

鱼类游泳速度分类方法的探讨

王萍, 桂福坤, 吴常文

(浙江海洋学院 浙江省海洋养殖装备与工程技术重点实验室, 浙江 舟山 316000)

摘要: 游泳速度是评价鱼类游泳能力的重要指标。本文对常用的几种鱼类游泳速度概念和分类方法进行了总结。目前,以时间长度作为分类标准可将游泳速度分为巡航游泳速度(Cruising swimming speed, $T > 200$ min)、长时游泳速度(Prolonged swimming speed, $200 \text{ min} > T > 20$ s)、冲刺游泳速度(Burst swimming speed, $T < 20$ s)3类。但由于时间长度的选择缺乏令人信服的依据,很多学者并未遵循这一时间界定标准进行各类试验,致使游泳速度的界定出现混乱,从而使以时间长度作为分类依据的方法失去意义。作者综合多数学者的研究方法,以鱼类的游泳状态作为依据,重新对鱼类游泳速度进行分类,并在这一分类基础上拓展引申出最大探顶游泳速度这一新概念,并对其推求方法和实际意义进行了探讨。根据新的分类方法,鱼类游泳速度主要分为5大类:最优巡航速度(Optimum swimming speed)、最大续航速度(Maximum sustained swimming speed)、临界游泳速度(Critical swimming speed)、最大探顶游泳速度(Maximum domed swimming speed)、冲刺游泳速度(Burst swimming speed)。其他游泳速度概念基本可以按照上述分类进行归并。借助最大探顶游泳速度这一概念,作者进一步探讨了其与最大续航速度、临界游泳速度3者之间的联系,认为在某种程度上这3种游泳速度作为评价鱼类游泳能力的指标具有一致性。[中国水产科学,2010,17(5):1137-1146]

关键词: 游泳能力; 最优巡航速度; 最大续航速度; 临界游泳速度; 最大探顶游泳速度; 冲刺游泳速度

中图分类号: S917

文献标识码: A

文章编号: 1005-8737-(2010)05-1137-10

游泳能力对于鱼类和很多水生动物的生存至关重要,游泳行为是多数鱼类逃避敌害、猎食、迁徙、求偶和躲避灾害环境的重要手段^[1-3]。鱼类游泳能力通常以游泳速度和游泳时间加以描述。Plaut^[4]和Hammer^[5]曾利用游泳时间将鱼类游泳能力划分为巡航游泳能力(Cruising swimming performance或Sustained swimming performance)、长时游泳能力(Prolonged swimming performance)和冲刺游泳能力(Burst swimming performance),分别对应3种游泳速度,即巡航速度(Cruising swimming speed或Sustained swimming speed)、长时游泳速度(Prolonged swimming speed)和冲刺游泳速度(Burst swimming speed)。在上述分类方法中,巡航游泳状态下要求鱼类可持续游泳200 min以上,并未出现疲劳现象;长时游泳状

态下要求鱼类可持续游泳20 s ~ 200 min,并最终出现疲劳;冲刺游泳状态下游泳时间一般小于20 s,视鱼的种类和规格等多种因素而定^[6-7]。很显然,按照上述分类方法,任何一种游泳状态下,游泳速度都可以是变化的,但习惯上巡航游泳常常被认为是在恒定速度下的游泳状态。然而多数学者在研究过程中,并未遵循这一时间划分方法来界定巡航速度和长时游泳速度,如Beamish^[8]建议采用4 h、Brett等^[9]建议采用6 h、Fisher等^[10-11]以12 h和24 h作为巡航时间标准;临界游泳速度(Critical swimming speed)是反映长时游泳能力的一个重要方法,但在进行临界游泳速度测定时,如果时间步长较大而速度增幅较小,同时试验鱼类具有较强的游泳能力时,临界游泳速度的测定时间也会远远超出上述时间界定。更为

收稿日期: 2009-11-29; 修订日期: 2010-01-12.

基金项目: 国家863计划项目(2006AA100301); 国家科技支撑计划项目(2007BAD43B07, 2006BAD09A13).

作者简介: 王萍(1977-), 讲师, 硕士, 主要从事海洋生物学研究. E-mail: wp77319@163.com

通讯作者: 桂福坤(1976-), 男, 副教授, 从事海洋设施渔业研究. Tel: 13567691640; E-mail: Gui2237@163.com

重要的是,尽管采用时间长度作为划分标准已被部分学者采纳^[12-14],但是譬如采用200 min作为定义巡航游泳速度的界定标准似乎缺乏生理学或生态学上的依据,因此采用时间划分方法界定鱼类游泳能力和游泳状态确实看不出其意义所在,而且容易导致分类错乱而引起误解。本文综合多数学者的研究方法,以鱼类的游泳状态作为依据,重新对鱼类游泳速度进行分类,并在这一分类基础上拓展引伸出最大探顶游泳速度这一新概念。

1 传统的鱼类游泳速度分类

以时间长度为标准的鱼类游泳速度分类方法显然存在不足,为此笔者通过分析大量学者的研究方

法发现,以鱼类的游泳状态作为分类依据,从生理学上分为有氧游泳状态(Aerobic swimming)和无氧运动状态(Anaerobic swimming)。这2种游泳状态分别对应持续游泳状态(Continuous swimming)和短暂游泳状态(Transient swimming)。短暂游泳是一种冲刺游泳状态,运动主要依靠白肌肉组织,持续时间一般不超过15~20 s^[6-7,15],处于无氧运动状态。持续游泳是一种较长时间游泳状态,运动主要依靠红肌肉组织,一般处于有氧运动状态,但很多情况也会伴随白肌肉组织的运用,如持续游泳处于变速游泳情况或者游泳速度较大时^[16-17]。无论在何种状态下游泳,鱼类均可能出现疲劳情况。鱼类游泳能力的传统分类结构如图1所示。

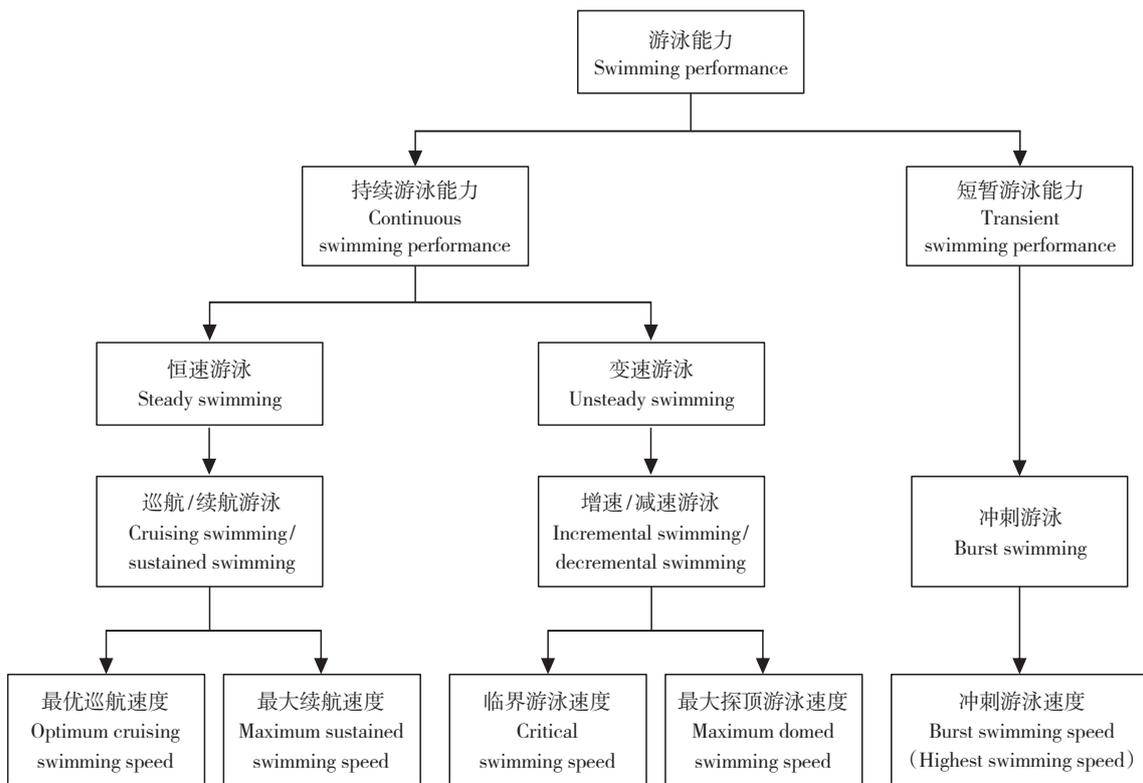


图1 传统的鱼类游泳速度分类示意图

Fig. 1 Traditional classification of swimming speeds of fishes

1.1 恒速游泳 (Steady swimming)

恒速游泳状态,一般称为巡航(续航)游泳(Cruising swimming/Sustained swimming)^[4-5]。这一状态下鱼类的游泳速度通常根据研究目的不同而采用

最优巡航速度(Optimum cruising swimming speed)和最大巡航(续航)速度(Maximum cruising speed/Sustained swimming speed)进行描述。当然,还有学者提出最优索饵游泳速度(Optimum foraging swimming speed)

或引申出的最优迁徙游泳速度 (Optimum migrating swimming speed)、最优生长游泳速度 (Optimum growing swimming speed) 等其他概念^[18-19], 都可归于最优巡航速度。

巡航速度在航空领域常指飞行器在单位距离上消耗能量最少的飞行速度, 是一种经济航速。但在研究鱼类游泳时, 这一速度很难量化定义, 因为涉及鱼的生长等一系列问题, 一般指鱼类持续索饵、自然迁徙等无约束条件下的持续游泳速度^[18-19]。巡航游泳状态下, 鱼类不出现疲劳现象, 但显然这一条件取决于巡航时间 (Sustained swimming time), 即在某一规定的巡航时间内, 鱼类能够保持持续恒速游泳状态并未出现完全疲劳现象, 即可认为其处于巡航游泳状态, 其对应的游泳速度即为巡航速度。然而, 尽管有学者曾试图以 200 min 作为巡航时间的统一界定^[4-5, 12], 并且也得到部分学者的采纳, 但由于缺乏令人信服的生理学或生态学依据而并没有得到一致认同。目前关于巡航时间的界定主要集中于以下 4 种时间长度: 200 min、6 h、12 h、24 h。显然, 根据研究目的的不同, 可以有多种巡航速度, 但作为评价鱼类巡航游泳能力的指标, 最优巡航速度和最大巡航 (续航) 速度应用最广^[11, 18-21], 而且也更为贴切。

最优巡航速度 (Optimum cruising swimming speed) 是指在满足某一目的和约束条件下, 鱼类处于最佳游泳状态时对应的速度, 此时鱼类未出现疲劳现象, 显然研究目的和约束条件是多样的。例如, Ware^[18]从生物能量学的角度对红大麻哈鱼 (*Oncorhynchus nerka*) 进行了研究, 认为红大麻哈鱼的最优巡航速度与体长的 0.4 次方成正比, 这一规律同样也适用于鱼的索饵巡航速度。很显然在 Ware 看来, 从生物能量学的角度看最优巡航速度并不是越低越好, 这一结论也得到 Hammer^[22] 的鱼类生长试验证实。另外, Trump 等^[19]从鱼类迁徙的角度计算了最优巡航速度; Blaxter^[7]建议以 2 BL/s 的相对速度作为多数鱼类的最优巡航速度。到目前为止, 关于最优巡航速度的各种定义、大小和研究方法等仍然没有取得统一的结论, 这也为试验测试和对比分析带来很大困难^[5]。

最大巡航 (续航) 速度 (Maximum cruising/Sustained swimming speed) 是指鱼在某一给定时间内所能承受的最大恒定游泳速度, 以鱼最终出现疲劳为参照依据。习惯上, 多数学者采用最大续航速度 (Maximum sustained swimming speed) 概念, 因为巡航常常意味着非疲劳状态, 在此笔者同样沿用这一习惯。显然, 最大续航速度与给定时间有关, 一般而言最小时间长度大于 20 s, 因为若游泳时间仅维持在 20 s 以内, 多数鱼类处于短暂的冲刺游泳状态^[6-7]。最长跨度理论上可以没有限制, 但是给定的时间跨度越长, 最大续航速度越小。最大续航速度一般无法直接测定, 但可以通过试验测定多组次的续航时间 (Sustained swimming time), 采用数学方法回归插值获得任意给定续航时间下的最大续航速度^[11]。具体测量时, 常常以给定时间内一定概率 (如 50%^[23] 或 10%^[11]) 的试验对象出现疲劳时对应的速度作为最大续航速度, 或者以所有个体的平均续航时间等于给定时间时所对应的游泳速度作为最大续航速度^[10-11]。前者常常用于小个体大样本情况, 后者常用于大个体小样本情况。

1.2 变速游泳 (Unsteady swimming)

变速游泳 (Unsteady swimming) 是指鱼类在不断变化的速度下持续游泳直到疲劳为止。理论上, 应包括增速游泳 (Incremental swimming) 和减速游泳 (Decremental swimming) 2 种状态, 但目前几乎所有学者均采用增速游泳方法对鱼类变速游泳能力进行测试。严格而言, 变速游泳还应包括不规则游泳状态 (Irregular swimming), 即速度大小和方向不恒定, 如鱼类在波浪作用下的游泳状态即属于这一情况, 但将这种问题独立研究似乎更为合适, 因此本文暂不考虑这一问题。

目前, 临界游泳速度 (Critical swimming speed) 是描述变速游泳能力所广泛采用的评价指标^[12, 24-27], 采用增速游泳方法进行测试, 是指鱼在一定的时间步长和流速增长规律下, 所能达到的最大游泳速度。临界游泳速度的测试受时间步长和速度增幅的影响, 目前关于这一问题仍然存在很大分歧, 有些学者认为时间步

长和速度增幅对鱼的临界游泳速度无显著影响^[27-28],有的学者认为这种影响是显著的^[29-31],也有学者认为在一定范围内这种影响是可以忽略的^[5-6,32]。鉴于这种情况,目前很多学者趋向于采用时间步长为20~60 min(推荐为30 min),而以速度增幅为1/4~1/9倍的 U_{crit} (临界游泳速度)作为测试手段^[5-6]。

与最大续航速度的测试方法相比,临界游泳速度的测试方法可以大大减少测试样本和测试时间^[5,27],但显然临界游泳速度的测试时长在很大程度上取决于速度增幅和时间步长,不合适的增量选取也会导致测试时间过长^[5,27,33]。为缩短临界游泳速度的测试时间,Jain等^[24]提出了一种渐进速度测试法(Ramp velocity test)。该方法在最初的5~6 min之内将速度迅速提升到75%的 U_{crit} ,然后再每隔30 min增速1次,直至鱼出现疲劳。Farrell^[27]提出采用恒加速测试法(Constant acceleration velocity test),时间步长仅1 min,实际上是临界游泳速度普通测试方法的一种特殊情况,即短时间步长。该方法可以大大缩短测试时间,但却往往会产生较高的临界游泳速度测试结果。

尽管临界游泳速度被广泛用于评价鱼类的游泳能力,但学者普遍承认临界游泳速度的确定尚缺乏可信的生理学和生态学依据^[5]。实际上,如果放弃对较短测试时间的追求,临界游泳速度在某种程度上可以被认为是某种实际潮流规律下鱼类游泳能力的评价指标。在实际海域中,海水流动是满足一定潮流规律的。以规则半日潮为例,潮流流速由零增长至最大流速时约需3 h 12 min,然后由最大速度降至零时同样约需3 h 12 min,并不断重复这一过程。前者为增速过程,直接对应临界游泳速度目前所采用的测试方法;后者为减速过程,目前尚无学者对这一过程的鱼类游泳能力进行研究。从鱼类游泳能力的实际意义出发,笔者希望鱼类可以顺利地整个流速增减过程,即能够在这一潮流规律下持续游泳约6 h 24 min,而不出现疲劳。显然对特定的鱼和环境而言,能否顺利完成这一过程,取决于最大潮流流速。当鱼完成这一过程,刚好达到疲劳状态,

此时这一最大潮流流速即称为最大探顶游泳速度(Maximum domed swimming speed)。最大探顶游泳速度很难直接测定,需要结合潮流规律、最大续航速度和最大续航时间关系等因素采用半经验半理论的方法进行推算测定,后文将对这一问题作专门讨论。

1.3 冲刺游泳(Burst swimming)

冲刺游泳速度(Burst swimming speed)对应鱼的冲刺游泳状态,常常是鱼在捕食、避敌、环境应激反应情况下的游泳行为,对鱼的生存有着至关重要的影响^[4-5]。冲刺游泳是一种无氧运动行为,持续时间一般不超过15~20 s^[6-7],可分为恒速(Sprints)和加速(Accelerations)2种游泳状态^[34]。研究表明,一般情况下对多数鱼类而言,冲刺游泳速度都可近似采用10 BL/s进行估算,而与鱼的种类无关^[22,35-36],但对如金枪鱼这样具有很强爆发速度的鱼类而言,这一计算方法则不够准确^[5]。冲刺速度与持续时间有关,随时间增长呈指数形式迅速下降^[5-6]。同时冲刺速度也和鱼的规格相关,如果采用绝对速度,冲刺速度与鱼的体长成成正比关系,如果采用相对速度,则与鱼的体长成反比关系^[5]。

2 最大探顶游泳速度(Maximum domed swimming speed)

最大探顶游泳速度具有非常明确的实际意义,对于海洋鱼类养殖海区选址具有重要而直接的参考价值。但如上所述,最大探顶游泳速度很难直接测定,需要借助间接手段进行推求。仍然以规则半日潮为例,潮流大小和方向呈周期性变化,潮流大小受半日周期(即半日内完成1个潮流周期变化,1日内完成2个潮流周期变化)和半月周期(半个月完成1个潮流长周期变化)控制,可用下式表示^[37]:

$$V_t = V_{mm} \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T_c}t\right) + K \cdot V_{mm} \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T_{mm}}t\right) \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T_c}t\right) \quad (1)$$

式中, V_t 为任意时刻流速大小, $V_{mm} \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T_c}t\right)$ 为半日周期流速变化, $K \cdot V_{mm} \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T_{mm}}t\right) \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T_c}t\right)$ 为半月周

期流速变化。 $V_{mn}=(V_m+V_n)/2$,为平均流速幅值; V_m 和 V_n 分别表示大、小潮期间最大流速; $K=(V_m-V_n)/(V_m+V_n)$,为流速波动系数; $T_c=12.4$ h,为半日周期; $T_{mn}=14.75$ d,为半月周期。作为对鱼类游泳能力的研究,无需考虑长周期的流速变化,半日周期(12.4 h)流速变化对检验鱼类的游泳能力已足够长,因此式(1)可仅考虑右端第一项,且用大潮最大流速代替平均流速,即:

$$V_t=V_m \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T_c}t\right) \quad (2)$$

在整个半日周期 $t \in (0, T_c)$ 内,流速出现2次最大值,数值相等但方向相反。在测试鱼类游泳能力时无需考虑方向问题,因此只需考虑 $t \in (0, T_c/2)$ 时间段,在这一时段内,流速由零增长至最大值后再降至零。在上式中, V_m 即是笔者寻求的最大探顶游泳速度。

欲求得 V_m ,必须将其与鱼类游泳能力关联。根据部分学者^[10-11]的研究表明,鱼类的最大续航时间与续航速度满足幂函数关系:

$$T=aV^b \quad (3)$$

式中, V 为续航速度; T 为续航速度为 V 时对应的最大续航时间; a, b 为系数,通过试验测定。将(2)带入(3)可得:

$$T=a \cdot V_m^b \cdot \sin^b\left(\frac{\pi}{T_c}t\right) \quad (4)$$

上式即为在任意时刻对应的潮流流速下,鱼类的最大续航时间。已知鱼类的临界游泳速度(Critical swimming speed)计算公式^[12]为:

$$U_{crit}=U_p + [(t_f/t_i) \times U_i] \quad (5)$$

式中, U_{crit} 为临界游泳速度; U_p 为鱼类疲劳的前一流速; U_i 为流速增幅; t_f 为在最后流速段内持续的游泳时间; t_i 为时间步长。上式右端第二项表明,鱼类在给定速度段内的游泳时间是线性叠加的,即在该速度段内鱼的体力被认为是均匀分配的。在此同样采用上述假定,即在公式(4)中,如果将研究时段 $T_c/2$ 分成很多时间微段 dt ,则每个时间微段对应1个速

度段和1个最大巡航时间 T ,并且在该速度段内游泳时间满足线性叠加的假定,因此对应时间微段 dt 内的体力消耗比例为 dt/T ,将体力消耗在整个时间段 $T_c/2$ 内进行积分,最终结果将等于1,即意味着体力完全消耗,于是有:

$$\int_0^{T_c/2} \frac{1}{T} dt=1 \Rightarrow \int_0^{T_c/2} \frac{1}{aV_m^b \sin^b\left(\frac{\pi}{T_c}t\right)} dt=1 \quad (6)$$

上式中,只要知道系数 a 和 b ,即可采用数值积分的方法获得最大探顶游泳速度 V_m ,因此测定最大探顶游泳速度实际上归结为测定最大续航时间和续航速度,从某种意义上说,最大探顶游泳速度与最大续航时间或巡航速度是等价的。最大续航时间和续航速度的测定具有较好的稳定性,不存在时间步长和流速增幅影响问题,而且测试方法简单,因此也可保证最大探顶游泳速度的稳定性。

3 讨论

3.1 改进的鱼类游泳速度分类

游泳速度是鱼类游泳能力最为直接的评价指标,主要包括巡航(续航)游泳速度、冲刺游泳速度、临界游泳速度,这些指标在包括概念定义、测试方法、环境影响因素、内在联系等方面已得到了大量学者的广泛研究,Hammer^[5]和Plaut^[4]对此做了较为全面的讨论。然而,在游泳速度的界定和分类方面却不够准确,提出以时间作为不同游泳状态(或游泳能力)的界定缺乏足够的说服力,导致在巡航时间的界定上无法取得统一。同时又将耐久力游泳能力(Endurance swimming performance)概念与巡航(续航)游泳能力进行区分,致使鱼类游泳能力的概念分类更显复杂,容易产生误解。笔者认为巡航时间与研究对象的种类、规格和生活习性有关,而且应视研究目的而定,无需统一界定。目前,越来越多的学者倾向于使用临界游泳速度(Critical swimming speed)评价鱼类的游泳能力。临界游泳速度被普遍认为是鱼类处于最大耗氧状态下的一种游泳速度^[26,38],而且是一种可复验的游泳速度^[27],然而这些看法都仅仅

是一种推测或假设。尽管有学者基于某些假定并采用统计学的方法试图探索临界游泳速度和鱼类生理学及生态学指标的联系,但这种统计意义上的结论并不足以说明其内在的本质关系^[4]。

本文基于现有鱼类游泳能力的概念,不考虑游泳时间的界定,采用鱼类游泳状态作为依据对鱼类游泳速度(能力)进行重新分类,从而使不同学者的分类得到统一。同时,引入具有实际意义的最大探顶游泳速度(Maximum domed swimming speed)概念,充实和完善游泳速度的分类和评价指标。新的鱼类游泳能力分类包括5种游泳速度:最优巡航速度(Optimum cruising swimming speed)、最大续航速度(Maximum sustained swimming speed)、临界游泳速度(Critical swimming speed)、最大探顶速度(Maximum domed swimming speed)、冲刺游泳速度(Burst swimming speed)。当然在上述5种游泳速度之外,还有最优索饵游泳速度(Optimum foraging swimming speed)、最优迁徙游泳速度(Optimum migrating swimming speed)、最优生长游泳速度(Optimum growing swimming speed)等,可归于最优巡航速度之下。耐久游泳速度(Endurance swimming speed)可归于最大续航速度。最大巡航速度与最大续航速度是等价的,但考虑到巡航游泳通常给人以非疲劳的概念,建议统一采用最大续航速度。巡航速度(Cruising swimming speed)、续航速度(Sustained swimming speed)、自然游泳速度(Spontaneous swimming speed)等都不是直接反映鱼类游泳能力的指标,而是反应鱼类所处的某种中间游泳状态。长时游泳速度(Prolonged swimming speed)由于受时间界定(20 s ~ 200 min)影响,而且常常被误解为临界游泳速度,容易导致概念混乱建议放弃使用。

3.2 测试方法对鱼类游泳速度的影响

关于鱼类游泳速度的测试方法是否对最终结果产生影响一直存在争议。对于临界游泳速度的测定,时间步长和速度增幅的影响受到广泛关注,得出的结论也不一致^[27-32],从而使临界游泳速度作为评价鱼类游泳能力的最为常用的指标受到质疑。目前很多学者趋向于采用时间步长为20 ~ 60 min(推荐为

30 min),而速度增幅为1/4 ~ 1/9的 U_{crit} 作为测试手段。但这种界定仍然有很大的局限性,尤其对于小规格鱼苗的游泳能力测试时,时间步长20 ~ 60 min显然过长,因此很多学者在研究幼鱼游泳能力时,常采用较短的时间步长,如2 min^[20,32]。

尽管存在诸多不足,但由于所需试验对象较少、试验时间较短,使临界游泳速度成为广泛采纳的鱼类游泳能力评价指标^[27]。相比之下,最大续航速度的测试往往需要大量的试验对象和较长的试验时间^[5],而且常常需要通过续航时间和最大续航速度之间的数学关系进行插值推算。但最大续航速度可以直观地反映鱼类的游泳能力,尤其对于测试鱼类游泳行为对生理指标变化的影响非常方便^[39],因此是值得推广的评价指标。在进行最大续航速度测试时,试验对象首先需要在试验水槽中进行适应,除了对水温、光照等环境的适应外,更重要的是对水流条件的适应,包括试验前的初始流速适应和水流加速至测试流速的加速适应。加速适应体现为加速时间的长短,一般有缓慢加速^[8]、小步长加速^[40]、半突然加速^[41]和突然加速^[42]4种情况。但关于初始流速适应和加速适应是否会对鱼类游泳的续航能力产生影响尚无学者进行研究和界定。笔者曾对平均体长36.3 cm的美国红鱼(*Sciaenops ocellatus*)和平均体长23.6 cm的黑鲷(*Sparus macrocephalus*)的最大续航能力进行初步研究,发现如果将测试前的初始试验流速控制在1.5 BL/s(试验时最大的初始适应速度水平),试验水温控制在(20±0.5)℃以下,适应流速对测试结果几乎没有影响,这一点也与Blaxter^[7]关于以2 BL/s速度作为最优巡航速度是吻合的。不同加速试验也表明,加速适应(加速时间1 ~ 8 min)对2种鱼的最大续航能力测试结果也没有显著影响^[43]。如果这一结果能够得到更多品种和规格鱼类试验的验证,将对最大巡航速度的测试带来极大方便,同时也意味着不同的加速适应和水流适应的测试结果可以进行直接比较。

3.3 不同游泳速度之间的内在联系

最大探顶游泳速度与临界游泳速度均属变速游泳速度,若不考虑速度增减方向对鱼类游泳能力

的影响,单从时间和游泳强度看,1个探顶游泳过程相当于2个增速游泳过程。然而由于游泳时间与游泳速度并非线性关系(实际为幂函数关系),因此最大探顶游泳速度应该不是临界游泳速度的一半,但两者可能具有某种内在联系,如能通过大量的测试计算获得最大探顶游泳速度和临界游泳速度的换算关系,或许可通过临界游泳速度直接推算最大探顶游泳速度,如此临界游泳速度也将具备一定的实际意义。但上述考虑要求临界游泳速度应限定在3 h 12 min(规则半日潮)内进行测定,时间步长应当尽可能短(如5 min增速1次),流速增幅也应采用正弦规律,以逼近潮流变化规律。

一方面由于最大探顶游泳速度与临界游泳速度在速度变化规律上具有相似性,而且有可能建立换算关系,因此最大探顶速度和临界游泳速度本质上是有关联的。另一方面,最大探顶游泳速度可以最终通过最大续航速度和续航时间的关系模型进行数学求解,因此最大探顶游泳速度与最大续航速度也是关联的。从这一角度看,最大续航速度、最大探顶游泳速度和临界游泳速度三者评价鱼类游泳能力时可认为是等价的,如果通过大量的实验研究和数学分析,能够找出相互之间的换算关系,将为鱼类游泳能力的评价带来极大的便利。

最大探顶游泳速度的推求直接借鉴了临界游泳速度关于鱼类游泳体力在速度段内均匀分配的假定^[12],然而这一假定的可靠性尚未得到证实,也没有学者进行相关研究。笔者曾对平均体长36.3 cm的美国红鱼在试验温度(20±0.5)℃下的最大探顶游泳速度进行过初步研究,采用上述方法获得的美国红鱼最大探顶游泳速度为76 cm/s,并按照最大探顶游泳速度规律进行小规模测试,但结果较为离散,可能与试验对象健康有关(测试时,试验对象已在养殖池内暂养11 d,并已进行过多项试验),需要通过更多的实验数据验证或做全新的实验设计。

3.4 不同游泳速度的适用性

从实际应用的角度看,对于不同的鱼类,游泳能力评价指标具有不同的适用性。对于河川淡水鱼类,

因为河道中的水流流速往往较为稳定,采用最大续航游泳速度作为其游泳能力的评价指标具有现实意义;另一方面,鱼类猎食、求偶、跨越障碍常需冲刺游泳,因此冲刺游泳速度也是反应其游泳能力的重要指标。对于近岸海域的海水鱼类,多数存在大尺度的迁徙习性和大范围的索饵行为,最优巡航游泳速度无疑是其研究的重点内容;冲刺游泳速度则是评价其躲避敌害、猎食等游泳能力的重要指标。对于网箱和围网养殖鱼类,潮流是其面临的主要动力环境,最大探顶游泳速度应可作为其游泳能力评价的最佳指标,也可作为养殖海区选择的重要参考依据。对于海河洄游性鱼类,其面临的环境最为复杂,冲刺游泳速度、最大续航游泳速度、最优续航游泳速度均可作为其评价指标。

最大续航游泳速度(或最大续航游泳时间)是一种基本的游泳能力,概念清晰明了,意义明确,可作为研究游泳行为对鱼类生理指标(如脂肪、肝糖、乳酸等的含量)影响以及环境因子(如光照、重金属污染、温度等)对游泳能力影响的重要评价指标。同时也可作为其他评测指标(如最大探顶游泳速度等)的中间参数。

临界游泳速度虽被广泛采用,但缺乏明确的实际意义。对某种鱼类而言,无法通过临界游泳速度指标直接获得具有现实意义的参考价值。但在进行不同种类或不同规格鱼类游泳能力的比较时,临界游泳速度由于试验方法简单、试验组次较少、试验时间较短等优势,仍然是值得采用的指标之一。综上所述,临界游泳速度在没有探明其生理学或生态学上的意义之前,其本身并无多大意义,只能作为鱼类游泳能力相互比较的参考指标。

参考文献:

- [1] Stobutzki I C, Bellwood D R. An analysis of the sustained swimming abilities of pre-settlement and post-settlement coral reef fishes [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1994, 175 (2): 275-286.
- [2] Watkins T B. Predator-mediated selection on burst swimming performance in tadpoles of the Pacific tree frog, *Pseudacris*

- regilla* [J]. *Physiol Zool*, 1996, 69(1): 154–167.
- [3] Drucker E G. The use of gait transition speed in comparative studies of fish locomotion [J]. *Am Zool*, 1996, 36(6): 555–566.
- [4] Plaut I. Critical swimming speed: Its ecological relevance [J]. *Comp Biochem Physiol*, 2001, 131(1) A: 41–50.
- [5] Hammer C. Fatigue and exercise tests with fish [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1995, 112(1) A: 1–20.
- [6] Beamish F W H. *Swimming capacity* [M]// *Fish Physiology*. New York: Academic Press, 1978: 101–187.
- [7] Blaxter J H S. *Swimming speeds of fish* [C]. FAO conference on fish behavior in relation to fishing techniques and tactics. Bergen, 1969: 19–27.
- [8] Beamish F W H. Swimming endurance of some northwest Atlantic fishes [J]. *J Fish Res Bd Can*, 1966, 23(2): 341–347.
- [9] Brett J R, Hollands M, Alderdice D R. The effect of temperature on the cruising speed of young sockeye and coho salmon [J]. *J Fish Res Bd Can*, 1958, 15(3): 587–605.
- [10] Fisher R, Bellwood D R. The influence of swimming speed on sustained swimming performance of late stage reef fish larvae [J]. *Mar Biol*, 2002, 140(4): 801–807.
- [11] Fisher R, Wilson S K. Maximum sustainable swimming speeds of late stage larvae of nine species of reef fishes [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2004, 312(1): 171–186.
- [12] Brett J R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon [J]. *J Fish Res Bd Can*, 1964, 21(7): 1183–1226.
- [13] He P, Wardle C S. Endurance at intermediate swimming speeds of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.), herring (*Clupea harengus*) and saithe (*Pollachius virens* L.) [J]. *J Fish Biol*, 1988, 33(2): 255–266.
- [14] He P. Swimming endurance of the Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) at low temperatures [J]. *Fish Res*, 1991, 12(1): 65–73.
- [15] Bailey D M, Bagley P M, Jamieson A J, et al. In situ investigation of burst swimming and muscle performance in the deep-sea fish *Antimora rostrata* [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2003, 285: 295–311.
- [16] Webb P W. The swimming energetics of trout II. Oxygen consumption and swimming energetics [J]. *J Exp Biol*, 1971, 55(2): 521–540.
- [17] Webb P W. The swimming energetics of trout I. Thrust and power output at cruising speeds [J]. *J Exp Biol*, 1971, 55(2): 489–520.
- [18] Ware D M. Bioenergetics of pelagic fish: theoretical change in swimming speed and ration with body size [J]. *J Fish Res Bd Can*, 1978, 35(2): 220–228.
- [19] Trump C L, Leggett W C. Optimum swimming speeds in fish: the problems of currents [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1980, 37(7): 1086–1092.
- [20] Fisher R, Bellwood D R, Job S D. Development of swimming abilities in reef fish larvae [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2000, 202: 163–173.
- [21] Bernatchez L, Dodson J J. Influence of temperature and current speed on the swimming capacity of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and cisco (*C. artedii*) [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1985, 42(9): 1522–1529.
- [22] Hammer C. Effects of endurance swimming on the growth of 0- and 1-age group of whiting, *Merluccius merlangus*, Gadidae [J]. *Arch Fish Mar Res*, 1994, 42(2): 105–122.
- [23] Brett J R. Swimming performance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to fatigue time and temperature [J]. *J Fish Res Bd Can*, 1967, 24(9): 1731–1741.
- [24] Jain K E, Hamilton J C, Farrell A P. Use of a ramp velocity test to measure critical swimming speed in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1997, 117(4) A: 441–444.
- [25] Bellwood D R, Fisher R. Relative swimming speeds in reef fish larvae [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 211: 299–303.
- [26] Mateus C S, Quintella B R, Almeida P R. The critical swimming speed of Iberian barbel *Barbus bocagei* in relation to size and sex [J]. *J Fish Biol*, 2008, 73(7): 1783–1789.
- [27] Farrell A P. Comparisons of swimming performance in rainbow trout using constant acceleration and critical swimming speed tests [J]. *J Fish Biol*, 2008, 72(3): 693–710.
- [28] Jones D R. The effect of hypoxia and anaemia on the swimming performance of rainbow trout (*Sulmo gairdneri*) [J]. *J Exp Biol*, 1971, 55(2): 541–551.
- [29] Farlinger S, Beamish F W H. Effects of time and velocity increments on the critical swimming speed of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) [J]. *Trans Am Fish Soc*, 1977, 106(5): 436–439.
- [30] Hartwell S I, Otto R G. Critical swimming capacity of the Atlantic silverside (*Menidia menidia* L.) [J]. *Estuar Coast*, 1991, 14(2): 218–221.

- [31] Petersen R H. Influence of fenitrothion on swimming velocities of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) [J]. J Fish Res Bd Can, 1974, 31 (9): 1757-1762.
- [32] Fisher R, Leis J M, Clark D L, et al. Critical swimming speeds of late-stage coral reef fish larvae: variation within species, among species and between locations [J]. Mar Biol, 2005, 147 (5): 1201-1212.
- [33] Peake S J, Farrell A P. Fatigue is a behavioral response in respirometer-confined small mouth bass [J]. J Fish Biol, 2006, 68 (6): 1742-1755.
- [34] Webb P W. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion [J]. Bull Fish Res Bd Can, 1975, 190: 1-159.
- [35] Bainbridge R. Speed and stamina in three fish [J]. J Exp Biol, 1960, 37 (1): 129-153.
- [36] Ryland J S. The swimming speeds of plaice larvae [J]. J Exp Biol, 1963, 40 (2): 285-299.
- [37] 郑志南. 海洋潮流能的估算 [J]. 海洋通报, 1987, 6 (4): 70-75.
- [38] Farrell A P, Steffensen J F. Coronary ligation reduces maximum sustained swimming speed in chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* [J]. Camp Biochem Physiol, 1987, 87 (1): 35-37.
- [39] Broughton N M, Goldspink G. Biochemical changes in the lateral muscles of roach, *Rutilus rutilus* from two habitats following exercise [J]. J Fish Biol, 1978, 13 (6): 613-618.
- [40] Jones D R, Kiceniuk J W, Bamford O S. Evaluation of the swimming performance of several fish species from the Mackenzie River [J]. J Fish Res Bd Can, 1974, 31 (8): 1641-1647.
- [41] Broughton N M, Goldspink G, Jones N V. The effect of training on the lateral musculature of O-group roach, *Rutilus rutilus* (L.), and their fatigue in subsequent exercise tests [J]. J Fish Biol, 1980, 17 (2): 209-217.
- [42] Hunter J R. Sustained speed of jack mackerel, *Trachurus symmetricus* [J]. Fish Bull, 1971, 69 (2), 267-271.
- [43] 桂福坤, 王萍, 吴常文. 适应条件对鱼类续航游泳能力的影响 [J]. 水产学报, 2010, 34 (8): 1219-1227.

Classification of fish swimming speed

WANG Ping, GUI Fukun, WU Changwen

(Zhejiang Key Laboratory of Marine Aquaculture Facilities and Engineering Technology, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000, China)

Abstract: Swimming speeds are the most important indices for evaluation of fish swimming performance. The terminologies and classification of fish swimming performance were summarized in this paper. Based on the duration times for which fishes swam, fish swimming speeds can be divided into cruising swimming speed ($T > 200$ min), prolonged swimming speed ($200 \text{ min} > T > 20$ s) and burst swimming speed ($T < 20$ s) by a recommended classification method. However, this classification method has not been generally accepted due to lack of convincing physiological and ecological evidence. Much wider time range has been used by many researchers, which makes the definition confusing and the classification be of little meaning. Taking most evaluation methods of fish swimming performance used by different researches into consideration, a new classification method of fish swimming performance is proposed in the paper. And a new concept of swimming speed, maximum domed swimming speed, is introduced into this new classification framework together with a discussion on its calculation method and practical significance. According to the new classification system, fish swimming speeds are classified into five kinds: optimum swimming speed, maximum sustained swimming speed, critical swimming speed, maximum domed swimming speed and burst swimming speed. Other concepts of swimming speeds can be ultimately merged into the above five kinds respectively. Furthermore, possible relevance among maximum sustained swimming speed, critical swimming speed, and maximum domed swimming speed was discussed. It is regarded that common consistence may exist among these three swimming speeds. [Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(5): 1137–1146]

Key words: swimming performance; optimum swimming speed; maximum sustained swimming speed; maximum sustained swimming speed; critical swimming speed; maximum domed swimming speed; burst swimming speed

Corresponding author: GUI Fukun. Tel: 13567691640; E-mail: Gui2237@163.com