

鱼类的特殊动力作用的研究进展

谢 小 军

孙 儒 泳

(西南师范大学生物系, 重庆 630715) (北京师范大学生物系, 北京 100875)

ADVANCES OF THE STUDIES ON THE SPECIFIC DYNAMIC ACTION IN FISH

Xie Xiaojun

(Department of Biology, Southwest China Teachers University, Chongqing 630715)

Sun Ruyong

(Department of Biology, Beijing Normal University, Beijing 100875)

关键词 鱼类能量学, 代谢, 特殊动力作用, 综述

Key Words Fish energetics, Metabolism, Specific dynamic action, Review

鱼类能量学的中心问题是阐明鱼体能量收支各组分之间的定量关系, 以及各种生态因子对这些关系的作用, 探讨鱼类调节其能量分配的生理生态学机制, 并从资源利用对策的角度阐明物种在进化中的适应性问题。Winberg 提出: 鱼类生长积累的能量 (G), 代谢消耗能量 (M) 以及排出废物含能量之和, 应与摄入食物含能量 (C) 相等。他在综合分析前人发表的有关数据的基础上, 提出排出废物含能量为摄入能的 20%, 因此可代谢能为食物能的 80%, 从而建立起能量收支方程^[40]:

$$0.8C = G + M$$

这个方程实质上等效于生态学中能流过程的基本模式:

$$A = P + M$$

即: 同化量 = 生产量 + 呼吸量

Warren 和 Davis 对该方程进行了修订, 并将各能量组分划分为更细的亚组分^[39]。崔奕波以他们的方程为线索, 对鱼类生物能量学的理论与方法进行了综述^[1]。根据 Brett 和 Groves、Cui 和谢小军整理并发表的资料, 已知鱼类的代谢消耗能量 (M) 占同化量 (A) 的 40%—65%^[3,9,13], 是鱼体很重要的一项能量支出。鱼的代谢可划分为 3 个主要的亚组分:

$$M = M_s + M_a + SDA$$

M_s 表示标准代谢 (Standard metabolism), 是鱼类在禁食、安静状况下所保持的最

低代谢水平。我们曾对影响 M_a 的主要生态因素的研究进展进行了综述^[2]。 M_a 表示活动代谢 (Activity metabolism), 是指鱼体以一定强度做位移(游泳)运动时所消耗的能量。活动代谢是最难估计的代谢组分, 研究方法尚不成熟, 已有的研究资料还很少。SDA 为特殊动力作用 (Specific dynamic action)。动物摄食后普遍出现代谢产热量增加的现象, 增加量的多少与摄入蛋白质的多少密切相关。过去一般认为这个现象是消化过程中伴随蛋白质的脱氨基作用产生的热能代谢, 因而称之为“特殊动力作用”。Kleiber 指出, 摄入碳水化合物和脂肪引起产热量的增加与蛋白质的作用相比虽然很小, 但仍然存在, 因此提出以热增量 (Heat increment) 来称呼这一能量组分^[26]。虽然关于鱼类 SDA 的研究从 60 年代开始就受到人们的重视, 但由于实验测定困难, 所得的资料还不充分, 目前有关的研究方法及理论还正在不断完善中, 在国际学术界仍是比较引人关注的研究领域。

我们曾对南方六须鲇 (*Silurus meridionalis*) 的 SDA 进行了初步的探索^[3], 此外, 尚未见国内有该方面的研究资料报道。本文旨在综述有关 SDA 研究的主要进展, 以期对国内该方面的研究工作有所推动。

SDA 的实验方法

虽然也曾有人采用直接测热法 (Direct calorimetry) 对鱼类的代谢产热现象进行过研究^[42], 但大多数的研究者在工作中采用了简单易行的耗氧强度测定法来估计代谢率。很多人对代谢率的测定及换算的原理与方法作了较详细的综述^[7,9,12]。研究 SDA 的基本实验方法是测定鱼在进食前后代谢强度的变化: 鱼在进食后代谢率上升, 在一定时间后升高到最大值 (SDA 峰值), 然后逐渐下降到进食前的水平。该过程一般持续几小时到几天 (SDA 的持续时间), 其间所消耗的能量与静止水平的消耗之差即为 SDA 的总消耗能量^[28,41]。

Beamish 为了消除自发活动的影响, 采用管道型呼吸仪测定 *Micropterus salmoides* 的代谢率: 对管形呼吸室供以恒定速度的水流, 迫使其中的实验鱼保持一定的低速游泳, 通过对不同游速及不同食物量条件下的代谢率的回归分析, 研究摄入能量与 SDA 现象的关系, 以及水温、体重等对该关系的影响^[5]。Beamish 和 MacMahon 则采用较大型的呼吸室 (67l) 测定 *Stizostedion vitreum vitreum* 的代谢率。每个呼吸室中放入平均体重为 34.7 (± 1.5)g 的实验鱼 10—30 尾, (实验鱼在呼吸室中能自由活动)。呼吸室供以恒速连续水流, 测定进出水流的氧浓度之差来估计鱼的代谢强度。他们采用“6 天饲喂制”进行实验: 对实验鱼供给 4 天定量食物, 然后饥饿 2 天, 以饥饿期的代谢强度为基准, 摄食期代谢率升高的部分被认为主要是 SDA 作用的效应。这种 6 天周期实验重复多次, 发现同一实验组两周内 SDA 耗能量的差别不显著。不同处理的实验组供以不同量的食物 (每天 0、0.4、0.8、1.2 或 1.6 % 体重), 根据食物能与代谢率的相关关系估计 SDA 的耗能量^[6]。

近年来, 一些现代生理生化技术手段也逐渐引入对鱼类 SDA 的研究。Yarzhombek 等人采用同位素法对鲤 (*Cyprinus carpio*) 和虹鳟 (*Salmo gairdneri*) 的 SDA 现象进行了研究^[44]。Goolish 和 Adelman 则通过测定由于食物消化及生长引起的胃肠组织的细胞色素氧化酶 CCO 活力的变化, 来探讨 SDA 的机制^[18]。

在实际工作中, 由于实验技术条件的限制, 所测得的结果往往不仅是对食物生化处理

过程的代谢消耗,还包括了与摄食过程相联系的机械运动(如吞咽及消化道蠕动等)的能量消耗。此外,随摄食量的变化,鱼类的活动代谢也可能发生变化^[14,30,43]。由实验数据对 SDA 进行统计学推算时,往往假定活动代谢不随摄食水平发生变化,而把所得结果称为表观 SDA (Apparent specific dynamic action)^[3,34,36]。有的人将这两部分代谢作为同一个能量组分进行测定和研究,合称为摄食代谢 (Feeding metabolism)^[8,14,19]。目前所见到的有关鱼类 SDA 的文献,多是关于表观 SDA 或摄食代谢资料的报道。

SDA 的主要参数

在研究工作中,人们主要测定 SDA 的 3 个参数: SDA 的总耗能量, SDA 的持续时间和 SDA 的峰值(图 1); 探讨主要生态因子对这 3 个参数的影响。

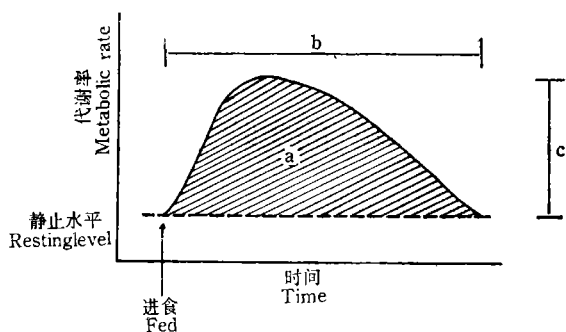


图 1 摄食后代谢各参数定义的示意图
(引自 Jobling, 1981)

a. SDA 的耗能量; b. SDA 的持续时间; c. SDA 的峰值

Fig. 1 Schematic representation of post-prandial change in metabolic rate defining terms used in the text. (From Jobling, 1981)

a. Energy expenditure of SDA; b. Duration of SDA; c. Peak rate of SDA

SDA 的总耗能量 将摄食后代谢率对时间的曲线积分,所得的静止代谢水平以上的面积,就代表了该次进食后(表观)SDA 的总耗能量^[21]。SDA 是在摄入食物转化为体内可利用的能源物质过程中的能量消耗,因此,摄入的食物量越大,鱼体代谢率的增长也越大。有的作者报道,摄食后代谢率随日粮水平的上升呈指数增长^[35],但更多的作者发现,两者呈线性相关^[6,8,21,33]。

$$M = a + bRL$$

其中 M 为代谢率, RL 为日粮水平, a 和 b 为常数。当代谢率和日粮水平均以能量单位表达时,直线的斜率 b 称为 SDA 系数 (SDA coefficient)。假定活动代谢不随摄食水平发生变化,该系数就代表了 SDA 所消耗的能量占摄入能量的比例。

有的作者发现体重对 SDA 系数无明显的影响^[3,5]。温度对 SDA 系数的作用在不同的鱼有所不同,大麻哈鱼 (*Oncorhynchus nerka*) 的 SDA 系数随温度的升高而升高^[8],鳕鱼 (*Gadus morhua*) 也具有同样的现象^[33],但鲆鱼 (*Pleuronectes platessa*) 的该值不受温度的影响^[26]。食物的生化成分对 SDA 的影响很大,蛋白质含量高的食物 SDA 量明

显增高^[12,27]。

Beamish 提到已测定的鱼类的 SDA 量的变幅为摄入能的 3.4—4.5%, 大多数在 9.0—15.0% 之间^[9]。崔奕波收集整理了多份文献数据, 他提出 SDA 的平均值大多在 10—20% 之间^[13], 与 Jobling 综述的结果 (9—20%) 接近^[21]。Jobling 和 Davis 提出 SDA 是一个“吸收后(Post-absorptive)”现象, 以 SDA 与食物可消化能(而不是摄入能)的相关直线的斜率作为 SDA 系数更合适(即应表达为占食物可消化能的百分比), 其值相应较大于前一种表达方式^[25]。*Crenimugil labrosus* 的 SDA 值以这两种方式可分别表达为 $10.2 \pm 2.0(\text{SE})\%$ 摄入能和 $13.7 \pm 2.7(\text{SE})\%$ 可消化能^[17]。

SDA 持续时间 动物进食后, 耗氧率上升到静止水平以上再降回到这个水平的时间称为 SDA 持续时间。SDA 持续时间较长, 并受摄入食物的质和量、水温 and 体重等多方面因素的影响。Flower 和 Grove 在 18℃ 条件下测定了 10 尾 *Crenimugil labrosus* 的 SDA (摄食水平为 1% 体重/天), 发现其 SDA 的持续时间平均为 $13.6 \pm 0.9(\text{SE})$ h (变幅为 8—18h)^[17]。Muir 和 Niimi 在 23℃ 条件下测定 (*Kuhlia sandvicensis*) 的 SDA, 当日粮水平为 2.3% 体重/天时, 持续时间为 42h; 当日粮水平升高为 4.5% 体重/天时, 该时间延长为 60h^[28]。Jobling 报道, 在 15℃ 时, 鲑鱼的 SDA 持续时间为 36h; 而在 7.5℃ 时, 该时间长达 10 天^[22]。Beamish 提出了表达 (*Micropterus salomoides*) 的 SDA 时间与摄食水平、体重和水温等因素之间关系的复相关方程: 食物的重量和鱼的体重是正相关因素, 水温是负相关因素^[9]。食物中的蛋白质含量也会延长 SDA 时间; SDA 时间与胃排空速率 (The rate of gastric evacuation) 呈直线相关, 因此 Jobling 提出: 任何影响食物在消化道通过速率的因素都会影响 SDA 的持续时间^[22]。

SDA 峰值 动物摄食后代谢强度的增加在几小时内可达最大值, 然后逐渐下降, 这个最大值称为 SDA 峰值。摄食量对 SDA 峰值有明显的影响。*M. salmoides* 和 *Kuhlia sandvicensis* 在最大日粮水平条件下的 SDA 峰值最大^[5,28]。而 *P. platessa* 的最大 SDA 峰值出现在略低于最大日粮水平时, 此时该值约为静止代谢的两倍^[25]。SDA 的峰值在种类间有一定的差异, 它与其活动代谢组分的峰值的相对大小及出现时间是物种的能量利用对策的特征之一, 这在后文还要进一步述及。

SDA 作用的形成原因

SDA 现象的成因长期以来一直受到学者们的关注。Ware 提出: “SDA 代表了食物转换过程中所付出的熵税”^[38], 但对其确切的机制还了解很不充分。Jobling 对该方面的理论探讨进行了回顾和总结^[23], 他指出各个作者所提出的解释有 3 方面: ① 肠运动做功耗能; ② 氨基酸氧化和尿素合成; ③ 蛋白质的合成和生长。Jobling 和 Davis 用惰性硅藻土 (Inert Kaolin paste) 喂鲑鱼, 发现这种不被吸收的“饵料”通过消化道需要数小时, 在此期间未测出鱼的耗氧量有明显的变化^[25]。由此证明, 消化道肌肉活动所耗能量对于 SDA 并不重要。其他的作者也得出了类似的结论^[11]。

氨基酸氧化过程中的脱氨基作用被认为是 SDA 能量消耗的主要生化基础之一^[12]。鱼类体内的氨基酸氧化后的含氮废物一般以氨或尿素的形式排除。硬骨鱼的主要排泄物

是氨, 尿素所占的比例很少, 因此一些人认为尿素的合成与 SDA 的产生没有密切的联系^[11,28], 而很多人发现摄食引起鱼的氨氮排泄量的变化与摄食后代谢率的变化规律相似^[10,13]。

Ashworth 等很多学者注意到摄食后代谢率的上升与生长率及蛋白质的合成率相关, 提出: SDA 是与生长及体内生物大分子贮存相关联的生物合成过程的能量消耗^[4,21,25]。Jobling 综述了很多方面的研究^[24], 得出 3 点结论: ① 体重生长率与代谢率存在明显的正相关; ② 营养状况相同而代谢类型不同的生物, 其生长率也不同; ③ 生长慢的个体, 无论是由于营养限制或是年龄相关的影响, 其摄食后的代谢率也很低。各方面的资料都趋于支持 Ashworth 等人的提法。

Jobling 还探讨了 SDA 与生长的定量关系, 他提出, 在代谢中应该包括这样一个亚组分: 生长的能量消费 (Energy cost of growth), 以 rP 表示, 其中 P 为生长积累能量, r 则表示获得每单位 P 而付出的代谢消耗。他根据 Hogendoorn 关于 *Clarias lazera* 的资料, 提出 SDA 即为生长过程的能量消费^[19], 并由此而提出了 SDA 与生长不是直接竞争而是相互作用的新观点: 高的生长率必然伴随高的代谢率及高的 SDA。按照他的观点, 能促进良好生长的饵料也必然会引进高的 SDA 效应。而一般传统的观点认为: SDA 与生长是直接竞争的, 因此在养殖中应选用 SDA 效应较小的饵料配方, 以免减少生长可利用的能量^[27]。这两种观点的争论不仅对于阐明 SDA 的成因具有重要的理论意义, 也具有明显的实践意义。

综上所述, 大量的研究表明, SDA 既与氨基酸的氧化有关, 也与生长和蛋白质合成过程的能量消耗相联系。但是, 这两个不同的生理学过程是否存在内在的联系呢? Houlihan 等人有关鳕鱼 (*Gadus morhua*) 的体内蛋白质周转率的研究发现, 在任何日粮水平下, 体内蛋白质的合成速度总是高于蛋白质的生长积累速度, 这是由于始终存在着蛋白质的分解作用。并且, 摄食量的增加不仅引起鳕鱼蛋白质的合成率和生长率的上升, 蛋白质的分解率也随之上升, 相关关系十分明显^[20]。因此我们认为, 体内蛋白质活跃的周转(合成, 分解及再合成)对于体内代谢物质库中各种氨基酸的平衡有着重要的生理学意义: 由食物消化吸收和体内蛋白质的分解而进入体液的自由氨基酸构成了鱼体的氨基酸代谢库, 组织生长按所需的比例利用各种氨基酸, 而氨基酸的氧化作用对于平衡代谢库中各种氨基酸的适当比例可以起到重要的调节作用。随着摄食水平的上升, 蛋白质合成加速, 代谢库的周转率加大, 所需的调节作用加强, 因而也有更多的氨基酸氧化为氨排出。因此可以这样认为, SDA 是由于摄食后蛋白质周转过程——包括蛋白质的合成、生长、分解以及氨基酸的氧化的加速所引起的代谢耗能量增长的现象。

Jobling 在综述大量鱼类以及兽类有关文献的基础上, 对 SDA 的调节机制进行了理论上的探讨, 他提出: SDA 现象是摄食后体内蛋白质合成周转率短期内上升所引起的, 这个过程通过食物诱导体液中甲状腺激素水平的改变来实现和调节^[23]。这个假说既解释了摄食能直接诱导 SDA 产生的原因, 也可解释, SDA 与生长及蛋白质的合成和分解密切相关的现象, 是比较合理的。但目前尚缺乏足够的、尤其是有关鱼类的实验证据。因此, 以鱼为对象, 研究 SDA、蛋白质合成率及甲状腺活动规律之间的关系, 阐明相互联系的生理生化机制, 具有十分重要的理论意义。

SDA 现象与代谢功率收支

最高代谢率(M_{\max})与标准代谢率(M_s)之差称为代谢范围 (Scope of metabolism), 是除了维持生命所必需的能量周转率外, 鱼类进行其他生理活动和行为时, 所具有的消耗能量的最大潜力。 M_{\max} 曾被看作是最大持续活动水平时的代谢率(即活跃代谢); 所以代谢范围也曾被称为活动范围 (Scope of activity), 而研究的着眼点往往是各种生态因子对其大小的影响。后来的研究表明, 最高代谢水平并不一定出现在最大活动强度, SDA、以及偿还氧债等都可能达到这一最高水平^[34]。各代谢组分对代谢范围的分配和利用形式反映了鱼类能量利用对策的特征。因此, 有关代谢范围的探讨涉及到各个代谢组分的特点及其相互作用的机制, 并与鱼类在进化中的适应性问题直接联系。

探讨对代谢范围的占用规律时应考虑各个组分具体时刻的能量消耗情况。能量收支模型中各组分的量值虽然也是定义在单位时间上的, 即以每小时, 每天或每年为计量的基础, 但从能流速率的角度看问题, 能量收支模型实际上不含时间维量——因为所给出的数据, 可能是 24 h 消耗能量的平均值, 也可能是 10 天以至几个月的平均值。因此, Priede 提出应从功率收支的角度对该问题进行探讨: 某一时刻各代谢组分的功率之和应在代谢范围之内^[31]。

鱼类在正常状况下的实际代谢率总是波动于代谢范围的上下限之间: 假若代谢率低于其下限——标准代谢, 就达不到维持生命所必需的最低能量水平; 如果强迫鱼体进行高强度活动, 使其代谢率超过代谢范围的上限, 动物将很快衰竭直至死亡。鱼类各个代谢组分的峰值通常都达不到该物种的最大代谢水平, 但它们之和一般会超过这一水平, 因此, 所有的鱼类都存在着功率收支问题——即各组分的峰值不可能同时出现。在一定的体重和温度条件下, 标准代谢为一恒定值, 所以, 代谢的功率收支问题主要反映为活动代谢 (M_s) 与 SDA 的竞争: 它们是相互排斥的代谢活动——即当鱼以最大速度游泳时, 不可能进行充分的消化活动, 反之亦然。Muir 和 Niimi 发现 *Kuhlia sandvicensis* 在最大摄食水平时, 其 SDA 的峰值仍小于以最大速度游泳时的代谢率, 他们认为: SDA 有一个饱和水平 (Saturation level), 鱼体受其细胞代谢水平而不是呼吸系统能力的限制, 因而消化过程不能充分利用其代谢范围^[28]。大口鲈 (*Micropterus salomoides*) 的峰值可达最大代谢强度的 80—100%, 并持续 1—2h^[29]; 鳕鱼的 SDA 峰值可达代谢范围的 98%, 超过了其最大巡航游速 (Cruising speed) 时的代谢强度^[33]。Priede 分析比较了几种典型鱼类的资料, 认为可将鱼的功率收支对策划分为鳕型和鳕型两种类型。鳕型鱼的红肌较多, 能进行高强度的有氧代谢运动, 最大运动时可充分利用其代谢范围, 在较低温度时, SDA 甚至不成为主要的代谢功率负载; 鳕型鱼的红肌较少, 是内脏代谢型 (Visceral metabolism type), SDA 的峰值大于最大强度运动时的 M_s , 代谢范围适应于满足消化过程的最大需求^[31]。

生态学家对于鱼类种群数量动态的研究与生理学家有关鱼体组织能量代谢的研究几乎是脱节的, 种群动力学往往把鱼类看作仅具有繁殖率、死亡率等数量性质的对象, 而不考虑存活于各种状况中的个体所面临的实际问题。从功率收支的角度探讨代谢范围问题, 则有可能建立代谢率与死亡率之间的联系。

代谢范围随着动物的发育阶段以及环境条件而变化,在正常生活状态下鱼类的实际代谢功率水平随具体情况改变。Priede 提出了将实际代谢功率水平进行标准化的参数 S ,用以表示鱼类实际的总代谢功率占用代谢范围的程度^[31]

$$S = \frac{M - M_s}{M_{\max} - M_s}$$

M 表示某一时刻鱼类实际的总代谢强度。 S 值在 0 和 1 之间变化,当 S 值接近 0 或 1 时,死亡的概率加大(图 2)。

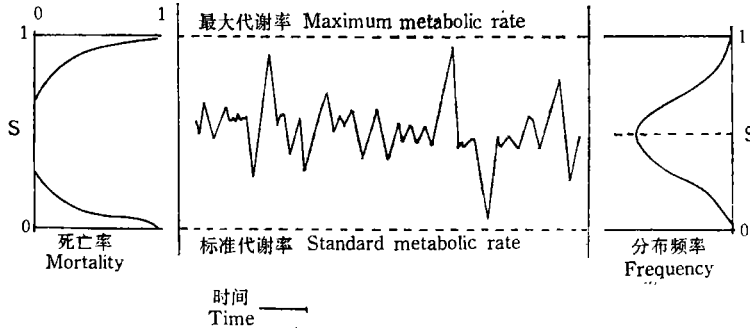


图 2 标准化的代谢功率(S)与代谢范围之间关系的示意图(引自 Priede, 1985)

Fig. 2 Diagrammatic representation of the relationship between the standardized metabolic power (S) and metabolic scope. (From Priede, 1985)

鱼类的能量收支对策应是使代谢功率水平 S 值接近 1 或 0 的几率减小,接近 0.5 的几率增大。很多作者发现鱼类的摄食行为及摄食量均受 SDA 作用的控制:当上次进食所引起的 SDA 效应未完全消失前,鱼类的进食量大大减少^[28,37];而食欲及摄食率都受胃肠排空速率(即食物在消化道停留的时间)的明显影响^[16,30],后者又与 SDA 的持续时间存在一定的相依关系^[25];Tyler 还发现,在高活动水平时,胃肠排空速度明显降低^[36]。因此,可能存在与代谢范围相联系的,由胃肠消化(排空)作用、SDA 效应、食欲及摄食量组成的反馈调节环,通过负反馈效应控制食物量,使 SDA 保持在适当水平,以免加重鱼体代谢的功率负载。由此,也可以解释在低氧环境或高活动水平时(可供 SDA 占用的代谢功率降低)摄食量降低的现象。Wood 等人提到:最大代谢率的限制往往是致死的最终原因,例如当鱼被捕食者追捕时,可能在达到生理衰竭之前被捕获,其根本原因是由于代谢范围的限制,游泳速度达不到逃脱追捕的水平。捕食者只不过是直接致死因子^[42]。对于任何一种鱼类,SDA 与 M_s 之间必须有一定程度的时间上的分离,在代谢范围内进行功率分配上的调节,才可能使 S 值达 1 的概率尽可能地减小——即尽可能地减小其死亡率, Priede 提出了代谢率与死亡率相互关系的模型^[31]:

$$\text{自然死亡率} = \sum_{P=M_s}^{P=M_{\max}} f_p \cdot M_p$$

其中 f_p 为不同功率水平(即 $S = 0-1$) 的分布时间, M_p 为相应于该水平的死亡率。但是, S 与 M_p 之间的作用机制十分复杂,目前尚无有关的实验资料,两者之间的确

切关系也因此难于建立。

通过探讨 SDA 与其他代谢作用之间能量分配的规律性,可以加深我们对物种的能量利用对策的特点的认识,还有助于种群动力学和生物能量学理论的协调和统一,这是目前鱼类能量学中具有较大发展潜力的方向之一。

参 考 文 献

- [1] 崔奕波, 1989. 鱼类生物能量学的理论与方法. 水生生物学报, **13**(4): 369—383.
- [2] 谢小军、孙儒泳, 1989. 影响鱼类代谢的主要生态因素的研究进展. 西南师范大学学报(自然科学版), **14**(4): 141—149.
- [3] 谢小军, 1989. 南方鲇的能量收支的研究. 博士论文, (待出版).
- [4] Ashworth A., 1969. Metabolic rates during recovery from protein-calorie malnutrition: the need for a new concept of specific dynamic action. *Nature* **223**: 407—409.
- [5] Beamish F. W. H., 1974. Apparent specific dynamic action of largemouth bass *Micropterus salmoides*. *J. Fish. Res. Bd Can.* **31**: 1763—1769.
- [6] Beamish F. W. H. & MacMahon P. D., 1988. Apparent heat increment and feeding strategy in walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*. *Aquaculture* **68**: 73—82.
- [7] Brafield A. E., 1985. Laboratory studies of energy budgets. In: *Fish Energetics, New Perspectives* (Tytler P. & Calow P. eds), pp. 257—281. Croom Helm, London.
- [8] Brett J. R., 1976. Feeding metabolic rates of young sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to ration level and temperature. *Fish. Mar. Serv. Res. Dev. Tech. Rep.* **675**: 43 p.
- [9] Brett J. R. & Groves T. D. D., 1979. Physiological energetics. In: *Fish Physiology* (Hoar W. S., Randall D. J. & Brett J. R. eds), Vol. 8, pp. 273—352. Academic Press, New York.
- [10] Brett J. R. & Zala C. A., 1975. Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **32**: 2479—2486.
- [11] Cho C. Y. & Slinger S. J., 1980. Effects of water temperature on energy utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). In: *Energy metabolism* (Mount L. E. ed), pp. 287—291. Butterworth, London.
- [12] Cho C. Y., Slinger S. J. & Bayley H. S., 1982. Bioenergetics of salmonid fishes: energy intake, expenditure and productivity. *Comp. Biochem. Physiol.* **73B**: 25—41.
- [13] Cui Y., 1987. Bioenergetics and growth of a teleost *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae). Ph. D. thesis, Univ. College of Wales, Aberystwyth.
- [14] Cui Y. & Wootton R. J., 1988. The metabolic rate of the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.) (Pisces: Cyprinidae), in relation to ration, body size and temperature. *Functional Ecology* **2**: 157—161.
- [15] Elliott J. M. & Davison W., 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* **19**: 195—204.
- [16] Fänge R. & Grove D. J., 1979. Digestion. In: *Fish Physiology* (Hoar W. S., Randall D. J. & Brett J. R. eds), Vol. 8, pp. 161—260. Academic Press, New York.
- [17] Flower M. W. & Grove D. J., 1980. An energy budget for juvenile thick-lipped mullet, *Crenimugil labrosus* (Risso). *J. Fish Biol.* **17**: 395—410.
- [18] Goolish E. M. & Adelman I. R., 1987. Tissue-specific cytochrome oxidase activity in largemouth bass: the metabolic costs of feeding and growth. *Physiol. Zool.* **60**: 454—454.
- [19] Hogendoorn H., 1983. Growth and production of African catfish, *Clarias lazera* (C. & V.). III. Bioenergetic relations of body weight and feeding level. *Aquaculture* **35**: 1—17.
- [20] Houlihan D. F., Hall S. J. & Gray C., 1989. Effects of ration on protein turnover in cod. *Aquaculture* **79**: 103—110.
- [21] Jobling M., 1981. The influence of feeding on the metabolic rate of fish: a short review. *J. Fish Biol.* **18**: 385—400.
- [22] Jobling M., 1982. A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.* **20**: 501—516.
- [23] Jobling M., 1983. Towards an explanation of specific dynamic action (SDA). *J. Fish Biol.* **23**: 549—555.
- [24] Jobling M., 1985. Growth. In: *Fish Energetics: New Perspectives* (Tytler, P. & Calow, P. eds), pp. 213—230. Croom Helm, London.
- [25] Jobling M. & Davis P. S., 1980. Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action

- in plaice, *Pleuronectes platessa* L. *J. Fish Biol.* **16**: 629—638.
- [26] Kleiber M., 1967. An old professor of animal husbandry ruminates. *Annu. Rev. Physiol.* **29**: 1—20.
- [27] LeGrow S. M. & Beamish F. W. H., 1986. Influence of dietary protein and lipid on apparent heat increment of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 19—25.
- [28] Muir B. S. & Niimi A. J., 1972. Oxygen consumption of the euryhaline fish aholehole (*Kuhlia sandvicensis*) with reference to salinity, swimming and food consumption. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **29**: 67—77.
- [29] Pandian T. J. & Vivekanandan E., 1976. Effects of feeding and starvation on growth and swimming activity in an obligatory air-breathing fish, *Hydrobiologia* **49**: 33—39.
- [30] Pandian T. J. & Vivekanandan E., 1985. Energetics of feeding and digestion. In: *Fish Energetics: New Perspectives* (Tytler P. & Calow P. eds.), pp. 99—124. Croom Helm, London.
- [31] Priede I. G., 1985. Metabolic scope in fishes. In: *Fish Energetics: New Perspectives* (Tytler P. & Calow P. eds.), pp. 33—64. Croom Helm, London.
- [32] Smith R. R., Rumsey & Scott M. L., 1978b. Heat increment associated with dietary protein, fat, carbohydrate and complete diets in salmonids: comparative energetic efficiency. *J. Nutr.* **108**: 1025—1032.
- [33] Soofiani N. M. & Hawkins A. D., 1982. Energetic costs at different levels of feeding in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Biol.* **21**: 577—592.
- [34] Soofiani N. M. & Priede I. G., 1985. Acrobic metabolic scope and swimming performance in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish Biol.* **26**: 127—138.
- [35] Tandler A. & Beamish F. W. H., 1979. Mechanical and biochemical components of apparent specific dynamic action in largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede. *J. Fish. Biol.* **14**: 343—350.
- [36] Tyler A. V., 1977. Evidence of the assumption of independence between gastric evacuation rate and swimming activity using Atlantic cod, *Gadus morhua*, *J. Fish. Res. Bd. Can.* **34**: 2411—2413.
- [37] Vahl O. & Devenport J., 1979. Apparent specific dynamic action of food in the fish, *Blennius pholis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **1**: 109—113.
- [38] Ware D. M., 1975. Growth, metabolism and optimal swimming speed of a pelagic fish. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **32**: 33—41.
- [39] Warren C. E. & Davis G. E., 1967. Laboratory studies on the feeding bioenergetics, and growth of fish. In: *The biological basis of freshwater fish production* (Gerking S. D. ed), pp. 175—214. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- [40] Winberg G. G., 1956. Rate of metabolism and food requirement of fishes. *Fish. Res. Bd. Can. Transl. Series* **194**: 1960.
- [41] Wissing T. E. & Hasler A. D., 1971. Effects of swimming activity and food intake on the respiration of young-of-the-year white bass, *Morone chrysops*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **100**: 537—543.
- [42] Wood C. M., Turner J. D. & Graham M. S., 1983. Why do fish die after severe exercise? *J. Fish Biol.* **22**: 189.
- [43] Wurtsbaugh W. A. & Cech J. J., 1983. Growth and activity of juvenile mosquitofish: temperature and ration effects. *Trans. Am. Fish. Soc.* **112**: 653—660.
- [44] Yarzombek A. A., Shcherbina T. V., Shmakov N. F. & Gusseyenov A. G., 1983. Specific dynamic effect of food on fish metabolism. *J. Ichthyol.* **23**: 111—117.