

文章编号:1001-4888(2023)04-0483-13

基于图像处理的蝌蚪匀速直线游泳运动分析^{*}

虞浩¹, 蒋根瑞¹, 陈军校², 吕军朋¹, 王思莹¹

(1. 武汉理工大学 新材料力学理论与应用湖北省重点实验室, 湖北武汉 430070; 2. 四川安捷创科技有限公司, 四川成都 610000)

摘要: 蝌蚪作为两栖类动物变态发育的水生幼体, 针对其生物特性的研究较多, 但对其行为运动的关注一直较少。作为典型的非流线型游泳动物代表, 蝌蚪游泳行为的运动特征和力学机制对相关仿生应用有重要参考意义。本文利用高速摄影技术记录了不同大小和速度的蝌蚪游泳过程, 通过图像处理分析游动过程中蝌蚪身体形态的变化, 得到了蝌蚪头部偏转角度和尾部摆动频率、变形波长等运动特征参数, 并归纳总结了各运动参数随体型、速度等因素的变化规律。根据蝌蚪的身体形态和运动特征, 提出了头部转动与尾部摆动二分量组合的游泳运动描述公式, 并基于实验数据拟合得到了表征参数, 在此基础上对蝌蚪游泳时的流场和力学特性进行了计算分析。研究结果表明: 蝌蚪具有可与鱼类相比的游泳能力; 中小蝌蚪偏向于相对高频、头部大幅偏转的运动模式, 大蝌蚪偏向于相对低频、头部小幅偏转的运动模式; 随着相对游泳速度的增加, 蝌蚪摆动频率、头部偏转角、尾部摆幅和波长均呈增加趋势; 蝌蚪头部偏转的幅值与尾部摆动的频率、幅值呈正相关关系。

关键词: 蝌蚪; 游泳行为; 运动特征

中图分类号: O352; Q66

文献标识码: A

DOI: 10.7520/1001-4888-22-210

0 引言

经历漫长的自然选择, 水生动物发展了各式各样的优秀运动能力。对水生动物运动的研究可为水下仿生机器人等结构的外形和机械设计提供参考, 因此一直是科研界的热门方向之一。其中各种鱼类因其高机动性、高效率、低能耗的游泳能力一直是仿生应用争相模仿的对象^[1-6]。而蝌蚪作为两栖类动物变态发育的水生幼体, 具有钝体头部和尖细尾部的非流线型形态, 游动时头部和尾巴均横向高频、大幅摆动的运动特征, 容易让人以为其不具备好的游泳能力^[7-8], 导致针对蝌蚪游泳运动模式和力学机制的研究一直不多。

20世纪, Wassersug等^[9-11]对不同蝌蚪的体型特征和运动特性做了实验观测, 基于观测结果他们认为蝌蚪实际上具备优秀的游泳能力, 但是其游动过程中头部的大幅横向偏转会带来额外的阻力, 对其游动无益; 同时他们还认为蝌蚪细小的尾尖对游泳的贡献也极其有限。

Liu等^[12-13]通过数值模拟的手段先后采用二维和三维模型对蝌蚪运动进行了研究, 他们的计算结果表明, 蝌蚪有着不输于硬骨鱼类的游泳能力, 且其独特的运动形式与体型是匹配的; 如果将蝌蚪的运动模式用在鱼类模型上或者将鱼类游泳模式运用到蝌蚪身上, 都会出现阻力增大、效率降低的结果。与前人^[9-11]结论不同的是, Liu等^[12-13]的仿真计算结果显示蝌蚪头部的横向摆动会在其头部附近形成特殊的三维流场结构, 产生“吸引”的效果, 从而有效增加游动效率。后来, Azizi等^[14]通过肌电信号测量

* 收稿日期: 2022-08-29; 修回日期: 2023-03-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(51922065); 武汉理工大学国家级大学生创新创业训练计划(S202110497136)

通信作者: 王思莹(1983—), 女, 博士, 教授。研究方向为生物流体力学。Email: sywang@whut.edu.cn

实验验证了蝌蚪头部摆动有益于其游动的结论。Liu 等^[12-13]的计算仿真结果还显示,对蝌蚪游泳运动贡献最大的是尾巴中段,尾尖发挥的作用很小。Van 等^[15]利用手术控制蝌蚪尾巴长度以及尾鳍宽度来探究尾巴对蝌蚪游泳能力的影响,发现在切除大概 30% 以下的尾巴长度或宽度时,蝌蚪的游泳能力几乎不受影响。Hoff 等^[16]的肌电信号测量结果也确认了蝌蚪尾尖对其游泳效果的贡献很小。

随着计算机技术和计算流体力学的高速发展,近些年一些研究者开始采用数值模拟的方法对蝌蚪运动模式和力学机制开展进一步探索分析。丁一宸^[17]采用浸润边界法和格子-玻尔兹曼法对复杂流场环境中的蝌蚪游泳行为进行模拟,研究了障碍物、壁面、波数、振幅、频率和尾部长度等参数对其游泳效率的影响。袁昊天^[18]对蝌蚪在半圆柱尾迹卡门涡街中的运动模式进行数值模拟,分析了来流速度、圆柱位置和波动频率等因素对蝌蚪力学特性的影响规律,发现蝌蚪在卡门涡街流场中以躲避模式游动时最节能,以破坏模式游动时获得的推进力最大。Li 等^[19]针对单个和两个并排蝌蚪在流场中的游泳运动及尾涡特性进行了仿真分析,结果表明与鱼类群游时的节能效果不同,蝌蚪群游时展现出来的动力学优势并不明显。总体而言,目前针对蝌蚪游泳模式和力学机制的研究工作仍然较少,相关成果有待进一步发展补充。

为了进一步了解蝌蚪的运动模式,本文通过实验观测了不同大小的蝌蚪以不同速度游动时的形态变化,根据观察结果将蝌蚪运动分解为身体转动和尾部摆动两个组分,并基于实验数据拟合了两个运动分量的表达公式和特征参数,归纳总结了参数间的相关关系,以便为后期进一步数值仿真和理论分析研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验用蝌蚪

本文实验采用 35 只花狭口蛙指名亚种(*Kaloula pulchra pulchra* Gray)蝌蚪为研究对象,所有蝌蚪均取自深圳某池塘。如图 1 所示,将蝌蚪水平放置,定义蝌蚪头端至尾部始端的水平距离为身体长度 L_b 、两眼之间的距离为身体宽度 W_b 、尾部始端至尾尖的水平直线长度为尾巴长度 L_t 。考虑到蝌蚪尾巴细薄,其质量占比较少,本文忽略了尾部对质心位置的影响,并假设蝌蚪各处密度均匀,将蝌蚪身体主体的中心位置近似定义为质心位置。根据蝌蚪体型大小和运动形态的区别,把蝌蚪分成 3 组。其中小蝌蚪 10 只,体长 L_b 小于 7mm; 中等大小的蝌蚪 15 只,体长为(7~12)mm; 大蝌蚪 10 只,身体长度大于 12mm,且已经分化出后腿。由于游泳过程中,蝌蚪后腿处于头部绕流形成的静水区域,对流体作用力的影响有限,因此本文实验对蝌蚪的运动描述忽略了后腿的影响。

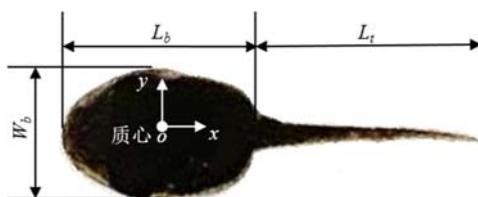


图 1 蝌蚪的特征尺寸和质心位置定义

Fig. 1 Definition of characteristic lengths and centroid position of tadpoles

1.2 实验方案和图像分析

实验前将所有蝌蚪置于长 320mm、宽 180mm、水深 30mm 的容器中驯养 4h 以适应实验环境。如图 2 所示,蝌蚪运动观测实验在长 180mm、宽 120mm、水深 20mm 的敞口容器中进行。容器中间放置 1 元和 1 角硬币作为尺度参考。每组实验中,取 5 只大小相当的蝌蚪置于容器中,录制其随机发生的游泳运动视频。采用自然光照明,相机从顶部进行拍摄。相机为 iPhone 11 手机后置摄像头,采用高速摄影模式,分辨率为 1792 pixel × 828 pixel, 拍摄频率为每秒 240 帧, 每一段运动视频拍摄时长为 1s 左右。实验共拍摄视频 200 余段,视频文件为 MOV 格式。由于蝌蚪运动随机性较强,本文仅选取近似匀速直线运动且周围无其他蝌蚪干扰的游泳过程开展分析。综合考虑运动过程的完整性、蝌蚪个体之间的干扰、有效时长等因素,本文总共对符合要求的 123 节单个蝌蚪的游泳过程(小蝌蚪 34 节,中等蝌蚪 80

节, 大蝌蚪 9 节)进行了运动分析。

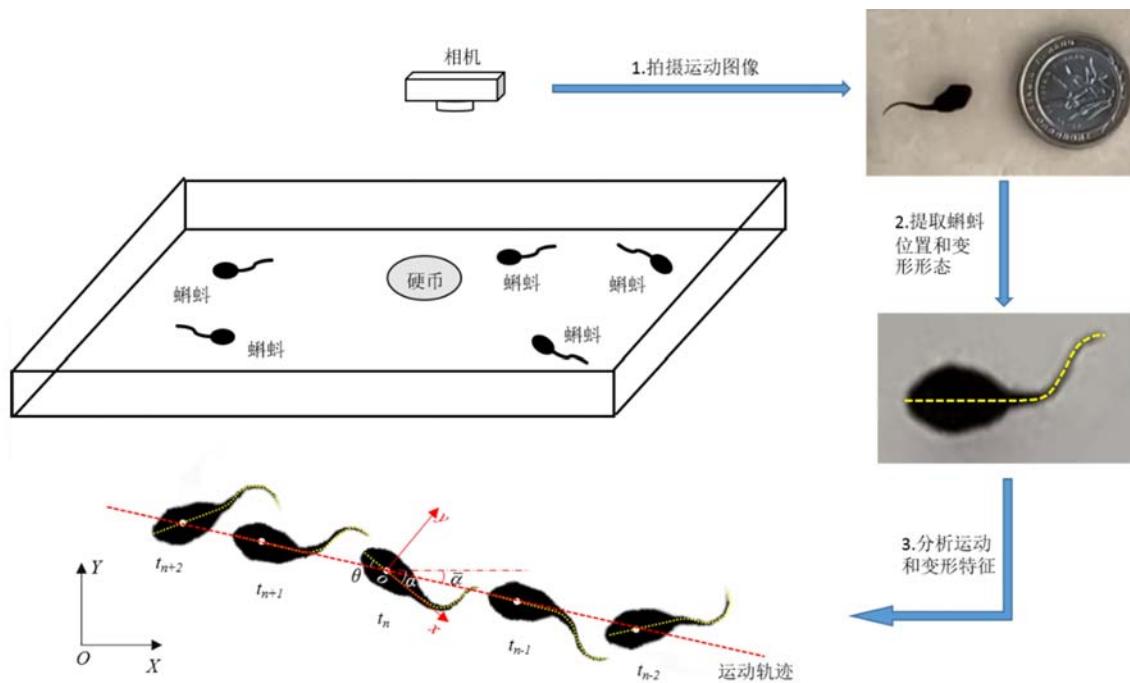


图 2 蝌蚪运动实验设置和图像分析示意图

Fig. 2 Experiment set-up and image analysis of tadpole swimming process

图 2 展示了蝌蚪运动实验观测和图像分析的过程。本文采用“格式工厂”将相机拍摄的原始视频转化成 AVI 格式, 然后采用“VIDEO TO PICTURE”软件将视频转化成一系列按时间顺序排列的图片, 再采用开源图像处理软件“Image-Pro Plus”分析系列图像, 提取各个时刻蝌蚪所处的位置和体干线形态, 转化成数据信息, 在此基础上统计分析蝌蚪的运动特征参数。

对于每一帧图像, 定义流场当地坐标系为 (X, Y) , 蝌蚪的随体坐标系为 (x, y) 。随体坐标以蝌蚪质心为原点 o , 头部和尾始端连线为 x 轴, 尾部为正方向, 垂直 x 轴的方向为 y 轴, 由右手系法则定义其正向。定义随体坐标系与当地坐标系之间的夹角为 α 。

对于任意时刻 t 的蝌蚪运动图像, 可通过图像处理分析获得蝌蚪体干线各点的位置坐标 $(X_{i,t}, Y_{i,t})$, 下标 i 表示体干线上第 i 个数据点, 下标 t 表示时间。根据蝌蚪头部和尾始端的位置坐标可以计算此刻蝌蚪的质心位置 $(X_{O,t}, Y_{O,t})$ 及随体坐标系与当地坐标系之间的角度 α 。结合蝌蚪运动的连续 n 张图像, 可以绘制出蝌蚪质心的运动轨迹并计算蝌蚪游泳的平均速度 U :

$$U = \frac{\sqrt{(X_{O,n} - X_{O,1})^2 + (Y_{O,n} - Y_{O,1})^2}}{R(n-1)/240} \quad (1)$$

式中: 下标 1 和 n 表示第 1 帧和第 n 帧图像中的蝌蚪质心位置坐标, 坐标值均以像素(pixel)为单位; R 为图像的几何比尺, 由参照物长度在图像中的像素数除以实际长度计算得到, 单位为 pixel/cm。按式(1)计算得到的蝌蚪绝对游泳速度 U 的单位为 cm/s。

蝌蚪运动时整个身体进行周期性摆动。对一个运动周期内不同时刻的 α 值取平均值即为蝌蚪行进轨迹的方向角 $\bar{\alpha}$, 定义瞬时夹角 α 与平均夹角 $\bar{\alpha}$ 之差为蝌蚪行进过程中头部的偏转角 θ 。

通过坐标变换可以计算蝌蚪中心体干线在随体坐标系中的位置坐标 $(x_{i,t}, y_{i,t})$:

$$\begin{aligned} x_{i,t} &= (X_{i,t} - X_{O,t})\cos\alpha + (Y_{i,t} - Y_{O,t})\sin\alpha \\ y_{i,t} &= (Y_{i,t} - Y_{O,t})\cos\alpha - (X_{i,t} - X_{O,t})\sin\alpha \end{aligned} \quad (2)$$

定义蝌蚪中心位置的体长坐标 s 为 0, 以尾部方向为正, 从该点开始计算体干线各点所对应的体长坐标。已知在 t 时刻, 体干线上第 i 个点的位置坐标 $(x_{i,t}, y_{i,t})$ 和体长坐标 $s_{i,t}$, 则其后相邻点的体长坐标为 $s_{i+1,t} = s_{i,t} + \sqrt{(x_{i+1,t} - x_{i,t})^2 + (y_{i+1,t} - y_{i,t})^2}$, 前面相邻点的体长坐标为 $s_{i-1,t} = s_{i,t} -$

$\sqrt{(x_{i-1,t} - x_{i,t})^2 + (y_{i-1,t} - y_{i,t})^2}$ 。以此类推,可以计算出随体坐标系中蝌蚪体干线上所有点的体长位置以及横向位移坐标($s_{i,t}$, $y_{i,t}$),用于后续开展运动描述等研究工作。

1.3 蝌蚪运动描述

前人^[10]将蝌蚪的游泳类比于鱼类的鳗鲡式游泳方式,使用一个变幅波动方程对其运动进行描述:

$$y(s, t) = A(s) \sin[2\pi(f t - \frac{s}{\lambda})] \quad (3)$$

式中: y 为蝌蚪中心体干线偏离平衡位置的横向位移,是时间 t 和身体位置 s 的函数; $A(s)$ 表征摆动幅度沿体长的变化; f 为摆动频率; λ 为变形波长。

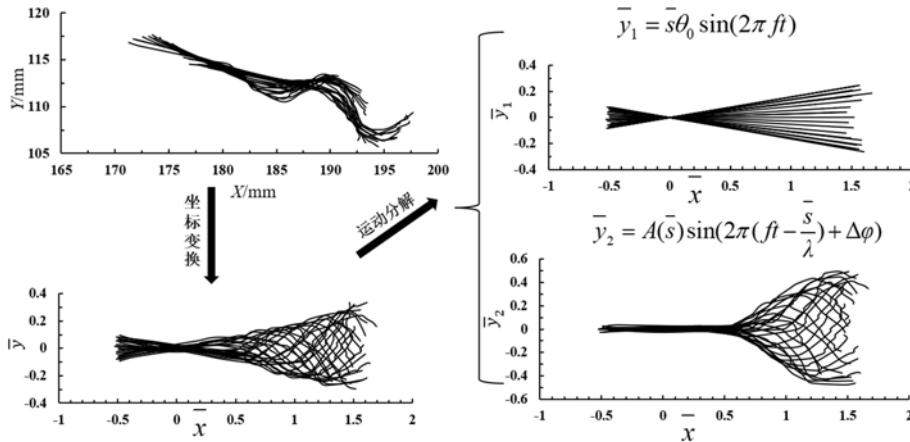


图3 蝌蚪游泳的体干曲线坐标变换和位移分解示意图

Fig. 3 Coordinate transformation and displacement decomposition of tadpole swimming

与流线型的鱼类不同,蝌蚪椭圆形的头部与细长的尾部形态性质迥异。蝌蚪的尾巴虽像鳗鱼一样波动,但其头部相对而言变形并不明显。基于蝌蚪头部和尾部截然不同的身体形态和运动特征,本文将蝌蚪的运动分解成由头部的刚性转动和尾部的柔性摆动两部分,其运动描述方程由头部转动方程和尾部波动方程叠加而成:

$$y(s, t) = \theta_0 \sin(2\pi f t) + A(s) \sin[2\pi(f t - \frac{s}{\lambda}) + \Delta\varphi] \quad (4)$$

式中第一项表征由蝌蚪身体绕质心转动产生的位移分量,第二项表征由尾巴摆动产生的位移分量。式中振幅函数 $A(s)$ 、频率 f 和波长 λ 的定义与式(3)相同。 θ_0 为蝌蚪头部的最大偏转角度; $\Delta\varphi$ 为头部偏转和尾部摆动两个运动分量之间的相位差。

为了归纳不同大小的蝌蚪游泳运动模式的共性,以蝌蚪体长 L_b 为特征尺度将横向位移 y 和身体位置坐标 s 无量纲化为 $\bar{y} = y/L_b$, $\bar{s} = s/L_b$,蝌蚪的无量纲横向位移描述方程为

$$\bar{y}(\bar{s}, t) = \bar{y}_1(\bar{s}, t) + \bar{y}_2(\bar{s}, t) \quad (5)$$

式中 $\bar{y}_1(\bar{s}, t)$ 为蝌蚪身体绕质心转动引起的横向位移,其描述方程为

$$\bar{y}_1(\bar{s}, t) = \bar{\theta}_0 \sin(2\pi f t) \quad (6)$$

$\bar{y}_2(\bar{s}, t)$ 为蝌蚪尾巴摆动引起的横向位移,其描述方程为

$$\bar{y}_2(\bar{s}, t) = \bar{A}(\bar{s}) \sin(2\pi \left[f t - \frac{\bar{s}}{\lambda} \right] + \Delta\varphi) \quad (7)$$

蝌蚪身体转动会引起全身的位移,尾巴摆动仅引起尾部的位移,为了将蝌蚪全身运动的描述方程统一,将蝌蚪尾部摆动的无量纲振幅方程定义为分段函数,即

$$-0.5 \leq \bar{s} \leq 0.5: \bar{A}(\bar{s}) = 0$$

$$0.5 < \bar{s} \leq 0.5 + \frac{L_b}{L_t}: \bar{A}(\bar{s}) = |a_1(\bar{s} - 0.5)^2 + a_2(\bar{s} - 0.5)^3 + a_3(\bar{s} - 0.5)^4 + a_4(\bar{s} - 0.5)^5| \quad (8)$$

如图3所示,对每一帧蝌蚪图像提取出蝌蚪在本地坐标系下的体干线横向位移 $Y(X, t)$,通过坐标

变换和归一化处理得到随体坐标下的体干线位移 $\bar{y}(\bar{s}, t)$, 基于蝌蚪身体的偏转角可以分解出由身体转动产生的位移分量 $\bar{y}_1(\bar{s}, t)$ 和由尾部摆动产生的位移分量 $\bar{y}_2(\bar{s}, t)$ 。基于这些数据可以分析获得蝌蚪运动描述公式中各参数的取值:首先,基于蝌蚪运动的系列图片,统计蝌蚪摆动 N个完整周期经历的图像帧数 n,可以计算出蝌蚪的摆动频率 f。其次,选取蝌蚪头部偏离运动轨迹线最远时刻的图像,根据身体中心线和质心运动轨迹线的位置关系可以求得蝌蚪的最大转角 θ_0 。最后,由于蝌蚪运动方程中波长 λ 、相位差 $\Delta\varphi$ 和尾巴摆动的振幅分布函数 $\bar{A}(\bar{s})$ 中的各系数无法直接从运动图像中测得,本文基于系列运动图像中分析的蝌蚪体干线数据,采用专用软件 1stOpt 进行多参数拟合获得各数值。

1.4 蝌蚪运动仿真分析

为了分析蝌蚪在流场中的力学性能,本文选用 COMSOL Multiphysics 软件的计算流体动力学(CFD)模块对蝌蚪游泳时周围的流场结构和蝌蚪受力进行了数值模拟计算分析。计算模型如图 4 所示,以蝌蚪的游泳方向为 X 方向,垂直流向为 Y 方向。模型中蝌蚪用一个刚体椭圆接一个柔性细长三角形来模拟。根据实验中对蝌蚪形态特征尺寸的统计分析结果,取蝌蚪头部长度 $L_b=10\text{mm}$,宽度 $W_b=7\text{mm}$;尾部长度 $L_t=12\text{mm}$,与头部相接处的宽度为 2.5mm ,尾尖为尖角。为尽量减少计算网格的畸变,模型中定义蝌蚪在 X 方向上的运动速度为 0,通过设定来流速度等于蝌蚪的绝对游泳速度 U 来模拟蝌蚪的前进过程。

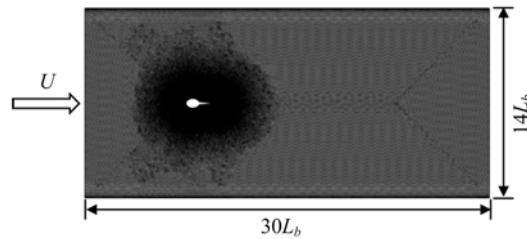


图 4 蝌蚪游泳运动的计算模型

Fig. 4 Numerical simulation model of tadpole swimming

设置计算域上下边界和蝌蚪外形为移动壁面边界,其中上下边界壁面的 X 方向移动速度等于来流速度,Y 方向速度等于 0,蝌蚪轮廓的 X 方向移动速度为 0,Y 方向速度依据实验数据拟合得到的运动描述式(5)~(8)计算获得。整个计算域采用非结构化网格,在蝌蚪以及计算域上下边界处设置边界层,在蝌蚪附近及下游尾涡区域进行网格加密,整个计算域共有网格单元数约 22 万。

为了验证计算模型和参数设置的可靠性,本文对流动雷诺数 $Re=1000$ 的二维圆柱绕流流场和受力进行了验证分析。将计算模型中的蝌蚪换成圆柱,给定圆柱直径 $D=0.01\text{m}$,来流速度 $U=0.1\text{m/s}$,网格划分和计算设置均与蝌蚪运动的计算模型保持基本一致,计算得到的圆柱脱涡频率、升阻力系数均与 Rao^[20]的结果吻合较好,验证了本文计算模型和参数设置对流场和流场力分析结果的可靠性。

定义蝌蚪受到的流体作用力合力为

$$F_x = \int_{\partial\Omega_s} (-p\vec{I} + \vec{K}) \vec{n} \cdot \vec{e}_x ds, \quad F_y = \int_{\partial\Omega_s} (-p\vec{I} + \vec{K}) \vec{n} \cdot \vec{e}_y ds \quad (9)$$

式中: F_x 和 F_y 分别为蝌蚪受到的 X 方向和 Y 方向的合力; $\vec{p}\vec{I}$ 为流体应力张量中的压力项; \vec{K} 为流体应力张量中的黏性力项; \vec{n} 为边界外法线单位向量; \vec{e}_x 和 \vec{e}_y 分别为 X 和 Y 方向的单位向量。匀速直线运动时,蝌蚪受到的平均升阻力均为 0,用传统效率定义算出来的推进效率也为 0。为了表征蝌蚪的推进性能,本文借鉴 Borazjani 等^[21]的定义,将蝌蚪受到的沿流向的力 F_x 分解为与游泳方向一致的净推力 F_T 和与游泳方向相反的净阻力 F_D 两个成分:

$$\begin{aligned} F_T &= \frac{1}{2}(F_x + f_x), \quad F_D = \frac{1}{2}(-F_x + f_x) \\ f_x &= \left| \int_{\partial\Omega_s} -p\vec{I}\vec{n} \cdot \vec{e}_x ds \right| + \left| \int_{\partial\Omega_s} -\vec{K}\vec{n} \cdot \vec{e}_x ds \right| \end{aligned} \quad (10)$$

式中将水流作用力分为压力和黏性力两部分来考量,当其数值为正时计入净推力 F_T ,数值为负时计入

净阻力 F_D 。从定义可以看出,水平作用力、净推力、净阻力三者符合如下关系:

$$F_X = F_T - F_D \quad (11)$$

以流体密度 ρ 、绝对游泳速度 U 、蝌蚪身体长度 L_b 为特征值, 定义蝌蚪的净推力系数 C_T 和侧向力系数 C_L 为

$$C_T = \frac{F_T}{\frac{1}{2} \rho U^2 L_b}, \quad C_L = \frac{F_Y}{\frac{1}{2} \rho U^2 L_b} \quad (12)$$

定义表征蝌蚪运动功率和效率的参数为

$$\begin{aligned} P_X &= \int_{\partial\Omega_s} (-\rho \vec{I} + \vec{K}) \vec{n} \cdot \vec{e}_x \cdot \vec{v}_x ds = F_X \cdot U, \\ P_T &= F_T \cdot U, \quad P_L = \int_{\partial\Omega_s} (-\rho \vec{I} + \vec{K}) \vec{n} \cdot \vec{e}_y \cdot \vec{v}_y ds, \\ C_{PX} &= \frac{P_X}{\frac{1}{2} \rho U^3 L_b}, \quad C_{PT} = \frac{P_T}{\frac{1}{2} \rho U^3 L_b}, \quad C_{PL} = \frac{P_L}{\frac{1}{2} \rho U^3 L_b}, \\ \eta &= \frac{\bar{C}_{PT}}{|\bar{C}_{PX} + \bar{C}_{PL}|} \end{aligned} \quad (13)$$

式中: P_X 表示流向功率, 为流向力与流向速度的乘积; P_T 表示净推进功率, 为净推力与流向速度的乘积; 在匀速直线运动中, 蝌蚪各点的流向速度均取值为来流速度 U , 因此整个蝌蚪的流向功率和净推进功率就是流向力合力 F_X 和净推力合力 F_T 与 U 的乘积; P_L 表示侧向力功率, 为侧向力与侧向速度 \vec{v}_Y 的乘积。蝌蚪各点的侧向速度不同, 用横向位移对时间的一阶导数计算。以 $\frac{1}{2} \rho U^3 L_b$ 为特征值对各功率系数无量纲化得到流向力功率系数 C_{PX} 、净推进功率系数 C_{PT} 和侧向力功率系数 C_{PL} 。由式(13)可知, 匀速直线运动的净推进功率系数 C_{PT} 与式(12)中的净推力系数 C_T 大小相同。考虑到蝌蚪是周期性运动, 设其运动周期为 T , 将各功率参数在一个运动周期内取平均值记为 \bar{C}_{PX} 、 \bar{C}_{PT} 和 \bar{C}_{PL} , 基于这些数值可以计算净推进效率 η , 用以表征游泳过程中净推力做功与总功的比例关系, 并依此评估运动模式的优劣。

2 结果与分析

2.1 运动参数

实验所用蝌蚪的特征尺寸如图 5 所示。由图可以看出, 中等蝌蚪和小蝌蚪的身体宽度 W_b 和尾巴长度 L_t 基本均随体长 L_b 的增加而增大。在生长过程中, 大蝌蚪的身体宽度变化不大, 尾巴长度随体长的增加而减小。对本文实验对象体型的特征尺寸统计结果显示, 小蝌蚪 (L_b 为 $(3 \sim 7) \text{ mm}$) 的身体宽度 W_b 和尾部长度 L_t 分别为 $(0.68 \pm 0.06)L_b$ 和 $(1.26 \pm 0.11)L_b$; 中等大小的蝌蚪 (L_b 为 $(7 \sim 12) \text{ mm}$) 的身体宽度 W_b 和尾部长度 L_t 分别为 $(0.64 \pm 0.04)L_b$ 和 $(1.22 \pm 0.15)L_b$ 。由于蝌蚪进化过程中尾巴逐步退化, 实验中的大蝌蚪 (L_b 大于 12 mm) 身体宽度 W_b 为 $(0.59 \pm 0.05)L_b$, 尾长 L_t 为 $(1.02 \pm 0.15)L_b$, 且尾长随身体长度的增加而缩短。综合来说, 随着蝌蚪生命进程的发展, 其体态也发生了明显变化, 蝌蚪分化之前主要体现为体型越大, 身体部分越瘦长; 分化之后尾巴明显缩短。

为了探寻不同大小个体的运动参数随游动速度变化的共性规律, 定义蝌蚪绝对游泳速度 U 除以身体长度 L_b 为相对游泳速度 U^* 。本文对每一个游泳过程中蝌蚪的绝对游泳速度 U 、相对游泳速度 U^* 、摆动频率 f 、尾尖相对摆动幅度 \bar{A}_{max} 以及头部最大偏转角 θ_0 进行了分析, 获得蝌蚪运动参数数值取值区间的分布如图 6 所示。

由图 6 可以看出, 实验范围内不同蝌蚪的运动参数取值范围有明显差别。小蝌蚪的绝对游泳速度 U 为 $(4.56 \pm 0.79) \text{ cm/s}$, 相对游泳速度 U^* 为 $(9.07 \pm 1.62) L_b / \text{s}$, 绝对游泳速度低于 5 cm/s 的样本数接近 70% ; 游泳过程中小蝌蚪的摆尾频率 f 的取值为 $(10.58 \pm 1.64) \text{ Hz}$, 其中频率高于 10 Hz 的样本数超过 60% ; 尾尖相对摆幅 \bar{A}_{max} 的取值为 0.55 ± 0.14 , 其中超过 80% 的小蝌蚪相对摆幅取值为 $0.4 \sim 0.8$;

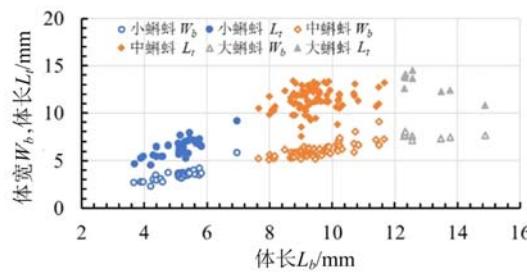


图 5 蝌蚪的特征尺寸

Fig. 5 Characteristic lengths of tadpoles

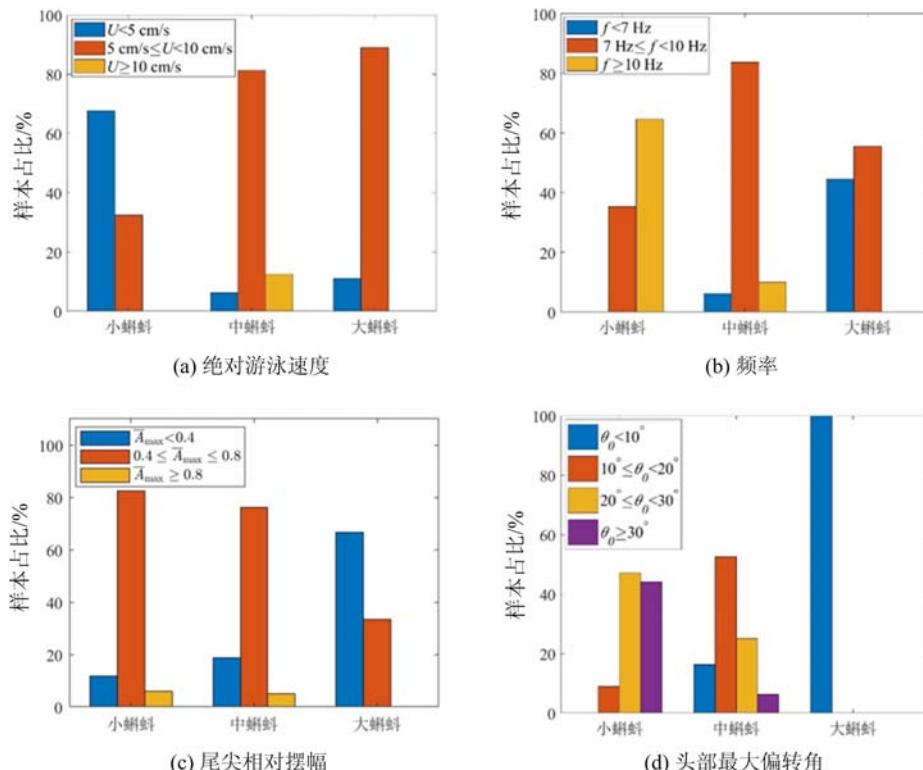


图 6 蝌蚪游泳运动参数的取值范围

Fig. 6 Kinematic parameters values of tadpole swimming

头部最大偏转角 θ_0 的取值为 $(29.60 \pm 7.22)^\circ$, 有 90% 以上的小蝌蚪在游泳过程中最大偏转角超过 20° 。

中等大小的蝌蚪绝对游泳速度 U 为 $(7.85 \pm 2.05) \text{ cm/s}$, 其中超过 80% 的游泳过程中绝对游泳速度为 $(5 \sim 10) \text{ cm/s}$, 明显高于小蝌蚪的绝对游泳速度, 但是中等大小蝌蚪的相对游泳速度为 $(8.38 \pm 2.27) \text{ L}_b/\text{s}$, 比小蝌蚪的相对游泳速度范围略低; 中等蝌蚪游泳时的摆动频率为 $(8.70 \pm 1.19) \text{ Hz}$, 其中超过 80% 的频率取值均为 $(7 \sim 10) \text{ Hz}$, 相对小蝌蚪而言, 高于 10 Hz 的高频摆动明显减少; 尾尖相对摆幅为 0.55 ± 0.15 , 与小蝌蚪的相对摆幅差别不大; 最大头部偏角取值为 $(19.01 \pm 8.20)^\circ$, 超过 60% 的最大摆角低于 20° , 明显小于小蝌蚪的摆角。

进化出后腿的大蝌蚪绝对游泳速度为 $(6.02 \pm 0.75) \text{ cm/s}$, 相对游泳速度为 $(4.67 \pm 0.66) \text{ L}_b/\text{s}$, 接近 90% 的绝对游泳速度均为 $(5 \sim 10) \text{ cm/s}$; 摆动频率基本都在 $(7.05 \pm 0.55) \text{ Hz}$ 内, 所有大蝌蚪的频率都低于 10 Hz ; 相对摆尾幅度为 0.38 ± 0.05 , 接近 70% 的大蝌蚪尾尖相对摆幅取值小于 0.4 ; 头部最大偏角为 $(8.65 \pm 3.45)^\circ$, 所有组次的大蝌蚪最大偏角取值均小于 10° 。

总体而言, 小蝌蚪偏向于高频、头部大幅偏转的游泳模式, 大蝌蚪偏向于低频、头部小摆转动的运动模式, 中等蝌蚪的摆动频率和摆角范围都较宽。

如图 7 所示, 本文还考察了各运动特征参数随蝌蚪绝对游泳速度 U (左侧图) 和相对游泳速度 U^*

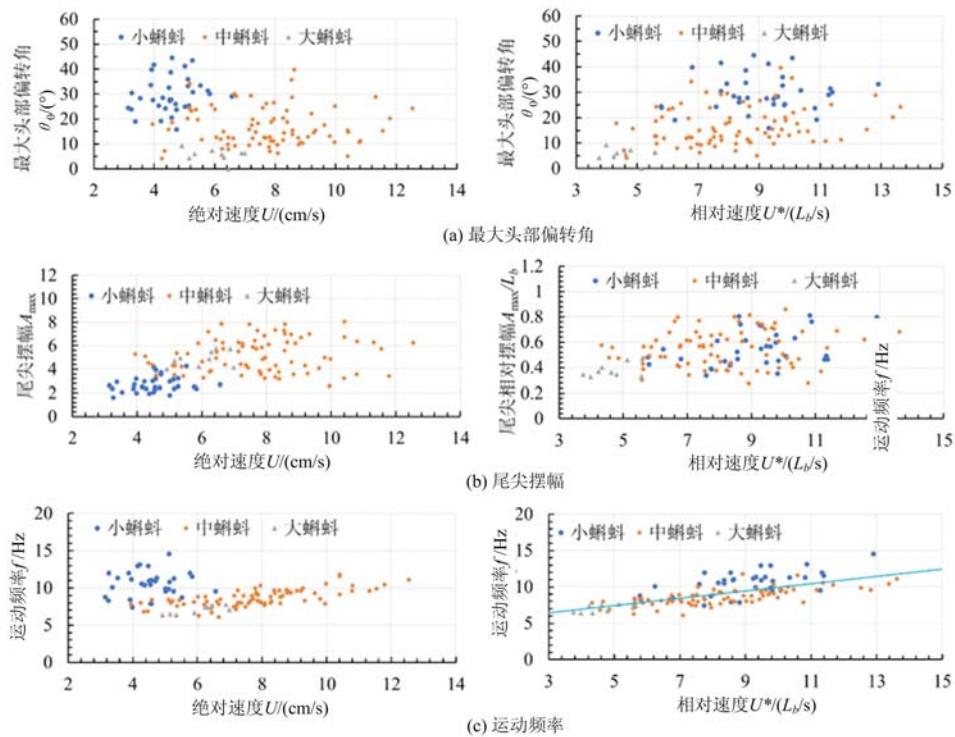


图7 运动参数随绝对游泳速度U(左)和相对游泳速度U*(右)的变化

Fig. 7 Dependences of kinematic parameters on absolute swimming speed U (left)
and relative swimming speed U^* (right)

(右侧图)的变化情况。由图可以看出,所有蝌蚪的绝对游泳速度 U 取值为(3~13)cm/s, 相对游泳速度 U^* 的取值为(3.5~14)L_b/s。从图 7(a)中可以看出,蝌蚪头部的最大偏转角跟游动速度之间的相关关系不甚明显。图 7(b)和图 7(c)显示,绝对游泳速度较低($U < 7$ cm/s)时,蝌蚪尾部最大摆幅随绝对游泳速度的加快而增大,摆尾频率与绝对游泳速度的相关性不明显;绝对游泳速度较高($U \geq 7$ cm/s)时,蝌蚪尾部摆幅随绝对游泳速度的变化规律不明显,相应的摆尾频率随绝对游泳速度的增加而加快。本文研究结果展示的蝌蚪运动参数与游泳速度之间的相关关系跟鱼类游动时的尾巴摆幅、摆尾频率随游泳速度的变化规律是一致的,即低速游动时主要靠增大摆幅加快速度,高速游动时主要靠加快摆动频率来增加游泳速度。特别的,从图 7(c)右侧图可以看出,蝌蚪摆动频率 f 与相对游泳速度 U^* 之间基本呈线性关系。本文根据实验数据拟合得到摆尾频率随相对速度线性变化的关系式为 $f = 0.499U^* + 4.963$, 这与 Wassersug 等^[10]所得到的结论相符。此外,相对速度较小时,整体来说蝌蚪头部最大偏转角度和尾部最大摆动振幅都较小,两者随相对速度的增加有增加的趋势;相对速度较大时,两者与相对速度的相关关系不明朗。

2.2 运动模式

为了进一步研究蝌蚪游泳时的运动模式,分析其头部偏转和尾巴摆动两个运动分量之间的关系,本文选取 27 组中等大小的蝌蚪游动过程,提取了蝌蚪运动一个周期各时刻的体干线信息,对蝌蚪游泳时身体和尾巴的摆动过程用拟合方程加以描述。

根据各组次的体干线分析数据,拟合得到的运动参数结果见表 1。不同体长的蝌蚪尾尖位置不同,为方便对比,表中统一以 $s=1.8$ 处的摆幅 $\bar{A}(1.8)$ 作为蝌蚪尾巴摆动的最大幅值,并在此基础上计算了表征蝌蚪周期运动性质的无量纲参数 St (Strouhal number):

$$St = \frac{fA_{\max}}{U} = \frac{f\bar{A}(1.8)}{U^*} \quad (14)$$

从表 1 和图 8 的数据可以看出,随着蝌蚪绝对游泳速度的增加,蝌蚪摆动频率 f 、头部最大偏转角 θ_0 、尾部摆动的幅度 $\bar{A}(1.8)$ 和波长 λ 均基本呈增加的趋势。蝌蚪头部摆动和尾部波动两个运动分量之

间的相位差取值基本为 $30^\circ\sim70^\circ$, 相位差随相对游泳速度及其他运动参数的变化规律不明显。从头部转角和尾部摆幅、波长之间的关系可以看出, 两个运动分量之间存在明显的相关关系, 即蝌蚪头部摆动幅度越大, 相应的尾部摆动幅度也越大、波长越长。

表1 蝌蚪运动参数
Tab. 1 Kinematic parameters of tadpole

编号	体长 L_b /mm	相对游速 U^* /(L_b /s)	频率 f /Hz	最大偏角 θ_0 /(°)	尾尖摆幅 $\bar{A}(1.8)$	波长 λ	相位差 $\Delta\varphi$ /(°)	St
1	11.28	4.11	6.34	8.48	0.47	3.91	33.25	0.73
2	9.27	5.55	7.68	8.22	0.52	3.94	41.85	0.72
3	8.82	5.75	7.74	9.63	0.54	4.61	59.04	0.73
4	9.74	5.94	7.13	10.93	0.56	3.88	52.17	0.67
5	10.16	5.97	7.44	10.63	0.67	4.15	52.17	0.83
6	8.69	6.06	6.99	13.36	0.78	5.57	59.04	0.90
7	10.05	6.27	7.27	10.61	0.64	4.87	55.61	0.74
8	8.59	6.48	8.52	9.15	0.49	3.93	48.15	0.64
9	9.29	6.73	8.14	9.81	0.55	3.87	28.66	0.67
10	9.47	6.85	8.67	12.59	0.70	4.94	61.91	0.89
11	8.52	7.23	7.06	13.87	0.75	5.37	57.90	0.73
12	9.74	7.49	7.93	15.69	0.81	5.75	68.22	0.86
13	9.83	7.89	7.66	13.94	0.80	5.47	57.32	0.78
14	9.75	8.25	8.39	13.35	0.73	5.36	63.06	0.74
15	9.44	8.44	8.18	17.58	0.88	5.94	71.66	0.85
16	9.05	8.66	10.21	8.07	0.56	4.55	55.03	0.66
17	8.93	8.75	9.54	10.12	0.50	3.77	39.55	0.55
18	9.90	8.84	9.41	8.56	0.57	4.45	45.86	0.61
19	9.65	8.95	8.62	15.67	0.79	5.51	66.50	0.76
20	8.62	9.05	9.06	8.96	0.62	4.10	38.41	0.62
21	8.66	9.12	10.08	13.31	0.65	5.00	65.35	0.72
22	8.58	9.48	8.28	15.65	0.70	5.16	64.20	0.61
23	8.78	9.50	9.60	11.21	0.63	4.52	63.06	0.64
24	9.91	9.67	9.60	16.24	0.81	5.45	53.89	0.80
25	8.32	9.72	9.41	11.06	0.56	4.77	50.45	0.54
26	9.99	9.94	9.66	18.45	0.88	6.28	63.06	0.86
27	9.55	12.19	10.29	14.69	0.82	5.44	58.47	0.69

2.3 力学特性

为了进一步揭示蝌蚪游泳时的力学特性, 本文选取典型蝌蚪运动过程, 针对游泳过程中的流场结构和流体作用力开展了数值模拟分析。选用游泳过程的相对游泳速度为 $9.50 L_b/s$, 各运动参数拟合结果如下:

$$f = 9.60 \text{ Hz}, \theta_0 = 11.21^\circ, \lambda = 4.52, \Delta\varphi = 63.06^\circ$$

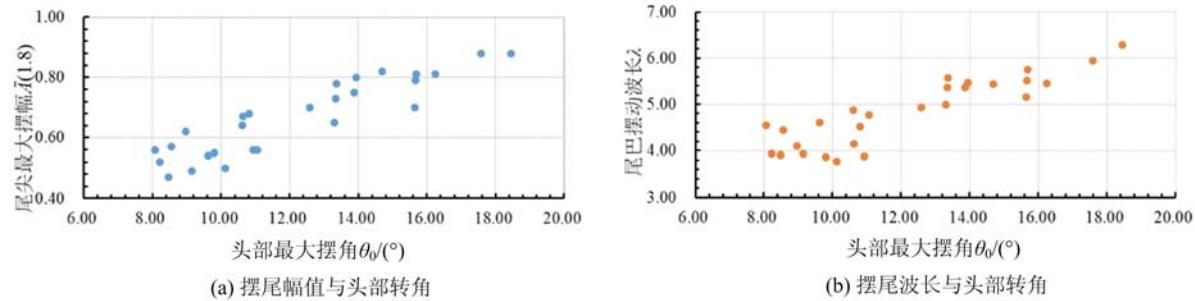


图8 蝌蚪游泳运动特征参数之间的关系

Fig. 8 Relationships between kinematic characteristic parameters of tadpole swimming

$$\bar{A}(s) = 1.2389(\bar{x} - 0.5)^2 + 0.6904(\bar{x} - 0.5)^3 - 1.3567(\bar{x} - 0.5)^4 + 0.2389(\bar{x} - 0.5)^5$$

依托上述蝌蚪游泳运动过程的实验结果,通过数值仿真计算得到该运动模式下蝌蚪周围的流场结构如图9所示。

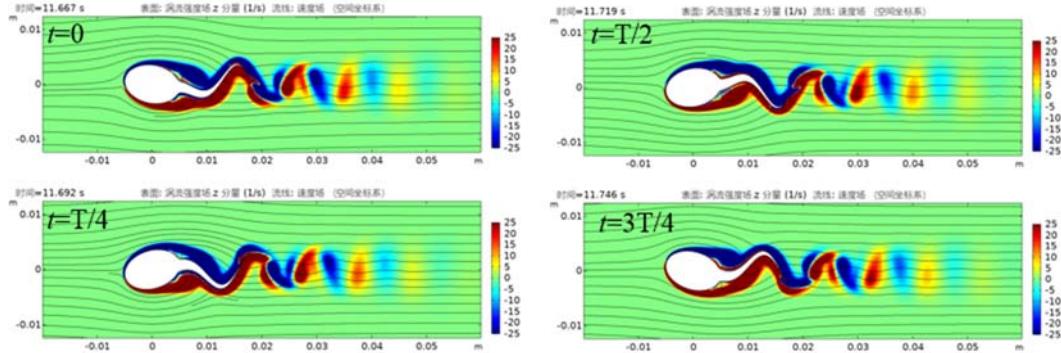


图9 蝌蚪游动时的流场结构

Fig. 9 Flow structure around a swimming tadpole

与鱼游过程类似,蝌蚪游动过程中身体周围产生贴体涡层,随着蝌蚪身体的周期性运动,尾尖周期性地甩出相反的旋涡,在尾迹中形成反卡门涡街。本文计算得到蝌蚪运动一个周期的平均净推力系数和平均净推进功率系数 $\bar{C}_T = \bar{C}_{PT} = 0.576$, 平均侧向力功率 $\bar{C}_{PL} = -0.784$, 负号说明蝌蚪克服周围水体做功。按照式(13)计算得到蝌蚪以 $9.50 L_b/s$ 速度匀速游泳时的净推进效率 $\eta = 81.2\%$ 。研究人员^[22]用二维模型对鲫鱼以 $0.2m/s$ 的速度匀速直线游泳过程进行了类似的数值仿真分析,根据仿真结果计算得到鱼游平均净推力系数和平均净推进功率系数 $\bar{C}_T = \bar{C}_{PT} = 0.162$, 平均侧向力功率 $\bar{C}_{PL} = -0.323$, 净推进效率 $\eta = 87.6\%$, 可见两者的推进效率水平相当。

3 讨论

针对蝌蚪游泳行为的观测不是很多,针对其运动和力学机制的研究成果更是少见。对于蝌蚪的游泳能力,前人^[10]基于牛蛙蝌蚪的游泳行为观测实验得出:身长(身体全长 L , 等于本文中的 $L_b + L_t$) $4.7cm$ 的牛蛙蝌蚪的绝对游泳速度为 $55cm/s$, 相对游泳速度为 $11.25L/s$ 。本文所用花狭口蛙蝌蚪的体型较小,实验中最大的蝌蚪身体全长约为 $2.6cm$ 。本文观测到的蝌蚪最大绝对游泳速度为 $15.61cm/s$, 最大相对身长的游泳速度为 $7.88L/s$ 。研究者们出于生态保护和仿生应用等需求,对各种各样的鱼类游泳能力进行了测量^[23~26],结果表明,身长越小,鱼类的相对游泳速度越大。如身长($27.4\sim32.3$)cm 的斑鱧临界相对游泳速度为 $(2.04\sim3.10)L/s$;身长($18\sim39$)cm 的鲈形目鱼类的临界相对游泳速度为 $(2.45\sim4.41)L/s$;身长($4.6\sim27.5$)cm 的鲤鱼临界相对游泳速度为 $(2.73\sim23.84)L/s$ 。付翔等^[27]对 5 种淡水鱼类幼鱼的游泳能力观测结果显示,身长($6\sim7$)cm 的幼鱼临界绝对游泳速度为 $(35\sim65)cm/s$, 临界相对游泳速度为 $(6\sim10)L/s$ 。比较这些绝对和相对游泳速度可见,蝌蚪的游泳能力与鱼类是可以比拟的。

Saadat 等^[4]基于大量鱼类等水生动物的运动参数测量结果和理论分析得出, 水生动物游泳若想实现最低的能量消耗、较高的推进效率, 其运动无量纲参数 St 数应该为 0.3, 同时摆动振幅应为身长的 20%, 因此, 绝大部分的水生动物运动的 St 和相对身长的摆动幅度取值范围分别严格限制在 0.2~0.4 和 0.1~0.3 内, 在此前前提下, 水生动物的相对游泳速度基本与摆动频率成正比。本文结果显示, 蝌蚪的相对游泳速度与摆动频率基本呈线性相关关系, 这跟 Saadat 等^[4]的结论是一致的。但是本文计算的蝌蚪摆动振幅均值为 $0.55L_b$, 相对于蝌蚪整个身长的相对摆幅约为 0.25, 对应的 St 数为 0.5~0.9, 高于前人提出的高效运动所对应的最优值。分析其原因, 主要是由于蝌蚪游泳的运动方式与鱼类游泳方式不同, 本文摆动幅值的含义与 Saadat 等^[4]研究工作中的摆幅含义不同引起的。鱼类游泳过程中, 身体前半部分基本保持不动, 尾巴摆动的幅值就是最终体现出来的鱼体最大横向位移。而蝌蚪游泳过程中, 如图 3 所示, 除尾巴摆动之外, 整个身体同时发生明显的整体转动, 实际表现出来的横向位移(图 3 左下)是两个运动分量位移叠加的结果, 该数值明显小于尾巴摆动的幅值(图 3 右下)。因此如果基于本文蝌蚪运动的实验数据, 按照 Saadat 等^[4]的定义去计算蝌蚪游泳时的相对摆幅和 St 数值, 其结果是处于他们所提出的最优参数取值范围的。由此可见, 蝌蚪游泳运动模式同样遵循了高效、低能的准则, 这与鱼游运动模式也是可以匹敌的。

没有鱼类那样的流线型体型, 却有相当优秀的游泳能力, 这主要得益于蝌蚪所采取的与其体型特性相适应的“头部转动+尾巴摆动”的特殊运动模式。蝌蚪钝体头部加柔性尾部的身体形态可满足一些水下航行对空间的需求, 因此蝌蚪的运动方式有其独特的仿生意义。但迄今为止, 蝌蚪尾部柔性波动方式的选择、头部摆动对其行进的意义、头部摆动和尾部柔性推进之间的匹配关系等尚不明确。本文通过对不同大小、不同速度的蝌蚪游动过程的实验观测和仿真分析, 对蝌蚪游泳过程中的运动特征、流场结构和力学特性进行了研究, 给出了蝌蚪游泳行为的主要运动参数及其与游泳速度的相关关系, 评估了蝌蚪匀速直线运动的力学性能, 研究结果可加强人们对蝌蚪游泳行为模式的了解。同时, 文中将蝌蚪的游泳运动分解为头部转动和尾部摆动两个分量的组成, 给出了蝌蚪各运动分量的描述方程, 初步揭示了头部摆角和尾部波长、摆幅之间的正相关关系, 这些研究结果可供研究人员进一步开展相关数值模拟和理论分析研究参考。

参考文献:

- [1] Montgomery J C, Baker C F, Carton A G. The lateral line can mediate rheotaxis in fish[J]. Nature, 1997, 389(6654):960~963.
- [2] 童秉纲, 陆夕云. 关于飞行和游动的生物力学研究[J]. 力学进展, 2004(1):1~8 (TONG Binggang, LU Xiyun. A review on biomechanics of animal flight and swimming[J]. Advances in Mechanics, 2004 (1): 1~8 (in Chinese))
- [3] Chen S Y, Fei Y H J, Chen Y C, et al. The swimming patterns and energy-saving mechanism revealed from three fish in a school[J]. Ocean Engineering, 2016(122):22~31.
- [4] Saadat M, Fish F E, Domel A G, et al. On the rules for aquatic locomotion[J]. Physical Review Fluids, 2017, 2(8):083102.
- [5] Liu G, Ren Y, Dong H, et al. Computational analysis of vortex dynamics and performance enhancement due to body-fin and fin-fin interactions in fish-like locomotion[J]. Journal of Fluid Mechanics, 2017(829):65~88.
- [6] Zhu Y, Tian F-B, Young J, et al. A numerical study of fish adaption behaviors in complex environments with a deep reinforcement learning and immersed boundary-lattice Boltzmann method[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1):1~20.
- [7] Romer A S. Vertebrate paleontology[M]. Boulder, Colorado: Geological Society of America, 1941.
- [8] Dudley R, King V A, Wassersug R J. The implications of shape and metamorphosis for drag forces on a generalized pond tadpole (*Rana catesbeiana*)[J]. Copeia, 1991(1):252~257.
- [9] Wassersug R J. Locomotion in amphibian larvae (or “why aren’t tadpoles built like fishes?”)[J]. American Zoologist, 1989, 29(1):65~84.
- [10] Wassersug R J, Hoff K V S. The kinematics of swimming in anuran larvae[J]. Journal of Experimental Biology,

- 1985(119):1—30.
- [11] Wassersug R J. Where the tadpole meets the world — observations and speculations on biomechanical and biochemical factors that influence metamorphosis in anurans[J]. American Zoologist, 1997, 37(2):124—136.
- [12] Liu H, Wassersug R, Kawachi K. The three-dimensional hydrodynamics of tadpole locomotion[J]. Journal of Experimental Biology, 1997, 200(22):2807—2819.
- [13] Liu H, Wassersug R, Kawachi K. A computational fluid dynamics study of tadpole swimming[J]. Journal of Experimental Biology, 1996, 199(6):1245—1260.
- [14] Azizi E, Landberg T, Wassersug R J. Vertebral function during tadpole locomotion[J]. Zoology, 2007, 110(4):290—297.
- [15] Van Buskirk J, McCollum S A. Influence of tail shape on tadpole swimming performance[J]. Journal of Experimental Biology, 2000, 203(14):2149—2158.
- [16] Hoff K V S, Wassersug R J. Tadpole locomotion: axial movement and tail functions in a largely vertebrateless vertebrate[J]. American Zoologist, 2000, 40(1):62—76.
- [17] 丁一宸. 蝌蚪游动的IB-LBM数值模拟[D]. 北京:北京理工大学, 2015 (DING Yichen. IB-LBM numerical modeling of a tadpole swimming[D]. Beijing: Beijing Institute of Technology, 2015 (in Chinese))
- [18] 袁昊天. 钝体后蝌蚪游动的数值研究[D]. 上海:上海交通大学, 2016 (YUAN Haotian. A numerical study of tadpole swimming behind a blunt body[D]. Shanghai: Shanghai Jiaotong University, 2016 (in Chinese))
- [19] Li T, Hu W, Chen X. The three-dimensional hydrodynamics of tadpole model's solitary swimming and parallel schooling[J]. Journal of Hydrodynamics, 2020, 32(3):548—560.
- [20] Rao P M. Simulation of a viscous flow around an oscillating cylinder at low Keulegan-Carpenter Numbers[J]. International Journal of Computational Fluid Dynamics, 1996, 6(3):239—252.
- [21] Borazjani I, Sotiropoulos F. Numerical investigation of the hydrodynamics of carangiform swimming in the transitional and inertial flow regimes[J]. Journal of Experimental Biology, 2008, 211(10):1541—1558.
- [22] 王凯辉. 圆柱绕流流场中的鱼游运动模式研究[D]. 武汉:武汉理工大学, 2021 (WANG Kaihui. Study on the kinematic mode of fish swimming in flow field around a circular cylinder[D]. Wuhan: Wuhan University of Technology, 2021 (in Chinese))
- [23] 蔡露, 侯轶群, 金瑶, 等. 鱼游泳能力对体长的响应及其在鱼道设计中的应用[J]. 农业工程学报, 2021, 37(5):209—215 (CAI Lu, HOU Yiqun, JIN Yao, et al. Response of fish swimming ability to body length and its application in fishway design[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2021, 37(5):209—215 (in Chinese))
- [24] Cai L, Katopodis C, Johnson D, et al. Case study: targeting species and applying swimming performance data to fish lift design for the Huangdeng Dam on the upper Mekong River[J]. Ecological Engineering, 2018(122):32—38.
- [25] Hou Y, Cai L, Wang X, et al. Swimming performance of 12 Schizothoracinae species from five rivers: swimming performance of Schizothoracinae[J]. Journal of Fish Biology, 2018, 92(6):2022—2028.
- [26] Raffini F, Schneider R F, Franchini P, et al. Diving into divergence: differentiation in swimming performances, physiology and gene expression between locally-adapted sympatric cichlid fishes[J]. Molecular Ecology, 2020, 29(7):1219—1234.
- [27] 付翔, 付成, 付世建. 五种淡水鱼类幼鱼游泳能力的比较[J]. 生态学杂志, 2020, 39(5):1629—1635 (FU Xiang, FU Cheng, FU Shijian. Comparison of swimming ability among five freshwater fish species[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(5):1629—1635 (in Chinese))

Analysis of kinematic characteristics of tadpole uniform straight swimming based on image processing

YU Hao¹, JIANG Genrui¹, CHEN Junxiao², LÜ Junpeng¹, WANG Siying¹

(1. Wuhan University of Technology, Hubei Key Laboratory of Theory and Application of Advanced Materials Mechanics, Wuhan 430070, Hubei, China; 2. Sichuan Anjiechuang Technology Limited Company, Chengdu 610000, Sichuan, China)

Abstract: As aquatic larvae in the metamorphosis of amphibians, the biological characteristics of tadpoles have been wildly studied, while less attention has been paid to their behavior and movement. However, as a typical swimmer with a non-streamlined body, the kinematic characteristics and mechanical mechanism of tadpoles swimming have important reference significance for bionic applications. This paper recorded the swimming processes of tadpoles with different sizes and speeds using high-speed photography technology. The kinematic parameters such as the head deflection angle, tail-beat frequency, and deformation wavelength were obtained through image analysis and their dependences on the body size, swimming speed, and other factors were summarized. A motion description equation composed of two parts was put forward according to the biological morphology and movement characteristics of tadpoles, which could support further numerical and theoretical analysis of tadpole swimming behavior. The results show that tadpoles have swimming abilities comparable with fishes. Small tadpoles tend to swim with a relatively high frequency and a relatively large head deflection angle, while large tadpoles tend to swim with a relatively low frequency and a small deflection angle. In general, the swimming frequency, head deflection angle, tail swing amplitude, and deformation wavelength of all tadpoles basically increase with the increase of dimensionless swimming speed. In particular, the maximal deflection angle of the tadpole head is positively correlated with the swing frequency and amplitude of its tail.

Keywords: tadpole; swimming behavior; kinematic characteristics