

鱼类最高游速的研究*

周 应 祺
(上海水产学院)

提 要

据实验测试表明,鱼类最高游泳速度 U , 受到鱼体长 L 及温度 T 制约。鱼体摆动所能达到的最高频率 f 被肌肉收缩时间 T_{mc} 所限定。本文作者从 144 次测试数据中,对 T_{mc} 、 T 和 L 的关系作了分析,推导得一组经验公式:

$$U = \frac{KL}{2T_{mc}}$$

$$T_{mc} = 0.0236L^{0.4288} + 0.0029 \ln T - 0.0058 \ln T \cdot L^{0.4288} - 0.0077$$

式中 K 是游泳系数, KL 是鱼尾每摆动一次使鱼体推进距离。作者指出: K 是推进效率 η_p 、体波波长与体长的比率 λ_b/L 、特征波幅 A_b 和尾鳍张开的高度 S_t 等因素的函数,即: $K = (\lambda_b/L) \cdot F_1(A_b, S_t)$ 。

作者还指出鱼类可以通过改变体波波形来较大地改变游泳速度。如:由全波式游泳改为半波式游泳时,其游速可提高一倍左右。

经分析鳕、鲈、绿线鳕等实验数据的结果表明,鱼类可以通过调节摆动幅度和尾鳍张开程度来改变推进效率,并分别给出经验公式:

$$\eta_p = \frac{1}{2} \left(1 + \frac{U}{V} \right)$$

绿线鳕: $\frac{U}{V} = -349.30 \left(\frac{A}{L} \right)^2 + 66.51 \left(\frac{A}{L} \right) - 2.38$

鳕: $\frac{U}{V} = -19.43 \left(\frac{A}{L} \right)^2 + 4.66 \left(\frac{A}{L} \right) + 0.44$

鲈: $\frac{U}{V} = -30.33 \left(\frac{A}{L} \right)^2 + 8.98 \left(\frac{A}{L} \right) + 0.11$

相应地, K 值有:

绿线鳕: $\frac{U}{L} = 0.75(f - 0.088)$, $K = 0.69 \sim 0.97$;

鳕: $\frac{U}{L} = 0.67(f + 0.198)$, $K = 0.57 \sim 0.77$;

鲈: $\frac{U}{L} = 0.82(f - 0.321)$, $K = 0.63 \sim 0.98$ 。

作者建议在估算鱼的游速时,可取 $K = 0.70$ 。文中同时给出了不同体长鱼类可能达到的最高游速曲线。

* 此项研究工作曾得到英国阿伯丁海洋研究所 C. Wardle 博士的指导和帮助,谨此志谢。

鱼类游速的研究,对于改进渔具渔法有重要意义,但是这方面的研究工作迄今做得还很不够。本文将对鱼类所可能达到的最高游泳速度进行分析和研究。

鱼类游泳的推进方式有许多种,但主要有三类,即:(1)鱼类通过尾部摆动、以尾鳍划动水体,来获得向前的推进力;(2)通过鳍的波状运动或划水运动,把鱼体推向前进;(3)呼吸时,使水流从鳃孔向后方喷出来获得推力。本文仅就鱼类第一类游泳方式的速度进行研究。这种游泳方式是绝大多数鱼类的主要游泳方式。

实验观察表明:鱼体交替收缩两侧(或腹背)肌肉,并且从身体前部向尾部依次收缩各肌肉群,使鱼尾作摆状击水,从而获得推进力向前运动。当鱼以匀速游泳时,速度 U 正比于鱼体长 L 和鱼尾的摆动频率 f ^[2,8,9,14,20]。有关系式:

$$U = KLf \quad (1.1)$$

式中 K 是游泳系数, KL 项代表鱼尾在完成一次摆动向前移动的距离。

从电生理学中可以知道,在电脉冲刺激下,肌肉会产生收缩反应。设肌肉完成一次收缩的时间为 T_{mc} 。由于鱼是交替收缩鱼体两侧肌肉的,故只有当一侧肌肉开始松弛时,另一侧才能收缩,完成鱼尾的一次摆动。此时摆动频率是鱼尾所能达到的最高频率 f_{max} ,并有 $f_{max} = \frac{1}{2T_{mc}}$ 。

由上所述,可以推得鱼的最高游泳速度极限为

$$U_{max} = \frac{KL}{2T_{mc}} \quad (1.2)$$

由此可知游泳系数 K 和肌肉收缩时间 T_{mc} 是研究鱼高速游泳的重要参数^[18,21]。

(一) 肌肉收缩时间 T_{mc}

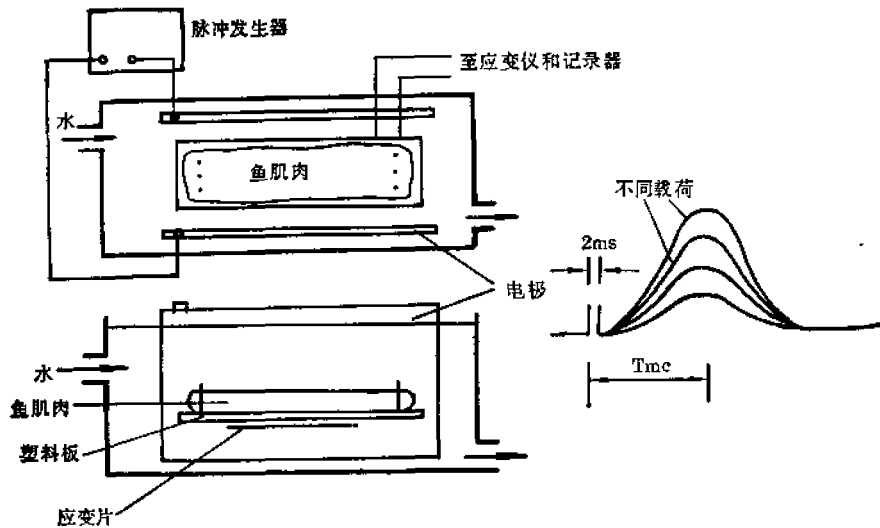
据解剖学和生物化学的研究结果知道,鱼体肌肉主要分成二类。一类是红色肌肉,它涉及将脂肪、蛋白质氧化,转换成热能,借以维持慢速长时间的游泳。这种游速称为“巡航游速”。另一类是白色肌肉,它主要涉及将肌肉中所含的糖原无氧分解转化为热能,满足高速、突进性游泳的需要^[22]。

为了研究最高游速 U_{max} ,作者对白色肌肉的收缩时间进行了测量。

1. 实验方法

从活鱼体背部,切取一条约2厘米长、1厘米宽和0.5厘米厚的白色肌肉。两端固定在一片塑料板上。塑料板的背面贴有应变片。整个肌肉浸没在恒温生理盐水中。肌肉是置在二片平行平板电极之中。通入脉冲电(20伏方形脉冲,脉冲宽度为2毫秒),测出应变片上电阻变化值,从而获得 T_{mc} 。装置见图1。

试验鱼种:鳕(*Gadus morhua*)、油鲽(*Microstomus kitt*)、鲽(*Pleuronectes platessa*)、黑线鳕(*Melanogrammus aeglefinus*)、鲱(*Clupea harengus*)、鲈(*Scomber scombrus*)以及金枪鱼(*Thunnus thynnus*)。鱼体长为5厘米至84厘米。测试时水温为2°C至30°C。鱼体肌肉需浸在水中一定时间后才测试。

图1 鱼肌肉收缩时 T_{mo} 测试装置示意图

2. 测试结果和讨论

共测得 144 个数据⁽¹⁾。

实验证明,对于不同鱼类,当体长相同时,其肌肉收缩时间 T_{mo} 随着水温增高而缩短,并且有以下规律。

$$T_{mo} = a \cdot \ln T + b \quad (1.3)$$

a 和 b 是系数, T 为水温。

例如,当鱼体长为 39 厘米时, $a = -0.258$ 和 $b = 0.1059$, 见图 2。

其次,实验结果表明,随着鱼体体长增加,肌肉收缩时间增加。对于不同种的鱼类,在相同的水温下,所测得的肌肉收缩时间值绘于图 3。作出它们的包络线,即最短肌肉收缩时间曲线。考虑到鱼的生理条件有差异,肌肉收缩时间 T_{mo} 可能有偏大。这条包络线表示肌肉以最快速度收缩的极限。由此可推出鱼尾摆动频率的极限。该包络线的数学方程为

$$T_{mo} = c \cdot L^q \quad (1.4)$$

式中 c 和 q 是系数(见图 3 中实线)。

经对水温为 15°C 的实验数据分析后,有 $c = 0.0072$ 和 $q = 0.4288$ 。

根据上述二个规律,对实验数据进行复相关分析后,推得经验公式为

$$T_{mo} = 0.0236L^{0.4288} + 0.0028 \ln T - 0.0059 \ln T \cdot L^{0.4288} - 0.0077 \quad (1.5)$$

式中 T_{mo} ——肌肉收缩时间(秒);

L ——鱼体长(厘米);

T ——鱼体肌肉或水的温度(摄氏度)。

图 3 中虚线为 $T = 15^\circ\text{C}$ 时, T_{mo} 与 L 的关系曲线(由(1.5)式推得)。

(1) 部分数据为作者在英国阿伯丁海洋研究所研究学习时,由 G. Wardle 博士测得,并发表在文献[20]上。

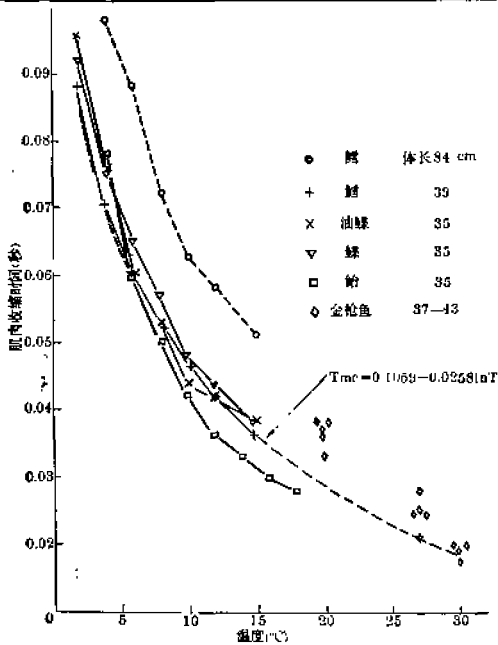


图2 鱼体肌肉收缩时间与温度的关系曲线

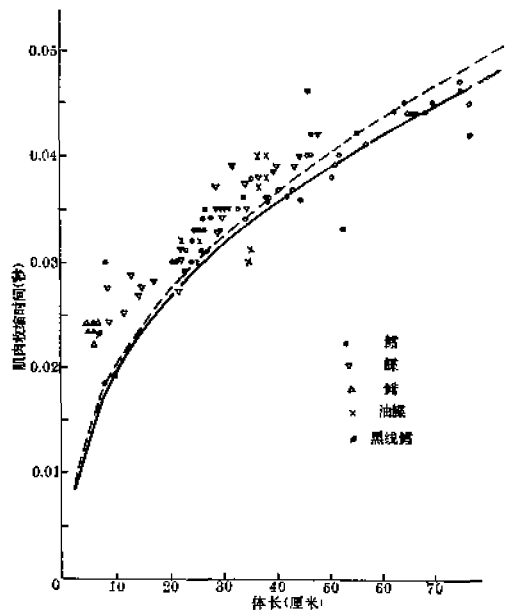


图3 鱼体肌肉收缩时间与鱼体长的关系曲线

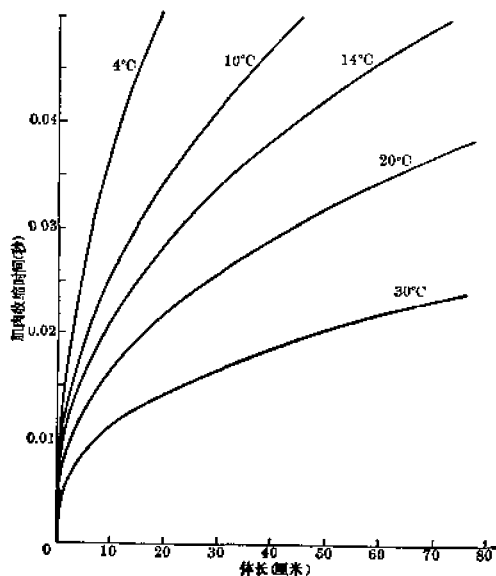


图4 鱼体肌肉收缩时间与鱼体体长的关系曲线

$$(T_{m0} = 0.0236L^{0.4232} + 0.0023 \ln T - 0.0059 \ln T \cdot L^{0.4232} - 0.0077)$$

图4是由公式(1.5)推算出以温度 T 为参变量, T_{m0} 与 L 的关系曲线。

此外,因鱼是变温动物,它的体温随环境温度,即水温变化而变化。但是,在一些研究工作中发现,某些鱼类的白色肌肉的温度往往略高于四周的水温。如太平洋鲑鱼,高出 0.6°C ^[16]。Dean指出五种硬骨鱼类高出水温约 0.1 — 1.1°C ^[9]。而某些大型鱼类,如蓝鳍金枪鱼,可以高出 5°C — 10°C ^[5]。由此可知,在公式(1.5)中的温度 T 应该用鱼体肌

肉的温度代入更为正确,这意味着这些鱼类可以游得更快些。

(二) 游泳系数K和鱼体波动

当鱼游动时,鱼的尾柄端点在空间的轨迹是一个波,定义为“前进波”。经观察,当鱼匀速前进时,该波近似为正弦波^[17,22]。令其波长为 λ_s ,则有

$$KL = \lambda_s \quad (2.1)$$

从实验观察中可以看到鱼体肌肉是依次由前向后收缩,在鱼体上形成一个波动,定义为“体波”。令其波长为 λ_b 。

由于鱼在水体中运动时遇到水阻力,因此有 λ_s 小于 λ_b ,即 $\lambda_s/\lambda_b < 1$ 。这是鱼在作匀速运动时的观察结果。但是作者还观察到:当鱼在作减速运动时,前进波的波长 λ_s 有时大于体波波长 λ_b ,即 $\lambda_s/\lambda_b > 1$ 。

因为前进波和体波的周期相同,故有

$$\frac{U}{V} = \frac{\lambda_s}{\lambda_b} \quad (2.2)$$

式中 U 是鱼的游速。 V 是体波波速,它是指体波从鱼头部传递至鱼尾的速度,因此(2.1)式可写成

$$K = \frac{\lambda_s}{L} = \frac{U}{V} \cdot \frac{\lambda_b}{L} \quad (2.3)$$

式中 λ_b 与 L 之间的关系可以通过对鱼体体波观察记录分析后得到,并用数学分析式表达。而 U/V 是与鱼体运动时的推进效率 η_p 有关,或者说 U/V 是 η_p 的函数。下文将对 U/V 和 λ_b/L 分别进行讨论。

1. 体波波长 λ_b 与体长 L 的关系

经对鳕鱼、鲈鱼和海鲢的游泳录像资料进行分析,结果表明当体波从头部向尾部传播时,由于鱼体前部,特别是鱼头部,质量较大,因此产生的摆动幅度较小。如鲈鱼和鳕鱼,在它们体长十分之一处的波幅最小,波幅沿着鱼体向尾部以指数增大。然而海鲢的体波却有所不同,波幅是按线性增大。在这基础上,故提出鱼体体波的数学模型如下

$$Y = Y_0 \cdot \sin\left(2\pi \frac{x}{\lambda_b}\right) \quad (2.4)$$

$$Y_0 = A_p \cdot L \cdot \left(\frac{a_t}{L}\right)^M \quad (2.5)$$

式中 X 轴与体波传递方向同向, Y 轴垂直于 X 轴,并在水平面内。 A_p 是鱼尾端部的波幅,即最大摆动幅度与鱼体体长 L 的比值,称为特征波幅。 a_t 是观察点离鱼吻端沿鱼体中线(脊椎)的距离。在吻端 $a = 0$,在尾端部 $a = L$ 。 M 是系数,它反映了体波波幅逐渐递增的速率。如海鲢的 M 为1,鲈鱼的 M 为2.3,鳕鱼的 M 为3(见图5)。

由数学分析可以推得: $a_t/L = x_i/N\lambda_b$, N 是在整条鱼体长度上,包含体波的波数。则有:

$$Y = A_p L \left(\frac{x}{N\lambda_b}\right)^M \cdot \sin\left(\frac{2\pi x}{\lambda_b}\right) \quad (2.6)$$

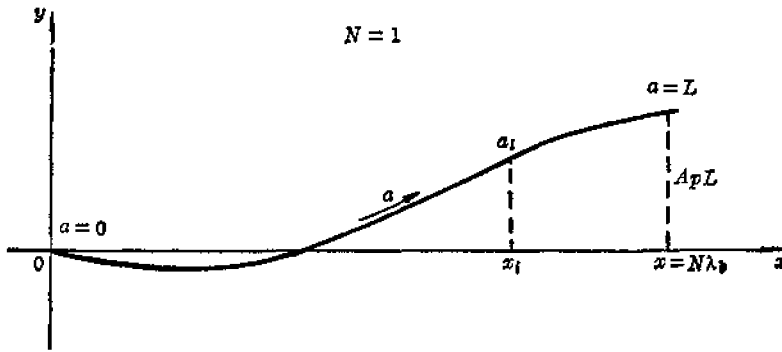


图5 鱼体体波的数学模型

(2.6)式表示鱼体 x 点处的体波幅度 Y 。

因为
$$L = \int dL = \int \sqrt{1 + \left(\frac{dy}{dx}\right)^2} dx \tag{2.7}$$

则代入整理后有

$$\frac{L}{\lambda_b} = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2N\pi} \sqrt{1 + K_0^2 \left(\frac{\theta}{2\pi}\right)^{2(M-1)} \cdot [M \cdot \sin\theta + \theta \cdot \cos\theta]^2} \cdot d\theta \tag{2.8}$$

式中

$$K_0 = \frac{A_p L}{N \lambda_b}$$

$$A_p \cdot L = A$$

$$\theta = \frac{2\pi x}{\lambda_b}$$

θ 是体波在 x 轴上的相位。

表 1 表示 λ_b/L 值取决于特征波幅 A_p 和鱼体所含的体波波数 N 。当特征波幅 A_p 由

表 1 λ_b/L 数值表

M	A_p	体波波数 N					
		$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	1	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	2
3	0.10	1.999	1.826	0.985	-	-	-
	0.20	1.998	1.806	0.942	-	-	-
	0.30	1.995	1.272	0.877	-	-	-
2	0.10	1.997	1.821	0.980	0.725	0.603	0.362
	0.15	1.994	1.805	0.995	0.703	0.531	0.201
	0.20	1.988	1.284	0.922	0.633	0.435	-
	0.25	1.982	1.255	0.881	0.546	0.311	-
	0.30	1.975	1.221	0.833	0.439	-	-
1	0.20	1.923	1.215	0.866	0.627	0.466	0.227
	0.30	1.831	1.065	0.697	0.395	-	-
	0.40	1.692	0.848	0.420	-	-	-

$A_p = A/L$, 为尾部最大摆动幅度与鱼体体长之比

M 体波波幅沿鱼体向尾部逐渐增加的指数

0.1 增加到 0.2 时, ($N=1$), λ_b/L 值的变化量为 8% 左右。然而体波数量从一个全波动, 即 $N=1$, 变成半波式, 即 $N=\frac{1}{2}$ 时, λ_b/L 将从 0.922 增至 1.988, 达二倍多。从这点可以分析推论出, 鱼可以通过改变游泳方式, 即改变体波的数量来改变游速。例如鱼体摆动的体波从一个完整的全波减少为 $3/4$ 波, 甚至半波式, 并且这时鱼能保持相同的推进效率的话, 即 U/V 比值不变, 则鱼有可能以二倍的速度前进。至于如何保持 U/V 比值和推进效率不变, 可以通过调整尾鳍面积来达到, 这将在下文中讨论。

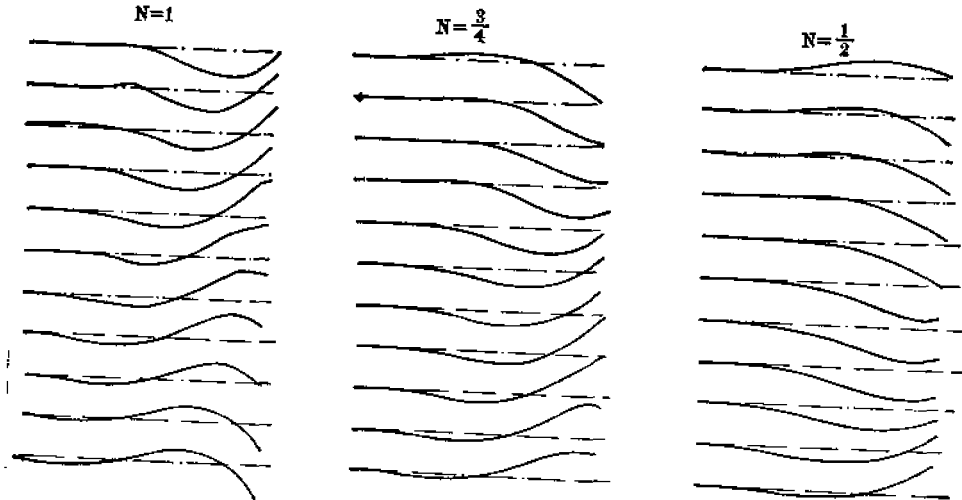


图 6 鱼体体波的数学模型

(摆动幅度在吻端为零, 沿体长按平方律增大, 鱼尾端的摆动幅度为最大值
 $M=2$, N 为体波包含的波数, $A_p=0.156\sim 0.164$)

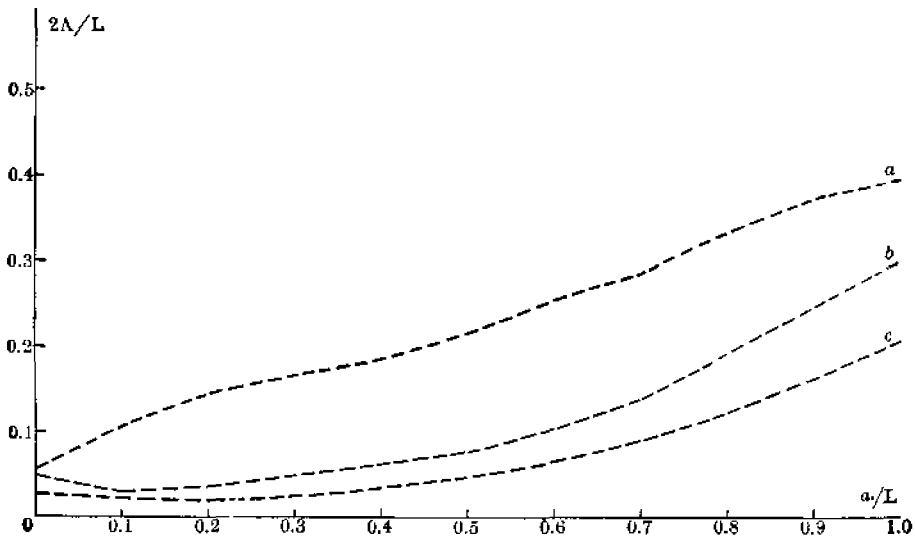


图 7 鱼体摆动幅度曲线

A : 鱼体某点的摆动幅度; L : 鱼体长; a : 某点至吻端的长度; a. 鳃瓣
 $y=0.34x+0.06$; b. 鳃 $y=0.27x^{1.2}+0.03$; c. 鳍 $y=0.2x^2+0.02$

在对录像资料分析时,在鱼体上取五个观察点,记录这些点的座标值。结果表明鳊的特征波幅 A_p 较大,波幅以线性增加。鲈鱼和绿线鲈的波幅是近似平方律增加。在通过的游泳状态下,所含体波数为 1。图 7 中虚线为 Videler^[16]的实测资料,图中数学表达式为作者整理分析后推得。

2. 推进效率 η_p 与比值 U/V 的关系

Lighthill^[10]研究鱼体动力学时指出,当鱼的运动方式是体波波幅在头部为零,逐渐增加至尾端为最大值时,则推进效率 η_p 与 U/V 之间有以下关系:

$$\eta_p = \frac{1}{2} \left(1 + \frac{U}{V} \right) \quad (2.9)$$

此外,作者对英国阿伯丁海洋研究所鱼类行动研究室在 1970 年至 1980 年间录制的鱼类游泳资料进行了分析研究。第一组分析了在圆形水槽中,从顶部拍摄的绿线鲈以巡航速度匀速游泳的资料。第二组分析了利用食物——灯光对一群鳊进行训练后,使它们在矩形水槽中来回游动的录像资料。第三组分析了一群鲈鱼以巡航速度和高速游泳时的录像记录。在上面三组中,对录像资料的选择条件是以鱼匀速前进的资料为准,即不包含鱼类加速或减速突发性游泳的数据。

作者测量了鱼体完成一次摆动时,向前移动的距离 λ_s ,同时测量从鱼吻端至鱼尾端在运动方向上的投影长,即 $L_s = N\lambda_s$ 。观察结果表明,在匀速运动中,这三组鱼都包含一个体波,即 $N=1$,因此有 $L_s = \lambda_s$ 。此外,还同时记录时间 T 和鱼尾端摆动最大幅度 A 。

经数据统计分析得:

(1) 绿线鲈(*Pollachius virens*)

$$\frac{U}{V} = -349.30 \left(\frac{A}{L} \right)^2 + 66.51 \left(\frac{A}{L} \right) - 2.38 \quad (2.10)$$

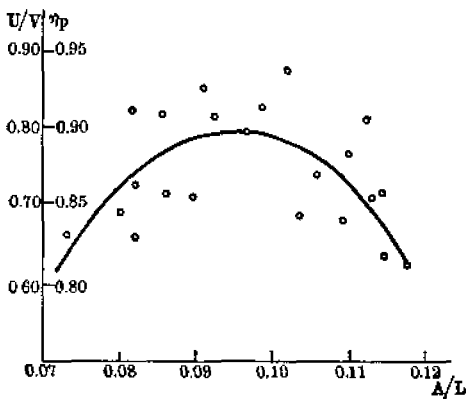


图 8 绿线鲈的推进效率 ($U/V \eta_p$) 与鱼尾摆动幅度 (A/L) 的关系曲线

见图 8。当 A/L 为 0.0952 时, U/V 有最大值 0.7994。此时,推进效率 η_p 为 0.90, K 值为 0.7850。

当偏离 $A/L=0.0952$ 时,推进效率 η_p 有所下降。这意味着绿线鲈可以通过调节尾鳍的张开程度来达到最佳效率。但是从形态比较上看,它比鳊鱼(*Gudus morhua*)的鳍面积要小得多。相比之下,鳊鱼可以在更大的特征波幅范围内保持最佳推进效率。

由此还可以推论出,不仅绿线鲈,而且其他鱼种,都有可能通过保持特征波幅恒定,即鱼尾摆动幅度不变,来维持某一推进效率。而又可以通过增加鱼体摆动频率来达到一定的

的流速。

实测数据表明,在 A/L 值为 0.07 至 0.12 时, λ_s/L 在 0.9899—0.9710 范围内变化

此外分析结果还表明 K 值在0.8至0.6,大部分 K 值高于0.7。见图11。

(2) 鳕鱼(*Gadus morhua*)

$$\frac{U}{V} = -19.43\left(\frac{A}{L}\right)^2 + 4.66\left(\frac{A}{L}\right) + 0.44 \quad (2.11)$$

在 A/L 为0.12处, U/V 有极大值为0.72。由公式(2.9)可以得推进效率 $\eta_p = 0.86$, K 值为0.70。见图9。

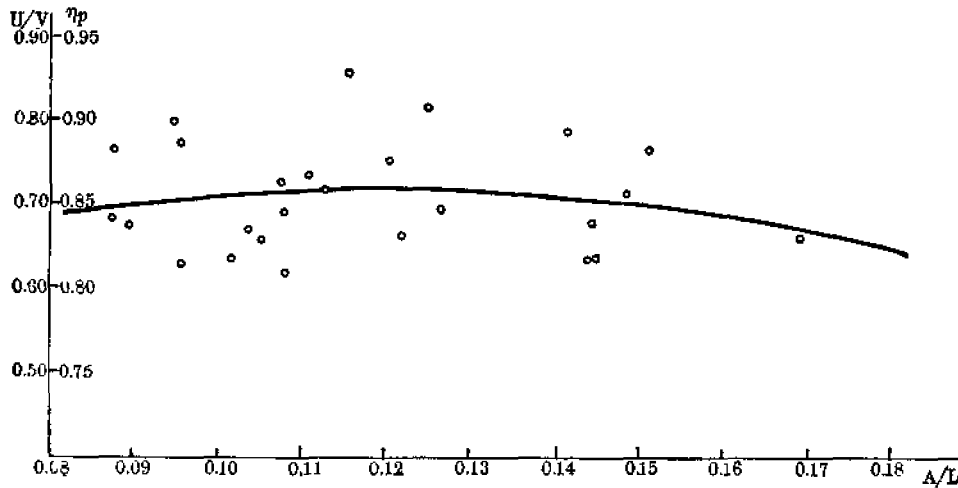


图9 鳕鱼的推进效率($U/V, \eta_p$)与鱼体摆动幅度的关系

实验记录表明,当 A/L 在0.08—0.18范围内,尽管鱼尾摆动幅度增加一倍以上,但是鳕鱼的推进效率 η_p 和 U/V 值都几乎保持不变。作者认为其原因是:鳕鱼的鱼鳍发达,面积较大,可以有较大的调节余地,即通过改变鱼鳍面积来达到和保持较佳推进效率,以适应经常加速和减速游动的生活习性。而实验数据还表明绿线鳕的 U/V 的最大值和 K 值均比鳕鱼的高。作者认为这反映了绿线鳕是一种适应在稳定的高速下游泳的鱼种,具有较高的推进效率 η_p 。

(3) 鲈鱼(*Scomber scombrus*)

鲈鱼是一种善于高速游泳的鱼类。它的比重大于水,因此它必须用鳍来产生升力保持鱼体不下沉。录像资料表明,当鲈鱼以中、低速游泳时,一对胸鳍经常向外伸展,起着产生升力的作用。但是当游速低于每秒0.8个体长时,即 $U = 0.8BL/S$,这时胸鳍就象刹车一样,起着制动和阻尼作用,与尾部的推力相平衡,保持低速运动。而高速游泳时,鱼体常迅速摆动几次随即滑行的方式进行,此时,胸鳍紧贴鱼体,以减少阻力。

对实验数据分析后有

$$\frac{U}{V} = -30.33\left(\frac{A}{L}\right)^2 + 8.98\left(\frac{A}{L}\right) + 0.11 \quad (2.12)$$

当 A/L 为0.15时, U/V 的极大值为0.77,相应推进效率 η_p 为0.89, K 值为0.74,见图13。从图上数据可以看出,当 A/L 在0.09—0.17范围内,多数 K 值大于0.70。特别当 A/L 在0.12—0.15范围内, K 值高达0.80至0.90。这表明鲈鱼是善于高速游泳的鱼种,具有较高的推进效率。这也意味着在肌肉收缩时间相同时,它可以游得较其他鱼种

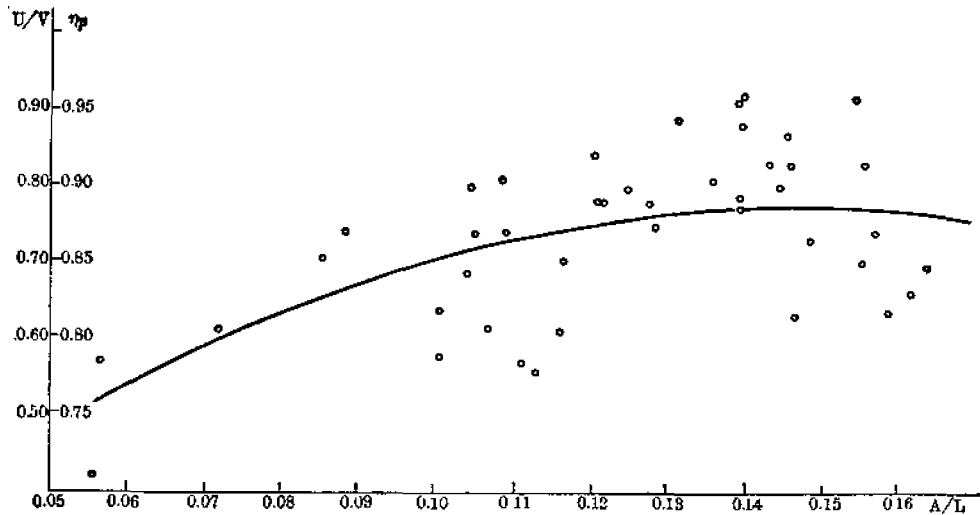


图10 鲈鱼的推进效率($U/V, \eta_p$)与鱼体摆动幅度的关系

快一些。实验资料还表明,仅仅在低速下,鲈鱼才有较长的前进波波长 λ_s , 见图10。

(三)、讨 论

(1) 由公式(1.5)可知:在水温升高时,肌肉收缩时间缩短,因此,同一条鱼在水温高的水域中,它的最高游速可以提高些。但是水温高时,水的粘滞阻力大,因此在研究鱼的巡航游速时,应考虑雷诺数的影响。

当温度为某一定值时,肌肉收缩时间随鱼体体长增加而延长。由公式(1.1)和(1.5)可以推得游速 U 正比于 $L^{0.87}$ 。

(2) 由公式(2.3)和(1.1)可以推得

$$\frac{U}{L} = \left(\frac{U}{V}\right) \cdot \left(\frac{\lambda_b}{L}\right) \cdot f \quad (3.1)$$

$$\text{即} \quad \frac{U}{L} = (2\eta_p - 1) \cdot \left(\frac{\lambda_b}{L}\right) \cdot f \quad (3.2)$$

这就是说鱼可以较高的推进效率 η_p 游泳,这取决于 U/V 值或 A/L 值。对于某一游速,鱼可以用较低的摆动频率和较高的推进效率来达到;也可以用较高的摆动频率和较低的推进效率来达到。这表明游泳系数 K 不是常数,它应是特征波幅 A/L 和体波波数 N 的函数。

实验资料表明,在 N 为常数时,例如 $N=1$, λ_b/L 随 A/L 变化不大,见表1。因此,我们可以推论出 K 值正比于 U/V 值。分析结果如下:

绿线鲈为:

$$\frac{U}{L} = 0.75(f - 0.088)$$

corr. 0.93, $K = 0.69 \sim 0.97$, (见图11)。

鲈鱼为:

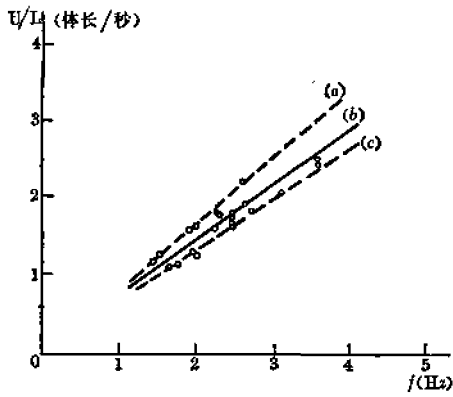


图 11 绿线鲳的游速与鱼尾摆动
频率关系以及游泳系数 K

$$U/L = 0.75(f - 0.088), \text{ corr. } 0.93$$

(a) $K = 0.87$, (b) $K = 0.75$, (c) $K = 0.63$

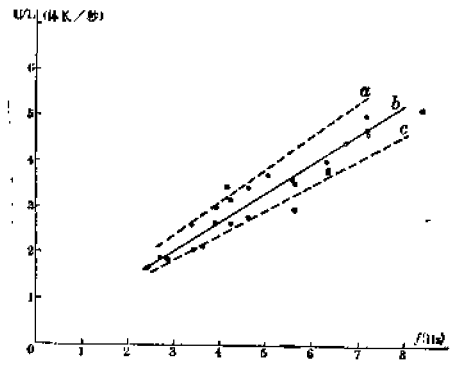


图 12 鳕鱼的游速与鱼尾摆动
频率关系以及游泳系数 K

$$U/L = 0.66(f + 0.20), \text{ corr. } 0.99$$

(a) $K = 0.77$, (b) $K = 0.67$, (c) $K = 0.57$

$$\frac{U}{L} = 0.67(f + 0.198)$$

corr. 0.96, $K = 0.57 \sim 0.77$, (见图 12)。

鲈鱼为:

$$\frac{U}{L} = 0.82(f - 0.321)$$

corr. 0.95, $K = 0.63 \sim 0.98$, (见图 13)。

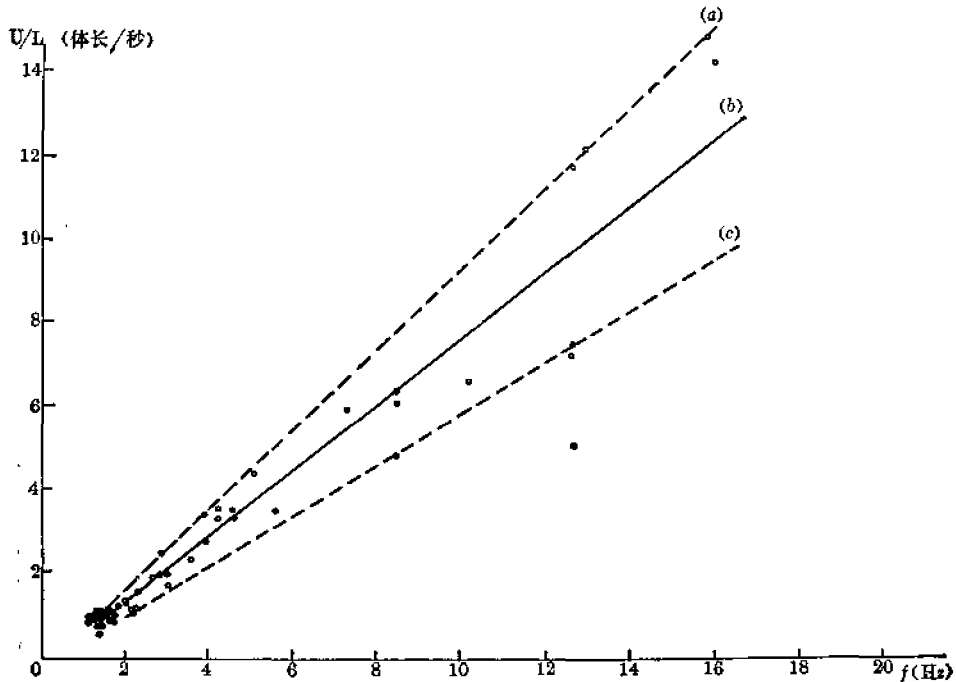


图 13 鲈鱼的游速与摆动频率关系以及游泳系数 K

$$U/L = 0.82(f - 0.32), \text{ corr. } 0.95 \text{ (a) } K = 0.98, \text{ (b) } K = 0.82, \text{ (c) } K = 0.63$$

由上述结果可以认为,对于一般鱼类进行估算其游泳速度时,可以取 K 值为0.70。

(3) 鱼可以通过改变游泳方式在较大程度上改变其游速。理论分析推得,在体波从全波式变成半波式时,速度可增加1倍。然而,作者在对多种鱼的观察中发现,特别是鲈鱼,在高速时,它将减少其特征波幅,即减小鱼尾摆动幅度。这意味着推进效率有所降低。作者认为其原因是受到能量供应的制约。鱼体的摆动既要幅度大,又要高频率是困难的,因此 K 值将不可能增加1倍。作者建议取 K 值增加0.6倍,而相应地推进效率 η_p 降低到0.88至0.80。

Webb^[20]推出推进效率 η_p 随鱼的体长变小而降低。例如体长小于5厘米时, η_p 低于0.82, K 值为0.64。

应用公式(1.2)和(1.5)以及表1中的 λ_b/L 值,可以估算出鱼可能达到的最高游速。如果游泳系数 K 取0.70,则偏差将在 $\leq 10\%$ 。表2和表3提供了从原始数值得出的计算值。

表2 肌肉收缩时间 T_{mc} (毫秒)

体长 $L(\text{cm})$	温度($T^\circ\text{C}$)				
	4	10	14	20	30
10	37.6	25.6	21.2	16.6	11.3
20	51.9	34.9	28.7	22.1	14.6
30	62.5	41.8	34.2	26.2	17.0
50	78.7	52.3	42.7	32.4	20.7
70	91.5	60.7	49.3	37.3	23.7
90	102.4	67.7	55.0	41.5	26.2

表3 鱼的最高游速(米/秒) $K=0.7$

体长 $L(\text{cm})$	温度($T^\circ\text{C}$)				
	4	10	14	20	30
10	0.98	1.37	1.65	2.11	3.10
20	1.35	2.00	2.44	3.17	4.80
30	1.68	2.51	3.07	4.01	6.17
50	2.22	3.34	4.10	5.40	8.44
70	2.68	4.04	5.00	6.56	10.35
90	3.08	4.65	5.73	7.59	12.05

图14是鱼的最高游速 U_{max} 与鱼体体长 L 的关系图,其中 K 值为0.70,温度 T 为参变量。

图15是最高游速 U_{max} 与温度 T 的关系图,鱼体体长 L 为参变量。

作者对于上述分析和推论通过实验进行了验证。1981年秋,在英国西海岸的Aulbea,对鲈鱼高速游泳进行了研究。水槽长10米,宽5米,深1米。水温14—20 $^\circ\text{C}$ 。将从海湾中捕得的鲈鱼,在一、二分钟内立即放入水槽中,此时鲈鱼往往以极高速度逃逸。采用录像机和每秒200幅的高速摄影机进行记录。

实验记录表明,鲈鱼在高速游泳时,鱼体摆动总是频率高,幅度小。摆动频率值非常

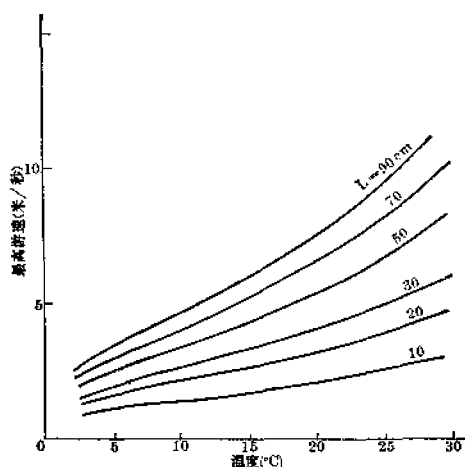
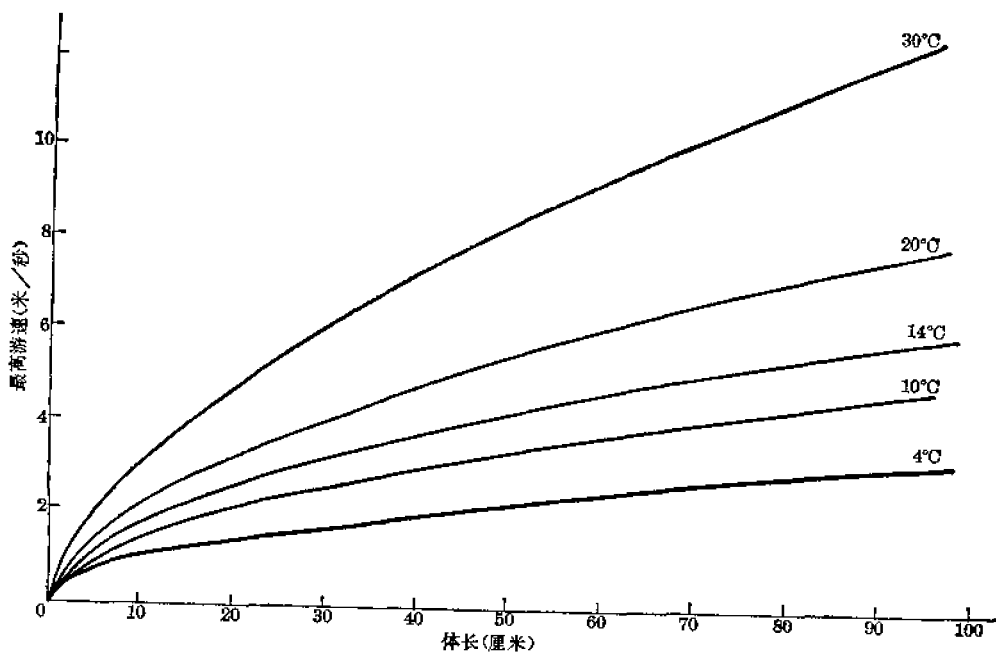
图14 鱼的最高游速、温度与体长的关系曲线(游泳系数 $K=0.7$)图15 最高游速、体长与温度的关系曲线(游泳系数 $K=0.7$)

表4 鲈鱼高速游泳记录

次数	L (m)	U (m/s)	U/L (L/s)	f (Hz)	T_{mc} (ms)	L_s (m)	K
1	0.33	3.93	11.91	12.5	40.0	0.814	0.953
2	0.325	4.06	12.48	12.9	38.8	0.814	0.967
3	0.325	4.87	15.00	15.6	32.0	0.812	0.960
4	0.315	4.56	14.46	15.8	31.6	0.288	0.913
5	0.25	2.68	10.78	9.87	50.7	0.272	1.087

接近本文中用肌肉收缩时间所计算的理论值(见表4)。其中 K 值最高为1.087。录像还表明这时体波波数少于一个完整波。若 U/V 值为0.65至0.80,则 λ_b/L 值将为1.67至1.36,体波波数 $N = \frac{3}{4}$ 。这结果表明鱼确实通过改变体波数等方式来达到较高的游速。

参 考 文 献

- [1] Alexander, R. M., 1967. Functional design in fishes. Hutchinson University Library, London, Eng, 169p.
- [2] Bainbridge, R., 1958. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of tail beat. *J. exp. Biol.*, 35: 109—133.
- [3] Bainbridge, R., 1959. Speed and stamina in three fish. *J. Exp. Biol.*, 37: 129—153.
- [4] Bainbridge, R., 1961. Problems of fish locomotion. The Zoological Laboratory, Cambridge. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 5: 13—31.
- [5] Carey, F. C. & TEAL, J. M., 1969. Regulation of body temperature by the blue fin tuna. *Comp. Biochem. Physiol.*, 28: 205—213.
- [6] Dean, J. M., 1976. Temperature of tissues in freshwater fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1976: 709—711.
- [7] Gray, J., 1968. Animal Locomotion. World Nat. Ser. Weidenfeld and Nicolson, London, 44—58.
- [8] Hudson, R. C. L., 1973. On the function of the white muscles in teleosts at intermediate swimming speeds. *J. Exp. Biol.*, 58: 509—522.
- [9] Hunter, J. R. & Zweifel, J. R., 1971. Swimming speed, tail beat frequency, tail beat amplitude and size in Jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, and other fishes. *U. S. Fish. Bull.*, 69: 253—266.
- [10] Lighthill, M. J., 1960. Note on the swimming of slender fish. *J. Fluid Mech.* 9: 305—317.
- [11] Lighthill, M. J., 1971. Large-amplitude elongated-body theory of fish locomotion. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 1979: 125—138 (1971).
- [12] Nashimoto, K., 1980a. The swimming speed of fish in relation to fish size and frequency of tail beating. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 46(3): 307—312.
- [13] Nashimoto, K., 1980b. The swimming speed of fish in relation to frequency of tail beating and body type. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 46(6): 675—679.
- [14] Pyatetski, V. YE., 1970. Kinematic swimming characteristic of some fast marine fish. In: Hydrodynamic Problems of Bionics. *Bionica No. 4*. 1970 Translated from Russian, J. P. R. S. 52605 Natl. Tech. Inf. Serv. Washington, D. C. (1971), p. 12—23.
- [15] Roberts, J. L. & Graham, J. B., 1979. Effects of swimming speed on the excess temperatures and activities of heart and red and white muscles in the mackerel *Scomber japonicus*. *U. S. Fish. Bull.*, 76: 861—867.
- [16] Videler, J. J., 1981. Swimming movements, body structure and Propulsion in cod, *Gadus morhua*. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 48: 1—27.
- [17] Videler, J. J. & WARDLE, C. S., 1978. New kinematic data from high speed cine film recordings of swimming cod *Gadus morhua*. *Netherlands Jour. of Zoology.*, 28(3—4): 465—484.
- [18] Wardle, C. S., 1975. Limit of fish swimming speed. *Nature. Lond.*, 255: 725—727.
- [19] Wardle, C. S., 1977. Effects of size on the swimming speeds of fish. In: Scale effects in animal locomotion. Ed. T. J. Pedley Academic Press, 299—313.
- [20] Wardle, C. S., 1980. Effects of temperature on the maximum swimming speed of fishes. In: Environmental Physiology of fishes (1980). Ed. M. A. Ali, New York, By 10011.
- [21] Wardle, C. S. & Kanwisher, J. W., 1974. The significance of heart rate in free swimming cod, *Gadus morhua*: some observations with ultrasonic tags. *Mar. Behav. Physiol.*, 2: 311—324.

- [22] Wardel, C. S. & Reid, A., 1977. The application of large amplitude elongated body theory to measure swimming power in fish. In: *Fisheries Mathematics*. Ed. J. B. Steele. Academic Press, 171—191.
- [23] Wardel, C. S. & Videler, J. J., 1980a. How do fish break the speed limit? *Nature*. 284 (5755): 445—447.
- [24] Wardel, C. S. & Videler, J. J., 1980b. Fish swimming. In: *Aspects of Animal Movement*. Ed. H. Y. Elder & E. R. Trueman, Cambridge Uni. Press.
- [25] Webb, P. W., 1977. Effects of size on performance and energetics of fish. In: *Scale effects in animal locomotion*, 315—331. Ed. T. J. Pedley, London & New York: Academic Press.
- [26] Zhou Yingqi, 1982. The swimming behaviour of fish in towed gears; A re-examination of the principles. Working paper No. 4/82. DAFS Marine Laboratory, Aberdeen.

SWIMMING BEHAVIOR OF FISHES AT HIGH SPEED

Zhou Yingqi

(Shanghai Fisheries College)

Abstract

The maximum (anaerobic) swimming speeds (U) of fish are limited by the length (L) of the fish's body and the temperature (T). The maximum swimming frequency of the tail (f) is regulated by the time of muscle contraction (T_{mc}) which in turn is effected by the size and temperature in all species of fish. An empirical formula is developed here to express these relationships:

$$U = \frac{KL}{2T_{mc}}$$

The distance of each stride is equal to KL fish length (L).

$$T_{mc} = 0.0236L^{0.4283} + 0.0028 \ln T - 0.0059 \ln TL^{0.4283} - 0.0077$$

Where the swimming coefficient (K) is a function of the Propellent efficiency (η_p) and ratio of body wave length to body length (λ_b/L), propellent efficiency is related to wave velocity and forward speed. The relationship between the propellent efficiency and the specific amplitude is discussed. It shows that fish adjusts its fin area to get the best efficiency with varied specific amplitude.

A set of empirical formula is derived from experimental data:

$$\eta_p = \frac{1}{2} \left(1 + \frac{U}{V} \right)$$

$$\text{Saith: } \frac{U}{V} = -349.30 \left(\frac{A}{L} \right)^2 + 66.51 - 2.38$$

$$\text{Cod: } \frac{U}{V} = -19.43 \left(\frac{A}{L} \right)^2 + 4.66 \left(\frac{A}{L} \right) + 0.44$$

$$\text{Mackerel: } \frac{U}{V} = -30.33 \left(\frac{A}{L} \right)^2 + 8.98 \left(\frac{A}{L} \right) + 0.11$$

and

$$\text{Saith: } \frac{U}{L} = 0.75(f - 0.088), \quad K = 0.69 - 0.97$$

$$\text{Cod: } \frac{U}{L} = 0.67(f + 0.198), \quad K = 0.57 - 0.77$$

$$\text{Macheral: } \frac{U}{L} = 0.82(f - 0.321), \quad K = 0.63 - 0.98$$

It is pointed out that fish could greatly increase its swimming speed by reducing the number of waves on body. For instance, fish will swim at double speed when changed its body wave from one complete wave to a half wave.

A set of maximum swimming speed curves have given based on $K = 0.70$ and $N = 1$.