



鱼饲料技术

粮农组织／联合国开发计划署举办的鱼饲料技术培训班
讲座文集（美国华盛顿州西雅图华盛顿大学水产学院）

1978年10月9日—12月15日



联合国开发计划署



联合国粮食及农业组织



前　　言

鱼饲料技术是水产养殖业中最不发达的一个部分，第三世界的情况尤其如此。目前有关鱼饲料的大部分材料都是根据发达国家对冷水性鱼所作的营养和饲料发展的研究工作写成的。饲料的商品配方一般都是专利，所使用的成分又往往太贵，发展中国家用不起。因此，必须根据当地拥有的价格低廉的成分配制适宜的饲料，这种必要性已为人们广泛地认识到。鉴于缺乏受过训练的技术人员是发展中国家发展鱼饲料技术的主要限制因素，粮农组织／联合国开发计划署水产养殖发展协调项目在美国华盛顿州西雅图华盛顿大学水产学院举办了鱼饲料技术专业培训班，目的是建立一支鱼饲料专家的小型队伍，今后可分别成为他们自己国家饲料发展项目的骨干力量。

该培训班的第一个报告列入 ADCP／REP／79／8。本书是该报告的第二部分，其中有各位专家讲课的教材。此外还收集了一些有关本课题的比较全面的资料。这些材料可视为鱼饲料技术手册，尽管这些材料并未打算用作手册。希望本书将会对从事水产养殖，特别是从事培训项目的所有人员能有所裨益。

水产养殖发展协调项目的鱼饲料技术专家 Kai W. Chow 博士主要负责本书的搜集、修改和编辑工作。对于各位讲课人给予的合作和所作的努力，表示深切的谢意。

T. V. R. Pillay

1980年1月于罗马

本书中所用名称及材料的编写方式并不意味着联合国粮农组织对于任何国家、领土、城市或地区或其当局的法律地位或对于其边界的划分表示任何意见

M-44

ISBN 92-5-500901-X

版权所有。未经版权所有者事前许可，不得以电子、机械、照相复制等任何方法或其他程序全部或部分翻印本书，或将其存入检索体系，或发送他人。申请这种许可应写信给联合国粮农组织出版处长（意大利，罗马 Via dello Terme di Caracalla，00100），并说明希望翻印的目的和份数。

© 粮农组织 1980年

目 录

页 次

前 言

·消化生理学和解剖学

第一章 真骨鱼类的消化	3
-------------	---

营养性生物能学

第二章 鱼类营养性生物能学	25
---------------	----

营养性生物化学

第三章 蛋白质和氨基酸	35
-------------	----

第四章 脂质和脂肪酸	45
------------	----

第五章 碳水化合物	61
-----------	----

第六章 维生素	71
---------	----

第七章 矿物质	115
---------	-----

饲料成分

第八章 饲料成分	123
----------	-----

第九章 美国鱼饲料制作中采用的成分	185
-------------------	-----

第十章 配合饲料中的抗氧化剂	193
----------------	-----

第十一章 饲料中的外来毒素	199
---------------	-----

第十二章 鱼饲料中的非常规饲料成分	203
-------------------	-----

第十三章 饲料成分在贮藏中存在的问题	229
--------------------	-----

第十四章 鱼饲料中微量成分的稳定性	241
-------------------	-----

饲料的配制

第十五章 鱼饲料的配制	249
第十六章 鱼饲料配制中的线性规划	257

饲料加工技术

第十七章 饲料加工中的原料流程	305
第十八章 饲料磨碎加工法	309
第十九章 疏松颗粒饲料的 Dravo 生产法	331
第二十章 加工对饲料的营养价值的作用	337
第二十一章 发展中国家配合饲料的制作	343

实用日粮

第二十二章 鱼类实用日粮	351
第二十三章 水产养殖的新日粮	369
第二十四章 幼鱼的微囊型蛋白日粮	373
第二十五章 日粮研究中的试验设计	379

质量管理

第二十六章 鱼饲料制作中的质量管理	385
-------------------	-----

附录 1 换算表	407
附录 2 饲料成分的可制粒性	409
附录 3 制粒压模的规格	410
附录 4 电学数据	411
附录 5 生产能力为每小时 8 吨的饲料加工厂的设备要求	412

消化生理学和解剖学

第一章

真骨鱼类的消化

L.S.Smith

华盛顿州西雅图
华盛顿大学

页 次

1 引言	5
2 概述	5
2·1 肠道及其区分	5
2·2 消化道的演化和个体发育	5
2·3 一般概念	6
3 肠的解剖学和普通生理学	7
3·1 肠的功能性解剖学	7
3·2 竖动及其控制	8
3·3 胃排空的时间及有关研究	8
3·4 消化和吸收	9
3·5 特种生热作用	11
3·6 渗透调节作用与消化之间的关系	11
4 酶与其他消化分泌物的特性	12
4·1 口腔和食道的消化作用	12
4·2 鱼胃的消化作用	12
4·3 中肠和幽门的消化作用	13
4·4 胆汁、胆囊和肝在消化中的作用	15

5 对消化作用的测定方法及分析	1 5
5 · 1 胃内容物的测定法	1 6
5 · 2 消化率及有关因素的测定	1 6
6 选定的几种鱼的消化解剖学	1 8
6 · 1 硬头鳟	1 8
6 · 2 斑点叉尾鮰	1 9
6 · 3 鲤	2 0
6 · 4 遮目鱼	2 0
7 参考文献	2 0

1 引言

有关真骨鱼类消化功能的文献有些地区很多，而其他地区则几乎没有。这里列举的材料并不是对这些文献的全面述评，因为最近发表了两份述评（Harder, 1975年, Kapoor 等, 1975年），对真骨鱼类消化系统的解剖学和生理学，都载有大量的参考文献。希望多获得一些材料的读者可参阅这两份述评。这两份述评互为补充，Harder着重阐述欧洲鱼类的解剖学，而 Kapoor 及其合著者着重叙述北美和亚洲鱼类的消化系统。

本章的大致安排如下：首先是肠的解剖学，由前到后。接着讨论消化道的器官生理学。第三步通过消化道详细讨论酶的问题。随后叙述研究消化作用所采用的典型方法，以作为读者详细对比不同方法和具体结果或自己操作试验的依据。最后就4种具有完全不同食性的鱼作一些解剖学和功能方面的对比。这4种鱼为鲤（以植物为主的杂食性鱼）、鯷（以动物为主的杂食性鱼）、遮目鱼（特定的小型浮游生物食性鱼）和硬头鳟（肉食性鱼）。如能同时对每一种鱼的标本进行解剖，对比的结果将会看得更为清楚，尽管如此，还是为没有搞到这些鱼标本的读者提供了插图。

2 概述

2·1 肠道及其区分

肠道呈管状结构，始于口腔，终于肛门，一般分为4个部分。最前部（头肠），在大多数情况下被认为是指两个部分，即口咽腔和鳃咽腔。前肠始于鳃的后沿，包括食道、胃和幽门。在像无胃和无幽门的鲤科的鱼类，前肠由食道和直到胆道开口处的肠道所组成。以后的划分就不很严格，主要是为了大体解剖时方便，也可能与功能无多大联系的缘故。中肠包括与幽门相接的后部肠道，中肠与后肠之间常无明显界限。中肠常包括幽门附近不定数量的幽门垂。无胃的鱼类无幽门垂。中肠总是肠道中最长的部分，当长于内脏腔时，可能盘成错综复杂的环状。在有些鱼类，后肠的始端，直径明显增大。后肠的后端是肛门。与哺乳动物相比，鱼类极少有后肠盲囊。真骨鱼类，除了肺鱼以外从来就没有泄殖腔（肛门和泌尿口共用的小室，由体壁皱褶形成），但鲨鱼和虹鱼普遍都有泄殖腔。

2·2 消化道的演化和个体发育

原索动物的肠是一根简单的直管，经纤毛作用推动食物通过这一直管。七鳃鳗的肠已有初步发展。肠壁内褶（肠沟）可能会增加肠的吸收面积。鲨、鳐和矛尾鱼（Latimeria）的后

肠有同样的内褶，不过呈螺旋瓣。七鳃鳗的肠壁还有斜纹肌肉纤维，虽然据信不会发生真正的蠕动（由收缩而引起的传动波）。真骨鱼类的肠在许多方面有高等脊椎动物的特点，虽然鱼类没有哺乳动物的中肠绒毛（具有吸收作用的乳头状突起）。

肠在胚胎发生（个体发生）期间很早即形成，一些发育阶段与脊椎动物的肠的演化阶段是相同的。例如，一些幼鱼的肠，有一些部分有纤毛。肠的一般特点，甚至长度在发育期间可能会发生变化。例如，幼年阶段是草食性的，成年阶段是肉食性的鱼类，肠似乎会缩短。其他鱼类在整个生命周期内，肠的长度相对来说与鱼体大小成一定比例。

2 · 3 一般概念

曾经试图对鱼类的肠道作一些概括性的叙述，但许多叙述都是根据陆生脊椎动物推论出来的。其中最常见的是认为草食性动物的肠较肉食性动物的长，这种说法对于鱼类只有一部分是对的。虽然少数的鱼品种情况可能如此，但是对于整个真骨鱼类来说并不都是这样。肉食性的、杂食性的和草食性的鱼类，其肠道长度分别为体长的 $0 \cdot 2 - 2 \cdot 5$ 、 $0 \cdot 6 - 8 \cdot 0$ 和 $0 \cdot 8 - 15 \cdot 0$ 倍。因此，草食性鱼的肠最长，但并非所有的草食性鱼的肠都长，有些草食性鱼，肠的长度却短于有些肉食性的。这可能一部分是因为事实上许多鱼吃各式各样的食物，有时摄入大量的不可消化的物质（如泥土），这常影响到肠的长度。食物颗粒的大小（从亚微型的浮游生物到整条鱼）也可能影响肠的构型。

有一种概括性的说法，直到目前为止，尚未发现例外的情况，即无胃的鱼类，即使中肠前端发育成像胃一样的囊袋，但在消化过程中也不会有产生酸的阶段。虽然肠道组织有很多用途，但是，中肠看来不能（也无必要）重复胃的功能。

一般来说，对食性与肠形态学的关系所作的大多数研究表明，这两者之间有很大联系。肠道对各种新食物、新环境和新的机遇适应能力很强。这种多方面的适应性在一些实例中都已有证实。如一个属的鱼能适应新的生境，并形成新的索饵方式和消化过程以利用原来尚未经利用的食物资源，而这一切只花了相当短的时间即能做到。

与此同时，对新食物的适应又有着严重的限制因素。只要在鱼类的生活中，在水中游动是其最重要的生活方式，体型的任何变化，如胃增大或中肠加长而使内脏鼓起，必然会妨碍鱼类的游动。摄食活动不得干扰鳃的呼吸功能，反之亦然。总之，真骨鱼类的内脏结构已非常紧凑，因此，消化系统发生任何重大改变都会要求其他许多系统作出相当的变动。也许最好概括为真骨鱼类的肠道的形态和功能与其食物资源之间关系密切。最后的分析是，只有通过肠道获得和吸收足够的食物和能量时，所有其他的生命过程才能继续起作用。

3 肠的解剖学和普通生理学

3·1 肠的功能性解剖学

鱼的口咽腔显示了捕捉、含咬住和分选食物等多方面的适应能力，它可将食物送入食道或者在使之进入胃之前加以控制。下面将讨论可能与消化作用有关的两个部分。

遮目鱼的鳃腔背部每一侧都有鳃上器官。这些器官不是由盲囊，就是由复杂的呈螺旋线状的导管组成。这类器官可见于低级真骨鱼类中相对来说不相关联的几个科，并且显然与摄食的食物种类有关。那些具有简单导管的鱼类都取食大型浮游生物，而具有较粗导管的鱼类取食小型浮游生物。虽然其作用尚不清楚，但是，设想这很可能是为了要把浮游生物集中起来。

鲤鱼是极好的例子，它们无下颌齿用于咀嚼。鲤科和鳅科鱼类有咽齿，虽然其他许多种的鱼，其鳃弓的一些部位在一定程度上也能将食物磨碎。鲤鱼鳃弓的下端肌系十分发达，有两对交错对插的牙齿可将取食的植物磨碎，然后吞下。磨碎可以将植物磨成细小的颗粒，消化酶可以很好地附着在上面。

许多鱼在咀嚼时同时能分泌粘液。这在摄食磨碎的食物时显然是有些好处的。虽然很容易使人联想到这种分泌物与唾液相同，但粘液中没有表现出酶的活性，因此，粘液只能部分地与唾液相比较。

鱼类食道在大多数情况下，短而宽，居于口腔与胃之间。味蕾通常在粘膜细胞上。据认为淡水鱼的食道肌肉软之海水鱼的长（也许更发达一些），这大概是因为要将食物中的水分尽可能多地挤出去而有利于渗透调节作用所致（海鱼除了摄食外还饮进海水，而淡水鱼则必须排出多余的水）。

鳗鲡属（Anguilla）的食道与一般的不一样，长而窄，当鱼在海水中游动时，在吸入的海水到达胃之前能起到稀释作用。一般海鱼肠道的渗透调节作用与消化作用可能发生的矛盾则将在后面讨论（参阅第3·5部分）。

鱼胃的构型可分为四种：①胃直而腔大，如狗鱼Esox；②呈U型，腔大，如鲑Salmo、白鲑Coregonus、鲱Clupea；③呈丫型，丫的底部有一盲囊，如鲱Alosa以及鳗鲡属；④无胃，如鲤科、鱊科、鱈、𫚥虎鱼、鮨、鸚嘴鱼及其他许多种鱼，有一些科仅只是其中一个属的鱼是无胃的。

不论哪一种构型的胃，其具体优点主要在于胃的形状便于容纳所摄入的食物。取食泥土或其他小粒食物的鱼类只需小胃即可。另一个极端是，丫型的胃看来特别适于容纳大型捕获物，必要时还可向后延伸而不会干扰肠系膜或其他器官的附着体。不管构型怎样，胃的功能都是相似的，产生盐酸、酶和胃蛋白酶。

食物从胃进入中肠是受括约肌、幽门的控制。鱼类幽门的控制作用尚未得到证实，但是，

现在最好的假设是，鱼类幽门的控制作用与高等脊椎动物的相似。幽门的发育程度随品种而异，其原因尚不清楚，而有一些品种甚至无幽门。在后一种情况下，胃附近的肌肉就接替这种功能，可能还包括依靠粗糙的内壁起到一定的磨碎作用。在那些无胃的鱼类，没有幽门，食道括约肌起着阻止食物从肠道倒回的作用，也就是说，在无胃和无幽门的鱼类，中肠是直接与食道相连接的。中肠的消化过程除了在组织学上作过研究（参阅第4节有关酶的叙述部分）以外，未作广泛的研究，但就目前所知，与高等脊椎动物相似。中肠内是微碱性，含有来自胰脏和肠壁的酶，以及肝脏的胆汁。这些酶作用于三类食物—蛋白质、脂质和碳水化合物，但象鲑类这些掠食者却可能大多缺少糖酶。附着于中肠前端的幽门垂很受重视，因为它在解剖学及分类学上具有重大意义。组织学上的检查证明，幽门垂的结构及所含的酶与中肠的前部相同。另一种意见认为，幽门垂可能与啮齿动物的盲肠一样，含有产生维生素B的细菌。在试验时，这种假设也并无事实根据。很明显，幽门垂有增加中肠的表面积的作用，而无更多的其他作用。食物如何进出往往是又长又细的盲囊（如鲑），这仍然是一个十分有趣的问题。

从大体解剖学的角度来看，中肠与后肠的界限常常是很小的，但从组织学角度来看，区别则比较明显。后肠中除了粘膜细胞以外，绝大多数的分泌细胞付缺。后肠的血液供应通常可与中肠后端相比，因此，吸收作用大概如中肠一样继续进行着。粪便的形成以及后肠的其他功能除了组织学以外，在其他方面的研究很少。

3·2 蠕动及其控制

蠕动包含着由肠壁中环形和纵向的肌肉层的收缩作用而引起的行进波，肠的内容物即随之移动。曾对隔离的鳟鱼的肠道做过这个系统的药理学研究，试验证实，存在着一个内在的神经网络控制着蠕动，胆碱能类的药物有刺激蠕动活动的作用，而肾上腺素能类药物则有抑制作用。食道和胃的外部也受着迷走神经（颅的X）的分支的支配。除了测定过胃的排空时间和整个食物通过时间以外，对真骨鱼类肠道中食物传动的有关细节至今尚未作过研究，虽然曾假设过大西洋鲑和家畜一样会出现肠道壅滞。

3·3 胃排空的时间及有关研究

所作的许多研究都与制定一份最适宜的饲养时间表有联系。这个时间表主要用于鲑鳟类，其中也包括一些其他养殖鱼品种。被认为与饲养量以及胃排空时间有关的变数有温度、季节、活动、体格大小、肠的容量、饱感和代谢率。一项比较一致的结果是，胃的排空率与时间或多或少呈几何级数（有时是直线）下降。较大的粉粒最初常常是但并不总是比小粉粒消化得快，所产生的胃蛋白酶和酸的数量多少与胃的膨胀程度呈正比。胃的活动也常随着胃的膨胀程度而

增加。随着温度下降，食欲衰退、消化速度变慢及所产生的分泌物也减少，但如果试验是在超过能适应的温度下进行的，分泌物也减少。食欲系指一次随意摄入的食量，看来与胃的膨胀成反比，虽然这并不说明食欲的全部现象。在胃排空以后，食量逐步增加持续几天，这说明其他的代谢机理或神经机理在起作用。有材料说明，有关红大麻哈鱼的胃排空时间、消化速度和温度的数据反映出这些根本的现象。直接比较不同的研究人员所取得的关于消化作用数据是困难的，因为所采用的鱼品种、食物及方法都不相同。

对于一次饲喂的饲料通过肠道直至饲料中不消化的部分作为粪便排泄出来时为止的全过程的时间，没有普遍测定过。在水温为 $23 - 26^{\circ}\text{C}$ 时鲤鱼的胃排空时间和食物通过的全过程时间约为12个小时，肠道在吃食约5小时后填得最满，约14小时后排空。通常是吃食后2-3小时排粪，排泄的是上次喂的饲料。如喂一次，吃食后24小时、48小时，甚至96小时才发现有粪便。因此，食物通过时间的差别很大，这可能与饲料的消化率有关系。Magnuson（1969年）认为，食物在鲤鱼体内通过的速度至少比已知的其他任何品种的鱼要快一倍。

如希望分析鱼类吃了一种特定的饲料后的粪便，那么饲料通过时间的重要性就变得十分明显。若希望等待肠完全排空后饲喂一种试验日粮，那只有空腹鱼的消化过程才是典型的。假如所饲喂的试验日粮是定时饲喂计划的一部分，就要对这种饲料进行标记以便于作适当的粪便分析。因此，这个问题就不像最初看上去那么容易。

3·4 消化和吸收

消化是使摄入的食物变成很小的或具有其他适宜特性的分子以便于吸收的过程，即通过肠壁进入血液。一般来说，这意味着，蛋白质水解成氨基酸或一些多肽链氨基酸，使可消化碳水化合物水解成单糖，使脂质成为脂肪酸和甘油。未被吸收的物质根据定义称作不可消化的，最终成为粪便排泄出来。消化率的范围：从葡萄糖为100%小到生淀粉为5%或者含大量纤维素（植物纤维）的植物物质为5-15%。大多数天然蛋白质和脂质的消化率为80%至90%。

消化是一种渐进的过程，从胃开始可能直至食物成为粪便从直肠排出为止。大多数的研究只是简单地把粪便和食物的蛋白质、脂质和碳水化合物的含量作一番比较。Smith和Love11（1973年）对斑点叉尾鮰作的消化研究表明食物通过肠的每一部分时蛋白质不断消化（和吸收）的情况（表1）。本研究中所采用的方法将在下面第4部分讨论。对从直肠和水中收集的粪便所作的比较也表明从肠道外不能回收全部粪便。绝大部分蛋白质在胃里消化，也有部分继续在肠道消化。

温度和pH对决定整个消化酶的作用起着主要作用（有关具体酶的细节参阅第4部分）。在高于或低于能适应的温度条件下，酶的数量下降，酶的活性（对于一定数量的酶来说）与温度的升降在很大幅度内成正比。

表1 斑点叉尾鮰的蛋白质表观消化率

饲料	胃	肠前段	肠后段	直肠	水槽
蛋白质 2.0%	61.6	65.4	75.0	80.9	96.7
蛋白质 4.0%	61.4	72.2	86.5	96.6	98.3

从 Smith 和 Lovell, 1973 年。

一般来说，酶的反应速率在温度升高时不断提高，即使温度升高到超过对一些品种来说是致死温度，仍继续提高直到酶在 50°C - 60°C 左右开始变质时为止。另一方面，酶作用的 pH 范围有限，常常低至 2 个 pH 单位。关于斑点叉尾鮰的数据在许多真骨鱼类中可能有代表性。胃中的酸浓度 (pH) 在 2 至 4 范围内，然后在紧接幽门下部变为碱性 (pH = 7-9)，在肠的前部略有下降，最高达到 8.6，最后在后肠接近中和 (Page 等, 1976 年)。无胃的鱼在消化过程中无产酸阶段。

真骨鱼胃的分泌部位看来有一种产生盐酸和酶的细胞。这与哺乳动物不同。哺乳动物有两种细胞，一种产生酸，另一种产生酶。真骨鱼类产酸大概与哺乳动物相同：NaCl 和 H₂CO₃，作用后产生 NaHCO₃ 和盐酸，血液是这两种物质的来源，然后大部分在肠内再次被吸收。一些品种的鱼没有胃，有一种可能的解释是，这种鱼生活在缺氯的环境中，为胃的活动提供大量氯离子，从生物能学角度来说这是不利的。除了酸和酶以外，胃壁还分泌粘液来保护胃使之不被消化掉。只要粘液产生的速度超过粘液被带走和被消化掉的速度，肠壁就能保住不被消化掉。当粘液产生的速度慢或不产生时，例如在肠道壅滞时，处于紧张状态中或死后，肠壁会被肠内本身的消化酶腐蚀或甚至穿孔。

中肠中有两个部位产生酶，即胰腺和肠壁。肠壁有简单的皱褶或脊突，这可能具有种属特异性。产生粘液和三种酶的分泌细胞在皱褶的深处发育，向脊突顶部（离肠腔最近的部位）移动，然后排出分泌物，胰腺细胞产生酶和碱性液体，通过胆管输送到中肠的前端。鱼类的胰腺管（和幽门前括约肌）的分泌作用的控制大约与哺乳动物的相同，但目前还没有有关真骨鱼类的资料。

食物通过肠道的实际情况随鱼品种和食物类型而异。鱼类，例如捕食较大型的动物的鲑鳟类消化时被捕食的动物一层层变小。只要胃壁与食物一接触，就产生一层粘液、酸和酶，进行胃的消化作用。食物只是在中肠液化，在形成粪便过程中再次变得有些固体化。商品饲料的颗粒看来也是这样处理的，即颗粒随时间的推移，逐渐变小，虽然已在吃食不久的鲑鳟类的胃中发现有适量的液化颗粒。在大海中捕获的太平洋大麻哈幼鱼的胃中含有处于不同溶解阶段的端足类浓稠浆液。那些食物中含有大量不能消化石砾的鱼，例如鲤鱼采食泥土和植物的混合物，很可能这些食物通过整个肠道，不论其外观或体积都变化极小。吃食微型生物的鱼，例如遮目

鱼吃进去的悬浮微粒，很可能在通过肠道时一直保持原来的形状不变。一般说来，似乎鱼吃进的食物的液化程度通常与所知的哺乳动物不同。

吸收可溶性食物可能是先从胃开始，但主要是由中肠吸收，在某种程度上后肠也可能吸收。哺乳动物是这样，但对鱼类的情况尚未加以研究。关于吸收的部位和机理除了从组织学上作了一些研究外，其他方面基本上没有研究。好几位组织学家查明鱼类在吃了脂质丰富的饲料以后肠道上皮细胞中有脂肪小滴。已描述了鲷吃食后周身循环中白细胞数量增加及脂肪小滴数量也有增加的情况（Smirnova, 1966年）。根据假设白细胞进入肠腔，吸收脂肪小滴，然后又回到血流。很明显，哺乳动物具有的内有淋巴导管（乳糜管）的绒毛，鱼类没有；虽然肠壁有一些皱褶和脊突可增加表面积。哺乳动物的乳糜管起着吸收乳化脂质小滴的主要途径的作用。真骨鱼类的淋巴系统包括延伸到肠壁的部分，但它在脂质吸收中的作用尚不了解。对各种氨基酸、肽和简单的碳水化合物的吸收研究不多，它们大概是通过肠的上皮扩散或穿过肠上皮转移入血流。显微镜工作者在肠腔对面的上皮细胞表面上所确定为刷状缘的组织现已经电子显微术澄清为微绒毛，即细胞膜上的亚细胞的指状突出物，其增大的表面积很可能参与吸收作用。

3·5 特种生热作用

消化了的食物，特别是蛋白质，即使吸收到血流之中，也不能充分为鱼类利用。氨基酸如用于生成新组织则可以吸收使用。不过如氨基酸氧化成能量，则首先必须发生脱氨基作用，这是需要投入能量的反应。这种称之为特种生热作用的过程，可在鱼的体外测试出来，鱼类一开始摄食时，氧消耗量增加，随后氮排泄量增长。

氨基酸脱氨基的比例随食物和鱼的环境而异。凡是由于温度低而不生长或饲喂处于维持水平或更低一些的鱼类，氨基酸大部分脱氨基或全部脱氨基。鱼类凡是在高温下饲养或活动频繁，代谢率同样也很高。另一方面，生长迅速，吸收高蛋白的鱼，消化了的蛋白质脱氨基的比例也比较少，虽然脱氨基的氨基酸绝对量仍大得足以产生相当大的特种生热作用。脱氨基的能量不一定来自氨基酸，但是，如有可能将首先来自碳水化合物或脂肪。因此，鲑类的水产养殖学家很久以前就发现在日粮中采用有限数量的廉价的碳水化合物的这种“节约蛋白质”的做法既可降低饲料费用，又可做到使鱼生长达到所期望的水平。对这种采用脂质节约蛋白质的做法看来研究得还很少。可以做到使特种生热作用的费用尽可能降低，但完全不花钱是不可能的。

3·6 渗透调节作用与消化之间的关系

渗透调节作用的研究人员和消化作用的研究人员极少相互注意对方的数据。海鱼吸入大量的海水（pH值8·5左右，为相当好的缓冲液），而大多数鱼胃消化需要的pH值为4或更低

一些。如果整个胃里灌满了海水，要使海水刚好酸化，所需盐酸的数量很大。在胃呈丫型的鱼类，海水可以直接从食道进入幽门，只经过胃表面的一小部分。如果消化功能主要是接触消化，那么消化作用就可以与渗透调节作用大体上分开。另一方面，发现海水中的鲑鱼的胃里装满着液体稠浆，这会阻碍消化作用与渗透调节作用分开。在这种情况下，很可能消化作用和海水的吸入交替进行，虽然也观察到，鱼胃似乎一直不停地进食，因此没有时间吸进海水。

海水的 pH 对于肠的消化作用不会有什么问题或根本没有问题。肠里面盐度太高可能会超过一些酶可以起作用的范围，从而降低消化率。不过，胃（鳗鲡为食道）在渗透调节作用方面的功能之一是稀释不断吸入的海水直至稀释到相当于血液的克分子渗透压浓度为止，从而保护肠道。

肠的渗透调节作用的最后产物是由镁和其他二价离子组成的直肠液，其总浓度与血液的相同。从对鳞片损失所作的研究得到的初步数据表明，血液中镁达到有毒水平时即发生死亡。镁含量高的可能原因是肠停止蠕动，致使直肠液积累，镁离子被再次吸收，而不是被排泄掉。

因此，消化作用与渗透调节作用的关系非常之密切，一个系统中出现的问题可能会破坏另一系统的功能。至于鱼类在正常情况下究竟怎样避免这些问题，基本上还不了解。

4 酶与其他消化分泌物的特性

任何生物消化某种物质的能力主要取决于是否有适当的酶，然后取决于这种酶能起作用所需的条件是否存在。下面将对酶及根据酶所在部位的必要条件加以阐述。

4·1 口腔和食道的消化作用

大多数真骨鱼类的口腔的表面坚硬，人们无法企望它能产生任何种分泌物。然而，许多品种的鱼用咽头齿或类似的结构咀嚼也会产生粘液。迄今，对一些种类的鱼的粘膜所作的酶活性试验，结果都为阴性。同样，对食道粘液细胞所作的组织学检查表明不含有任何酶粒，虽然有报告报道，一些鱼的食道后端有像胃一样的分泌细胞。

4·2 鱼胃的消化作用

胃蛋白酶是包括鱼类在内的各种脊椎动物的主要胃酶。据报道，一些品种最大解胱本领的最适 pH 如下：

- (1) pH 2 - 狗鱼，高眼鲽；
- (2) pH 3 - 4 - Ictalurus；