

DOI: 10.12131/20240106

文章编号: 2095-0780-(2024)06-0053-09

• 综述 •

鱼类生物能量学模型研究及应用进展

张先炳, 秦依雯, 杨威, 李耕, 胡玉鹏, 杨胜发, 胡江, 李文杰
重庆交通大学/国家内河航道整治工程技术研究中心/重庆市生态航道重点实验室, 重庆 400074

摘要: 鱼类生物能量学在渔业资源管理和可持续利用方面至关重要。文章综述了近年来该领域的研究进展, 重点关注生物能量学模型的发展, 探讨了水温和水流等环境因子对鱼类能量收支的影响。在生产实践中, 鱼类生物能量学模型可用于预测自然鱼类资源的动态变化以及养殖鱼类污染物的排放等, 为渔业管理提供科学依据, 但在应对复杂的环境变化时, 模型的适应性和精确性仍有待提升。此外, 现有模型常忽视了影响因子之间的交互作用。未来的研究应专注于多学科数据融合、先进技术的应用以及个性化模型的创新, 从而促进鱼类生物能量学模型的不断完善, 朝着精确化、实用化和可持续管理的方向发展。

关键词: 鱼类生物能量学; 生物能量学模型; 能量收支; 关键因子

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Progress in study and application of fish bioenergetics models

ZHANG Xianbing, QIN Yiwen, YANG Wei, LI Geng, HU Yupeng, YANG Shengfa, HU Jiang, LI Wenjie

Chongqing Jiaotong University/National Inland Waterway Regulation Engineering Technology Research Center/Chongqing Key Laboratory of Ecological Waterway, Chongqing 400074, China

Abstract: Fish bioenergetics plays an important role in the management and sustainable utilization of fisheries resources. This paper provides an overview of recent advance in this field, focusing on the development of bioenergetics models. It also delves into the intricate interplay of environmental factors such as water temperature and flow on fish energy budgets. In practical scenarios, fish bioenergetics models are used to predict the dynamics of natural fish resources and the emission of pollutants from aquaculture, providing scientific support for fisheries management. However, the adaptability and accuracy of these models in dealing with complex environmental changes still need to be improved. Additionally, existed models often overlook the complexity of interactions among influencing factors. Future research should focus on multidisciplinary data fusion, application of advanced technologies, and innovation of individualised models, so as to facilitate the continuous improvement of fish bioenergetics models and promote their development towards precision, practicality and sustainable management.

Keywords: Fish bioenergetics; Bioenergetics modeling; Energy balance; Key factors

鱼类是人类重要的食物来源, 也是全球经济的重要支柱。随着全球水产食品消费量的持续增长, 截至 2020 年, 消费量已突破 1.5 亿吨, 其中中国的消费量占总量的 30%^[1]。2022 年中国水产品总产量达 6 865.91 万吨, 同比增长 2.62%, 其中鱼类占比 52.93%^[2]。尽管需求不断攀

升, 但全球渔业捕捞量却呈逐年减少的趋势^[3], 这对传统渔业的管理方法提出了严峻挑战, 迫切需要转向更加可持续的水产养殖模式, 以应对日益增长的市场需求。

鱼类生物能量学 (Fish bioenergetics), 亦称为生理能量学, 是一门专门研究能量在鱼类个体层面进行转换的学科^[4]。

收稿日期: 2024-05-14; 修回日期: 2024-07-03

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目 (42007213)

作者简介: 张先炳 (1985—), 男, 教授, 博士, 研究方向为生态航道建设理论与技术。E-mail: Zhangxb11@qq.com

随着对影响因子复杂性认识的加深和大量鱼类生长数据的获取, 数学模型已成为该领域的首选研究工具。生物能量学模型 (Bioenergetics models) 是基于生物能量学原理建立的数学方程, 用来描述生物体内的能量流动, 以平衡的视角呈现生物体内消耗与多种能量损失之间的关系^[5]。这些模型能够简洁地表现鱼体内的复杂现象, 广泛用于预测动物生长、饲料需求和废物排放, 可深化对鱼类能量代谢过程的理解, 对于制定有效的养殖策略和渔业管理政策至关重要。

现有的生物能量学模型在应对复杂环境变化时的适应性和精确性仍有待提升, 且常忽视了影响因子之间复杂交互作用的影响。未来的研究应致力于整合更多环境变量和生态数据, 提升其实际应用能力。本文深入分析了环境因素对能量收支的影响, 并融合了跨学科的见解, 提出了提升模型适应性和精确度的改进策略, 旨在推动模型的不断优化和创新, 为渔业资源的可持续发展提供科学参考依据。

1 鱼类生物能量学模型

1.1 理论基础

生物能量学基于系统能量守恒定律, 强调了动物体内能量成本 (如运动、生长、繁殖等的能耗) 与从环境中获取的能量之间的平衡^[6]。鱼类生物能量学的基础模型为: 摄食能=粪能+排泄能+呼吸能+生长能, 其中, 呼吸能又可以划分为标准代谢能、运动代谢能以及特殊动力作用耗能^[7]。从热力学视角深入理解鱼类能量流的框架 (图1): 1) 根据热力学的第一定律, 鱼类体内的能量可以转化, 通过摄食获取的能量在代谢过程中转化为呼吸、生长和繁殖等形式能量; 2) 热力学强调能量的不可损失性, 但鱼类的能量利用率并非 100%, 进行粪便、排泄等生理活动会损失部分能量; 3) 热平衡关注摄入的能量是否足以满足鱼类的生理需求, 以维持正常的生理活动和生存^[8]。

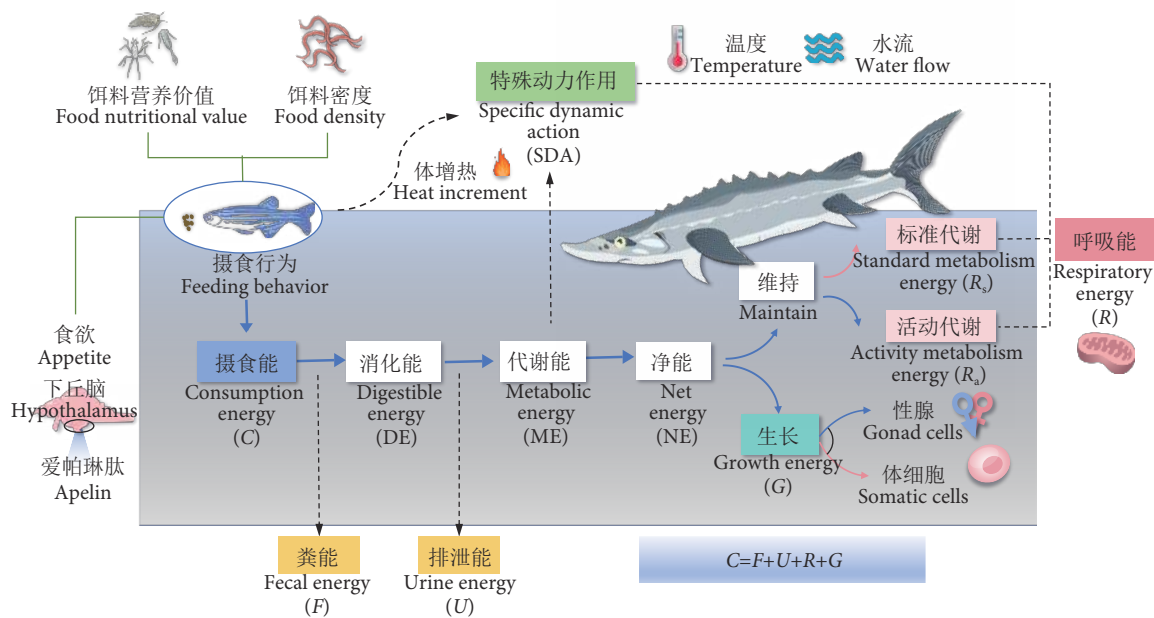


图1 鱼类能量流概念图

注: 参照崔奕波^[4]。摄食能为从食物获取的能量; 粪能为粪便中损失的能量; 消化能为饲料可消化养分所含的能量; 排泄能为氮排泄物中损失的能量; 代谢能为建设自身或维持生命活动的能量; 净能为代谢能减去体增热 (热增耗) 能后的能量; 呼吸能为呼吸耗能; 生长能为鱼体贮存能量; 特殊动力作用为与食物消化有关的摄食热增能; 标准代谢能为在饥饿、静止状态下的能量消耗; 运动代谢能为与游泳等活动有关的能量消耗; Apelin 为下丘脑释放调控鱼类食欲的激素。

Fig. 1 Concept map of fish energy flow

Note: Referenced to Cui^[4]. Consumption energy (C) is the energy obtained from food; fecal energy (F) is the energy lost through feces; digestible energy (DE) is the energy contained in the digestible nutrients of the feed; urine energy (U) is the energy lost through nitrogenous waste; metabolic energy (ME) is the energy used for growth and maintaining vital activities; net energy (NE) is the energy remaining after subtracting the heat increment of feeding (Heat increment) from the metabolic energy; respiratory energy (R) is the energy consumed for respiration; growth energy (G) is the energy stored in the fish body; specific dynamic action (SDA) is the heat increment of feeding related to the digestion of food; standard metabolism energy (R_s) is the energy consumption in a state of hunger and rest; activity metabolism energy (R_a) is the energy consumption related to activities such as swimming; Apelin is a hormone released by the hypothalamus that regulates the appetite of fish.

1.2 数据收集与分析方法

鱼类生物能量学模型的构建与应用依赖于综合的数据

收集与分析方法, 主要包括自然种群观察和实验室研究两方面。

自然种群观察主要通过野外生物样本的采集和分析来获取数据, 如胃肠含物分析法 (Stomach content analysis, SCA) 和同位素分析法 (Stable isotopes analysis, SIA) 等技术, 用以测定鱼类的能量摄入与分配^[9]。SCA 是一种广泛用于评估鱼类短期摄食信息的方法, 它通过胃管、吸引或冲洗等手段从活鱼中获取胃内容物, 或通过解剖鱼体来获取消化道中的食物残渣, 从而精确分析样本在取样前的摄食情况, 但这种方法需要较高的劳动和时间成本^[10]。相比之下, SIA 根据元素 [碳 (C)、氮 (N)] 的摄入、积累及排出之间的平衡来计算摄食率, 适用于分析鱼类长期的摄食习惯及能量分配, 是生态学研究的前沿技术之一。SIA 与 SCA 的综合应用, 弥补了单一方法的局限性, 已成为该领域研究的重要手段^[11-12]。例如, Varela 等^[13] 通过分析厄瓜多尔水域黄鳍金枪鱼 (*Thunnus albacares*) 幼鱼的胃内容物及其肌肉和肝脏的同位素数据, 评估了鱼类的摄食习性及其随体长变化的能量分配。随着生物遥测技术的发展, 如肌电图遥测和声学遥测, 研究人员能够更精准地监测鱼类的栖息地和迁徙路径, 进而研究自然环境变化对生物能量学过程的影响^[14]。Brownscombe 等^[15] 通过结合声学遥测技术、稳定同位素分析和综合建模技术, 对佛罗里达群岛近岸镰鳍鲷 (*Trachinotus falcatus*) 的能量利用和营养生态进行了深入研究, 以满足特定的资源管理需求。

实验室研究则是在受控环境中模拟鱼类的生理和行为反应, 主要包括:

1) 代谢率测定: 探讨鱼类在标准状态下或受生态因子影响时的静息代谢率 (Resting metabolic rate, RMR) 和活动代谢率 (Activity metabolic rate, AMR), 以评估其能量消耗和利用效率, 一般通过呼吸代谢仪测定鱼类的耗氧率作为代谢率指标^[16-18]。

2) 生长实验: 在不同环境变量下测定鱼类的能量摄入、摄食行为和食物转化效率, 通过拟合生长模型来揭示鱼类在生长过程中的能量需求和受控因素^[19]。这些模型的发展既基于对理论的深入探讨, 也依赖于实验数据的有力支撑。

自然观察与实验室研究提供了互补的数据收集与分析方法, 构成了鱼类生物能量学模型理论发展和实验验证的坚实基础, 促进了对鱼类能量流动及其在生态系统中角色的深刻理解。

1.3 常见模型及其发展

鱼类生物能量学模型经历了从依赖经验的简单模型到融合生物学原理和数学分析技术构建的复杂模型等多个发展阶段。这一领域的最新进展不仅在于模型的预测精度和应用范围的明显提升, 而在于其突破了传统的研究界限,

引入了基于机器学习和人工智能的前沿方法, 采纳了个体化和精准化管理的先进理念。动态能量预算 (Dynamic energy budget, DEB) 模型、机器学习预测模型和个体基础模型 (Individual-based model, IBM) 为当前鱼类生物能量学研究的三大前沿方向^[20]。

DEB 模型通过设定生物体在生长、维持、繁殖以及适应环境变化时如何分配能量的假设, 已扩展到包括温度和污染物浓度等环境变量的动态数据分析中^[21]。近年来, DEB 模型在应用和理论上均有了显著突破。例如, Stavrakidis-Zachou 等^[22] 通过 DEB 模型探究了鱼类在急性热胁迫下的耐受限制, 提出了一种全新的机制性方法来量化鱼类对急性温度胁迫下的耐受阈值。这项研究不仅为气候变化影响的评估提供了新的工具, 也为生物多样性保护开辟了新的途径。另一个重要的突破来自于 Raposo 等^[23], 其基于 DEB 模型框架, 开发了尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*) 的动态生长和体组成模型, 即能量-蛋白质通量模型 (Energy-protein flux models, EP), 首次系统地整合了蛋白质和能量代谢的关系, 与单纯的生物能量模型相比, EP 模型在预测尼罗罗非鱼生长方面的误差更小, 强调了在估算尼罗罗非鱼生长时考虑蛋白质摄入量的重要性。

机器学习模型的发展, 尤其是深度学习技术的应用, 使得处理和分析大量复杂数据集成为可能^[24]。这些模型不仅能够自动识别影响鱼类生长的关键因素, 预测不同环境条件下的生长趋势, 还被用于预测鱼类对特定营养成分的需求和评估环境变化对鱼类健康及生产力的影响, 从而优化饲料配方和改善养殖管理策略。Dan 等^[25] 的研究是这一领域的代表, 他们采用一种基于改进动态能量特征的图卷积网络 (Graph convolutional network, GCN), 在有限的时间数据基础上实现了对鱼类食欲评分的高精度预测, 准确率达 98.60%, 不仅优化了饲料配方, 还提升了养殖管理策略。然而, 深度学习模型在处理和分析大规模复杂数据集时, 面临着数据高维性和异构性的挑战。为了克服这一难题, 研究者通过采用特征工程和数据预处理技术, 有效降低了数据维度并解决了数据异构性问题, 从而提升了模型的预测准确性和泛化能力。

IBM 模型的发展则聚焦于模拟鱼类个体的行为和能量动态, 考虑个体间的差异性和环境条件的多样性^[26-27]。通过模拟个体生物的生命周期, IBM 模型提供了关于种群动态、社群结构和生态系统功能的深刻见解^[28]。Moltó 等^[29] 开发了一个针对鲢鳙 (*Coryphaena hippurus*) 的 IBM 模型, 综合考量了温度对产卵的影响、生长对温度和日照周期的依赖性, 以及自然死亡率和捕捞死亡率, 旨在预测热力学环境中鱼类的捕获体长。这一创新模型为研究气候变

化和人类活动对鱼类种群的影响提供了新的方法和视角。随着计算能力的提升和算法的不断进步,这些模型的融合将变得更加紧密。例如,将DEB模型中的生物物理过程与机器学习的数据驱动能力相结合,以及在IBM模型中集成机器学习算法,以更精确地模拟个体差异。鱼类生物能量学模型正朝着更加精准和个性化的方向发展,以满足生物能量学研究和实际应用中日益增长的复杂需求。

1.4 鱼类生物能量学模型与生态系统动力学模型的对比分析

与关注个体层面能量收支的鱼类生物能量学模型不同,生态系统动力学模型旨在描述和预测生态系统内各种生物和非生物成分之间的相互作用,涵盖了更广泛的生态过程,如营养级动态、物种间竞争和捕食关系的影响^[30-31]。Geary等^[32]指出,生态系统动力学模型如Ecopath with Ecosim (EwE)和Atlantis模型,能够提供对复杂生态系统互动的全面理解,有助于制定更有效的生态管理策略。但这类模型对个体层面细节的忽视可能导致其预测精度有所降低^[33]。

鱼类生物能量学模型可为个体和种群层面的生态动态揭示丰富的信息,不仅能够优化饲料配方和养殖环境,提升生产效率和减少资源浪费,还能更好地应对环境变化对个体鱼类的影响。生态系统模型则可将这些个体层面的信息整合到更大的生态系统背景中,以评估不同管理措施对生态系统整体健康和可持续性的影响^[34]。Hamza等^[35]将NEMURO.FISH模型与NEMURO生态动力学模型结合,成功模拟了印度西海岸长头沙丁鱼(*Sardinella longiceps*)的季节性生长。Heinichen等^[36]将鱼类生物能量学模型应用于纳拉甘西特湾的食物网模型中,构建了一个包含温度驱动的食物网模型,以评估气候变化对生态系统鱼类生物量变化的影响。这种多层次的模型联合应用,可以更全面地理解生态系统的复杂动态,推动渔业资源的保护和可持续管理。

2 影响鱼类能量收支的因子

在全球环境问题日益凸显的背景下,鱼类生物能量学研究聚焦于水温和水流等关键生态因子上,及其与内源因子、营养因子等相互作用对能量收支的综合影响^[37-39]。

2.1 生态因子

2.1.1 水温

水温不仅对鱼类生长的影响巨大,同时也是鱼体组成和能量收支的重要影响因素^[40]。鱼类作为变温动物,水温升高会导致其新陈代谢率增加,同时减少了分配给非生命过程(即生长、繁殖等)的能量^[41]。温度通过在较低热范围内的热力学效应和较高热范围内的能力限制,会影响变温

动物的代谢率,从而对有氧范围产生机械性影响^[42]。Wen等^[43]研究发现,铁饼鱼(*Symphysodon aequifasciatus*)的耗氧率(Oxygen consumption rate, OCR)随着温度的降低而减少,表明其代谢率也相应减缓。研究表明,在适宜的温度范围内及摄食不受限制时,鱼类的最大摄食率、生长能、总代谢能和排泄能一般均随水温的升高呈增加趋势^[44]。鱼类的热耐受范围受物种和鱼体大小的影响,一般来说,较大的鱼类通常具有更宽的热耐受范围,因其具有更大的体积和体表积比^[45],能够更好地适应环境温度的变化。但鱼类生长随温度变化的一般规律并不受物种和鱼体大小的影响:当摄食不受限制时,在一定温度范围内,鱼类的特定增长率(Specific growth rate, SGR)随温度的上升而增加(图2-a—b),但当水温超过最适生长温度后,其特定增长率反而降低^[46-49](图2-c—d)。

2.1.2 水流

水流对鱼类的生态行为和能量收支产生显著影响。水流特性决定了鱼类在不同生命周期阶段的行为模式和能量利用效率。适当的流速可促进摄食和鳃通气,提高生长效率,而过强或过弱水流则可能限制生长并增加能量消耗,甚至对鱼体造成损伤。鱼类对流速的适应性及其影响呈现显著的物种特异性,如大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)的特定增长率和体质量增长率在流速 $4.0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 时达到最高^[50],而金头鲷(*Sparus aurata*)在流速 $1.0 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ (BL为体长)时拥有最佳生长性能^[51]。相似地,虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)在 $0.9 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ 的流速下,其生长性能和免疫力显著提升,标准代谢显著降低^[52]。进一步研究指出,鱼类的代谢率通常随流速的增加而升高。Mathias等^[53]对4种珊瑚鱼的研究表明,即使游泳方式和身体形态存在差异,其耗氧率都随着流速的增加而增大。而黑鲷(*Acanthopagrus schlegelii*)的耗氧率在特定流速($3.6 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$)下达到最低值^[54],即代谢率与流速之间可能存在复杂的非线性关系。较高的流速可能导致更大的湍流动能, Tan等^[55]通过IBM模型估计鳙鱼(*Hypophthalmichthys nobilis*)的游泳能量消耗,发现其在通过高湍流动能区时需要更多能量。鱼类在选择栖息地时的能量分配需要在生长、发育与适应环境条件之间做出平衡,以维持其在生态系统中的生存和繁衍^[56]。而栖息地结构的破坏可能导致水流速度增加,使得该区域鱼类的代谢率上升,能耗增加,迫使它们将更多的能量分配至游泳行为中^[57]。

2.2 非生态因子

2.2.1 摄食水平

摄食水平直接影响能量摄入和消耗,对鱼类的生长性能和能量分配具有决定性作用^[58-59]。在食物丰富的环境

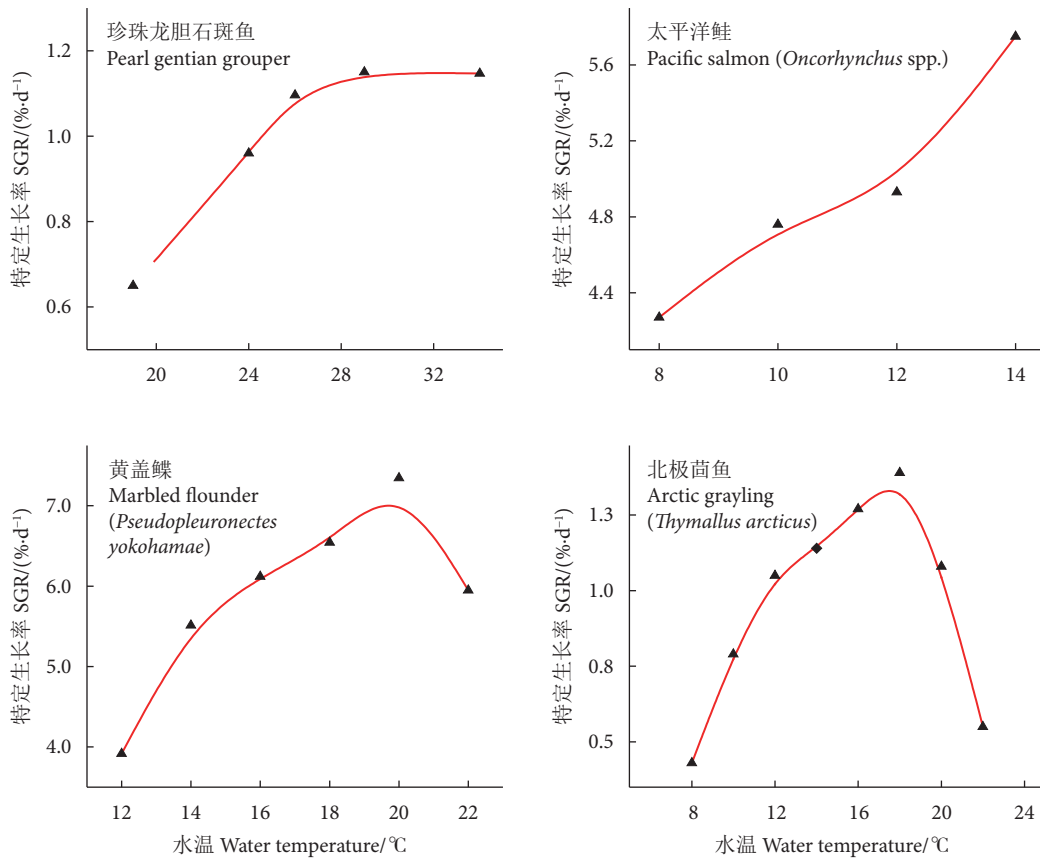


图2 水温对鱼类特定生长率的影响

注: 根据文献[46-49]绘制。

Fig. 2 Effect of water temperature on SGR

Note: The figure is made based on References [46-49].

中, 鱼类能够获取更多的能量, 并将这些额外的能量用于加速生长, 以乌苏里拟鲈 (*Pseudobagrus ussuriensis*) 幼鱼为例, 其特定生长率随摄食水平的增加而增大, 但在达到较高摄食水平后变化不大^[60]。然而, 在食物供应受限的情况下, 高营养水平的饲料也能维持鱼类的生长, 合理的饲料配比和摄食水平对于实现养殖业的高效运营至关重要^[61]。此外, 不同食性的鱼类对摄食水平的响应也存在显著性差异, 肉食性鱼类对能量的吸收率较草食性、杂食性鱼类低^[9]。Pouil 等^[62]发现不同遗传背景的虹鳟在相同的饲养条件下表现出不同的生长和能量分配模式。可见, 鱼类对摄食水平的响应受到种类、食性、遗传背景及环境条件等多种因素的综合影响。

2.2.2 性别

大部分研究表明, 雌性通常表现出更高的能量需求, 尤其在繁殖季节, 其生殖活动需要额外的能量支持^[63-65]。相对而言, 雄性的能量需求较低, 生殖投资相对较少。尽管雌性的能量成本更高, 但研究发现它们通常表现出更快的生长速率^[66]。Pauly^[67]认为这可能是因为雌性采用了减少活动成本的策略, 例如降低游泳运动, 以提高能量利用效

率。相反, 雄性可能在追求繁殖机会时表现出更高的活动水平, 导致其生长速率相对较慢。Cyr 等^[68]研究发现, 在自然环境中, 雄性狼牙鱼 (*Anarhichas minor*) 需要消耗大量的能量用于父性照顾 (建巢、护巢等), 而在养殖条件下, 雌性狼牙鱼缺乏这种行为, 其生长速率和最终体质量普遍高于雌性, 这强调了环境和行为因素在性别尺寸二态性表达中的复杂作用。这些性别差异对鱼类群体的生态和生理特征产生影响, 呈现出不同的适应策略。

2.3 其他因素

除以上影响因素外, 还有许多因素对鱼类的能量代谢造成影响, 如盐度、溶解氧、饥饿、体质量等。盐度对鱼类代谢的影响是由于环境与体液的渗透压差异引起的耗能变化, 在等渗环境下, 鱼类基础代谢率降低, 将更多的能量分配给生长^[69-70]。大部分研究指出, 在缺氧应激下, 鱼体通过调节转录水平等重要途径来维持生理活动及机体稳态, 如有氧代谢和无氧代谢的转化、能耗的调降、红细胞增殖的促进等^[71-72]。这些研究成果有助于进一步完善和精细化鱼类生物能量学模型, 使其能更准确地描述和预测鱼类在各种环境条件和生理状态下的能量收支情况。

3 鱼类生物能量学模型应用实例

生物能量学模型在预测鱼类生理适应性方面表现出显著优势,为深入理解淡水鱼类对气候变化响应提供了新的视角。Troia 和 Perkin^[73]开发了一种基于个体的生物能量学模型 (Individual-based bioenergetics modelling, BEM),评估了全球变暖对淡水鱼类特氏黑鲈 (*M. treculi*) 的生理影响,结果表明,温度升高能促进其生长,但受摄食量和季节性变化的影响。相比传统的物种分布模型 (Species distribution modelling, SDM), BEM 模型能更准确地反映鱼类生态系统的动态变化。进一步地, Schiettekatte 等^[74]将生物能量学模型的应用范围拓展到了珊瑚礁鱼类,通过结合泛热带鱼类群落调查和生物样本数据 (包括耳石、胃内容物、体内化学计量和呼吸率),并运用贝叶斯回归模型和系统发育树,建立了基于个体的生物能量学模型,量化了 1 100 种珊瑚礁鱼类介导的关键生态功能,深入理解珊瑚礁生态系统的功能和动态。McLean^[75]指出这种综合应用不仅展示了生物能量模型的广泛适用性,也为生态系统功能的量化提供了新工具。

在河流生态系统管理方面, Spurgeon 和 Pegg^[76]通过研究不同水文条件对幼鱼生长的具体影响,提出了流量变化对生物能量摄入有显著影响的见解。Phang 等^[77]通过 Fish-MORPH 模型进一步分析了环境流量调整对褐鳟 (*Salmo trutta*) 幼鱼生长和分布的影响,突出了生物资源和栖息地可用性的动态变化。Lester 等^[78]评估了环境流量决策支持工具的效用,证实了生物能量学模型在预测流量决策对生态响应的关键作用。Rhoades 等^[79]首次利用基于定量过程和以鱼类为中心的生态指标来确定整体流量管理的最大引水率。通过漂流觅食生物能量学模型量化了引水对虹鳟净能量摄入 (Net rate of energetic intake, NREI) 的影响,验证了在低流量条件下鱼类能量摄入显著减少,为河流生态系统的综合管理提供了科学依据。

在水产养殖领域,Chahid 等^[80]利用动态能量预算理论,开发了 4 种模型预测控制 (Model predictive control, MPC) 公式,有效跟踪了尼罗罗非鱼的生长轨迹,为制定精确投喂策略和优化水产养殖总成本提供了科学依据。此外,随着水产养殖业向规模化和集约化方向发展,鱼类排泄物和残饵所导致的水体污染问题日益凸显,迫切需要采取措施来解决这一环境挑战。生物能量学原理构建的数学模型能够更有效地估算水产养殖污染物,这对减少废弃物,促进鱼类养殖业可持续发展具有重要意义^[81-82]。Ma 等^[83]采用污染物排放预测模型,发现饲料中添加 $0.7 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 水合硫酸锌 [锌 (Zn) 质量分数为 $235 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$] 能够促进乌鳢 (*Channa*

argu) 幼鱼快速生长,从而减少废物排放。从淡水鱼类对气候变化的适应性,到珊瑚礁鱼类生态功能的深入解析,以及河流生态和水产养殖污染物减排的实践,生物能量学模型不仅在预测鱼类生理适应性方面有显著优势,在促进渔业可持续发展方面也展现出不可或缺的价值。

4 展望

鱼类作为重要的水生生物,其生态功能和经济价值不可忽视。随着鱼类生物能量学模型研究的深入,几个关键问题逐渐引起关注: 1) 数据获取的局限性,现有数据不足以全面支撑模型的准确性和适应性; 2) 环境交互复杂性未得到充分考虑,各环境因素的相互作用对模型预测结果的影响较大; 3) 个体差异的忽视,现有模型难以准确反映个体行为和能量动态; 4) 长期影响预测的不足,缺乏对长期数据的有效利用和分析。

多学科数据整合与先进技术的应用将显著提升鱼类生物能量学模型的精确性和适应性,通过结合生态学、遗传学和环境科学的数据,可以揭示基因与环境相互作用对能量代谢的影响;深度学习和人工智能技术的发展将提高复杂环境数据的分析能力,精准预测气候变化对鱼类生长和分布的长期影响,更好地提高模型的实际应用能力;个体化模型的发展将更准确地反映个体行为和能量动态,发展个体化模型,模拟生物个体的生命周期,提供精准的养殖管理方案,将显著提升经济效益;开发实时监测系统,动态调整养殖环境,同时建立全球鱼类生物能量学数据共享平台,促进国际合作和数据交流,将推动数据标准化和共享,提升研究水平。多学科数据整合、先进技术应用和个体化模型的发展将使鱼类生物能量学模型不断完善,并朝着精确化、实用化和可持续管理的方向发展。

参考文献:

- [1] FAO. The state of world fisheries and aquaculture 2022[R]. Rome: FAO, 2022: 4-6.
- [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. 2023 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2023: 17-20.
- [3] 李纯厚,齐占会. 中国渔业生态环境学科研究进展与展望[J]. 水产学报, 2023, 47(11): 132-147.
- [4] 崔奕波. 鱼类生物能量学的理论与方法[J]. 水生生物学报, 1989(4): 369-383.
- [5] HATZONIKOLAKIS Y, TSIARAS K, TSERPES G, et al. Investigating growth and reproduction of the Mediterranean swordfish *Xiphias gladius* through a full life cycle bioenergetics model[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2021, 680: 51-77.

- [6] SCHNEIDER J E. Energy balance and reproduction[J]. *Physiol Behav*, 2004, 81(2): 289-317.
- [7] WARREN C E, DAVIS G. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fish[M]//GERKIN S D. The biological basis of freshwater fish production. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1967: 175-214.
- [8] IGAMBERDIEV A U. Toward the relational formulation of biological thermodynamics[J]. *Entropy*, 2024, 26(1): 43-58.
- [9] SAOWAKOON S, SAOWAKOON K, JUTAGATE A, et al. Growth and feeding behavior of fishes in organic rice-fish systems with various species combinations[J]. *Aquac Rep*, 2021, 20: 100663.
- [10] da SILVEIRA E L, SEMMAR N, CARTES J E, et al. Methods for trophic ecology assessment in fishes: a critical review of stomach analyses[J]. *Rev Fish Sci Aquac*, 2020, 28(1): 71-106.
- [11] GÜL G, DEMIREL N. Ontogenetic shift in diet and trophic role of *Raja clavata* inferred by stable isotopes and stomach content analysis in the Sea of Marmara[J]. *J Fish Biol*, 2022, 101(3): 560-572.
- [12] JIANG R J, YANG F, CHEN F, et al. Assessing trophic interactions among three tuna species in the Solomon Islands based on stomach contents and stable isotopes[J]. *Front Mar Sci*, 2022, 9: 961990.
- [13] VARELA J L, INTRIAGO K M, FLORES J C, et al. Feeding habits of juvenile yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Ecuadorian waters assessed from stomach content and stable isotope analysis[J]. *Fish Res*, 2017, 194: 89-98.
- [14] BROWNSCOMBE J W. Telemetry-based spatial-temporal fish habitat models for fishes in an urban freshwater harbour[J]. *Hydrobiologia*, 2023, 850(8): 1779-1800.
- [15] BROWNSCOMBE J W, SHIPLEY O N, GRIFFIN L P, et al. Application of telemetry and stable isotope analyses to inform the resource ecology and management of a marine fish[J]. *J Appl Ecol*, 2022, 59(4): 1110-1121.
- [16] RUBIN A M, SEEBACHER F. Feeding frequency does not interact with BPA exposure to influence metabolism or behaviour in zebrafish (*Danio rerio*)[J]. *Physiol Behav*, 2024, 273: 114403.
- [17] 曾令清, 付成, 奚露, 等. 鳊幼鱼能量代谢和个性行为的个体变异及表型关联[J]. *生态学报*, 2017, 37(14): 4807-4816.
- [18] 彭敏锐, 郑雪丽, 李平, 等. 温度和重复测定对秦岭细鳞鲑快速启动反应, 游泳性能及力竭后代谢特征的影响[J]. *生态学报*, 2021, 41(6): 2505-2514.
- [19] YEUNG C, COPEMAN L A, MATTA M E, et al. Latitudinal variation in the growth and condition of juvenile flatfishes in the Bering Sea[J]. *Estuar Coast Shelf S*, 2021, 258: 107416.
- [20] MORALES M M, FIECHTER J, FIELD J C, et al. Development and application of a bioenergetics growth model for multiple early life stages of an ecologically important marine fish[J]. *Ecol Model*, 2024, 488: 110575.
- [21] MULLER E B, LIKA K, NISBET R M, et al. Regulation of reproductive processes with dynamic energy budgets[J]. *Funct Ecol*, 2019, 33(5): 819-832.
- [22] STAVRAKIDIS-ZACHOU O, PAPANDROULAKIS N, LIKA K. A bioenergetics approach to modelling tolerance limits under acute thermal stress in farmed finfish[J]. *Front Mar Sci*, 2023, 10: 1173358.
- [23] RAPOSO A I G, SOARES F, NOBRE A, et al. Development of dynamic growth and body composition models for Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): an exploratory approach to protein and energy metabolism[J]. *Aquaculture*, 2024, 578: 740032.
- [24] ALSHDAIFAT N F F, TALIB A Z, OSMAN M A. Improved deep learning framework for fish segmentation in underwater videos[J]. *Ecol Inform*, 2020, 59: 101121.
- [25] DAN W, BAI M J, LI H J, et al. Modified kinetic energy feature-based graph convolutional network for fish appetite grading using time-limited data in aquaculture[J]. *Front Mar Sci*, 2022, 9: 1021688.
- [26] KONNERT G D P, GERRITS W J J, GUSSEKLOO S W S, et al. Balancing protein and energy in Nile tilapia feeds: a meta-analysis[J]. *Rev Aquac*, 2022, 14(4): 1757-1778.
- [27] SERRANO E, LEFILLANCA J K, CARRASCO J, et al. Evaluation of Andean lupin (*Lupinus mutabilis*) seed meal as a dietary component on growth performance, feed utilization, nutrient digestibility, and liver histology of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) juveniles[J]. *Aquac Rep*, 2024, 34: 101919.
- [28] POLITIKOS D, SOMARAKIS S, TSIARAS K P, et al. Simulating anchovy's full life cycle in the northern Aegean Sea (eastern Mediterranean): a coupled hydro-biogeochemical-IBM model[J]. *Prog Oceanogr*, 2015, 138: 399-416.
- [29] MOLTÓ V, PALMER M, OSPINA-ÁLVAREZ A, et al. Projected effects of ocean warming on an iconic pelagic fish and its fishery[J]. *Sci Rep-UK*, 2021, 11(1): 1-11.
- [30] 邓悦, 郑一琛, 常剑波. 利用 Ecopath 模型评价鲢鳙放养对千岛湖生态系统的影响[J]. *生态学报*, 2022, 42(16): 6853-6862.
- [31] PAPANTONIOU G, ZERVOUDAKI S, ASSIMAKOPOULOU G, et al. Ecosystem-level responses to multiple stressors using a time-dynamic food-web model: the case of a re-oligotrophicated coastal embayment (Saronikos Gulf, E Mediterranean)[J]. *Sci Total Environ*, 2023, 903: 165882.
- [32] GEARY W L, BODE M, DOHERTY T S, et al. A guide to ecosystem models and their environmental applications[J]. *Nat Ecol Evol*, 2020, 4(11): 1459-1471.
- [33] RODRIGUEZ-PEREZ A, TSIKLIRAS A C, GAL G, et al. Using ecosystem models to inform ecosystem-based fisheries management in Europe: a review of the policy landscape and related stakeholder needs[J]. *Front Mar Sci*, 2023, 10: 1196329.
- [34] COLL M, BELLIDO J M, PENNINO M G, et al. Retrospective analysis of the pelagic ecosystem of the Western Mediterranean Sea: drivers, changes and effects[J]. *Sci Total Environ*, 2024, 907: 167790.
- [35] HAMZA F, M A, VALSALA V, et al. A bioenergetics model for seasonal growth of Indian oil sardine (*Sardinella longiceps*) in the

- Indian west coast[J]. *Ecol Model*, 2021, 456: 109661.
- [36] HEINICHEN M, MCMANUS M C, LUCEY S M, et al. Incorporating temperature-dependent fish bioenergetics into a Narragansett Bay food web model[J]. *Ecol Model*, 2022, 466: 109911.
- [37] 罗玉莲, 庞旭, 刘蒨莹, 等. 中华倒刺鲃幼鱼能量代谢特征个体差异及生态关联[J]. *水生生物学报*, 2022, 46(6): 820-825.
- [38] 史东杰, 王文峰, 李文通, 等. 5种光周期对锦鲤生长、能量收支及生物钟基因表达的影响[J]. *水生生物学报*, 2022, 46(5): 664-670.
- [39] 聂国兴, 邓大鹏, 闫潇. Apelin 与鱼类摄食[J]. *水产学报*, 2020, 44(11): 1926-1934.
- [40] 王书磊, 周宇, 朱雪梅. 几种因子对鱼类能量收支影响的研究进展[J]. *中国渔业质量与标准*, 2012, 2(4): 61-67.
- [41] SILVA-GARAY L, LOWE C G. Effects of temperature and body-mass on the standard metabolic rates of the round stingray, *Urobatis halleri* (Cooper, 1863)[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2021, 540: 151564.
- [42] SCHULTE P. The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment[J]. *J Exp Biol*, 2015, 218: 1856-1866.
- [43] WEN B, JIN S R, CHEN Z Z, et al. Plasticity of energy reserves and metabolic performance of discus fish (*Symphysodon aequifasciatus*) exposed to low-temperature stress[J]. *Aquaculture*, 2017, 481: 169-176.
- [44] PHAM L P, NGUYEN M V, JORDAL A E O, et al. Metabolic rates, feed intake, appetite control, and gut transit of clownfish *Amphiprion ocellaris* exposed to increased temperature and limited feed availability[J]. *Comp Biochem Phys A*, 2022, 274: 111318.
- [45] 庞旭, 付世建, 刘小红, 等. 中华倒刺鲃能量代谢和热耐受特征的体重效应[J]. *生态学报*, 2020, 40(16): 5814-5821.
- [46] ZHANG Z, YANG Z W, DING N, et al. Effects of temperature on the survival, feeding, and growth of pearl gentian grouper (female *Epinephelus fuscoguttatus* × male *Epinephelus lanceolatus*)[J]. *Fish Sci*, 2018, 84(2): 399-404.
- [47] IINO Y, KITAGAWA T, ABE T K, et al. Effect of food amount and temperature on growth rate and aerobic scope of juvenile chum salmon[J]. *Fish Sci*, 2022, 88(3): 397-409.
- [48] TOMIYAMA T, KUSAKABE K, OTSUKI N, et al. Ontogenetic changes in the optimal temperature for growth of juvenile marbled flounder *Pseudopleuronectes yokohamae*[J]. *J Sea Res*, 2018, 141: 14-20.
- [49] CARRILLO-LONGORIA J A, GAYLORD G, ANDREWS L, et al. Effect of temperature on growth, survival, and chronic stress responses of Arctic grayling juveniles[J]. *T Am Fish Soc*, 2024, 153(1): 3-22.
- [50] 刘梅, 原居林, 练青平, 等. 不同流速对流水槽大口黑鲈生长性能、抗氧化能力、能量代谢及组织结构的影响[J]. *水生生物学报*, 2023, 47(1): 25-36.
- [51] PALSTRA A P, ROQUE A, KRUIJT L, et al. Physiological effects of water flow induced swimming exercise in seabream *Sparus aurata*[J]. *Front Physiol*, 2020, 11: 610049.
- [52] 代忠义, 高勤峰, 高永刚, 等. 不同水流速度对虹鳟生长性能、呼吸代谢及免疫相关酶活性的影响[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2023(3): 133-140.
- [53] SCHAKMANN M, KORSMEYER K E. Fish swimming mode and body morphology affect the energetics of swimming in a wave-surge water flow[J]. *J Exp Biol*, 2023, 226(6): jeb244739.
- [54] 汤保贵, 陈秀灿, 胡长圣, 等. 流速对黑鯛幼鱼游泳行为及运动生理的影响[J]. *水生生物学报*, 2023, 47(12): 1993-2002.
- [55] TAN J H, LIU Z B, WANG Y, et al. Analysis of movements and behavior of bighead carps (*Hypophthalmichthys nobilis*) considering fish passage energetics in an experimental vertical slot fish-way[J]. *Animals*, 2022, 12(13): 1725-1737.
- [56] YANG M, GAO J, KE H, et al. Transcriptome-based analysis of the response mechanism of leopard coral grouper liver at different flow velocities[J]. *Fishes*, 2022, 7(5): 279-290.
- [57] CASTEJÓN-SILVO I, TERRADOS J, NGUYEN T, et al. Increased energy expenditure is an indirect effect of habitat structural complexity loss[J]. *Funct Ecol*, 2021, 35(10): 2316-2328.
- [58] WU Y B, REN X, ZHOU J H, et al. Feed intake, growth, feed utilization, body composition and waste output of juvenile hybrid bream at different feeding frequencies[J]. *Aquac Nutr*, 2019, 25(2): 292-297.
- [59] MCLEAN S, PERSSON A, NORIN T, et al. Metabolic costs of feeding predictively alter the spatial distribution of individuals in fish schools[J]. *Curr Biol*, 2018, 28(7): 1144-1149.
- [60] BU X Y, LIAN X Q, ZHANG Y, et al. Effects of feeding rates on growth, feed utilization, and body composition of juvenile *Pseudobagrus ussuriensis*[J]. *Aquac Int*, 2017, 25(5): 1821-1831.
- [61] MENGISTU S B, MULDER H A, BENZIE J A H, et al. A systematic literature review of the major factors causing yield gap by affecting growth, feed conversion ratio and survival in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*)[J]. *Rev Aquac*, 2020, 12(2): 524-541.
- [62] POUIL S, KERNÉIS T, QUILLET E, et al. Isogenic lines of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) as a tool to assess how growth and feeding behaviour are correlated to feed efficiency in fish[J]. *Aquaculture*, 2023, 577: 739904.
- [63] FORSGREN E, AMUNDSEN T, BORG Å A, et al. Unusually dynamic sex roles in a fish[J]. *Nature*, 2004, 429(6991): 551-554.
- [64] KARJALAINEN J, URPANEN O, KESKINEN T, et al. Phenotypic plasticity in growth and fecundity induced by strong population fluctuations affects reproductive traits of female fish[J]. *Ecol Evol*, 2016, 6(3): 779-790.
- [65] HORNE C R, HIRST A G, ATKINSON D. Selection for increased male size predicts variation in sexual size dimorphism among fish species[J]. *P Roy Soc B-Biol Sci*, 2020, 287(1918): 20192640.
- [66] PAULY D, OZYNSKI C C, STERGIU K I. Interactions between growth, sex, reproduction and activity levels in control and fast-growing strains of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*[J]. *Fish Cen-*

- tre Res Rep, 2017, 25(1): 12-30.
- [67] PAULY D. Female fish grow bigger: let's deal with it[J]. *Trends Ecol Evol*, 2019, 34(3): 181-182.
- [68] CYR B A D, TVEITEN H, VANDENBERG G W, et al. Characterization of the growth rate of adult wolffishes *Anarhichas minor* and *A. lupus*: is avoidance of paternal care at the origin of the expression of a sexual size dimorphism?[J]. *Aquaculture*, 2018, 497: 24-31.
- [69] ABOU ANNI I S, BIANCHINI A, BARCAROLLI I F, et al. Salinity influence on growth, osmoregulation and energy turnover in juvenile pompano *Trachinotus marginatus* Cuvier 1832[J]. *Aquaculture*, 2016, 455: 63-72.
- [70] SEALE A P, BREVES J P. Endocrine and osmoregulatory responses to tidally-changing salinities in fishes[J]. *Gen Comp Endocr*, 2022, 326: 114071.
- [71] HUANG J S, LI H J, GUO Z X, et al. Identification and expression analysis of cobia (*Rachycentron canadum*) liver-related miRNAs under hypoxia stress[J]. *Fish Physiol Biochem*, 2021, 47(6): 1951-1967.
- [72] MESSINA-HENRÍQUEZ S, AGUIRRE Á, BROKORDT K, et al. Swimming performance and physiological responses of juvenile Cojinoba *Seriola lalandi* in hypoxic conditions[J]. *Aquaculture*, 2022, 548: 737560.
- [73] TROIA M J, PERKIN J S. Can fisheries bioenergetics modelling refine spatially explicit assessments of climate change vulnerability?[J]. *Conserv Physiol*, 2022, 10(1): coac035.
- [74] SCHIETTEKATTE N M D, BRANDL S J, CASEY J M, et al. Biological trade-offs underpin coral reef ecosystem functioning[J]. *Nat Ecol Evol*, 2022, 6(6): 701-708.
- [75] MCLEAN M. Functional trade-offs in fish communities[J]. *Nat Ecol Evol*, 2022, 6(6): 669-670.
- [76] SPURGEON J J, PEGG M A. Juvenile growth of a macrohabitat generalist tied to hydrological character of large-river system[J]. *Freshwater Biol*, 2017, 62(2): 291-302.
- [77] PHANG S C, STILLMAN R A, CUCHEROUSSET J, et al. FishMORPH: an agent-based model to predict salmonid growth and distribution responses under natural and low flows[J]. *Sci Rep-UK*, 2016, 6(1): 29414.
- [78] LESTER R E, POLLINO C A, CUMMINGS C R. Testing an environmental flow-based decision support tool: evaluating the fish model in the Murray Flow Assessment Tool[J]. *Environ Modell Softw*, 2019, 111: 72-93.
- [79] RHOADES S J, CALDWELL T J, MCBAIN S, et al. Trout bioenergetics as a process-based tool to estimate ecological risk in a regulated river[J]. *J Am Water Resour As*, 2024, 60(2): 287-304.
- [80] CHAHID A, N'DOYE I, MAJORIS J E, et al. Model predictive control paradigms for fish growth reference tracking in precision aquaculture[J]. *J Process Contr*, 2021, 105: 160-168.
- [81] ZHANG B, SHEN J, XIONG J H, et al. Influence of solution and operating conditions on the treatment of aquaculture wastewater using direct contact membrane distillation: ammonia rejection and membrane fouling[J]. *Chem Eng J*, 2023, 478: 147326.
- [82] 刘晓娟, 罗伟, 王春芳, 等. 运用生物能量学模型预测草鱼生长、饲料需求和污染排放[J]. *水产学报*, 2018, 42(6): 950-967.
- [83] MA H J, YE J Y, HUANG H, et al. Growth, nutrient retention, wastes output and nonspecific immunity of juvenile snakehead *Channa argus* in response to dietary zinc levels[J]. *Aquac Res*, 2022, 53(17): 6090-6097.