrix meretrix*; dynamic energy budget; individual growth; model parameter

**Corresponding author:** WAN Rong. E-mail: rwan@shou.edu.cn

**Funding projects:** Financial Fund of Jiangsu Province (2019-SJ-018-1); National Key R&D Program of China (2019YFC0312104)