

# 鱼类生理学

施琮芳 编著  
农业出版社



**鱼类生理学**

施琼芳 编著

\* \* \*

责任编辑 陈力行

农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)  
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168mm32开本 14.25印张 347千字

1991年5月第1版 1991年5月北京第1次印刷

印数 1—950册 定价 10.55元

ISBN 7-109-01770-2/S·1169

## 内 容 简 介

本书根据鱼类的器官系统，比较深入地阐述了鱼类生理学的基本原理，着重介绍鱼类生理机能特点。主要内容有鱼类的血液和血液循环、呼吸和鳃、消化和吸收、代谢及营养、排泄与渗透调节、内分泌、生殖、肌肉与神经、中枢神经系统、感觉器官等。共十一章，插图100多幅。

本书可供从事科研、教学人员，广大渔业科技人员以及水产院校有关专业学员阅读和参考应用。

## 前 言

鱼类生理学是从动物生理学发展出来的一个分支，是一门较年青的学科。主要研究正常鱼体的生理机能、在整体中各部分机能活动的相互协调、以及和周围环境相互作用中各种机能的适应性和变化规律。

鱼类在脊椎动物中虽然比较低等而原始，但它已具有进入较高级和完善的系统和器官。虽然从外部形态上与其它脊椎动物很不相同，但在生理机能上有共同的规律。是比较生理学研究中的一个典型代表材料。

鱼类生活在水中，具有特殊的生理机能特点。例如鱼类在水中有水的自然浮力，可以不费很大力气来维持它在水层中的姿势，只要用鳍的划动就可自由自在地游泳，不需要发达的四肢。水中含氧较少，鱼要通过鳃的作用泵入大量的水，从中取得氧气，并在鳃中进行气体交换。它的鳃、肾等器官有各种特殊的渗透调节机能，使它能在不同盐度的水域中生活。各种鱼类有不同的食性，故它有不同的消化机能。鱼类的生殖方式，更是多种多样，各具其独特的生殖生理特性。鱼类是变温动物，在水温变动中也要有相应的生理适应。大部分鱼类的许多感觉器官与陆生脊椎动物有很大区别，某些方面比人类更为敏锐。因此鱼类生理学是能引起人们产生极大兴趣的一门学科。

鱼类生理学的进展，与渔业发展有很密切的关系。例如，由于在河川兴建大型水坝，就需要采取对鱼类进行繁殖保护的措施，鱼类生理学家在这方面进行了大量工作，保证鱼类在水域环

境改变后能正常进行繁殖。我国四种家鱼池塘繁殖成功后，鱼类生殖和内分泌生理学得到深入发展。为了解决养殖鱼类所需要的饲料，使鱼类有足够可消化利用和必需的营养物质，开展了鱼类营养和消化生理学的研究。为了提高捕捞效率，掌握各种鱼类对各种捕捞手段的反射活动，鱼类感官和神经生理学已引起极大的重视，并进行了一系列研究工作。因此，鱼类生理学是根据渔业生产的需要而发展起来的。

目前，人们对鱼类生理学知识的需求，日趋迫切，为了满足广大渔业科技工作者、教学人员以及水产院校学员的需要，特编著此书，比较系统和深入地介绍了鱼类生理学原理，其中有一些是与其它脊椎动物共有的，同时书中着重介绍鱼类的生理机能特点。希望对科研、教学工作的开展，有所帮助；也希望能应用于渔业生产实践。

本书编著过程中，得到许多鱼类生理学专家的支持，提供资料和论文，并得到华中农业大学青年教师曾增、蔡永久等同志的帮助；绝大部分插图，是华中农业大学植保系李琦同志绘制的，在此对他们的支持和帮助，表示感谢。

编著者

1989.12于武汉

# 目 录

|                               |    |
|-------------------------------|----|
| <b>第一章 血液</b> .....           | 1  |
| <b>第一节 概述</b> .....           | 1  |
| 一、机体内环境的恒定性 .....             | 1  |
| 二、血液的机能 .....                 | 2  |
| 三、血液的组成 .....                 | 3  |
| 四、血量 .....                    | 4  |
| <b>第二节 血浆的化学成分与理化特性</b> ..... | 5  |
| 一、血浆的化学成分 .....               | 5  |
| 二、血液的理化特性 .....               | 8  |
| <b>第三节 血细胞的生理</b> .....       | 13 |
| 一、红细胞 .....                   | 13 |
| 二、白细胞 .....                   | 19 |
| 三、血小板(凝血细胞或血栓细胞) .....        | 21 |
| <b>第四节 红细胞的凝集与血型</b> .....    | 22 |
| <b>第五节 血液凝固</b> .....         | 24 |
| 一、血液凝固的生理意义 .....             | 24 |
| 二、血液凝固的机制 .....               | 24 |
| <b>第二章 血液循环</b> .....         | 26 |
| <b>第一节 概述</b> .....           | 26 |
| <b>第二节 心脏的生理</b> .....        | 28 |
| 一、自动节律性 .....                 | 28 |
| 二、心脏的传导性和收缩性 .....            | 31 |
| 三、心脏兴奋性和收缩性的关系 .....          | 32 |
| 四、心脏机能的合体性 .....              | 34 |
| 五、心肌收缩的全或无性质 .....            | 34 |
| <b>第三节 理化因素对心肌特性的影响</b> ..... | 35 |

|     |                  |     |
|-----|------------------|-----|
| 第四节 | 心电图              | 36  |
| 第五节 | 心动周期与心输出量        | 39  |
| 一、  | 心搏周期和心率          | 39  |
| 二、  | 心输出量             | 40  |
| 第六节 | 血管的类型和生理特性       | 41  |
| 一、  | 动脉               | 42  |
| 二、  | 毛细血管             | 42  |
| 三、  | 静脉               | 43  |
| 四、  | 微循环              | 43  |
| 第七节 | 血压               | 44  |
| 第八节 | 心血管系统的调节         | 46  |
| 一、  | 神经调节             | 47  |
| 二、  | 体液调节             | 48  |
| 第九节 | 组织液和淋巴液          | 50  |
| 第三章 | 呼吸与鳃             | 52  |
| 第一节 | 呼吸生理的概述          | 52  |
| 一、  | 鱼类呼吸器官的种类        | 52  |
| 二、  | 呼吸的方式            | 58  |
| 第二节 | 鳃的呼吸             | 63  |
| 一、  | 鳃的呼吸运动           | 63  |
| 二、  | 气体交换与运输          | 68  |
| 三、  | 呼吸的调节            | 82  |
| 四、  | 影响呼吸的因子          | 84  |
| 第三节 | 鳃的机能             | 91  |
| 一、  | 鳃的呼吸机能           | 91  |
| 二、  | 鳃的静体力学机能（比重调节机能） | 93  |
| 三、  | 鳃的感觉机能           | 97  |
| 四、  | 鳃的发声机能           | 98  |
| 第四章 | 消化和吸收            | 99  |
| 第一节 | 概述               | 99  |
| 一、  | 消化对机体的意义         | 99  |
| 二、  | 消化管的活动概述         | 100 |
| 三、  | 消化腺活动概述          | 104 |

|     |                       |     |
|-----|-----------------------|-----|
| 第二节 | 口咽腔和食道 .....          | 105 |
| 第三节 | 胃的消化 .....            | 108 |
| 一、  | 概述 .....              | 108 |
| 二、  | 胃的运动形式 .....          | 111 |
| 三、  | 胃液的性质、成分和作用 .....     | 112 |
| 四、  | 鱼类胃液分泌活动的调节 .....     | 115 |
| 第四节 | 肠内的消化 .....           | 116 |
| 一、  | 概述 .....              | 116 |
| 二、  | 肠的运动 .....            | 120 |
| 三、  | 肠液的性质、成分及其作用 .....    | 122 |
| 四、  | 肠内分泌的调节 .....         | 126 |
| 五、  | 肠内微生物 .....           | 126 |
| 第五节 | 消化和吸收 .....           | 127 |
| 一、  | 消化 .....              | 127 |
| 二、  | 吸收 .....              | 129 |
| 第五章 | 新陈代谢及营养 .....         | 135 |
| 第一节 | 概述 .....              | 135 |
| 第二节 | 各类物质代谢及其营养意义 .....    | 136 |
| 一、  | 糖类 .....              | 136 |
| 二、  | 脂类 .....              | 142 |
| 三、  | 蛋白质 .....             | 148 |
| 第三节 | 水和无机盐的代谢 .....        | 156 |
| 一、  | 水和钠、钾、氯的代谢 .....      | 156 |
| 二、  | 钙、磷、镁的代谢 .....        | 158 |
| 三、  | 铁、铜、锌、钴、锰的代谢 .....    | 160 |
| 第四节 | 维生素的营养意义 .....        | 162 |
| 一、  | 脂溶性维生素 .....          | 163 |
| 二、  | 水溶性维生素 .....          | 164 |
| 第五节 | 能量代谢 .....            | 168 |
| 一、  | 概述 .....              | 168 |
| 二、  | 能量代谢的研究方法 .....       | 170 |
| 三、  | 影响能量代谢的因素与基础代谢率 ..... | 170 |
| 四、  | 鱼类的耗氧率 .....          | 172 |



|                         |     |
|-------------------------|-----|
| <b>第六章 排泄与渗透</b>        | 181 |
| 第一节 概述                  | 181 |
| 第二节 肾的机能                | 182 |
| 一、肾脏、肾单位及肾的血液循环         | 182 |
| 二、肾小球的滤过作用              | 185 |
| 三、肾小管的重吸收作用             | 188 |
| 四、肾小管(和集合管)的分泌作用        | 194 |
| 五、肾脏的调节酸碱度机能            | 197 |
| 六、肾脏的神经体液调节             | 202 |
| 第三节 鱼类的渗透调节             | 208 |
| 一、狭盐性鱼类                 | 208 |
| 二、广盐性鱼类                 | 219 |
| 三、溯河性鱼类                 | 222 |
| 四、降河性鱼类                 | 223 |
| <b>第七章 内分泌</b>          | 225 |
| 第一节 概述                  | 225 |
| 一、激素的一般特征               | 225 |
| 二、激素的种类                 | 226 |
| 三、激素的作用原理               | 227 |
| 第二节 各内分泌腺的生理机能          | 229 |
| 一、甲状腺                   | 229 |
| 二、胰岛腺                   | 238 |
| 三、嗜铬组织                  | 245 |
| 四、肾间组织、肾上腺皮质            | 247 |
| 五、脑垂体的结构与机能             | 254 |
| 六、性腺                    | 268 |
| 七、其它内分泌腺或激素             | 268 |
| 第三节 各内分泌腺之间的相互关系        | 274 |
| 第四节 神经分泌的概念和垂体激素分泌的释放因子 | 279 |
| 一、神经分泌的概念               | 279 |
| 二、腺垂体分泌的释放因子            | 280 |
| <b>第八章 生殖</b>           | 286 |
| 第一节 概述                  | 286 |

|                            |     |
|----------------------------|-----|
| 第二节 性腺.....                | 288 |
| 一、原始生殖细胞及性分化 .....         | 288 |
| 二、精巢 .....                 | 290 |
| 三、卵巢 .....                 | 303 |
| 第三节 卵泡生长和成熟的体液性调节.....     | 322 |
| 一、脑垂体对卵巢活动的调节.....         | 322 |
| 二、下丘脑和卵巢活动的关系.....         | 324 |
| 三、性腺和脑垂体、下丘脑之间的关系 .....    | 326 |
| 四、人工诱导产卵技术的依据和进展 .....     | 326 |
| 第四节 环境因子和神经系统对性腺活动的调节..... | 328 |
| 一、光照 .....                 | 328 |
| 二、温度 .....                 | 329 |
| 三、其它因子.....                | 331 |
| 第九章 肌肉与神经 .....            | 335 |
| 第一节 肌肉的收缩.....             | 335 |
| 一、肌肉的微细结构和收缩原理.....        | 335 |
| 二、肌肉收缩中的生理特性 .....         | 341 |
| 三、肌肉收缩的机械变化 .....          | 342 |
| 四、肌肉收缩的代谢 .....            | 345 |
| 第二节 神经肌肉的兴奋性.....          | 348 |
| 一、概述 .....                 | 348 |
| 二、刺激的强度和时闻 .....           | 349 |
| 三、兴奋的指标.....               | 349 |
| 四、兴奋的变化.....               | 349 |
| 第三节 神经肌肉的生物电现象.....        | 350 |
| 一、膜电位变化.....               | 350 |
| 二、膜电位变化的离子学说 .....         | 353 |
| 三、动作电位的特点 .....            | 355 |
| 第四节 神经的传导.....             | 356 |
| 一、概述 .....                 | 356 |
| 二、神经传导的一般生理特征.....         | 358 |
| 三、神经传导的代谢 .....            | 358 |
| 第五节 神经肌肉传递.....            | 358 |

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| 第六节 鱼类电器官的生理            | 360 |
| 一、发电器官概述                | 360 |
| 二、发电器官的放电               | 364 |
| 第十章 中枢神经系统              | 366 |
| 第一节 概述                  | 366 |
| 第二节 反射活动的一般规律           | 368 |
| 一、反射概念                  | 368 |
| 二、反射弧                   | 369 |
| 三、中枢神经元的联系方式            | 369 |
| 四、中枢神经系统的兴奋过程           | 371 |
| 五、中枢神经系统内的抑制作用          | 372 |
| 六、受体学说和神经递质             | 373 |
| 七、中枢神经系统内的协调活动          | 376 |
| 八、条件反射                  | 377 |
| 第三节 鱼类中枢神经系统各部位功能       | 378 |
| 一、端脑                    | 378 |
| 二、间脑                    | 379 |
| 三、中脑                    | 382 |
| 四、小脑(后脑)                | 384 |
| 五、延髓                    | 385 |
| 六、脊髓                    | 388 |
| 第四节 植物性神经系统             | 390 |
| 一、植物性神经系统的一般结构特征        | 390 |
| 二、交感神经与副交感神经一般的生理机能特点概述 | 391 |
| 三、鱼类植物性神经系统的研究及其特点      | 392 |
| 第十一章 感觉器官               | 396 |
| 第一节 概述                  | 396 |
| 一、感受器的基本机能是转换能量         | 396 |
| 二、感觉的敏感性和适宜性            | 397 |
| 三、感觉阈值和适应               | 397 |
| 第二节 眼的机能                | 397 |
| 一、概述                    | 397 |
| 二、眼的感光机能                | 400 |

|                        |     |
|------------------------|-----|
| 第三节 听觉侧线系统.....        | 411 |
| 一、侧线——皮肤感觉器 .....      | 412 |
| 二、听觉器官——内耳——迷路器官 ..... | 416 |
| 第四节 嗅觉和味觉.....         | 423 |
| 一、嗅觉 .....             | 423 |
| 二、味觉 .....             | 427 |
| 第五节 小结.....            | 430 |
| 参考文献 .....             | 432 |

# 第一章 血液

## 第一节 概述

### 一、机体内环境的恒定性

有机体内含有大量的液体，总称体液，按其所在部位，可分为两大部分：一部分在细胞内构成细胞原生质主体的是细胞内液，另一部分在细胞外面，称为细胞外液。细胞外液包括血液中的液体部分——血浆，组织间隙液、淋巴液和脑脊液。血浆在血管之内，组织液分布在组织细胞之间。外界的水分和其它营养物质，都是先进入血液，然后弥散到组织间隙液中再供给细胞，组织细胞生成的代谢产物则经组织间隙液，转经血浆而后排出体外。

这几部分体液是彼此隔开而又互相联系的。细胞内液与组织间隙液之间有细胞膜，水分和一切能透过细胞膜的物质可进行交换；在组织液和血浆之间隔有毛细血管壁，水分和一切能透过毛细血管的物质，也可进行交换。

血浆是血液的液体部分，血浆除水分外，还含

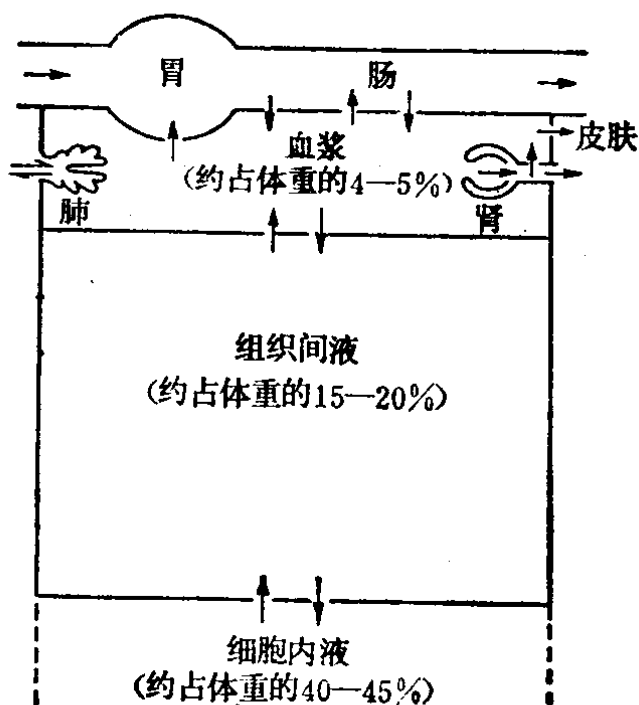


图 1—1 体液的分布及体内外物质交换示意图

(从赵以炳等, 1978)

有多种化学物质。血液中还含有许多血细胞，它们分散地悬浮在血浆中。血液通过鱼鳃（肺）、肾脏、肠、胃、皮肤等处与体外环境进行物质交换，因此在体内、外物质交换中，血液起着极为重要的作用。

细胞外液是细胞直接浸浴所在，也是细胞生活的环境，虽然是细胞的外环境，但对机体而言是内环境。因为对整个机体而言，它所生存的外界环境，才称之外环境。

鱼类和其它生物一样，生存的外界环境变化很大。但是其内环境由于多种调节机制作用，它的理化特性（特别如渗透压、酸碱度等）及化学成分只在一定范围内变动，变化甚小。这说明内环境具有**相对恒定性**，这是内环境稳定的自稳态。

为什么必须保持**内环境恒定性**？因为机体的新陈代谢过程、兴奋中的生物电活动等基本生理活动要求恒定的理化条件。因此，内环境的相对恒定，是机体正常生命活动的必要条件。但由于机体不断进行新陈代谢，内环境中的组成也是变动的。这种内环境的相对恒定只是**运动中的平衡**，指的是其中理化因素的变动不超过一定范围。各种物质的新陈代谢，各器官的活动，以及整体的各种活动都是在神经、内分泌等调节系统的作用下进行的，如调节机制失常，内环境的相对稳定就可能破坏。

## 二、血液的机能

鱼类血液的机能与高等动物一样有多种，主要分为以下几方面：

### （一）运输及联系与调节各部分功能

机体营养所需要的氧、水分、蛋白质、糖类、脂类、无机盐、维生素等物质，都分别由呼吸器官和消化器官从外界摄入，进到血液；然后由血流转运于全身各部分组织，供新陈代谢之用。组织代谢所产生的二氧化碳、水及其它代谢终末产物如尿素、肌酐和各种酸性物质，也都先汇集于血液，然后经各个排泄

渠道，如鳃（肠）、肾及肠管排出体外。血液还将内分泌腺产生的激素送到全身，起着联系和调节的作用。

### （二）维持内环境理化特性的相对恒定

血液通过运输与交换机能，所含水量和各种电解质相对稳定，它不断地流动着，保证了组织器官内环境各种理化因素的平衡。例如血浆中的蛋白质、红细胞中的血红蛋白；血浆中的碳酸氢钠与碳酸，磷酸氢二钠和磷酸二氢钠等都是强有力的缓冲对，具有抗酸和抗碱的作用，保持 pH 值的相对恒定。这样就能维持组织器官的正常兴奋性。

### （三）机体防御机能

血液中的单核球和多形核白细胞对于细菌和外侵物、外来微生物和体内坏死组织，具有吞噬分解作用。血浆中还含有许多免疫物质如抗毒素和溶解素等（称抗体），能对抗和消灭外来细菌和毒素（称抗原），从而免于传染性疾病的发生，就是免疫作用。血液中的淋巴细胞是参与机体免疫作用的。某些硬骨鱼类血液中含有凝聚素、溶血素对进入机体的细菌和异物起分解作用。当机体损伤造成出血时，血液能够在伤口发生凝固，堵住伤口，起保护作用。鱼类的鳃部或皮肤受损后出血、鳃部和皮肤粘液中的凝血酶，可使之凝固止血。全身性药物的作用，也要通过血液运行来实现。

由此可见，血液的功能对鱼类生命活动联系面很广，而且具有重要意义。

## 三、血液的组成

血液由液体的细胞间质——血浆与悬浮于其中的血细胞组成。血细胞可分为红细胞、白细胞与血小板。血浆中含有大量水分，还有多种化学物质。

如在抽出的血液中，加入一些抗凝剂（如草酸钾、枸橼酸钠等），在试管中搅动后经离心沉淀，试管中血液分为两层：上层透

明液体为血浆；下层为血细胞，其中包含暗红色的红细胞和一些白色物质（即白细胞和血小板）。红细胞在全血液中所占容积百分比，称为红细胞比容。在鱼类中因种类及营养的不同而有变化。一般血细胞占 27% 左右，最高占 36%（如鲤鱼），最低占 16%（如鲛鲛类），血细胞比容大小可反映血液中血细胞数量多少。

如果把血液放入试管，不加抗凝剂，搅动血液，血液凝固成丝状，剩下的液体，称为血清。在血液凝固中，血浆内容发生一系列变化。因此，血清和血浆的化学组成是有显著区别的。

#### 四、血量

血量是指在循环系统中的全部血液容量，体内血液的总含量因种类、性别、年龄、体质和个体居住环境及活动性的不同而有差异，在同一个体处于不同情况也会有变动。但在正常情况下，差异和变动范围不大，因此血量是相对稳定的。

鱼类血液总量在软骨鱼类约占 5%，硬骨鱼类约占 1.5—5.0%。淡水鱼类血液的总量占体重的 1.79—5.0%，而海洋鱼类则是 1.76—4.44%。许多硬骨鱼为 1.8—3.8%，小鲷鱼为 1.8；鳊 2.9；鳙为 4.6；虹鳟 2.8—3.5；鳊 1.9—2.4；鲫 2.5—3.0；

表 1—1 硬骨鱼类的血量

| 鱼 名     | 血量(ml/100g) | 所 用 方 法                  |
|---------|-------------|--------------------------|
| 硬 头 鳊   | 3.5 ± 0.9   | Evans Blue               |
| 硬 头 鳊   | 3.3 ± 0.9   | I <sup>131</sup> albumen |
| 硬 头 鳊   | 2.8 ± 1.0   | Cr <sup>51</sup> RBC     |
| 鳊 鱼     | 2.4         | Fluorescein              |
| 鳊 鱼     | 1.9         | Exsanguination           |
| 鲫 鱼     | 2.5—3.0     | Hb washout               |
| 鳊 鱼     | 1.8—2.4     | Hb washout               |
| 颡 针 鱼   | 4.0—5.9     | Hb washout               |
| 长 蛇 齿 鱼 | 2.8         | Evans Blue               |
| 许多硬骨鱼   | 1.8—3.8     | Evans Blue               |

(仿 L. S. Smith, 1966)



鲮鱼 1.8—2.4；颌针鱼 4.0—5.9；长蛇齿鱼 2.8。有人认为原始的鱼比进化的鱼血量要少些；活动的鱼比静止的血量要多些。但这也不尽然，如鲑科鱼有较大的血量，它确实相当活跃，但也相当原始（表 1—1）。

血量相对稳定的重要意义在于它可保持正常血压和全身各器官的正常血液供应。如失血过多，会引起动脉血压下降，影响体内各组织器官营养物质和氧气的供应，以及导致中枢神经系统的血流量不足，血流速度减慢，心率加快等症状。代谢产物因排出不畅而堆积，将严重损害组织细胞的正常代谢和正常机能。

## 第二节 血浆的化学成分与理化特性

### 一、血浆的化学成分

#### （一）水分

无论在血浆或血细胞中水的含量占绝大部分，固体物的含量较少。血液含水量在一定范围内的变动，反映了机体的进水量与排水量之间的动态平衡，水的生理作用在于它是血浆和血细胞中各种物质的溶剂，并参与血中各种化学反应。

鱼类的全血中，水分含量比陆栖动物略高，海水硬骨鱼占全血的 86.2%，淡水硬骨鱼占 83.93%，固体物质占 15% 左右。两者比例随着许多因素而改变。总之，淡水鱼小于海水鱼，运动量大的小于迟钝的鱼。同一科的鱼种，含水量相近，如表 1—2 所示。

#### （二）蛋白质

血液中含有大量有机物，其中蛋白质占绝大部分。红细胞中的蛋白质主要是血红蛋白，它占细胞全部固体物的 90% 以上。血浆蛋白质分为白蛋白、球蛋白和纤维蛋白；用电泳法发现球蛋白还可以分为  $\alpha_1$ 、 $\alpha_2$ 、 $\beta$  和  $\gamma$  四种。血浆蛋白对于保持正常血浆胶