

## HYDRODYNAMIK DER FLUCHTREAKTION EINES KNOCHENFISCHES UND IHRE BEDEUTUNG FÜR DIE RÄUBER-BEUTE-INTERAKTION

### HYDRODYNAMICS OF THE FLIGHT REACTION OF A TELEOST AND ITS RELEVANCE TO PREDATOR-PREY-INTERACTIONS

**Benedikt Niesterok und Wolf Hanke**

Institut für Biowissenschaften der Universität Rostock, Albert-Einstein-Straße 3, 18059 Rostock  
benedikt.niesterok@uni-rostock.de, wolf.hanke@uni-rostock.de

Fische, Sinnesbiologie, Lokomotion, Vortrieb, C-Start, PIV  
Fish, sensory biology, locomotion, propulsion, C-start, PIV

#### Zusammenfassung

Die Fluchtreaktionen von Knochenfischen verursachen starke Wasserbewegungen. Es besteht Grund zu der Annahme, dass diese Wasserbewegungen von fischfressenden Raubtieren als Informationsquelle genutzt werden, d. h. als hydrodynamische Reize dienen können. Über die Struktur und die Lebensdauer dieser hydrodynamischen Reize sowie ihren Informationsgehalt war bisher, besonders in Anbetracht der möglichen hohen Variabilität der Fluchtbewegungen, nur sehr wenig bekannt. Hier haben wir Particle-Image-Velocimetry-Messungen an Forellen (*Onkorhynchus mykiss*) durchgeführt, die durch einen Schreckreiz zu Fluchtbewegungen von hoher Variabilität veranlasst wurden. Wir bestätigen gewisse Charakteristika der Struktur der resultierenden Wasserbewegungen, die bisher nur von der stereotypen Fluchtreaktion von Sonnenbarschen (*Lepomis macrochirus*) bekannt waren. Wir zeigen ferner, dass die Lebensdauer der hydrodynamischen Reize von Fluchtbewegungen sehr hoch ist und dass sie Informationen über die Fluchtrichtung des Fisches in einer Weise enthalten, die hydrodynamischen Sinnessystemen zugänglich ist. Auf der messtechnischen Seite finden wir eine sehr gute Eignung von CW-OPSL-Lasern für zeitaufgelöste Hochgeschwindigkeits-Particle-Image-Velocimetry in Wasser.

#### Einleitung

Fast alle Fische können sowohl aus der Ruhe als auch aus der Bewegung heraus hohe Beschleunigungen erzielen, indem sie sogenannte C-Starts ausführen. Beim C-Start krümmt der Fisch seinen Körper zu einer Seite (so dass, von oben betrachtet, eine C-Form entsteht) und anschließend in variablem Maße zur Gegenseite, so dass er davonschnellt. C-Starts gehören zu den schnellsten Bewegungen im Tierreich, und sie gehören zu den am besten untersuchten Verhaltensmustern bei Tieren überhaupt. Bisherige Untersuchungen erstreckten sich ganz überwiegend auf die Kinematik und Motorik des C-Starts und ihre neuronalen Grundlagen. Dagegen haben nur zwei aufeinander aufbauende Arbeiten (Borazjani et al 2012; Tytell and Lauder 2008) die Hydrodynamik des C-Starts untersucht, und zwar am Beispiel des Blauen Sonnenbarsches (*Lepomis macrochirus*). Auf der Grundlage von PIV-Messungen und darauf aufbauender numerischer Simulation wurde der Impulsübertrag vom Fisch auf das Wasser über einen Zeitraum bis zu 90 ms nach Beginn des C-Starts für einen bestimmten, begrenzten Bereich von Fluchtrichtungen berechnet.

Wasserbewohnende Tiere aus den unterschiedlichsten Gruppen verfügen über hydrodynamische Sinnessysteme, d. h. Sinnessysteme, mit denen Wasserbewegungen wahrgenom-

men werden können (Bleckmann 1994). Bei Fischen dient hierzu das Seitenliniensystem (Dijkgraaf 1963), das auf Haarsinneszellen aufbaut, bei Robben das Vibrissensystem (Dehnhardt et al 2001), also die Barthaare und die stark innervierten Sinuskomplexe an deren Basen. Für räuberisch lebende Tiere ist die Wahrnehmung und Analyse von Wasserbewegungen, die von ihrer Beute wie z. B. Fischen verursacht werden, von besonderem Interesse. So können Seehunde (Dehnhardt et al 2001) und Kalifornische Seelöwen (Gläser et al 2011) die hydrodynamischen Spuren von Fischen verfolgen, und Seehunde können Wasserbewegungen im Hinblick auf Bewegungsrichtung, Größe und Form des verursachenden Objektes analysieren (Wieskotten et al 2010; Wieskotten et al 2011).

Es ist aber nur sehr wenig über die Wasserbewegungen bekannt, die von Fischen verursacht werden und Gegenstand der Analyse durch die hydrodynamischen Sinnessysteme von Beutegreifern sein können. Strömungsmessungen an verschiedenen Fischen wurden in größerem Umfang durchgeführt (Lauder and Madden 2008), jedoch meist mit Blick auf die entstehenden Vortriebs- und Steuerkräfte. Die mittel- bis langfristige Entwicklung der Strömung und ihr möglicher Informationsgehalt für das Aufspüren von Beutefischen sind nur für kleine (4 bis 10 cm), geradlinig schwimmende Fische in ruhiger Laborumgebung bekannt.

In dieser Studie haben wir die Wasserbewegungen, die bei schnellen Fluchtreaktionen von Forellen entstehen, mittels Particle Image Velocimetry quantifiziert und ihren möglichen Informationsgehalt für Beutegreifer untersucht. Lachsfische, hier repräsentiert durch die Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*), sind in Süß- und Meerwasser auf der nördlichen Halbkugel weit verbreitet und werden von vielen fischfressenden Tieren gejagt, darunter auch von Robben, bei denen die Orientierung mittels hydrodynamischer Wahrnehmung eine große Rolle spielt. Gegenüber den vorangegangenen PIV-Messungen an C-Starts (Borazjani et al 2012; Tytell and Lauder 2008) messen wir die entstehenden Wasserbewegungen über einen längeren Zeitraum von bis zu 2500 ms und betrachten die weitere Entwicklung durch Extrapolation. Ziel ist es, den Informationsgehalt der entstehenden Wirbelstrukturen und damit ihre mögliche Bedeutung für fischfressende Tiere einzuschätzen und Verhaltensexperimente zur Räuber-Beute-Interaktion zu entwerfen.

## Material und Methoden

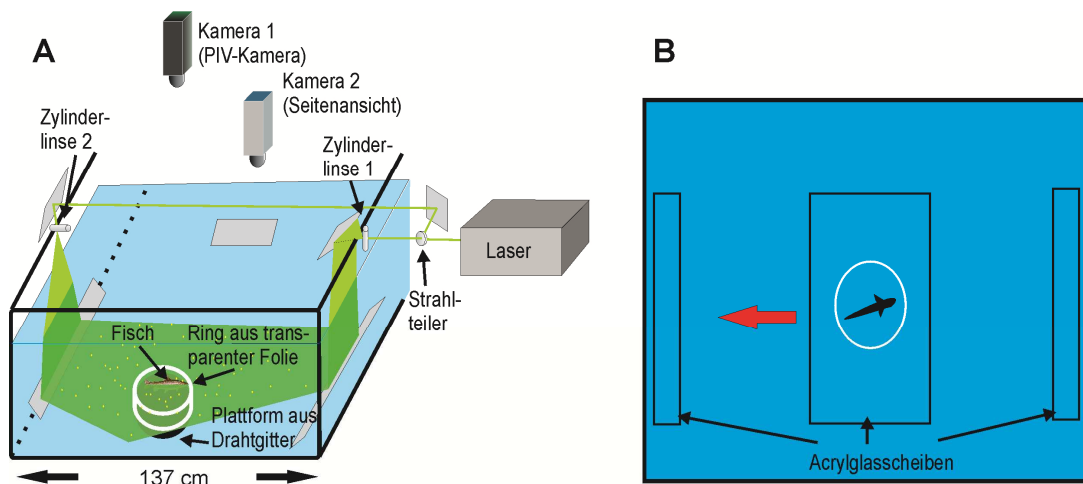


Abb. 1: Aufbau. A: Anordnung von Laserebene und Kameras, B: Aufsicht mit Plexiglasabdeckungen auf der Wasseroberfläche, davon die mittlere verschiebbar

Die Messungen wurden in einem 3,2 m mal 1,4 m großen Becken aus Teichfolie bei einem Wasserstand von 30 cm durchgeführt. Ein CW-Laser mit OSPL Coherent Taipan Lasercavity (Coherent, Santa Clara, CA) diente zur Erzeugung des Lichtschnittes. Der Laser wurde mit 2 bis 4 W Ausgangsleistung betrieben. Durch einen Strahlteiler wurde der Strahl zu zwei gegenüberliegenden Seiten des Beckens geführt, um Schatten durch den Körper des Fisches

zu vermeiden. Jeder Teil des Strahles wurde mit einer Zylinderlinse (ThorLabs, Newton, NJ) aufgeweitet und mit Spiegeln ins Wasser eingekoppelt. Die beiden entstehenden Lichtschnitte wurden aufeinander justiert, um eine einzelne horizontale Lichtschnittebene zu erhalten. Polyamidpartikel (Vestosint 1164, Evonik Industries, Essen) mit einer mittleren Größe von ca. 50  $\mu\text{m}$  dienten als Schwebeteilchen. Die Partikel in der Lichtschnittebene und der Fisch wurden von oben mit einer Hochgeschwindigkeitskamera Phantom V12 (Vision Research, Wayne, NJ) aufgezeichnet. Der Fisch und die Position des Fisches relativ zur Lichtschnittebene wurden über einen Spiegel von der Seite mit einer zusätzlichen Kamera (Pike F-032, Allied Vision Technologies, Stadtroda) aufgezeichnet. Abbildung 1 zeigt den Messaufbau.

Eine praktische Schwierigkeit bestand darin, den Fisch vor Beginn der Messung im Messbereich zu positionieren. Der Fisch wurde auf einer 12 cm hohen Plattform aus Drahtgitter in einen Ring aus transparenter Folie (Durchmesser 30 cm) eingesetzt, der kurz vor der Messung auf den Boden abgesenkt wurde. Die dabei entstehenden Wasserbewegungen erwiesen sich als vernachlässigbar. Die Wasseroberfläche wurde zur Vermeidung von Oberflächenwellen im Sichtbereich der Kamera und an den Einkoppelungsstellen des Laserlichtes mit Acrylglas abgedeckt (Abb. 1 B).

Um eine Fluchtreaktion des Fisches auszulösen, wurde ein Schreckreiz eingesetzt. Der Schreckreiz bestand aus einer Druckwelle, die von einem Glas (Durchmesser 20 cm) erzeugt wurde, das aus 0,8 m Höhe auf die Wasseroberfläche fiel, und aus einem Lichtblitz (Canon Speedlite).

Es wurden fünf Regenbogenforellen verwendet (Länge 23,5 bis 29,5 cm, Gewicht 201 bis 321 g). PIV-Aufnahmen wurden mit 1000 Bildern pro Sekunde (fps) über 4 s angefertigt und erfassten das Hintergrundrauschen vor dem C-Start, den C-Start und die anschließende Ausbreitung der Wasserbewegungen über rund 3 s. Die Aufnahmen wurden mit Virtual Dub geschnitten und mit der PIV-Software DaVis 7.2 (LaVision GmbH, Göttingen) analysiert. Kinematische Parameter der Bewegung des Fisches wurden mit der Bildbearbeitungssoftware ImageJ 1.42 (US National Institute of Health) ermittelt.

## **Ergebnisse**

Es wurden 42 schnelle Fluchtreaktionen von fünf verschiedenen Forellen aufgezeichnet. 38 dieser Fluchtreaktionen wurden anhand des beschriebenen typischen Ablaufes als C-Starts klassifiziert. Die verbleibenden vier schnellen Fluchtreaktionen waren nicht durch eine C-förmige, sondern durch eine S-förmige zweifache Körperkrümmung gekennzeichnet und können als S-Starts bezeichnet werden. Da sie durch den Schreckreiz ausgelöst wurden und eindeutig Fluchtreaktionen darstellen, die ebenfalls für die Analyse der Wasserbewegungen durch einen Beutegreifer von Interesse sind, wurden sie in der folgenden Auswertung mit erfasst.

Abbildung 2 zeigt einen typischen C-Start einer unserer Forellen. Im Zeitraum 0 ms bis 40 ms krümmt sich der Fisch, dies wird als Phase 1 bezeichnet; anschließend rollt sich diese Krümmung wieder auf, dies wird als Phase 2 bezeichnet. In beiden Phasen wird Impuls auf das Wasser übertragen, und der Fisch schnellst davon. Beginn und Ende der Phasen sind dadurch definiert, dass die Winkelgeschwindigkeit des Kopfes Null wird.

Die in dieser Studie beobachteten Fluchtreaktionen waren in kinematischer Hinsicht im Gegensatz zu der Studie von Tytell und Lauder 2008 hoch divers. Gemessen wurden a) die benötigte Zeit und die zurückgelegten Winkel in Phase 1 und in Phase 2 (bezeichnet als Dauer der Phase 1, Winkel der Phase 1, Dauer der Phase 2, Winkel der Phase 2); b) der Winkel zwischen dem vorderen Körpersegment des Fisches und dem Richtungsvektor vom Massenschwerpunkt des Fisches zu Beginn der Phase 1 zum Auftreffpunkt des Reizgenerators auf die Wasseroberfläche (Reizwinkel); c) der Winkel zwischen dem vorderen

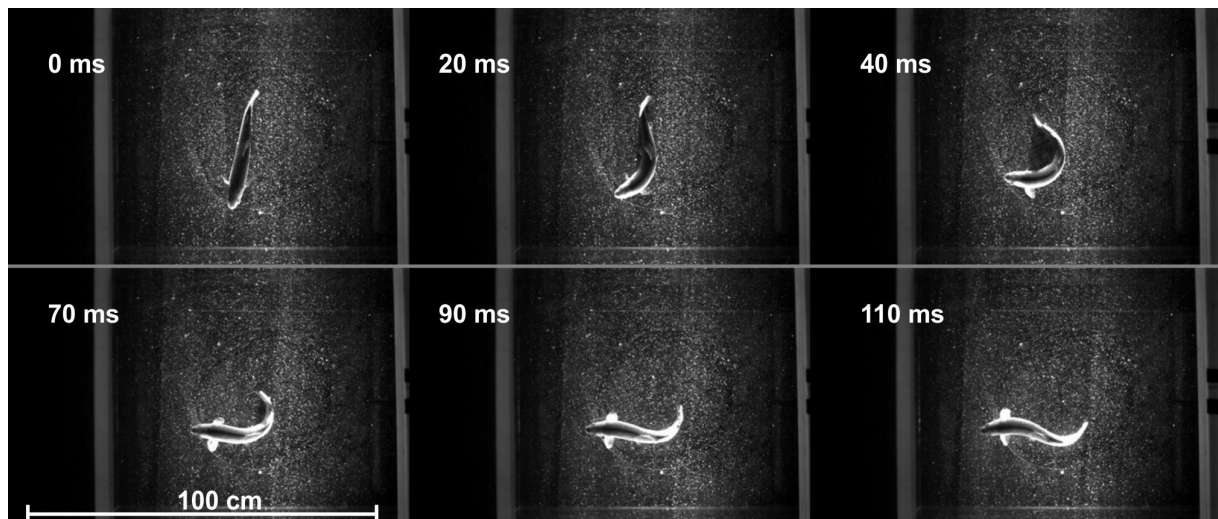


Abb. 2: C-Start einer Forelle. Zeiten in ms beziehen sich auf den Beginn der Fluchtbewegung.

Körpersegment des Fisches zum Ende der Phase 2 und dem Richtungsvektor vom Massenschwerpunkt des Fisches zum Auftreffpunkt des Reizgenerators auf die Wasseroberfläche (Fluchtwinkel); d) die mittlere Bewegungsrichtung des Masseschwerpunktes des Fisches vom Beginn der Phase 1 bis zum Ende der Phase 2 (Fluchtrichtung).

Die Winkel der Phase 1 lagen im Bereich  $40^\circ$  bis  $220^\circ$ , die Winkel der Phase 2 im Bereich von  $1^\circ$  bis  $80^\circ$  und waren demnach sehr variabel. Die Dauern von Phase 1 und 2 (25 ms bis 304 ms bzw. 17 ms bis 429 ms) waren ebenfalls sehr variabel. Fluchtwinkel lagen zwischen  $20^\circ$  bis  $175^\circ$ ; demnach bewegten sich die Fische in manchen Fällen (28.6%) auch auf den Reiz zu.

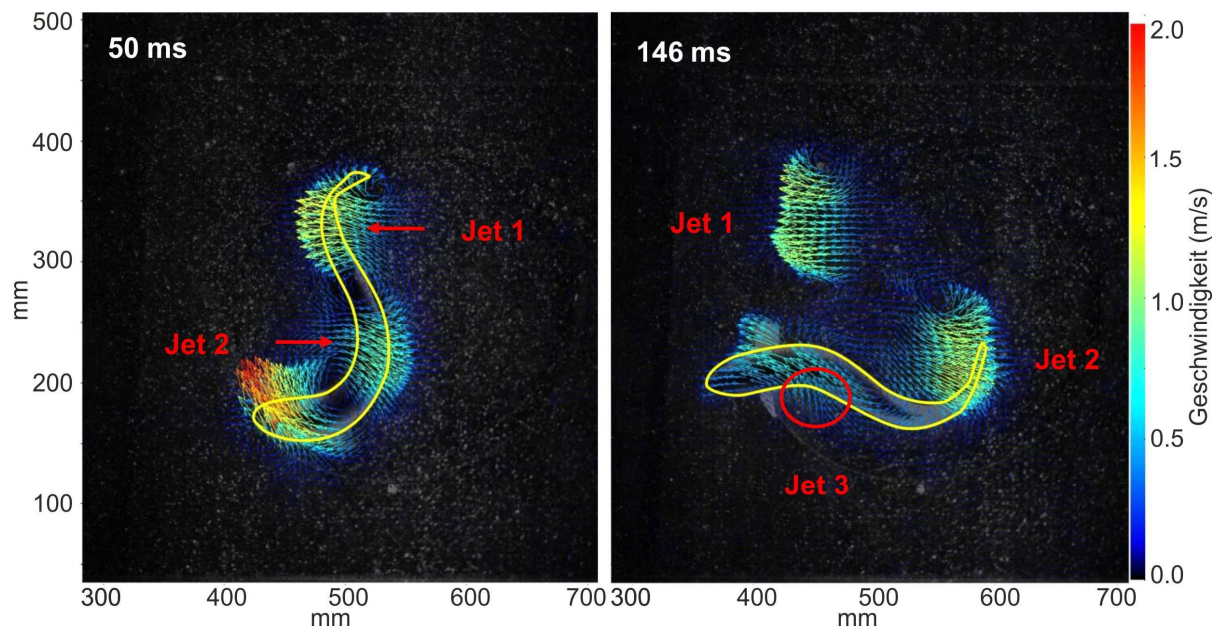


Abb. 3: Vektorfelder der Wassergeschwindigkeiten bei einem C-Start mit drei Jets

Die Struktur der Wasserbewegungen, die von den Fluchtbewegungen erzeugt wurden, ihre hydrodynamischen Muster, wurde in der Regel durch zwei Bereiche strahlförmiger schneller Wasserbewegungen (Jets) dominiert. Jet 1 wurde von der Schwanzflosse in Phase 1 erzeugt, Jet 2 wurde von der Körpermitte unter relativ geringer Beteiligung von Rücken- und

Bauchflossen in Phase 1 und 2 erzeugt. Ein zumeist deutlich kleinerer Jet (Jet 3) wurde häufig im späteren Verlauf der Phase 2 vom Körper auf der gegenüberliegenden Seite von Jet 2 erzeugt.

Abbildung 3 zeigt ein typisches Beispiel für die drei Jets in einem C-Start. Die Wassergeschwindigkeiten (durch Farbkodierung in der Farbabbildung besser zu erkennen als in der Graustufenabbildung) erreichen hier 1,60 m/s in Jet 1 und 1,51 m/s in Jet 2, jedoch weit weniger als 0.5 m/s in Jet 3.

Es ist nun für die Einschätzung der Bedeutung der hydrodynamischen Muster für die Räuber-Beute-Interaktion von besonderem Interesse, **a)** wie lange diese Wasserbewegungen andauern, **b)** wie weit sie sich ausbreiten, **c)** welche Richtungsinformation ein Beutegreifer herauslesen könnte, sofern er in der Lage ist, die verschiedenen Jets voneinander zu unterscheiden, und **d)** ob er eine Möglichkeit hat, die verschiedenen Jets voneinander zu unterscheiden.

Zu a) und b) zeigt Abbildung 4 die Lebensdauern und die während dieser Lebensdauern zurückgelegten Strecken (Wanderstrecken) von Jets 1 und 2 aus fünf Beispielen. Die Werte wurden aus den Messungen extrapoliert, da die Jets schon nach kurzer Zeit das Blickfeld der Kamera verlassen hatten. Die gezeigten fünf Messungen wurden nach dem Kriterium ausgewählt, dass sowohl Jet 1 als auch Jet 2 mindestens 650 ms im Kamerablickfeld blieben. Als Lebensdauer des Jets wurde die Zeit definiert, nach der die maximale Wassergeschwindigkeit im Jet auf die dreifache Standardabweichung des Hintergrundrauschens bei der jeweiligen Messung abgefallen war.

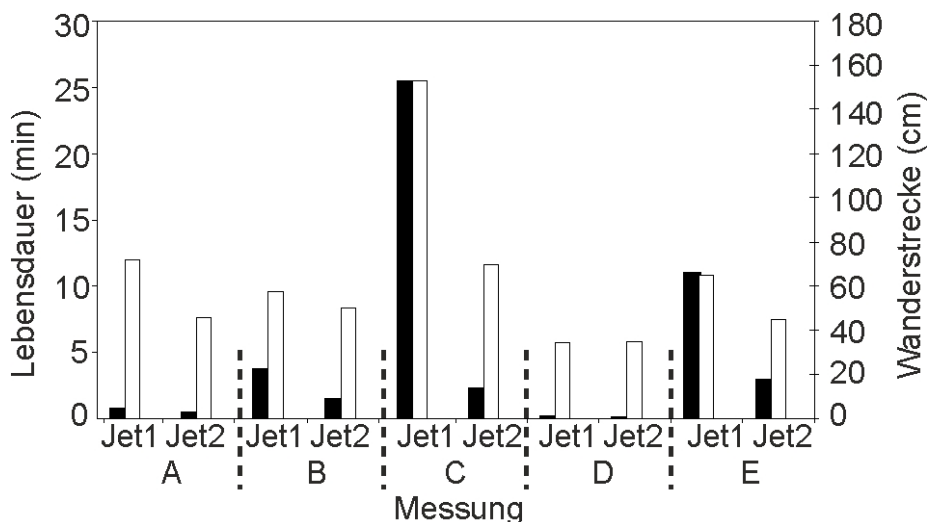


Abb. 4: Extrapolierte Lebensdauern und Wanderstrecken von Jets 1 und 2

Man erkennt, dass die Jets recht unterschiedliche Lebensdauern von bis zu 25 Minuten haben, sich aber in dieser Zeit lediglich bis zu 1,5 m ausbreiten.

Zu c) zeigt Abbildung 5 die Verteilung der Richtungen der Jets 1 und 2 relativ zur Fluchrichtung des Fisches am Ende der Phase 2 der Fluchtreaktion. Man erkennt deutlich, dass die Jets 1 tendenziell in die Fluchrichtung des Fisches gerichtet sind, der Fisch also seinem jeweiligen Jet 1 hinterherschwimmt, während die Jets 2 den Fluchrichtungen entgegengesetzt sind. Kreisstatistische Auswertung (circular statistics toolbox in „R“) zeigt, dass die Winkelverteilung von Jet 1 auf dem 5%-Niveau nicht signifikant unterschiedlich von einer Gleichverteilung ist ( $p=0.069$ ), die Winkelverteilung von Jet 2 dagegen hochsignifikant unterschiedlich von einer Gleichverteilung ( $p=0.0006$ ), so dass Jet 2 der verlässlichere Indikator der Fluchrichtung des Fisches ist.



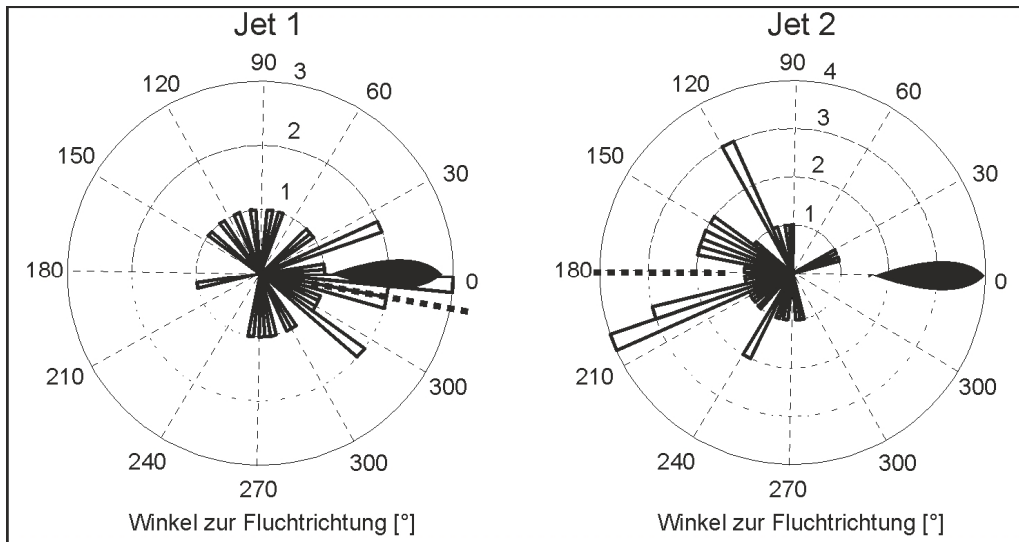


Abb. 5: Winkelverteilung von Jet 1 und 2 relativ zur Fluchrichtung des Fisches

Zu d) zeigt Abbildung 6 die Durchmesser von Jets 1 und Jet 2 aus 10 ausgewählten Messungen 500 ms nach dem Beginn des C-Starts (ausgewählt wurden die Messungen, bei denen zu diesem Zeitpunkt noch beide Jets im Kamerablickfeld waren). Als Durchmesser des Jets ist hier die Breite des Bereiches in der PIV-Ebene definiert, in der die Wassergeschwindigkeit 5 cm/s überstieg. Man erkennt, dass Jets 2 systematisch einen größeren Durchmesser haben als Jets 1 (Wilcoxon-Rangsummentest,  $p < 0.0001$ ).

Jet 3 konnte in 19 verschiedenen Messungen analysiert werden. Die Jets 3 zeigten meist eine sehr unregelmäßige Struktur und erreichten zum Zeitpunkt der Ablösung vom Fisch maximal 46% der Wassergeschwindigkeiten der anderen Jets.

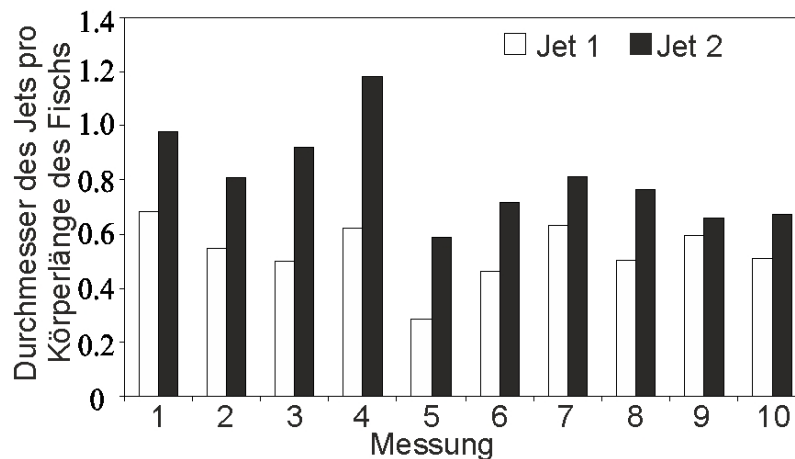


Abb. 6: Unterschiedlich große Durchmesser von Jet 1 und Jet 2

## Diskussion

Wie sich zeigt, erzeugen die schnellen Fluchtreaktionen von Fischen ausgesprochen kräftige Wasserbewegungen mit einer komplexen, in gewissen Teilaspekten gut reproduzierbaren Struktur, die sich für einen fischfressenden Beutegreifer theoretisch gut eignet, um noch nach Minuten Informationen über die Fluchrichtung des Beutfisches zu extrahieren. Diese Richtungsinformation wird durch die Ausbreitungsrichtungen von Jet 1 und 2 gegeben, unter der Voraussetzung, dass sich die beiden Jets voneinander unterscheiden lassen. Diese Un-

terscheidung ist anhand der unterschiedlichen Durchmesser zuverlässig möglich. Eine Verwechslungsgefahr mit Jet 3 besteht kaum, da er maximal die halben Strömungsgeschwindigkeiten der anderen beiden Jets aufweist und oft auffallend unregelmäßig strukturiert ist.

Die hydrodynamischen Sinnessysteme von fischfressenden Wirbeltieren bestehen aus einer größeren Anzahl einzelner Sensoren, so zum Beispiel bei Seehunden rund 80 bis 100 Barthaaren, oder bei Fischen bis zu mehreren 1000 Neuromasten (Einzelsensoren des Seitenliniensystems). Ein solches Feld von Sensoren erscheint geeignet und ist vermutlich in der Evolution unter anderem dafür entstanden, die Struktur von Wasserbewegungen instantan zu erfassen. Es gibt jedoch bisher nur wenige Untersuchungen zur tatsächlichen Leistungsfähigkeit von Tieren bei der Analyse solcher Wasserbewegungen (Coombs et al 1996; Vogel and Bleckmann 2000; Wieskotten et al 2010; Wieskotten et al 2011). Die hier vorgestellten Ergebnisse ermöglichen es uns, die Leistungsfähigkeit fischfressender Tiere mit verbesserten Studien genauer als bisher zu erfassen, da naturnahe Reize eingesetzt werden können, an die die Sinnessysteme optimal angepasst sein sollten.

Auf messtechnischer Seite zeigt diese Studie, dass luftgekühlte, kompakte und kostengünstige OPAL-Laser für Strömungsmessungen mit PIV in Wasser selbst bei Bildraten von  $1000 \text{ s}^{-1}$  hervorragend geeignet sind. Hier waren für die Ausleuchtung eines Bildes von 60 cm Seitenlänge maximal 4 W Laserausgangsleistung erforderlich (Kamera: Phantom V12; Schwebeteilchen: Vestosint 1164; siehe oben). Laufende Untersuchungen mit einer rotierenden Spiegeltrommel zeigen, dass bei Erzeugung der Laserebene mit einem bewegten Laserstrahl eine Laserausgangsleistung von 1 W ausreicht.

## Dankesworte

Diese Studie wurde durch eine Förderung der DFG an WH gefördert (Ha4411/8-1-2). Laborräume wurden von Prof. Dr. G. Dehnhardt, Universität Rostock, zur Verfügung gestellt. Wir danken der Arbeitsgruppe Sensorische und Kognitive Ökologie der Universität Rostock und zahlreichen Arbeitsgruppen aus dem Schwerpunktprogramm 1207 der DFG für wertvolle Diskussionsbeiträge.

## Literatur

- Bleckmann H., 1994: "Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals". Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York
- Borazjani I., Sotiropoulos F., Tytell E.D., Lauder G.V., 2012: "Hydrodynamics of the bluegill sunfish C-start escape response: three-dimensional simulations and comparison with experimental data" J Exp Biol 215, pp 671-684
- Coombs S., Hastings M., Finneran J., 1996: "Modeling and measuring lateral line excitation patterns to changing dipole source locations" JComp Physiol [A] 178, pp 359-371
- Dehnhardt G., Mauck B., Hanke W., Bleckmann H., 2001: "Hydrodynamic trail following in harbor seals (*Phoca vitulina*)" Science 293, pp 102-104
- Dijkgraaf S., 1963: "The functioning and significance of the lateral line organs" Biological Review 38, pp 51-105
- Gläser N., Wieskotten S., Otter C., Dehnhardt G., Hanke W., 2011: "Hydrodynamic trail following in a California sea lion (*Zalophus californianus*)" J Comp Physiol A 197, pp 141-151
- Lauder G.V., Madden P.G.A., 2008: "Advances in comparative physiology from high-speed imaging of animal and fluid motion" Annual Review of Physiology 70, pp 143-163
- Tytell E.D., Lauder G.V., 2008: "Hydrodynamics of the escape response in bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*" J Exp Biol 211, pp 3359-3369
- Vogel D., Bleckmann H., 2000: "Behavioral discrimination of water motions caused by moving objects" JComp Physiol [A] 186, pp 1107-1117

Wieskotten S., Dehnhardt G., Mauck B., Miersch L., Hanke W., 2010: "Hydrodynamic determination of the moving direction of an artificial fin by a harbour seal (*Phoca vitulina*)."  
J Exp Biol 213, pp  
Wieskotten S., Mauck B., Miersch L., Dehnhardt G., Hanke W., 2011: "Hydrodynamic discrimination of wakes caused by objects of different size or shape in a harbour seal (*Phoca vitulina*)"  
J Exp Biol 214, pp 1922-1930