



## 长牡蛎和福建牡蛎个体生长模型的构建及比较

姜妮妮<sup>1</sup>, 蔺凡<sup>1,2</sup>, 曾志南<sup>3</sup>, 宁岳<sup>3</sup>, 杜美荣<sup>1</sup>,  
房景辉<sup>1</sup>, 高亚平<sup>1</sup>, 方建光<sup>1,2</sup>, 蒋增杰<sup>1,2\*</sup>

(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可持续发展重点实验室, 山东 青岛 266071;  
2. 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, 山东 青岛 266071;  
3. 福建省水产研究所, 福建 厦门 361013)

**摘要:** 长牡蛎和福建牡蛎分别是我国北方和南方沿海重要的养殖贝类。为比较分析二者的动态生长情况, 实验基于动态能量收支理论 (DEB), 以连续监测的水温和叶绿素 *a* 浓度为强制因子, 通过现场实验、模型调试和文献查阅等方式获取模型参数, 利用 Python 2.7 软件分别构建了桑沟湾长牡蛎、深沪湾福建牡蛎的个体生长模型, 并以两种牡蛎的实测生长数据进行验证。结果显示: ①所构建的 DEB 模型能够较好地模拟长牡蛎、福建牡蛎的个体生长情况 (壳高、软组织湿重等), 模拟值与实测值之间相关性显著; ②长牡蛎和福建牡蛎的温度耐受上限 ( $T_H$ )、温度耐受下限 ( $T_L$ )、半饱和常数 ( $F_H$ ) 等参数存在差异, 这可能与不同海域的理化环境、食物组成及牡蛎的选择性摄食有关; ③在模拟周期内, 受温度和食物的双重限制, 长牡蛎冬季生长缓慢, 而福建牡蛎处于持续增长状态, 期间主要受到食物的限制。本研究结果可为后续生态系统模型构建和牡蛎养殖容量评估提供基础数据。

**关键词:** 长牡蛎; 福建牡蛎; DEB; 个体生长模型; 养殖容量

**中图分类号:** S 917.4

**文献标志码:** A

牡蛎是我国乃至世界上养殖产量最高的种类<sup>[1-2]</sup>, 然而近年来由于牡蛎养殖密度不断增加, 其个体生长可能因食物、空间、溶解氧等的竞争而受到限制<sup>[3-5]</sup>。与此同时, 牡蛎的高密度养殖活动也会对海洋生态系统造成一系列的潜在影响, 包括浮游植物衰减、底层环境及生物群落的改变等<sup>[6-8]</sup>。因此, 为更好地促进牡蛎养殖业的绿色发展, 需要迫切了解牡蛎养殖对海洋环境的影响并评估其养殖容量。生态系统动力学模型能够提供有关养殖生物与生态系统相互作用的关键信息<sup>[9-10]</sup>, 是评估双壳贝类生长和养殖容量的有效工

具<sup>[11-13]</sup>, 而其中双壳贝类的个体生长模型是其关键子模块<sup>[4, 13-14]</sup>。

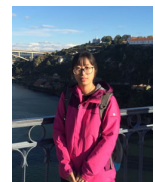
双壳贝类的能量学模型是基于贝类对外界环境 (例如温度和食物供应等) 变化的生理响应状况所建立的一类数值模型, 可用于阐释贝类生长与外界环境之间的相互作用关系<sup>[15-16]</sup>。目前, 双壳贝类生物能量学模型主要具有 2 种类型: ①基于生长余力 (scope for growth, SFG) 概念的净产量模型<sup>[17-19]</sup>; ②基于动态能量收支 (dynamic energy budget, DEB) 理论的  $\kappa$ -rule 模型<sup>[4, 15, 20-24]</sup>。相比 SFG 模型, DEB 模型对生物个体的生理过程进行了更

收稿日期: 2020-10-23 修回日期: 2021-03-24

资助项目: 科技部政府间国际科技创新合作重点专项 (2017YFE0118300); 农产品质量安全监管专项 (水产品); 中国水产科学研究院基本科研业务费专项 (2020TD50); 山东省“泰山学者青年专家计划” (tsqn201909166); 国家现代农业产业技术体系专项

第一作者: 姜妮妮 (照片), 从事贝类生理生态及相关分子机制研究, E-mail: jiangnw@ysfri.ac.cn

通信作者: 蒋增杰, 从事海水健康养殖模式与技术、渔业碳汇和生态系统水平海水养殖管理研究, E-mail: jiangzj@ysfri.ac.cn



加细致的刻画,可完整地描述整个生命周期内机体的关键生理学过程<sup>[24]</sup>。因此,DEB模型是反映养殖生物生理活动及其对外界生物/非生物条件响应的更为有效的工具。

在DEB模型中,生物体的各个生理过程经过参数化处理为相应的生理方程。不同种属的双壳类基本生理方程是一致的,仅在关键生理参数选择上存在差异<sup>[15,24-25]</sup>。对于牡蛎而言,Pouvreau等<sup>[26]</sup>和Ren等<sup>[4]</sup>分别对法国和新西兰中部海域长牡蛎DEB参数进行了测算,并构建了该区域长牡蛎的DEB模型。然而,即使是相同的牡蛎种类,在某一区域所构建的DEB模型也不能简单地用到另一区域。因此,在与生态系统模型耦合之前,需要构建并验证特定目标区域某养殖种类的个体生长模型。

长牡蛎(*Crassostrea gigas*)是一种广温、广盐性牡蛎种类,为我国北方沿海重要的养殖贝类;福建牡蛎(*C. angulata*)主要养殖于我国南方沿海,喜好高温高盐环境,是我国养殖产量最高的牡蛎品种<sup>[27-28]</sup>。鉴于二者重要的生态和经济价值,本研究构建了长牡蛎和福建牡蛎的个体生长模型(dynamic energy budget, DEB模型),比较分析了温度、饵料浓度分别对两种牡蛎生长、繁殖能量分配的影响,以期为牡蛎的养殖容量评估和增养殖可持续发展提供理论指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究海域

桑沟湾(37°01'~37°09'N, 122°24'~122°35'E)位于山东半岛东端,为C型半封闭海湾。桑沟湾三面环陆,东临黄海,湾口宽约11.5 km,平均水深约8 m,总面积约为133 km<sup>2</sup>,是我国北方典型的贝类养殖海湾<sup>[29]</sup>。

深沪湾(24°38'~24°40'N, 118°38'~118°41'E)位于福建晋江半岛东南部,呈肾型,湾口朝东,约4.5 km。2012年深沪湾牡蛎养殖面积约334 hm<sup>2</sup>,年产量高达22 513 t,是我国南方重要的牡蛎养殖海域之一<sup>[30]</sup>。

### 1.2 牡蛎生长数据的获取

长牡蛎和福建牡蛎苗种,分别置于山东荣成桑沟湾(37°08'16.8"N, 122°35'36.1"E)和福建深沪湾贝类养殖区(24°39'18.3"N, 118°38'55.0"E)进行筏式养殖。长牡蛎于2016年8月—2017年2

月,每隔15~30天随机选取20个牡蛎进行生长指标测定,福建牡蛎于2018年8月—2019年3月,每隔30天随机选取50个牡蛎进行生长指标测定,测定参数主要包括壳高(cm)、软体组织湿重(g)等。具体测定方法:牡蛎的壳高为壳顶至基部的距离,采用游标卡尺(精密度0.01 cm)进行测定;使用螺丝刀等工具打开贝壳,取出软体组织,使用天平(精密度0.01 g)进行软体组织湿重测量。

### 1.3 环境参数的监测

2016年5月10日—2017年5月9日,桑沟湾长牡蛎筏式养殖区的水温和叶绿素 $a$ 浓度采用自容式浊度叶绿素仪(INFINITY-CLW,日本)以定点连续观测的方式进行监测,每隔6 h自动采样记录1次。2018年8月1日—2019年4月29日,深沪湾福建牡蛎养殖区每季度采集水体样品1次,每次采集8个站位,水温采用YSI多参数水质分析仪(美国)测定,叶绿素 $a$ 浓度采用分光光度法测定(GB/T 12763.6—2007)。

### 1.4 DEB模型的构建

**模型函数** 基于DEB理论,生物个体的动态能量分配过程主要通过三个方面来反映:①结构物质(structural body,  $V$ )生长所需能量的动态变化过程;②存储能量(storage energy,  $E$ )的动态变化过程;③分配于繁育中能量(energy to development and reproduction,  $E_R$ )的存储和利用过程。该模型所需的主要函数见表1。存储能量的动态变化主要通过能量吸收( $\dot{p}_A$ )与能量利用( $\dot{p}_C$ )的差值体现,而结构物质的动态变化是基于能量利用率( $\dot{p}_C$ )、结构维持及生长能量比例( $\kappa$ )和维持率( $\dot{p}_M$ )计算的。有关模型函数及变量的详细描述见文献<sup>[22-32]</sup>。

**模型参数** 本研究所用的大多数模型参数参考文献<sup>[4,14,26,30-31]</sup>,详见表2。温度耐受上限( $T_H$ )、温度耐受下限( $T_L$ )、生理代谢率下降的阿伦纽斯温度上限( $T_{AH}$ )和生理代谢率下降的阿伦纽斯温度下限( $T_{AL}$ )分别基于毛玉泽等<sup>[32]</sup>和Yu等<sup>[33]</sup>对长牡蛎和福建牡蛎生理率变化的研究结果,采用Van Der Veer等<sup>[31]</sup>的方法进行了重新评估;单位体积软体组织湿重( $\rho$ )基于长牡蛎和福建牡蛎的壳高、软体组织湿重计算获得;结构维持及生长能量比例( $\kappa$ )、繁殖能量分配比例( $\kappa_R$ )、半饱和常数( $F_H$ )均基于模型调试获得。

表 1 牡蛎 DEB 模型中所用的主要关系式

Tab. 1 Main equations in the DEB model of oyster growth

定义 definition	方程 equation
温度依赖关系 temperature dependence	$k(T) = k_1 \cdot \exp\left(\frac{T_A - T}{T_1}\right) \cdot \left[1 + \exp\left(\frac{T_{AL} - T}{T_L}\right) + \exp\left(\frac{T_{AH} - T}{T_H}\right)\right]^{-1}$
代谢率 catabolic rate	$\dot{p}_C = k(T) \cdot \frac{[E]}{[E_G] + \kappa \cdot [E]} \cdot \left(\frac{[E_G] \cdot \{\dot{p}_{AM}\} \cdot V^{2/3}}{[E_M]} + [\dot{p}_M] \cdot V\right)$
能量密度 energy density	$[E] = \frac{E}{V}$
摄食同化率 assimilation rate	$\dot{p}_A = k(T) \cdot f \cdot \dot{p}_{AM} \cdot V^{2/3}$
功能反应 functional response	$f = \frac{F}{F + F_H}$
维持率 maintenance rate	$\dot{p}_M = k(T) \cdot [\dot{p}_M] \cdot V$
繁育维持率 maturity maintenance rate	$\dot{p}_J = k(T) \cdot \min(V, V_p) \cdot [\dot{p}_M] \cdot \left(\frac{1 - \kappa}{\kappa}\right)$
储能区变化率 reserve dynamic	$\frac{dE}{dt} = \dot{p}_A - \dot{p}_C$
繁育储能变化率 reproductive reserve dynamic	$\frac{dE_R}{dt} = (1 - \kappa) \cdot \dot{p}_C - \dot{p}_J$
生物体积生长 biovolume growth	$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \cdot \dot{p}_C - \dot{p}_M}{[E_G]}$
软体湿重 wet flesh weight	$WFW = \frac{E}{\mu_E} + \frac{\kappa_R \cdot E_R}{\mu_E} + V \cdot \rho$

## 1.5 模型的运行与验证

采用 Python 2.7 软件分别构建长牡蛎和福建牡蛎的 DEB 模型。在该模型中, 简化了长牡蛎或福建牡蛎的繁殖过程, 假定繁育能量 ( $E_R$ ) 一旦存储了足够的能量 (即达到产卵性腺指数阈值 GSI, 并超过产卵温度阈值  $T_s$ ), 牡蛎即产卵, 随后  $E_R$  被完全排空 ( $E_R = 0$ )。这种假设在紫贻贝 (*Mytilus galloprovincialis*)<sup>[24]</sup>、虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*)<sup>[34]</sup> 等其他双壳贝类的 DEB 模型中也已经得到了应用。

桑沟湾长牡蛎  $V$ 、 $E$  和  $E_R$  的初始值分别设为 0.02, 1 933.20 和 0, 生长模拟从 2016 年 5 月开始到次年 5 月结束, 计算步长设为 0.25 d, 模拟时段覆盖长牡蛎养殖的第 1 个周年, 共计 365 d。深沪湾福建牡蛎  $V$ 、 $E$  和  $E_R$  的初始值分别设为 0.09, 47.96 和 0, 生长模拟从 2018 年 8 月开始到次年 4 月结束, 计算步长设为 1 d, 共计 272 d。模型模拟结果与实地采样获得的牡蛎生长数据 (壳高、软体组织湿重) 进行对比验证。

## 1.6 数据分析

运用 SPSS 16.0 软件进行数据和相关性分析,  $P < 0.05$  代表差异显著,  $P < 0.01$  代表差异极显著。

## 2 结果

### 2.1 环境参数的变化

水温的变化具有典型的季节性变化特征, 最高值出现在夏季, 最低值出现在冬季, 整体为 0.80~25.27 °C。叶绿素  $a$  的浓度为 0.07~9.92  $\mu\text{g/L}$ , 最高值出现在夏季, 平均值约为 1.65  $\mu\text{g/L}$  (图 1-a)。

深沪湾平均水温高于桑沟湾, 变化范围为 15.53~29.32 °C, 最高值出现在 8 月, 最低值出现在 2 月; 叶绿素  $a$  的浓度在大部分时间内处于较低水平, 为 0.25~2.40  $\mu\text{g/L}$ , 最高值出现在 4 月, 最低值出现在 8 月 (图 1-b)。

### 2.2 长牡蛎和福建牡蛎的生长情况

2016 年 5 月—2017 年 5 月, 长牡蛎壳高持续增加, 其中 2016 年 8—10 月壳高增长最为迅速, 之后进入缓慢增长期 (图 2)。与壳高生长趋势类似, 长牡蛎的软组织湿重于 2016 年 8—10 月增长最为迅速, 随后牡蛎软组织增加缓慢, 甚至出现了负增长, 2016 年 10—12 月, 软组织湿重从 7.10 g 下降至 6.66 g。

2018 年 8 月—2019 年 4 月, 福建牡蛎壳高持续增加 (除 1 月份外), 其中 8—12 月福建牡蛎

表 2 长牡蛎和福建牡蛎 DEB 模型的参数取值

Tab. 2 DEB model parameters of *C. gigas* and *C. angulata*

参数 parameter	符号 symbol	单位 unit	长牡蛎/福建牡蛎参数取值 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>	2 900	[4]
最大单位体积储能 maximum storage density	$[E_M]$	J/cm <sup>3</sup>	5 900	[4]
结构维持以及生长能量比例 fraction of catabolic flux spent on growth & maintenance	$\kappa$		0.43/0.60	本研究
繁殖能量分配比例 fraction of reproduction energy fixed in eggs	$\kappa_R$		0.89/0.95	本研究
结构物质体积 structural volume at sexual maturity	$V_P$	cm <sup>3</sup>	0.40	[26]
形状系数 shape coefficient	$\delta_M$		0.175/0.23	[31], 本研究
单位体表面积最大吸收率 maximum surface area-specific assimilation rate	$\dot{p}_{AM}$	J/(cm <sup>2</sup> ·d)	560	[31]
单位体积维持耗能率 volume-specific maintenance costs	$[\dot{p}_M]$	J/(cm <sup>3</sup> ·d)	24	[26]
参考温度 reference temperature	$T_l$	K	291/300	[4, 33]
阿伦纽斯温度 arrhenius temperature	$T_A$	K	5 900	[4]
温度耐受上限 upper boundary of tolerance range	$T_H$	K	297/303	[32-33]
温度耐受下限 lower boundary of tolerance range	$T_L$	K	285/291	[32-33]
生理代谢率下降的阿伦纽斯温度上限 rate of decrease at upper boundary	$T_{AH}$	K	85 000/98 321	[32-33]
生理代谢率下降的阿伦纽斯温度下限 rate of decrease at lower boundary	$T_{AL}$	K	38 092/60 274	[32-33]
参考温度下生理反应速率的值 reference physiological reaction rate at 288.15 K	$k_l$		1.00	本研究
储备能量的含量 energy content of reserves	$\mu_E$	J/(g wet W <sup>*</sup> )	4 500	[14]
单位体积软体组织湿重 volume-specific wet flesh weight	$\rho$	(g wet W <sup>*</sup> )/cm <sup>3</sup>	1.02/0.95	本研究
产卵性腺指数阈值 gonado-somatic index triggering spawning	GSI	%	35/45	[26,30]
产卵温度阈值 temperature threshold triggering spawning	$T_S$	K	293	[26]
食物半饱和和常数 half-saturation constant for food	$F_H$	μg/L	1.80/4.00	本研究

注: \*. W表示质量  
Notes: \*. W means weight

的壳高增长最为迅速 (图 3)。同壳高生长趋势类似, 2018 年 8—12 月, 福建牡蛎软组织的生长较为迅速, 随后软组织质量增加缓慢。

### 2.3 长牡蛎和福建牡蛎的生长模拟

桑沟湾长牡蛎、深沪湾福建牡蛎的壳高和软组织湿重生长模拟结果显示, 模型能够较好地模拟长牡蛎和福建牡蛎的生长变化情况 (图 2, 图 3)。长牡蛎壳高、软组织湿重的模型模拟结果与实测

结果呈显著线性相关 ( $P < 0.01$ ), 其中的壳高模拟效果优于软组织湿重 (图 2)。2016 年 7—8 月, 长牡蛎软组织湿重骤然下降, 表明此时长牡蛎产卵, 进入繁殖期。深沪湾福建牡蛎壳高和软组织湿重的模拟结果与实测结果的相关性也较好, 模拟值与实测值间不存在显著差异 ( $P > 0.05$ )。

### 2.4 牡蛎生长的限制因子分析

在桑沟湾,  $f$  值变化范围为 0~0.85,  $k(T)$  变化

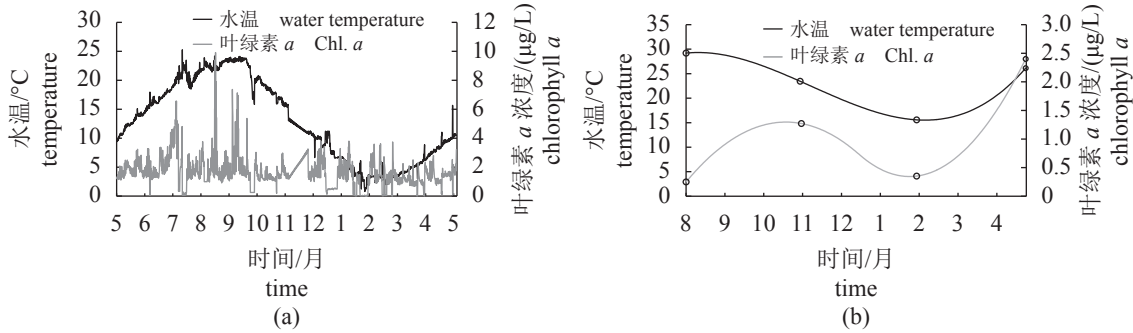


图 1 桑沟湾 (a) 和深沪湾 (b) 养殖区水温、叶绿素 a 浓度的监测结果

Fig. 1 Variations of water temperature and Chl. a concentration in the mariculture area of Sangou Bay (a) and Shenhu Bay (b)

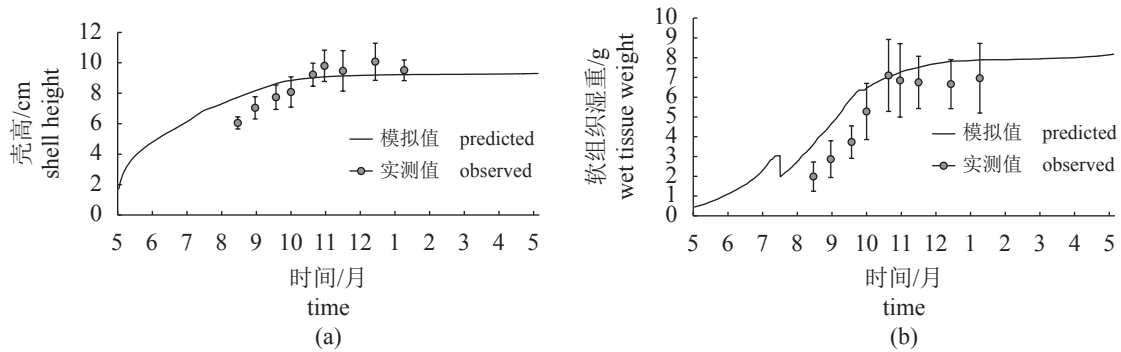


图 2 桑沟湾长牡蛎壳高 (a)、软组织湿重 (b) 实际值与模拟结果的比较

Fig. 2 Comparison of observed and simulated shell height (a) and wet tissue weight (b) of *C. gigas* in the Sangou Bay

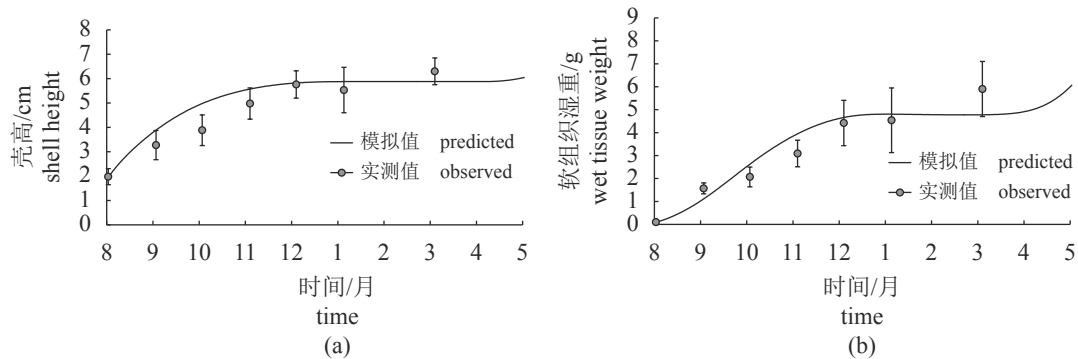


图 3 深沪湾福建牡蛎壳高 (a)、软组织湿重 (b) 实际值与模拟结果的比较

Fig. 3 Comparison of observed and simulated shell height (a) and wet tissue weight (b) of *C. angulata* in the Shenhu Bay

范围为 0.03~1.61。2016 年 6—11 月, 桑沟湾  $f$  值小于  $k(T)$ ,  $f$  最低值出现在 7 月, 而在 2016 年 12 月—2017 年 5 月,  $k(T)$  通常低于  $f$  值且均处于较低水平 (图 4)。在整个模拟期间, 深沪湾  $f$  值为 0.07~0.37,  $k(T)$  值为 0.15~2.24,  $f$  值均低于  $k(T)$ , 表明食物对福建牡蛎的生长限制高于温度限制。

### 3 讨论

本研究基于 DEB 理论, 分别构建了桑沟湾

长牡蛎和深沪湾福建牡蛎的个体生长模型。在长牡蛎和福建牡蛎的 DEB 模型中, 大部分参数参考文献<sup>[4, 14, 26, 30-31]</sup>, 而针对不同养殖环境下不同种类的牡蛎, 考虑到食物、理化环境、生理生态学特征等方面的差异, 基于已有文献资料<sup>[32-33]</sup>、数据测量和模型调试对  $T_H$ 、 $T_{AH}$ 、 $T_L$ 、 $T_{AL}$ 、 $F_H$ 、 $\kappa$ 、 $\kappa_R$  和  $\rho$  等参数均进行了相应调整, 以期能够更好地模拟它们的生长情况。

Van Der Veer 等<sup>[31]</sup>指出,  $T_H$  和  $T_L$  分别表示生物体内 69% 的酶具有活性的上下限温度, 它们

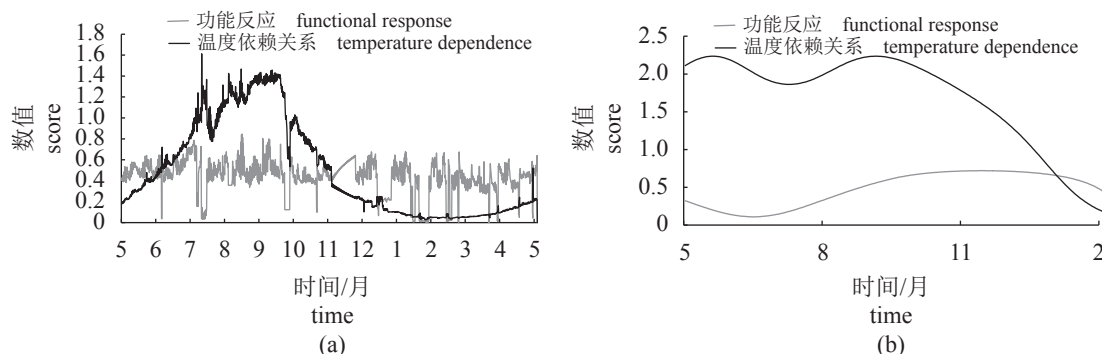


图4 桑沟湾长牡蛎(a)和深沪湾福建牡蛎(b)的食物功能反应( $f$ )和温度依赖关系 $[k(T)]$ 随时间的变化

Fig. 4 Analysis of functional response ( $f$ ) and temperature dependence  $[k(T)]$  of the model for *C. gigas* in Sanggou Bay (a) and *C. angulata* in Shenhui Bay (b)

是衡量生物体温度耐受性的重要参数。根据毛玉泽等<sup>[32]</sup>和Yu等<sup>[33]</sup>的研究结果,本研究估算出长牡蛎和福建牡蛎的 $T_H$ 分别为297和303,长牡蛎 $T_H$ 明显低于福建牡蛎的 $T_H$ ,这与二者生理学特征及其生活的实际环境特点相吻合。本研究确定出长牡蛎和福建牡蛎的 $T_L$ 分别为291和285,这表明相比长牡蛎,福建牡蛎虽能够耐受更高温度,但对低温的耐受能力远不及长牡蛎,这也是由其生存环境特点所决定的<sup>[27,35]</sup>。

叶绿素 $a$ 常是衡量双壳贝类食物浓度的重要指标,主要原因:①浮游植物是双壳贝类的主要饵料来源;②叶绿素 $a$ 浓度可以用于代表浮游植物的生物量<sup>[26]</sup>。在本研究中,作为食物的“定量器”,叶绿素 $a$ 可以较好地应用到长牡蛎和福建牡蛎的DEB模型构建中,但两种牡蛎的半饱和常数( $F_H$ )却不同,长牡蛎的 $F_H$ 为1.80,而福建牡蛎的 $F_H$ 为4.00。研究发现,即使是同种类牡蛎,在不同环境条件下的建模中, $F_H$ 甚至也存在差异<sup>[4,26]</sup>。 $F_H$ 通过功能反应( $f$ )定量地描述双壳贝类对食物的摄取,可对食物组分进行系统筛查,以突显能够解释生长变化的食物组成。因此,在本研究中, $F_H$ 的这种差异性可能与不同养殖区食物组成<sup>[26]</sup>或不同种类牡蛎对浮游植物的选择性摄食<sup>[36]</sup>等有关。

贝类繁殖是一个非常复杂的过程,涉及前期能量储备、配子形成、配子排出等几个过程。在本研究中,用 $E_R$ 的存储和利用的动态过程来描述贝类的繁殖周期,其中 $\kappa$ 为关键参数。 $\kappa$ 表示贝类结构物质维持及生长的能量比例,在不同种双壳贝类中, $\kappa$ 的取值不同,其大小与性腺指数成反比,数值介于0.10~0.90, $\kappa$ 的取值大小直接决定其能量分配方式<sup>[4,31]</sup>。在本研究中,长牡蛎 $\kappa$ 的取值为0.43,而福建牡蛎 $\kappa$ 的取值为0.60,说明

不同品种牡蛎的繁殖能量分配策略存在较大差异,相较于长牡蛎而言,福建牡蛎会投入更多的能量用于繁殖。

长牡蛎软组织湿重的增加一直持续到7月中下旬,随后软组织质量骤然下降(图3),该下降主要是由其排卵导致的。通常认为,双壳贝类的繁殖周期分为2个阶段,第一个阶段主要进行能量储备,储存形式多为糖原;第二个阶段则由储备能量<sup>[37]</sup>和/或直接从食物中获得能量<sup>[38]</sup>,促进配子的合成并排出配子,这在Berthelin等<sup>[39]</sup>的研究中也得到了证实。生殖能量的高昂成本将影响个体生长所需的能量,进一步导致机体能量失衡和软组织质量的下降;当配子排出后,繁育能量在性腺组织中重新累积,此时软组织质量不断增加,这与实验的模型模拟结果一致。

双壳贝类的生长和存活取决于生理过程与环境条件之间的复杂相互作用。在诸多复杂的影响因素中,温度和食物浓度被认为是影响牡蛎生理活动的主要环境因素<sup>[22]</sup>。在本研究中,桑沟湾长牡蛎的实际测定与模型模拟结果均显示,夏季长牡蛎壳高、软组织湿重的生长较为迅速,此时长牡蛎的生长主要受到食物限制。而进入冬季,桑沟湾水温和食物浓度的降低,长牡蛎生长受到温度和食物的双重限制,壳高、软组织湿重的生长几乎处于停滞状态<sup>[40]</sup>。对于深沪湾福建牡蛎,在整个生长模拟过程中壳高和软组织湿重均持续增加。除2月外,福建牡蛎未受海水温度的明显限制,其主要限制因子为食物。

相对于壳高而言,软组织生长的模拟结果仍存在一定的提升空间,如在低温季节没有完全捕捉到长牡蛎软组织生长停滞的情况,福建牡蛎也未捕捉到因其繁殖而导致的软组织质量下降的情

况等。这可能是因为: ①动物的软组织质量是储备能量、繁育能量和结构物质的总和, 模型的模拟效果不仅取决于对这些组分相对比例的良好描述, 而且取决于将能量转换为质量的诸多参数; ②对于牡蛎的繁殖过程, 实验假定当达到性腺指数阈值和水温阈值时牡蛎即产卵, 这些阈值均参考以往的研究结果<sup>[26,30]</sup>, 未对其进行本地化的校正; ③目前所建立的个体生长模型对贝类摄食过程的诠释并不完整, 仅包括对食物的摄取和吸收过程, 而双壳贝类的摄食过程包括过滤(选择、截留颗粒物)、摄入(吸收前选择、将不满足条件的颗粒物返回至水体)和吸收(消化、吸收和储存)3个过程<sup>[41-42]</sup>, 相应具体过程的缺失导致模型结果无法完全呈现由生理过程变化带来的软组织质量的细致变化。此外, 模型所需的关键参数还应基于完善的实验设计及相应的生理学实验获得, 因此, 牡蛎的DEB模型尚需从参数选择、摄食过程细化、增补生理学实验等方面进行改进。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

#### 参考文献 (References):

- [1] Food and Agriculture Organization. The state of world fisheries and aquaculture[M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2018.
- [2] 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 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2019.  
The China Society of Fisheries, Fisheries Bureau, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China fishery statistics yearbook[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2019 (in Chinese).
- [3] Héral M, Deslous-Paoli J M. Oyster culture in European countries[M]//Menzel W. Estuarine and marine bivalve mollusk culture. Boca Raton: CRC Press, 1991.
- [4] 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.
- [5] Velasco L A, Barros J, Guerrero A. Effect of the density on the growth and survival of the Caribbean scallops *Argopecten nucleus* and *Nodipecten nodosus* in suspended culture[J]. *Aquaculture Research*, 2009, 40(6): 687-695.
- [6] Prins T C, Smaal A C, Dame R F. A review of the feed-backs between bivalve grazing and ecosystem processes[J]. *Aquatic Ecology*, 1997, 31(4): 349-359.
- [7] Kaiser M J, Laing I, Utting S D, et al. Environmental impacts of bivalve mariculture[J]. *Journal of Shellfish Research*, 1998, 17(1): 59-66.
- [8] Crawford C M, Macleod C K A, Mitchell I M. Effects of shellfish farming on the benthic environment[J]. *Aquaculture*, 2003, 224(1-4): 117-140.
- [9] Chapelle A, Ménesguen A, Deslous-Paoli J M, et al. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed[J]. *Ecological Modelling*, 2000, 127(2-3): 161-181.
- [10] Dowd M. A bio-physical coastal ecosystem model for assessing environmental effects of marine bivalve aquaculture[J]. *Ecological Modelling*, 2005, 183(2-3): 323-346.
- [11] Pastres R, Solidoro C, Cossarini G, et al. Managing the rearing of *Tapes philippinarum* in the lagoon of venice: a decision support system[J]. *Ecological Modelling*, 2001, 138(1-3): 231-245.
- [12] Grant J, Curran K J, Guyondet T L, et al. A box model of carrying capacity for suspended mussel aquaculture in Lagune de la Grande-Entrée, Iles-de-la-Madeleine, Québec[J]. *Ecological Modelling*, 2007, 200(1-2): 193-206.
- [13] Filgueira R, Grant J. A box model for ecosystem-level management of mussel culture carrying capacity in a coastal bay[J]. *Ecosystems*, 2009, 12(7): 1222-1233.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Barillé L, Lerouxel A, Dutertre M, et al. Growth of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in a high-turbidity environment: comparison of model simulations based on scope for growth and dynamic energy budgets[J]. *Journal of Sea Research*, 2011, 66(4): 392-402.
- [17] Grant J, Bacher C. Comparative models of mussel bioenergetics and their validation at field culture sites[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1998, 219(1-2): 21-44.
- [18] Scholten H, Smaal A C. Responses of *Mytilus edulis* L. to varying food concentrations: testing EMMY, an eco-

- physiological model[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1998, 219(1-2): 217-239.
- [19] Gangnery A, Chabirand J M, Lagarde F, *et al.* Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in thau lagoon (Méditerranée, France)[J]. *Aquaculture*, 2003, 215(1-4): 267-290.
- [20] Kooijman S A L M. Energy budgets can explain body size relations[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1986, 121(3): 269-282.
- [21] Kooijman S A L M. Dynamic energy and mass budgets in biological systems[M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [22] Rico-Villa B, Bernard I, Robert R, *et al.* A dynamic energy budget (DEB) growth model for Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2010, 305(1-4): 84-94.
- [23] 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.
- [24] Hatzonikolakis Y, Tsiaras K, Theodorou J A, *et al.* Simulation of mussel *Mytilus galloprovincialis* growth with a dynamic energy budget model in Maliakos and Thermaikos Gulfs (Eastern Mediterranean)[J]. *Aquaculture Environment Interactions*, 2017, 9: 371-383.
- [25] Flye-Sainte-Marie J, Jean F, Paillard C, *et al.* A quantitative estimation of the energetic cost of brown ring disease in the manila clam using dynamic energy budget theory[J]. *Journal of Sea Research*, 2009, 62(2-3): 114-123.
- [26] 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]. *Journal of Sea Research*, 2006, 56(2): 156-167.
- [27] 姚托. 长牡蛎、葡萄牙牡蛎与近江牡蛎的种间杂交研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014.  
Yao T. Hybridization between *Crassostrea ariakensis* and *C. gigas*, *C. angulata*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2014 (in Chinese).
- [28] 曾臻. 福建牡蛎糖原代谢相关基因及不同倍性基因表达谱和蛋白质组学差异的研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2014.  
Zeng Z. Studies on genes relative to glycogen metabolism and the differences between diploid and triploid in dge and proteomics of the Fujian oyster, *Crassostrea angulata*[D]. Xiamen: Xiamen University, 2014 (in Chinese).
- [29] 宋云利, 崔毅, 孙耀, 等. 桑沟湾养殖海域营养状况及其影响因素分析[J]. 海洋水产研究, 1996, 17(2): 41-51.  
Song Y L, Cui Y, Sun Y, *et al.* Study on nutrient state and influencing factors in Sanggou Bay[J]. *Marine Fisheries Research*, 1996, 17(2): 41-51 (in Chinese).
- [30] 宋传福. 石狮深沪湾葡萄牙牡蛎人工采苗预报[J]. 福建水产, 2013, 35(3): 226-229.  
Song C F. Forecast for artificial seeding of *Crassostrea angulata* in Shenhui Bay of Shishi[J]. *Journal of Fujian Fisheries*, 2013, 35(3): 226-229 (in Chinese).
- [31] 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.
- [32] 毛玉泽, 周毅, 杨红生, 等. 长牡蛎(*Crassostrea gigas*)代谢率的季节变化及其与夏季死亡关系的探讨[J]. 海洋与湖沼, 2005, 36(5): 445-451.  
Mao Y Z, Zhou Y, Yang H S, *et al.* Seasonal variation in metabolic rate of pacific oyster, *Crassostrea gigas* and its implication to summer mortality[J]. *Oceanologia et Limnologia sinica*, 2005, 36(5): 445-451 (in Chinese).
- [33] Yu Z H, Zhou Y, Qi Z H, *et al.* Temporal dynamics in clearance rate of the Portuguese oyster *Crassostrea angulata* cultivated in Dapeng Cove, southern China[J]. *Aquaculture*, 2017, 479: 824-828.
- [34] Jiang W W, Lin F, Du M R, *et al.* Simulation of yesso scallop, *Patinopecten yessoensis*, growth with a dynamic energy budget (DEB) model in the mariculture area of Zhangzidao Island[J]. *Aquaculture International*, 2020, 28(1): 59-71.
- [35] 王金鹏. 牡蛎生长与高温耐受性状的遗传解析[D]. 青岛: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2016.  
Wang J P. Genetic architecture dissection of growth-related and thermo-tolerant traits in oysters[D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences), 2016 (in Chinese).
- [36] Kreeger D A, Newell R I E. Ingestion and assimilation of carbon from cellulolytic bacteria and heterotrophic flagellates by the mussels *Geukensia demissa* and *Mytilus edulis* (Bivalvia, Mollusca)[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1996, 11(3): 205-214.
- [37] Li Q, Osada M, Mori K. Seasonal biochemical variations in Pacific oyster gonadal tissue during sexual maturation[J]. *Fisheries Science*, 2000, 66(3): 502-508.
- [38] Enriquez-Diaz M R. Variabilité et bioénergétique de la reproduction chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*[R]. Brest: Université de Bretagne Occidentale, 2004.
- [39] Berthelin C, Kellner K, Mathieu M. Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to



- summer mortalities and reproductive cycle (west coast of France)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 125(3): 359-369.
- [40] 任黎华. 桑沟湾筏式养殖长牡蛎及其主要滤食性附着生物固碳功能研究 [D]. 青岛: 中国科学院大学 (中国科学院海洋研究所), 2014.
- Ren L H. Research on carbon sequestration of cultured oyster *Crassostrea gigas* and its fouling organisms in Sungo Bay[D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences), 2014 (in Chinese).
- [41] Saraiva S, Van Der Meer J, Kooijman S A L M, *et al.* Modelling feeding processes in bivalves: a mechanistic approach[J]. *Ecological Modelling*, 2011, 222(3): 514-523.
- [42] Saraiva S, Van Der Meer J, Kooijman S A L M, *et al.* Validation of a Dynamic Energy Budget (DEB) model for the blue mussel *Mytilus edulis*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 463: 141-158.

## Construction and comparison of individual growth models of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and Fujian oyster (*C. angulata*)

JIANG Weiwei<sup>1</sup>, LIN Fan<sup>1,2</sup>, ZENG Zhinan<sup>3</sup>, NING Yue<sup>3</sup>, DU Meirong<sup>1</sup>,  
FANG Jinghui<sup>1</sup>, GAO Yaping<sup>1</sup>, FANG Jianguang<sup>1,2</sup>, JIANG Zengjie<sup>1,2\*</sup>

(1. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;

2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes,

Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266071, China;

3. Fisheries Research Institute of Fujian, Xiamen 361013, China)

**Abstract:** Pacific oyster, *Crassostrea gigas* and Fujian oyster, *C. angulata* are economically important shellfish in the northern and southern parts of China. In order to analyze the dynamic growth of the two oysters, individual growth models of the *C. gigas* and *C. angulata* in the mariculture area of Sanggou Bay and Shenhu Bay were constructed, based on Dynamic Energy Budget (DEB) theory. In this model, seawater temperature and the concentration of Chl. *a* were used as forcing variables, and the parameters were estimated from field measurements, model calibration and published data. The sets of data used to validate the model came from two long-term growth experiments performed on *C. gigas* and *C. angulata*. Results showed that: ① the DEB model developed here displayed good growth simulations and a significant correlation between the simulated and the observed values; ② parameters of upper boundary of tolerance range ( $T_H$ ), lower boundary of tolerance range ( $T_L$ ) and half-saturation constant for food ( $F_H$ ) in the two oysters were different probably because of the different physicochemical environment, diet composition and the selective ingestion; ③ *C. gigas* showed slow-growing in winter (limited by water temperature and food), while *C. angulata* tended to be continuous-growing (mainly limited by food) during the simulated period. These results will provide a scientific basis for the subsequent development of ecological models and the assessment of oysters' carrying capacity.

**Key words:** *Crassostrea gigas*; *Crassostrea angulata*; DEB; individual growth model; carrying capacity

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

**Funding projects:** Key Programme for International Cooperation on Scientific and Technological Innovation, Ministry of Science and Technology (2017YFE0118300); Special Foundation for Agricultural Products Quality and Safety Supervision (Aquatic Products); Central Public-interest Scientific Institution Basal Research Fund, CAFS (2020TD50); Young Taishan Scholars Program of Shandong Province (tsqn201909166); China Agriculture Research System of MOF and MARA