

草鱼快速启动过程的加速—滑行游泳行为

路波¹, 刘伟¹, 梁圆圆¹, 陈求稳², 黄瑶¹,
潘磊³, 刘德富¹, 石小涛^{1,2*}

(1. 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;

2. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085;

3. 水利部水工程生态效应与生态修复重点实验室, 湖北武汉 430079)

摘要:以3种不同体长的草鱼为研究对象,在水温(20.00±1.50)℃条件下通过惊吓的方式进行快速启动过程的加速—滑行游泳行为观察,测定了草鱼的疾冲速度,即实验鱼突然加速达到的最大速度。结果发现,体长为(8.47±0.73)cm(稚鱼)、(17.93±1.27)cm(幼鱼)、(51.24±3.24)cm(亚成鱼)的绝对最大疾冲速度及达到最大疾冲速度所需时间分别为(1.449±0.424)m/s(0.294s)、(2.359±0.434)m/s(0.294s)、(2.899±0.457)m/s(0.378s);相对最大疾冲速度分别为(17.099±5.009)BL/s、(13.156±2.418)BL/s、(5.659±0.891)BL/s;实验鱼达到最大疾冲速度后,均以身体保持直线的方式滑行减速。草鱼的绝对疾冲最大速度随体长的增加而增加;相对疾冲最大速度随体长的增加而减小,且稚鱼的相对疾冲最大速度显著高于亚成体。3种实验鱼的绝对游泳加速度间不存在显著性差异,亚成鱼绝对减速滑行加速度的值显著高于幼鱼和稚鱼,而亚成鱼的相对疾冲游泳加速度和相对减速滑行加速度的值显著小于稚鱼。

关键词:草鱼;加速—滑行游泳;速度;行为;加速度

中图分类号:Q958.8;S917.4

文献标志码:A

鱼类游泳过程中,在极短时间内达到爆发速度的游泳行为称为疾冲行为,该爆发速度称为疾冲速度^[1-2]。有研究报道鱼类在疾冲游泳过程中,达到最大游泳速度后,有的鱼类会降低速度游泳一段距离后,身体保持固定姿势以直线形式减速滑行,如锦鲤(*Cyprinus carpio*)^[3];但也有鱼类达到最大游泳速度后没有减速游泳这一过程,而是身体保持固定姿势以减速滑行,如真鲷(*Gadus morhua*)^[4]。鱼类滑行游泳一般在其达到疾冲速度后进行,因此许多研究者将鱼类疾冲游泳行为研究拓展为鱼类疾冲—滑行游泳行为研究^[3-6],包含疾冲游泳加速度、疾冲速度和减速滑行过程中的加速度等内容^[3-4,7]。

疾冲—滑行游泳行为反映了鱼类在极短时间内逃避敌害和越过水流障碍的能力,是鱼类生活中重要的游泳行为之一^[1-2,8-10],本实验以草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)为例,对其疾冲—滑行游泳能力进行了研究,旨在了解不同大小草鱼的游泳行为机制。

1 材料与方法

1.1 实验材料及暂养

实验用草鱼均由宜都渔场提供。实验用鱼通过充氧水包或供氧水箱车分批运到三峡大学生态水工实验室,暂养7d后进行实验。暂养水槽为直径2m、深0.5m(暂养体长较小的实验鱼)和

收稿日期:2013-12-25 修回日期:2014-03-17

资助项目:国家自然科学基金(51009082,51210105017,50979049);楚天学者基金(KJ2010B002);水利部引进国际先进水利科学技术计划(“九四八”计划)(201210);水利部公益性行业科研专项(201201030,201201028-02);中国长江三峡集团公司科研项目(SDHZ2011117);农业部海洋与河口渔业资源及生态重点开放实验室开放基金(20090011);贵州北盘江电力股份有限公司合作项目(SDHZ2012137);水利部水工程生态效应与生态修复重点实验室开放基金。

通信作者:石小涛,E-mail:sxtshanghai@163.com

水槽为直径 3 m、深 1 m (暂养体长较大的实验鱼)的圆形水槽。暂养期间水温为 $(20.00 \pm 1.50)^\circ\text{C}$, 24 h 持续充氧。每 2 天换暂养水的 30%, 每天投食饵料并吸粪便和残渣 1 次。实验条件: 水温 $(20.00 \pm 3.00)^\circ\text{C}$, 溶解氧保持在 6.0 mg/L 左右, 自然光照。

1.2 实验装置

实验装置为自制的立方体水槽 ($1.8 \text{ m} \times 0.2 \text{ m} \times 0.3 \text{ m}$, $5 \text{ m} \times 0.4 \text{ m} \times 0.4 \text{ m}$, 分别对应不同体长规格的实验鱼)。实验装置顶部放置摄像头记录实验鱼的游泳行为(图 1)。实验装置底部设置对比纸和标尺, 便于研究者通过视频回放和 logger pro 软件收集和处理数据。

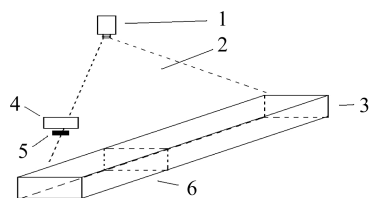


图 1 实验装置图

1. 监控录像装置; 2. 观测区域; 3. 实验测试区域; 4. 电磁铁;
5. 铁块; 6. 适应区域

Fig. 1 The test installation drawing

1. surveillance video device; 2. observation area; 3. test area;
4. electromagnet; 5. iron; 6. adapting area

1.3 实验方法

实验草鱼分别为稚鱼[体长 $(8.47 \pm 0.73) \text{ cm}$ 、体质量 $(12.45 \pm 1.76) \text{ g}$] 25 尾、幼鱼 [$(17.93 \pm 1.27) \text{ cm}$, $(106.14 \pm 21.11) \text{ g}$] 25 尾、亚成鱼 [$(51.24 \pm 3.24) \text{ cm}$, $(2393.88 \pm 404.30) \text{ g}$] 10 尾。各体长组实验鱼禁食 24 h 后, 放置于实验水槽适应区适应 1 h 后进行实验。采用电磁铁控制的铁块, 落差为 1.3 m, 断电时, 铁块自由落下, 铁块落在实验鱼尾后区域使鱼受到惊吓, 刺激实验鱼进行短时间加速—滑行游泳。在实验装置正上方放置摄像机(型号: ZLD-8880RCB-3), 记录实验鱼在实验过程中的活动行为。

通过 logger pro 软件收集和分析实验鱼疾冲游泳时速度的变化。数据通过视频逐帧播放收集, 每秒 24 帧, 通过 logger pro 软件点击实验鱼的头部的固定位置, 并记录每帧实验鱼头部移动距离为实验鱼游泳距离 $d(0.001 \text{ m})$, 每帧时间间隔为 t , 即实验鱼疾冲游泳的每帧平均速度 $v = d/t$, 加速度为所有时间点加速度的平均

值。疾冲游泳速度为实验鱼开始加速到最大疾冲游泳速度过程中的每帧平均速度; 滑行速度为实验鱼从最大疾冲游泳速度到体力恢复过程中的每帧平均速度。

1.4 数据分析

实验数据采用 SPSS 11.5 进行分析, origin 8.1 制图, 统计值用平均数 \pm 标准差 ($\text{mean} \pm \text{SD}$) 描述, 用 ANOVA 分析差异性。本实验收集数据主要是实验鱼加速—滑行时间段的数据, 加速和滑行过程中实验鱼两点之间的位置较大, 图像畸变较小, 因此本实验没有对视频畸变进行校正(图 2)。

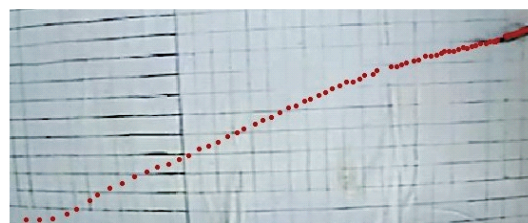


图 2 草鱼加速—滑行游泳

图中红点表示实验鱼每一帧的位置

Fig. 2 The sprinting-coast swimming of *C. idella*

The red points show position of experimental fish in every frame

2 结果

3 种体长规格的实验鱼在 0.3 ~ 0.6 s 时达到最大疾冲游泳速度, 其中稚鱼、幼鱼和亚成鱼的最大疾冲游泳速度分别(到达最大疾冲游泳速度的时间)为 $(1.449 \pm 0.425) \text{ m/s}$ (0.294 s)、 $(2.359 \pm 0.434) \text{ m/s}$ (0.294 s)、 $(2.899 \pm 0.457) \text{ m/s}$ (0.378 s), 亚成鱼和幼鱼的最大疾冲游泳速度显著大于稚鱼 ($P < 0.05$) (图 3)。3 种体长规格实验鱼的绝对游泳加速度为 $(4.416 \pm 2.935) \text{ m/s}^2$ 、 $(7.313 \pm 4.233) \text{ m/s}^2$ 、 $(7.777 \pm 5.364) \text{ m/s}^2$, 且随着实验鱼体长增加而增加, 但 3 种实验鱼的绝对游泳加速度间不存在显著性差异 ($P > 0.05$)。3 种体长规格实验鱼的绝对减速滑行加速度的值为 $(4.774 \pm 2.259) \text{ m/s}^2$ 、 $(5.958 \pm 4.964) \text{ m/s}^2$ 、 $(15.453 \pm 2.084) \text{ m/s}^2$, 且随着实验鱼体长的递增而递增, 其中亚成鱼减速滑行加速度的值显著高于幼鱼、稚鱼 ($P < 0.05$) (图 4)。

3 种体长规格实验鱼的相对最大疾冲游泳速度分别为 $(17.099 \pm 5.009) \text{ BL/s}$ 、 $(13.156 \pm$

2.418) BL/s、(5.659 ± 0.891) BL/s,且实验鱼之间的最大相对疾冲游泳速度均存在显著性差异 ($P < 0.05$) (图5)。3种体长规格实验鱼的相对疾冲游泳加速度为 (52.115 ± 34.639) BL/s²、(56.341 ± 26.664) BL/s²、(15.177 ± 10.468) BL/s²,且随着实验鱼体长递增呈现递减趋势,其中稚鱼和亚成鱼的相对疾冲加速度存在显著性差异 ($P < 0.05$)。3种体长规格实验鱼的相对减速滑行加速度的值为 (56.341 ± 26.664) BL/s²、(52.526 ± 22.478) BL/s²、(30.158 ± 4.068) BL/s²,且随着实验鱼体长递增呈现递减趋势,亚成鱼的相对减速滑行加速度的值显著小于稚鱼 ($P < 0.05$) (图6)。

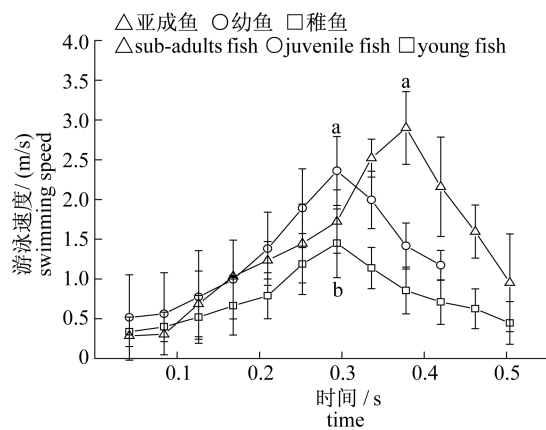


图3 草鱼的加速—滑行绝对游泳速度

不同字母表示差异显著性 ($P < 0.05$), 下同

Fig. 3 The absolute burst-coast swimming speed of *C. idella*

Different letters were significantly different ($P < 0.05$), The same as below

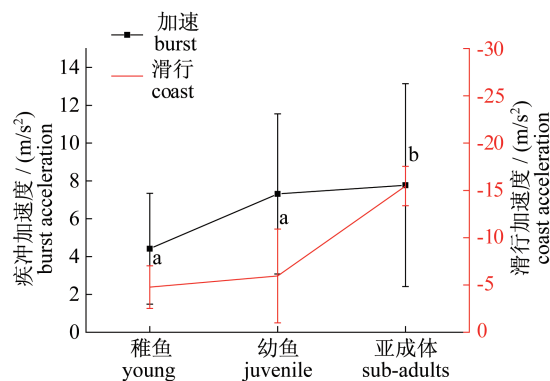


图4 草鱼加速—滑行游泳绝对加速度

Fig. 4 The burst-coast swimming absolute acceleration of *C. idella*

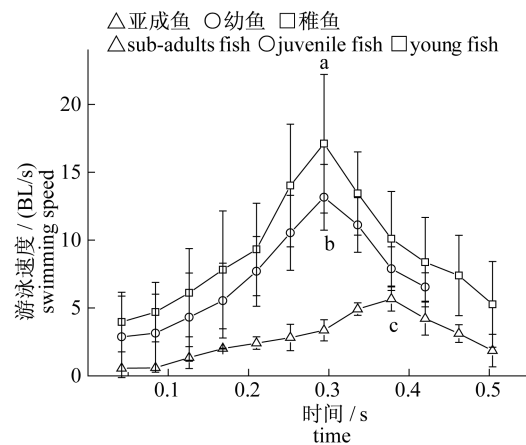


图5 草鱼的加速—滑行相对游泳速度

Fig. 5 The relative sprinting-coast swimming speed of *C. idella*

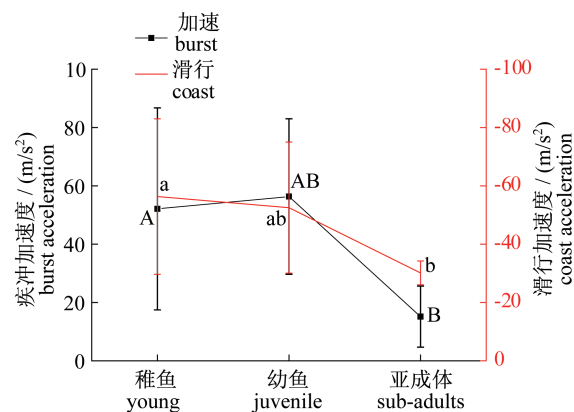


图6 草鱼加速—滑行游泳相对加速度

不同字母表示差异显著性(大写字母表示加速,小写字母代表滑行) ($P < 0.05$)

Fig. 6 The burst-coast swimming relative acceleration of *C. idella*

Different letters were significantly different (lowercase letters represent coast, capital letter represent burst, $P < 0.05$)

3 讨论

鱼类疾冲游泳加速度和疾冲速度是反映鱼类疾冲游泳能力的参数指标。鱼类疾冲游泳行为主要在鱼类捕食、逃避敌害、受到刺激后的应激和越过水流障碍过程中应用^[2,5-7]。鱼的种类不同,疾冲游泳的加速度和疾冲最大速度均存在差异,如真鲷(体长0.26 m)的加速度3.50 m/s²和最大疾冲速度1.16 m/s左右^[4],锦鲤幼鱼(体长5.25 ~ 5.85 cm)加速度(0.236 ± 0.164) m/s²和疾冲最大速度(0.078 ± 0.032) m/s^[3],中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)幼鱼(体长6.78 ~ 7.00

cm)的加速度(0.022 ± 0.007) m/s^2 和最大疾冲速度(0.55 ± 0.04) m/s 等^[7]。本研究发现草鱼绝对疾冲游泳加速度和疾冲最大速度与以上鱼类存在不同,进一步表明不同鱼类疾冲游泳能力不同。本研究中,草鱼绝对最大疾冲速度随着体长增加而增大,相对最大疾冲速度随着体长增加而减小,与其他鱼类最大疾冲速度和体长的关系一致^[11],如鲫(*Carassius auratus*)和尼罗罗非鱼(*Tilapia nilotica*)相对疾冲游泳速度随着体长增大而减少^[12]。本研究发现草鱼与体长相近的其他鱼类的疾冲最大速度存在一定差异,如体长 8 cm 左右的草鱼与体长 7 cm 左右的中华倒刺鲃幼鱼相比,最大疾冲速度较小,而体长 18 cm 左右的草鱼最大疾冲速度大于体长 26 cm 的真鲳^[5]。研究报道鱼类游泳能力与其生物进化过程相适应,与生活习性有关,如激流和敌害环境中生活的鱼类一般具备较强的游泳能力^[13-15]。与草鱼幼鱼和亚成鱼相比,稚鱼疾冲最大速度大可能与其生活史有关,较大的最大疾冲速度有利于其越过较高的水流速度障碍和躲避敌害鱼类的捕食,是自然选择的结果^[16-18]。鱼类的疾冲游泳能力除与生活史有关外,还与其体型有一定的联系^[14]。纺锤体型鲫疾冲游泳速度达到 10 BL/s^[12,14],本研究中发现纺锤体型的草鱼相对最大疾冲速度也接近或大于 10 BL/s,但鲫和草鱼的体型存在较大差别,鱼类游泳能力与各种特殊体型的关系有待进一步探讨。

疾冲游泳反映鱼类的爆发游泳能力。鱼类爆发游泳速度是指持续时间小于 20 s 的游泳速度^[19-20],通常是将实验鱼放入有一定流速的水槽中进行被迫游泳,建立速度时间关系模型后获取。对比爆发游泳的定义,可知疾冲游泳与爆发游泳速度存在一定的差异。鱼类的疾冲游泳时间极短(< 1 s),常发生在捕食、逃逸或应急等活动中^[21-22],如本研究发现 3 种体长实验鱼从受到刺激开始疾冲游泳到滑行结束持续时间均不到 1 s,远小于水槽中爆发游泳速度的持续时间。作者认为实验鱼在水槽中进行爆发游泳是以加速—滑行游泳方式持续重复进行,导致在水槽中被迫进行疾冲游泳的时间较长。疾冲游泳行为持续时间短,可能与刺激鱼类疾冲游泳的时间和方式有关。疾冲游泳行为是实验鱼受到一次刺激后的行为,持续时间较短,而在水流中,实验鱼持续受到水流

速度刺激,需要持续以疾冲—滑行的方式游泳以对抗水流,游泳时间较长。疾冲游泳速度与爆发游泳速度的关系以及两者之间的区别是否与鱼类受到的刺激强度和频率有关需作进一步研究。

本研究了解到草鱼在达到最大疾冲游泳速度后立即保持身体固定姿势减速滑行,且草鱼在滑行减速过程中,实验鱼滑行绝对和相对加速度与体长存在一定的联系。本研究还探讨了不同规格草鱼的疾冲滑行行为特征,定量了不同规格草鱼的最大疾冲速度,同时本研究可以为其他鱼类加速滑行游泳行为研究提供参考。但是鉴于本实验条件有限,可能不能完全反映所有鱼类的加速滑行游泳行为,如游泳速度瞬息变化较快的鱼类可能需要采用高速摄像机才可以准确了解其加速滑行游泳能力,因此下一步研究建议采用高速摄像。

参考文献:

- [1] Shi X T, Chen Q W, Huang Y P, et al. Review on the methods to quantify fish's ability to cross velocity barriers in fish passage [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31 (22): 6967 - 6972. [石小涛, 陈求稳, 黄应平, 等. 鱼类通过鱼道内水流速度障碍能力的评估方法. 生态学报, 2011, 31 (22): 6967 - 6972.]
- [2] Zheng J X, Han D J, Hu W B, et al. Fish Swimming Performance related to fishway design [J]. Reservoir Fisheries, 2010, 3(5): 104 - 109. [郑金秀, 韩德举, 胡望斌, 等. 与鱼道设计相关的鱼类游泳行为研究. 水生态学杂志, 2010, 3(5): 104 - 109.]
- [3] Wu G H, Yang Y, Zeng L J. Kinematics, hydrodynamics and energetic advantages of burst-and-coast swimming of koi carps (*Cyprinus carpio koi*) [J]. The Journal of Experimental Biology, 2007, 210: 2181 - 2191.
- [4] Videler J J. Swimming movements, body structure and propulsion in cod (*Gadus morhua*) [J]. Symposium of the Zoological Society of London, 1981, 48: 1 - 27.
- [5] Dutil J D, Sylvestre E L, Gamache L. Burst and coast use, swimming performance and metabolism of Atlantic cod *Gadus morhua* in sub-lethal hypoxic conditions [J]. Journal of Fish Biology, 2007, 71: 363 - 375.
- [6] Videler J J, Weihs D. Energetic advantages of burst-and-coast swimming of fish at high speeds [J]. Journal of Experimental Biology, 1982, 97:

- 169 – 178.
- [7] Wang F, Cao Z D, Fu S J, *et al.* Fast-start and escape performance of juvenile *Spinibarbus sinensis* [J]. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29 (11): 2181 – 2186. [王芳, 曹振东, 付世建, 等. 中华倒刺鲃幼鱼的快速启动与逃逸行为. 生态学杂志, 2010, 29 (11): 2181 – 2186.]
- [8] Winger P D, He P, Walsh S J. Factors affecting the swimming endurance and catchability of Atlantic cod (*Gadus morhua*) [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2000(57): 1200 – 1207.
- [9] Wang P, Gui F K, Wu C W. Classification of fish swimming speed [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(5): 1137 – 1145. [王萍, 桂福坤, 吴常文. 鱼类游泳速度分类方法的探讨. 中国水产科学, 2010, 17(5): 1137 – 1145.]
- [10] Milne-Thompson L M. Theoretical Aerodynamics [M]. New York: Macmillan, 1966.
- [11] Müller U K, Stamhuis E J, Videler J J. Hydrodynamics of unsteady fish swimming and the effects of body size: Comparing the flow fields of fish larvae and adults [J]. Journal of Experimental Biology, 2000, 203: 193 – 206.
- [12] Qiao Y G, Huang H L, Huang M F, *et al.* The preliminary study on swimming speed of different freshwater fishes [J]. Hunan Agricultural Sciences, 2012(15): 116 – 119. [乔云贵, 黄洪亮, 黄妙芬, 等. 不同淡水鱼类游泳速度的初步研究. 湖南农业科学, 2012(15): 116 – 119.]
- [13] Plaut I. Critical swimming speed: Its ecological relevance [J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 2001, 131(1): 41 – 50.
- [14] Shi X T, Chen Q W, Liu D F, *et al.* Critical swimming speed of young Chinese sucker (*Myxocryprinus asiaticus*) [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2012, 36(1): 133 – 136. [石小涛, 陈求稳, 刘德富, 等. 胭脂鱼幼鱼的临界游泳速度. 水生生物学报, 2012, 36(1): 133 – 136.]
- [15] Shi X T, Wang B, Wang X, *et al.* Ontogenetic changes in schooling behaviour during larval and early juvenile stages of Chinese sucker (*Myxocryprinus asiaticus*) [J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(5): 705 – 709. [石小涛, 王博, 王雪, 等. 胭脂鱼早期发育过程中集群行为的形成. 水产学报, 2013, 37(5): 705 – 709.]
- [16] Wang S Y, Liao W G, Chen D Q, *et al.* Analysis of eco-hydrological characteristics of the four Chinese farmed carps spawning grounds in the middle reach of the Yangtze river [J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2008, 17(6): 892 – 892. [王尚玉, 廖文根, 陈大庆, 等. 长江中游四大家鱼产卵场的生态水文特性分析. 长江流域资源与环境, 2008, 17(6): 892 – 897.]
- [17] Yi B L. The relationship between Gezhouba dam and four major Chinese carps in Yangtze River [M]. Wuhan: Science and Technology of Hubei Province, 1998. [易伯鲁. 葛洲坝水利枢纽与长江四大家鱼. 武汉: 湖北省科学技术出版社, 1998.]
- [18] Liu S P, Qiu S L, Chen D Q, *et al.* Protection and rational utilization of the germplasm resources of the four major Chinese carps in the Yangtze River system [J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 1997, 6(2): 127 – 131. [刘邵平, 邱顺林, 陈大庆, 等. 长江水系四大家鱼种质资源的保护和合理利用. 长江流域资源与环境, 1997, 6(2): 127 – 131.]
- [19] Webb P W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion [J]. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 1975(190): 1 – 158.
- [20] Weihs D. Energetic advantages of burst swimming of fish [J]. Journal of Theoretical Biology, 1974, 48: 215 – 229.
- [21] Blake R W. Functional design and burst-and-coast swimming in fishes [J]. Canadian Journal of Zoology, 1983, 61: 2491 – 2494.
- [22] Ribak G, Weihs D, Arad Z. Submerged swimming of the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* is a variant of the burst-and-glide gait [J]. Journal of Experimental Biology, 2005, 208: 3835 – 3849.

The burst-coast swimming behavior of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) during fast-start

LU Bo¹, LIU Wei¹, LIANG Yuanyuan¹, CHEN Qiuwen^{1,2},
HUANG Yao¹, PAN Lei³, LIU Defu¹, SHI Xiaotao^{1,2*}

(1. Engineering Research Center of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education,
China Three Gorges University, Yichang 443002, China;

2. Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China;

3. Key Laboratory of Ecological Impacts of Hydraulic Projects and Restoration of Aquatic Ecosystem of
Ministry of Water Resources, Wuhan 430079, China)

Abstract: To learn capability of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) to cross velocity barrier, laboratory experiments were conducted to test burst-coast swimming performance of grass carp through startle response. In this study, the tested fish were divided into three groups according to their body length: (8.47 ± 0.73) cm (small-size), (17.93 ± 1.27) cm (mid-size) and (51.24 ± 3.24) cm (large-size). The experiments were carried out in an environment with natural light and water temperature of (20.00 ± 1.50) °C. The results showed that the highest absolute sprinting speeds of fish were (1.449 ± 0.424) m/s (achieved in 0.294 s), (2.359 ± 0.434) m/s (0.294 s) and (2.899 ± 0.457) m/s (0.378 s) for small-size, mid-size fish and large-size fish respectively; the relative sprinting speeds were (17.099 ± 5.009) BL/s, (13.156 ± 2.418) BL/s, and (5.659 ± 0.891) BL/s, respectively. Fish were observed to slow down to coast by keeping their body straight (no tail-beat) after fish reached their highest sprinting speeds. Absolute sprinting speed of grass carp was found to increase with body length ($P > 0.05$), while relative sprinting speed decreased as body length increased. Relative sprinting speed of small-size fish was significantly higher than that of large-size fish ($P < 0.05$). Absolute acceleration of fish was not affected by size ($P > 0.05$); while the absolute coast deceleration of large-size fish was significantly higher than those of smaller size fish ($P < 0.05$); and the relative burst acceleration and relative coast deceleration of large-size fish were both significantly lower than that of small-size fish ($P < 0.05$).

Key words: *Ctenopharyngodon idellus*; burst-coast swimming; speed; behavior; acceleration

Corresponding author: SHI Xiaotao. E-mail: sxtshanghai@163.com