

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20190409001

http://www.yykxjz.cn/

董世鹏, 蔺凡, 姜妮妮, 杜美荣, 高亚平, 王晓芹, 李凤雪, 侯兴, 蒋增杰. 胶州湾菲律宾蛤仔个体生长模型的构建与验证. 渔业科学进展, 2020, 41(4): 94-101

Dong SP, Lin F, Jiang WW, Du MR, Gao YP, Wang XQ, Li FX, Hou X, Jiang ZJ. Simulation and validation of Manila clam *Ruditapes philippinarum* growth with a DEB-based individual growth model in Jiaozhou Bay. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(4): 94-101

## 胶州湾菲律宾蛤仔个体生长模型的构建与验证\*

董世鹏<sup>1,2</sup> 蔺凡<sup>2</sup> 姜妮妮<sup>2</sup> 杜美荣<sup>2</sup> 高亚平<sup>2</sup>  
王晓芹<sup>2</sup> 李凤雪<sup>1,2</sup> 侯兴<sup>1,2</sup> 蒋增杰<sup>2,3①</sup>

(1. 上海海洋大学 水产科学国家级实验教学示范中心 上海 201306;

2. 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可持续发展重点实验室 青岛 266071;

3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 青岛 266071)

**摘要** 为更好地掌握胶州湾菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)的动态生长情况,本研究基于动态能量收支(Dynamic energy budget, DEB)理论,利用python软件构建了菲律宾蛤仔的个体生长模型,以2018年4月24日~2019年1月9日观测的胶州湾海域叶绿素 $a$ 和水温为强制函数,通过现场实验和已有文献报道获取模型参数,模拟了菲律宾蛤仔软体组织质量和壳长的生长情况,并根据胶州湾海域菲律宾蛤仔生长的实测数据对模型进行了验证。结果表明,构建的个体生长模型能够很好地模拟胶州湾海域菲律宾蛤仔软体组织干重和壳长的生长,软体组织干重和壳长的模拟值与实测值呈显著线性相关关系( $P < 0.01$ ), $R^2$ 分别为0.9374和0.9168。敏感度指数最高的是阿伦纽斯温度 $T_A$ 和参考温度 $T_1$ ,如果 $T_A$ 和 $T_1$ 分别改变10%,菲律宾蛤仔软体组织干重增加高达8.86%。研究结果为后续开展基于生态系统动力学模型的养殖容量动态评估提供了基础模块和数据支撑。

**关键词** 菲律宾蛤仔; 动态能量收支; 软体组织干重; 壳长; 胶州湾

**中图分类号** S967.2 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2020)04-0094-08

菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)是世界性养殖贝类,也是我国单种产量最高的养殖贝类,年产量超过300万t,占世界总产量的90%(闫喜武等,2017)。近年来,菲律宾蛤仔养殖产业发展迅速,在提高渔民收入、提升海域生态系统服务功能等方面发挥了重要作用(阎希柱,2009; Chauvaud *et al.*, 2003; Yang *et al.*, 2013; 吴亚林等,2018)。在规模化养殖情

况下,菲律宾蛤仔的生长情况是关系到经济效益高低的关键因素,生长模型是反映贝类个体生长规律性变化的有效工具。依据模型建立的方法,贝类生长模型主要分为纯粹生长曲线模型、经验统计模型、生理化学模型和生态生理模型四大类。纯粹生长曲线模型是采用数学方程或数学模型来描述贝类壳高、壳长、壳宽、肉重等生长相关性状随时间和年龄的变化规律,

\* 科技部政府间国际科技创新合作重点专项(2017YFE0118300)、国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(41761134052)、青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室渔业科技青年人才计划项目(2018-MFS-T13)和现代农业产业技术体系(CARS-49)共同资助 [This work was supported by Key Program for International Cooperation on Scientific and Technological Innovation, Ministry of Science and Technology (2017YFE0118300); International Cooperation and Exchange of the National Natural Science Foundation of China (41761134052); Youth Talent Program Supported by Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao)(2018-MFS-T13), and China Agriculture Research System (CARS-49)]. 董世鹏, E-mail: 742119697@qq.com

① 通讯作者: 蒋增杰, 研究员, E-mail: jiangzj@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2019-04-09, 收修改稿日期: 2019-05-05

根据方程在坐标图上画出生长相关性状随时间变化的生长曲线模型, 主要包括Brody、von Bertalanffy、Gompertz、Logistic和Richards等生长模型。纯粹生长曲线模型未将贝类生长与环境条件关联, 因此, 不适用于自然海区养殖生物的研究(Urban, 2002)。经验统计模型是通过统计学方法建立的贝类生长速率与饵料浓度、质量、温度等环境条件的回归方程, 其有助于解释影响贝类生长的主要环境要素, 但未考虑贝类的生态生理学和适应力, 也无法反映贝类生理活动与环境要素之间的反馈作用(Gouilletquer *et al*, 1988)。生理生态模型适用于许多食物质量起决定作用的生物个体模型, 比如, Powell等(2002)模拟了长牡蛎(*Crassostrea gigas*)浮游幼体体内的碳水化合物、脂类、蛋白质和灰分的含量变化, 分别模拟了幼虫体重和壳长的生长, 考虑了遗传差异和卵的质量对发育的影响。生态生理学模型是对贝类生长增量或能量收支方程中的各项生理活动分别进行模拟后组合成的模型, 对摄食行为进行较细致的刻化, 可以动态地反映贝类摄食与饵料供应(丰度和质量)的相互反馈作用。目前, 应用最多的生态生理学模型是基于生长余力(Scope for growth)概念建立的SFG模型和基于个体动态能量收支(Dynamic energy budget)理论的DEB模型(Bayne *et al*, 1978; Kooijman, 2000)。SFG模型能够较全面地反映出能量分配及各因素对能量分配的影响, 可以较好地预测贝类的生长, 但未能将贝类软体组织和贝壳有机质之间的能量分开。DEB模型整合了物种所采取的能量分配策略, 可以根据水温和食物密度等环境变量的变化预测生长情况(如个体生长和繁殖潜力)(van der Meer, 2006; Filgueira *et al*, 2011; Sarà *et al*, 2013)。DEB模型的重要假设是 $k$ -原则, 储存能量一部分( $k$ )用于结构物质的生长和维持生命活动, 剩余部分( $1-k$ )用于繁殖和维持繁育活动, 更适合预测双壳贝类的生长和繁殖状态。

胶州湾是我国北方重要的菲律宾蛤仔规模化养殖海湾, 菲律宾蛤仔年产量高达32.5万t, 占胶州湾海水养殖总产量的90%以上(张明亮, 2008; 过锋等, 2012), 菲律宾蛤仔养殖产业的健康可持续发展对于充分发挥胶州湾的生态服务功能至关重要。据了解, 该湾的菲律宾蛤仔播种规格为2000~3000粒/kg, 播种密度为750~1000kg/亩, 播苗时间为每年的4~5月份, 经7~8个月的养成后采收。构建个体生长模型, 对于准确掌握胶州湾菲律宾蛤仔的动态生长情况, 更好地指导生产实践具有重要的理论和现实意义。本研究采用python软件构建基于动态能量收支理论的菲律宾蛤仔个体生长模型, 重点关注食物(以叶绿素 $a$ 表征)和水温对菲律宾蛤仔能量获取(摄食)和能量消

耗(维持、生长和繁殖)过程的影响, 根据菲律宾蛤仔野外生长实测数据与模拟数据的互较进行部分参数的优化调整, 旨在模拟胶州湾菲律宾蛤仔个体的动态生长过程, 为胶州湾菲律宾蛤仔的养殖容量评估和适应性管理提供决策支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究海域

胶州湾(35°38'~36°18'N, 120°04'~120°23'E)位于山东半岛南岸的西部, 濒临南黄海西部, 为中型半封闭的浅海湾, 呈扇形, 南北长约为33.3 km, 东西宽约为27.8 km, 总面积约为362 km<sup>2</sup>, 潮间带滩涂面积约为125 km<sup>2</sup>, 平均水深为7 m。

### 1.2 环境参数

于2018年4月24日~2019年1月9日, 对胶州湾菲律宾的蛤仔生长情况和环境参数进行了跟踪监测。在蛤仔养殖区的水温和叶绿素 $a$ 浓度连续观测, 数据采用自容式浊度叶绿素仪(INFINITY-CLW, 日本)采集。自动记录采样模式设定为“脉冲”模式, 每隔4 h进行1次数据监测, 每次监测3组数据, 每组数据间隔时间为10 min, 将3组数据取平均值, 记为该时间点的数据。王雪(2014)研究表明, 胶州湾海域表底层主要环境因子差异不显著, 表底温差小。使用3 m的尼龙绳将叶绿素仪拴在船的尾柱上, 船只通过船锚固定在蛤仔养殖区的预定位置(36°11'14.0"N, 120°15'2.9"E), 叶绿素仪的放置水层为水下1.5 m。

### 1.3 菲律宾蛤仔生长数据

菲律宾蛤仔来源于胶州湾沿岸农场底播养殖的同一批苗种。菲律宾蛤仔苗种的初始平均壳长为(0.93±0.10) cm, 平均软体组织干重为0.02 g, 2018年4月播种到海区底部, 水深为4~7 m。实验期间, 每30 d左右随机取30~50个蛤仔进行生长数据测定, 生长数据主要包括软体组织干重(g)、软体组织湿重(g)、壳长(cm)、壳宽(cm)和壳高(cm)。

### 1.4 模型函数和参数

本研究使用的动态能量收支模型是基于动态能量收支理论建立的, 生长和繁殖的动态可以通过3个部分进行描述: 结构体积( $V$ )、储备能量( $E$ )、繁育能量( $E_R$ )。假定同化能量首先存储于体内, 然后在遵循 $k$ -原则的情况下进行维持、生长和繁殖的能量分配。模型的主要函数及参数的含义见表1和表2。Yokogawa (1998)研究表明, 不同海域养殖菲律宾蛤仔

的形状差异显著。本研究采用壳长和软体组织湿重回归法计算形状系数 $\delta_M$ 。半饱和和常数 $F_H$ 基于模型校准获得，其他参数的取值主要来源于文献(Deslous-Paoli

*et al*, 1988; Laruelle, 1999; Park *et al*, 2004; 张继红等, 2005; Kooijman, 2006; van der Veer *et al*, 2006; Flye-Sainte-Marie, 2008; Kooijman *et al*, 2008)。

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

定义 Definition	方程 Equation
温度依赖关系 Temperature dependence	$k(T) = k_0 \exp\left\{\frac{T_A - T_A}{T_0 - T}\right\} \left(1 + \exp\left\{\frac{T_{AL} - T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_L}\right\} + \exp\left\{\frac{T_{AH} - T_{AH}}{T} - \frac{T_{AH}}{T_H}\right\}\right)^{-1}$
代谢率 Catabolic rate	$p_C = k(T) \frac{E}{[E_G] + \kappa \cdot \frac{E}{V}} \left( \frac{[E_G] \cdot \{P_{Am}\} \cdot V^{\frac{2}{3}}}{[E_M]} + [P_M] \cdot V \right)$
摄食率 Ingestion rate	$J_X = \{J_{Xm}\} \cdot f \cdot V^{2/3}$
摄食同化率 Assimilation rate	$p_A = k(T) \cdot f \cdot \{P_{Am}\} \cdot V^{2/3}$
食物的功能性反应 Functional response	$f = \frac{F}{F + FH}$
维持率 Maintenance rate	$p_M = k(T) \cdot [P_M] \cdot V$
繁育维持率 Maturity maintenance rate	$p_J = k(T) \cdot \min(V, V_P) \cdot [P_M] \cdot \left(\frac{1 - \kappa}{\kappa}\right)$
储能区变化率 Reserve dynamic	$\frac{dE}{dt} = p_A - p_C$
繁育储能变化率 Reproductive reserve dynamic	$\frac{dE_R}{dt} = (1 - \kappa)p_C - p_J$
体积增长储能变化率 Biovolume growth	$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \cdot p_C - p_M}{[E_G]}$
体积 Volume	$V = \frac{E_V}{[E_G]}$
软体干重 Dry tissue weight	$DFW = \frac{E}{\mu_E} + \frac{K_R \cdot E_R}{\mu_E} + V \cdot \rho$

### 1.5 模型运行与验证

使用 python 2.7 软件进行模型模拟。状态变量的初始值由第 1 次采样的测量值估算，繁育储能  $E_R$  的初始值设为 0。水温(°C)和叶绿素  $a$  浓度(μg/L)是模型运行的强制函数。胶州湾菲律宾蛤仔的生长模拟从 2018 年 4 月 24 日~2019 年 1 月 9 日，步长为 1 d，共计运行 260 d。以逐月获得的菲律宾蛤仔生长数据(壳长和软体组织干重)作为模型的验证。

### 1.6 敏感性分析

为了探索模型在不同环境中的适应性，使用 Majkowski(1982)的方法进行参数敏感性分析。每次运行模型时，增加或减少与模型输出结果相关的单个参数的固定百分比，然后比较模型输出结果的相对变化。敏感性指数的计算公式如下：

$$D_i = \frac{1}{n} \sum \frac{X_{i,t} - X_t^0}{X_t^0}$$

式中， $D_i$  为敏感性指数， $n$  为模型模拟的天数， $X_{i,t}$  为在模拟  $t$  天时模型输出结果， $X_t^0$  为模拟  $t$  天时参数改变固定百分比后的模型输出结果。

对胶州湾菲律宾蛤仔 260 d 的软体组织干重进行敏感性分析，增加或减少参数 10% 后模型输出结果变化的平均值为敏感度指标。比较各模型参数敏感性指标的相对值，确定各参数的相对影响程度。

## 2 结果与分析

### 2.1 胶州湾表层水体水温和叶绿素 $a$ 的连续性变化情况

2018 年 4 月 24 日~2019 年 1 月 9 日胶州湾菲律

表 2 菲律宾蛤仔 DEB 模型的参数取值  
Tab.2 Parameters of the DEB model of clam *Ruditapes philippinarum*

参数 Parameter	符号 Symbol	单位 Unit	数值 Value	参考文献 Reference
单位体积结构物质所需能量 Volume-specific costs for structure	$[E_G]$	J/cm <sup>3</sup>	1900	van der Veer 等(2006)
最大单位体积储能 Maximum storage density	$[E_M]$	J/cm <sup>3</sup>	2085	van der Veer 等(2006)
结构维持以及生长能量比例 Fraction of catabolic flux to growth and maintenance	$\kappa$	—	0.89	Flye-Sainte-Marie(2008)
繁殖能量分配比例 Fraction of reproductive reserves	$K_R$	—	0.95	Kooijman 等(2008)
结构物质体积 Structural body volume at puberty	$V_p$	cm <sup>3</sup>	1.18	Flye-Sainte-Marie(2008)
形状系数 Shape coefficient	$\delta_M$	—	0.365	本研究 This study
单位体表面积最大摄食率 Maximum feeding rate per unit body surface area	$\{J_{X_m}\}$	J/cm <sup>2</sup> d	108.81	根据 AE 计算 Calculated base on AE
单位体表面积最大吸收 Maximum surface area-specific assimilation rate	$\{P_{AM}\}$	J/cm <sup>2</sup> d	64.20	Flye-Sainte-Marie(2008)
单位体积维持耗能率 Volume-specific maintenance rate	$[p_m]$	J/cm <sup>3</sup> d	27.12	Flye-Sainte-Marie(2008)
参考温度 Reference temperature	$T_1$	K	287	van der Veer 等(2006)
阿伦纽斯温度 Arrhenius temperature	$T_A$	K	5800	van der Veer 等(2006)
温度耐受上限 Upper boundary temperature of the tolerance range	$T_H$	K	290	van der Veer 等(2006)
温度耐受下限 Lower boundary temperature of the tolerance range	$T_L$	K	273	van der Veer 等(2006)
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	$T_{AH}$	K	49368	van der Veer 等(2006)
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	$T_{AL}$	K	6700000	van der Veer 等(2006)
参考温度下生理反应速率的值 Reference physiological reaction rate at 287K	$k_0$	—	1	van der Veer 等(2006)
储备能量的含量 Energy content of reserves	$\mu_E$	J/g	17500	Deslous-Paoli 等(1988)
单位体积软体组织干重 Volume-specific dry flesh weight	$\rho$	g/cm <sup>3</sup>	0.216	Flye-Sainte-Marie (2008)
半饱和常数 Half saturation coefficient	FH	μg/L	22	Kooijman(2006)
同化效率 Assimilation efficiency	AE	—	0.818	张继红等(2005)
产卵性腺指数阈值 Gonado-somatic index triggering spawning	GSI	—	0.42	Park 等(2004)
产卵温度阈值 Temperature threshold triggering spawning	$T_s$	—	285	Laruelle(1999)

宾蛤仔养殖区水温和叶绿素 *a* 浓度的变化如图 1 所示。水温的变化范围为-0.5℃~31.4℃，最高值出现在 8 月，最低值出现在 12 月。叶绿素 *a* 浓度的变化范围为 0.53~10.89 μg/L，最高值出现在 6 月，最低值出现在 1 月。

## 2.2 菲律宾蛤仔软体组织干重和壳长的模拟与验证

2018 年 4 月 24 日~2019 年 1 月 9 日胶州湾菲律宾蛤仔的生长情况和模拟结果,生长的实测值与模拟值得线性回归结果,如图 2 所示。结果显示,软体组

织干重和壳长的模拟值与实测值呈显著线性相关( $P < 0.01$ ),  $R^2$  分别为 0.9374 和 0.9168。根据模拟结果可知, 模拟前 30 d, 菲律宾蛤仔软体组织干重和壳长增长迅速, 模拟值略高于实测值; 30~150 d, 菲律宾蛤仔进入缓慢增长期, 本段时间模拟值与实测值基本吻合;

150~210 d 为菲律宾蛤仔的高速增长期, 模拟增速高于实测增速; 210 d 后, 增速急剧下降, 甚至壳长增长出现停滞, 软体组织干重下降。模拟值与实测值增长趋势基本一致, 表明该模型可以较好地模拟并反映菲律宾蛤仔软体组织干重和壳长随养殖时间的变化情况。

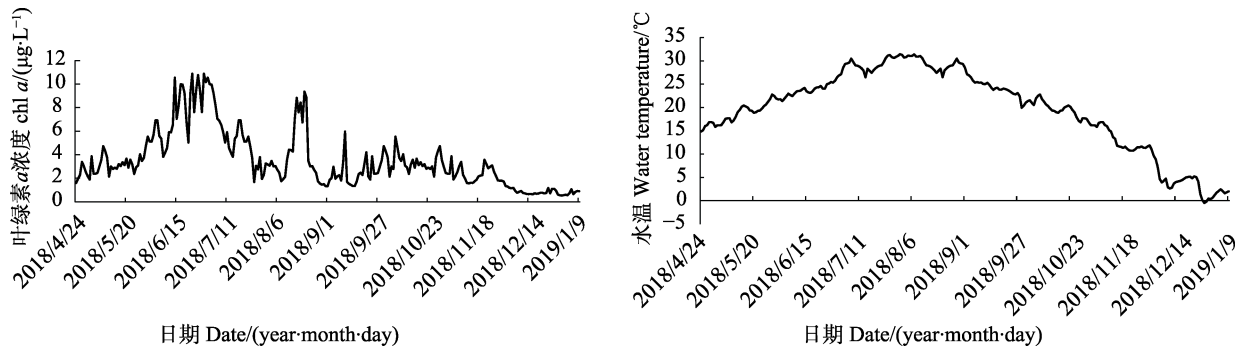


图1 胶州湾叶绿素 a 浓度和水温的监测数据

Fig.1 Continuous observed data of Chlorophyll a concentration and surface seawater temperature in Jiaozhou Bay

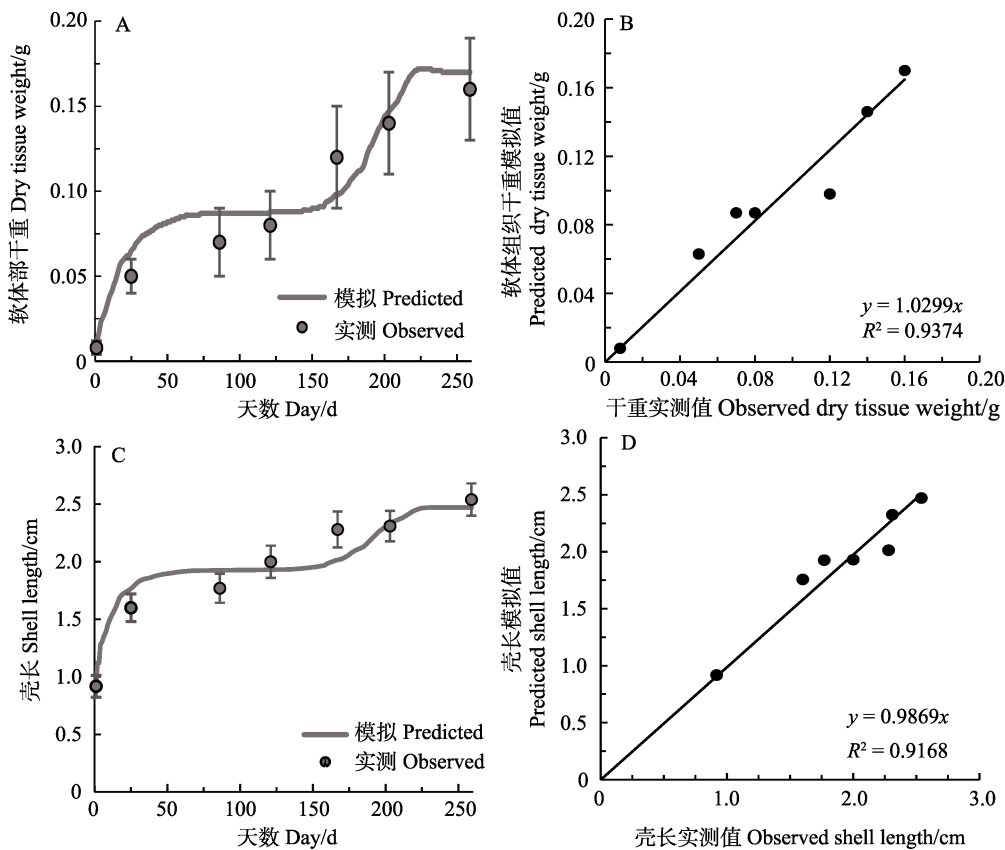


图2 胶州湾菲律宾蛤仔软体组织干重、壳长实际值与模拟值结果的比较

Fig.2 Comparison of observations and simulations of dry tissue weight and shell length in the clam in Jiaozhou Bay

### 2.3 敏感性分析

从敏感性分析结果可以看出, 蛤仔软体组织干重增长对大多数相关模型参数的变化不敏感(图 3), 表

明, 该模型在模拟蛤仔软体组织干重增长方面是合理的。敏感度指数最高的是  $T_A$  和  $T_1$ , 对菲律宾蛤仔生长的影响最大。如果  $T_A$  和  $T_1$  分别改变 10%, 菲律宾蛤仔软体组织干重均改变 8.86%。

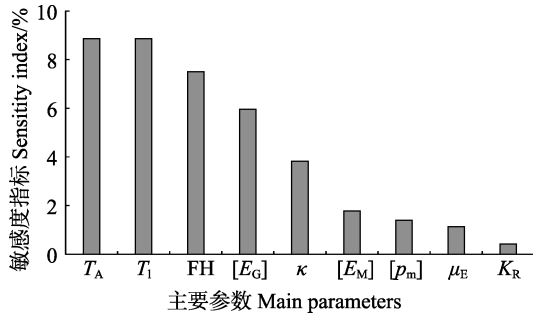


图3 DEB模型参数的敏感性分析结果  
Fig.3 Sensitivities of indices computed for DEB main parameters

$T_A$ : 阿伦纽斯温度;  $T_1$ : 参考温度; FH: 半饱和常数;  $[E_G]$ : 单位体积结构物质所需能量;  $\kappa$ : 结构维持以及生长能量比例;  $[E_M]$ : 最大单位体积储能;  $[p_m]$ : 单位体积维持耗能率;  $\mu_E$ : 储备能量含量;  $K_R$ : 繁殖能量分配比例  
 $T_A$ : Arrhenius temperature;  $T_1$ : Reference temperature; FH: Half saturation coefficient;  $[E_G]$ : Volume-specific costs for structure;  $\kappa$ : Fraction of catabolic flux to growth and maintenance;  $[E_M]$ : Maximum storage density;  $[p_m]$ : Volume-specific maintenance rate;  $\mu_E$ : Energy content of reserves;  $K_R$ : Fraction of reproductive reserves

### 3 讨论

生长模拟结果表明, 构建的个体生长模型能够较好地模拟胶州湾海区菲律宾蛤仔的生长情况。DEB模型在用于牡蛎、贻贝和扇贝等多种滤食性贝类的能量学研究中, 环境因子的监测多是以月份为单位(Ren *et al.*, 2001; Filgueira *et al.*, 2011; 张继红等, 2017)。随着对于生物生理生态过程认识的不断深入以及观测技术的不断进步, 对数据时间尺度的需求逐渐趋向于长期性和连续性。本实验中, 叶绿素 *a* 和水温在模拟时间段内每天测量 18 次, 更加精细化地模拟了菲律宾蛤仔生长对环境的反馈。

诸多的研究表明, 合适的参数值对于DEB模型的应用至关重要(Stéphane *et al.*, 2006; Troost *et al.*, 2010)。多数参数可以在实验室内进行估计或室外进行监测, 包括温度和食物。虽然在菲律宾蛤仔进行过许多生理实验, 但不同研究中的摄食率和代谢率有很大不同, 模型的参数值也不同(van der Veer *et al.*, 2006; Flye-Sainte-Marie, 2008)。这种生理速率的变化可能是由于不同种群的物种之前存在遗传差异导致的(Ren *et al.*, 2000)。在不改变某些或所有参数值的情况下, 直接将DEB模型应用于不同生态系统中的物种是不合理的。理想情况下, DEB模型的参数化应该基于来自本地总体的数据集。因此, 形状系数选于胶州湾本地种群测定。半饱和系数决定模拟值和实测值的拟

合度, 其值可以通过模型模拟情况而调整给出(Stéphane *et al.*, 2006)。其他模型参数主要参考van der Meer (2006)和Flye-Sainte-Marie(2008)中的参数。另外, 从本研究的敏感性分析结果可以看出, 阿伦纽斯温度  $T_A$ 、参考温度  $T_1$ 、半饱和系数FH和单位体积结构物质所需能量 $[E_G]$ 对菲律宾蛤仔生长模型的影响较大。例如, 如果将 $[E_G]$ 提高10%, 模拟出的贝类生长速率可提高6%。因此, 这些参数应谨慎赋值。

底播养殖的菲律宾蛤仔生长情况受食物和水温的双重调控。根据叶绿素 *a*、水温与模拟结果比较, 胶州湾海域模拟过程中大部分时间水温对蛤仔生长控制更明显。4、5月, 水温开始回升, 蛤仔幼苗快速生长。6~8月, 食物到达一年中的峰值, 但夏季高温使得菲律宾蛤仔几乎停止生长。9~11月中旬, 食物与水温都相对适宜, 蛤仔生长情况良好。进入冬季后, 伴随着食物减少和水温降低, 蛤仔软体组织出现停止增长甚至萎缩的情况。因此, 冬季低温和食物限制可能会导致菲律宾蛤仔存储能量耗尽, 影响其生理状态或造成结构物质损伤。

本研究建立的菲律宾蛤仔动态能量收支模型, 在给定的海水温度和食物浓度等环境条件下, 较好地模拟了蛤仔在自然条件下的生长状况。但是, 菲律宾蛤仔的生长情况受自然海域环境的影响很大, 而且这种环境不是人为可控的, 所以该模型的周年稳定性需要进一步验证。菲律宾蛤仔的食物来源复杂, 该模型的食物来源仅仅采用了叶绿素 *a*。据报道, 对食物来源的精细化甄别可以进一步提升模型模拟的准确性, 如Troost等(2010)使用叶绿素 *a* 和颗粒有机物(POM)计算食物密度, 更好地模拟了鸟蛤(*Cerastoderma edule*) 在食物条件较差的 Oosterschelde 海湾的生长情况。此外, 在其他海洋动物动态模型研究过程中, 雌雄模型具有一定差异, 这也可能是本模型模拟值和实测值存在差异的原因(王新安等, 2014)。因此, 后续研究将在现有的基础上, 对食物来源、环境影响和雌雄差异等进行细致解析, 进一步提高模型的准确性和稳定性, 以期更好地为生态系统动力学模型的构建以及养殖容量的评估提供基础数据。

### 参 考 文 献

- Bayne BL, Widdows J. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. *Oecologia*, 1978, 37(2): 137-162
- Chauvaud L, Thompson JK, Cloern JE, *et al.* Clams as CO<sub>2</sub> generators: The *Potamocorbula amurensis* example in San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(6):

2086–2092

- Deslous-Paoli JM, Héral M. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Merennes-Oléron. *Aquatic Living Resources*, 1988, 1(4): 239–249
- Filgueira R, Rosland R, Grant J. A comparison of scope for growth (SFG) and dynamic energy budget (DEB) models applied to the blue mussel (*Mytilus edulis*). *Journal of Sea Research*, 2011, 66(4): 403–410
- Flye-Sainte-Marie JG. Ecophysiology of brown ring disease in the Manila clam *Ruditapes philippinarum*, experimental and modelling approaches. Amsterdam: Vrije Universiteit, 2008
- Gouilletquer P, Bacher C. Empirical modelling of the growth of *Ruditapes philippinarum* by means of non linear regression on factorial coordinates. *Aquatic living resources*, 1988, 1(3): 141–154
- Guo F, Zhao J, Chen JF, *et al.* Nitrogen and phosphorous pollution in shellfish culture areas of Jiaozhou Bay. *Progress in Fishery Sciences*, 2012, 33(5): 116–122 [过锋, 赵俊, 陈聚法, 等. 胶州湾贝类养殖区氮、磷污染现状及动态变化. *渔业科学进展*, 2012, 33(5): 116–122]
- Kooijman SA, Sousa T, Pecquerie L, *et al.* From food-dependent statistics to metabolic parameters, a practical guide to the use of dynamic energy budget theory. *Biological Reviews*, 2008, 83(4): 533–552
- Kooijman SALM. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge: Cambridge University Press, 2000
- Kooijman SALM. Pseudo-faeces production in bivalves. *Journal of Sea Research*, 2006, 56(2): 103–106
- Laruelle F. Phénologie et déterminisme de la reproduction chez *Ruditapes decussatus* (L.) et *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve) en Bretagne. Doctoral Dissertation of Université de Bretagne Occidentale, 1999
- Majkowski JV. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management. Theory and management of tropical fisheries. Research Publications Repository, 1982, 149–165
- Park K, Choi K. Application of enzyme-linked immunosorbent assay for studying of reproduction in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Mollusca: Bivalvia): I. Quantifying eggs. *Aquaculture*, 2004, 241(1–4): 667–687
- Powell EN, Bochenek EA, Klinck JM, *et al.* Influence of food quality and quantity on the growth and development of *Crassostrea gigas*, larvae: A modeling approach. *Aquaculture*, 2002, 210(1): 89–117
- Ren JS, Ross AH, Schiel DR. Functional descriptions of feeding and energetics of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 208(3): 119–130
- Ren JS, Ross AH. A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Ecological Modelling*, 2001, 142(1–2): 105–120
- Sarà G, Palmeri V, Montalto V, *et al.* Parameterisation of bivalve functional traits for mechanistic eco-physiological dynamic energy budget (DEB) models. *Marine Ecology Progress Series*, 2013, 480: 99–117
- Stéphane P, Bourles Y, Sébastien L, *et al.* Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*, 2006, 56(2): 156–167
- Troost TA, Wijsman JWM, Saraiva S, *et al.* Modelling shellfish growth with dynamic energy budget models: An application for cockles and mussels in the Oosterschelde (southwest Netherlands). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 2010, 365(1557): 3567–3577
- Urban HJ. Modeling growth of different developmental stages in bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 238: 109–114
- van der Meer J. An introduction to dynamic energy budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*, 2006, 56(2): 85–102
- van der Veer HW, Cardoso JFMF, van der Meer J. The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research*, 2006, 56(2): 107–124
- Wang XA, Ma AJ, Huang ZH, *et al.* Developmental differences between female and male groups in turbot (*Scophthalmus maximus*) breeding families. *Journal of Fisheries of China*, 2014, 38(4): 465–470 [王新安, 马爱军, 黄智慧, 等. 大菱鲂选育家系雌、雄群体的生长发育差异. *水产学报*, 2014, 38(4): 465–470]
- Wang X. Numerical study to hydrodynamic conditions of the Jiaozhou Bay. Master's Thesis of Ocean University of China, 2014 [王雪. 胶州湾三维水动力数值模拟研究. 中国海洋大学硕士研究生学位论文, 2014]
- Wu YL, Gao YP, Lü XN, *et al.* Ecological contribution of *Ruditapes philippinarum* in the seagrass meadow of Sanggou Bay. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(6): 126–133 [吴亚林, 高亚平, 吕旭宁, 等. 桑沟湾楮岛大叶藻床区域菲律宾蛤仔的生态贡献. *渔业科学进展*, 2018, 39(6): 126–133]
- Yan XW, Huo ZM, Zhang YH, *et al.* *Ruditapes philippinarum* white zebra. *China Fisheries*, 2017(12): 72–74 [闫喜武, 霍忠明, 张跃环, 等. 菲律宾蛤仔白斑马蛤. *中国水产*, 2017(12): 72–74]
- Yan XZ. Study on the filtration rates of *Ruditapes philippinarum* in Zhaoan Gulf. *Hubei Agricultural Sciences*, 2009, 48(11): 2808–2810 [阎希柱. 诏安湾菲律宾蛤仔的滤水率研究. *湖北农业科学*, 2009, 48(11): 2808–2810]
- Yang F, Zhao L, Yan X, *et al.* Bioaccumulation of trace elements in *Ruditapes philippinarum* from China: Public health risk assessment implications. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2013, 10(4): 1392–1405

- Yokogawa K. Morphological variability and genetic features in Japanese common clam *Ruditapes philippinarum*. *Venus* (Japanese Journal of Malacology), 1998, 57: 121–131
- Zhang JH, Fang JG, Sun S, *et al.* Clearance rate, ingestion rate and absorption efficiency of cultivated clam *Ruditapes philippinarum* in Jiaozhou Bay. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2005, 36(6): 548–555 [张继红, 方建光, 孙松, 等. 胶州湾养殖菲律宾蛤仔的清滤率、摄食率、吸收效率的研究. *海洋与湖沼*, 2005, 36(6): 548–555]
- Zhang JH, Wu WG, Liu Y, *et al.* A dynamic energy budget (DEB) growth model for Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* cultured in China. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, 24(3): 497–506 [张继红, 吴文广, 刘毅, 等. 虾夷扇贝动态能量收支生长模型. *中国水产科学*, 2017, 24(3): 497–506]
- Zhang ML. The research of carrying capacity of shellfish in the Jiaozhou Bay. Master's Thesis of the First Institute of Oceanography, National Oceanic Administration, 2008 [张明亮. 胶州湾贝类养殖容量研究与分析. 国家海洋局第一海洋研究所硕士研究生学位论文, 2008]

(编辑 马瑾艳)

## Simulation and Validation of Manila Clam *Ruditapes philippinarum* Growth with a DEB-Based Individual Growth Model in Jiaozhou Bay

DONG Shipeng<sup>1,2</sup>, LIN Fan<sup>2</sup>, JIANG Weiwei<sup>2</sup>, DU Meirong<sup>2</sup>, GAO Yaping<sup>2</sup>,  
WANG Xiaoqin<sup>2</sup>, LI Fengxue<sup>1,2</sup>, HOU Xing<sup>1,2</sup>, JIANG Zengjie<sup>2,3</sup>✉

(1. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306; 2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Qingdao 266071; 3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology(Qingdao), Qingdao 266071)

**Abstract** In order to better understand the dynamic growth condition of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Jiaozhou Bay, an individual growth model for *R. philippinarum* was developed based on the dynamic energy budget (DEB) theory. Seawater chlorophyll-*a* concentration and temperature were considered as influencing variables and data were collected from April 24, 2018 to January 9, 2019. The DEB parameters for the clam were calculated based on field experiment measurements and previous reported data from literatures. The growth of dry tissue weight and shell length of *R. philippinarum* were simulated in the model. Field observations (dry tissue weight and shell length) were used to validate the sensitivities of the clam-DEB model. The simulated results concur with the observed results. Regression analysis showed that there was a significant linear correlation between the simulated and observed values of dry tissue weight and shell length ( $R^2=0.9374$  and  $0.9168$ ), respectively ( $P<0.01$ ). The model was relatively sensitive to the variations of  $T_A$  and  $T_1$ . If  $T_A$  and  $T_1$  increased by 10%, the dry tissue weight of the clam showed an increase of 8.86%. The results in this study established through the DEB model provide a helpful basic module and data support for the subsequent dynamic assessment of aquaculture carrying capacity based on the ecosystem model.

**Key words** *Ruditapes philippinarum*; Dynamic energy budget; Dry tissue weight; Shell length; Jiaozhou Bay

✉ Corresponding author: JIANG Zengjie, E-mail: jiangzj@ysfri.ac.cn