

动物特殊动力作用的研究进展

付世建

(重庆师范大学进化生理与行为学实验室 重庆 400047)

摘要:特殊动力作用(SDA)是指动物摄食过程中的代谢产热增加的现象,自上世纪初,一直受到相关领域专家的关注。近十年来该方面研究十分活跃。我们以南方鲇(Southern catfish/Silurus meridionalis)和鲢鱼(catfish/Silurus asotus)为实验对象,开展了大量相关研究。本文就我们的研究成果结合相关研究进行探讨,并指出了该方面研究将来可能的方向。

关键词:特殊动力作用;摄食;代谢;适应对策

中图分类号:Q493.8 **文献标识码:**A

A Review on Specific Dynamic Action of Animals

FU Shi - jian

(Laboratory of Evolutionary Physiology and Behaviour, Chongqing Normal University, Chongqing, 400047)

ABSTRACT: Energy costs of ingestion, digestion, absorption and biochemical transformation of absorbed nutrients are termed specific dynamic action (SDA). Investigations concerning SDA have been documented for more than a century. The effects of meal size, feeding frequency, fasting, dietary composition, dietetic volume and moisture in Southern catfish/Silurus meridionalis and catfish/Silurus asotus have been investigated in our laboratory in the last several years. This paper was a review about these researches and some related papers documented by other researchers.

Key words: Specific dynamic action (SDA); Feeding; Metabolism; Adaptive strategy

前言

特殊动力作用(specific dynamic action, 简称 SDA)是指动物摄食过程中的代谢产热增加的现象,它包括所有与营养代谢有关的食物的消化、吸收、代谢转换和生长等过程的能量支出^[1-8],又称热增耗(heat increment)。在实际工作中,动物在摄食过程中的捕食、咀嚼等机械运动的能量消耗通常很难与消化过程的 SDA 耗能区分开来,研究者将这两部分的代谢作为同一能量组分进行测定和研究,称其为摄食代谢^[9]或表观 SDA^[10]。SDA 的测定可采用直接测定产热量来估计或通过测定耗氧率或二氧化碳排出率进行间接估计。在实际研究中通常把 SDA 分为机械 SDA(mechanical SDA)和生化 SDA(biochemical SDA),前者包括捕食、咀嚼、吞咽等一系列摄食活动的能量消耗,后者包括蛋白质合成、消化酶的合成与分泌、pH 的维持、消化功能的调节、营养物质的吸收与转运、蛋白质降解、糖异生、脂肪的代谢和存储、氨基转移、糖酵解、细胞调控、酸碱维持和 RNA 的合成等一系列生理过程耗能^[3,6,11-13]。自上世纪初,特殊动力作用的研究开始受到人们关注^[14-15],早期的研究主要以高等哺乳动物为对象,上世纪七、八十年代,有关变温动物 SDA 的研究率先以鱼类为对象深入开展^[13,15]。Jobling 综述了鱼类 SDA 的研究成果,为动物 SDA 的研究初步建立了较为完整的理论体系,为其它动物的 SDA 研究提供了理论构架^[2]。上世纪九十年代蟒蛇(Python molurus)的 SDA 研究发现

其摄食量较大,摄食后代谢率上升幅度高,因此被认为是研究脊椎动物 SDA 的模式动物^[8,16-18]。上述研究者综述了大量的研究结果,提出了适合 SDA 研究的指标(图 1)^[6,8]:(1)SDA 时间(duration);(2)摄食代谢峰值(VO_2 peak)及其与标准代谢率(VO_2s)的比值,即摄食代谢峰值比率(factorial metabolic scope);(3)SDA 总的能量消耗(energy expended on SDA)及其占摄食总能量的比例(SDA 系数,SDA coefficients)。

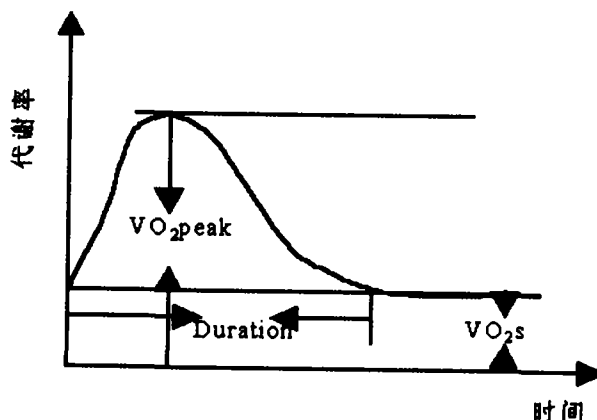


图 1 SDA 的主要参数

Figure 1 The main parameters used in SDA investigation

SDA 是动物摄食后代谢耗能的生理过程,任何影响其体内消化和代谢功能的因素如温度、饥饿时间、食物组成、摄食水平、摄食频率、个体大小、摄食习性]和运动水平等都可能对

• 基金项目:国家自然科学基金(30371121)、重庆市自然科学基金(20059014)和重庆市教委科研项目资助(KJ050801)。

作者简介:付世建,(1973-),男,博士,副教授,主要研究方向:动物比较生理、进化生理。

通讯作者:付世建, E-mail: shijianfu9@hotmail.com

(收稿日期:2006-07-11 接受日期:2006-08-20)

SDA 产生重要的影响。近几年,我们以大型暖水性伏击取食鱼类—南方鲈及其近源种鲈鱼为实验对象,就摄食水平^[6]、食物组成^[5,7]、摄食频率^[19]、营养状况^[20-21]、食物体积和水分 1 等生态因素对 SDA 的影响进行了研究。下面就我们的研究成果结合相关研究进行探讨。

1 动物种类对 SDA 的影响

不同动物种类在 VO_2 peak、SDA 时间和 SDA 系数等指标上均会表现出很大差异,这与不同物种身体结构和功能的差异、摄食习性、食物类型等多方面因素相关^[6,7,22]。一般来说高等脊椎动物如鸟类和哺乳动物标准代谢率较高,摄食量相对较小,摄食代谢峰值比率较低、SDA 时间相对较短,食物容易消化,SDA 系数相对较低;而异温动物标准代谢率低,摄食量大,饥饿时间长,在消化过程中常常需要有一定能量消耗用于消化系统的恢复性调节,所以摄食代谢峰值比率较高,SDA 系数一般也较大^[22,24]。鱼类的 SDA 研究主要以冷水性鱼类为研究对象,发现 SDA 系数范围为 3-20%,摄食代谢峰值比率为 1.5-2.5。而我们的研究发现南方鲈和鲈鱼的摄食代谢峰值比率高达 4-6,高于所有研究报道^[6,25]。

2 温度对 SDA 的影响

由于动物的生理功能具有温度的敏感性,温度变化不可避免地会对 SDA 产生重要影响,一般来说温度的适当升高会导致动物代谢能力增强、 VO_2 peak 增大和 SDA 时间的缩短^[17,24]。在爬行动物的相关研究中发现动物在摄食过程中体温升高^[26],研究者认为这可能是动物主动提高体温的生理过程,它有利于食物的快速吸收,一般不会对 SDA 系数产生影响^[17,22];也有研究发现温度的提高改善了食物利用效率,降低 SDA 系数^[18]。研究发现 *Girella laevis* 鱼在食物丰盛的情况下会选择相对温度较高的水体环境,虽然维持耗能增加,但可能有助于加快消化速率、提高摄食频率以促进生长^[27]。对于恒温动物来说,食物温度可能低于体温,研究者把这种情况下动物摄食后对食物预热造成的能量消耗称为非必需 SDA (facultative SDA),研究还发现恒温动物在低温时 SDA 代谢峰值和总耗能远大于在热中性区时的 SDA 代谢峰值和总耗能,研究者认为低温下这部分“多余”的能量消耗用于体温调节,同样被归于非必需 SDA^[28]。而食物组成不均衡也会造成 SDA 耗能的增加,我们也称之为非必需 SDA^[4,5]。这两种非必需 SDA 能量消耗在生理功能上有本质的不同。

3 个体大小对 SDA 的影响

随着动物个体的生长发育,其代谢、消化等方面生理功能的提高常常会表现为不同步,因此个体大小对 SDA 有显著的影响,但相关研究十分匮乏。有关鲈鱼 (*Micropterus salmoides*) 的研究发现,随个体的生长, VO_2 peak 上升, SDA 持续时间缩短,而 SDA 系数变化不大^[22];大西洋鲱鱼 (*Gadus morhua*) 的研

究发现随着鱼体增大,摄食后的最大代谢率的增长快于运动的最大代谢率和标准代谢率的增加速度,使 VO_2 peak 增加, SDA 时间缩短^[29];其它动物如海蟾蜍 (*Bufo marinus*) 的研究发现个体大小还会影响 SDA 系数^[23]。

4 摄食水平对 SDA 的影响

摄食水平是相关研究最为关注的影响因子,我们曾以南方鲈和鲈鱼为对象,进行了相关研究,下面就摄食水平与 SDA 各参数关系作较为详细的探讨。

4.1 摄食水平对 SDA 总耗能量和 SDA 系数的影响

摄食水平与 SDA 系数的关系复杂,鱼类的 SDA 主要受生化 SDA 的影响,而后者与摄食水平显著相关,因此鱼类的 SDA 总耗能量与摄食水平线性相关,而 SDA 系数一般不受摄食水平的影响^[6,24]。蟹类的研究发现,其摄食的启动能量(主要是机械 SDA)耗能大,且与摄食水平无关,因此 SDA 系数随摄食水平的增加而下降^[20,21]。有些动物 SDA 系数随摄食水平增加而增加,可能的原因是在高摄食水平下肠道营养物质载体的补充和其它细胞活性的大量增加造成的^[17]。我们有关鲈鱼研究发现摄食能量和 SDA 耗能用 2 次 3 项式拟合,中等摄食水平的 SDA 系数最低^[14]。

4.2 摄食水平和 VO_2 peak

由于动物体呼吸、消化、循环和运动等系统在结构和功能上对氧气和氧化底物的同化吸收、运输、活化和利用等种种限制,在一定条件下动物具有一个最大代谢率。如果动物在摄食过程中同样存在最大代谢率对生理功能的限制问题,那么随摄食水平的增加, VO_2 peak 不会无限增加,这在我们的研究中得到证实。我们发现,随摄食水平增加 VO_2 peak 的反应出现一个从大到小的变化过程。将摄食水平 (M) 与 VO_2 peak 的关系拟合为(图 2):

$$VO_2 \text{ peak} = a + b(1 - e^{-cM}) \quad (1)$$

由(1)式可以看出,当 M 趋 0 时, VO_2 peak 为 a, 可将其看作为 VO_2 s, 当 M 逐渐增大时 e^{-cM} 趋近于 0, 此时 VO_2 peak 趋近于 $a + b$, 可以看作 VO_2 peak 的最大值, 即 $VO_{2\text{max}}$, 而其中的 b 为理论上南方鲈摄食后代代谢率增加的最大值。

为了进一步揭示 R_{peak} 随 M 上升而增加的机制, 将(1)式求导得到下式(详文献 6):

$$dVO_2 \text{ peak}/dM = c(VO_{2\text{max}} - VO_2 \text{ peak}) \quad (2)$$

上式中 c 为常数, 它代表在一定条件下物种 $VO_{2\text{peak}}$ 随摄食水平增加而增加的潜在速率, 我们称之为峰值变动系数 (peak coefficient)。($VO_{2\text{max}} - VO_{2\text{peak}}$) 为最大代谢率与实际代谢率的差值, 将其称为剩余代谢空间 (unutilized metabolic scope, UMS)。以上推导表明: 随 M 增加, $VO_{2\text{peak}}$ 增加, $VO_{2\text{peak}}$ 的增加使 UMS 下降, 从而抑制了 $VO_{2\text{peak}}$ 的增加速率。

然而我们有关鲈鱼的研究就发现 $VO_{2\text{peak}}$ 与摄食水平线

性相关^[25]。我们认为:动物摄食后 $VO_2\text{peak}$ 随摄食水平的变化与动物的生态习性密切相关:(1)极地动物即使在较低的摄食水平下摄食代谢率也会达到最大值^[4],摄食水平与 $VO_2\text{peak}$ 无关,这可能由于低温条件下该种动物代谢范围十分有限, $VO_2\text{peak}$ 的增加使 UMS 迅速下降所致;(2)一些鱼类与南方鲇十分相似,即均表现出 UMS 下降对摄食最大代谢率的抑制效应^[22]。(3)某些动物的摄食代谢率随摄食水平的增加呈线性增加^[25],这可能与实验设计的最大摄食水平较低有关。

4.3 摄食水平和 SDA 时间

一般研究发现随摄食水平增加,SDA 时间显著增加^[18],但没有研究就此详细探讨。我们有关南方鲇的研究发现随摄食水平由低到高,SDA 时间呈“S”型变化趋势(公式 3,图 2)。

$$\text{Duration} = a/(1 + e^{(b - \alpha)}) \tag{3}$$

由此方程可以看出,动物有一个最小 SDA 持续时间,这是消化系统结构决定的(食物从摄食到完全消化吸收需要一定的时间)。南方鲇在较低摄食水平下,UMS 较大,因此主要靠提高代谢率来满足 SDA 的能量需求,SDA 持续时间变化较小;随着摄食水平的增加,UMS 下降,摄食代谢的上升受到抑制,因此 SDA 持续时间增加幅度增大以满足增加的 SDA 能量需

求;高摄食水平条件下,随着摄食水平的增加,SDA 持续时间增加幅度下降,提示 SDA 的存在不利于动物下一次捕食、逃避敌害和进行其它生理活动,因此动物在条件允许下尽可能采取不同的代谢适应对策缩短 SDA 持续时间^[18]。

4.4 摄食水平和 SDA 曲线

有关 SDA 的研究未见 SDA 曲线特征的探讨,我们对南方鲇的研究发现随着摄食水平由低、中到高的不断变化,SDA 总耗能的功率曲线也依次呈现为“三角型”、“钟型”和“梯型”(图 2)。这可以反映南方鲇对食物资源适应的代谢功率分配特征。作为伏击取食的内脏代谢型鱼类南方鲇饱食后处于静息隐匿消化状态,没有捕食压力造成的生存威胁,其消化食物不仅可以占用全部代谢范围,而且在最大功率水平上持续较长时间,这种高摄食水平下“梯型”的摄食代谢功率对策,有利于尽快完成 SDA 过程,最大程度的利用食物资源和快速生长。在较低的摄食水平下,SDA 曲线形状为“三角型”,整体代谢率较低,存在着较大的 UMS,这将有利的继续捕食和进行其他生命活动。类似“三角型”的 SDA 曲线在其他研究中也有较多的报道^[18]。自然界中多数动物均处于相对较低的营养等级,足够的 UMS 对于这类动物的避敌、索饵等生命活动十分必要,这种相对保守的代谢功率对策有利于提高物种的适合度。

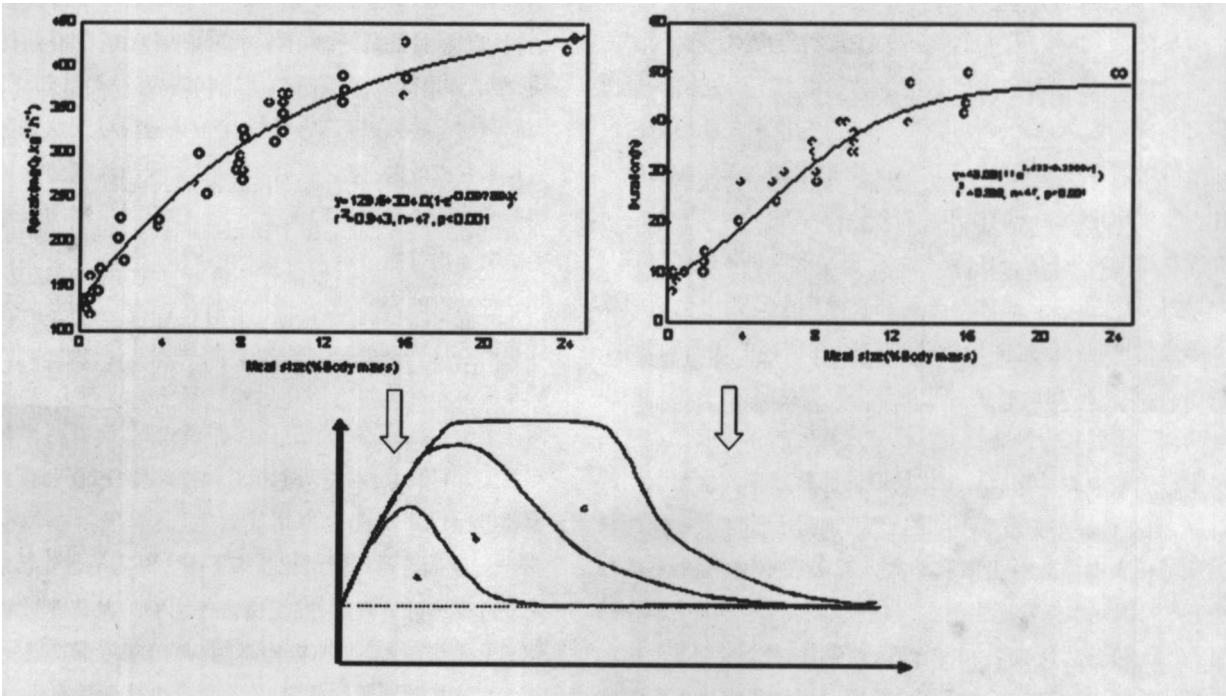


图 2 摄食水平对南方鲇 $VO_2\text{peak}$ 、持续时间和 SDA 曲线的影响

Figure 3 The effects of meal size on $VO_2\text{peak}$, duration and metabolic curve in southern catfish.

5 摄食频率对 SDA 的影响

摄食频率对 SDA 影响的研究报道较少^[30]。摄食频率增加的本质,是将相对高的摄食水平分为相对低的摄食水平,同时缩短了两次摄食的间隔时间。从理论上来说,如果摄食水平对 SDA 有影响,则摄食频率相应也会对 SDA 产生影响;另

外,由于动物生活史中普遍存在着消化系统调节的过程,随着摄食频率的增加,消化系统生理过程的调节幅度可能会明显降低,进而对 SDA 产生影响。动物的摄食习性不同,对摄食频率改变的适应性也会产生一定的差异,开展不同摄食习性动物的比较研究将具有十分重要的意义。我们曾就摄食频率对南方鲇 SDA 的影响进行研究,但未发现不同摄食频率 SDA 系

数有显著影响^[19]。

6 食物类型、体积、水分和营养物质组成对 SDA 的影响

有关食物类型对 SDA 影响的研究发现食物类型对 SDA 有显著的影响^[22],这种影响可能来自其物理性质和生化组成上的差异。一般说来,生化 SDA 与食物的营养组成的关系较为密切,而机械 SDA 则和食物的物理性状等关系更为密切^[23]。通过对生化 SDA 和机械 SDA 的研究发现它们的相对比例在不同类群的动物中有很大的差异。鱼类生化 SDA 一般占 SDA 总耗能量的绝大部分,而机械 SDA 只占其 8 - 12%,甚至更低^[3,11];低等水生动物桡足类(*Calanus finmarchicus*)的 SDA 也主要以蛋白质合成为主^[31];有关蟹类(*Carcinus maenas*)SDA 研究发现:食物的撕咬等机械 SDA 能量消耗占 SDA 的总能量消耗的绝大部分^[24]。可见不同类群动物 SDA 各组分的存在着显著的差异,可能与其食物组成及摄食习性等的差异有关。有研究者认为机械 SDA 可能与食物体积有关,他们以纤维素为填充物进行探讨,发现食物体积对 SDA 有一定影响^[13]。我们的研究发现食物水分对 SDA 无显著影响,饲料体积对 SDA 有一定影响,体积造成的机械 SDA 占 SDA 总耗能量的很少一部分(未发表资料)。

早在二十世纪初,人们就开关注食物组成对摄食代谢的影响,当时的研究对象主要是哺乳动物^[14-15],研究发现蛋白质对 SDA 的影响最大;随后鱼类 SDA 研究也发现食物蛋白质水平的增加导致 VO_2 peak 及 SDA 系数的增加。而脂肪和碳水化合物(CHO)对 SDA 的作用相对较小^[32]。我们对南方鲇的研究发现随饲料蛋白质 SDA 系数大于脂肪和某些 CHO 原料^[7], 2。这是因为蛋白质的体内分解和合成等中间代谢包括脱氨基等生化过程耗能远高于脂肪和 CHO 在体内的代谢和转化。蛋白质、脂肪和 CHO 作为动物的三大营养物质,具有不同的生理功能。三者在提供能量上可以一定程度的互相取代。然而以蛋白质作为能量物质从生化反应的能量效率和代谢产物的清除上,对机体都会造成不利的影响;而过多的非蛋白质能量物质的摄入也可能对蛋白质的摄入起限制作用,有碍身体的生长^[39],因此维持营养平衡是生物基本功能之一。动物在摄食行为上可分为泛食者和专食者,前者往往能够通过食物的选择维持摄入营养物质的平衡,而后者容易造成摄入营养物质的不平衡。动物如果不能摄食营养平衡的食物,那么在消化吸收或体内代谢上就可能存在某些适应性的调节机制。通常消化吸收的调节作用可能不大,而吸收后的调节机制(营养物质的选择性利用、储存及排出)可能有重要的作用。最近我们对鱼类的研究表明,动物对过多摄入的营养物质存在着选择性代谢,由此产生非必需 SDA^[5,7]。这种代谢消耗主要出现在非蛋白质能量物质摄食过多的情况下,其能量以热量的方式消耗。这种维持营养平衡的适应性机制,可能广泛存在于

动物界,它有利于动物摄取限制性营养物质,维持相对稳定的生长速度和身体组成^[4]。

7 摄食习性和营养状况对 SDA 的影响

动物因摄食习性可分为经常和不经常摄食两大类,二者在消化生理和对饥饿的生理反应上都存在显著差异^[8]。我们对不经常摄食南方鲇的研究发现在饥饿条件下静止代谢下降,恢复摄食后 SDA 系数降低,但 SDA 时间延长。而重复摄食导致 SDA 系数增加,但 SDA 有缩短的趋势, VO_2 peak 增加。我们认为在食物短缺时,能量效率的压力更大,南方鲇倾向于采取保存能量的对策,代谢能力下降以减少能量的消耗;而当食物资源丰富时,南方鲇提高生理功能,维持能量消耗增加;尽管能量效率有所降低,却有利于最大限度的利用食物资源、快速生长并保持高度的应激能力^[20-21]。进一步的研究还发现在遭遇饥饿时,南方鲇表现出明显的个体差异。一部分个体饥饿过程中代谢率迅速下降,节约了维持能量消耗,另一部分个体代谢率下降相对缓慢。当重新摄食时,前者 VO_2 peak 和 SDA 系数较低,但消化时间更长。这说明南方鲇在完全相同食物资源变动的条件下种内也存在着不同能量适应对策^[21]。

8 运动对 SDA 的影响

动物在自然界中生存必须同时完成多种不同的生理活动,而动物内部生理机制必须能够适应这种需求。长久以来人们习惯于单独进行某一种功能的研究,尽管这种方式的研究是卓有成效的,但它忽略了不同生理功能竞争共用系统可能造成的调控问题。理论上来说,在不同生理功能竞争共用系统时动物可能采取两种截然不同的方式:一种是优先保证某一种功能的完成,另一种是多种功能同时完成,分别称之为优先模式(prioritization model)和添加模式(additivity model)^[4]。虹鳟的研究发现 SDA 的存在会导致运动代谢下降,即运动代谢让位于 SDA,采取了“消化优先模式”。而大西洋鲑鱼的研究发现,消化和运动是两个相对独立的生理过程,任意单独的生理过程均不能完全占用代谢范围,表现为添加模式的特征^[10]。我们曾对不同消化状态下南方鲇力竭性运动后的代谢恢复过程进行了研究,发现摄食代谢和运动恢复代谢的关系介于上述二者之间,即部分添加模式,丰富了该方面的理论³。

9 结论

虽然经过长达一个多世纪的研究,但是有关 SDA 的机制还远未清晰。今后有关该方面工作一方面应继续开展有关生理机制、生态因子对 SDA 的影响等传统研究;而我们对南方鲇和鲇鱼的研究首次确切的提出动物的 SDA 特征与其特定生活环境条件下长期进化形成的,因此不同生态习性动物的 SDA 特征比较可能成为将来该方面研究的一个重要领域;另外物种间及物种内 SDA 特征的比较及其与其它生理性能(如运动、

生长)的关系研究至今未见报道,其研究可能得到意想不到的结果。

参考文献

- [1] Kleiber M. The fire of life[M]. Revised edition. Huntington, New York: Krieger Publ. Co, 1975,1-450
- [2] Jobling M. The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review[J]. J Fish Biol, 1981,18:385-400
- [3] Lyndon AR, Houlihan DF, Hal SJ. The effect of short-term fasting and a single meal on protein synthesis and oxygen consumption in cod, *Gadus morhua*[J]. J Comp Physiol, 1992,162B:209-215
- [4] 付世建. 营养状况对南方鲇摄食代谢和能量分配的影响[M]. 博士论文. 湖北武汉: 中科院水生生物研究所, 2004:63-73
- [5] Fu SJ, Xie XJ. Nutritional homeostasis in carnivorous southern catfish: is there a mechanism for increased energy expenditure during carbohydrate overfeeding[J]? Comp Biochem Physiol, 2004,139A:359-363
- [6] Fu SJ, Xie XJ, Cao ZD. Effect of meal size on specific dynamic action in southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen)[J]. Comp Biochem Physiol, 2005,140A:445-451
- [7] Fu SJ, Xie XJ, Cao ZD. Effect of dietary composition on specific dynamic action in southern catfish, *Silurus meridionalis*[J]. Aqua Res, 2005,36:1384-1390
- [8] Secor SM, Diamond J. A vertebrate model of extreme physiological regulation[J]. Nature, 1998,395:659-662
- [9] Cui Y, Wootton RJ. The metabolic rate of the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.) (Pisces: Cyprinidae), in relation to ration, body size and temperature[J]. Func Ecol, 1988,2:157-161
- [10] Soofiani NM, Priede LG. Aerobic metabolic scope and swimming performance in juvenile cod, *Gadus morhua* L.[J]. J Fish Biol, 1985,26:127-138
- [11] Brown JR, Cameron JN. The relation between specific dynamic action and protein synthesis rates in channel catfish[J]. Physiol Zool, 1991,64:298-309
- [12] Secor SM. Gastric function and its contribution to the postprandial metabolic response of the Burmese python, *Python molurus*[J]. J Exp Biol, 2003,206:1621-1630
- [13] Tandler A, Beamish FWH. Specific dynamic action and diet in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede[J]. J. Nutri, 1980,110:750-764
- [14] Lusk G. An investigation onto the causes of the SDA of the foodstuffs [J]. J Biol Chem, 1915,20:555-617
- [15] Rapport D. The relative specific dynamic action of various proteins[J]. J Biol Chem, 1924,60:497-511
- [16] Overgaard J, Andersen JB, Wang T. The effects of fasting duration on the metabolic response to feeding in *Python molurus*: an evaluation of the energetic costs associated with gastrointestinal growth and upregulation[J]. Physiol Biochem Zool, 2002,75:360-368
- [17] Wang T, Zaar M, Arvedsen, S et al. Effects of temperature on the metabolic response to feeding in *Python molurus*[J]. Comp Biochem Physiol, 2003,133:519-527
- [18] Toledo L, Abe AS, Andrade DV. Temperature and feeding level effects on the postprandial metabolism and energetics in a boid snake[J]. Physiol Biochem Zool, 2003,76:240-246
- [19] Fu S J, Xie X J, Cao ZD. Effect of feeding level and feeding frequency on specific dynamic action in southern catfish *Silurus meridionalis* Chen [J]. J Fish Biol, 2005,67:171-181
- [20] Fu S J, Xie X J, Cao ZD. Effect of fasting on resting metabolic rate and postprandial metabolic response in southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) [J]. J Fish Biol, 2005,67:279-285
- [21] Fu S J, Xie X J, Cao ZD. Effect of fasting and repeat feeding on metabolic rate in southern catfish, *Silurus meridionalis* Chen[J]. Mar Fresh Behav Physiol, 2005,31:191-198
- [22] Beamish FWH. Apparent specific dynamic action of largemouth bass, *Micropterus salmoides*[J]. J Fish Res Board Can, 1974,31:1763-1769
- [23] Secor SM, Faulkner AC. Effects of meal size, meal type, body temperature, and body size on the specific dynamic action of the marine toad, *Bufo marinus*[J]. Physiol Biochem Zool, 2002,75:557-71
- [24] Robertson RF, Meagor I, Taylor EW. SDA in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.), in relation to acclimation temperature and to the onset of the emersion response[J]. Physiol Biochem Zool, 2002,75:350-359
- [25] Fu SJ, Cao ZD, Peng JL. Effect of meal size on specific dynamic action in Chinese catfish[J]. J Comp Physiol, 2006,176:489-495
- [26] Sievert LM, Andreadis P. Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern snakes, *Nerodia sipedon*[J]. J Therm Biol, 1999,24:51-55
- [27] Pulgar MJ, Aldana M, Bozinovic F et al. Does food quality influence thermoregulatory behavior in the intertidal fish *Girella laevis*? [J]. J Thermal Biol, 2003,28:539-544
- [28] Wilson RP, Culik BM. The cost of a hot meal: facultative specific dynamic action may ensure temperature homeostasis in post-ingestive endotherms[J]. Comp Biochem Physiol, 1991,100A:151-154
- [29] Hunt von Herbing I, White L. The effects of body mass and feeding on metabolic rate in small juvenile Atlantic cod[J]. J Fish Biol, 2002,61:945-958
- [30] Guinea J, Fernandez F. Effect of feeding frequency, feeding level and temperature on energy metabolism in *Sparus aurata*[J]. Aquaculture, 1997,148:125-142
- [31] Thor P. Relationship between specific dynamic action and protein deposition in calanoid copepods[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2000,24:171-182
- [32] Du L, Niu C. Effects of dietary protein level on bioenergetics of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879) [J]. Crustaceana, 2002,75:875-889