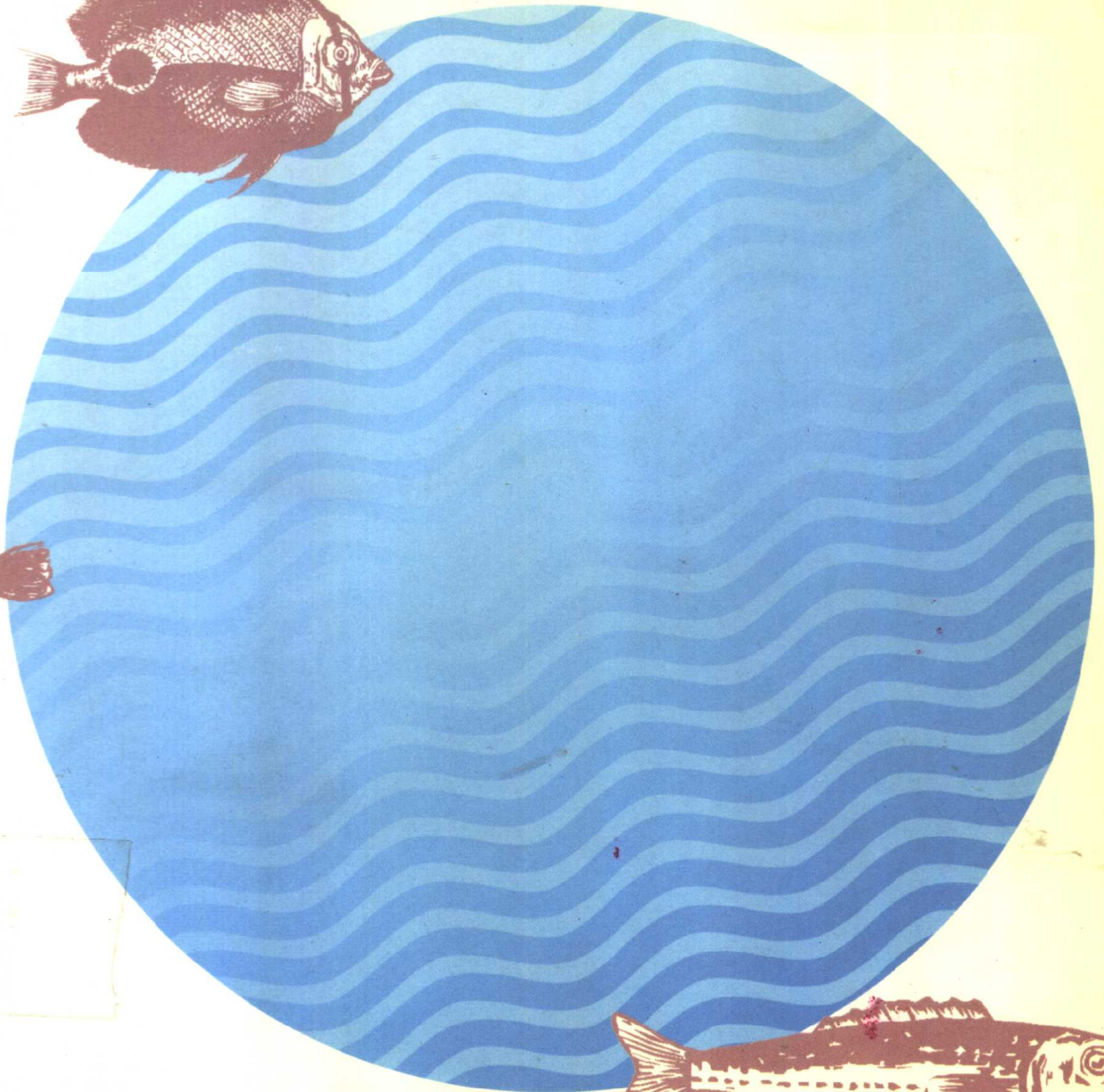
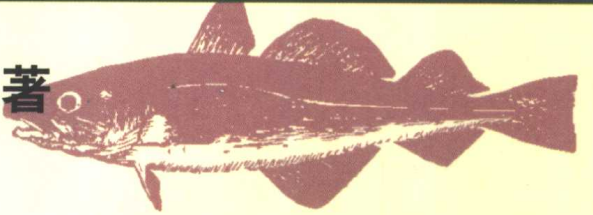
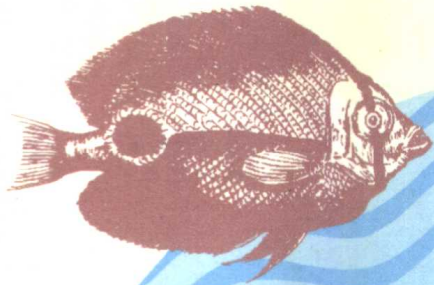


鱼类生理学

林浩然 编著



广东高等教育出版社

鱼类生理学

林浩然 编著

广东高等教育出版社

·广州·

内 容 提 要

本书收集与综合当前鱼类生理学的研究成果,系统介绍鱼类在不同的环境条件下身体各个系统的生理功能特点和变化情况,并和鱼类养殖生产实际紧密联系。全书包括营养生理、消化生理、呼吸生理、血液和血液循环生理、排泄和渗透压调节、生殖生理、内分泌生理、神经生理、感觉器官及其生理功能等9章,约43万字,插图150多幅。内容充实而新颖,理论性与应用性兼顾,适合于综合性大学、农业、水产和师范院校生物学科高年级本科生和研究生学习与参考,亦可供中学与中专生物学与水产养殖教师以及农业、动物、水产、环保、生物工程、医药等方面的研究人员和科学技术工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

鱼类生理学/林浩然编著. —广州:广东高等教育出版社,1999.7
ISBN 7-5361-2318-3

I. 鱼… II. 林… III. 鱼类-生理学 IV. Q959.405

中国版本图书馆 CIP 数据核字(98)第 27078 号

广东高等教育出版社出版发行

各地新华书店经销

韶关新华印刷厂印刷

787毫米×1092毫米 16开本 19印张 430千字

1999年7月第1版 1999年7月第1次印刷

印数:1~1000册

定价:28.00元

前 言

鱼类生理学是动物生理学或者比较动物生理学的一个重要分支学科,亦是一门正在蓬勃发展的新兴学科;不仅在学术理论方面有重要意义,而且和环境保护、医药卫生、生物工程等方面有密切联系,特别是对鱼类捕捞和养殖生产的发展有广阔的应用前景。近二三十年来,国外特别是欧美和日本的鱼类生理学研究有很大发展,继60年代初英国的 M. E. Brown 编辑出版《鱼类生理学》(The Physiology of Fishes)(上、下册)之后,从60年代末开始,加拿大的 W. S. Hoar 和 D. J. Randall 又编辑出版了一系列的《鱼类生理学》(Fish Physiology),至今已经出版14卷,据悉还将陆续出版到近20卷左右,综合和评述到本世纪末鱼类生理学的主要研究成果。我国鱼类生理学的研究进展比较缓慢,发表的论著亦不多,和国外相比有很大差距,很有必要在今后加强这方面的教学、科学研究和人才培养。

本人于1979—1981年在加拿大不列颠哥伦比亚大学(University of British Columbia)动物学系 W. S. Hoar 教授与 D. J. Randall 教授的实验室和阿尔伯特大学(University of Alberta)动物学系 R. E. Peter 教授的实验室进修鱼类生理学并开展这方面的研究工作;回国后于1982年4—6月和 D. J. Randall 教授一起在中山大学举办了一期鱼类生理学短期讲习班,有全国各地的40多位学者参加;并编写《鱼类生理学专题》讲义,概括介绍当时鱼类生理学主要领域的研究进展。在此基础上,从1984年起我们在中山大学动物学专业鱼类学选课组的本科生和鱼类生理学研究方向的研究生中开设了鱼类生理学课程及实验,编写了《鱼类生理学》和《鱼类生理学实验技术和方法》的讲义。在近10年的教学实践中,鱼类生理学的讲义曾两次进行修改和补充,力求内容的充实和完善;我的研究生与同事彭纯、张梅丽和林信伟曾分别参加第一章到第四章的部分修改工作。

近年来,一些综合性大学和师范院校的生物学专业和动物学专业,海洋大学、水产院校和农业院校的水产专业和养殖专业等都陆续开设了鱼类生理学的课程,其中有些院校的研究生亦修读鱼类生理学。为了满足当前教学、科学研究和人才培养的需要,促进我国鱼类生理学的发展,我参照近几年我们研究工作的进展,今年对鱼类生理学讲义再一次进行修订和补充,增加了“神经生理”和“感觉器官及其生理功能”两章,使内容较为全面与完整;并得到中山大学和广东高等教育出版社的热心支持与协助而顺利出版发行。我希望这本书能成为我国学习与研究鱼类生理学的同行们有用的教材和参考书。

在本书编写与出版过程中,我校陈练茜同志整理与打印稿件,梁莉明同志绘制插图,广东高等教育出版社责任编辑张翠君同志统编全书,特在此对她们的辛勤劳动表示衷心感谢!

限于本人的水平和时间关系,书中缺点和错漏之处在所难免,希望广大读者和有关专家给予批评指正。

中山大学生命科学院

林浩然

1998年9月30日

目 录

第一章 营养生理	(1)
第一节 蛋白质	(1)
一、必需氨基酸及其需要量	(1)
二、蛋白质需要量	(5)
三、蛋白质的营养价值	(6)
四、食物能量与蛋白质利用的关系	(9)
五、蛋白质的代谢	(10)
六、食物蛋白质的来源	(11)
第二节 脂类	(12)
一、鱼体脂肪酸组成及其特点	(12)
二、必需脂肪酸的需要量	(14)
三、必需脂肪酸在鱼体的代谢和机能	(16)
四、食物中脂肪的适宜含量	(17)
第三节 糖	(17)
一、糖元的利用	(18)
二、糖异生作用	(19)
三、食物中糖的适宜含量	(20)
第四节 维生素	(21)
一、水溶性维生素	(22)
二、脂溶性维生素	(27)
第五节 矿物质	(28)
第六节 亲鱼和幼鱼饵料	(31)
一、亲鱼饵料	(31)
二、幼鱼饵料	(31)
参考文献	(33)
第二章 消化生理	(35)
第一节 消化器官的构造	(35)
一、消化道	(35)
二、消化腺	(36)
第二节 消化液和消化酶	(37)
一、胃液和胃消化酶	(37)
二、胰液和胰消化酶	(38)
三、胆汁	(39)
四、肠液	(40)

五、消化液分泌的调节	(40)
六、消化酶的分泌与鱼类食性及习性的关系	(42)
七、肠道中的微生物	(43)
第三节 消化和吸收	(44)
一、消化	(44)
二、吸收	(44)
三、消化吸收率	(46)
第四节 消化道的运动	(47)
一、消化道的神经支配	(47)
二、消化道的运动方式	(48)
三、消化道运动的调节	(50)
参考文献	(54)
第三章 呼吸生理	(56)
第一节 代谢水平和氧与二氧化碳的交换	(56)
一、氧摄取量或耗氧量	(57)
二、二氧化碳产生量	(65)
第二节 鳃的构造和机能	(66)
第三节 氧和二氧化碳在血液中的运送	(73)
一、氧在血液中运输	(75)
二、二氧化碳在血液中运输	(79)
参考文献	(81)
第四章 血液和血液循环生理	(82)
第一节 鱼类的血液	(82)
一、血液的组成成分	(82)
二、红细胞	(83)
三、白细胞	(84)
四、血小板	(85)
五、血浆的成分	(85)
六、血液的凝固	(86)
七、溶血	(87)
第二节 鱼类心血管系统的特点	(87)
第三节 心脏的构造及生理特性	(88)
一、心脏的构造	(88)
二、鱼类心脏活动的调节	(91)
第四节 鳃的血液循环	(94)
第五节 身体的血液循环	(99)
一、心脏输出量	(99)
二、血量	(100)

三、血液的分布	(101)
四、身体血液循环的调节	(102)
第六节 对缺氧和运动的生理反应	(103)
一、缺氧	(103)
二、运动	(105)
参考文献	(107)
第五章 排泄和渗透压调节	(109)
第一节 肾脏的排泄和渗透压调节	(110)
一、鱼类肾脏的结构	(110)
二、尿的形成与肾脏的排泄	(112)
三、肾脏的渗透压调节作用	(116)
第二节 鳃的排泄与渗透压调节	(119)
一、鳃上皮结构	(119)
二、鳃的排泄作用	(121)
三、鳃的渗透压调节作用	(122)
四、鳃上皮离子转运的机理	(124)
第三节 鱼类在淡水和海水中的渗透压调节	(127)
一、由淡水进入海水的调节	(128)
二、由海水进入淡水的调节	(132)
第四节 酸碱调节	(134)
一、稳定状态的酸碱调节	(134)
二、应激状态的酸碱调节	(139)
参考文献	(144)
第六章 生殖生理	(146)
第一节 生殖周期	(146)
第二节 鱼类的下丘脑和脑垂体	(148)
一、下丘脑	(150)
二、神经垂体	(152)
三、腺垂体	(153)
第三节 鱼类的促性腺激素(GtH):结构和功能	(158)
第四节 鱼类促性腺激素(GtH)分泌活动的调节机理	(164)
一、促性腺激素释放激素(GnRH)	(164)
二、促性腺激素释放的抑制因素(GRIF)	(174)
三、类固醇性激素对 GtH 分泌的反馈作用	(179)
四、促性腺激素分泌的周期性	(181)
五、环境因素对促性腺激素分泌的影响	(183)
第五节 鱼类性腺的构造和机能	(185)
一、性腺发育成熟的基本过程	(185)

二、GH 促使性腺发育成熟的作用	(188)
第六节 鱼类的性类固醇激素	(190)
一、性类固醇激素生成的组织	(190)
二、性类固醇激素在鱼类生殖中的作用	(193)
第七节 鱼类的性外激素和生殖行为	(196)
一、和生殖行为有关的性类固醇激素	(197)
二、第二性征	(197)
三、性外激素	(198)
四、生殖行为	(199)
参考文献	(202)
第七章 内分泌生理	(205)
第一节 鱼类内分泌系统的特点	(205)
第二节 脑垂体	(207)
一、神经垂体	(207)
二、腺垂体	(209)
第三节 甲状腺	(221)
第四节 鳃后体和钙的调节	(225)
第五节 胰岛和胃肠激素	(227)
第六节 肾上腺髓质——嗜铬组织	(229)
第七节 肾上腺皮质——肾间组织	(231)
第八节 尾下垂体	(233)
第九节 松果体	(235)
第十节 其他	(238)
参考文献	(240)
第八章 神经生理	(242)
第一节 鱼类神经系统的发生和分化	(242)
第二节 中枢神经系统	(245)
一、脑的机能	(245)
二、脊髓的机能	(250)
第三节 外周神经系统	(251)
一、脑神经	(251)
二、脊神经	(253)
第四节 自主神经系统	(254)
参考文献	(258)
第九章 感觉器官及其生理功能	(259)
第一节 化学感受器	(259)
一、嗅觉器	(259)
二、味觉器	(261)

三、一般的化学感觉	(263)
四、化学感受的生物学意义	(263)
第二节 机械感受器	(264)
一、触感受器	(264)
二、侧线器官	(265)
第三节 听觉器	(267)
一、内耳的构造	(267)
二、内耳的功能	(269)
第四节 光感受器	(272)
一、鱼类眼睛的构造	(272)
二、鱼类眼睛的功能和视觉能力	(274)
第五节 发电器官和电感受器	(278)
一、发电器官	(278)
二、电感受器	(281)
第六节 其他	(285)
一、温度的感受	(285)
二、茂氏细胞	(285)
三、气鳔	(286)
四、抗冻蛋白	(290)
参考文献	(293)

第一章 营养生理

自从发现维生素和微量元素,以及阐明必需氨基酸和脂肪酸之后,人们对动物的营养开始有了实质性的了解。由于人口增长引起对食物需要量的增加,也由于鱼类自然资源的减少,鱼类养殖正日益受到重视。充足的食物是鱼类快速生长的基础,因此也关系到养殖的成败。为了提供鱼类生长所需要的食物,就必须深入了解它们的营养需要。过去的研究主要集中在鲑鳟鱼类,近年来对其他鱼类,特别是鲤科鱼类也有不少的研究。本章以这两科鱼类为主要例子,对鱼类各种营养成分,特别是蛋白质、脂肪、糖类、维生素和矿物质的主要作用及其需要量等作一介绍。

第一节 蛋白质

蛋白质是食物的组分。食物蛋白质具有三方面的基本功能:维持正常的组织机能;补充损耗组织;形成新的蛋白质以维持鱼体的生长。

一、必需氨基酸及其需要量

氨基酸是组成蛋白质的基本成分。根据鱼体能否合成而区分为必需氨基酸(essential amino acids)和非必需氨基酸(non-essential amino acids)两类。必需氨基酸在鱼体内不能合成,必须靠食物提供;非必需氨基酸在鱼体内可以通过生化过程合成而得到。

1. 必需氨基酸的确定

确定必需氨基酸的经典方法是应用 Halver 设计的试验饵料进行投喂实验。这种试验饵料以酪蛋白-明胶的氨基酸组分为模式,含 18 种高纯度的氨基酸。实验时,将试验饵料中的某种氨基酸除去,代之以等量的 α -纤维素粉,然后将长期投喂缺少某种氨基酸饵料与投喂氨基酸齐全的试验饵料的鱼的生长情况进行比较,便可确定哪种氨基酸为鱼体生长所必需。用这种方法, Halver 成功地确定了大鳞大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytscha*)的必需氨基酸。图 1-1 比较了投喂缺乏精氨酸饲料和试验饵料后大鳞大麻哈鱼的生长情况。投喂氨基酸齐全的试验饵料后,鱼体重日渐上升;而投喂缺乏精氨酸饵料后,鱼的体重没有明显变化。这就说明食物中的精氨酸对鱼的生长是必不可少的,因此是必需氨基酸。投喂缺乏组氨酸、异亮氨酸、亮氨酸、赖氨酸、蛋氨酸、苯丙氨酸、苏氨酸、色氨酸或缬氨酸的饵料后,鱼的生长情况也与投喂缺乏精氨酸饵料的相似,如表 1-1 所示。说明这 10 种氨基酸都是大鳞大麻哈鱼的必需氨基酸。

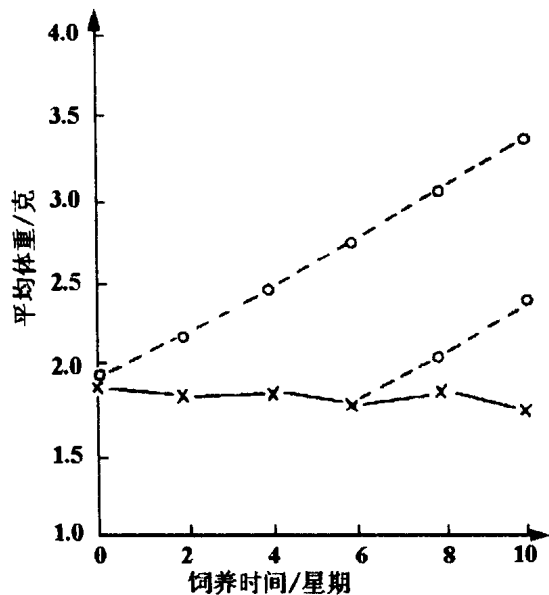


图 1-1 投喂缺乏精氨酸饵料的和投喂氨基酸齐全的试验饵料的大鳞大麻哈鱼生长情况的比较(参考 J.E. Halver)

—: 投喂缺乏精氨酸饵料的鱼;
 - - - -: 投喂试验饵料的鱼

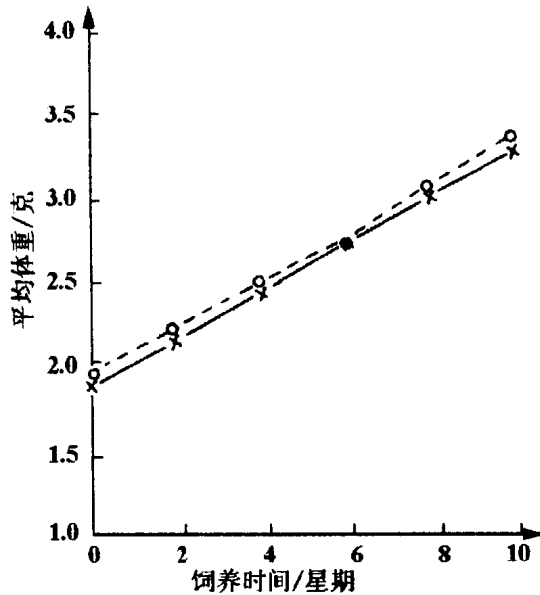


图 1-2 投喂缺乏胱氨酸饵料的大鳞大麻哈鱼和投喂氨基酸齐全的试验饵料的大鳞大麻哈鱼生长情况的比较(参考 J.E. Halver)

—: 投喂缺乏胱氨酸饵料的鱼;
 - - - -: 投喂试验饵料的鱼

表 1-1 投喂缺乏各种必需氨基酸饵料的大鳞大麻哈鱼生长情况

饵料	实验前 体重/克	两周后 体重/克	四周后 体重/克	六周后 体重/克	八周后 体重/克	十周后 体重/克
缺乏精氨酸	1.88	1.84	1.86	1.76	1.84	1.71
缺乏组氨酸	1.88	1.99	2.03	2.01	1.91	1.80
缺乏异亮氨酸	1.88	1.93	1.93	1.88	1.84	1.59
缺乏亮氨酸	1.91	1.86	1.90	1.68	1.63	1.42
缺乏赖氨酸	1.87	1.94	1.96	1.86	1.86	1.81
缺乏蛋氨酸	1.88	2.00	2.05	1.99	1.83	1.82
缺乏苯丙氨酸	1.96	2.11	2.09	2.07	1.96	1.87
缺乏苏氨酸	1.90	1.98	1.96	1.95	1.97	1.97
缺乏色氨酸	1.92	1.93	1.96	1.94	1.86	1.77
缺乏缬氨酸	1.93	2.00	2.05	1.97	1.94	1.78

引自 Fish Nutrition (J.E. Halver)

图 1-2 显示投喂缺乏胱氨酸的饵料和氨基酸齐全的试验饵料后大鳞大麻哈鱼的生长曲线。投喂两种饵料的鱼体重都增加,生长情况相似。由此说明食物中的胱氨酸对鱼体的生长并非必不可少,鱼体可以通过合成过程而得到胱氨酸,所以它是非必需氨基酸。其他几种氨基酸,如丙氨酸、天冬氨酸、谷氨酸、甘氨酸、脯氨酸、丝氨酸和酪氨酸的实验结果与胱氨酸相似,它们对鱼体生长没有明显的影响。如表 1-2 所示。

Cowey 等使用放射性同位素标记的方法来确定必需氨基酸。给试验鱼注射¹⁴C 标记的葡萄糖,约经 6 天检测排出 CO₂ 的放射性后,将鱼杀死取肌肉样品,分离组织蛋白并水解,将组成蛋白质的氨基酸分离提纯并测定其放射性程度。具有放射性的氨基酸是鱼体以自身已具备的物质合成的,不是必要的食物成分,因此是非必需氨基酸;不具放射性的氨基酸不是在鱼体中合成,而是直接从食物中得到的,为必需氨基酸。

表 1-2 投喂缺乏各种非必需氨基酸的饵料后大鳞大麻哈鱼的生长情况

饵 料	实验前 体重/克	两周后 体重/克	四周后 体重/克	六周后 体重/克	八周后 体重/克	十周后 体重/克
试验饵料	2.00	2.26	2.48	2.78	3.10	3.42
缺乏丙氨酸	1.90	2.13	2.40	2.65	2.97	3.23
缺乏天冬氨酸	1.92	2.16	2.47	2.76	3.07	3.46
缺乏胱氨酸	1.90	2.14	2.45	2.73	3.03	3.28
缺乏谷氨酸	1.93	2.22	2.56	2.86	3.23	3.52
缺乏甘氨酸	1.89	2.11	2.47	2.83	3.11	3.33
缺乏脯氨酸	1.91	2.11	2.39	2.76	3.01	3.29
缺乏丝氨酸	1.94	2.18	2.49	2.83	3.13	3.44
缺乏酪氨酸	1.92	2.16	2.51	2.70	2.98	3.31

引自 Fish Nutrition (J. E. Halver)

用上述方法对各种鱼类所进行的研究表明,鱼类的必需氨基酸是精氨酸、组氨酸、异亮氨酸、亮氨酸、赖氨酸、蛋氨酸、苯丙氨酸、苏氨酸、色氨酸和缬氨酸。这与其他高等脊椎动物是相似的。表 1-3 归纳了这方面的研究资料。

表 1-3 具有相同的 10 种必需氨基酸的鱼类

种 类	参考文献
大鳞大麻哈鱼 (<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>)	Halver(1975)
红大麻哈鱼 (<i>Oncorhynchus nerka</i>)	Halver 和 Shanks(1960)
鲤鱼 (<i>Cyprinus carpio</i>)	Nose 等 (1974)
斑点鲷 (<i>Ictalurus punctatus</i>)	Dupree 和 Halver(1970)
日本鳗鲡 (<i>Anguilla japonica</i>)	Nose(1976)
太平洋拟庸鲷 (<i>Pleuronectes platessa</i>)	Cowey 等 (1970)
舌鲷 (<i>Solea solea</i>)	Cowey 等 (1970)
尖吻鲈 (<i>Dicentrarchus labrax</i>)	Metuiller 等 (1973)
罗非鱼 (<i>Tilapia zillii</i>)	Mazid 等 (1978)

2. 必需氨基酸需要量

测定必需氨基酸需要量的方法是以 Halver 等设计的试验饵料为基础。试验饵料含有少量的完全蛋白(酪蛋白或明胶)和大量的结晶氨基酸。测定某种必需氨基酸的需要量

时,用一组含有该氨基酸不同浓度的试验饵料投喂鱼,求得氨基酸含量与鱼体生长的对应关系。能使鱼体达到最佳生长的最低食物氨基酸含量,就是这种鱼对该氨基酸的需要量。用这种方法测定了几种鲑鳟鱼类对 10 种必需氨基酸的需要量。

表 1-4 列出了几种鱼类的必需氨基酸需要量,并和哺乳类的代表动物鼠以及鸟类的代表动物鸡作比较。由表可见,鱼类的精氨酸需要量大大高于鼠,而与鸡相似。这是因为哺乳类中 75% 的精氨酸来自尿素循环,而鱼和鸟的尿素循环很不发达。从总的氨基酸需要量来看,鱼类比哺乳类高两倍多,比鸟类高一倍多。实际上,鱼类的蛋白质净氮保留量并不比哺乳类多,因此,它们之间氨基酸的分解代谢可能有明显不同。

表 1-4 几种鱼类的必需氨基酸需要量及其与鼠和鸡的比较^d

氨基酸	大鳞大麻哈鱼	虹 鳟	日本鳟	鲤 鱼	鼠	鸡
精氨酸	2.4(6.0/40)	1.40(3.5/40)	1.7(4.0/42)	1.6(4.3/38.5)	0.2(1.5/13.19)	1.1(6.1/18)
组氨酸	0.7(1.8/40)	0.64(1.6/40)	0.8(1.9/42)	0.8(2.1/38.5)	0.4(3.0/13.19)	0.3(1.7/18)
异亮氨酸	0.9(2.2/41)	0.96(2.4/40)	1.5(3.6/42)	0.9(2.5/38.5)	0.5(3.8/13.19)	0.8(4.4/18)
亮氨酸	1.6(3.9/41)	1.76(4.4/40)	2.0(4.8/42)	1.3(3.3/38.5)	0.9(6.8/13.19)	1.2(6.7/18)
赖氨酸	2.0(5.0/40)	2.12(5.3/40)	2.0(4.8/42)	2.2(5.7/38.5)	1.0(7.6/13.19)	1.1(6.1/18)
蛋氨酸	0.6(1.5/40) ^a	0.27(1.8/40) ^a	0.9(2.1/42) ^a	0.8(2.1/38.5) ^a	0.6(4.6/13.19)	0.8(4.4/18)
苯丙氨酸	1.7(4.1/41) ^b	1.24(3.1/40) ^b	1.2(2.9/42) ^b	1.3(3.4/38.5) ^c	0.9(6.8/13.19)	1.3(7.3/18)
苏氨酸	0.9(2.2/40)	1.36(3.4/40)	1.5(3.6/42)	1.5(3.9/38.5)	0.5(3.8/13.19)	0.6(3.3/18)
色氨酸	0.2(0.5/40)	0.20(0.5/40)	0.4(1.0/42)	0.3(3.8/38.5)	0.2(1.5/13.19)	1.2(1.1/18)
缬氨酸	1.3(3.3/40)	1.24(3.1/40)	1.5(3.6/42)	1.4(3.6/38.5)	0.4(3.0/13.19)	0.8(4.4/18)
总计	12.3(30.5/40)	11.19(29.1/40)	13.5(32.3/42)	12.1(34.7/38.5)	5.6(42.4/13.19)	9.2(45.5/18)
说明	a. 在胱氨酸存在的情况下测定; b. 在酪氨酸存在的情况下测定; c. 在缺少酪氨酸的情况下测定; d. 数据以 100 克干食物含多少克氨基酸表示,括号内分母为 100 克食物中的蛋白质克数,分子为 100 克蛋白质中的氨基酸克数					

参考 C. B. Cowey 和 J. R. Sargent, 1979

必需氨基酸的需要量因鱼种类而异。如鳟对异亮氨酸、色氨酸和苏氨酸等含硫氨基酸的需要量比大麻哈鱼高,而对精氨酸的需要量却比较低;因此,配制饵料时应有相应的改变。可以采取适当的途径以各种不同的食物蛋白质组合来满足鱼类对必需氨基酸的需要。Cowey 等比较了大鳞大麻哈鱼的氨基酸需要量和几种蛋白质或蛋白质组合在食物中含量为 50% 时所提供的氨基酸含量,发现除蛋氨酸和苯丙氨酸外,这些蛋白质或蛋白质组合都能提供明显过量的必需氨基酸。对植物蛋白质氨基酸成分的研究发现,除了欠缺蛋氨酸和苯丙氨酸外,还缺乏赖氨酸。食物中如果有足够酪氨酸的话,苯丙氨酸的需要量可以降低。如日本鳟在食物中缺少酪氨酸时所测定的苯丙氨酸需要量是 2.2 克/100 克干食物,而当食物中有 2% 的酪氨酸时,苯丙氨酸的需要量可降低至 1.2%;鲤鱼在没有酪氨酸时需要 2.5% 的苯丙氨酸,当食物中有 1% 的酪氨酸时,则只需要 1.3% 的苯丙氨酸。此外,胱氨酸的存在也可以降低蛋氨酸的需要量,日本鳟在食物中有 1% 的胱氨酸

存在时,可以使蛋氨酸的需要量从 1.2% 降至 0.8%。出现这种情况的原因可能是:苯丙氨酸可以用来合成酪氨酸,蛋氨酸可以合成胱氨酸,当食物中缺少酪氨酸和胱氨酸时,则不必动用苯丙氨酸和蛋氨酸,从而使它们的需要量下降。

实际应用中,还可以在欠缺某种必需氨基酸的食物中添加这种氨基酸。但是,并非所有的鱼类都能利用这种添加的游离氨基酸。例如,在鲑科鱼类的食物中增加所欠缺的氨基酸能取得良好的生长效果,而幼鲤和美洲鲶鱼都不能利用游离的氨基酸。

食物中缺乏必需氨基酸一般会引起食欲降低,导致摄食减少,生长下降。在虹鳟中报道过缺乏色氨酸引起暂时性的脊椎侧凸、充血,脊柱周围和肾出现异常的钙质沉积等症状。但是,这方面的研究还不多。

二、蛋白质需要量

蛋白质需要量是指鱼体达到最适生长时所需要摄入的食物蛋白质含量。确定蛋白质需要量一般采用蛋白质梯度饲料法。就是说,配制能量充足,含有适宜脂肪酸、维生素和矿物质以及不同浓度蛋白质的饵料,进行一定时间的喂养实验。当食物蛋白质浓度由低到高增长时,鱼体重和体内蛋白质的含量随之增加;但当食物蛋白质增加到某一数值后,鱼体重和体内蛋白质的含量就不再继续增加。这一食物蛋白质数值就是蛋白质的需要量。Delong 等用这一方法首先测定了大鳞大麻哈鱼的蛋白质需要量,如图 1-3 所示,当食物蛋白质从 15% 增加到 40% 时,鱼体重随之增长,而当蛋白质从 40% 增加到 65% 时,鱼体重不但没有增加,甚至有下降的趋势;因此,大鳞大麻哈鱼的蛋白质需要量就是 40%。现在,对很多鱼类都进行类似的实验来测定蛋白质需要量。表 1-5 列出了其中一些研究结果。

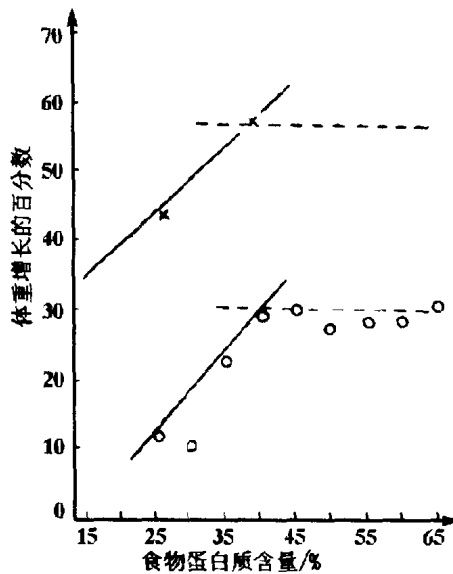


图 1-3 大鳞大麻哈鱼的蛋白质需要量(参考 J. E. Halver)
两条曲线分别表示两个不同的实验

蛋白质需要量随着鱼个体的变化或年龄的增长会有所改变。如幼鲑鱼需要 50% 的粗蛋白以维持鱼体的正常发育生长,而一龄鲑只需要 40% 的蛋白质。鲤鱼幼苗需要 43% ~ 47% 的蛋白质,未成熟的鲤鱼需要 37% ~ 42%,而成鱼和亲鱼只需要 28% ~ 32%。此外,环境温度也会影响鱼类对蛋白质的需要量。如大鳞大麻哈鱼在 10℃ 时需要 40% 的蛋白质,而当环境温度为 15℃ 时,其蛋白质需要量也上升至 50%。

表 1-5 各种鱼类的蛋白质需要量

种 类	食物蛋白质需要量/%	参考文献
大鳞大麻哈鱼	40	Delong 等(1958)
虹鳟	40 ~ 60	Satia(1974); Zeitoun 等(1976); Tiews 等(1976)
鲤鱼	38	Ogino 和 Saito(1970)
草鱼		
(幼苗, 0.15 ~ 0.20 克)	41 ~ 43	Dabrowska(1977)
(鱼种, 2.4 ~ 8.0 克)	22.7 ~ 27.6	林 鼎等(1980)
太平洋拟庸鲽	50	Cowey 等(1974)
日本鳊鲷	44.5	Nose 和 Arai(1972)
金头鲷	40	Sabaut 和 Luguët(1973)
真金鲷	55	Yone(1976)
黄尾	55	Takeda 等(1975)

三、蛋白质的营养价值

鱼体对食物蛋白质的利用程度与食物蛋白质的氨基酸组成、食物中的热能含量以及动物的生理状况有关。食物蛋白质越是能够满足动物对必需氨基酸的需要,它的利用率就越高,其营养价值也就越高。以下几种方法常用来评价鱼体对蛋白质的利用效率。

1. 蛋白质效率比(Protein Efficiency Ratio, PER)

蛋白质效率比是指鱼体摄入每克粗蛋白后所增加的体重。即

$$PER = \frac{\text{增加的体重(克)}}{\text{粗蛋白摄入量(克)}}$$

PER 与食物中蛋白质所占的百分比有关,即在一定的蛋白质含量时,PER 可以达到最大。PER 也随鱼的种类不同而异,甚至在同种鱼的个体大小之间(如成鱼和幼鱼)也有所不同。

2. 蛋白质净利用率(Net Protein Utilization, NPU)

尽管 PER 能反映出食物蛋白质的营养价值,但是它不能计算出用于维持和补充体蛋白的那部分蛋白质。蛋白质净利用率(NPU)能更好地反映出食物蛋白质的利用率。NPU 指摄入的蛋白质保留在体内的情况。计算公式如下:

$$NPU = \frac{B - B_k}{I} \times 100\%$$

式中, B 为投喂试验饵料的鱼总体氮, I 为氮的摄入量; B_k 为投喂无蛋白饵料的鱼的总体氮,即内源性的氮。因此, B - B_k 即为投喂蛋白质以后体内所增加的氮。

Ogino等用图1-4的装置测定了鲤鱼的NPU。试验装置包括三部分:1)养鱼水族箱,容纳试验鱼,每次一尾;2)试管,以一虹吸管和养鱼池相连,管内含氯仿做防腐剂,同时含氢氧化钠以沉淀粪便中的蛋白质;3)强酸性离子交换树脂与试管的出口相连,以吸

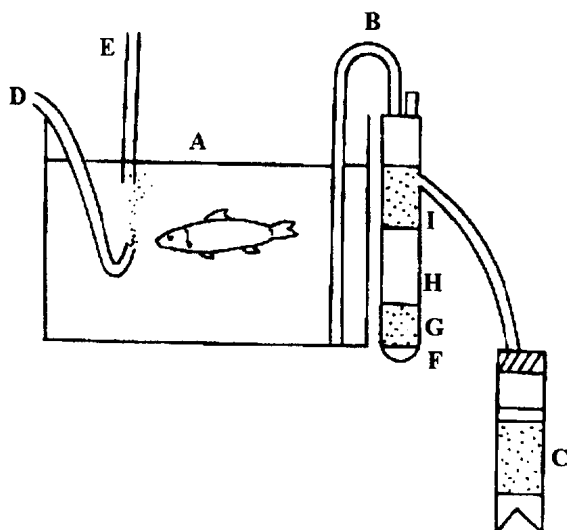


图1-4 测定鱼类蛋白质净利用率的试验装置(参考 C.Ogino)

A. 试验水族箱(36厘米×20厘米×27厘米);B. 收集粪便的试管;C. 离子交换树脂柱(5.5厘米×60厘米),溶解性含氮化合物;D. 充气管;E. 水源;F. 氯仿,作防腐剂用;G. 氧化铜,用以沉淀粪便中的蛋白质;H. 收集的粪便;I. 玻璃纤维

收尿中的氮。水流通过水池进入试管,然后进入离子交换树脂柱。试管收集了粪便,而离子交换树脂吸附了代谢产物,再分别测定这两者的含氮量。用该法测定的NPU可用下式表示:

$$NPU = \frac{I - (F - F_k) - (U - U_k)}{I} \times 100\%$$

式中, F 和 U 分别为投喂试验饵料的鱼粪便和尿中的氮; F_k 和 U_k 分别为投喂无蛋白饵料的鱼粪便和尿中的氮,即为内源性氮的失去量(endogenous nitrogen excretion)。内源性氮的失去量的测定比较困难。对鲤鱼用这种投喂无蛋白饵料后测定排出的氮量的方法,估算了鲤鱼的內源性氮的失去量是:20℃时为7.2毫克/(100克鱼·天)(实验鱼体重为78~370克);22℃时为14毫克/(100克鱼·天)(实验鱼体重为1.5~11.9克);27℃时为8.6毫克/(100克鱼·天)(实验鱼体重为133~215克)。由此可见,小鱼的內源性氮的失去量要比大鱼高,这可能是由于小鱼有较高的代谢率之故。此外,当实验鱼体大小相近时,环境温度升高,內源性氮的失去量也随之增加,这也可能是温度升高使鱼体代谢率加快所造成的。

如果內源性氮的失去量难以估算时,可以用表观蛋白质净利用率(Apparent NPU)表示:

$$\text{表观 } NPU = \frac{N_b - N_a}{N_i} \times 100\%$$

式中, N_i 为氮的总摄入量; N_b 和 N_a 分别为试验结束和开始时的总体氮。

3. 蛋白质的生物学价值(Biological Value, BV)

蛋白质的生物学价值是指实际吸收的蛋白质保留在体内的百分比。如果已知实际消化率(True Digestibility, TD)和实际 NPU, 则 BV 可表示为:

$$BV = \frac{NPU}{TD} \times 100\%$$

因为 $TD = \frac{I - (F - F_k)}{I}$, 分别把 TD 和 NPU 代入上式后就得到:

$$BV = \frac{I - (F - F_k) - (U - U_k)}{I - (F - F_k)} \times 100\% = \frac{B - B_k}{I - (F - F_k)} \times 100\%$$

同样, 当内源性氮无法校正时, 可以用表观生物学价值(apparent biological value, BV_a) 表示:

$$BV_a = \frac{\text{表观 NPU}}{\text{表观消化率}} = \frac{I - F - U}{I - F} \times 100\% = \frac{N_b - N_a}{I - F} \times 100$$

哺乳类在食物蛋白质含量很高时, 测定到的各种蛋白质营养价值总是很相近。例如, 当蛋白质含量为 40% 时, 在鼠类测定到的牛肉粉、酪蛋白和谷蛋白的净利用率很接近, 但当蛋白质含量为 10% 时, 这些蛋白质的净利用率就显示出差别。这是因为摄入高蛋白食物时, 除了个别完全缺乏某种必需氨基酸的蛋白质, 如明胶和玉米朊以外, 甚至蛋白质的营养价值较低, 也能满足鼠对必需氨基酸的需要量。但鱼类的情况并非如此。尽管食物蛋白质含量很高, 不同蛋白质也能显示出不同的营养价值。如鲤鱼在蛋白质含量为 43% 时, 酪蛋白和鱼粉的生物学价值比玉米粉高将近 1 倍; 太平洋鲑鱼在食物蛋白质含量为 40% 时, 从鱼体分离出来的蛋白质的表观利用率也比酪蛋白高近 1 倍。表 1-6 列出了一些研究资料, 从中可以看出不同蛋白质营养价值的差别。如前所述, 鱼类对必需氨基酸的需要量较之哺乳类高, 可能这就是造成鱼类摄入高蛋白时, 不同蛋白质仍能显示出不同营养价值的原因。此外, 从表 1-6 中还可以看到, 同一种蛋白质在不同鱼类也有不同的营养价值。这可能与鱼类对必需氨基酸需要量的差异有关。

表 1-6 几种蛋白质的营养价值

种类	蛋白质种类	食物蛋白质含量/(克/100克)	采用的测定方法	营养价值/%	参考文献
虹 鳟	酪蛋白	53.5	生物学价值(BV)	50.8	Nose (1971)
	鱼粉	37.2	生物学价值(BV)	44.5	Nose (1971)
	豆粉	35.3	生物学价值(BV)	25.0	Nose (1971)
鲤 鱼	酪蛋白	43	生物学价值(BV)	63	Ogino 和 Chen (1973)
	鱼粉	43	生物学价值(BV)	64	Ogino 和 Chen (1973)
	玉米粉	43	生物学价值(BV)	39	Ogino 和 Chen (1973)
太平洋鲑鱼	酪蛋白	40	表观蛋白质净利用率	13	Rumsey 和 Ketola (1975)
	酪蛋白 + 氨基酸	40	表观蛋白质净利用率	24	Rumsey 和 Ketola (1975)
	分离的鱼蛋白	40	表观蛋白质净利用率	24	Rumsey 和 Ketola (1975)

引自 C. B. Cowey 和 J. R. Sargent