

青鱼逃逸过程中的疾冲-滑行游泳行为

黎采微^① 路波^① 陈廷^① 刘流^① 朱海峰^①

刘德富^① 王翔^② 石小涛^{①②*}

① 三峡大学 三峡库区生态环境教育部工程研究中心 宜昌 443002; ② 水利部水工程生态效应与生态修复重点实验室 武汉 430079

摘要: 本实验以青鱼 (*Mylopharyngodon piceus*) 为研究对象, 定性分析了通过电击实验鱼受到惊吓而产生的快速逃逸游泳行为, 并定量分析了其疾冲游泳过程中加速度、最大疾冲游泳加速度和减速过程中的加速度。在自然光照下, 保持实验水温为 $(20.0 \pm 1.0)^\circ\text{C}$ 。青鱼的 3 种不同体长规格分别为稚鱼 (9.21 ± 1.89) cm ($n = 30$)、幼鱼 (17.83 ± 2.67) cm ($n = 30$) 和亚成体 (61.45 ± 0.80) cm ($n = 10$)。实验过程中发现实验鱼逃逸游泳行为主要以疾冲-滑行的游泳方式进行, 即实验鱼到达最大疾冲速度后身体保持固定直线不变的形式减速。3 种体长实验鱼对应的最大绝对逃逸速度分别为 (1.261 ± 0.279) m/s、 (1.542 ± 0.280) m/s 和 (2.292 ± 0.567) m/s, 到达最大逃逸速度的时间分别为 (0.249 ± 0.089) s、 (0.293 ± 0.067) s 和 (0.216 ± 0.024) s, 其对应的最大相对逃逸速度, 即实验鱼每秒内游泳距离相对于体长 (BL) 的倍数 (以 BL/s 作为单位), 分别为 (13.694 ± 3.032) BL/s、 (8.648 ± 1.571) BL/s 和 (3.729 ± 0.923) BL/s。单因素方差分析表明, 实验鱼的绝对疾冲速度随体长的增加而增加, 亚成体的最大疾冲游泳速度显著大于稚鱼 ($P < 0.05$); 相对疾冲速度随体长的增加而减小, 3 种实验鱼之间的最大相对疾冲游泳速度均存在显著性差异 ($P < 0.05$); 亚成体的绝对滑行游泳加速度的绝对值显著高于幼鱼和稚鱼 ($P < 0.05$)。3 种实验鱼之间的相对滑行加速度不存在显著性差异 ($P > 0.05$)。

关键词: 青鱼; 逃逸; 滑行; 速度; 加速度

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2014)06-860-07

The Burst-coast Behavior in Escape Response of Black Carp

LI Cai-Wei^① LU Bo^① CHEN Ting^① LIU Liu^① ZHU Hai-Feng^①

LIU De-Fu^① WANG Xiang^② SHI Xiao-Tao^{①②*}

① *Engineering Research Center of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, China Three Gorges University, Yichang 443002;* ② *Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430079, China*

Abstract: This experiment studied the escapement behavior of black carp (*Mylopharyngodon piceus*). The rapid escapement behavior of tested fish triggered by electric shock was analyzed qualitatively, and the acceleration, maximum acceleration and deceleration during sprinting were analyzed quantitatively. The experiment was conducted in natural light condition with water temperature of $20.0 \pm 1.0^\circ\text{C}$. The tested fish were categorized to 3 groups according to body length: young fish 9.21 ± 1.89 cm ($n = 30$), juvenile fish

基金项目 水利部公益性行业科研专项 (No. 201201030), 水利部水工程生态效应与生态修复重点实验室开放基金项目, 三峡库区生态环境教育部工程研究中心开放基金项目 (No. KF2013-03);

* 通讯作者, E-mail: sxtshanghai@163.com;

第一作者介绍 黎采微, 女, 本科生; 研究方向: 水生动物生态学; E-mail: 563115158qq.com。

收稿日期: 2014-05-09, 修回日期: 2014-09-02

17.83 ± 2.67 cm ($n = 30$), sub-adult fish 61.45 ± 0.80 cm ($n = 10$). The results showed that the maximum absolute escape speeds of tested fish corresponding to 3 different size groups were 1.261 ± 0.279 m/s, 1.542 ± 0.280 m/s and 2.292 ± 0.567 m/s, the time to reach the highest sprinting speed were 0.249 ± 0.089 s, 0.293 ± 0.067 s and 0.216 ± 0.024 s, the maximum relative escape speeds [the unit of relative speeds of test fish was BL/s of which speed was divided by body length (BL)] were 13.694 ± 3.032 BL/s, 8.648 ± 1.571 BL/s and 3.729 ± 0.923 BL/s. Fish slowed down to coast with the body kept steady (no tail-beat) when test fish reached the best sprinting speed. One-way ANOVA. difference analysis showed that the absolute sprinting speed of tested fish increased as body length increased and sub-adult fish (61.45 ± 0.80 cm) had a faster absolute sprinting speed than young fish (9.21 ± 1.89 cm) ($P < 0.05$) (Fig. 2); while the relative sprinting speed of tested fish decreased as the body length increased, presenting significant difference in the maximum relative sprinting speed among the 3 tested groups ($P < 0.05$) (Fig. 4); the value of absolute coast deceleration of the Sub-adult fish significantly higher than that of the Young fish or Juvenile fish (17.83 ± 2.67 cm) ($P < 0.05$) (Fig. 5); there is no significant difference in the relative coast acceleration among the 3 tested groups ($P > 0.05$) (Fig. 5).

Key words: Black carp (*Mylopharyngodon piceus*); Escape; Coast; Speed; Acceleration

快速逃逸行为一般是多数鱼类逃避敌害和躲避灾害环境时所采用的重要手段(He 2003, Fisher et al. 2004, Wilson 2005),快速启动能力对于鱼类的生存至关重要。鱼类在快速逃逸或避害的过程中,会在极短时间(小于 1 s)内将游泳速度增加到最大疾冲游泳速度,该过程中产生的快速逃逸游泳行为主要为爆发游泳(Wilson 2005, 郑金秀等 2010, 石小涛等 2011),又称为疾冲行为,该游泳速度称为疾冲速度(郑金秀等 2010, 石小涛等 2011)。通过测定鱼类在受刺激后瞬间冲刺速度来确定疾冲速度,部分学者采用最大冲刺速度作为最大疾冲速度(Martínez et al. 2004, Kieffer 2010)。在鱼类快速逃逸过程中,不同鱼类到达最大爆发(疾冲)游泳速度后的行为存在差异。有的鱼类达到最大游泳速度后,会减速游泳一段距离,然后身体保持不动以直线形式减速滑行前进来恢复体力,如锦鲤(*Cyprinus carpio*) (Wu et al. 2007)。也有鱼类达到最大游泳速度后没有减速游泳这一过程,而是直接身体保持不动以直线形式减速滑行恢复体力,如真鳕(*Gadus mortuary*) (Videler 1981)。鱼类滑行游泳一般出现在其达到最大疾冲速度后,因此许多研究者将鱼类疾冲游泳能力研究拓展为鱼类疾冲-滑行游泳能力研究(Videler 1981, Videler

et al. 1982, Wu et al. 2007, Dutil et al. 2007),有关鱼类疾冲-滑行游泳能力的研究包含启动时间、疾冲游泳加速度、疾冲游泳速度和减速滑行过程中的加速度等内容(王芳等 2010, 路波等 2014)。

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,是鱼类生活史中重要的游泳行为之一(Winger et al. 2000, 王萍等 2010)。本文以青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)为研究对象,对不同大小个体快速逃逸行为中的疾冲-滑行游泳行为进行了研究,旨在为了解鱼类快速逃逸机制与鱼类个体大小之间关系提供科学依据。本研究还探讨了不同规格青鱼的疾冲-滑行行为特征,定量了不同规格青鱼的最大疾冲速度。

1 材料与方法

1.1 实验材料及暂养

实验用青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 3 d 后进行实验。暂养水槽为直径 2 m、深 0.5 m (暂养体长较小的实验鱼)和直径 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(20.0 ± 1.0)℃, 24 h 持续充氧。每日投食人工饵料量为鱼总体重的 1%, 每 2 d

换暂养水的 30%，每天吸粪便、残渣 1 次，正式实验前禁食 24 h。实验水温为 $(20.0 \pm 1.0)^\circ\text{C}$ ，溶解氧保持在 6.0 mg/L 左右，整个实验在自然光照下进行。

1.2 实验装置 实验装置(图 1)为自制的 3 种规格的立方体水槽，长 \times 宽 \times 高分别为 $1.4 \text{ m} \times 0.22 \text{ m} \times 0.1 \text{ m}$ 、 $2 \text{ m} \times 1 \text{ m} \times 0.3 \text{ m}$ 和 $4 \text{ m} \times 1 \text{ m} \times 0.7 \text{ m}$ ，分别对应用于不同体长的实验鱼，为减少外环境的干扰，水槽四周避光。实验装置顶部放置摄像头，以 25 帧/s 记录实验鱼的游泳行为。水槽底部放置的透明有机板上刻有 $5 \text{ cm} \times 5 \text{ cm}$ 的网格线，便于研究者通过视频回放和 Matlab 软件收集处理数据。

1.3 实验方法 实验鱼分为 3 组，即稚鱼、幼鱼和亚成体鱼。稚鱼 30 尾，体长 $(9.21 \pm 1.89) \text{ cm}$ 、体重 $(13.93 \pm 7.05) \text{ g}$ ，幼鱼 30 尾，体长 $(17.83 \pm 2.67) \text{ cm}$ ，体重 $(110.38 \pm 57.86) \text{ g}$ ，亚成体 10 尾，体长 $(61.45 \pm 0.80) \text{ cm}$ ，体重 $(3461.54 \pm 407.11) \text{ g}$ 。各体长组实验鱼禁食 24 h 后，被放入实验水槽适应区中适应 0.5 h 后，采用 36 V 直流电击棒电击刺激实验鱼尾部的办法(Yanase et al. 2007)使其产生快速逃逸游泳行为。在实验水槽正上方放置摄像机(型号: JV-1V71PD, 深圳市宏天顺电子有限公司)对实验鱼快速逃逸游泳行为进行记录，通过录像回放的方式收集和分析实验鱼相关游泳速度及行为。

在实验鱼快速逃逸游泳过程中，主要通过 Matlab 软件分析实验鱼疾冲游泳速度。在数据

视频逐帧播放过程中(25 帧/s)，通过 Matlab 软件点击实验鱼头部的固定位置，并记录每帧实验鱼头部移动距离，确定为实验鱼游泳距离 d (单位 m)，每帧时间间隔为 $t(0.04 \text{ s})$ ，即实验鱼疾冲游泳的每帧平均速度 $v = d/t$ (单位 m/s)。相对速度 = 绝对速度 v /实验鱼体长 L_B (单位 BL/s)，即实验鱼每秒游泳距离相对于体长(body length, BL)的倍数。绝对加速度 = 绝对速度 v /每帧时间间隔 t (单位 m/s^2)，相对加速度 = 相对速度/每帧时间间隔 t (单位 BL/s^2)。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速度。

1.4 数据分析 实验数据采用 SPSS17.5 进行分析，以单因素方差分析(One-way ANOVA)中的多重比较 LSD 分析方法检验 3 种体长规格实验鱼之间速度和加速度的差异是否显著，差异显著水平为 $P < 0.05$ 。统计值用平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD)描述。使用 Originlab 8.1 制图。

2 结果

3 种体长规格实验鱼在刺激后 0.24 ~ 0.36 s 达到最大疾冲游泳速度，后保持身体向前轻微摆动尾部或保持不动依靠水的阻力减速滑行，其中稚鱼、幼鱼和亚成体的最大疾冲游泳速度分别为 $(1.261 \pm 0.279) \text{ m/s}$ 、 $(1.542 \pm 0.280) \text{ m/s}$ 和 $(2.292 \pm 0.567) \text{ m/s}$ ，到达最大

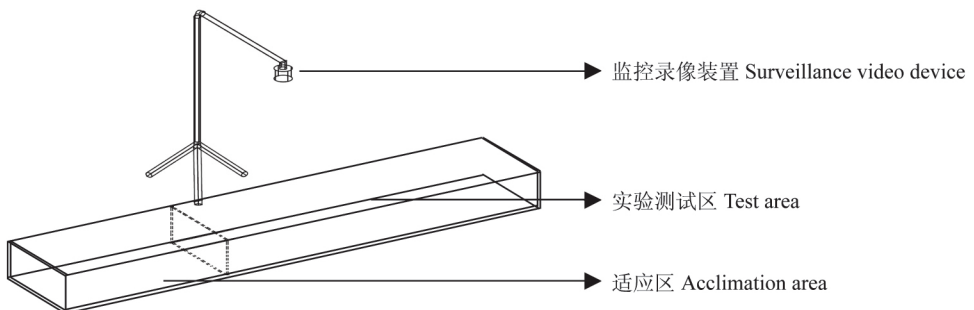


图 1 实验装置图

Fig. 1 The test installation drawing

逃逸速度的时间分别为 (0.249 ± 0.089) s、 (0.293 ± 0.067) s 和 (0.216 ± 0.024) s, 亚成体的最大疾冲游泳速度显著大于稚鱼 ($P < 0.05$) (图 2)。3 种体长规格实验鱼的绝对疾冲游泳加速度大致随着实验鱼体长的递增而递增, 且亚成体的绝对游泳加速度显著高于稚鱼和幼鱼 ($P < 0.05$) (图 3)。但稚鱼和幼鱼的最大疾冲速度和绝对疾冲游泳加速度不存在显著性差异 ($P > 0.05$) (图 2, 3)。3 种体长规格实验鱼的相对疾冲游泳加速度随着实验鱼体长的增加而减小, 且稚鱼的相对疾冲游泳加速度显著大于亚成体和幼鱼的 ($P < 0.05$) (图 3)。

3 种体长规格实验鱼, 即稚鱼、幼鱼和亚成体的相对最大疾冲游泳速度分别为 (13.694 ± 3.032) BL/s、 (8.648 ± 1.571) BL/s 和 (3.729 ± 0.923) BL/s, 且 3 种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 4)。3 种体长规格实验鱼的绝对滑行加速度的绝对值大体上随着实验鱼体长的增加而增加, 其中, 亚成体的绝对滑行游泳加速度的绝对值显著高于幼鱼和稚鱼的 ($P <$

0.05) (图 5)。3 种体长规格实验鱼的相对滑行加速度的绝对值存在随着实验鱼体长的递增而呈现递减趋势, 但 3 种实验鱼之间的相对滑行游泳加速度不存在显著性差异 ($P > 0.05$) (图 5)。

3 讨 论

疾冲游泳作为鱼类逃避捕获、捕食和敌害环境采用的重要方式 (Yanase et al. 2007), 对鱼类生存存在着重要的影响 (Mizuno et al. 2007, Meixler et al. 2009)。启动时间、疾冲加速度和疾冲最大速度作为鱼类疾冲游泳能力的主要衡量指标, 一般种类不同的鱼会存在一定的差异。如体长 6.78 ~ 7.00 cm 中华倒刺鲃 (*Spinibarbus sinensis*) 幼鱼的疾冲速度启动时间 0.036 s、加速度 (0.022 ± 0.007) m/s²、最大疾冲速度 (0.55 ± 0.04) m/s (王芳等 2010); 体长 5.25 ~ 5.85 cm 锦鲤幼鱼启动时间 0.14 s、加速度 (0.236 ± 0.164) m/s²、疾冲最大速度 (0.078 ± 0.032) m/s (Wu et al. 2007); 体长 0.26 m 真鳕 (*Gadus morhua*) 的疾冲速度启动时

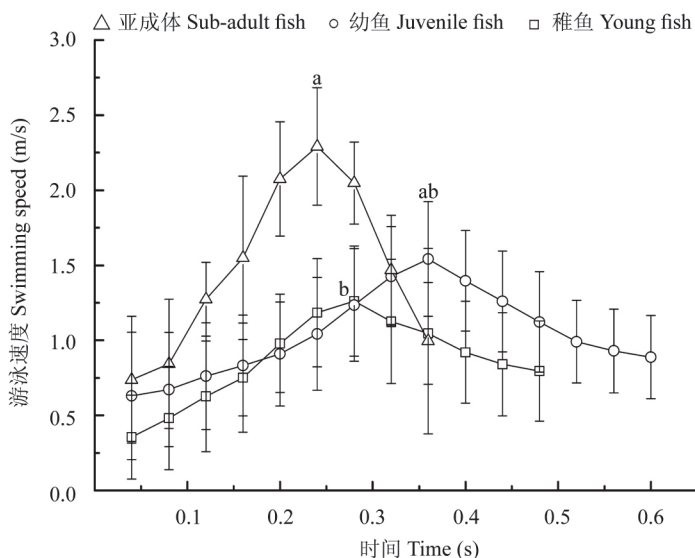


图 2 青鱼疾冲-滑行绝对游泳速度

Fig. 2 The absolute sprinting-coast swimming speed of black carp

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Means in each line different lowercase letters showed significant difference ($P < 0.05$).

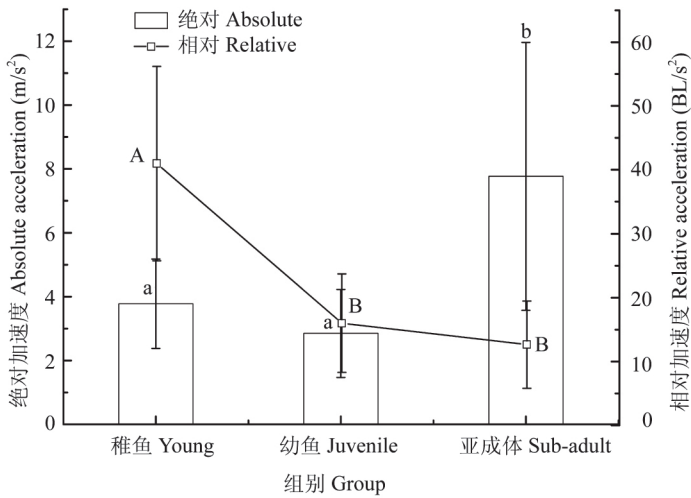


图3 青鱼疾冲游泳绝对与相对加速度

Fig. 3 The sprinting swimming absolute and relative acceleration of black carp

不同小写字母表示绝对加速度差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母则表示相对加速度差异显著 ($P < 0.05$)。BL. 体长。

Means in each line different lowercase letters showed significant difference ($P < 0.05$), means in each line different the capital letters showed significant difference ($P < 0.05$). BL. Body length.

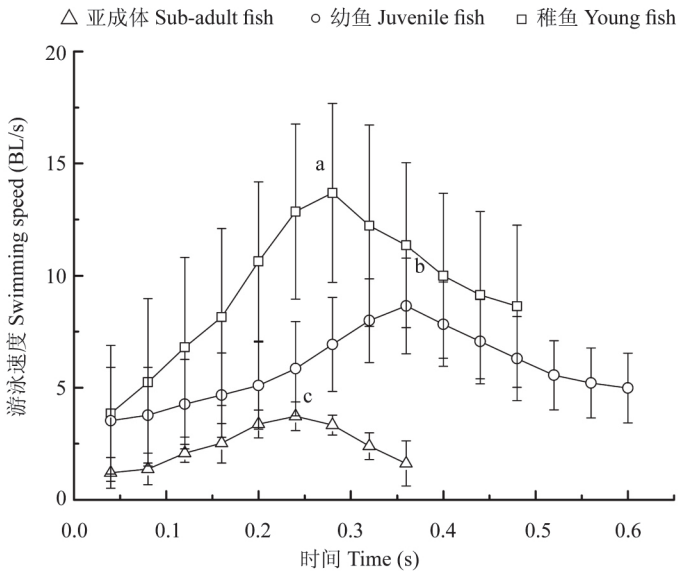


图4 青鱼疾冲-滑行相对游泳速度

Fig. 4 The relative sprinting-coast swimming speed of black carp

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Means in each line different lowercase letters showed significant difference ($P < 0.05$).

间 0.16 s、加速度 3.50 m/s²、最大疾冲速度 1.16 m/s 左右 (Videler 1981)。由于不同的鱼生活史不同, 青鱼的启动时间、绝对疾冲游泳

加速度和疾冲最大速度与上述鱼类均存在差异, 进一步说明不同鱼类之间疾冲游泳能力存在差异性。同时, 本研究结果也与其他鱼类存

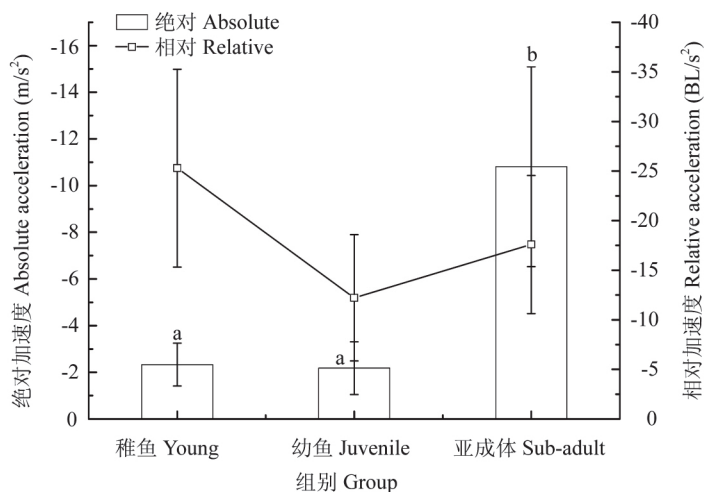


图 5 青鱼滑行游泳绝对与相对加速度

Fig. 5 The coast swimming absolute and relative acceleration of black carp

不同小写字母表示绝对加速度差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母则表示相对加速度差异显著 ($P < 0.05$)。BL. 体长。

Means in each line different lowercase letters showed significant difference ($P < 0.05$), means in each line different the capital letters showed significant difference ($P < 0.05$). BL. Body length.

在相似之处, 如青鱼和斑马鱼 (*Brachydanio rerio*) (Muller et al. 2000) 绝对最大疾冲游泳速度均随着体长的增大而变大, 相对最大疾冲速度随着体长的增加而减小, 说明个体大小对鱼类的疾冲游泳能力存在一定的影响。

与其他一些鱼类的最大疾冲速度相比, 青鱼存在较强的疾冲游泳能力。如体长为 17 cm 左右的青鱼幼鱼的最大疾冲速度远大于相似体长的许氏平鲉 (*Sebastes schlegeli*), 后者最大疾冲游泳速度为 0.961 m/s; 体长 9 cm 左右青鱼稚鱼的最大疾冲速度大于体长 22 cm 左右的大泷六线鱼 (*Hexagrammos otakii*) (史航等 2010), 而与体长 26 cm 的真鳕的最大疾冲速度相近 (Videler 1981)。青鱼较强的疾冲游泳能力, 可能与其生活史具有一定的相关性。鱼类游泳能力与其生物进化过程相适应, 与外形、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 (Plaut 2001, 石小涛等 2012, 2013)。青鱼成熟个体有洄游到长江中产卵的需求, 而较大的最大疾冲速度有利于其越过较高的水流速度障碍, 同时利于其躲避敌害鱼类的捕食, 因此青鱼个体随着体

长的增加疾冲游泳能力增强和疾冲游泳能力较强, 是自然选择的结果。鱼类的疾冲游泳能力还与其体型有一定的联系。纺锤型的鲫 (*Carassius auratus*) 相对疾冲游泳速度达到 10 BL/s (乔云贵等 2012, 石小涛等 2012), 本研究中发现纺锤体型且体长较小的青鱼相对最大疾冲速度接近或大于 10 BL/s, 但青鱼身体略成圆筒状, 与鲫的体型存在较大差别, 因此青鱼的游泳能力与其体型是否存在关系有待进一步探讨。

参 考 文 献

- Dutil J D, Sylvestre E L, Gamache L, et al. 2007. Burst and coast use, swimming performance and metabolism of Atlantic cod *Gadus morhua* in sub-lethal hypoxic conditions. *Journal of Fish Biology*, 71 (2): 363 - 375.
- Fisher R, Wilson S K. 2004. Maximum sustainable swimming speeds of late-stage larvae of nine species of reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312 (1): 171 - 186.
- He P G. 2003. Swimming behaviour of winter flounder (*Pleuronectes americanus*) on natural fishing grounds as observed by an underwater video camera. *Fisheries Research*, 60 (2/3): 507 - 514.

- Kieffer J D. 2010. Perspective-Exercise in fish: 50 + years and going strong. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 156(2): 163 - 168.
- Martínez M, Bédard M, Dutil J D, et al. 2004. Does condition of Atlantic cod (*Gadus morhua*) have a greater impact upon swimming performance at U_{crit} or sprint speeds? *The Journal of Experimental Biology*, 207(17): 2979 - 2990.
- Meixler M S, Bain M B, Todd W M. 2009. Predicting barrier passage and habitat suitability for migratory fish species. *Ecological Modelling*, 220(20): 2782 - 2791.
- Mizuno S, Misaka N, Ando D, et al. 2007. Effects of diets supplemented with iron citrate on some physiological parameters and on burst swimming velocity in smoltifying hatchery-reared masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Aquaculture*, 273(2/3): 284 - 297.
- Muller U K, Stamhuis E J, Videler J J. 2000. Hydrodynamics of unsteady fish swimming and the effects of body size: comparing the flow fields of fish larvae and adults. *The Journal of Experimental Biology*, 203(2): 193 - 206.
- Plaut I. 2001. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 131(1): 41 - 50.
- Videler J J. 1981. Swimming movements, body structure and propulsion in cod (*Gadus morhua*). *Symposium of the Zoological Society of London*, 48: 1 - 27.
- Videler J J, Weihs D. 1982. Energetic advantages of burst-and-coast swimming of fish at high speeds. *The Journal of Experimental Biology*, 97: 169 - 178.
- Wilson R S. 2005. Temperature influences the coercive mating and swimming performance of male eastern mosquitofish. *Animal Behaviour*, 70(6): 1387 - 1394.
- Winger P D, He P G, Walsh S J. 2000. Factors affecting the swimming endurance and catchability of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(6): 1200 - 1207.
- Wu G H, Yang Y, Zeng L J. 2007. Kinematics, hydrodynamics and energetic advantages of burst-and-coast swimming of koi carps (*Cyprinus carpio koi*). *The Journal of Experimental Biology*, 210(12): 2181 - 2191.
- Yanase K, Eayrs S, Arimoto T. 2007. Influence of water temperature and fish length on the maximum swimming speed of sand flathead, *Platycephalus bassensis*: implications for trawl selectivity. *Fisheries Research*, 84(2): 180 - 188.
- 路波, 刘伟, 梁圆圆, 等. 2014. 草鱼快速启动过程的加速-滑行游泳行为. *水产学报*, 38(6): 829 - 834.
- 乔云贵, 黄洪亮, 黄妙芬, 等. 2012. 不同淡水鱼类游泳速度的初步研究. *湖南农业科学*, 15(8): 116 - 119.
- 石小涛, 陈求稳, 黄应平, 等. 2011. 鱼类通过鱼道内水流速度障碍能力的评估方法. *生态学报*, 31(22): 6967 - 6972.
- 石小涛, 陈求稳, 刘德富, 等. 2012. 胭脂鱼幼鱼的临界游泳速度. *水生生物学报*, 36(1): 133 - 136.
- 石小涛, 王博, 王雪, 等. 2013. 胭脂鱼早期发育过程中集群行为的形成. *水产学报*, 37(5): 705 - 709.
- 史航, 陈勇, 赵子仪, 等. 2010. 许氏平鲉、大泷六线鱼临界速度与爆发游速及其生理指标的研究. *大连海洋大学学报*, 25(5): 407 - 412.
- 王芳, 曹振东, 付世建, 等. 2010. 中华倒刺鲃幼鱼的快速启动与逃逸行为. *生态学杂志*, 29(11): 2181 - 2186.
- 王萍, 桂福坤, 吴常文. 2010. 鱼类游泳速度分类方法的探讨. *中国水产科学*, 17(5): 1137 - 1145.
- 郑金秀, 韩德举, 胡望斌, 等. 2010. 与鱼道设计相关的鱼类游泳行为研究. *水生态学杂志*, 3(5): 104 - 109.