流速对红鳍银鲫幼鱼游泳状态的影响

李 想 $^{\circ}$ 林小涛 $^{\circ}$ 宋波澜 $^{\circ}$ 李 丹 $^{\circ}$ 陈国柱 $^{\circ}$

- (① 暨南大学水生生物研究所 水体富营养化和赤潮防治广东省教育厅重点实验室 广州 510632;
 - ② 河北农业大学海洋学院水产科学系 秦皇岛 066003)

摘要:在 28% 水温下,采用特制的鱼类游泳行为测定装置,研究体重 (125.94 ± 13.87) g 的红鳍银鲫 (Barbodes schwanenfeldi) 幼鱼在 $0.0~\mathrm{m/s}$ (对照组) 和 $0.1~\mathrm{m/s}$ $0.3~\mathrm{m/s}$ $0.5~\mathrm{m/s}$ 3 种流速下的游泳行为。结果表明,从 $0.0~0.3~\mathrm{m/s}$ 允 红鳍银鲫幼鱼平均趋流率和摆尾频率均随着流速的增加而增大,而 $0.5~\mathrm{m/s}$ 组在 $90~\mathrm{min}$ 内随时间延长而下降。红鳍银鲫游泳状态明显受到所处流速的影响,在静水对照组以"逆流前进"和"顺流而下"为主,两者共占总观察时间的 98% 以上;各流速组均以逆流静止为主,且随着流速的增大,逆流静止所占时间比例从 45.8% 增加至 81.3%,而逆流前进所占时间比例由 24.1% 减至 5% 以下;逆流后退所占时间比例以 $0.1~\mathrm{m/s}$ 组最大,为 16.4%;顺流而下的比例随着流速增大先减小后增大 $3~\mathrm{cm}$ 个流速组依次为 13.7% 2.1% 和 10.9%。红鳍银鲫幼鱼的游泳速度 (V) 和摆尾频率 (TBF) 在逆流前进及逆流静止两种游泳状态下呈线性正相关,而在逆流后退和顺流而下两种状态下两者没有显著相关。

关键词: 流速;红鳍银鲫;游泳状态;趋流率;摆尾频率;游泳速度

中图分类号: Q958 \$965.199 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2010) 02-126-08

Effects of Water Velocities on Swimming Performances of Juvenile Tinfoil Barb Barbodes schwanenfeldi

LI Xiang[®] LIN Xiao-Tao^{®*} SONG Bo-Lan^{®®} LI Dan[®] CHEN Guo-Zhu[®]

- (① Institute of Hydrobiology Jinan University Key Laboratory for Eutrophication and Red-tide Control , Department of Education of Guangdong Province , Guangzhou 510623;
 - (2) Ocean College of Hebei Agricultural University Oinhuangdao 066003 China)

Abstract: Effects of water velocities (0,0.1,0.3 and 0.5 m/s) on swimming performances of juvenile tinfoil barb Barbodes schwanenfeldi, weighing 125.94 ± 13.87 g, were investigated at the water temperature of 28°C. Swimming behaviors of the fish were monitored continuously for 90 min by a video tape recorder, and the video data were analyzed by computer packages. The results indicated that rheotaxis frequencies and tail beat frequencies of juvenile tinfoil barb increased with increasing water velocities from 0 to 0.3 m/s, but decreased at 0.5 m/s. The time of swimming performances varied obviously at different water velocities. At 0 m/s, the fish kept moving for more than 98% of the experimental time, and at other three water velocities, the fish were in fixed positions against the current (FP) mainly. When the water velocities rose from 0.1 m/s to 0.5 m/s, the time of FP increased from 45.8% to 81.3%, but that of moving forward against the current (MF) decreased from 24.1% to 5% or less. The time of moving backward against the current (MB) reached the

第一作者介绍 李想 ,男 ,硕士研究生;研究方向∶养殖环境与动物生理生态学;E-mail∶lixiang830912@ 163. com。

基金项目 广东省科技计划项目(No. 2008 B020800011) 广东省海洋渔业科技推广专项项目(No. A200901H03);

^{*} 通讯作者 Æ-mail:tlinxt@jnu.edu.cn;

maximum at 0.1 m/s, accounting for about 16.4% of the experimental time. The time of downstream (DS) accounted for 13.7%, 2.1%, and 10.9% of the experimental time at water velocities of 0.1 m/s, 0.3 m/s and 0.5 m/s, respectively. Tail beat frequencies of the fish showed significantly positive relationship with swimming speeds in the MF and FP performances, but had no significant correlation with swimming speeds in DS and MB performances.

Key words: Water velocity; *Barbodes schwanenfeldi*; Swimming performance; Rheotaxis frequency; Tail beat frequency; Swimming speed

红鳍银鲫(Barbodes schwanenfeldi)原产印度尼西亚、泰国和马来西亚等地,为我国近年来引进的一种暖水性鱼类。其生性活泼好动,喜巡游,具有较高的观赏价值和食用价值,是开发前景广阔的淡水养殖新品种^[9]。本研究以红鳍银鲫幼鱼为实验对象,考察不同流速下的游泳状态及其对趋流率、摆尾频率及游泳速度的影响,探讨各参数之间的相互关系,以期为红鳍银鲫行为生态学的深入研究提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 实验鱼来源和暂养 研究于 2008 年 5 ~ 7 月在暨南大学水生生物研究所水生动物培养室进行。实验用鱼为广州市白云区嘉禾水产科学研究所自行人工繁殖和养殖的红鳍银鲫幼鱼。实验前在室内循环水养殖系统驯养 1 个月。驯养期间投喂锦峰牌杂食性鱼配合饲料(粗蛋白质 ≥ 39%、粗纤维 ≤ 5%、脂肪 ≥

3%、粗灰分 ≤15%),每天投喂 2次,日投饵量为鱼体重的 3% ~ 4%。暂养期间水温为 (28.0±1.0)℃;溶解氧保持在 6.2 mg O_2 /L以上;室内荧光灯照明,光照强度为(1200±100) lx,明暗周期为12L:12D。实验开始后改为连续光照。实验用鱼平均体质量(125.94±13.87) g,体长(15.56±0.57)cm。

1.2 实验装置及方法 采用自行设计的鱼类游泳行为和活动代谢同步测定装置(发明专利号:ZL200710026636.3)(图1)^[7]。该装置为可产生环形水流的圆筒状密封呼吸仪,容积72 L(r=31 cm,h=25 cm),在环形泳道底部左右两侧各设一条出水方向相反的喷水管,其单侧上有一排出水孔,出水孔喷水方向均向装置中心倾斜,且孔间距离从内环到外环逐渐变小,以使泳道中的流速保持相对均匀和稳定。由于本研究只观察游泳行为,故实验过程中装置不必密封。实验鱼置于环形通道中,在装置上方安装一台摄像机(索尼 HC20E),用以拍摄受试鱼的游泳行为。水流梯度通过装置中的水泵出水量调节,流速大小用水位流速计(澳大利亚Unidata,Starflow 6526C)测定。

本实验设定 0.1 m/s、0.3 m/s、0.5 m/s 3 个流速组和 1 个 0.0 m/s 静水对照组 ,实验过程中水温保持(28.0±1.0)℃。每个装置中放 1 尾受试鱼 ,每一流速条件设 12 个重复 ,受试鱼不重复使用 ,实验结束后测定其形态学指标。实验前让鱼禁食 48 h ,并在装置中微流水(0.009 m/s)适应 24 h。实验开始后持续拍摄受试鱼活动 90 min ,运用计算机图像分析法 ,分析实验所拍视频 ,获取相关数据。本研究把不同流速下鱼的游泳状态分为 4 种:逆流前进、逆

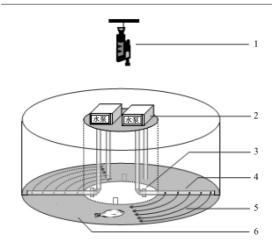


图 1 鱼类游泳行为测定装置
Fig. 1 The device for measuring swimming
behavior of fish

1:摄像机;2:水泵;3:水泵调节阀;4:水泵 喷水管;5:水流方向;6:环形泳道。

1 : Video tape recorder; 2 : Pump; 3 : Adjusting valve;

4: Spouting pipe; 5: Flow direction; 6: Ring-shaped swimming lane.

流静止、逆流后退和顺流而下,其中逆流静止是指受试鱼呈现相对静止状态,此间测定的瞬时游泳速度约为 0~0.005 m/s。采用动物行为分析系统(荷兰 Noldus ,EthoVision 3.0)分析不同游泳状态下实验鱼的瞬时游泳速度,再结合实验鱼所处的流速推算实际游泳速度。

1.3 计算公式及数据处理 除游泳状态外,采用4个参数来描述不同流速下鱼的游泳行为特征。①趋流率 F 指实验鱼逆流游泳次数占总观察次数的百分比, $F(%) = \sum n_i/N_j$,式中 n_i 指第 i (i = 1 ··· ,12) 尾实验鱼在观察期间逆流游泳的次数 N_j 指总的观察次数 (每 10 s 观察记录一次,以 10 min 为一个观察时间段)。测定静水对照组实验鱼"趋流率"时,设定第一次观察到的实验鱼的游泳方向即为"逆流"方向。②摆尾频率 TBF (Hz) = TBT/t ,TBT 是每尾鱼在被观察期间总的摆尾次数,t 为观察时间(s)。③各种游泳状态的时间比例 P(%) = t/T ,式中 t 是每尾鱼在被观察期间呈现某一游泳状态的时间(s),t 为总的观察时间(s)。

进或逆流静止 V = M + N; 逆流后退 V = M - N; 顺流而下 V = N - M,式中 M 是水流速度 N 是动物行为分析系统测定的实验鱼的瞬时游泳速度。

实验数据用 Microsoft Excel 2003 进行常规计算后 ,用 SPSS 12.0 进行统计分析。采用带有重复观察值的方差分析,并利用 Duncan 多重比较法比较各组的差异。统计数据均用平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD)表示,显著性水平采用 α = 0.05,若 P < 0.05,则表示有显著性差异。

2 结果与分析

流速对红鳍银鲫幼鱼趋流率和摆尾频率 的影响 不同流速条件下红鳍银鲫幼鱼的趋流 率、摆尾频率 90 min 内的变化见图 2。静水对 照组幼鱼无论是"趋流率"还是摆尾频率在90 min 内除少数时段外均变化不显著 (P > 0.05), 平均"趋流率"为52.3%,平均摆尾频率为1.41 Hz。0.1 m/s 流速条件下两个指标的时间变化 同样没有明显规律,在一定范围内波动,平均趋 流率为 86.2% ,平均摆尾频率 2.09 Hz。而在 0.3 m/s 流速条件下趋流率随时间呈逐渐上升 的趋势,摆尾频率在前30 min 内随时间显著升 高(P<0.05),之后保持在较高水平,均值为 4.95 Hz。0.5 m/s 组红鳍银鲫幼鱼趋流率一开 始就接近 100% ,但在 20 min 时段出现显著下 降(P < 0.05),之后稳定在90%左右(P > 0.05) 其摆尾频率在 10~60 min 时段随时间 显著下降(P<0.05),之后趋于稳定(P> 0.05)。

实验过程中同一时段不同流速组趋流率和 摆尾频率的变化情况:90 min 各时段 3 个流速组的趋流率和摆尾频率均显著高于静水对照组 (P < 0.05)。 $10 \sim 20$ min 时段 0.5 m/s 组趋流率显著高于其他流速组,但从 40 min 时段开始 0.3 m/s 组趋流率超过 0.5 m/s 组,并从 50 min 时段起显著高于其他流速组 (P < 0.05)。 实验过程中幼鱼摆尾频率具有相似的变化规律 0.5 m/s 组在 $10 \sim 20$ min 时段显著高于其他组 (P < 0.05),而从 30 min 时段开始 0.3 m/s 组的

摆尾频率依次显著高于 0.5 m/s 组、0.1 m/s 组和对照组(P < 0.05)。

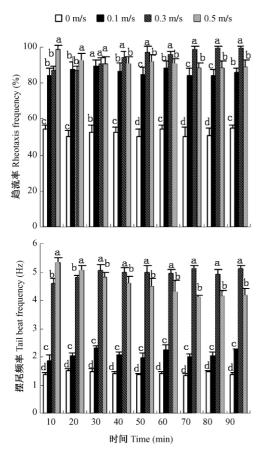


图 2 不同流速下红鳍银鲫幼鱼趋流率和 摆尾频率的时间变化

Fig. 2 The variations of rheotaxis frequency and tail beat frequency of juvenile

Barbodes schwanenfeldi at different water velocities 不同小写字母表示同一时段不同流速的趋流率或摆尾 频率有显著性差异 (P < 0.05)。

Different small letters meant significant difference at the 0. 05 level among different water velocities in the same period of time.

2.2 不同流速下各种游泳状态的时间比例不同流速下红鳍银鲫幼鱼呈现各种游泳状态的时间比例见图 3。在 90 min 的观察中,静水条件下,红鳍银鲫幼鱼存在"相对静止"、"逆流前进"和"顺流而下"3 种状态。3 种状态时间分布并不相同,整体上以"逆流前进"和"顺流而下"为主,两者共占总时间的 98% 以上,期间出

现一段时间的"相对静止"; 0.1 m/s 组红鳍银鲫幼鱼出现了 4 种游泳状态,总体上以逆流静止为主,保持在25.0%~64.0%的水平,其次为逆流前进,占总时间的15.0%~30.0%; 0.3 m/s 组4 种游泳状态均有出现,但与 0.1 m/s 组相比,逆流静止状态大幅上升,占 65.1%~85.0%,而逆流前进、逆流后退和顺流而下状态所占时间比例却明显下降(P<0.05),分别占7.8%~17.5%、4.6%~14.2%和1.2%~4.6%; 0.5 m/s 组整体上仍以相对静止为主,其中以 20~30 min 80~90 min 时段逆流静止比例最高,达 86%以上。但 0.5 m/s 组逆流前进仅出现在实验刚开始的 10 min 时段,且其比例低于 5%,而各时段顺流而下的比例明显高于 0.3 m/s 组。

整体上 随着流速的增大 ,逆流前进平均所占时间比例依次显著递减 ,分别为 0.0~m/s 组的 52.4%、0.1~m/s 组的 24.1%、0.3~m/s 组的 13.9% 和 0.5~m/s 组的 0.4% (P < 0.05);而逆流静止则呈现出相反的趋势 ,从 $0 \sim 0.3~m/s$ 随着流速增大 ,平均所占时间比例依次显著增加 (P < 0.05) ,分别为 0.6%、45.8% 和 76.5% ,而 0.5~m/s 组与 0.3~m/s 组无显著变化 ,为 81.3% (P > 0.05);逆流后退和顺流而下没有与前两者相似的变化规律 ,逆流后退在 3~0.1~1 m/s 组的 16.4% ,显著大于 0.3~1 m/s 组的 7.6% 和 0.5~1 m/s 组的 7.4% (P < 0.05) ,顺流而下的比例随流速增大先递减后增加 3~2、1%3 和 10.9% 。

2.3 各种游泳状态下的游泳速度和摆尾频率不同游泳状态下的游泳速度和摆尾频率见图 4。4 种游泳状态下 紅鳍银鲫幼鱼游泳速度均随着流速的增加而显著增加(P<0.05)。静水对照组的平均游泳速度为(3.36±0.34)cm/s。逆流前进时 0.5 m/s 组游泳速度为(57.58±0.96)cm/s,依次显著大于0.3 m/s 组的(40.05±5.00)cm/s 和 0.1 m/s 组的(18.23±2.82)cm/s(P<0.05)。逆流静止、逆流后退和顺流而下时也呈现同样的规律。整体上除了顺流而

下外,同一流速下不同游泳状态的游泳速度均

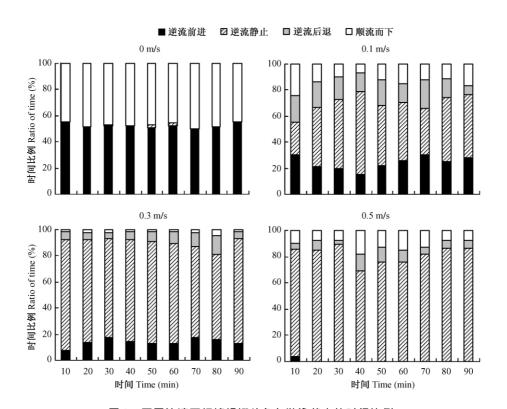


图 3 不同流速下红鳍银鲫幼鱼各游泳状态的时间比例

g. 3 Ratio of time about different swimming performances of juvenile

Barbodes schwanenfeldi at different water current

逆流前进:Moving forward against the current; 逆流静止:Fixed positions against the current; 逆流后退:Moving backward against the current; 顺流而下:Downstream.

呈现逆流前进依次大于逆流静止和逆流后退的 趋势。

在逆流前进和逆流静止两种游泳状态下,同一游泳状态各种流速下的摆尾频率均有随着流速的增加而增大的趋势。静水对照组的平均摆尾频率约为 1.43~Hz。逆流前进和逆流静止游泳状态均以 0.5~m/s 组的摆尾频率最高,分别为 5.29~Hz、4.81~Hz,显著大于 0.3~m/s 组的摆尾频率最高,分别为 5.29~Hz、4.81~Hz,显著大于 0.3~m/s 组和静水组 (P<0.05);逆流后退时 0.3~m/s 组的摆尾频率最高,约为 3.45~Hz,显著大于 0.1~m/s 组(P<0.05),但与 0.5~m/s 组无显著性差异 (P>0.05);顺流而下时以 0.3~m/s 组的摆尾频率最高,约为 2.24~Hz,与 0.5~m/s 组差异不显著 (P>0.05),但显著大于 0.1~m/s 组和静水组 (P<0.05)。整体上同一流速不同游泳状态下摆尾频率的比较,基本上呈现

逆流前进和逆流静止依次大于逆流后退和顺流 而下的趋势。

2.4 各种游泳状态下摆尾频率和游泳速度的关系 逆流前进和逆流静止两种游泳状态下,摆尾频率(TBF)和游泳速度(V)之间呈现显著的线性正相关(图 5),其回归方程分别为,逆流前进 $V=11.188\ TBF-8.320\ (R^2=0.878, n=18, P<0.05)$,逆流静止 $V=12.510\ TBF-17.270\ (R^2=0.838, n=18, P<0.05)$ 。在逆流后退和顺流而下状态下,摆尾频率和游泳速度之间没有显著的相关(P>0.05)。

3 讨论

3.1 流速对红鳍银鲫趋流行为和摆尾频率的 影响 生活在流水中的中上层鱼类大多具有趋 流性,它们倾向于对抗水流,能根据流速和流向

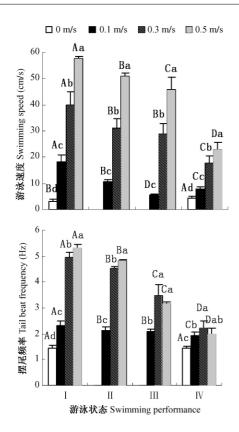


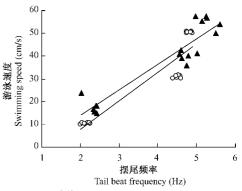
图 4 不同流速下幼鱼在各游泳状态中的游泳 速度和摆尾频率

Fig. 4 Swimming speed and tail beat frequency of juvenile *Barbodes schwanenfeldi* in different swimming performances under different water current

I:逆流前进; II:逆流静止; III:逆流后退; IV:顺流而下;不同小写字母表示相同游泳状态下,不同流速间的游泳速度或摆尾频率有显著性差异(P<0.05);不同大写字母表示相同流速不同游泳状态下的游泳速度或摆尾频率有显著性差异(P<0.05)。

I Moving forward against the current; II Fixed positions against the current; III: Moving backward against the current; IV: Downstream; Different small letters meant significant difference at the 0.05 level among different water velocities in the same swimming performance; Different capital letters meant significant difference among different swimming performances at the same water velocity at 0.05.

调整自身的游泳速度和方向,使其保持逆流游泳状态或停留在某一特定位置^[10]。本研究结果表明,红鳍银鲫在静水游泳活动时表现出随机而无特定的方向性。在 0.1 m/s 低流速下,



- ▲ 逆流前进 Moving forward against the current
- o 逆流静止 Fixed positions against the current

图 5 不同游泳状态下摆尾频率和游泳速度的关系

Fig. 5 The correlations between tail beat frequency and swimming speed

实验鱼便出现了明显的趋流现象,平均趋流率为86.2%。随着流速增加,幼鱼趋流率也不断增加,当流速为0.3 m/s 时趋流率达到最大值,接近 100%,反映了一般鱼类的趋流特性^[8,11-13]。在0.5 m/s 流速下,红鳍银鲫趋流率仅在实验初始阶段呈现最大值,随着时间延长反而低于0.3 m/s组,说明0.5 m/s的流速显然超过了幼鱼的耐流能力^[10,14],因此随着刺激时间的延长,其趋流率反而下降。

另一方面红鳍银鲫摆尾频率随着趋流率增加也相应增大,这是因为尾鳍是鱼类主要运动器官,随着流速和趋流率的增加,逆流游泳所需动力也相应增加,为此必须通过加大摆尾频率才能保持逆流状态。

3.2 不同流速下红鳍银鲫的游泳状态及其与其他关键游泳参数的关系 从图 3 中可以看出,红鳍银鲫幼鱼在各种流速下并不始终保持某一种游泳状态,而是呈现逆流前进、逆流静止、逆流后退和顺流而下 4 种游泳状态。但游泳过程中出现不同游泳状态以及以哪种状态为主与所处的流速有密切的关系。在 90 min 的观察中,静水条件下"逆流前进"和"顺流而下"的时间基本持平。而 0.1 m/s 条件下大部分时段出现 4 种状态,但多以相对静止为主,平均约

占 45.8%; 0.3 m/s 和 0.5 m/s 时游泳状态同 样以相对静止为主,分别约占 76.5% 和 81.3%。而逆流前进状态却呈现相反的态势, 由 0.1 m/s 流速组的平均 24.1% 下降到 0.3 m/s 的平均 13.9% ,0.5 m/s 流速条件下则除 刚开始外基本没有出现逆流前进状态。可见随 流速增大,幼鱼相对静止的时间增多,逆流前进 状态减少。而杂交鲟(Huso dauricus ♂× Acipenser schrenckii ♀)幼鱼呈现出不同的规律, 随着流速的增大其主要游泳状态逐渐由逆流前 进、逆流静止转为逆流后退,可见其相对于红鳍 银鲫具有较强的顶流能力,且较少出现调头转 向 即顺流而下的情况[8]。这种差异的产生可 能与不同鱼类遗传因素和栖息环境有关,与之 相应的还有两种鱼的形态结构也不相同。通 常,体型为纺锤形的鱼类其游泳能力较侧扁形 鱼类更强[10]。杂交鲟体呈细纺锤形,尾歪型, 尾柄细而有力,而红鳍银鲫体呈侧扁形,尾鳍正 尾型 尾柄较杂交鲟粗短 因此前者游泳能力更 强,但调头转向没有后者灵活。一般情况下,鱼 类能够承受的极限流速值(V)与其体长(BL) 相关,可用公式 $V = (2 \sim 3) BL$ 表示[10]。本研 究中所使用的红鳍银鲫幼鱼的体长为 15 cm 左 右 其极限流速值约为 30~45 cm/s。对于实验 设定的 0.1 m/s 低流速条件 ,红鳍银鲫幼鱼表 现出了一定的趋流性,可保持较长时间的逆流 前进状态。当流速增加到 0.3 m/s,可能此流 速仍处于红鳍银鲫极限流速范围内,因而整体 上仍以逆流静止为主,但逆流前进时间比例明 显减少。而 0.5 m/s 流速可能部分超出了实验 鱼的极限流速范围,虽然此条件下仍以逆流静 止为主,但逆流前进时间比例在流速组中最低, 且仅出现在实验刚开始的时候,而顺流而下的 时间比例却比 0.3 m/s 组增多。另一方面,高 流速下出现的顺流而下的原因应与低流速条件 有所不同:高流速下是因为耐受不住激流而改 变游泳方向,是被动的适应;静水条件下的"顺 流而下"则是完全随机的,与水流无关;而低流 速下的顺流而下是因为幼鱼对于此水流刺激还 不够敏感 趋流率没有达到最大值 游泳方向的

改变同样带有一定的随机性。相类似的情况还有逆流后退,高流速下幼鱼同样是由于耐受不住激流而出现后退,但没有改变游泳方向;而低流速下出现了更大比例的逆流后退,其原因与高流速下不同,可能是由于水流刺激不够,幼鱼逆流前进的意欲不强烈,时常出现"惰性",在不改变方向的前提下短暂性的"随波逐流",而后又逆流而上回到起初的位置,但其详细机制还有待进一步研究。

不同游泳状态下其对应的摆尾频率和游泳 速度也不同。同一流速下逆流前进时的游泳速 度都大干其他各种游泳状态,逆流静止时游泳 速度大干逆流后退、除 0.1 m/s 组外其他各流 速组逆流后退同样大于顺流而下。摆尾频率与 游泳速度变化类似。逆流游泳时,鱼类如要前 进 其游泳速度必然大于流速 ,所需游泳动力也 最大,所以必须通过加大摆尾频率来实现,故逆 流前进时的游泳速度和摆尾频率必然大干其他 游泳状态。在以往的研究中,鱼类的摆尾频率 与游泳速度大多呈线性相关[15-21],而本实验幼 鱼仅在逆流前进和逆流静止两种游泳状态下, 游泳速度和摆尾频率呈线性正相关,而在逆流 后退和顺流而下时两参数的相关关系不明显。 这种现象应与各自的实验装置和方法不同有 关。前人的实验多采用回形循环水槽设计不同 流速测定鱼类的游泳行为[17,19],实验过程中受 试鱼被限制在一定的区域 除逆流静止外 ,无法 长时间维持特定的一种游泳状态,并且未对游 泳状态进行细分。本文采用本实验室特制的环 形泳道装置,受试鱼在各种设定流速下能在相 对自由条件下长时间以各种状态进行游泳 ,因 而可以观察和测定不同游泳状态下的各种游泳 行为参数,并证实各种游泳参数之间的相互关 系还与其所处的游泳状态有关。

参 考 文 献

[1] Gregory T R, Wood C M. Individual variation and interrelationships between swimming performance, growth rate, and feeding in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Can J Fish Aquat Sci, 1998, 55 (7): 1583 – 1590.

- 2] Merino G E , Piedrahita R H , Conklin D E. Effect of water velocity on the growth of California halibut (Paralichthys californicus) juveniles. Aquaculture , 2007 , 271: 206-215.
- [3] 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. Journal of Fish Biology, 1998, 53: 366-376.
- [4] Reidy S P, Kerr S R, Nelson J A. Aerobic and anaerobic swimming performance of individual Atlantic cod. J Exp Biol, 2000, 203: 347 – 357.
- [5] Ogata H Y, Oku H. Effects of water velocity on growth performance of juvenile Japanese flounder *Paralichthys* olivaceus. Journal of the World Aquaculture Society, 2000, 31(2): 225-231.
- [6] Jobling M, Baardvik B M, Christiansen JS, et al. The effects of prolonged exercise training on growth performance and production parameters in fish. Aquaculture International, 1993, 1(2): 95-111.
- [7] 宋波澜,林小涛,王伟军,等.不同流速下红鳍银鲫趋流行为与耗氧率的变化.动物学报,2008,54(4):686-694.
- [8] 李丹,林小涛,李想,等.水流对杂交鲟幼鱼游泳行为的影响.淡水渔业,2008,38(6):46-51.
- [9] 李国文,林碧海,谢刚,等. 红鳍银鲫的人工繁殖技术. 淡水渔业,2005,35(2):55-56.
- [10] 何大仁. 鱼类行为学. 厦门: 厦门大学出版社,1998, 141-235.
- [11] Gerstner C L, Webb P W. The station-holding performance of the plaice *Pleuronectes platessa* on artificial substratum ripples. Can J Zool, 1998, 76 (2): 282 287.
- [12] Wilga C D , Lauder G V. Functional morphology of the pectoral fins in bamboo sharks , Chiloscyllium plagiosum: benthic vs. pelagic station-holding. Journal of

- Morphology, 2001, 249: 195 209.
- [13] 张硕,陈勇. 黑鲪幼鱼趋流性的初步研究. 上海水产 大学学报,2005,14(3):282-287.
- [14] 何大仁.俄国鱼类行为与感觉研究(I).台湾海峡, 1996,15(2):191-199.
- [15] Bainbridge R. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. Journal of Experimental Biology, 1958, 35: 109-133.
- [16] Brett J R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockehe salmon. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1964, 21: 1183 – 1226.
- [17] Webber D M, Boutilier R G, Kerr S R, et al. Caudal differential pressure as a predictor of swimming speed of cod (Gadus morhua). The Journal of Experimental Biology, 2001, 204: 3561-3570.
- [18] Svendsen J C, Skov J, Bildsoe M, et al. Intra-school positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions. Journal of Fish Biology, 2003, 62(4): 834 – 846.
- [19] Steinhausen M F, Steffensen J F, Andersen N G. Tail beat frequency as a predictor of swimming speed and oxygen consumption of saithe (*Pollachius virens*) and whiting (*Merlangius merlangus*) during forced swimming. Marine Biology , 2005 , 148: 197 - 204.
- [20] Yanase K, Eayrs S, Arimoto T. Influence of water temperature and fish length on the maximum swimming speed of sand flathead, *Platycephalus bassensis*: implications for trawl selectivity. Fisheries Research, 2007,84:180-188.
- [21] Ohlberger J, Staaks G, Holker F. Estimating the active metabolic rate (AMR) in fish based on tail beat frequency (TBF) and body mass. J Exp Zool Part A: Ecol Genet Physiol, 2007, 307(5): 296-300.