



## 障碍物对鲢幼鱼游泳动力学的影响

石小涛<sup>1</sup>, 姜泽文<sup>1</sup>, 涂志英<sup>1</sup>, 罗金梅<sup>1</sup>,  
陶宇<sup>1</sup>, 雷青松<sup>2</sup>, 柯森繁<sup>1\*</sup>

(1. 三峡大学, 湖北省鱼类过坝技术国际科技合作基地, 湖北 宜昌 443002;

2. 珠江水利委员会珠江水利科学研究院, 广东 广州 510611)

**摘要:** 为了解鱼在复杂水流环境中的运动行为, 提升鱼道过鱼效果, 实验通过在水槽中放置障碍物, 分析不同来流速度 (1, 3 和 5 BL/s) (BL/s 即体长每秒) 下鲢幼鱼顶流静止和顶流前进时的游泳动力学表现, 提取的游泳动力学指标有摆尾频率、摆尾幅度、对地游泳速度、游泳加速度和运动步长。结果发现, 半流速度 1 BL/s 下, 与自由来流相比, 鲢幼鱼在障碍物后方顶流静止时, 摆尾频率降低, 摆尾幅度增加; 顶流前进时, 摆尾频率、对地游泳速度、游泳加速度和运动步长降低, 摆尾幅度增加。半流速度 3 BL/s 下, 障碍物有助于节省鱼类运动能量的消耗。在有障碍物的水流中, 顶流静止时的摆尾频率随流速的增加而增加; 顶流前进时, 摆尾频率、摆尾幅度和游泳加速度随流速增大而增大, 而运动步长随流速增大而减小。位置偏好研究表明, 当流速为 3 BL/s 时, 鲢幼鱼明显集中在距离障碍物后方约 5~30 cm 处游动, 停留时间占比达 92.5%, 可能采用了卡门步态的运动模式; 当流速为 1 和 5 BL/s 时, 鲢幼鱼没有表现出非常明显的位置偏好; 在自由来流中, 鲢常贴壁游泳, 亦没有明显的位置偏好, 表明障碍物和流速的结合可为鱼类提供水流藏匿场, 研究结果为鱼道设计提供重要参考依据。

**关键词:** 鲢幼鱼; 障碍物; 顶流静止; 顶流前进; 游泳动力学

**中图分类号:** S 917.4

**文献标志码:** A

近年来, 水电站建设阻隔河流连通性的问题备受关注, 环保部已明确要求水电站建设必须修建过鱼设施恢复河流连通性, 保护当地洄游鱼类可自由的上下行过坝<sup>[1]</sup>。鱼道作为过鱼设施的常用形式之一, 其过鱼效果受到国内外专家学者的广泛关注。我国鱼道由于建设起步较晚, 鱼道工程设计经验不足, 过鱼效果不甚理想<sup>[2]</sup>。因此, 如何提升鱼道过鱼效果是摆在鱼道工程设计者面前的一个难题。鱼道内部常设置障碍物为鱼类创造适宜的上溯条件, 这是因为障碍物可以增加鱼道内部的粗糙度, 有效降低

鱼道池室内流速, 提高弱游泳能力的鱼类上溯成功率<sup>[3]</sup>。但这些障碍物会产生复杂的水流条件, 鱼道过鱼效果不佳主要是由于对目标鱼类在复杂水流中的游泳行为缺乏了解, 因此量化鱼类在复杂流场中的游泳行为对鱼道能否过鱼显得尤为重要<sup>[4]</sup>。国外在为鲑鳟鱼类设计鱼道时, 通常会开展鲑鳟鱼响应复杂水流条件下游泳动力学或游泳能力等研究。比如 Webb 等<sup>[5]</sup>发现鳟鱼在响应圆形障碍物形成的湍流时, 鱼体会靠近圆柱侧后方游泳。Liao 等<sup>[6-7]</sup>提取了虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 轴向游泳动力学数据, 发现鱼在

收稿日期: 2020-08-09 修回日期: 2020-12-31

资助项目: 国家自然科学基金 (51922065, 51679126); 湖北省高等学校优秀中青年科技创新团队计划项目 (T201703)

第一作者: 石小涛 (照片), 从事生态水力学研究, E-mail: sxtshanghai@163.com

通信作者: 柯森繁, E-mail: 15926989126@163.com



障碍物后方涡流作用下会自发改变自身的游泳运动姿态, 主要体现在摆尾频率、侧向运动幅度、体波长、体波速和身体侧向加速度等指标变化。Tritico 等<sup>[8]</sup>发现, 障碍物后方产生的涡直径大小、涡量大小和涡方向会对白鲢 (*Semotilus atromaculatus*) 的临界游泳速度和游泳稳定性产生影响。目前国内鱼类游泳行为的研究主要在均一流场条件下开展<sup>[9]</sup>, 国外关于复杂流场下鱼类游泳行为的分析多数是鲢鳙鱼类, 针对鲤科 (Cypriidae) 鱼类在复杂流场下的行为研究尚少。

流速是影响鱼类游泳行为的重要水力参数<sup>[10]</sup>。在一定流速范围内, 随着流速的增加, 鱼类的摆尾频率与幅度都相应增加, 鱼克服流速障碍所消耗的能量随着流速的增大而增大<sup>[11]</sup>。Pakkasmaa 等<sup>[12]</sup>发现, 流域内的速度梯度大小是鲢幼鱼栖息地选择的重要因素; Haro 等<sup>[13]</sup>认为洄游鱼类能够感觉鱼道进口附近的流速变化, 鱼道内的设计流速也是影响鱼类上溯通过鱼道的重要因素之一<sup>[14]</sup>。此外, 鱼类可根据水流方向和流速大小调整其自身的游泳方向和游泳速度, 使自身保持克流游泳状态或长时间停在某一位置<sup>[15]</sup>。鱼在克服流速障碍时, 通常表现 4 个关键行为特征: 顶流静止、顶流前进、顶流后退和顺流而下<sup>[16]</sup>。4 种行为特征的产生与鱼自身的游泳能力息息相关。当流速达到鱼类能克服的流速范围时, 鱼会表现出顶流现象 (趋流性), 当流速逐渐增大至鱼偏好流速范围时, 鱼会表现出顶流前进。当流速增大到鱼的临界游泳速度时, 鱼会表现出顶流静止<sup>[17-18]</sup>。当流速大于刺激鱼趋流所需要的流速时, 鱼会贴底游动以保持身体稳定直到被水流冲向下游, 这种游泳行为属于顶流后退<sup>[19]</sup>。当流速大于鱼的爆发游泳速度时, 鱼会表现出顺流而下<sup>[20]</sup>。其中顶流静止和顶流前进行为是评估鱼类是否成功克流的关键。

表征鱼类游泳行为的指标很多, 比如游泳动力学、游泳能力和游泳模式<sup>[21]</sup>。通过分析鱼类游泳动力学指标有助于理解目标鱼类的游泳姿态转换过程以及运动的能量消耗<sup>[22-23]</sup>。鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*) 作为我国重要的经济鱼种, 在国内分布较广, 各大水系都存在。Ke 等<sup>[24]</sup>曾对障碍物下鲢的游泳能力进行研究, 而关于障碍物水流下鲢游泳动力学的描述甚少。因此, 本实验通过在封闭水槽中放置单一障碍物, 采用 Logger Pro 软件提取鲢幼鱼在障碍物后发生顶流静止和前进的游泳动力学指标, 如摆尾频

率、摆尾幅度、对地游动速度、加速度和运动步长。通过与自由来流条件下鲢幼鱼相应运动学指标进行对比, 分析目标鱼响应不同流场特征下游泳行为的差异性, 探讨障碍物对鱼类游泳动力学的影响, 为鱼道设计提供参考。

## 1 材料与方法

实验用鱼均由湖北宜都渔场提供, 通过充氧水包运至三峡大学生态水工实验室, 暂养 3 d 后进行实验, 暂养期间水温为  $(17.00 \pm 1.00) ^\circ\text{C}$ , 24 h 持续充氧, 每 2 天换暂养水的 30%, 每 1 天投食饵料和吸粪便、残渣一次, 正式试验前禁食 24 h, 溶解氧保持在 6.0 mg/L。

### 1.1 实验方法

实验采用封闭水槽其测试区长 110 cm、宽 22 cm、高 22 cm。基于已有研究得知鲢幼鱼的感应流速为 0.67 BL/s<sup>[25]</sup>, 临界游泳速度为 4.97~6.45 BL/s<sup>[26]</sup>, 本实验设置 3 个流速工况, 分别为 1、3 和 5 BL/s。选择 60 尾健康的鲢幼鱼作为实验对象, 体长为  $(9.10 \pm 0.61)$  cm, 其中 30 尾鱼进行自由来流下鱼类游泳动力学实验, 每个流速工况 10 尾; 另 30 尾鱼进行障碍物下鱼类游泳动力学实验, 每个流速工况 10 尾。实验前, 将实验鱼放置在流速为 1 BL/s 的水流中先适应 30 min, 适应结束后先进行无障碍物的自由来流空白对照实验, 再进行有障碍物实验, 障碍物是垂直放置在距离整流栅 20 cm 处, 其形状为半圆柱体 (直径=3.2 cm; 高度=22 cm)。高速数码摄像机 (GoPro Hero 5 Black, GoPro Co., Ltd., American) 放置在测试区的上方用于记录每尾实验鱼的游泳行为, 记录时间 200 min。为清晰的捕捉流速为 1~5 BL/s 时鱼的游泳动力学过程, 相机帧数设置为 120 fps, 摄像头白天使用自然光, 晚上使用红外线。实验期间采用水泵 (1WZB50-0.75D, China) 将外环境水体通过冷凝器转移至实验水槽, 将水槽内的水温控制在  $(17.00 \pm 1.00) ^\circ\text{C}$ 。水槽外围用黑色塑料布覆盖, 以减少外界对鱼的干扰, 实验结束后记录水温 ( $^\circ\text{C}$ )、体长 (cm)、叉长 (cm)、体质量 (g) 和持续的时间 (min)。

为解析实验鱼的游泳动力学过程, 在有障碍物实验中, 筛选实验鱼在障碍物后方发生顶流静止和顶流前进行为的视频, 每个流速工况下, 随机选取每尾鱼表现顶流静止和顶流前进行为的视频各 3 个, 共 60 个视频, 每个视频时

间不超过 8 s。以鱼体头部作为特征点，采用基于 Matlab 的轨迹跟踪程序实时获取了每秒实验鱼的位置坐标。为获取不同流速下鲢的偏好位置区间，将水槽测试区总共分成了 9 个区(图 1)，每个区间的长×宽为 36.67 cm× 7.33 cm，统计了每个位置区间鲢表现为顶流静止时所占的时间百分比。利用 Logger pro 软件提取了以下游泳动力学指标：摆尾频率、摆尾幅度、对地游泳速度、游泳加速度和运动步长。摆尾频率指在 1 s 内鱼摆尾周期的次数，其中一个摆尾周期指的是一条鱼尾从最高点开始到下一次最高点。摆尾幅度是鱼尾上下摆动峰值幅度的 1/2。对地游泳速度指以鱼体头部代表整条鱼的运动，利用实时获取的实验鱼的位置坐标，计算每个时刻的瞬时速度，将一段时间所有瞬时速度值取平均值。游泳加速度的计算公式<sup>[24]</sup>：

$$a = \Delta V / \Delta t \tag{1}$$

式中， $a$  为游泳加速度 ( $\text{cm/s}^2$ )， $\Delta V$  为瞬时对地游泳速度增量 ( $\text{cm/s}$ )， $\Delta t$  为间隔时间 (s)。运动步长表示每一次摆尾周期对地游泳的距离，计算公式<sup>[27]</sup>：

$$GS = V / f \tag{2}$$

式中， $GS$  为运动步长 (cm)， $V$  为对地游动速度 ( $\text{cm/s}$ )， $f$  为摆尾频率 (Hz)。

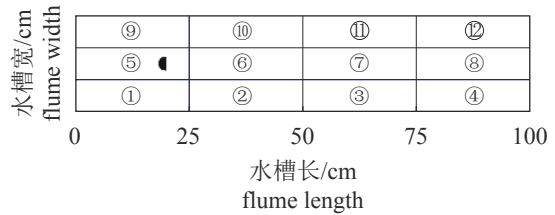


图 1 水槽测试区分区示意图

图中的黑色半圆形障碍物为半圆柱柱

Fig. 1 Zoning diagram of test area

The black semicircle obstacle in the figure is a semi-cylinder

### 1.2 数据分析

各组实验鱼游泳动力学指标均用均值±标准差表示。采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 对实验鱼在有障碍和自由来流下的游泳动力学进行统计学分析，以确定所有游泳动力学变量在不同工况条件下是否存在显著性差异， $P < 0.05$  代表显著性差异。

## 2 结果

### 2.1 顶流静止时障碍物和自由来流下鲢幼鱼游泳动力学分析

鲢幼鱼表现为顶流静止时，障碍物下鲢的摆尾幅度显著高于自由来流 ( $P < 0.05$ ) (图 2-a)。在

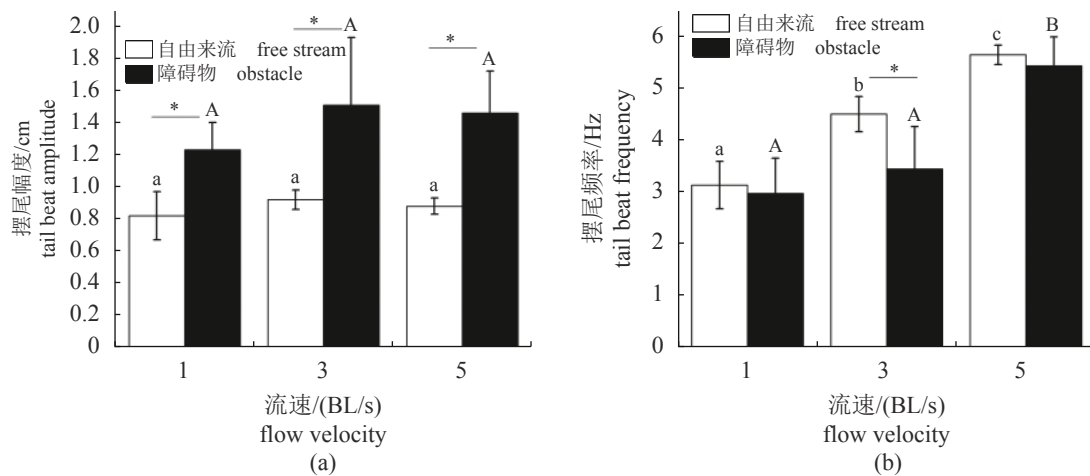


图 2 鲢幼鱼在流速为 1、3 和 5 BL/s 表现出顶流静止时的摆尾频率 (a) 和摆尾幅度 (b)

不同的小写字母表示自由来流下，各流速之间的显著性差异 ( $P < 0.05$ )；不同的大写字母表示障碍物下，各流速之间的显著性差异 ( $P < 0.05$ )；\*号表示在相同流速下，自由来流和障碍物下的数据有显著差异 ( $P < 0.05$ )

Fig. 2 Tail-beat amplitude (a) and tail-beat frequency (b) for each of three treatments (1, 3 and 5 BL/s) when juvenile *H. molitrix* demonstrate top flow static

Different lowercase letters indicate mean significant difference ( $P < 0.05$ ) between different flow velocities with free stream treatment; different capital letters indicate mean significant difference ( $P < 0.05$ ) between different flow velocities with an obstacle treatment; \* indicates the mean significant difference ( $P < 0.05$ ) between free stream and obstacle treatment with the same flow velocity



流速为 3 BL/s 时, 障碍物下鲢的摆尾频率相比于自由来流, 显著降低了 24% ( $P < 0.05$ ) (图 2-b), 而摆尾幅度增加了 64% (图 2-a)。在流速为 1 和 5 BL/s 时, 障碍物下鲢的摆尾幅度显著高于自由来流 ( $P < 0.05$ ) (图 2-a), 而摆尾频率两者之间没有显著性差异 ( $P > 0.05$ ) (图 2-b)。

## 2.2 顶流前进时障碍物和自由来流下鲢幼鱼游泳动力学分析

鲢幼鱼表现为顶流前进时, 在流速为 3 和

5 BL/s 下, 鲢幼鱼在障碍物后方的所有游泳动力学指标与自由来流相比有显著差异 (表 1), 其中障碍物下鲢的摆尾频率、对地游泳速度、游泳加速度和运动步长要显著低于自由来流 ( $P < 0.05$ ) (图 3-a, c~e, 表 1), 而鲢的摆尾幅度显著高于自由来流 ( $P < 0.05$ ) (图 3-b, 表 1)。在流速为 1 BL/s 时, 障碍物下鲢的摆尾频率、对地游泳速度和运动步长要显著低于自由来流 ( $P < 0.05$ ) (图 3-a, c, e, 表 1), 而摆尾幅度和游泳加速度两者之间没有显著性差异 ( $P > 0.05$ ) (图 3-b, d, 表 1)。

表 1 在流速为 1、3 和 5 BL/s 下鲢顶流前进游泳动力学变量在自由来流和有障碍物之间的单因素方差分析

Tab. 1 One-Way ANOVA of moving forward kinetic variables between free stream and obstacle treatment at 1, 3 and 5 BL/s

变量 variables	df	( $F_{1 \text{ BL/s}}, P_{1 \text{ BL/s}}$ )	( $F_{3 \text{ BL/s}}, P_{3 \text{ BL/s}}$ )	( $F_{5 \text{ BL/s}}, P_{5 \text{ BL/s}}$ )
摆尾频率/ $H_2$ tail beat frequency	1	(14.299, 0.001)	(37.104, 0.000)	(4.669, 0.044)
摆尾幅度/cm tail beat amplitude	1	(3.039, 0.098)	(35.867, 0.000)	(44.768, 0.044)
对地游泳速度/(cm/s) ground swimming speed	1	(11.707, 0.003)	(767.444, 0.000)	(9.055, 0.008)
游泳加速度/( $\text{cm/s}^2$ ) swimming acceleration	1	(3.302, 0.086)	(15.154, 0.001)	(10.760, 0.004)
运动步长/cm ground stride	1	(7.138, 0.016)	(228.004, 0.000)	(10.677, 0.004)

注:  $F$  值指自由度;  $P_{1 \text{ BL/s}}$  指 1 BL/s 下, 各游泳动力学变量在自由来流和有障碍物的水流之间的显著性差异,  $P < 0.05$  表示有显著性差异

Notes: Table entries are  $F$ -values, with degrees of freedom.  $P_{1 \text{ BL/s}}$  in the table refers to the significant difference ( $P < 0.05$ ) between free stream and obstacle treatment for moving forward kinetic variables at flow velocity of 1 BL/s

## 2.3 障碍物存在下流速对鲢幼鱼游泳动力学的影响

有障碍物条件下, 流速对鲢幼鱼游泳动力学影响的研究结果表明, 顶流静止时鲢幼鱼在障碍物后方的摆尾频率随流速的增加而增加 ( $P < 0.05$ ), 而流速对摆尾幅度没有显著性影响 ( $P > 0.05$ ) (图 2-a, b)。顶流前进时鲢幼鱼在障碍物后方的摆尾幅度和摆尾频率都随流速的增加而增加, 而流速对对地游泳速度没有显著性影响 ( $P > 0.05$ ) (图 3-a~c, 表 2)。鲢幼鱼在流速为 3 BL/s 和 5 BL/s 时的游泳加速度显著高于流速为 1 BL/s 下的游泳加速度 (图 3-d, 表 2)。障碍物条件下鲢幼鱼顶流前进时, 其运动步长随流速的增大而逐渐减小 ( $P < 0.05$ ) (图 3-e, 表 2)。

## 2.4 顶流静止时障碍物和流速共同作用下鲢幼鱼偏好位置分布

在所有流速工况下, 鲢幼鱼在自由来流中的运动分布比较分散, 常贴壁游泳, 没有明显的位置偏好区间 (图 4)。在有障碍物条件下, 流速为 1 和 5 BL/s 时, 实验鱼在障碍物后方 6 区、

7 区和 8 区均有分布。当流速为 3 BL/s, 鲢幼鱼明显偏好分布在障碍物后方的 6 区, 占 92.5% (图 4)。

## 3 讨论

### 3.1 障碍物对鱼类游泳动力学的影响

与自由来流相比, 有障碍物的水流条件明显比较复杂。水流经过单个障碍物时的雷诺数在 300~15 000 时, 通常会形成卡门涡街<sup>[28]</sup>。本实验中 10~50 cm/s 的流速经过障碍物产生的雷诺数范围为 3 013~15 066, 因此在障碍物后方会形成卡门涡街。鱼在卡门涡街中会展现不同于自由来流的游泳行为表现。例如, 虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 在障碍物后方会形成独特的运动模式来维持稳定游泳, 称之为卡门步态<sup>[29]</sup>, 这种姿势相较于自由来流, 会展现较大的摆尾幅度和较低的摆尾频率<sup>[30]</sup>。本研究发现在流速为 3 BL/s 时, 鲢幼鱼在障碍物下发生顶流静止时摆尾幅度显著高于自由来流, 摆尾频率显著低于自由来流。推测鲢可能在来流速度为 3 BL/s 的障碍物后方发生了卡门步态运动。卡门步态运动并不

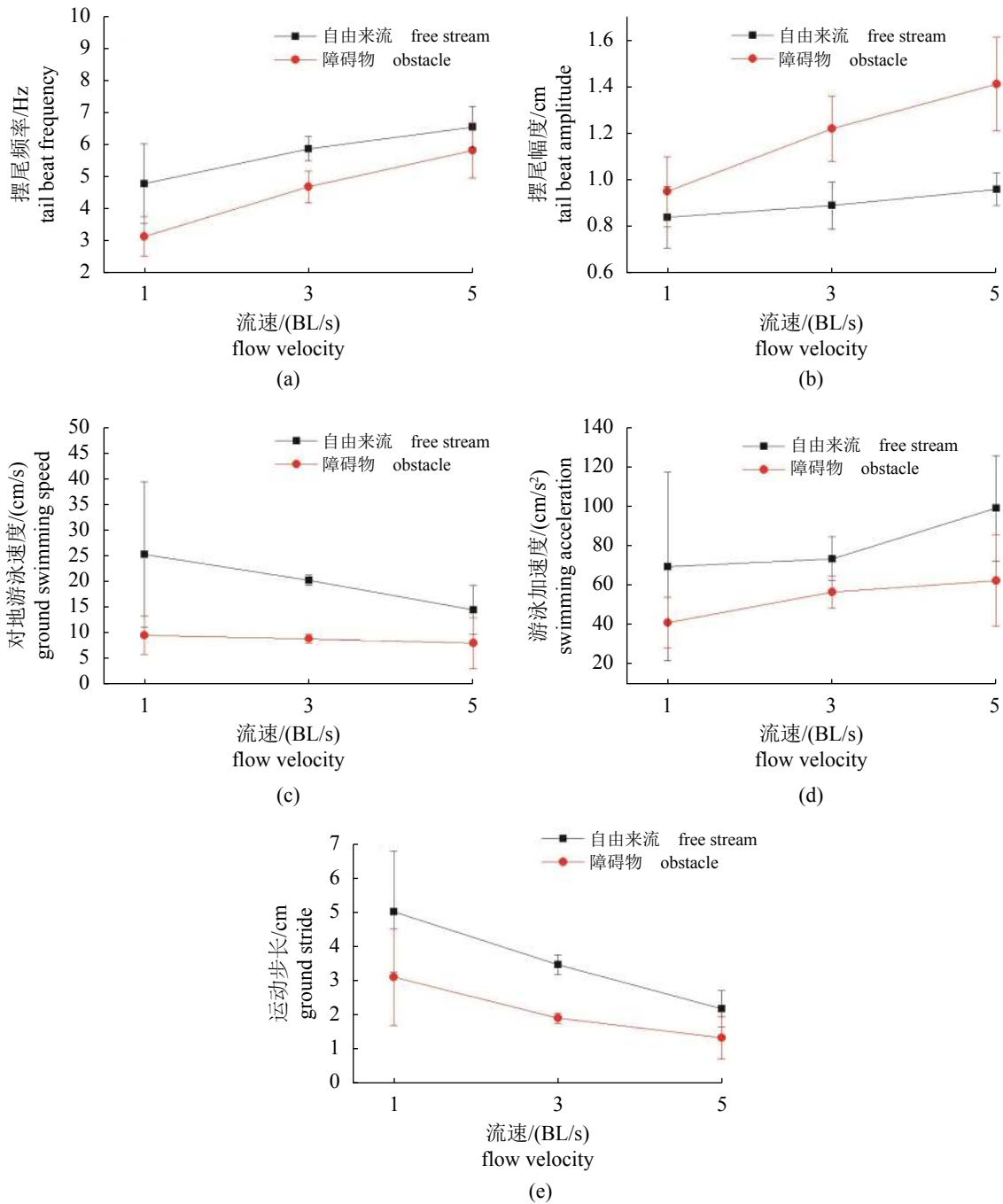


图3 来流速度为1、3和5 BL/s时，自由来流和有障碍物下鲢顶流前进游泳动力学指标  
 (a) 摆尾频率; (b) 摆尾幅度; (c) 对地游泳速度; (d) 游泳加速度; (e) 运动步长

Fig. 3 Dynamic index of swimming in free stream and an obstacle treatment for each of three treatments (1, 3 and 5 BL/s) of juvenile *H. molitrix*

(a) tail-beat frequency; (b) tail-beat amplitude; (c) ground swimming speed; (d) swimming acceleration; (e) ground stride

是在所有来流速度下都会发生的，本实验中当流速为1和5 BL/s时，鲢表现为顶流静止时的摆尾频率与自由来流相比无显著性差异，而摆尾幅度显著大于自由来流，这说明在1和5 BL/s速度下，鲢的运动姿态受到了卡门涡街的影响，

但不一定表现出卡门步态运动。因此，本研究认为在流速为3 BL/s时鲢出现卡门步态的可能性最高。Taguchi等<sup>[31]</sup>的研究中也发现，虹鳟在流速为3.5 BL/s时会不间断的发生卡门步态运动，而在1.8和5.0 BL/s时仅偶尔出现卡门步态。这

表 2 障碍物下鲢顶流前进游泳动力学变量在 1、3 和 5 BL/s 之间的单因素方差分析表

Tab. 2 One-way ANOVA of moving forward kinematic variables between 1, 3 and 5 BL/s in obstacle treatment

变量 variables	df	( $F_{1,3 \text{ BL/s}}, P_{1,3 \text{ BL/s}}$ )	( $F_{1,5 \text{ BL/s}}, P_{1,5 \text{ BL/s}}$ )	( $F_{3,5 \text{ BL/s}}, P_{3,5 \text{ BL/s}}$ )
摆尾频率/Hz tail beat frequency	1	(38.438, 0.000)	(65.116, 0.000)	(13.478, 0.002)
摆尾幅度/cm tail beat amplitude	1	(17.350, 0.001)	(34.737, 0.000)	(6.240, 0.022)
对地游泳速度/(cm/s) ground swimming speed	1	(0.280, 0.630)	(0.603, 0.447)	(0.305, 0.588)
游泳加速度/(cm/s <sup>2</sup> ) swimming acceleration	1	(10.148, 0.005)	(6.474, 0.020)	(0.588, 0.453)
运动步长/cm ground stride	1	(7.380, 0.014)	(13.546, 0.002)	(8.021, 0.011)

注: 表中  $F$  值指自由度;  $P_{1,3 \text{ BL/s}}$  指障碍物下, 鲢顶流前进时各游泳动力学变量在 1 BL/s 和 3 BL/s 之间的显著性差异,  $P < 0.05$  表示有显著性差异  
Notes: Table entries are  $F$ -values, with degrees of freedom;  $P_{1,3 \text{ BL/s}}$  in the table refers to the significant difference ( $P < 0.05$ ) between 1 and 3 BL/s for moving forward kinematic variables in obstacle treatment

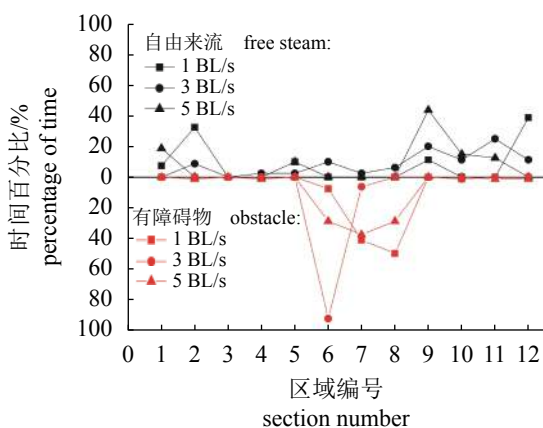


图 4 鲢幼鱼在自由来流 (黑色) 和障碍物 (红色) 中顶流静止时在各分区的时间百分比

Fig. 4 Percentage of time within each section for *H. molitrix* top flow static in free stream (black) and obstacle treatment (red)

是因为流速过低, 涡街没有充分形成; 而流速过高, 流动不稳定性增加, 超过了鱼可以维持稳定的能力。卡门步态的鱼通常偏好在距离障碍物一定距离的涡街区游泳, 虹鳟偏好选择在障碍物下游约 20~30 cm 的位置进行卡门步态运动。本研究发现, 在来流速度为 3 BL/s 时, 鲢幼鱼明显偏好在障碍物后方约 5~30 cm 处游泳, 而 1 和 5 BL/s 下, 并没有发生明显的位置偏好。进一步证明了流速为 3 BL/s 下鲢在障碍物后方可能发生了卡门步态运动。已有研究表明, 卡门运动的鱼能利用卡门涡街节省能量的消耗<sup>[32]</sup>, 而流速和障碍物直径对卡门涡街的大小和位置分布有影响, 虹鳟发生卡门步态运动时的流速为 3.5 BL/s, 可能原因是在虹鳟卡门步态的研究中采用 50 mm 直径的障碍物<sup>[31]</sup>, 而本研究是 32 mm 直径的障碍物, 不同障碍物直径形成了不同尺

度及位置分布的涡街, 导致了鱼产生的卡门步态所需的条件参数取值也不同。

除了顶流静止, 实验鱼更多的表现为顶流前进。水流经过障碍物根据水流条件的变化, 通常将其分为 4 个区间: 自由来流、柱前流动分离区、水流夹带区和卡门涡街区, 其中障碍物上游由远到近分别为自由来流和柱前流动分离区, 障碍物下游由近到远分别为水流夹带区和卡门涡街区<sup>[7]</sup>。当鱼在障碍物下游顶流前进时, 游泳路径可能穿过卡门涡街区和水流夹带区, 其运动步态也可能在卡门步态与夹带运动之间发生转换。通过分析鲢幼鱼在障碍物后方顶流前进时的摆尾频率、摆尾幅度、游泳速度、游泳加速度和运动步长等指标, 发现相较于自由来流, 鲢在障碍物下游摆尾频率、游泳速度、游泳加速度和运动步长较低 (3 和 5 BL/s)。运动指标的大小与鱼游泳能量的消耗有关, 鱼类较高的摆尾频率、摆尾幅度和游泳速度会导致更多的游泳能量消耗<sup>[33]</sup>。因此, 鲢在障碍物下游顶流前进时更能节省能量的消耗。自由来流经过障碍物后会出现明显的速度衰减, 因此 1 BL/s 工况下, 障碍物下游的水流夹带区流速可能低于鱼的感应流速, 鱼的活跃性降低, 导致鱼表现出接近静水条件下的游泳状态, 鲢在障碍物下游的摆尾频率、游泳速度和运动步长比无障碍物时更低。然而, 在 1 BL/s 的流速下摆尾幅度和游泳加速度与自由来流相比无显著性差异, 可能是少部分鲢在卡门涡街区完成了顶流前进运动, 并没有过渡到水流夹带区。

### 3.2 流速对鲢幼鱼游泳动力学的影响

自由来流中的流速对鱼类的游泳运动学的影响已有较多报道<sup>[16, 34-35]</sup>, 本研究也发现, 在自

由来流中, 鲢顶流静止时摆尾频率随流速的增加而增加, 摆尾幅度在各流速间没有显著性差异。鲢在障碍物下游顶流静止时, 随着流速的增大摆尾频率也增大。主要原因可能是随着流速的增加, 障碍物下游的涡脱频率也会增加, 鱼在涡街中为了维持稳定可能需要通过增大摆尾频率适应涡脱频率的增加<sup>[30]</sup>。鲢在障碍物下游顶流前进时, 不仅需要增大摆尾频率来维持稳定游泳, 还需要增大摆动幅度来产生更大的推力克服障碍物后方的复杂流场。鱼在有障碍物水流中游泳速度、游泳加速度和运动步长的变化可以反映出鱼响应复杂流场的游泳效率。本研究发现流速变化对鲢的游泳速度没有影响, 鲢顶流前进的速度一直维持在  $(8.05 \pm 4.95) \sim (9.57 \pm 3.72)$  cm/s, 而运动步长随着流速的增加而降低, 说明流速增加, 运动效率下降。摆尾频率的增加并没有提高鱼的运动速度, 反而减小了鱼游泳的距离。

单一障碍物可形成可控且周期性变化的卡门涡街, 在来流速度为 3 BL/s 时, 鱼可利用障碍物形成的卡门涡街找到节省运动能量消耗的水力藏匿场。合适的障碍物和流速组合可营造适宜鱼上溯的水流环境。实际鱼道中存在多个不同排列布置的障碍物, 形成的流场环境是复杂且无规律的, 因此研究鱼道特征流场中的鱼类上溯行为是今后开展的工作之一。

#### 参考文献 (References):

- [1] 曹文宣. 长江上游水梯级开发的水域生态修复问题[J]. 长江技术经济, 2019, 3(2): 5-10.
- Cao W X. Water ecological restoration in the cascade development of hydropower in the upper reaches of the Yangtze river[J]. Technology and Economy of Changjiang, 2019, 3(2): 5-10(in Chinese).
- [2] 蔡露, 张鹏, 侯轶群, 等. 我国过鱼设施建设需求、成果及存在的问题[J]. 生态学杂志, 2020, 39(1): 292-299.
- Cai L, Zhang P, Hou Y Q, *et al.* Demand, achievement and issues of fish passage facilities in China[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(1): 292-299(in Chinese).
- [3] 李广宁, 孙双科, 郭子琪, 等. 仿自然鱼道水力及过鱼性能物理模型试验[J]. 农业工程学报, 2019, 35(9): 147-154.
- Li G N, Sun S K, Guo Z Q, *et al.* Physical model test on hydraulic characteristics and fish passing performance of nature-like fishway[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2019, 35(9): 147-154(in Chinese).
- [4] Taylor M K, Cooke S J. Meta-analyses of the effects of river flow on fish movement and activity[J]. Environmental Reviews, 2012, 20(4): 211-219.
- [5] Webb P W. Entrainment by river chub *Nocomis microgogon* and smallmouth bass *Micropterus dolomieu* on cylinders[J]. The Journal of Experimental Biology, 1998, 201(16): 2403-2412.
- [6] Liao J C. Swimming in needlefish (*Belonidae*): Anguilliform locomotion with fins[J]. The Journal of Experimental Biology, 2002, 205(Pt 18): 2875-2884.
- [7] Liao J C. A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2007, 362(1487): 1973-1993.
- [8] Tritico H M, Cotel A J. The effects of turbulent eddies on the stability and critical swimming speed of creek chub (*Semotilus atromaculatus*)[J]. The Journal of Experimental Biology, 2010, 213(13): 2284-2293.
- [9] 蔡露, 金瑶, 潘磊, 等. 过鱼设施设计中的鱼类行为研究与问题[J]. 生态学杂志, 2018, 37(11): 3458-3466.
- Cai L, Jin Y, Pan L, *et al.* Issues on fish behaviors in the design of fish passage facilities[J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(11): 3458-3466(in Chinese).
- [10] Webb P W, Kostecki P T, Stevens E D. The effect of size and swimming speed on locomotor kinematics of rainbow trout[J]. Journal of Experimental Biology, 1984, 109(1): 77-95.
- [11] Cocherell S A, Cocherell D E, Jones G J, *et al.* Rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* energetic response to pulsed flows in the American River, California, assessed by electromyogram telemetry[J]. Environmental Biology of Fishes, 2011, 90(1): 29-41.
- [12] Pakkasmaa S, Piironen J. Water velocity shapes juvenile salmonids[J]. Evolutionary Ecology, 2000, 14(8): 721-730.
- [13] Haro A, Castro-Santos T, Noreika J, *et al.* Swimming performance of upstream migrant fishes in open-channel flow: a new approach to predicting passage through velocity barriers[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2004, 61(9): 1590-1601.
- [14] Santos J M, Silva A, Katopodis C, *et al.* Ecohydraulics of pool-type fishways: Getting past the barriers[J]. Ecological Engineering, 2012, 48: 38-50.
- [15] Castro-Santos T. Modeling the effect of varying swim speeds on fish passage through velocity barriers[J]. Transactions of the American Fisheries Society, 2006, 135(1): 10-18.



- 135(5): 1230-1237.
- [16] 柯森繁, 陈渴鑫, 罗佳, 等. 鲢顶流游泳速度与摆尾行为相关性分析[J]. 水产学报, 2017, 41(3): 401-406.  
Ke S F, Chen K X, Luo J, *et al.* Correlation analysis between upstream swimming speed and tail-beat behavior of *Hypophthalmichthys molitrix*[J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(3): 401-406(in Chinese).
- [17] Webb P W, Cotel A J. Assessing possible effects of fish-culture systems on fish swimming: the role of stability in turbulent flows[J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2011, 37(2): 297-305.
- [18] Carlson R L, Lauder G V. Living on the bottom: kinematics of benthic station - holding in darter fishes (Percidae: Etheostomatinae)[J]. *Journal of Morphology*, 2010, 271(1): 25-35.
- [19] Smith D L, Brannon E L, Odeh M. Response of juvenile rainbow trout to turbulence produced by prismatic shapes[J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2005, 134(3): 741-753.
- [20] Anwar S B, Cathcart K, Darakananda K, *et al.* The effects of steady swimming on fish escape performance[J]. *Journal of Comparative Physiology A*, 2016, 202(6): 425-433.
- [21] Muraoka K, Nakanishi S, Kayaba Y. Boulder arrangement on a rocky ramp fishway based on the swimming behavior of fish[J]. *Limnologia*, 2017, 62: 188-193.
- [22] 柯森繁, 高柱, 刘国勇, 等. 基于Matlab的鱼类游泳动力学分析[J]. *水生生物学报*, 2016, 40(5): 985-991.  
Ke S F, Gao Z, Liu G Y, *et al.* The analysis of fish swimming dynamics based on the Matlab[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2016, 40(5): 985-991(in Chinese).
- [23] Li G, Müller U K, Van Leeuwen J L, *et al.* Body dynamics and hydrodynamics of swimming fish larvae: a computational study[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2012, 215(Pt 22): 4015-4033.
- [24] Ke S F, Tu Z Y, Tan J J, *et al.* Effects of obstacles and flow velocity on locomotory behavior in juvenile, silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*[J]. *River Research and Applications*, 2021, 37(1): 91-99.
- [25] 白艳勤, 路波, 罗佳, 等. 草鱼、鲢和瓦氏黄颡鱼幼鱼感应流速的比较[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(8): 2085-2089.  
Bai Y Q, Lu B, Luo J, *et al.* Induction velocity of juvenile grass carp, silver carp, and darkbarbel catfish[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(8): 2085-2089(in Chinese).
- [26] 刘慧杰, 王从锋, 朱良康, 等. 鲢鳙幼鱼临界游泳速度的比较研究[J]. *水生态学杂志*, 2016, 37(4): 63-69.  
Liu H J, Wang C F, Zhu L K, *et al.* Comparative study of critical swimming speeds for juvenile silver and bighead carp[J]. *Journal of Hydroecology*, 2016, 37(4): 63-69(in Chinese).
- [27] Videler J J, Wardle C S. Fish swimming stride by stride: speed limits and endurance[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1991, 1(1): 23-40.
- [28] Pankanin G L, Kulińczak A, Berliński J. Investigations of Karman vortex street using flow visualization and image processing[J]. *Sensors and Actuators A: Physical*, 2007, 138(2): 366-375.
- [29] Liao J C, Beal D N, Lauder G V, *et al.* The Kármán gait: Novel body kinematics of rainbow trout swimming in a vortex street[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2003, 206(Pt 6): 1059-1073.
- [30] Liao J C. Neuromuscular control of trout swimming in a vortex street: Implications for energy economy during the Kármán gait[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2004, 207(Pt 20): 3495-3506.
- [31] Taguchi M, Liao J C. Rainbow trout consume less oxygen in turbulence: the energetics of swimming behaviors at different speeds[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(Pt 9): 1428-1436.
- [32] Liao J C, Akanyeti O. Fish swimming in a Kármán vortex street: Kinematics, sensory biology and energetics[J]. *Marine Technology Society Journal*, 2017, 51(5): 48-55.
- [33] Roche D G, Taylor M K, Binning S A, *et al.* Unsteady flow affects swimming energetics in a Labriform fish (*Cymatogaster aggregata*)[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(Pt 3): 414-422.
- [34] 袁喜, 涂志英, 韩京成, 等. 流速对鲫游泳行为和能量消耗影响的研究[J]. *水生态学杂志*, 2011, 32(4): 103-109.  
Yuan X, Tu Z Y, Han J C, *et al.* Effects of flow rate on swimming behavior and energy consumption of *Carassius auratus*[J]. *Journal of Hydroecology*, 2011, 32(4): 103-109(in Chinese).
- [35] 袁喜, 涂志英, 韩京成, 等. 流速对细鳞裂腹鱼游泳行为及能量消耗影响的研究[J]. *水生生物学报*, 2012, 36(2): 270-275.  
Yuan X, Tu Z Y, Han J C, *et al.* Effects of flow rate on swimming behavior and energy consumption of *Schizothorax chongi*[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, 36(2): 270-275(in Chinese).



## Effect of an obstacle on swimming kinematics in juvenile silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*

SHI Xiaotao<sup>1</sup>, JIANG Zewen<sup>1</sup>, TU Zhiying<sup>1</sup>, LUO Jinmei<sup>1</sup>,  
TAO Yu<sup>1</sup>, LEI Qingsong<sup>2</sup>, KE Senfan<sup>1\*</sup>

(1. Hubei International Science and Technology Cooperation Base of Fish Passage,  
Three Gorges University, Yichang 443002, China;

2. Pearl River Water Resources Research Institute, Guangzhou 510611, China)

**Abstract:** Weirs and dams affect the hydraulics and geomorphology of natural rivers, greatly modifying fish habitat, in some cases, creating barriers that prevent fish swimming upstream. Typical engineering methods to mitigate dam effects on movements of fish include fishway construction and riverbed reconfiguration. Among these measures, it is common to use obstacles to increase bed roughness and create microhabitat that slows flow velocity and helps fish ascend fishways. Obstacles create a complex flow environment in fishway. Understanding swimming behavior in complex flow environment is critical to improving the effectiveness of fishways. A stationary obstacle within a fish passage can be either beneficial or detrimental to fish depending on the direction and magnitude of flow velocity and the ability of the fish to maintain stability. Flow velocity in relation to energy expenditure is critical when considering the effect of obstacles on locomotory behavior. We also discovered how silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) alter their locomotory behavior in response to turbulent flow caused by varying flow velocities around obstacles. Silver carp is an important native commercial species in China. Silver carp tend to inhabit fast-flowing streams with structurally complex flow environments. No quantitative kinematic studies have described the locomotory behavior of silver carp in unsteady flow. In this study, the swimming kinematics of juvenile silver carp holding station and moving forward under obstacle conditions were analyzed at different flow velocities (1, 3 and 5 BL/s) (body length per second). Metrics used to quantify kinematics were tail-beat frequency, tail-beat amplitude, ground swimming speed, swimming acceleration, and ground stride. Compared to free stream swimming at flow velocity of 3 BL/s, silver carp holding station behind the obstacle showed a significant decrease in tail-beat frequency and significant increase in tail-beat amplitude; silver carp moving forward behind the obstacle showed a significant decrease in tail-beat frequency, ground swimming speed, swimming acceleration and ground stride, and significant increase in tail-beat amplitude. This result showed that the obstacle help fish to save energy at 3 BL/s. In the obstacle-placed currents, tail-beat frequency of the holding station behavior increased with flow velocity. Tail-beat frequency, tail-beat amplitude and swim acceleration of moving forward behavior increased with flow velocity, while ground stride decreased with flow velocity. At flow velocity of 3 BL/s, we found that silver carp held a preferential position from 5-30 cm downstream of an obstacle where fish might adopt Karmen gait, and residence time accounted for 92.5%. At flow velocity of 1 BL/s and 5 BL/s, silver carp did not hold an evident preferential position in the flume. Silver carp often swam close to the wall, and there was no obvious position preference. Our results indicate that a certain combination of obstacles and flow velocity will create flow refuge for fish. The results may provide important reference for fishway design.

**Key words:** juvenile silver carp *Hypophthalmichthys molitrix*; obstacle; holding station; moving forward; swimming kinematics

**Corresponding author:** KE Senfan. E-mail: 15926989126@163.com

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (51922065, 51679126); The Outstanding Young and Middle-Aged Scientific Innovation Team of Hubei Provincial Colleges and Universities (T201703)