水产学报
JOURNAL OF FISHERIES OF CHINA
DOI: 10.11964/jfc.20250414976
Science Press

马浩杰, 张跃环, 王新萌, 等. 咬齿牡蛎动态能量收支模型的参数获取及构建 [J]. 水产学报, 2026, 50(1): 019112.
Ma H J, Zhang Y H, Wang X M, *et al*. Parameter acquisition and model development for the Dynamic Energy Budget (DEB) of oyster *Saccostrea mordax* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2026, 50(1): 019112 (in Chinese).

咬齿牡蛎动态能量收支模型的参数获取及构建

马浩杰[1,2]，张跃环[3]，王新萌[2]，孟嵘钊[2]，谭柳书仪[2]，
高天翔[1]，张继红[2,4*]
(1. 浙江海洋大学水产学院，浙江 舟山　316022；
2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所，山东 青岛　266071；
3. 中国科学院南海海洋研究所，广东 广州　510301；
4. 南方海洋科学与工程广东省实验室，广东 广州　511458)

摘要：【目的】构建咬齿牡蛎动态能量收支 (DEB) 模型，研究水温、叶绿素浓度对其生长的影响，为牡蛎礁的选址、设计及可持续管理提供理论支持。**【方法】**通过室内生理实验测定了 DEB 模型所需的参数。采用壳长与软体部湿重回归法计算形状系数 δ_m；根据不同温度条件下牡蛎的呼吸耗氧率，计算获得阿伦纽斯温度 T_A；经 45 d 的饥饿实验，获得形成单位体积结构物质所需的能量 $[E_G]$、单位体积的最大存储能量 $[E_M]$ 以及单位时间单位体积维持生命所需的能量 $[\dot{P}_M]$；摄食实验测定出最大摄食率 $\{\dot{J}_{Xm}\}$ 和最大吸收率 $\{\dot{P}_{Am}\}$ 等主要参数。通过对已有文献的数据挖掘和模型调试获取模型所需的其他参数。通过遥感技术方法获得 2022 年 6 月—2024 年 4 月美济礁和大亚湾 Chl.*a* 浓度和水温，以此作为强制函数，利用 R 软件构建了大亚湾咬齿牡蛎的个体生长模型，对美济礁监测的咬齿牡蛎实际生长数据进行验证。**【结果】**通过室内实验成功测定了 DEB 模型所需的 7 个基本参数，其中 δ_m 为 0.270，T_A 为 4900.01 K，$[E_G]$、$[E_M]$、$[\dot{P}_M]$ 分别为 5600 J/cm^3、6382 J/cm^3、26 J/(cm^3·d)，$\{\dot{P}_{Am}\}$ 和 $\{\dot{J}_{Xm}\}$ 分别为 244 J/(cm^2·d) 和 325 J/(cm^2·d)。模型模拟结果显示，软体部干重和壳长的模拟值与实测值呈显著线性关系。在美济礁和大亚湾海域中，咬齿牡蛎的生长受到 Chl.*a* 浓度和水温的双重限制，食物限制性强于水温。**【结论】**所构建的 DEB 模型能够很好地模拟咬齿牡蛎的个体生长情况，美济礁的温度与食物相较于大亚湾更适合咬齿牡蛎的生长。

关键词：咬齿牡蛎；动态能量收支；模型参数；个体生长；美济礁
中图分类号：S 917.4　　**文献标志码：**A

动态能量收支生长模型是基于 Kooijman[1] 提出的动态能量平衡收支理论 (Dynamic Energy Budge theory) 构建的，简称 DEB 模型。DEB 模型重要假设 κ 原则，储存能量一部分 (κ) 用于结构物质的生长和维持生命活动，剩余部分 (1–κ) 用于繁殖[2]。因此，DEB 模型是基于能量代谢的物理、

收稿日期：2025-04-25　　**修回日期：**2025-07-03
资助项目：国家重点研发计划 (2022-36)
第一作者：马浩杰，从事贝类养殖容量评估研究，E-mail：191939920@qq.com
通信作者：张继红，从事海水养殖生态与渔业碳汇研究，E-mail：zhangjh@ysfri.ac.cn

化学特性，针对个体的能量代谢，可以描述个体生物从食物中吸收到排出能量，以及如何利用这些能量用于自身维持生长、发育、繁殖的流动情况，和受到外界环境影响单个生物体的生理速率的改变情况[3]。近年来，有关 DEB 模型已被成功应用到鱼类、贝类等[4-7]水生生物中。

咬齿牡蛎 (*Saccostrea mordax*) 作为我国南海沿岸的关键造礁物种，其形成的生物礁体具有固碳减浪、净化水质等重要生态功能。然而，受环境污染、过度捕捞及海岸工程影响，自然种群急剧衰退[8]。全球人工鱼礁修复项目因选址不当导致的失败案例表明，科学选址是生态修复成功的首要前提[9]。DEB 模型依据动态能量收支理论，能够更加直观地模拟贝类在自然海域的生长状况，筛选适宜整个生活史阶段的区域，而通过建立 DEB 模型可进行牡蛎礁选址适宜性评价，最终确定牡蛎礁修复适宜性区域。

尽管 DEB 模型在虾夷扇贝 (*Patinopecten yessoensis*)[5]、长牡蛎 (*Crassostrea gigas*) 等[10]经济贝类中已实现参数化，但针对咬齿牡蛎的研究仍属空白。本研究通过室内生理实验获取了咬齿牡蛎 DEB 模型所需的 7 个核心参数，通过遥感技术获取美济礁和大亚湾 2022 年 6 月—2024 年 5 月的水温和叶绿素浓度 (Chl.*a*) 数据，作为强制因子，利用 R 软件构建了咬齿牡蛎的动态能量收支模型。以连续监测的大亚湾和美济礁海区的咬齿牡蛎实际生长情况对模型建立和验证，旨在建立较为通用的咬齿牡蛎 DEB 模型，研究结果可评估不同海域牡蛎的生长繁殖情况，并为构建牡蛎礁提供科技支撑。

1　材料与方法

1.1　参数获取

形状系数 (δ_m)　咬齿牡蛎取自南海美济礁，随机挑选 100 只牡蛎，用精度为 0.01 mm 的游标卡尺测量牡蛎壳长 (L，cm)，用精度为 0.001 g 的电子天平称得的牡蛎壳内全部组织重量，即为软体部湿重 (w，g)，假设软体部的比重为 1 g/cm^3[11]，通过公式回归获得 δ_m。

$$w = (\delta_m L)^3 \tag{1}$$

阿伦纽斯温度 (T_A)　根据取样时海域的水温，咬齿牡蛎在 (25±1) ℃ 暂养 7 d，每日换水 1 次。温度设置为 10、15、20、25 和 30 ℃ 5 个梯度，每个规格设 3 个平行，2 个空白对照。耗氧率的测定采用静水法，2 L 充满海水的塑料桶放入牡蛎 1 只，计时 2 h。用溶氧仪测定实验开始时和结束时海水中的溶解氧含量 (DO)。实验结束后测定牡蛎软体部干重。根据实验前后的 DO 变化，计算耗氧率 [R, mg/(g DW·h)][5]：

$$R = \frac{DO_0 - \Delta DO - DO_t}{W \times t} \times V_0 \tag{2}$$

式中，DO_0、DO_t为实验各组实验开始和结束时水中的 DO (mg/L)，V_0为实验所用的塑料桶的体积 (L)，W 和 t 分别为实验所用牡蛎的软体部干重 (g) 和实验持续时间 (h)。

通过牡蛎耗氧率 (R) 与水温倒数的回归，计算阿伦纽斯温度 T_A，公式[12]：

$$\ln R = a \times T^{-1} + b \tag{3}$$

式中，a 为线性回归方程的斜率，其绝对值即为 T_A，T 为水温的热力学温度 (K)，b 为线性回归方程的截距。

饥饿实验　取 300 只同一规格的咬齿牡蛎放入 2 μm 过滤的海水中，保持海水的温度、盐度与取样时海区的温度、盐度一致，进行持续养殖 45 d 的饥饿实验。每周取咬齿牡蛎 5 只测定呼吸耗氧率，方法同上。另取 10 只测定壳长、总湿重、软体部湿重 (w)、软体部干重 (W)、软体部有机物含量 (C)。软体部置于烘箱 (60 ℃) 中 72 h，烘至恒重后，称重获得软体部干重。

当软体部干重不再随着饥饿时间的推移而下降，干重基本保持稳定时的有机物质量即为牡蛎形成单位体积结构物质所需的能量 [E_G]，公式[5]：

$$[E_G] = \frac{W_1 \times C_1 \times k}{T_r \times V} \tag{4}$$

式中，W_1 为软体部干重保持稳定时的质量 (g)，k 为有机物的能值，取 8 000 J/g[13]；C_1 为饥饿实验结束后软组织有机物含量 (%)；T_r 为生长效率的转换系数，为 40%[12]；V 为牡蛎的体积 (cm^3)。

当耗氧率基本保持稳定时，此时的耗氧率视为维持正常生命活动所需的最低能 [$\dot{P}_M$][14]，公式：

$$\left[\dot{P}_M\right] = \frac{R_t \times E_0 \times t}{\rho_0 \times V} \tag{5}$$

式中，R_t 为饥饿实验耗氧量基本稳定时的耗氧率 [mg/(g DW·h)]，E_0 为氧气的能量值 (1 mol O_2=

20.3 J)[15]，t 为时间转化系数 (1 d=24 h)，ρ_0 为氧气在 25 ℃ 时的密度 (1.292 mg/mL)。

单位体积最大储存能量 [E_M] 为实验前后牡蛎结构物质能量之差，公式[4]：

$$[E_M] = k \times \frac{W_0 \times C_0 - W_1 \times C_1}{V} \tag{6}$$

式中，W_0 为饥饿实验开始前软组织的干重 (g)，C_0 为实验开始前软组织有机物含量 (%)。

储备能量 [μ_E] 为单位体积最大储能能量之差与初始干重和结束时干重之差的比值，公式[14]：

$$[\mu_E] = k \times \frac{W_0 \times C_0 - W_1 \times C_1}{C_0 - C_1} \tag{7}$$

摄食实验　在温度 25 ℃，盐度 30 下，以小球藻作为饵料，设置 5 组不同的颗粒有机物 (POM)，浓度分别为 4.9、10.4、16.5、20.0、25.6 mg/L，每个浓度组设置 3 个平行。采用静水的饵料梯度法测定牡蛎的摄食率。所用实验器具为 1 L 的聚乙烯瓶，每个瓶中放置 1 只咬齿牡蛎，实验时间 2 h。实验前后分别取水样 500 mL，抽滤到 GF/C 滤膜上，以测定有机物含量。经 450 ℃ 马弗炉灼烧 4 h 获得滤膜的初始值 W_0，抽滤后的滤膜放入烘箱中 60 ℃ 烘干 2 d 称重 W_1，滤膜 450 ℃ 马弗炉中灼烧 4 h 后称重 W_2。实验结束后测量牡蛎的壳长 (L, cm)、软体部湿重 (w, g)、软体部干重 (W, g)。摄食率计算公式[16]：

$$\mathrm{IR} = \frac{(\rho_0 - \rho_1)}{W_0 \times t_1} \times w \tag{8}$$

式中，t_1 为实验持续时间，ρ_0、ρ_1 分别为实验开始和结束时饵料的浓度。

单位体表面积最大摄食率 {J_{Xm}} [J/(cm^2·d)]：

$$\{J_{Xm}\} = \frac{\mathrm{IR}_{max} \times P \times W}{L^2} \tag{9}$$

式中，IR_{max} 为最大摄食率 [mg/(g·h)]，P 为 POM 的能值 (1 mg POM=20.78 J)。

单位体表面积最大吸收率 {P_{Am}} [J/(cm^2·d)]：

$$\mathrm{AE} = \frac{F' - E'}{(1 - E') \times F'} \tag{10}$$

$$\{\dot{P}_{Am}\} = \mathrm{AE} \times \{\dot{J}_{Xm}\} \tag{11}$$

式中，AE 为吸收效率，F'为食物中有机物含量 (%)，即饵料总无灰分干重的比例，E'为粪便中有机物含量 (%)，即粪便中去除灰分干重的比例。

1.2　模型构建

研究海域　美济礁 (9°52′~9°56′N，115°30′~115°35′E) 为我国南沙群岛中东部海域的一个珊瑚环礁，呈椭圆形，总面积为 60 km^2。环礁内有潟湖，面积 30.62 km^2，潟湖与礁外深海之间可通过口门进行海水交换，具有独特的珊瑚礁生态系统[17]。

大亚湾 (22°30′~22°45′N，114°30′~114°45′E) 位于广东省东部沿海，是典型的半封闭海湾，呈新月形，总面积约为 600 km^2。大亚湾与外海之间通过狭窄的水道进行海水交换，具有独特的海洋生态系统和丰富的生物多样性。大亚湾的水深变化较大，从浅滩的几米到深海的几十米不等。湾内水质优良，适合多种海洋生物的生长和繁殖，是重要的渔业资源区和海洋生物保护区[18]。

环境参数　采用 2022 年 6 月—2024 年 4 月美济礁和大亚湾海域研究站位的海水表层温度、Chl.*a* 浓度作为咬齿牡蛎 DEB 模型的环境数据。表层温度和 Chl.*a* 浓度数据均源于美国航空航天局发射的微型中分辨率成像光谱仪 (MODIS)，采用 L3 级数据，分辨率为 500 m，使用 MATLAB R2021 软件读取数据，对数据进行差值拟合获取每天的连续数据。

生长数据　咬齿牡蛎来源于养殖场的同一批贝，将这批贝分别投放至美济礁和大亚湾两个不同的海域进行养殖。在美济礁海域，咬齿牡蛎初始壳长 (33.89±4.67) mm，平均软组织干重 (0.40±0.10) g；在大亚湾海域，咬齿牡蛎初始壳长 (35.45± 0.45) mm，平均软组织干重 (0.31±0.13) g。取样期间，每 6 个月分别从大亚湾和美济礁养殖区域各取 30 只咬齿牡蛎进行生长数据测定，生长数据包括软体部干重 (g)、软体部湿重 (g)、壳长 (mm)、壳高 (mm)、壳宽 (mm)。实验过程中操作人员严格遵守《浙江海洋大学实验动物管理办法》，并按照实验动物福利及伦理各项规章制度执行。

模型函数　模型所需的主要函数见表 1，能量分配系数 k 与生殖储备比例 K_R 通过模型调试获取，通过对不同海域的半饱和系数 F_H 进行调整，使模型模拟值达到最佳效果。表 1 内，$k(T)$ 为水温为 T 时生物的生理反应速率；T 为水温 (℃)；T_1 为生理实验的参考温度 (℃)；k_1 为参考温度下生理反应速率的值；[E] 为单位体积的储能 (J/cm^3)，位于 0 和 [E_M] 之间；V 为贝类软体部的体积 (cm^3)；$V^{2/3}$ 为贝类软体部的表面积 (cm^2)；k 为能量分配系数；F 为环境中食物的浓度，F_H 为半饱合常数；

表 1　DEB 模型中所用的主要关系式

Tab. 1　Main function in the DEB model

序号 number	方程 equation	定义 definition
1	$k(T)=k_1\exp\left(\frac{T_A}{T_1}-\frac{T_A}{T}\right)\cdot\left[1+\exp\left(\frac{T_{AL}}{T}-\frac{T_{AL}}{T_L}\right)+\exp\left(\frac{T_{AH}}{T_H}-\frac{T_{AH}}{T}\right)\right]^{-1}$	温度依赖关系　temperature dependence
2	$\dot{P}=k(T)\frac{[E]}{[E_G]+\kappa\cdot[E]}\cdot\left(\frac{[E_G]\cdot\{\dot{P}_{Am}\}V^{2/3}}{[E_M]}+[\dot{P}_M]\cdot V\right)$	代谢率　catabolic rate
3	$[E]=\frac{E}{V}$	能量密度　energy density
4	$\dot{P}_A=k(T)\cdot f\cdot\{\dot{P}_{Am}\}\cdot V^{2/3}$	吸收率　assimilation rate
5	$f=\frac{F}{F+F_H}$	功能性反应　functional response
6	$\dot{P}_M=k(T)\cdot[\dot{P}_M]\cdot V$	维持率　maintenance rate
7	$\dot{P}_J=k(T)\cdot\min(V,V_P)\cdot[\dot{P}_M]\cdot\left(\frac{1-\kappa}{\kappa}\right)$	繁育维持率　maturity maintenance rate
8	$\frac{dE}{dt}=\dot{P}_A-\dot{P}_C$	储能动力学　reserve dynamic
9	$\frac{dE_R}{dt}=(1-\kappa)\cdot\dot{P}_C-\dot{P}_J$	繁育储能变化率　reproductive reserve dynamic
10	$\frac{dV}{dt}=\frac{\kappa\cdot\dot{P}_C-\dot{P}_M}{[E_G]}$	生物体积生长　bio-volume growth
11	$DW=\frac{E}{\mu_E}+\frac{k_R+E_R}{\mu_E}+V\cdot\rho$	组织干重　dry tissue weight

E_R 为分配到繁育中的能量 (J)。

模型运行与验证　使用 R 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 (℃) 和 Chl.*a* 浓度 (μg/L) 是模型运行的强制函数。大亚湾咬齿牡蛎的生长模拟期为 2022 年 6 月—2024 年 4 月，共运行 700 d。以每 6 个月获得的咬齿牡蛎生长数据 (壳长和软体部干重) 作为模型的验证。

咬齿牡蛎生长限制性分析　根据表 1 中公式 5，在食物半饱和常数一定的情况下，食物的功能性反应 f 值依据环境中食物浓度而变化，可反映环境中食物对牡蛎能量获得及生长的影响情况。f 值介于 0~1，值越小，说明对牡蛎获取能量的限制性越大。表 1 中公式 1 为温度依赖关系 $k(T)$，可反映随环境水温对贝类生理反应速率的影响情况。$k(T)$ 的值>0，值越小，说明水温对牡蛎生长的限制性越大，当外界水温为最适温度时，$k(T)$ 为最大值。

1.3　数据分析

实验数据采用 Excel 2010 软件进行整理、线性回归拟合并作图，结果以平均值±标准差表示。

2　结果

2.1　模型参数获取

δ_m　对咬齿牡蛎软体部湿重的立方根和壳长进行线性回归，得到的斜率即为 δ_m，从图 1 中可知咬齿牡蛎的 δ_m 值为 0.270。

T_A　在 15~30 ℃，咬齿牡蛎的耗氧率随水温升高而增加，在 30 ℃ 达到峰值后，随水温升高而降低 (图 2)，其耗氧率与水温的热力学温度倒数的线性回归关系 (图 3)：$\ln R=-4\,900.10T^{-1}+15.73$ (R^2=0.79)，根据公式获得咬齿牡蛎 T_A 为 4 900.10 K。

$[E_G]$、$[E_M]$、$[\dot{P}_M]$　持续饥饿后，咬齿牡蛎软体部干重最终维持在 (0.43±0.06) g。初始软体部有机物含量为 89.80%±3.67%，实验结束时，软体部有机物含量下降至 65.46%±2.80% (图 4)。饥饿实验进行20 d 时，耗氧率趋于稳定，咬齿牡蛎实验结束时稳定在 0.18 mg/(g DW·h)，相较于初始耗氧率下降了 50.00% (图 5)。根据能量转换 (1 mL O_2=20.3 J) 及 δ_m，获得咬齿牡蛎维持生命所需能量 $[\dot{P}_M]$ 为 26 J/(cm^3·d)。根据有机物能值、δ_m 和反应生长效率系数 40%，获得单位体积结构物质所需

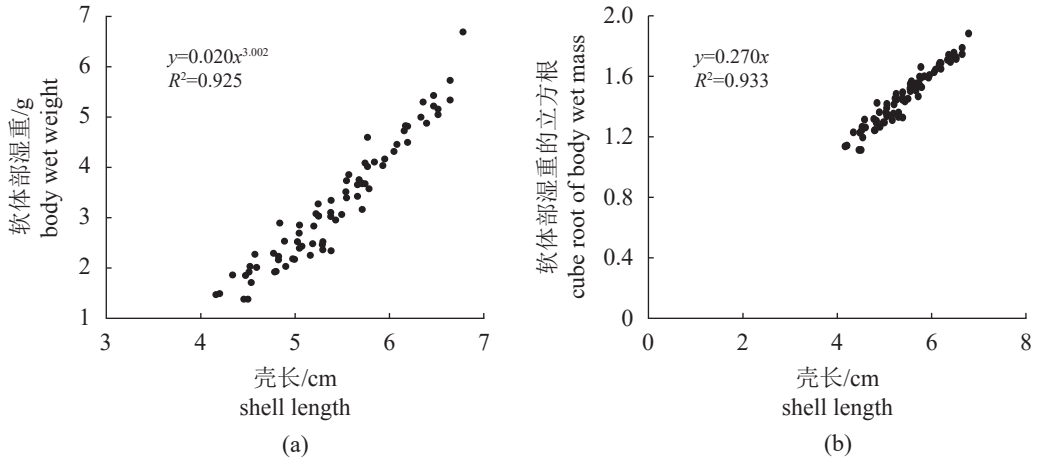

图 1　咬齿牡蛎软体部湿重与壳长的线性关系

Fig. 1　Relationship between body wet mass and shell length of *S. mordax*

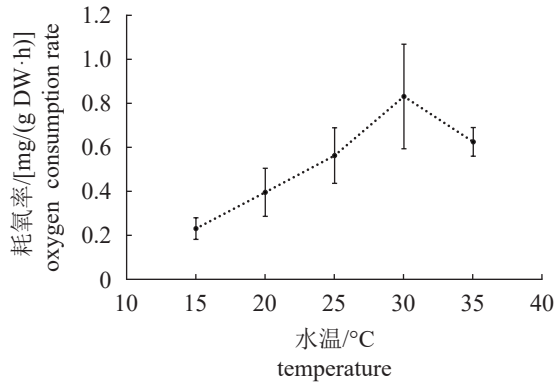

图 2　温度对咬齿牡蛎耗氧率的影响

Fig. 2　Effect of temperature on oxygen consumption rate of *S. mordax*

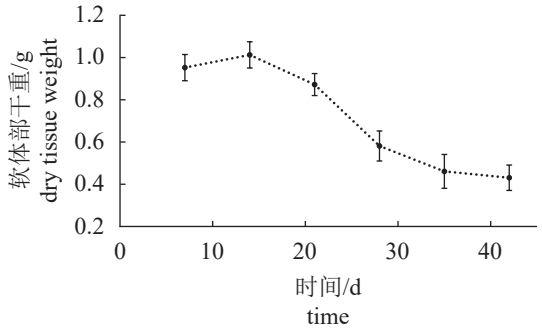

图 4　咬齿牡蛎软体部干重随饥饿时间的变化

Fig. 4　Changes in dry tissue weight of *S. mordax* during the starvation experiment

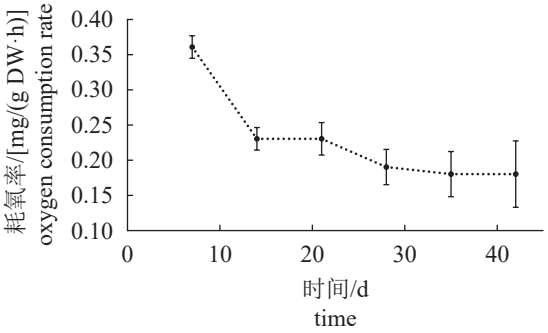

图 5　咬齿牡蛎耗氧率随饥饿时间的变化

Fig. 5　Changes in oxygen consumption rate of *S. mordax* during the starvation experiment

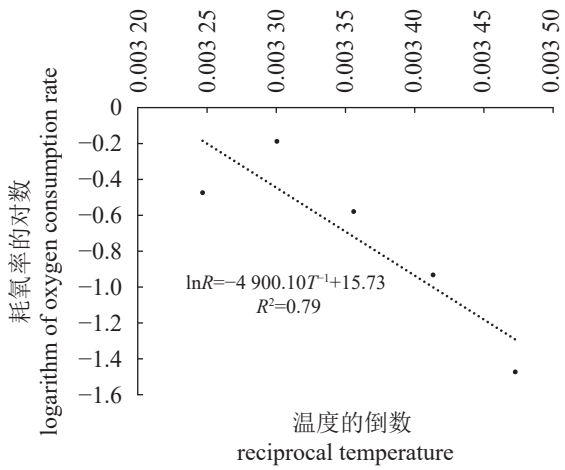

图 3　咬齿牡蛎耗氧率与热力学温度倒数的关系

Fig. 3　Arrhenius plot for the reciprocal temperature and oxygen consumption data of *S. mordax*

能量 [E_G] 为 5 862 J/cm^3。根据初始与剩余结构物质能量之差及 δ_m，获得单位体积最大储存能量 [E_M] 参数为 6 382 J/cm^3。

单位表面积最大摄食率 {J_{Xm}} 和最大吸收率 {P_{Am}}　在实验的饵料浓度范围内，摄食率与饵料浓度成倒钟形 (图 6)，即摄食率随饵料浓度的

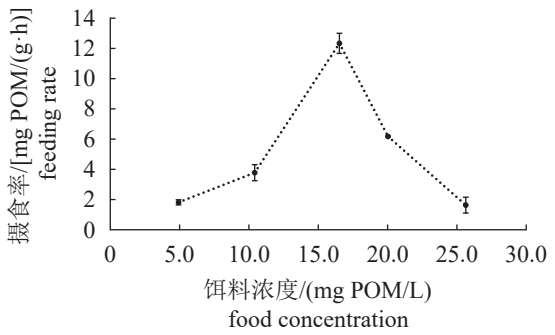

图 6　不同饵料浓度对咬齿牡蛎摄食率的影响

Fig. 6　Effects of different feed concentrations on feeding rate of *S. mordax*

增加而增大，在饵料浓度为 16.5 mg POM/L 时，摄食率达峰值；之后随着饵料浓度的增加而降低，在饵料浓度为 25.6 mg POM/L 时的摄食率最低。根据体表面积 [$S = (\delta_m L)^2$] 和有机物能量转换，获得咬齿牡蛎 {J_{Xm}} 为 325 J/(cm^2·d)。取 0.75[19] 为咬齿牡蛎的吸收率，得 {P'_{Am}} 为 244 J/(cm^2·d)。

2.2　模型基本参数

咬齿牡蛎能量收支模型所需的各参数：{J_{Xm}}、{P'_{Am}}、[E_G]、[E_M]、δ_m 等通过咬齿牡蛎生理实验获得，其他参数通过文献数据的挖掘和模型调试获取。动态能量收支模型参数见表 2。

2.3　美济礁与大亚湾水体温度和 Chl.*a* 的变化情况

2022 年 6 月—2024 年 4 月，美济礁水温范围为 27.48~30.97 ℃，平均为 (29.16±0.77) ℃，Chl.*a* 的范围为 0.10~0.35 μg/L，平均为 (0.24±0.11) μg/L。大亚湾水温范围为 19.94~20.91 ℃，平均为 (25.78±5.37) ℃，Chl.*a* 的范围为 0.08~0.32 μg/L，平均值为 (0.14±0.11) μg/L (图 7)。综上，与大亚湾相比，美济礁海域的水温高且波动较小；美济礁海域的 Chl.*a* 平均值略高，与大亚湾变化幅度相近。

2.4　咬齿牡蛎软体部干重与壳长的模拟与验证

软体部干重和壳长的模拟值与实测值均表现出高度一致性，能够较好地反映牡蛎的生长动态 (图 8)。将在大亚湾构建的 DEB 模型用于美济礁牡蛎的生长模拟，结果显示，美济礁牡蛎的模拟值与实测值之间具有极显著的线性相关性 ($P < 0.01$) (图 9)。软体部干重的模拟值与实测值的线性关系非常接近 $Y=X$ 线 (回归方程为 $y=1.049x$, $R^2=0.973$)，壳长的模拟值与实测值也表现出良好

表 2　咬齿牡蛎动态能量收支模型的参数取值

Tab. 2　Parameters of the DEB model of *S. mordax*

参数 parameter	符号 symbol	单位 unit	参数取值 value	数值来源 reference
形成单位体积结构物质所需的能量 volume-specifc costs for structure	[E_G]	J/cm^3	5 600	本研究 this study
最大单位体积储能 maximum storage density	[E_M]	J/cm^3	6 382	本研究 this study
能量分配系数 fraction of catabolic flux on growth and maintenance	k	-	0.80	模型调试 model adjustment
固定在卵中的生殖储备比例 fraction of reproduction energy fixed in eggs	k_R	-	0.60	模型调试 model adjustment
结构物质体积 structural body volume at puberty	V_P	cm^3	0.40	[20]
形状系数 shape coeffcient	δ_m	-	0.27	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_{Xm}}	J/(cm^2·d)	325	本研究 this study
单位体表面积最大吸收率 maximum surface area-specific assimilation rate	{P'_{Am}}	J/(cm^2·d)	244	本研究 this study
单位体积维持耗能率 volume-specific maintenance rate	[P'_M]	J/(cm^3·d)	26	本研究 this study
参考温度 reference temperature	T_1	K	303	本研究 this study
阿伦纽斯温度 arrhenius temperature	T_A	K	4 900.01	本研究 this study
温度耐受上限 upper boundary of temperature of the tolerance range	T_H	K	305	[21]
温度耐受下限 lower boundary of temperature of the tolerance range	T_L	K	297	[21]

·续表 2·

参数 parameter	符号 symbol	单位 unit	参数取值 value	数值来源 reference
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	98321	[22]
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	10710	[21]
储备能量的含量 energy content of reserves	μ_E	J/g	4500	[15]
单位体积软体部干重 volume-specific dry flesh weight	ρ	g/cm^3	0.21	本研究 this study
吸收效率 assimilation efficiency	AE	-	0.75	[19]
半饱和常数 half saturation coefficient	F_H	mg/m^3	2.20	模型调试 model adjustment

注：表格中“-”表示无量纲。

Notes: In the table, "-" indicates dimensionless.

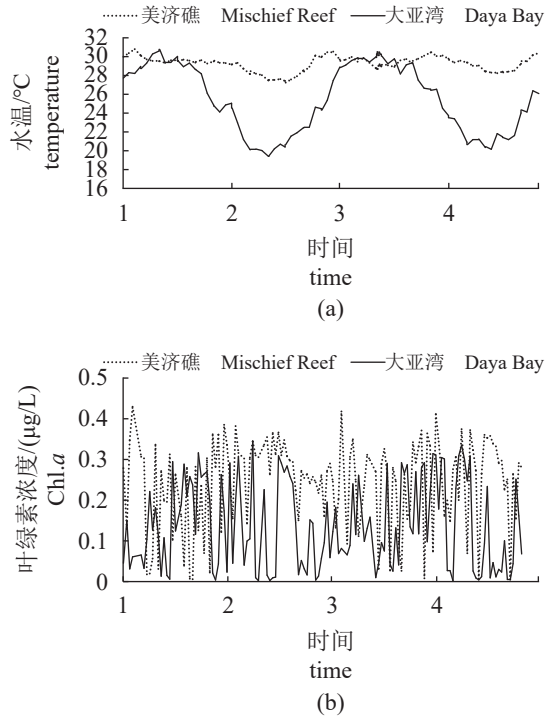

图 7　美济礁与大亚湾水温和叶绿素浓度的监测数据

Fig. 7　Continuous observed data of seawater temperature and Chl. *a* concentration in Mischief reef and Daya Bay

1. 2022-06-01, 2. 2022-12-01, 3. 2023-06-01, 4. 2023-12-01.

的一致性 (回归方程为 y=1.021x, R^2=0.911)。证明了建立的 DEB 模型在咬齿牡蛎生长模拟中的可靠性和普适性。

2.5　咬齿牡蛎生长限制因子

在整个模拟期间，美济礁的食物限制因子 f 值为 0.02~0.13，温度限制因子 k(T) 值为 0.53~1.12；大亚湾 f 值为 0.04~0.13，k(T) 值为 0.38~0.44 (图 10)。美济礁海域与大亚湾海域的 f 值均低于 k(T)，表明食物对咬齿牡蛎的生长限制高于温度限制。美济礁海域与大亚湾海域食物限制差距很小，但对于咬齿牡蛎来说，美济礁海域的温度条件较大亚湾海域更为适宜。综合考虑，美济礁更适合咬齿牡蛎的生长。

3　讨论

3.1　DEB 模型构建

构建 DEB 模型需要的基本数据包括 3 大类：①模型中的基本参数 (表 2)，②模型运转的驱动因素 (如 Chl.*a*、水温等)，③反映生物生长繁育的指标参数 (如贝类的软组织、壳长等)。这些参数的准确获取，决定了 DEB 模型能否成功构建。

DEB 模型中基本参数的获取　在 DEB 理论中，δ_m 是一个关键参数，用于量化生物体的形态特征如何影响其能量收支的分配和利用。δ_m 不仅可将生物体的几何形态 (如长度、体积、表面积) 与代谢率联系起来，而且可用于修正生物体的体表面积与体积的关系。咬齿牡蛎的外形不规则，直接测量体积往往存在困难。本研究采用了基于壳长与体积关系的间接估算方法计算出 δ_m。目前已有贝类 DEB 模型参数的报道中，δ_m 介于 0.175~0.381[20-21]，本研究中咬齿牡蛎的 δ_m 为 0.27，在该范围之内，证明了该方法的可靠性。

T_A 是 DEB 模型中的核心参数，用于量化温度对生物代谢速率的影响。基于阿伦纽斯方程 (表 1 中的公式 1)，描述了温度是如何通过改变生化反应的速率来影响生物体的能量收支过程 (如摄食、生长、维持等)。只有准确测定 T_A，才能确保

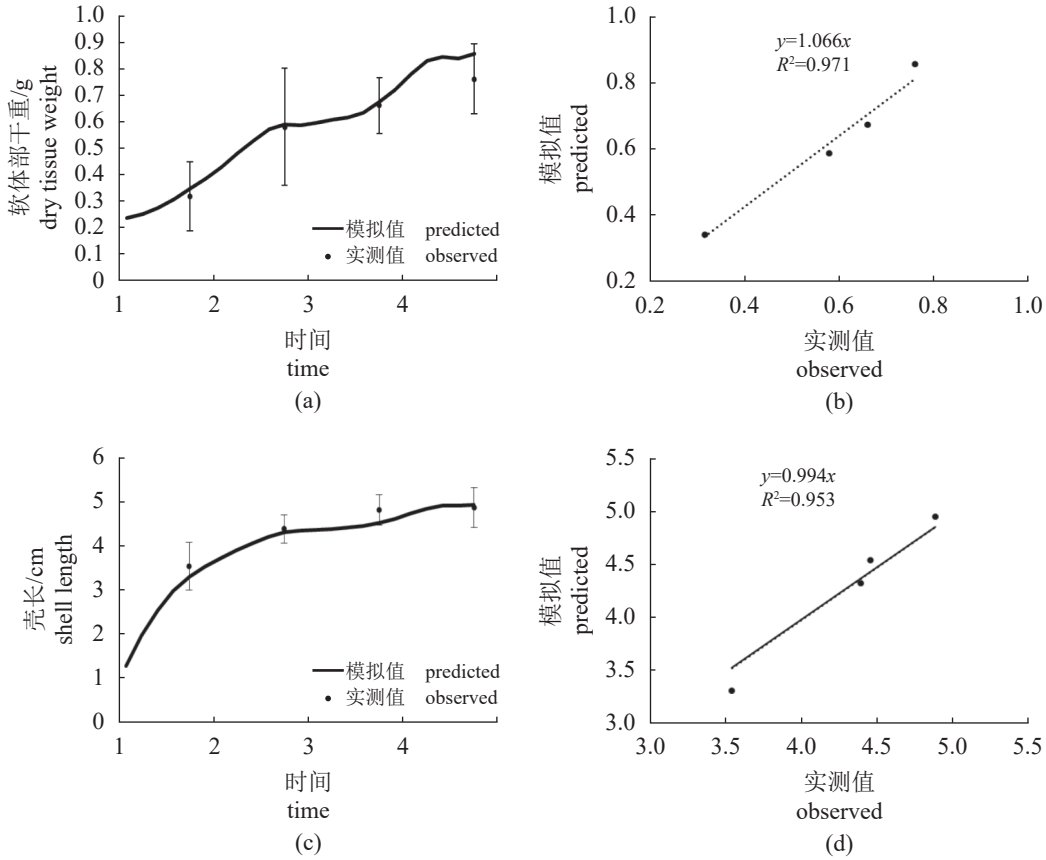

图 8　大亚湾咬齿牡蛎软体部干重和壳长实测值与模拟结果的比较

Fig. 8　Comparison of observations and simulations of dry tissue weight and shell length in Daya Bay

DEB 模型准确预测温度变化对生物体能量分配的影响。可通过实验测定及数据拟合的方法计算出 T_A。通常测定不同温度条件下生物的呼吸耗氧率、生长速率、酶活性等生理指标的变化，利用线性回归法获取 T_A[5, 20-21]。其中，呼吸耗氧率的测定方法由于其周期短、结果精准等优势，被广泛应用。本研究通过测定相同规格咬齿牡蛎的耗氧率，得出 T_A 为 4 900.10 K。另外，T_A 还可以反映生物对温度的适应策略，同已有的结果相比，咬齿牡蛎的 T_A 较低，反映了其代谢率对温度变化的敏感性较低，可能与其生活在潮间带，对温度波动的长期适应有关。

饥饿实验是测定 $[E_G]$、$[E_M]$、$[\dot{P}_M]$ 关键参数的重要方法之一。这些参数反映了生物体在能量研究受限条件下的代谢响应。本研究在构建咬齿牡蛎动态能量收支模型的过程中，采用饥饿实验法获得 $[E_G]$、$[E_M]$、$[\dot{P}_M]$。在饥饿实验开始前，需要先测定饱食状态下的能量储备 (初始能量储备)，然后停止投喂，定期测定质量损失、呼吸率、生化组成 (如有机物含量变化)，这是该方法需要注意的关键点。$[E_M]$ 描述了生物体单位结构体积 (或重量) 能够储存的最大能量，综合体现其能量储备能力、环境适应策略和生活史权衡。$[E_M]$ 越高，生物体在饥饿状态下存活时间越长，它决定了生物体的饥饿耐受性。在不考虑储存能量的利用效率和结构物质受损的情况下，$[E_M]$ 与 $[\dot{P}_M]$ 的比值可反映生物体在饥饿条件下理论上最大存活时间[22-23]。根据已有的研究报道可知，菲律宾蛤仔 (*Ruditapes philippinarum*)[24]、文蛤 (*Meretrix meretrix*)[25]、虾夷扇贝[26]、厚壳贻贝 (*Mytilus coruscus*)[27]、僧帽牡蛎 (*Saccostrea cucullata*)[21] 的 $[E_M]$ 与 $[\dot{P}_M]$ 即最大存活时间分别为 77、90、28、92、112 d，长牡蛎为 95 d[20] 和 319 d[16]。本研究获得的咬齿牡蛎最大存活时间为 215 d。可见，咬齿牡蛎具有较强的耐饥饿能力。咬齿牡蛎的耐饥饿能力可通过软体部干重下降率间接反映。研究显示，虾夷扇贝在 30 d 饥饿后干重下降 56%[26]，而厚壳贻贝在 63 d 下降 42%[27]，相比之下，咬齿牡蛎在 45 d 饥饿后干重下降约 24%，相较于其他的贝类值偏低。这种较低的干重下降率表明，咬

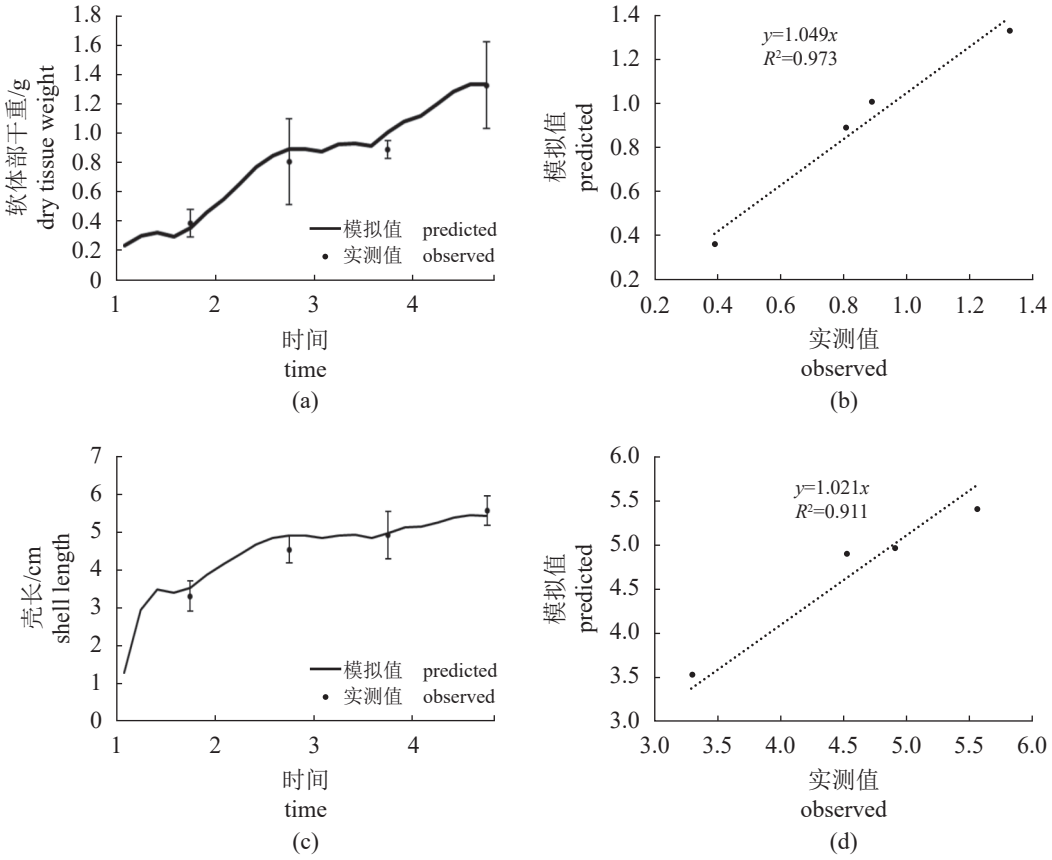

图 9　美济礁咬齿牡蛎软体部干重和壳长实测值与模拟结果的比较

Fig. 9　Comparison of observations and simulations of dry tissue weight and shell length in Mischief Reef

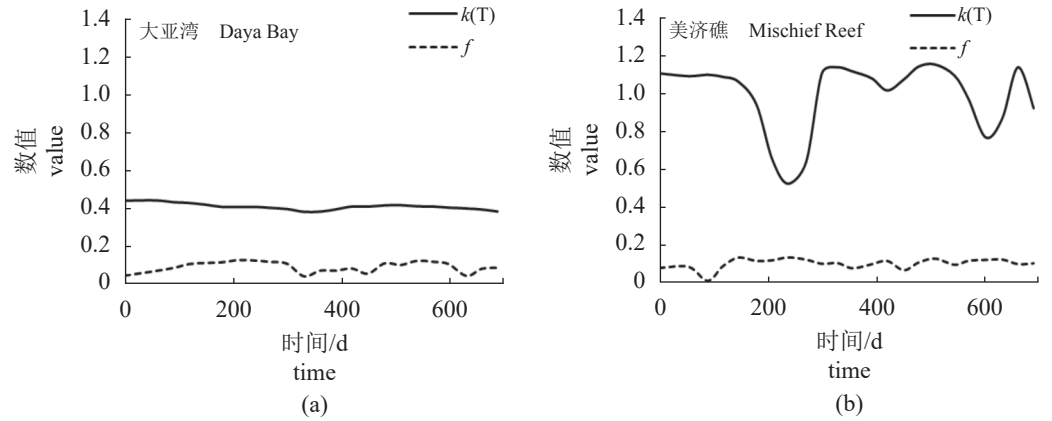

图 10　咬齿牡蛎的食物功能性反应 *f* 值和温度依赖关系 *k*(T) 随时间的变化情况

Fig. 10　Analysis of functional response *f*-value and temperature dependence *k*(T) of the model of *S. mordax*

齿牡蛎在缺乏食物时能够更有效地利用储存的能量，从而增强其在环境变化中的生存能力。由于咬齿牡蛎生活在潮间带区域，在退大潮时可能因干露而导致食物短缺，经长期适应，使其具有较高的 [E_M]，以应对不稳定的食物供应。从目前模拟情况来看，通过上述方法获取的参数是比较可靠的。这些参数的准确获取为咬齿牡蛎 DEB 模型的构建提供了坚实的基础，有助于进一步研究其生长、繁殖和代谢过程，为养殖管理和资源评估提供科学依据。

DEB 模型驱动因子 Chl.*a* 和水温的获取

遥感技术凭借其大范围、高频率的数据采集能力，已成为研究海洋生态变化的重要工具，尤其在监测水域生态系统、海洋生物分布和环境变化

等方面具有显著优势。遥感数据 (如 Chl.*a*、海表水温、悬浮物浓度等) 能够提供长期的、连续的环境变化记录，可追踪海洋环境的动态变化并分析其对海洋生物群体的影响。Fernández-Tejedor 等[28]的研究表明，基于大气校正的遥感反射率获取 Chl.*a* 浓度的准确率超过 70%，这为模拟环境因子与牡蛎生长的复杂关系提供了高分辨率数据支持。将遥感技术获取的 Chl.*a* 和水温数据用于驱动 DEB 模型，是生态建模和水域生态学研究的前沿方向之一。国际上的研究报道较多且较深入，如将 MODIS-Aqua 的 Chl.*a* 和海表温度 (SST) 数据输入 DEB 模型，预测智利贻贝 (*M. chilensis*) 的生长空间差异性[29]。将遥感技术获得的 Chl.*a* 数据与颗粒物的粒径数据相结合，改进了贻贝 DEB 模型的食物质量参数，提高模型的精度[30]，利用 Landsat 8 卫星数据获取的 SST、Chl.*a* 和浊度数据被用来评估缅因州牡蛎养殖的适宜性[31] 等。国内近些年在该领域也取得了很好的进展，如林勇等[32] 利用 GIS 技术综合评价北黄海大小长山岛虾夷扇贝的养殖适宜性；尹子旭等[33] 基于遥感技术和 DEB 模型，对山东半岛长牡蛎秋冬季育肥养殖适宜区域进行了综合评价。本研究采用遥感技术获取了美济礁与大亚湾海域的 Chl.*a* 和水温的长期变化数据，并驱动咬齿牡蛎 DEB 模型的运转。模拟结果揭示了美济礁海域更适宜咬齿牡蛎的生长，这与现场观测数据一致。当然，遥感技术也有一些问题，如云覆盖导致光学数据缺失、近岸浑浊水体 Chl.*a* 的校正等，需要与现场监测数据及其他模型、算法相结合。

3.2　DEB 模型的应用——美济礁海域咬齿牡蛎生长的限制性分析

水温和食物可获得性 (如食物的浓度、粒径和组成) 是影响贝类生长的关键因子，基于水温和 Chl.*a* 建立的 DEB 模型也称为“标准 DEB”模型。食物可获得性主要通过影响贝类的能量摄入率和吸收效率影响可利用能量。在 DEB 模型中，表 1 中的公式 5(功能反应) 可以量化摄食率与食物浓度的关系。Sarà等[34] 研究发现，在食物不足时，分配至生长的能量会显著降低，如果长期处于饥饿状态，会促使贝类优先将能量用于维持代谢而非生长。食物限制性通常与养殖密度相关联，可将 DEB 与水动力模型相耦合评估养殖容量[35-36]。温度通过影响代谢率和摄食率限制贝类的生长。牡蛎作为滤食性生物，其摄食行为受多种因素综合影响。当藻类浓度过高，水中悬浮颗粒物含量急剧增多，牡蛎的过滤机制会受到干扰。其鳃等滤食器官在高浓度颗粒物环境下，过滤效率降低，过多的颗粒物进入鳃腔，可能会导致鳃丝堵塞或受损，增加能量消耗用于清除多余的颗粒物，反而无法有效摄取可利用的食物颗粒，导致摄食率下降[37]。例如 Czajka 等[38] 研究表明，长牡蛎的壳高与软体部湿重的增长受浮游植物供应限制，而水温在食物充足时影响较小。Cugier等[39] 在对长牡蛎研究中也进一步说明牡蛎的最佳生长区域与食物可获得性高度相关，高悬浮物浓度会限制食物吸收，从而抑制牡蛎生长。水温的影响在食物受限时可能更为显著。而且高温会放大食物供应不足对生长的负面效应，尤其在临界温度下呼吸率超过同化率时，牡蛎的生长潜力大幅下降。本研究在模拟美济礁海域咬齿牡蛎的生长过程中发现，在整个模拟期间，食物的限制性一直存在，尤其是在 88 d (即 2022年 9 月)，f 值仅为 0.013。总体而言，因美济礁海域为寡营养盐海域，浮游植物的生物量通常较低。食物限制对牡蛎生长的影响较水温更显著。当然，在特定条件下，如极端高温、繁殖期等，水温可能成为主要限制因素，或与食物供应产生协同负面效应。因此，在牡蛎礁构建中需综合考虑投礁密度、布局与当地水文条件，以优化食物供给并缓解环境压力。

3.3　问题与展望

本研究在构建咬齿牡蛎 DEB 模型时，只考虑了食物和水温这两个最基本的驱动因素，它们直接影响牡蛎的生长速率、繁殖周期以及栖息地的适宜性。模拟结果显示，该 DEB 模型可以很好地模拟大亚湾、美济礁海域咬齿牡蛎壳长和软体部的生长效果。影响咬齿牡蛎生长的因素远不止水温和食物，盐度、pH、低氧、污染物等其他环境因子也在一定程度上影响牡蛎的生长和繁殖。为了提高模拟的准确性，未来的研究需要加强对多个环境因素的综合考量，以更全面地理解和预测贝类在复杂环境条件下的生长和能量分配模式，为水产养殖和牡蛎礁构建提供决策支持。

4　结论

本研究通过在大亚湾和美济礁海区进行咬

齿牡蛎的生理实验、模型模拟和历史数据，确定了关键参数，建立了较为普适性的咬齿牡蛎DEB模型，发现美济礁的温度与食物较大亚湾更适合咬齿牡蛎生长。该DEB模型作为咬齿牡蛎个体生长的预测工具，未来可应用于其他海域。在模拟美济礁海域咬齿牡蛎的生长过程中，发现在美济礁海域建立牡蛎礁，咬齿牡蛎的生长主要受食物限制的影响，尤其是1月和7月限制性较大。本研究结果可评估不同海域牡蛎的生长繁殖情况，并为构建适宜性的牡蛎礁提供科技支撑。

（作者声明本文无利益冲突）

参考文献 (References)：

[1] Kooijman S A L M. Energy budgets can explain body size relations[J]. Journal of Theoretical Biology, 1986, 121(3): 269-282.

[2] Filgueira R, Chica M, Palacios J J, *et al*. Embracing multimodal optimization to enhance dynamic energy budget parameterization[J]. Ecological Modelling, 2020, 431: 109139.

[3] Yang T, Ren J S, Kooijman S A L M, *et al*. A dynamic energy budget model of *Fenneropenaeus chinensis* with applications for aquaculture and stock enhancement[J]. Ecological Modelling, 2020, 431: 109186.

[4] Ren J S, Jin X S, Yang T, *et al*. A dynamic energy budget model for small yellow croaker *Larimichthys polyactis*: parameterisation and application in its main geographic distribution waters[J]. Ecological Modelling, 2020, 427: 109051.

[5] 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 [J]. 水产学报, 2016, 40(5): 703-710.
Zhang J H, Wu W G, Xu D, *et al*. The estimation of dynamic energy budget (DEB) model parameters for scallop *Patinopecten yessoensis*[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(5): 703-710 (in Chinese).

[6] 刘洋, 朱建新, 陈小傲, 等. 凡纳滨对虾动态能量收支模型参数的测定 [J]. 渔业科学进展, 2022, 43(2): 167-74.
Liu Y, Zhu J X, Chen X A, *et al*. Determining the parameters of the dynamic energy budget model of *Litopenaeus vannamei*[J]. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(2): 167-174 (in Chinese).

[7] 蔡碧莹, 朱长波, 刘慧, 等. 桑沟湾养殖海带生长的模型预测 [J]. 渔业科学进展, 2019, 40(3): 31-41.
Cai B Y, Zhu C B, Liu H, *et al*. Model simulated growth of kelp *Saccharina japonica* in Sanggou Bay[J]. Progress in Fishery Sciences, 2019, 40(3): 31-41(in Chinese).

[8] 杨朋, 李建芬, 王福, 等. 我国天然牡蛎礁现状及保护修复建议 [J]. 中国地质, 2023, 50(4): 1082-1092.
Yang P, Li J F, Wang F, *et al*. Present situation and protection restoration suggestions on the natural oyster reefs in China[J]. Geology in China, 2023, 50(4): 1082-1092 (in Chinese).

[9] 张子牛, 王珍岩, 李桂花, 等. 基于层次分析法的人工鱼礁选址适宜性评价方法 [J]. 海洋与湖沼, 2023, 54(5): 1308-1321.
Zhang Z N, Wang Z Y, Li G H, *et al*. Evaluation method for site selection suitability of artificial reef areas based on analytic hierarchy process[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2023, 54(5): 1308-1321 (in Chinese).

[10] 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[J]. Journal of Sea Research, 2011, 66(4): 349-360.

[11] Van Haren R, Kooijman S A L M. Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.)[J]. Netherlands Journal of Sea Research, 1993, 31(2): 119-133.

[12] Guillaumot C, Saucède T, Morley S A, *et al*. Can DEB models infer metabolic differences between intertidal and subtidal morphotypes of the Antarctic limpet *Nacella concinna* (Strebel, 1908)?[J]. Ecological Modelling, 2020, 430: 109088.

[13] Brey T, Rumohr H, Ankar S. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1988, 117(3): 271-278.

[14] 姜波, 何京, 郑侠飞, 等. 泥蚶动态能量收支模型参数的测定 [J]. 水产科学, 2023, 42(1): 57-64.
Jiang B, He J, Zheng X F, *et al*. Estimation of dynamic energy budget (DEB) model parameters for Mud Cockle *Tegillarca granosa*[J]. Fisheries Science, 2023, 42(1): 57-64.

[15] 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.

[16] 杨杰青, 蒋玫, 李磊, 等. pH、盐度对文蛤呼吸与排泄的影响 [J]. 海洋渔业, 2016, 38(4): 406-414.
Yang J Q, Jiang M, Li L, *et al*. Effects of pH and salinity on respiration and excretion in *Meretrix meretrix*[J]. Marine Fisheries, 2016, 38(4): 406-414 (in Chinese).

[17] 杜飞雁, 王雪辉, 林昭进. 南沙群岛美济礁海域夏季浮游动物群落特征 [J]. 生态学报, 2015, 35(4): 1014-1021.
Du F Y, Wang X H, Lin Z J. The characteristics of summer zooplankton community in the Meiji coral reef, Nansha Islands, South China Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(4): 1014-1021 (in Chinese).

[18] 王幼鹏. 深圳市地名志 [M]. 深圳: 海天出版社, 2020: 301-303.
Wang Y P. Toponymic gazetteer of Shenzhen[M]. Shenzhen:

Haitian Publishing House, 2020: 301-303 (in Chinese).

[19] 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.

[20] 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.

[21] Chowdhury M S N, Wijsman J W M, Hossain M S, *et al*. DEB parameter estimation for *Saccostrea cucullata* (Born), an intertidal rock oyster in the Northern Bay of Bengal[J]. Journal of Sea Research, 2018, 142: 180-190.

[22] Nisbet R M, Muller E B, Lika K, *et al*. From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models[J]. Journal of Animal Ecology, 2000, 69(6): 913-926.

[23] Freitas V, Cardoso J F M F, Lika K, *et al*. Temperature tolerance and energetics: a dynamic energy budget-based comparison of North Atlantic marine species[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 365(1557): 3553-3565.

[24] 董世鹏, 蔺凡, 姜娓娓, 等. 胶州湾菲律宾蛤仔个体生长模型的构建与验证 [J]. 渔业科学进展, 2020, 41(4): 94-101.
Dong S P, Lin F, Jiang W W, *et al*. Simulation and validation of manila clam *Ruditapes philippinarum* growth with a DEB-based individual growth model in Jiaozhou Bay[J]. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(4): 94-101 (in Chinese).

[25] 何田妹, 晁敏. 文蛤动态能量收支模型参数的测定 [J]. 海洋渔业, 2020, 42(2): 225-232.
He T M, Chao M. Estimation of dynamic energy budget (DEB) model parameters for *Meretrix meretrix*[J]. Marine Fisheries, 2020, 42(2): 225-232 (in Chinese).

[26] 张继红, 吴文广, 刘毅, 等. 虾夷扇贝动态能量收支生长模型 [J]. 中国水产科学, 2017, 24(3): 497-506.
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[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(3): 497-506 (in Chinese).

[27] 王一航, 杨扬, 徐颖, 等. 枸杞岛厚壳贻贝动态能量收支模型的建立与生长验证 [J]. 水产学报, 2025, 49(8): 74-86.
Wang Y H, Yang Y, Xu Y, *et al*. Simulation and growth validation of dynamic energy budget model of *Mytilus coruscus* in Gouqi Island[J]. Journal of Fisheries of China, 2025, 49(8): 74-86 (in Chinese).

[28] Fernández-Tejedor M, Velasco J E, Angelats E. Accurate estimation of chlorophyll-*a* concentration in the coastal areas of the Ebro Delta (NW Mediterranean) using Sentinel-2 and its application in the selection of areas for mussel aquaculture[J]. Remote Sensing, 2022, 14(20): 5235.

[29] Pan H L, Yu X L, Liu D S, *et al*. Marine environmental regionalization for the Beibu Gulf based on a physical-biological model[J]. Journal of Marine Science and Engineering, 2021, 9(2): 187.

[30] Tejedor M F. Challenges for shellfish aquaculture in Mediterranean coastal areas[D]. Barcelona: Universitat Politècnica de Catalunya, 2023: 80.

[31] Snyder J, Boss E, Weatherbee R, *et al*. Oyster aquaculture site selection using Landsat 8-derived sea surface temperature, turbidity, and chlorophyll *a*[J]. Frontiers in Marine Science, 2017, 4: 190.

[32] 林勇, 刘述锡, 关道明, 等. 基于 GIS 的虾夷扇贝养殖适宜性综合评价——以北黄海大小长山岛为例 [J]. 生态学报, 2014, 34(20): 5984-5992.
Lin Y, Liu S X, Guan D M, *et al*. GIS-based Japanese scallop (*Patinopecten yessoensis*) aquaculture suitability assessment: a case study with the islands of Dachangshan and Xiaochangshan, North Yellow Sea, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(20): 5984-5992 (in Chinese).

[33] 尹子旭, 王鹏浩, 刘阳, 等. 基于遥感和 DEB 模型的山东半岛长牡蛎秋冬季育肥养殖适宜区域评价 [J]. 水产学报, 2024, 48(10): 70-83.
Yin Z X, Wang P H, Liu Y, *et al*. Remote sensing and Dynamic Energy Budget-driven *Crassostrea gigas* autumn-winter fattening aquaculture suitability assessment in Shandong Peninsular[J]. Journal of Fisheries of China, 2024, 48(10): 70-83 (in Chinese).

[34] Sarà G, Reid G K, Rinaldi A, *et al*. Growth and reproductive simulation of candidate shellfish species at fish cages in the Southern Mediterranean: dynamic energy budget (DEB) modelling for integrated multi-trophic aquaculture[J]. Aquaculture, 2012, 324-325: 259-266.

[35] 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.

[36] Guyondet T, Comeau L A, Bacher C, *et al*. Climate change influences carrying capacity in a coastal embayment dedicated to shellfish aquaculture[J]. Estuaries and Coasts, 2015, 38(5): 1593-1618.

[37] 董波, 薛钦昭, 李军. 滤食性贝类摄食生理的研究进展 [J]. 海洋科学, 2000, 24(7): 31-34.
Dong B, Xue Q Z, Li J. Advances in studies on the feeding physiology of suspension-feed[J]. Marine Sciences, 2000,

24(7): 31-34 (in Chinese).

[38] Czajka C R, Friedrichs M A M, Rivest E B, *et al*. Acidification and nutrient management are projected to cause reductions in shell and tissue weights of oysters in a coastal plain estuary [J/OL]. EGUsphere, (2024-11-13) [2025-04-25]. https://egusphere.copernicus.org/preprints/2024/egusphere-2024-3359/.

[39] Cugier P, Thomas Y, Bacher C. Ecosystem modelling to assess the impact of rearing density, environment variability and mortality on oyster production[J]. Aquaculture Environment Interactions, 2022, 14: 53-70.

Parameter acquisition and model development for the Dynamic Energy Budget (DEB) of oyster *Saccostrea mordax*

MA Haojie [1,2], ZHANG Yuehuan [3], WANG Xinmeng [2], MENG Rongzhao [2], TAN Liushuyi [2], GAO Tianxiang [1], ZHANG Jihong [2,4*]

(1. *Fisheries College*, *Zhejiang Ocean University*, *Zhoushan* 316022, *China*;
2. *Yellow Sea Fisheries Research Institute*, *Chinese Academy of Fishery Sciences*, *Qingdao* 266071, *China*;
3. *South China Sea Institute of Oceanology*, *Chinese Academy of Sciences*, *Guangzhou* 510301, *China*;
4. *Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory*, *Guangzhou* 511458, *China*)

Abstract: This study constructed a Dynamic Energy Budget (DEB) model to gain a deeper understanding of the growth, reproduction, and energy allocation of oyster *Saccostrea mordax* in different marine areas, providing theoretical support for the site selection, design, and sustainable management of oyster reefs. Through model construction and validation, the research explores the impact of environmental factors such as water temperature and chlorophyll concentration on oyster growth, offering technical guidance for optimizing oyster farming strategies as well as marine ecosystem protection and restoration. Seven basic parameters required for the DEB model were measured through indoor physiological experiments, while other parameters were obtained from literature and model calibration. The shape coefficient (δ_m) was determined by regression analysis of shell length and soft tissue wet weight. Based on the measured oxygen consumption rates of oysters at different temperature conditions, the arrhenius temperature (T_A) was calculated. After 45 days of starvation experiments, volume-specific costs for structure [E_G], and maximum storage density [E_M], volume-specific maintenance rate [$\dot{P}_M$] were obtained. Maximum feeding rate per unit body surface area {J_{Xm}} and maximum surface area-specific assimilation rate {$\dot{P}_{Am}$}. Remote sensing technology was used to obtain chlorophyll-a concentration and water temperature from June 2022 to April 2024 at Mischief Reef and Daya Bay. These data were used as forcing functions, and an individual growth model of the *S. mordax* in Daya Bay was constructed using R software and validated against actual growth data from Mischief Reef. Seven basic parameters required for the DEB model were successfully measured in indoor experiments, with δ_m = 0.270, T_A = 4 900.01 K, [E_G] = 5 600 J/cm^3, [E_M] = 6 382 J/cm^3, [$\dot{P}_M$] = 26 J/(cm^3·d) {$\dot{P}_{Am}$} = 244 J/(cm^2·d) and {J_{Xm}} = 325 J/(cm^2·d). The model simulation results showed a significant linear relationship between the simulated values of soft tissue dry weight and shell height and the measured values, demonstrating the effectiveness of the DEB model in this experiment. Regarding the growth of the *S. mordax*, the model indicates that food limitation has a higher impact than water temperature. The constructed DEB model can effectively simulate the individual growth of *S. mordax*. The temperature and food conditions at Mischief Reef are more suitable for the growth of *S. mordax* than those at Daya Bay.

Key words: *Saccostrea mordax*; dynamic energy budget; model parameter; individual growth; Mischief Reef

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

Funding projects: National Key Research and Development Program of China (2022-36)