

doi: 10.3969/j.issn.2095-0780.2017.02.011

## 不同运动状态下鳙幼鱼的游泳特性研究

刘慧杰<sup>1</sup>, 王从锋<sup>1,2</sup>, 刘德富<sup>3</sup>, 陈明明<sup>1</sup>, 朱良康<sup>1</sup>

(1. 三峡大学水利与环境学院, 湖北 宜昌 443002; 2. 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. 湖北工业大学资源与环境学院, 湖北 武汉 430068)

**摘要:** 为了探究鱼类反复运动疲劳后游泳能力和游泳行为的变化, 以鳙(*Aristichthys nobilis*)幼鱼为研究对象, 利用环形水槽实验装置, 采用流速递增法, 通过LoliTrack视频软件分析鱼类游泳行为, 研究不同运动状态下鳙幼鱼的游泳特性变化情况。结果表明, 鳙幼鱼疲劳前耗氧率随游泳速度的增大显著增加, 且临界游泳速度恢复过程中最大耗氧率小于突进游泳速度恢复过程中最大耗氧率。视频分析显示, 摆尾频率与游泳速度呈线性正相关关系。同时发现, 在2组反复疲劳运动状态下, 连续进行2次临界游泳速度测定过程中, 鳙幼鱼频繁使用爆发-滑行游泳行为, 而在经过突进游泳速度测试后转入临界游泳速度测定过程中, 实验鱼并未使用这一游泳行为。经过一次临界游泳速度测试后, 第二次临界游泳速度显著大于突进游泳速度测试后的临界游泳速度( $P < 0.05$ ), 第一次突进游泳速度与第二次突进游泳速度无显著差异( $P > 0.05$ )。无氧运动消耗导致鳙幼鱼有氧运动能力显著下降, 而有氧运动消耗过程对无氧运动能力无显著影响。

**关键词:** 鳙; 游泳特性; 流速递增法; 运动疲劳; 能量代谢

中图分类号: Q 178.1

文献标志码: A

文章编号: 2095-0780-(2017)02-0085-08

## Study on swimming performance of juvenile bighead carp at different actuating state

LIU Huijie<sup>1</sup>, WANG Congfeng<sup>1,2</sup>, LIU Defu<sup>3</sup>, CHEN Mingming<sup>1</sup>, ZHU Liangkang<sup>1</sup>

(1. College of Hydraulic and Environmental Engineering, China Three Gorges University, Yichang 443002, China;

2. Collaborative Innovation Center for Geo-hazards and Eco-Environment in Three Gorges Area, Hubei Province,

Yichang 443002, China; 3. College of Resources and Environmental Engineering, Hubei

University of Technology, Wuhan 430068, China)

**Abstract:** To investigate the swimming performance and swimming behavior during fatigue cycle, we tested the juvenile *Aristichthys nobilis*' swimming capability by increasing velocity with mobile Brett-type swim tunnels by LoliTrack, and then assessed the swimming capability of juveniles at different actuating state. Results show that the oxygen consumption rate ( $M_{O_2}$ ) before swimming fatigue increased with swimming speed significantly. The burst swimming speed  $M_{O_2}$  was higher than the critical swimming speed  $M_{O_2}$ . Video analysis displays that there was significant linear correlation between tail beat frequency and swimming speed. Meanwhile, the juveniles showed burst-coast behavior continuously for two tests at the critical swimming speed in the two groups of repeat fatigue. However, during the transition from the test of burst swimming speed to the test of critical swimming speed, the juveniles did not show that behavior. After the test of the first critical swimming speed, the second critical swimming speed was higher than that of the test of burst swimming speed. Neither of the burst swimming speed in two tests had significant difference. Anaerobic exercise consumption of bighead carp led to significant decrease of aerobic swimming performance, and aerobic exercise had no effect on anaerobic exercise.

收稿日期: 2016-05-07; 修回日期: 2016-06-11

资助项目: 水利部公益性行业科研专项经费项目(201201030); 贵州北盘江电力股份有限公司合作项目(SDHZ2012136)

作者简介: 刘慧杰(1993-), 女, 硕士研究生, 从事生态水力学研究。E-mail: lhj200312@163.com

通信作者: 王从锋(1974-), 男, 博士, 教授, 从事生态水力学研究。E-mail: wangcf@ctgu.edu.cn

**Key words:** *Aristichthys nobilis*; swimming capability; increasing velocity; fatigue; energy metabolism

相关研究表明江河鱼类的大量减少主要归结为以下4个原因: 酷渔滥捕、水质污染、航运工程干扰和水利工程建设<sup>[1-3]</sup>。其中水利工程最为重要的不利因素是工程主体部分阻隔生物洄游通道, 切断河流连续性, 对江河湖海洄游性鱼类正常生活史造成严重破坏, 进而导致鱼类数量急剧下降<sup>[4]</sup>。近几年, 通过人工增殖放流和鱼类栖息地适宜度评估手段对珍稀鱼类及特有物种进行保护取得一定进展, 但由于保护物种自身的局限性和自然条件的不可控因素, 上述措施未能从根本上解决问题。修建过鱼设施作为保护自然物种的另一重要手段受到研究人员的广泛关注, 其中目标鱼类游泳能力及其能量代谢特征是过鱼设施修建的基本原则<sup>[5-6]</sup>。

目前国内外关于鱼类游泳能力的研究大多集中于单次鱼类游泳能力, 外界环境因素如温度、污染等对游泳行为的影响和力竭运动后耗氧变化<sup>[7-9]</sup>, 针对疲劳后临界游泳速度的恢复情况也仅见袁喜等<sup>[10]</sup>和蔡露等<sup>[11]</sup>的研究。鱼类在上溯过程中, 经过反复上溯-疲劳-恢复-上溯的生理行为, 整个运动过程鱼类使用临界游泳速度、突进游泳速度及耐久式游泳速度。其中, 临界游泳速度代表鱼类有氧运动能力, 是评价鱼类最大持续游泳能力指标; 突进游泳速度为无氧运动能力的评价指标, 与穿越激流和逃避敌害等活动密切相关。根据国内外研究报道, 过鱼对象能否顺利通过鱼道且完成正常的生活史, 反复疲劳运动状态下游泳能力的恢复情况至关重要<sup>[12-13]</sup>。因此对于鱼类反复疲劳运动状态下临界游泳速度、突进游泳速度及行为的研究显得尤为重要。

四大家鱼是中国典型江湖洄游性鱼类, 且是重要经济鱼类, 大多数修建的过鱼设施其过鱼对象都包括四大家鱼。自20世纪50年代以来, 四大家鱼鱼苗及成鱼产量锐减<sup>[1,14]</sup>。国内外对四大家鱼的研究同样侧重于单次运动条件下临界游泳速度、突进游泳速度及外界条件如温度等对其造成的影响<sup>[15-17]</sup>, 对于复杂运动状态下游泳特性研究还未见报道。文章以鳙(*Aristichthys nobilis*) 幼鱼为实验对象, 利用环形水槽实验装置, 采用流速递增法, 探究不同运动状态下鳙幼鱼反复运动疲劳后游泳特性变化情况。旨在深入了解鳙游泳能力和生理特性, 为鱼道内部水力学设计和休息池的建设提供参

考, 也有利于鱼类通过过鱼设施之后健康状况的评估。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验用鱼

实验鳙幼鱼购自宜都水产养殖渔场, 实验时间为2016年1月, 地点为三峡大学水电楼实验室。实验鱼随机分为2组(组1和组2)。组1共26尾, 体长( $11.86 \pm 0.31$ ) cm, 体质量( $25.9 \pm 1.80$ ) g; 组2共14尾, 体长( $11.49 \pm 0.41$ ) cm, 体质量( $24.53 \pm 1.24$ ) g。在驯养水槽中暂养2周, 水体为经过充分曝气的自来水。每天上午喂食1次, 日换水量约为水槽中水体20%, 采用加热棒维持水体温度( $13 \pm 1$ ) °C, 充氧泵连续充氧, 保证氧质量浓度为( $7 \pm 0.2$ ) mg·L<sup>-1</sup>。实验前2 d停止喂食。

### 1.2 实验装置

游泳速度测定设备采用鱼类行为视频跟踪系统(Loligo System swim-large 90 L, PA10300)(图1), 仪器配套软件AutoResp<sup>TM</sup>、uEye Cockpit和LoliTrack。环形实验水槽密封区域体积为90 L, 鱼类游泳测试断面尺寸为20 cm × 20 cm × 70 cm。实验开始之前, 在AutoResp<sup>TM</sup>程序中利用HACH HQ30d便携式水质多参分析仪对溶解氧、温度探头进行校正, 采用ADV声学多普勒流速剖面仪测定密封区流速。实验过程中在仪器上方架设摄像头, 连接uEye Cockpit程序观测鱼类游泳行为。采用LoliTrack软件对视频进行分析, 得到鱼类行为学摆尾频率等参数。实验过程中流速变化、溶解氧测定及密封水槽水体内外交换均通过Auto-Resp<sup>TM</sup>软件电脑控制, 减少实验人员对鱼体活动造成的影响。

### 1.3 研究方法

组1中12尾实验鱼进行临界游泳速度测定及观测疲劳恢复过程, 14尾实验鱼经过一次临界游泳速度测定立即进行第二次临界游泳速度测定。组2实验过程为经过一次突进游泳速度测定立刻转入临界游泳速度测定, 然后再次进行突进游泳速度测定。

1.3.1 游泳速度 实验水温为( $13 \pm 1$ ) °C, 与暂养水槽中温度基本保持一致。该研究游泳速度测定采用Brett流速递增法。由于鱼体对水流产生的

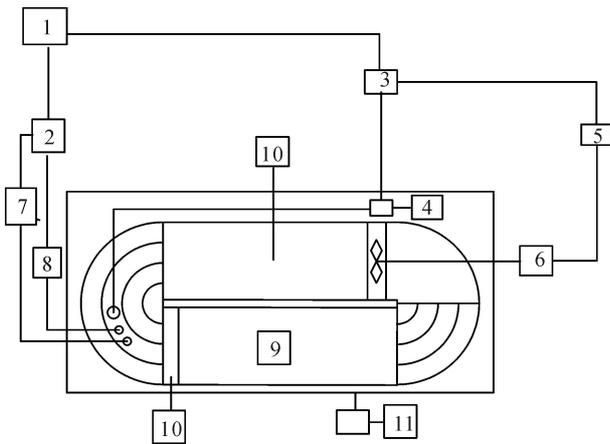


图1 鱼类游泳能力测定装置示意图

1. 笔记本电脑; 2. Witorx1 温度溶氧自动探测器; 3. DAQ-M 水泵控制器; 4. 水泵; 5. 动力输出控制器; 6. 电机; 7. 溶氧探头; 8. 温度探头; 9. 游泳区域; 10. 整流装置; 11. 摄像头

Fig. 1 Test equipment of fish swimming capability

1. laptop; 2. fiber optic oxygen instrument Witorx1; 3. controller of pump-DAQ-M; 4. pump; 5. wall outlet controller; 6. motor power; 7. dissolve oxygen probe; 8. temperature probe; 9. swimming tunnel; 10. flow streamer; 11. camera

阻隔效应已通过 AutoResp™ 软件程序进行补偿, 计算公式不再体现其过程。

临界游泳速度。开始实验时, 取 1 尾体质良好且鱼体无损伤实验鱼测量鱼体体长和体质量, 放入环形实验水槽中, 在  $0.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  [BL 为体长 (cm)] 低流速水流状态适应 1 h, 以消除转移过程对鱼体造成的胁迫影响。随后以  $1 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  流速作为初始流速, 每 20 min 增加  $1 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ , 直到鲮幼鱼疲劳停止实验, 停靠实验区域后方拦网处超过 20 s, 视为鱼体疲劳。整个实验过程中, 流速变化、温度及溶氧含量测定均通过软件 AutoResp™ 实现。溶解氧含量每 150 s 读数 1 次, 每  $1 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  流速梯度时间间隔 20 min 内输出 8 次数据, 后期处理过程中取其平均值。当溶解氧质量浓度低于  $6.5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  时, 利用 DAQ-M 水泵进行水槽内外水体交换。记录该次实验时间及水流速度, 逐尾计算临界游泳速度  $U_{crit}$ , 计算公式如下:

$$U_{crit}^a = U_{i-1} + (T/\Delta T) \cdot \Delta U \quad (1)$$

式中  $U_{crit}^a$  为绝对临界游泳速度,  $U_{i-1}$  为鱼类停止游泳前的次最大游泳速度,  $T$  为鱼类最大游泳速度持续时间 (小于 20 min),  $\Delta T$  为 20 min,  $\Delta U$  为  $1 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

$$U_{crit}^r = U_{crit}^a / \text{BL} \quad (2)$$

式中  $U_{crit}^r$  为相对临界游泳速度, BL 为体长。

突进游泳速度。正式开始实验之前, 预估实验鱼突进游泳速度  $U_e$ 。在适应流速  $0.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  基础上, 每 20 s 增加  $1 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ , 直到鱼体疲劳, 得到突进游泳速度预估值  $U_e$ , 依此确定正式实验时流速增量  $\Delta U$  ( $15\% U_e$ )。正式实验过程中, 在  $0.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$  低流速状态下适应 1 h, 后在 10 s 内将流速提高至  $60\% U_e$ , 再每 20 s 增加  $15\% U_e$ , 以此种流速提高方式直到鱼体不能再继续游动为止。记录整个实验过程时间及流速, 计算每尾实验鱼突进游泳速度。

$$U_{burst}^a = U_{i-1} + (T/\Delta T) \cdot \Delta U \quad (3)$$

式中  $U_{burst}^a$  为绝对突进游泳速度,  $U_{i-1}$  为鱼类停止游泳前的次最大游泳速度,  $T$  为鱼类最大游泳速度持续时间 (小于 20 s),  $\Delta T$  为 20 s,  $\Delta U$  为  $15\% U_e$ 。

$$U_{burst}^r = U_{burst}^a / \text{BL} \quad (4)$$

式中  $U_{burst}^r$  为相对突进游泳速度, BL 为体长。

1.3.2 耗氧率 临界游泳速度测定过程中, 流速梯度为  $1 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ , 时间间隔 20 min, 每个流速情况下溶氧量读数 8 次, 计算相应游泳速度条件下耗氧率  $M_{O_2}$ 。实验鱼游泳疲劳贴网时间超过 20 s 后, 改变水流速度为  $0.5 \text{ BL}\cdot\text{s}^{-1}$ , 继续测试恢复期环形水槽内溶解氧变化量。由于突进游泳速度测量时间很短, 故不计算此过程中耗氧率随时间变化关系。设置空白实验对照组, 发现不放鱼时水体消耗和水中细菌耗氧率总和不超过鱼体耗氧率的 1%, 忽略其对实验结果的影响。计算公式如下:

$$M_{O_2} = \frac{V}{m} \cdot \frac{d(\text{DO})}{dt} \quad (5)$$

式中  $V$  为环形水槽密封区域水体积, 该实验装置该区域体积为 90 L;  $m$  为实验鱼质量;  $\frac{d(\text{DO})}{dt}$  为密封区域溶氧量随时间变化的斜率。

耗氧率  $M_{O_2}$  随游泳速度变化关系由幂函数拟合公式给出<sup>[18]</sup>, 拟合方程如下:

$$M_{O_2} = a + bU^c \quad (6)$$

式中  $a$ ,  $b$ ,  $c$  为常数,  $U$  为游泳速度。

1.3.3 运动行为学分析 采用每秒 21 帧摄像头进行视频录制, 计算鱼类摆尾频率 TBF (Hz)。每个游泳速度下选取 5 个时长为 1 min 视频通过 Loli-Track 软件进行计数, 结果参考其平均值。摆尾频率与游泳速度关系由线性函数表示<sup>[19]</sup>, 与耗氧率

关系由对数函数表示<sup>[20]</sup>：

$$\ln M_{O_2} = a + bTBF \quad (7)$$

式中  $a$ ,  $b$  为常数。

1.3.4 恢复率  $R$  实验鱼分为 2 组进行实验, 临界游泳速度和突进游泳速度恢复情况由恢复率  $R$  表示。

$$R = U_{i+1}/U_i \quad (8)$$

#### 1.4 数据分析

实验数据采用 SPSS 19.0 进行处理, OriginPro 9.0 进行作图, 统计值用平均值  $\pm$  标准差 ( $\bar{X} \pm SD$ ) 描述, 差异显著水平为  $P < 0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 幼鱼的游泳速度

按照公式(1)、(2)、(3)、(4)分别计算得出 鳙幼鱼游泳能力(表 1)。可知, 2 组反复疲劳运动状态下, 组 1 连续 2 次测定临界游泳速度值分别为  $(4.37 \pm 0.56) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$  和  $(4.04 \pm 0.62) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 组 2 第一次突进游泳速度为  $(5.49 \pm 0.63) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ , 后进入临界游泳速度测定, 其值为  $(3.43 \pm 0.14) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ , 再次突进游泳速度测定值为  $(5.04 \pm 0.42) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

表 1 不同运动状态下鳙幼鱼游泳能力

Tab. 1 Swimming ability of juvenile bighead carp at different actuating state

游泳速度 swimming speed	组 1 Group 1		组 2 Group 2	
	第一次 first	第二次 second	第一次 first	第二次 second
绝对临界游泳速度/ $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ absolute critical swimming speed	$56.92 \pm 7.49$	$51.12 \pm 7.66$	$37.04 \pm 0.98$	
相对临界游泳速度/ $\text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ relative critical swimming speed	$4.37 \pm 0.56^a$	$4.04 \pm 0.62^a$	$3.43 \pm 0.14^b$	
绝对突进游泳速度/ $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ absolute burst swimming speed			$56.17 \pm 7.09$	$51.81 \pm 6.35$
相对突进游泳速度/ $\text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ relative burst swimming speed			$5.49 \pm 0.63^c$	$5.04 \pm 0.42^c$

注: 同一行上标不同字母表示差异性显著 ( $P < 0.05$ )。

Note: Values with different superscript letters were significantly different ( $P < 0.05$ ).

### 2.2 游泳速度对耗氧率的影响

耗氧率随游泳速度变化关系见图 2。可知耗氧率随着游泳速度的增大不断增加。参照方程(6), 拟合方程为  $M_{O_2} = 189.38 + 38.83U^{1.41}$  ( $R^2 = 0.97$ ); 该研究条件下, 鳙幼鱼实测标准代谢率为  $(202.76 \pm 23.64) \text{mg} \cdot (\text{kg} \cdot \text{h})^{-1}$ , 与方程拟合值  $0.5 \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$  流速下耗氧率  $203.99 \text{mg} \cdot (\text{kg} \cdot \text{h})^{-1}$  相近。表征鱼类呼吸代谢指数  $c$  值为 1.41。鳙幼鱼第一次临界游泳速度疲劳后恢复过程中最大耗氧率为  $(500.5 \pm 40.23) \text{mg} \cdot (\text{kg} \cdot \text{h})^{-1}$ , 突进游泳速度测定过程中最大耗氧率为  $(630 \pm 30.48) \text{mg} \cdot (\text{kg} \cdot \text{h})^{-1}$ , 高于前者, 差异显著 ( $P < 0.05$ )。

### 2.3 幼鱼的游泳行为

鱼类通过改变摆尾频率和摆尾幅度来克服流速, 由 LoliTrack 软件分析得出游泳速度与摆尾频率关系为  $TBF = 1.80 + 0.7U$  ( $R^2 = 0.97$ ) (图 4)。

组 1 实验过程中, 实验鱼在低流速下使用滑行-前进运动方式, 接近临界游泳速度最大值时, 频繁使用爆发-滑行的游动模式; 而组 2 实验过程

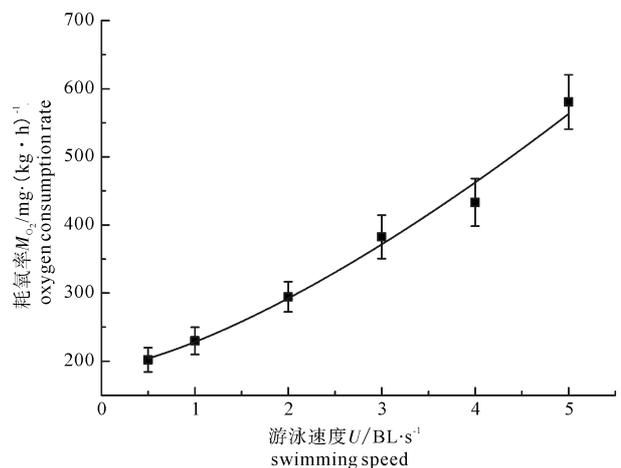


图 2 鳙耗氧率  $M_{O_2}$  ( $\bar{X} \pm SD$ ) 与临界游泳速度  $U$  关系

Fig. 2 Relationship of oxygen consumption rate and swimming speed of bighead

中, 经过一次突进游泳速度测试, 继续临界游泳速度测试时, 该过程中实验鱼没有使用爆发-滑行游泳行为。

能量产生过程伴随呼吸代谢行为, 耗氧率

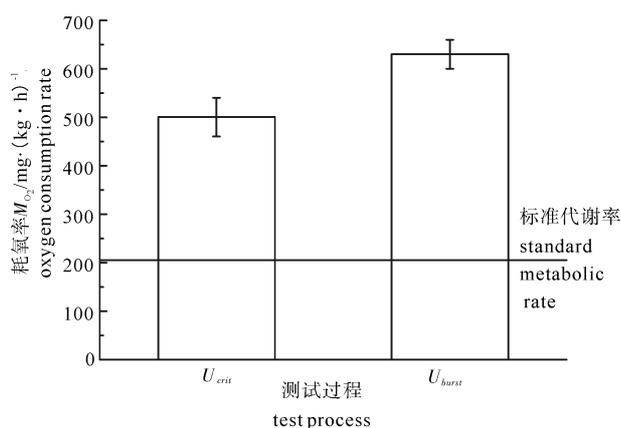


图3 鲮幼鱼恢复期内2种运动方式耗氧率情况

Fig.3 Oxygen consumption rate of juvenile bighead by two different methods of exhaustion

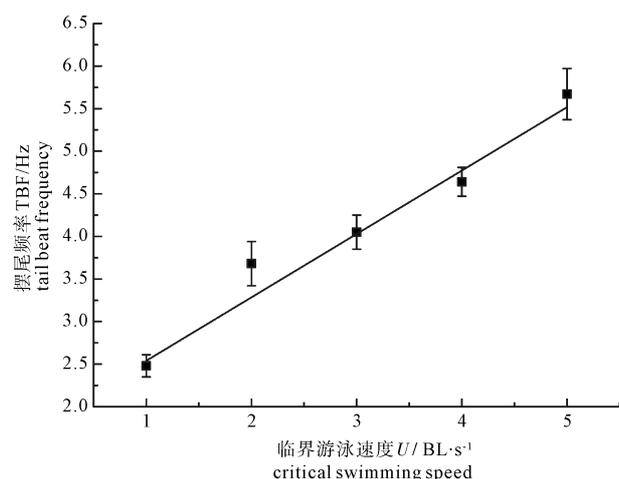


图4 鲮摆尾频率与临界游泳速度关系

Fig.4 Relationship of tail beat frequency and swimming speed of bighead

$\ln M_{O_2}$ 随着摆尾频率的增加线性增大,参照公式(7),拟合关系为  $\ln M_{O_2} = 4.83 + 0.26\text{TBF}$  ( $R^2 = 0.76$ )。

#### 2.4 幼鱼不同运动状态对游泳能力恢复的影响

据方程(8),组1情况临界游泳速度的恢复率  $R$ 为92%,组2临界游泳速度恢复率为78%,突进游泳速度恢复率为92%。

组1情况下实验鱼连续测定2次临界游泳速度,其值变化较小,无显著性差异( $P > 0.05$ )。组2,突进游泳速度2次测量值分别为  $(5.49 \pm 0.63) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ 和  $(5.04 \pm 0.42) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ ,经统计检验得出仍无显著性差异( $P > 0.05$ )。对比2种情况下,组1鲮第二次临界游泳速度为  $(4.04 \pm 0.62) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ ,

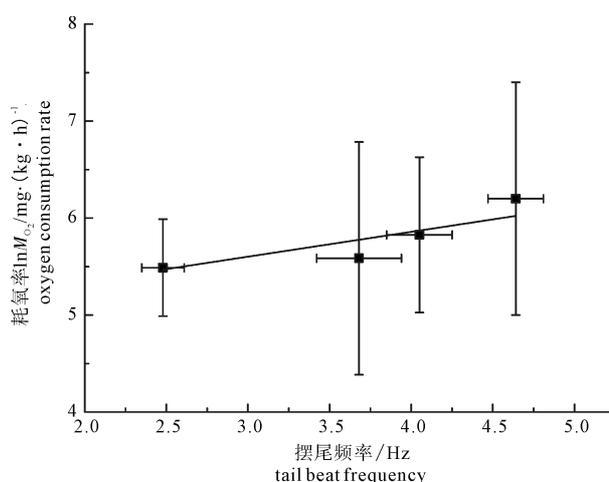


图5 鲮耗氧率  $\ln M_{O_2} (\bar{X} \pm \text{SD})$ 与摆尾频率关系

Fig.5 Oxygen consumption rate of bighead in relation to tail beat frequency

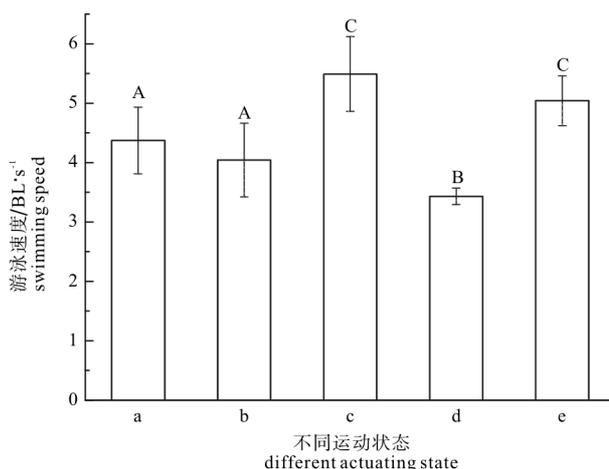


图6 鲮幼鱼不同运动状态下游泳速度恢复情况

a. 组1实验中第一次临界游泳速度; b. 组1实验中第二次临界游泳速度; c. 组2实验中第一次突进游泳速度; d. 组2实验中临界游泳速度; e. 组2实验中第二次突进游泳速度; 方柱上不同大写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。

Fig.6 Recovery of swimming speed of juvenile bighead at different actuating state

a. degree of the first critical swimming speed in Group 1; b. degree of the second critical swimming speed in Group 1; c. degree of the first burst swimming speed in Group 2; d. degree of the critical swimming speed in Group 2; e. degree of the second burst swimming speed in Group 2; values with different capital letters on the bar were significantly different( $P < 0.05$ ).

组2在经过一次突进游泳速度测量过程后临界游泳速度的值降为  $(3.43 \pm 0.14) \text{BL} \cdot \text{s}^{-1}$ ,两者具有显著差异( $P < 0.05$ )。

分析可见, 鱼类连续进行有氧运动时并不会显著降低有氧运动能力, 而在短时间使用突进游泳速度却会对有氧运动能力造成损伤, 对无氧运动能力基本无影响。

### 3 讨论

#### 3.1 流速对耗氧率的影响

游泳速度是影响鱼类呼吸代谢的重要因素之一<sup>[21]</sup>。根据鳙幼鱼流速与耗氧率的拟合结果发现幂函数模型拟合度较高, 能够更好地表述流速与耗氧率之间的关系, 研究结果与 STEINHAUSEN 等<sup>[22]</sup>一致。使用幂函数模型  $M_{O_2} = a + bU^c$  拟合耗氧率与游泳速度的关系, 其中  $c$  值的大小与能量利用率呈负相关关系<sup>[23]</sup>。该研究条件下得到  $c$  值为 1.41, 实测标准代谢率为  $(202.76 \pm 23.64) \text{ mg} \cdot (\text{kg} \cdot \text{h})^{-1}$ , 大于长丝裂腹鱼 (*Schizothorax dolichonema* Herzenstein) 的速度指数  $c = 2.34$  ( $12.1 \sim 16.1 \text{ } ^\circ\text{C}$ )<sup>[24]</sup>, 与同为四大家鱼的鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*) 的速度指数相近, 同时鳙的标准代谢率小于  $0.5 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$  流速下鲢的标准代谢率  $365.14 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$  ( $15 \text{ } ^\circ\text{C}$ )<sup>[25]</sup>, 表明鳙具有较高的能量利用率。实验温度为  $(20 \pm 1) \text{ } ^\circ\text{C}$  条件下, 鳙幼鱼速度指数为  $1.30$ <sup>[26]</sup>, 高于该研究结果, 同样表明, 随着温度的升高鱼类游泳能力增强。

鱼类行为和运动耗能方式密切相关<sup>[27]</sup>, 流速低于  $2.0 \sim 2.5 \text{ BL} \cdot \text{s}^{-1}$ , 鳙幼鱼耗氧率随游泳速度变化较小, 可能是由于低流速下鱼类使用滑行-前进的运动方式, 实验鱼身体保持笔直状态, 因此能量消耗较小。低流速和高流速水流状态下, 鱼类采取 2 种不同的游动方式对其能量利用有更好地调节性, 这也更好地解释组 1 临界游泳速度显著大于组 2 临界游泳速度的现象。

恢复期内, 对比组 1 和组 2 第一次游泳速度测试过程耗氧率的值, 突进游泳速度恢复过程中耗氧率显著大于临界游泳速度 (图 3)。当鱼类游泳速度达到  $(59\% \sim 62\%) U_{crit}$  时开始使用无氧呼吸, 且随着实验对象的反复疲劳, 使用无氧呼吸代谢方式时间提前<sup>[11,28]</sup>。鱼类使用突进游泳速度时, 利用白肌进行无氧呼吸供能, 产生大量乳酸, 发生离子干扰作用, 导致恢复期内出现氧债现象<sup>[29]</sup>。上述报道可能为  $M_{O_2}(U_{burst})$  大于  $M_{O_2}(U_{crit})$  的部分原因。

#### 3.2 游泳行为分析

鳙幼鱼摆尾频率与游泳速度呈正相关关系 (图

4), 与草鱼<sup>[30]</sup> (*Ctenopharyngodon idella*)、巨须裂腹鱼<sup>[31]</sup> (*S. macropogon*) 等研究结果一致。鳙幼鱼的回归拟合方程斜率为 0.74, 鲈<sup>[19]</sup> (*Lateolabrax japonicus*) 的斜率为 1.33, 细鳞裂腹鱼<sup>[18]</sup> (*S. chongi*) 的斜率为 0.33, 三者差异性显著。通过声学设备根据鱼类摆尾频率的不同为鱼类资源调查中种类识别提供了新的技术手段<sup>[32-33]</sup>。

鱼类使用爆发游泳速度时可分为 2 种形式: 1) 从某一稳定游速下变为另一更大稳定游速运动, 2) 在短时间内从静止状态下加速至高游速状态<sup>[34]</sup>。组 1 实验过程中接近临界游泳速度极限值时, 实验鱼频繁使用爆发-滑行游动方式。相关生物学家指出, 交替使用快速游动与滑行运动方式, 有助于提高能量的有效利用<sup>[35]</sup>。而组 2 实验鱼经过突进游泳速度过程后接近临界游泳速度极值时不再使用爆发-滑行运动方式, 此种现象是否为实验鱼内部呼吸器官某种程度上受损, 在一定水流条件下拒绝使用爆发-滑行的游泳方式, 还有待进一步深入研究。

建立摆尾频率与耗氧率之间的关系对于鱼类游泳能力及行为研究具有重要意义, 在野外鱼类行为监测时, 借助声学仪器手段, 得出摆尾频率, 从而研究鱼类呼吸代谢情况。除此之外, 鱼类自由游泳状态下加速度、旋转角度等指标的参考对于能量利用也具有重要价值。

#### 3.3 不同运动状态对游泳能力恢复的影响

鱼道内的设计流速通常为临界游泳速度, 对于鱼道的高流速区, 如鱼道的孔口和竖缝处多采用突进游泳速度作为设计上限流速<sup>[36]</sup>。在通过水流障碍时, 鱼类不是采取单一运动方式, 而是突击性的爆发游泳运动和持续式游泳运动相互穿插发生, 且当鱼类通过高水头鱼道时会经历反复疲劳及休息恢复的周期过程。REIDY 等<sup>[37]</sup>发现有氧运动和无氧运动恢复过程中呼吸代谢能力存在显著差别, 从而影响后期鱼类游泳能力。

该研究中, 综合考虑鱼类整个上溯过程, 通过组 1 和组 2 两种运动消耗状态, 发现鳙幼鱼进行有氧呼吸使用临界游泳速度时不会对后续有氧运动能力造成显著影响, 与草鱼幼鱼运动疲劳导致有氧运动效率降低的规律基本一致<sup>[38]</sup>。蔡露等<sup>[10]</sup>发现齐口裂腹鱼 (*S. prenanti*) 疲劳恢复 40 d 后临界游泳速度恢复到最初水平, 且疲劳对有氧呼吸能力产生了持续影响, 与该结果存在较大差异, 笔者认为这可能是两者生存环境存在较大差别造成的。

实验鱼使用突进游泳速度短期内会降低有氧呼吸运动能力,对无氧呼吸运动能力影响不明显。突进游泳速度主要依靠无氧呼吸代谢产生的能量进行,与溶解氧和水温无关,临界游泳速度则容易受到水温的影响<sup>[36]</sup>,该实验水温存在一定波动。组2中进行第一次突进游泳速度测试后临界游泳速度测试持续时间为(60±12)min,此过程中实验鱼进行有氧呼吸,且发现鳙幼鱼没有使用爆发-滑行游泳方式,这可能是第二次突进游泳速度测试变化不明显的部分原因。PANG等<sup>[39]</sup>研究了温度对中华倒刺鲃(*Spinibarbus sinensis*)反复运动疲劳状态下冲刺游泳速度恢复能力的影响,与该研究结果相似。高流速状态下,实验鱼启动爆发-滑行的游泳模式,短时间内积累大量乳酸,对机体造成损伤。该研究结果表明无氧运动过程比有氧运动过程产生更高的氧债,进而显著降低鳙幼鱼有氧呼吸运动能力。

综上所述,需要充分考虑鱼类采取不同组合运动方式时对游泳能力及行为的影响,如设计竖缝式鱼道竖缝处的流速时应小于过鱼对象的突进游泳速度,以防过度降低池室内鱼类临界游泳速度能力,具体数值还需要后续实验进一步研究。

#### 参考文献:

- [1] 吴伟军,何安尤,施军,等. 红水河四大家鱼资源现状调查分析[J]. 南方农业学报, 2016, 47(1): 134-139.
- [2] 武仙竹,肖琳. 三峡地区渔业资源及渔业经济发展的历史考察[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2016, 33(1): 47-54.
- [3] 熊飞,刘红艳,段辛斌,等. 长江上游宜宾江段渔业资源现状研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2015, 37(11): 43-50.
- [4] 袁喜,李丽萍,涂志英,等. 鱼类生理和生态行为对河流生态因子响应研究进展[J]. 长江流域资源与环境, 2012, 21(S1): 24-29.
- [5] 高东红,刘亚坤,高梦露,等. 三维鱼道水力特性及鱼体行进能力数值模拟研究[J]. 水利与建筑工程学报, 2015, 13(2): 103-109.
- [6] 刘志雄,周赤,黄明海. 鱼道应用现状和研究进展[J]. 长江科学院院报, 2010, 27(4): 28-31, 35.
- [7] 莫伟均,王从锋,刘德富,等. 北盘江2种典型增殖放流鱼类突进游速研究[J]. 南方水产科学, 2014, 10(3): 9-14.
- [8] YAN G J, HE X K, CAO Z D, et al. Effects of fasting and feeding on the fast-start swimming performance of southern catfish *Silurus meridionalis*[J]. J Fish Biol, 2015, 86(2): 605-614.
- [9] 袁喜,黄应平,靖锦杰,等. 铜暴露对草鱼幼鱼代谢行为的影响[J]. 农业环境科学学报, 2016, 35(2): 261-265.
- [10] 蔡露,刘国勇,TAUPIER R,等. 齐口裂腹鱼幼鱼疲劳后游泳特性恢复状况研究[J]. 水生生物学报, 2013, 37(6): 993-998.
- [11] CAI L, CHEN L, JOHNSON D, et al. Integrating water flow, locomotor performance and respiration of Chinese sturgeon during multiple Fatigue-Recovery cycles[J]. PLoS ONE, 2014, 9(4): e94345.
- [12] PON L B, HINCH S G, COOKE S J, et al. Physiological, energetic and behavioural correlates of successful fishway passage of adult sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Seton River, British Columbia[J]. J Fish Biol, 2009, 74(6): 1323-1336.
- [13] 蔡露,房敏,涂志英,等. 与鱼类洄游相关的鱼类游泳特性研究进展[J]. 武汉大学学报(理学版), 2013, 59(4): 363-368.
- [14] 吴国犀,刘乐和,王志玲. 葛洲坝水利枢纽坝下宜昌江段鱼类区系和渔获物组成[J]. 淡水渔业, 1988(3): 8-13.
- [15] 牛宋芳,路波,罗佳,等. 鲢快速逃逸游泳行为研究[J]. 水生生物学报, 2014, 39(2): 394-398.
- [16] 熊锋,王从锋,刘德富,等. 松花江流域青鱼,草鱼,鲢及鳙突进游速比较研究[J]. 生态科学, 2014, 33(2): 339-343.
- [17] YUAN X, LI L P, TU Z Y, et al. The effect of temperature on fatigue induced changes in the physiology and swimming ability of juvenile *Aristichthys nobilis* (bighead carp)[J]. 水生生物学报, 2014, 38(3): 505-509.
- [18] TU Z Y, YUAN X, HAN J C, et al. Aerobic swimming performance of juvenile *Schizothorax chongi* (Pisces, Cyprinidae) in the Yalong River, southwestern China [J]. Hydrobiologia, 2011, 675(1): 119-127.
- [19] HERSKIN J, STEFFENSEN J F. Energy savings in sea bass swimming in a school: measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds [J]. J Fish Biol, 1998, 53(2): 366-376.
- [20] LOWE C G. Metabolic rates of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) [J]. Mar Biol, 2001, 139(3): 447-453.
- [21] PENGHAN L Y, CAO Z D, FU S J. Effect of temperature and dissolved oxygen on swimming performance in crucian carp [J]. Aquat Biol, 2014, 21(1): 57-65.
- [22] STEINHAUSEN M F, STEFFENSEN J F, ANDERSEN N G. The effects of swimming pattern on the energy use of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) [J]. Mar Freshw Behav Physiol, 2010, 43(4): 227-241.
- [23] CAI L, LIU G Y, TAUPIER R, et al. Effect of temperature on swimming performance of juvenile *Schizothorax prenanti* [J]. Fish Physiol Biochem, 2014, 40(2): 491-498.
- [24] 张沙龙,侯轶群,王龙涛,等. 长丝裂腹鱼的游泳能力和游泳行为研究[J]. 淡水渔业, 2014, 44(5): 32-37.
- [25] 房敏,蔡露,高勇,等. 温度对鲢幼鱼游泳能力及耗氧率的影响[J]. 水生生态学杂志, 2013, 34(3): 49-53.
- [26] 蔡露,涂志英,袁喜,等. 鳙幼鱼游泳能力和游泳行为的研究

- 究与评价[J]. 长江流域资源与环境, 2012, 21(S2): 89-95.
- [27] 张永泉, 尹家胜, 徐革峰, 等. 水温和体重对白斑红点鲢临界游泳速度和游动耗氧率的影响[J]. 水生生物学报, 2015, 39(4): 661-668.
- [28] LEE C G, FARRELL A P, LOTTO A, et al. Excess post-exercise oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon following critical speed swimming [J]. J Exp Biol, 2003, 206(18): 3253-3260.
- [29] PEAKE S J, FARRELL A P. Fatigue is a behavioural response in respirometer-confined smallmouth bass [J]. J Fish Biol, 2006, 68(6): 1742-1755.
- [30] 龚丽, 吴一红, 白音包力皋, 等. 草鱼幼鱼游泳能力及游泳行为试验研究[J]. 中国水利水电科学研究院学报, 2015, 13(3): 211-216.
- [31] 涂志英, 袁喜, 王从锋, 等. 亚成体巨须裂腹鱼游泳能力及活动代谢研究[J]. 水生生物学报, 2012, 36(4): 682-688.
- [32] 刘慧杰, 王从锋, 刘德富, 等. 双频识别声呐在鱼类资源调查中的应用进展[J]. 三峡大学学报(自然科学版), 2015, 37(3): 28-34.
- [33] MUELLER A M, BURWEN D L, BOSWELL K M. Tail-beat patterns in dual-frequency identification sonar echograms and their potential use for species identification and bioenergetics studies [J]. Trans Am Fish Soc, 2010, 139(3): 900-910.
- [34] 涂志英, 袁喜, 韩京成, 等. 鱼类游泳能力研究进展[J]. 长江流域资源与环境, 2011, 20(S1): 59-65.
- [35] VIDELEL J J, WEIHS D. Energetic advantages of burst-and-coast swimming of fish at high speeds [J]. J Exp Biol, 1982, 97: 169-178.
- [36] 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[J]. 水生态学杂志, 2010, 3(5): 104-110.
- [37] REIDY S P, KERR S R, NELSON J A. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod [J]. J Exp Biol, 2000, 203(2): 347-357.
- [38] 房敏, 蔡露, 高勇, 等. 运动消耗对草鱼幼鱼游泳能力的影响[J]. 长江流域资源与环境, 2014, 23(6): 816-820.
- [39] PANG X, YUAN X Z, CAO Z D, et al. The effect of temperature on repeat swimming performance in juvenile qingbo (*Spinibarbus sinensis*) [J]. Fish Physiol Biochem, 2015, 41(1): 19-29.