

海洋动物环境生理学

[英] W. B. 温伯格 著
F. J. 温伯格
宋天复 译

农业出版社

8.513

Environmental Physiology of
Marine Animals
Winona B. Vernberg
and
E. John Vernberg
Springer-Verlag
Berlin Heidelberg, New York
1972

海洋动物环境生理学

(英) W.B.温伯格 著
F.J.温伯格

宋天复 译

汪哲夫 叶冀雄 朱德山 校

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 15 开本 11.5 印张 276 千字
1982 年 12 月第 1 版 1982 年 12 月北京第 1 次印刷
印数 1—2,000 册

统一书号 13144·252 定价 1.45 元

译 者 的 话

浩瀚的海洋,占地球表面 71%,其体积约有 137,000 万立方公里,给种类繁多的有机体提供了各具特色的栖所。由于环境中各种理化因素的相互作用和人类生产活动的不断发展,时刻都在改变着海洋环境。环境的变化,有的导致生物的死亡;有的促使生物发生变化,以求适应变化了的环境。动物的生理适应能力,反映了对其栖所的适应程度。

本书收集了大量资料,着重论述了各种海洋动物(各种藤壶、蠕虫类、桡足类、贝类、虾蟹类、鱼类和一些海洋哺乳动物等)在受到海洋环境(如含氧量、温度、光线、盐度、潮汐、水压、基质、放射性核素、工业废物等)变化的压迫时,所产生的生理性适应机能。这些内容对从事水产养殖、水产捕捞、环境保护、海洋生物的教学和科研等均有一定的参考价值。为了开发海洋资源,保护海洋环境,促进我国经济建设事业的发展,我想译出本书或许对此有所裨益。

在翻译过程中,得到了多方支持,华汝成教授在生前也对本书的部分章节作了指导,在此一并表示感谢。但由于译者水平有限,难免有差错,请读者指正。

1981.6.30.

序 言

近几年来,人们对早已被提出的那些灾难性的环境变化有了更多的注意,所以现在社会上对有机体在它们的生活环境中为了生存和繁衍后代而进化了的那些适应性愈加感到兴趣。因为涉及这一专题的许多资料,都分散在各种杂志或专门的论文集中,所以我们写本书的目的,是想把生活在地球上的主要领域之一——海洋中动物的环境生理学的主要概念汇编成为大学生和研究生的课本。

本书不打算成为论述生活于海洋环境中动物生理适应性的权威性著作,我们只是想着重说明这些动物据以对付其环境挑战的生理机理。本书不是作为某一特定的学科,而是作为学科间相互借鉴而写的。它是一本教学参考书,又是一本高年级学生和研究生学习海洋生物学、海洋动物生理生态学和海洋动物环境生理学的教科书。

我们对本书的写作给予帮助的学生和同事们表示感谢。我们对仔细校阅各部分原稿的下面几位表示感谢: John Baptist 先生和 Anna Ruth Brummett 博士、Richard Dame 博士、Rezneat Darnell博士、Charlotte Mangum博士、Ernest Naylor博士、A. N. Sastry 博士、Carl Schlieper 博士、S. E. Woods 博士、Barbara Caldwell 女士、Cary Clark 女士和 Susan Ivester 女士。我们对下列几位特别表示感谢: P. J. De Coursey 博士阅读大部分原稿并给予经常性的鼓励, Susan Counts 女士为原稿打字, Vicky Macintyre女士大力帮助编辑工作和 Gary Anderson 先生在开始时进行的一些技术性工作。我们对 Eric Vernberg先生、Amy Vernberg 小姐、Melissa Holmes 小姐和 Bess Roberts 小姐的帮助也表示感谢。

Winona B. Vernberg
F. John Vernberg

1972 年 1 月 5 日
南卡罗来纳州哥伦比亚

目 录

译者的话

序 言

第一章 有机体	1
第二章 海洋	16
第三章 潮间带	36
第四章 河口环境	90
第五章 沿海和外海环境	124
第六章 深海	161
第七章 展望	169

第一章 有机体

长期以来,人们对海洋就发生了浓厚的兴趣。沿海一带是早期的食物来源和旅行的途径,但是海洋的范围一直到十四世纪和十五世纪进行探索之后才开始有所认识。又经过了五个世纪,人们才具备了真正进行水下探索的技术。

现在对海洋环境的兴趣,主要是着眼于它在科学和经济上的价值。在世界的一些地方,对海洋自然资源的竞争已经很激烈。例如,河口就是个具有多种用途的地区,可作为生活、工业、航运、渔业和游乐中心。虽然辽阔的海洋资源尚未得到充分利用,但在今后的一些年份内,对这些资源的需求和竞争势必迅速增长。

至今,海洋资源还被认为几乎是取之不尽、用之不竭。当然,现在我们已认识到这种设想是错误的。在世界的某些地区,河口已被开发得如同生物死区一样,对人们已经没有什么利用价值。要对极为丰富的海洋自然资源进行有效的利用,就必须以科学技术为基础进行适当的经营管理。对环境进行管理的结果颇难预料,主要因为我们对于海洋动物对发生变化的环境在机能上产生的反应知道得很少。本书的主要目的是着重探讨海洋科学中的一个广泛领域的重要论题。

我们打算一一介绍那些已发表过的海洋动物生理学方面的资料,只是对这些文献加以评述,并提出一些可供当今的大学生进行研究的重点。我们希望未来一代的环境学家将会改变这一研究工作的面貌并有所创新。海洋生物生理学的某些方面已进行过相当的研究,但另外一些方面几乎尚未着手探讨。以海洋有机体为对象,对整个动物界所共有的许多基本生理过程,已进行过很好的研究,可是这些研究还不能强有力地对环境提出的各种问题作出回答,因此与本书的中心论题关系不大。我们着重于论述有机体在受到环境变化的压迫时,各组成部分之间的机能关系。我们认为,完整的有机体是生物组织的基本单位,但同时可认出各种生理系统在维持有机体的完整性上所起到的重要作用。

有机体是一个独立的和易于识别的单位。它是一个动态的能量系统,由许多很好地互相协调一致的机能亚单位所组成,从而保证了整个系统的生存。生活于严酷环境复合体中的有机体,仅仅生存下来是最低的要求,为了种族的延续,还必须高度地调整生殖过程。不论有机体实际上需要的水平如何,有机体与其周围环境之间总是不断地进行着能量交换。生物能量学的总和称为**新陈代谢**。对各种新陈代谢的机能亚单位已经有所了解,它们在整体的调节机能上起着重要的作用。亚单位的活动需要特种的能,每个特种的能又可释放出各种不同的能。当有机体从单细胞动物进化成多细胞动物时,细胞就特化成为组织和器官。虽然这些器官的复杂程度在整个动物界中相差悬殊,但有若干基本原则适用于各种类型的动物。本章仅论述生理上的同一性,以后各章节将叙述有机体对其栖息环境中特定条件有关的那些适应性变化。

有机体若要进行活动,就必须摄取能量,然后对能量加以有效的利用。在一个长时期内,如果有机体要生存下去,其摄取的能量必须相等于所利用的能量。但在短暂的时间里,

有机体则能够依靠贮存的能量生存,这样,摄取的能量就可以低于利用的能量。这种运用负水平的能力,各个种类互不相同。有的动物一旦没有食物就很快死亡,另外一些动物却能生存好几年。如果能得到过剩的能量,动物不是可获得一次快速的生长期就是可为将来的利用而把这些过剩的能量贮存起来,或两者皆可。

要维持能量收支上的相对平衡,需要经过许多综合性的生理活动过程。有机体要使能量进入体内,就需要感知环境而去寻找和捕捉食物。一旦找到了食物,动物就必须经过摄食、消化作用和同化作用、把同化后的食物输送到体细胞中去的循环作用,以及废物的排泄作用等一系列过程。然后必须由细胞释放能量,为生命活动过程所用或储存起来以备日后应用。大部分动物释放能量需要氧气。在这些代谢过程中所产生的废物必须除去,加以处理并排除到外界环境中去。另有一些过程,包括运动、交配活动和配子的产生,也得依靠可资利用的能量。除此之外,对维持生命所需的所有这些活动进行化学调节和神经调节也需要能量。

一、代谢亚单位

(一)对环境的感觉

虽然所有细胞都具有进行与其生存相一致的基本机能活动能力,这些基本机能活动的机理,已进化到使多细胞有机体的各个部分成为一个完整的系统。这种有机体整体化的程度,对于多少有些松散的细胞群和多细胞的有机体来说是各不相同的——后者系由具有一定专门功能的各种组织所组成。一般来说,多细胞海洋动物的调节作用都有神经调节和化学调节两种。

1. 神经性调节——感觉的形式 具有高度调节机能的有机体,有四个主要组成部分:信息集中部分、把信息传递到调节中枢或直接传递到效应器部分、调节中枢和效应器等部分。

有机体为了生存不仅必须对外界环境的变化具有敏感性,而且其内部还必须具有信息集中的机构。各种**外感受器**已经进化到使有机体能够感知外界环境,它们的有效性部分地与有机体的生态学有关。Laverack(1968)已广泛地评述了海洋动物的感觉器官。感知机体内部变化的**内感受器**也有多种多样的形式,但关于海洋动物的这些器官还知道得较少。

(1)视觉 在海洋环境中,最常使用的感觉器官是光感受器、声感受器、化学感受器和那些还不十分明确的重力感受器和压力感受器。光感受器几乎是所有动物所共有的。它们可能是皮肤上的光感受器或已形成明显的器官,如脊椎动物的眼,甲壳纲动物和昆虫的复眼,另外一些节肢动物和无脊椎动物的单眼或眼点。在整个辐射光谱中只有一小部分为可见光,而这种可见光谱被限制于波长300—700毫微米范围内。皮肤光感受器的感光性是分散性的,而较为复杂的视觉感受器能觉察光的性质、时间和空间的特征。皮肤光感受器的敏感性比发育良好的眼低几千倍,但可以认为对光发生反应的光化学系统是相似的。

皮肤光感受器广泛分布于整个动物界中,可是最普遍存在于水生无脊椎动物,那就是单层上皮或浅层神经系统。Steven(1963)评述了皮肤光感受器的研究工作后认为,可能是由于少量感光物质积聚于细胞质中而引起光反应。

由动物皮肤的光感官而引起的反应有三种主要的形式:弯曲身体的定向反应;对光照突然变化的躲避反射或将身体的暴露部分收缩的回缩反应;对环境的选择。在具有发育良好

的视觉器官的动物身上,光的感觉常用于对环境的选择、捕食者与被食者之间关系的处理,和近距离内的通讯。

(2) 听觉 动物通过许多不同的机构能够发觉周围介质和基质的振动。有机体对振动的感觉可使它能够区分其频率差、测定声音的相对强度和确定声音的方向。所谓**声音感觉**是指对声音的感觉,而不论接受刺激的感受器的形式或声音到达机体的介质是固体、液体还是气体 (Frings, 1964; Frings 和 Frings, 1967)。

声音感受系统可以是两种类型中之一。一种类型是感觉单元的位移,由一薄膜或一根悬挂着的纤毛所组成以便对介质的微小运动发生反应。如果它是一层薄膜,声波即可无阻挡地从四面八方传到薄膜。另一种感受器实质上是压力感受系统。在这种系统上有一层坚膜保护了在声波射入方向上的内表面,内室被保持在通常相等于大气压的较为稳定的参考压力上。这些刺激由位移感受器直接受纳;压力感受器只是间接地受纳。

许多无脊椎动物对基质的振动有反应。已经描述过无脊椎动物有许多潜在的声音感受器,包括有神经支配的体壁突起、体壁的小感受器(Sensillae)、位于肌肉深处或外部器官上的感受器和特化了的小感受器 (Frings, 1964)。有某些节肢动物和脊椎动物也还具有感受由空气传播声音的能力。脊椎动物的耳朵具有压力感受器的功能,并且是声音感觉的基本器官。水生哺乳动物的耳朵对周围介质的压力变化发生反应。鱼类有一个与内耳相联系的充气的鳔也可产生这种反应。鱼类的侧线器官是一种位移感受器,还可使鱼类接受低频的振动。这种器官是被用来作为一种“遥测”的触觉感受器去发觉和确定动物移动的位置。这种感受器在使鱼类,特别是使那些活动在黑暗水域中的鱼类进行空间定位可能是十分重要的。动物可对广范围的频率发生反应。某些鱼类能感受的频率可从不到 100 赫以至 3,000 赫,与人类相比,人类能感受的频率是 20—20,000 赫。声感受器在探索环境、觅食、避开危险、生殖行为和传递信息方面均具有作用。

(3) 化学感受 所有活的动物都能感受环境的化学特性。根据相对的感受性和感受器在体表上的位置来分类,化学感受器共有三种类型。“一般化学感觉”广泛分布于机体的广大部分,它是敏感性最低的一种感受器。无脊椎动物和脊椎动物的这种感受器的特点是,通过游离神经末梢或通过很少等同的未特化的感受器进行传递。一般对这种感觉的反应是一种简单的逃避反应。另外两种化学感受,味觉和嗅觉的反应是较为不同的。味觉的发生需要较多的水溶性物质与特化的味觉感受器相互接触。“**嗅觉**”,即对气味的感觉,能对低浓度的化学物质发生反应,是最敏感的化学感受器。化学感觉常用于选择环境、觅食、侦察敌害和寻找配偶。

(4) 重力感受 重力是环境中最恒定的机械力之一,在着力的方向上或在任何一定地点的强度上都没有变化。重力可被动物当作一个参考的基准面,使动物能够在空间保持一定的姿势,并且可使动物借以发生定向反应。基本上由某些游离的或固定的组织所组成,能对重力发生感觉的感觉装置(Sensory equipment),对重力发生反应并通过切力或压力作用于感觉细胞上而对动物提供信息。存在于从腔肠动物到人类的平衡器是最普通的重力检测机构之一。这些平衡器通常由充满液体的内有感觉毛和一块或数块平衡石的导管所组成,这种平衡石可以是沙粒也可以是某种分泌物。对于大部分脊椎动物,重力是通过内耳的前庭迷路器官所感觉。

(5) 压力感受 现在对水生动物感受压力变化的感觉器官的性质还不清楚,可是许多

浮游动物能感觉流体静压的微小变化,通常这种变化相当于水深1米以内的静压。有些有机体被限制于一定深度的范围内,而另一些有机体能够较为自由地从某一水层移动到另一水层。压力的作用和海洋动物对压力的反应已由Morgan和Knight-Jones(1966)进行过评述。

神经冲动到达效应器或到达调节中枢的传导,包含着神经的传递作用,其复杂的程度可从简单的细胞到细胞(非神经的)的传导以至复杂的神经系统之间的传导或传递。虽然这种极为重要的协调方式要受到环境的影响,但读者还可参考其他一些书籍进行详细的了解(Bullock和Horridge, 1965)。一个有机体对于各种不同信息的协调,可以使有机体对每一个刺激不仅仅作为一个消极的应答者而已。具有高度发达中枢神经系统的海洋生物,一般具有一些复杂的、富有变化的和可根据经验而进行判断的行为模式。

来自协调中枢或感受器的刺激,到达效应器后就发生反应。因此,这些器官对来自内、外环境的信息都有反应。各种效应器的复杂程度,可以从一个毛细胞到一种发光器官不等。一种生物的效应器官的复杂程度和类型,似乎是这种生物对特殊生态需要的一种适应性。

2. 化学性调节 尽管所有的化学物质都可能对有机体的调节作用产生某种影响,可是许多种类都进化有发达的专门腺体(内分泌腺),产生出能影响多种生理活动的激素。除此之外,中枢神经系统的特殊细胞(神经分泌细胞)也能产生激素,沿着神经轴突移动到一定部位贮存起来,以备日后需用时再释放出来。如需对激素的作用作进一步的研究,可查阅内分泌学有关材料。

(二) 摄食

动物的生物能量完全依赖于输入以食物形式存在的必需能量和化学物质。食物的“摄取”包括下面几个过程:(1)察觉(2)捕获和食物的消化吸收。食物的察觉依赖于有机体感受某些外界环境信号刺激的能力。这种信号可能是化学性的,也可能是物理性的——例如对视觉或触觉的刺激。依靠特别的理化机理进行的摄食活动与该种类的生态学和生存方式有关。生活在明亮而开阔地区的动物(例如潮间带的移动性种类)可以利用视觉作为搜寻食物的主要方法。在弱光的栖所,听觉、化学感觉或温度感觉较为有用。在许多环境条件下,如果必须在远距离搜寻食物,动物就往往依靠化学感觉。某些动物的摄食活动不仅仅需要外界的信号。例如,食物往往是始终存在着,而动物只是间歇性地进行摄食;因此,这些动物的摄食活动是取决于内部因素——例如各种饥饿阈值。

捕捉和摄取食物的机理与动物所占据的小生境有关。这种关系早由Yonge(1928)明确地提出的摄食机理的分类中表示出来,这种分类并不根据系统发育的相互关系,而反映了有机体的生态学。

上述三种主要摄食类别系根据于食物的颗粒大小和类型:微粒状的,大颗粒状或块状的,以及柔软的组织或流体状的。在各种教科书和参考书中可以找到对这些类别进行的详细描述(Jennings, 1970; Jørgensen, 1966; Yonge, 1928)。

为了对有机体产生能量价值和为了提供为代谢和生长所需的基本粒子,摄取的食物都必须通过消化酶的作用分解成为较小的化学单位。已了解到三种常见的消化酶是:脂肪酶,蛋白酶和糖酶,每一种酶都各作用于食物中三种主要成分之一。这几种酶的组成和相对活性可能与动物的生态学和对食物的需要有关。一般来说,草食性动物有较强的糖酶和较弱的蛋白酶。肉食性动物则出现相反的情况。杂食性动物对这些酶都有分泌,而且几乎都同等重要。消化酶的组成和活性也受到外界环境因子的影响,例如温度和食物的类型。消化

道的长短和形状亦可能与动物对环境的要求有关(Yonge, 1937)。

(三) 呼吸

食物所携带的能量摄入机体后,如果对机体的细胞活动有用,就必须在体内以自由能的形式释放出来。自由能的释放必须经氧化—还原反应而产生。在传统上,化学家认为氧化作用是需要氧气的,但因为氧化作用的含义是,电子从该分子转移到另一分子上去;而还原作用则是电子被该分子所接受,因此在这一过程中氧气是不必需的。

1. 代谢的途径 在细胞内,对来自食物的总的自由能(如糖元),不是同时一起被释放出来的。食物的完全分解是一系列的逐级的反应;对不同化合物所特有的分解代谢途径早已有过描述。比较简单的化合物可被各种合成代谢活动所利用。此外,为了特殊而又复杂的细胞成分的合成,还有特别的合成代谢途径。

许多生物化学教科书,都对各种代谢过程作了详细分析,它并不属于本书讨论的范围。然而,为了了解有关海洋有机体生物化学方面的研究,也有必要提出某些基本概念。分解代谢开始于含义明确的复杂的食物,然后变化成各种中间产物,而合成代谢的过程则开始于这些中间产物,最后被合成为各种最终产物。主要过程之一的糖代谢如图 1.1 所示。在每一步骤上都可释放少量的能量被贮存于具有高能磷酸键化合物,如 ATP 中。无论何时始终需要氧气,它最终系作为氢离子和电子的受体。

2. 代谢的多样性 氧气的利用、二氧化碳的产生和对食物的利用量是细胞和机体能量代谢强度的尺度。呼吸是指有机体(或离体细胞)与其外界环境进行氧气与二氧化碳交换的一种代谢活动。原始单细胞生物通过体被进行气体交换。尔后,随着机体的增大采用这种方法就难以供给所需要的大量氧气。如果从体表到细胞的距离大于 0.5 毫米,可以预计,对

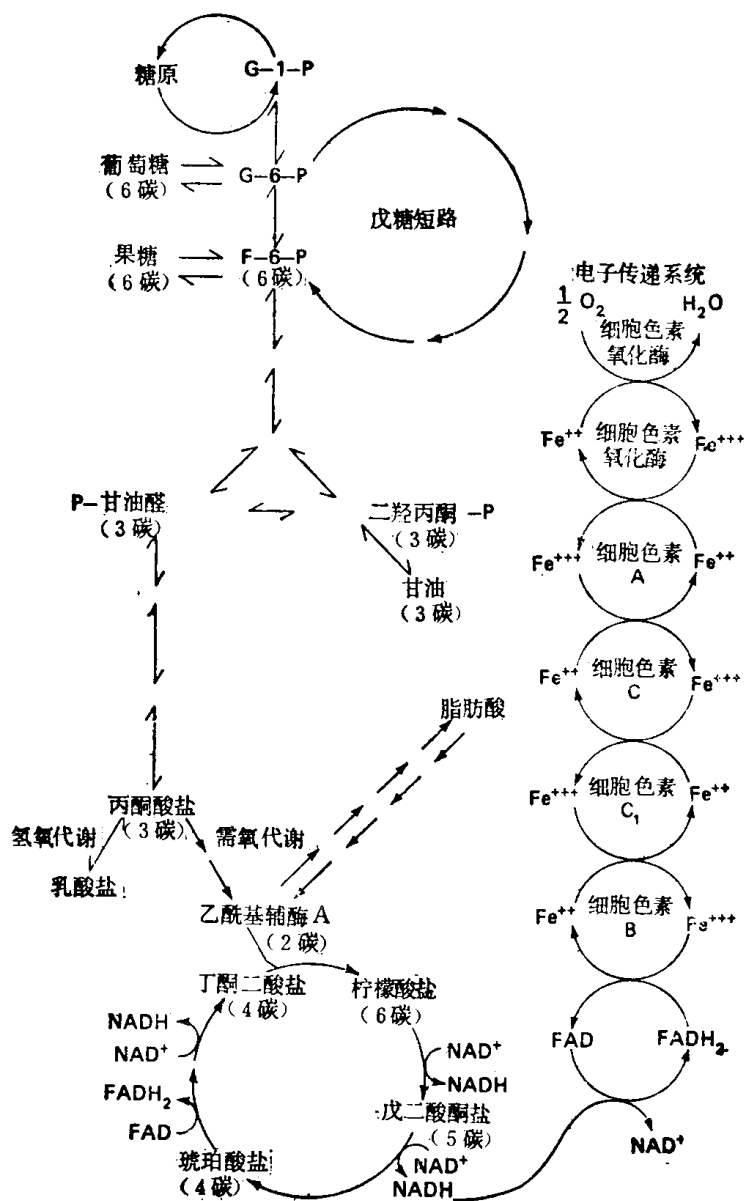


图 1.1 主要代谢过程之一的糖代谢图

NAD 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(辅酶 I)

NADH 还原辅酶 I

FAD 黄素腺嘌呤核苷酸

FADH₂ 还原黄素腺嘌呤核苷酸

于活泼的有机体来说,凭弥散作用就不能满足氧气的需要。气体交换的呼吸作用基本上需要两个条件:有一薄而湿润的膜或机体的覆盖物,呼吸的气体通过此膜才能弥散;有一气体的浓度梯度,与机体内部相比,环境中较高的含氧量和较低的二氧化碳量,从而可进行气体交换。海洋有机体气体交换的各种机构可沿用下面几种方法进行:(1)机体的某些特化区为了气体交换而变异。例如,为了进行气体交换,甲壳动物和鱼类,具有外鳃或内鳃,许多多毛类具有伪足。有些动物的这些特化区可缩入体内以利保护。(2)维持一定的氧梯度而通过弥散膜呼吸。如动物从一个地方游泳到另一个氧气较为丰富的地区去或借助纤毛的活动或摆动呼吸器官(伪足或触手)。(3)改变内部结构。增加呼吸膜上血管的分布,或改善血液循环系统以求把溶解在体液中的氧气从体表带到细胞中去,其中包括有一个较好的循环系统和一个推送器官——心脏。(4)能携氧的化合物。有一些化学物质具有亲和氧气的能力。这些物质,像呼吸色素,存在有质和量上的差别,可能与栖所的条件有关。(5)行为方式,其中包括到含氧量丰富地区去的游泳活动,降低行动器官的活动力,例如在受到低氧压迫时关闭贝壳或保护板。(6)生理性适应,其中包括更改代谢过程和改变心博率。

3. 影响呼吸率的因子 有机体的耗氧率可受到许多因子,如某些环境方面的或体内的因子的影响,而且并非所有的动物都以同样的方式受到影响。所以要进行概括是很困难的,同时这些因子的影响都必须根据不同的动物进行各别的测定。在本章中,只介绍一些普遍性的内容,特别的例子下面再为介绍。

(1) 外界因子

(a) 氧张力 根据对外界氧张力的两种基本的反应,可把有机体分为:耗氧率高低取决于氧张力高低的随变生物 (conformers);或在氧张力的很大范围内其耗氧率保持不变的调变生物 (regulators) (图1.2)。特别在临界氧张力 (P_c)

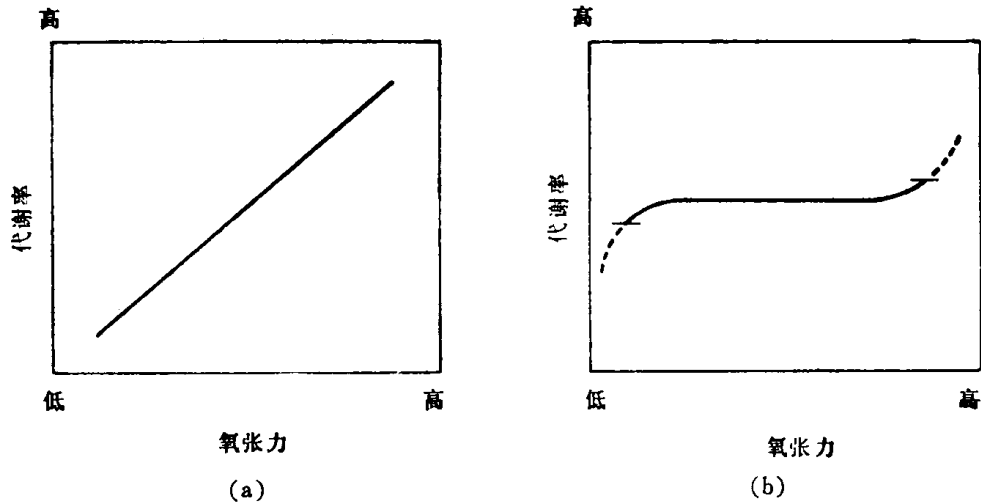


图 1 2 对外界氧张力变化的两种基本代谢反应

- (a) 随变生物, 代谢率与氧张力变化一致。
- (b) 调变生物, 在氧张力的很大范围内代谢保持不变。

条件下,氧气与耗氧率无关变成有关。 P_c 值可因体内的和环境的因子而发生变化。

处于低氧张力期间,有机体可以通过其呼吸表面吸取更多的环境媒质,从而保证能吸入足够的氧气。这一点可通过增加呼吸运动的频率,或者增加通水量(或通气量)来达到。有些呼吸运动是很明显的,如鱼类的鳃盖运动,生活在洞穴中的蠕虫的抽汲运动,许多甲壳类

腹足的搏动和有些蠕虫的触角运动。对有些有机体来说，二氧化碳含量增加的刺激所引起的反应强于氧含量减少时的情况。

(b) 温度 正如化学反应那样，对于变温动物来说，一旦温度增高，代谢也必然会随之增强。有两种主要的方法来表示对这种反应产生影响的温度系数。一种方法称为 Van't Hoff's 方程式，温度系数称为 Q_{10} 。举例而言，当温度每升高 10°C ，化学反应速率将增加 2—3 倍 ($Q_{10} = 2-3$)。一个比 2 小，比 3 大的 Q_{10} 值是表示别的某种过程而不是化学反应，例如渗透压的改变。 Q_{10} 为 1 时，表明了对温度的不敏感性。表示温度对反应产生影响的另一种主要方法是 Arrhenius 方程式，其温度系数称为 μ 。Arrhenius 方程式的 μ 值反映了要激活一个专门的热化学反应所需要的能量。在一定的温度下， μ 值的变化表明了不同的生物化学反应的活化作用。在一定温度范围内， μ 值的变化表明了基本控制机理的变动。

(c) 其他因子 像盐度、光照、食物、二氧化碳、单独或综合性地发生作用的那些环境周期性变化之类的因子也会对氧气的利用率产生影响。

(2) 内部因子 一般来说，小型有机体比大型有机体在每单位时间和重量上消耗较多的氧气 (Hemmingsen, 1960)。种内和种间两方面出现的这种趋向已有过报道 (Vernberg, 1959)。个体大小与代谢率之间的关系一般是用机体的大小作为一种幂函数来表示的。结果一般可用两种方式来表达。总代谢(每单位时间的耗氧量)的方程式是：

$$O_2 = a W^b \text{ 或 } \log O_2 = \log a + b \log W$$

重量比的代谢(每单位时间和单位重量的耗氧量)的公式是：

$$\frac{O_2}{W} = a W^{(b-1)} \text{ 或 } \log \frac{O_2}{W} = \log a + (b-1) \log W$$

在这些方程式中， O_2 是每单位时间内的耗氧量； W 是动物的重量，可以用湿重、干重、氮量等表示；而 a 和 b 是系数， a 代表在 Y 轴上的截距， b 是在对数图上的直线斜率。呼吸率也受到其他一些因子，像运动、饥饿、性别、生活周期的阶段、生殖的不同阶段和蜕皮阶段的影响。

在不同实验条件下测定氧气消耗值，所采用的一些专门术语与这些条件互相关联。**标准代谢**是指动物保持一定活动状态下的摄氧率。如果有机体在一定的限度内提高活动力(如游泳或飞翔)，这种耗氧率就称为**活动代谢**。**基础代谢**是指不活动动物的氧气利用率，这一术语也反映了与生命活动相一致的最小代谢率。

(四) 循环

1. 循环的多样性 单细胞生物和简单的多细胞生物，能够以弥散给细胞提供为维持新陈代谢和排除代谢废物所需的原料。然而，比较复杂的多细胞生物，已进化了有一定机能手段，可使体液有效地循环到内部的细胞中去。对现有的动物类群进行的调查结果表明，它们在体液的类型和循环系统的复杂性上，有着重大的差别。这些动物类群在机能上的某些相似性，系就循环体液的基本功用而言；而不同点，则可能是与独特的生活环境的需要和特殊的功能有关。

循环体液有双重的基本功能：把营养物质、氧气和多种有调节作用的物质输送到全身；把来自细胞中的二氧化碳、代谢废物和细胞产物移去。循环的体液在组成上可能非常复杂；除了供给细胞的需要以外，这些体液还可携带块状物质、抗原、抗体和血细胞。某些种类的总渗透浓度和循环液体的特殊离子组成受到严格的控制。体液可使某些生物保持一定的形状，并有助于机体的运动，尤其对软体的无脊椎动物更是如此。

各种细胞学教科书上,对物质的胞内循环都有所描述;本书将着重讨论往返于细胞之间的物质运送。海水与较简单的海洋多细胞动物身体各部分紧密接触;例如,海绵动物通过管道和腔室系统中的鞭毛活动运动海水。*Cnidarians* 则与此不同,它们的细胞或通过外体层或通过盘绕的腔肠内层与海水紧密接触。没有明显的血管系统能到达机体的各个微细部分,因此,弥散作用似乎主要在细胞间进行运输。一般来说,没有任何类型的血管系统的动物,代谢作用都很低。

循环系统有两种基本类型,开放型和封闭型。封闭型循环系统由互相联系的血管网所组成,血液通过血管网由一种肌肉组织或一些组织进行抽吸。一般有三种血管类型:输送离心血液的动脉;输送向心血液的静脉;和存在于动脉和静脉之间的毛细血管。虽然毛细血管的直径很小,壁很薄,但正是血管内液和组织液进行交换的地方。通常,许多毛细血管联结在一起形成毛细血管网。因为毛细血管壁具有半透性,所以血液和组织液的成分也不相同。对比起来,开放型循环系统的大血管之间没有毛细血管相联系,所以,血管内液能够直接与组织细胞相接触。

有机体能成功地进入各种不同的海洋栖所,是由于血液循环系统的关系,例如,心脏、循环液体的数量和组成、血压等均适应于栖所条件。

2.呼吸色素 许多有机体具有呼吸色素,它有助于为细胞新陈代谢提供氧气。分布在机体各部分的这些色素,与氧气有可逆的化合能力。当这种色素经过呼吸器官的表面时,由于外界氧浓度高于体液内的氧浓度,它们就与氧气进行松散的化合。当这些色素抵达低氧张力区的组织和细胞中时,氧气就会释放出来。呼吸色素亦可作为氧气库或为一种缓冲剂来控制氧气的任何有害影响。

对呼吸色素的几种类型已有过报道,对呼吸色素理化性质的研究,也有过详尽的评论(见 Ghiretti, 1968 和 Manwell, 1960)。我们在本书中将较多地论述这些物质与有机体生活环境条件有关的生理上的重要意义。

已经确定了一些标准用于阐明这些呼吸色素在生理上的重要意义,其中包括:(1)当存在有呼吸色素时,测定体液的含氧量(氧容量)是否显著提高,如果提高的话,是否能够满足动物的需氧量;(2)估计每单位体液中的呼吸色素量;(3)查明有机体在正常接触的环境条件下氧平衡曲线是否有用;(4)观察呼吸色素被各种试剂,包括一氧化碳在内所钝化时对动物耗氧率的影响。

氧容量是以每 100 毫升液体中氧气容量数来表示,在温度为 20°C 时,气饱和的海水是 0.538。无脊椎动物的这个值变化在 0.5—10% 左右的容量数,而冷血脊椎动物的这个值的范围是 5—12% 的容量数。在血液和血细胞中的呼吸色素量是与氧容量成比例的。

通过测定不同压力下含有呼吸色素液体的百分饱和度来确定氧平衡曲线的态势(图 1.3)。在评价呼吸色素的生理—生态作用时有两个值特别重要:(1) $P_{\text{饱和}}$,是指 95% 饱和度时所需要的压力;和(2) P_{50} ,是指在 50% 饱和度时所需要的压力。显然,如果 $P_{\text{饱和}}$ 和 P_{50} 值高,只有等到周围的氧张力增高时,这种液体才会达到氧饱和,因此可以说这种呼吸色素是低氧亲和力的。这种反应通常是生活在高氧浓度区域内有机体的一个特点,而表明为高氧亲和力的低值,则是生活在乏氧栖所中动物所企求的。不仅氧张力而且还有二氧化碳量,温度和动物的个体大小都会影响氧平衡曲线。增加二氧化碳量,降低 pH 值都会使曲线向右变动(Bohr 反应),向左变动(逆 Bohr 反应),或保持不变(非 Bohr 反应)。

如果在呼吸色素失活时，引起摄氧的抑制，则可看出呼吸色素显然有其重要的生理意义。一氧化碳常被用来作为一种抑制剂，但是一氧化碳浓度不能太高，否则细胞血红蛋白或细胞色素的作用将会受到阻滞。

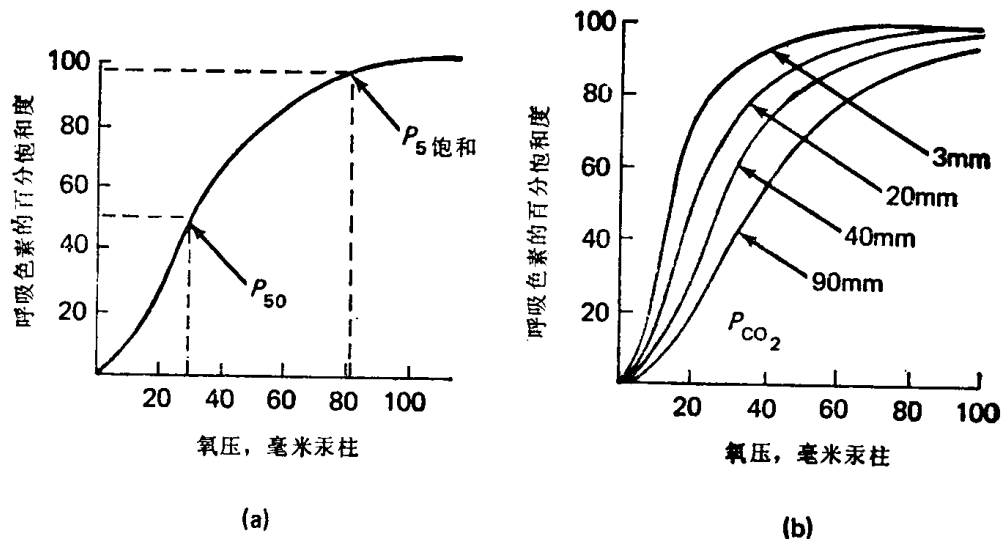


图 1.3 (a)氧平衡曲线； P_{50} 为呼吸色素达到 50% 饱和度时的氧压， P_{95} 为呼吸色素达到 95% 饱和度时的氧压；(b) P_{CO_2} 对平衡曲线的影响。

(五)化学调节和排泄作用

1. 渗透调节和离子调节 内部化学环境的维持保证了各种生理机能活动的进行，对有机体的生存至关重要。所以，水分、总盐、离子和特殊的化学物质的量必须调节，而废物必须排泄。保持内环境相对恒定(体内平衡)机理，是在进化过程中较优发展的一种。较为简单的动物可通过细胞膜或体被覆盖物进行调节，但随着有机体复杂程度的增加，就发生了专门的调节器官或器官系统。许多海洋有机体与海水是等张的，因而有机体与海水之间没有必要进行水的交换。另一些有机体，体液和细胞的离子成分与海水不同，这就有化学调节的必要。调节的程度，不仅随种类而且随同一个体在不同环境条件下的差异而各不相同。特殊的例子，将在后面介绍。然而，在基础生物学范畴内，对这些特殊例子的解释和认识上确有一些术语和概念，可以表明这些进化的演变。

多细胞有机体的体液，基本上有胞外液和胞内液两种类型。胞外液包括了血管系统、体腔和间隙内液；胞内液存在于细胞内。对于某些动物，但不是所有的动物，胞外液的化学成分是经过高度调整过的，而且十分不同于周围的媒质。胞内液可以是十分类似于或明显不同于胞外液，甚至在能够调整胞外液化学成分的那些有机体内也是这样。胞内液的化学成分，在同一种动物的不同组织中可能是不同的，这一情况更加显示了，胞内液和胞外液之间相互的依存关系。

如果体液的化学成分，随着外界环境的变化而变化，那么这种有机体就称为**随变生物**；反之，如果外界环境的波动较大，而化学成分的变化很小，那么这种有机体就称为**调变生物**。用**渗透调变生物**或**渗透随变生物**这两个术语来表明渗透的特性。如果要考虑到离子成分就可用术语**离子调变生物**或**离子随变生物**来表示。

能耐受盐度较大变化的有机体称为**广盐性的**，而那些被限于盐度梯度较为狭窄范围内的，就称为**狭盐性的**。应该注意到一种有机体可能既是广盐性的，又是一种渗透随变生物。

评价渗透浓度的标准方法,是测定液体的冰点下降(Δ),并把这个值与外环境的值相比较(图1.4)。34.3 % 盐度海水的冰点下降约为 1.87°C 。如果有机体体液的渗透浓度高于周围海水,就会出现**高渗性调节作用**;如果体液的浓度降低,就会出现**低渗性调节作用**。如

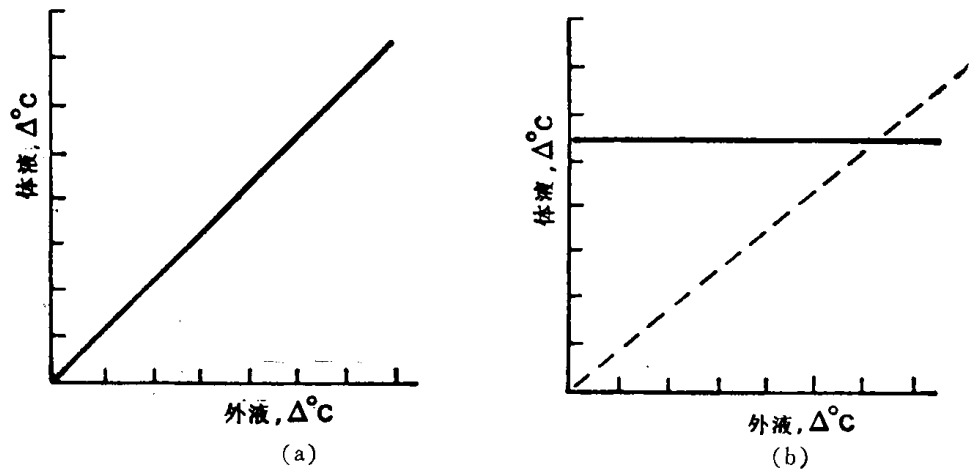


图 1.4 两种基本的渗透压调节反应
(a) 体液的 Δ 与外液的 Δ 一致。虚线表示等渗线;
(b) 完全渗透压调变生物,当外液的 Δ 变化时体液冰点下降(Δ)不变。

果内外液体的渗透性质没有明显的差别,则相互为**等渗的**。冰点下降测定法是对影响渗透浓度粒子总数进行定量分析,而不是对存在粒子性质进行定性测量。渗透调节作用可以通过对一些特殊离子或小分子,如氨基酸、尿素或氧化三甲胺的浓度进行调节而发生。对于体液化学成分的详细分析,已有过若干报道,有的汇列成表,有的制成电离图(图 1.5)。

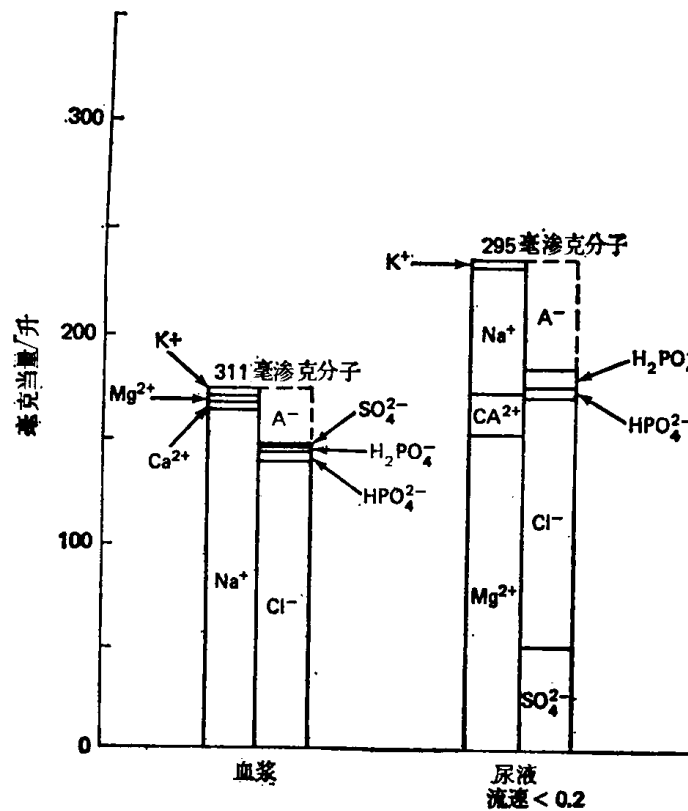


图 1.5 一种蝶鱼血浆和尿液的电离图(引自 Hickman, 1968)。电离图是以离子成分的图解法表示(加拿大国家研究委员会)。

2. 排泄 有机体排泄到外界环境中的废物是可被立刻消耗掉的, 这些废物包括: 含氮的废物、水和各种离子。海洋动物各式各样的排泄情形已有过叙述, 它们在种间和在同一机体内的差别, 取决于像发育阶段和排泄物类型等这样一些因素。排泄可以通过体被进行, 尤其软体动物是如此, 也可由专门的器官, 即在高等动物中见到的排泄器官进行。这些排泄器官有许多不同的名称, 如肾脏、排泄腺或原肾。这些器官能够接受, 并能从循环体液中提取废物而进行排泄, 通过排泄管到开口于外界的泄孔排放这些废物。亦有肾外的排泄通路, 如鳃、盐排泄腺(鼻腺或直肠腺), 以及为了专门进行排泄而特化了的肠。

在一些有机体中, 或在一个有机体内的排泄物所出现的不同类型, 部分原因是不同环境因素所造成。脂肪

和碳水化合物最终都分解成水和二氧化碳,这些都很容易被除去。然而,蛋白质代谢产生了多种多样的含氮最终产物,包括氨,尿素和尿酸(图 1.6)。排泄的氮中约有 90% 来自氨基酸的脱氨基作用,只有约 5—10% 来自核酸。除许多脊椎动物之外,氨气是水生动物主要的含氮废物。这种物质是有毒的,必须迅速排泄或转变为毒性较弱的物质。在水环境中迅速排泄是不成问题的,因为氨极易溶于水,并能很快地扩散开来。其他一些有机体排泄的主要废物是尿素或尿酸,虽然一个有机体所排泄的各种含氮废物的数量各不相同。典型的是那些生活在水源有限地区的动物产生的尿酸,尿酸比氨气毒性较弱,比较难溶于水。尿素比氨气毒性也较弱,但比氨气更易溶于水。如果主要的废物是尿素,那么该有机物则是**排尿素的**;如果是氨气则为**排氨气的**;如果是尿酸则为**排尿酸的**。

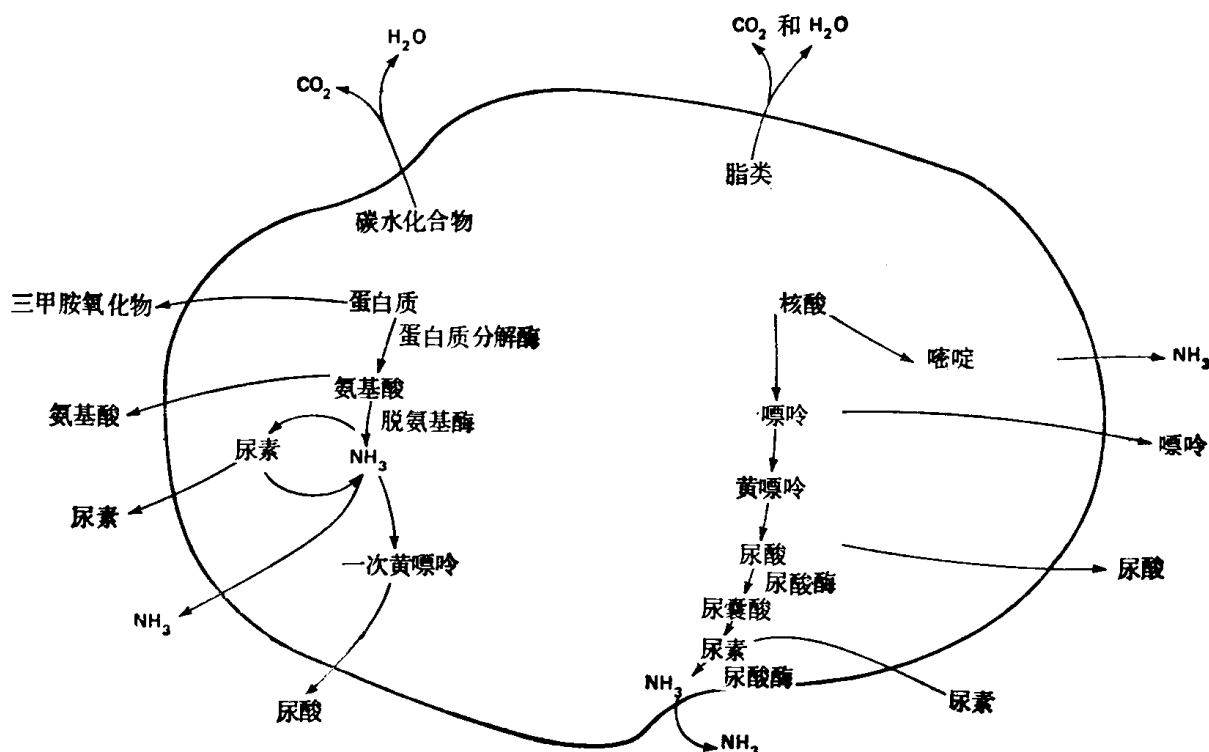


图 1.6 主要排泄物来源简图

(六) 生殖

生殖是许多种类高于其他所有一切生理过程的一个主要的生理现象。因为,虽然生殖对于一个个体的生存并不是必需的,可是种族的延绵将取决于生殖本身的能力如何。在动物界中,已分化为有性生殖和无性生殖两种类型,可是,只进行无性生殖并不普遍。无性生殖的动物,不会出现那种在有性生殖动物中所见到的、因受环境变化的压迫而发生遗传重组的机会。因此,从进化的角度来看,某些最成功地进行无性生殖的动物,就是那些生活在变化缓慢的环境中的动物(Sonneborn, 1957)。

进行有性生殖动物的生殖过程,可分为在功能上须保持连续性的三个阶段:性腺发育、产卵和受精、生长和发育。多数高等动物的生殖,可以进行年度预报。在一年有限的时期内,生殖可能限制在一个很短的时间内,或延长至几个月之久。一般来说,生殖周期是由一个生殖腺活动很弱的营养阶段或称静止阶段和一个起始于配子发生,随后成熟并释放配子的生殖阶段所组成。

评价环境对生殖影响的一个普通的方法,是测定性腺大小与体重之比;这个比称为性腺

成熟度指数 (GI)。性腺成熟度指数增加就表明性腺的增大。GI 与生殖周期各阶段间的关系如图 1.7 所示。配子发生的阶段,可以根据检查性腺组织切片获得的定量、定性资料予以

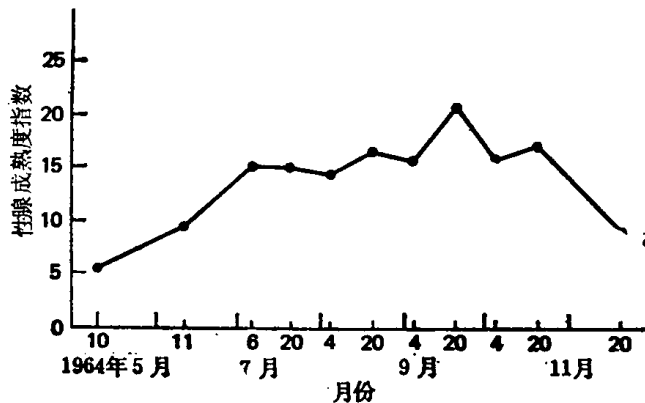


图 1.7 在扇贝的生殖期中平均性腺成熟度指数的变化

划分。生殖周期长短的标记,以在一年中的各个时间内每一个阶段中这些动物所占的百分比表示。对生殖周期的各个阶段进行的预报,亦可通过对繁殖时期和产卵时期的观察而得到。

许多海洋无脊椎动物消化腺和性腺间的相互关系,随生殖周期的不同阶段发生变化。特别是,在生殖周期的营养阶段中,消化腺指数高于相应的性腺成熟度指数,而在生殖阶段中,则关系相反。性腺的化学成分随着生殖周期的不

同阶段亦有变化。例如,贻贝的有孕性腺含有高水平的蛋白质和脂肪,而未孕性腺含有高水平的碳水化合物,蛋白质和脂肪则较低(Giese 和 Hart, 1967)。许多相互有影响的因素,如食物的保障、盐度、温度和氧气的条件都会影响海洋动物的生殖周期。

二、生理性适应

当把有机体置于一种特定环境梯度的各个强度范围内所出现的**致死区**或**抗性适应区**是指引起有机体死亡的终极区。有机体能够生存的环境梯度的范围,可称为**适宜区**、**生物活动区**、或**限内适应区**。在这种环境梯度上,这些区所反映的种间差别与每个种类的不同生态要求有关。而且,即使在一个种类的生活周期中,这些区的情况也有变化,这也反映了一个有机体在个体发育上对环境要求的差异。环境生理学中有一个需要加以了解的基本问题,即已进化到可使动物能够适应各种环境复合体的生理机理。显然,遗传的性质规定了一个有

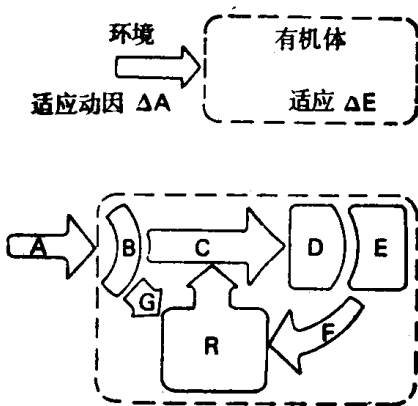


图 1.8 有机体对环境变化的适应性反应

A. 动因 B. 感受器 C. 传递者 D. 效应器 E. 输出 F. 反馈传递者 G. 先期传递者 R. 调节器 (Adolph, 1964, 美国生理学会)

机体生理活动的极限,但在这一极限范围内的反应,则部分取决于环境条件。每一种反应代表了一种不同的类型,人们有时认为这是一种由环境诱导产生的变异。

如果一个有机体要想在一定的环境复合体中很好地生活下去,它的各个组成部分就必须具有调节的功能。某一生命过程一旦受阻,势必造成整个生命的完结。因此,虽然广泛地进行各个生理系统与环境发生反应的相互关系的研究,但仍显不足,并且目前大多数资料也只是介绍孤立的生理系统的研究情况,但同学们则不应因此而不进行“综合性”的观察,因为有机体是一个由各种机能单位互相协调一致地进行活动的复合体。

当有机体遇到环境变化时,其适应反应有几个阶段(图 1.8)。

首先,动因的强度和时间必须足以达到引起反应的