

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2017.16227

虾夷扇贝动态能量收支生长模型

张继红^{1,2}, 吴文广¹, 刘毅^{1,2}, 蔺凡^{1,2}, 王巍^{1,2}, 牛亚丽¹

1. 中国水产科学研究院 黄海水产研究所, 山东 青岛 266071;

2. 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266200

摘要: 本研究旨在建立虾夷扇贝的动态能量收支(Dynamic Energy Budget, DEB)数值模型, 为进一步构建北方海域虾夷扇贝养殖容量评估模型奠定基础。根据 DEB 理论, 以水温和叶绿素浓度作为强制函数, 基于现场及室内实验收集 DEB 模型参数, 针对桑沟湾养殖环境和虾夷扇贝生长的数据, 利用 STELLA 软件构建了虾夷扇贝的 DEB 模型, 以长海县养殖环境和 1 龄、2 龄、3 龄虾夷扇贝生长的数据对模型进行验证。模型的模拟结果显示: (1)构建的 DEB 模型能够很好地模拟虾夷扇贝软体部干重的生长, 反映了不同时间的能量分配情况; (2)在桑沟湾, 6 月 1 日至 9 月 25 日期间水温的限制性强于食物限制; 在长海海域, 9 月 15 日至次年的 6 月 20 日期间食物的限制性强于水温的限制, 由此推断, 长海海域虾夷扇贝的养殖密度过大, 可能超出了海域的养殖容量。另外, 敏感性分析结果显示, 能量分配系数 k 以及食物摄食能力参数-最大体表面积吸收率 P_{AM} 、半饱和常数 X_k , 对虾夷扇贝生长模拟结果有着较大的影响, 例如, P_{AM} 提高 10%, 生长模拟结果可增加 13%。因此, 这些敏感性较大的参数需要通过室内实验或者现场实验准确测定, 谨慎赋值。

关键词: 虾夷扇贝; 动态能量收支; 模型; 食物可获得性; 水温; 个体生长; 海水养殖

中图分类号: S968

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2017)03-0497-10

自 1986 年 Kooijman 首次提出基于 k -rule 的个体动态能量收支(Dynamic Energy Budget, DEB)理论后, DEB 模型已经成功用于贝类、鱼类等多种生物的能量学研究^[1-3]。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, 可预测个体的软体部、壳高、性腺等的生长变化^[4-6], 已应用于种群动力学研究, 为贝类养殖及渔业管理提供指导^[7-8]; 能通过饵料可获得性预测养殖密度对生长的影响, 评估海域的养殖容量^[9-10]。

虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*)是中国北方海水养殖的重要品种, 自 20 世纪 80 年代引入中国后, 虾夷扇贝养殖产业发展迅猛, 彰显强大

的发展势头和潜力^[11]。然而, 新的养殖模式建立缺乏基本理论的指导和科学的管理, 理论相对于实践的滞后性和“错位”, 使得半个世纪以来我国海水养殖产业经历了“开始-发展-迅速发展-溃败-缓慢恢复”的“怪圈”。虾夷扇贝养殖产业也未能幸免。近年来, 我国北方沿海如辽宁的长海县、山东的长岛等海域, 养殖的虾夷扇贝出现了大规模的死亡, 造成了严重的经济损失, 挫伤了养殖企业的积极性^[12]。

本研究以我国北方主要养殖品种虾夷扇贝为目标种, 建立筏式养殖虾夷扇贝的个体动态能量收支数值模型。以此模拟研究, 认识虾夷扇贝个体动态能量收支情况, 分析水温、饵料可获得性对其生长、繁殖等能量分配的影响; 作为关键子

收稿日期: 2016-07-28; 修订日期: 2016-11-03.

基金项目: 国家“十二五”支撑计划课题(2011BAD13B06); 国家自然科学基金项目(41276172, 41076111); 中国水产科学研究院黄海水产研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(20603022015017-2).

作者简介: 张继红(1969-), 研究员, 博士, 主要研究领域为贝类生理生态学及容量评估数值模型、养殖生态与综合养殖技术.
E-mail: zhangjh@ysfri.ac.cn

模型,可为虾夷扇贝养殖容量评估和增养殖产业的发展提供理论指导。

1 模型的建立

1.1 概念模型及模型中的函数

虾夷扇贝个体生长数值模型(DEB model)的概念模型见图 1。DEB 理论描述的生物个体包括 2 个状态变量:结构物质(structural body, 量化为体积, V)和存储能量(reserves, 量化为能量密度, $[E]$), 能量密度为单位结构体的储能。生长繁育动态过程可用 3 个公式来描述: (1)结构物质体积(structural volume, V)的生长; (2)存储能量(reserves, E)的动态过程; (3)分配于繁育中能量(energy to development and reproduction, E_R)的存储和利用。生长繁育的能量过程依赖于个体的表面积或者体积。DEB 理论也称为 k -原则模型, 假设贝类摄食吸收的能量首先储存在体内, 然后再进行维持、生长和繁殖的能量分配。储存的能量一部分(k)用于结构物质的生长和维持生命活动的能量, 另一部分($1-k$)用于繁殖(包括性腺发育)和维持繁育活动的能量。分配到繁殖活动的能量, 储存在性腺中, 在繁殖期转化为卵细胞等, 然后在产卵期排空。产卵依赖于 2 个参数: 性腺指数和水温。这 2 个参数的阈值可以用函数公式表达, 用于模型, 反映繁殖周期情况。达到阈值, 就开始产卵。在能量分配过程中, 结构物质维持能是第一位的。当长期处于饥饿状态使得存储能量密度低于结构物质维持能(P_M)时, 生物个体将消耗储存在性腺中的能量来维持生命活动; 性腺中储存的能量消耗之后, 就开始消耗结构物质, 结构物质的体积开始萎缩; 当存储能量所能提供的可利用能量低于 P_M 时, 生物个体死亡。

该模型包括贝类的摄食能、用于软体组织、性腺发育、维持生命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^[4, 13]。各函数字母代表的内容、单位和赋值见表 2, 表 2 中未包含的函数字母在表 1 中给出。DEB 理论应用 Van't Hoff-Arrhenius 方程来描述生理反应速率对温度的依赖关系, 这种 Arrhenius 温度依赖关系起源于统计的热力学, 是 Q_{10} 的变式。每种生物在特定

的温度范围内都有唯一的耐受温度, 如最适温度范围。在该最适温度范围内, 生理反应速率随着温度的升高呈指数增加; 在该温度范围之外(过高或者过低), 生理反应速率降低。测定某一温度条件下(参考温度)的生理反应速率, 根据温度依赖关系式, 获得不同环境温度条件下的生理反应速率。生理反应速率包括摄食率、吸收率、代谢率、结构物质的维持率、繁育的维持率等。

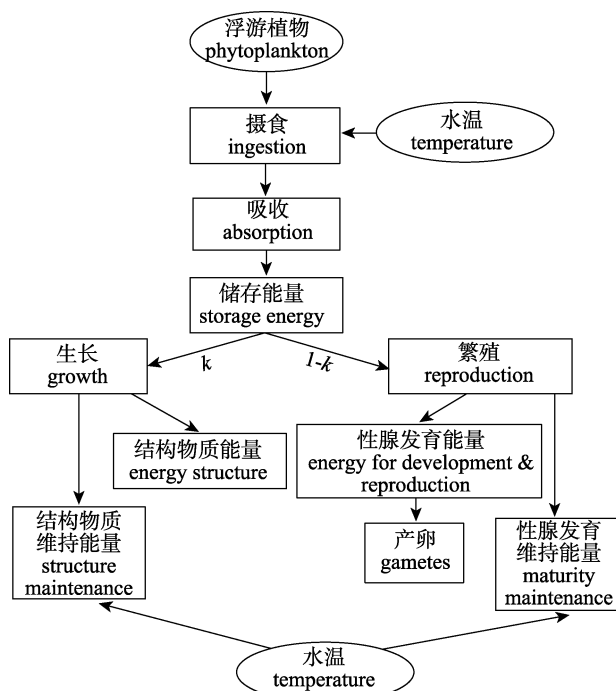


图 1 虾夷扇贝个体生长数值模型(DEB model)的概念图
强制函数为水温 and 叶绿素 a 浓度。

Fig. 1 The conceptual diagram of scallop individual DEB model
Forcing functions including water temperature and chlorophyll a concentration.

1.2 模型的状态变量和驱动因子

水温和叶绿素 a 浓度为模型的强制函数。虾夷扇贝软体部干重(DW, g)为模型的状态变量。桑沟湾的水温、叶绿素浓度以及虾夷扇贝生长数据来源于文献[14]。虾夷扇贝来源于同一批苗种, 在桑沟湾寻山集团有限公司所属海域筏式养殖。分别于 5 月、8 月、10 月、12 月跟踪监测虾夷扇贝的生长情况。每次随机取样 15~20 个, 分别测定扇贝的总湿重、壳长、软体部干重、性腺指数(性腺指数=性腺干重/软体部干重 $\times 100\%$)等参数。长海县虾夷扇贝筏式养殖区的水温及叶绿素 a 浓度

表 1 DEB 模型中所用的主要关系式
Tab. 1 List of mainly functions in the DEB model

描述 flux description	函数 equation
温度依赖关系 temperature dependence	$\dot{K}(T) = k_i \cdot \exp\left\{\frac{T_A}{T_i} - \frac{T_A}{T}\right\} \cdot \left(1 + \exp\left\{\frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_i}\right\} + \exp\left\{\frac{T_{AH}}{T_i} - \frac{T_{AH}}{T}\right\}\right)$ (1) 式中, $\dot{K}(T)$ 为水温为 T 时生物的生理反应速率; T 为水温($^{\circ}\text{C}$); T_i 为生理实验的参考温度($^{\circ}\text{C}$); k_i 为参考温度下生理反应速率的值
代谢率 catabolic rate	$\dot{P}_c = \frac{[E]}{[E_G] + k[E]} \times \left(\frac{[E_G] \cdot \{\dot{P}_{Am}\} \cdot V^{2/3}}{[E_M]} + [\dot{P}_M] \times V \right)$ (2) 式中, $[E]$ 为单位体积的储能($\text{J} \cdot \text{cm}^{-3}$), 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)
摄食行为 filtration behavior	
摄食率($\text{mg} \cdot \text{d}$) ingestion rate	$\dot{J}_x = f \cdot \{J_{xm}\} \cdot V^{2/3}$ (3)
吸收能量速率($\text{J} \cdot \text{d}^{-1}$) assimilation rate	$\dot{P}_A = AE \cdot \mu x \cdot \dot{J}_x = f \cdot \{\dot{P}_{Am}\} \cdot V^{2/3}$ (4) 式中, μx 为食物能量转换系数($\text{J} \cdot \text{mg}^{-1}$)
食物的功能性反应 functional response	$f = \frac{F}{F + F_H}$ (5) 式中, F 为环境中食物的浓度, 本文中的食物浓度指标采用叶绿素 a 浓度($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$)
维持率 maintenance rate	$\dot{P}_M = [\dot{P}_M] \cdot V$ (6)
繁育维持率 maturity maintenance rate	$\dot{P}_j = \min(V, V_p) \cdot [\dot{P}_M] \cdot \frac{1-k}{k}$ (7)
储能动力学 reserve dynamic	$\frac{dE}{dt} = \dot{P}_A - \dot{P}_c$ (8)
生物体积生长 bio-volume growth	$\frac{dV}{dt} = (k \cdot \dot{P}_c - \dot{P}_M) / [E_G]$ (9)
繁育储能动力学 reproductive reserve dynamic	$\frac{dE_R}{dt} = (1-k) \cdot \dot{P}_c - \dot{P}_j$ (10) 式中, E_R 为分配到繁育中的能量(J)
干重 dry tissue weight	$DW = \frac{E}{\mu_E} + \frac{K_R \cdot E_R}{\mu_E} + V \cdot \rho$ (11)

数据来源于 Yuan 等^[15], 虾夷扇贝生长数据来源于刘述锡等^[16]。虾夷扇贝取自长海县小长山岛筏式养殖区, 自 8 月开始逐月随机取虾夷扇贝 30 个, 测定虾夷扇贝的总湿重、壳长、性腺指数。软体部干重根据测定的软体部湿重(WW)与干重的经验公式计算: $DW=0.065WW$ ($R^2=0.967$, $n=36$)。

1.3 模型参数的获取

虾夷扇贝摄食生理参数来自于文献[14]; 模型 5 个基本参数, 包括形状系数 δ_m 、阿伦纽斯温度 T_A 参数、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 $[E_M]$ 来自于张继红等^[17]。其中, 采用壳长与软体部湿重回归法给出了形状系数 δ_m , 采用静水法测定了不同温度条件下虾夷扇贝的呼吸耗氧率, 给出了 T_A 参数, 采用饥饿法测定、计算了 $[P_M]$ 、 $[E_G]$ 和 $[E_M]$ 3 个参数。AE 取值参照 van der Veer 等^[18]。 K 和 k_R 采用模型调试法获取。模型参数见表 2。

1.4 模型的运行与验证

采用 STELLA 10.0 软件构建数值模型。桑沟湾虾夷扇贝的生长模拟从 5 月 1 日(第 0 天)开始到当年 12 月结束, 扇贝的初始值为: 软体部干重

表 2 虾夷扇贝生长模型的参数取值
Tab. 2 Parameters of the growth model of scallop *Patinopecten yessoensis*

参数 symbol	赋值 value	单位 dimension	参数描述 definition	数据来源 reference
$[E_G]$	3160	$J \cdot cm^{-3}$	形成单位体积结构物质所需的能量	[17]
$[E_M]$	2030	$J \cdot cm^{-3}$	最大单位体积储能	[17]
k	0.62	—	能量分配系数(用于生长和生命维持的能量占总吸收能量的比例) fraction of catabolic flux to growth and maintenance	模型调试 model adjustment
k_R	0.7	—	固定在卵中的生殖储备比例	模型调试 model adjustment
V_p	0.6	cm^3	结构物质的体积	本文 this study
δ_m	0.32	—	形状系数	[17]
$\{J_{xm}\}$	560	$J \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$	单位体表面积最大摄食率	[14]
$\{\dot{P}_{Am}\}$	420	$J \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$	单位体表面积最大吸收率	根据吸收效率计算 calculated on the AE
$\{\dot{P}_M\}$	22	$J \cdot cm^{-3} \cdot d^{-1}$	单位体积维持耗能率	[17]
T_I	289	K	参考温度	[17]
T_A	4160	K	阿伦纽斯温度	[17]
T_H	293	K	温度耐受上限	[17]
T_L	273	K	温度耐受下限	[17]
T_{AL}	35000	K	生理代谢率下降的阿伦纽斯温度下限	[17]
T_{AH}	75000	K	生理代谢率下降的阿伦纽斯温度上限	[17]
μ_E	28000	$J \cdot g^{-1}$	储备能量的含量	根据文献计算 calculated on the basis of [17]
ρ	0.18	$g \cdot cm^{-3}$	单位体积软体部干重	根据文献[17]计算 calculated on the basis of [17]
F_H	2.60	$mg \cdot m^{-3}$ (叶绿素 a chlorophyll a)	半饱和常数	[14]
AE	0.75	—	吸收效率	[18]

0.13 g、壳高为 34.5 mm、生殖腺干重为 0 g。长海海域的模拟从 8 月初开始到次年的 7 月结束, 1 龄、2 龄、3 龄 3 种规格虾夷扇贝的壳长分别为 21.9 mm、52.6 mm 和 64.3 mm, 软体部干重的初始值分别为 0.08 g、1.00 g 和 2.11 g; 生殖腺干重分别为 0 g、0.05 g 和 0.11 g。计算步长设为 1 d, 桑沟湾和长海海域的模拟时长分别为 210 d 和 360 d。以桑沟湾虾夷扇贝的生长作为模拟值, 以长海县筏式养殖区 1 龄、2 龄、3 龄 3 个规格虾夷扇贝的生长作为模型的验证。

1.5 模型参数的敏感性、模拟结果准确性及扇贝生长限制性分析

1.5.1 敏感性分析 依据 Majkowski^[19]的方法, 采用 Stella 软件中的敏感性分析模块, 对桑沟湾

虾夷扇贝 210 d 的软体部干重(DW)进行敏感性分析。 i 为模型中与 DW 有关的生物参数, i 改变 10%, 用模型输出结果(DW)的相对变化来进行敏感性分析, 敏感性指数的计算公式如下:

$$S = \frac{1}{n} \sum \frac{x_{i,t} - x_t^0}{x_t^0}$$

式中, n 为模型模拟的天数, x_t^0 为在时间 t 时的软体部干重模拟结果, $x_{i,t}$ 为在时间 t 时参数 i 改变后的模型输出结果, 取+10%和-10%两次变化输出结果变化的平均值作为敏感性指标。通常参数改变 10%, $S < 100\%$, 视为模型比较稳定, 参数的不确定性和初始值的赋值对模型状态变量的放大作用不显著。

1.5.2 模型模拟情况的检验 预测值(Y)和观测

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^[20]。

1.5.3 扇贝生长限制性分析 根据公式(5), 在食物半饱和和常数一定的情况下, 食物的功能性反应 f 值依据环境中食物浓度而变化, 可以反映外界环境中食物对虾夷扇贝能量获得及生长的影响情况; f 值介于0~1, 值越小, 说明对扇贝获取能量的限制性越大^[21]。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。依据公式(1), T -dependence的值 >0 , 值越小, 说明水温对扇贝生长的限制性越大, 并且, T -dependence的最大值出现在外界水温为最适温度时。能量密度比 e ($e=[E]/[E_M]$)为贝类体内的相对能量密度, 反映了贝类的能量获得情况^[22], 通常食物为限制因子时, e 值的变化趋势会与 f 值相近, 否则, e 值将与 f 值偏离。

2 结果与分析

2.1 环境参数的变化

如图2所示, 对于取样站点, 除12月外, 其他3个月的桑沟湾叶绿素a浓度均高于长海海域。水温都是在8月出现最高值, 长海海域的峰值为24.3℃, 桑沟湾为26.7℃。

2.2 虾夷扇贝壳壳高及软体部的生长

桑沟湾、长海县虾夷扇贝的生长情况和生长模拟结果, 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如图3所示。结果显示, 桑沟湾模拟结果与实测结果的相

关性较好, 模拟值与实测值呈显著线性相关关系($R^2=0.9636$, $P<0.01$), 且其回归直线与 $Y=X$ 直线较为接近, 模拟值与实测值没有显著性差异($P>0.05$); 长海海域大、中、小3种规格模拟值与实测值均呈显著线性相关, 相关系数(R^2)分别为0.898, 0.695, 0.803 ($P<0.05$)。相对来讲, 1龄贝(小规格, S)的模拟效果最好, 其次是3龄贝(大规格, B), 2龄贝(中规格, M)的模拟效果最差(图3)。小规格和大规格扇贝的回归直线均与 $Y=X$ 直线较为接近, 模拟值与实测值之间没有显著性差异(小规格: $P>0.05$, 大规格: $P>0.05$); 相比之下, 中规格扇贝的模拟结果不是很好, $P<0.05$, 差异显著。总体来讲, 该模型能够较好地模拟并反映虾夷扇贝软体部干重随养殖时间的变化情况。

2.3 虾夷扇贝能量分配

根据公式(11), 虾夷扇贝软体部的重量包括结构物质、生殖系统和存储物质。图4所示为长海海域大规格虾夷扇贝这3部分的能量分配模拟结果的时间序列。总体来讲, 分配到虾夷扇贝结构物质中的能量占绝对优势, 为70%~85%。在养殖的初期40 d, 分配到生殖系统的能量很少, 之后, 随着时间的推移, 分配到生殖的能量缓慢增加。在40~240 d期间, 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30%降至5.2%, 生殖系统在240 d增至最大, 为16%, 然后产卵排放。

2.4 虾夷扇贝生长的限制因子

食物的功能性反应 f 值、温度依赖关系 T -dependence和能量密度比 e 的结果见图5。在桑沟湾, 在模拟的30~145 d(即6月1日至9月25日)

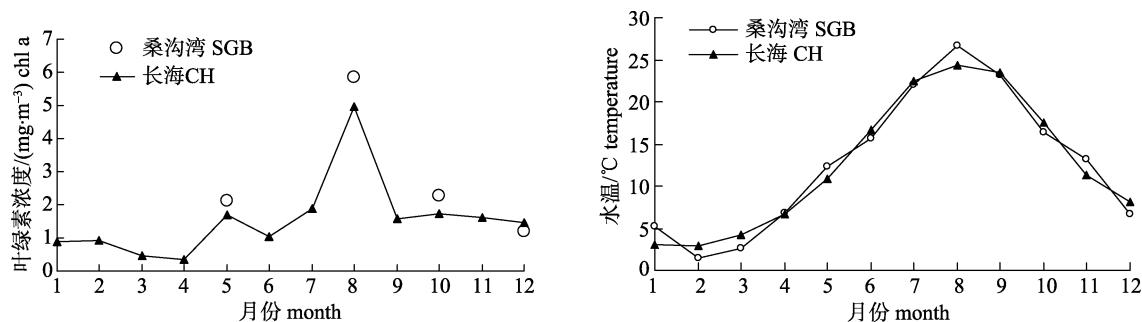


图2 模型强制函数——叶绿素浓度和水温的监测数据

Fig. 2 Observed data of chlorophyll a concentration and temperature which used to force the model

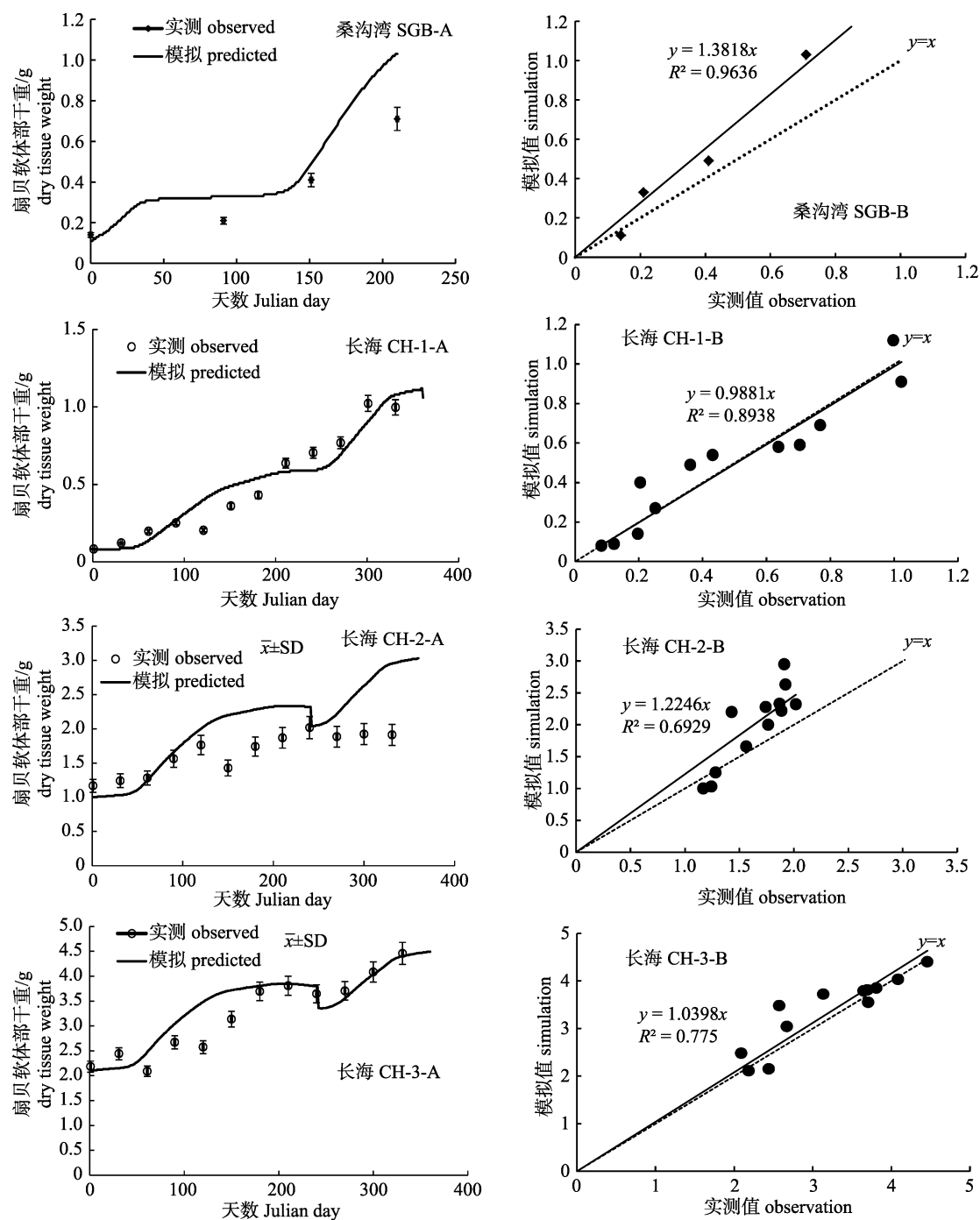


图 3 桑沟湾(SGB)和长海(CH)虾夷扇贝软体部干重实际测定与模型模拟结果的比较

A 为软体部干重模拟结果与实测结果的对比; B 为模拟结果与实测的回归分析. CH-1, CH-2, CH-3 分别为长海海域 1 龄贝、2 龄贝、3 龄贝.

Fig. 3 Comparison of observations (dots) and simulations (line) of dry tissue weight in the scallop *Patinopecten yessoensis* in Sang Bay (SGB) and Changhai (CH)

A. Comparing simulations with observations of dry tissue weight; B. Regression of simulations and observations. CH-1, CH-2 and CH-3 represent the scallops of 1 yr, 2 yrs, 3 yrs age in Changhai, respectively.

期间, T -dependence 值小于 f 值, 即水温限制强于食物; 尤其是在 45~125 d 期间, 近 85 d 的时间,

T -dependence 值 < 0.1 , 受 20°C 以上较高水温的影响, 虾夷扇贝几乎停止生长。在水温限制强烈期

间, e 值与 f 值驱离较大, 之后尽管二者逐渐趋近, 但是, 受食物和水温双重限制, 使得 e 值呈现下降的趋势。

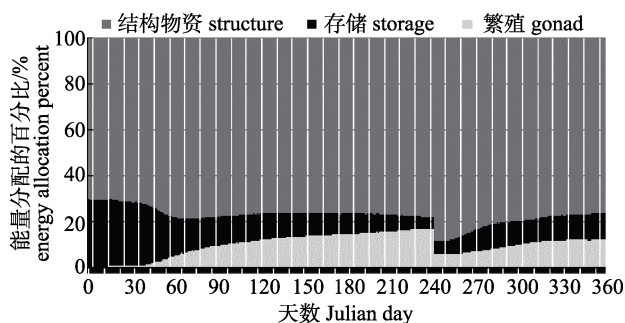


图4 大规格(3龄)虾夷扇贝能量分配情况

Fig. 4 Energy allocation of three-year-old scallop *Patinopecten yessoensis*

在长海海域, f 值的时间序列变化曲线呈“M”型, 在6月20日至9月15日(模拟的0~40 d和320~360 d)表现出强烈的温度限制; 而食物限制贯穿于整个养殖期间, 最低值出现在模拟的第240天(3月30日); 在模拟的40~320 d(9月15日至次年的6月20日), f 值小于 T -dependence, 也就是食物的限制性强于水温的限制, 并且 e 值的变化趋势与 f 值相近, 也反映出在这期间食物限制是影响贝类体内能量存储的关键因素。

2.5 模型敏感性分析

模型中各参数的敏感性指数 $S < 100\%$, 显示该模型比较稳定, 参数的不确定性和初始值的赋值对模型状态变量的放大作用不显著(图6)。分析结果显示与摄食相关的参数的敏感性较大。敏感度指

数排前3位的是 k , P_{Am} , X_k 和 E_G , 对虾夷扇贝生长的影响较大。如果 k 或 P_{Am} 或 X_k 改变10%, 虾夷扇贝软体部干重将分别改变18.1%、13.47%和7.73%。 K_R , E_M 以及 V_p 的敏感性较低, 改变10%, 虾夷扇贝软体部干重仅分别改变1.77%、0.44%和0.01%。

3 讨论

3.1 模型构建

DEB理论是基于能量代谢的物理、化学特性而建立的^[23], 其优点是: (1)体现了生物能量代谢的普遍性规律, 作为一个基础平台, 可量化生物个体不同生活史阶段的能量流动; (2)根据同一模型, 只要测定不同种类的参数值, 就可以用于种间及种内个体生长差异及能量分配策略的比较研究; (3)可以反映环境条件(水温和饵料)对生物能量收支的影响。本研究以桑沟湾筏式养殖的虾夷扇贝为研究对象, 利用STELLA软件建立了个体生长模型。通过模拟值与实测值的比较, 证实了模型的模拟预测结果的可靠性。基于该模型, 通过参数的改变, 可以用来模拟及预测其他海域及其他种类贝类的生长。

3.2 模型参数赋值

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。本文的主要参数来自于生理实验及现场监测结果, 以便提高模型参数的准确性。然而对于 k 值, 很难通过直接的方法测定。 k 值通常在0.1~0.9^[18]。在本模型中, k 值是通过模型模拟情况而调整给出的, 这种参数的给出方法,

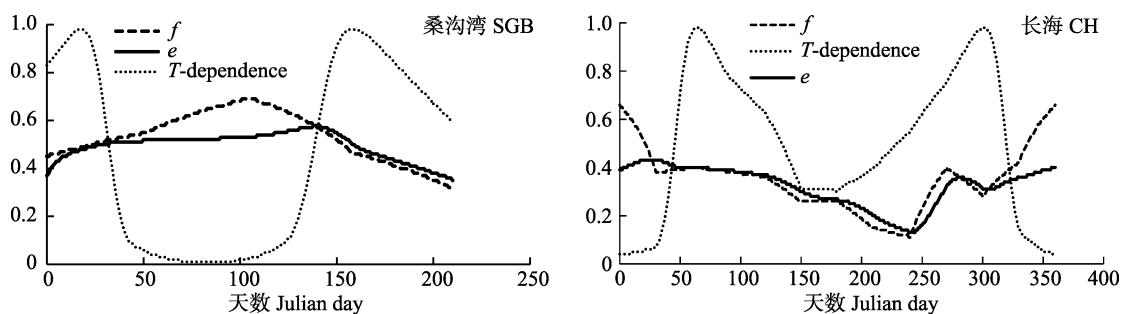


图5 桑沟湾(XS)和长海(CH)1龄虾夷扇贝的模拟 f 值、能量密度比例 e ($e=[E]/[E_M]$) 以及温度依赖关系(T -dependence)随时间变化情况

Fig. 5 Analysis of simulated functional response, scaled energy density and T -dependence of the model for one-year-old scallop in Sungo Bay (XS) and Changhai (CH)

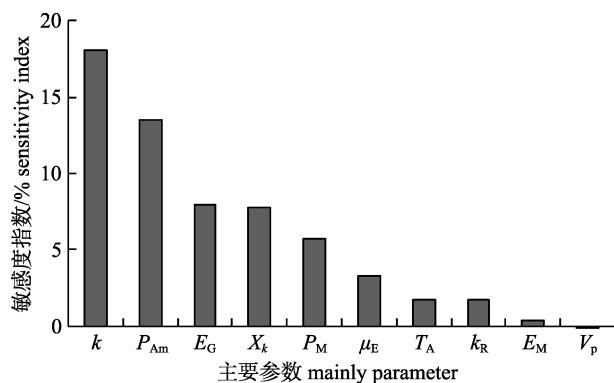


图 6 DEB 模型参数的敏感性分析结果

Fig. 6 Sensitivity index computed for DEB mainly parameters

在其他报道中已证实是可行的^[13]。本研究通过模型的多次运转、调试,最终给出了虾夷扇贝的 k 值为 0.62。从已有的研究报道来看, k 值的赋值是比较麻烦和困难的,对于同一种类 k 值也存在差异。例如,对于长牡蛎(*Crassostrea gigas*)的 DEB 模型, Pouvreau 等^[22]取的 k 值为 0.45,数据来源于 van der Veer 等^[18]的研究报道; Ren 等^[13]取的 k 值为 0.65。 k 值不同是由于食物导致的生殖腺与软体部比值的差异,还是由于同一种类之间的个体差异所导致的,尚不确定^[23]。

3.3 敏感性分析

模型参数的质量可以通过敏感性分析来检测^[19, 24]。从本研究的敏感性分析结果可以看出,能量分配系数 k 以及食物摄食能力有关参数,如最大体表面积吸收率 P_{Am} 、半饱和常数 X_k ,对虾夷扇贝生长模型都有着非常大的影响。例如, P_{Am} 提高 10%,贝类生长可增加 13%。因此,这些参数应谨慎赋值。

3.4 误差来源分析

从模型的模拟结果来看,1 龄贝、3 龄贝的模拟结果较好,模拟值与实测值的线性相关系数(R^2)分别为 0.898 和 0.803,高于 2 龄贝的相关系数($R^2=0.695$)。对于 2 龄贝,模拟值在 270 d 后高于实测值。从实测结果来看,经过 1 年的养殖,1 龄贝、3 龄贝软体部干重分别增加了 0.91 g 和 2.28 g,而 2 龄贝仅增加 0.74 g。而刘述锡等^[16]的研究结果显示,2009 年 8 月至 2010 年 7 月浮筏养殖虾夷扇贝 2 龄贝、3 龄贝的增长较快,湿重分别增加 37.80 g 和 54.07 g,高于 1 龄贝的 14.69 g。因此,

本研究认为 2 龄贝模拟结果的偏差可能与实测值有关,如取样误差或者是其他原因导致 2 龄贝生长出现了停滞。

3.5 模拟作用

在筏式养殖的 1 周年中,虾夷扇贝的生长受食物和水温的双重限制。尤其是在夏季,高温对虾夷扇贝生长的限制性非常强烈。在桑沟湾,夏季高温使得虾夷扇贝几乎停止生长。温度升高,将影响虾夷扇贝在桑沟湾的生长甚至存活。另外,值得注意的是,长海海域在 360 d 中有 280 d(9 月 10 日至次年的 4 月底)食物的限制性都大于水温的限制性。由此推断,虾夷扇贝的养殖密度过大,已经超出了海域的养殖容量。建议降低养殖密度,以促进贝类的生长。另外,从能量分配的情况来看,虽然存储的能量一度降低到 5.2%,但并未出现负值,可见,食物限制并未使得虾夷扇贝存储能量耗尽以至于影响生殖或消耗结构物质。本研究认为,食物限制只是减缓了虾夷扇贝的生长速度,未影响虾夷扇贝的生理状态或造成结构物质损伤。

参考文献:

- [1] van der Veer H W, Kooijmanb S A L M, van der Meera J. Intra- and interspecies comparison of energy flow in North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets[J]. J Sea Res, 2001, 45(3-4): 303-320.
- [2] Wijsman J W M, Smaal A C. Growth of cockles (*Cerastoderma edule*) in the Oosterschelde described by a Dynamic Energy Budget model[J]. J Sea Res, 2011, 66(4): 372-380.
- [3] Serpa D, Pousãoferreira P, Caetano M, et al. A coupled biogeochemical-Dynamic Energy Budget model as a tool for managing fish production ponds[J]. Sci Total Environ, 2013, 463-464: 861-874.
- [4] Bourlès Y. Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond[J]. J Sea Res, 2009, 62: 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]. J Sea Res, 2011, 66: 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]. J Sea Res, 2011, 66: 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: 306–320.
- [8] Sato T, Imazu Y, Sakawa T, et al. Modelling of integrated marine ecosystem including the generation-tracing type scallop growth model[J]. *Ecol Model*, 2007, 208: 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 Barhamarco Lagoon, Italy[J]. *Estuar, Coast Shelf Sci*, 2008, 79: 187–203.
- [10] Thomas Y, Mazurié J, Alunno-Bruscia M, et al. Modelling spatio-temporal variability of *Mytilus edulis* (L.) growth by forcing a dynamic energy budget model with satellite-derived environmental data[J]. *J Sea Res*, 2011, 66: 308–317.
- [11] Wang Q C. The introduction of Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* and its farming prospect in Northern China[J]. *Fisheries Science*, 1984, 3(4): 24–27. [王庆成. 虾夷扇贝的引进及其在我国北方培养前景[J]. *水产科学*, 1984, 3(4): 24–27.]
- [12] Teng W M, Li W J, Zhang M, et al. Isolation, identification and pathogenicity of *Vibrio chagasii* from *Patinopecten yessoensis*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(6): 937–943. [滕炜鸣, 李文姬, 张明, 等. 虾夷扇贝脓胞病原的分离、鉴定与致病性[J]. *水产学报*, 2012, 36(6): 937–943.]
- [13] Ren J S, Schiel D R. A dynamic energy budget model: parameterization and application to the pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand waters[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2008, 361: 42–48.
- [14] Niu Y L. Study on seasonal variation of the C、N、P、Si budget of the bivalves in Sungo Bay[D]. Zhoushan: Zhejiang Ocean University, 2014. [牛亚丽. 桑沟湾滤食性贝类碳、氮、磷、硅元素收支的季节变化研究[D]. 舟山: 浙江海洋学院, 2014]
- [15] Yuan X T, Zhang M J, Liang Y B, et al. Self-pollutant loading from a suspension aquaculture system of Japanese scallop (*Patinopecten yessoensis*) in the Changhai sea area, Northern Yellow Sea of China[J]. *Aquaculture*, 2010, 304: 79–87.
- [16] Liu S X, Cui J Y, Lin Y, et al. Effects of self-thinning in the sea of raft culture of *Patinopecten yessoensis*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(10): 1513–1520. [刘述锡, 崔金元, 林勇, 等. 浮筏养殖虾夷扇贝的自然稀疏效应[J]. *水产学报*, 2013, 37(10): 1513–1520.]
- [17] 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. [张继红, 吴文广, 徐东, 等. 虾夷扇贝动态能量收支模型 Dynamic Energy Budget (DEB)参数的测定[J]. *水产学报*, 2016, 40(5): 703–710].
- [18] 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]. *J Sea Res*, 2006, 56: 107–124.
- [19] Majkowski J. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management[C]// Pauly D, Murphy G I. *Theory and Management of Tropical Fisheries*. Manila: ICLARM Conf Proc, 1982: 149–165.
- [20] Gangnery A, Bacher C, Buestel D. Modelling oyster population dynamics in a Mediterranean coastal lagoon (Thau, France): sensitivity of marketable production to environmental conditions[J]. *Aquaculture*, 2004, 230: 323–347.
- [21] van der Meer J. An introduction to dynamic energy budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation[J]. *J Sea Res*, 2006, 56: 85–102.
- [22] Pouvreau S, Bourles Y, Lefebvre S, et al. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions[J]. *J Sea Res*, 2006, 56: 156–167.
- [23] Kooijman S A L M. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*[M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [24] Bacher C, Gangnery A. Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations[J]. *J Sea Res*, 2006, 56: 140–155.

A dynamic energy budget (DEB) growth model for Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* cultured in China

ZHANG Jihong^{1,2}, WU Wenguang¹, LIU Yi^{1,2}, LIN Fan^{1,2}, WANG Wei^{1,2}, NIU Yali¹

1. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
2. Laboratory for Marine Fisheries and Aquaculture, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266200, China

Abstract: The dynamic energy budget (DEB) theory is a mechanistic theory of metabolism that captures the flows of energy and matter throughout the entire lifecycle of an organism. A DEB model of an individual organism describes the rates at which the organism assimilates and utilizes energy for maintenance, growth and reproduction, as functions of the state of the organism and its environment. The purpose of the present paper is to setup a DEB model for Japanese scallop *Patinopecten yessoensis*, the main mariculture species of northern China, in order to understand the energy distribution characteristics of the scallop and to analysis the influence of temperature and food availability on its growth and reproduction. The model depends on seawater temperature and food density (chlorophyll-a concentration), as forcing variables. The key DEB parameter values for the scallop were calculated based on previous experiments in our laboratory. We calibrated and validated with stage data for mariculture efforts in Sungo Bay from May to December 2013, and for small-, middle- and large-sized scallop from Changhai, China, from August 2007 to July 2008. The DEB model developed here showed good growth simulations and provided an extensive description of the energetic allocation of *P. yessoensis* throughout its growth span. Meanwhile, it was demonstrated that, in summer, seawater temperature was the main limiting factor for scallop growth. Especially in Sungo Bay, at days 45–125 (nearly 85 days' duration), the value of T-dependence was very low, as scallop growth was limited by water temperature, and the scallop almost ceased to grow at this stage. In Changhai, at days 40–320, food limitation was stronger than the temperature restriction, which proved that mariculture densities might become overloaded. The results of the sensitivity analysis showed the model was relatively sensitive to changes in K , P_{AM} and X_k . For example, as P_{AM} increased by 10%, the growth of the scallop could be increased by 13%. Therefore, the sensitivity of these parameters can have a great impact on the results of the model, thus it is crucial to have accurate measurements of the parameters.

Key words: *Patinopecten yessoensis*; dynamic energy budget theory; modelling; food availability; seawater temperature; individual growth; mariculture

Corresponding author: ZHANG Jihong. E-mail: zhangjh@ysfri.ac.cn