

高等水产院校教学用书

鱼类生理学

上海水产学院 合編
山东海洋学院

水产养殖专业用

农业出版社

高等水产院校教学用书

魚 类 生 理 学

上海水产学院
山东海洋学院 合編

水产养殖专业用

农 业 出 版 社

編者 上海水产学院 王义强 張瑛瑛
山东海洋学院 郑鎮安
审查单位 水产部高等学校教材工作组

高等水产院校教学用书
魚类生理学

上海水产学院 合編
山东海洋学院

农业出版社出版
北京老钱局一号

(北京市书刊出版业营业许可证出字第109号)

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

洪兴印刷厂印刷装订

统一书号 13144.123

1961年9月上海制型	开本 787×1092 毫米
1961年9月初版	十六分之一
1961年12月上海第二次印刷	字数 135 千字
印数 2,291—4,290册	印张 六又四分之三
	定价 (9) 六角七分

前 言

随着我国水产事业的迅速发展,在水产生上已经提出不少有关鱼类生理的问题。为适应水产生和教学的需要,水产院校开设了鱼类生理学的课程。

鱼类生理学是一门年轻的科学,资料比较缺乏。为了适应目前教学和生产上的迫切需要,本教材重点编写了血液、呼吸及鳃、消化、内分泌、生殖、生长与代谢等六章。至于血液循环、排泄、肌肉神经、中枢神经、感觉器官等章,将留待以后陆续补充。

本教材曾参考了德国馮德(Wunder)著的中欧淡水鱼类生理学、苏联普契科夫(Пучков)、英国勃朗(Brown)、日本川本信之等人所著的鱼类生理学以及其他有关资料,并尽量按照器官生理系统整理编写而成的。其中生殖和生长与代谢两章则系按照器官生理活动的整体性编写的,俾使同学在学完各器官系统的生理活动以后,对整体的生理活动能有完整的概念的认识。

本书由于编写时间仓促以及编者水平所限,书中错误和不妥之处在所难免,希望读者惠予指正。

在编写过程中,蒙陈子英教授给予指导,并参加审查工作,特此致谢。

編 者

目 录

前 言

第一章 血液的生理	1
§ 1. 血液的机能	1
§ 2. 血液的組成和理化特性	1
§ 3. 血液的有形成分	4
§ 4. 造血系統及脾脏的机能	12
第二章 呼吸及鰓的生理	14
§ 1. 鰓呼吸的机械运动	14
§ 2. 鰓瓣的构造及其功能	17
§ 3. 魚体内呼吸气的运输	19
§ 4. 魚体耗氧量的特点	23
§ 5. 輔助呼吸器官	27
§ 6. 鰓的結構与生理机能	30
第三章 消化生理	40
§ 1. 概述	40
§ 2. 魚类消化系統的构造及其生理机能	41
§ 3. 消化酶的分泌与习性、食性的关系	49
§ 4. 魚类消化管道的神經支配	50
§ 5. 魚类消化道的运动及其神經的控制	52
§ 6. 魚类营养物质的吸收	53
第四章 內分泌生理	55
§ 1. 甲状腺	55
§ 2. 甲状旁腺	57
§ 3. 胰島腺	57
§ 4. 腎上腺	59
§ 5. 胸腺	60
§ 6. 脑垂体	60
第五章 生殖生理	65
§ 1. 性腺的机能	65
§ 2. 排卵及产卵机制	75

第六章 生长与代謝	77
§ 1. 生长的概念	77
§ 2. 物质代謝	82
§ 3. 机体的总代謝	93
§ 4. 生长的整体性調节	96
参考文献	100

第一章 血液的生理

血液是动物机体一切細胞、組織、器官的生活环境，在其成分上表现出与外界环境密切联系着的机体代謝反应。和其他脊椎动物一样，魚类有机体与外界环境間的相互关系是借助于神經系統而实现的。血液成分在各种各样的外界刺激影响下經常进行的变动，基本上借助于神經系統的反射作用来完成的。

§ 1. 血液的机能

魚类血液的机能与高等动物一样，主要分为下列几个方面：

一、运输机能

1. 运送营养物质供給細胞和組織 由消化道吸收的营养物质进入血液，随血液运送到身体各部的組織，为細胞所利用。

2. 从細胞和組織将代謝产物带到排泄器官 在生命活动过程中，細胞和組織产生許多机体不需要的甚至有害的产物。这些产物經組織液进入血液，再由血液运送到排泄器官而排出体外。

3. 运送氧气并排除二氧化碳 由呼吸器官吸入的氧气进入血液，随血液流进身体各部，供組織利用。組織排出的二氧化碳也随血液循环到鳃，經鳃排出体外。

二、調节体液的机能 器官的生理活动产物如激素、各种酶和新陈代谢产物进入血液，由血液将这些物质送到机体各部，作用于器官，并改变它們的活动。

三、保护机能 血液中的白血球能吞噬进入机体的細菌和其他异物。同时，机体能制造抗体，如硬骨魚中的凝集素、溶血素，这种物质在血液中可引起进入机体的細菌和其他异物的分解，从而解除了毒性。

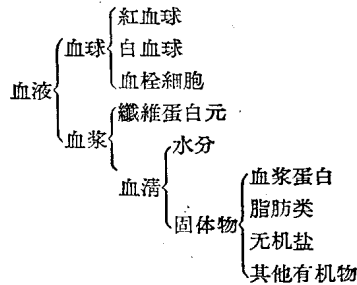
四、維持內环境的机能 血液具有相对恒定的物理化学組成、渗透压和酸碱度，以維持机体細胞正常生命活动所需的适宜內环境。

§ 2. 血液的組成和理化特性

一、血液的組成 魚类的血液和高等动物一样，都是由血球及血浆組成的(表1)。血球与血浆的体积比例，在魚类中因种类及营养的不同而有变化。一般血球約占 27% 左右，最高

占 36%(如鯉魚),最低占 16%(如鮫鱈类)。

表 1 血液的組成



血球包括紅血球、白血球和血栓細胞。血浆大部份为水分,約占 76—90%。一般硬骨魚类血液中的水分比軟骨魚較少,幼魚比成魚多。除水分外,血浆中还含有蛋白质和无机物。蛋白质中有血清白蛋白、血清球蛋白以及纖維蛋白元。纖維蛋白元可以轉化为纖維蛋白。

血浆中的矿物质因种类、性別以及性腺成熟度不同而有差别。如鯉魚在生殖腺成熟时,雄鯉血液中含有丰富的鈉和氯,而雌鯉則含有丰富的鉀和鈣。从表 2 中也可以看出魚的种类及性別的不同,矿物质含量也不同。

表 2 魚类血清中矿物质成分表(略普契科夫)

魚 的 种 类	性別	濃 度 (單位:毫克%)					研 究 者
		Na	K	Ca	Mg	Cl	
鯉 魚(<i>Cyprinus carpio</i>)	雄	309.7	18.1	9.3	—	—	Pora
	雌	275.7	20.1	13.7	—	—	
隆头魚(<i>Labrus bergylla</i>)	雄	449.9	31.5	10.4	—	—	
	雌	361.5	42.4	25.2	—	—	
鱈 魚(<i>Gadus callaris</i>)		416.0	39.0	16.0	5.9	622.0	Maccallum
鯊 魚(<i>Acanthias vulgaris</i>)		592.0	27.0	16.0	14.6	982.0	

由于魚类血液中的鈉、鉀及鈣等盐类的組成比例和哺乳类相似,因此对温血动物适用的平衡溶液也可以用来作魚类离体器官的培养基。

除以上成份外,血糖是血浆中的主要有机成分。軟骨魚类含量不高,鯊魚及鱈类的血糖含量約 20—40 毫克%。海洋硬骨魚类血糖含量与其生物学特性及生活方式有关,活动量最少的魚类血糖含量很低,平均 15.4—31 毫克%。鮫鱈的数值最低 0—10.3 毫克%,这是由

表 3 各种魚类血液 100 毫升中所含的血糖量(毫克)

魚 的 种 类	最 低 量	最 高 量	平 均 量
鰻	40.6	67.6	59.0
鯛	35.3	81.4	52.6
鮫鱈	0.0	10.3	5.6
牛眼鮫	69.2	160.0	90.7
魴鱈	20.8	60.9	37.4

于它大部分时间生活在海底,运动少,新陈代谢的作用也低,身体需要的能量相对地降低,所以影响了它们的血糖含量。自由游泳的大洋性鱼类血糖含量很高,变动范围也大,一般在59—90.7毫克%。根据 Gray、Hall 两氏的实验结果,各种鱼类血液 100 毫升中所含的血糖量(毫克)如表 3 所示。

当活动性较强的鱼类血糖浓度降低时,运动则出现迟钝,而习性迟钝的鱼类活动并无明显的影响。淡水鱼类的活动性和血糖水平之间并不存在明显的关系,但因种类的不同血糖含量也有差异。此外不利的外界条件如氧不足、机械损伤、拥挤及其他因素也会提高鱼类的血糖含量。此外,血液中还含有尿酸、尿素、氨、胆固醇、维生素、激素以及各种酶。

二、血液的理化特性

1. 比重 血液的比重随其所含细胞的浓度,主要是红血球的浓度而改变。鱼类血液的比重平均是 1.035 (变化在 1.032—1.051 之间),淡水鱼一般是 1.04—1.06。如果鱼类大量出血以后,由于组织液渗入血浆以补充总血量或者血球的比重减低,都会引起血液的比重下降。

2. 粘滞性 当血液在流动时,由于其内部分子颗粒之间具有一定的摩擦力,因而表现了粘滞性。鱼类血液粘滞性的平均值是 1.49—1.83。

血液粘滞性的高低,主要决定于红血球数量和血浆蛋白浓度两个因素,而以前者更为重要。当红血球增加时,血液粘滞性也增加。此外由于血浆中钙离子浓度过高,细菌侵入机体,CO₂提高,内分泌机能过高,都会使粘滞性提高。

由于鱼类所处的环境的改变,血液粘滞性也会改变。鳗鱼自春季之后一直到冬眠初期,血液的粘滞性都不断地增加。而肉食时,粘滞性也提高。草食时,粘滞性下降。到了春季粘滞性则渐渐地降低。

血液粘滞性的高低将会影响到血压的高低及血液的流速,当粘滞性提高而其他因素不变时,血压将行提高,血流速度将行减低。

3. 渗透压 渗透压是由于溶液中的溶质分子不能通过半透膜,因而碰撞于膜的一边而产生的一种压力。渗透压较高的一面便向较低的一面吸水,以达到膜两边渗透压的平衡。渗透压的高低是由血浆内含物的多寡而决定。测定渗透压常采用冰点下降(Δ)来表示。

鱼类的渗透压比哺乳类为不稳定,而且在很大程度上依海水盐度而变。淡水硬骨鱼冰点下降平均是 0.521 或更低些。根据维斯洛夫(Веслов)的材料还可低到 0.425。海洋硬骨鱼类血液的 Δ 平均是 0.761。横口类的血液渗透压特别高,平均 Δ 是 2.256。横口类具有这么高的渗透压主要是由于丰盛的尿素所造成。鳟科鱼类的冰点下降平均是 0.640。当产卵季节从海水进入淡水时,软骨硬鳞鱼类血液渗透压显著下降,平均达到 $\Delta=0.486$ 。鳟鱼从海洋转向河流的时候,血液渗透压的下降,主要是与血液中氯化物含量的降低有关(雷克 Pblk 1939)。

4. 酸硷度 血液酸硷度的反应具有重大的生理意义。因为细胞只能在 pH 适宜的环境中生活。当血液向酸或硷方面变动时,将使细胞内酶系统的活性受到影响,同时细胞内各种

物质的物理化学状况亦常因之改变,所有这些变化都会显著地影响机体的正常机能。

在机体代谢的过程中,不断产生具有酸性的物质,即二氧化碳、乳酸、磷酸等。这些代谢产物进入血液后,有使血液反应向酸方面变动的趋势。虽然如此,但由于血液中的缓冲物质的作用,而使酸硷度仍然维持一定的变动范围。

鱼类 pH 平均值变化在 7.52—7.71 之间,它比哺乳动物不稳定。这与鱼类血液中较少缓冲容量,特别是很少的硷儲有关。海水鱼类的缓冲容量甚至比淡水更少。此外,海水及淡水鱼类的缓冲容量都很容易变化,甚至同一种鱼,当从淡水移到海水或相反的移动时,血液的硷儲也会剧烈地改变蛋白质、磷酸盐、碳酸盐量也同时发生相应的变化。

海水与淡水鱼类的缓冲容量不相同,显然是因为海水有很好的缓冲作用,并具有恒定的 pH 值,而淡水中氢离子浓度因时间与地点而有很大的变化。因此,生活在淡水的鱼类对生活环境的变化具有更广的适应能力。

§3. 血液的有形成分

一、红血球形态 红血球是血液细胞中含量最多的一种。成鱼的红血球大多呈椭圆形,而圆口类(八目鳗)则呈圆板状。由于红血球内有核,因此,这些红血球的中心就不象哺乳类那样凹入而是凸出。此外,红血球内也含有血红蛋白,血液所以能运输氧及二氧化碳,即是由它起作用。但是血红蛋白只有存在于红血球里面,才能发挥作用。当血红蛋白因血球溶解而被释放到血浆中时,就迅速的发生化学分解。

由于鱼类的红血球具有核,因此代谢水平比起哺乳类无核的红血球要高。核本身也消耗相当数量的氧气。例如 25°C 时鳐类(*Raja* 及 *Trygon*)每立方厘米的红血球每小时约消耗 50 立方毫米的氧,同样的温度、同等数量的红血球,硬骨鱼每小时消耗 60—70 立方毫米的氧。

鱼类红血球的大小随种类不同而有不同。软骨鱼红血球体积最大,棘鳍鱼类最小,鲤科鱼居中间地位(表 4)。

红血球的数目因种类、性别、外界环境的影响,变化甚大。但在正常的情况下,它的数量与大小成反比,红血球大,数量少,反之,数量多,体积小。如鳐类红血球很大。但每立方毫米血液中,平均仅含有 193,000—231,000 个。而棘鱼的红血球小,平均每立方毫米血液中有 3,300,000 个。一般产卵季节含量高,产卵后数目少,雄鱼比雌鱼多,年龄大比年龄小的数目多;幼鱼雌雄相等,仅在鱼类快到性成熟的时期才开始出现性别的差异(表 4)。

二、影响红血球数量变动的外界因素 红血球数量的变动除随种类、性别、年龄的不同而变化外,它还受以下外界条件的影响。

(1) 季节的影响:随着种类的不同受季节的影响也有很大的不同。但一般在冬季红血球数量剧烈地下降,春夏季剧烈地增加。血液成分的性别差异在春夏表现得非常明显,而冬季便消失。

表4 各种硬骨鱼类红血球与白血球的数量 依施里黑尔(Шлихер)

魚 的 种 类	数 量		紅血球的大小 单位: 微米(μ)	一个紅血球 的表面积 单位: 平方微米	血紅蛋白 所占的百 分比依照 沙利氏法	观察时间及动物的数目 (后者放在括弧内)
	紅血球 单位: 百万个	白血球				
小河蛙(<i>Salmo fario</i>)	1.14	25500	16.1×8.9	230.3	60	五月,十月—一月(18)
虹色淡水蛙(<i>S. irideus</i>)	1.10	34000	13.7×9.4	202.3	—	六月—七月(5)
二龄鲤(<i>Cyprinus carpio</i>)	1.40	85000	11.0×8.2	141.3	54	六月—五月(59)
三、四龄鲤	1.65	35000	12.3×8.8	169.9	62	九月—四月(4)
鲫鱼(<i>Carassius vulgaris</i>)	0.87	51000	13.45×9.1	197.2	42	五月—二月,四月(36)
丁卡鱼(<i>Tinka vulgaris</i>)	1.40	52000	13.0×8.2	168.3	62	从四月至翌年四月(84)
圆腹鲈(<i>Leuciscus cephalus</i>)	1.49	40000	12.9×8.5	172.1	61	一月(1)
红鳍鱼(<i>L. erythrophthalmus</i>)	1.67	120000	12.45×7.3	142.8	62	四月—六月,十,十一,一,四月(35)
鳗鱼(<i>Anguilla vulgaris</i>)	1.42	90000	13.0×9.8	198.7	70	八月—九月(10)
狗鱼(<i>Esox lucius</i>)	1.90	37500	11.8×6.5	120.1	60	九月(4)
棘鱼(<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	3.30	34000	9.7×6.6	100.4	—	六一九月,二,三月(44)
鲈鱼(<i>Perca fluviatilis</i>)	1.38	40000	11.3×8.15	143.5	42	从四月到翌年四月(101)
杜父鱼(<i>Cottus gobio</i>)	1.55	30000	10.4×7.8	126.5	42	九月(3)

(2) 昼夜变化的影响: 某些鱼类如枝冠鲷鱼(*Blennius gattorugine*)及厚唇隆头鱼(*Crenilabrus metops*)等海洋鱼类的红血球含量经常是早上最低,而中午以前达到最高值。

(3) 静水压力的强烈改变也会引起红血球数目剧烈的变化,而且可继续数日之久。当深海的鳗鱼从深处捕上以后,也能看到类似波浪式的变动。

(4) 氧的缺乏将引起红血球数量迅速的增加,显然,这是由于脾的反射性收缩和其他血库放出大量血球所致。

(5) 营养特点同样会影响红血球数量变动,长期地饥饿,引起红血球数目的降低,(普契科夫及费多洛娃)。食物的成分也能对血液发生影响,如生长在水池或水簇箱的鱒科幼鱼所得到的食料如仅限于寡毛类,它们的红血球数目经常很低,可是饲养在同样条件下而喂以各种杂饲料时,幼鱼的红血球含量的指标很高。

(6) 由于各种寄生虫所引起的机体的病理状态,一般降低了红血球的含量,例如患了黑斑病的鲤鱼,红血球含量比正常的鲤鱼低。

三、血紅蛋白 血紅蛋白是紅血球固体物质的主要部分。鱼类的血紅蛋白和高等动物一样是一种结合蛋白质。由一种特殊的蛋白质叫做血球蛋白,和一种含铁的色素叫做亚铁血红素(Heme)结合而成。

血紅蛋白能与氧形成不牢固的、容易解离的结合,这点是血紅蛋白的特性。与氧结合的血紅蛋白,称氧合血紅蛋白。此时血紅蛋白的铁仍为二价。血紅蛋白和氧之间的反应为可逆反应。当在氧分压高的地方时,血紅蛋白很容易与氧结合。在氧分压低的地方又容易把氧放出,把氧放出后的血紅蛋白就复原而成还原血紅蛋白。正常鱼类血液中的血紅蛋白一般以氧合血紅蛋白及还原血紅蛋白的形式存在,因此鱼类血液的颜色具有暗红、樱桃红等各种

不同的顏色。然而巴甫洛夫观察到六至八齡以及一部分四齡鯉魚血液中有异常的差异。它們的血液具有黃褐色，而某些标本还具有褐色。經研究后探明，这些魚类的血液含有很多的高鉄血紅蛋白。这是由于氧分压极高或当血紅蛋白与酸結合时，鉄原子由两价轉变为三价(Fe^{+++})，这时的血紅蛋白已起氧化作用而成为高鉄血紅蛋白。

血紅蛋白除具有运氧的作用外，还具有維持血液反应恒定的緩冲作用。氧合血紅蛋白具有比血紅蛋白更为明显的酸性。因此，当血紅蛋白轉变成氧合血紅蛋白时，碳酸自重碳酸盐中析出。

和高等动物一样，魚类血紅蛋白也能跟一氧化碳結合，这种碳氧血紅蛋白与氧合血紅蛋白很相似，其反应也是可逆的，而且血紅蛋白的一氧化碳飽和度亦取决于后者的分压。然而主要的差别在于碳氧血紅蛋白是比氧合血紅蛋白較为牢固的結合物，結合的能力很强。温血动物只要在空气中有少量一氧化碳(0.3%)也会由于窒息而死亡。但魚类的情况有些不同。生活在混有2%一氧化碳的空气所飽和的水中的鯉魚、鰻魚及狗魚，在四小时内未发现有任何的損害(尼克魯 Nieloux, 1923)。此外，血紅蛋白还有运输二氧化碳的机能。所有这些作用的过程，留待呼吸生理再詳述。

血紅蛋白的含量通常以每100毫升血液中所含血紅蛋白的克数来表示。軟骨魚类血紅蛋白的含量相当少，只有硬鳞和硬骨魚类的二分之一或三分之一(表5)。鱒科魚所含的血紅蛋白的量相当高，平均是50—64.5%(按沙利氏法)。海洋硬骨魚类血紅蛋白含量和魚类的活动性有关，最活潑的魚类具有最高的血紅蛋白含量，而底栖类型少活动的魚类只具有少量的血紅蛋白。淡水魚类血紅蛋白的含量与活动性之間的关系尚未被揭露；多数的血紅蛋白含量甚低，变动在24—51%之間。淡水魚类血紅蛋白含量表现了很明显的性别差异，雌魚經常含有較少量的血紅蛋白(表6)。

表5 軟骨魚类及軟骨硬鳞魚类的血紅蛋白与紅血球的数量(依普契科夫)

魚 的 种 类	紅血球数量 单位:百万个	紅血球大小 单位: 微米(μ)	一个紅血球的 表面积单位: 平方微米(μ^2)	血紅蛋白的百 分比 (依沙利氏法)	研究的 時間	研 究 者
刺鱸(<i>Raja clavata</i>)	0.193	25×14	549.5**	17.7***	—	柯尔茹也夫及布拉 托夫(1950)
黃貂魴(<i>Trygon pastinacea</i>)	0.236	—	—	21.5***	—	
小种鱒(<i>Acipenser ruthenus</i>)	♂ 1.341 *	13.4×10.0	210.4	58.8	5—6月	卡拉施尼可夫 (1939)
	♀ 1.026	13.8×10.1	218.8	51.2	同上	
星鱒(<i>Acipenser stellatus pall</i>)	♂ 1.494	10.9×14.5	248.1	64.5	5月	
	♀ 1.165	10.8×14.1	238.1	50.0	同上	
俄国鱒(<i>Acipenser güldenstädti</i>)	♂ 0.718	—	327.1	55.0	同上	
	♀ 0.614	—	327.1	50.0	同上	

* 依茨維特科夫(Цветков, 1925)的材料,伏尔加河小种鱒的紅血球平均含量是1,500,000—2,000,000。

** 鱒类紅血球的大小与表面积的材料取自馬拉設的研究。

*** 数字是按沙利氏的方法,按每100%的血紅蛋白相当于100毫升血液中含有17.3克血紅蛋白进行換算的。

表6 紅血球与血紅蛋白的含量与性别的关系(依普契科夫)

魚 的 种 类	性别	研究 的 标本 数	紅 血 球 数 单位: 百万个	血紅蛋白的百分 比(依沙利氏法)	研究的时间
鰱 <i>Abramis brama</i>	雄	9	2.19	60.1	5—6月
	雌	10	1.72	42.5	5—6月
丁卡魚 <i>Tinka tinka</i>	雄	1	2.61	63.0	6月
	雌	1	2.24	44.0	6月
小河鮭 <i>Salmo trutta fario</i>	雄	13	1.99	55.4	6—7月
	雌	10	1.85	41.4	6—7月
鮭(<i>Salmo salar</i>)	雄	2	—	76.0	10月
	雌	2	—	60.0	10月
白鮭(<i>Coregonus lavaretus</i>)	雄	6	—	61.5	12月
	雌	6	—	53.0	12月
白鱈(<i>Lucioperca lucioperca</i>)	雄	6	2.18	43.5	5—6月
	雌	8	1.78	34.0	5—6月

血紅蛋白的含量降低受年龄、性别、活动性、营养等影响外, 根据 T. B. Вышеславцева 对野鯉研究的结果, 认为血紅蛋白与性腺成熟度有关。在性腺成熟度系数从 5 增加到 15 时, 血紅蛋白含量则逐渐从 41.8% 增加到 43.5%, 成熟度系数进一步增加到 17 时, 血紅蛋白量也激增, 达到 51.5% (图 1)。

此外, 血紅蛋白含量与季节变化有关。如野鯉产卵后, 血紅蛋白的数量减低。七月达到最低数值, 雌魚为 38.4%, 雄魚为 40%, 到了十月, 血紅蛋白的数量, 雄魚增加到 54.5%, 雌魚增加到 46.1%, 在冬天, 又重新稍为减低。从二月开始, 血紅蛋白的数量激增, 在四月达到本身最高的数值。雌魚为 51.3%, 雄魚为 63.2% (图 2)。

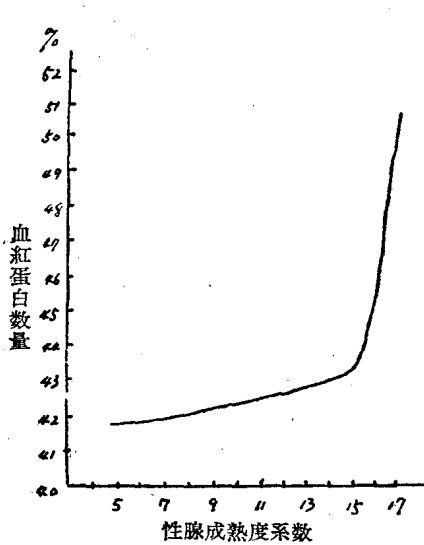


图 1 血紅蛋白在野鯉血液中含有量随着其性腺成熟状况而变化(魚体长 38—40 厘米)

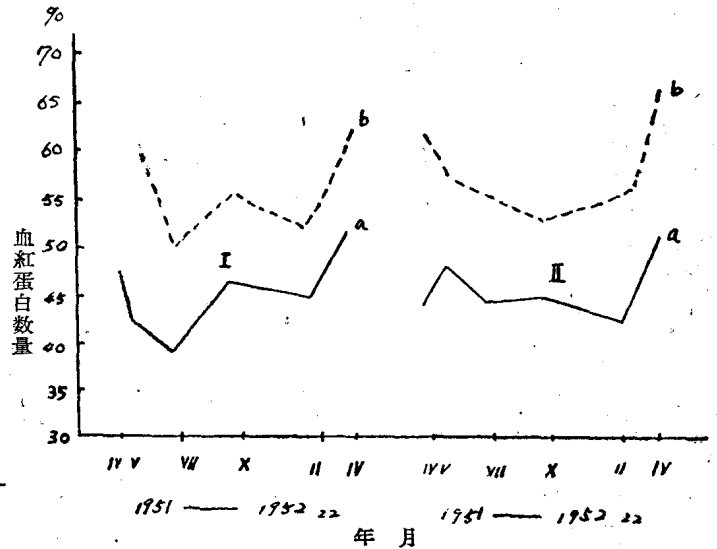


图 2 血紅蛋白在野鯉血液中的含量的季节变化
I. 在长度为 38—40 厘米时: a—♀魚; b—♂魚。
II. 在各个长度的平均时: a—♀魚; b—♂魚。

血液中血紅蛋白含量的測定最簡便的方法是比色法,平常采用沙利氏(Sahli)血色素計进行这种測定。預先将一定量的盐酸溶液(1/10 当量)注入带有刻度的小玻璃管中,然后把被檢的血液(20 立方毫米)混入盐酸溶液,这时血紅蛋白分解出来的亚鉄血紅素先轉变成高铁血紅素,再变成氯化血紅素,使溶液成黄褐色。用蒸馏水稀釋溶液,直到顏色的深度与标准管相同为止,血液中血紅蛋白的含量多,則用来稀釋的水愈多,由液面到达的刻度表明血紅蛋白的含量。

4. 紅血球的沉降速度 由于血球的比重大于血浆,因此,用某种方法防止血液凝固(加檸檬酸盐或草酸盐),并把它放在直立的玻璃管内,血液中的紅血球就发生下沉現象。在血液的上层留下一层透明的血浆,經過一定時間,沉降的紅血球上面血浆柱的高度就代表着紅血球的沉降速度。

各种魚类的紅血球沉降速度不同,一齡的大麻哈魚紅血球沉降率每小时不超过 2 毫米(达維多夫 1947)。在莫斯科漁业学院生理学实验室中,对当年鯉及鯽魚得到的数值是每小时 2—3 毫米,鱒科魚类的紅血球沉降率曾进行了更詳細的研究,結果发现雄魚的紅血球沉降率小于雌魚(表 7)。当生殖腺成熟时期,雌雄魚的紅血球沉降率均会提高。

沉降速度所以有差异,是由于紅血球互相叠合的速度不同,紅血球叠合后,血球与血浆的接触面减少,血球集团的重量加大,因之,紅血球下降的速度增加。紅血球叠合得越快,沉降的速度也就越快。而叠合的速度又与血浆蛋白有关。血浆中纖維蛋白元、球蛋白、胆固醇量的增加都可以使沉降率加速。因为紅血球悬浮在血浆中是由于它表面电荷的同性排斥力的緣故。纖維蛋白元和球蛋白增加时,紅血球表面的电荷量下降,因而使紅血球叠合而下降。

表 7

魚 的 种 类	紅血球沉降率,单位: 毫米/小时	
	雄 魚	雌 魚
小 种 鱒	2.6	4.8
星 鱒	3.7	7.4
俄 国 鱒	5.4	10.6

5. 紅血球的渗透抵抗力 当紅血球內部的渗透压与血浆渗透压相等时,渗透的力量对紅血球不表現任何的影响。但紅血球与血浆之間渗透压不相等,則渗透压較高的一边具有較大的吸水的力量。紅血球在正常状况下,它的內部的渗透压与血浆的渗透压相等,因此紅血球能保持一定的大小和形状。如果把紅血球放在高渗溶液里,紅血球內的水分将被吸出,紅血球就縮小。如果放在低渗溶液里,水就进入紅血球,使紅血球体积增大;当紅血球膨胀过度时,膜經受不住增高的压力而破裂,于是紅血球的内容物就进入溶液中,这一現象叫做溶血。

为了測定紅血球的渗透抵抗力,可取各种濃度的 NaCl 溶液,向其中各加入一滴血液。将液体靜置若干時間后,观察最早出現溶血迹象的 NaCl 濃度(最小渗透抵抗力)及开始完全溶血的 NaCl 濃度(最大渗透抵抗力)。紅血球渗透抵抗力随种类不同而不同。丁卡魚血

液的等渗溶液是0.83%的NaCl溶液,在0.41% NaCl溶液中紅血球开始溶血(最小渗透抵抗力)。鱒科鱼类在0.38%的NaCl溶液中紅血球开始溶血(最小渗透抵抗力),而在0.20%的NaCl溶液中則完全溶血(最大渗透抵抗力)。鯉魚在0.27% NaCl溶液中开始溶血,而在0.24%的NaCl溶液中則完全溶血。

鱼类和高等动物一样,紅血球渗透压的稳定性并非有一定的恒定数值,它在神经系统接受了各种刺激的影响下会起变化。例如,由于鱼类突然从冷水移到温水或者相反的移动时,这种温度变化对皮肤感受器的刺激会降低鱼类紅血球渗透压的稳定性。当皮肤感受器用奴佛卡因(novocain)麻醉后,鱼类紅血球失去了对皮肤温度刺激的反应。显然鱼类是通过交感神经系统而实现引起紅血球渗透压稳定性改变的反射性作用的。向有机体注入肾上腺素,也引起和上面所述的相似的结果,即使紅血球渗透压的稳定性降低。当麻痹交感神经的毒物——麦角胺作用以后,对变冷的反应停止了。紅血球稳定性的这些效应是在神经系统受刺激的影响下,通过血液化学上的改变而实现的。

二、白血球

1. 白血球的种类 高等动物血液中的白血球分为有颗粒白血球及无颗粒白血球。前者又分嗜硷性、嗜酸性及中性白血球三种,后者又分淋巴球及单核球二种。在鱼类血液中也同时看到有颗粒白血球及无颗粒白血球。横口类能找到无颗粒白血球中的淋巴球,它们也可分为大、中、小三种淋巴球,不过颗粒白血球中完全没有嗜硷性白血球及嗜中性白血球,但有二种形态的嗜酸性颗粒细胞,其中一种具有圆的形态并充满了小的嗜伊红颗粒,另一种成短棒形态,并有明显的嗜伊红颗粒。按照查瓦尔津(Заварзин, 1945)的研究,这在炎症反应时和人类的嗜中性白血球相似,因此可以列入所谓特殊白血球的类型(依梅契尼科夫 Мечников 所称的小噬细胞)。

软骨硬鳞鱼类血液中找到淋巴球、单核球、多形白血球、嗜中性白血球及嗜酸性白血球。在鱒魚的幼体血液中,偶然可找到有巨大的嗜硷性白血球。

除小淋巴球外,鱼类无颗粒白血球和哺乳类相应的细胞也有不同。单核白血球与多形核白血球类型的细胞经常具有嗜硷性的原生质。后者与哺乳类胚胎细胞——淋巴母细胞与髓母细胞相似。因此,鲁巴谢夫提出应把具有嗜硷性原生质的无颗粒细胞作为淋巴髓母细胞型的细胞来看待。根据莫斯科渔业技术学院生理实验室所进行的研究证明这些细胞具有极明显的吞噬能力。相反地,有颗粒的类型,其中也包括所谓嗜中性白血球在内都没有吞噬的特性。因此,在机能方面,单核球与多形核白血球列入无颗粒的细胞,这是真正的梅契尼科夫所称的吞噬细胞。

2. 影响白血球变化的因素 影响白血球变化的因素很多,但目前仅了解的有以下几方面:

(1) 在产卵季节里,白血球的情况有显著的变化。非产卵期内,淋巴球的数量占主要地位,当鱼类生殖腺从第Ⅳ期过渡到第Ⅴ期时,淋巴球剧烈地下降,而代之以血液中单核球与

多形核白血球数量增加。无论在自然条件下排卵或是在注射了脑垂体促性腺激素之后而发生的排卵都能看到血液中白血球成类似的变动(表8)。

表8 白鱸和鱖魚血液成分的改变和产卵期的关系(依德拉布金娜)

魚的种类、研究年分、性別、及生殖腺成熟期	数 量			白血球的血式 (%)			
	每立方毫米中紅血球的数量(百万)	血紅蛋白的数量(依沙利氏法%)*	每立方毫米中白血球的数量	淋巴球	单核白血球	多形核白血球	嗜中性白血球
鱖, 1939, 雌							
IV期	0.70	32	44000	91.4	3.3	3.3	2.0
V期 { 注射脑垂体素后 天然产卵期	0.79	24	25000	35.0	43.0	16.0	6.0
	0.84	25	24000	24.3	55.0	8.8	11.4
鱖, 1949, 雌							
IV期	0.84	39	32000	82.0	4.0	10.0	4.0
V期 { 注射脑垂体素后 天然产卵期	0.71	34	38000	50.0	26.0	20.0	4.0
	0.88	44	38000	42.2	32.0	20.8	5.0
鱖, 1941, 雌							
IV期	0.70	32	36000	86.6	6.7	4.0	2.7
V期 { 注射脑垂体素后 天然产卵期	0.53	27	63000	16.1	62.4	15.2	6.3
	0.61	30	59000	13.1	80.9	1.4	4.6
V期, 雄	0.91	41	50000	28.0	51.4	16.3	4.3
白鱸, 1940, 雌							
IV期	2.26	39	31000	89.0	11.0	—	—
V期注射脑垂体素后	2.45	49	42000	43.0	57.0	—	—
白鱸, 1941, 雌							
IV期	1.17	27	21000	94.0	26.0	—	—
V期注射脑垂体素后	1.36	33	37000	6.0	74.0	—	—

* 血紅蛋白依沙利氏血紅素計来研究,其单位百分之百(100%)相当于每百克血液中含17.3克血紅蛋白。

(2) 长期受到饥饿, 以及海水盐度的升高或降低均引起血液中嗜酸顆粒細胞显著的减少。

(3) 魚类血液中任何一种类型的白血球的存在都和年龄有关。如养在池塘中的幼魚(鱖科, 鱖魚, 白鱸), 单核白血球与多形核白血球的数量是随幼魚的成长而有某些增加(戈洛介茨 1954)。鯉科魚在生活过程的第一年也具有这种相似的倾向。鯉魚血液中的顆粒白血球相当迟才出现。例如一龄鯉首次出现嗜中性白血球, 而嗜酸性白血球则仅在二龄鯉看到。

(4) 魚类的疾病在頗大的程度上会影响血液中白血球的組成。例如依戈洛介茨(1940)的研究, 具有明显或隱蔽的黑斑病的鯉魚, 血液中单核白血球的数量和正常比較有显著增加。又如患紅斑病鯉魚在初期血液中大量地增加嗜中性白血球的数量。无此病征的鯉魚嗜中性白血球約占0.2%, 得病而开始形成潰瘍的魚, 嗜中性白血球平均达7%, 某些标本甚至可达到16%。疾病繼續进行, 嗜中性白血球的百分比逐渐下降。紅斑病鯉魚的单核白血球与多形核白血球的数量, 在潰瘍的恶化过程中逐渐地增加, 直到潰瘍的伤口痊愈而形成疤以后, 才开始降低。

3. 白血球的机能 白血球的主要机能是保护机体,抵抗侵入血液及组织的微生物,吞噬其他外来物质和体内死亡的细胞。

到现在为止,对鱼类白血球吞噬能力所进行的研究还很少。按普契科夫的研究,单核与多形核白血球具有最显著的吞噬能力,有颗粒白血球与淋巴球的吞噬能力较弱。当细菌或异物进入鱼类体内时,炎症反应开始,同时血管局部地扩大。白血球受了细菌或异物周围所发生的化学变化的引诱,便向细菌或异物的方向移动。白血球到达细菌或异物所在的地方以后,即伸出伪足从各方面包围和吞噬。由于白血球内含有各种酶,被吞噬的异物或细菌便在白血球内进行细胞内消化。

鱼类和高等动物一样,当细菌或异物侵入机体以后,它可能是以上述的吞噬方法来保护自己,也可能是以形成相应的免疫体来保护自己。当把异种的红血球注入腹腔时,几天后能看到溶血素的形成(抗体的一种)。对硬骨鱼类注入细菌时,(弧菌 *Vibrio anguillarum*, 芽胞杆菌 *Bac. fluorescens*, 假单胞菌等)能形成凝集素(抗体),这说明了鱼类和高等动物一样在血液中能产生有效的免疫性。

三、血栓细胞 鱼类血液中没有和哺乳类相同的血栓细胞(血小板),但是血液中具有一种特殊的纺锤形细胞。有人推测,它与软骨及硬骨鱼类血液的凝固作用有关。圆口类血液中没有纺锤形细胞。

纺锤形细胞不稳定,并且具有彼此相粘的特性;结果形成成串的小链,较多聚集时甚至形成小块。纺锤形细胞具有大的椭圆形的核,并具有原生质的薄层,在核的一端,原生质形成颇厚的一层。按大小而言,纺锤形细胞显著地小于红血球,和红血球的核相近。按照茨维可夫的計算,小种鱈血液中纺锤形细胞的数目与血球相等。

四、血液的凝固 当鱼类组织损伤后,血液即外逸,不久便凝固,结成血块堵塞伤口,使血液停止,这种生理反应过程是与血液中的纤维蛋白元转变为纤维蛋白有关(图3)。纤维蛋白是一种线状蛋白,它们相连接组成杂乱的网,将血球包裹于网络内而形成血块。纤维蛋白元转变为纤维蛋白是靠凝血酶的作用来实现的,在血管内循环着的血液中这种酶呈凝血酶元状态。要使凝血酶元转变为活性的凝血酶,必须在钙离子的存在下受到凝血活素的作用。凝血活素并不存在于血液中,高等动物是存在于各种组织及血小板中,而鱼类仅存在于组织中。类似血小板的纺锤形细胞含凝血活素。有人推测,这种纺锤形的细胞与软骨鱼类及硬骨鱼类血液的凝固作用有关。纺锤形细胞不稳定,并且有彼此相粘的特性,结果能形成成串的小链,较多聚集时甚至形成小块,但详细情况尚不了解。

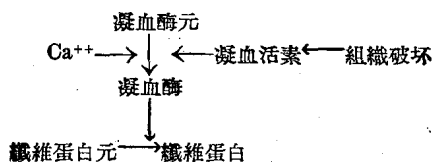


图3 血凝机制