

与鱼道设计相关的鱼类游泳行为研究

郑金秀, 韩德举, 胡望斌, 王翔, 张晓敏

(水利部中国科学院水工程生态研究所, 湖北 武汉 430079)

摘要:当前鱼类生境遭受破坏, 渔业资源日益减少, 修建鱼道等过鱼设施已成为减缓水利工程建设所致不利影响的重要举措。纵观世界各国, 早期的鱼道建设往往因为缺乏对鱼类的了解而最终成为摆设。我国的鱼道建设起步晚, 其再度兴起需要更可靠的生物学信息。鱼类的游泳能力及行为关系着鱼道设计的各个方面, 决定着设计的成败。针对鱼道设计, 综述了国内外几十年来鱼类游泳行为的研究成果。鱼类的游泳速度可分为3类, 即持续游泳速度、耐久游泳速度和突进游泳速度, 其中与鱼道设计密切相关的是后2者。影响鱼类游泳速度的因素既有生物个体因素也有环境因素, 主要包括摆尾频率、体长、疲劳时间、温度及耗氧量等。还简述了鱼类游泳行为学在鱼道设计中的应用, 我国针对过鱼设施建设的鱼类行为学研究极少, 总结国外的研究方法和经验成果可为我国的过鱼设施建设提供生物学基础, 进而促进该领域的发展。

关键词:鱼道设计; 游泳速度; 鱼类行为

中图分类号: Q959.4, S956.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-3075(2010)05-0104-07

近年来, 随着人们对水工程建设所引起的生态问题的认识加深, 兴建过鱼设施、重建洄游通道已成为当前生态修复研究的热点之一。鱼道的研究在国外已有很长的历史, 最早的鱼道建于17世纪的法国(Katopodis C & Rajaratnam N, 1983)。早期的鱼道设计多是凭直觉, 并没有进行科学的试验研究。直至1900年初, 比利时的丹尼尔运用水力学原理设计出丹尼尔鱼道后, 人们才开始了与鱼道设计相关的研究, 包括鱼类行为学研究(Orsborn J F, 1987)。

鱼类的游泳行为是鱼道设计中必须考虑的重要因素, 缺乏对鱼类行为学研究的鱼道设计往往是失败的(Quiros R, 1989)。如北非1991年在塞布河上加尔德大坝修建的鱼道就不适合当地河流中的西鲱; 在澳大利亚, 多数洄游鱼类是河湖洄游性种, 但在新南威尔士, 直到20世纪80年代中期仍使用欧洲鲑鱼科的设计标准来设计当地鱼道, 这些鱼道因不适于当地鱼类最终被判定为无效(Gerd Marmulla, 2001)。日本、台湾地区也发生过此类情况(财团法人河道整治中心, 2003; 黄俊嘉, 2008)。我国鱼道研究起步较晚, 且20年来基本上处于停滞状态, 因此对鱼类游泳行为的研究也相当匮乏。本文收集

分析了国内外多年来的鱼类游泳行为的研究成果, 以期为我国该研究领域的发展提供思路, 也为鱼道设计提供参考。

1 鱼类的游泳能力

鱼类的游泳能力依生物代谢模式和持续时间的不同主要分为3类(Hammer C, 1995), 以速度来表示: 持续游泳速度(sustained swimming speed)、耐久游泳速度(prolonged swimming speed)和突进速度(burst speed)。一些鱼类的3种速度的差别可通过游泳时间与速度关系图中的斜率变化来反映(Brett J R, 1964)。

鱼类在持续游泳模式下可以保持相当长的时间而不感到疲劳, 其持续时间通常以>200 min来计算。此时, 鱼类通过有氧代谢来提供能量使红肌纤维缓慢收缩, 进而推动鱼类前进(Webb P W, 1984)。早期由于分类名称的差异, 也有学者将鱼类持续游泳速度称为巡游速度(cruising speed)(Bell M C, 1973)。

鱼类的耐久游泳速度是处于持续游泳速度和爆发游泳速度之间的一类, 通常能够维持20 s~200 min, 并以疲劳结束。在这种速度下, 鱼类所消耗能量的获取方式既有有氧代谢也有厌氧代谢, 厌氧代谢提供的能量较高, 却容易积累大量乳酸使鱼类感到疲劳(何大仁, 1998)。耐久游泳能力有一亚类, 为极限游泳速度(critical speed), 是鱼类在某一特定时期内所能维持的最大速度。在极限游泳速度测试

收稿日期: 2010-04-30

基金项目: 水利部引进国际先进水利科学技术计划(“948”计划)(200803), 国家水利部公益性行业科研专项经费项目(200701008), 水利部公益性行业专项(200701029)

作者简介: 郑金秀, 1979年生, 女, 助理研究员, 主要从事环境生物及生态学研究。E-mail: surexxzh@126.com

时,如果流速增量的时间间隔为 1 h,则极限游泳速度就接近最大可持续游泳速度。

突进游泳速度是鱼类所能达到的最大速度,维持时间很短,通常 <20 s。此速度下,鱼类通过厌氧代谢得到较大能量,获得短期的爆发速度,同时也积累了乳酸等废物(Colavecchia M,1998)。因此,鱼类如果经常使用突进速度就会疲劳致死。如鲑鱼被迫以突进速度游泳 6 min 后致死率达到 40%,其死亡一般发生在竭力游泳后 4~8 h(Wood C M,1983)。通常情况下,鱼类只在鱼道的进出口等高流速区使用这种速度,而一般时候,鱼类会通过调节它们身体和尾鳍摆动的频率和振幅来减缓速度或加速,以保持加速-滑行(burst-and-coast)的游泳方式,这种方式下鱼类能够减少消耗的能量(Tudorache C et al,2008)。

在鱼类的洄游行为研究中,对持续游泳速度的研究最多,但在鱼道设计中,对鱼类的耐久游泳能力和爆发能力的研究相对而言要显得重要。由于耐久游泳速度可以保持相对较长的时间,且对鱼类不会造成明显的生理压力,因此这种速度通常用于鱼道设计和评估。而对于鱼道的一些高流速区,则通常以鱼类的突进游泳速度为设计依据,但必须考虑的一点是它们竭尽全力后恢复体力所需要的时间,这关系到鱼道休息室的距离设计。不同种类的鱼恢复的时间是不同的,一般来说,突进速度越大恢复时间越长,其差异甚至可以达到几个数量级(Koed A & Thorstad E B,2001; Boisclair D & Tang M,1993)。

2 游泳能力的测定

鱼类游泳能力的测量方法有多种(何大仁,1998),如:声纳探测、环形水槽旋转黑白条纹测试、PTI 标记放流测量、室内水槽试验、数学模拟等。对鱼类几种游泳速度的测量用得较多的主要是水槽试验,测量方法主要有 3 种,即“固定流速法”(或疲劳法)、“递增流速法”(Hammer C,1995)和“距离测试法”。其中,“固定流速法”和“递增流速法”用得较普遍。“固定流速法”相对来说更简单直接,即测量特定流速下达到疲劳的鱼类数量,以此确定持续游泳速度;“递增流速法”是鱼类被迫在以一定增量递增的流速中游泳。这 2 种方法都是基于以下假设:鱼类的游泳速度与试验装置横截面的平均流速相等。但由于 2 者都是未知的,这种假设也没能得到准确验证。一般认为,这 2 种方法的测量结果不能直接进行比较。

2.1 极限游泳速度的测定

极限游泳速度的测量采用的是“递增流速法”。鱼类被迫在流速逐渐递增的水槽中运动,直至其疲劳。流速递增量一定,递增间隔时间也一定。鱼类所能达到的极限游泳速度 U_{crit} 通过以下公式计算:

$$U_{crit} = V_p + \left(\frac{t_f}{t_i} \right) V_i$$

式中: V_i 为水流速度增量(cm/s); V_p 为鱼类疲劳时达到的最大游泳速度(cm/s); t_f 为最后一次增速至鱼类疲劳的时间(s); t_i 为流速递增间隔时间(s)(Brett J R,1964)。

2.2 持续游泳速度和耐久游泳速度的测量

测出鱼类的极限游泳速度后,就可根据该速度的一定倍数或分数设定不同的检测速度,然后采用固定流速法,即保持设定的流速不变,测量鱼所能维持的时间。对于这 2 种游泳速度的判定,以 200 min 为时间阈值。在设定流速下持续游泳 200 min 以上即可确定该流速为持续游泳速度;否则为耐久游泳速度(Santos H A et al,2008)。也有采用其它时间阈值确定鱼类持续游泳速度的。如 Rebecca 等(Fisher R & Wilson S K,2004)每隔 4 h 测量 1 次,至 24 h 结束,测量的鱼类有 90% 能持续游 24 h 的即为持续游泳速度;有些则以 12 h 为测量时间来测量持续游泳速度(Fisher R & Bellwood D R,2002)。在进行持续游泳速度测量时,在某一速度下,如果有 50% 的鱼达到疲劳,则该速度即为最大可持续游泳速度(Hammer C,1995)。

2.3 突进速度测量

由于突进速度所维持的时间极短,且鱼类的反应不一致,人们通常难以把握这么短的时间进行准确测量,迄今,该行为方式的测量方法依然很少。尽管从理论上来说可以用固定流速法测量(Peake S et al,1997; Pedersen L F et al,2008),但其准确性受到质疑(Peake S et al,2000)。因为在水槽试验中,鱼类是被迫以固定速度游泳,而事实上,鱼类并可能总保持一定的速度,它们在高速游动时采用的是“爆发-滑动”的游泳模式(Webb P W,1984)。人们一般应用模型对鱼类的突进速度进行预测,同时测定其突进的最大距离(Castro-Santos T,2002;2005)。如 Colavecchia M(1998)用无线电标记遥测,并通过数字化计算处理测量鱼类游动的距离和时间,以此计算出鱼类的突进游泳速度。另一种测量突进速度的方法是通过测量鱼类跳跃高度来推算其起跳速度,该速度可认为是鱼类的最大突进速度。

这一方法采用了动量守恒的原理,通过公式 $V = (2gh)^{1/2}$ 计算得出。

3 影响鱼类游泳速度的因素

鱼类行为学研究在最近 30 多年里取得了很大进展,但是对影响鱼类游泳行为的因素仍需进一步研究,这些因素大体可分为生理因素和环境因素 (Wood C M et al, 1983; Colavecchia M et al, 1998; McDonald D G et al, 1998; McDonald D G, 1998; Peake S et al, 2000; Farrell A P et al, 2001)。鱼类对这些因素的响应在不同游泳行为和不同个体间都存在差异。鱼道设计时一般考虑以下几个影响因素,并可通过一定的关系式计算鱼类的游泳速度。

3.1 游泳速度与摆尾频率的关系

实验表明,鱼类的游泳速度与摆尾频率成线性关系,鱼类每摆动 1 次身体所前行的距离为其体长的 0.6~0.8 倍。这是由 Bainbridge 1955 年在环形水槽试验中首次发现的,并使这一数值被广泛应用于估算鱼类的游泳速度(王伟军,2007)。

游泳速度可以用以下公式表达: $V = Af = (0.6 \sim 0.8)Lf$ 。式中: V 为游泳速度, A 为鱼每摆动 1 次身体所前行的距离, f 为鱼身体和尾鳍的摆动频率(每 1 s 摆动次数), L 为鱼体长。因此,最大游泳速度为尾鳍最大摆动频率的函数。最大摆动频率受到鱼 2 次收缩脊柱肌肉之间的最短时间的限制。由此,游泳速度公式还可表示如下(Larinier M et al, 2002): $V = 0.7L/2t$ 。式中: V 为游泳速度, A 取平均值 0.7, L 为鱼体长, t 为鱼 2 次收缩脊柱肌肉之间的最短时间。

国内外研究学者对鱼类尾鳍摆动率和游泳速度做了大量研究(表 1)。何平国(1989)研究 3 种身体-尾鳍式运动的鱼类的游泳运动学特性,得出 3 种鱼类游泳速度与摆尾频率成线性关系;这种关系存在明显种间差异,并使鱼类的最大游泳速度存在种间差别。李丹等(2008)研究了逆流前进和静止状态下杂交鲟幼鱼的游泳行为,其摆尾频率和游泳速度之间呈现显著的线性正相关。

表 1 鱼类游泳速度与摆尾频率的关系

Tab. 1 Relationship between fish swimming speed and tail beat

鱼 类	摆尾频率(F)与游泳速度(U)的关系式	参考文献
鲭	$U = 0.95F - 0.46$ ($R = 0.99$)	何平国, Wardle C S, 1989
绿青鳉	$U = 0.96F - 0.48$ ($R = 0.98$)	何平国, Wardle C S, 1989
鲱	$U = 0.71F - 0.03$ ($R = 0.98$)	何平国, Wardle C S, 1989
<i>Isurus oxyrinchus</i>	$F = 0.94 + 0.14U$	Sepulveda C A et al, 2007
<i>Isurus oxyrinchus</i>	$F = 1.24U^{0.26}$	Sepulveda C A et al, 2007
leopard shark, <i>Triakis semifasciata</i>	$F = 0.16 + 1.37U$	Sepulveda C A et al, 2007
lemon shark, <i>Negaprion brevirostris</i>	$F = 1.5U^{0.48}$	Sepulveda C A et al, 2007
scalloped hammerhead, <i>Sphyrna lewini</i>	$F = 0.8 + 0.65U$	Sepulveda C A et al, 2007
<i>Triakis semifasciata</i>	$F = 1.79U^{0.45}$	Sepulveda C A et al, 2007
鲟(逆流前进)	$U = 20.65F - 34.80$ $r = 0.73, n = 18, P < 0.05$	李丹等, 2008
鲟(逆流静止)	$U = 81.39F - 57.88$ $r = 0.91, n = 24, P < 0.05$	李丹等, 2008
鲤	$F = 1.31U + 0.35$	Ohlberger J et al, 2007
欧鲤	$F = 1.30U + 0.52$	Ohlberger J et al, 2007

3.2 鱼类游泳速度与体长和疲劳时间的关系

国外学者在大量研究基础上,得出了一系列的经验公式(Beach M H, 1984; Rodriguez T T et al, 2006),表达了游泳速度与体长的关系,或游泳速度与体长和疲劳时间的关系。随着研究的深入,又增加了一些变量,包括温度和流速之间关系,或温度和体长与流速之间的关系(Quiros R, 1989; Peake S et al, 2000)。

在这些关系式中,应用最广的是 Hunter 和 Mayor(1986)提出的公式: $V = aL^b t^{-c}$ 。式中: V 为鱼类相对水流的游泳速度, L 为鱼的总长, t 为疲劳时间,

a, b, c 为回归常数。若计算时没有疲劳时间的具体值,则使用缺省值,耐久速度为 30 min,突进速度为 10 s。

此外,还有针对鱼类不同游泳行为研究得到的一系列关系式。如通过试验得出的鱼的最大游泳速度 V_{\max} (m/s) 和体长 L (m) 之间的关系: $V_{\max} = 0.4 + 7.4L$ (适用于体长小于 0.5 m 的鱼);适用于体长小于 0.55 m 鱼类的最大巡游速度 V_{cr} (m/s) 和体长 L (m) 之间的关系: $V_{cr} = 0.15 + 2.4L$ 或 $V_{cr} = 2.3L^{0.8}$ (Larinier M et al, 2002)。

鱼类的耐久游泳能力中,对最大速度即极限游

泳速度的研究较多,其速度可看做鱼体长(X)的函数: $S = S_0 x^b$ (Hildebrand S G et al, 1980)。 S_0 是鱼体长为 1 cm 时的极限游泳速度, b 为回归系数(无量纲),约为 0.5 ~ 0.7,也可取平均数 0.6 计算。

鱼类的突进游泳速度与水温 and 溶解氧无关,但与鱼的体长有关,其表达式如下: $S = ax^c$ (Hildebrand S G et al, 1980)。 a 和 c 为固定常数, Bainbridge 通过鲑鱼、金鱼、鳟、梭鱼、海豚和河豚的试验得出 $a = 14.8 \text{ s}^{-1}$, $c = 0.88$ (Hildebrand S G et al, 1980)。

在鱼道设计时,如没有鱼类游泳能力的资料,也可根据鱼类的体长进行估算,通常认为,鱼类的巡游速度约等于每秒 2 ~ 4 倍体长。井爱国等(2005)利用小型海水循环水槽测定了体长 18 ~ 29 cm 的花鲈 (*Lateolabrax maculatus*)、体长 10 ~ 14.5 cm 的许氏平鲈 (*Sebastes schlegeli*) 的最大巡游速度,分别在每秒 2.28 ~ 4.74 倍体长和 4.32 ~ 3.01 倍体长。鱼类的突进游泳速度约等于每秒 10 倍体长。当然,这是粗略的估算值,对不同鱼类来说,其游泳速度也是不同的。比如虹鳟的爆发速度为每秒 10 倍体长,钢鳟为每秒 7 ~ 13 倍体长,成年银鲑 (coho salmon) 为每秒 6 ~ 9 倍体长,成年大鳞大麻哈鱼为每秒 7 ~ 11 倍体长。虹鳟和钢鳟的爆发速度只能维持 10 ~ 20 s,之后速度将为每秒 4 倍体长 (Blake E F & Anderson J J, 1991)。

3.3 游泳速度与温度的关系

鱼类的持续游泳速度和耐久游泳速度与温度的关系较大,在鱼类的适温范围内,温度越高鱼类的游泳能力越强,这主要是由于温度的升高会缩短肌肉收缩的时间。若超过了鱼类的温度适应范围,即使温度升高鱼类的游泳能力也会降低。但对于鱼类的突进游泳能力来说,温度的改变基本上不会对其产生影响 (Nikora V I et al, 2003)。通常,温水性鱼类在 25 ~ 30°C 能获得最大极限游泳速度,冷水性鱼类的最大极限游泳速度则发生在 15 ~ 20°C (Hammer C, 1995)。

Zeng Ling-Qing 等(2009)研究了温度对南方幼鲈极限游泳速度和耐受时间的影响。极限游泳速度在 10 ~ 25°C 随温度升高而增加,在 25 ~ 30°C 趋于稳定。耐受时间(极限速度为每秒 1.23、1.59、1.79 倍体长)和温度的关系遵循钟形曲线。获得最大极限速度(每秒 3.4 倍体长)的最佳温度是 28.4°C。

Beach (1984)通过对鲑的研究作了不同温度下不同长度鱼的游泳速度曲线(图 1)。Hammer (1995)也对鲑鱼研究进行总结,得出几种鲑鱼的极

限游泳速度与温度的关系(图 2)。

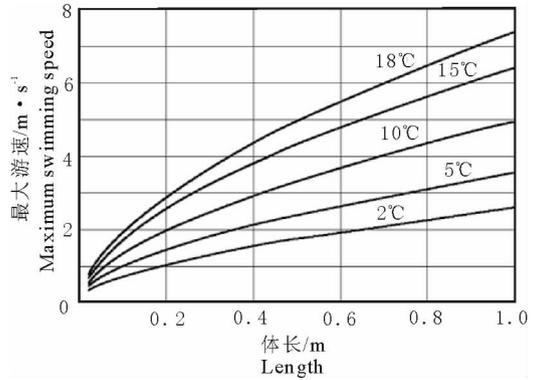


图 1 不同温度下鲑鱼类最大游泳速度和体长之间的关系
Fig. 1 Maximum swimming speed vs. fish length and temperature for salmonids (Beach M H, 1984)

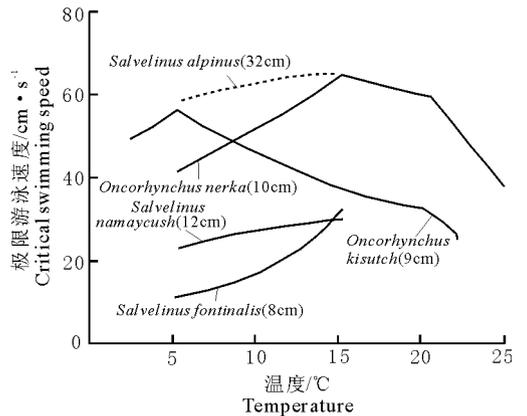


图 2 几种鲑鱼科鱼类极限游泳速度与温度的关系
Fig. 2 Critical swimming speed of species within the family Salmonidae in relation to temperature (Hammer C, 1995)

图 1 和图 2 证明了温度以及鱼体长对极限游泳速度的影响,体长越长,游泳速度越快;而温度不同,游泳速度的差异也可以很大,同一条鱼不同温度的最大游泳速度比值可以达到 1: 2。

3.4 游泳速度与耗氧量的关系

通常认为,溶解氧只对鱼类的持续游泳速度和耐久游泳速度有影响,突进游泳速度与溶解氧无关,因为突进游泳速度主要依靠无氧呼吸进行。但溶解氧过低会延长鱼类的恢复时间,并可能因此造成鱼类上溯困难 (Crocker C E & Cech J J Jr, 1997)。一般来说,当溶解氧浓度低于饱和溶解氧水平时,鱼类的极限游泳速度按双曲线方式减少。其响应可表述

$$\text{为: } S_c = S_{o_2} \left(\frac{O_2}{O_2 + K} \right)$$

式中: S_c 为极限游泳速度, cm/s ; O_2 为氧气浓度, mg/L ; S_{o_2} 为饱和溶解氧条件下的鱼类极限游泳速度, cm/s ; K 为当极限游泳速度减小到饱和溶解氧状态下速度的一半时的氧气浓度, mg/L (Hilde-

brand S G et al, 1980)。

溶解氧易受水体性质、水温的影响,因此,人们一般并不直接研究溶解氧与鱼类游泳速度的关系。呼吸代谢是鱼类的基本生命活动,鱼类通常消耗吸入总氧量的10%用于呼吸,因而许多研究实验都采用呼吸仪测定鱼类游泳能力与耗氧量的关系(Kaufmann R & Wieser W, 1992)。实验发现,鱼类的游泳速度与耗氧率的对数存在线性关系,随着游泳速度的增加,耗氧量增大。如果环境缺氧,则鱼类将减少氧的消耗,同时也减少游泳行为,致使游泳能力降低(Kaufmann R & Wieser W, 1992; Crocker C E & Cech J J Jr, 1997; Sepulveda C & Dickson K A, 2000; Domenici P et al, 2000)。当水体中的溶解氧减少到饱和溶解氧的70%时,鱼类的代谢行为就会降低(Hammer C, 1995)。

4 鱼类游泳行为学在鱼道设计中的应用及存在的问题

生物学和水力学是决定鱼道设计的2大关键因素,在生物学因素中,鱼类的游泳行为至关重要。鱼道布置、鱼道进出口设计、鱼道池室设计、进口的吸引水流和鱼道内的设计流速等,都应根据鱼类的游泳行为确定。如鱼道内的设计流速通常按鱼类的耐久游泳速度设计,在修建较长的鱼道时,通过鱼类的耐久游泳能力计算其最大游泳距离,以此确定休息池的距离。又如,鱼道内孔口或竖缝的设计流速和进出口的高流速区的设计流速都应小于鱼类的突进游泳速度。此外,鱼类通过突进游泳速度上溯时通常需要平静的水面和高溶解氧。鱼类作为使用鱼道的主体,其游泳行为决定着鱼道设计的各个细节。

然而,鱼类的行为受自身生理因素和周围环境因素的影响,对不同河流的不同鱼类来说,其行为表现都存在差异,这就要求在进行鱼道设计时应尽可能多地掌握当地目标鱼类的相关资料。遗憾的是,目前国内针对过鱼设施所做的鱼类行为研究很少,20世纪六七十年代对鱼类的游泳能力做过一些测量(水利部交通部南京水利科学研究所,1982;董志勇,2005),但远不能满足鱼道设计的需要,在做水利枢纽过鱼设施项目时不得不利用早期有限的资料,根据经验公式对鱼类的游泳速度进行估算。

在借鉴国外鱼类行为学的研究成果时,应注意研究对象和环境的不同可能产生的差别,如国外多数以鲑为研究对象,而国内大部分是鲤科鱼类,因

此国外的经验主要是为我国的相关研究提供方法,其经验公式的应用是有局限性的。这就要求我们在进行鱼道设计时,在有条件的情况下还应对目标鱼类进行游泳行为研究。随着我国过鱼设施的再度兴起,鱼类游泳能力及其它行为学的研究越发显得重要,不应让它成为影响过鱼效果和制约过鱼设施发展的限制环节。

参考文献:

- 财团法人河道整治中心. 2003. 多自然型河道建设的施工方法及要点:根据鱼类的迁徙特性改造河流[M]. 周怀东, 杜霞, 李怡庭, 等译. 北京:中国水利水电出版社.
- 董志勇. 2005. 环境水力学[M]. 北京:科学出版社.
- 何大仁. 1998. 鱼类行为学[M]. 厦门:厦门大学出版社.
- 何平国, Wardle C S. 1989. 鱼类游泳运动的研究 I: 三种海洋鱼类游泳的运动学特性[J]. 青岛海洋大学学报, 19(2):111-118.
- 黄俊嘉. 2008. 农田水利会辖区拦河堰及鱼道对上下游鱼类相影响之研究[D]. 台湾:国立台湾大学生农学院生物环境系统工程学研究所.
- 井爱国, 张秀梅, 李文涛. 2005. 花鲈、许氏平鲈游泳能力的初步实验研究[J]. 中国海洋大学学报, 35(6):973-976.
- 李丹, 林小涛, 李想, 等. 2008. 水流对杂交鲟幼鱼游泳行为的影响[J]. 淡水渔业, 38(6):47-52.
- 水利部交通部南京水利科学研究所. 1982. 鱼道[M]. 电力工业出版社.
- 王伟军. 2007. 水流对红鳍银鲫(*Barbodes schwanenfeldi*)幼鱼游泳活动与能量代谢的影响[D]. 广州:暨南大学.
- Beach M H. 1984. Fish pass design - criteria for the design and approval of fish passes and other structures to facilitate the passage of migratory fishes in rivers [J]. Fish. Res. Tech. Rep., 78: 45.
- Beamish F W H. 1978. Swimming capacity[C]//Fish physiology. New York: Academic Press, Inc., 7:101-172.
- Bell M C. 1973. Fisheries handbook of engineering requirements and biological Criteria[R]. Fisheries Engineering Research Program, North Pacific Division, Corps of Engineers, Portland, Oregon.
- Blake E F, Anderson J J. 1991. Review of Fish Behavior Relevant to Fish Guidance Systems [D]. Washington: University of Washington.
- Boisclair D, Tang M. 1993. Empirical analysis of the influence of swimming pattern on the net energetic cost of swimming in fishes [J]. Journal of Fish Biology, 42: 169-183.
- Brett J R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon [J]. J. Fish. Res. Bd. Canada, 21:1 183-1 226.
- Castro - Santos T. 2002. Swimming performance of upstream mi-

- grant fishes; new methods, new perspectives [D]. University of Massachusetts Amherst.
- Castro-Santos T. 2005. Optimal swim speeds for traversing velocity barriers: an analysis of volitional high-speed swimming behavior of migratory fishes [J]. *The Journal of Experimental Biology*, 208(3): 421-432.
- Colavecchia M, et al. 1998. Measurement of burst swimming performance in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) using digital telemetry. *Regul. Rivers; Res. Mgmt.*, 14: 41-51.
- Crocker C E, Cech J J Jr. 1997. Effects of environmental hypoxia on oxygen consumption rate and swimming activity in juvenile white sturgeon, *Acipenser transmontanus*, in relation to temperature and life intervals [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 50: 383-389.
- Domenici P, Steffensen J F, Batty R S. 2000. The effect of progressive hypoxia on swimming activity and schooling in Atlantic herring [J]. *Fish Biol*, 57: 1 526-1 538.
- Farrell A P, Thorarensen H, Axelsson M, et al. 2001. Gut blood flow in fish during exercise and severe hypercapnia [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 128: 551-563.
- Fisher R, Wilson S K. 2004. Maximum sustainable swimming speeds of late-stage larvae of nine species of reef fishes [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312: 171-186.
- Fisher R, Bellwood D R. 2002. The influence of swimming speed on sustained swimming performance of late-stage reef fish larvae [J]. *Marine Biology*, 140: 801-807.
- Gerd Marmulla. 2001. Dams, fish and fisheries: Opportunities, challenges and conflict resolution [M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Hammer C. 1995. Fatigue and exercise tests with fish. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 112(A): 1-20.
- Hildebrand S G, Bell M C, Richey E P, et al. 1980. Analysis of Environmental Issues Related to Small Scale Hydroelectric Development II - Design Considerations for Passing Fish Upstream Around Dams [R]. Environmental Sciences Division Publication, No. 1567.
- Hunter Larry A, Mayor Lesley. 1986. Analysis of Fish Swimming Performance Data [R]. Unpublished Report Vol. I.
- Katopodis C, Rajaratnam N. 1983. A review and laboratory study of the hydraulics of Denil fishways [R]. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Science.
- Kaufmann R, Wieser W. 1992. Influence of temperature and ambient oxygen on the swimming energetics of cyprinid larvae and juveniles [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 33: 87-95.
- Koed A, Thorstad E B. 2001. Long-term effect of radio-tagging on the swimming performance of pike perch [J]. *Journal of Fish Biology*, 58: 1 753-1 756.
- Kroeker D S. 2006. Fish use of The Rocky Creek Fishway and The Reader-Root Wetland Complex with Special Consideration for Northern Pike [D]. University of Manitoba.
- Lariniere M, Travade F, Porcher J P. 2002. Fishways: biological basis, design criteria and monitoring. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 364: 208.
- McDonald D G, et al. 1998. Condition and performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): effects of rearing practices on hatchery fish and comparison with wild fish [J]. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 1 208-1 219.
- Nikora V I, Aberle J, Biggs B J F, et al. 2003. Effects of fish size, time-to-fatigue and turbulence on swimming performance: a case study of *Galaxias maculatus* [J]. *Journal of Fish Biology*, 63: 1 365-1 382.
- Ohlberger J, Staaks G, Hölker F. 2007. Estimating the Active Metabolic Rate (AMR) in Fish Based on Tail Beat Frequency (TBF) and Body Mass [J]. *Journal of Experimental Zoology*, 307A: 296-300.
- Orsborn J F. 1987. Fishways - historical assessment of design practices [J]. *American Fisheries Society Symposium*, 1: 122-130.
- Peake S, McKinley R S, Scruton D A. 1997. Swimming performance of various freshwater Newfoundland salmonids relative to habitat selection and fishway design [J]. *Journal of Fish Biology*, 51: 710-723.
- Peake S, McKinley R S, Scruton D A. 2000. Swimming performance of walleye (*Stizostedion vitreum*) [J]. *Can. J. Zool.*, 78: 1 686-1 690.
- Pedersen L F, Koed A, Malte H. 2008. Swimming performance of wild and F1-hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts [J]. *Ecology of Freshwater Fish*: 17: 425-431.
- Quiros R. 1989. Structures assisting the migrations of non-salmonid fish: Latin America [M]. Food and Agriculture of Organization of The United Nations, Rome.
- Rodriguez T T, Agudo J P, Mosquera L P, et al. 2006. Evaluating vertical-slot fishway designs in terms of fish swimming capabilities [J]. *Ecological engineering*, 27: 37-48.
- Santos H A, Pompeu P S, Vicentini G S, et al. 2008. Swimming performance of the freshwater neotropical fish: *Pimelodus maculatus* Lacepede, 1803 [J]. *Braz. J. Bio.*, 68(2): 433-439.
- Schell C E. 2003. Advanced Tracking Algorithms for the Study of Fine Scale Fish Behavior [D]. San Diego: University of California.

- Sepulveda C A, Graham J B, Bernal D. 2007. Aerobic metabolic rates of swimming juvenile mako sharks, *Isurus oxyrinchus* [J]. *Mar Biol*, 152: 1 087 – 1 094.
- Sepulveda C, Dickson K A. 2000. Maximum sustainable speeds and cost of swimming in juvenile kawakawa tuna (*Euthynnus affinis*) and chub mackerel (*Scomber japonicus*) [J]. *J Exp Biol*, 203:3 089 – 3 101.
- Tudorache C, Viaene P, Blust R, et al. 2008. A comparison of swimming capacity and energy use in seven European freshwater fish species [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 17: 284 – 291.
- Tudorache C, Viaene P, Blust R, et al. 2008. A comparison of swimming capacity and energy use in seven European freshwater fish species [J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 17: 284 – 291.
- Webb P W. 1984. Form and function in fish swimming [J]. *Sci. Amer.*, 251:72 – 82.
- Wood C M, Turner J D, Graham M S. 1983. Why do fish die after severe exercise? [J]. *J. Fish Biol.*, 22:189 – 201.
- Zeng Ling-Qing, Cao Zhen-Dong, Fu Shi-Jian, et al. 2009. Effect of temperature on swimming performance in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 153:125 – 130.

(责任编辑 杨春艳)

Fish Swimming Performance Related to Fishway Design

ZHENG Jin-xiu, HAN De-ju, HU Wang-bin, WANG Xiang, ZHANG Xiao-min

(Institute of Hydroecology, Ministry of Water Resources and Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430079, China)

Abstract: With the habitat destruction and fishery resources dwindling, fishway and other facilities have become important measures to mitigate the disadvantages of water conservancy construction. While early worldwide fishway construction mostly became decorations without consideration of fish. The re – rise of fishway construction in China need more reliable biological informations. The fish swimming performance is related to fishway design and determines its success or failure. Aiming at the fishway design, paper reviewed the decades of research achievements of fish swimming performance at home and abroad. Fish swimming performance has been classified into three distinct categories: sustained speed, prolonged speed and burst speed, among which the latter two are closely related to fishway design. Fish swimming speeds are affected by biological and physical constraints, including tail beat, length, time to exhaustion, temperature and oxygen consumption etc. Finally, the article describes the application of fish swimming performance in fishway design. Fish swimming performance research has been seldom reported in China, so that summary of research method and experience abroad can provide biological basis for our fish facilities construction and promote its development.

Key words: Fishway design; Swimming speed; Behavior of fish