

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20210525001

http://www.yykxjz.cn/

刘洋, 朱建新, 陈小傲, 段骄阳, 薛致勇, 曲克明. 凡纳滨对虾动态能量收支模型参数的测定. 渔业科学进展, 2022, 43(2): 167-174

LIU Y, ZHU J X, CHEN X A, DUAN J Y, XUE Z Y, QU K M. Determining the parameters of the dynamic energy budget model of *Litopenaeus vannamei*. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(2): 167-174

凡纳滨对虾动态能量收支模型参数的测定*

刘洋^{1,2} 朱建新^{2①} 陈小傲^{2,3} 段骄阳^{2,3} 薛致勇⁴ 曲克明²

(1. 大连海洋大学海洋科技与环境学院 辽宁 大连 116023;

2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 山东 青岛 266071;

3. 上海海洋大学 上海 201306; 4. 海阳市黄海水产有限公司 山东 烟台 265100)

摘要 为更好地掌控工厂化高密度养殖凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)的个体动态生长状况,本研究基于动态能量收支(dynamic energy budget, DEB)理论,获取了构建凡纳滨对虾动态能量收支模型的5个必需参数。通过生物学测量得到凡纳滨对虾的体长和湿重,将二者进行转化回归,得到形状系数 δm ;根据凡纳滨对虾在不同实验温度条件下的单位干重耗氧率,计算得到Arrhenius温度 T_A 的值;根据凡纳滨对虾干重和呼吸耗氧率在饥饿实验中保持稳定时的值,经公式计算得到形成单位体积结构物质所需能量 $[E_G]$ 、单位体积最大储能 $[E_M]$ 和单位时间单位体积维持耗能率 $[\dot{p}_M]$ 3个参数。结果显示,凡纳滨对虾的体长和体积呈三次函数关系: $V=0.0093L^{3.1094}$ ($R^2=0.9987$),对虾的湿重立方根和体长线性回归所得斜率即为形状系数 δm ($\delta m=0.23$)。3组不同规格的凡纳滨对虾在 $22^\circ\text{C}\sim 34^\circ\text{C}$ 的实验温度范围内与单位干重耗氧率呈正比关系,超过 34°C 后呈反比关系。在 34°C 拐点前,单位干重耗氧率的 \ln 值与温度 T (热力学温度, K)的倒数呈线性关系,3组回归方程斜率绝对值的平均值为Arrhenius温度 T_A 值($T_A=6156\text{ K}$)。饥饿实验结束后,凡纳滨对虾的干重由初始的 $(2.36\pm 0.32)\text{ g}$ 降低至 $(1.23\pm 0.24)\text{ g}$,有机物含量则从82%降至62%,经公式计算得到 $[E_G]$ 和 $[E_M]$ 的值分别为5826和 $2211\text{ J}/\text{cm}^3$;呼吸耗氧率由初始的 $0.95\text{ mg}/(\text{ind}\cdot\text{h})$ 稳定至 $0.58\text{ mg}/(\text{ind}\cdot\text{h})$,经公式计算得到 $[\dot{p}_M]$ 的值为 $31.47\text{ J}/(\text{cm}^3\cdot\text{d})$ 。本研究获得的5个必需参数(δm 、 T_A 、 $[E_G]$ 、 $[E_M]$ 和 $[\dot{p}_M]$)为后续凡纳滨对虾动态能量收支模型的构建奠定了基础,以期凡纳滨对虾的工厂化高密度养殖提供理论指导。

关键词 DEB理论; 凡纳滨对虾; 工厂化; 模型参数

中图分类号 S966.1 文献标识码 A 文章编号 2095-9869(2022)02-0167-08

Kooijman (2000)在1986年首次提出了基于 κ 原则的动态能量收支(dynamic energy budget, DEB)理论,用于描述生物在个体层面上对于能量的吸收、储备和利用。它叙述的是生物将摄食同化能量的一部分

用于维持身体结构的生长,另一部分用于性腺的发育和繁殖储备(Sousa *et al*, 2006; Ren *et al*, 2001)。基于DEB理论研究生物生理机制与环境关系而模拟出的个体生长模型称作动态能量收支模型,简称为DEB模

* 国家“十三五”蓝色粮仓重点研发计划(2019YFD0900505)和国家“十三五”重点研发专项(2017YFD0701701)共同资助
[This work was supported by National “13th Five-Year” Blue Granary Key Research and Development Plan (2019YFD0900505) and National “13th Five-Year” Key Research and Development Project (2017YFD0701701)]. 刘洋, E-mail: 1341984564@qq.com

① 通讯作者: 朱建新, 研究员, E-mail: zhujx@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2021-05-25, 收修改稿日期: 2021-07-12

型(Marinov *et al*, 2007; Kooijman, 2009), 该模型可在个体层面上预测特定物种的体长、体重和性腺等动态生长的变化(Bourlès *et al*, 2009; Bernard *et al*, 2011)。通过假设食物和温度是生物新陈代谢机制的主要驱动力, 为理解生物的整体生理表现提供了一个全面的框架。DEB 理论基于不同物种在新陈代谢上的一致性而具有非常广泛的应用范围, 准确获得特定条件下的模型参数即能得到目标物种的 DEB 模型(张继红等, 2016)。DEB 理论作为国内外的研究热点, 已被成功地应用到鱼类(Ren *et al*, 2020)、贝类(Fuentes-Santos *et al*, 2019; 段骄阳等, 2020)、藻类(蔡碧莹等, 2019)等水生生物, 构建起多种 DEB 模型。

凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)原产于东太平洋暖水海域, 系热带性虾类。作为世界上公认的优良养殖品种之一, 因其具有耐低盐、耐高温、生长快、抗病力强等优点而深受人们的喜爱。凡纳滨对虾自 1988 年引入我国后便迅速发展并风靡全国, 历经海湾养殖、池塘养殖和温棚养殖等几种养殖模式后, 已成为我国重要的海水养殖品种(邓伟等, 2013)。如今, 随着凡纳滨对虾养殖技术的成熟, 全国各地掀起凡纳滨对虾养殖浪潮, 尤其是工厂化高密度养殖成为凡纳滨对虾新的养殖模式(汪珂等, 2019)。但随着养殖规模和密度的扩大, 种质退化、水质恶化和病害频发等一系列问题也随之浮现(姚晖, 2020), 因此, 迫切需要养殖容量方面的理论指导。通过建立凡纳滨对虾动态能量收支模型并进一步建立其养殖容量模型, 对于指导养殖管理和评估养殖容量具有重要意义(Sato *et al*, 2007; 刘慧等, 2018)。国外关于虾类 DEB 模型的研究已有多篇报道, 建立了南极磷虾(*Euphausia superba*) (Jager *et al*, 2016)、褐虾(*Brown shrimp*) (Campos *et al*, 2009)和蓝虾(*Litopenaeus stylirostris*)等的 DEB 模型, 但目前国内虾类 DEB 理论研究尚属空白, 有待于进一步补充完善。

因此, 本研究以工厂化高密度养殖的凡纳滨对虾为实验对象, 参考国外已报道有关虾类 DEB 模型的研究方法, 通过相关实验获得构建凡纳滨对虾 DEB 模型的 5 个必需参数, 包括形状系数(shape coefficient, δm)、Arrhenius 温度(arrhenius temperature, T_A)、形成单位体积结构物质所需能量(volume-specific costs for structure, $[E_G]$)、单位体积最大储能(maximum storage density, $[E_M]$)和单位时间单位体积维持耗能率(volume-specific maintenance costs per unit of time, $[\dot{P}_M]$)。此项研究为后续凡纳滨对虾动态能量收支模型的构建奠定了基础, 以期对凡纳滨对虾的工厂化高

密度养殖容量和布局管理提供科学规划。

1 材料与方法

1.1 实验材料与管理

实验所用凡纳滨对虾均取自山东省海阳市黄海水产有限公司同一工厂化养虾车间。实验用虾经地笼捞出后迅速转移至实验桶内进行充气暂养, 实验用桶容量为 200 L, 上口口径为 82 cm, 下口径为 68 cm, 高度为 53 cm, 上覆黑色网布, 防止对虾受刺激跳出。实验用水为天然海水, 经沉淀、砂滤、调温、增氧处理后使用, 水温为(28.0±0.5)℃, 盐度为 31, pH 为 7.8~8.2, 溶氧保持在 5 mg/L 以上, 与车间养殖环境保持一致。暂养期间, 投喂青岛正大农业发展有限公司生产的凡纳滨对虾配合饲料, 投喂时间分别为 07:00、12:00、17:00 和 22:00。驯养至实验用虾成活率稳定后开始各个生理实验。

实验于 2020 年 9 月初至 2021 年 1 月中旬在海阳市黄海水产有限公司标准实验室进行。

1.2 实验方法

1.2.1 生物学测量 凡纳滨对虾经中间培育后, 每隔 7 d 从虾池随机捞取 10 尾虾直接用于形状系数测量, 分别测定凡纳滨对虾的体长和湿重, 共计 78 尾。体长用刻度尺(精度 0.01 mm)测量, 湿重用电子天平(龙蓓电子天平, I2000, 精度 0.01 g)称量, 湿重即为用卫生纸擦干体表水分, 阴干 0.5 h 后的虾全重。根据湿重与虾体密度的乘积得到体积(V)。

$$V = (\delta m \times L)^3 \quad (1)$$

式中, V 为虾的体积(cm^3); δm 为形状系数; L 为虾的体长(cm)。

1.2.2 Arrhenius 温度 在凡纳滨对虾的不同生长阶段, 选取经暂养后不同规格的 3 组[A 组体长为:(5.04±0.13) cm, B 组:(7.09±0.18) cm, C 组:(9.13±0.29) cm]用于测定不同实验温度对凡纳滨对虾单位干重耗氧率的影响。在 22℃、26℃、30℃、34℃、38℃ 5 个实验温度条件下, 将 3 组不同规格的凡纳滨对虾设 5 组重复, 3 组空白对照。实验开始后在每个装满海水的密闭塑料瓶(1.5 L)中缓慢放入 1 尾虾, 挤出多余气泡确保没有空气。塑料瓶置于水温为 28℃ 的海水实验桶中, 将水温逐步升温至 30℃、34℃、38℃ 或自然降温至 22℃、26℃, 进行各个不同温度梯度的耗氧实验。凡纳滨对虾在升温或降温过程中调节自身代谢以逐渐适应环境变化, 达到所需温度后在加热棒的维

持下完成耗氧实验。耗氧时间持续 1 h, 利用便携式溶氧仪(希玛, AR8010+)测定实验前后密闭塑料瓶中的溶解氧(DO)浓度。耗氧实验结束后, 测定每尾虾的干重, 干重为在 60℃电热恒温鼓风干燥箱(尚诚, 101-2B)中烘干 72 h 至无水分的重量。根据实验前后 DO 的浓度变化计算单位干重呼吸耗氧率[OR, mg/(g·h)]:

$$OR = (DO_0 - DO_t) \times V_L / (DW \times t_1) \quad (2)$$

式中, DO_0 、 DO_t 为各组实验开始和结束时瓶中 DO 的含量(mg/L), V_L 为塑料瓶体积(L), DW 为虾干重(g), t_1 为耗氧实验时间(h)。

1.2.3 饥饿实验 用地笼捞取 300 尾虾, 暂养后随机平均分配, 置于 4 个水桶进行饥饿实验, 将水温控制在凡纳滨对虾生长的最适温度(28℃), 连续 24 h 不间断充气以确保氧气充足。实验桶设计为微流水, 进水口套紧纱布过滤海水中的杂藻。随着实验的进行, 及时清理桶底的粪便和桶壁附着的污物并及时隔离病虾, 清除死虾和虾壳。饥饿实验每隔 5 d 取 8 只凡纳滨对虾, 测定其单位干重呼吸耗氧率, 另取 10 只凡纳滨对虾, 测定湿重、干重和有机物含量。有机物含量用灰分测定法测定, 即将称过干重的虾放入坩埚, 置于马弗炉(分体式 SX2-2.5-10A)中, 450℃灼烧 4 h 后称重。根据质量差, 计算获得有机物含量。饥饿实验在实验用虾干重不再降低、呼吸耗氧率基本保持恒定时结束(约 31 d)。

实验期间, 虾干重随体内储存能量的消耗而逐渐降低。而当虾的储备能量完全耗尽时, 虾的干重将不再随饥饿时间而变化, 此时的重量即为虾的结构物质, 由此计算形成单位体积结构物质所需能量[E_G]:

$$[E_G] = W_t \times C_t \times k / (T_r \times V) \quad (3)$$

式中, W_t 为实验结束时保持恒定的虾干重(g), C_t 为实验结束时虾的有机物含量(%), k 为有机物的能值(8000 J/g), T_r 为生长效率的转换系数($T_r = 40\%$) (van der Veer *et al.*, 2006), V 为虾体积(cm^3)。

虾初始能量与饥饿后的结构物质能量之差即为虾的最大储能[E_M]:

$$[E_M] = k \times (W_0 \times C_0 - W_t \times C_t) / V \quad (4)$$

式中, W_0 为虾干重的初始值(g), C_0 为实验初始时虾有机物含量(%)。

由虾不随饥饿时间变化的呼吸耗氧率计算单位时间单位体积维持耗能率[\dot{p}_M]:

$$[\dot{p}_M] = OR \times E_o \times t / (\rho_o \times V) \quad (5)$$

式中, OR 为虾饥饿后基本恒定的单位干重呼吸耗氧率[$\text{mg}/(\text{ind} \cdot \text{h})$], E_o 为 O_2 的能值(1 mL $O_2 = 20.3$ J) (Ren *et al.*,

2008), t 为时间转化系数(1 d=24 h), ρ_o 为 O_2 在 28℃ 下的密度(1.295 mg/mL)。

1.3 数据分析

实验数据采用 Excel 2010 进行统计分析并回归并作图; 采用 SPSS 25.0 软件进行数据处理获取标准差, 最终结果以平均值±标准差(Mean±SD)表示。

2 结果

2.1 形状系数 δm

通过 Excel 2010 软件进行凡纳滨对虾体长与体积的拟合回归, 结果符合三次函数(图 1): $V=0.009 3L^{3.109 4}$ ($R^2=0.998 7$), 根据公式(1)将体长与体积的立方根进行线性回归, 所得斜率(图 1)即为形状系数 δm 的值(0.23)。

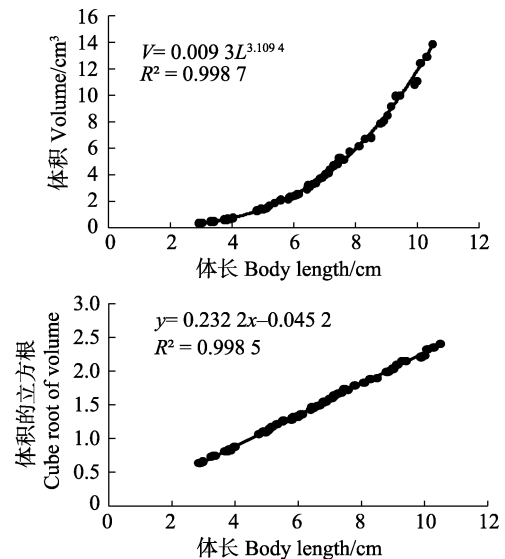


图 1 凡纳滨对虾体长与湿重的关系

Fig.1 Relationship between wet weight and body length of *L. vannamei*

2.2 Arrhenius 温度

统计作图后得到 3 组凡纳滨对虾(表 1)的单位干重耗氧率随个体规格的增大而减小(图 2), 随实验温度的上升呈先增大后减小的变化趋势。在 22℃~34℃ 实验温度范围内, 单位干重耗氧率随温度的升高而增大, 在 34℃ 达到最大; 之后随温度的升高而减小。在 34℃ 拐点前, 根据 3 组凡纳滨对虾单位干重耗氧率的 ln 值与温度 T (热力学温度, K) 的倒数进行线性回归得到 3 组方程, 分别为 $\ln R = -6 470.6T^{-1} + 22.118$ ($R^2=0.963 3$)、 $\ln R = -5 770.9T^{-1} + 19.502$ ($R^2=0.952 8$)、 $\ln R = -6 230.5T^{-1} + 20.849$ ($R^2=0.977 3$) (图 3)。3 组方程斜率绝对值的平均值为 6157 K, 即凡纳滨对虾的 T_A 值。

表1 3组凡纳滨对虾生物学特征
Tab.1 Biological characteristics of three groups of *L. vannamei*

指标 Indices	组别 Group		
	A	B	C
体长 Shell length/cm	5.04±0.13	7.09±0.18	9.13±0.29
湿重 Wet weight/g	1.45±0.10	3.85±0.15	8.74±0.19
干重 Dry weight/g	0.29±0.07	1.02±0.11	2.43±0.15

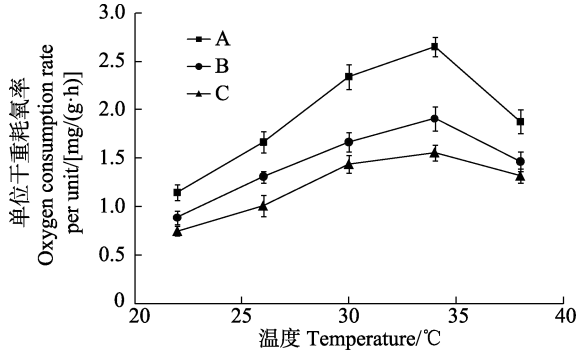


图2 3组不同规格凡纳滨对虾在不同温度下的单位干重耗氧率

Fig.2 Oxygen consumption rate per unit dry weight of three groups of different sizes of *L. vannamei* at different temperatures

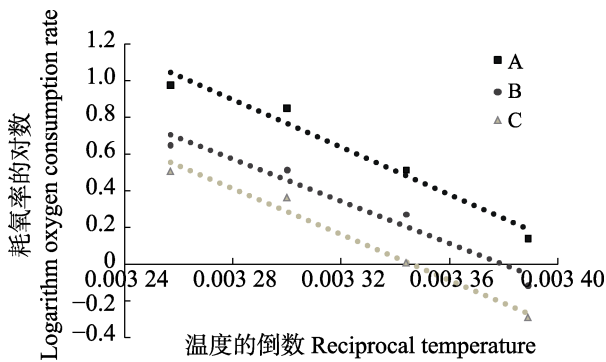


图3 凡纳滨对虾单位干重耗氧率的ln值与温度的倒数线性关系

Fig.3 Linear relationship between the ln value of the oxygen consumption rate per unit dry weight of *L. vannamei* and the reciprocal temperature

2.3 饥饿实验所获参数

饥饿实验共进行31 d, 实验所用凡纳滨对虾初始平均体长为(8.97±0.35) cm、平均体重为(8.87±0.22) g, 实验期间凡纳滨对虾无能量摄入。随着实验时间的推移, 凡纳滨对虾的干重不断下降并在第26天趋于恒定, 测得对虾干重由(2.36±0.89) g降至(1.23±0.22) g (图4); 呼吸耗氧率由最初的0.95 mg/(ind·h)逐渐下降, 并在第31天左右稳定在0.58 mg/(ind·h)(图5)。对虾干重和呼吸耗氧率的降幅分别为47.9%和38.9%, 有机物含量则从82%降至62%(表2)。

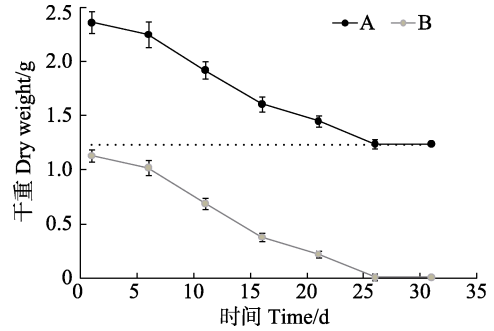


图4 凡纳滨对虾干重(A)和存储物质(B)随饥饿时间的变化

Fig.4 Changes of dry weight (A) and storage of reserves (B) in *L. vannamei* during starvation

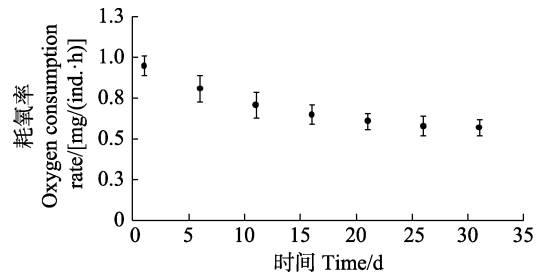


图5 凡纳滨对虾耗氧率随饥饿时间的变化

Fig.5 Changes of oxygen consumption rate of *L. vannamei* at different starvation time

表2 饥饿实验相关参数计算值
Tab.2 Parameter calculated value related to the starvation experiment

参数 Parameter	初始值 Initial value	终末值 Final value	结果 Result
干重 Dry weight/g	2.35±0.29	1.23±0.12	
有机物含量 Organic content/%	82.00±4.25	62.00±2.76	
形成单位体积 结构物质所需能量 [E _G]/(J/cm ³)			5826±258
单位体积最大储能 [E _M]/(J/cm ³)			2211±112
单位时间单位体积 维持耗能率 [p _M]/[J/(cm ³ ·d)]			31.47±3.54

根据凡纳滨对虾饥饿实验结束后基本恒定的干重和有机物含量, 利用公式(3)计算形成单位体积结构物质所需能量[E_G]的值, 为5826 J/cm³(表2); 利用公式(4)计算单位体积最大存储能量[E_M]的值, 为2211 J/cm³(表2)。根据对虾不随饥饿时间变化而保持稳定的呼吸耗氧率, 利用公式(5)计算单位时间单位体积维持耗能率[p_M]的值, 为31.47 J/(cm³·d)(表2)。

3 讨论

尽管 DEB 模型所需参数的数量较少, 但参数的获取相对复杂, 对参数精准度要求较高(Ren *et al.*, 2008)。体积是 DEB 模型输出体长、干重等变量的关键因素且较难测量, 综合考量本研究通过对虾湿重与密度的乘积获得(Sablani *et al.*, 2004)。而形状系数 δm 是表征体积的重要参数, 通过对虾湿重的立方根和体长进行线性回归得出。在目前已有虾类 DEB 模型参数的报道中, 形状系数取值范围主要为 0.2~0.3, 如南极磷虾(Jager *et al.*, 2016)的 δm 值为 0.21, 褐虾(Campos *et al.*, 2009)为 0.21, 蓝虾为 0.28 等。但 Mehner 等(1994)研究显示, 绿虎虾(*Penaeus semisulcatus*)的 δm 值为 0.81, 主要是因为其湿重与体长的比值远高于其他虾类。本研究为使形状系数更加准确有效, 选取的样本覆盖整个生长过程, 最终测得凡纳滨对虾的形状系数 δm 值为 0.23, 与大多数报道相近。

水温不仅是构建海洋物种 DEB 模型的重要强制函数, 而且对凡纳滨对虾的能量收支也有重要意义。因为虾的摄食、生长、排氨、耗氧和同化等生理活动在很大程度上都受制于温度, 所以模型参数中的 Arrhenius 温度 T_A 值可通过测定温度对生物这几项指标的影响获得(张继红等, 2017)。在实验室中, 进行摄食、生长和同化实验需要的周期过长且繁琐, 排氨实验由于虾粪便、饲料残渣的溶失和不易收集导致结果不准确。而耗氧实验往往实验周期短且结果精准(陈琴等, 2001), 因此本研究选择耗氧方案来获得凡纳滨对虾 Arrhenius 温度 T_A 值。大多数虾类 T_A 值主要在 5500~9000 范围内, 例如南极磷虾(Jager *et al.*, 2016)为 5630, 蓝虾为 8000, 褐虾(Campos *et al.*, 2009)为 9000。本研究测得凡纳滨对虾的 T_A 值为 6156, 位于已知研究报道范围内。常亚青(2007)研究分析 T_A 值差异较大的主要原因是不同地域、不同种群对温度的响应适应能力有差异。水温在 DEB 模型中的赋值比较模糊, 一般都是参考当地的水文条件, 但天然水域的水温不仅随季节时间变化且随深度变化(Campos *et al.*, 2009)。凡纳滨对虾的生活习性是昼伏夜出, 昼夜所待的水层温度不一。Saborowski 等(2000)研究表明, 南极磷虾每天要接受 6 h 的表层水温和 18 h 的深层水温。而本研究中的工厂化养虾车间配有专业的供暖设备, 使水温维持在 27°C~28°C, 水温不随时间和深度变化, 因此本研究的 T_A 值比传统天然大水面模型更准确有效。

$[E_G]$ 、 $[E_M]$ 和 $[\dot{p}_M]$ 是构建凡纳滨对虾 DEB 模

型必需的 3 个参数, 本研究参考 van der Veer 等(2006)测取双壳类的方法, 通过饥饿实验获取数据转化求得这 3 个参数。根据凡纳滨对虾饥饿实验结束后的干重来计算 $[E_G]$ 的值, 但饥饿时间不能过长, 否则会造成结构物质分解以致参数值偏低; 根据凡纳滨对虾初始和饥饿后的能量之差计算 $[E_M]$ 值, Kooijman (2000)研究指出, 可通过比较个体在生长旺盛季节和在冬季的能量之差间接估计得出, 但这种方法周期过长且所得参数值偏低; 根据凡纳滨对虾饥饿后基本恒定的呼吸耗氧率来计算 $[\dot{p}_M]$ 的值。不同虾类的 $[E_G]$ 、 $[E_M]$ 和 $[\dot{p}_M]$ 值都有一定差异, 其主要原因是不同虾类对饥饿胁迫的响应程度不同, 导致最终的参数值不同。Kooijman (2000)研究表明, 物种维持和生长所用能量的比例、单位结构体积的生长成本和最大储存密度与温度无关, 并将在物种分布区保持不变。虾类 $[E_G]$ 和 $[E_M]$ 的值一般分别在 2500~6000 和 800~3000 范围内, 本研究得到的 $[E_G]$ 和 $[E_M]$ 均在此范围内。

Campos 等(2009)研究将褐虾饥饿 24 d 后, 发现干重和耗氧率分别降低了 54%和 45%, 而本研究测得凡纳滨对虾在饥饿 31 d 后干重和耗氧率较初始值分别下降 47.8%和 38%。其中, 耗氧率下降是因为在食物密度和储备能量变低时, 对虾会通过调节自身代谢水平来适应环境的变化, 减少能量的消耗(Mehner *et al.*, 1994)。van der Veer 等(2006)研究发现, 虾类 $[\dot{p}_M]$ 的值一般在 15~60 范围内, 差异主要与不同虾类的单位体积大小密切相关, 本研究获得的 $[\dot{p}_M]$ 在此范围内。

目前, 关于虾类 DEB 模型参数的报道较少, 一个重要的因素是甲壳类物种的体长不是持续增加, 而是通过周期性蜕壳完成的, 而以往大都假设建模物种的各个尺寸指标是持续增长的。蜕去的虾壳也意味着同化的一部分能量流失, 王吉桥等(2004)研究指出, 这部分能量在 3%左右, 这也是模型模拟出的体长、干重比实测值偏小的原因之一。在以后的研究中, 需要对虾类的蜕壳机制进行细致的探究来解决这一问题, Talbot 等(2019)进行过甲壳类物种蜕壳的探索性研究。为解释清楚这一点, 研究人员将 DEB 模型扩展到跟踪碳质量的持续增加以及物理尺寸的间歇性增加, 为下一步研究指明了方向。本研究凡纳滨对虾的 DEB 建模研究中, 整体生长仍被假设为连续的。

4 结论

本研究得到的 5 个模型参数精准度虽有待提高, 但都是有效的。在最优食物、水温条件下构建的凡纳

滨对虾 DEB 模型是成功的,更加细致地模拟了凡纳滨对虾生长对环境的反馈。DEB 模型作为国内外研究热点已广泛应用于多种海洋生物,但对于对虾等甲壳类研究较少。本研究通过相关实验获得了构建凡纳滨对虾动态能量收支模型的 5 个必需参数,为后续凡纳滨对虾动态能量收支模型的构建奠定了基础,也为进一步研究其他甲壳类动物提供了理论依据,以期为进一步研究其他甲壳类动物提供了理论依据,以期为进一步研究其他甲壳类动物提供了理论依据,以期为进一步研究其他甲壳类动物提供了理论依据。

参 考 文 献

- BERNARD I, DE KERMOYSAN G, POUVREAU S. Effect of phytoplankton and temperature on the reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Investigation through DEB theory. *Journal of Sea Research*, 2011, 66(4): 349–360
- BOURLÈS M, ALUNNO-BRUSCIA S, POUVREAU G, *et al.* Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond. *Journal of Sea Research*, 2009, 62(2/3): 62–71
- CAI B Y, ZHU C B, LIU H, *et al.* Model simulated growth of kelp *Saccharina japonica* in Sanggou Bay. *Progress in Fishery Sciences*, 2019, 40(3): 31–41 [蔡碧莹, 朱长波, 刘慧, 等. 桑沟湾养殖海带生长的模型预测. *渔业科学进展*, 2019, 40(3): 31–41]
- CAMPOS J, VAN DER VEER H W, FREITAS V, *et al.* Contribution of different generations of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in the Dutch Wadden Sea to commercial fisheries: A dynamic energy budget approach. *Journal of Sea Research*, 2009, 62(2/3): 106–113
- CHANG Y Q. Mollusc culture. Beijing: China Agriculture Press, 2007 [常亚青. 贝类增养殖学. 北京: 中国农业出版社, 2007]
- CHEN Q, CHEN X H, LUO Y J, *et al.* Preliminary determination of oxygen consumption rate and suffocation point of *Penaeus vannamei*. *Reservoir Fisheries*, 2001, 21(2): 14–15 [陈琴, 陈晓汉, 罗永巨, 等. 南美白对虾耗氧率和窒息点的初步测定. *水利渔业*, 2001, 21(2): 14–15]
- DENG W, HUANG T S, ZHANG Z D. The development status and countermeasures of the seed industry of *Penaeus vannamei* in China. *China Fisheries*, 2013(12): 22–25 [邓伟, 黄太寿, 张振东. 我国南美白对虾种业发展现状及对策建议. *中国水产*, 2013(12): 22–25]
- DUAN J Y, LIU H, CHEN S Q, *et al.* The measurement of parameters for the dynamic energy budget (DEB) model in *Haliotis discus hannai* Ino (disk abalone). *Progress in Fishery Sciences*, 2020, 41(2): 110–117 [段娇阳, 刘慧, 陈四清, 等. 基于 DEB 理论的皱纹盘鲍个体生长模型参数的测定. *渔业科学进展*, 2020, 41(2): 110–117]
- FUENTES-SANTOS I, LABARTA U, ÁLVAREZ-SALGADO X A. Modelling mussel shell and flesh growth using a dynamic net production approach. *Aquaculture*, 2019, 506: 84–93
- JAGER T, RAVAGNAN E. Modelling growth of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) using an energy-budget approach. *Ecological Modelling*, 2016, 325: 28–34
- KOOIJMAN S A L M. Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge: Cambridge University Press, 2000
- KOOIJMAN S A L M. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. Cambridge University Press, 2009
- LIU H, CAI B Y. Advance in research and application on aquaculture carrying capacity. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(3): 158–166 [刘慧, 蔡碧莹. 水产养殖容量研究进展及应用. *渔业科学进展*, 2018, 39(3): 158–166]
- MARINOV D, GALBIATI L, GIORDANI P, *et al.* An integrated modelling approach for the management of clam farming in coastal lagoons. *Aquaculture*, 2007, 269(1/2/3/4): 306–320
- MEHNER T, WIESER W. Energetics and metabolic correlates of starvation in juvenile perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Fish Biology*, 1994, 45(2): 325–333
- REN J S, JIN X, YANG T, *et al.* A dynamic energy budget model for small yellow croaker *Larimichthys polyactis*: Parameterisation and application in its main geographic distribution waters. *Ecological Modelling*, 2020, 427: 109051
- REN J S, ROSS A H. A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Ecological Modelling*, 2001, 142(1/2): 105–120
- REN J S, SCHIEL D R. A dynamic energy budget model: Parameterisation and application to the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, 361(1): 42–48
- SABLANI S S, KASAPIS S, RAHMAN M S, *et al.* Sorption isotherms and the state diagram for evaluating stability criteria of abalone. *Food Research International*, 2004, 37(10): 915–924
- SABOROWSKI R, SALOMON M, BUCHHOLZ F. The physiological response of Northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) to temperature gradients in the Kattegat. *Hydrobiologia*, 2000, 426(1): 157–160
- SATO T, IMAZU Y, SAKAWA T, *et al.* Modeling of integrated marine ecosystem including the generation-tracing type scallop growth model. *Ecological Modelling*, 2007, 208(2/3/4): 263–285
- SOUSA T, MOTA R, DOMINGOS T, *et al.* Thermodynamics of organisms in the context of dynamic energy budget theory. *Physics Review E*, 2006, 74(5): 051901
- TALBOT S E, WIDDICOMBE S, HAUTON C, *et al.* Adapting the dynamic energy budget (DEB) approach to include non-continuous growth (moulting) and provide better predictions of biological performance in crustaceans. *Journal of Marine Science*, 2019, 76(1): 192–205
- VAN DER VEER H, CARDOSO J F M F, VEN DER MEER J.

- The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research*, 2006, 56(2): 107–124
- WANG J Q, LUO M, ZHANG D Z, *et al.* Effects of water temperature and salinity on energy budget of *Litopenaeus vannamei* juveniles. *Journal of Fisheries of China*, 2004, 28(2): 161–166 [王吉桥, 罗鸣, 张德治, 等. 水温和盐度对南美白对虾幼虾能量收支的影响. *水产学报*, 2004, 28(2): 161–166]
- WANG K, GAO S C, XU X, *et al.* Preliminary study on the application effect of energy-saving in-situ circulating aquaculture system in the industrialized farming of *Penaeus vannamei*. *Scientific Fish Farming*, 2019(9): 28–29 [汪珂, 高少初, 徐旭, 等. 节能型原位循环水养殖系统在凡纳滨对虾工厂化养殖中应用效果初探. *科学养鱼*, 2019(9): 28–29]
- YAO H. Technical analysis of industrial circulating aquaculture of *Penaeus vannamei*. *Agriculture and Technology*, 2020, 40(16): 112–114 [姚晖. 南美白对虾工厂化循环水养殖技术分析. *农业与技术*, 2020, 40(16): 112–114]
- ZHANG J H, WU W G, LIU Y, *et al.* A dynamic energy budget (DEB) growth model for Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* cultured in China. *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 J H, WU W G, XU D, *et al.* The estimation of dynamic energy budget (DEB) model parameters for scallop *Patinopecten yessoensis*. *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参数的测定. *水产学报*, 2016, 40(5): 703–710]

(编辑 马瑾艳)

Determining the Parameters of the Dynamic Energy Budget Model of *Litopenaeus vannamei*

LIU Yang^{1,2}, ZHU Jianxin^{2①}, CHEN Xiaoao^{2,3}, DUAN Jiaoyang^{2,3}, XUE Zhiyong⁴, QU Keming²

(1. School of Marine Science, Technology and Environment, Dalian Ocean University, Dalian, Liaoning 116023, China;

2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao, Shandong 266071, China;

3. Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Haiyang Yellow Sea Fisheries Co., Ltd., Yantai, Shandong 265100, China)

Abstract With the breeding technology development and progression of the breeding industry for *Litopenaeus vannamei*, their breeding has increased across the world, and high-density factory farming has become a new breeding mode for *L. vannamei*. However, with the scale and density expansion of breeding, there are a series of problems, such as germplasm degradation, water quality deterioration, and the emergence of frequent diseases. However, relevant research is insufficient at this stage in China, the layout of shrimp breeding is unreasonable, and planning is relatively poor, which severely restricts the survival and development of the *L. vannamei* breeding industry. Therefore, theoretical guidance on breeding capacity improvements is urgently needed. The establishment of a dynamic energy budget (DEB) model, an individual growth model based on the DEB theory to study the relationship between biological and physiological mechanisms and the environment, for *L. vannamei*, and further establishment of its aquaculture capacity, is of considerable significance for guiding aquaculture management and evaluating aquaculture capacity. Kooijman first proposed the theory of DEB based on the κ principle in 1986, which was used to describe the absorption, storage, and utilization of energy by organisms at the individual level. This indicates that a portion of the assimilated energy is used by organisms to maintain the growth of their own body, and the portion is used for development and reproduction. The DEB model can predict the dynamic growth of specific species' body length, weight, and gonads at the individual level. Assuming

① Corresponding author: ZHU Jianxin, E-mail: zhujx @ysfri.ac.cn

that food and temperature are the main driving forces of biological metabolism, it provides a comprehensive framework for understanding the overall physiological performance of organisms. Therefore, to better control the individual dynamic growth status of the industrialized high-density culture of *L. vannamei*, this research utilized the DEB theory. With regard to the shrimp DEB model research method, five necessary parameters for constructing the DEB model of *L. vannamei* were obtained. The body length and wet weight of *L. vannamei* were obtained through biological measurements, and the shape coefficient (δm) was obtained by transforming and regressing the two values. According to the oxygen consumption rate per dry weight of *L. vannamei* under different experimental temperature conditions, the Arrhenius temperature (T_A) was calculated. According to the dry weight value of *L. vannamei* and the respiratory oxygen consumption rate in a starvation experiment, the values of three parameters (volume-specific costs for structure [E_G], maximum storage density [E_M] and volume-specific maintenance costs per unit of time [\dot{p}_M]) were calculated using the measured energy. The experimental results showed that the body length and volume of *L. vannamei* exhibited a cubic function relationship as per the statistical analysis: $V=0.0093L^{3.1094}$ ($R^2=0.9987$), and the linear regression slope of the wet weight cube root and body length of the shrimp is the shape coefficient δm ($\delta m=0.23$). Three different experimental groups revealed a positive relationship of the oxygen consumption of *L. vannamei* per unit dry weight within the experimental temperature range of 22°C~34°C, with an inverse relationship after the temperature exceeded 34°C. Before the inflection point of 34°C, the \ln value of the oxygen consumption rate per unit dry weight had a linear relationship with the reciprocal of the temperature T (thermodynamic temperature, K). The average value of the absolute slope values of the three regression equation sets was the Arrhenius temperature (T_A) value ($T_A=6156$ K). After the starvation experiment, the dry weight of *L. vannamei* decreased from the (2.36±0.32) g to (1.23±0.24) g, and the organic matter content decreased from 82% to 62%. The formula calculated the values of [E_G] and [E_M] were 5826 and 2211 J/cm³ respectively; the respiratory oxygen consumption rate stabilized from the initial 0.95 mg/(ind·h) to 0.58 mg/(ind·h), The value of [\dot{p}_M] (volume-specific maintenance costs per unit of time) is 31.47 J/(cm³·d), calculated by the formula. To improve the accuracy and effectiveness of the study parameters, samples were collected over the entire growth process, and the values obtained were consistent with those of previous studies, within a reasonable range. Although the accuracy of the five model parameters obtained in this study needs to be improved, they are all effective. The *L. vannamei* DEB model constructed under optimal food and water temperature conditions is successful, and it simulates the feedback of the growth of *L. vannamei* to the environment in a detailed manner. The DEB model has been widely used for a variety of marine organisms worldwide; however, there is minimal research on crustaceans, such as shrimp. In this study, five necessary parameters for constructing the DEB model of *L. vannamei* were obtained through related experiments, which laid the foundation for the subsequent construction of the *L. vannamei* DEB model, and provided a reference for research on other crustaceans. The theoretical basis can provide support for the industrialized high-density farming of *L. vannamei*.

Key words DEB theory; *Litopenaeus vannamei*; Industrialization; Model parameters