



童裳亮 编著

# 鱼类生理学

学出版社

# 鱼类生理学

童棠亮 编著

科学出版社

1988

## 内 容 简 介

本书按鱼类的器官系统，比较全面而又深入地介绍了鱼类生理学的基本原理，以及这些原理在养殖和捕捞中的应用。全书共分21章，有插图100多幅。其主要内容有鱼类的中枢神经系统，感官系统，效应器（发光、发声、发电）系统，呼吸循环系统，消化、吸收、营养和生长，生殖和内分泌系统等。

本书可供从事鱼类养殖、捕捞方面工作的科技人员阅读，也可作为有关大专院校鱼类生理学的教学参考书。

## 鱼 类 生 理 学

童 炎 亮 编 著

责任编辑 吴爱珍

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1988年2月第一版 开本：787×1092 1/32

1988年2月第一次印刷 印张：10 3/4

印数：0001—2,550 字数：246,000

ISBN 7-03-000026-9/Q·7

定 价：2.55 元

## 前 言

鱼类生理学是从细胞、组织、器官、乃至从整体水平来研究鱼体机能的一门学科。研究鱼类生理不仅有助于了解脊椎动物的进化历程，而且能指导鱼类的养殖和捕捞。

鱼类属于低等的脊椎动物，是古代陆生脊椎动物的祖先。经过千百万年的进化，陆生脊椎动物的外部形态已和鱼类绝然不同，但它们的内部器官及其机能特点仍与鱼类有许多相似之处。例如，鱼类的中枢神经系统、血液和血液循环系统、消化和吸收系统、生殖和内分泌系统等均与哺乳动物的十分相似，只不过结构较为简单而已。研究鱼类的这些器官系统的结构与机能，不仅有助于了解它们在漫长的进化过程中的演变，而且有助于理解高等脊椎动物的器官机能。

另一方面，作为水栖脊椎动物的鱼类，又有它特殊的生理学内容。水环境与陆地环境有着巨大的区别。水的巨大浮力，几乎能支撑住鱼类的身体，所以鱼类有发达的体躯，却没有象陆生脊椎动物那种粗壮的四肢。水的含氧量少和呼吸阻力大，使鱼类采用了特殊的呼吸器官（鳃）和呼吸方式。此外，鱼类的发光、发电器官，侧线和电觉器官，尾垂体和斯坦尼氏小体等内分泌器官，都是陆生脊椎动物所没有的。这些器官的奇特机能，引起了许多科学家的浓厚兴趣。

无论进行鱼类的增殖、养殖和捕捞，都需要鱼类生理学方面的知识。例如，采用声、光、电等近代技术捕鱼，就必须了解鱼类对不同强度的声、光、电刺激的反应；在鱼类养殖中要提高单位水面的鱼产量，就必须了解鱼类的消化和吸

收机能，以及鱼类对营养的需要；为了进行人工繁殖，就必须了解鱼类的生殖生理和内分泌生理。鱼类生理学已经在生产实践中结出硕果。今天，人们已经能够控制某些鱼类的生殖周期，已能进行人工诱导排卵和人工授精，甚至已能控制某些鱼类的性别，培育单性后代，进行单性养殖。

近10多年来，人们对鱼类生理学知识的需求与日俱增。鱼类生理学的研究步伐也明显加快了。为了满足广大读者的需要，特编著此书，以介绍鱼类生理学的基本原理，以及这些原理在鱼类养殖和捕捞中的应用。同时也介绍鱼类生理学研究中的一些理论性课题的研究现状。希望本书能对从事鱼类生理学教学和科研的人员，从事鱼类养殖和捕捞的人员都有所帮助。

本书在编著过程中得到不少专家的支持和帮助。申钧、杨雄里、黄溢明、何大仁、林浩然等先生，T. H. Bullock, D. J. Randall, W. F. Heiligenberg, R. G. Northcutt, A. N. Popper, R. R. Colwell, C. E. Carr, C. A. McCormick, T. E. Finger, W. M. Saidel, D. H. Paul, G. N. Andrianov, M. Jakubowski等博士都无偿地提供了他(她)们新近出版的专著、论文或科技图片。R. Lewin, Lanna Cheng等博士曾帮助将一些拉丁文鱼名译成中文。在此对他(她)们的帮助特致谢意。

编著者

1986年3月于青岛

# 目 录

前 言 .....	iii
第 一 章 中枢神经系统.....	1
第 二 章 视觉.....	22
第 三 章 位听觉.....	57
第 四 章 侧线觉和触觉.....	76
第 五 章 电觉和磁觉.....	86
第 六 章 嗅觉和味觉.....	106
第 七 章 发电.....	119
第 八 章 发光.....	138
第 九 章 发声.....	154
第 十 章 浮力调节.....	162
第 十 一 章 渗透压调节.....	174
第 十 二 章 低温和高压生理.....	188
第 十 三 章 血液和血液循环.....	201
第 十 四 章 呼吸.....	218
第 十 五 章 代谢.....	234
第 十 六 章 消化和吸收.....	250
第 十 七 章 营养.....	261
第 十 八 章 生长.....	283
第 十 九 章 生殖.....	293
第 二 十 章 内分泌.....	308
第 二 十 一 章 养殖中的生理学问题.....	320
主要参考文献 .....	331
索引 .....	334

## 第一章 中枢神经系统

鱼体的每个器官，每种组织，都有各自的机能，都是鱼类正常生活所不可缺少的。但是，对全身各器官起控制和协调作用的是中枢神经系统。

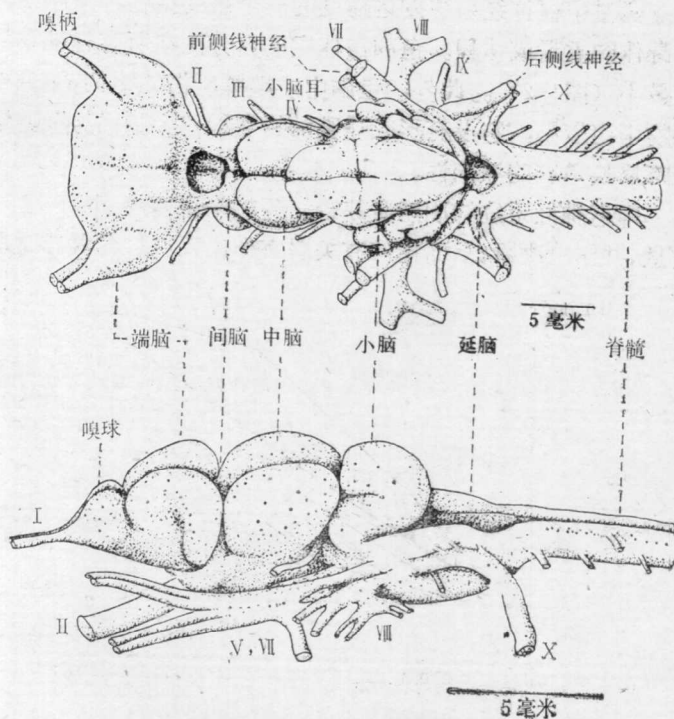


图1-1 蔷薇鲷(上)和长吻雀鲛(下)的中枢神经系统(仿R.G. Northcutt, 1982)。

## 第一节 中枢神经系统的一般特征

中枢神经系统是脑和脊髓的总称。其中脑为高级中枢，脊髓为低级中枢。鱼脑又可分为延脑（延髓）、小脑、中脑、间脑和端脑等五部分（图1-1）。小脑和延脑合称为后脑。端脑和间脑合称为前脑或大脑。从延脑到中脑的基底部分（不包括小脑和中脑视顶盖）形成脑的主干，称为脑干。

衡量中枢神经系统发达程度的一个重要指标，是脑相对于身体的重量或体积。鱼脑占体重的百分比在所有脊椎动物中最小（图1-2）。此外，鱼脑中，端脑所占的比例在脊椎动物中也最小，它没有形成哺乳动物那种“大脑优势”。这些都反映鱼脑的原始性。

中枢神经系统的职能是综合、分析来自体内外环境的信息，并作出决断，从而指使有关器官作出反应。各种感觉器

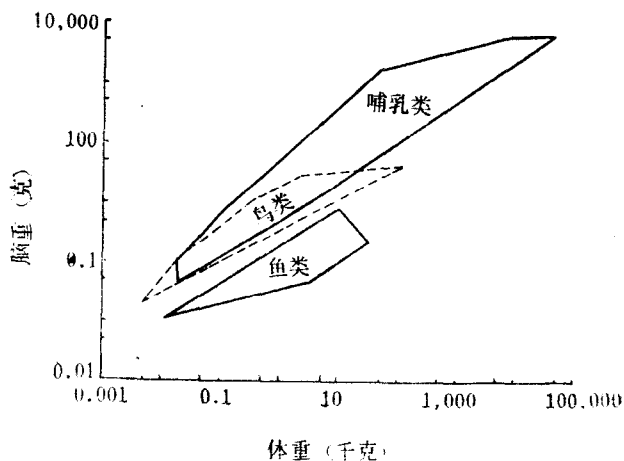


图1-2 不同动物脑的相对重量（仿H.J.Jerison, 1973）。



官可以看作是中枢神经系统的“派出机构”，它们负责搜集信息。各种效应器（肌肉、腺体、发声、发光和发电器官）则是中枢神经系统的“执行机构”，它们按中枢指令对刺激作出适当的反应。

不管中枢神经系统的结构多么复杂，机能多么奥妙，它是由一个一个的神经细胞，即神经元组成的。

## 第二节 神经 元

所有的神经元都可以分为细胞体和它的突起两部分（图1-3）。根据突起的多少，神经元可以分为多极，双极和单极

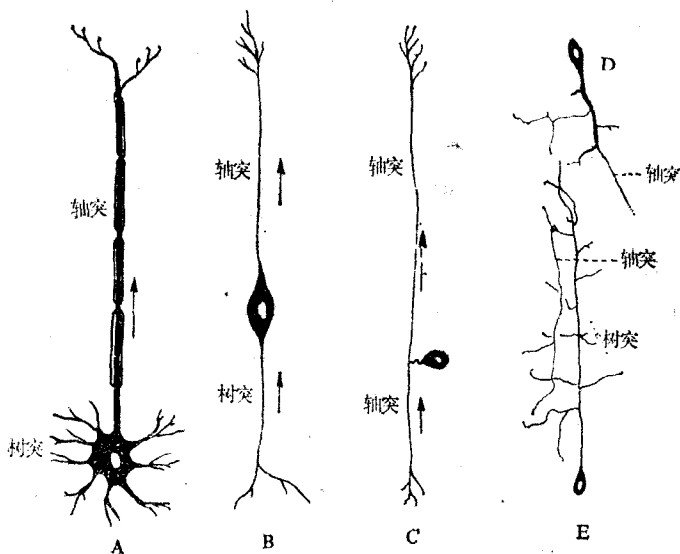


图1-3 神经元的形态。A.多极神经元。B.双极神经元。C.单极神经元。D.虹鳉中脑半圆托的神经元。E.宝石鱼视网膜盖中的垂直细胞。箭头表示神经信息（动作电位）的传递方向(D和E仿D.M.Guthrie, 1983)。

神经元。

多极神经元中往往有一根细而长、分支较少的突起、称为轴突。其余粗而短、分支成树状的突起为树突。在机能上，树突和细胞体接受其它细胞的输入信息，轴突则向其它细胞输出。脑和脊髓的运动神经元，小脑的浦肯野氏细胞都是多极神经元的例子。

双极神经元的细胞体只有两个突起。其中一个接受其它细胞的输入或直接接受外界刺激的，称为树突，另一个向其它细胞输出的，称为轴突。嗅神经、听神经的神经节细胞都是这样的双极神经元。

脊髓背根的神经节细胞是单极神经元的例子。细胞体只发出一个突起（称为树突）。该突起离开细胞体不远便作“T”形分叉，形成两根轴突。其中一根伸向体壁，接受刺激；另一根进入脊髓背角，向中枢传递感觉信息。

神经元的形态是多种多样的。如虹鳉中脑半圆托中的“内神经元 (intraneuron)”和宝石鱼 (*Hemichromis*) 视顶盖中的垂直细胞，形状均较奇特，其轴突由某个树突发出 (图1-3D, E)。

通常把神经元的轴突 (有时也包括树突) 称为神经纤维。周围神经系统的神经纤维，根据它与中枢的关系分为传入和传出纤维。前者从感觉器官向中枢传递感觉信息。后者从中枢向肌肉等效应器传出中枢指令。在中枢神经系统内部也常用“传入”和“传出”的概念，这是相对于中枢神经系统的某一部分、某一团细胞而言。凡是向某一团细胞传递信息的神经纤维，称为该团细胞的传入纤维。而该团细胞的轴突则称为传入纤维。

中枢神经系统中，机能相同的神经元细胞体往往聚集成团，形成所谓的“神经核”。其中接受感觉输入的为“感觉

核”；支配肌肉运动的为“运动核”。有些神经核则按其形状来命名，如“豆状核”、“尾状核”等。同一神经核诸细胞的轴突也往往汇集成束，投射到另一个或几个神经核。这些神经纤维束因其形态不同，分别称为索、臂、脚、柱、丘系、联合等。例如，跨越脑或脊髓的中线，连接两侧同名神经核的纤维，称为“联合”。

神经元与神经元的相互连接部位，称为突触（图1-4）。最常见的是一个神经元的轴突末梢与另一个神经元的树突或细胞体形成突触。轴突末梢膨大而成突触小结。突触分两类：化学突触和电突触。

化学突触的突触小结内有许多突触小泡。小泡内含有化

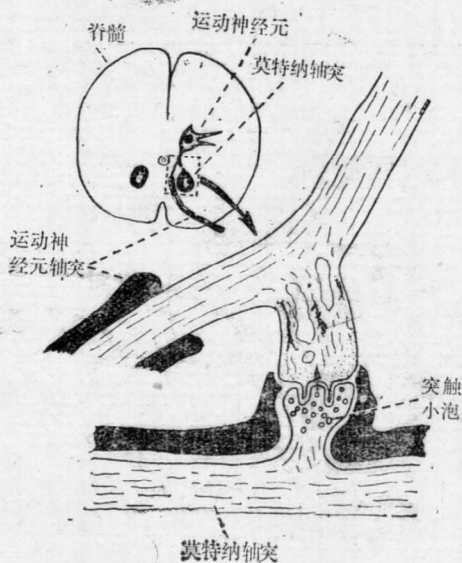


图1-4 金鱼莫特纳细胞轴突侧支与脊髓运动神经元形成兴奋性化学突触的情形（仿J. Diamond, 1971）。

学递质，如乙酰胆碱、去甲肾上腺素等。当突触前神经元的动作电位传到突触小结时，突触小泡便释放化学递质，递质进入突触间隙而作用于突触后膜。依化学递质和突触后膜受

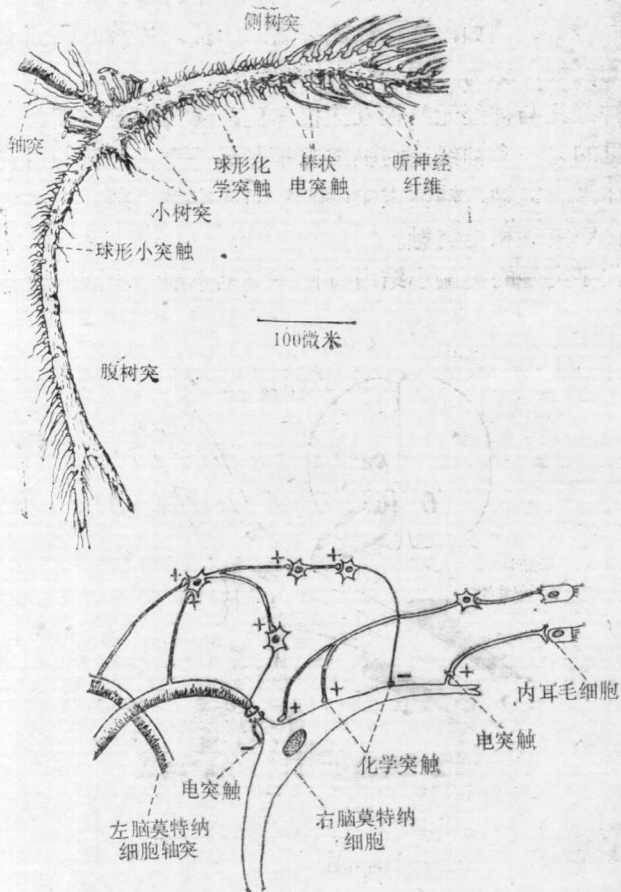


图1-5 金鱼莫特纳细胞与传入神经纤维形成突触的情形。上：突触类型及分布；下：兴奋性(+)与抑制性(-)突触的相互影响(仿T.Furukawa, 1966)。

体的性质不同，递质可引起突触后神经元的兴奋（发放动作电位）或抑制。前者称为兴奋性化学突触，后者称为抑制性化学突触。

电突触又称裂隙突触（gap junction）。它与化学突触的主要区别在于：（1）突触小结内没有或很少有突触小泡，且不含化学递质。（2）突触前膜与后膜靠得更近，突触间隙只有20埃左右。而化学突触的突触间隙平均为200埃。（3）突触前神经元的动作电位可直接穿过突触间隙作用于突触后膜，依突触后膜的性质不同，可引起突触后神经元的兴奋（发放动作电位）或抑制。前者为兴奋性电突触，后者为抑制性电突触。很明显，电突触传递神经信息要比化学突触快。

一个中枢神经元可同时与几个到几万个传入神经元形成突触。图1-5是金鱼延脑中的莫特纳细胞与传入纤维形成突触的情形。它的两根大树突（侧树突与腹树突）和细胞体几乎全部为突触所覆盖。其中有化学突触，也有电突触；有兴奋性的，也有抑制性的。莫特纳细胞要对这些输入进行综合，然后决定自己是兴奋还是抑制。

### 第三节 脊 髓

鱼类的脊髓纵贯脊椎管的始末。尾椎管内的一段脊髓演变成神经内分泌器官——尾垂体（Urophysis）。

圆口类的脊髓呈扁平带状，中央的灰质尚未分化成明显的背角和腹角。板鳃类和真骨鱼类的脊髓呈圆柱形，背腹方向略为扁平。背角和腹角已明显分化，只不过两背角尚未完全分开（图1-6）。

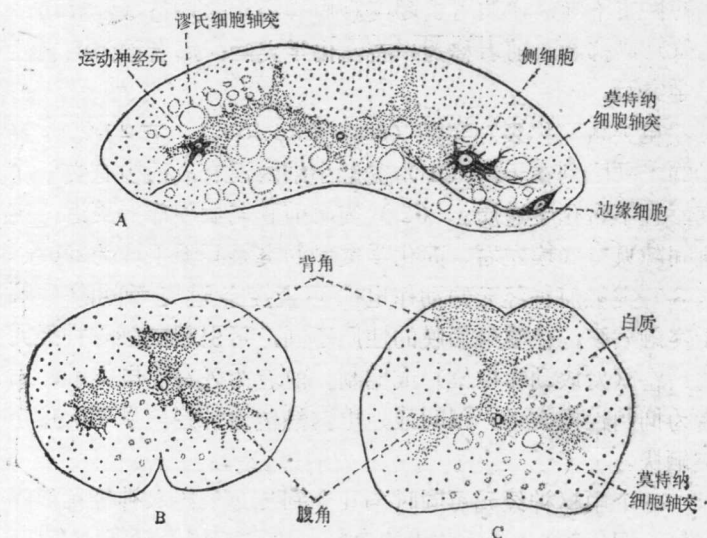


图1-6 七鳃鳗(A)，板鳃类(B)和真骨鱼类(C)脊髓的横断面  
(A仿C.M.Rovainen 1973; B, C仿R.Niewenhuys, 1964)。

脊髓是低级反射中枢。皮肤和肌肉中的感受器，通过传入纤维将感觉信息传给脊髓；脊髓的指令通过运动神经元传给肌肉细胞，组成完整的反射弧。在正常情况下，脊髓的反射活动受脑的控制。但脊髓本身也能独立地行使反射机能。例如，脊髓与脑的联系切断后猫鲨仍能游泳。用棍棒刺激身体，猫鲨会改变游泳速度或方向。

脊髓对躯体的支配是分节段的，每一对脊神经背根和腹根只支配某一段身体的皮肤和肌肉。图1-7A是猫鲨的一对脊神经背根所支配的皮肤触觉区。触觉皮节自背部向腹部逐渐增宽。由于前后的几对脊神经已被切断，故触觉皮节两侧是无触觉区。图1-7B是刺鲀每一对脊神经背根所支配的触觉区。左侧虚线表示每个触觉皮节的后限；右侧虚线为前

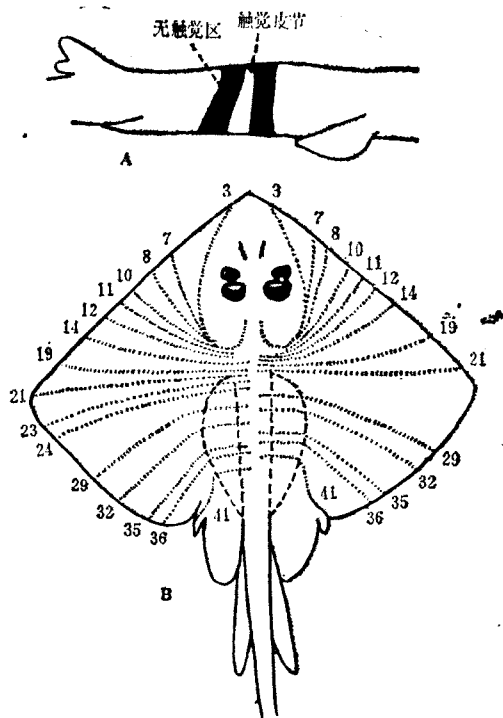


图1-7 A, 猫的一对脊神经背根所支配的感觉皮节, B, 刺鲷每一对脊神经所支配的皮节。左侧虚线为皮节的后限, 右侧虚线为前限 (仿M.E.Brown, 1957)。

限。相邻两对脊神经背根所支配的皮节有所重叠。

同样, 脊神经腹根对躯体肌肉的支配也是分节的。用电刺激一对脊神经腹根, 可引起2—4个肌节的收缩。

七鳃鳗的每一节脊髓大约有500对神经元。其中比较大的是40对运动神经元, 20个左右的边缘细胞, 一个侧细胞, 一个巨型中间神经元和2个背细胞。其余都是机能不明的小细胞。

脊髓通过上行和下行的神经纤维束与脑保持密切联系。下行的纤维束主要发源于脑干的网状结构。从七鳃鳗脑干的网状结构中，已鉴别出50个左右的网状结构神经元，其中7—9对巨大的神经元，称为缪氏细胞 (Müller cells)。另外还有2对特大的细胞，称为莫特纳细胞 (Mauthner cells) (图1-8)。缪氏细胞与莫特纳细胞的轴突均沿脊髓下行，直接或间接地与脊髓运动神经元形成突触，支配躯体肌肉的运动。

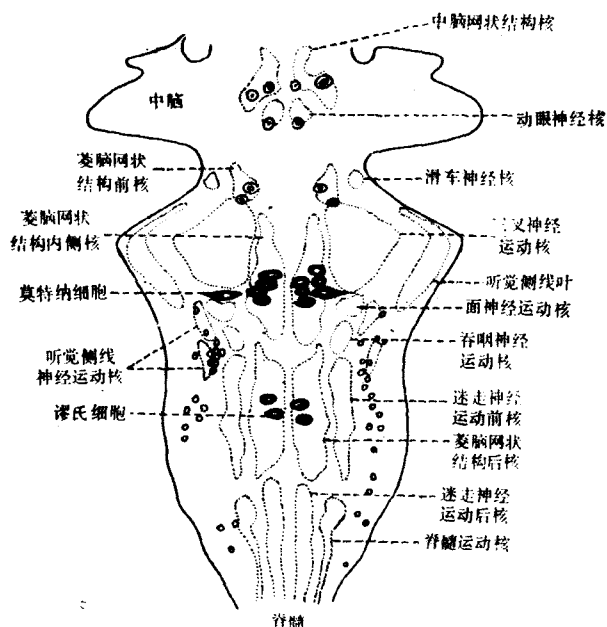


图1-8 七鳃鳗脑干的背面观，示网状结构核和脑神经运动核的分布 (仿R.Nieuwenhuys, 1972)。

板鳃类脑干中有缪氏细胞，但无莫特纳细胞。所有真骨鱼类都有缪氏细胞，但莫特纳细胞只在比较活泼的真骨鱼类



中发现，而且只有一对。就目前所知，该细胞的树突直接接受听神经的输入，如轻敲水族箱壁而引起鱼类的急速惊逃反射，是由莫特纳细胞引起的。

尾垂体是鱼类所特有的神经内分泌器官。在那里，脊髓运动神经元已演变成大型的神经内分泌细胞（图1-9）。其轴突进入脊髓下方或两侧的毛细血管床。神经内分泌细胞分泌的激素可通过血液循环运往全身。

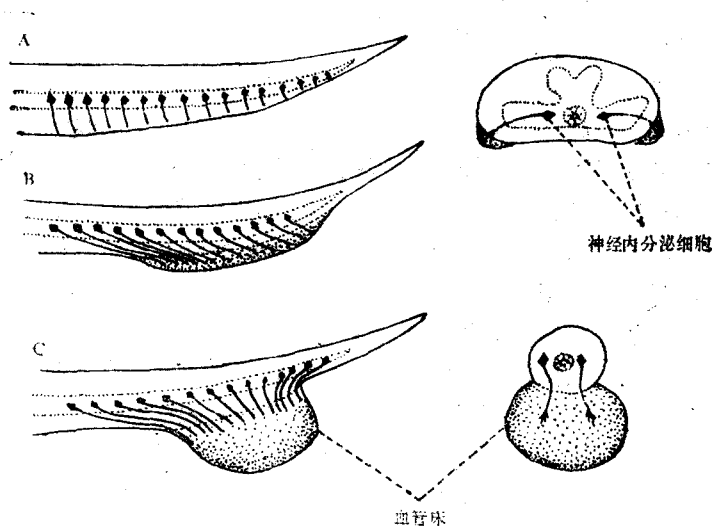


图1-9 板鳃类(A)、等椎类(B)和真骨鱼类(C)尾垂体的构造  
(仿G.Fridberg, H.A.Bern, 1968)。

尾垂体是在150多年以前发现的，但其机能至今仍不清楚。尾垂体至少分泌四种激素，分别称它们为尾垂体素I、II、III、IV。尾垂体素I可降低陆生脊椎动物的血压，但对鱼类的血压无影响。尾垂体素II可引起鱼类平滑肌的收缩。尾垂体素III能促进鳃上皮和肾小管对钠离子的吸