流れに定位しているニジマスの遊泳形状について^{*1}

平石 智 徳・山本勝太郎・梨本勝昭・佐藤 修

(1983 年 10 月 26 日受理)

Body Form of Rainbow Trout Swimming in the Steady Flow

Tomonori HIRAISHI,^{*2} Katsutaro YAMAMOTO,^{*2}Katsuaki NASHIMOTO,^{*2} and Osamu SATO^{*2}

This paper attempted to define the approximal function of the swimming form of the rainbow trout. Undulatory movements of the swimming fish staying at the same position in a steady flow were recorded by a 16 mm movie camera. Two axes were set up to measure the positions of the center of the cross-section. X-axis was in the direction of the steady flow. H-axis was in a direction perpendicular to the x-axis. The measured points were determined by x-coordinate. Mainly, the transformation of the spinal column was measured.

The amplitude was minimum near the posterior edge of the operculum, and increased in proportion to distance from that point, maximum at the tip of caudal fin. The function of the change of amplitude was indicated by the sum of two exponential functions. The approximal function could be indicated by the product of that function and the function of traveling wave.

魚の遊泳運動は、その遊泳速度の大きさから多くの研究者の関心を集めてきた。小型の魚の遊泳速度や遊泳能力については BLAXTER,¹⁾ BAINBRIDGE,^{2,3)} WEBB^{4,5)} らの報告がある。一方では、遊泳運動の力学的考察が GRAY⁶⁾ らによって始められた。これらの研究では、推進力発生機構に関しての多くの理論的説明がなされている。LIGHTHILL^{7,8)} は「細長い物体の理論」を用いたり、運動量の積分などを利用したりして推力の大きさを推定している。また、SIEKMANN⁹⁾ は「二次元の薄翼理論」を用いて解析を試みている。この他に WU,¹⁰⁾ CHOPRA¹¹⁾ などによる理論的な解明もされている。また、実際に魚を用いて測定した実験は BAINBRIDGE¹²⁾ により行なわれ、鰓蓋骨後端付近がもっとも動きの少ないことや、推力の大部分は尾部の動きによって生じることを報告している。

しかし、上記のような魚の推進力の発生理論を適用するための魚の運動形状を表わす式については、いまだに十分明らかにはされていない。そこで本研究では、魚の運動形状を代表するものとして魚体の体軸の動きに注目し、この運動を近似式で表わすことを試みた。

遊泳運動の表示法

本研究では LIGHTHILL⁷⁾ の推力理論をもとに魚の遊泳運動の近似式を考えた。この理論では魚の遊泳運動を表

わす式として次式が示されている。

$$h(x, t) = f(x)g\left(t - \frac{x}{c}\right) \quad (1)$$

$h(x, t)$ は魚体の断面の進行方向と垂直な方向への変位であり、 x は魚の進行方向と反対に沿った吻端からの距離、 t は時間、 c は進行波の位相速度である。

魚体の断面を楕円と考えれば、断面の面積中心が体軸上にくることから、遊泳運動を表わすには体軸の左右の動きで表わすのが適当であると考えられる。したがって、本研究では h を任意の体軸上の変位とし、(1) 式の右辺の二つの関数 $f(x)$ 、 $g(x, t)$ に適合する関数を実験式として求めることにした。

遊泳時の魚の体軸上の各部位は進行方向と垂直な方向に振動運動をしており、その振動運動の振幅は頭から尾部に向かって次第に増大している。これより、 $g(x, t)$ は各部位の振動を表わす式として次式を用いることにした。

$$\begin{aligned} g(x, t) &= \cos\left\{\frac{2\pi}{T}\left(t - \frac{x}{c}\right)\right\} \\ &= \cos\left\{2\pi\left(f \cdot t - \frac{x}{\lambda}\right)\right\} \end{aligned} \quad (2)$$

f は振動数、 λ は進行波の波長である。

また、 $f(x)$ は体軸変位の曲線群の包絡線で表わすことにし、各部位の振幅から近似関数を選ぶことにした。

^{*1} 本報の要旨は昭和 55 年度、日本水産学会秋季大会において発表した。

^{*2} 北海道大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Minato, Hakodate 041, Japan).

材料および方法

魚の遊泳運動を調べるには、魚が水中を自由に泳いでいる状態を観測することが望ましい。しかし、この方法では魚が常に一定方向に定速で泳ぐ状態を得ることや、魚体に関する座標軸を設定することが困難である。したがって、本研究では一様な流水中に魚を泳がせ、魚が流れの中で定位している時の遊泳運動を観測することにした。この方法では魚を定常状態で運動させることが容易であり、流れの方向を一つの軸とする座標系を設定することができる。

実験装置の概略を Fig. 1 に示した。大型の水車式回流水槽（水深120 cm, 幅 200 cm, 直線流路 1500 cm）の測定部の中央の表層に観測用の水路を設置した。水路の全長は 76 cm, 高さ 25 cm, 幅 25 cm である。水路の後方には流速を測定するために電流流速計を取り付けた。実験には紡錘形の魚体で、入手しやすいことからニジマス *Salmo gairdnerii iridens* を用い、本研究では体長 13.6 cm, 18.0 cm, 21.7 cm, 26.0 cm の4匹を使用した。実験は水路内に魚を入れて水路に慣れるまで 4~5 分間放置した後に流れを与えた。速度は耐久速度と呼ばれている体長 BL の 2~3 倍の範囲内で段階的に上昇させた。測定はそれぞれの流速で魚が定常的な運動を開始してから行なった。そして、この運動は、水路上部の 16 mm カメラを用いて毎秒 53.5 コマの撮影速度で約 2~3 分間記録した。測定後、魚体の全長、体長、頭長、体高を計測した。なお、実験中の水温は 9.0°C であった。

Fig. 1. Schematic illustration of experimental apparatus for recording the body movement of fish.

1, circular tank; 2, water channel; 3, screen of net; 4, observation box; 5, current meter; 6, 16 mm movie camera.

Fig. 2. Measured points to determine the body axis of fish. V , direction of the steady flow; a, b , measured point; ΔX , length dividing the body axis into smaller section.

フィルムに記録された魚の運動形状は万能投影機を使用して次の方法で解析を行なった。Fig. 2 に示したように流れの方向に X 軸をとり、魚体の吻端を X 軸の原点とした。この X 軸と直角方向に h 軸をとり、フィルム画面上の任意の一点を定めて h 軸の原点とした。計測は画面上の一定距離 ΔX を定め、吻端から X 軸方向に魚体長を 8 もしくは 9 等分する位置での h 軸と魚体の外郭線との交点 a, b を測定し、その中点を体軸の位置とした。同時に尾びれの先端位置も計測した。また、尾びれの上部和下部の運動は位相のずれを生ずる時があるが、この時には両者の先端位置を計測し、その中点を尾びれの先端位置とした。なお、撮影したフィルムは 1 コマ置きに解析をした。

結果および考察

魚の遊泳運動に関する長さは、ここでは次のように、すべて体長 BL の倍数で表わすことにした。

$$H = \frac{h}{BL} : \text{変位}$$

$$X = \frac{x}{BL} : \text{吻端からの距離}$$

$$V (1/\text{sec}) = \frac{v}{BL} : \text{遊泳速度}$$

$$C (1/\text{sec}) = \frac{c}{BL} : \text{位相速度}$$

$$L = \frac{\lambda}{BL} : \text{波長}$$

体軸の運動 魚体の各位置における体軸の運動を整理し、体長 BL 26.0 cm の魚について遊泳速度別に求め、Fig. 3~Fig. 5 に示した。なお、遊泳速度 v は 45.5 cm/sec, 53.5 cm/sec, 61.4 cm/sec である。縦軸は変位 H で横軸は時間 t である。 $X=0$ が吻端で、 $X=1$ 近傍が尾柄部である。ただし、尾びれの先端については、魚の長さが有限であり、遊泳運動中には体を屈曲させて泳ぐため、吻端から進行方向に沿っての距離 X の位置が一定の値をとらない。また、尾びれの上縁と下縁の運動の位相が異なるために、中点を求めるための h 軸が定まらない。フィルム画面上の画像では尾びれの上縁、下縁は区別することはできなかった。したがって、ここでは両者の位置だけを計測した。

Fig. 3~Fig. 5 から、体軸は吻端から一定距離の位置では一定の振動運動をしていることが分かる。各波形は位相が違っているが、連続する2つの体軸位置での位相

Fig. 3. Lateral movement of various measured points of the body axis for rainbow trout 26 cm, swimming at 45.5 cm/sec. X -value is the distance from snout, and expressed non-dimensionally by multiple of body length.

Fig. 4. Lateral movement of various measured points of the body axis for rainbow trout 26 cm, swimming at 53.5 cm/sec.

Fig. 5. Lateral movement of various measured points of the body axis for rainbow trout 26 cm, swimming at 61.4 cm/sec.

のずれはほとんど同一である。また、遊泳速度が速くなるにつれて各波形の位相差が減少し、周期も同様に減少していることが分かる。振動の振幅は、 $X=0.25$ 近傍がもっとも小さく、この位置から離れるにつれて次第に増加し、尾柄部で最大となっている。

また、魚体の各位置における体軸の運動を体長別にとらえ Fig. 6~Fig. 8 に示した。上記の傾向は体長が違ってても同一であった。

したがって、遊泳運動を表わす近似式 (1) における関数 $g(x, t)$ は、

$$g(x, t) = \cos \left\{ 2\pi \left(f \cdot t - \frac{x}{\lambda} \right) \right\} \\ = \cos \left\{ 2\pi \left(f \cdot t - \frac{X}{L} \right) \right\} \quad (3)$$

で近似しても良いと考えられる。

Fig. 6. Lateral movement of various measured points of the body axis for rainbow trout 13.6 cm, swimming at 45.6 cm/sec.

Fig. 7. Lateral movement of various measured points of the body axis for rainbow trout 18.0 cm, swimming at 54.5 cm/sec.

Fig. 8. Lateral movement of various measured points of the body axis for rainbow trout 21.7 cm, swimming at 44.5 cm/sec.

Fig. 9. Relation between frequency of tail beat and swimming speed expressed non-dimensionally as body length per second.

振動数・位相速度・波長 Fig. 9~Fig. 11 には、遊泳速度と振動数、位相速度、および波長との関係を示した。

振動数 f および位相速度 C は遊泳速度 V に比例していることがわかる。また、波長 L は遊泳速度 V が変化

Fig. 10. Relation between phase speed and swimming speed. Both speeds are expressed non-dimensionally as body length per sec.

Fig. 11. Relation between wave length and swimming speed. Length and speed are expressed non-dimensionally by multiple of body length.

しても大きな変動をしていないことが分かる。 f , C , L の三者の間には次の関係式が成立する。

$$C = f \cdot L \quad (4)$$

実験では C と f とを測定し, (4) 式を用いて L を求めた。したがって各々の関係式は次のようになった。

$$f = 1.03 + 0.97V \quad (5)$$

$$C = 1.20 + 0.91V \quad (6)$$

$$L = \frac{C}{f} = \frac{1.20 + 0.91V}{1.03 + 0.97V} \quad (7)$$

ここで耐久速度 $2 \sim 3 \text{ BL/sec}$ での L を (7) 式より計算すると, $V=2$ で $L=1.01$, $V=3$ で $L=0.99$ となる。このことから, 耐久速度の範囲では $L=1$, つまり, 進行波の波長は体長と等しいと考えても良いであろう。

したがって (3) 式は

$$g(X, t) = \cos [2\pi \{ (1.03 + 0.97V)t - X \}] \quad (8)$$

と表わすことができる。

包絡線 遊泳運動の近似式での関数 $f(x)$ を求めるために, 魚体の体軸の吻端からの距離 X と, その位置での体軸の振幅 H との関係を求めた。吻端からの距離 X と振幅 H の関係を魚の大きさ別に描き, Fig. 12 に示した。

これらの図から, 振幅は遊泳速度が変化しても同一個体については大きな違いがないことが分かる。したがって, 実験範囲内での遊泳速度では体長と遊泳速度が違っても, ほぼ同じ遊泳運動形状を呈していると考えられる。振幅は4種の体長に共通して $X=0.25$ 近傍で最小であり, この位置から離れるにつれて増加している。また, $X=1.0$ 近傍では, ほぼ 0.10 に相当している。

X が 0.25 前後の値となる点は, 実験魚ではほぼ鰓蓋

Fig. 12. Distribution of amplitude of the body axis along the distance from snout. Length is expressed non-dimensionally by multiple of body length.

A, body length: 13.6 cm; B, body length: 18.0 cm; C, body length: 21.7 cm; D, body length: 26.0 cm.

骨の後端付近に相当する。これは、BAINBRIDGE¹²⁾ がウグイやコイの運動の解析で報告している位置とほぼ同一である。このように、魚種が違っても魚体の構造的に同じ位置に運動の最小点があることは注目してよい。このことが魚体の推進運動とどのような関係があるかは、今後力学的にも解析してゆく必要がある。

各体長とも体軸の位置 X と振幅との関係は

$$F(X) = ae^{bx} + ce^{dx} \quad (9)$$

で表わすことにし、次のように求めた。

魚の推進力は、Fig. 12 に示したような振幅の大きさの違いからも、主として尾部の振動によって発生していると考えられる。また、振幅の分布状態から $X=0.5$ 以上の部分では $X=0.5$ 以下の部分の影響が微小であると仮定し、二つの部分に分けて ae^{bx} と ce^{dx} を求めることにした。まず、 $X=0.5$ 以上での振幅値を用いて ce^{dx} を求めた。次に、この ce^{dx} の $X=0.2$ 以下の部分、つまり、頭部での測定点における値を計算し、この値をその位置での振幅値から差し引いた。この差し引かれた値を用いて ae^{bx} を求めた。ここで、頭部と $X=0.5$ 以上の部分とに分けて関数を求めたことから、(9) 式の係数の変動を表わすパラメーターとして、体長 BL に対する頭長 HL の比の値 α 、

$$\alpha = \frac{HL}{BL} \quad (10)$$

を用いることにした。 α と係数 a, b, c, d との関係を Fig. 13 に示した。

a, b は α との相関がかなり高いことが分かる。 c, d は a, b ほどの相関はみられないが、 α が増加するにつれて c は増加し、 d は減少する傾向がみられる。

a, b と α との相関が高いのは、魚体の頭部がほとんど骨組織であり、この部分は剛体運動と同じであるからと考えられる。また、 c, d と α との相関が低いのは、魚体の頭部を除いた部分は頭部とは違った柔軟な筋肉などの組織であり、 $X=0.5$ 以上の測定値から ce^{dx} を求めたことによると考えられる。それゆえに、 c, d の変動を表わすには、尾部に関係した要素、例えば最大断面積、肥満度、最大体幅などが必要であると考えられるが、本研究ではこれらの要素まで計測をしなかったため、 α のような相関の高いパラメーターを決定することはできなかった。したがって、ここでは便宜的に c, d も α の関数として取り扱うことにした。各々の関係式は次のようになった。

$$a = -0.06 + 0.35\alpha \quad (11)$$

$$b = 14.5 - 82.6\alpha \quad (12)$$

$$c = -0.01 + 0.07\alpha \quad (13)$$

$$d = 4.68 - 7.66\alpha \quad (14)$$

近似式 (8) および (9), (11)~(14) 式を用いて、遊泳運動形状の近似式は次のように示すことができる。

$$H(X, t) = F(X) \cdot \cos \{2\pi(f \cdot t - X)\} \quad (15)$$

$$F(X) = ae^{bx} + ce^{dx}$$

4 種の実験結果の中で、体長が 21.7 cm と 26.0 cm の 2 種で、遊泳速度 V が $2 BL/sec$ 前後のものについて

Fig. 13. Relation between the regression coefficients a, b, c, d and the head length over body length (HL/BL).

Fig. 14. Comparison between the measured value (full line) of the body axis and the calculated value (dotted line) by the approximal function. Length is expressed non-dimensionally by multiple of body length.
A, body length: 21.7 cm, swimming speed: 44.5 cm/sec; B, body length: 26.0 cm, swimming speed: 53.5 cm/sec.

の、計測値と (15) 式での計算値とを Fig. 14 に示した。

2 種の体長とも、尾びれの部分をのぞいては、計測値と計算値とは良く一致しているのが分かる。尾びれの部分については、魚体の長さが有限であるために尾びれの先端の X の値が変動し、包絡線の方程式を求める時に実験値として代入できなかったためであると考えられる。しかし、近似式の計算値と計測値との違いは、他の部分と比べても大きな差異はない。したがって (15) 式の近似式で魚体の遊泳運動形状を代表できるものと考えられる。ただし、体長 21.7 cm の $t=0$ の時、および体長 26.0 cm の $t=0.11$ の時の尾部の計測値と (15) 式での計算値との違いをみると、計測値の尾部の形状から考えて魚体長以上の部分の軌跡は、計算値のように単調に増加するとは考えられない。したがって、近似式における

包絡線の関数はさらに改良を加える必要があると考えられる。

Fig. 12 に示したように各部位の振幅は尾部に近づくにつれて次第に増大している。しかし、魚体長に制限がある限り、振幅はある限界値を越えることはない。また、変位 h を (1) 式で表わした時の Lighthill⁷⁾ の理論における効率 η の考察では、尾びれの先端での振幅の傾斜 $f'(l)$ は $f'(l)=0$ が最良とされている。これらのことから $F(X)$ は、頭から尾部にかけてしだいに増加し、かつ漸近線のある関数が適当であると考えられる。このように関数として $\tanh(x)$, $\arctan(x)$ などが挙げられる。しかし、これらの関数を決定するためには、漸近線近くの運動、特に尾びれの動きについて詳細な計測が必要である。本実験では、画像の計測装置やフィルムの解像度の制約から尾びれの運動状態を詳細に計測できなかった

が、今後これらを解決してより正確な近似式を求めて行く所存である。

文 献

- 1) J. H. R. BLAXTER: *F.A.O. Fisheries Reports*, **62**, 69-100 (1967).
- 2) R. BAINBRIDGE: *J. Exp. Biol.*, **35**, 109-133 (1958).
- 3) R. BAINBRIDGE: *J. Exp. Biol.*, **37**, 129-153 (1960).
- 4) P. W. WEBB: *J. Exp. Biol.*, **55**, 489-520 (1971).
- 5) P. W. WEBB: *J. Exp. Biol.*, **55**, 521-540 (1971).
- 6) J. GRAY: *J. Exp. Biol.*, **10**, 391-400 (1933).
- 7) M. J. LIGHTHILL: *J. Fluid Mech.*, **9**, 305-317 (1960).
- 8) M. J. LIGHTHILL: *Proc. R. Soc. Lond., B*, **179**, 125-138 (1971).
- 9) J. SIEKMANN: *Ing. Arch.*, **31**, 214-228 (1962).
- 10) T. Y. WU: *J. Fluid Mech.*, **10**, 321-344 (1961).
- 11) M. G. CHOPRA: *J. Fluid Mech.*, **64**, 375-391 (1974).
- 12) R. BAINBRIDGE: *J. Exp. Biol.*, **40**, 23-56 (1963).