

鲢幼鱼非疲劳贴网及姿态转换行为研究

刘谢驿^{1,2}, 徐 劭², 袁 喜², 黄应平^{2,3}, 涂志英^{1,2,3}

(1.三峡大学生物与制药学院,湖北宜昌 443002;
2.三峡大学 三峡地区地质灾害与生态环境湖北省协同创新中心,湖北宜昌 443002;
3.三峡大学 三峡库区生态环境教育部工程研究中心,湖北宜昌 443002)

摘要:流速是影响鱼类生存与繁衍栖息的重要因子。为了了解鱼类在中等流速区的游泳行为,探究其对水流的适应特征,利用鱼类游泳能力测定装置,以鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*) 幼鱼[体重(9.82±3.81) g,体长(8.56±1.11) cm)]为对象,采用递增流速法,分析了游泳过程中的非疲劳贴网行为与姿态转换行为。结果表明,在22℃水温条件下,鲢幼鱼平均相对临界游泳速度(critical swimming speed, U_{crit}) 相比其体长(body length, BL)为(6.00±0.93)BL/s;其非疲劳贴网速度(no-fatigue impingement speed, U_{imp})与临界游泳速度呈线性正相关, $U_{crit}=1.03 U_{imp}+1.26$ ($R^2=0.86, P<0.01$);姿态转换速度(gait transition speed, U_{tran})与临界游泳速度呈线性正相关, $U_{tran}=0.59 U_{crit}+1.55$ ($R^2=0.43, P<0.01$);非疲劳贴网速度与姿态转换速度呈线性正相关, $U_{tran}=0.51 U_{imp}+2.72$ ($R^2=0.41, P<0.001$)。在中等流速范围内(2~4 BL/s),实验鱼摆尾频率(tail beat frequency, TBF)和单次摆尾周期前进距离(stride length, SL)均随流速增加而增大。首次出现非疲劳贴网的流速为4.62 BL/s,流速增至5.08 BL/s时出现姿态转换行为。发生姿态转换后,TBF开始下降,而SL随流速增加快速增大。研究显示,鲢幼鱼非疲劳贴网行为对游泳能力和姿态转换速度有显著影响,且非疲劳贴网行为与姿态转换行为之间也存在相互影响。研究结果可为自然环境中鱼类生态行为研究、鱼类资源保护及渔业管理提供参考。

关键词:鲢;姿态转换行为;临界游泳能力;游泳行为

中图分类号:Q332 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2020)04-0096-06

鱼类运动是其自然环境变化的外在行为响应,游泳行为是鱼类行为学研究的重要内容。游泳速度、游泳耐力或能量利用效率等对鱼类的捕食、逃避敌害、繁殖行为等具有重要影响(Videler,1993)。在自然界中,游泳运动是一种不稳定的运动状态,特别是在长距离洄游过程中,鱼类常常根据水流等环境变化调节其游泳速度(李敏讷等,2018),持续式游泳运动、暂停及偶发性的爆发游泳运动通常交互发生(Videler et al,1991)。通常情况下,在自发游泳状态下,鱼类个体较少采用迅速力竭的游泳行为,而采用低速或不连续的游泳方式较多(Pon et al,2009)。尽管如此,当前国内外关于游泳能力研究集中在临界游泳速度(Jain et al,1997)、爆发游泳速

度(梁园园等,2016)、冲刺速度(Videler et al,1982)、快速逃逸游泳行为(牛宋芳等,2015)等极限速度方面,而对低速或不连续的非疲劳游泳行为研究较少。例如,在较低流速下鱼类会出现贴网现象,继而持续游动至疲劳;随流速逐渐增加,鱼类的游泳方式从连续摆尾变为间歇式摆尾,这些与疲劳无关的贴网行为及游泳姿态转换行为与极限游泳能力(临界游泳速度)的相互关系,可用于判断鱼类的非疲劳游泳特性。

鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)属鲤形目、鲤科,与青鱼、草鱼、鳊并称为“四大家鱼”,是我国主要的淡水经济鱼类之一,分布在全国各大水系。本文以鲢幼鱼为研究对象,采用递增流速法测试其在水流速度逐渐增大过程中的贴网行为、摆尾行为及由稳定游动变为不稳定游动的姿态转换速度(gait transition speed, U_{tran})等,识别其与临界游泳速度(critical swimming speed, U_{crit})的关系,从而为准确辨识鲢幼鱼的非疲劳游泳行为特征提供基础数据支撑,为建立合理的河流流量管理策略提供参考,以尽量减少河流对鱼类的伤害。

收稿日期:2018-08-23
基金项目:国家自然科学基金(51679126);湖北省创新群体项目(2015CFA021)及国家重点研发计划(2016YFD0800902)。
作者简介:刘谢驿,1995年生,男,硕士研究生,研究方向为生态水力学。E-mail:120589867@qq.com
通信作者:涂志英,博士,副教授,主要从事生态水力学研究。E-mail: zytul1111@163.com

1 材料和方法

1.1 实验用鱼

实验用鲢幼鱼购于湖北省枝江市渔场,总重复样本量为 35 尾,其中能够完成实验的 30 尾,体重(湿重)为 (9.82 ± 3.81) g,体长 (8.56 ± 1.11) cm,文献中对于鱼类游泳能力测定重复组数多数为 10~30 尾实验鱼(李志敏等,2018;蔡露等,2018)。在鱼缸中驯养 1 周(自然水温、自然光周期),每天投喂过量人工微型饵料(养殖场提供、漂浮性)1 次,投饵 2 h 后清理残饵。实验水为曝气后的自来水,日换水量约 30%,通过增氧机使水体溶氧维持在 6 mg/L 以上。实验前停食 2 d(Jain et al,1997)。实验地点为三峡大学水污染控制实验室室内,时间为 2017 年 8~9 月。

1.2 实验装置

实验在自制的鱼类游泳能力测定装置内进行(图 1)。装置内密封环形水槽体积为 12 L,游泳区尺寸为 50 cm×10 cm×10 cm。实验前利用便携式流速仪(LS 300-A)装置进行流速校正,建立游泳区中心水流速度与变频器频率之间的关系式,作为流速调节的依据,装置流速范围为 0.05~0.80 m/s。在装置正上方放置一个摄像机(25 帧/s),用于记录实验鱼的游泳行为。

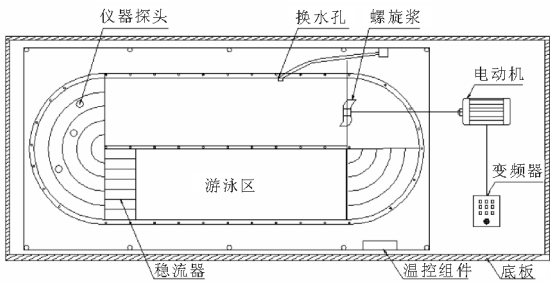


图 1 鱼类游泳能力测定装置

Fig.1 Experimental apparatus for testing fish swimming ability

1.3 实验方法

1.3.1 临界游泳速度 将禁食 2 d 的鲢幼鱼放入装置游泳区。在 0.05 m/s 流速下适应 2 h(Jain et al,1997),每 20 min 流速增加实验鱼体长(body length,BL)速度 1 BL/s(Reidy et al,2000),直至实验鱼达到运动力竭状态(鱼全身贴网 30 s 后、敲击惊吓仍保持贴网、未出现游泳行为)时停止实验。当溶氧量低于 7 mg/L 时,利用潜水泵将密封区的水

与外部敞口水槽的水进行交换 5 min,保证游泳区的溶氧大于 7 mg/L。实验过程水温为 $(22\pm1)^{\circ}\text{C}$ 。实验结束后将鱼捞出后,测量其体长、全长及体重。临界流速(U_{crit})计算公式为(Jain et al,1997):

$$U_{\text{crit}}=U+(t/T)\Delta U \tag{1}$$

式中: T 为流速增加的时间间隔(20 min); U 为能完成持续 T (20 min)的最大游泳速度(鱼力竭前的速度); ΔU 是速度增量(1 BL/s); t 是在疲劳流速下持续的游泳时间(min)。由于实验用鱼的最大横截面积未达到装置横截面积的 10%,水流阻挡效应忽略不计(Zeng et al,2009)。

1.3.2 非疲劳贴网速度及姿态转换速度 流速逐渐增大过程中,当实验鱼在远低于临界流速的流速下未能保持其所在位置,出现多次(3 次以上)停靠于下游拦网(至少 75% 的身体长度与下游的拦网接触),则此流速定义为首次非疲劳贴网速度(U_{imp}),计算方法同公式(1),式中 t 改为出现此现象时的时间(min)。随着水流速度逐渐增加,当实验鱼由连续摆尾游动转换为不连续摆尾游动,即实验鱼连续出现 3 次“冲刺-滑行”行为时,对应的流速称为姿态转换速度(U_{tran}) (Griffin et al,2004),计算方法同公式(1),式中: U 的定义改为能稳定游动持续 T (20 min)的最大游泳速度(BL/s); t 为出现不稳定游动的流速下稳定游动的时间(min)。

1.3.3 运动行为 通过视频慢放记录鱼在某流速下 1 min 内的摆尾次数,即摆尾频率(tail beat frequency, TBF) 及不同流速下的单次摆尾周期前进距离(stride length, SL)。考虑到改变流速对实验鱼的影响,每个流速下,从第 2 min 开始,记录初始 3 min、中间 3 min 及最后 3 min 的摆尾频率,最后取 3 次的平均值得到摆尾频率。单次摆尾周期前进距离(SL)的计算公式(Yanase et al,2010) 如下:

$$SL=U/\text{TBF} \tag{2}$$

式中: U 为实验鱼相对于其体长(BL)的游泳速度(BL/s);TBF 为实验鱼的摆尾频率(次/s)。

1.4 统计方法

实验数据采用 Origin 8.0 软件进行线性拟合,SPSS 18.0 进行统计分析,对体长、体重、相对临界游泳速度、各进口流速下的摆尾频率及单次摆尾周期前进距离用(平均值±标准差)(Mean±SD) 描述,通过 One-Way ANOVA 分析差异性, $P<0.05$ 表示差异显著。

2 结果

2.1 临界游泳速度与非疲劳贴网游速的关系

30尾鲢幼鱼在游泳速度逐渐增加过程中,发现有19尾(63.3%)出现与疲劳无关的首次贴网,其余11尾鱼直至游泳疲劳才贴网,19尾鱼的非疲劳贴网游泳速度(U_{imp})与其临界游泳速度(U_{crit})关系如图2所示,两者呈线性正相关关系:

$$U_{crit} = 1.03U_{imp} + 1.26 (R^2 = 0.86, P < 0.01)$$

临界游泳速度越大,首次出现非疲劳贴网行为时的游泳速度也越大,即越晚出现可能导致游泳失败的不稳定游泳行为。

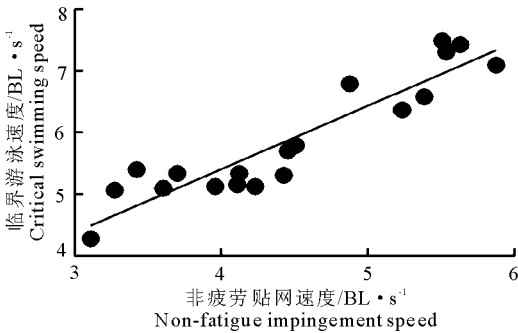


图2 鲢幼鱼非疲劳贴网速度(U_{imp})与临界游泳速度(U_{crit})的关系

Fig.2 Relationship between non-fatigue impingement speed (U_{imp}) and critical swimming speed (U_{crit}) of juvenile silver carp

2.2 U_{crit} 及 U_{imp} 与姿态转换速度的关系

姿态转换速度(U_{tran})与临界游速(U_{crit})呈线性正相关关系(图3): $U_{tran} = 0.59U_{crit} + 1.55$ ($R^2 = 0.43, P < 0.01$),即鲢幼鱼临界游泳速度越大,姿态转换发生时的游泳速度越大。

非疲劳贴网速度(U_{imp})与转换速度(U_{tran})呈线性正相关关系(图4): $U_{tran} = 0.51U_{imp} + 2.72$ ($R^2 = 0.41, P < 0.001$),即非疲劳贴网行为出现时的游泳速度越大,出现不稳定游动状态时的速度越大。

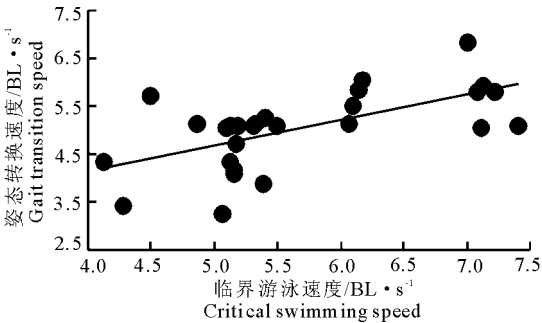


图3 鲢幼鱼临界速度(U_{crit})与姿态转换速度(U_{tran})的关系
Fig.3 Relationship between critical swimming speed (U_{crit}) and gait transition speed (U_{tran}) of juvenile silver carp

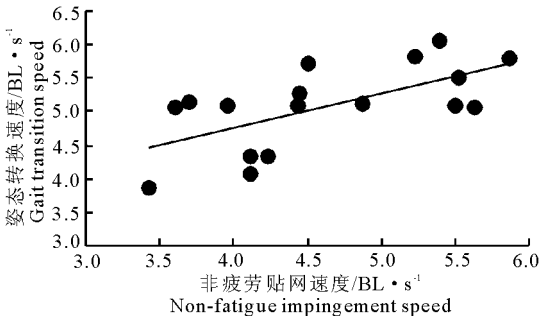


图4 鲢幼鱼非疲劳贴网(U_{imp})与姿态转换速度(U_{tran})的关系

Fig.4 Relationship between non-fatigue impingement speed (U_{imp}) and gait transition speed (U_{tran}) of juvenile silver carp

2.3 摆尾频率与单次摆尾周期前进距离

不同游泳速度下鲢幼鱼的摆尾频率(TBF)见图5-a,单次摆尾周期前进距离(SL)见图5-b。当流速为1 BL/s时,鲢幼鱼的TBF显著低于其在其它流速下的TBF($P < 0.01$),且随流速增加而增大。1 BL/s时的SL较大,且随流速增加而减小。当流速为2~4 BL/s时,TBF与SL逐渐增加;当流速增至4~5 BL/s时,实验鱼首次出现非疲劳贴网行为($U_{imp} = 4.62$ BL/s),此时TBF随流速增加而加速提高;流速进一步增至5 BL/s时,实验鱼出现姿态

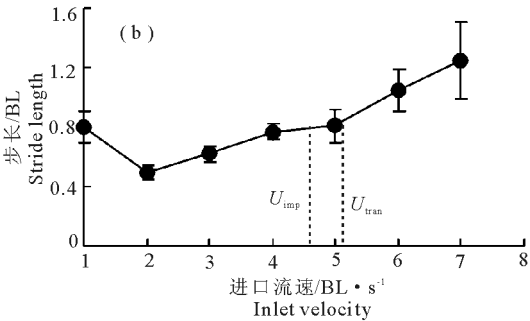
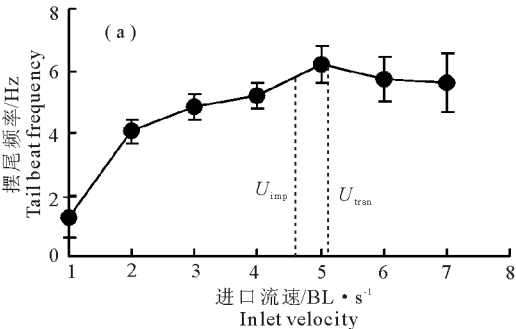


图5 摆尾频率、单次摆尾周期前进距离与进口流速的关系

Fig.5 Relationship between tail beat frequency and inlet velocity(a), and stride length and inlet velocity(b)

转换行为($U_{\text{tran}}=5.08 \text{ BL/s}$);此后 TBF 开始下降,而 SL 随流速增加的速度加快。

3 讨论

3.1 非疲劳贴网行为对姿态转换行为的影响

递增流速法测定鲢幼鱼临界游泳速度过程中,有 63.3% 的实验鱼出现了非疲劳贴网行为。鲢幼鱼在中、低流速下出现非疲劳贴网后,仍能保持活跃性,迅速调整方向在设定的流速下游动至疲劳。鲢幼鱼临界流速随首次非疲劳贴网时的游泳速度增大而增大(图 2),说明首次非疲劳贴网行为出现时游泳速度越大,鲢幼鱼游泳能力越强。图 3 中姿态转换速度随临界速度增加而增大,说明实验鱼游泳能力越强,其发生姿态转换越滞后且非疲劳贴网速度越大,即在较高水流速度中的持续游泳时间越长。36.7% 的实验鱼在疲劳前未出现非疲劳贴网现象,但都表现出一些非正常的游泳行为,在转换速度区间长时间的滑行过程中,实验鱼会随水流向后漂下,鱼尾经常与下游的拦网接触或受到冲击,在水槽内不断左右游动,并且使用鱼尾支撑住下游拦网(身体贴网程度未达 75%)。可见不同鱼类显示的贴网行为很可能与其个体之间显示的游泳行为(Liao, 2007)、运动特征(齐亮等,2012)、能量代谢及形体规格等差异有关。

3.2 姿态转换速度对游泳能力的影响

在 $0\sim 2 \text{ BL/s}$ 较低游泳速度下(图 5-a),鲢幼鱼采用不连续的摆尾-滑行游泳方式,即交替进行游泳和滑行,此种游泳方式能够节省运动过程中能量输出,主要是红肌提供推进所需能量(Rome et al, 1990)。当流速增至 $2\sim 5 \text{ BL/s}$ 时,实验鱼为连续摆尾方式,无间歇滑行现象,且多数鱼能维持连续摆尾 40 min 以上,表明此阶段的能量代谢途径仍然主要为有氧代谢(Coughlin, 2010);但部分实验鱼在 $4\sim 5 \text{ BL/s}$ 流速阶段,出现了首次贴网行为。贴网前,鱼虽然能够维持连续摆尾方式,但会随着水流向后滑行,甚至身体大部分贴在拦网上,出现与疲劳无关的贴网行为,但随即通过增加摆尾频率的方式向前运动,并较长时间维持在某一位置。当流速接近或超过临界流速时(5 BL/s),实验鱼再次表现为不连续游动,为冲刺-滑行的姿态,此流速即为姿态转换速度。与低流速下的不连续运动相比,高流速下的滑行次数及持续时间下降,滑行一次的摆尾频率更高,且难以维持位置的恒定,预示鱼即将疲劳,表明鱼开始利用白肌的无氧代谢补充红肌有氧代谢的

供能,增强了鱼的爆发力及游泳速度。因此,姿态转换速度与临界流速大小显著相关(图 3)。但在冲刺-滑行过程中,鱼往往会冲至上游拦网处,导致姿态转换行为提前停止,鱼只能被动漂回至下游拦网,尝试下一次冲刺-滑行(Peake et al, 2006),即游泳空间限制或缩短了鱼类采用姿态转换的节能策略,导致测定的临界游泳速度低于实际值(Kern et al, 2018)。低流速及高流速下的不连续运动均具有较高的单次摆尾周期前进距离(图 5-b),有利于减小游动阻力,具有能量利用及水动力学上的优势(Yanase et al, 2007)。鲤在低速和高速下的不连续游动,降低了肌肉收缩速率与最大收缩速率的比值,提高了肌肉纤维的效率(Rome et al, 1990)。因此,在高流速下采用混合游泳方式(不连续运动)时,鱼类能够获得产生较高的游泳速度(Peake et al, 2004)。

综上,非疲劳贴网行为对游泳能力和姿态转换速度有显著的影响,均为正相关关系。随着游泳速度的增加,鲢幼鱼采用游动-滑行的不连续运动方式节省运动过程中能量的输出。对鱼类生理特性评价、生态特性研究或保护策略制定时,除了考虑其在一定环境条件下的最大游泳速度,还应考虑其在中、低流速下的游泳行为。

参考文献

- 蔡露,王伟营,王海龙,等,2018.鱼感应流速对体长的响应及在过鱼设施流速设计中的应用[J]. 农业工程学报, 34(2):176-181.
- 李敏,朱海峰,金志军,等,2018.加速流对鲢、鳙幼鱼下行过程中游泳行为的影响[J]. 水生生物学报, 42(3):571-577.
- 李志敏,陈明曦,金志军,等,2018.叶尔羌河厚唇裂腹鱼的游泳能力[J]. 生态学杂志, 37(6):1897-1902.
- 梁园园,林晨宇,陈廷,等,2016.鲢幼鱼在不同水流速度下的暴发-滑行行为策略[J]. 水生生物学报, 40(6):1187-1193.
- 牛宋芳,路波,罗佳,等,2015.鲢快速逃逸游泳行为研究[J]. 水生生物学报, 39(2):394-398.
- 齐亮,杨宇,王悦,等,2012.鱼类对水动力环境变化的行为响应特征[J]. 河海大学学报(自然科学版), 40(4):438-445.
- Coughlin D J, 2010. Aerobic muscle function during steady swimming in fish[J]. Fish and Fisheries, 3(2):63-78.
- Griffin T M, Kram R, Wickler S J, et al, 2004. Biomechanical and energetic determinants of the walk-trot transition in horses[J]. Journal of Experimental Biology, 207:4215-

- 4223.
- Jain K E, Hamilton J C, Farrell A P, 1997. Use of a ramp velocity test to measure critical swimming speed in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 117(4): 441 – 444.
- Kern P, Cramp R L, Gordos M A, et al, 2018. Measuring U_{crit} and endurance: equipment choice influences estimates of fish swimming performance [J]. *Journal of Fish Biology*, 92(1): 237 – 247.
- Liao J C, 2007. A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 362: 1973 – 1993.
- Peake S J, Farrell A P, 2004. Locomotory behaviour and post-exercise physiology in relation to swimming speed, gait transition and metabolism in free-swimming smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) [J]. *Journal of Experimental Biology*, 207(9): 1563 – 1575.
- Peake S J, Farrell A P, 2006. Fatigue is a behavioural response in respirometer-confined smallmouth bass [J]. *Journal of Fish Biology*, 68(6): 1742 – 1755.
- Pon L B, Hinch S G, Cooke S J, et al, 2009. Physiological, energetic and behavioural correlates of successful fishway passage of adult sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the seton river, british columbia [J]. *Journal of Fish Biology*, 74(6): 1323 – 1336.
- Reidy S P, Kerr S R, Nelson J A, 2000. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod [J]. *Journal of Experimental Biology*, 203(2): 347 – 357.
- Rome L C, Funke R P, Alexander R M, 1990. The influence of temperature on muscle velocity and sustained performance in swimming carp [J]. *Journal of Experimental Biology*, 154(7): 163 – 178.
- Swanson C, Young P, 1998. Swimming performance of delta smelt: maximum performance, and behavioral and kinematic limitations on swimming at submaximal velocities [J]. *Journal of Experimental Biology*, 201: 333 – 345.
- Videler J J, Weihs D, 1982. Energetic advantages of burst-and-coast swimming of fish at high speeds [J]. *Journal of Experimental Biology*, 97: 169 – 178.
- Videler J J, Wardle C S, 1991. Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1: 23 – 40.
- Videler J J, 1993. *Fish swimming* [M]. Springer Netherlands.
- Yanase K, Arimoto T, 2007. A hydro-mechanical approach to the scaling of swimming performance in the sand flat-head *Platycephalus bassensis* Cuvier: effects of changes in morphological features based on fish size [J]. *Journal of Fish Biology*, 71: 1751 – 1772.
- Zeng L Q, Cao Z D, Fu S J, et al, 2009. Effect of temperature on swimming performance in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis*) [J]. *Comparative Biochemistry & Physiology Part A*, 153: 125 – 130.

(责任编辑 万月华)

Research on Non-Fatigue Impingement and Gait Transition Behavior of Juvenile Silver Carp (*Hypophthalmichthys molitrix*)

LIU Xie-yi^{1,2}, XU Meng², YUAN Xi², HUANG Ying-ping^{2,3}, TU Zhi-ying^{1,2,3}

- (1.College of Biology and Pharmacy, China Three Gorges University, Yichang 443002,P.R.China;
- 2.Cooperative Innovation Center for Geological hazards and Ecological Environment in the Three Gorges Area of Hubei Province, China Three Gorges University, Yichang 443002,P.R.China;
- 3.Engineering Research Center of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, China Three Gorges University, Yichang 443002,P.R.China)

Abstract: Water flow profoundly affects fish swimming behavior. Changes in flow velocity stimulate the sensory organs of fish, affecting activity mode and stimulating complex reaction mechanisms. In this study, we investigated the swimming behavior of juvenile silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the medium velocity range and studied adaptations to changes in water velocity. Juvenile silver carp [body weight (9.82 ± 3.81) g, body length (BL, 8.56 ± 1.11) cm)] were acclimated for a week before testing. Non-fatigue impingement, tail beat and gait transition of the test fish, and their relationship to critical swimming speed (U_{crit}), were investigated in a swim chamber at 22°C using the stepped velocity test. The average relative critical swimming speed (U_{crit}) was (6.00 ± 0.93) BL/s and the non-fatigue impingement speed (U_{imp}) and gait transition speed (U_{tran}) were both positively correlated with the critical swimming speed: $U_{crit}=1.03 U_{imp}+1.26$ ($R^2=0.86$, $P<0.01$), $U_{tran}=0.59 U_{crit}+1.55$ ($R^2=0.43$, $P<0.01$). The non-fatigue impingement speed was also positively correlated with gait transition speed, $U_{tran}=0.51U_{imp}+2.72$ ($R^2=0.41$, $P<0.001$). In the medium velocity range (2 – 4 BL/s), both tail beat frequency (TBF) and stride length (SL) increased with water velocity. Non-fatigue impingement was first observed at 4.62 BL/s and the gait transition occurred at 5.08 BL/s. After the energy conserving gait transition, TBF decreased slightly with increasing flow velocity as SL increased. Our results show that non-fatigue impingement significantly affects swimming behavior and gait transition speed, and there is an interaction between non-fatigue impingement and gait transition. Non-fatigue impingement increases energy consumption and the higher the velocity at impingement, the higher the gait transition velocity. This research provides a reference for behavioral aspects of fish ecology to support fish resource conservation and fishery management.

Key words: silver carp; gait transition behavior; critical swimming ability; swimming behavior