

魚类生理学

上册

M. E. 勃朗編著

科学出版社

原 序

鱼类生理学的一般知識之所以落后于哺乳类和昆虫类生理学,也許是因为用水生动物来作实验,有它的更多困难。但是鱼类既然在经济上以及在科学上都很有价值,所以关于它的研究,已有不少成果散見于世界各国所出版的刊物。本书汇集了鱼类生理学許多領域現有知識的可信評述,为这一分科的英文著作中(可能在任何語文中)以前所未有过的最詳細著作。作者等在书中指出了鱼类生理上尙待填補的空白点,和今后进一步研究可能获得新成就的綫索。

本书虽然为有志于鱼类学和漁业研究者而作,同时也可供普通动物学和比較生理学研究工作者参考。鱼类的生理既然不可能孤立地去了解,所以本书中也有不少与其他脊椎动物的比較。由于鱼类为水生冷血动物,代表着陆栖温血哺乳类在进化过程中所經歷的生活习性,因此鱼类的研究,有着特殊的意义。

原計劃“鱼类生理学”是一册,但由于篇幅关系,出版者决定把它分成两册,每册十章。两册分別定名为“代謝”篇和“行为”篇,这样的名詞,当然含义广泛,許多章的内容,就不免互有牽連。我以編者身份在各章的分量上作了必要的調整。

在进行編輯过程中,得到各作者的协助与合作,我很感謝;特别是英国(自然史)博物館的屈里华佛斯(E. Trewavas)博士,审閱了排印中的稿件,查对了魚的学名,尤为銘感。由于学院出版社工作人員的热情相助,使本书及时出版,更是要向他們致謝的。

目 录

原序.....	iii
第一章 呼吸.....	1
第一部分 魚的呼吸.....	1
F. E. J. 弗拉伊 (F. E. J. Fry)	
第一节 緒言	2
第二节 呼吸系统	6
第三节 代謝率	24
参考文献	55
第二部分 气呼吸.....	65
G. S. 卡德 (G. S. Carter)	
第一节 緒言	65
第二节 出現情况	66
第三节 气呼吸器官	68
第四节 生理学	73
参考文献	79
第二章 心血管系統.....	81
J. C. 謨特 (J. C. Mott)	
第一节 現有資料的零星情况	82
第二节 解剖学	83
第三节 心血管系統的相对量度	84
第四节 心肌层	87
第五节 血流动力学	90
第六节 循环系統和氧的輸送	94
第七节 环境因子的影响	96
第八节 循环的神經約制	98
第九节 魚类循环对若干激素和葯物的反应.....	102
第十节 淋巴系統.....	106

参考文献	106
第三章 消化管和消化	111
E. J. W. 巴林东 (E. J. W. Barrington)	
第一节 消化系統的一般构造	112
第二节 口腔和咽	115
第三节 食道	117
第四节 胃	117
第五节 腸(中腸)	122
第六节 直腸(后腸)	127
第七节 胃消化	128
第八节 腸消化	136
第九节 酶对食物的适应	145
第十节 吸收	147
第十一节 消化机能的約制	151
参考文献	155
第四章 排泄和渗透压的調节	165
V. S. 勃拉克 (V. S. Black)	
第一节 緒言	166
第二节 狭盐性魚类	168
第三节 溯河性魚类(鲑和七鳃鳗)	196
第四节 降海性魚类(鳗鱚)	198
第五节 广盐性魚类	199
第六节 結語	201
参考文献	202
第五章 皮肤和鱗	211
J. V. 奥斯登 (John Van Oosten)	
第一节 皮肤	211
第二节 鱗	223
主要书目	245
第六章 內分泌器官	247
W. S. 霍尔 (William S. Hoar)	
第一节 緒言	248
第二节 解剖学关系和机能概述	249

第三节	生长、发育与变态	261
第四节	代謝	264
第五节	繁殖	272
第六节	内分泌活动的季节周期	277
参考文献		281
第七章	生殖腺与繁殖	291
	W. S. 霍尔 (William S. Hoar)	
第一节	緒言	292
第二节	构造上的关系	292
第三节	生殖前魚的生理	306
第四节	受精	310
第五节	受孕	315
参考文献		321
第八章	早期发育与孵化	327
	S. 史密斯 (Sydney Smith)	
第一节	緒言	327
第二节	魚卵	329
第三节	环境条件对发育的影响	339
第四节	卵和初孵魚苗的代謝	341
第五节	魚卵的发育机制	352
第六节	孵化	357
参考文献		359
第九章	生长的实验研究	365
	M. E. 勃朗 (M. E. Brown)	
第一节	緒言	365
第二节	理論的探討	367
第三节	大魚压倒小魚生长作用	377
第四节	双亲因子对于生长的影响	380
第五节	生长周期和年龄所引起的生长率变化	382
第六节	食物与生长的关系	384
第七节	环境因子对于生长的影响	396
第八节	生长激素	401
第九节	池塘养殖	401

参考文献	403
第十章 魚的生物化学組成	407
R. M. 勒扶 (R. M. Love)	
第一节 緒言	407
第二节 方法的信賴度	409
第三节 影响成分的因子	411
第四节 魚的成分的性質和数量	417
第五节 組成和机能	418
第六节 一般总结	419
第七节 魚的成分	422
参考文献	422
索引	427

第一章 第一部分

魚 的 呼 吸

F. E. J. 弗拉伊 (F. E. J. Fry)

第一节 緒言	2
一、呼吸气体	2
1. 氧	2
2. 二氧化碳	4
3. 表示溶解气体含量的方法	5
第二节 呼吸系統	6
一、鳃唧筒	6
1. 一般敘述	6
2. 呼吸率的約制	9
二、呼吸面	10
1. 鳃的构造	10
2. 呼吸面积的数量变异	13
3. 胚胎呼吸的呼吸面	14
三、呼吸传递的媒质	15
1. 氧的传递	15
2. 二氧化碳的传递	19
3. 正常血液含气水平的測定	21
四、总结	22
第三节 代謝率	24
一、測定耗氧量的方法	25
1. 仪器装置	25
2. 測定代謝率所应注意事項	29
二、代謝与大小的关系	35
三、代謝与飢餓的关系	37
四、耗氧量与含氧量的关系	37
五、二氧化碳对于耗氧量的作用	45
六、溫度对于代謝率的影响	46
1. 标准代謝	46
2. 平常代謝	47
3. 活动代謝	49
七、溫度与含氧量之間的相互作用	52
八、总结	54
参考文献	55

第一节 緒 言

水呼吸之所以和气呼吸有区别,在很大程度上是由于两种客观条件限定的。这两种客观条件,就是水的密度较大和含氧量远较稀薄。在温度相同时,水的密度为空气的 800 倍。例如水在 20℃ 时,看它是淡水还是海水,在被空气饱和时将含氧每升达 9.4 或 7.6 毫克,与它相比,海面空气在同一温度时的含氧量每升约为 250 毫克。

由于从呼吸媒质中获取所提供的氧气受到限制,鱼类耗氧量就较小于陆栖动物的耗氧量 (Zeuthen, 1947)。但是这一耗氧量的差异,并不说明鱼类吸取氧气的呼吸面,有着较大的机械性阻碍。鱼鳃及其有关的器官,从含氧量适当的水中摄取氧气,是非常有效率的。习惯于气呼吸的鱼,常不能用水作为呼吸媒质,因为它们们的代谢水平高过在水中呼吸的鱼,所以水已经不能满足它们的需要。

一、呼吸气体

1. 氧

氧在种种温度下溶解于水的数值,列示于表 1。空气饱和量是一个大概的标准,因为各种呼吸所需的氧气的供应,最后还是要从大气的貯蓄库中取得,而表层水所含气体与空气所含气体交流达到平衡的时候,在绝大多数场合,就是水中含氧量的最大限界。小池和其他静止水体,通过光合作用能再产出氧气,能够出现含氧量超过一般空气饱和量以上的局部增长,但这在一般氧的供应上并无意义。特别是因为这种情况,随着光照的昼夜周期而出现,所以日中能出现含氧量的很大上升,后来又又有同样的夜间含氧量的显著下降。氧在水中弥散得非常缓慢,所以它的垂直运转,全靠水本身的流动。其结果,只要水体出现分层现象,由于生物在水中呼吸消耗了氧,氧就能以不同程度在深水中消失。于是水中就能出现从上而下的氧递减梯度。在空气中则又以不同方式,产生顺

序相反的氧遞減梯度。氧的消失程度，既取決於供應和利用之間收支情況，所以局部有機物特別豐富的地点，即使在表層水中，也會發生缺氧現象。地下水常不含氧。空氣飽和所造成的含氧水平，當然受地勢高低的支配，山地湖泊和河流的含氧量，實際上較低於海水基準線上水體的含氧量。

表 1 在海水基準線上近於空氣飽和的淡水和海水每 1 升中的含氧量(毫克)*

溫度 °C	含 氧 量 百 分 率		
	0	10	20
0	14.7	13.0	11.4
10	11.5	10.3	9.0
15	10.3	9.3	8.3
20	9.4	8.5	7.6
30	7.8	7.2	6.4

* 採用 Krogh, 1941 的資料

測定溶解於水中氧量的普通方法有三種：應用得最多的一種，是溫克勒 (Winkler) 碘滴定法。在實驗室中，這一方法常不作修改依原有方式使用。在多數實驗條件下，似乎是完全可以滿意。特別是在另附其他干擾物質測定方法時為然 (Ellis, Westfall, and Ellis, 1946)。溫克勒法的碘差改良法 (Ohle, 1953) 是一種消除干擾物質對溶解氧所產生影響的最簡單而正確的方法，在今後研究上，可能應當用這一方法去代替原來不加修改的溫克勒法。奧萊 (Ohle) 的論文，是有志於測定水中氧氣的一切工作者所應參考的。柏素 (Basu, 個人通訊) 指出通常所用溫克勒試劑的分量，對於測定超過空氣飽和度以上的含氧水平時，是不適當的。在做這些含氧水平較高的測定時，試劑分量應當加 3 倍。現在已發展了許多適合於測定小試樣的溫克勒改良方法，例如范達姆 (van Dam, 1935)，福克斯與溫菲爾特 (Fox and Wingfield, 1938) 和林德洛斯 (Lindroth, 1941) 的方法。

把汞電極插入水中，用來測定溶解氧的方法，最近已很流行，例如海滋、魏爾莫脫和李文斯登 (Hayes, Wilmot and Livingstone,

1951), 斯博尔 (Spoor, 1948) 的方法。还可以先从水中提取氧气而用气体测定法来测氧[例如奥斯汀 (Oesting, 1934)]。

2. 二氧化碳

二氧化碳在水中并不以单纯的溶液独存, 往往与水进入不完全反应, 形成 H_2CO_3 这一酸类。碳酸再与水中阳离子作进一步平衡, 形成碳酸盐类和重碳酸盐类, 其中最重要的是由钙形成的。由于这一原因, 所以测定水中二氧化碳比测定氧气更为困难。而且还需要在二氧化碳总量中区别出与平衡体系各阶段相结合的二氧化碳和自由的二氧化碳。自由二氧化碳这一部分, 在呼吸上起着类似于空气中的二氧化碳那样的作用, 又是在研究二氧化碳对于呼吸的作用上最重要的部分。用酚酞为指示剂, 再用氢氧化钠来滴定的常用方法, 可以相当精确地测定自由二氧化碳, 可参阅美国公共卫生协会等所编的检验水和废水的“标准方法”(1946)或薛尔泼 (Sierp, 1951) 的著作。图1的曲线, 是依克洛格 (Krogh, 1908) 微量直接测定法测定已平衡的气泡结果和滴定法测定结果的比较。要测量呼吸过程时, 使用滴定法来测定二氧化碳总量, 是一个比较困难的问题。主要是为了天然水只要有一些带着硬水性质, 就会含比较大量的二氧化碳, 那就即使加多了呼出来的二氧化碳, 到原来含量已相当大的水中, 也难再表现出多大变化来, 测定结果, 两个大数值之间往往相差很小。因此一定要尽量用精密方法去进行这些大数值的测定。从这一点来看, 用酸来滴定而用甲基橙来示色这一方法, 还是有改良余地的。所以应用范斯莱克 (van Slyke) 装置的直接提出法, 要算是测定二氧化碳总量的最好方法 (Hall, 1923; Henze, 1933; Oesting, 1934; Bosworth, O'Brien and Ambersop, 1936)。

淡水中自由二氧化碳的低界限, 平常出现于水与空气接触面保持平衡的时候, 虽然由于光合作用, 也可以低于此值而降至于零。在正常氢离子浓度的海水, 二氧化碳的分压约为 $1/4$ 毫米水银柱 (Prosser 等, 1950)。自由二氧化碳的上限, 在天然水中, 决定于这种水的缓冲能力以及缺氧呼吸的强度。

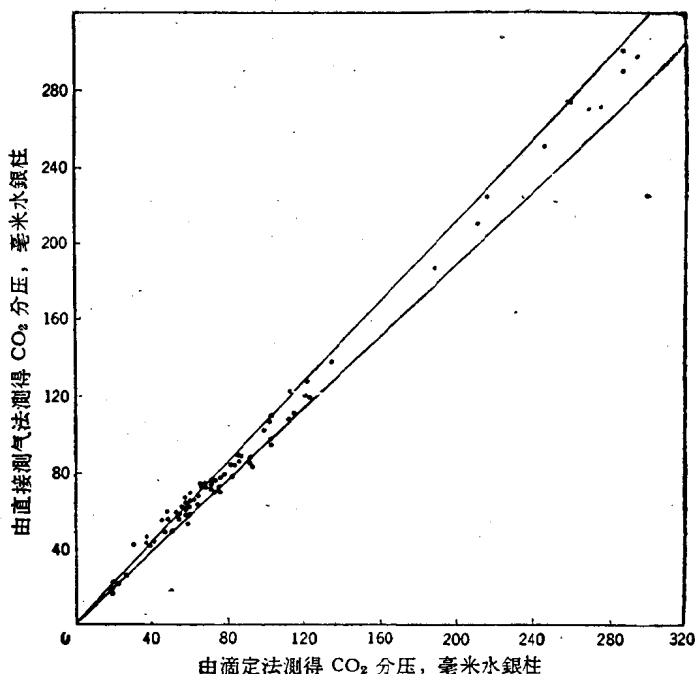


图1 自由二氧化碳在 20℃ 时用滴定法与直接测气法结果的比较
(材料从 V. S. and E. C. Black, 部分发表于 Black 等, 1954)

3. 表示溶解气体含量的方法

在正常外围温度范围以内, 空气中的压力和密度, 只要作极小的修改, 可同样表示含氧量数值。由于压力对于生物摄氧情况具有特殊的影响, 特别在联系到氧的弥散以及达到不完全反应的平衡状态时, 它的影响如此重大, 所以生理学家常用分压来表示氧的含量。然而在水中用分压来表达各种含氧量测定值, 是容易引起错误。水受温度的影响较大, 所以即使是同一分压, 温度从 10℃ 升到 30℃, 而氧溶解于水中的数量, 可以降低 33%。在空气中只要压力不变, 在这样温度变化下, 氧的数量只降低 7%。两种媒质中氧的动态的最大差别, 在于压力对密度的比率。在空气中 20℃ 时的氧分压为 160 毫米水银柱, 它的密度为 0.29 克/升, 或压力/密

度的比率等于 5.5×10^2 。在淡水中,由于氧的溶解度比較低,所以相应的比率为 175×10^2 ,即比空气大 30 倍。在海水中这个比率还要高。由于压力与密度的关系有这样巨大差别,所以氧的供給,常受到水中氧密度的限制,比受气压的限制更大。由于这一理由,下面討論到各种关于供氧量問題时,水中含氧量将用每升含多少毫克来表示。只有在媒质中气压性質具有特殊意义时,例如在說明血液曲綫时,才采用分压来表示氧的含量。

二氧化碳的情况比較簡單。水溶解二氧化碳的能力,远远超过溶解氧的程度,說明二氧化碳含量时,只要考虑气压就够了。由于这一結果,自由二氧化碳的含量,下面都用分压来表示。

第 二 节 呼 吸 系 統

本节对于呼吸系統的叙述,将作必要的縮減。假使对于这一題目希望得到更詳細的知識,可以参考其他文献 (Baglioni, 1910; Winterstein, 1912—13; Woskoboinikoff, 1932; Leiner, 1938; Henschel, 1939; Krogh, 1941; Bitjel, 1949)。

盲鰻类 (myxinoid) 的呼吸器官,与魚类中所見到的,有許多不同之点 (Rauther, 1937), 这些特点不拟在此加以說明。圓口类幼体的鰓和其他魚类幼体的鰓,当然不同,也不再在此叙述。

魚类的鰓,与消化管前端相連結,部位在于消化管通达外界的咽部側孔旁边。它們平常是包蔽在一个鰓腔內,唯一的例外,是某些临时性的幼体鰓,是属于体外鰓 (Leiner, 1938)。水通常由口通往鰓的前端,或具有呼吸孔(或称噴水孔, spiracle)的,則由呼吸孔通入,同样經過鰓的側面,再由外鰓裂送出体外。

一、鰓 唧 筒

1. 一般叙述

維持水流通过呼吸面的构造,是口腔的上下壁、外呼吸孔的复盖以及鰓盖条装置。圓口类 (Roberts, 1950) 有弹性鰓囊 (branchial basket) 以及強力排出水流所引起的惰性作用,是承担着吸

水作用的。从这一点来看，圓口类是与其他脊椎动物有差别。在成长的圓口类，水流常是潮汐式一进一退的，可能經常一方面由外鰓孔吸水，又由外鰓孔排水。

水的吸入和排出，一般形成断續性动作，但在某些場合，例如扁鲨 (*Rhina = Squatina*)，由鰓盖的蠕动波推动水流，水的流入可能是連續的 (Darbishire, 1907)。正如哺乳类的呼吸率与身体大小有一定的关系，小魚每分鐘呼吸运动次数多，大魚少。正常呼吸节律，以多少有規則的間隙而中断 (Mines, 1913; François-Franck, 1906)。在中断时，呼吸水流的方向会逆轉，水就用比較急剧方法，由口或呼吸孔噴出去 (Rand, 1907)，也有用同样猛烈方式，从外鰓裂射出去的 (Bijtel, 1949)。这一行动叫作吞水、噴水或清洗反射，是用来排除鰓面那些外来物質的。

吸水和排水虽然是一种不連續动作，但水在鰓面的流动，显然是連續的 (图 2)。在真骨类，伏斯高包依尼高夫和白拉白伊 (Woskoboinikoff and Balabai, 1936, 1937) 以及范达姆 (1938) 曾指出在呼吸周期的各个阶段，都在鰓前靠近口腔一边，比鰓后靠近鰓盖一边，常具有較高的水压。白拉白伊 (1939 a, b) 把这些观察扩展到了鰐鱼类和板鰐类。因此，各种魚类除囊咽綱 (Marsipobranchii) 以外，鰓唧筒作用似乎就是在鰓前的压水唧筒和鰓后的吸水唧筒协力动作的結果。这些关系，亨显尔 (Henschel, 1939) 曾有过完整的記載。

在水流連續通过鰓部时，吸水入口和由外鰓裂排出去，在整个呼吸周期中，只不过是比較短暫的一个环节。例如猪鲷 (*Scorpaena porcus*) 的鰓盖的张开动作需时 24 秒，而鰓盖的縮閉只需 1 秒鐘 (Hazelhoff, 1938)。产生两个阶段需时不一致的原因，可能在于口腔中装备着瓣和鰓盖有脆薄的鰓盖伸展膜。在压水唧筒阶段，口腔容积减小，而口尚未閉紧的时候，口腔瓣能阻止水流出口外 (見 Gudger, 1935, 1946)。在吸水唧筒阶段，由于鰓盖和鰓盖条装置的张开，鰓盖脆伸展膜就向前滑到体壁上，形成鰓的外腔，而增加了容积。有了这种瓣膜，所以口的开张和外鰓裂的关闭，只占

整个呼吸周期总历程的四分之一 (François-Franck, 1906)。

鱼类在这种器官的正常机能上,虽然常受到各式各样的干扰,也许作了各种补偿性动作来维持呼吸水流 (Lombroso, 1907; Henschel, 1939)。鲑鳟类中有许多种类,尽管它们即使由于畸形而阻碍了外鳃裂的关闭,仍能维持生命达几年之久 (Osburn, 1910; Tchernavin, 1938)。

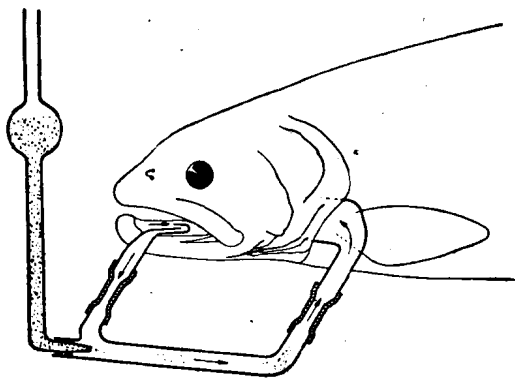


图2 范达姆表示水连续流过鱼的鳃面的模式图
(引自 van Dam, 1938)

鳃唧筒作用的发展,依种类大有差别。白格立沃尼 (Baglioni, 1908) 根据灌水到鳃的能力,把真骨鱼类作部分性分类如下:

- (1) 主要依靠鳃盖来作呼吸运动的——上层鱼。
- (2) 鳃盖条装置更为发达的——自由游泳的种类,但有的是栖息于水底的。
- (3) 主要依靠鳃盖条装置来作呼吸运动的——底栖鱼。
- (4) 许多其他类群的鱼类,没有鳃盖条装置的。

他把板鳃类也用类似的方式,进行了分类。

增加水的流动量,需要增加呼吸运动的速度和振幅。范达姆发现虹鳟 (*Salmo gairdnerii*) 呼吸水量的增加 (约 4 倍),主要是依靠振幅的增大。增加速度只能增加水量 1.3 倍。相反地,他见到鳗鲡呼吸水量的增加,大部分依靠增加呼吸速度而来的。

2. 呼吸率的約制

象其他脊椎动物一样,魚的呼吸节律是由呼吸神經中枢約制,而由局部反射来加以調整,使这一机制能順利地起作用 (Black, 1951)。这些反射作用在魚类比呼吸空气的脊椎动物更为显著。鮑恒斯和克拉克 (Powers and Clack, 1942) 发现切断了 3 种真骨类从鳃部的感觉器通到中枢的传入神經之后,呼吸运动立刻中止。他們认为这就是反射系統具有重大作用的証据。魚类呼吸节律,是否完全由于对水流所起反射作用来約制这一問題,多年来存在着爭論。关于这方面的参考文獻,可查閱台伽尼洛 (Deganello, 1908) 及龙勃洛索 (Lombroso, 1908) 的著作,以及关于呼吸的較早著作 (Baglioni, 1910; Winterstein, 1912—13)。最后范林培克 (van Rynbeck, 1911) 否定了这一事实,而认为是不应当成問題的。

勃拉克 (Black, 1951) 最近总结了关于約制呼吸节律的文獻,并提出一表,以示呼吸气体浓度变化对于真骨类和板鳃类呼吸率的影响。許多証据証明:真骨类遇到含氧量降低和二氧化碳量增加的时候,能起反应而增加呼吸水的容量,虽然这种反应是有变化的。至于板鳃类,还不能肯定是否也起这种反应而增減水的流量,但从一般活动加强来看,似乎表現着这种反应。虽然如此,可是以前所做的多数实验,都有一种缺点,无法判断他們是否在实验以前,已經采取措施,使魚能完全保持平靜呼吸状态。在勃拉克的总结发表以后,魏克格林 (Wikgren, 1953) 报告了河七鳃鳗 (*Petromyzon fluviatilis*) 对于周围氧浓度的下降是有反应的。对勃拉克所引用的文獻,还可以添加馮·霍尔斯脫 (von Holst, 1934) 的研究,他得到了一个証据,說明呼吸节律的約制,是在脊髓的上部或脑的下部的中枢,这是用氨基甲酸乙酯抑止了它受外界刺激时可以見到。呼吸空气魚类的行为,能供給若干关于呼吸节律中枢約制的最好証据,这种魚假使放在含某一浓度呼吸气体的水中时,立刻停止了鳃盖的运动 [可參閱魏尔茂著作 (Willmer, 1934)]。

在平靜呼吸时,有几个鳃可以暫停作用。达比夏 (Darbishere,

1907) 报告过板鳃类的蝙蝠鲭 (*Raja batis*) 在静止时只由呼吸孔吸水, 但只能对前面 4 对鳃起作用。活动时则同时又从口腔吸水。范达姆(1938) 有时发现鳗鲡在平静呼吸时, 只见到一侧的鳃面有水流过。魏克格林(1953) 观察到圆口类的河七鳃鳗有逐步增加换水强度的现象, 起初只有咽的呼吸部分开始收缩, 其次则有最先端的 2 至 3 个的鳃囊收缩, 最后才有全部鳃囊收缩灌水到鳃囊。

鱼在活动的时候, 有些鳃面的灌水是作为前进运动的副产物而获得的。若干上层鱼类的前进运动, 是进行适当呼吸所不可缺少的。荷尔 (Hall, 1930) 表示过这一事实 in 鲭鱼 (*Scomber scombrus*) 也是适用的。这种鱼假如放在小的水体中, 会使血球的血红蛋白量降到 11%。事实上这一种鱼已不能单靠平常呼吸运动来灌水到鳃的表面。

由于水这一呼吸媒质的密度和粘度大, 以及含氧浓度小, 所以在呼吸时消耗能量很大。范达姆(1938) 报告虹鳟放在含氧量小的水中, 而灌水到鳃的容量增加到 4 倍时, 它的静止代谢需要增加 70%。

二、呼 吸 面

1. 鳃的构造

虽然一般的体躯表面, 也常作为氧和二氧化碳的便利通道, 但负责进行血液和水之间呼吸气体的交换, 主要是鳃。鳃除了呼吸机能以外, 同时又是分泌和排泄的器官, 当在以后各章中讨论。个别的拟鳃 (pseudobranch) 大概没有主要的呼吸机能。

大家早已公认: 呼吸气体的通过血液与水的分界面, 不是由其他方式, 而是由弥散作用来实现的。在特殊情况下, 氧确实可以由水弥散到血液, 而由血液弥散到水。甘宁汉和李特 (Cunningham and Reid, 1932) 认为南美肺鱼 (*Lepidosiren*) 的鳍, 有高度发展的血管构造, 是用来撒布氧给巢中卵子的。克洛格 (1941) 怀疑这种见解, 推测雨季中水的含氧量不应当有缺少之虞。但是显然克洛格忽略了卡德和比特尔 (Carter and Beadle, 1930) 的关于肺鱼卵

正在发育时水中含氧量很少这一报告。在小口鳊(*Synbranchus*)的繁育中,甘宁汉(1932)相信雄鱼体躯表面有和上述同样的机能。皮肤对于气呼吸的鱼类来说,也可能在放散二氧化碳上是重要的。

体躯的一般表面,至少在沒有被复坚硬外被时,是可以渗透呼吸气体,平常在水呼吸时,沒有重要意义。但是弹涂鱼(*Periophthalmus*)即使困于水面下,皮肤呼吸似乎仍然是需要的(Haddon, 1889)。

鳃(图3)由一系列的褶皱即鳃叶(gill filament)而成,从咽裂孔的边缘,作侧背和侧腹的放射排列。除少数例外,鳃叶是排列成垂直的半鳃(demibranch),位于鳃裂的前端和后端,而每一半鳃又各支持于鳃裂前方和后方的隔壁(septum)。在真骨类和其他高等类群,鳃腔中的隔壁有了退化,而鳃叶有三分之二以上是游离的。

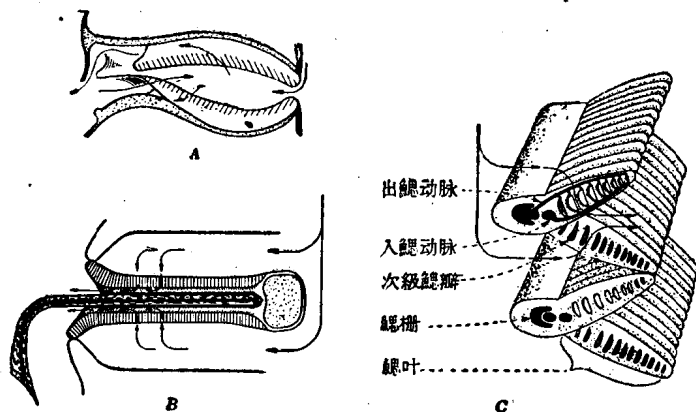


图3 鳃的一部分的模式图(从上面观察以表示呼吸流的方向)

A. 圓口类; B. 板鳃类(引自 Woskoboinikoff, 1932);

C. 真骨鱼类(引自 Bijtel, 1949)。

每边鳃叶有一系列的横片,即次级鳃瓣,这是呼吸交换气体的重要部位(Plehn, 1901)。呼吸鳃瓣是薄壁的,由单层支持细胞即方柱状细胞构成的中央有空隙的羽片所成,其外端伸展为突起(Keys and Willmer, 1932),是一种支持表面呼吸上皮的底层结构