

MESSUNG HYDRODYNAMISCHER INTERAKTIONEN IN FISCH-SCHWÄRMEN MIT HOCHGESCHWINDIGKEITS-SCANNING-PIV

MEASUREMENT OF HYDRODYNAMIC INTERACTIONS IN FISH SCHOOLS WITH HIGH-SPEED SCANNING PIV

Wolf Hanke & George V. Lauder

Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, 26 Oxford Street, Cambridge, MA 02138, USA. whanke@oeb.harvard.edu, glauder@oeb.harvard.edu

Schwarmverhalten von Fischen, Scanning PIV, direkte lineare Transformation
Schooling behaviour in fish, Scanning PIV, direct linear transformation

Zusammenfassung

Wir führen Strömungsmessungen an Schwärmen aus 5 bis 10 Fischen durch, um festzustellen, ob die Strömungsmuster innerhalb des Schwarmes das Verhalten der Fische beeinflussen. Insbesondere soll überprüft werden, ob ein Fisch durch Anpassung seiner Position und Kinematik in der Lage ist, aus dem Nachlauf eines oder mehrerer vorausschwimmender Fische einen energetischen Vorteil zu ziehen. Die Messungen erfolgen in einem Strömungskanal mit einem Arbeitsbereich von 28 cm*28 cm*80 cm bei Geschwindigkeiten zwischen 7 cms⁻¹ und 60 cms⁻¹. Spezifische technische Probleme in diesem Experiment bestehen im nicht exakt reproduzierbaren Verhalten der Fische, in der Notwendigkeit, den Raum zwischen den Fischkörpern auszuleuchten, und darin, dass parallel zur PIV-Messung, die kurze Verschlusszeiten und eine intensive Laserbeleuchtung erfordert, ein gutes dreidimensionales Bild der Bewegungen aller Fische aufgezeichnet werden soll. Wir haben hierfür ein Hochgeschwindigkeits-Scanning-PIV-System mit zwei Spiegeltrummeln und CW-Lasern aufgebaut und verwenden drei synchronisierte Megapixelkameras mit geeigneten Farbfiltern. Die Ergebnisse zeigen, dass bei den bisher untersuchten Arten strömungsmechanische Effekte für die Struktur des Schwarmes und das Verhalten der Fische allenfalls eine untergeordnete Rolle spielen, im Widerspruch zu der vieldiskutierten Theorie von Weihs (Weihs, 1973).

Einleitung

Fische können sich aus verschiedenen Gründen zu Schwärmen zusammenschliessen. Das Schwarmverhalten erleichtert zum Beispiel die Ortung von Fressfeinden und das Aufspüren von Nahrung. Darüberhinaus wurde wiederholt die These vertreten, dass hydrodynamische Interaktionen im Fischschwarm einigen oder allen Schwarmmitgliedern energetische Vorteile verschaffen können (Weihs, 1973).

Fische können sich zu Gruppen (engl. „shoals“) zusammenschliessen. Bei polarisiertem und synchronisiertem Schwimmverhalten - das heisst, wenn die Fische in koordinierter Weise in die gleiche Richtung schwimmen - spricht man von Schwärmen (engl. „schools“) (Pitcher, 1983; Pitcher and Parrish, 1993).

Für Fische kann der Zusammenschluß zu Schwärmen aus mehreren Gründen Vorteile bringen, deren relative Bedeutung situationsabhängig ist. Zu nennen sind

18.2

Feindvermeidung, Effizienzsteigerung bei der Nahrungssuche, Informationsaustausch bei der Orientierung (Synchronkinese) und Energieersparnis durch hydrodynamische Effekte (Pitcher and Parrish, 1993).

Die Möglichkeit einer Energieersparnis durch hydrodynamische Effekte wurde schon seit Jahrzehnten immer wieder vorgetragen (Breder, 1965, 1976; Weihs, 1973, 1975) und teilweise durch Experimente gestützt (Abrahams and Colgan, 1985, 1987; Fields, 1990; Fish et al., 1991; Herskin and Steffensen, 1998; Svendsen et al., 2003; Zuyev and Belyayev, 1970). Die Energiesparhypothese wurde kontrovers diskutiert, vor allem, weil die Voraussetzungen für die einzige, von Weihs (1973; 1975) formulierte Theorie in der Regel nicht erfüllt sind (Herskin and Steffensen, 1998; Parrish and Turchin, 1997; Pitcher and Parrish, 1993; Pitcher and Partridge, 1979; Svendsen et al., 2003).

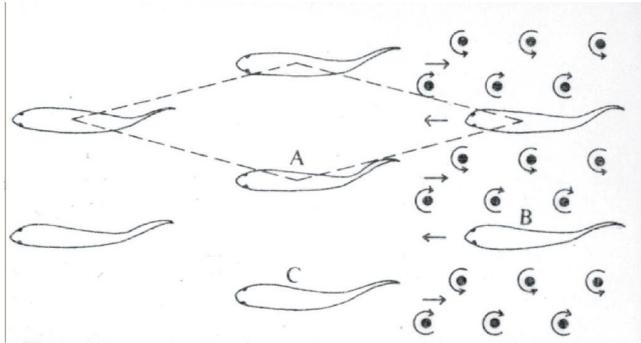


Abb. 1: Fischschwarm-Modell nach Weihs (1973)

Abbildung 1 zeigt das Modell, das den Berechnungen von Weihs (1973) zugrunde liegt. Er nahm für seine Abschätzungen an, dass 1) Fische eine Wirbelstrasse hinterlassen, die aus alternierenden Wirbeln mit einem nach hinten gerichteten Jet in der Mitte besteht; 2) die Fische ein Raummuster einnehmen, dessen Grundeinheit ein Rhombus ist ("diamond pattern"); 3) die Schwanzflossen-Schlagphasen benachbarter Fische vollständig synchronisiert sind. Alle diese Voraussetzungen sind,

wenn man einen realen Fischschwarm betrachtet, nicht erfüllt. Weihs spricht auch an, dass diese Bedingungen idealisiert sind, aber Abschätzungen für andere Konstellationen erscheinen schwierig.

Beim experimentellen Zugang zur Untersuchung einer hydrodynamischen Funktion des Schwarmverhaltens war man bisher auf indirekte Beweise angewiesen. Hierzu wurde die Schwanzflossen-Schlagfrequenz (tail beat frequency, TBF) von Fischen im gesamten Schwarm (Fields, 1990) oder an verschiedenen Positionen im Schwarm bestimmt (Fish et al., 1991; Herskin and Steffensen, 1998; Svendsen et al., 2003; Zuyev and Belyayev, 1970). Im Falle eines diskontinuierlichen Schwimmers wurde auch das Verhältnis von Schlag- zu Gleitphase ermittelt (Fish et al., 1991). Aus respirometrischen Messungen des Sauerstoffverbrauchs in Abhängigkeit von der TBF (Bainbridge, 1958; Brett, 1964; Herskin and Steffensen, 1998; Hunter and Zweifel, 1971; Tytler, 1969) bzw. aus dem theoretisch abgeschätzten Widerstandserhöhungsfaktor der Schlagphase im Vergleich zur Gleitphase (Lighthill, 1971; Webb et al., 1984) wurde eine Energieersparnis von etwa 9 bis 23 Prozent abgeschätzt (Herskin and Steffensen (1998); Fish et al. (1991)).

Es lagen aber bisher noch keine Messungen der hydrodynamischen Ereignisse in einem Fischschwarm vor. Solche Messungen sind unabdingbar, um die Hypothese, dass hydrodynamische Ereignisse im Schwarm zu einer Energieeinsparung führen können, zu überprüfen und gegebenenfalls den Mechanismus aufzuklären. Wir führen solche Strömungsmessungen im Fischschwarm mittels Scanning-Particle-Image-Velocimetry durch.

Material und Methoden

Strömungskanal und Kameras

Die Messungen erfolgen in einem Strömungskanal mit einem Arbeitsbereich von 28 cm * 28 cm * 80 cm bei Geschwindigkeiten zwischen 7 cm s^{-1} und 60 cm s^{-1} . Wir benutzen drei synchronisierte Megapixel-Kameras mit geeigneten Farbfiltern, um sowohl die Partikelbilder in zwei Dimensionen als auch die Positionen und Bewegungen der Fische in 3 Dimensionen aufzuzeichnen. Spezifische technische Probleme in diesem Experiment bestehen im nicht exakt reproduzierbaren Verhalten der Fische, in der Notwendigkeit, den

Raum zwischen den Fischkörpern auszuleuchten, und darin, dass parallel zur PIV-Messung, die kurze Verschlusszeiten und eine starke Laserbeleuchtung (zwei CW-Laser mit 5 bzw. 9.5 W) erfordert, ein gutes dreidimensionales Bild der Bewegungen aller Fische aufgezeichnet werden soll.

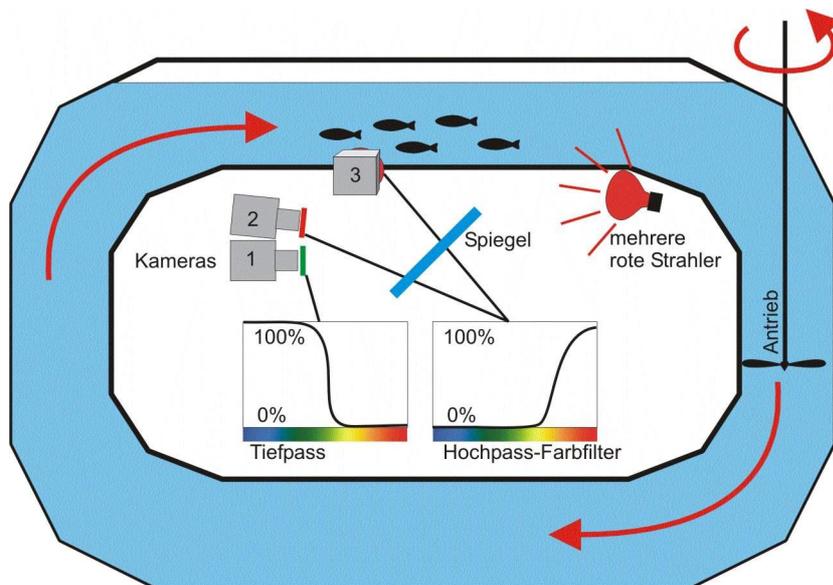


Abbildung 2 zeigt den Strömungskanal mit Kameras und Beleuchtung. Kamera 1 (Photron APX Ultima, 1024*1024 Pixel) dient zur PIV-Messung, sie filmt einen Ausschnitt des Arbeitsbereiches von 25 cm * 25 cm über einen Spiegel durch den Boden des Strömungskanals (der Lichtschnitt ist horizontal). Kameras 2 und 3 filmen einen grösseren Ausschnitt des Arbeitsbereiches von 35 cm * 28 cm von unten

Abb. 2: Aufbau von Strömungskanal, Kameras und Beleuchtung bzw. von der Seite, um die dreidimensionalen Positionen der Fische zu bestimmen. Kameras 2 und 3 sind mit Hilfe eines Objektes mit bekannten Dimensionen kalibriert, so dass sich die Positionen der Fische mittels direkter linearer Transformation bestimmen lassen. Vor Kameras 2 und 3 befinden sich Hochpass-Farbfiler (CG-OG 550, CVI Laser, Albuquerque, NM), die das PIV-Laserlicht (Wellenlänge 514 nm) zu 98 % abblocken. Vor Kamera 1 dagegen ist ein Tiefpass-Farbfiler (SPF-550, CVI Laser) angebracht, der das Umgebungslicht ausblendet. Um dies effektiv zu ermöglichen, wird rotes Umgebungslicht gewählt. Man könnte stattdessen beliebigfarbiges Umgebungslicht mit einem Bandpassfilter ausblenden, aber die erhältlichen Bandpassfilter bringen einen Leistungsverlust von rund 50% mit sich, der mit der hier geschilderten Anordnung vermieden wird.

Ausleuchtung von Schatten

Ein weiteres spezielles Problem bei der Vermessung einer Gruppe von Fischen mit PIV besteht darin, dass die Fische Schatten werfen. Im Gegensatz zu den meisten Anwendungen ist die Position der Fische nicht voraussagbar, so dass sich das Einkoppeln des Lichtschnitts in beschattete Bereiche über einjustierte Spiegel schwierig gestaltet. Die Fische sind meist in Strömungsrichtung orientiert, so dass das Licht am besten genau von hinten kommen sollte.

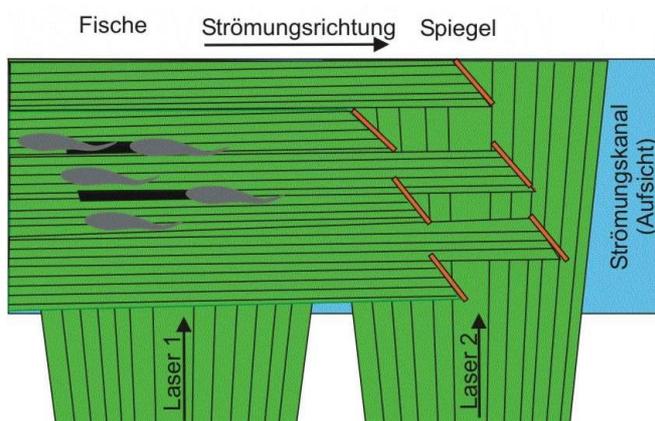


Abb. 3: Spiegelanordnung zur Ausleuchtung von Schatten, Strömungskanal in Aufsicht. Die schwarzen Bereiche zwischen den Fischen sind verbleibende Schatten.

Abbildung 3 zeigt die zu diesem Zweck entworfene Anordnung gestaffelter Spiegel, die hinter dem Schwarm im Strömungskanal montiert wird.

Es ist ferner problematisch, dass Fische von schwarmbildenden Arten von

18.4

Spiegeln sehr effektiv angezogen werden, da das Schwarmverhalten zu einem guten Teil visuell gesteuert ist. Wir setzen Netze aus 0.2 mm dünner Angelschnur ein, die die Fische von den Spiegeln fernhalten, aber das Laserlicht durchlassen.

Scanning Particle Image Velocimetry

Da der Schwarm ein gewisses Volumen einnimmt und sich darüberhinaus die Positionen der Fische, auch in der Vertikalen, ändern, ist eine Scanningtechnik erforderlich.

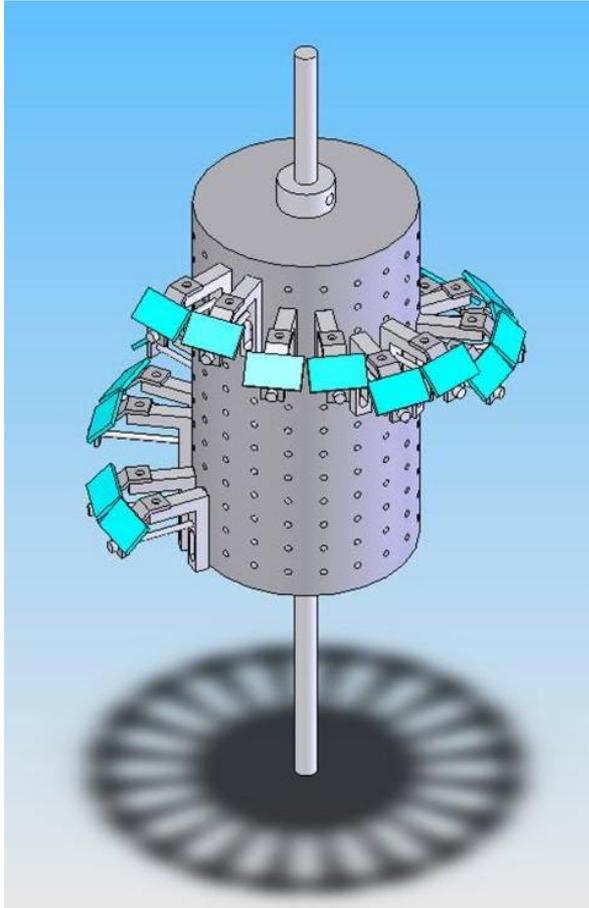


Abb. 4: Spiegeltrommel

Es werden zwei Spiegeltrommeln mit jeweils 20 Spiegeln eingesetzt (vergleiche Brücker, 1997; Delo and Smits, 1993; Hanke and Lauder, 2007), um 10 horizontale Lichtschnittebenen zu erzeugen. Abbildung 4 zeigt eine Zeichnung des Kernstücks einer Spiegeltrommel. Es wird zusätzlich mit einem Schwungrad ausgestattet. Ein bürstenloser Gleichstrommotor (Animatics Smartmotor 2315D) dreht die beiden Spiegeltrommeln, die über einen Zahnriemen synchronisiert sind, mit typischerweise 1500 rpm (bis zu 3000 rpm), was einer PIV-Bildrate von 500 s^{-1} (bis 1000 s^{-1}) entspricht. Ein optischer Encoder auf der Achse einer der Spiegeltrommeln liefert ein TTL-Signal zur Synchronisation der Kameras.

Der eintreffende Laserstrahl verläuft parallel zur Achse und trifft auf einen der Spiegel. Durch die Drehung der Trommel wird der reflektierte Strahl durch den Messbereich bewegt und bildet somit den Lichtschnitt. Anschliessend wird der Laserstrahl vom nächsten Spiegel reflektiert, der auf einer anderen Höhe sein kann, und somit werden nacheinander verschiedene Ebenen beleuchtet und ein Scanningeffekt erzielt.

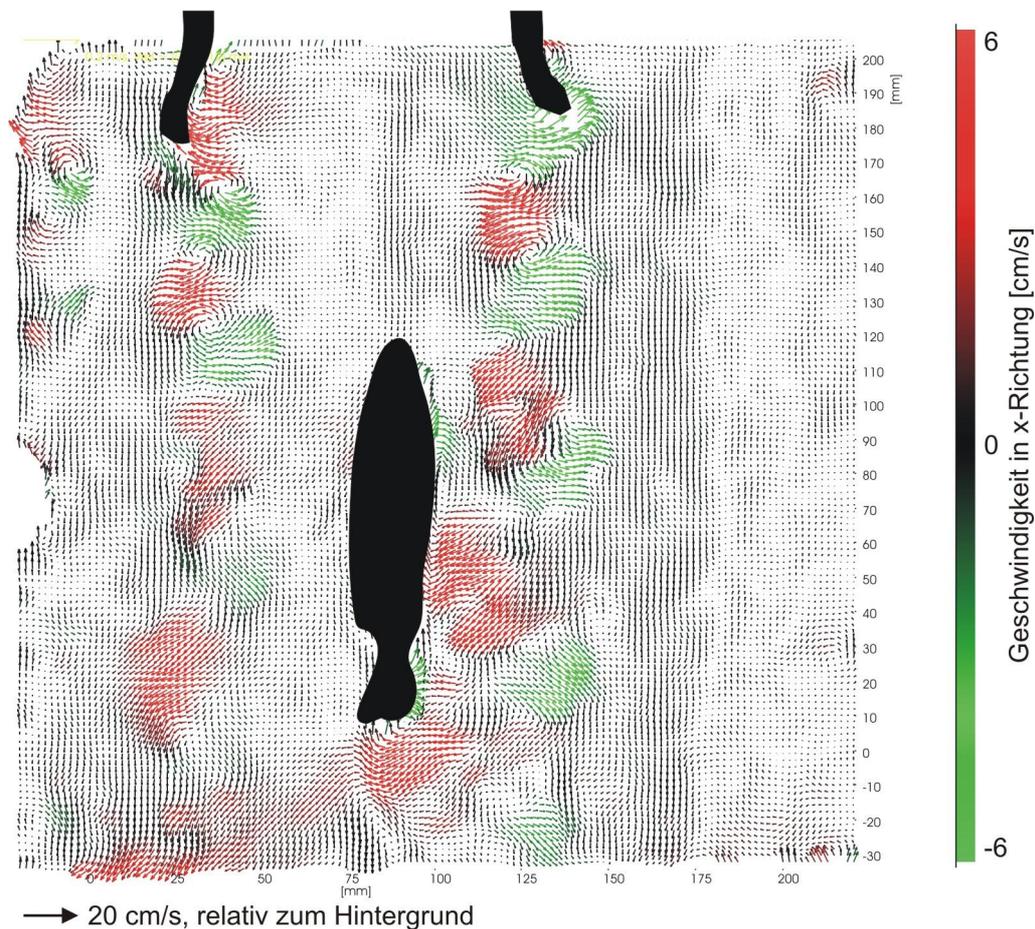
Der Abstand zwischen zwei Ebenen kann

zur Zeit zwischen 0 und 10 mm stufenlos gewählt werden, der gesamte Scanbereich ist also bis zu 90 mm hoch.

Diese Höhendifferenz erfordert eine relativ weit geschlossene Blende an der PIV-Kamera ($f=2.8$, Nikkor 50 mm 1:1,2). In Verbindung mit dem relativ grossen Messbereich von ca. 30 cm* 30 cm erfordert dies bereits eine sorgfältige Optimierung der Lichtausbeute, vergleiche obige Diskussion zu Farbfiltern. Die Laser (Coherent Innova 300) werden auf eine Ausgangsleistung von 5 W bzw. 9,5 W eingestellt.

Ergebnisse

Hier zeigen wir eine Beispielmessung aus einem Schwarm von 5 Sonnenbarschen (*Lepomis macrochirus*), von denen sich vier im Bereich der Kameras 2 und 3 und teilweise im Bereich der PIV-Kamera 1 befinden. Die Messung wurde ausgewählt, weil die Anordnung der Fische sich hier an das von Weihs (1973) vorgeschlagene Rautenmuster (Abb. 1) annähert, was nicht immer der Fall ist.



Man erkennt, dass 1) die Wirbelstrasse hinter den beiden vorausschwimmenden Fischen von dem Scanning-System gut dargestellt wird; 2) der hinterherschwimmende Fisch nicht die Mitte zwischen den Wirbelstrassen einnimmt, wie theoretisch zu erwarten; 3) die Wirbelstrasse, die den hinterherschwimmenden Fisch beeinflusst, nicht zu einer reduzierten Relativgeschwindigkeit an seiner Körperoberfläche führt. Aus den Filmen lässt sich auch ablesen, dass die Schlagphasen der vorausschwimmenden Fische nicht synchronisiert sind und die Flossenschlagfrequenz des hinterherschwimmenden Fisches nicht an die Wirbelfrequenz angepasst ist.

Diskussion

Aus den bisherigen Ergebnissen kann man schliessen, dass die untersuchten Arten (Sonnenbarsch, Brassenbarbe, Killifisch, Stint, Riesenzebrabärbling und Alse) beim Schwimmen im Schwarm im Allgemeinen keinen energetischen Vorteil aus der Anwesenheit anderer Schwarmmitglieder ziehen. Die Möglichkeit eines solchen Effektes kann nicht für alle Spezies und alle Situationen ausgeschlossen werden. In Zukunft sollen mehrere marine Arten untersucht und künstlich erzeugte Wirbelstrassen eingesetzt werden.

Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der US Navy für die finanzielle Unterstützung des Projektes.

Literatur

- Abrahams MV, Colgan PW (1985) Risk of predation, hydrodynamic efficiency and their influence on school structure. *Environ Biol Fishes* 13:195-202
- Abrahams MV, Colgan PW (1987) Fish schools and their hydrodynamic function: a reanalysis. *Environ Biol Fishes* 20:79-80
- Bainbridge (1958) The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. *J Exp Biol* 35:109-133
- Breder CM (1965) Vortices and Fish Schools. *Zoologica* 50:97-120
- Breder CM (1976) Fish schools as operational structures. *Fisheries Bulletin* 74:471-502
- Brett JR (1964) The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21:1183-1226
- Brücker C (1997) 3D scanning PIV applied to an air flow in a motored engine using digital high-speed video. *Measurement Science & Technology* 8:1480-1492
- Delo C, Smits AJ (1993) Visualization of the three-dimensional, time-evolving scalar concentration field in a low Reynolds number turbulent boundary layer. In: al. BELe (ed) *Near Wall Turbulent Flows*. Elsevier, Amsterdam, pp 573-582
- Fields PA (1990) Decreased swimming effort in groups of pacific mackerel. *American Society of Zoology* 30:134A
- Fish F, Fegely JF, Xanthopoulos CJ (1991) Burst and coast swimming in schooling fish (*Notemigonus crysoleucas*) with implications for energy economy. *CompBiochemPhysiol* 100A:633-637
- Hanke W, Lauder GV (2007) *Fish schooling: 3D Kinematics and Hydrodynamics*. Proceedings of the Society for Integrative and Comparative Biology, Phoenix, Az.
- Herskin J, Steffensen JF (1998) 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* 53:366-376
- Hunter JR, Zweifel JR (1971) Swimming speed, tail beat frequency, tail beat amplitude and size in jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, and other fishes. *Fishery Bulletin* 69:253-265
- Lighthill MJ (1971) Large-amplitude elongated body theory of fish propulsion. *Proceedings of the Royal Society of London B* 179:125-138
- Parrish JK, Turchin P (1997) Individual decisions, traffic rules, and emergent pattern in schooling fish. In: Parrish JK, Hamner WM (eds) *Animal groups in three dimensions*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 126-142
- Pitcher TJ (1983) Heuristic definitions of shoaling behaviour. *Animal Behaviour* 31:611-613
- Pitcher TJ, Parrish JK (1993) Functions of Shoaling Behaviour in Teleosts. In: Pitcher TJ (ed) *Behaviour of Teleost Fishes*. Chapman & Hall, London
- Pitcher TJ, Partridge BL (1979) Evidence against a hydrodynamic function for fish schools. *Nature* 279:418-419
- Svendsen JC, Skov J, Bildsoe M, Steffensen JF (2003) Intra-School positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions. *Journal of Fish Biology* 62:834-846
- Tytler P (1969) Relation between oxygen consumption and swimming speed in the haddock, *Melanogrammus aeglefinus*. *Nature* 221:274-275
- Webb PW, Kostechi PT, Stevens EW (1984) The effect of size and swimming speed on locomotor kinematics of rainbow trout. *J Exp Biol* 109:77-95
- Weihs D (1973) Hydrodynamics of fish schooling. *Nature* 241:290-291
- Weihs D (1975) Some hydrodynamic aspects of fish schooling. In: Wu TY, Brocklaw CJ, Brennan C (eds) *Symposium on Swimming and Flying in Nature*. Plenum Press, New York, pp 703-718
- Zuyev GV, Belyayev VV (1970) An experimental study of the swimming of fish in groups as exemplified by the horse mackerel (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev). *Journal of Ichthyology* 10:545-549