

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20190722001

http://www.yykxjz.cn/

段骄阳, 刘慧, 陈四清, 蒋增杰, 蔺凡, 常丽荣, 卢龙飞. 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(5): 110-117

Duan JY, Liu H, Chen SQ, Jiang ZJ, Lin F, Chang LR, Lu LF. The measurement of parameters for the dynamic energy budget (DEB) model in *Haliotis discus hannai* (disk abalone). Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(5): 110-117

基于 DEB 理论的皱纹盘鲍个体 生长模型参数的测定*

段骄阳^{1,2} 刘慧^{2①} 陈四清² 蒋增杰² 蔺凡² 常丽荣³ 卢龙飞³

(1. 上海海洋大学水产科学国家级实验教学示范中心 水产动物遗传育种中心上海市协同创新中心
上海水产养殖工程技术研究中心 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. 威海长青海洋科技股份有限公司 荣成 264316)

摘要 为获取皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)个体生长模型所需的6个关键参数,设计了饥饿耗能、温度对耗氧的影响等相关生理实验,计算得到各项参数值。单位体积维持耗能率的值 $[\dot{p}_M]$ 、形成单位体积结构物质所需的能量值 $[E_G]$ 、单位体积最大储存能量 $[E_m]$ 和储备能量值 μ_E 4个参数,通过连续测定皱纹盘鲍饥饿过程中呼吸耗氧率和软组织干重不断下降直至保持稳定时的能量值计算;温度函数中Arrhenius温度 T_A 的数值根据皱纹盘鲍在不同温度梯度下的单位干重耗氧率测定、计算;形状系数 δm 值通过统计测量的壳长、软组织湿重等生物学参数拟合回归得到。结果显示,皱纹盘鲍在饥饿后,呼吸耗氧率和软组织干重分别降低了26.3%和70.0%,呼吸耗氧率由2.69 mg/(ind·h)逐渐降低并稳定在0.8 mg/(ind·h),软组织干重由(5.21±0.89) g降低至(3.84±0.22) g;根据公式计算得 $[\dot{p}_M]$ 和 $[E_G]$ 的值分别为20.18 J/(cm³·d)和8120 J/cm;皱纹盘鲍饥饿前后有机物含量分别为80%和58%,经过换算, $[E_m]$ 和 μ_E 的值分别为2726 J/cm³和32583 J/g。不同规格的皱纹盘鲍在水温为5℃~20℃范围内,温度与单位干重耗氧率呈正比;当水温超过20℃之后,温度与单位干重耗氧率呈反比。在转折点20℃之前,单位干重耗氧率的ln值与温度(热力学温度, K)的倒数呈线性关系,线性回归方程斜率的绝对值为Arrhenius温度 T_A 值($T_A=7196$ K)。生物学统计分析鲍壳长(L)与体积(V)呈三次函数关系: $V=0.0639 L^{3.1621}$ ($R^2=0.9852$),根据公式对软组织湿重的立方根与壳长进行线性回归,所得的斜率即为形状系数 δm 值($\delta m=0.43$)。本研究对建立以DEB理论为指导的皱纹盘鲍个体生长模型提供了数据支撑。

关键词 皱纹盘鲍; DEB理论; 模型参数

中图分类号 S917 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2020)05-0013-08

动态能量收支(Dynamic energy budget, DEB)理论是 Kooijman(1986)基于 κ 原则提出的,描述生物摄食

* 科技部国际创新合作专项“基于生态系统的水产养殖空间规划研究”(2016YFE0112600)和“欧盟地平线 2020 项目”(633476-H2020-SFS-2014-2015)共同资助 [This work was supported by the Key Programme for International Cooperation on Scientific and Technological Innovation, Ministry of Science and Technology (2016YFE0112600), and Optimizing Space Available for European Aquaculture (AquaSpace) (633476-H2020-SFS-2014-2015)]. 段骄阳, E-mail: d1395127939@163.com

① 通讯作者: 刘慧, 研究员, E-mail: liuhui@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2019-07-22, 收修改稿日期: 2019-08-02

同化的能量一部分(κ)用于维持身体结构生长,另一部分($1-\kappa$)用于性腺成熟和繁殖储备(Kooijman, 2000)。依据 DEB 理论而建立的个体生长模型,又称动态能量收支模型、DEB 模型,不仅能够量化能量在整个生物生活史阶段的分配情况(Sousa *et al*, 2010; Ren *et al*, 2001; Kooijman, 2010),而且能够模拟生物在一段时间内的生长状况。DEB 理论的关键是基于物种之间代谢的相似性,且都遵循 κ 原则。DEB 模型是参数化模型,原则上相同的基础模型结构可用于所有的生物物种,模型表现出的物种在生命史上的差异主要是由于 DEB 参数集合的差异(Sousa *et al*, 2006)。因此,参数对于 DEB 模型的构建十分重要,参数越准确,模型的拟合效果越好(Ren *et al*, 2008; 张继红等, 2016)。目前,DEB 模型已成功应用于水产养殖,包括鱼类(Orestis *et al*, 2019)、贝类(Bourlès *et al*, 2009)、大型海藻(蔡碧莹等, 2019)和海参(Ren *et al*, 2016)等。

皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai*)是我国重要的养殖经济贝类,主要分布在辽东半岛和山东半岛(常亚青等, 1998)。皱纹盘鲍含有丰富的营养成分,深受人们喜爱(Koizumi *et al*, 2017; 李太武等, 1995)。随着市场需求量的增大以及水产养殖技术的成熟,皱纹盘鲍已经实现大规模人工养殖(杨义等, 2007; 张晓梅等, 2010)。通过建立皱纹盘鲍个体生长模型,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(刘慧等, 2018)。国内外对双壳滤食性贝类 DEB 模型的研究已有较多报道。国外已建立贻贝(*Mytilus edulis*) (Saraiva *et al*, 2012)、长牡蛎(*Crassostrea gigas*) (Rico-Villa *et al*, 2010)、蛤类(*Macoma balthica*; *Cerastoderma edule*) (van Hare *et al*, 1993)等的 DEB 模型;国内有虾夷扇贝(*Patinopecten yessoensis*) (张继红等, 2017)的 DEB 模型。由于国外鲍养殖相较于其他海产贝类品种较少,国内对数理模型的研究起步较晚,因此,单壳滤食性贝类(如鲍)DEB 模型的研究较少,主要以传统能量方程的研究为主(Fang *et al*, 2018)。本研究参照国内外贝类生物 DEB 模型的研究方法,通过生理实验确定皱纹盘鲍 DEB 模型的 6 个相关参数,包括单位体积维持耗能率(Volume-specific maintenance costs, $[\dot{p}_M]$)、单位体积结构物质所需的能量(Volume-specific costs for structure, $[E_G]$)、单位体积最大储存能量(Maximum storage density, $[E_m]$)、储备能量含量(Energy content of reserve, μ_E)、形状系数(Shape coefficient, δm)和 Arrhenius 温度(Arrhenius temperature, T_A),可为皱纹

盘鲍个体生长模型的构建奠定参数基础。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

选取壳长为(5.91±0.26) cm 的皱纹盘鲍用于饥饿实验。选取不同规格[分为 3 组:a 组壳长为(2.37±0.18) cm, b 组为(4.65±0.11) cm, c 组为(6.21±0.51) cm]分别用于温度对耗氧的影响实验和生物学测量。样品均取自山东省荣成市寻山集团。皱纹盘鲍去掉表层附着物之后置于实验室水槽中 24 h 充气暂养,暂养水温为(18±1)°C,盐度为 30,暂养 3 d,成活率稳定后开始正式实验。

实验于 2018 年 9 月~10 月初、10 月底~12 月在威海长青海洋科技股份有限公司国家海产贝类研究中心实验室进行。

1.2 实验方法

1.2.1 饥饿实验 取同一规格、壳长为(5.91±0.26) cm 皱纹盘鲍 70 个,进行饥饿实验。实验期间不投饵,水温为皱纹盘鲍正常呼吸代谢的温度,控制在 18°C 左右,每 7 d 换水 3 次,保持水槽中的海水清洁且不含杂藻。每隔 5~10 d 取 5 个皱纹盘鲍,碘量法(GB/T 7489-87)测定其呼吸耗氧率,并测定其总湿重(W)、软组织湿重(WW)、软组织干重(DW)和软组织有机物含量(%),软组织干重与呼吸耗氧率基本保持恒定时结束实验(35 d)。其中,总湿重为皱纹盘鲍体表无水后的全重量;软组织湿重为剥离壳之后,剩余全部软组织的鲜重;软组织干重为测定完软组织湿重之后,在 60°C 下的烘干箱烘干 72 h 的重量;软组织有机物含量根据灰分法(GB 5009.4-2016《食品安全国家标准 食品中灰分的测定》)估算,即将称过干重的软组织进行碳化至无烟,然后转移到马弗炉中,在 450°C 下灼烧 4 h 后称重,质量差即为软组织有机物的含量。皱纹盘鲍不随饥饿时间而变化的呼吸耗氧率为单位体积维持耗能率 $[\dot{p}_M]$:

$$[\dot{p}_M] = R_t \times E_o \times t / (\rho_o \times V) \quad (1)$$

式中, R_t 为皱纹盘鲍饥饿后基本恒定的呼吸耗氧率[mg/(ind·h)], E_o 为 O₂的能值(1 ml O₂=20.3 J)(Ren *et al*, 2008), t 为时间转化系数(1 d=24 h), ρ_o 为 O₂在 15°C 下的密度(1.226 mg/ml), V 为皱纹盘鲍的体积(cm³)。

皱纹盘鲍软组织干重不随饥饿时间变化时有机物的重量即为皱纹盘鲍单位体积结构物质所需的能量 $[E_G]$:

$$[E_G] = k \times W_t \times C_t / (T_r \times V) \quad (2)$$

式中, k 为有机物的能值(23000 J/g) (Brey *et al.*, 1988; van der Veer *et al.*, 2006), W_t 为实验结束时保持恒定的软组织干重(g), C_t 为实验结束时贝类软组织有机物含量(%), T_r 为生长效率的转换系数($T_r=40\%$) (van der Veer *et al.*, 2006), V 为鲍的体积(cm^3)。

鲍最大储存能量 $[E_m]$ 为初始能量与饥饿后剩余的结构物质能量之差:

$$[E_m] = k \times (W_0 \times C_0 - W_t \times C_t) / V \quad (3)$$

式中, k 为有机物的能值(23000 J/g), W_0 为软组织干重的初始值(g), C_0 为实验初始时皱纹盘鲍软组织有机物含量(%), W_t 为实验结束时保持恒定软组织干重(g), C_t 为实验结束时贝类软组织有机物含量(%), V 为鲍的体积(cm^3)。

储备能量含量 μ_E 为初始和终末能量之差与软组织干重之差的比值:

$$\mu_E = k \times (W_0 \times C_0 - W_t \times C_t) / (W_0 - W_t) \quad (4)$$

式中, k 为有机物的能值(23000 J/g), W_0 为软组织干重的初始值(g), C_0 为实验初始时鲍软组织有机物含量(%), W_t 为实验结束时保持恒定的软组织干重(g), C_t 为实验结束时贝类软组织有机物含量(%)。

1.2.2 单位干重耗氧率的影响 将暂养的 3 种规格的皱纹盘鲍分为 5 组, 每组 5 只, 由室温 18°C 逐步升温或降温至 5°C 、 10°C 、 15°C 、 20°C 和 25°C 5 个温度梯度, 防止皱纹盘鲍因温度骤变不适应而死亡。溶解氧采用碘量法测定, 耗氧实验进行 1~2 h, 在密闭的呼吸室中测定初始和终末耗氧率(DO), 并测定鲍的软组织干重(DW)。

单位干重耗氧率 OR 计算公式:

$$\text{OR} = (\text{DO}_0 - \text{DO}_t) \times V_L / (\text{DW} \times t_1) \quad (5)$$

式中, OR 为皱纹盘鲍单位干重耗氧率 [$\text{mg}/(\text{g}\cdot\text{h})$], DO_0 为初始溶解氧(mg/L), DO_t 结束时溶解氧(mg/L), V_L 为呼吸室体积(L), DW 为软组织干重(g), t_1 为耗氧实验持续的时间(h)。

1.2.3 生物学测定 取 100 只不同规格的鲍测定其生物学参数, 包括壳长(L)、总湿重(W)、软组织湿重(WW)及软组织干重(DW)。壳长用游标卡尺(精度 0.01 mm)测量; 重量采用电子天平(精度 0.01 g)称量。体积(V)通常较难测量, 一般根据软组织湿重和密度($1.1 \text{ g}/\text{cm}^3$)的乘积得到(Sablani *et al.*, 2004)。

$$V = (\delta m \times L)^3 \quad (6)$$

式中, V 为鲍的体积(cm^3); δm 为形状系数; L 为鲍的壳长(cm); DW 为鲍软组织干重(g)。

1.3 数据分析

实验结果运用 Excel 2016 进行数据统计与线性回归估计并作图; 采用 SPSS 22.0 分析软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA)得到标准差, 最终结果以平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD)表示。

2 结果

2.1 $[E_G]$ 、 $[\dot{p}_M]$ 、 $[E_m]$ 和 μ_E 的值

实验共进行 35 d, 期间不投喂。随着饥饿时间延长, 皱纹盘鲍软组织干重和耗氧率逐渐降低。鲍呼吸耗氧率由最初 $2.69 \text{ mg}/(\text{ind}\cdot\text{h})$ 逐渐下降, 到第 30 天左右逐渐稳定在 $0.8 \text{ mg}/(\text{ind}\cdot\text{h})$ (图 1), 软组织干重由 $(5.21\pm 0.89) \text{ g}$ 降低至 $(3.84\pm 0.22) \text{ g}$ (图 2), 并基本保持恒定。软组织干重和呼吸耗氧率较初始值下降 26.3% 和 70%, 皱纹盘鲍软组织有机物含量从 80% 降到 58% (表 1)。

皱纹盘鲍在饥饿后耗氧率基本维持稳定, 根据公式(1)计算得出单位体积维持耗能率 $[\dot{p}_M]$ 的平均值为 $20.18 \text{ J}/(\text{cm}^3\cdot\text{d})$ 。

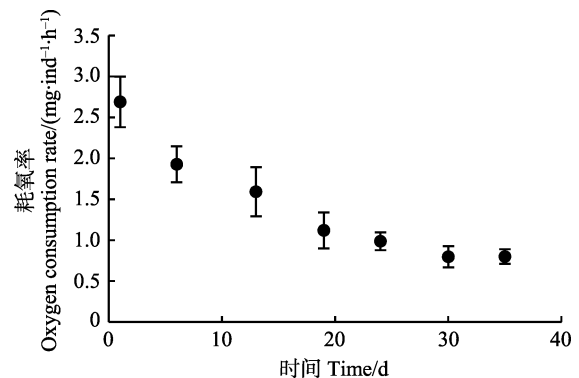


图 1 皱纹盘鲍耗氧率随饥饿时间的变化情况

Fig.1 The change of oxygen consumption rate of *H. discus hannai* with the starvation time

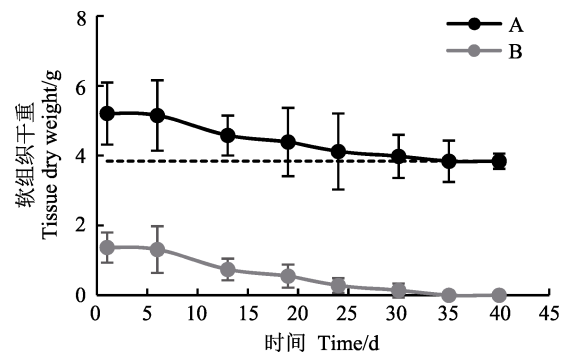


图 2 皱纹盘鲍软组织干重(A)和存储物质(B)随饥饿时间变化情况

Fig.2 Changes in dry flesh weight (A) and storage of reserves (B) in *H. discus hannai* during the starvation experiment

表 1 饥饿实验相关参数计算值
Tab.1 Parameter calculation value related to the starvation experiment

项目 Items	初始值 Initial value	终末值 End value	结果 Result
软组织干重 Dry flesh weight (g)	5.21±0.89	3.84±0.22	
有机物含量 Organic content (%)	80.00±6.01	58.00±4.65	
单位体积结构物质所需的能量 [E_G] Volume-specific costs for structure, [E_G](J/cm ³)			8120±328
单位体积最大储存能量 [E_m] Maximum storage density, [E_m](J/cm ³)			2726±168
单位体积维持耗能率 [$\dot{\rho}_M$] Volume-specific maintenance costs, [$\dot{\rho}_M$](J/(cm ³ ·d))			20.18±2.71
储备能量含量 μ_E Energy content of reserve, μ_E (J/g)			32583±2810

在饥饿实验 25 d 内, 软组织干重下降明显, 在 35 d 之后基本趋于稳定, 根据公式(2), 将软组织干重转化为单位体积结构物质所需的能量值 [E_G], 为 8120 J/cm³。

根据公式(3), 将鲍饥饿实验初始时的能量值与饥饿后剩余能量的差值转化为单位体积最大存储能量 [E_m], 为 2726 J/cm³(表 1); 能量的差值与饥饿实验初始与结束时软组织干重差值的比值为储备能量 μ_E , 为 32583 J/g。

2.2 Arrhenius 温度 T_A 的值

在实验条件下, 3组皱纹盘鲍(表1)单位干重耗氧率随个体大小的增加而减小(图3)。耗氧率随温度呈先上升后下降的趋势, 在5℃~20℃时, 单位干重耗氧率随温度的升高而增大, 在20℃达最高值; 之后, 随温度升高, 单位干重耗氧率降低。在20℃转折点之前, 依据温度对皱纹盘鲍单位干重耗氧率的关系, 得出 a、b、c 组鲍耗氧率的 ln 值与温度(热力学温度)倒数的线性关系分别为 $\ln R = -6201.1T^{-1} + 21.377$ ($R^2 = 0.9914$)、 $\ln R = -7578.7T^{-1} + 25.87$ ($R^2 = 0.9126$)、 $\ln R = -7807.6T^{-1} + 26.104$ ($R^2 = 0.8656$) (图4)。3组方程斜率的绝对值的平均值为7196 K, 即皱纹盘鲍的 Arrhenius 温度 T_A 。

表 2 3组皱纹盘鲍生物学特征
Tab.2 Biological characteristics of three groups of *H. discus hannai*

组别 Group	a	b	c
壳长 Shell length (cm)	2.37±0.18	4.65±0.11	6.21±0.51
总湿重 Shell-on wet weight (g)	1.28±0.27	10.90±2.58	28.75±5.60
软组织干重 Dry flesh weight (g)	0.15±0.08	1.98±0.35	5.63±0.89

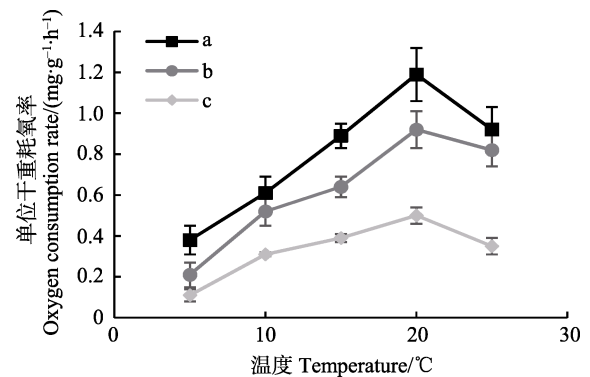


图 3 不同大小的皱纹盘鲍在不同温度下的单位干重耗氧率
Fig.3 Oxygen consumption rate per unit dry weight of abalone at different sizes

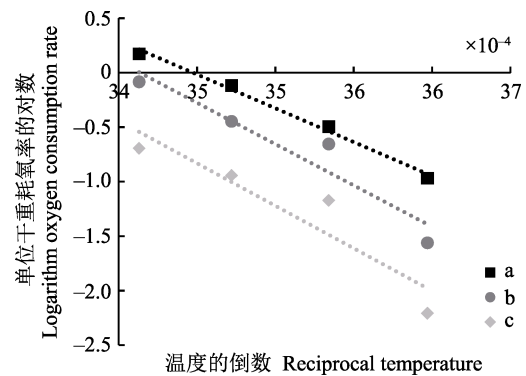


图 4 皱纹盘鲍单位干重耗氧率的 ln 值与温度的倒数线性关系

Fig.4 Linear relationship between the logarithm value of the oxygen consumption rate per unit dry weight and the reciprocal temperature

2.3 形状系数 δm 的值

通过拟合回归, 皱纹盘鲍壳长与体积符合三次函数(图5): $V = 0.0639 L^{3.1621}$ ($R^2 = 0.9852$), 根据公式(6)壳长与软组织湿重的立方根线性回归的斜率(图5)即为

形状系数 δm 的值为0.43。

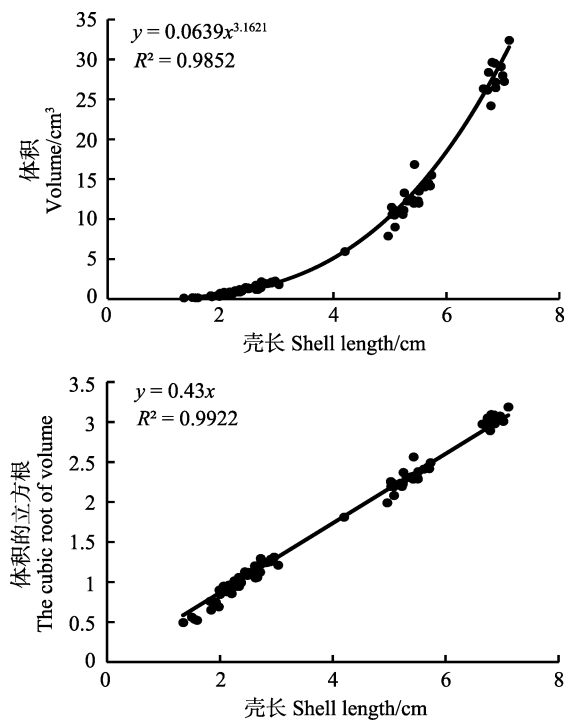


图5 皱纹盘鲍壳长与软组织湿重的关系

Fig.5 The relationship between wet flesh weight and shell length for *H. discus hannai*

3 讨论

3.1 贝类 DEB 模型参数获取方法

体积是模型输出状态变量的关键因素,形状系数 δm 是表征体积和表面积函数的重要参数,因此, δm 值的获得对模型构建十分重要。因贝类的体积和表面积较难测量,通常使用间接法测定。一种方法是只有贝壳的情况下测定贝壳的重量,用密度为 1 g/cm^3 物质(如马铃薯渣)填满贝壳再次称重(van der Veer *et al.*, 2001、2006),质量差为贝的物理体积,然后再通过公式 $V = (\delta m \times L)^3$ 计算形状系数的值,这种方法测定的体积要比实际生物量要高(van der Veer *et al.*, 2006), δm 的值也高。为使数据更准确,研究者通过另一种方法,直接测定软组织湿重,通过软组织密度转化获得。本研究根据后一种方法测定。

$[E_G]$ 和 $[\dot{p}_M]$ 的值无法直接测量得出,根据 van der Veer 等(2006)总结的方法: $[E_G]$ 值可以通过计算贝饥饿后且死亡之前软组织干重乘以转换系数来计算; $[\dot{p}_M]$ 值通过测定随着饥饿时间的推移,呼吸耗氧率的变化来推算,但要注意饥饿实验不能过长,否则结构物质会被分解,参数值会偏低。 $[E_m]$ 值可以直

接通过比较饱食个体最初的能量和饥饿后但死亡之前能量含量得出,也可通过比较个体在冬季和生长旺盛季节能量的差异间接估计得出,但这种方法耗时长且所得值偏小。3个参数均与饥饿过程有关,因此,通过饥饿实验可以同时获得 $[E_G]$ 、 $[E_m]$ 和 $[\dot{p}_M]$ 的值。本研究3个参数的获取就是采用饥饿实验的方法。

几乎所有贝类的生长都受温度的影响(王有基等, 2014),因 Arrhenius 温度 T_A 值是模型中很重要的一个参数。温度对生长、摄食、耗氧、排氨和吸收效率都有影响,因此, Arrhenius 温度可以通过测定温度对生物这几项指标的影响获得(张继红等, 2016)。其中,温度对生物的生长、摄食和吸收效率的影响通常需要长时间观测;排氨值的测定往往不够准确,通常食物残渣与生物粪便不好收集,容易造成数据偏高或偏低;测定耗氧相对来说耗时短且准确率相对高,因此,较多研究者通过测定温度对耗氧的影响来确定 Arrhenius 温度的值。本研究即通过温度对耗氧率的影响获得鲍的 Arrhenius 温度的值。

3.2 不同贝类 DEB 模型参数的差异

目前已有多种双壳贝类 DEB 模型参数的报道,其中,形状系数主要在 0.17~0.39 范围内,如太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)的 δm 值为 0.175,紫贻贝(*Mytilus edulis*)为 0.287,虾夷扇贝为 0.32 等(van der Veer *et al.*, 2006)。本研究测得的皱纹盘鲍形状系数是 0.43,比已报道的双壳贝类数值要大,这也许与皱纹盘鲍是单壳贝类,其软组织湿重与壳长的比值要高于双壳贝类。

贝类 Arrhenius 温度 T_A 的数值差异较大,一般品种贝类 Arrhenius 温度数值主要在 4000~11000 范围内,例如虾夷扇贝的 T_A 值为 4160(张继红等, 2016);新西兰绿唇贻贝(*Perna canaliculus*)的 T_A 值为 5530(Ren *et al.*, 2005);太平洋牡蛎幼虫的 T_A 值为 11000(Rico-Villa *et al.*, 2010)。本研究测得的鲍的 T_A 值为 7196,在已知研究报告的中上范围内。分析 T_A 值差异较大的主要原因是不同地域、不同贝类种群对温度的响应适应能力有差异(常亚青, 2007)。

不同贝类饥饿实验相关参数值 $[E_G]$ 、 $[\dot{p}_M]$ 、 $[E_m]$ 和 μ_E 值也有一定的差异,贝类 $[\dot{p}_M]$ 和 $[E_m]$ 的值在 10~26 和 2000~3000 范围内(van der Veer *et al.*, 2006)。主要原因是不同贝类对饥饿胁迫的响应程度不同;同时,这几个参数都与体积有关,因此,单位体积的差距导致最终的参数值不同,例如虾夷扇贝(张继红等,

2016)在饥饿 30 d 后, 软组织干重和耗氧率降低了 56%和 81%, 而本研究测得皱纹盘鲍在饥饿 35 d 后, 软组织干重和耗氧率较初始下降 26%和 70%, 其中, 耗氧率下降均在 60%以上, 这与贝类在饥饿后首先通过调节自身代谢水平来适应环境的变化, 减少能量的消耗有关(何毛贤等, 2010; Mehner *et al.*, 2010); 而软组织干重的下降率相差较大, 这主要是因为皱纹盘鲍耐饥饿能力较强, 一般体重下降 12%~24%才开始死亡(Leighton *et al.*, 1963)。

DEB 模型中其他的参数, 如温度函数中温度的上下限可根据鲍生长温度确定, 结构物质体积根据鲍性腺发育成熟的壳长计算, 吸收效率可根据已有研究得出。

DEB 模型已广泛应用于双壳贝类, 但对于鲍等单壳贝类研究较少。本研究通过实验计算了 6 个参数值, 为进一步构建皱纹盘鲍 DEB 模型提供了必需的参数值, 也为进一步研究其他单壳贝类提供了理论依据。

参 考 文 献

- 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. *Journal of Sea Research*, 2009, 62(2-3): 62-71
- Brey T, Rumohr H, Ankar S. Energy content of macrobenthic invertebrates: General conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1988, 117(3): 271-278
- Cai BY, Zhu CB, 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]
- Chang YQ, Wang ZC. An energy budget for individual pacific abalone (*Haliotis discus hannai* Ino). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, 9(5): 511-516 [常亚青, 王子臣. 皱纹盘鲍的个体能量收支. *应用生态学报*, 1998, 9(5): 511-516]
- Chang YQ. *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]
- Fang JH, Zhang P, Fang JG, *et al.* The growth and carbon allocation of abalone (*Haliotis discus hannai* Ino) of different sizes at different temperatures based on the abalone-kelp integrated multitrophic aquaculture model. *Aquaculture Research*, 2018, 49(8): 2676-2683
- He MX, Yuan T, Huang LM. Preliminary study on compensatory growth in pearl oyster *Pinctada martensi* Dunker, following starvation. *Journal of Tropical Oceanography*, 2010, 29(6): 143-146 [何毛贤, 袁涛, 黄良民. 马氏珠母贝饥饿补偿生长的初步研究. *热带海洋学报*, 2010, 29(6): 143-146]
- Koizumi Y, Tsuji Y. Abalone *Haliotis* spp. Application of Recirculating Aquaculture, 2017, 12(30): 175-211
- Kooijman SALM. Population dynamics on basis of budgets. *Dynamics of Physiologically Structured Populations*, 1986, 266-297
- Kooijman SALM. *Dynamic energy and mass budgets in biological systems*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2000
- Kooijman SALM. *Dynamic energy budget theory for metabolic organization*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010
- Leighton D, Boolootian RA. Diet and growth in the black abalone, *Haliotis cracerodii*. *Ecology*, 1963, 44(2): 227
- Li TW, Su XR, Ding MJ. The determination of some nutritional in abalone *Haliotis discus hannai* Ino. *Chinese Journal of Marine Drugs*, 1995(1): 47-48 [李太武, 苏秀榕, 丁明进. 皱纹盘鲍中几种营养成分的测定. *中国海洋药物*, 1995(1): 47-48]
- Liu H, Cai BY. 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]
- Mehner T, Wieser W. Energetics and metabolic correlates of starvation in juvenile perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Fish Biology*, 2010, 45(2): 325-333
- Orestis SZ, Nikos P, Konstadia L. A DEB model for European sea bass (*Dicentrarchus labrax*): Parameterisation and application in aquaculture. *Journal of Sea Research*, 2019, 143: 262-271
- Ren JS, Ross AH. Environmental influence on mussel growth: A dynamic energy budget model and its application to the greenshell mussel *Perna canaliculus*. *Ecological Modelling*, 2005, 189(3-4): 347-362
- Ren JS, Ross AH. A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Ecological Modelling*, 2001, 142(1-2): 105-120
- Ren JS, Schiel DR. 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
- Ren JS, Stenton-Dozey J, Zhang J. Parameterisation and application of dynamic energy budget model to the sea cucumber *Apostichopus japonicus*. *Aquaculture Environment Interactions*, 2016, 9(1): 1-8
- Rico-Villa B, Bernard I, Robert R, *et al.* A dynamic energy

- budget (DEB) growth model for Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 2010, 305(1–4): 84–94
- Sablani SS, Kasapis S, Rahman MS, *et al.* Sorption isotherms and the state diagram for evaluating stability criteria of abalone. *Food Research International*, 2004, 37(10): 915–924
- Saraiva S, van der Meer J, Kooijman SALM, *et al.* Validation of a dynamic energy budget (DEB) model for the blue mussel. *Marine Ecology Progress*, 2012, 463(3): 141–158
- Sousa T, Domingos T, Poggiale JC, *et al.* Dynamic energy budget theory restores coherence in biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1557): 3413–3428
- Sousa T, Mota R, Domingos T, *et al.* Thermodynamics of organisms in the context of dynamic energy budget theory. *Physics Review E, Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 2006, 74(5 Pt 1): 051901
- van der Veer H, 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
- van der Veer H, Kooijman SALM, van der Meer J. Intra- and interspecies comparison of energy flow in North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets. *Journal of Sea Research*, 2001, 45(34): 303–320
- van Haren RJF, Kooijman SALM. Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research*, 1993, 31(2): 119–133
- Wang YJ, Li LS, Li Q, *et al.* Research progress on eco-physiological responses of shellfish under ocean acidification and global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(13): 3499–3508 [王有基, 李丽莎, 李琼, 等. 珍海洋酸化和全球变暖对贝类生理生态的影响研究进展. *生态学报*, 2014, 34(13): 3499–3508]
- Yang Y, Jiang SH, Tang L, *et al.* Advancements in studies on energy budget of abalone. *Science Paper Online*, 2007, 2(2): 149–152 [杨义, 姜森颖, 唐玲, 等. 鲍能量学研究进展. *中国科技论文*, 2007, 2(2): 149–152]
- 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 JH, Wu WG, 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]
- Zhang XM, Wang CL, Li LG, *et al.* Oxygen consumption rate and effect of hypoxia stress on enzyme activity of *Octopus variabilis*. *Journal of Hydroecology*, 2010, 3(2): 72–79 [张晓梅, 王春琳, 李来国, 等. 耗氧率及溶氧胁迫对长蛸体内酶活力的影响. *水生态学杂志*, 2010, 3(2): 72–79]

(编辑 陈 辉)

The Measurement of Parameters for the Dynamic Energy Budget (DEB) Model in *Haliotis discus hannai* (Disk Abalone)

DUAN Jiaoyang^{1,2}, LIU Hui^{2①}, CHEN Siqing², JIANG Zengjie², LIN Fan², CHANG Lirong³, LU Longfei³

(1. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai Engineering Research Center of Aquaculture, Shanghai Collaborative Innovation for Aquatic Animal Genetics and Breeding, 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. Weihai Changqing Ocean Science & Technology Co., Ltd, Rongcheng 264316)

Abstract Six key parameters for the dynamic energy budget (DEB) model of the disk abalone (*Haliotis discus hannai*) were obtained through physiological experiments. The goal was to determine the influence of starvation on energy consumption and the influence of temperature on oxygen consumption. The value of four parameters, *i.e.*, Volume-specific maintenance costs [\dot{p}_M], Volume-specific costs for structure [E_G], Maximum storage density [E_m], and Energy content of reserve μ_E , was calculated through measuring energy consumption when oxygen consumption rate and dry flesh weight had ceased to decrease and remained steady during the starvation period. The value of Arrhenius temperature (T_A) was determined by measuring oxygen consumption rate of abalone per unit dry weight under different temperature gradients. The value of shape coefficient (δm) was calculated with a regression equation based on length and body mass data. The results showed: After the starvation experiment, dry flesh weight and oxygen consumption rate decreased by 26.3% and 70%, respectively. Meanwhile, the oxygen consumption rate increased from 2.69 mg/(ind·h) to 0.8 mg/(ind·h), and remained constant. The dry flesh weight decreased from (5.21±0.89) g to (3.84±0.22) g. Calculated according to the standard formulas, the values of [\dot{p}_M] and [E_G] were 20.18 J/(cm³·d) and 8120 J/cm³, respectively. The content of organic matter before and after starvation was 80% and 58%, respectively. Through conversion of the organic content, the values of [E_m] and μ_E were 2726 J/cm³ and 32583 J/g, respectively. For abalone of different sizes, temperature was proportional to the oxygen consumption rate at water temperatures of 5°C~20°C, and the temperature was inversely proportional to the oxygen consumption rate over 20°C. Before the turning point of 20°C, the ln value of the oxygen consumption rate was linearly correlated to the reciprocal of the thermodynamic temperature. The absolute value of the slope of the linear regression equation was the Arrhenius temperature T_A value ($T_A=7196$ K) before the turning point (20°C). Through biological statistical analysis, there was a cubic function relationship between abalone shell length (L) and volume (V): $V=0.0639L^{3.1621}$ ($R^2=0.9852$). The slope was shown as the Shape coefficient δm value ($\delta m=0.43$), which was calculated by linear regression of volume of the cube root of the soft tissue and shell length. This study provides scientific data support for the construction of an individual-based model following the DEB theory for *H. discus hannai*.

Key words *Haliotis discus hannai*; Dynamic energy budget (DEB) theory; Model parameters

① Corresponding author: LIU Hui, E-mail: liuhui@ysfri.ac.cn