

Wahrnehmung von Wirbelstraßen bei Fischen der Familien Cyprinidae und Salmonidae

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

André Steiner

aus Dortmund

Bonn, August 2012

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen
Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.

1. Gutachter: Prof. Dr. Horst Bleckmann
Institut für Zoologie,
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

2. Gutachter: PD. Dr. Joachim Mogdans
Institut für Zoologie,
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Tag der Promotion: 6. Dezember 2012

Erscheinungsjahr: 2013

1. Einleitung	1
1.1 Das Seitenliniensystem	2
1.2 Einfluss hydrodynamischer Reize auf das Verhalten bei Fischen	5
1.3 Kármánsche und fischverursachte Wirbelstraßen	7
1.4 Fragestellung	10
2. Material und Methoden	11
2.1 Versuchstiere und Haltung der Versuchstiere	11
2.1.1 Versuchstiere	11
2.1.2 Haltung der Versuchstiere	17
2.2 Visuelle Konditionierung und Verknüpfung mit einer Kármánschen Wirbelstraße bei Alanden (Golddorfen)	18
2.2.1 Versuchsaufbau	18
2.2.2 Stimuli	22
2.2.3 Versuchsdurchführung	25
2.2.4 Datenanalyse	28
2.3 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße bei Alanden (Golddorfen), Rotaugen, Regenbogenforellen und Nasen	29
2.3.1 Versuchsaufbau	29
2.3.2 Stimuli	30
2.3.3 Versuchsdurchführung	31
2.3.4 Datenanalyse	34
2.4 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße bei Rotaugen, Regenbogenforellen und Nasen	36
2.4.1 Versuchsaufbau	36
2.4.2 Stimuli	36
2.4.3 Versuchsdurchführung	38
2.4.4 Datenanalyse	38
2.5 Particle Image Velocimetry (PIV)	39

3. Ergebnisse	40
3.1 Verhaltensreaktionen bei Konditionierung auf einen visuellen Stimulus im Still- und Fließwasser bei Alanden (Goldorfen)	40
3.2 Verknüpfung des visuellen Stimulus mit einer Kármánschen Wirbelstraße bei Alanden (Goldorfen)	44
3.2.1 Visualisierung und Charakterisierung des hydrodynamischen Stimulus durch Tusche und PIV	44
3.2.2 Verhaltensreaktionen	48
3.3 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße	56
3.3.1 Visualisierung und Charakterisierung der hydrodynamischen Stimuli durch Tusche und PIV	56
3.3.2 Verhaltensreaktionen der Alande (Goldorfen)	69
3.3.3 Verhaltensreaktionen der Rotaugen	71
3.3.4 Verhaltensreaktionen der Regenbogenforellen	94
3.3.5 Verhaltensreaktionen der Nasen	104
3.4 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße	107
3.4.1 Visualisierung und Charakterisierung der hydrodynamischen Stimuli durch Tusche und PIV	107
3.4.2 Verhaltensreaktionen der Rotaugen	111
3.4.3 Verhaltensreaktionen der Regenbogenforellen	114
3.4.4 Verhaltensreaktionen der Nasen	118
4. Diskussion	121
4.1 Visuelle Konditionierung	122
4.2 Verknüpfung einer Kármánschen Wirbelstraße mit einem visuellen Stimulus	123
4.3 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung Kármánscher Wirbelstraßen und simulierter fischverursachter Wirbelstraßen	127

4.4 Ausbreitung und Wahrnehmbarkeit der hydrodynamischen Stimuli über das Seitenliniensystem	134
4.5 Bedeutung von Wirbelstraßen für die verschiedenen Fischarten und andere aquatische Organismen	136
4.6 Ausblick	140
5. Zusammenfassung	141
6. Abkürzungsverzeichnis	142
7. Literaturverzeichnis	144
8. Danksagung	153
9. Lebenslauf	154
10. Erklärung	155
11. Anhang	156

1. Einleitung

Fische stellen mit mehr als 30.000 Arten (www.fishbase.org 2012a) die größte Gruppe der Vertebraten dar. Die große Diversität der Fische bedingt eine Vielzahl von Anpassungen der sensorischen Systeme. Für die Sinnesphysiologie sind diese Anpassungen von großem Interesse und ihre Untersuchung von herausragender Bedeutung. Zu den auch von terrestrischen Vertebraten genutzten Sinnesmodalitäten der Fische gehören das visuelle System, das auditorische System, das Vestibularsystem, die Chemorezeption sowie die Magnetrezeption (Bone und Moore 2008). Der aquatische Lebensraum mit dem Medium Wasser bedingt aber auch die Möglichkeit, einige für terrestrische Vertebraten kaum nutzbare Signale wahrzunehmen, wie elektrische Impulse oder hydrodynamische Reize (Helfman et al. 2009). Zur Wahrnehmung der hydrodynamischen Umwelt dient das Seitenliniensystem, eine mechanosensorische Sinnesmodalität, über das neben Fischen auch larvale und einige aquatisch lebende Amphibien verfügen (Dijkgraaf 1933, 1962; Northcutt 1989; Bleckmann 1994). Im Laufe der Evolution hat das Seitenliniensystem der einzelnen Arten eine charakteristische Ausdifferenzierung erfahren. Die jeweilige Ausdifferenzierung des Seitenliniensystems geht möglicherweise mit einer optimierten Anpassung an die hydrodynamische Umwelt einher, um eine möglichst hohe Ausbeute an relevanten Signalen zu gewährleisten. Die Komplexität hydrodynamischer Reize erfordert vom Seitenliniensystem eine möglichst genaue Auflösung und Verarbeitung, damit bestimmte Reizqualitäten wie Frequenz, Intensität und räumliche Parameter einzeln bewertet werden können. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde im psychophysischen Experiment untersucht, ob verschiedene Fischarten die von Objekten im Fließwasser hervorgerufenen Wirbelstraßen als Informationsquelle nutzen, um gezielt zu reagieren. Hierzu wurden verschiedene Objekte in einen Strömungskanal eingebracht, um charakteristische Wirbelstraßen unterschiedlicher Frequenz, Ausbreitung und Drehrichtung zu erzeugen.

1.1 Das Seitenliniensystem

Die Rezeptororgane des mechanosensorischen Seitenliniensystems sind die Neuromasten, welche aus Haarsinneszellen bestehen, die den akustischen Rezeptorzellen im Innenohr entsprechen (Popper und Platt 1993). Während rezente Agnathen (Kieferlose) und Amphibien nur intraepidermale Oberflächenneuromasten besitzen, tritt bei den meisten Vertretern der Knorpelfische (Elasmobranchii) und Knochenfische (Osteichthyes) unter der Epidermis ein zusätzliches, spezifisch ausdifferenziertes Kanalsystem auf dem Kopf sowie ein über den Rumpf führender Seitenlinienkanal auf (Dijkgraaf 1962; Hama und Yamada 1977). Innerhalb dieses Kanalsystems befinden sich Kanalneuromasten zwischen den Poren, über die der Kanal mit dem umgebenden Wasser in Verbindung steht. Abbildung 1 zeigt die räumliche Verteilung der Epidermalneuromasten und Kanalporen am Beispiel des Alandes *Leuciscus idus*.

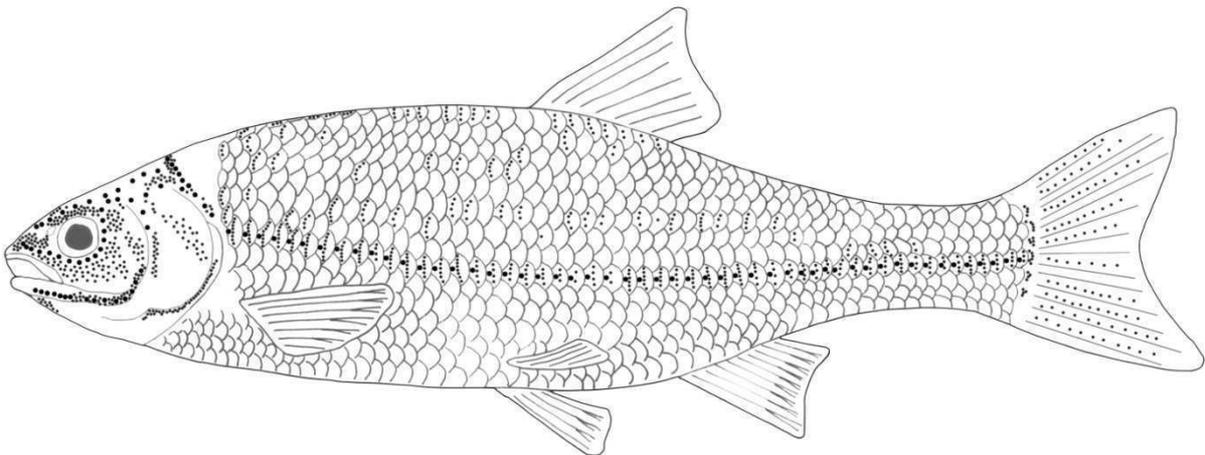
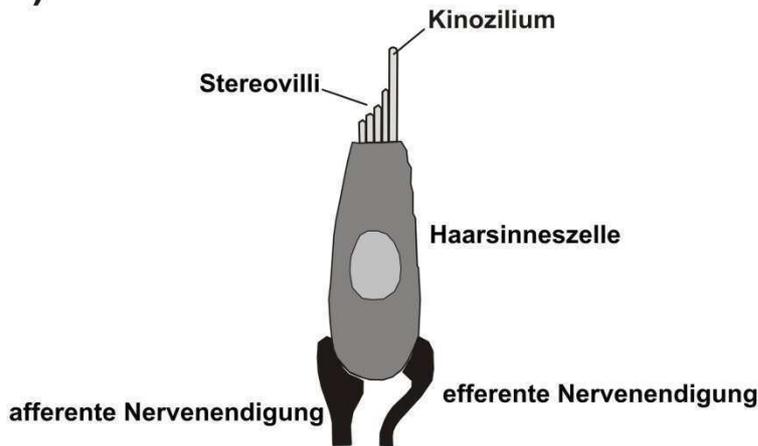


Abbildung 1: Seitenliniensystem beim Aland (*Leuciscus idus*). Epidermalneuromasten werden durch kleine Punkte dargestellt, die Kanalneuromasten liegen unter der Epidermis zwischen den Kanalporen (große Punkte) des Kanalsystems (mit freundlicher Genehmigung von A. Schmitz).

Die Rezeptorzellen der Neuromasten sind Haarsinneszellen, die auf ihrer apikalen Seite ein Kinozilium und zahlreiche Stereovilli als Zellfortsätze tragen (siehe Abb. 2a), welche zusammen mit den Kinozilien und Stereovilli der anderen Haarsinneszellen eines Neuromasten in eine gallertige Cupula hineinragen (siehe Abb. 2b).

Die Cupula wird von umgebenden Stützzellen und Mantelzellen sezerniert (Münz 1979). Über die Cupula sind die Kinozilien und Stereovilli eines Neuromasten an das jeweilige Medium gekoppelt, bei Epidermalneuromasten demnach an das umgebende Wasser und bei Kanalneuromasten an die Kanalflüssigkeit, einer Flüssigkeit, die in ihrer Zusammensetzung je nach Fischart differiert (Fänge et al. 1972). Durch diese Kopplung wird eine Bewegung des Mediums auf die Cupula übertragen und die Zellfortsätze der Haarsinneszellen werden ausgelenkt, woraufhin sich ihr Rezeptorpotential ändert (Bleckmann 1994; van Netten 2006). Die freistehenden Epidermalneuromasten dienen zur Wahrnehmung der Geschwindigkeit, da sie die Bewegungen des Wassers unmittelbar aufnehmen, wohingegen die Kanalneuromasten durch Druckdifferenzen gereizt werden, die innerhalb des Kanals eine gerichtete Bewegung der Flüssigkeit zwischen zwei Kanalporen hervorrufen (siehe Abb. 2b) (Bleckmann 1986; Kalmijn 1989). Sie dienen somit der Wahrnehmung von Fluktuationen und Beschleunigung (Kroese und Schellart 1992). Abbildung 2 veranschaulicht den Aufbau einer Haarsinneszelle sowie die Anordnungen eines Epidermalneuromasten und eines Kanalneuromasten mit den jeweils adäquaten Reizen. Hinsichtlich der unterschiedlichen Zugänglichkeit hydrodynamischer Signale wurde von verschiedenen Autoren postuliert, dass im Fließwasser lebende Fischarten über weniger Epidermalneuromasten verfügen als Stillwasser bewohnende Fischarten, dafür aber ein besonders komplexes Kanalsystem aufweisen (Dijkgraaf 1962; Vischer 1989; Marshall 1996). Eine vergleichende Studie nahe verwandter Arten der Familie Cyprinidae konnte jedoch keine eindeutige Korrelation der präferierten Strömungsbedingungen mit der Anzahl und Verteilung der Epidermalneuromasten nachweisen (Beckmann et al. 2010). Somit wird die stark variierende Ausprägung des Seitenliniensystems wahrscheinlich sowohl durch die systematische Stellung als auch durch das Habitat und die Lebensweise der verschiedenen Fischarten beeinflusst (Coombs et al. 1988; Northcutt 1989).

a)



b)

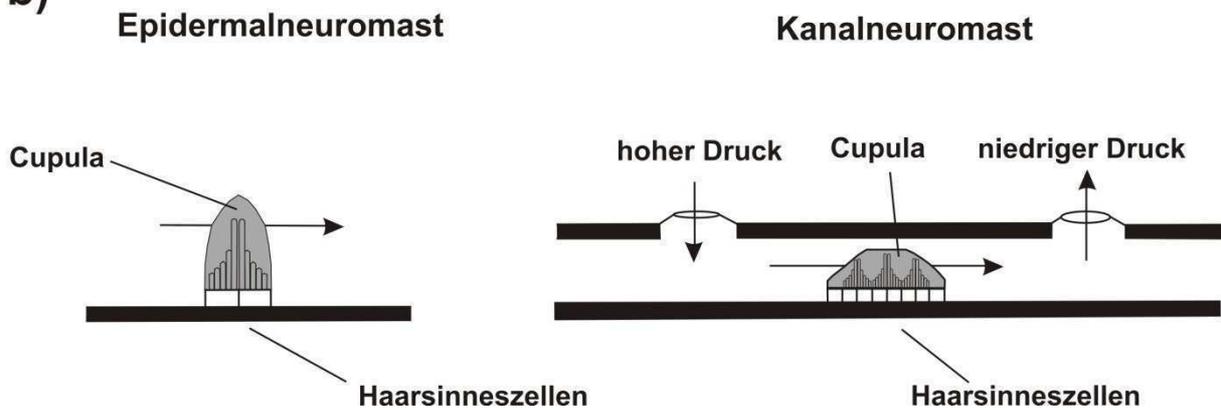


Abbildung 2: Aufbau der Rezeptororgane des Seitenliniensystems. a) Haarsinneszelle b) Epidermal- und Kanalneuromast. Die Pfeile geben die Strömungsrichtung des Mediums an, durch welche die Cupula ausgelenkt wird (verändert nach Bleckmann 1993 und Coombs und Montgomery 1998).

Bei den vier in der vorliegenden Arbeit auf die Wahrnehmung hydrodynamischer Stimuli getesteten Arten wurde in vorausgegangenen Studien eine stark differierende Anzahl an Epidermalneuromasten gefunden. Im Mittel verfügten Alande, *Leuciscus idus*, über 1001 (110/cm Körperlänge, A. Schmitz, unveröffentlichte Daten), Rotaugen, *Rutilus rutilus*, über 758 (120/cm Körperlänge, Beckmann et al. 2010), Regenbogenforellen, *Oncorhynchus mykiss*, über 42 (2/cm Körperlänge, Engelmann et al. 2002) und Nasen, *Chondrostoma nasus*, über 521 (62/cm Körperlänge, Beckmann et al. 2010) Epidermalneuromasten auf einer Körperseite.

Innerhalb dieser Gruppe wiesen die bevorzugt im Fließwasser lebenden Arten *O. mykiss* und *C. nasus* tatsächlich die geringste Anzahl an Epidermalneuromasten auf, wobei *O. mykiss* als einziger Vertreter der Salmoniden durch eine besonders geringe Anzahl gekennzeichnet war. Die Anzahl der Epidermalneuromasten entsprach bei *C. nasus*, einem Vertreter der Cypriniden, dagegen der Größenordnung nach eher denjenigen der anderen Cypriniden, *L. idus* und *R. rutilus*, obwohl diese fast doppelt so viele aufwiesen. Damit spiegelt die unterschiedliche Ausstattung mit Epidermalneuromasten der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Fischarten ebenfalls sowohl einen phylogenetischen als auch einen adaptiven Einfluss auf das Seitenliniensystem wider.

1.2 Einfluss hydrodynamischer Reize auf das Verhalten bei Fischen

In den letzten Jahrzehnten konnte bei Fischen der Einfluss hydrodynamischer Reize auf eine Vielzahl unterschiedlicher Verhaltensweisen nachgewiesen werden. Beispielsweise orientieren sich Streifenhechtlinge, *Aplocheilichthys lineatus*, beim Beutefang hauptsächlich an Oberflächenwellen, was Verhaltensexperimente mit geblendeten Individuen zeigten. Die Verhaltensschwelle für die Detektion von Oberflächenwellen lag mit einer Reizfrequenz von 100 Hz bei einer Amplitude von etwa 0,01 μm (Bleckmann 1980). Weitere Untersuchungen an dieser Art belegten ebenso die Frequenzdiskrimination von Oberflächenwellen mit einer durchschnittlichen Weber Fraktion ($\Delta f/f$, f = getestete Frequenz [Hz], Δf = eben noch wahrnehmbarer Frequenzunterschied [Hz]) von etwa 0,1 (Bleckmann et al. 1981). Aber auch bei nicht oberflächengebundenen Fischen wurde die Nutzung von Seitenlinieninformationen mithilfe einfacher Stimuli im Verhaltensexperiment nachgewiesen. So wurden Schläfergrundeln, *Gobiomorphus cotidianus*, darauf konditioniert, sich zu einer vibrierenden Kugel hin zu orientieren. Hier konnte im Stillwasser mit einer Reizfrequenz von 50 Hz noch bei einer Auslenkung der Wassermoleküle von 0,33 μm eine Verhaltensreaktion ausgelöst werden. Diese Schwelle wurde durch eine Hintergrundströmung von 4,5 cm s^{-1} allerdings auf 3 μm angehoben (Bassett et al. 2006). Freilanduntersuchungen lieferten Belege für die Nutzung hydrodynamischer Informationen beim Beutefang. Bei Groppen, *Cottus bairdi*, wurde zunächst anhand des Mageninhaltes nachts gefangener

Individuen der erfolgreiche Beutefang ohne visuelle Informationen gezeigt. Daraufhin wurde im Labor die Seitenlinie geblendeter Individuen dieser Art einseitig abgedeckt und Futter an diesen vorbei bewegt. Eine Reaktion auf das Futter erfolgte nur auf der Seite ohne abgedeckte Seitenlinie, womit deren Einfluss auf das Beutefangverhalten nachgewiesen wurde (Hoekstra und Jannssen 1985). Eine Studie mit lebenden Bachflohkrebsen, *Gammarus pulex*, als Beutetiere zeigte, dass das pharmakologische Ausschalten des Seitenliniensystems bei komplettem Lichtausschluss den Beutefangerfolg von Sonnenbarschen, *Lepomis gibbosus*, stark verminderte, während das Ausschalten des visuellen Systems allein nur einen geringen Effekt hatte (Meyer-Schwickerath 2010). Kinematische Analysen des Beißverhaltens bei Grünen Sonnenbarschen, *Lepomis cyanellus*, Forellenbarschen, *Micropterus salmoides*, und Muskellungen, *Esox masquinongy*, deckten ebenfalls durch Ausschalten des Seitenliniensystems dessen Beteiligung bei der optimalen Ausrichtung zur Beute auf (Janssen und Corcoran 1993, New und Kang 2000, New 2002). Doch nicht nur der Beutefang stellt eine Möglichkeit dar, hydrodynamische Informationen zu nutzen. Die Objekterkennung und -diskrimination durch selbst erzeugte Wasserbewegungen konnte beim blinden Höhlenfische *Astyanax fasciatus* nachgewiesen werden (von Campenhausen et al. 1981; Weissert und von Campenhausen 1981; Teyke 1985; Abdel-Latif et al. 1990). Diese legen sogar räumliche Karten mit Hilfe hydrodynamischer Informationen an (Burt de Perera 2004). Des Weiteren konnte bei *A. fasciatus*, dem Drachenfisch *Cheimarrichthys fosteri* und dem Antarktisdorsch *Pagothenia borchgrevinki* durch Ausschalten des Seitenliniensystems und selektiv der Kanalneuromasten ein Beitrag der Epidermalneuromasten bei der Rheotaxis gezeigt werden (Montgomery et al. 1997). Beim Schwarmverhalten spielen neben visuellen ebenfalls hydrodynamische Reize eine Rolle, was durch Ausschaltversuche am Köhler *Pollachius virens* nachgewiesen wurde (Pitcher et al. 1976; Partridge und Pitcher 1980). Gezielte Verhaltensreaktionen auf komplexe hydrodynamische Reize im Fließwasser wurden dagegen noch nicht nachgewiesen, obwohl diese Reize in der natürlichen Umwelt vieler Fischarten eine wichtige Informationsquelle darstellen.

1.3 Kármánsche und fischverursachte Wirbelstraßen

Die in der vorliegenden Arbeit hauptsächlich untersuchten hydrodynamischen Stimuli sind die nach ihrem Entdecker benannten Kármánschen Wirbelstraßen, die durch die Umströmung eines Objektes in einem Fluid entstehen (Vogel 1996). Sie bestehen aus sich abwechselnd an beiden Seiten des Objektes ablösenden Wirbeln mit jeweils zum Zentrum des Objektes gerichteter und damit gegenläufiger Drehrichtung (siehe Abb. 3a). Die Frequenz, mit welcher sich diese Wirbel ablösen, ist abhängig von der Strömungsgeschwindigkeit des Wassers und der Größe des Objektes (Liao et al. 2003a, siehe Abschnitt 2.2.2) und könnte von den Fischen über ihr Seitenliniensystem wahrgenommen werden. Regenbogenforellen, *O. mykiss*, passen ihre Schwimmbewegungen an die Form dieser Wirbelstraßen an (Liao et al. 2003a, b). Die von Liao als Kármán Gangart (Kármán gait) bezeichneten Schwimmbewegungen in Kármánschen Wirbelstraßen, welche nachweislich energetische Vorteile bei der Lokomotion liefern (Liao et al. 2003b), beruhen jedoch zumindest zum Teil auf passiven Mechanismen. Dies zeigten Versuche mit frischtoten Forellen, die durch einen Faden in der Wirbelstraße gehalten wurden (Liao 2004). Somit konnte ein direkter Zusammenhang zur Wahrnehmung durch das Seitenliniensystem zunächst nicht hergestellt werden. Es ergaben sich jedoch Hinweise darauf, dass das Seitenliniensystem durch Wahrnehmung der Wirbel das Schwimmverhalten beeinflusst, da die Bewegungsabläufe bei Ausschalten dieses Systems nicht mehr so genau an die Wirbelstruktur angepasst waren. Da die Versuchstiere aber sowohl mit als auch ohne ausgeschaltetes Seitenliniensystem im Dunkeln die Kármán Gangart mieden und stattdessen einen strömungsgünstigen Bereich seitlich des Halbzylinders nutzten („entraining“), scheint jedoch auch das visuelle System einen großen Einfluss auf dieses Schwimmverhalten zu haben (Liao 2006). In einer anderen Studie bevorzugten Regenbogenforellen stets den Aufenthalt in der Entraining-Zone und im Bereich der Bugwelle („bow wake“). Dies war im Hellen wie im Dunkeln sowohl mit Seitenlinieninformationen als auch mit ausgeschaltetem Seitenliniensystem der Fall. In dieser Studie zeigte sich nur ein Effekt des Seitenliniensystems, wenn die Versuchstiere mit ausgeschaltetem Seitenliniensystem einem bewegten Halbzylinder im Dunkeln folgen mussten, um ihre bevorzugte Position relativ zum Halbzylinder beibehalten zu können (Przybilla 2012). Unabhängig vom Schwimmverhalten in Kármánschen

Wirbelstraßen konnten elektrophysiologische Untersuchungen deren Perzeption durch das Seitenliniensystem von Goldfischen *Carassius auratus auratus* nachweisen. Das Spektrum der neuronalen Entladungsraten des anterioren Seitenliniennervs zeigte hierbei ein Maximum nahe der Wirbelablösefrequenz des Zylinders, in dessen Wirbelstraße der Fisch positioniert war (Chagnaud et al. 2007).

Eine andere Form von Wirbelstraßen tritt im Nachlauf undulatorisch schwimmender Fische auf (Videler et al. 1999; Hanke et al. 2000, Hanke und Bleckmann 2004). Diese zeichnen sich durch eine weniger regelmäßige Wirbelstruktur als Kármánsche Wirbelstraßen aus, sind aber durch nach außen drehende Wirbel charakterisiert, sobald Vortrieb entsteht (siehe Abb. 3b) (Brücker und Bleckmann 2007, siehe Abschnitt 2.4.2). In einer Wasserschicht, die ein Fisch durchschwimmt, kann eine klare Wirbelstruktur bis zu 30 s bestehen bleiben, eine erhöhte Geschwindigkeit des Wassers sogar über 5 Minuten (Hanke et al. 2000; Hanke und Bleckmann 2004). Dadurch ist piscivoren Fischen die Möglichkeit gegeben, anhand dieser hydrodynamischen Spuren ihre Beute zu verfolgen. Hinweise hierauf ergaben sich bei Zandern, *Sander lucioperca*, in Experimenten mit lebenden Beutetieren (Moderlieschen, *Leucaspius delineatus*), in denen bei einzelnen Fangereignissen eine vorhergegangene Verfolgung der Beute beobachtet werden konnte (Hanke 2001). Diese Beobachtungen wurden in Experimenten mit Welsen, *Silurus glanis*, denen Guppies, *Poecilia reticulata*, als Beute zur Verfügung gestellt wurden, bestätigt (Pohlmann et al. 2001, 2004). In beiden Untersuchungen fanden die Experimente unter Infrarotbeleuchtung statt, um das visuelle System auszuschalten. Die Beteiligung anderer, insbesondere olfaktorischer Informationen und eine direkte Reizung des Seitenliniensystems über Nahfeldströmungen konnte aber nicht ausgeschlossen werden. Europäische Flussbarsche, *Perca fluviatilis*, konnten in einer anderen Studie Richtungsparameter hydrodynamischer Spuren erkennen, die mittels Beuteattrappen erzeugt wurden, ohne dass diese von den Versuchstieren gesehen werden konnten. Dies legt eine Wahrnehmung der Wirbelstrukturen einer hydrodynamischen Spur durch das Seitenliniensystem nahe, wenngleich andere Sinnesmodalitäten nicht ausgeschaltet waren, so dass eine multimodale Wahrnehmung nicht völlig ausgeschlossen werden konnte (Haas 2011). Abbildung 3 zeigt eine Kármánsche Wirbelstraße und die Wirbelstruktur im Nachlauf eines undulatorisch schwimmenden Fisches.

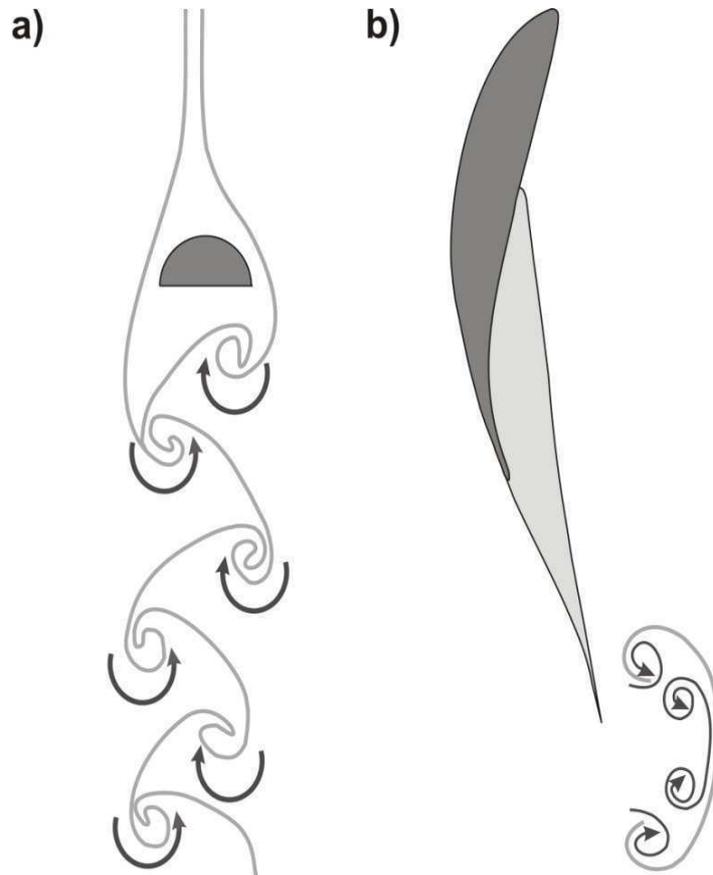


Abbildung 3: Kármánsche und fischverursachte Wirbelstraßen
a) Kármánsche Wirbelstraße hinter einem Halbzylinder. Die Wasserströmung verläuft von oben nach unten (verändert nach Liao 2007).
b) Wirbelstraße hinter einem schwimmenden Fisch. Der dunkelgraue Körperumriss zeigt die aktuelle Position des Fisches, der hellgraue Körperumriss die Position mit der maximalen seitlichen Auslenkung der Schwanzflosse, bei der die Wirbel abgelöst wurden. (verändert nach Brücker und Bleckmann 2007).
Die hellgrauen Linien geben die Umrise der Wirbelstrukturen an, die dunkelgrauen Pfeile die Drehrichtung der Wirbel.

1.4 Fragestellung

Trotz der wichtigen Informationen, die komplexe hydrodynamische Reize Fischen im Fließwasser liefern, gab es bislang keine Verhaltensuntersuchungen dazu, ob und wie empfindlich Fische auf diese Reize reagieren. Wirbelstraßen liefern durch ihre charakteristische und einfach zu reproduzierende Struktur eine gute Möglichkeit, die Verhaltensreaktionen von Fischen auf hydrodynamische Reize im Fließwasser zu untersuchen. In der vorliegenden Arbeit sollte daher an drei Vertretern der Cypriniden und vergleichend einem Vertreter der Salmoniden untersucht werden, ob Fische mithilfe von Seitenlinieninformationen gezielt auf Wirbelstraßen reagieren und unterschiedliche Wirbelstraßen sogar diskriminieren können. Hierbei wurden sowohl Kármánsche Wirbelstraßen mit unterschiedlicher Frequenz und Ausbreitung als auch simulierte fischverursachte Wirbelstraßen, deren Wirbel sich in ihrer Drehrichtung von denen Kármánscher Wirbelstraßen unterscheiden, als Stimuli eingesetzt.

2. Material und Methoden

2.1 Versuchstiere und Haltung der Versuchstiere

2.1.1 Versuchstiere

Für die visuelle Konditionierung und die Verknüpfung mit einer Kármánschen Wirbelstraße (siehe Abschnitt 2.2) wurden Alande (Goldorfen, *Leuciscus idus*) als Versuchstiere verwendet. Vertreter dieser Art hatten sich zuvor im Institut für Zoologie als robuste Versuchstiere erwiesen und wurden bereits für Experimente im Fließwasser verwendet. Hierbei zeigte *L. idus* die in Abschnitt 1.3 erwähnten Interaktionen mit einem in die Strömung eingebrachten Halbzylinder (B. Baier, persönliche Mitteilungen). Darüber hinaus war eine Kühlung des Wassers, wie sie für die von Liao verwendeten Forellen erforderlich gewesen wäre, im provisorischen Versuchsaufbau nicht möglich (Liao et al. 2003a, b).

In den Versuchsreihen zur Wahrnehmung Kármánscher- und simulierter fischverursachter Wirbelstraßen im Zwei-Alternativ-Wahlverfahren (siehe Abschnitt 2.3 und 2.4) wurden neben *L. idus* Rotaugen (*Rutilus rutilus*), Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) und Nasen (*Chondrostoma nasus*) als Versuchstiere verwendet. *R. rutilus* gehört ebenso wie *L. idus* zu den Fischarten, die gemäßigt fließende Gewässer bevorzugen und wurde im Institut für Zoologie bereits in Experimenten zur Bestimmung der kritischen Schwimmgeschwindigkeit und zum Verhalten in einem künstlichen Bachlauf erfolgreich im Fließwasser getestet (B. Baier, persönliche Mitteilungen). *O. mykiss* und *C. nasus* bevorzugen dagegen schneller fließende Gewässer (siehe Artbeschreibungen), so dass die Wahrnehmung von Wirbelstrukturen für diese Fischarten beim Auffinden strömungsgünstiger Positionen zur Energieeinsparung von großer Bedeutung sein könnte.

Es folgen die Artbeschreibungen von *L. idus*, *R. rutilus*, *O. mykiss* und *C. nasus* anhand ausgewählter Informationen zur Verbreitung, zum Habitat, zur Biologie sowie zu Körpermerkmalen.

Aland (*Leuciscus idus* Linnaeus, 1758)

Leuciscus idus ist ein Vertreter der Cyprinidae, der Karpfenfische, und damit der artenreichsten Familie der Süßwasserfische (ca. 2200 Arten) (Helfman et al. 2009). Die ursprüngliche Verbreitung von *L. idus* erstreckte sich über weite Teile Eurasiens von der Seine und niederen Loire in Frankreich bis nach Skandinavien südlich des 69. nördlichen Breitengrades und zur Lena und dem Aralbecken in Asien. Inzwischen wurde *L. idus* in Großbritannien sowie Norditalien und die goldene Zuchtform auch in urbanen Habitaten eingeführt. Als Habitat bevorzugt *L. idus* Seen und größere Flüsse, zur Laichzeit finden aber auch kurze Wanderungen in Nebenflüsse statt (Kottelat und Freyhof 2007). Grundsätzlich ist *L. idus* als strömungsindifferent und euryopar (strömungsindifferent laichend) anzusehen (Zauner und Eberstaller 1999). Juvenile Individuen leben gesellig, während adulte Individuen eher solitär leben. Das erste Ablaichen erfolgt mit 5-6 Jahren. Die Lebensdauer beträgt maximal 15 Jahre. Das Nahrungsspektrum von *L. idus* umfasst eine Vielzahl aquatischer und terrestrischer Tiere, bei großen Exemplaren vor allem Fische. Die Standardlänge (Länge von der Schnauzenspitze bis zur Basis der Schwanzflosse, englisch: „standard length“, SL) beträgt maximal 85 cm, meist jedoch 35-40 cm. Nach dem ersten Lebensjahr können abhängig vom Nahrungsangebot bereits 13 cm SL erreicht werden (Kottelat und Freyhof 2007).

Als Versuchstiere dienten naive juvenile Individuen (Anzahl N der Versuchstiere = 11) der goldenen Zuchtform von *L. idus*, die eine Gesamtlänge (Länge von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzflossenspitze, englisch: „total length“, TL) von 8-12 cm hatten und daher normale Ernährungsbedingungen vorausgesetzt etwa 1-2 Jahre alt waren. Abbildung 4 zeigt ein juveniles Exemplar der goldenen Zuchtform von *L. idus*. Die Tiere wurden über die Fischfarm Schubert, D-27793 Wildeshausen bezogen.



Abbildung 4: Goldene Zuchtform des Alands (*Leuciscus idus*), juveniles Exemplar, etwa 12 cm TL

Rotauge (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758)

Rutilus rutilus gehört zur Familie der Cyprinidae (siehe *L. idus*). Die ursprüngliche Verbreitung erstreckte sich über weite Teile Europas nördlich der Pyrenäen und Alpen bis nach Asien, ins Marmarabecken, Anatolien und zur Lena-Mündung in Sibirien. Die iberische Halbinsel, das Adriabecken, Italien und Skandinavien nördlich des 69. nördlichen Breitengrades gehörten nicht zum natürlichen Verbreitungsgebiet. Lokal wurde *R. rutilus* inzwischen aber auch in Spanien und Italien eingeführt. *R. rutilus* lebt in nährstoffreichen Seen und Fließgewässern, aber auch im Brackwasser in Lagunen. Es werden auch kurze Laichwanderungen unternommen (Kottelat und Freyhof 2007). Grundsätzlich ist *R. rutilus* als strömungsindifferent und euryopar anzusehen (Zauner und Eberstaller 1999). Besondere Erkennungsmerkmale von *R. rutilus* sind der seitlich abgeflachte Körper, die gelbe (juvenil) bis tiefrote (adult) Iris und die orangenen bis roten Brust-, Bauch-, und Afterflossen.

Bei einer maximalen Lebensdauer von 13 Jahren erfolgt die Reproduktion je nach Nahrungsangebot erstmalig mit 2-3 Jahren (Männchen) bzw. 3-4 Jahren (Weibchen). Die Nahrung besteht hauptsächlich aus benthischen Invertebraten, Zooplankton, Pflanzenmaterial und Detritus. *R. rutilus* kann eine maximale Größe von 50 cm erreichen (Kottelat und Freyhof 2007), wobei die Durchschnittsgröße 25 cm TL beträgt (www.fishbase.org 2012b).

Als Versuchstiere dienten Individuen (N = 16) mit 8,5-15 cm TL, die im Zeitraum der Versuchsreihe (etwa 30 Monate) normale Ernährungsbedingungen vorausgesetzt etwa 1-4 Jahre alt waren. Einige der Versuchstiere wurden zuvor bereits in Experimenten zur Bestimmung der kritischen Schwimmggeschwindigkeit eingesetzt, die meisten waren naiv. Abbildung 5 zeigt ein Exemplar von *R. rutilus* der entsprechenden Größe. Die Tiere wurden über die Fischzucht Pilgram GmbH, D-53797 Lohmar bezogen.



Abbildung 5: Rotaugen (*Rutilus rutilus*), etwa 12 cm TL

Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792)

Oncorhynchus mykiss ist ein Vertreter der Salmonidae, der Lachsfische, die mit etwa 70 Arten im Süßwasser wie auch im Meer vertreten sind (www.fishbase.org 2012c). *O. mykiss* ist die wohl am häufigsten kultivierte und untersuchte Fischart überhaupt (Helfman et al. 2009). Das natürliche Verbreitungsgebiet erstreckte sich über Kamtschatka und das Gebiet südlich der Amur Mündung sowie das nordamerikanische Pazifikbecken südlich von Nordmexiko. *O. mykiss* wurde im Freiland inzwischen in verschiedenen Alpenflüssen in Deutschland, Österreich, Slowenien, der Schweiz und Italien eingeführt. Als Habitat können alle Seen und Flüsse dienen, die sauerstoffreich sind und deren Wassertemperatur im Sommer nicht über 25 °C erreicht (Kottelat und Freyhof 2007). *O. mykiss* ist als oligorheophil

(minder strömungsliebend) und rheopar (fließwasserlaichend) einzuordnen (Zauner und Eberstaller 1999). Besondere Erkennungsmerkmale sind bei adulten Individuen neben dem charakteristischen Punktemuster ein breiter rosa bis roter Streifen vom Kopf bis zur Schwanzbasis (außer bei marinen Individuen, Steelhead-Forellen) und bei juvenilen Individuen im Parr-Stadium 5-10 Flecken an der entsprechenden Stelle. Bei *O. mykiss* gibt es sowohl anadrome Individuen (Steelhead-Forellen), die marin leben und Laichwanderungen in ihre Geburtsflüsse unternehmen, als auch Individuen, die ihr ganzes Leben im Süßwasser verbringen, von denen wiederum einige ebenfalls lange Laichwanderungen unternehmen, andere dagegen gar nicht wandern. Das erste Ablachen erfolgt oft mit einem Jahr, im nördlichen Verbreitungsgebiet mit 3-5 Jahren. *O. mykiss* ernährt sich von einem breiten Spektrum aquatischer und terrestrischer Invertebraten sowie kleinen Fischen. Im Meer werden Fische, Crustaceen und Cephalopoden als Nahrung bevorzugt. *O. mykiss* kann eine Größe von 100 cm SL erreichen (Kottelat und Freyhof 2007). Als Versuchstiere dienten naive Individuen (N = 9) im Parrstadium mit 9-12 cm TL, die im Zeitraum der Versuchsreihe (etwa 14 Monate) etwa 1-2 Jahre alt waren. Abbildung 6 zeigt ein Exemplar von *O. mykiss* im entsprechenden Stadium.



Abbildung 6: Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*), Parr, 12 cm TL (verändert aus Hellinger 2009)

Nase (*Chondrostoma nasus* Linnaeus, 1758)

Chondrostoma nasus gehört zur Familie der Cyprinidae (siehe *L. idus*). Das ursprüngliche Verbreitungsgebiet erstreckte sich über die Becken des schwarzen- und südlichen baltischen Meeres sowie das Becken der südlichen Nordsee. Lokal wurde *C. nasus* inzwischen in Frankreich, Italien und Slowenien eingeführt. Als Habitat werden ausschließlich moderat bis schnell fließende Gewässer mit steinigem oder kiesigem Untergrund genutzt. Zur Laichzeit können Wanderungen in Nebenflüsse über mehrere 10 km unternommen werden (Kottelat und Freyhof 2007). *C. nasus* gilt demzufolge als ausgesprochen rheophil und rheopar (Zauner und Eberstaller 1999). Besonderes Erkennungsmerkmal von *C. nasus* ist der knorpelige Wulst über dem Oberkieferknochen, welcher der Kopfspitze ein nasenähnliches Aussehen verleiht und damit namensgebend ist. Bei einer maximalen Lebensdauer von 12 Jahren erfolgt das erste Ablachen mit 4-5 Jahren. *C. nasus* lebt stets gesellig, Larven und juvenile Individuen leben in flachen Uferbereichen und ernähren sich von kleinen Invertebraten, adulte Individuen leben in schneller fließenden Bereichen und fressen Algen, benthische Invertebraten und Detritus vom harten Substrat ab. *C. nasus* kann eine Größe von 46 cm SL erreichen, erreicht meist jedoch eine Größe von etwa 25 cm (Kottelat und Freyhof 2007, www.fishbase.org 2012d).

Als Versuchstiere dienten naive juvenile Individuen (N = 4) mit 11-13,5 cm TL, die normale Ernährungsbedingungen vorausgesetzt etwa 1-2 Jahre alt waren. Abbildung 7 zeigt ein Exemplar von *C. nasus* der entsprechenden Größe. Die Tiere wurden über die Fischfarm Schubert, D-27793 Wildeshausen bezogen.



Abbildung 7: Nase (*Chondrostoma nasus* Linnaeus, 1758), juveniles Exemplar, etwa 12 cm TL

2.1.2 Haltung der Versuchstiere

Die Haltung der Versuchstiere während der unter Abschnitt 2.2 beschriebenen Experimente erfolgte in Glasaquarien der Größe 40 cm x 40 cm x 30 cm (Länge x Breite x Höhe). Der Wasserstand betrug 25 cm. Somit stand jedem Versuchstier ein Wasservolumen von 40 l zur Verfügung. Die Versuchstiere wurden einzeln gehalten, um eine individuelle Identifizierung zu gewährleisten. Da die Haltung in einem fensterlosen Raum stattfand, diente eine Glühbirne (60 W, Osram, D-81543 München) der Beleuchtung im 10 h:14 h Hell-Dunkel Rhythmus. Bei Licht herrschte im Raum, der auch als Versuchsraum genutzt wurde (siehe Abschnitt 2.2.1), je nach Position eine Helligkeit von 15-55 Lux, hier und im Folgenden im Spektrum von 400-700 nm gemessen (Luxmeter PeakTech 5020, PeakTech Prüf- und Messtechnik GmbH, D-22926 Ahrensburg). Jedes Aquarium war mit einem Innenfilter (Fluval 1plus, 200 l/h, Hagen Deutschland GmbH, D-25488 Holm) und einem Tonversteck ausgestattet. Substrat war nicht vorhanden. Die Wassertemperatur wurde nicht reguliert und entsprach der Raumtemperatur von etwa 18-22 °C. In einem Abstand von ein bis zwei Wochen wurde etwa die Hälfte des Wassers durch frisches Leitungswasser ersetzt, um organische Abbauprodukte zu entfernen.

Die Haltung der Versuchstiere während der unter Abschnitt 2.3 und 2.4 beschriebenen Experimente erfolgte in einem Glasaquarium der Größe 203,5 cm x 51 cm x 40 cm (Länge x Breite x Höhe). Der Wasserstand betrug etwa 25 cm. Im Verlauf der Versuchsreihe war das Aquarium durch PVC-Gitter in 5 -10 gleich große Kompartimente unterteilt, in denen jeweils ein Versuchstier einzeln gehalten wurde, um eine individuelle Identifizierung zu gewährleisten. Somit stand jedem Versuchstier etwa 25-50 l Wasservolumen zur Verfügung. Zur thermischen Isolation war das Aquarium mit Styroporplatten verkleidet. Die Tiere waren durch transparente Abdeckungen aber einem natürlichen Tag- und Nachtrhythmus ausgesetzt. Das Aquarium war über zwei Außenfiltern (EHEIM classic 150 (Typ 2213), 440 l/h, Eheim GmbH, D-73777 Deizisau) an ein Kühlaggregat (Aquamedic Titan 500, Aquamedic GmbH, D-49143 Bissendorf) angeschlossen, so dass die Wassertemperatur reguliert werden konnte. Diese betrug bei der Haltung von *L. idus*, *R. rutilus* und *P. fluviatilis* zunächst 18-19 °C und wurde für die Haltung von *O. mykiss* auf 14-15 °C gesenkt, bei der gleichzeitig auch *R. rutilus* und *C. nasus* gehalten wurden. Das Aquarium war mit Substrat (Kies) ausgestattet und in jedem Kompartiment befand sich ein

Tonversteck. In einem Abstand von vier bis sechs Wochen wurde etwa die Hälfte des Wassers durch frisches Leitungswasser ersetzt, um organische Abbauprodukte zu entfernen. Während der Versuchsreihen erhielten die Versuchstiere außerhalb der Experimente kein Futter.

2.2 Visuelle Konditionierung und Verknüpfung mit einer Kármánschen Wirbelstraße bei Alanden (Goldorfen)

Die Experimente in dieser Versuchsreihe dienten dem raschen Einstieg in die Konditionierung der Versuchstiere und hatten Vorversuchscharakter. Die klassische Konditionierung auf einen einfachen visuellen Stimulus in den Haltungsbecken sollte die Möglichkeit liefern, ein bereits etabliertes Reiz-Reaktions-Schema in den Strömungskanal übertragen zu können. Hier sollte der räumlich komplexe hydrodynamische Stimulus mit dem visuellen Stimulus kombiniert werden, um diesen schließlich zu ersetzen.

2.2.1 Versuchsaufbau

Visuelle Konditionierung im Haltungsbecken

Die Haltungsbecken dienten auch als Versuchsbecken für die visuelle Konditionierung, so dass ein Umsetzen nicht notwendig war. Die Beleuchtung wurde dafür nicht verändert. Die Helligkeit in den Becken betrug durch eine PVC-Abdeckung bedingt etwa 15 Lux. In jedem Haltungsbecken befand sich dauerhaft eine grüne LED (englisch: light emitting diode) (siehe Abschnitt 2.2.2), deren Anschlüsse mit Schrumpfschlauch abgedichtet waren, sowie direkt daneben eine Pipettenspitze (Innendurchmesser 1 mm), die an einen Schlauch angeschlossen war und der Futtergabe diente. LED und Pipettenspitze waren jeweils in einer vom Experimentator aus gesehen hinteren Ecke des Aquariums direkt unterhalb der Wasseroberfläche platziert. Ab dem dritten Tag der Versuchsreihe wurde das Becken während der Experimente mit einer Kamera (Sony Handycam DCR-HC45, Sony Deutschland, D-10785 Berlin) gefilmt, so dass der Experimentator das Versuchsbecken während der Experimente auf einem Monitor hinter einem Sichtschutz beobachten konnte und keinen Einfluss auf das Verhalten der Versuchstiere ausübte.

Visuelle und hydrodynamische Konditionierung im Strömungskanal

Die Experimente zur Verknüpfung des visuellen mit einem hydrodynamischen Stimulus fanden als Vorversuche zunächst in einem provisorischen Versuchsaufbau (Kanal 1) statt. Als Versuchsaufbau diente ein ovaler Strömungskanal aus PVC (Eigenbau Werkstatt des Instituts für Zoologie). Das Gesamtvolumen des Strömungskanals betrug etwa 45 l. Der Testbereich aus Acrylglas hatte die Maße 40 cm x 15 cm x 15 cm (Länge x Breite x Höhe). Der Wasserstand betrug etwa 12 cm. Die Wassertemperatur entsprach der Raumtemperatur und der Wassertemperatur in den Haltungsbecken von etwa 18-22 °C. Die Beleuchtung wurde nicht verändert. Die Wasserströmung wurde mit einem DC-Motor (3557K024CR, Faulhaber GmbH, D-71101 Schönaich) und einem an diesen gekoppelten Propeller (Schottelantrieb 8 cm Durchmesser, aero-naut Modellbau GmbH, D-72766 Reutlingen) erzeugt. Der Motor wurde durch ein Netzgerät (Voltcraft PS-2403D, Conrad Electronic SE, D-92240 Hirschau) angetrieben. Motor und Propeller waren auf der dem Testbereich gegenüberliegenden Seite mit einer Halterung an der Wand befestigt und somit vom Strömungskanal mechanisch entkoppelt. Mithilfe eines Flügelrad-Anemometers (P670, Dostmann Electronic GmbH, D-97877 Wertheim) wurde die Strömungsgeschwindigkeit während der Experimente auf 10 ± 1 cm/s eingestellt. Ein Kollimator (innerer Röhrendurchmesser 5 mm, Röhrenlänge 30 mm, Eigenbau aus Trinkhalmen) erzeugte im Testbereich einen laminaren Wasserstrom. Stromabwärts vom Testbereich verhinderte ein Netz das Abdriften der Versuchstiere. Auch hier diente eine grüne LED (565 nm, siehe Abschnitt 2.2.2) als visueller Stimulus. Diese war vorne im Testbereich an der stromaufwärts betrachteten linken Kanalwand direkt neben einer Pipettenspitze (Innendurchmesser 1 mm) etwa 10 cm stromabwärts vom Kollimator befestigt. Die Pipettenspitze war an einen Schlauch angeschlossen und diente der Futtergabe. Somit war die Belohnung räumlich mit dem visuellen Stimulus verknüpft. Das Objekt zur Erzeugung des hydrodynamischen Stimulus (siehe Abschnitt 2.2.2) war im Testbereich zentral etwa 5 cm stromabwärts vom Kollimator platziert. Unterhalb des Testbereiches war ein Spiegel in einem Winkel von etwa 40° aufgestellt, wodurch dieser von einer Kamera (Sony Handycam DCR-HC45, Sony Deutschland, D-10785 Berlin) zeitgleich sowohl seitlich als auch von unten gefilmt wurde.

Der Experimentator beobachtete den Testbereich während der Experimente auf einem Monitor hinter einem Sichtschutz, so dass er keinen Einfluss auf das Verhalten der Versuchstiere ausübte

Der eigentliche Versuchsaufbau (Kanal 2) befand sich in einer schallgedämpften Kammer mit den Maßen 165 cm x 135 cm x 185 cm (Länge x Breite x Höhe). Während der Experimente befand sich der Experimentator außerhalb der Kammer. Die Experimente wurden in einem maßgefertigten ovalen Strömungskanal aus PVC durchgeführt (Eigenbau Werkstatt des Instituts für Zoologie). Das Gesamtvolumen des Strömungskanals betrug etwa 76 l. Der Testbereich aus Acrylglas hatte die Maße 52,5 cm x 20,3 cm x 18 cm (Länge x Breite x Höhe). Der Wasserstand betrug 15-16 cm. Die Wasserströmung wurde mit dem oben beschriebenen Motor und dem oben beschriebenen Propeller erzeugt. Diese waren auf der dem Testbereich gegenüberliegenden Seite mit einer Halterung an der Wand der Kammer befestigt und dadurch vom Strömungskanal mechanisch entkoppelt.

Abbildung 8 zeigt den Testbereich des Strömungskanals dieser Versuchsreihe.

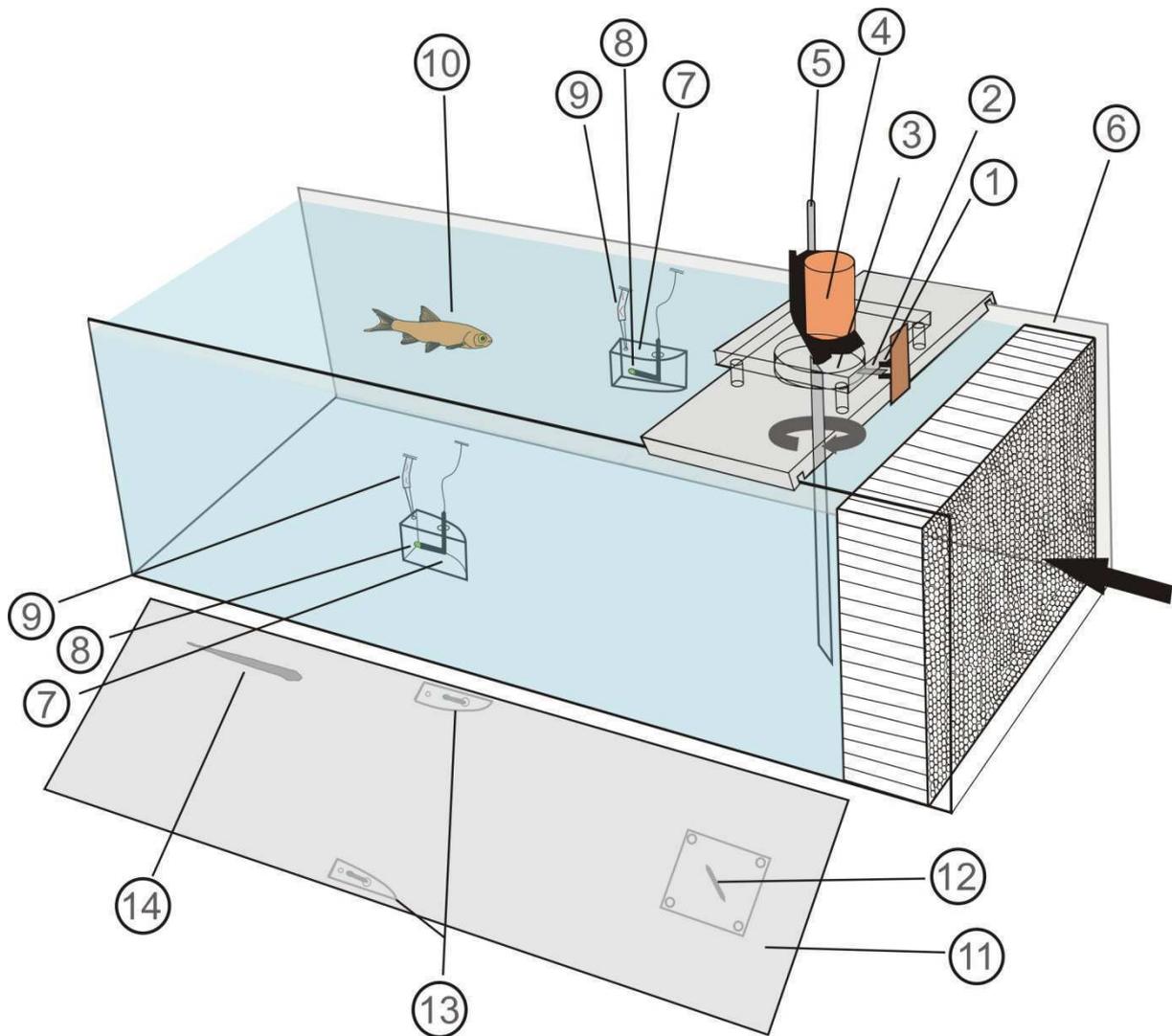


Abbildung 8: Versuchsaufbau für die Experimente zur visuellen Konditionierung und Verknüpfung mit einer Kármánschen Wirbelstraße (Testbereich des Strömungskanals). 1: Gabellichtschranke; 2: Blech zur Unterbrechung der Lichtschranke; 3: Objekt mit Sockel; 4: Getriebemotor; 5: Achse; 6: Kollimator; 7: Belohnungskammer; 8: LED; 9: Schlauch mit Pipettenspitze zur Futtergabe; 10: Versuchstier; 11: Spiegel; 12: Spiegelung des Objektes und der Halterung; 13: Spiegelungen der Belohnungskammern; 14: Spiegelung des Versuchstieres; der schwarze Pfeil gibt die Strömungsrichtung des Wassers an, der graue Pfeil gibt die Rotationsrichtung des Objektes an

Die Strömungsgeschwindigkeit wurde wie in den folgenden Versuchsreihen durch Stoppen der Zeit, die im Wasser gelöste Partikel für das Passieren einer definierten Strecke (20 cm) benötigten, ermittelt. Sie betrug während der Experimente etwa 10 cm/s ($9,87 \pm 0,90$ cm/s, Mittelwert \pm SD). Ein Kollimator aus Kunststoff (innerer Röhrendurchmesser 3,3 mm, Röhrenlänge 50 mm, Pfalz Composite e.K., D-76889 Dierbach) erzeugte im Testbereich einen laminaren Wasserstrom.

Stromabwärts vom Testbereich verhinderte ein Netz das Abdriften der Versuchstiere. Das Objekt zur Erzeugung des hydrodynamischen Stimulus (siehe Abschnitt 2.2.2) war im Testbereich zentral etwa 5 cm stromabwärts vom Kollimator platziert. Für die Futtergabe waren etwa 25 cm bzw. 12 cm stromabwärts vom Objekt entweder nur an der linken oder an der linken und rechten Kanalwand (siehe Abschnitt 2.2.3) in einer Höhe von etwa 10 cm Belohnungskammern angebracht. In diese mündeten jeweils eine grüne LED (565 nm, siehe Abschnitt 2.2.2) und eine Pipettenspitze (Innendurchmesser 1 mm), an die ein Schlauch zur Futtergabe angeschlossen war. Die Beleuchtung des Versuchsaufbaus erfolgte mit einer Glühbirne (15 W, Osram, D-81543 München) und in den Dunkelversuchen mit zwei Infrarot (IR)-Scheinwerfern (EcoLine, Wellenlänge 850 nm, ABUS Security-Center GmbH, D-86444 Affing), die über dem Testbereich angebracht waren. Zur Streuung des Lichtes diente eine Abdeckung aus Milch-Acrylglas oberhalb und seitlich (links) des Testbereichs. Die resultierende Helligkeit im Testbereich betrug bei der Beleuchtung mit Licht des sichtbaren Spektrums etwa 15 Lux und bei der IR-Beleuchtung 0 Lux. Unterhalb des Testbereiches war ein Spiegel in einem Winkel von etwa 40° aufgestellt, wodurch dieser von einer Kamera (A1 Pro CCD S/W, Conrad Electronic SE, D-92240 Hirschau) zeitgleich sowohl seitlich als auch von unten gefilmt wurde. Das Videosignal wurde mit einem USB Video Editor digitalisiert und mit dem Programm VirtualDub 1.8.8 (Autor A. Lee, www.virtualdub.org) komprimiert und abgespeichert.

2.2.2 Stimuli

Der Generierung des visuellen Stimulus dienten LEDs mit 5 mm Durchmesser, die grünes Licht der Wellenlänge 565 nm (spektrale Bandbreite $\Delta\lambda_{1/2} = 30$ nm, Conrad Electronic SE, D-92240 Hirschau) ausstrahlten. Diese wurden mit einem Labornetzgerät (Voltcraft PS-303 Pro, Conrad Electronic SE, D-92240 Hirschau) bei 7 V und einem Vorwiderstand von 320 Ω betrieben.

Der hydrodynamische Stimulus, eine Kármánsche Wirbelstraße, wurde mit einem rechteckigen Objekt aus Acrylglas erzeugt, das in der Wasserströmung positioniert war. Das Objekt war 18 mm breit und 2 mm dick, wobei die Kanten in einem Winkel von 45° angeschliffen waren. Das Objekt war über einen Sockel und eine daran befestigte Achse an einen Getriebemotor gekoppelt. Dieser war an einer Halterung angebracht, die auf den Kanalwänden auflag (siehe Abb. 8).

Durch den Motor konnte das Objekt in eine kontinuierliche Rotation versetzt werden. Die Stromversorgung des Motors konnte nach Aktivierung einer Gabellichtschranke durch zwei am Objektsockel befestigte Bleche unterbrochen werden. Die Rotation des Objektes wurde auf diese Weise entweder bei einer senkrecht oder parallel zur Strömung des Wassers ausgerichteten Position gestoppt. Diese Vorrichtung für die Bewegung des Objektes wurde im provisorischen sowie im späteren Versuchsaufbau verwendet. Nachfolgend (siehe Abschnitt 2.2.3, 3. Ansatz) wurde ein manueller Antrieb benutzt. Hierbei wurde eine Zahnscheibe (XL 037 / 15, Optibelt GmbH, D-37671 Höxter) außerhalb der Kammer, in dem sich der Strömungskanal befand, manuell gedreht und die Bewegung über einen Zahnriemen (230 XL / 37, Optibelt GmbH, D-37671 Höxter) auf eine korrespondierende Zahnscheibe auf der Achse, an der das Objekt befestigt war, übertragen. Somit wurden Geräusche beim Drehen der Objekte minimiert. Das Objekt konnte in der Halterung um 90° gedreht werden, so dass es entweder parallel oder senkrecht zur Strömungsrichtung des Wassers ausgerichtet war (vergleiche Abb. 9). In der Position senkrecht zur Strömung wurde der gewünschte hydrodynamische Stimulus, eine Kármánsche Wirbelstraße, erzeugt (siehe Abb. 3a).

Eine Kármánsche Wirbelstraße entsteht durch die Umströmung eines Objektes bei einer Reynolds-Zahl zwischen 40 und 200.000 (Vogel 1996). Die Reynolds-Zahl Re ist ein dimensionsloses Maß für das Verhältnis von Trägheits- und Zähigkeitskräften in einem Fluid und wird errechnet durch die Formel:

$$Re = \frac{\rho * D * U}{\mu} \quad (1)$$

wobei ρ die Dichte des Fluids (Wasser: $0,998 \times 10^3 \text{ kg m}^{-3}$), D den Durchmesser des Objektes (18 mm), U die tatsächliche Strömungsgeschwindigkeit am Objekt (hier $U_1 = 11,36 \text{ cms}^{-1}$ für Kanal 1 und $U_2 = 10,99 \text{ cms}^{-1}$ für Kanal 2, siehe Formel (2)) und μ die dynamische Viskosität des Fluids (Wasser: $1,002 \cdot 10^{-3} \text{ Pa s}$ oder $\text{kgm}^{-1}\text{s}^{-1}$) angibt (Liao et al. 2003a; Vogel 1996).

Die tatsächlich am Objekt herrschende Strömungsgeschwindigkeit U wurde errechnet, um die Blockade und die damit einhergehende Verengung des

Wasserstroms durch das Objekt zu berücksichtigen (Liao et al. 2003a). Hierzu diente die Formel:

$$U = U_f * \frac{W}{W - D} \quad (2)$$

wobei U_f die insgesamt im Strömungskanal herrschende Wassergeschwindigkeit (hier etwa 10 cm/s) und W die Breite (englisch: width) des Strömungskanals angibt (hier Kanal 1: 15 cm, Kanal 2: 20 cm).

Mit U kann nun Re ermittelt werden. Hier betrug Re rund 2037 (Kanal 1) bzw. 1970 (Kanal 2).

Die Wirbelablösefrequenz VSF (englisch: vortex shedding frequency) ergibt sich nun aus dem Quotienten von U und D , multipliziert mit der Strouhal-Zahl St (Strouhal 1878; Liao et al. 2003a):

$$VSF = St * \frac{U}{D} \quad (3)$$

St ist ein dimensionsloser Index, welcher von Re abhängt und bei zylindrischen und flachen Objekten bei den gegebenen Verhältnissen einen nahezu konstanten Wert annimmt (Vogel 1996). Da es sich hier um ein flaches, rechteckiges Objekt mit einem Verhältnis Dicke/Breite von etwa 0,1 handelte, wurde mit $St = 0,15$ gerechnet (gilt für den Bereich $1800 < Re < 21000$, Knisely 1990). Demzufolge betrug die errechnete VSF der Wirbelstraße 0,95 Hz im Kanal 1 und 0,92 Hz im Kanal 2.

Die Wellenlänge λ einer Wirbelstraße beschreibt die Ausbreitung der einzelnen Wirbel stromabwärts vom Objekt (Liao et al. 2003a) und ergibt sich aus der VSF und der im Strömungskanal herrschenden Geschwindigkeit:

$$\lambda = \frac{U_f}{VSF} \quad (4)$$

Hier hatte die Wirbelstraße eine Wellenlänge von 10,53 cm im Kanal 1 und eine Wellenlänge von 10,87 cm im Kanal 2.

Zur Visualisierung der hydrodynamischen Stimuli diente vorab hier wie in den folgenden Versuchsreihen Tusche (Pelikan Tusche A schwarz, Pelikan Vertriebsgesellschaft mbH & Co. KG, D-30163 Hannover), die manuell mit einer Spritze (5 ml Volumen) über eine Kanüle (0,5 mm Innendurchmesser) vor dem vorderen Kollimator zentral vor dem Objekt in das Wasser injiziert wurde. Eine Beschreibung der tatsächlich erzeugten hydrodynamischen Stimuli erfolgt in Abschnitt 3.2.1.

2.2.3 Versuchsdurchführung

Die visuelle Konditionierung in den Haltungsbecken entsprach einer klassischen Konditionierung nach Pawlow. Hierbei wird ein unbedingter Stimulus (hier: Futter), der eine angeborene unbedingte Reaktion (hier: Annäherung/Fressverhalten) auslöst, mit einem neutralen Stimulus (hier: Aufleuchten der LED) verknüpft. Dies geschieht durch eine zeitlich eng aufeinanderfolgende Präsentation der beiden Stimuli, wobei der neutrale dem unbedingten Stimulus vorausgeht. Ist die Konditionierung erfolgt, wird dieselbe Reaktion bei alleiniger Präsentation des zuvor neutralen Stimulus ausgelöst. Nun stellt die Reaktion eine erworbene, bedingte Reaktion dar (Skinner 1938). Hier geschah die Konditionierung durch das Aufleuchten der LED kurz vor der Futtergabe bei der täglichen Fütterung. Die LED leuchtete daraufhin, bis die Futteraufnahme abgeschlossen war. Insgesamt wurde eine solche Futtergabe in einer Sitzung mit jedem Individuum 3-20 mal wiederholt. Als Futter dienten rote Mückenlarven (*Chironomus spec.*, Stoffels International B.V. NL-5951 NT Belfeld). Unter Vorwegnahme einer qualitativen Beobachtung sei hier erwähnt, dass die Versuchstiere als bedingte Reaktion nicht nur eine Annäherung an die Futterquelle zeigten, sondern auch in die leuchtende LED hineinbissen (siehe Abschnitt 3.1), was als geeignetes eindeutiges Antwortkriterium für die folgenden Experimente dieser Versuchsreihe angesehen wurde. Teilweise wurde die Konditionierung auf den visuellen Stimulus auch im oben beschriebenen provisorisch genutzten Strömungskanal durchgeführt, der dann nicht mit einem Objekt zur Erzeugung eines hydrodynamischen Stimulus ausgestattet war.

Die Verknüpfung des visuellen mit einem hydrodynamischen Stimulus schloss sich der visuellen Konditionierung an und folgte dem Schema einer klassischen sowie operanten Konditionierung. Dem visuellen Stimulus ging jetzt der hydrodynamische

Stimulus voraus. Vor jeder Sitzung wurden die Versuchstiere mit einer Plastik-Box der Größe 18 cm x 11,7 cm x 12 cm (Länge x Breite x Höhe) von ihrem Haltungsbecken in den Strömungskanal umgesetzt und für 10-15 Minuten eingewöhnt, bevor der erste Versuchsdurchgang (englisch: trial) begann. Der hydrodynamische Inter-Trial-Stimulus wurde entweder durch die Rotation des Objektes (1.-2. Ansatz) oder durch die Position parallel zur Strömung (3. Ansatz) erzeugt. Ein Trial begann damit, dass das Objekt ausgerichtet wurde. Die Präsentation des visuellen und des hydrodynamischen Stimulus erfolgte auf verschiedene Weise, nach drei unterschiedlichen Versuchsansätzen, die chronologisch aufeinander folgten, um das Versuchsdesign zu optimieren. Der Versuchsaufbau wurde dabei jeweils etwas modifiziert:

1. Versuchsansatz

Diese Versuchsreihe fand in Kanal 1 statt. Wurde das Objekt senkrecht zur Strömung ausgerichtet, leuchtete die LED etwa 3-5 s später auf, so dass gewährleistet war, dass der hydrodynamische Stimulus, eine Kármánsche Wirbelstraße (belohnter hydrodynamischer Stimulus = S+), das Versuchstier erreicht hatte, bevor die LED aufleuchtete. Eine Futtergabe erfolgte, sobald das Versuchstier innerhalb eines solchen Trials die bedingte Reaktion (Beißen in die LED) gezeigt hatte. Die LED leuchtete, bis die Futteraufnahme abgeschlossen war oder für maximal 10 s, woraufhin die Rotation des Objektes wieder gestartet wurde. In Trials, in denen das Objekt parallel zur Strömung ausgerichtet wurde (nicht belohnter hydrodynamischer Stimulus = S-), blieb die LED ausgeschaltet und es erfolgte keine Belohnung. Nach etwa 10 s wurde die Rotation des Objektes wieder gestartet. Das Intervall zwischen zwei Trials wurde zufällig gewählt und dauerte 30 s bis zu mehreren Minuten. Die Präsentation von S+ und S- fand gleich oft in pseudorandomisierter Reihenfolge (Gellermann 1933) statt. In einem Teil der Experimente wurden zur Kontrolle fiktive Trials (Stimulus F+) eingestreut, bei denen die Rotation des Objektes nicht unterbrochen wurde und die LED nicht aufleuchtete. Ziel dieser Konditionierung war es, die bedingte Reaktion (Beißen in die LED) allein durch den S+ vor der Präsentation des bedingten visuellen Reizes auslösen zu können. Sitzungen nach diesem Ansatz bestanden aus 20, 40 oder 50 Trials, je nachdem, ob fiktive Trials eingestreut wurden.

2. Versuchsansatz

Diese Versuchsreihe fand bereits in Kanal 2 statt. Auf beiden Seiten des Kanals waren Belohnungskammern mit jeweils einer LED angebracht (siehe Abb. 8). Dieser Ansatz gab den Versuchstieren die Möglichkeit, auf beide hydrodynamischen Stimuli selektiv und räumlich getrennt zu reagieren und auch bei der Präsentation des „S-“ belohnt zu werden. Die LEDs leuchteten beide gleichzeitig in jedem Trial etwa 2-5 s nach der Ausrichtung des Objektes auf, unabhängig von der Position des Objektes. Das Versuchstier sollte in Trials mit S+ die LED auf der linken Seite und in Trials mit „S-“ die LED auf der rechten Seite wählen (Beißen in die LED). Auch hier leuchteten die LEDs etwa 10 s lang, bevor sie ausgeschaltet und die Rotation des Objektes wieder gestartet wurde. Das Intervall zwischen zwei Trials wurde zufällig gewählt und dauerte zwischen 30 s und mehreren Minuten. Die Präsentation von S+ und „S-“ fand gleich häufig in pseudorandomisierter Reihenfolge (Gellermann 1933) statt. Dieser Ansatz entsprach einer operanten Konditionierung (Skinner 1938) nach einem Zwei-Alternativ-Wahlverfahren. Die Experimente fanden ausschließlich unter IR-Beleuchtung (850 nm) statt. Eine visuelle Orientierung bei der Futteraufnahme wurde durch die LEDs gewährleistet. Die Sitzungen bestanden jeweils aus 40 Trials.

3. Versuchsansatz

Dieser Versuchsansatz sollte für die Versuchstiere eine Vereinfachung darstellen und beruhte wieder auf einer klassischen Konditionierung. Eine Belohnungskammer mit LED war nur an der linken Seite angebracht. In der ersten Phase dieses Ansatzes leuchtete die LED dauerhaft, so dass die Versuchstiere habituierten und nicht mehr auf die LED reagierten. Die LED diente hier also nicht als bedingter Reiz, sondern zeigte nur den Ort der Belohnung an. Das Objekt wurde nicht mehr rotiert, sondern der „S-“ war nun der hydrodynamische Inter-Trial-Stimulus. Ein Trial wurde gestartet, wenn sich das Versuchstier in einem Startbereich in der Mitte des Kanals etwa 35 cm stromabwärts vom Objekt befand. Dann wurde das Objekt senkrecht zur Strömung ausgerichtet, so dass der S+ präsentiert wurde und die Futtergabe 2-5 s später erfolgte. Nach 10 s wurde das Objekt wieder parallel zur Strömung ausgerichtet. Das Intervall zwischen zwei Trials wurde zufällig gewählt und dauerte zwischen 30 s und mehreren Minuten. Diese Phase wurde im Hellen absolviert. Ziel der Konditionierung war es, eine bedingte Reaktion (Annäherung an die Belohnungskammer/LED) allein durch den S+ auslösen zu können.

In der zweiten Phase war die Auffangvorrichtung weiter stromaufwärts, näher am Objekt (siehe Abschnitt 2.2.1) angebracht, um die Futterquelle räumlich mit der Reizquelle zu koppeln und die Konditionierung dadurch zu erleichtern. Hier leuchtete die LED wiederum etwa 2-5 s nach der Ausrichtung des Objektes während der Präsentation von S+ auf. Das Aufleuchten der LED diente wieder als bedingter Reiz und erst die bedingte Reaktion (Annäherung an die LED) wurde belohnt. Das Objekt wurde nach etwa 10 s wieder in die parallele Position gebracht und die LED ausgeschaltet. Diese Phase wurde unter IR-Beleuchtung (850 nm) absolviert, eine visuelle Orientierung bei der Futteraufnahme wurde durch die LED gewährleistet. Ziel war wie im 1. Versuchsansatz, die bedingte Reaktion (Annäherung an die LED) allein durch den S+ vor der Präsentation des bedingten visuellen Reizes auslösen zu können. Die Sitzungen bestanden jeweils aus 20 Trials.

2.2.4 Datenanalyse

In jeder Sitzung wurden die Verhaltensreaktionen der Versuchstiere in den einzelnen Trials registriert bzw. der Anteil der Richtigwahlen ermittelt. Eine Videoaufzeichnung der Experimente erfolgte erst während des 2. und 3. Versuchsansatzes. Mithilfe eines Wilcoxon Signed Ranks Test wurde ermittelt, ob sich beim 1. Versuchsansatz die Anzahl der Reaktionen in den unterschiedlichen Trials (S+, S-, F+) statistisch signifikant voneinander unterschied. Mithilfe eines Chi-Quadrat-Tests wurde ermittelt, ob sich beim 2. Versuchsansatz die Anzahl der Richtigwahlen bei den einzelnen Individuen statistisch signifikant von Zufallswahlen unterschied. Die statistischen Berechnungen wurden mit dem Programm SPSS 13.0 (IBM Corporation, Armonk, New York, USA) bzw. einem Online-Rechner (Preacher 2001) durchgeführt.

2.3 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße bei Alanden (Goldorfen), Rotaugen, Regenbogenforellen und Nasen

2.3.1 Versuchsaufbau

Der hier verwendete Versuchsaufbau entsprach weitgehend dem zuletzt bei der visuellen und hydrodynamischen Konditionierung genutzten (siehe Abschnitt 2.2.1). Zur Angleichung an die Wassertemperatur im Haltungsbecken wurde eine Wassertemperatur von 18-19 °C bzw. 14-15 °C (siehe Abschnitt 2.1.2) mit einem Kühlaggregat (Aquamedic Titan 250, Aquamedic GmbH, D-49143 Bissendorf) eingestellt. Zwei Kollimatoren aus Kunststoff (innerer Röhrendurchmesser 3,3 mm, Röhrenlänge 50 mm, Pfalz Composite e.K., D-76889 Dierbach) begrenzten den Testbereich und erzeugten hier einen laminaren Wasserstrom. Die Strömungsgeschwindigkeit während der Experimente betrug ebenfalls etwa 10 cm/s ($10,07 \pm 1,24$ cm/s, Mittelwert \pm SD). Hinter dem vorderen Kollimator war der Arbeitsbereich auf einer Länge von 35 cm (bzw. 20 cm in der 5. Versuchsserie, siehe Abschnitt 2.3.3) durch eine Trennwand aus Acrylglas parallel zur Strömungsrichtung in zwei Testkompartimente (jeweils 35 cm x 10 cm bzw. 20 cm x 10 cm Bodenfläche) geteilt. Diese war auf einer Bodenplatte aus Acrylglas befestigt. Um die zunächst in beiden Testkompartimenten unterschiedliche Wassergeschwindigkeit anzugleichen, wurde eine PVC-Platte kurz vor dem vorderen Kollimator eingebaut, die das Wasser außen (rechtes Testkompartiment) abbremste. Die Bodenplatte der Trennwand war an ihrem vorderen Ende auf beiden Seiten, links und rechts von der Trennwand, zentral jeweils mit einer 4 cm langen Nut (Durchmesser ~4 mm) versehen. Die Nuten endeten jeweils in einer Pore (Durchmesser ~1,5 mm). In den Nuten befanden sich Schläuche, die der Futtergabe dienten. Die Poren lagen direkt unterhalb der zur Erzeugung der hydrodynamischen Stimuli verwendeten Objekte (siehe Abschnitt 2.3.2), etwa 5 cm hinter dem vorderen Kollimator. Dadurch waren Reizquelle und Futtergabe räumlich gekoppelt. Abbildung 9 zeigt den Versuchsaufbau.

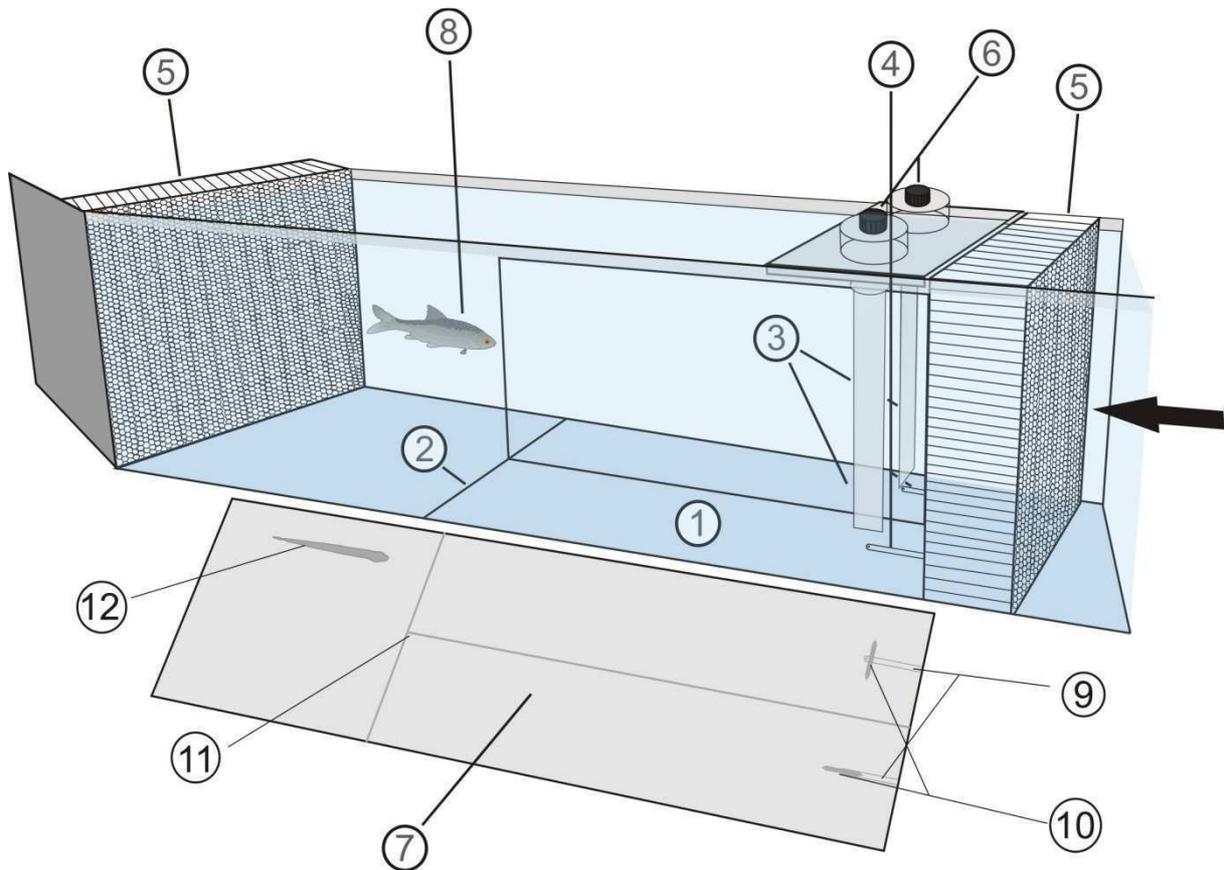


Abbildung 9: Versuchsaufbau für die Experimente zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße im Zwei-Alternativ-Wahlverfahren (Testbereich des Strömungskanals). 1: Bodenplatte mit Trennwand; 2: Eingangslinie der Testkompartimente; 3: Objekte mit Sockel; 4: Nuten mit Poren zur Futtergabe; 5: Kollimator; 6: Zahnräder zur Bewegungsübertragung; 7: Spiegel; 8: Versuchstier; 9: Spiegelung der Nuten zur Futtergabe; 10: Spiegelung der Objekte; 11: Spiegelung der Bodenplatte mit Trennwand; 12: Spiegelung des Versuchstieres; der schwarze Pfeil gibt die Strömungsrichtung des Wassers an

2.3.2 Stimuli

Die hydrodynamischen Stimuli, Kármánsche Wirbelstraßen, wurden in dieser Versuchsreihe mit drei verschiedenen Typen rechteckiger Objekte aus Acrylglas erzeugt, die in der Wasserströmung positioniert waren. Alle Objekte waren jeweils 2 mm dick und die Kanten in einem Winkel von 45° angeschliffen, hatten aber unterschiedliche Breiten. Die kleinen Objekte hatten eine Breite von 9 mm, die mittelgroßen Objekte von 13 mm und die großen Objekte von 18 mm. Beide Testkompartimente waren jeweils mit dem gleichen Objekt-Typ (bzw. den gleichen Objekt-Typen in der 3. Versuchsserie, siehe Abschnitt 2.3.3) ausgestattet.

Die Objekte waren mit ihrem Sockel an Achsen befestigt, die in einer Halterung angebracht waren, welche auf den Kanalwänden auflag. Die Halterung verfügte beidseitig über zwei Achsen zur Befestigung eines Objektes. So konnten bei Bedarf in beide Testkompartimente zwei Objekte eingebracht und bewegt werden bzw. eine Bewegung auch ohne Objekt ausgeführt werden (siehe Abschnitt 2.3.3). Der Antrieb erfolgte zum einen manuell mit Zahnrädern wie unter 2.1.3 beschrieben, zum anderen über Servo-Motoren (Graupner Standard-Servo DES 708 BB MG, Graupner GmbH, D-73230 Kirchheim), die mit einem Netzgerät (Votcraft PS-2403D, Conrad Electronic SE, D-92240 Hirschau) betrieben und über Servo-Tester (modelcraft, 4,8-12 V Eingangsspannung, Conrad Electronic SE, D-92240 Hirschau) angesteuert wurden. Zur Geräuschminimierung waren die Motoren außerhalb der Kammer, in dem sich der Strömungskanal befand, angebracht. Die Bewegung wurde über Lenkstangen und Servoarme übertragen. Die gewünschte Position der Objekte konnte mit den Reglern der Servo-Tester manuell eingestellt werden.

Die hier erzeugten Wirbelstraßen konnten ebenfalls nach den unter Abschnitt 2.1.3 beschriebenen Formeln (1)-(4) charakterisiert werden. Zu beachten war, dass die tatsächlich am Objekt herrschende Strömungsgeschwindigkeit U mit der Breite W eines Testkompartimentes, also 10 cm zu berechnen war. VSF und Wellenlänge λ der Wirbelstraßen waren hier für die 9 mm, 13 mm und 18 mm breiten Objekte dementsprechend 1,83 Hz und 5,46 cm, 1,33 Hz und 7,52 cm sowie 1,02 Hz und 9,8 cm. Zur Beschreibung der tatsächlich erzeugten hydrodynamischen Stimuli siehe Abschnitt 3.3.1.

2.3.3 Versuchsdurchführung

Vor jeder Sitzung wurden die Versuchstiere mit einer Plastik-Box (siehe Abschnitt 2.2.3) von ihrem Haltungsbecken in den Strömungskanal umgesetzt und für 5-10 Minuten eingewöhnt. Vor den Training- und Testsitzungen mussten die Versuchstiere Habituationssitzungen im Licht (15 Lux, siehe Abschnitt 2.2.1) absolvieren. Hierbei sollte eine Gewöhnung an die Fließwasserbedingungen und die Futteraufnahme in den Testkompartimenten stattfinden. Als Futter dienten rote Mückenlarven (*Chironomus spec.*, Stoffels International B.V., NL-5951 NT Belfeld). Die Futtergabe fand abwechselnd im rechten und linken Testkompartiment statt. Kurz

vor bis kurz nach der Futtergabe wurde das Objekt (18 mm breit) im jeweiligen Kompartiment senkrecht zur Strömungsrichtung ausgerichtet. Ansonsten waren die Objekte parallel zur Strömung ausgerichtet. Somit war die Möglichkeit einer klassischen Konditionierung (siehe Abschnitt 2.2.3) auf den hydrodynamischen Stimulus gegeben. Habituationssitzungen wurden durchgeführt, bis die Versuchstiere regelmäßig in die Testkompartimente schwammen und das Futter auffingen. Eine Habituationssitzung bestand aus 20 Trials, die Gesamtdauer betrug etwa 30 Minuten.

Anschließend wurde außer bei den Goldorfen, mit denen sofort Testsitzungen (siehe folgender Absatz) durchgeführt wurden, in Trainingssitzungen mit der eigentlichen Aufgabe begonnen. Hierbei handelte es sich um ein Zwei-Alternativ-Wahlverfahren. Die Trainingssitzungen fanden im sichtbaren Licht statt. Somit wurde durch das Drehen des Objektes in eine Ausrichtung senkrecht zur Strömung sowohl ein visueller Reiz als auch ein hydrodynamischer Reiz erzeugt. Dieser erreichte das Versuchstier allerdings erst mit Verzögerung, da die Distanz zwischen Objekt und Versuchstier erst zurückgelegt werden musste. Ein Trial wurde damit gestartet, dass das Objekt gedreht wurde, wenn sich das Versuchstier in einem Startbereich (10 cm breit) in der Mitte des Kanals etwa 35 cm stromabwärts vom Objekt befand. Wenn das Versuchstier die Eingangslinie eines der beiden Testkompartimente mit dem gesamten Körper (bzw. mit der Schnauzenspitze in der 5. Versuchsserie, siehe unten) überquert hatte, wurde dies als Entscheidung gewertet. Schwamm es in das „richtige“ Kompartiment, in welchem das Objekt senkrecht zur Strömung ausgerichtet war, erfolgte die Futtergabe als positive Verstärkung und das Objekt wurde kurz darauf (nach maximal 10 s) wieder in die Ausgangsposition parallel zur Strömung gedreht. Schwamm das Versuchstier in das „falsche“ Kompartiment, in welchem das Objekt parallel zur Strömung ausgerichtet war, wurde das Objekt im „richtigen“ Kompartiment sofort wieder in die Ausgangsposition gedreht und es erfolgte keine Futtergabe. Das Intervall zwischen zwei Trials wurde zufällig gewählt und dauerte zwischen 30 s und mehreren Minuten. Die Reizpräsentation fand in pseudorandomisierter Reihenfolge (Gellermann 1933) abwechselnd im linken und rechten Testkompartiment statt. Die Trainingssitzungen bestanden bei ausgeglichener Reizpräsentation aus 20-40 Trials. Lag eine dauerhafte Seitenpräferenz vor, fanden Sitzungen mit Gegenpräsentation statt, bei welchen der

Reiz häufiger auf der nicht bevorzugten Seite präsentiert wurde. Solche Sitzungen bestanden bei einem Verhältnis von 1:2 aus 21 Trials.

Nach Erreichen des Lernkriteriums von mindestens 75 % Richtigwahlen als Schwellenleistung in drei aufeinanderfolgenden Trainingssitzungen (bei z.B. 30 Versuchstagen à 20 Trials ist $P < 0,001$, laut Binomialverteilung) wurden Testsitzungen durchgeführt. In diesen Sitzungen wurde die Beleuchtung während der Trials, kurz bevor das Objekt gedreht wurde, auf die IR-Beleuchtung umgeschaltet, um visuelle Hinweise auszuschließen. Sobald ein Fisch in eines der beiden Testkompartimente hinein geschwommen war, wurde das sichtbare Licht wieder eingeschaltet. Somit war im Hellen die Möglichkeit zur Futterbelohnung gegeben. Gleichzeitig diente das Ausschalten des sichtbaren Lichts zu Beginn jedes Trials als Startsignal für die Versuchstiere. Mit einer ausgeglichenen Reizpräsentation im rechten und linken Testkompartiment bestanden die Testsitzungen aus 20 Trials. Sitzungen mit Gegenpräsentationen bestanden bei einem Verhältnis von 1:2 aus 21 oder 42 und bei einem Verhältnis von 3:1 aus 20 oder 40 Trials.

Der ersten Serie von Trainings- und Testsitzungen schlossen sich weitere Versuchsserien mit jeweils modifiziertem Versuchsablauf oder -aufbau an:

2. Versuchsserie:

Zunächst folgte eine Serie von Testsitzungen mit reduzierter Anzahl an Trials. Eine Sitzung bestand aus 10 regulären und zwei Schein- (englisch: Sham) Trials, bei denen das sichtbare Licht ausgeschaltet und zur Kontrolle nur die Achse ohne Objekt (siehe Abschnitt 2.3.2) gedreht wurde. Dies geschah einmal links und einmal rechts. Darüber hinaus galt eine maximale Gesamtdauer eines Trials von 20 s, nach welcher das Licht wieder angeschaltet wurde. Hatte das Versuchstier bis dahin noch keine Entscheidung getroffen, wurde dies als „keine Antwort“ gewertet.

3. Versuchsserie:

Bei einer weiteren Serie von Testsitzungen (wieder 10 reguläre und zwei Sham-Trials) wurden große und kleine Objekte (9 mm und 18 mm breit) verwendet, um verschiedene Wirbelstraßen zu präsentieren, welche die Versuchstiere diskriminieren sollten, wobei die vom großen Objekt (18 mm breit) erzeugte Wirbelstraße weiterhin angewählt werden sollte. Dafür wurde in jedem Trial in beiden Kompartimenten ein Objekt gedreht. In Sham Trials wurde das sichtbare Licht ausgeschaltet und keine der Achsen gedreht. Die Trialdauer war ebenfalls auf 20 s begrenzt.

4. Versuchsserie:

In einer weiteren Versuchsserie wurde wieder ein großes Objekt (18 mm breit) je Kompartiment verwendet. Der Umfang der Trainingssitzungen für naive Versuchstiere wurde hier und nachfolgend ebenfalls auf 10 Trials reduziert, um die Motivation in den einzelnen Trials zu erhöhen (hier keine Sham-Trials). Daher wurde die Schwellenleistung auf 80 % Richtigwahlen, die in drei aufeinanderfolgenden Trainingssitzungen mindestens erreicht werden mussten, um das Lernkriterium zu erfüllen, erhöht (bei z.B. 30 Versuchstagen à 10 Trials ist $P = 0,004$, laut Binomialverteilung). Zusätzliche Testsitzungen mit den erfahrenen Versuchstieren wurden wie zuvor mit 10 regulären und zwei Sham-Trials sowie einer maximalen Trialdauer von 20 s durchgeführt.

5. Versuchsserie:

Abschließend wurde je Testkompartiment ein mittelgroßes Objekt (13 mm breit) verwendet, um eine schmalere Wirbelstraße zu erzeugen. Hier wurde die verkürzte Trennwand (20 cm Länge) eingesetzt und als Entscheidung gewertet, wenn das Versuchstier die Eingangslinie eines Testkompartimentes bereits mit der Schnauzenspitze überquert hatte. Die Trialdauer war nicht begrenzt.

2.3.4 Datenanalyse

In jeder Sitzung wurden die Verhaltensreaktionen der Versuchstiere unmittelbar registriert und der Anteil der Richtigwahlen sowie das Seitenverhältnis der Wahlen ermittelt und mittels Chi-Quadrat-Test mit einer Zufallsverteilung verglichen. Diese Berechnungen wurden mit einem Online-Rechner (Preacher 2001) durchgeführt.

Zusätzlich wurde die Reaktionszeit bezüglich des hydrodynamischen Reizes post-hoc in einer Videoanalyse mithilfe der Programme VirtualDub 1.8.8 (Autor A. Lee, www.virtualdub.org) und Vidana 2.0 (Autor M.H. Hofmann, www.vidana.net) bestimmt. Die Reaktionszeit war definiert als die Zeit zwischen dem Zeitpunkt, an welchem die Wirbelstraße die Eingangslinie der Kompartimente erreichte und dem Zeitpunkt, an dem das Versuchstier diese Linie überquerte (siehe Abbildung 10).

Die Wirbelstraße erreichte die Eingangslinie 3 s bzw. 1,5 s nach dem Drehen des Objektes, gemäß Uf und der zurückzulegenden Distanz von ~ 30 cm bzw. ~ 15 cm zwischen Objekt und der Eingangslinie (siehe verschiedene Versuchsserien in

Abschnitt 2.3.3 und Abschnitt 2.4.1). Überquerte das Versuchstier die Linie, bevor die Wirbelstraße diese erreichte, wurde dies als negative Reaktionszeit gewertet, da das Versuchstier reagierte, bevor es einen hydrodynamischen Reiz wahrgenommen haben konnte. Überquerte das Versuchstier die Linie, nachdem die Wirbelstraße diese erreichte, wurde dies als positive Reaktionszeit gewertet.

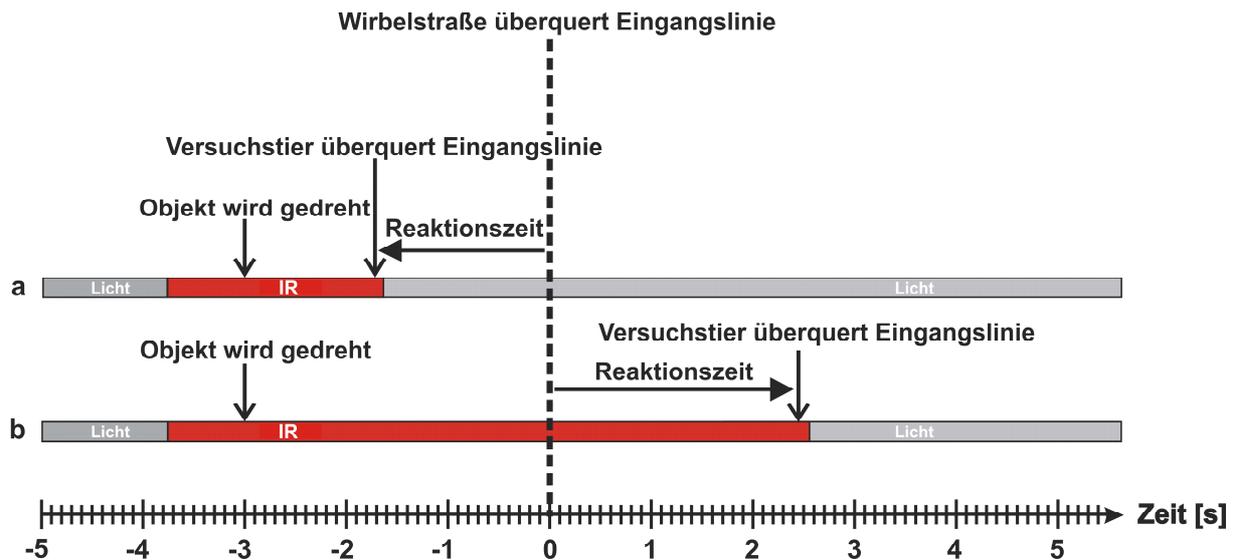


Abbildung 10: Definition der Reaktionszeit. Die Reaktionszeit war definiert als die Zeit zwischen dem Zeitpunkt, an dem die Wirbelstraße die Eingangslinie zu den Testkompartimenten überquert (hier 3 s nach dem Drehen des Objektes) und dem Zeitpunkt, an dem das Versuchstier diese Linie überquert. a) Überquert das Versuchstier die Linie vor der Wirbelstraße, nimmt die Reaktionszeit einen negativen Wert an. b) Überquert das Versuchstier die Linie nach der Wirbelstraße, nimmt die Reaktionszeit einen positiven Wert an. Die horizontalen Balken verdeutlichen die Beleuchtung während der Trials in Testsitzungen (grau: Licht im sichtbaren Spektrum, rot: IR-Beleuchtung).

Somit konnte die Entwicklung der mittleren Reaktionszeiten im Verlauf der Sitzungen untersucht werden und ein Vergleich der mittleren Reaktionszeiten in Trainings- und Testsitzungen mittels Mann-Whitney U-Test stattfinden. Die Reaktionszeiten in regulären und in Sham-Trials wurden ebenfalls verglichen. Die statistischen Berechnungen wurden mit dem Programm SPSS 13.0 (IBM Corporation, Armonk, New York, USA) durchgeführt.

2.4 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße bei Rotaugen, Regenbogenforellen und Nasen

2.4.1 Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau entsprach im Wesentlichen dem unter Abschnitt 2.3.1 beschriebenen und in Abbildung 9 gezeigten. Hier wurde die verkürzte Trennwand (20 cm Länge) eingesetzt. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug etwa 5 cm/s ($4,68 \pm 0,42$ cm/s).

2.4.2 Stimuli

Der hydrodynamische Stimulus, eine simulierte fischverursachte Wirbelstraße (siehe Abb. 3b), wurde mit den großen Objekten (18 mm breit) erzeugt. Der zuletzt verwendete Antrieb mit den Servo-Motoren wurde jetzt durch den automatischen Betrieb der Servo-Tester dazu genutzt, mit einer zyklischen Bewegung einen Schwanzflossenschlag nachzuahmen. Die Frequenz des auf diese Weise simulierten Flossenschlages betrug 0,66 Hz und lag somit im Bereich der bei verschiedenen Fischarten im Freiland bestimmten Schwanzschlagfrequenzen von 0,15-2,4 Hz (Watanabe et al. 2012).

Eine fischverursachte Wirbelstraße kennzeichnet sich dadurch, dass sich die Wirbel, aus denen sie zusammengesetzt ist, im Gegensatz zu Wirbeln einer Kármánschen Wirbelstraße nach außen drehen. Damit eine solche Hydrodynamik erreicht wird, musste die Strömungsgeschwindigkeit U_f (siehe Abschnitt 2.2.2) der simulierten Schwanzschlagfrequenz so angepasst werden, dass Vortrieb erzeugt wird. Dies kann wiederum durch die Strouhal-Zahl St (siehe Abschnitt 2.2.2) ausgedrückt werden. Bei einem schwimmenden Fisch gilt folgende Beziehung:

$$St = \frac{fA}{U_s} \quad (5)$$

wobei f die Frequenz des Schwanzschlags (hier 0,66 Hz), A die maximale laterale Auslenkung des Fisches (hier Objektauslenkung 14 mm) und U_s die Schwimmgeschwindigkeit angibt (verändert nach Brücker und Bleckmann 2007).

Da es sich hier um ein stationäres Objekt in einer Strömung handelte, wurde U_f als U_s verwendet, so dass St einen Wert von knapp 0,2 (0,197) annahm. Bei $0,2 < St < 0,4$ wird der effektivste Vortrieb erreicht (Taylor et al. 2003). Abbildung 11 veranschaulicht den Oszillationszyklus der Objekte, bestimmt durch eine posthoc Videoanalyse der Experimente zum simulierten Schwanzflossenschlag.

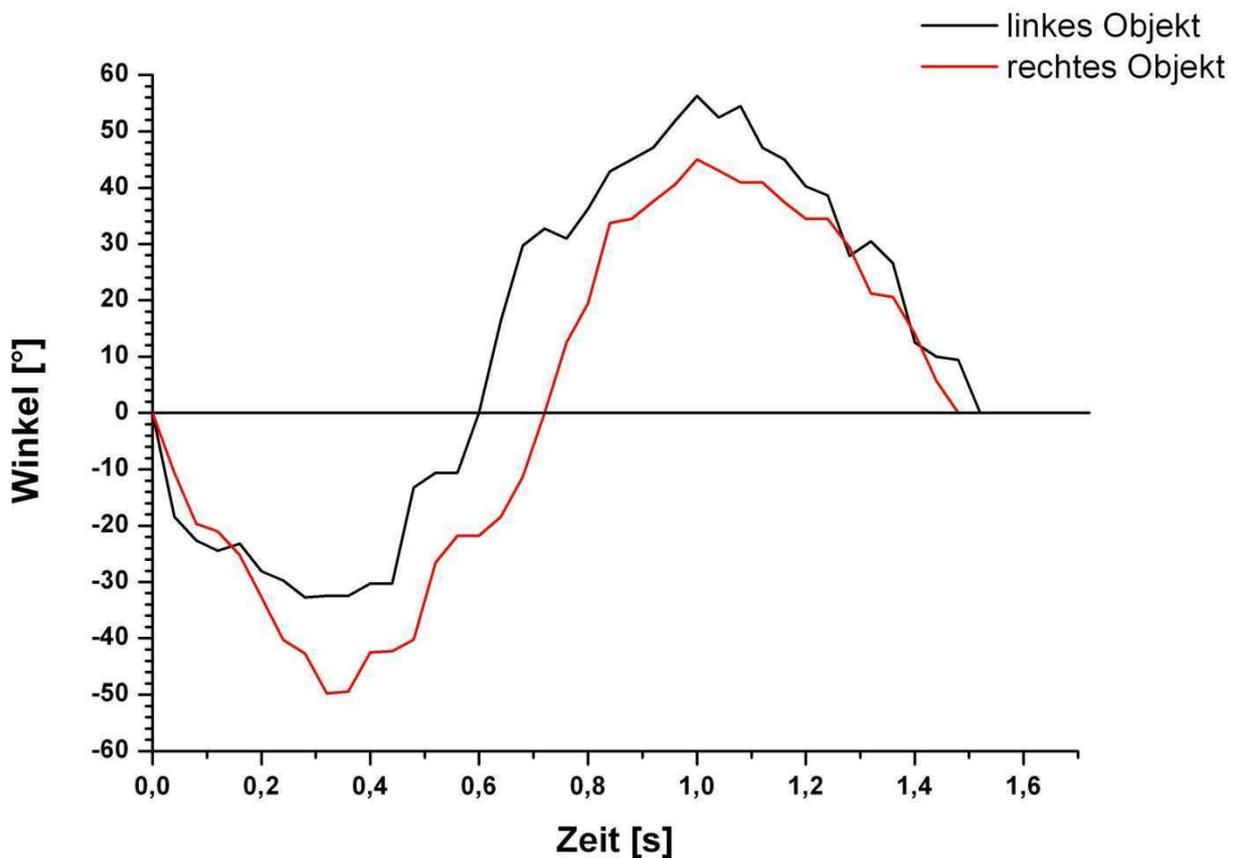


Abbildung 11: Oszillationszyklus der Objekte zur Erzeugung einer fischverursachten Wirbelstraße. Gezeigt wird der Winkel, den die Objekte in Bezug auf die Position parallel zur Strömungsrichtung (0°) einnehmen. Negative Werte geben eine Abweichung nach links, positive Werte eine Abweichung nach rechts an. Die Daten wurden durch eine Videoanalyse bestimmt.

Durch die somit bestimmte Dauer eines Oszillationszyklus von durchschnittlich 1,5 s ergibt sich eine Schwanzschlagfrequenz von 0,66 Hz, welche der Wirbelfrequenz der simulierten fischverursachten Wirbelstraße entsprechen sollte.

Zur Beschreibung der tatsächlich erzeugten hydrodynamischen Stimuli siehe Abschnitt 3.4.1.

2.4.3 Versuchsdurchführung

Diese Versuchsreihe bestand aus Trainings- und Testsitzungen, die wie unter Abschnitt 2.3.3 beschrieben durchgeführt wurden. Eine Habituation war nicht mehr notwendig. Bei jedem Trial wurde nicht nur das Objekt zur Erzeugung des hydrodynamischen Stimulus zyklisch bewegt, sondern auch die Achse über dem gegenüberliegenden Testkompartiment, die nicht mit einem Objekt bestückt war. Dadurch wurden Hinweise durch akustische Stimuli außerhalb des Strömungskanals ausgeschlossen. Als Entscheidung wurde gewertet, wenn das Versuchstier die Eingangslinie eines Testkompartimentes mit der Schnauzenspitze überquert hatte. Als Lernkriterium waren mindestens 80 % Richtigwahlen an drei aufeinanderfolgenden Versuchstagen festgelegt. Alle Sitzungen bestanden hier aus 10 Trials, es gab keine Sham-Trials und keine maximale Trialdauer.

2.4.4 Datenanalyse

In jeder Sitzung wurden die Verhaltensreaktionen der Versuchstiere unmittelbar registriert und der Anteil der Richtigwahlen sowie das Seitenverhältnis der Wahlen ermittelt und mittels Chi-Quadrat-Test mit einer Zufallsverteilung verglichen. Auch hier wurde die Reaktionszeit bezüglich des hydrodynamischen Reizes wie unter Abschnitt 2.3.4 beschrieben in einer post-hoc Videoanalyse bestimmt. Daraufhin wurde die Entwicklung der mittleren Reaktionszeiten im Verlauf der Sitzungen untersucht und die mittleren Reaktionszeiten der Trainings- und Testsitzungen mittels Mann-Whitney U-Test miteinander verglichen. Die statistischen Berechnungen wurden mit einem Online-Rechner (Preacher 2001) bzw. dem Programm SPSS 13.0 (IBM Corporation, Armonk, New York, USA) durchgeführt.

2.5 Particle Image Velocimetry (PIV)

Um die hydrodynamischen Stimuli, die den Fischen zur Verfügung standen, zu charakterisieren, wurde eine PIV durchgeführt. Hierfür wurden Tracerpartikel (Polyamid Seeding Particles PSP-50, Durchmesser 50 µm, Dantec Dynamics A/S, DK-2740 Skovlunde) in das Wasser im Strömungskanal eingebracht. Im Testbereich wurde mit einem Laser (808 nm 1 W Diode Laser Module, Dragon Lasers, JiLin 130012 China) eine horizontale Schicht (ca. 5 mm Dicke) der im Wasser gelösten Partikel beleuchtet. Die derart beleuchteten Partikel visualisierten die Wasserbewegungen und wurden über den unter dem Strömungskanal aufgestellten Spiegel mit einer Hochgeschwindigkeitskamera (Photron Ultima APX) aufgenommen. Das Signal (Bildfrequenz 250 bzw. 500 Bilder pro Sekunde) wurde mit dem Programm Photron fastcam viewer (Photron) abgespeichert. Die eigentliche PIV wurde mit dem Programm Davis 7.1.1.47 (LaVision) durchgeführt. Hierbei werden kleine Bildausschnitte („interrogation windows“) zweier aufeinanderfolgender Bilder miteinander verglichen, um die mittlere Bewegung aller in den jeweiligen Ausschnitten befindlichen Partikel anhand von Vektoren darzustellen. Die hierdurch entstandenen Vektorgrafiken (Auflösung 32 x 32 Vektoren) wurden daraufhin weiter analysiert (siehe Abschnitt 3.2.1).

3. Ergebnisse

3.1 Verhaltensreaktionen bei Konditionierung auf einen visuellen Stimulus im Still- und Fließwasser bei Alanden (Goldorfen)

Begonnen wurde die Datenaufnahme, nachdem die Versuchstiere (Goldorfen (*L. idus*) G1-G5) einzeln in die unter 2.1.1 beschriebenen Haltungsbecken eingesetzt wurden und sich einen Tag eingewöhnen konnten. Mit den Versuchstieren G1, G3 und G4 wurde die Versuchsreihe begonnen. G2 ersetzte nach zwei Tagen ein Versuchstier, das nicht mitgearbeitet hatte (nicht gezeigt). An den ersten beiden Versuchstagen positionierte sich der Experimentator ohne Sichtschutz vor den Becken. Die Versuchstiere orientierten sich aber so stark am Experimentator, dass das Aufleuchten der LED (565 nm) und die Futtergabe im gegenüberliegenden Teil des Beckens vermutlich gar nicht wahrgenommen wurden. Daraufhin wurde ein Sichtschutz aufgestellt, so dass die Versuchstiere den Experimentator ab dem dritten Versuchstag nicht mehr sehen konnten. Unter diesen Bedingungen begannen die Versuchstiere, das Futter direkt nach der Ausgabe zu fressen. Das Aufleuchten der direkt neben der Futterquelle angebrachten LED konnte nun ebenfalls wahrgenommen und durch das zeitliche Auftreten kurz vor der Futtergabe mit dieser verknüpft werden. Abbildung 12 zeigt die Anteile der Präsentationen des visuellen Stimulus (Aufleuchten der LED) und der darauf folgenden Futtergaben, bei denen eine gezielte Verhaltensreaktion der Versuchstiere G1-G5 beobachtet wurde. Als bedingte Reaktion auf das Aufleuchten der LED erfolgte zunächst eine Annäherung an die Futterquelle vor der Futtergabe. Dies geschah bei den einzelnen Versuchstieren erstmalig nach 2-21, durchschnittlich etwa 10, Versuchstagen. Nach 18-41, durchschnittlich 28, Versuchstagen erfolgte die bedingte Reaktion in 100 % der Trials, wobei diese Leistung anschließend in einzelnen Sitzungen wieder abfiel.

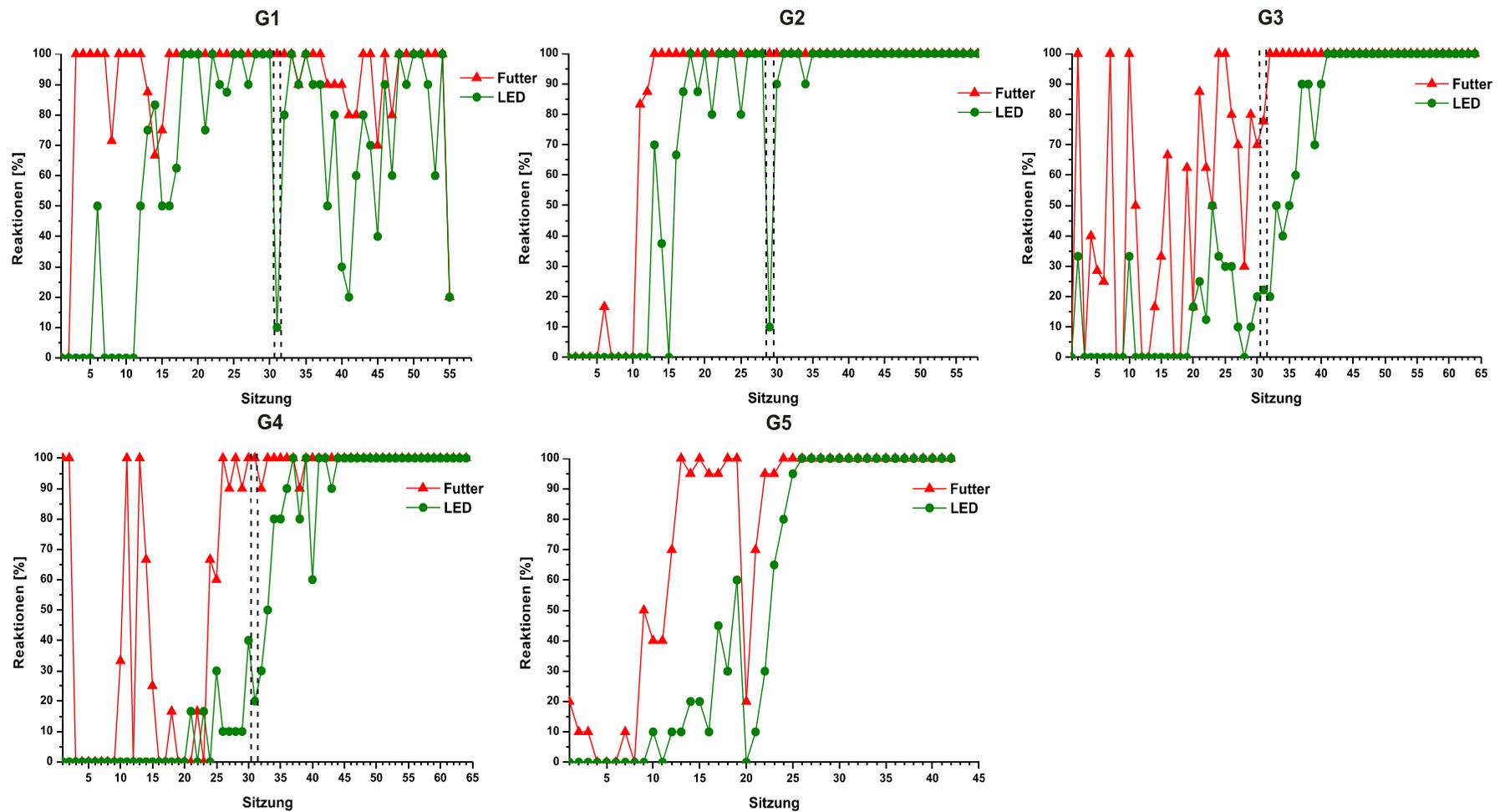


Abbildung 12: Visuelle Konditionierung der Goldfische (*L. idus*) im Haltebecken. Dargestellt sind die Reaktionsraten der Versuchstiere G1 (a), G2 (b), G3 (c), G4 (d) und G5 (e) auf die Futtergabe (rote Dreiecke) und auf das Aufleuchten der LED (565 nm) (grüne Punkte). Innerhalb der gestrichelten Linien bei G1-G4 wurden Kontrollsituationen durchgeführt, in denen die LEDs nicht aufleuchteten, sondern nur die Schalter betätigt wurden.

In den Kontrollsitzen waren die LEDs nicht an die Spannungsquelle angeschlossen (siehe Abb. 12a, b, c und d, Datenpunkte zwischen den gestrichelten Linien). Die Schalter wurden jedoch wie üblich betätigt, was eine identische zeitliche Abfolge gewährleistete und ebenso einer Kontrolle hinsichtlich akustischer Reize diente. Nur das Aufleuchten der LEDs kurz vor der Futtergabe blieb aus. Diese Kontrollen dienten dem Nachweis, dass die Versuchstiere auf den visuellen Stimulus reagierten und die Annäherung an die Futterquelle nicht auf eine reine Futterkonditionierung oder einen akustischen Reiz, der möglicherweise beim Betätigen der Schalter auftrat, zurückzuführen war. Tatsächlich zeigten G1 und G2 einen Einbruch der bedingten Reaktionen auf 10 %. Da beide Versuchstiere zuvor bereits in 100 % der Fälle auf das Aufleuchten der LED reagiert hatten, war eindeutig eine Konditionierung auf den visuellen Stimulus erfolgt. Bei G3 und G4 war eine Verknüpfung mit der Futtergabe noch nicht erfolgt, da sich die Reaktionsraten der Kontrollsitzen nicht wesentlich von denen in den regulären Sitzungen unterschieden. Somit wurden die Konditionierungsexperimente fortgesetzt. Im Verlauf dieser Konditionierung zeichneten sich die bedingten Reaktionen vermehrt dadurch aus, dass die leuchtende LED schließlich selbst angeschwommen und sogar in diese hineingebissen wurde, insbesondere wenn die Futtergabe etwas verzögert wurde. Da dieses Verhalten nur beobachtet wurde, wenn die LED leuchtete, war dies der eindeutige Nachweis einer gelungenen Konditionierung auf den visuellen Reiz. Das Beißen in die LED wurde als geeignetes eindeutiges Antwortkriterium für die späteren Experimente im Strömungskanal zur Verknüpfung des visuellen Reizes mit einer Kármánschen Wirbelstraße gewählt. Alle Versuchstiere wurden so lange trainiert, bis sie diese Reaktion zuverlässig zeigten.

Nach den Konditionierungsexperimenten im Haltungsbecken wurden die Versuchstiere G2, G3 und G4 an den Strömungskanal gewöhnt und im Fließwasser bei einer Strömungsgeschwindigkeit von etwa 10 cm/s (siehe Abschnitt 2.2.1) weiter mit der LED trainiert. Abbildung 13 zeigt die Anteile der Präsentationen des visuellen Stimulus (Aufleuchten der LED) und der darauf folgenden Futtergaben, bei denen die Versuchstiere G2-G4 im Strömungskanal die bedingte Reaktion zeigten bzw. das Futter aufnahmen.

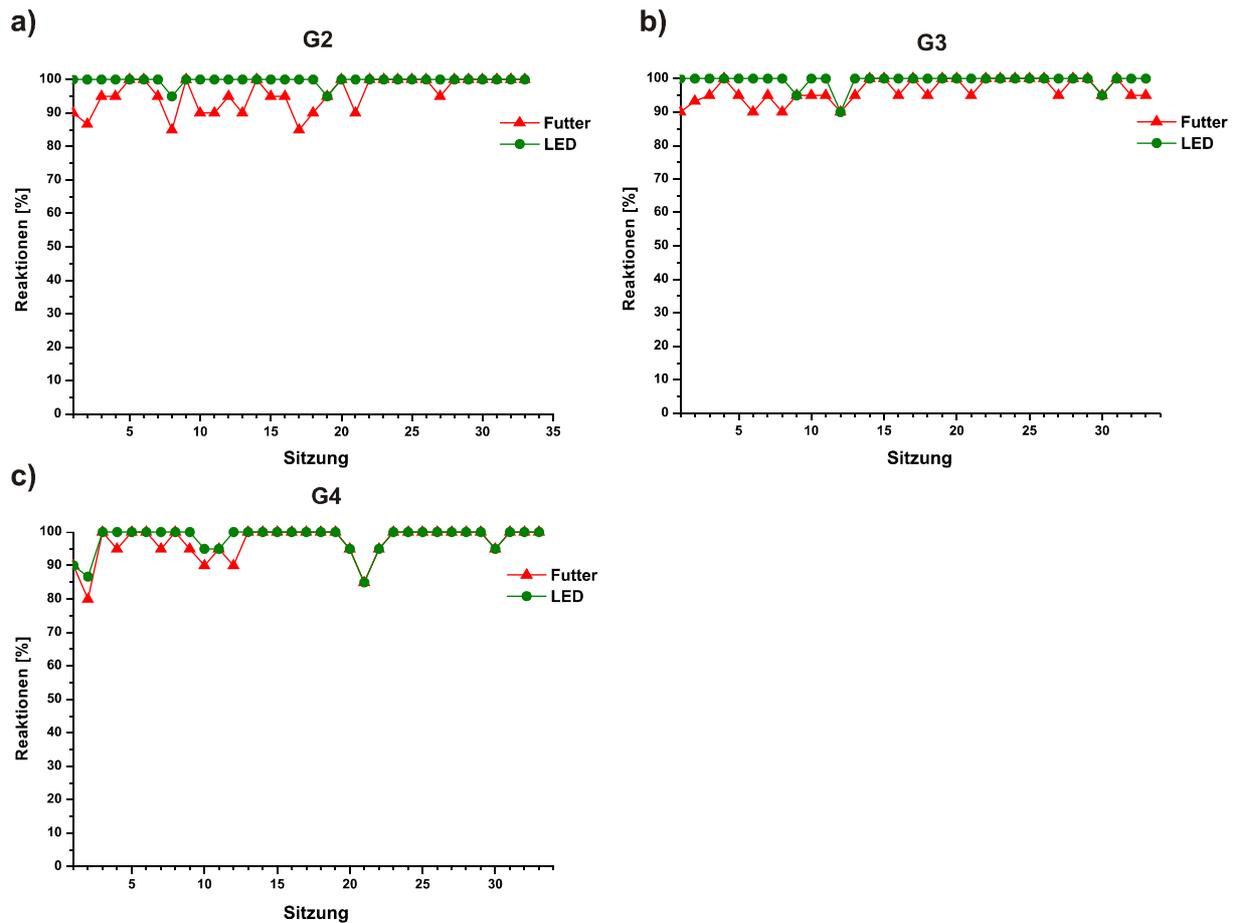


Abbildung 13: Visuelle Konditionierung der Goldorfen (*L. idus*) im Strömungskanal. Die Graphen zeigen die Reaktionsraten der einzelnen Versuchstiere G2 (a), G3 (b) und G4 (c) auf das Futter (rote Dreiecke) und auf das Aufleuchten der LED (565 nm) (grüne Punkte).

Die bedingte Reaktion auf das Aufleuchten der LED erfolgte wie zuvor im Haltungsbecken in der Regel in 100 % der Trials. Nur in einzelnen Trials wurden diese 100 % nicht erreicht. Auffällig ist, dass der Anteil der Reaktionen auf das Futter häufig geringer war als der Anteil der Reaktionen auf die LED. Nachdem das in den Haltungsbecken etablierte Reiz-Reaktions-Schema mit dem visuellen Stimulus erfolgreich in den Strömungskanal übertragen werden konnte, wurde es in den folgenden Experimenten mit einem hydrodynamischen Stimulus, einer Kármánschen Wirbelstraße (siehe Abschnitt 2.2.2), kombiniert.

3.2 Verknüpfung des visuellen Stimulus mit einer Kármánschen Wirbelstraße bei Alanden (Goldorfen)

3.2.1 Visualisierung und Charakterisierung des hydrodynamischen Stimulus durch Tusche und PIV

In dieser Versuchsreihe wurde ein großes rechteckiges Objekt (18 mm breit) verwendet. Dieses wurde entweder parallel oder senkrecht zur Strömungsrichtung ausgerichtet. Mit der Ausrichtung parallel zur Strömungsrichtung wurde der negative hydrodynamische Stimulus, S^- , erzeugt, während dessen Präsentation die Versuchstiere bei einer Annäherung an die LED nicht belohnt wurden. Mit der Ausrichtung senkrecht zur Strömungsrichtung wurde der positive hydrodynamische Stimulus, S^+ , eine Kármánsche Wirbelstraße (siehe Abschnitt 2.2.2), erzeugt, während dessen Präsentation die LED aufleuchtete und die Versuchstiere bei einer Annäherung belohnt wurden. Um die Ausprägung dieser hydrodynamischen Struktur vor den Experimenten qualitativ abschätzen zu können, wurde zentral vor dem Objekt Tusche in die Strömung injiziert. Abbildung 14 zeigt die auf diese Weise visualisierten Wasserbewegungen stromabwärts des Objektes in der Ausrichtung senkrecht zur Strömungsrichtung.

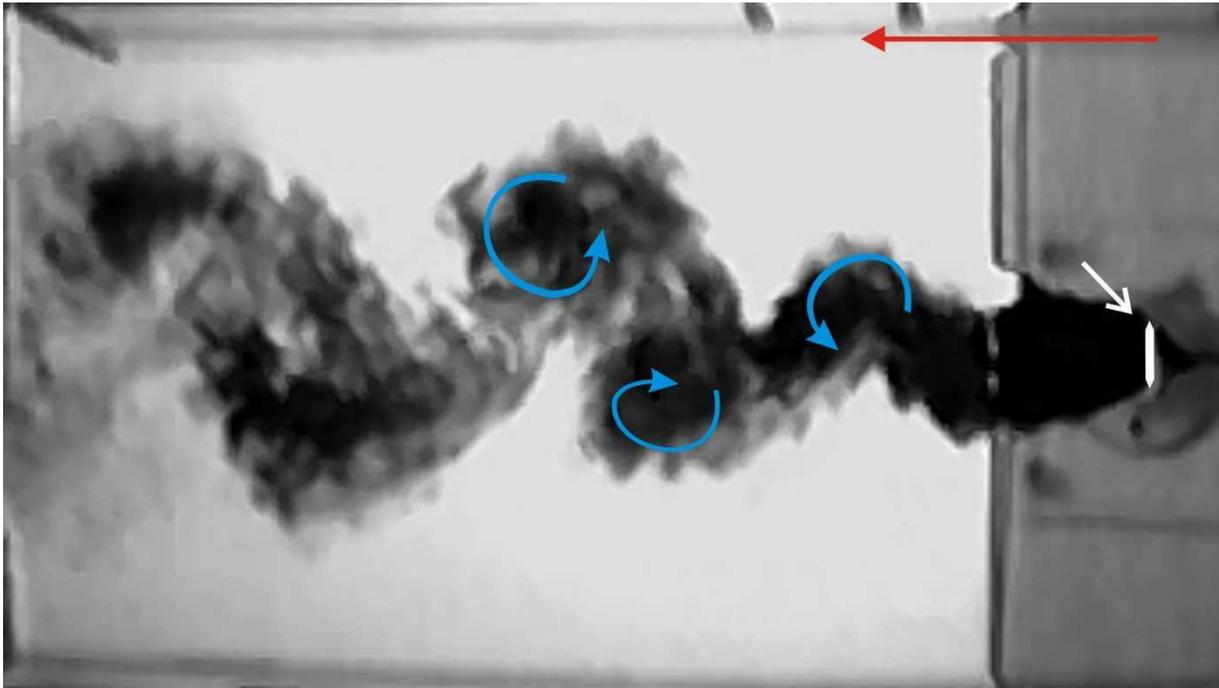


Abbildung 14: Visualisierung des positiven hydrodynamischen Stimulus, S^+ , der Experimente zur Verknüpfung des visuellen Reizes mit einer Kármánschen Wirbelstraße (Ansicht von unten). Das große Objekt (18 mm breit) wurde zentral im Strömungskanal senkrecht zur Strömungsrichtung ausgerichtet und Tusche zentral vor dem Objekt in das Wasser injiziert. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug 10 cm/s. Roter Pfeil: Hauptströmungsrichtung; weißer Pfeil: Position des Objektes (weißer Schattenriss); blaue Pfeile: Drehrichtungen der Wirbel.

Die visualisierte hydrodynamische Struktur entsprach derjenigen einer Kármánschen Wirbelstraße mit sich abwechselnd an beiden Seiten des Objektes ablösenden und zu dessen Zentrum drehenden Wirbeln (siehe Abb. 14). Bei der manuellen Injektion konnte der Druck und damit die Menge und Geschwindigkeit der Tusche, die aus der Kanüle der Spritze austrat, leicht variieren. Folglich konnte auch die dadurch sichtbar gewordene Wirbelstraße eine stets leicht variierende Struktur haben. Um die Wirbelablösefrequenz (*VSF*) der Wirbelstraße genau bestimmen zu können, wurde daher eine Particle Image Velocimetry (PIV) durchgeführt, da die hierfür im Wasser gelösten Tracerpartikel die Bewegungen des Wassers exakt wiedergeben und somit keinen Einfluss auf die Ausprägung der Wirbelstraße nehmen. Abbildung 15 zeigt beispielhaft Vektorgrafiken dieser PIV, bei der das Objekt parallel (S^-) und senkrecht (S^+) zur Strömungsrichtung ausgerichtet war. Die einzelnen Vektoren geben die Geschwindigkeit und Richtung der Partikel der jeweiligen Bildausschnitte (siehe Abschnitt 2.5) an.

Die Hintergrundfarbe kodiert zusätzlich die y-Komponente der Partikelgeschwindigkeit, V_y (englisch: velocity), senkrecht zur Strömungsrichtung, um die Wirbelstrukturen zu verdeutlichen.

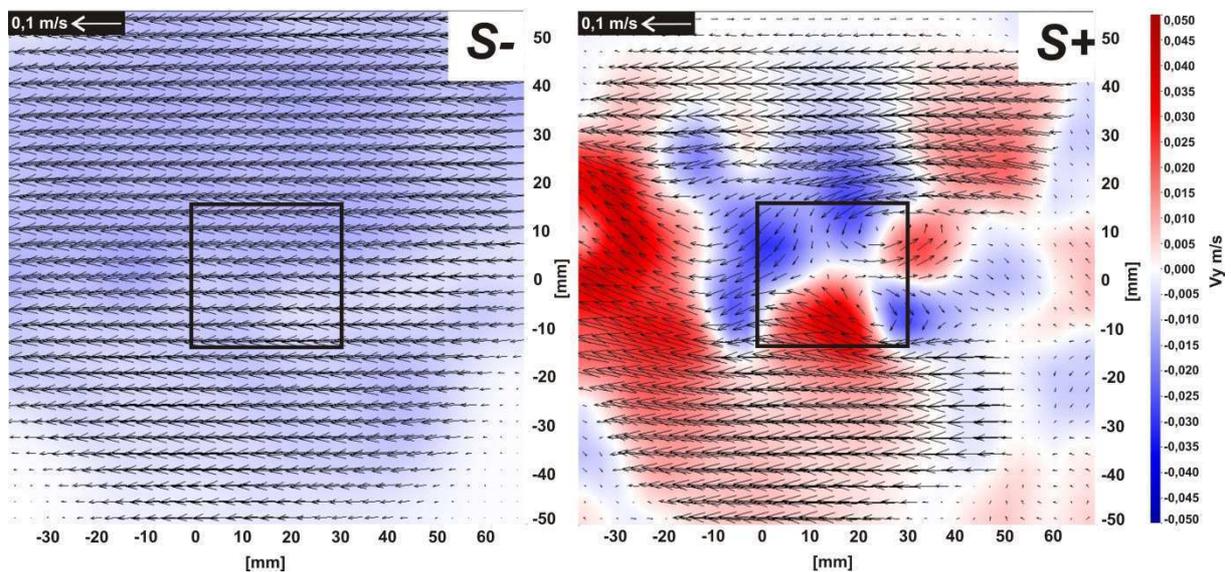


Abbildung 15: Vektorgrafiken der hydrodynamischen Stimuli der Experimente zur Verknüpfung des visuellen Reizes mit einer Kármánschen Wirbelstraße. Das Objekt wurde zentral im Strömungskanal etwa 1 cm rechts vom jeweiligen Bildausschnitt parallel (S- (a)) und senkrecht (S+ (b)) zur Strömung positioniert. Die einzelnen Vektoren geben die Geschwindigkeit und Richtung der Partikel an, die Hintergrundfarbe kodiert V_y , die Geschwindigkeitskomponente senkrecht zur Strömungsrichtung. Die Vektoren innerhalb der Quadrate dienen der nachfolgenden Analyse. Stark verkürzte Vektoren in den Randbereichen sind auf eine schwache Ausleuchtung durch den Laser in den entsprechenden Bereichen der Originalbilder zurückzuführen.

Die Vektorgrafiken verdeutlichen den Unterschied zwischen den beiden unterschiedlichen Ausrichtungen des Objektes, zeigen aber aufgrund des relativ kleinen Bildausschnittes (hier etwa 11 x 11 cm) nicht die gesamte Struktur der Wirbelstraße. Um die VSF zu bestimmen, wurde V_y (y-Komponente der Vektoren) in einem quadratischen Ausschnitt (9 x 9 Vektoren) im Zentrum der Vektorgrafiken (siehe Abb. 15) über die gesamte Sequenz (2047 Bilder) bestimmt. Zur weiteren Analyse (siehe Abbildung 16) wurde die Gleichströmungskomponente entfernt, indem von den einzelnen Datenpunkten der Mittelwert des jeweiligen Datensatzes abgezogen wurde. Dadurch wurden nur die Fluktuationen berücksichtigt. Mit den auf diese Weise gewonnenen Daten wurde eine Autokorrelation durchgeführt, um das Rauschen herauszufiltern.

Die Dauer eines Periodendurchgangs des Signals wurde als die Zeitspanne bis zum ersten positiven Maximum nach dem ersten Nulldurchgang der Autokorrelationsfunktion festgelegt. Durch die Bildung des Kehrwerts wurde mit dieser Zeitspanne die *VSF* bestimmt.

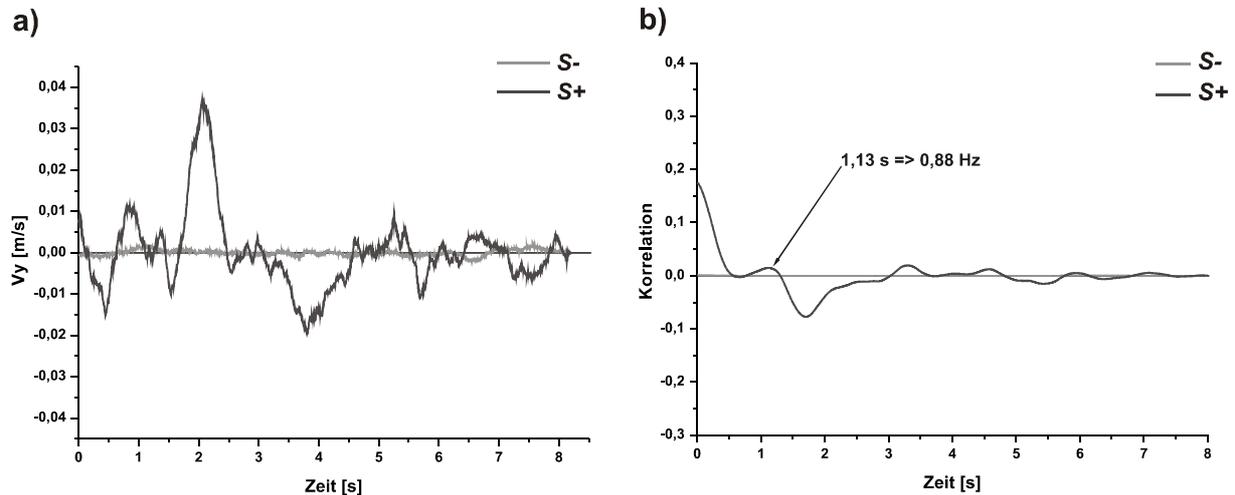


Abbildung 16: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli S- und S+. a) V_y des zentralen Bildausschnittes (9 x 9 Vektoren) der Vektorgrafiken im Verlauf der Zeit. Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) Autokorrelationsfunktion der V_y -Daten aus a). Das erste positive Maximum des periodischen Signals nach dem ersten Nulldurchgang tritt bei 1,13 s auf. Die Signalfrequenz wurde durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und beträgt etwa 0,88 Hz. Hellgraue Linien: S-; dunkelgraue Linien: S+.

Bei S+ konnte nur ein relativ schwaches und unregelmäßiges Signal nachgewiesen werden, welches sich aber deutlich vom S- unterschied, bei dem keine periodischen Schwankungen von V_y zu erkennen waren (siehe Abb. 16a). Die durch die PIV ermittelte *VSF* hatte mit 0,88 Hz (siehe Abb. 16b) einen nur gering von den errechneten 0,92 Hz abweichenden Wert.

3.2.2 Verhaltensreaktionen

1. Versuchsansatz

Diese Versuchsreihe zur Verknüpfung des visuellen Stimulus mit einer Kármánschen Wirbelstraße durch klassische Konditionierung wurde mit den zuvor visuell konditionierten Versuchstieren (Goldorfen (*L. idus*)) G2-G5 durchgeführt. Zusätzlich wurden zur Kontrolle mit einem naiven Versuchstier G6 Experimente ohne visuellen Stimulus durchgeführt, um die Möglichkeit einer direkten Konditionierung auf die Wirbelstraße zu überprüfen. Die Experimente fanden im Hellen (Beleuchtung mit Licht des sichtbaren Spektrums) statt, so dass die Versuchstiere das Rotieren und Stoppen des Objektes sehen konnten, was die Verknüpfung mit den hydrodynamischen Stimuli erleichtern sollte. Abbildung 17 zeigt die Reaktionsraten der Versuchstiere G2-G6. Dies sind zum einen bei G2-G5 die Anteile der Präsentationen des visuellen Stimulus (Aufleuchten der LED), bei denen die bedingte Reaktion (Beißen in die LED) beobachtet wurde (siehe Abb. 17a-d) und bei G6 die Anteile der Futtergaben, bei denen das Futter aufgenommen wurde (siehe Abb. 17e). Zum anderen werden die Anteile der Präsentationen der hydrodynamischen Stimuli S+ und S- sowie des fiktiven F+ Stimulus dargestellt, bei denen eine gezielte Verhaltensreaktion (Annäherung an die LED) beobachtet wurde. Bei den F+-Trials wurde die Rotation nicht unterbrochen, sondern die Reaktionen der Versuchstiere wurden an zufällig ausgewählten Zeitpunkten registriert.

Bei G2-G5 erfolgte die bedingte Reaktion, von wenigen Sitzungen abgesehen, stabil zu 100 %. Das Beißen in die LED konnte in der gesamten Versuchsreihe aber nur beobachtet werden, wenn die LED leuchtete. Bei nicht leuchtender LED fand nur eine Annäherung an diese statt. Somit konnte die eigentliche bedingte Reaktion nicht auf den hydrodynamischen Stimulus S+ übertragen werden. Dennoch erfolgten während der Präsentationszeit von S+ Reaktionen, welche sich aber an den einzelnen Versuchstagen weder qualitativ noch quantitativ von denen während der Präsentation von S- unterschieden. Statistisch bestätigte dies ein Wilcoxon Signed Rank Test, bei dem hier und nachfolgend die jeweiligen prozentualen Anteile der Reaktionen in den verschiedenen Trials einer Sitzung gegeneinander getestet wurden.

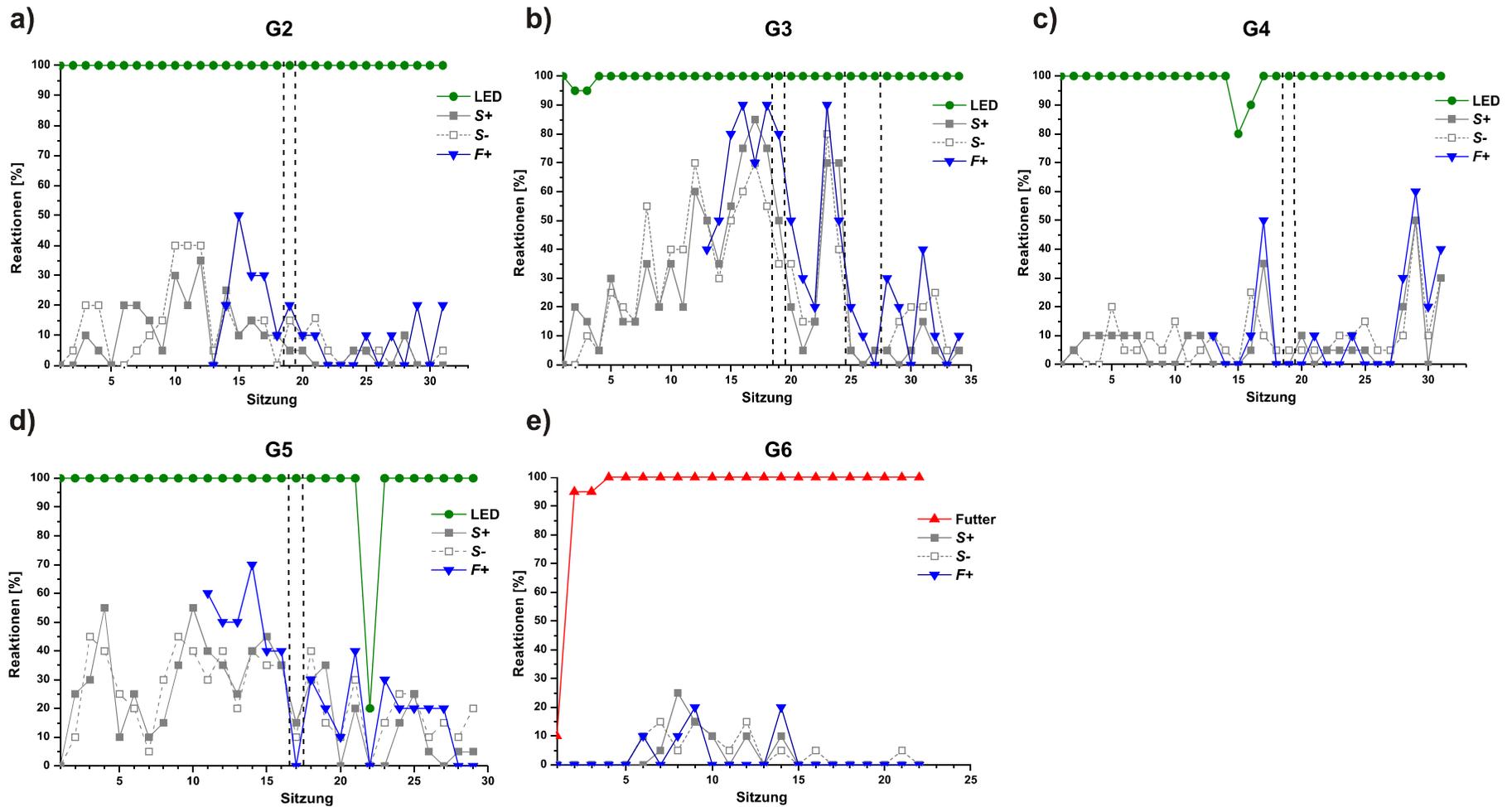


Abbildung 17: 1. Versuchsansatz zur Verknüpfung des visuellen Stimulus mit einer Kármánschen Wirbelstraße bei Goldorfen (*L. idus*). Dargestellt sind die Reaktionsraten der einzelnen Versuchstiere G2 (a), G3 (b), G4 (c), G5 (d) und G6 (e) auf die Futtergabe (rote Dreiecke, nur G6), das Aufleuchten der LED (grüne Punkte, außer G6), die hydrodynamischen Reize S- (nicht ausgefüllte graue Rechtecke) und S+ (ausgefüllte graue Rechtecke) sowie die Reaktionen auf den fiktiven Reiz F+ (blaue Dreiecke). Innerhalb der gestrichelten Linien bei G2-G5 wurden Kontrollsitzen ohne Objekt durchgeführt. Die Experimente fanden im Hellen statt.

Die Zahl n gibt die Gesamtanzahl der verschiedenen Trials in der gesamten Versuchsreihe an. (Wilcoxon-Test, 2-seitig (S+/S-): G2: $P = 0,091$ ($n = 621/619$); G3: $P = 0,679$ ($n = 680/680$); G4: $P = 0,302$ ($n = 620/620$); G5: $P = 0,370$ ($n = 580/580$)). Generell nahmen beide Reaktionsraten im Verlauf der Versuchsreihe zunächst zu, aber später wieder ab und variierten zwischen den einzelnen Versuchstagen erheblich. Für die Versuchstiere könnte die Unterbrechung der Rotation des Objektes ein Signal gewesen sein, auf welches sie unabhängig von der Ausrichtung des Objektes mit einer Annäherung an die LED reagierten. Zur Kontrolle wurden daher ab dem 11. (G5) bzw. 13. Versuchstag (G2-G4) $F+$ Trials eingestreut. Auch hierbei wurden ähnlich häufig wie in den regulären Trials Annäherungen an die LED beobachtet, oft sogar häufiger. Der Unterschied der Reaktionsraten in den $F+$ Trials gegenüber denjenigen in den $S+$ Trials war bei allen Versuchstieren signifikant (Wilcoxon-Test, 2-seitig (S+/F+): G2: $P = 0,015$ ($n = 621/190$); G3: $P < 0,01$ ($n = 680/220$); G4: $P = 0,047$ ($n = 620/190$); G5: $P = 0,038$ ($n = 580/190$)), gegenüber den Reaktionsraten in den $S-$ Trials nur bei G3 (Wilcoxon-Test, 2-seitig (S-/F+): G2: $P = 0,074$ ($n = 619/190$); G3: $P < 0,01$ ($n = 680/220$); G4: $P = 0,958$ ($n = 620/190$); G5: $P = 0,197$ ($n = 580/190$)).

Um herauszufinden, ob das Objekt überhaupt einen Einfluss auf das Verhalten der Versuchstiere hatte, wurden am 17. (G5), 19. (G2-G4) und vom 25.-27. Versuchstag (G3) Kontrollsituationen ohne Objekt durchgeführt (siehe Abb. 17a, b, c und d, Datenpunkte zwischen den gestrichelten Linien). Hier nahmen die Reaktionsraten gegenüber den vorhergegangenen und den nachfolgenden Versuchstagen zunächst nur bei G5 deutlich ab. Bei der zweiten Serie von Kontrollsituationen bei G3 vom 25.-27. Versuchstag wurde aber auch ein deutlicher Rückgang der Reaktionsraten beobachtet. Sobald wieder reguläre Experimente mit Objekt durchgeführt wurden, nahmen die Reaktionsraten wieder zu. Dadurch konnte zumindest teilweise ein Effekt des Objektes nachgewiesen werden, wobei sich dieser hauptsächlich auf die Rotation des Objektes (siehe Reaktionsraten der $F+$ Trials) zurückführen ließ.

Bei G6 sollte eine klassische Konditionierung auf $S+$ stattfinden, dessen Präsentation der Futtergabe stets vorausging. Nachdem das Futter regelmäßig aufgenommen wurde, konnten tatsächlich Annäherungen an die Futterquelle noch vor der Futtergabe beobachtet werden. Doch auch hier unterschieden sich die Reaktionsraten von $S+$ und $S-$ Trials nicht signifikant voneinander (Wilcoxon-Test, 2-seitig (S+/S-): $P = 0,314$ ($n = 440/440$)).

Auch die Reaktionsraten in F+ Trials unterschieden sich weder von denjenigen in S+ - (Wilcoxon-Test, 2-seitig (S+/F+): $P = 0,546$ ($n = 440/220$)) noch von denjenigen in S- Trials (Wilcoxon-Test, 2-seitig (S-/F+): $P = 0,304$ ($n = 440/220$)). Generell stiegen auch hier die Reaktionsraten zunächst an, um dann wieder abzusinken und mit wenigen Ausnahmen dauerhaft bei 0 % zu bleiben. Das Versuchstier wartete also die Futtergabe ab. Daher war auch keine Kontrollsituation ohne Objekt erforderlich, weil das Objekt und der durch dieses erzeugte hydrodynamische Stimulus offenbar keinen Effekt auf die Reaktionen des Versuchstieres hatten.

Mit diesem Versuchsaufbau war weder eine indirekte noch eine direkte klassische Konditionierung auf die Wirbelstraße möglich. Bei der indirekten Konditionierung konnte die bedingte Reaktion auf einen visuellen Stimulus nicht mit einem vorhergehenden nicht visuellen Stimulus verknüpft werden. Der visuelle Stimulus, der unabhängig vom Verhalten des Versuchstieres präsentiert wurde, wurde einfach abgewartet. Ebenso wurde bei der direkten Konditionierung die Futtergabe abgewartet. Ein gezieltes Aufsuchen der Futterquelle war außerdem nicht erforderlich, da das Futter mit der Strömung zum Versuchstier getragen wurde.

2. Versuchsansatz

Dieser Versuchsansatz verfolgte als Alternative zur klassischen Konditionierung das Ziel einer operanten Konditionierung nach einem Zwei-Alternativ-Wahlverfahren (siehe Abschnitt 2.2.3) und wurde mit den Versuchstieren G2, G3 und G5 durchgeführt. G6 starb nach der vorhergegangenen Versuchsreihe und G4 musste von den Experimenten ausgeschlossen werden, weil es kein Futter mehr aufnahm. Der Versuchsaufbau wurde derart modifiziert, dass es zwei LEDs (565 nm) gab, die die Versuchstiere anwählen konnten. Diese waren in Belohnungskammern untergebracht, die ein Abdriften des Futters verhinderten. Die Experimente fanden im Dunkeln (IR-Beleuchtung, 850 nm) statt, um visuelle Informationen auszuschließen. Als Lernkriterium war das Erreichen von mindestens 75 % Richtigwahlen als Schwellenleistung an drei aufeinanderfolgenden Versuchstagen festgelegt (bei z.B. 30 Versuchstagen à 40 Trials ist $P < 0,001$, laut Binomialverteilung).

Die Versuchstiere suchten die LEDs auf beiden Seiten regelmäßig auf und zeigten die bedingte Reaktion, sobald diese aufleuchteten. Die Wahl war dabei abhängig von der Position des Versuchstieres, da die Fische zumeist diejenige LED aufsuchten, die am nächsten war. Da sich die Versuchstiere hauptsächlich in der Mitte des

Kanals zwischen den beiden Belohnungskammern aufhielten, geschah die Wahl mit einer ausgeglichenen Häufigkeit auf beiden Seiten (nicht gezeigt), aber zufällig (siehe Abb. 18).

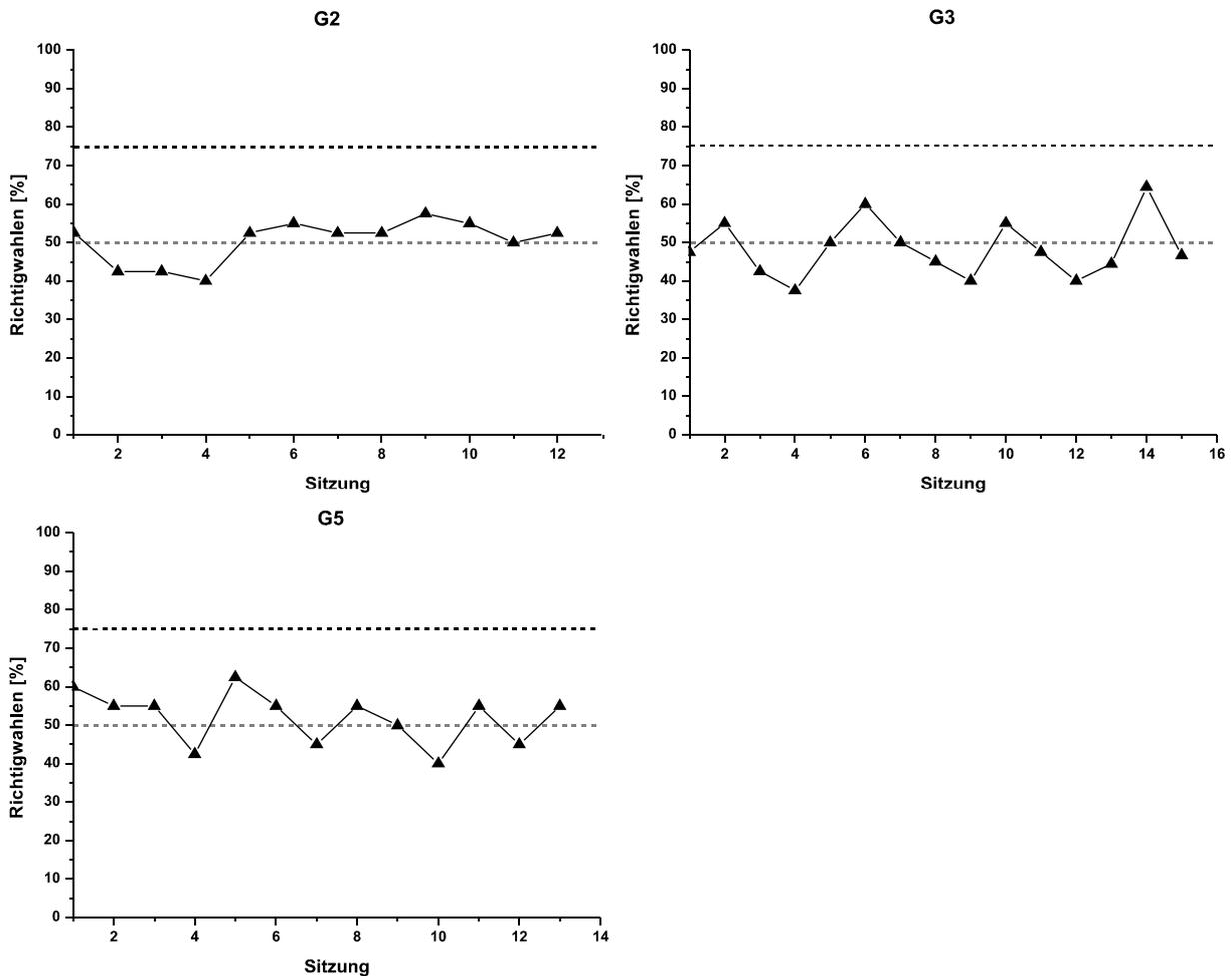


Abbildung 18: 2. Versuchsansatz zur Verknüpfung des visuellen Stimulus mit einer Kármánschen Wirbelstraße bei Goldorfen (*L. idus*). Die Graphen zeigen die Anteile der Richtigwahlen der einzelnen Versuchstiere G2 (a), G3 (b) und G5 (c). Die gestrichelten horizontalen Linien geben 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl, grau) und die Schwellenleistung des Lernkriteriums von 75 % Richtigwahlen (schwarz) an. Die Experimente fanden im Dunkeln statt.

Statistisch bestätigte dies ein Chi-Quadrat-Test, bei dem hier und nachfolgend die Gesamtanzahl richtig und falsch entschiedener Wahlen in den Trials einer Versuchsreihe und die zu erwartende Verteilung bei einer Zufallswahl ($n/2$) gegeneinander getestet wurden. Die Zahl n gibt die Gesamtanzahl der Trials einer Versuchsreihe an (Chi-Quadrat-Test: G2: $P = 0,855$ ($n = 480$); G3: $P = 0,421$ ($n = 618$); G5: $P = 0,380$ ($n = 520$)). Eine unterschiedliche Wahrnehmung von S+ und S- konnte mit diesem Ansatz also nicht nachgewiesen werden.

3. Versuchsansatz

Dieser Versuchsansatz beruhte wieder auf einer klassischen Konditionierung (siehe Abschnitt 2.2.3), da es beim vorhergegangenen Ansatz der operanten Konditionierung nicht möglich war, verschiedene Reaktionen auf die hydrodynamischen Stimuli (S+ und S-) mit der bedingten Reaktion auf den visuellen Stimulus (LED) zu koppeln.

Hier war es für die Versuchstiere nicht erforderlich, unterschiedliche hydrodynamische Stimuli unterschiedlich zu beantworten, sondern sie mussten nur auf die Wirbelstraße (S+) reagieren. Diese Versuchsreihe wurde ebenfalls mit den Versuchstieren G2, G3 und G5 durchgeführt.

In der ersten Phase dieses Versuchsansatzes führte das dauerhafte Leuchten der LED zu einer Habituation, so dass diese nicht mehr als bedingter Reiz wirkte, sondern zur Orientierung bei der Futtersuche diente. Hierzu wurde zum einen eine etwa einstündige Habituationssitzung durchgeführt und zum anderen die Dauer der Eingewöhnungszeit einer Sitzung von zehn auf 30 Minuten erhöht, bis die Versuchstiere kaum noch zur LED schwammen und nicht mehr in diese hineinbissen. Die Experimente fanden im Hellen statt, so dass die Versuchstiere das Drehen des Objektes auch sehen konnten, was die Konditionierung auf den hydrodynamischen Stimulus erleichtern sollte.

Auch ohne das Aufleuchten der LED als bedingter Reiz wurde die Belohnungskammer nach einer Futtergabe in den meisten Fällen aufgesucht (siehe Abb. 19). Die Reaktionsraten vor der Futtergabe stiegen im Verlauf dieser Versuchsserie bei G2 und G3 ähnlich wie beim 1. Versuchsansatz zunächst auf bis zu 45 % an, sanken dann aber bei beiden Versuchstieren wieder auf 5 % ab (siehe Abb. 19a und b). Bei G5 überstieg die Reaktionsrate nie 10 % (siehe Abb. 19c).

Da die Erzeugung des hydrodynamischen Stimulus durch das Drehen des Objektes auch visuell wahrgenommen werden konnte, die Versuchstiere aber dennoch nicht reagierten, wurde diese Versuchsreihe bereits nach sieben Versuchstagen abgebrochen.

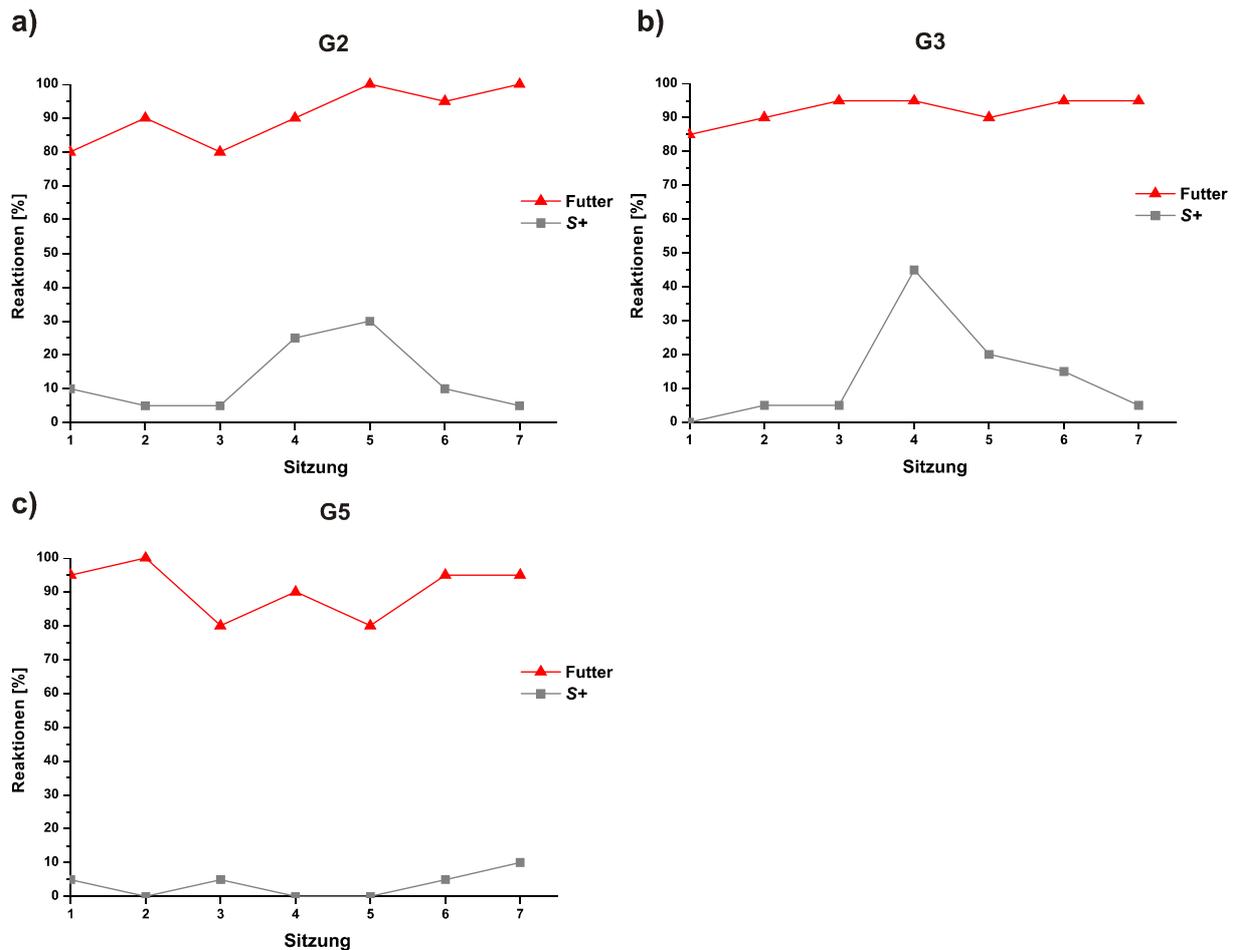


Abbildung 19: 1. Phase des 3. Versuchsansatzes zur Verknüpfung des visuellen Stimulus mit einer Kármánschen Wirbelstraße bei Goldorfen (*L. idus*). Die Graphen zeigen die Anteile der Reaktionen der einzelnen Versuchstiere G2 (a), G3 (b) und G5 (c) auf das Futter (rote Dreiecke) und auf den hydrodynamischen Stimulus S+ (ausgefüllte graue Rechtecke). Die Experimente fanden im Hellen statt.

In der zweiten Phase dieses Versuchsansatzes diente das Aufleuchten der LED kurz vor der Futtergabe erneut als bedingter Reiz, der mit der Wirbelstraße verknüpft werden sollte. Die Experimente fanden im Dunkeln statt, so dass den Versuchstieren vor dem Aufleuchten der LED nur der hydrodynamische Stimulus zur Verfügung stand. Abbildung 20 zeigt die Anteile der Präsentationen des visuellen Stimulus und des hydrodynamischen Stimulus S+, bei denen eine bedingte Reaktion (Beißen in die LED) bzw. eine gezielte Verhaltensreaktion (Annäherung an die Belohnungskammer/LED) der Versuchstiere G2, G3 und G5 beobachtet wurde. Außer G2 zeigten alle Versuchstiere in allen Sitzungen wieder in 100 % der Fälle die bedingte Reaktion auf das Aufleuchten der LED. Die Reaktionsraten vor dem

Aufleuchten der LED waren dagegen niedriger als in der ersten Phase dieses Versuchsansatzes und überstiegen außer in der ersten Sitzung bei G5 nie 5 %. Nach dem 5. Versuchstag konnte keine gezielte Verhaltensreaktion während der Präsentation von S+ vor dem Aufleuchten der LED mehr beobachtet werden.

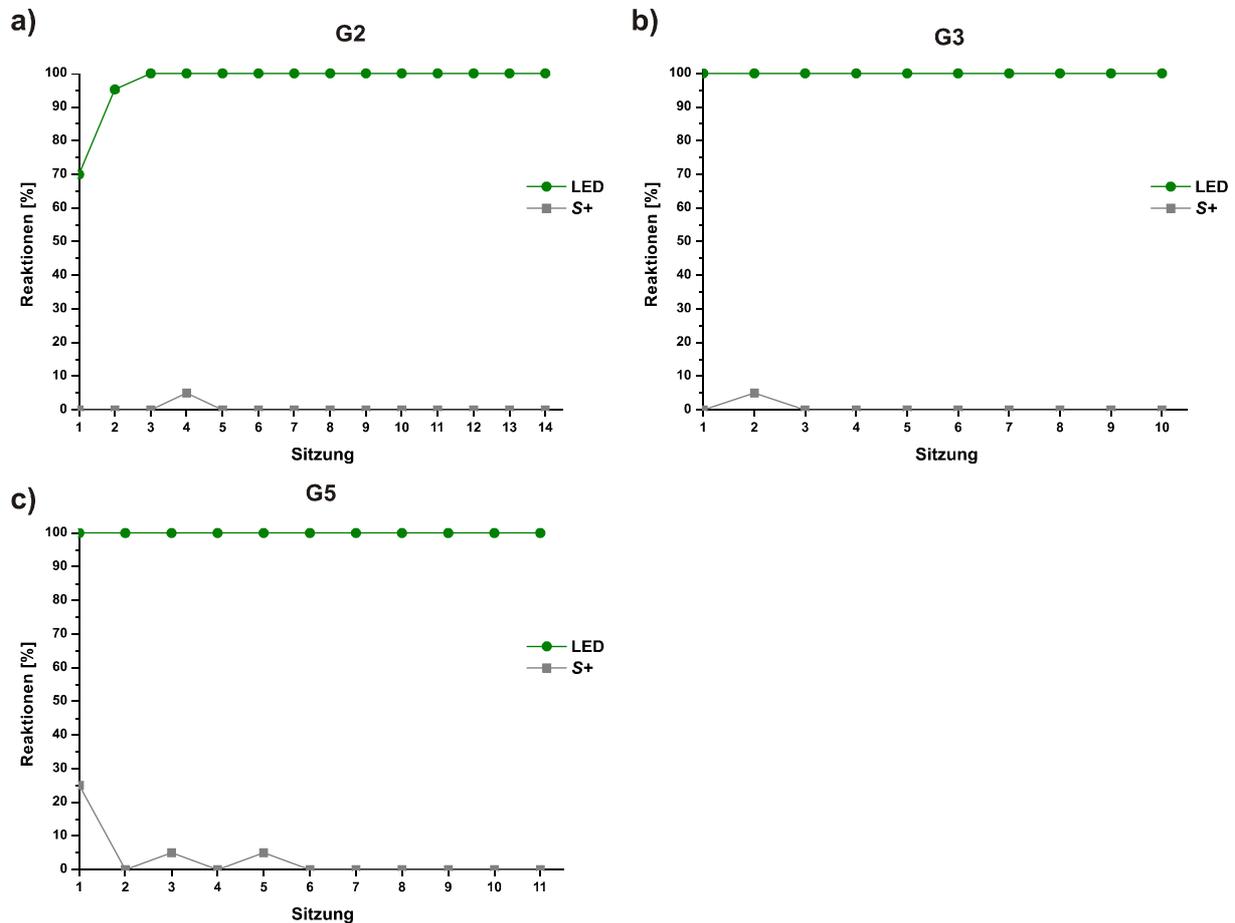


Abbildung 20: 2. Phase des 3. Versuchsansatzes zur Verknüpfung des visuellen Stimulus mit einer Kármánschen Wirbelstraße bei Goldorfen (*L. idus*). Die Graphen zeigen die Anteile der Reaktionen der einzelnen Versuchstiere G2 (a), G3 (b) und G5 (c) auf das Aufleuchten der LED (grüne Punkte) und auf den hydrodynamischen Stimulus S+ (ausgefüllte graue Rechtecke). Die Experimente fanden im Dunkeln statt.

Somit war mit diesem Versuchsansatz weder eine direkte noch eine indirekte klassische Konditionierung auf die Wirbelstraße möglich. Ähnlich wie beim 1. Versuchsansatz dieser Versuchsreihe warteten die Versuchstiere entweder die Futtergabe oder den bedingten Reiz ab. Daher wurde sowohl die klassische Konditionierung auf eine Kármánsche Wirbelstraße als auch die Verknüpfung einer Kármánschen Wirbelstraße mit einem visuellen Stimulus in den folgenden Experimenten nicht weiter verfolgt.

3.3 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße

3.3.1 Visualisierung und Charakterisierung der hydrodynamischen Stimuli durch Tusche und PIV

Bei dieser Versuchsreihe war der Testbereich des Strömungskanals parallel zur Strömungsrichtung in zwei Kompartimente unterteilt, so dass zeitgleich zwei verschiedene hydrodynamische Stimuli im Strömungskanal präsentiert werden konnten. Hierzu dienten rechteckige Objekte dreier unterschiedlicher Typen, große Objekte (18 mm breit), mittelgroße Objekte (13 mm breit) und kleine Objekte (9 mm breit), jeweils 2 mm dick. In der 1., 2. und 4. Versuchsserie wurden große Objekte eingesetzt, um die den Versuchstieren aus den vorangegangenen Versuchen bekannte Wirbelstraße zu erzeugen. In der 3. Versuchsserie wurden zusätzlich die kleinen Objekte und in der 5. Versuchsserie ausschließlich die mittelgroßen Objekte verwendet. Die durch diese erzeugten hydrodynamischen Stimuli werden nachfolgend beschrieben.

Zur Visualisierung wurde Tusche zentral vor den Objekten in die Strömung injiziert. Abbildung 21 zeigt die auf diese Weise visualisierten Wasserbewegungen stromabwärts der großen Objekte sowohl in der Ausrichtung senkrecht (Kompartiment a) als auch parallel (Kompartiment b) zur Strömung.

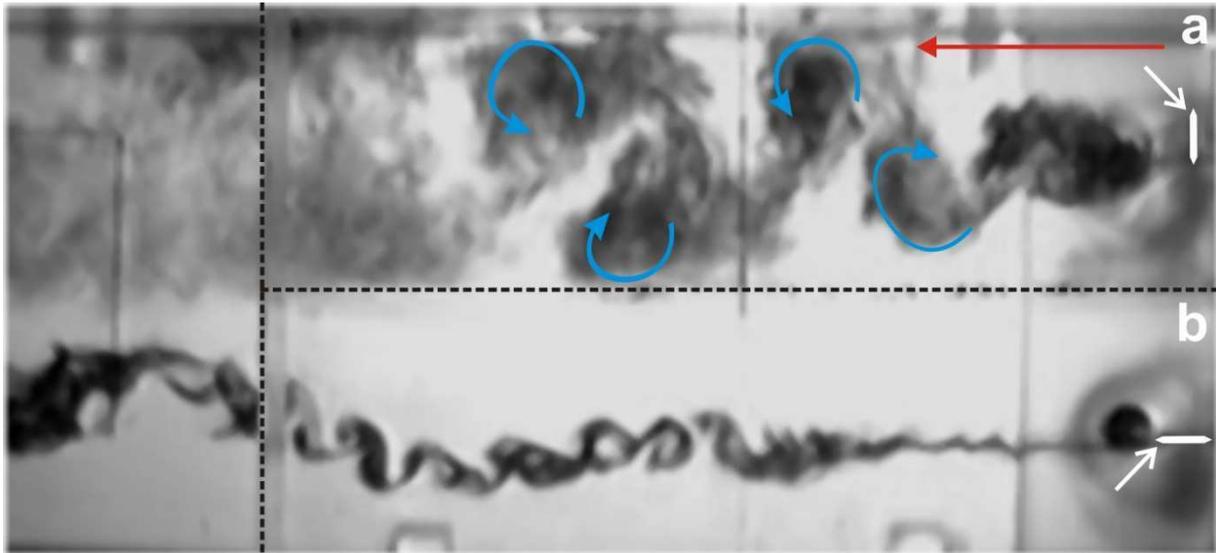


Abbildung 21: Visualisierung der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die großen Objekte im unterteilten Strömungskanal (Ansicht von unten). Die Objekte (18 mm breit) wurden zentral im jeweiligen Kompartiment senkrecht (Kompartiment a) bzw. parallel (Kompartiment b) zur Strömungsrichtung ausgerichtet und Tusche zentral vor den Objekten in das Wasser injiziert. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug 10 cm/s. Gestrichelte Linien: Trennwand zwischen den Kompartimenten und Eingangslinie der Kompartimente; roter Pfeil: Hauptströmungsrichtung; weiße Pfeile: Positionen der Objekte (weiße Schattenrisse); blaue Pfeile: Drehrichtungen der Wirbel.

Durch die Tusche wurde in dem Kompartiment, in welchem das Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung ausgerichtet war, eine Kármánsche Wirbelstraße sichtbar (siehe Abb. 21, Kompartiment a). Die Ausbreitung der Wirbel wurde in diesem Fall durch die Kanalwände und die Trennwand begrenzt, an welche die Wirbel im Kompartiment anstießen. Hinter dem Kompartiment waren keine Wirbelstrukturen mehr zu erkennen, da eine gleichmäßige Verteilung der Tusche stattgefunden hatte. Im Kompartiment, in welchem das Objekt parallel zur Strömungsrichtung ausgerichtet war, waren keine Wirbel nach Art einer Kármánschen Wirbelstraße zu sehen, sondern es fand eine langsame Verteilung der Tusche statt, während sie von der Strömung mitgeführt wurde (siehe Abb. 21, Kompartiment b). Durch diese Verteilung bildeten sich zum Teil wirbelähnliche, aber unregelmäßige und nicht rotierende Strukturen.

In der anschließenden PIV wurden jeweils vier Aufnahmen in jedem Kompartiment des Strömungskanals gemacht. Dabei wurden jeweils Aufnahmen beider Objektausrichtungen im Kompartiment (Bildausschnitt 17-28 cm hinter dem Objekt) und hinter dem Kompartiment (Bildausschnitt 33-44 cm hinter dem Objekt) gemacht.

Dies diente dem Vergleich der Wasserbewegungen beider Objektausrichtungen und der Überprüfung, ob und wie sich das Signal der Wirbelstraße entlang der zurückgelegten Strecke veränderte. Abbildung 22 zeigt die Daten der Analyse der Vektorgrafiken (siehe Abschnitt 3.2.1) zunächst für die linke Kanalseite. Beispiele für die Vektorgrafiken werden im Anhang, Abschnitt 11, gezeigt, jeweils mit der Objektausrichtung parallel (links) und senkrecht zur Strömungsrichtung (rechts).

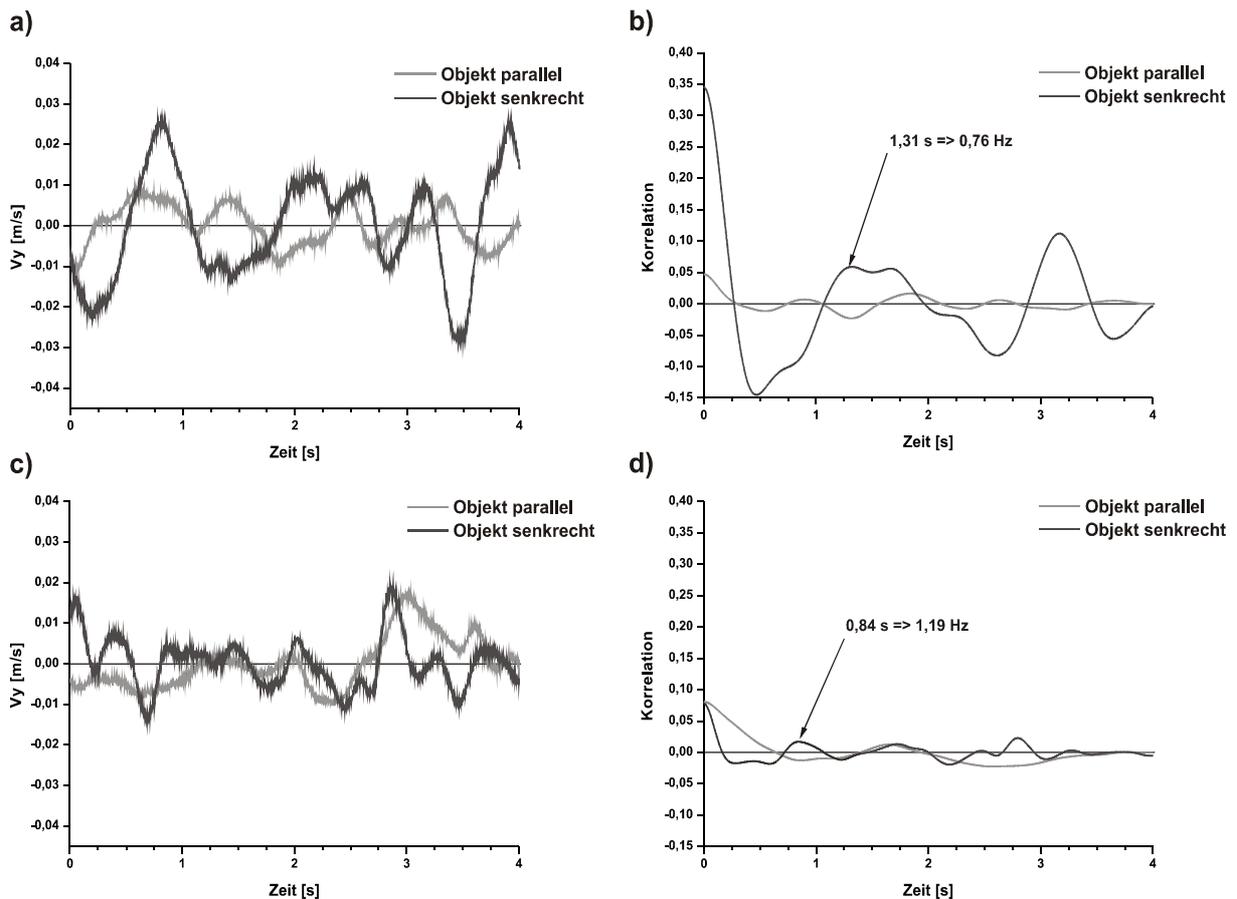


Abbildung 22: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die großen Objekte im unterteilten Strömungskanal. a) und c) V_y des zentralen Bildausschnittes (9 x 9 Vektoren) der Vektorgrafiken der linken Kanalseite im Verlauf der Zeit im Kompartiment (a) und hinter dem Kompartiment (c). Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) und d) Autokorrelationsfunktionen der V_y -Daten aus a) und c), im Kompartiment (b) und hinter dem Kompartiment (d). Die ersten positiven Maxima nach dem ersten Nulldurchgang des periodischen Signals treten bei 1,31 s (b) und 0,84 s (d) auf. Die Signalfrequenzen wurden durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und betragen somit 0,76 Hz (b) und 1,19 Hz (d). Hellgraue Linien: Objekt parallel zur Strömungsrichtung; dunkelgraue Linien: Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung.

Die Analyse der PIV Aufnahmen der linken Kanalseite zeigt bei den V_y -Daten ein schwaches Signal, da bei beiden Objektausrichtungen periodische Schwankungen auftraten (siehe Abb. 22a und c). Durch die Autokorrelation wurde bei der Objektausrichtung senkrecht zur Strömungsrichtung ein deutlicheres Signal herausgefiltert und eine VSF von 0,76 Hz im Kompartiment und 1,19 Hz hinter dem Kompartiment ermittelt (siehe Abb. 22b und d). Diese Werte weichen deutlich voneinander und von dem zuvor errechneten Wert von 1,02 Hz ab. Es folgt die Analyse der Vektorgrafiken der rechten Kanalseite.

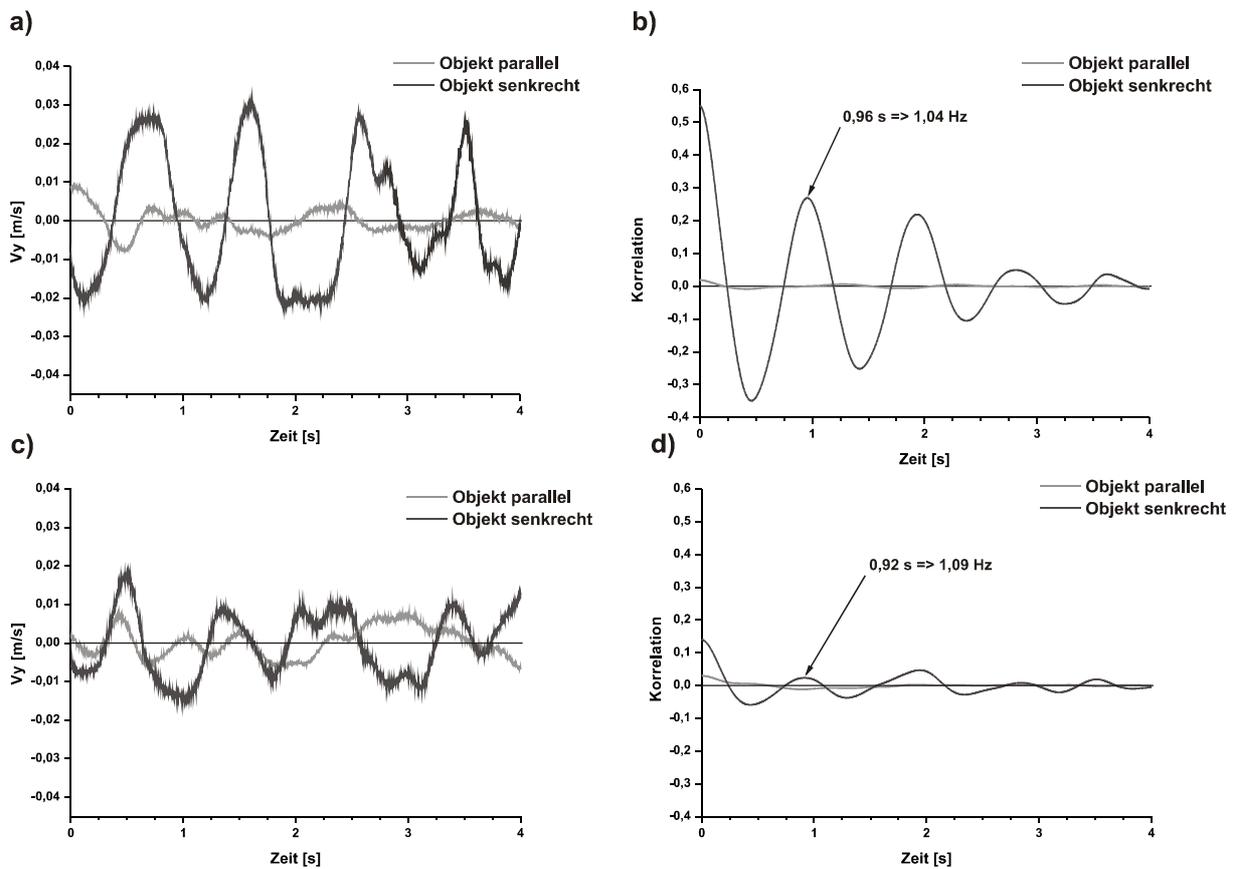


Abbildung 23: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die großen Objekte im unterteilten Strömungskanal. a) und c) V_y des zentralen Bildausschnittes (9 x 9 Vektoren) der Vektorgrafiken der rechten Kanalseite im Verlauf der Zeit im Kompartiment (a) und hinter dem Kompartiment (c). Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) und d) Autokorrelationsfunktionen der V_y -Daten aus a) und c), im Kompartiment (b) und hinter dem Kompartiment (d). Die ersten positiven Maxima nach dem ersten Nulldurchgang des periodischen Signals treten bei 0,96 s (b) und 0,92 s (d) auf. Die Signalfrequenzen wurden durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und betragen somit 1,04 Hz (b) und 1,09 Hz (d). Hellgraue Linien: Objekt parallel zur Strömungsrichtung; dunkelgraue Linien: Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung.

Die Analyse der PIV Aufnahmen der rechten Kanalseite (siehe Abb. 23) zeigt bei den V_y -Daten der Objektausrichtung senkrecht zur Strömungsrichtung ein deutliches Signal, vor allem im Kompartiment, da große periodische Schwankungen auftraten (siehe Abb. 23a und c). Durch die Autokorrelation konnte für das Kompartiment ein deutliches Signal herausgefiltert werden, hinter dem Kompartiment ein etwas schwächeres Signal (siehe Abb. 23b und d). Die dadurch bestimmte VSF beträgt 1,04 Hz im Kompartiment und 1,09 Hz hinter dem Kompartiment. Diese Werte liegen nahe beim zuvor errechneten Wert von 1,02 Hz.

In der dritten Versuchsserie waren jeweils zwei verschiedene rechteckige Objekte, ein großes Objekt (18 mm breit) und ein kleines Objekt (9 mm breit), in beiden Kompartimenten hintereinander positioniert, um zwei verschiedene Wirbelstraßen gleichzeitig präsentieren zu können (Diskriminierungsaufgabe, siehe Abschnitt 2.3.3). Hierzu wurde in einem Kompartiment jeweils ein Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung ausgerichtet und das andere Objekt parallel, während die Objekte des jeweils gleichen Typs im anderen Kompartiment umgekehrt ausgerichtet wurden. Abbildung 24 veranschaulicht eine solche zeitgleiche Präsentation der beiden Wirbelstraßen, bei der die Wasserbewegungen stromabwärts der Objekte durch Tusche visualisiert wurden. Hier wurde zum einen das große Objekt parallel und das kleine Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung ausgerichtet (Kompartiment a) und zum anderen das große Objekt senkrecht und das kleine Objekt parallel zur Strömungsrichtung ausgerichtet (Kompartiment b).

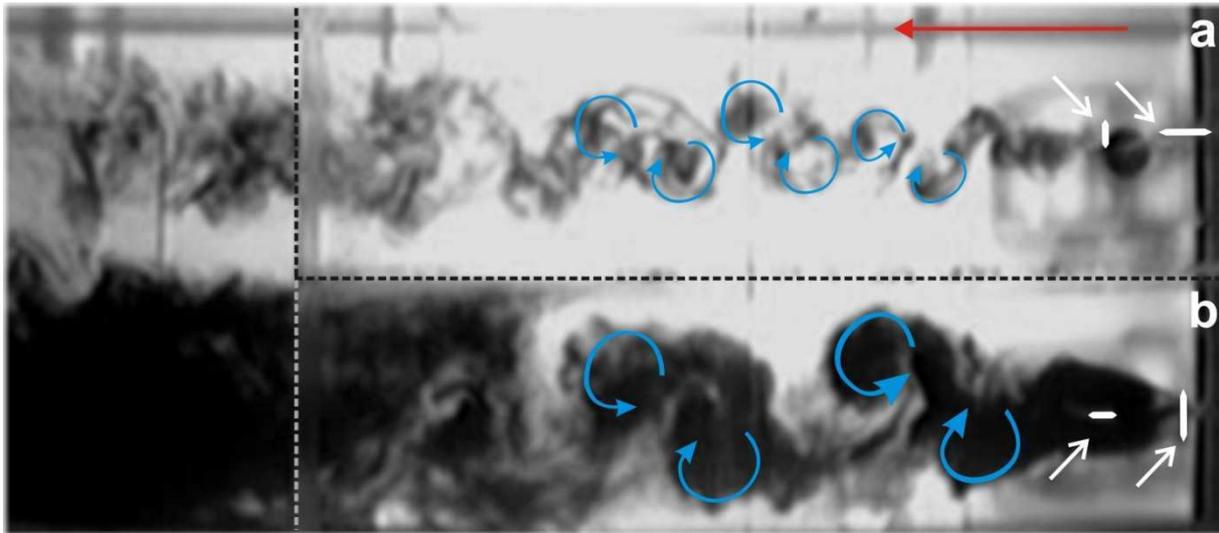


Abbildung 24: Visualisierung der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die großen und die kleinen Objekte im unterteilten Strömungskanal (Ansicht von unten). Je ein großes Objekt (18 mm breit) und ein kleines Objekt (9 mm breit) waren zentral hintereinander in beiden Kompartimenten (a und b) positioniert. In Kompartiment a war das große Objekt parallel und das kleine Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung ausgerichtet, in Kompartiment b umgekehrt. Tusche wurde zentral vor den Objekten in das Wasser injiziert. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug 10 cm/s. Gestrichelte Linien: Trennwand zwischen den Kompartimenten und Eingangslinie der Kompartimente; roter Pfeil: Hauptströmungsrichtung; weiße Pfeile: Positionen der Objekte (weiße Schattenrisse); blaue Pfeile: Drehrichtungen der Wirbel.

Durch die Tusche wurden zwei verschiedene Kármánsche Wirbelstraßen sichtbar, die sich in ihrer VSF und Wirbelausbreitung deutlich voneinander unterschieden. Bei der Wirbelstraße des großen Objektes (siehe Abb. 24, Kompartiment b) stießen die Wirbel im Gegensatz zu denen der in Abbildung 21 gezeigten Wirbelstraße hinter dem gleichen Objekt nicht an die Kanal- und Trennwand an. Dies war auf die variierende manuelle Injektion der Tusche (siehe Abschnitt 3.2.1) zurückzuführen. In der anschließenden PIV wurden zwei Aufnahmen beider Objektausrichtungen auf beiden Seiten des Strömungskanals gemacht, jeweils im Kompartiment (Bildausschnitt 17-28 cm hinter dem Objekt) und hinter dem Kompartiment (Bildausschnitt 33-44 cm hinter dem Objekt). Vergleichend wurden an allen Positionen auch Aufnahmen gemacht, wenn beide Objekte parallel zur Strömungsrichtung ausgerichtet waren, was dem Inter-Trial-Stimulus der Experimente entsprach.

Abbildung 25 zeigt zunächst die Daten der PIV Analyse der linken Kanalseite. Beispiele für die Vektorgrafiken der drei verschiedenen Objektausrichtungen, beide Objekte parallel, kleines Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung und großes Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung (jeweils von links nach rechts) werden im Anhang, Abschnitt 11, gezeigt.

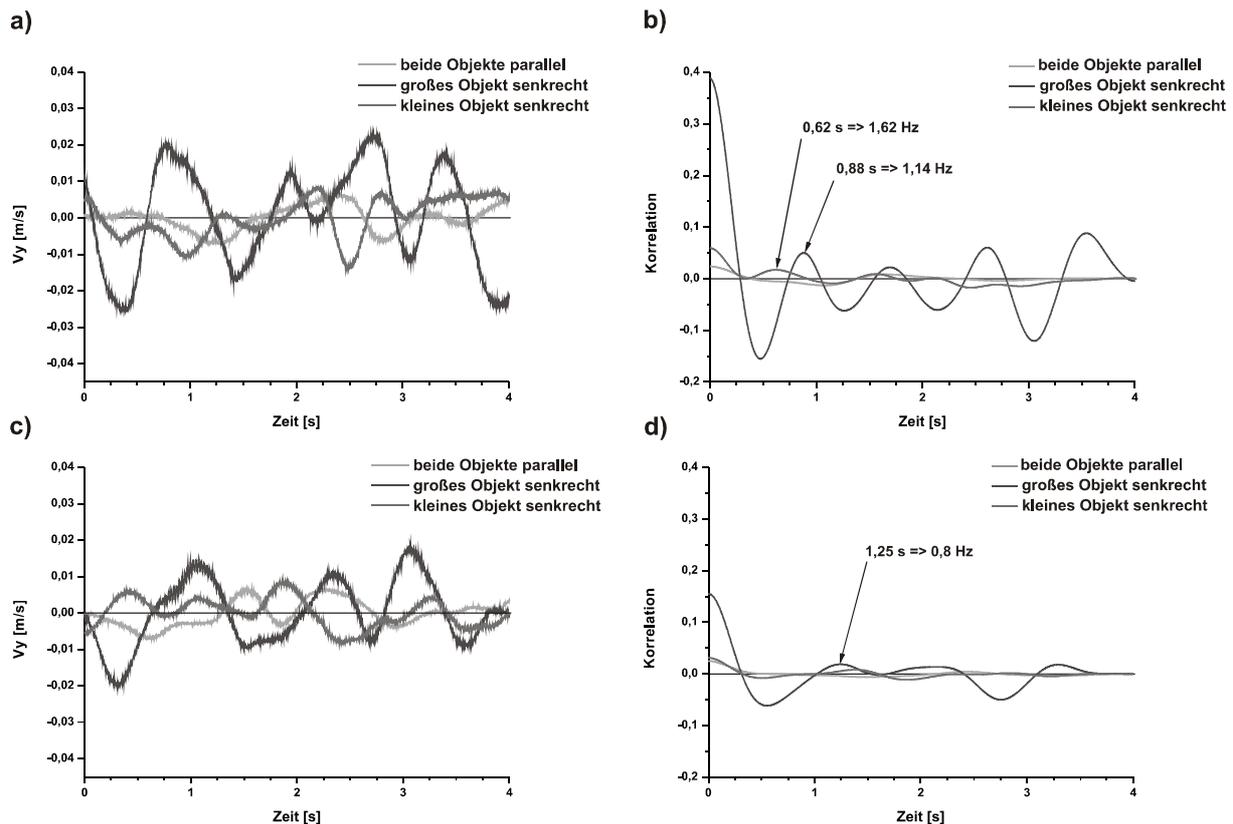


Abbildung 25: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die großen und die kleinen Objekte im unterteilten Strömungskanal. a) und c) V_y des zentralen Bildausschnittes (9 x 9 Vektoren) der Vektorgrafiken der linken Kanalseite im Verlauf der Zeit im Kompartiment (a) und hinter dem Kompartiment (c). Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) und d) Autokorrelationsfunktionen der V_y -Daten aus a) und c), im Kompartiment (b) und hinter dem Kompartiment (d). Die ersten positiven Maxima nach dem ersten Nulldurchlauf des periodischen Signals treten bei 0,62 s (kleines Objekt) und 0,88 s (großes Objekt) (b) sowie 1,25 s (großes Objekt) (d) auf. Die Signalfrequenzen wurden durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und betragen somit 1,62 Hz (kleines Objekt) und 1,14 Hz (großes Objekt) (b) sowie 0,8 Hz (großes Objekt) (d). Hellgraue Linien: beide Objekte parallel zur Strömungsrichtung; dunkelgraue Linien: großes Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung; graue Linien: kleines Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung.

Sowohl das große als auch das kleine Objekt erzeugten bei der Ausrichtung senkrecht zur Strömungsrichtung größere Schwankungen von V_y als bei der Ausrichtung parallel zur Strömungsrichtung (siehe Abb. 25a und c). Ein deutliches Signal konnte nur beim großen Objekt sowohl im als auch hinter dem Kompartiment herausgefiltert werden (siehe Abb. 25b und d). Das Signal des kleinen Objektes schwächte sich über die Distanz so stark ab, dass das erste positive Maximum nach dem ersten Nulldurchgang der Autokorrelationsfunktion, welches die Dauer eines Periodendurchganges angibt, nicht mehr zu sehen ist (siehe Abb. 25d).

Die in der Analyse ermittelten *VSF* betragen beim großen Objekt 1,14 Hz im Kompartiment und 0,8 Hz hinter dem Kompartiment, die *VSF* des kleinen Objektes 1,62 Hz im Kompartiment. Die Werte des großen Objektes weichen somit voneinander und vom errechneten Wert von 1,02 Hz ab. Der Wert des kleinen Objektes weicht ebenfalls vom errechneten Wert von 1,83 Hz ab.

Abbildung 26 zeigt die Daten der PIV Analyse der rechten Kanalseite.

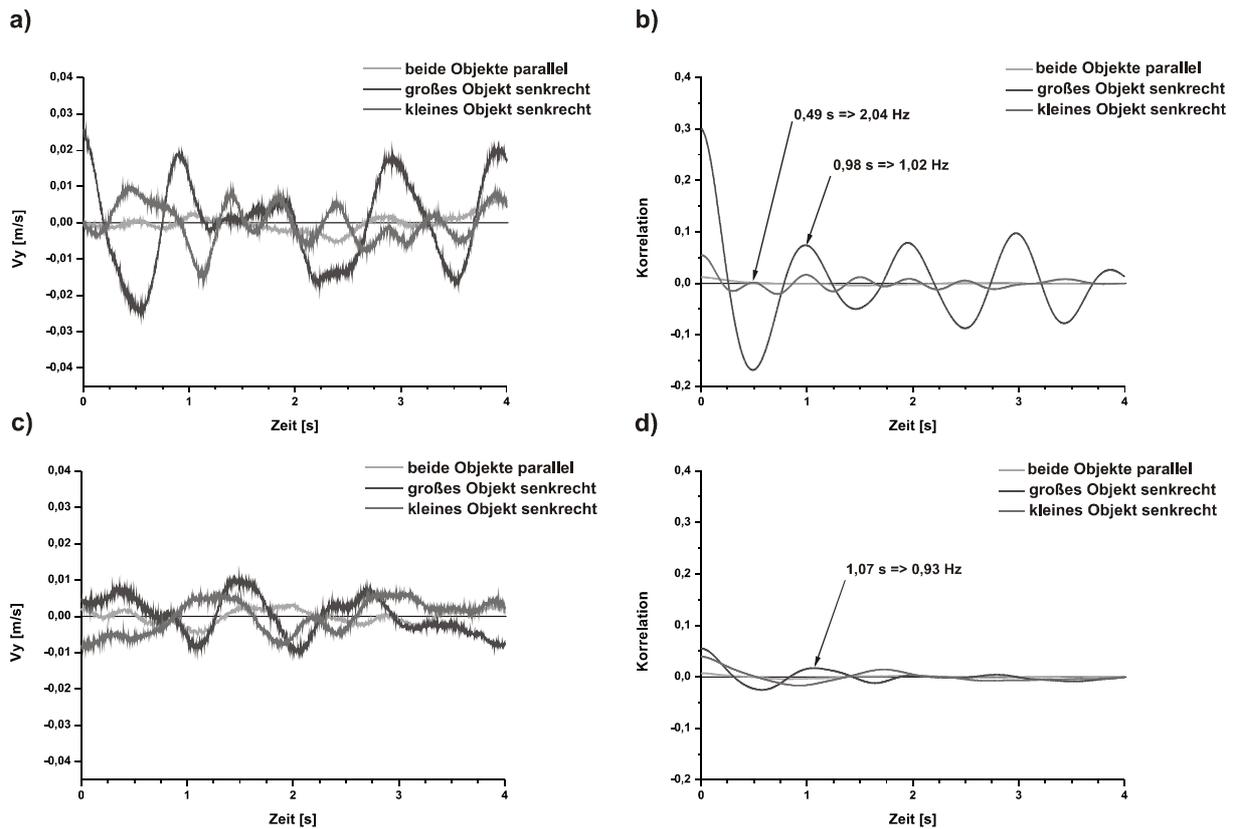


Abbildung 26: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die großen und die kleinen Objekte im unterteilten Strömungskanal. a) und c) V_y des zentralen Bildausschnittes (9×9 Vektoren) der Vektorgrafiken der rechten Kanalseite im Verlauf der Zeit im Kompartiment (a) und hinter dem Kompartiment (c). Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) und d) Autokorrelationsfunktionen der V_y -Daten aus a) und c), im Kompartiment (b) und hinter dem Kompartiment (d). Die ersten positiven Maxima des periodischen Signals treten bei 0,49 s (kleines Objekt) und 0,98 s (großes Objekt) (b) sowie 1,07 s (großes Objekt) (d) auf. Die Signalfrequenzen wurden durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und betragen somit 2,04 Hz (kleines Objekt) und 1,02 Hz (großes Objekt) (b) sowie 0,93 Hz (großes Objekt) (d). Hellgraue Linien: beide Objekte parallel zur Strömungsrichtung; dunkelgraue Linien: großes Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung; graue Linien: kleines Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung.

Diese Darstellung verdeutlicht die Unterschiede und Größenverhältnisse der hydrodynamischen Stimuli der einzelnen Objektausrichtungen. Insbesondere die Autokorrelationsfunktion der V_y -Daten aus dem Kompartiment verdeutlicht, dass ein Periodendurchgang der Wirbelstraße des großen Objektes von 0,98 s (VSF 1,02 Hz) genau zwei Periodendurchgängen der Wirbelstraße des kleinen Objektes von jeweils 0,49 s (VSF 2,04 Hz) entspricht (siehe Abb. 26b). Dies spiegelt ebenso die Größenverhältnisse der beiden Objekte wider, da das große Objekt genau doppelt so breit war wie das kleine Objekt.

Hinter dem Kompartiment konnte eine *VSF* von 0,93 Hz für das große Objekt bestimmt werden. Die *VSF* des kleinen Objektes konnte hinter dem Kompartiment nicht bestimmt werden, da das erste Maximum der Autokorrelationsfunktion nicht mehr zu erkennen ist (siehe Abb. 26d). Die Werte des großen Objektes weichen mit 1,02 Hz und 0,93 Hz etwas voneinander ab, der für das Kompartiment bestimmte Wert entspricht aber genau dem zuvor errechneten Wert von 1,02 Hz. Der für das Kompartiment bestimmte Wert des kleinen Objektes weicht mit 2,04 Hz vom errechneten Wert von 1,83 Hz ab.

In der 5. Versuchsserie wurden mittelgroße Objekte (13 mm breit) eingesetzt, um eine schmalere Wirbelstraße zu erzeugen. Da ein Großteil der Versuchstiere die Detektionsaufgabe mit dem großen Objekt (18 mm breit) nicht bewältigte (siehe Abschnitt 3.3.3 und 3.3.4) und das Signal der Wirbelstraße mit zunehmendem Abstand zum Objekt stark abnahm (siehe Abb. 22 und 23), wurde vermutet, dass das Signal der Wirbelstraße dadurch beeinträchtigt wurde, dass die Wirbel seitlich an die Kanal- bzw. Trennwand anstießen, bevor die Wirbelstraße die Startposition des Fisches erreichte. Dies wurde durch die Tusche teilweise visualisiert (siehe Abb. 21). Außerdem wurde eine verkürzte Trennwand verwendet, damit die Versuchstiere näher an das Objekt heranschwimmen konnten, ohne sich entscheiden zu müssen, was die Aufgabe ebenfalls erleichtern sollte. Abbildung 27 zeigt die visualisierten Wasserbewegungen stromabwärts der mittelgroßen Objekte sowohl in der Ausrichtung parallel (Kompartiment a) als auch senkrecht (Kompartiment b) zur Strömungsrichtung.

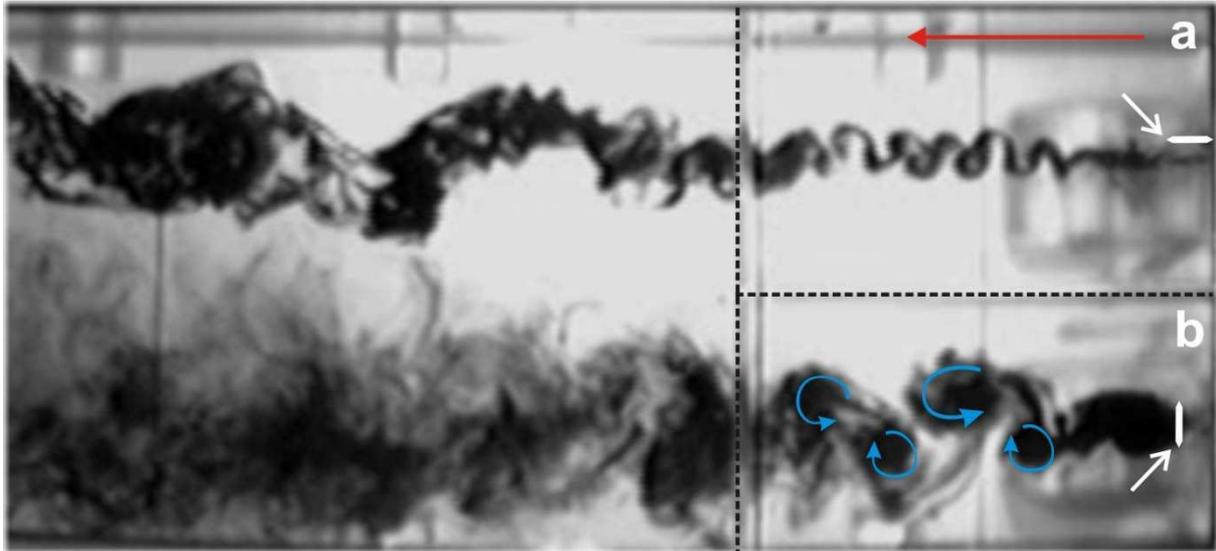


Abbildung 27: Visualisierung der Wasserbewegungen hinter den mittelgroßen Objekten im unterteilten Strömungskanal (Ansicht von unten). Die Objekte (13 mm breit) wurden zentral im jeweiligen Kompartiment senkrecht (Kompartiment b) bzw. parallel (Kompartiment a) zur Strömungsrichtung ausgerichtet und Tusche zentral vor den Objekten in das Wasser injiziert. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug 10 cm/s. Gestrichelte Linien: Trennwand zwischen den Kompartimenten und Eingangslinie der Kompartimente; roter Pfeil: Hauptströmungsrichtung; weiße Pfeile: Positionen der Objekte (weiße Schattenrisse); blaue Pfeile: Drehrichtungen der Wirbel.

Durch die Tusche wurde in dem Kompartiment mit senkrecht zur Strömungsrichtung ausgerichtetem Objekt eine Kármánsche Wirbelstraße sichtbar, welche hinter dem Kompartiment jedoch nicht mehr sichtbar war (siehe Abb. 27, Kompartiment b). Im Kompartiment mit parallel zur Strömungsrichtung ausgerichtetem Objekt war hinter diesem zwar ein regelmäßiges Verteilungsmuster der Tusche zu erkennen, aber keine vollständigen Wirbel (siehe Abb. 27, Kompartiment a). Hinter dem Kompartiment verteilte sich auch hier die Tusche gleichmäßig im Wasser.

Zur genauen Charakterisierung der hydrodynamischen Stimuli wurde eine PIV durchgeführt. Hierfür wurden auf beiden Seiten des Strömungskanals zwei Aufnahmen beider Objektausrichtungen gemacht, jeweils im und hinter dem Kompartiment. Auf der linken Seite war der Bildausschnitt 9-17 cm bzw. 19-27,5 cm hinter dem Objekt und auf der rechten Seite 7,5-15,4 cm bzw. 20,5-28,5 cm hinter dem Objekt. Abbildung 28 zeigt die Daten der Analyse der Vektorgrafiken (siehe Abschnitt 3.2.1) zunächst für die linke Kanalseite. Beispiele für die Vektorgrafiken werden im Anhang, Abschnitt 11, gezeigt, jeweils mit der Objektausrichtung parallel (links) und senkrecht zur Strömungsrichtung (rechts).

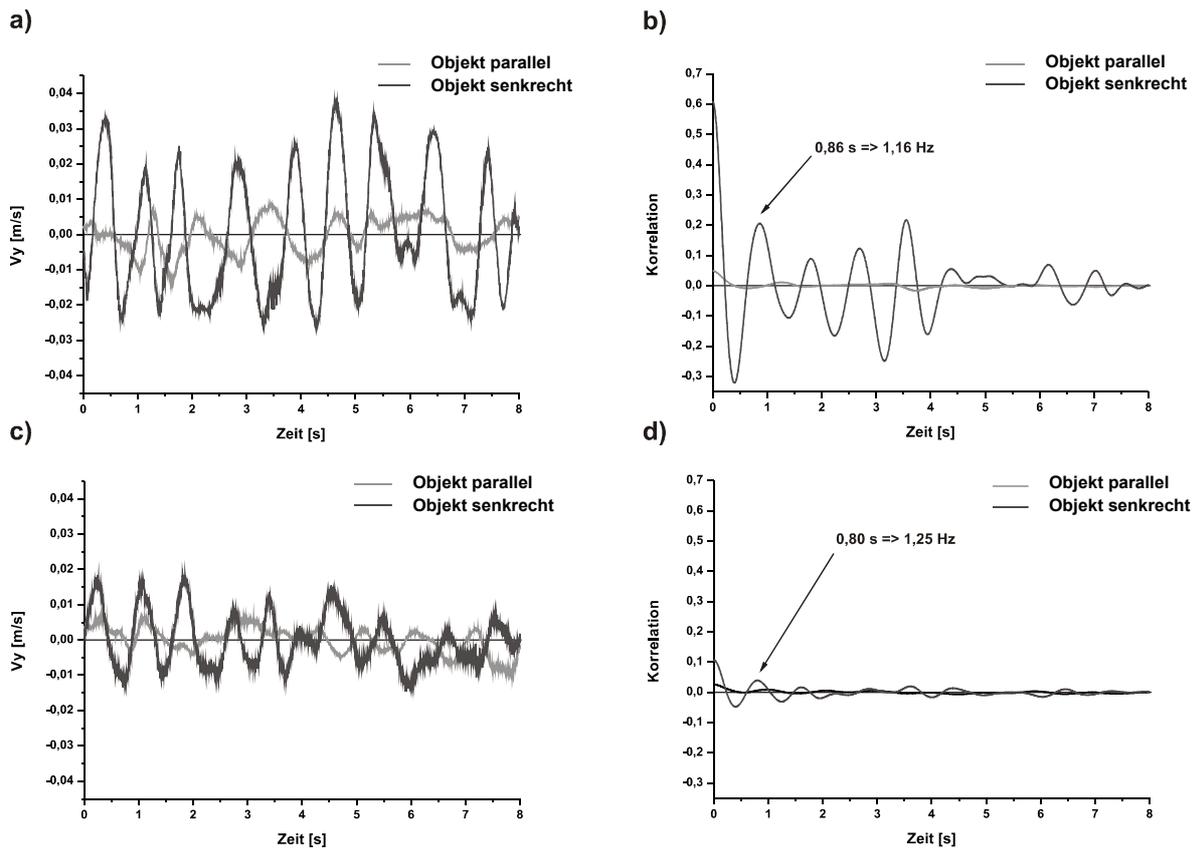


Abbildung 28: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die mittelgroßen Objekte im unterteilten Strömungskanal. a) und c) V_y des zentralen Bildausschnittes (9 x 9 Vektoren) der Vektorgrafiken der linken Kanalseite im Verlauf der Zeit im Kompartiment (a) und hinter dem Kompartiment (c). Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) und d) Autokorrelationsfunktionen der V_y -Daten aus a) und c), im Kompartiment (b) und hinter dem Kompartiment (d). Die ersten positiven Maxima nach dem ersten Nulldurchgang des periodischen Signals treten bei 0,86 s (b) und 0,80 s (d) auf. Die Signalfrequenzen wurden durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und betragen somit 1,16 Hz (b) und 1,25 Hz (d). Hellgraue Linien: Objekt parallel zur Strömungsrichtung; dunkelgraue Linien: Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung.

Die PIV Analyse der linken Kanalseite zeigt bei den V_y -Daten deutlich mehr Schwankungen bei der Objektausrichtung senkrecht zur Strömungsrichtung als bei der Objektausrichtung parallel zur Strömungsrichtung (siehe Abb. 28a und c). Die Autokorrelationsfunktion zeigt im Kompartiment ein deutliches Signal mit unregelmäßiger Amplitude, welches sich hinter dem Kompartiment stark abschwächt (siehe Abb. 28b und d). Es konnte eine VSF von 1,16 Hz im Kompartiment und eine VSF von 1,25 Hz hinter dem Kompartiment bestimmt werden. Diese Werte weichen voneinander und vom zuvor errechneten Wert von 1,33 Hz ab. Abbildung 29 zeigt die Daten der Analyse der Vektorgrafiken der rechten Kanalseite.

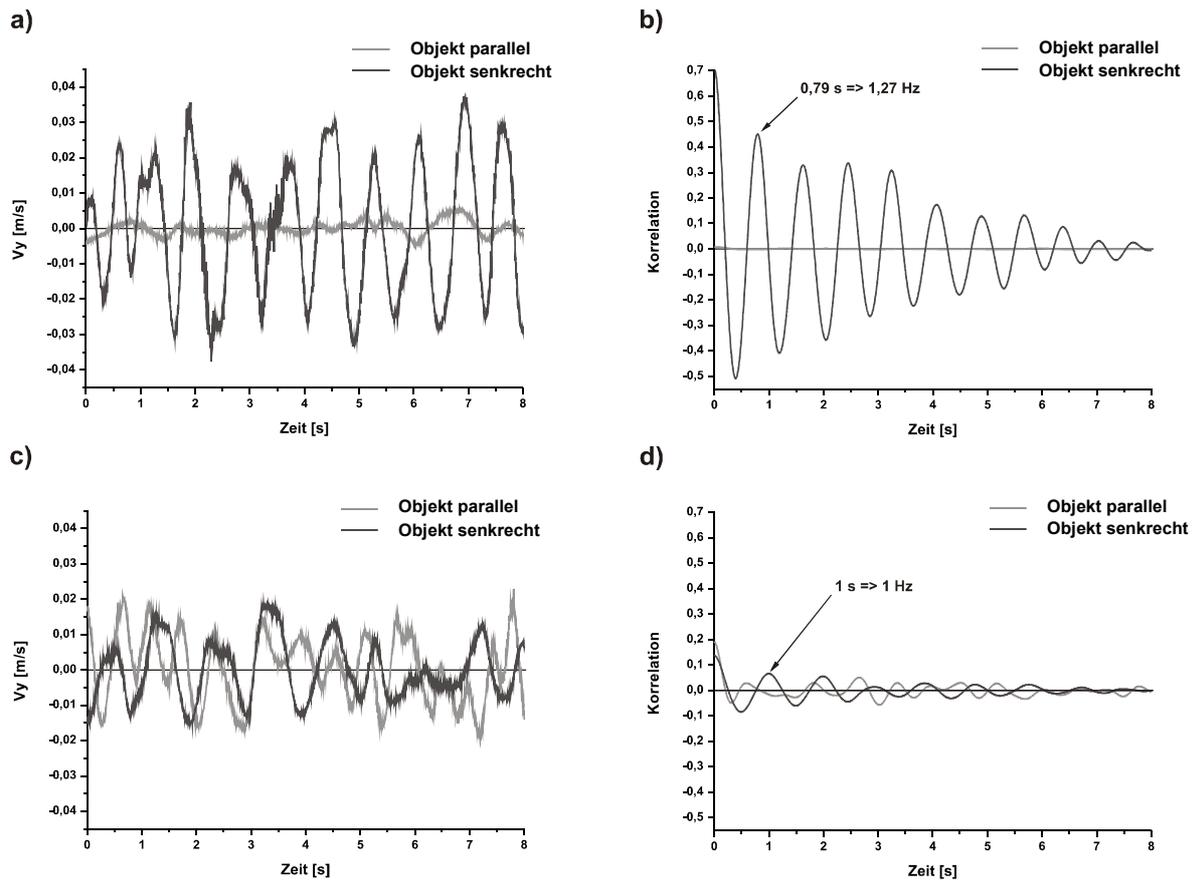


Abbildung 29: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die mittelgroßen Objekte im unterteilten Strömungskanal. a) und c) V_y des zentralen Bildausschnittes (9 x 9 Vektoren) der Vektorgrafiken der rechten Kanalseite im Verlauf der Zeit im Kompartiment (a) und hinter dem Kompartiment (c). Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) und d) Autokorrelationsfunktionen der V_y -Daten aus a) und c), im Kompartiment (b) und hinter dem Kompartiment (d). Die ersten positiven Maxima nach dem ersten Nulldurchgang des periodischen Signals treten bei 0,79 s (b) und 1 s (d) auf. Die Signalfrequenzen wurden durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und betragen somit 1,27 Hz (b) und 1 Hz (d). Hellgraue Linien: Objekt parallel zur Strömungsrichtung; dunkelgraue Linien: Objekt senkrecht zur Strömungsrichtung.

Die PIV Analyse der rechten Kanalseite zeigt im Kompartiment ein deutliches Signal bei der Objektausrichtung senkrecht zur Strömungsrichtung (siehe Abb. 29a), während hinter dem Kompartiment kaum Unterschiede zwischen den beiden Objektausrichtungen zu erkennen sind (siehe Abb. 29c). In der Autokorrelation konnte im Kompartiment ein wesentlich stärkeres Signal herausgefiltert werden als hinter dem Kompartiment (siehe Abb. 23b und d). Die hier für das Kompartiment bestimmte *VSF* von 1,27 Hz weicht nur gering vom zuvor errechneten Wert von 1,33 Hz ab, wogegen die *VSF* hinter dem Kompartiment mit 1 Hz deutlich abweicht.

3.3.2 Verhaltensreaktionen der Alande (Golddorfen)

Für die erste Versuchsserie dieser Versuchsreihe wurden fünf naive Golddorfen (*L. idus*) (Versuchstiere G7-G11) verwendet, und in Habituationssitzungen (siehe Abschnitt 2.3.3) an den Versuchsaufbau gewöhnt. Nach erfolgreicher Eingewöhnung wurde mit den Versuchstieren G7 und G11 mit den Testsitzungen (siehe Abschnitt 2.3.3) begonnen. Die anderen Versuchstiere wurden von den Experimenten ausgeschlossen, da sie zur Futteraufnahme nicht in die Testkompartimente schwammen. In den Testsitzungen mit G7 und G11 wurden die Richtigwahlen und ab dem 23. bzw. 22. Versuchstag die Reaktionszeiten (siehe Abschnitt 2.3.4) registriert. Die Lernkurven der beiden Versuchstiere (siehe Abb. 30) verdeutlichen, dass die Anteile der Richtigwahlen innerhalb der 43 bzw. 42 Versuchstage nicht zunehmen. Die Schwellenleistung von 75 % Richtigwahlen wurde bis auf eine Ausnahme (32. Versuchstag bei G11) nicht erreicht.

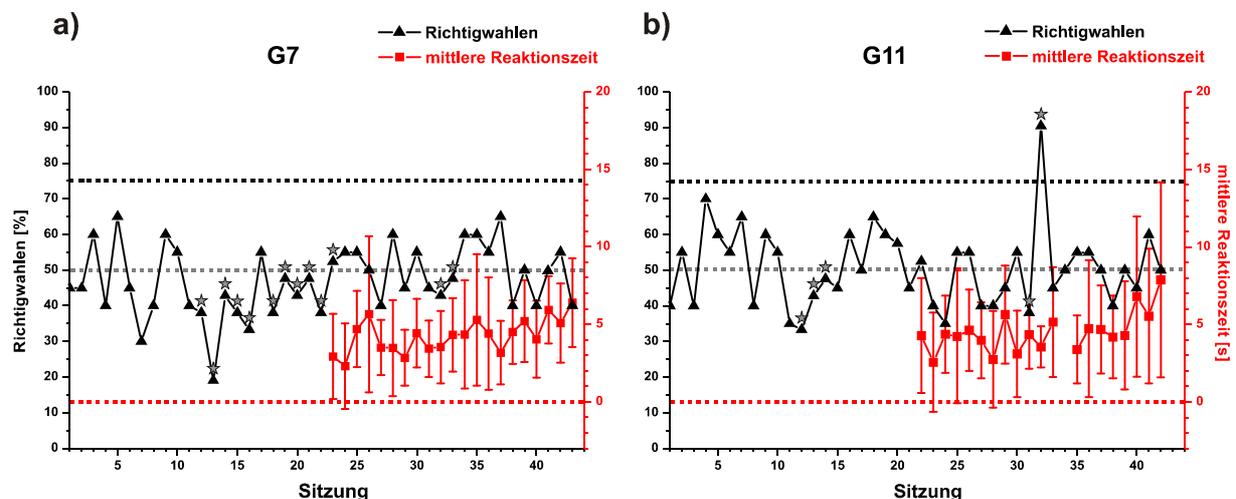


Abbildung 30: Lernkurven der Golddorfen (*L. idus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (1. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere G7 (a) und G11 (b) in den einzelnen Testsitzungen. Sterne: Sitzungen mit nicht ausgeglichener Reizpräsentation (Gegenpräsentation); gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 75 % Richtigwahlen. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

Die Anteile der Richtigwahlen variierten in den einzelnen Sitzungen stark, bewegten sich aber dauerhaft um 50 %, was einer Zufallswahl entsprach. Dies bestätigte eine statistische Analyse der Richtigwahlen in den Trials der gesamten Versuchsreihe (Chi-Quadrat-Test: G7: $P = 0,067$ ($n = 936$); G11: $P = 0,666$ ($n = 905$)).

Die mittleren Reaktionszeiten variierten ebenso wie die Anteile der Richtigwahlen und betragen meist 3-5 s und stets unter 10 s.

Beide Versuchstiere zeigten eine deutliche Präferenz der linken Seite und schwammen signifikant häufiger in das linke Testkompartiment (Chi-Quadrat-Test: G7: $P < 0,001$ ($n = 936$); G11: $P < 0,001$ ($n = 905$)) (siehe Abb. 31). Dieser Seitenpräferenz wurde mit Gegenpräsentationen (siehe Abschnitt 2.3.3) zugunsten der rechten Seite entgegengewirkt (siehe Abb. 30 und Abb. 31), was vorübergehend zu ausgeglichenen Seitenwahlen führte, aber nicht den Anteil der Richtigwahlen erhöhte.

Da der sofortige Einstieg in die Testsitzungen bei *L. idus* keinen Erfolg hatte, wurde nachfolgend zur Vereinfachung des Einstiegs in dieses Versuchsparadigma mit Trainingssitzungen begonnen (siehe Abschnitt 2.3.3), in welchen neben hydrodynamischen auch visuelle Informationen zur Verfügung standen.

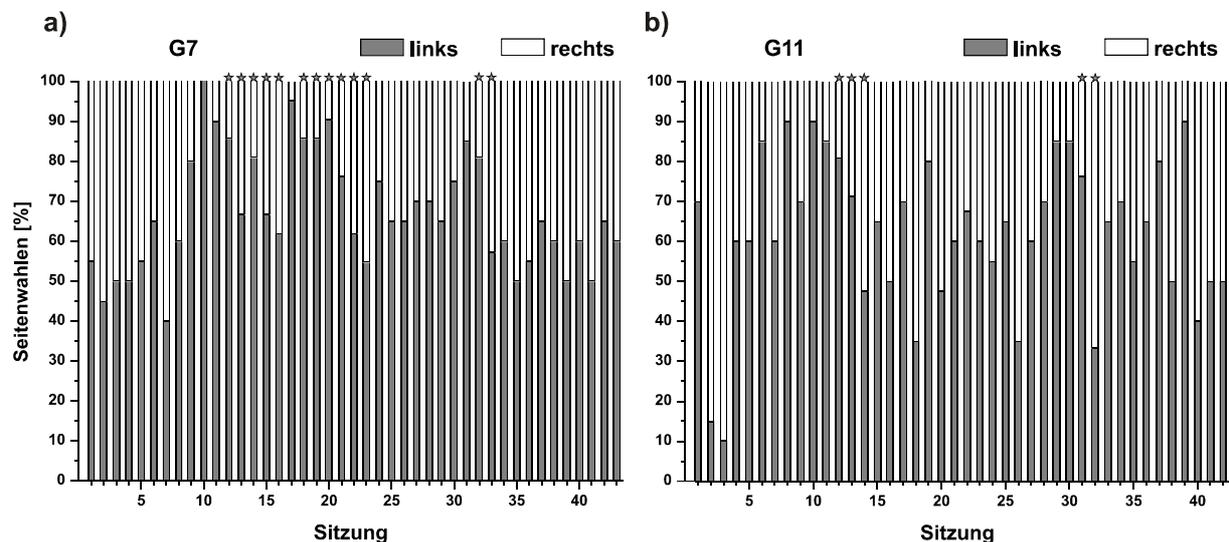


Abbildung 31: Seitenwahlen der Goldorfen (*L. idus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (1. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere G7 (a) und G11 (b) in den einzelnen Testsitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment; Sterne markieren Sitzungen mit nicht ausgeglichener Reizpräsentation (Gegenpräsentation). Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

3.3.3 Verhaltensreaktionen der Rotaugen

In dieser Versuchsreihe wurden Rotaugen (*R. rutilus*) verwendet, welche im Institut für Zoologie bereits erfolgreich im Fließwasser getestet wurden und sich als besonders robust erwiesen hatten (B. Baier, persönliche Mitteilungen). Es wurden zunächst fünf naive Versuchstiere (R1-R5) eingesetzt, von denen aber nur drei (R1, R2 und R4) die Habituationssitzungen (siehe Abschnitt 2.3.3) erfolgreich absolvierten und in den ersten drei Versuchsserien in Trainings- und Testsitzungen (siehe Abschnitt 2.3.3) getestet wurden. Für die 4. Versuchsserie wurden neben R4 vier naive Versuchstiere (R6-R9) verwendet, von denen ein Versuchstier (R8) nach zwei Trainingssitzungen von den Experimenten ausgeschlossen werden musste, da es nicht in die Testkompartimente schwamm. In der 5. Versuchsserie wurden schließlich neben R4, R7 und R9 sieben naive Versuchstiere (R10-R16) verwendet, von denen nur zwei erfolgreich eingewöhnt und daraufhin getestet werden konnten. Somit konnten von insgesamt acht der 16 Individuen Daten erhoben werden.

1. Versuchsserie (Rotaugen)

In den Trainings- und Testsitzungen mit R1, R2 und R4 wurden die Richtigwahlen und ab dem 17., 18. bzw. 3. Versuchstag die Reaktionszeiten (siehe Abschnitt 2.3.4) registriert. Der Anteil der Richtigwahlen variierte an den einzelnen Versuchstagen stark (siehe Abb. 32). Die drei Versuchstiere erreichten das Lernkriterium von mindestens 75 % Richtigwahlen in drei aufeinanderfolgenden Trainingssitzungen am 23. (R1), 21. (R2) bzw. 14. (R4) Versuchstag. In den darauf folgenden Testsitzungen sanken die Anteile der Richtigwahlen zunächst bei allen Versuchstieren, woraufhin R2 und R4 das Lernkriterium nach 17 bzw. 11 Tagen wieder erreichten (siehe Abb. 32b und c), während R1 in 28 Testsitzungen nie die Schwellenleistung von 75 % Richtigwahlen erreichte (siehe Abb. 32a). Die Leistungen von R2 und R4 sanken nach dem Erreichen des Lernkriteriums in einzelnen Testsitzungen wieder auf Zufallsniveau ab, während die Leistungen von R1 meist sogar unter diesem Niveau blieben. Insgesamt trafen alle Versuchstiere in den Trainingssitzungen signifikant mehr Richtigwahlen als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: R1: $P < 0,001$ ($n = 488$); R2: $P < 0,001$ ($n = 433$); R4: $P < 0,001$ ($n = 282$)).

In den Testsitzungen trafen nur R2 und R4 signifikant mehr Richtigwahlen, R1 dagegen signifikant weniger Richtigwahlen als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: R1: $P < 0,01$ ($n = 695$); R2: $P < 0,001$ ($n = 627$); R4: $P < 0,001$ ($n = 507$)).

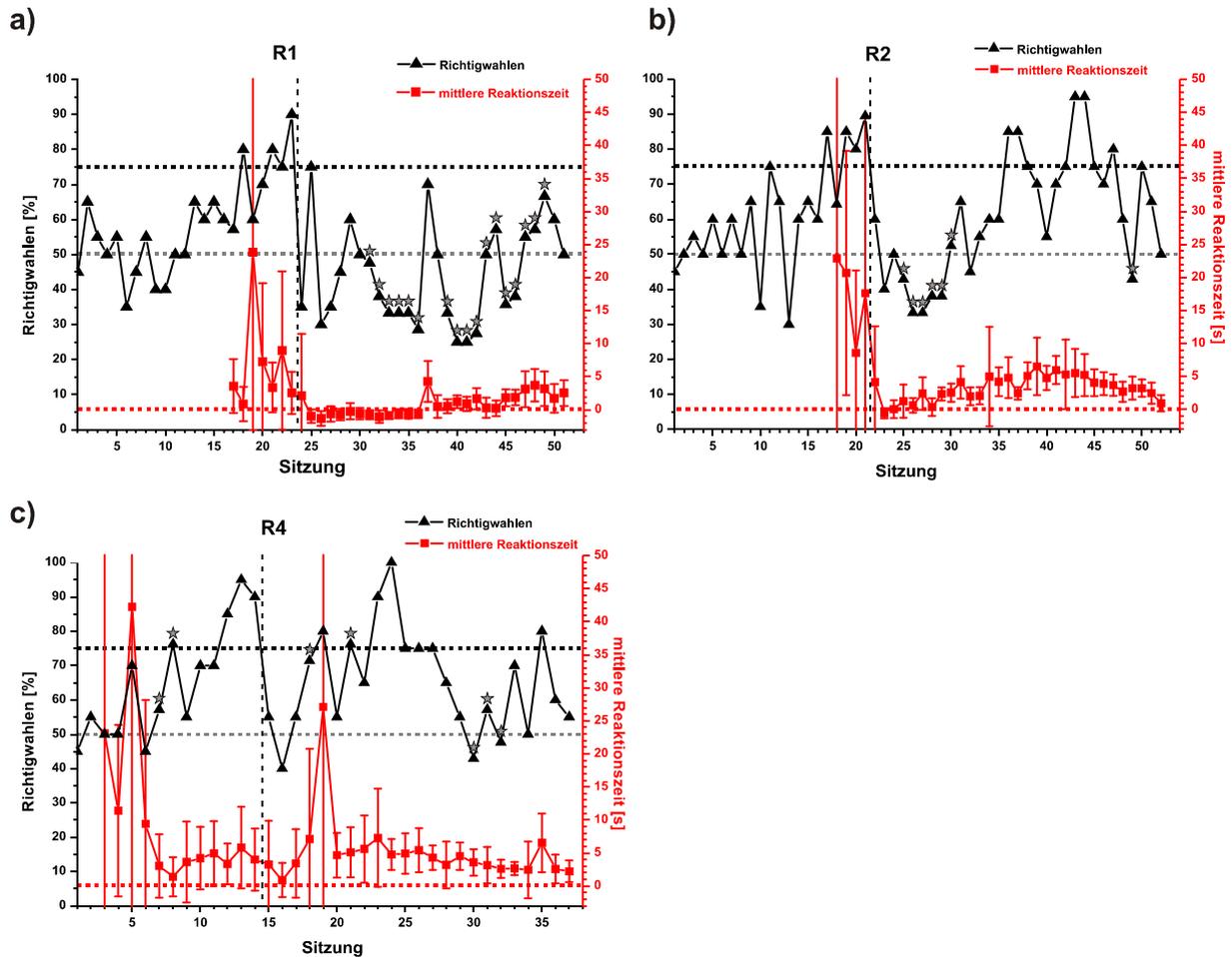


Abbildung 32: Lernkurven der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (1. Versuchsserie). Die Graphen zeigen die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere R1 (a), R2 (b) und R4 (c) in den einzelnen Sitzungen. Sterne: Sitzungen mit nicht ausgeglichener Reizpräsentation (Gegenpräsentation); gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 75 % Richtigwahlen; gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainings- (Trials im Hellen) und Testsitzungen (Trials im Dunkeln).

Die mittleren Reaktionszeiten variierten in den Trainingssitzungen bei allen Versuchstieren stark und betragen zwischen 0 s und 45 s. In den Testsitzungen variierten die mittleren Reaktionszeiten bei R1 und R2 wesentlich weniger und waren deutlich kürzer (siehe Abb. 32a und b), insbesondere bei R1 betragen sie häufig sogar unter 0 s (siehe Definition Reaktionszeiten, Abschnitt 2.3.4).

Bei R4 gab es keine Veränderung der mittleren Reaktionszeiten in den Testsitzungen (siehe Abb. 32c). Mit einem Mann-Whitney U-Test wurden hier und nachfolgend die einzelnen Reaktionszeiten der Trainings- gegen diejenigen der Testsitzungen getestet. Die Zahl n gibt die Gesamtanzahl der Trials der jeweiligen Versuchsbedingung an, in denen eine Reaktionszeit bestimmt wurde. Bei R1 und R2 unterschieden sich die Reaktionszeiten in den Testsitzungen signifikant von denjenigen in den Trainingssitzungen (Mann-Whitney U-Test R1: $P < 0,001$ ($n = 148/695$); R2: $P < 0,001$ ($n = 73/627$); R4: $P = 0,721$ ($n = 242/507$)).

Die Versuchstiere zeigten in dieser Versuchsserie unterschiedliche und wechselnde Seitenpräferenzen (siehe Abb. 33). In den Trainingssitzungen wählte R4 insgesamt häufiger das linke Testkompartiment (siehe Abb. 33c), während bei den anderen Versuchstieren keine dauerhaften Seitenpräferenzen vorlagen (siehe Abb. 33a und b). Eine statistische Analyse wies bei R4 eine signifikante Seitenpräferenz nach (Chi-Quadrat-Test: R1: $P = 0,587$ ($n = 488$); R2: $P = 0,532$ ($n = 433$); R4: $P < 0,001$ ($n = 282$)). Diese Seitenpräferenz wurde durch Gegenpräsentationen (siehe Abb. 32 und Abb. 33) zugunsten der rechten Seite aufgehoben.

In den Testsitzungen zeigten sich daraufhin bei R1 und R2 Präferenzen für die rechte (siehe Abb. 33a und b) und bei R4 eine Präferenz für die linke Seite (siehe Abb. 33c). Gegenpräsentationen (siehe Abschnitt 2.3.3) konnten jedoch dauerhaft nur bei R2 zu einer ausgeglichenen Seitenwahl führen, während dies bei R1 und R4 nur kurzfristig gelang oder zu einer kurzfristig wechselnden Seitenpräferenz führte. Eine statistische Analyse der Einzeltrials ergab bei R1 und R4 signifikant vom Zufall abweichende Seitenwahlen (Chi-Quadrat-Test: R1: $P < 0,001$ ($n = 695$); R2: $P = 0,086$ ($n = 627$); R4: $P < 0,001$ ($n = 507$)).

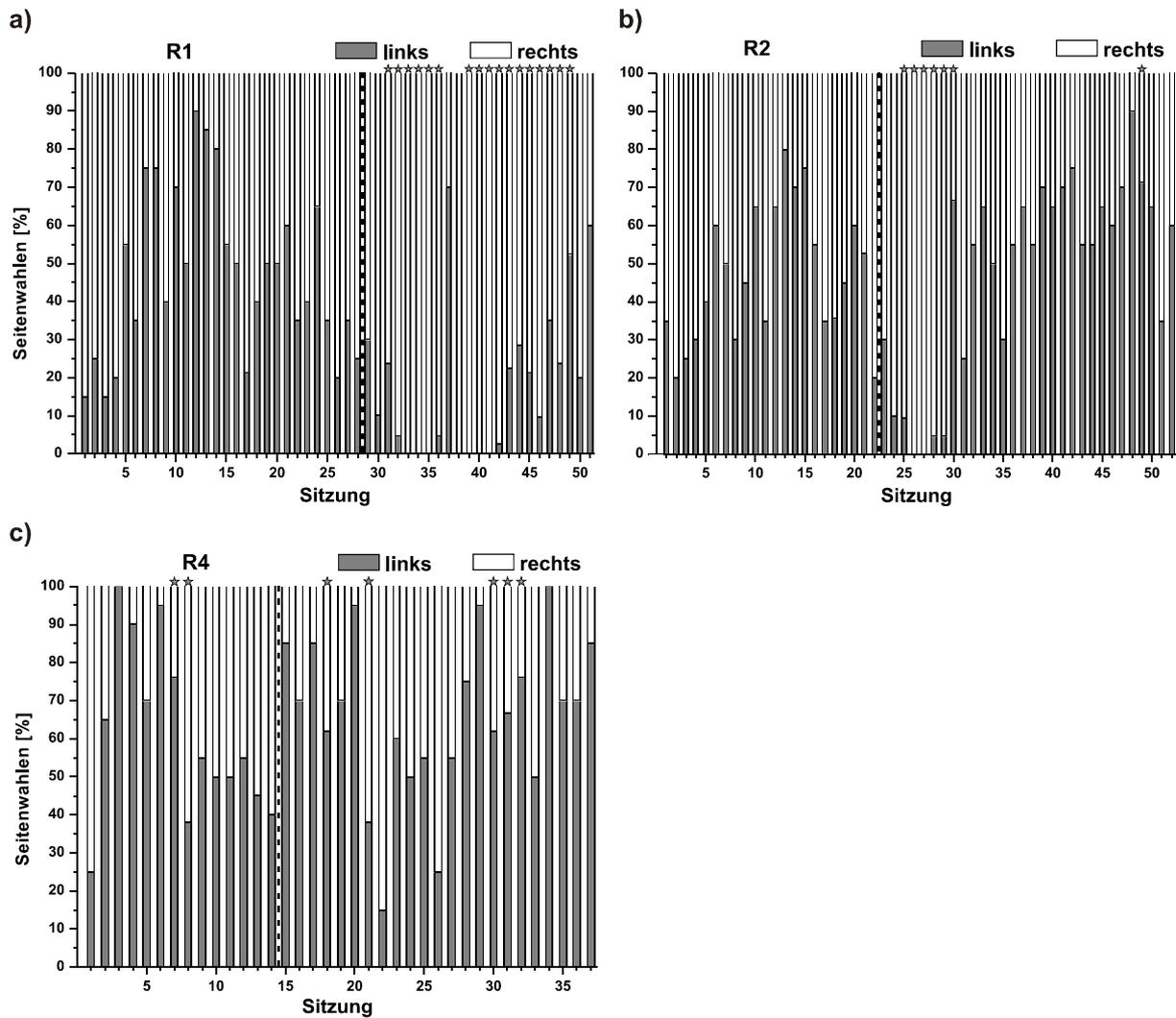


Abbildung 33: Seitenwahlen der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (1. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere R1 (a), R2 (b) und R4 (c) in den einzelnen Trainings- und Testsitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment; Sterne: Sitzungen mit nicht ausgeglichener Reizpräsentation (Gegenpräsentation); gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainings- (Trials im Hellen) und Testsitzungen (Trials im Dunkeln).

Insgesamt legten die Ergebnisse dieser Versuchsserie eine Wahrnehmung des hydrodynamischen Stimulus bei R2 und R4 zwar nahe, die Anteile der Richtigwahlen blieben aber nicht dauerhaft über der Schwellenleistung von 75 %. Daher wurden in den Testsitzungen der folgenden zweiten Versuchsserie einige Modifikationen der Versuchsdurchführung vorgenommen.

2. Versuchsserie (Rotaugen)

In dieser Versuchsserie wurden 6 Testsitzungen durchgeführt. Die Anzahl der Trials wurde von 20 auf 10 reduziert (siehe Abschnitt 2.3.3), um die Motivation in den einzelnen Trials zu erhöhen, da insgesamt weniger Futter in einer Sitzung aufgenommen werden konnte und somit ein erhöhter Futteranreiz bestand. Die Trialdauer wurde auf 20 s begrenzt, um die Wahlen in Trials, in denen die Versuchstiere wenig motiviert waren, von der Betrachtung auszuschließen. Die Reaktionszeit in den Trials, in denen keine Antwort erfolgte, wurde mit 20 s angenommen. Zusätzlich wurden zur Kontrolle zwei Sham-Trials zwischen den regulären Trials eingestreut, in denen das sichtbare Licht ausgeschaltet und nur die Achse ohne Objekt bewegt wurde (siehe Abschnitt 2.3.2 und 2.3.3). So konnten vergleichend Reaktionen ohne hydrodynamischen Stimulus beobachtet werden.

Abbildung 34 zeigt die Anteile der verschiedenen Antworten (richtig, falsch und keine Antwort bei überschrittener maximaler Trialdauer) sowie die mittleren Reaktionszeiten der Versuchstiere in den einzelnen Testsitzungen.

In dieser Versuchsserie lagen die Anteile der Richtigwahlen bei R1 und R2 in den regulären Trials insgesamt auf Zufallsniveau (siehe Abb. 34a und b). Dies bestätigte eine statistische Analyse (Chi-Quadrat-Test: R1: $P = 0,896$ ($n = 59$); R2: $P = 0,796$ ($n = 60$)). R4 dagegen hatte in allen regulären Trials, in denen eine Wahl getroffen wurde, richtig gewählt, von allen Versuchstieren mit 25 % aber auch die meisten regulären Trials ohne Antwort (siehe Abb. 34c). In den Sham Trials erfolgte bei allen Versuchstieren eine Zufallswahl, bei R4 aber meist keine Antwort (Chi-Quadrat-Test: R1: $P = 1$ ($n = 12$); R2: $P = 0,563$ ($n = 12$); R4: aufgrund der geringen Stichprobengröße ($n = 5$) nicht getestet).

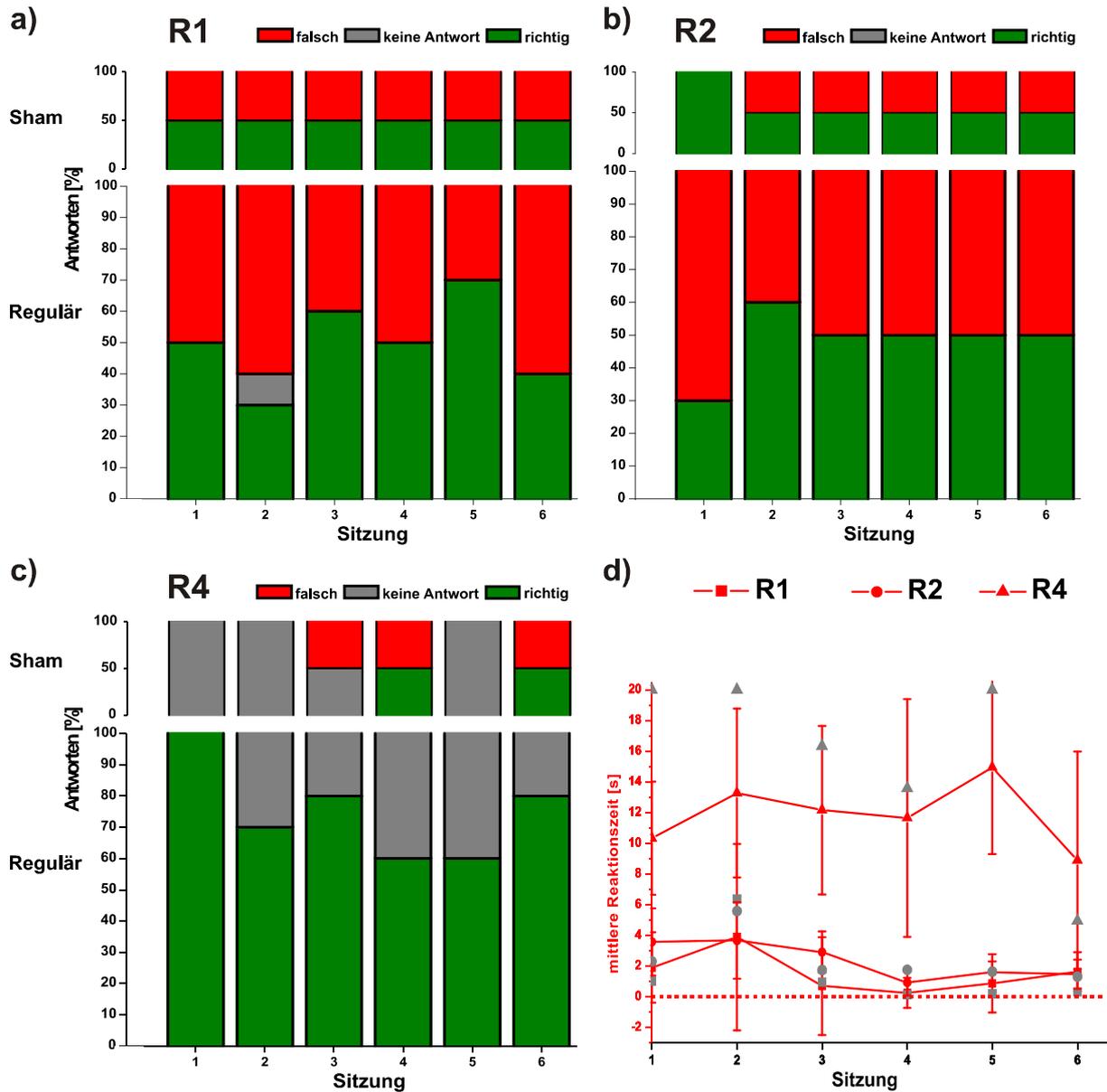


Abbildung 34: Antwortraten (a-c) und mittlere Reaktionszeiten (d) der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (2. Versuchsserie). a-c) Anteile der verschiedenen Antworten von R1 (a), R2 (b) und R4 (c) in den einzelnen Testsitzungen bei regulären Trials (jeweils unten) und bei Sham Trials (jeweils oben). Grüne Säulen: Anteile richtiger Antworten; graue Säulen: Anteile der Trials ohne Antwort (maximale Trialdauer überschritten); rote Säulen: Anteile falscher Antworten. d) Mittlere Reaktionszeiten von R1 (Rechtecke), R2 (Kreise) und R4 (Dreiecke) in den einzelnen Trials. Rote Symbole: mittlere Reaktionszeiten in den regulären Trials; Fehlerbalken: Standardabweichungen; graue Symbole: mittlere Reaktionszeiten in den Sham Trials; gestrichelte horizontale Linie: Nulllinie der Reaktionszeit. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

Die mittleren Reaktionszeiten der regulären Trials hatten bei R1 und R2 ähnliche Werte im Bereich von 0-4 s, bei R4 dagegen durchgehend höhere Werte im Bereich von 9-15 s, wobei die einzelnen Reaktionszeiten stark variierten (siehe Abb. 34d).

Bei den Sham Trials gab es bei R1 und R2 keinen Unterschied der mittleren Reaktionszeiten zu denjenigen der regulären Trials derselben Sitzung, während diese bei R4 in Sham Trials mit Ausnahme einer Sitzung immer höher waren als in den regulären Trials (siehe Abb. 34d).

Eine Betrachtung der Seitenwahlen in den regulären Trials und vergleichend in den Sham Trials (siehe Abb. 35) gibt näheren Aufschluss über mögliche Unterschiede in den Antwortstrategien mit und ohne hydrodynamische Stimuli. Die Darstellung der Seitenwahlen in den regulären Trials verdeutlicht eine Bevorzugung der rechten Seite bei R1 (siehe Abb. 35a) und eine Bevorzugung der linken Seite bei R2 (siehe Abb. 35b), während R4 eine ausgeglichene Seitenwahl zeigte (siehe Abb. 35c). Die Seitenpräferenz war aber nur bei R2 signifikant (Chi-Quadrat-Test: R1: $P = 0,051$ ($n = 59$); R2: $P < 0,001$ ($n = 60$); R4: $P = 0,654$ ($n = 45$)).

In den Sham Trials schwamm R1 immer nach rechts ($n = 12$), R4 immer nach links ($n = 5$) und R2 in 75 % der Fälle nach links (Chi-Quadrat-Test: R2: $P = 0,083$ ($n = 12$)). Die unterschiedlichen Seitenpräferenzen gaben somit Hinweise auf unterschiedliche Antwortstrategien und den Einfluss der hydrodynamischen Stimuli.

Denn R1 und R2 zeigten hier wie bei den Anteilen der Richtigwahlen (siehe Abb. 34) keinen Unterschied zwischen regulären Trials und Sham Trials und präferierten stets dieselbe Seite. Demgegenüber zeigte R4 in den regulären Trials eine ausgeglichene Seitenwahl, während in Sham Trials eine Seitenstetigkeit auftrat.

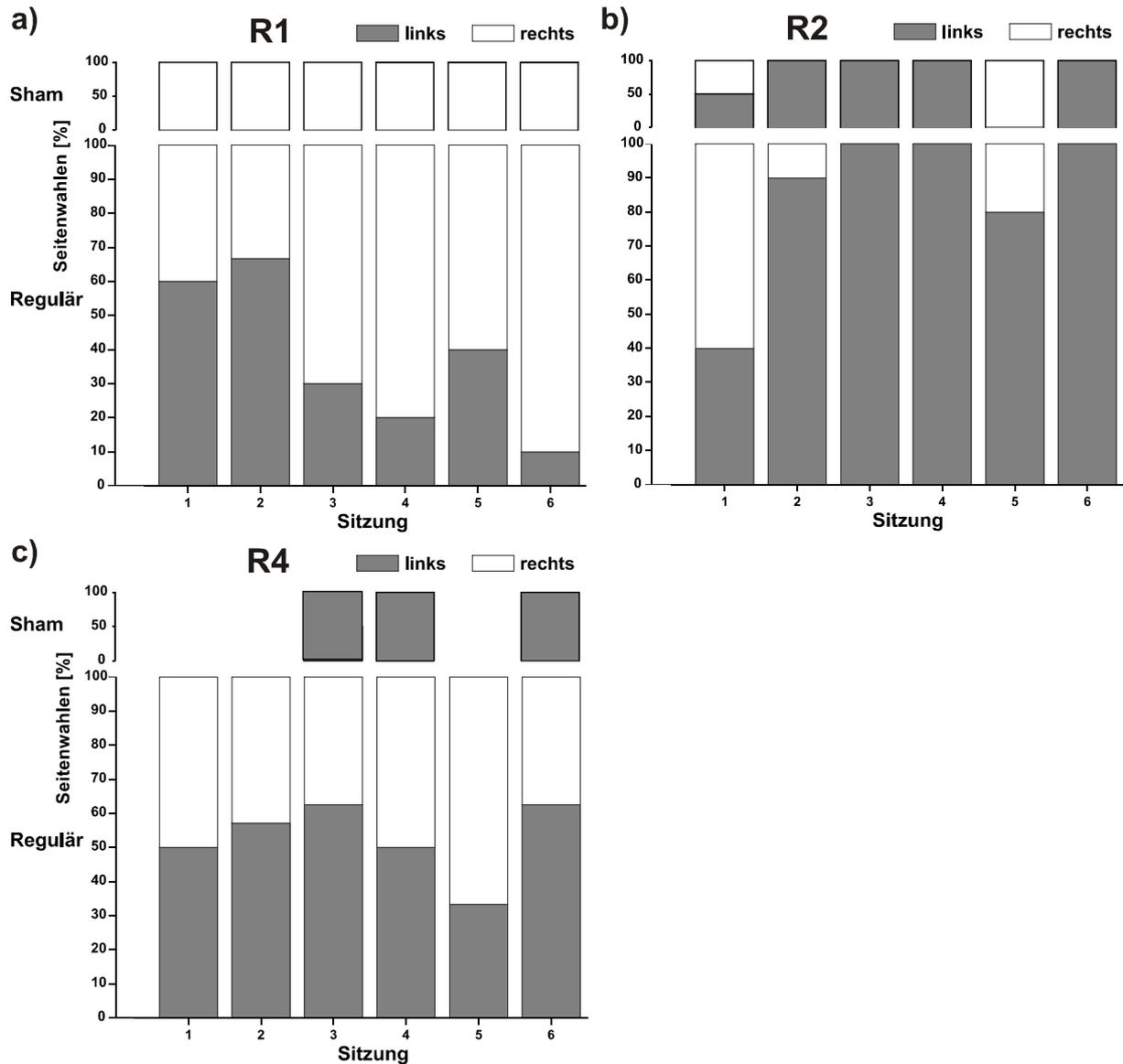


Abbildung 35: Seitenwahlen der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (2. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere R1 (a), R2 (b) und R4 (c) in den einzelnen Testsitzungen bei regulären Trials (jeweils unten) und bei Sham Trials (jeweils oben). Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

3. Versuchsserie (Rotaugen)

In dieser Versuchsserie wurden zehn Testsitzen durchgeföhrt. In beiden Kompartimenten wurden zwei verschiedene Objekte, ein großes Objekt (18 mm breit) und ein kleines Objekt (9 mm breit) verwendet, um verschiedene Wirbelstraßen zu präsentieren (siehe Abschnitt 3.3.1), welche die Versuchstiere diskriminieren mussten. Wie in den vorhergegangenen Versuchsserien sollte die vom großen Objekt (18 mm breit) erzeugte Wirbelstraße angewählt werden. Die Versuchsdurchführung entsprach derjenigen der vorherigen Versuchsserie (siehe Abschnitt 2.3.3).

Die Antwortraten (siehe Abb. 36a-c) verdeutlichen, dass die Richtigwahlen aller Versuchstiere einschließlich R4 in den regulären Trials auf Zufallsniveau waren (Chi-Quadrat-Test: R1: $P = 0,220$ ($n = 96$); R2: $P = 0,838$ ($n = 96$); R4: $P = 0,275$ ($n = 84$)). In den Sham Trials war dies auch der Fall (Chi-Quadrat-Test: R1: $P = 0,251$ ($n = 19$); R2: $P = 0,108$ ($n = 19$); R4: $P = 0,467$ ($n = 17$)).

Insgesamt kam es bei R1 und R2 im Vergleich zur vorherigen Versuchsserie häufiger vor, dass in einem Trial keine Antwort registriert werden konnte, was aber nur in 4 % der Trials der Fall war (siehe Abb. 36a und b). Bei R4 dagegen sank der Anteil der Trials ohne Antwort auf 16 % (siehe Abb. 36c).

Die mittleren Reaktionszeiten in den regulären Trials lagen in dieser Versuchsserie bei R2 und R4 in einem Bereich von 2-14 s, wobei die einzelnen Reaktionszeiten stark variierten (siehe Abb. 36d). R1 zeigte kontinuierlich geringer werdende mittlere Reaktionszeiten, welche im Verlauf der Versuchsserie von über 12 s auf -2 s sanken, was bedeutet, dass die Wirbelstraße den Fisch noch nicht erreicht hatte, bevor er eine Wahlentscheidung traf (siehe Abschnitt 2.3.4).

Die mittleren Reaktionszeiten in den Sham Trials unterschieden sich bei keinem der Versuchstiere grundsätzlich von denjenigen der regulären Trials (siehe Abb. 36d).

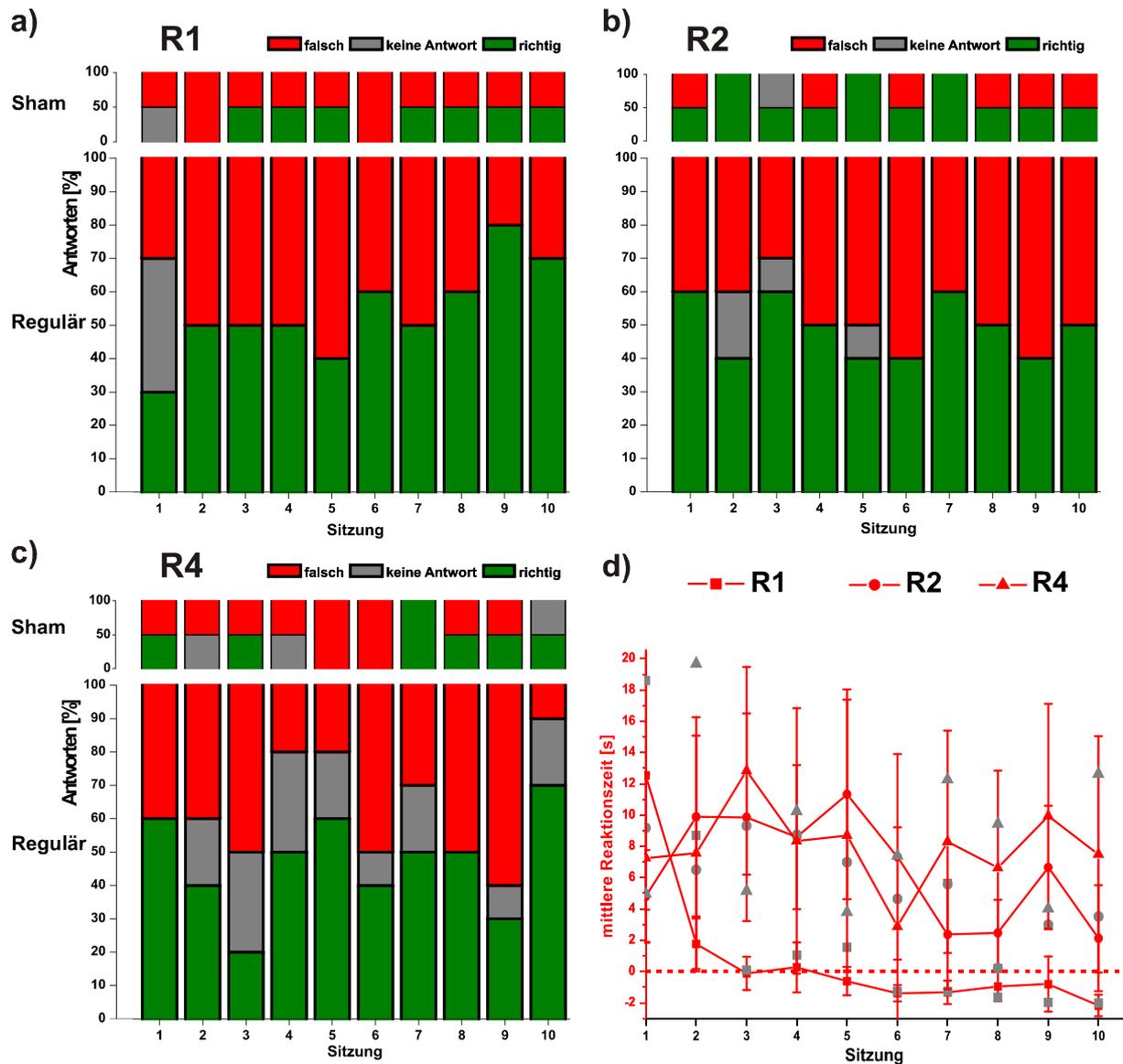


Abbildung 36: Antwortraten (a-c) und mittlere Reaktionszeiten (d) der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (3. Versuchsserie). Es mussten zwei Wirbelstraßen diskriminiert werden. a)-c) Anteile der verschiedenen Antworten von R1 (a), R2 (b) und R4 (c) in den einzelnen Testsitungen bei regulären Trials (jeweils unten) und bei Sham Trials (jeweils oben). Grüne Säulen: Anteile richtiger Antworten; graue Säulen: Anteile der Trials ohne Antwort (maximale Trialdauer überschritten); rote Säulen: Anteile falscher Antworten. d) Mittlere Reaktionszeiten von R1 (Rechtecke), R2 (Kreise) und R4 (Dreiecke) in den einzelnen Trials. Rote Symbole: mittlere Reaktionszeiten in den regulären Trials; Fehlerbalken: Standardabweichungen; graue Symbole: mittlere Reaktionszeiten in den Sham Trials; gestrichelte horizontale Linie: Nulllinie der Reaktionszeit. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

Die nun folgende Betrachtung der Seitenwahlen in den regulären Trials und vergleichend in den Sham Trials gibt näheren Aufschluss über mögliche Unterschiede in den Antwortstrategien und den Einfluss der hydrodynamischen Stimuli.

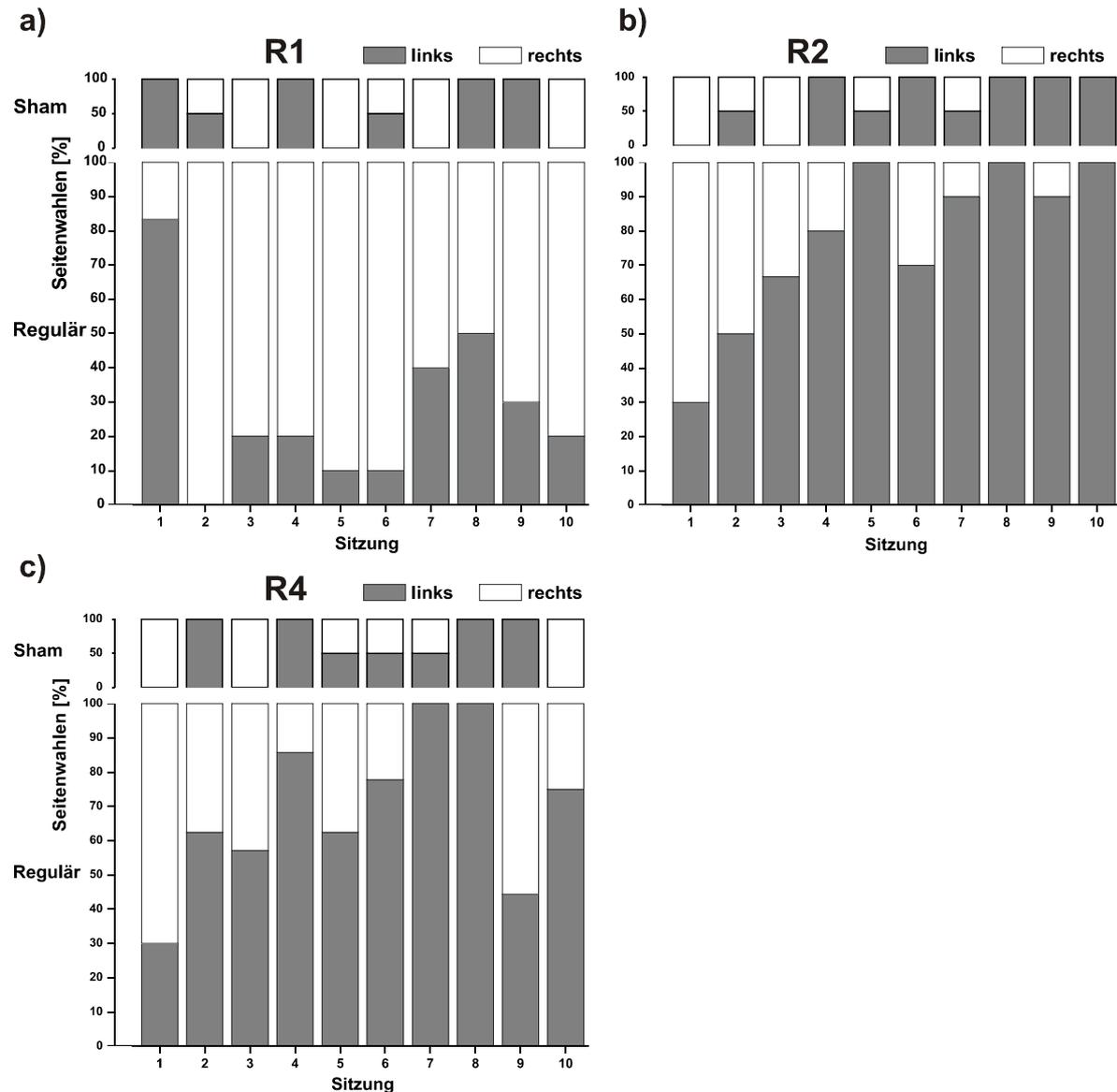


Abbildung 37: Seitenwahlen der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (3. Versuchsserie). Es mussten zwei Wirbelstraßen diskriminiert werden. Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere R1 (a), R2 (b) und R4 (c) in den einzelnen Testsitzungen bei regulären Trials (jeweils unten) und bei Sham Trials (jeweils oben). Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

Die Darstellung der Seitenwahlen (siehe Abb. 37) verdeutlicht, dass alle Versuchstiere in den regulären Trials eine Seite präferierten. R1 schwamm häufiger in das rechte Testkompartiment (siehe Abb. 37a), während R2 und R4 das linke Testkompartiment bevorzugten (siehe Abb. 37b und c). Die Seitenpräferenzen waren alle signifikant (Chi-Quadrat-Test: R1: $P < 0,001$ ($n = 96$); R2: $P < 0,001$ ($n = 96$); R4: $P < 0,001$ ($n = 84$)). In den Sham Trials lagen dagegen keine statistisch nachweisbaren Seitenpräferenzen vor (Chi-Quadrat-Test: R1: $P = 0,819$ ($n = 19$); R2: $P = 0,108$ ($n = 19$); R4: $P = 0,808$ ($n = 17$)).

4. Versuchsserie (Rotaugen)

In dieser Versuchsserie wurden neben R4 drei naive Rotaugen (R6, R7 und R9) getestet. In beiden Kompartimenten wurde ein großes Objekt (18 mm breit) verwendet, um eine Wirbelstraße zu erzeugen. Hier fanden wieder Trainingssitzungen (ebenfalls bestehend aus 10 Trials, siehe Abschnitt 2.3.3) statt, um die naiven Versuchstiere in das Versuchsparadigma einzuführen. Im Anschluss fanden Testsitzungen mit begrenzter Trialdauer (20 s) und Sham Trials statt.

Die Lernkurven der Trainingssitzungen der naiven Versuchstiere (siehe Abb. 38) verdeutlichen, dass R6, R7 und R9 zunächst einen raschen Anstieg der Anteile der Richtigwahlen zeigten, wonach diese in einzelnen Sitzungen wieder auf und sogar unter das Zufallsniveau sanken. Nur R6 blieb nach dem 4. Versuchstag dauerhaft über 50 % Richtigwahlen und erreichte das Lernkriterium von mindestens 80 % Richtigwahlen in drei aufeinanderfolgenden Sitzungen am 16. Versuchstag (siehe Abb. 38a). R7 und R9 erreichten das Lernkriterium am 22. bzw. 25. Versuchstag (siehe Abb. 38b und c). Bei der statistischen Analyse fiel auf, dass bei R9 die Gesamtanzahl der Richtigwahlen derjenigen einer Zufallswahl entsprach (Chi-Quadrat-Test: R6: $P < 0,001$ ($n = 160$); R7: $P < 0,001$ ($n = 220$); R9: $P = 0,058$ ($n = 250$)).

Die mittleren Reaktionszeiten sanken nach den ersten Sitzungen von teilweise über 100 s rasch auf weniger als 20 s ab. Daraufhin blieben sie bei R6 und R9 relativ konstant und meist unter 10 s (siehe Abb. 38a und c), während sie bei R7 in einigen Sitzungen wieder über 20 s betrugten (siehe Abb. 38b).

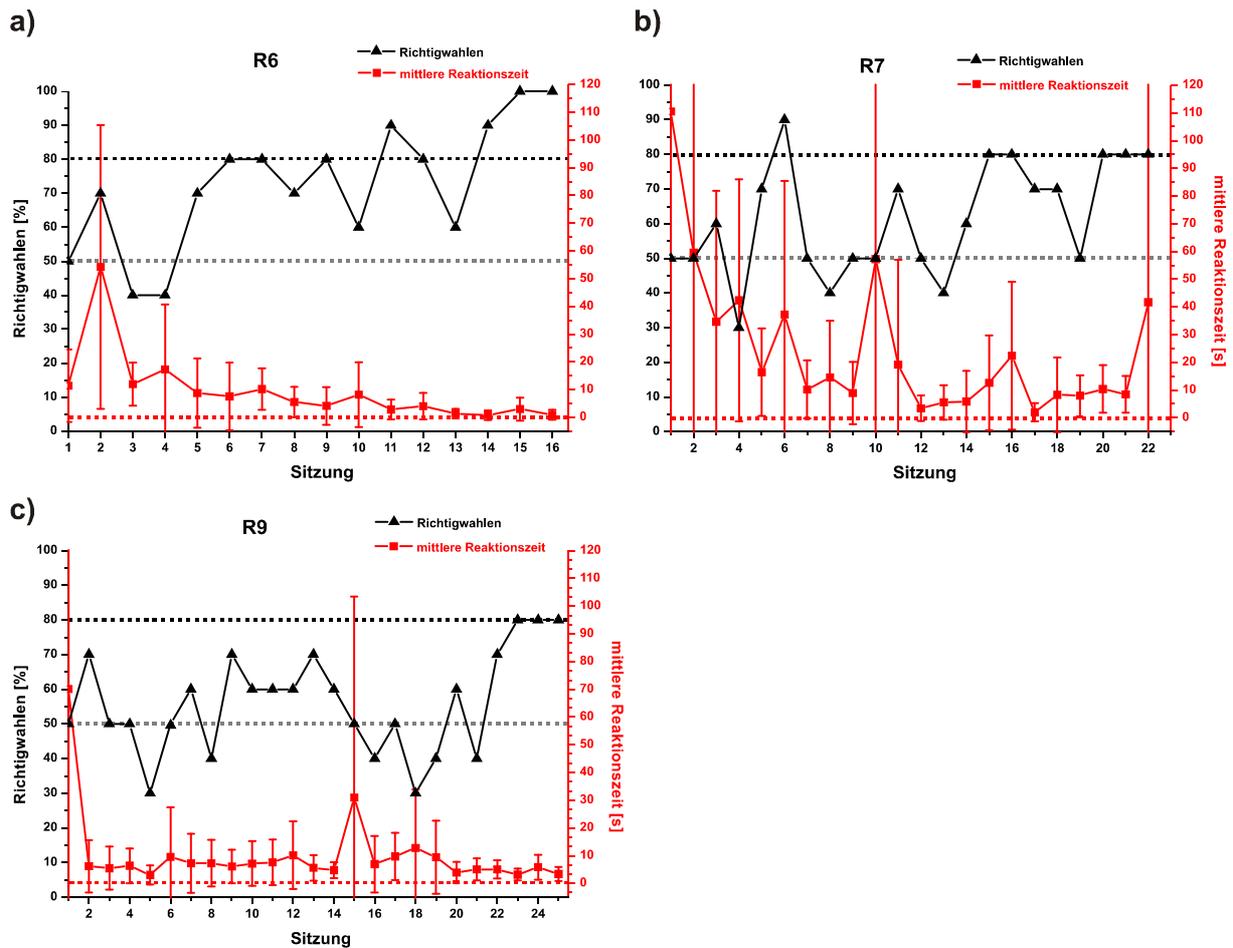


Abbildung 38: Lernkurven der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere R6 (a), R7 (b) und R9 (c) in den einzelnen Trainingssitzungen. Gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 80 % Richtigwahlen. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Bei den Seitenwahlen (siehe Abb. 39) lagen bei allen Versuchstieren Präferenzen vor, die in ihrer Ausprägung in den einzelnen Sitzungen aber variierten. Insgesamt zeigten R6 und R9 eine Bevorzugung der rechten Seite (siehe Abb. 39a und c), R7 dagegen der linken Seite (siehe Abb. 39b). Statistisch ließ sich insgesamt aber nur bei R9 eine signifikant vom Zufall abweichende Seitenwahl nachweisen (Chi-Quadrat-Test: R6: $P = 0,011$ ($n = 160$); R7: $P = 0,345$ ($n = 220$); R9: $P < 0,01$ ($n = 250$)).

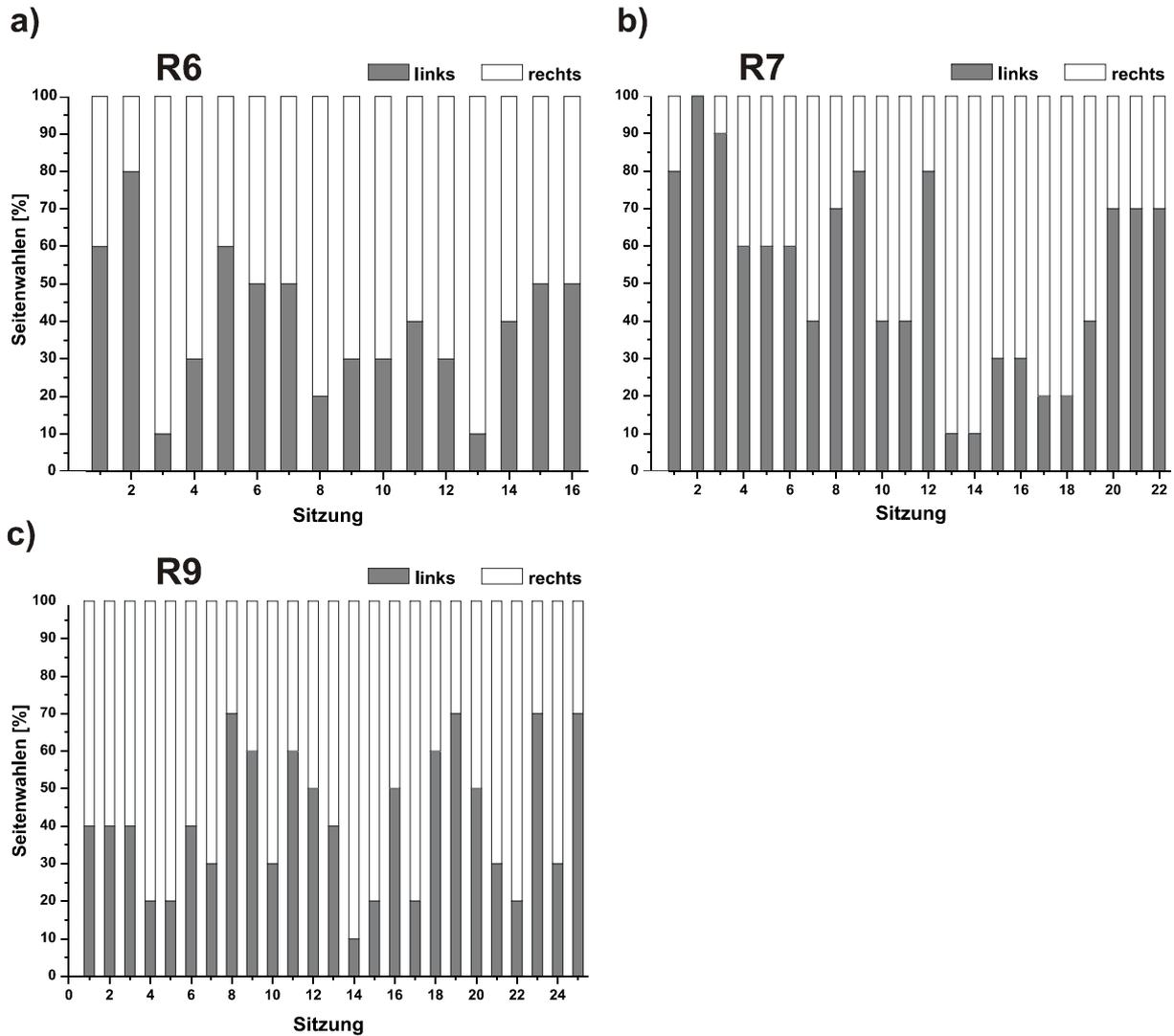


Abbildung 39: Seitenwahlen der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere R6 (a), R7 (b) und R9 (c) in den einzelnen Trainingssitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weißen Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Die Trials der folgenden Testsitzungen (siehe Abb. 40) fanden zur Ausschaltung visueller Informationen wieder unter IR-Beleuchtung (850 nm) statt.

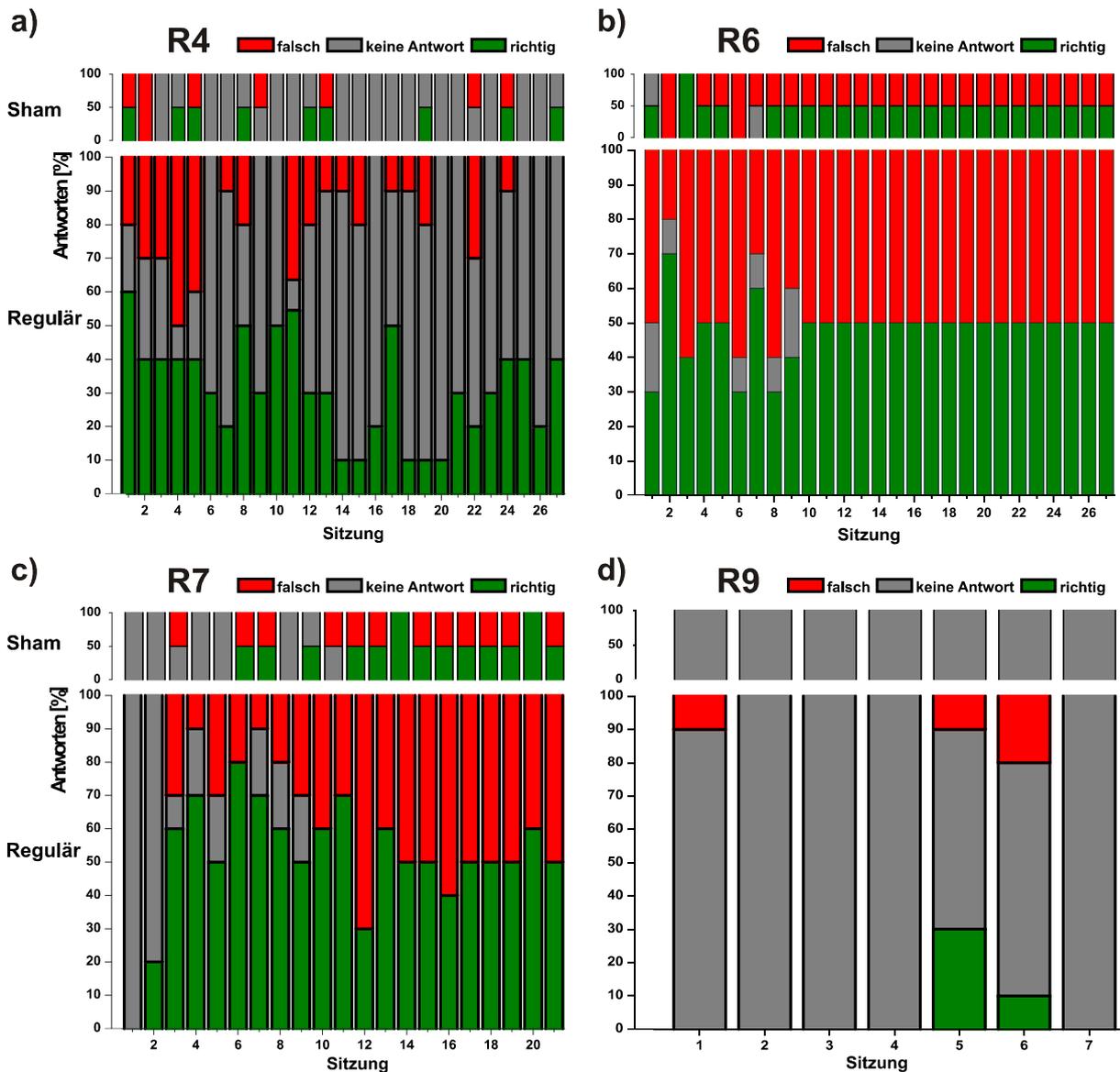


Abbildung 40: Antwortraten der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der verschiedenen Antworten der Versuchstiere R4 (a), R6 (b), R7 (c) und R9 (d) in den einzelnen Testsitzungen bei regulären Trials (jeweils unten) und bei Sham Trials (jeweils oben). Grüne Säulen: Anteile richtiger Antworten; graue Säulen: Anteile der Trials ohne Antwort (maximale Trialdauer überschritten); rote Säulen: Anteile falscher Antworten. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

Bei Versuchstier R4, das direkt in die Testsitzungen einstieg, konnten insgesamt in mehr als der Hälfte der regulären Trials und in knapp 70 % der Sham Trials keine Antworten registriert werden (siehe Abb. 40a).

Die Anzahl der Richtigwahlen war in den regulären Trials dennoch signifikant höher als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: $P < 0,001$ ($n = 124$)), in den Sham Trials dagegen nicht (Chi-Quadrat-Test: $P = 0,808$ ($n = 17$)).

Bei R6 und R7 konnte nach den ersten beiden Sitzungen in den meisten Trials eine Antwort registriert werden (siehe Abb. 40b und c). Die Antwortraten in diesen Trials erscheinen insgesamt relativ ausgeglichen.

Bei R6 ergab eine statistische Analyse der regulären Trials eine nicht vom Zufall abweichende Anzahl der Richtigwahlen, während sich R7 insgesamt häufiger als zufällig richtig entschied (Chi-Quadrat-Test: R6: $P = 0,902$ ($n = 262$); R7: $P < 0,01$ ($n = 181$)). In den Sham Trials trafen dagegen beide Versuchstiere Zufallswahlen (Chi-Quadrat-Test: R6: $P = 0,782$ ($n = 52$); R7: $P = 0,577$ ($n = 29$)).

Bei R9 konnte in insgesamt sieben Sitzungen in regulären Trials kaum eine Antwort registriert werden ($n = 8$), in Sham Trials gar keine, so dass die Experimente schließlich abgebrochen wurden (siehe Abb. 40d).

Die Werte der mittleren Reaktionszeiten in den regulären Trials entwickelten sich bei den verschiedenen Versuchstieren im Laufe der Versuchsserie sehr unterschiedlich (siehe Abb. 41). Bei R4 stiegen sie ausgehend von 6 s bis zu Werten zwischen 16 s und 20 s an (siehe Abb. 41a), während die Werte bei R7 kontinuierlich von 20 s auf etwa -1 s sanken (siehe Abb. 41c). Die Werte der einzelnen Reaktionszeiten variierten dabei stark. Bei R6 lagen die Werte der mittleren Reaktionszeit in den regulären Trials dagegen meist im Bereich von 0 s, stiegen aber in einigen Sitzungen auf knapp 7 s, wobei die Werte gerade in Sitzungen mit langer mittlerer Reaktionszeit weit streuten (siehe Abb. 41b). Da R9 ohnehin selten in den vorgegebenen 20 s reagierte, lagen die mittleren Reaktionszeiten der regulären Trials bei fast 20 s (siehe Abb. 41d).

Die Werte der mittleren Reaktionszeiten in den Sham Trials lagen häufig über denjenigen in den regulären Trials. Vor allem bei R4 und R9 war dies der Fall (siehe Abb. 41a und d), da hier in 69 % bzw. 100 % der Fälle keine Antwort erfolgte. Bei R7 war dies nur zu Beginn der Versuchsserie zu beobachten (siehe Abb. 41c), während sich die Reaktionszeiten bei R6 in den Sham Trials im Verlauf der gesamten Versuchsserie im selben Bereich befanden wie in den regulären Trials (siehe Abb. 41b).

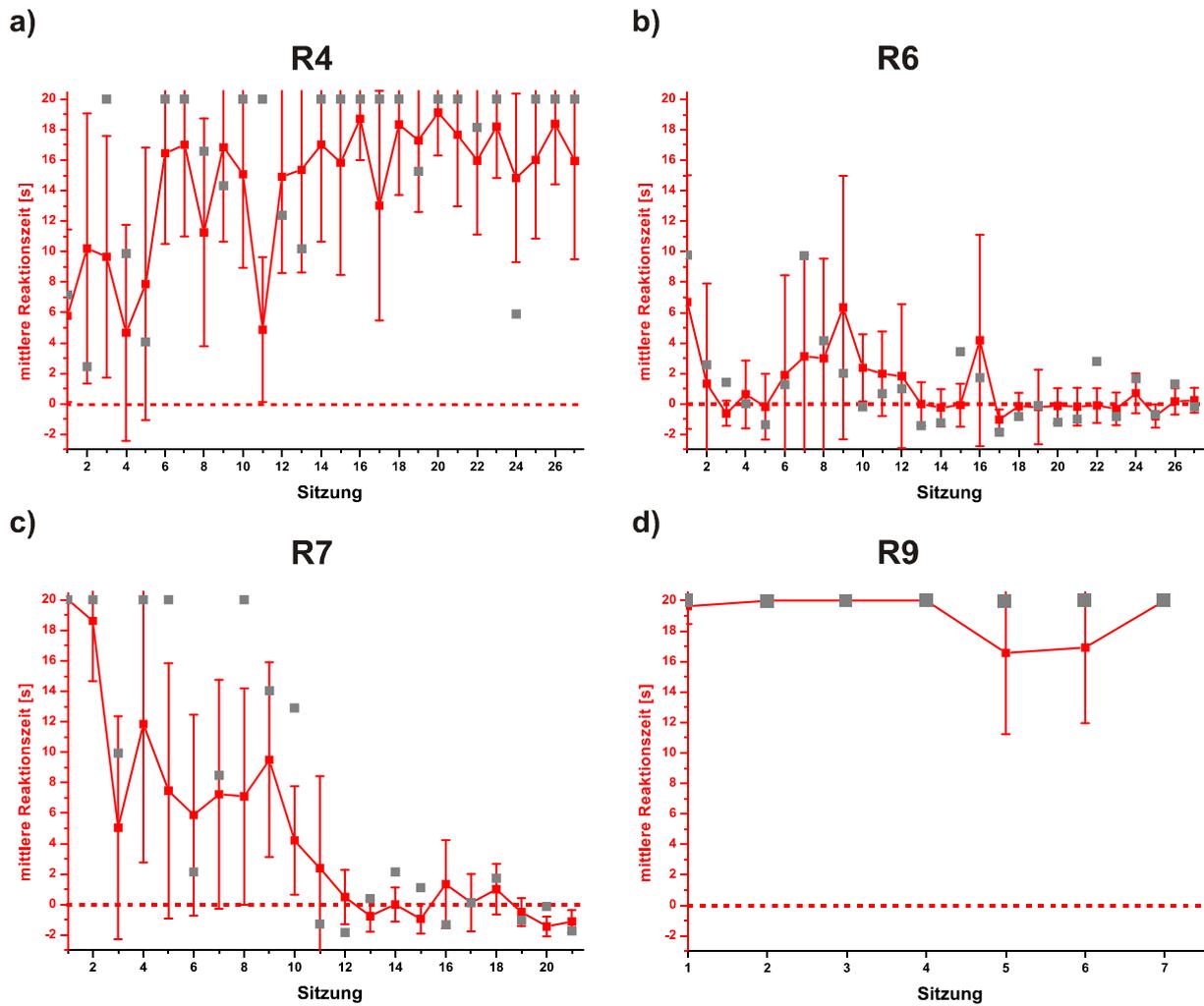


Abbildung 41: Reaktionszeiten der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). Dargestellt sind die mittleren Reaktionszeiten der Versuchstiere R4 (a), R6 (b) R7 (c) und R9 (d) in den einzelnen Testsitzungen. Rote Rechtecke: mittlere Reaktionszeiten in den regulären Trials; Fehlerbalken: Standardabweichungen; graue Rechtecke: mittlere Reaktionszeiten in den Sham Trials; gestrichelte horizontale Linie: Nulllinie der Reaktionszeit. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

Abbildung 42 liefert abschließend eine Darstellung der Seitenwahlen in den regulären Trials und vergleichend in den Sham Trials.

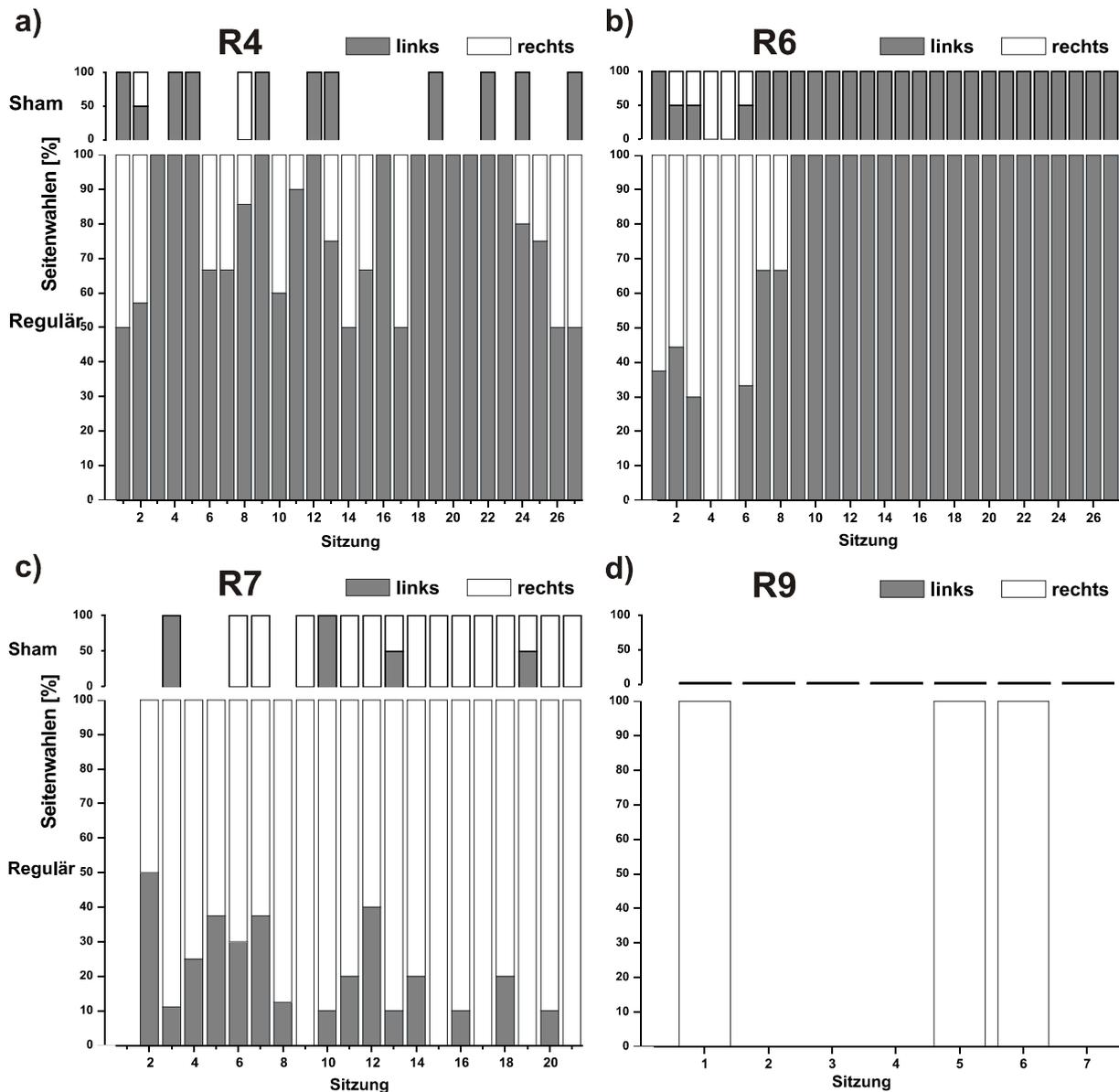


Abbildung 42: Seitenwahlen der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere R4 (a), R6 (b), R7 (c) und R9 (d) in den einzelnen Testsitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

Die Darstellung der Seitenwahlen verdeutlicht, dass R4 und R6 insgesamt die linke Seite bevorzugten (siehe Abb. 42a und b), während R7 die rechte Seite bevorzugte und R9 immer die rechte Seite aufsuchte (siehe Abb. 42c und d), wobei die Seitenpräferenz bei R6 im Laufe dieser Versuchsserie wechselte.

Die Seitenpräferenzen waren in den regulären Trials bei allen Versuchstieren statistisch signifikant (Chi-Quadrat-Test: R4: $P = 0$ ($n = 124$); R6: $P = 0$ ($n = 262$); R7: $P = 0$ ($n = 181$)). In den Sham Trials wurde die bevorzugte Seite außer bei R9 ebenfalls signifikant häufiger als zufällig gewählt (Chi-Quadrat-Test: R4: $P < 0,01$ ($n = 17$); R6: $P < 0,001$ ($n = 52$); R7: $P < 0,001$ ($n = 29$)).

R4 konnte insgesamt die in den ersten beiden Versuchsserien gezeigten Leistungen bestätigen. Der höhere Anteil der Richtigwahlen in den regulären Trials gegenüber den Sham Trials gibt auch bei R7 einen Hinweis auf den Einfluss der hydrodynamischen Stimuli.

5. Versuchsserie (Rotaugen)

In dieser Versuchsserie wurden die mittelgroßen Objekte (13 mm breit) und eine verkürzte Trennwand eingesetzt, um schmalere Wirbelstraßen zu erzeugen bzw. zu ermöglichen, dass die Versuchstiere näher an das Objekt heranschwimmen konnten (siehe Abschnitt 3.3.1, Abb. 27).

R4, R7 und R9 wurden erneut getestet, R6 starb nach der vorherigen Versuchsserie. Zusätzlich wurden sieben naive Versuchstiere (R10-R16) verwendet, von denen aber nur R10 und R11 die Habituationssitzungen erfolgreich absolvierten. Nach Erreichen des Lernkriteriums von mindestens 80 % Richtigwahlen in drei aufeinanderfolgenden Trainingssitzungen fand der Übergang zu den Testsitzungen statt. Diese wurden ohne begrenzte Trialdauer durchgeführt, um eine größere Anzahl von Wahlen in die Betrachtung einbeziehen zu können, da insbesondere R9 im Dunkeln kaum innerhalb von 20 s reagierte (siehe Abb. 40).

Bei den Lernkurven (siehe Abb. 43) ist zu beachten, dass bei vier der Versuchstiere zwischen dem 3. und 4. (R4), 4. und 5. (R7 und R9) bzw. 2. und 3. Versuchstag (R10) eine mehrwöchige Unterbrechung der Experimente lag (keine Verbindungslinien zwischen den Symbolen), nach welcher wieder Habituationssitzungen durchgeführt wurden, um die Fische erneut einzugewöhnen.

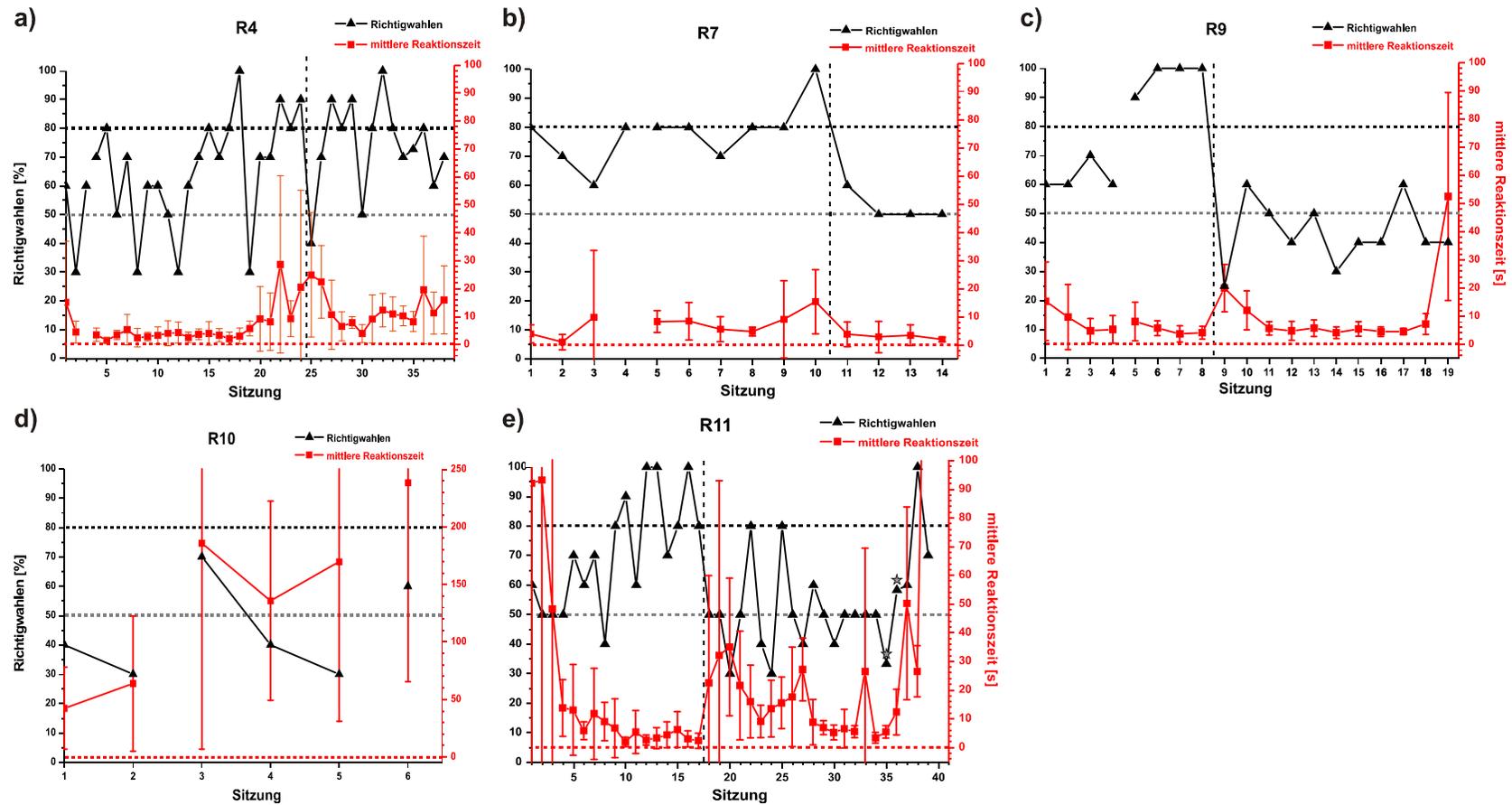


Abbildung 43: Lernkurven der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (5. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere R4 (a), R7 (b), R9 (c), R10 (d) und R11 (e) in den einzelnen Sitzungen. Sterne: Sitzungen mit nicht ausgeglichener Reizpräsentation (Gegenpräsentation); gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 80 % Richtigwahlen; gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainings- (Trials im Hellen) und Testsitzungen (Trials im Dunkeln). Fehlende Verbindungslinien zeigen eine Unterbrechung der Experimente an.

Der Verlauf der Anteile der Richtigwahlen zeigt große Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchstieren. R4 erreichte das Lernkriterium nach 24 Trainingssitzungen (siehe Abb. 43a), wobei signifikant häufiger als zufällig richtig gewählt wurde (Chi-Quadrat-Test: $P < 0,001$ ($n = 240$)). Auch in den Testsitzungen wurde die Schwellenleistung von 80 % mehrmals erreicht oder übertroffen und insgesamt signifikant häufiger richtig gewählt als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: $P < 0,001$ ($n = 141$)). So konnte R4 auch in dieser Versuchsserie die guten Leistungen der vorhergegangenen Versuchsserien bestätigen. R7 erreichte bereits in der ersten Trainingssitzung 80 % Richtigwahlen, die abgesehen von insgesamt drei Trainingssitzungen immer erreicht wurden (siehe Abb. 43b). Auch nach der mehrwöchigen Unterbrechung der Experimente erreichte R7 in den ersten beiden Sitzungen wieder 80 % Richtigwahlen. Die Trainingssitzungen wurden aber fortgesetzt, bis das Lernkriterium am insgesamt 10. Versuchstag erneut erreicht wurde. Die Anzahl der Richtigwahlen war in den Trainingssitzungen signifikant höher als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: $P < 0,001$ ($n = 100$)). In den Testsitzungen fiel die Anzahl der Richtigwahlen dagegen auf Zufallsniveau ab (Chi-Quadrat-Test: $P = 0,752$ ($n = 40$)). Nach vier Testsitzungen starb R7. R9 erreichte das Lernkriterium trotz Unterbrechung der Trainingssitzungen bereits am 7. Versuchstag, wonach noch eine Trainingssitzung durchgeführt wurde (siehe Abb. 43c). Insgesamt wurden in den Trainingssitzungen signifikant häufiger Richtigwahlen getroffen als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: $P < 0,001$ ($n = 80$)). In den Testsitzungen fiel die Anzahl der Richtigwahlen daraufhin auf Zufallsniveau (Chi-Quadrat-Test: $P = 0,178$ ($n = 108$)). Nach acht Testsitzungen wurde R9 von den Experimenten ausgeschlossen, da es nur noch im hinteren Testbereich blieb und die Testkompartimente nicht mehr aufgesuchte.

Die Experimente mit R10 mussten nach sechs Trainingssitzungen ebenfalls abgebrochen werden, weil kaum gezielte Reaktionen zu erkennen waren und die Reaktionszeiten schließlich mehrere Minuten betrug (siehe Abb. 43d). Der Anteil der Richtigwahlen entsprach hier einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: $P = 0,438$ ($n = 60$)). R11 erreichte das Lernkriterium nach 17 Trainingssitzungen (siehe Abb. 43e). In den Trainingssitzungen wurde insgesamt signifikant häufiger als zufällig richtig gewählt (Chi-Quadrat-Test: $P < 0,001$ ($n = 170$)), während die Anzahl der Richtigwahlen in den Testsitzungen auf Zufallsniveau sank (Chi-Quadrat-Test: $P = 0,388$ ($n = 227$)). Die Schwellenleistung wurde aber in einigen Sitzungen

übertroffen, wonach eine Seitenstetigkeit zugunsten der rechten Seite (siehe Abb. 44e) in einigen Sitzungen jedoch wieder zu einem Abfall auf 50 % Richtigwahlen führte. Gegenpräsentationen zugunsten der linken Seite (siehe Abb. 43e und Abb. 44e) führten dazu, dass in einer Sitzung sogar 100 % Richtigwahlen erreicht wurden, wonach die Leistung wieder auf 70 % abfiel.

Die mittleren Reaktionszeiten hatten im Verlauf der Trainingssitzungen bei R4, R7 und R9 (siehe Abb. 43a, b und c) relativ konstante Werte, meist im Bereich von 0-10 s, welcher nur in einigen Sitzungen überschritten wurde. In den Testsitzungen nahmen die Werte daraufhin bei R4 und R9 zu, während sie bei R7 abnahmen. Die Streuung der einzelnen Reaktionszeiten war relativ gering, nur bei R4 variierten die Reaktionszeiten in den letzten Trainingssitzungen und in den Testsitzungen stark. Eine statistische Analyse ergab bei diesen drei Versuchstieren einen signifikanten Unterschied der einzelnen Reaktionszeiten in Trainings- und Testsitzungen (Mann-Whitney U-Test: R4: $P < 0,001$ ($n = 240/141$); R7: $P < 0,001$ ($n = 100/40$); R9: $P < 0,01$ ($n = 80/108$)). R10 wurde nach sechs Trainingssitzungen von den Experimenten ausgeschlossen, weil die mittleren Reaktionszeiten ausgehend von 40 s so stark zunahm, dass nicht mehr von einer gezielten Wahl ausgegangen werden konnte (siehe Abb. 43d). R11 zeigte in der gesamten Versuchsserie stark variierende Reaktionszeiten (siehe Abb. 43e), die sich insgesamt in den Testsitzungen signifikant von den Reaktionszeiten in den Trainingssitzungen unterschieden (Mann-Whitney U-Test: $P < 0,001$ ($n = 170/227$)).

Die Darstellung der Seitenwahlen (siehe Abb. 44) zeigt, dass alle Versuchstiere in den Trainingssitzungen die rechte Seite präferierten. Diese Präferenz war außer bei R11 bei allen Versuchstieren statistisch signifikant (Chi-Quadrat-Test: R4: $P < 0,001$ ($n = 240$); R7: $P < 0,05$ ($n = 100$); R9: $P < 0,01$ ($n = 80$); R10: $P < 0,05$ ($n = 60$); R11: $P = 0,283$ ($n = 170$)). Auch in den Testsitzungen wurde das rechte Testkompartiment von allen Versuchstieren häufiger aufgesucht als das linke Testkompartiment. Diese Bevorzugung unterschied sich außer bei R4 signifikant von einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: R4: $P = 0,556$ ($n = 141$); R7: $P = 0$ ($n = 40$); R9: $P = 0$ ($n = 108$); R11: $P < 0,001$ ($n = 227$)).

Insgesamt wurden in dieser Versuchsserie bei zwei Versuchstieren, R4 und R11, Hinweise auf eine Wahrnehmung der hydrodynamischen Stimuli gefunden.

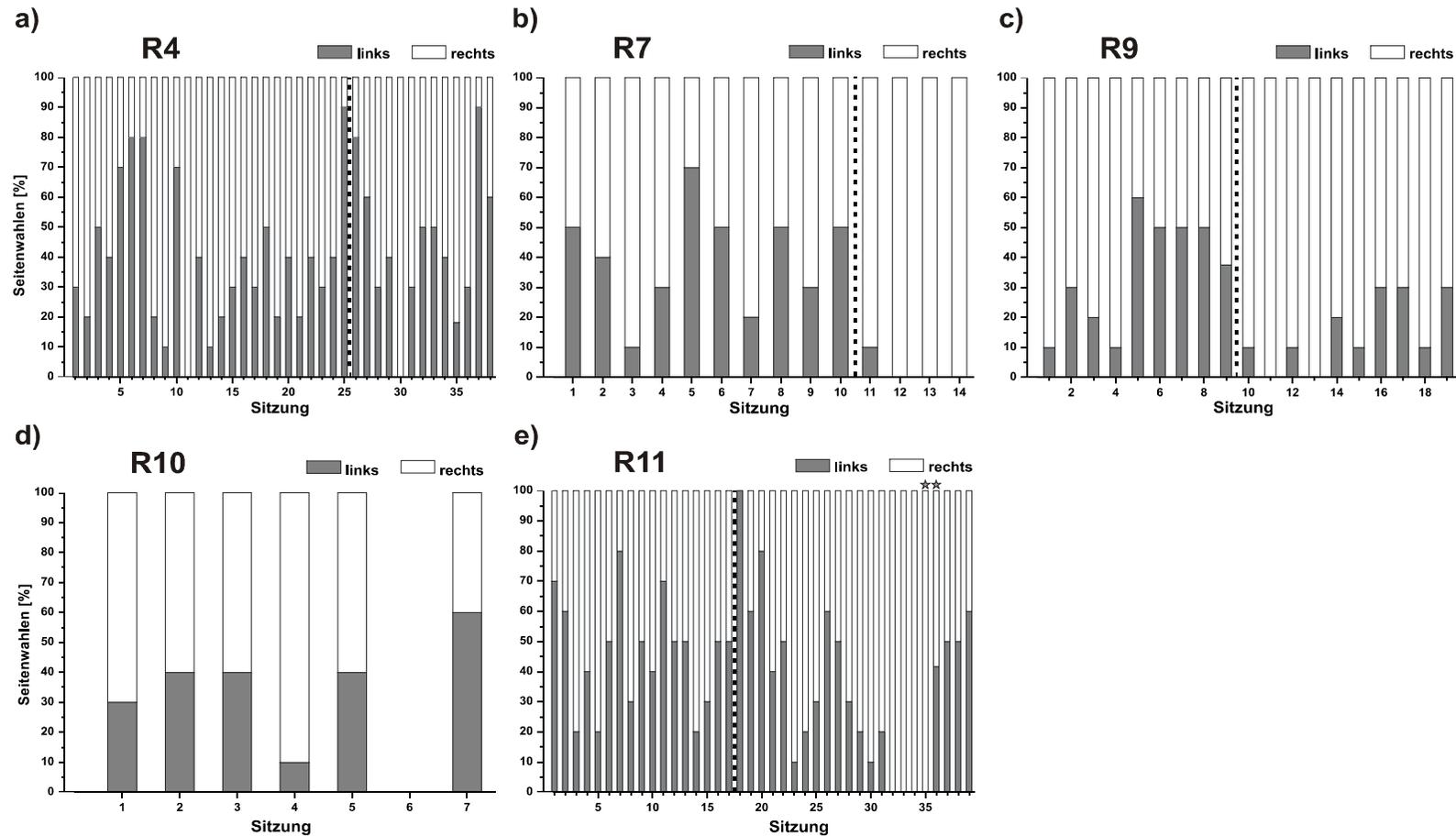


Abbildung 44: Seitenwahlen der Rotaugen (*R.utilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (5. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere R4 (a), R7 (b), R9 (c), R10 (d) und R11 (e) in den einzelnen Sitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment; Sterne: Sitzungen mit nicht ausgeglichener Reizpräsentation (Gegenpräsentation); gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainings- (Trials im Hellen) und Testsitzungen (Trials im Dunkeln).

3.3.4 Verhaltensreaktionen der Regenbogenforellen

In dieser Versuchsreihe wurden Regenbogenforellen (*O. mykiss*) verwendet, weil die Wahrnehmung von Wirbelstrukturen im Fließwasser für diese rheophile Fischart von großer Bedeutung sein sollte (siehe Abschnitt 2.1.1). Darüber hinaus wurde das Verhalten in turbulenter Strömung bei *O. mykiss* bereits in einer Vielzahl von Studien untersucht (Liao et al. 2003a, b; Liao 2004, 2006), was einen Vergleich der Ergebnisse erlaubt. Es wurde mit der 4. Versuchsserie begonnen (siehe Abschnitt 2.3.3), zunächst mit sechs naiven Individuen (Versuchstiere F1-F6), von denen fünf (F2, F3, F4, F5 und F6) die Habituationssitzungen erfolgreich absolvierten und in Trainingssitzungen getestet wurden. Im Anschluss wurden mit F6 Testsitzungen durchgeführt. In der 5. Versuchsserie wurden daraufhin neben F6 drei naive Versuchstiere (F7-F9) verwendet. Diese absolvierten alle erfolgreich die Habituationssitzungen und wurden in Trainings- und Testsitzungen getestet. Somit wurden Daten von insgesamt acht der neun Individuen erhoben.

4. Versuchsserie (Regenbogenforellen)

Hier fanden Trainingssitzungen (bestehend aus 10 Trials, siehe Abschnitt 2.3.3) statt, um die naiven Versuchstiere in das Versuchsparadigma einzuführen. Nach Erreichen des Lernkriteriums von drei aufeinanderfolgenden Trainingssitzungen mit mindestens 80 % Richtigwahlen fanden im Anschluss Testsitzungen mit begrenzter Trialdauer und Sham Trials (siehe Abschnitt 2.3.3) statt.

Die Lernkurven der Trainingssitzungen und die dabei erreichten Werte ähneln sich bei den einzelnen Versuchstieren (siehe Abb. 45). F4 starb nach acht Versuchstagen, der Anteil der Richtigwahlen lag hier zwischen 30 % und 70 % (siehe Abb. 45c) und insgesamt auf Zufallsniveau (Chi-Quadrat-Test: $P = 0,823$ ($n = 80$)). Bei F2, F3 und F5 lagen die Anteile der Richtigwahlen zwischen 20 % und 80 % (siehe Abb. 45a, b und d) und bis zum 30. Versuchstag insgesamt ebenfalls auf Zufallsniveau (Chi-Quadrat-Test: F2: $P = 0,299$ ($n = 300$); F3: $P = 0,204$ ($n = 300$); F5: $P = 0,419$ ($n = 300$)). Um den Versuchstieren zum Einstieg in die Aufgabe stärkere visuelle Hinweise zu bieten, wurden die transparenten Objekte bei diesen drei Versuchstieren nach dem 30. Versuchstag durch ansonsten gleichartige nicht transparente Objekte aus PVC ersetzt.

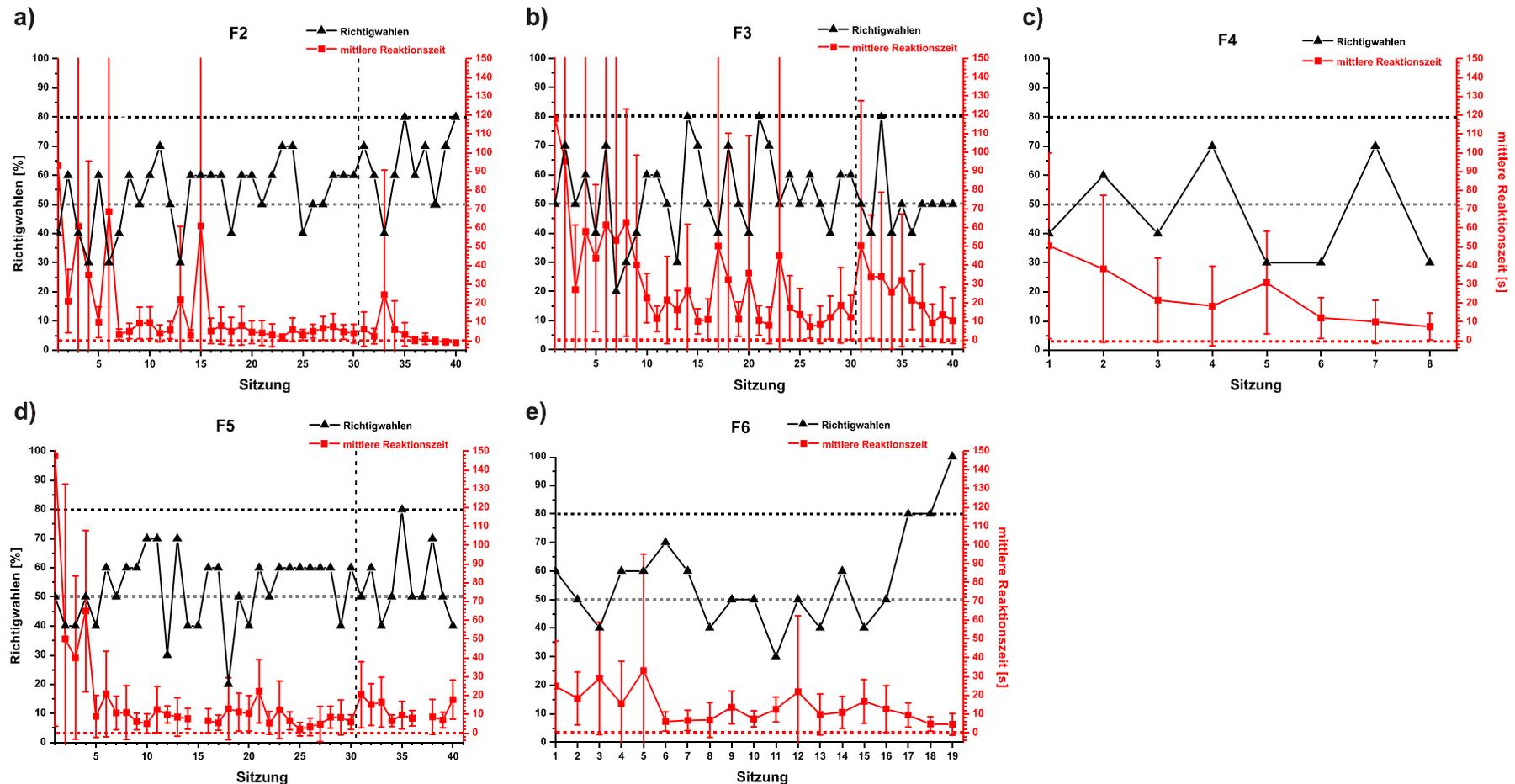


Abbildung 45: Lernkurven der Regenbogenforellen (*O. mykiss*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere F2 (a), F3 (b), F4 (c), F5 (d) und F6 (e) in den einzelnen Sitzungen. Gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 80 % Richtigwahlen; gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainingssitzungen mit transparenten Objekten und Trainingssitzungen mit nicht transparenten Objekten. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Dies führte in zehn Trainingssitzungen aber nur bei F2 zu einer signifikant höheren Anzahl der Richtigwahlen als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: F2: $P < 0,01$ ($n = 100$); F3: $P = 1$ ($n = 100$); F5: $P = 0,424$ ($n = 100$)). Das Lernkriterium wurde von keinem dieser drei Versuchstiere erreicht. F6 erreichte das Lernkriterium nach 19 Trainingssitzungen, wobei schließlich sogar 100 % Richtigwahlen erreicht wurden (siehe Abb. 45e). Statistisch lag bei Einbeziehung aller Sitzungen keine von einer Zufallswahl abweichende Anzahl an Richtigwahlen vor (Chi-Quadrat-Test: $P = 0,082$ ($n = 190$)).

Die mittleren Reaktionszeiten der einzelnen Versuchstiere hatten unterschiedliche Werte und Verläufe bei den einzelnen Versuchstieren. Generell waren die Reaktionszeiten zu Beginn der Versuchsserie am längsten und lagen zwischen 25 s (siehe Abb. 45e) und etwa 150 s (siehe Abb. 45d). Daraufhin verkürzten sich die Reaktionszeiten insgesamt, wobei sie in den einzelnen Sitzungen stark variierten. Bei allen Versuchstieren außer F3 betrug die mittleren Reaktionszeiten nach der 5. Sitzung in der Regel weniger als 20 s, meist sogar unter 10 s, aber bis auf wenige Ausnahmen über 0 s. Eine Reaktionszeit von 20 s wurde nur in einzelnen Sitzungen überschritten. F3 hatte während der gesamten Versuchsserie stark variierende mittlere Reaktionszeiten, welche 20 s regelmäßig überschritten (siehe Abb. 45b). Nachdem die transparenten Objekte nach 30 Sitzungen bei F2, F3 und F5 durch die nicht transparenten Objekte ersetzt worden waren (siehe Abb. 45a, b und d), sanken die Reaktionszeiten bei F2 bis in den negativen Bereich (siehe Definition Reaktionszeiten, Abschnitt 2.3.4, Abb. 10), während die Reaktionszeiten bei F3 vorübergehend deutlich länger wurden und in den einzelnen Sitzungen weiter streuten. Bei F5 verlängerten sich die Reaktionszeiten weniger deutlich. Eine statistische Analyse wies nur bei F2 einen signifikanten Unterschied zwischen Sitzungen mit transparenten Objekten und Sitzungen mit nicht transparenten Objekten nach (Mann-Whitney U-Test: F2: $P < 0,001$ ($n = 300/100$); F3: $P = 0,786$ ($n = 300/100$); F5: $P = 0,097$ ($n = 300/100$)).

Die Darstellung der Seitenwahlen (siehe Abb. 46) verdeutlicht, dass bei allen Versuchstieren außer F4 (siehe Abb. 46c) eine Seitenpräferenz vorlag.

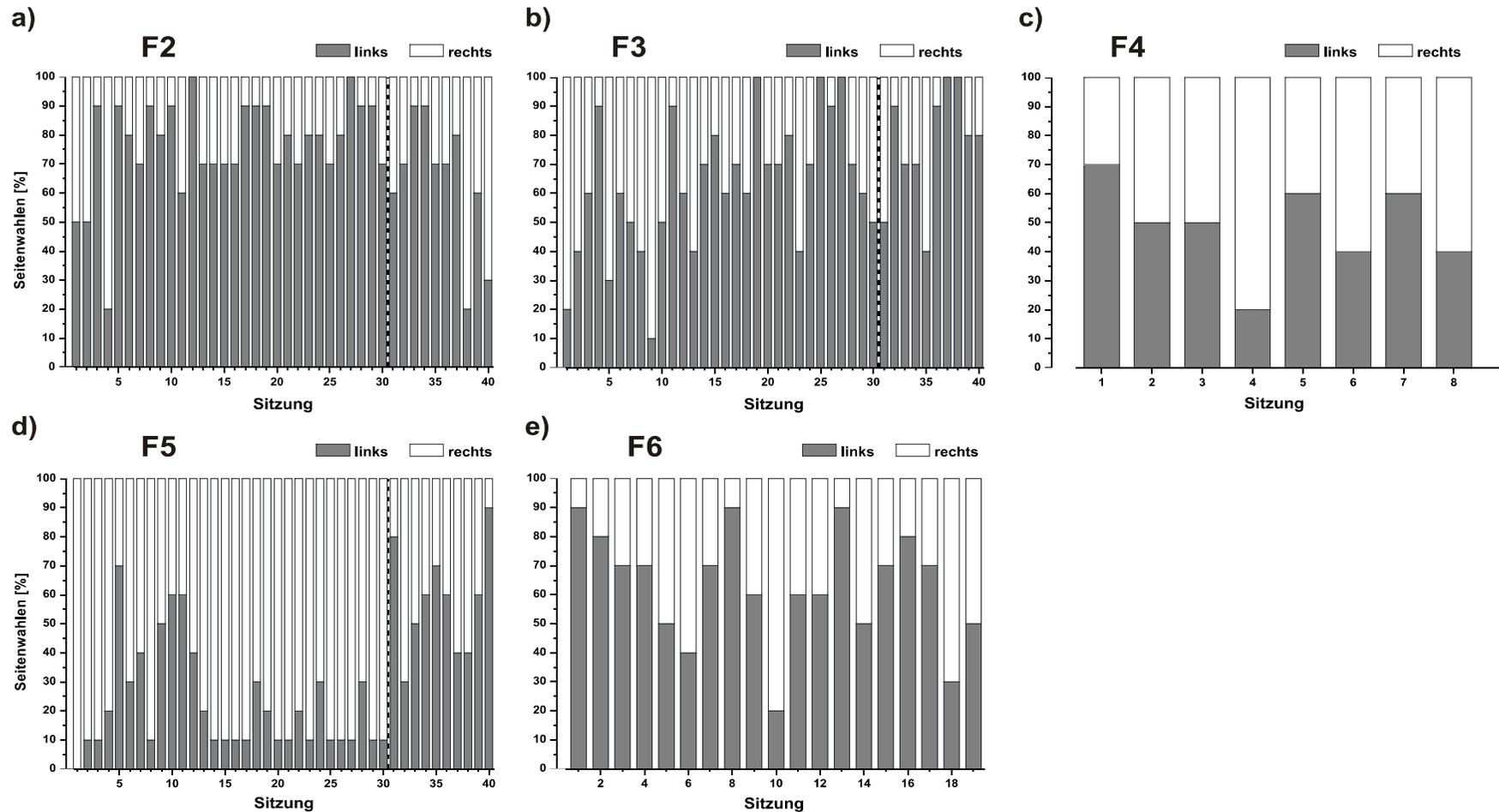


Abbildung 46: Seitenwahlen der Regenbogenforellen (*O. mykiss*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere F2 (a), F3 (b), F4 (c), F5 (d) und F6 (e) in den einzelnen Sitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment; gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainingssitzungen mit transparenten Objekten und Trainingssitzungen mit nicht transparenten Objekten. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Alle Versuchstiere außer F4 zeigten zunächst eine Seitenpräferenz. F2, F3 und F6 bevorzugten die linke Seite (siehe Abb. 46a, b und e), während F5 die rechte Seite bevorzugte (siehe Abb. 46d). Die Seitenpräferenzen dieser Versuchstiere waren statistisch signifikant (Chi-Quadrat-Test: F2: $P = 0$ ($n = 300$); F3: $P < 0,001$ ($n = 300$); F4: $P = 0,823$ ($n = 80$); F5: $P = 0$ ($n = 300$); F6: $P < 0,001$ ($n = 190$)). Durch den Einsatz der nicht transparenten Objekte wurde die Seitenpräferenz bei F5 aufgehoben, während sie bei F2 und F3 bestehen blieb (Chi-Quadrat-Test: F2: $P < 0,01$ ($n = 100$); F3: $P < 0,001$ ($n = 100$); F5: $P = 0,419$ ($n = 100$)). Da F6 das Lernkriterium erreicht hatte, wurden im Anschluss Testsitzungen mit einer Zeitbegrenzung der Trials auf 20 s und jeweils zwei Sham Trials durchgeführt.

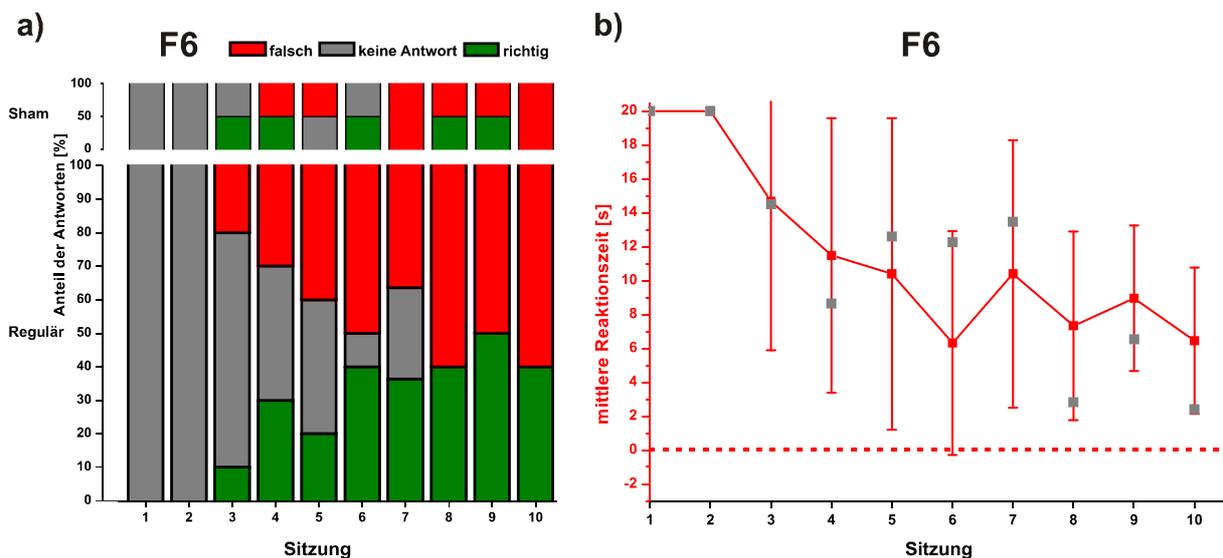


Abbildung 47: Antwortraten (a) und mittlere Reaktionszeiten (b) einer Forelle (*O. mykiss*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). a) Anteile der verschiedenen Antworten von F6 in den einzelnen Testsitzungen bei regulären Trials (jeweils unten) und bei Sham Trials (jeweils oben). Grüne Säulen: Anteile richtiger Antworten; graue Säulen: Anteile der Trials ohne Antwort (maximale Trialdauer überschritten); rote Säulen: Anteile falscher Antworten. b) Mittlere Reaktionszeiten von F6 in den einzelnen Trials. Rote Rechtecke: mittlere Reaktionszeiten der regulären Trials; Fehlerbalken: Standardabweichungen; graue Rechtecke: mittlere Reaktionszeiten der Sham Trials; gestrichelte horizontale Linie: Nulllinie der Reaktionszeit. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

Die Antwortraten in regulären wie in Sham Trials verschoben sich in den Testsitzungen von keiner registrierten Antwort in den ersten beiden Sitzungen zu

einem relativ ausgeglichen Verhältnis von richtigen und falschen Antworten in den letzten Sitzungen (siehe Abb. 47a). Die Gesamtanzahl der Richtigwahlen entsprach dabei statistisch einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: reguläre Trials: $P = 0,310$ ($n = 62$); Sham Trials: $P = 0,564$ ($n = 12$)).

Die mittleren Reaktionszeiten verkürzten sich von 20 s (reguläre Trials und Sham Trials) in der ersten Sitzung auf rund 6,5 s (reguläre Trials) bzw. rund 2,5 s (Sham Trials) in der letzten Sitzung (siehe Abb. 47b). Dieser Verlauf verdeutlicht die Zunahme registrierter Antworten.

Abbildung 48 liefert abschließend eine Darstellung der Seitenwahlen in den regulären Trials und vergleichend in den Sham Trials.

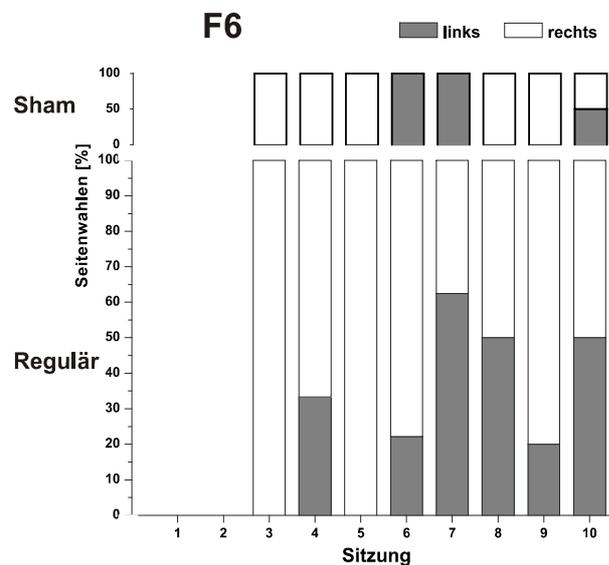


Abbildung 48: Seitenwahlen der Regenbogenforellen (*O. mykiss*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (4. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und für das rechte Testkompartiment des Versuchstieres F6 in den einzelnen Testsitzungen bei regulären Trials (unten) und bei Sham Trials (oben). Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment. Alle Trials fanden im Dunkeln statt.

In den Testsitzungen bevorzugte F6 in den regulären Trials im Gegensatz zu den Trainingssitzungen insgesamt die rechte Seite, wobei die Seitenwahl in einzelnen Sitzungen ausgeglichen war. In den Sham Trials wurde innerhalb einer Sitzung bis auf eine Ausnahme immer dasselbe, meist ebenfalls das rechte, Testkompartiment aufgesucht. Die Seitenwahl unterschied sich in der statistischen Analyse aber nur bei den regulären Trials signifikant von einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: reguläre Trials: $P < 0,05$ ($n = 62$); Sham Trials: $P = 0,083$ ($n = 12$)). Insgesamt betrachtet konnte F6 die in den Trainingssitzungen durch das Erreichen des Lernkriteriums gezeigten Leistungen in den Testsitzungen ohne visuelle Informationen nicht bestätigen.

5. Versuchsserie (Regenbogenforellen)

In dieser Versuchsserie wurden neben F6 drei naive Versuchstiere (F7-F9) in Trainings- und Testsitzungen getestet, nachdem die naiven Versuchstiere die Habituationssitzungen absolviert hatten. Hier wurden die mittelgroßen Objekte eingesetzt und somit schmalere Wirbelstraßen erzeugt (siehe Abschnitt 3.3.1). Der Übergang von den Trainings- zu den Testsitzungen fand nach Erreichen des Lernkriteriums von mindestens 80 % Richtigwahlen in drei aufeinanderfolgenden Sitzungen statt. Die Testsitzungen wurden ohne begrenzte Trialdauer und Sham Trials durchgeführt.

Bei den Lernkurven (siehe Abb. 49) ist zu beachten, dass zwischen dem 4. und 5. Versuchstag eine mehrwöchige Unterbrechung der Experimente lag (keine Verbindungslinien zwischen den Symbolen), nach welcher die Versuchstiere in Habituationssitzungen erneut eingewöhnt wurden. Zunächst begannen die Versuchstiere mit 40-60 % Richtigwahlen, was einer Zufallswahl entspricht. Die Unterbrechung der Trainingssitzungen hatte daraufhin bei den einzelnen Versuchstieren unterschiedliche Auswirkungen. Während F6 und F7 mit 80 % bzw. 70 % Richtigwahlen auf hohem Niveau wieder in die Experimente einstiegen (siehe Abb. 49a und b), begannen F8 und F9 mit 50 % Richtigwahlen erneut auf Zufallsniveau (siehe Abb. 49c und d). Im weiteren Verlauf dieser Versuchsserie fielen aber alle Versuchstiere in einzelnen Trainingssitzungen wieder auf das Zufallsniveau der Richtigwahlen. Bereits vor dem Erreichen des Lernkriteriums erreichten alle Versuchstiere in einzelnen Trainingssitzungen 80 % Richtigwahlen, wonach die Leistungen aber teilweise wieder auf 50 % Richtigwahlen abfielen. Insbesondere bei F6 bewegten sich die Leistungen gleichmäßig zwischen einer Zufallswahl und der Schwellenleistung des Lernkriteriums (siehe Abb. 49a).

Die Versuchstiere erreichten das Lernkriterium schließlich am 21. (F6), 19. (F7), 25. (F8) bzw. 29. Versuchstag (F9). Die Anzahl der Richtigwahlen in den Trainingssitzungen unterschied sich dabei bei allen Versuchstieren signifikant von einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: F6: $P < 0,001$ ($n = 210$); F7: $P < 0,001$ ($n = 190$); F8: $P < 0,01$; ($n = 250$) F9: $P < 0,001$ ($n = 290$)).

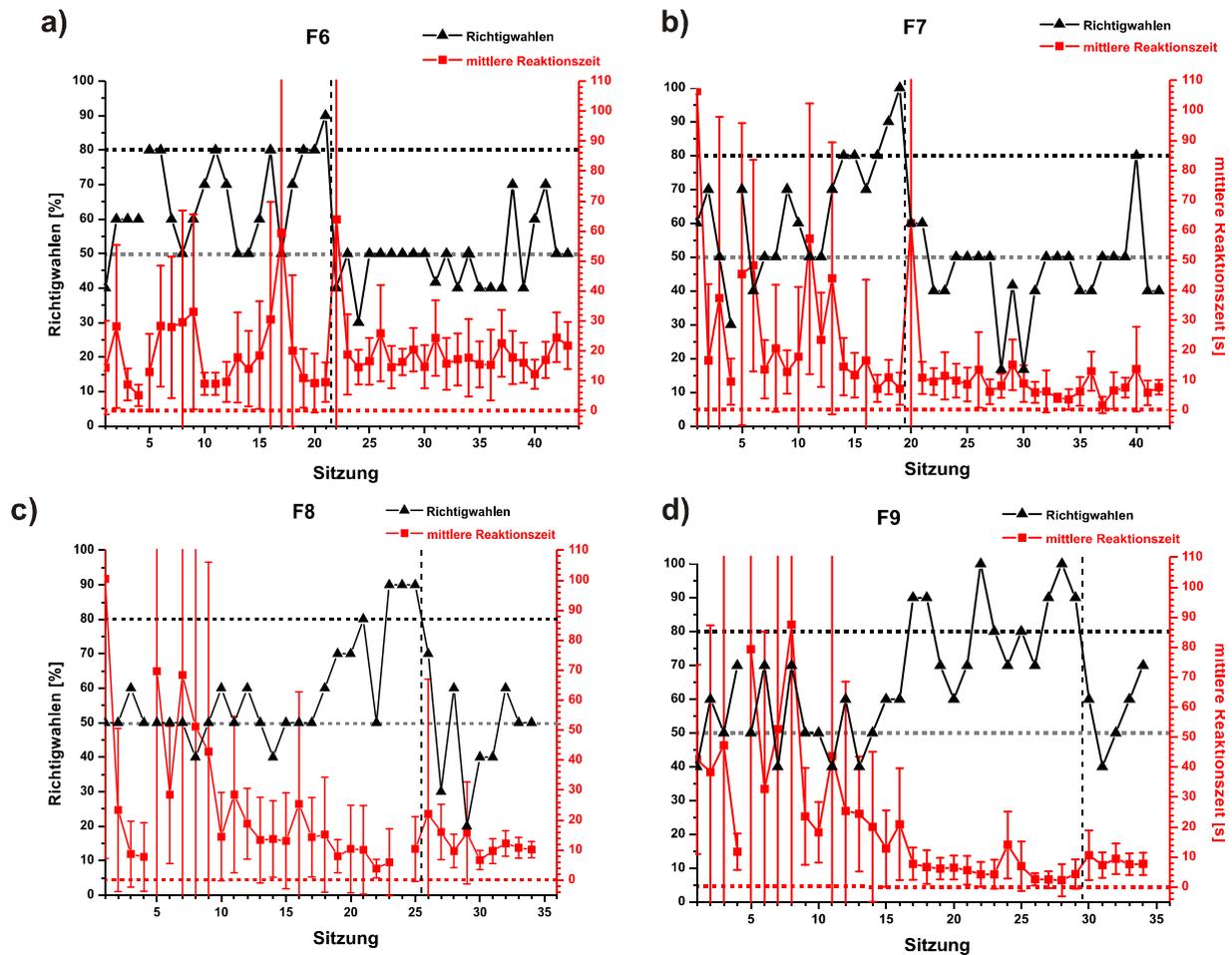


Abbildung 49: Lernkurven der Regenbogenforellen (*O. mykiss*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (5. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere F6 (a), F7 (b), F8 (c) und F9 (d) in den einzelnen Sitzungen. Gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 80 % Richtigwahlen; gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainings- (Trials im Hellen) und Testsitzungen (Trials im Dunkeln).

In den Testsitzungen fielen die Richtigwahlen bei allen Versuchstieren insgesamt auf Zufallsniveau ab, wobei in einzelnen Sitzungen bis zu 80 % Richtigwahlen erreicht wurden (siehe Abb. 49b), aber ebenso nur 20 % Richtigwahlen in einzelnen Sitzungen vorkamen (siehe Abb. 49b und c). Eine statistische Analyse bestätigte, dass alle Versuchstiere insgesamt eine Zufallswahl trafen (Chi-Quadrat-Test: F6: $P = 0,596$ ($n = 228$); F7: $P = 0,152$ ($n = 236$); F8: $P = 0,527$ ($n = 90$); F9: $P = 0,396$ ($n = 50$)).

Die mittleren sowie die einzelnen Reaktionszeiten variierten bei allen Versuchstieren zu Beginn der Versuchsserie stark und wiesen große Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchstieren auf. So betrug die mittleren Reaktionszeiten in der ersten Trainingssitzung über 100 s bei F7 und F8 (siehe Abb. 49b und c), bei F9 und F6 dagegen nur rund 43 s bzw. 15 s (siehe Abb. 49a und d). Außer bei F6 verringerten sich die mittleren Reaktionszeiten nach der ersten Sitzung rasch, um nach der Unterbrechung der Trainingssitzungen am 5. Versuchstag wieder zuzunehmen. Insgesamt verringerten sich im Verlauf der Trainingssitzungen bei allen Versuchstieren zum einen die Werte der mittleren Reaktionszeiten und zum anderen die Streuung der einzelnen Reaktionszeiten. In einzelnen Sitzungen nahmen die Werte und die Streuung der Reaktionszeiten aber auch zu. In der letzten Trainingssitzung betrug die mittleren Reaktionszeiten der einzelnen Versuchstiere etwa 4-10 s.

In der ersten Testsitzung verlängerte sich die mittlere Reaktionszeit bei F6 und F7 zunächst deutlich auf über 60 s (siehe Abb. 49a und b), während die Verlängerung bei F8 und F9 nur gering ausfiel (siehe Abb. 49c und d). Daraufhin verliefen die mittleren Reaktionszeiten auf ähnlichem Niveau wie zuvor in den Trainingssitzungen und hatten Werte unter 20 s, meist auch unter 10 s. Nur bei F6 war ein deutlicher Anstieg der mittleren Reaktionszeiten in den Testsitzungen zu verzeichnen, welche 20 s regelmäßig überschritten (siehe Abb. 49a). Nach der statistischen Analyse unterschieden sich die einzelnen Reaktionszeiten in den Testsitzungen gegenüber den Trainingssitzungen bei F6 und F7 signifikant, während sie bei F8 und F9 insgesamt unverändert blieben (Mann-Whitney U-Test: F6: $P < 0,001$ ($n = 210/228$); F7: $P < 0,001$ ($n = 190/236$); F8: $P = 0,690$ ($n = 250/90$); F9: $P = 0,087$ ($n = 290/50$)). Die Betrachtung der Seitenwahlen (siehe Abb. 50) verdeutlicht, dass in den Trainingssitzungen alle Versuchstiere außer F6 insgesamt die rechte Seite bevorzugten. Eine statistische Analyse der einzelnen Seitenwahlen bestätigte bei F7, F8 und F9 eine signifikant von einer Zufallswahl abweichende Seitenwahl (Chi-Quadrat-Test: F6: $P = 0,408$ ($n = 210$); F7: $P = 0$ ($n = 190$); F8: $P = 0$ ($n = 250$); F9: $P < 0,001$ ($n = 290$)). Die Seitenwahlen variierten aber, so dass bei allen Versuchstieren außer F7 in einzelnen Sitzungen auch die linke Seite präferiert wurde. In den Testsitzungen wurde außer bei F9 ebenfalls mehrheitlich die rechte Seite präferiert. Die Seitenwahlen von F6, F7 und F8 wichen dabei statistisch

signifikant von einer Zufallswahl ab (Chi-Quadrat-Test: F6: $P < 0,01$ ($n = 228$); F7: $P = 0$ ($n = 236$); F8: $P < 0,001$ ($n = 90$); F9: $P = 0,777$ ($n = 50$)).

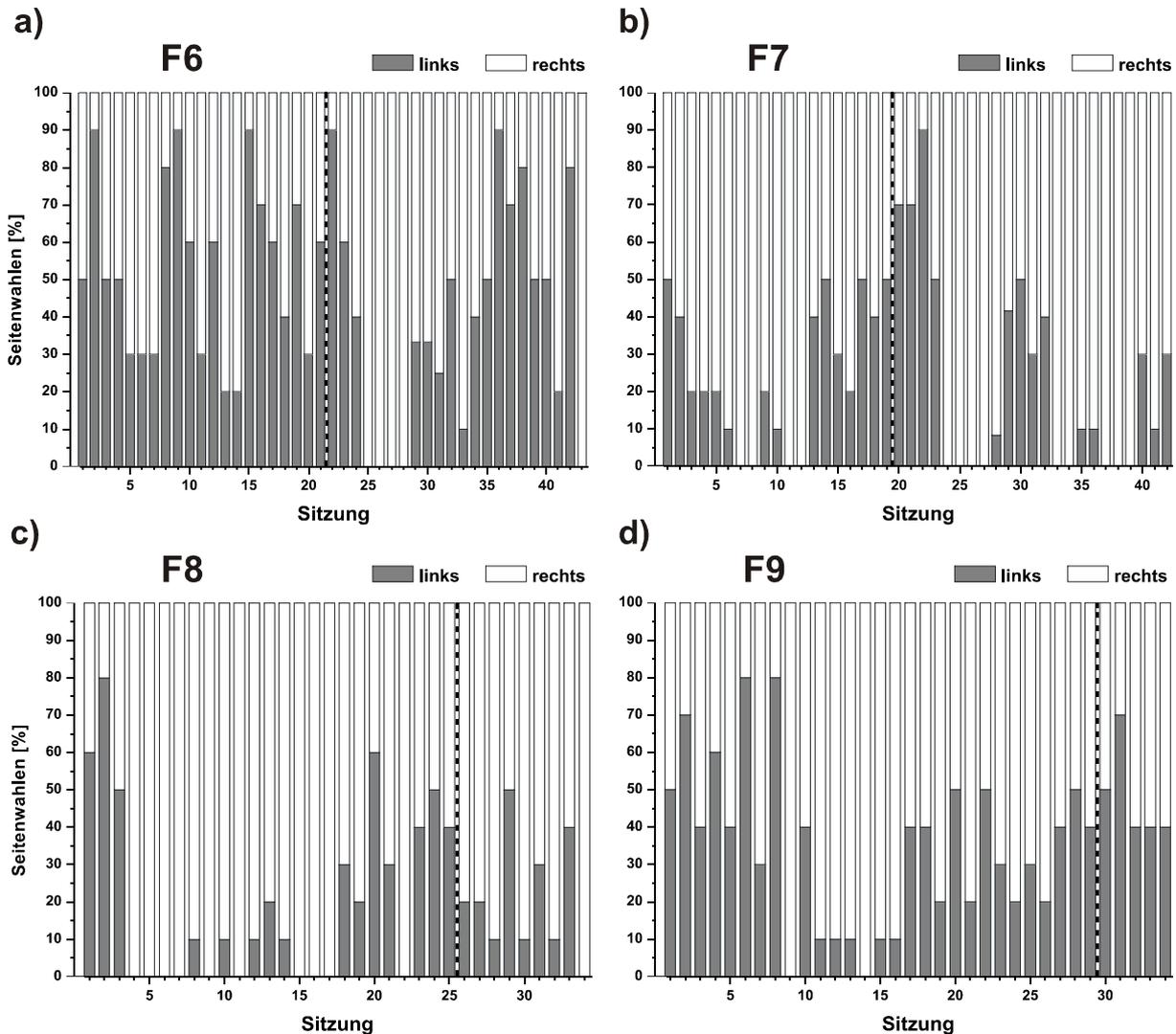


Abbildung 50: Seitenwahlen der Regenbogenforellen (*O. mykiss*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (5. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere F6 (a), F7 (b), F8 (c) und F9 (d) in den einzelnen Testsitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment; gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainings- (Trials im Hellen) und Testsitzungen (Trials im Dunkeln).

In dieser Versuchsserie konnten alle Versuchstiere die Aufgabe mit visuellen Informationen in den Trainingssitzungen bewältigen, während sie dazu in den Testsitzungen ohne visuelle Informationen unter IR-Beleuchtung nicht in der Lage waren.

3.3.5 Verhaltensreaktionen der Nasen

In dieser Versuchsreihe wurden Nasen (*C. nasus*) verwendet, weil diese als ausgesprochen rheophil gelten (siehe Abschnitt 2.1.1) und daher auch im natürlichen Habitat mit Fließwasserbedingungen und Wirbelstrukturen hinter Hindernissen konfrontiert sind. Es wurde mit der 5. Versuchsserie (siehe Abschnitt 2.3.3) begonnen. Von den vier naiven Individuen (Versuchstiere N1-N4) absolvierten alle die Habituationssitzungen erfolgreich und wurden im Anschluss in Trainingssitzungen getestet. Die Trainingssitzungen erstreckten sich über 13 Versuchstage, nach denen der Versuchsaufbau für die Experimente zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße (siehe Abschnitt 3.4) modifiziert wurde. Die Versuchstiere N3 und N4 absolvierten nur acht Trainingssitzungen, da sie sich oft stereotyp im Testbereich des Strömungskanals bewegten und keine gezielten Reaktionen beobachtet werden konnten und daher an fünf Versuchstagen von den Experimenten ausgeschlossen wurden.

Die Leistungen der einzelnen Versuchstiere (siehe Abb. 51) begannen mit 50 % Richtigwahlen bei N1 und N2 (siehe Abb. 51a und b) und 60 % Richtigwahlen bei N3 und N4 (siehe Abb. 51 c und d), was Zufallsniveau entspricht. Daraufhin bewegten sich die Anteile der Richtigwahlen bei N1 und N2 aber überwiegend über 50 %, wobei N1 sogar zweimal die Schwellenleistung von 80 % erreichte, wohingegen N3 und N4 oft nur weniger als 50 % erreichten. Die Gesamtzahl der Richtigwahlen unterschied sich bei keinem der Versuchstiere von derjenigen einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: N1: $P = 0,094$ ($n = 129$); N2: $P = 0,053$ ($n = 130$); N3: $P = 0,655$ ($n = 80$); N4: $P = 0,655$ ($n = 80$)).

Die mittleren Reaktionszeiten nahmen bei N1 und N2 (siehe Abb. 51a und b) sowie bei N3 und N4 (siehe Abb. 51c und d) jeweils einen ähnlichen Verlauf und wiesen ähnliche Werte auf. So waren die mittleren Reaktionszeiten bei N1 und N2 relativ konstant und betrugen meist 5-10 s und nur in einzelnen Sitzungen mehr als 10 s. Bei N3 und N4 dagegen betrugen die mittleren Reaktionszeiten mindestens 10 s und in einzelnen Sitzungen bis zu 60 s, wobei auch die einzelnen Reaktionszeiten stark variierten.

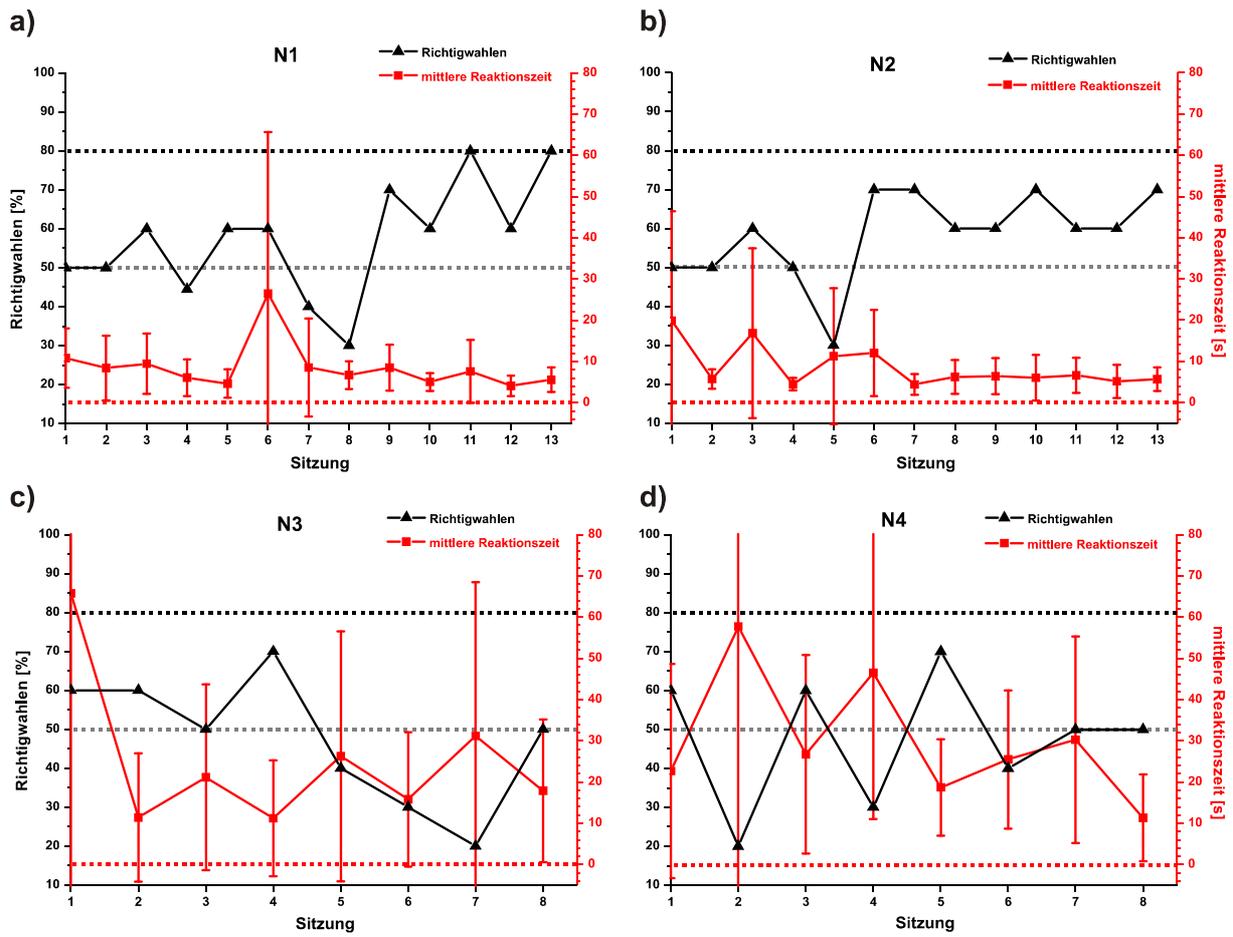


Abbildung 51: Lernkurven der Nasen (*C. nasus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (5. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere N1 (a), N2 (b), N3 (c) und N4 (d) in den einzelnen Trainingssitzungen. Gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 80 % Richtigwahlen. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Die Darstellung der Seitenwahlen (siehe Abb. 52) veranschaulicht, dass alle Versuchstiere insgesamt die linke Seite häufiger aufsuchten. Eine statistisch signifikante Seitenpräferenz konnte jedoch nur bei N1 nachgewiesen werden (Chi-Quadrat-Test: N1: $P < 0,001$ ($n = 129$); N2: $P = 0,161$ ($n = 130$); N3: $P = 0,074$ ($n = 80$); N4: $P = 0,180$ ($n = 80$)).

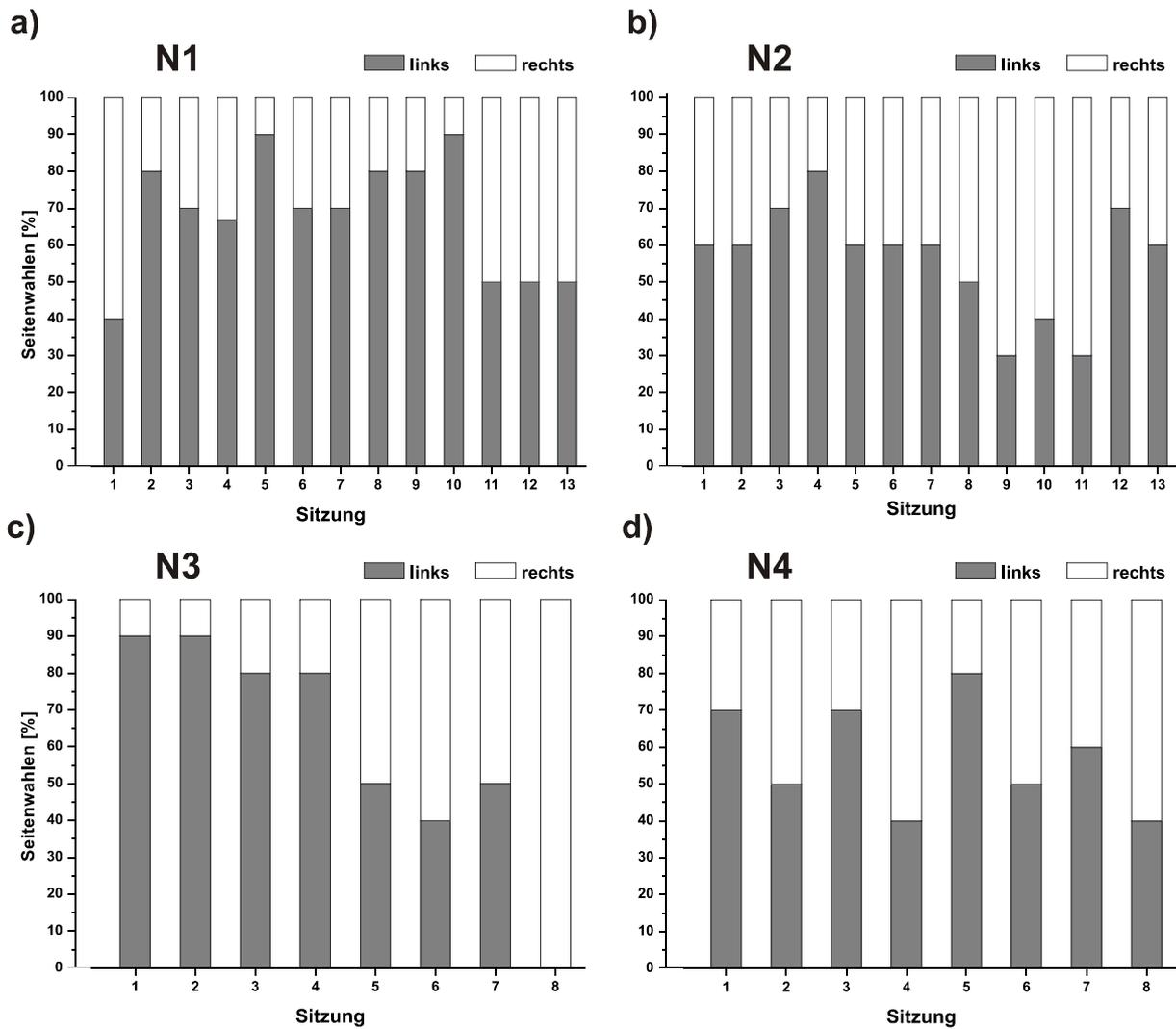


Abbildung 52: Seitenwahlen der Nasen (*C. nasus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (5. Versuchsserie). Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere N1 (a), N2 (b), N3 (c) und N4 (d) in den einzelnen Trainingssitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Insgesamt erreichte in dieser Versuchsreihe zwar kein Versuchstier das Lernkriterium innerhalb der 13 Versuchstage, N1 und N2 zeigten aber eine insgesamt ansteigende Lernkurve. Da keine ausgeprägten Seitenpräferenzen vorlagen und die relativ kurzen Reaktionszeiten eine ausreichende Motivation erkennen ließen, erschienen die Nasen auch für die folgenden Experimente zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße als geeignete Versuchstiere.

3.4 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße

3.4.1 Visualisierung und Charakterisierung der hydrodynamischen Stimuli durch Tusche und PIV

In dieser Versuchsreihe wurden große Objekte (18 mm breit) verwendet, mit denen durch eine Oszillation (Amplitude linkes Testkompartiment: 88°; Amplitude rechtes Testkompartiment: 95°, siehe Abb. 11) ein Schwanzflossenschlag simuliert wurde, um eine fischverursachte Wirbelstraße zu imitieren (siehe Abschnitt 2.4.2). Auch hier wurde der dadurch erzeugte hydrodynamische Stimulus während eines Trials in einem der Kompartimente präsentiert, während das Objekt im anderen Kompartiment parallel zur Strömungsrichtung ausgerichtet war. Abbildung 53 zeigt die visualisierten Wasserbewegungen stromabwärts eines oszillierenden Objektes (Kompartiment b) und eines Objektes in der Ausrichtung parallel zur Strömungsrichtung (Kompartiment a).

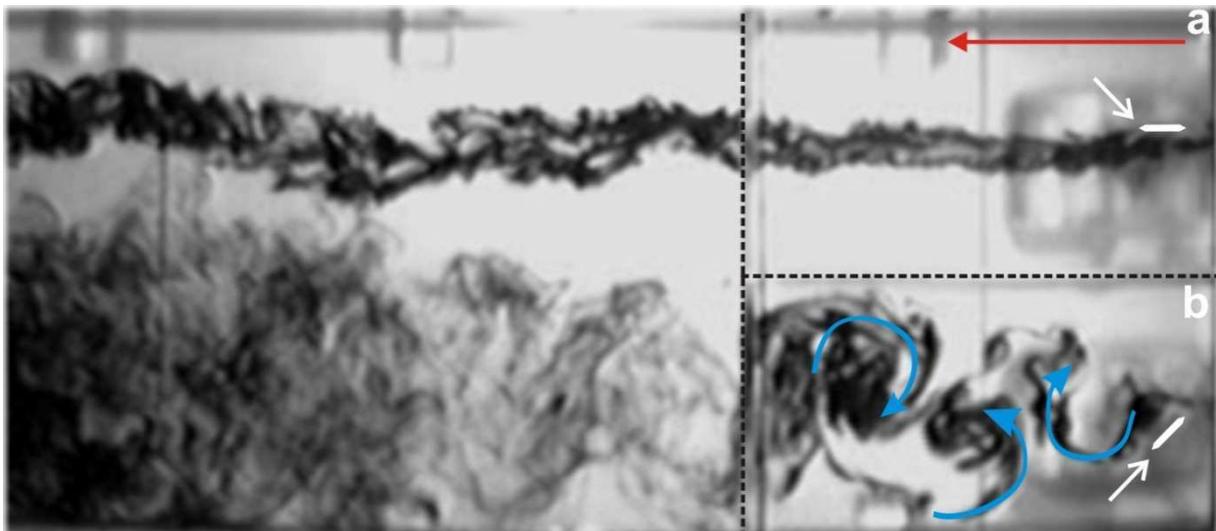


Abbildung 53: Visualisierung der Wasserbewegungen hinter einem oszillierenden Objekt im unterteilten Strömungskanal (Ansicht von unten). Die Objekte (beide 18 mm breit) waren zentral in beiden Kompartimenten (a und b) positioniert. Ein Objekt oszillierte (Kompartiment b), während das andere Objekt parallel zur Strömungsrichtung ausgerichtet war (Kompartiment a). Tusche wurde zentral vor den Objekten in das Wasser injiziert. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug 5 cm/s. Gestrichelte Linien: Trennwand zwischen den Kompartimenten und Eingangslinie der Kompartimente; roter Pfeil: Hauptströmungsrichtung; weiße Pfeile: Positionen der Objekte (weiße Schattenrisse); blaue Pfeile: Drehrichtungen der Wirbel.

Durch die Tusche wurde hinter dem oszillierenden Objekt eine Wirbelstraße sichtbar, deren Struktur einer fischverursachten Wirbelstraße mit nach außen drehenden Wirbeln entsprach (Brücker und Bleckmann 2007) (siehe Abb. 53, Kompartiment b). Hinter dem parallel zur Strömungsrichtung ausgerichteten Objekt war dagegen nur eine zunehmend gleichmäßige Verteilung der Tinte zu beobachten, während sie von der Strömung mitgeführt wurde (siehe Abb. 53, Kompartiment a).

Zur genauen Charakterisierung der hydrodynamischen Stimuli wurde eine PIV durchgeführt. Hierfür wurden auf beiden Seiten des Strömungskanals zwei Aufnahmen im Kompartiment und zwei Aufnahmen hinter dem Kompartiment gemacht, eine mit oszillierendem Objekt und eine mit parallel zur Strömungsrichtung ausgerichteten Objekt. Die Bildausschnitte waren auf der linken Seite 8,5-16 cm (im Kompartiment) und 20-27,5 cm (hinter dem Kompartiment) hinter der Rotationsachse des Objektes und auf der rechten Seite 8-15,5 cm (im Kompartiment) und 19-26,5 cm (hinter dem Kompartiment) hinter der Rotationsachse des Objektes. Die Abbildungen 54 und 55 zeigen die Daten der Analyse der Vektorgrafiken (siehe Abschnitt 3.2.1) beider Kanalseiten. Beispiele für die Vektorgrafiken werden im Anhang, Abschnitt 11, gezeigt, jeweils mit der Objektausrichtung parallel zur Strömungsrichtung (links) und mit Objektoszillation (rechts).

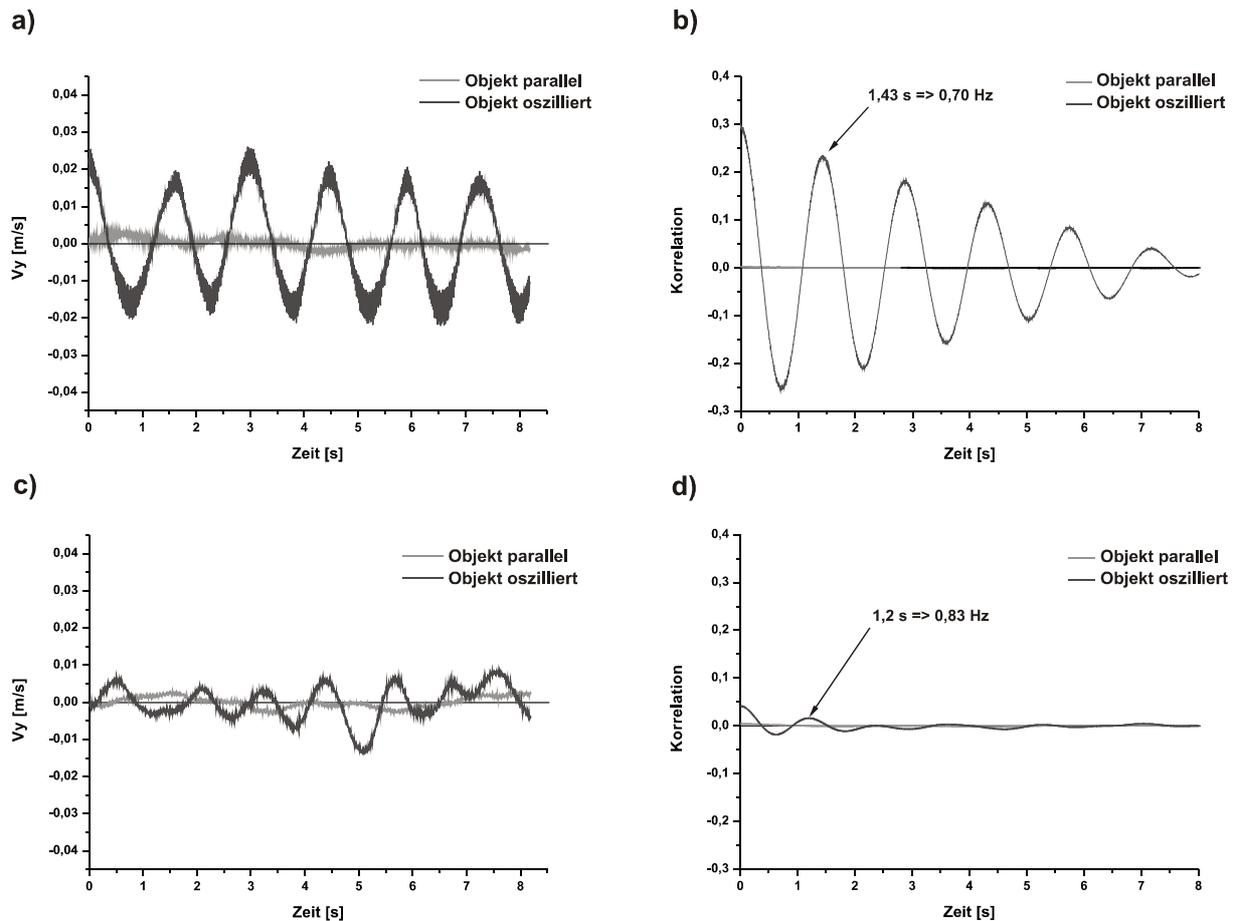


Abbildung 54: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die Oszillation eines großen Objektes im unterteilten Strömungskanal. a) und c) V_y des zentralen Bildausschnittes (9 x 9 Vektoren) der Vektorgrafiken der linken Kanalseite im Verlauf der Zeit im Kompartiment (a) und hinter dem Kompartiment (c). Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) und d) Autokorrelationsfunktionen der V_y -Daten aus a) und c), im Kompartiment (b) und hinter dem Kompartiment (d). Die ersten positiven Maxima nach dem ersten Nulldurchgang des periodischen Signals treten bei 1,43 s (b) und 1,2 s (d) auf. Die Signalfrequenzen wurden durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und betragen somit 0,70 Hz (b) und 0,83 Hz (d). Hellgraue Linien: Objekt parallel zur Strömungsrichtung; dunkelgraue Linien: Objekt oszilliert.

Durch die PIV Analyse der linken Kanalseite konnte anhand der V_y -Daten im Kompartiment ein deutliches Signal nachgewiesen werden, hinter dem Kompartiment aber nur ein schwaches (siehe Abb. 54a und b). Dies belegen auch die dazugehörigen Autokorrelationsfunktionen (siehe Abb. 54b und d). Die mit ihnen bestimmten Frequenzen betragen 0,70 Hz und 0,83 Hz im bzw. hinter dem Kompartiment. Damit weicht die Wirbelfrequenz im Kompartiment kaum von der Oszillationsfrequenz des Objektes von 0,66 Hz (siehe Abschnitt 2.4.2) ab, die Wirbelfrequenz hinter dem Kompartiment um etwa 25 %.

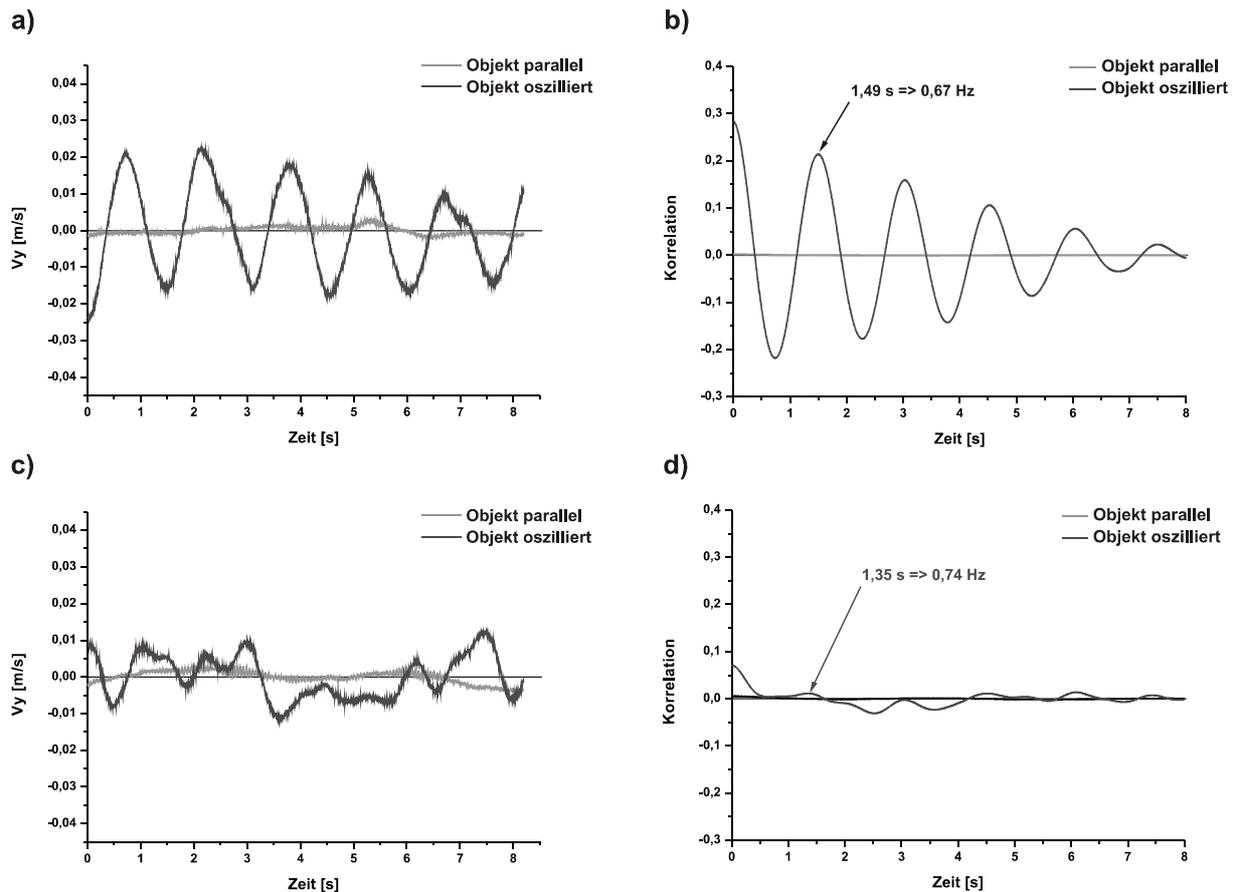


Abbildung 55: PIV Analyse der hydrodynamischen Stimuli, erzeugt durch die Oszillation eines großen Objektes im unterteilten Strömungskanal. a) und c) V_y des zentralen Bildausschnittes (9 x 9 Vektoren) der Vektorgrafiken der rechten Kanalseite im Verlauf der Zeit im Kompartiment (a) und hinter dem Kompartiment (c). Der Mittelwert des Datensatzes wurde von den einzelnen Datenpunkten abgezogen. b) und d) Autokorrelationsfunktionen der V_y -Daten aus a) und c), im Kompartiment (b) und hinter dem Kompartiment (d). Die ersten positiven Maxima nach dem ersten Nulldurchgang des periodischen Signals treten bei 1,49 s (b) und 1,35 s (d) auf. Die Signalfrequenzen wurden durch Bildung des Kehrwerts bestimmt und betragen somit 0,67 Hz (b) und 0,74 Hz (d). Hellgraue Linien: Objekt parallel zur Strömungsrichtung; dunkelgraue Linien: Objekt oszilliert.

Die V_y -Daten der rechten Kanalseite verdeutlichen ebenfalls den großen Unterschied zwischen den Signalen innerhalb des Kompartiments und die Abschwächung des Signals des oszillierenden Objektes hinter dem Kompartiment (siehe Abb. 55a und b). Die entsprechenden Autokorrelationsfunktionen (siehe Abb. 55c und d) lieferten Werte für die Wirbelfrequenz, die mit 0,67 Hz und 0,74 Hz der zuvor bestimmten Oszillationsfrequenz des Objektes entsprechen bzw. kaum von dieser abweichen.

3.4.2 Verhaltensreaktionen der Rotaugen

In dieser Versuchsreihe wurden zwei Rotaugen (*R. rutilus*), R4 und R11, verwendet, die bereits in der unter Abschnitt 3.3.3 beschriebenen Versuchsreihe zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße eingesetzt worden waren. Es wurde unmittelbar mit Trainingssitzungen begonnen. Testsitzungen wurden nicht durchgeführt, da keines der Versuchstiere das Lernkriterium innerhalb der angesetzten zehn Trainingssitzungen erreichte.

Die Richtigwahlen der Versuchstiere (siehe Abb. 56) begannen trotz der bereits zuvor erlernten Aufgabe zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (siehe Abschnitt 3.3.3) mit 50 % bei R4 (siehe Abb. 56a) und 60 % bei R11 (siehe Abb. 56b), obwohl durch die Bewegungen des oszillierenden Objekts ein stärkerer visueller Reiz vorlag. In den nachfolgenden Sitzungen zeigte nur R4 eine insgesamt ansteigende Lernkurve und erreichte in den letzten beiden Sitzungen 70 % Richtigwahlen. R11 dagegen erreichte nie mehr als 60 % Richtigwahlen und wählte häufig sogar in weniger als 50 % der Trials das richtige Testkompartiment.

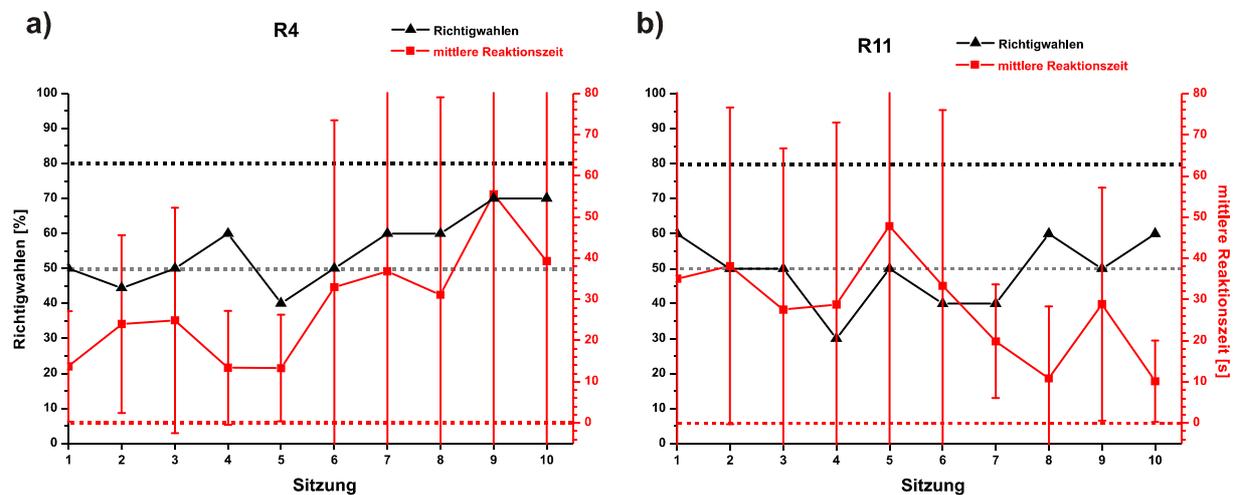


Abbildung 56: Lernkurven der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße. Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere R4 (a) und R11 (b) in den einzelnen Trainingssitzungen. Gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 80 % Richtigwahlen. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Die Gesamtanzahl der Richtigwahlen unterschied sich bei beiden Versuchstieren nicht von einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: R4: $P = 0,269$ ($n = 99$); R11: $P = 0,841$ ($n = 100$)).

Die mittleren Reaktionszeiten variierten zwar in den einzelnen Sitzungen bei beiden Versuchstieren, zeigten insgesamt aber gegenläufige Entwicklungen. Während sich der Wert bei R4 ausgehend von etwa 14 s in der ersten Sitzung bis auf etwa 40 s in der letzten Sitzung im Laufe der Versuchsreihe mehr als verdoppelte (siehe Abb. 56a), betrug die mittlere Reaktionszeit bei R11 in der letzten Sitzung mit etwa 11 s weniger als ein Drittel der 36 s in der ersten Sitzung, wobei die Reaktionszeit in einzelnen Sitzungen auch immer wieder anstieg. Insgesamt zeigten die einzelnen Reaktionszeiten über alle Sitzungen eine große Streuung.

Aus der abschließenden Darstellung der Seitenwahlen (siehe Abb. 57) wird ersichtlich, dass beide Versuchstiere die rechte Seite bevorzugten, wobei das linke Testkompartiment in einzelnen Sitzungen häufiger aufgesucht wurde als das rechte. Eine statistische Analyse der Seitenwahlen ergab bei R4 eine signifikante Seitenpräferenz, während die Seitenwahl bei R11 insgesamt zufällig war (Chi-Quadrat-Test: R4: $P < 0,001$ ($n = 99$); R11: $P = 0,110$ ($n = 100$)).

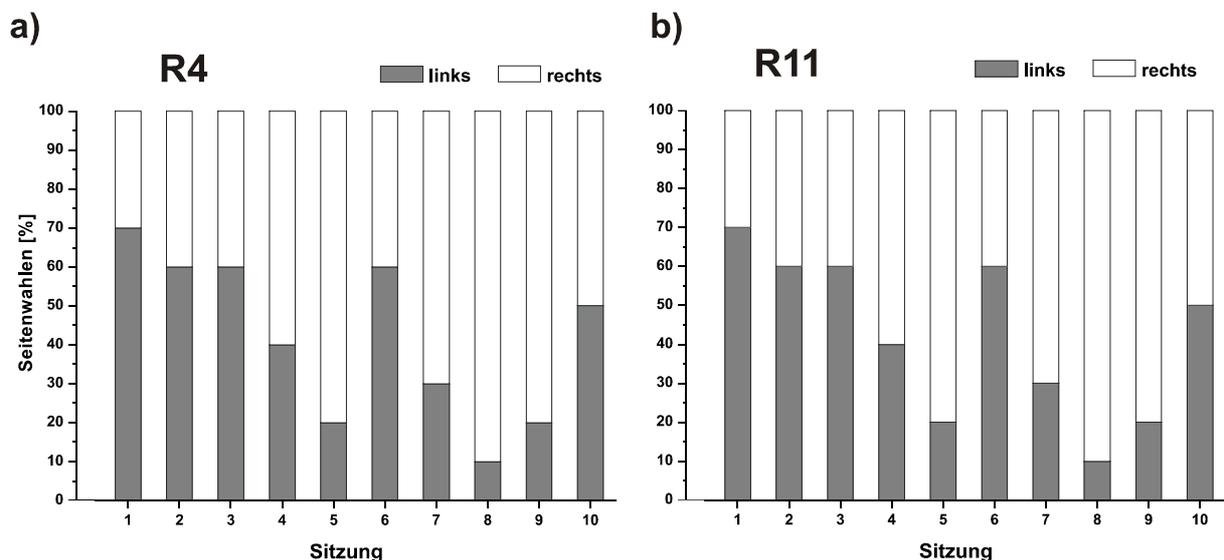


Abbildung 57: Seitenwahlen der Rotaugen (*R. rutilus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße. Die Diagramme zeigen die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere R4 (a) und R11 (b) in den einzelnen Trainingssitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weißen Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Die Ergebnisse verdeutlichen, dass die Rotaugen trotz erfolgreich absolvierter Trainingssitzungen in den Experimenten zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (siehe Abschnitt 3.3.3) mit nahezu identischem Versuchsaufbau und identischer Versuchsdurchführung die richtige Antwortstrategie nicht unmittelbar auf die neue Situation mit veränderten visuellen wie hydrodynamischen Stimuli übertragen konnten.

3.4.3 Verhaltensreaktionen der Regenbogenforellen

In dieser Versuchsreihe wurden vier Regenbogenforellen (*O. mykiss*), F6-F9, verwendet, welche bereits in der unter Abschnitt 3.3.4 beschriebenen Versuchsreihe zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße eingesetzt worden waren. Alle Versuchstiere wurden in Trainingssitzungen und nach Erreichen des Lernkriteriums in Testsitzungen untersucht, welche ohne begrenzte Trialdauer und Sham Trials durchgeführt wurden, um eine möglichst große Anzahl von Wahlen in die Betrachtung einbeziehen zu können.

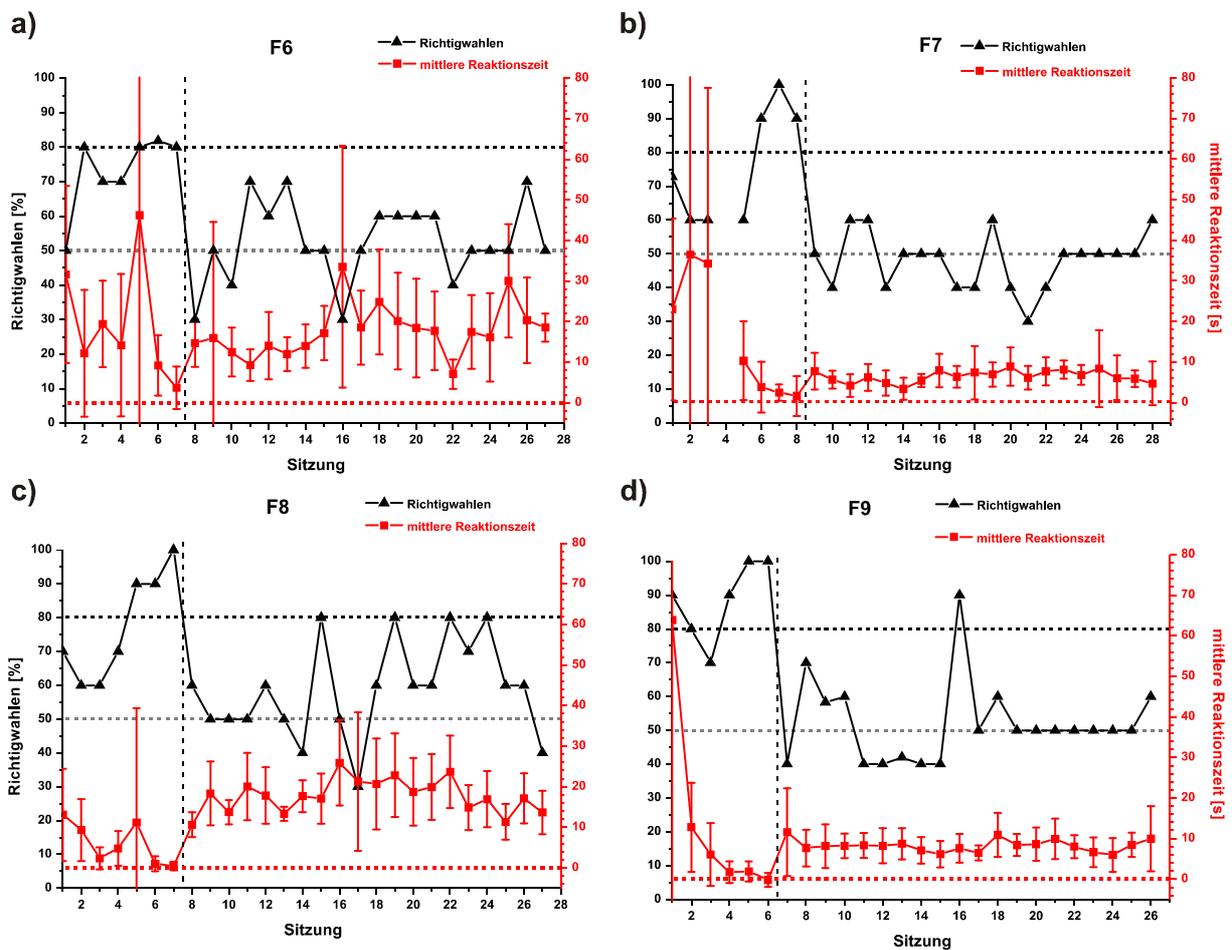


Abbildung 58: Lernkurven der Regenbogenforellen (*O. mykiss*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße. Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere F6 (a), F7 (b), F8 (c) und F9 (d) in den einzelnen Sitzungen. Gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 80 % Richtigwahlen; gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainings- (Trials im Hellen) und Testsitzungen (Trials im Dunkeln).

Die Lernkurven (siehe Abb. 58) zeigen, dass die hier verwendeten Forellen trotz neuartiger Stimuli im Gegensatz zu den in Abschnitt 3.3.3 beschriebenen Rotaugen in der ersten Trainingssitzung mit Ausnahme von F6 direkt mit hohen Anteilen an Richtigwahlen von 70-90 % in diese Versuchsreihe einstiegen. In den folgenden Trainingssitzungen wurden von allen Versuchstieren stets mehr als 50 % Richtigwahlen erreicht. Alle Versuchstiere erreichten das Lernkriterium von mindestens 80 % Richtigwahlen in drei aufeinanderfolgenden Trainingssitzungen in weniger als zehn Trainingssitzungen. F6 erreichte das Lernkriterium am 7. (siehe Abb. 58a), F7 am 8. (siehe Abb. 58b), F8 am 7. (siehe Abb. 58c) und F9 sogar schon am 6. Versuchstag (siehe Abb. 58d). F7 konnte am 4. Versuchstag nicht getestet werden, da keine Reaktionen gezeigt wurden, so dass insgesamt nur sieben Trainingssitzungen bis zum Erreichen des Lernkriteriums durchgeführt wurden. Die Gesamtzahl der Richtigwahlen in den Trainingssitzungen war bei allen Versuchstieren signifikant höher als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: F6: $P < 0,001$ ($n = 71$); F7: $P < 0,001$ ($n = 71$); F8: $P < 0,001$ ($n = 70$); F9: $P = 0$ ($n = 60$)).

In den daraufhin durchgeführten 20 Testsitzungen konnte keines der Versuchstiere das Lernkriterium erreichen, wenngleich F8 viermal und F9 einmal die Schwellenleistung erreichte (siehe Abb. 58c und d). Es wurden aber keine konstant hohen Anteile an Richtigwahlen erzielt. Die Anteile der Richtigwahlen bei F6 und F7 verteilten sich im Laufe der Testsitzungen gleichmäßig um eine Zufallswahl (50 % Richtigwahlen) (siehe Abb. 58a und b). Die Gesamtzahl der Richtigwahlen in den Testsitzungen war nur bei F8 signifikant höher als bei einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: F6: $P = 0,480$ ($n = 200$); F7: $P = 0,572$ ($n = 200$); F8: $P < 0,05$ ($n = 200$); F9: $P = 0,577$ ($n = 206$)).

Die mittleren Reaktionszeiten nahmen insgesamt im Verlauf der Trainingssitzungen ausgehend von rund 14 s (siehe Abb. 58c) bis rund 64 s (siehe Abb. 58d) ab und betrugen in der letzten Trainingssitzung bei allen Versuchstieren weniger als 5 s. In der ersten Testsitzung verlängerten sich die mittleren Reaktionszeiten daraufhin wieder und blieben bei F6, F8 und F9 auch insgesamt länger als in den Trainingssitzungen (siehe Abb. 58a, c und d), während sie bei F7 etwa gleich blieben (siehe Abb. 58b). Eine statistische Analyse belegte einen signifikanten Unterschied der einzelnen Reaktionszeiten bei F6, F8 und F9 (Mann-Whitney U-Test:

F6: $P < 0,001$ ($n = 71/200$); F7: $P = 0,567$ ($n = 71/200$); F8: $P < 0,001$ ($n = 70/200$); F9: $P < 0,001$ ($n = 60/206$).

Abbildung 59 liefert abschließend eine Darstellung der Seitenwahlen.

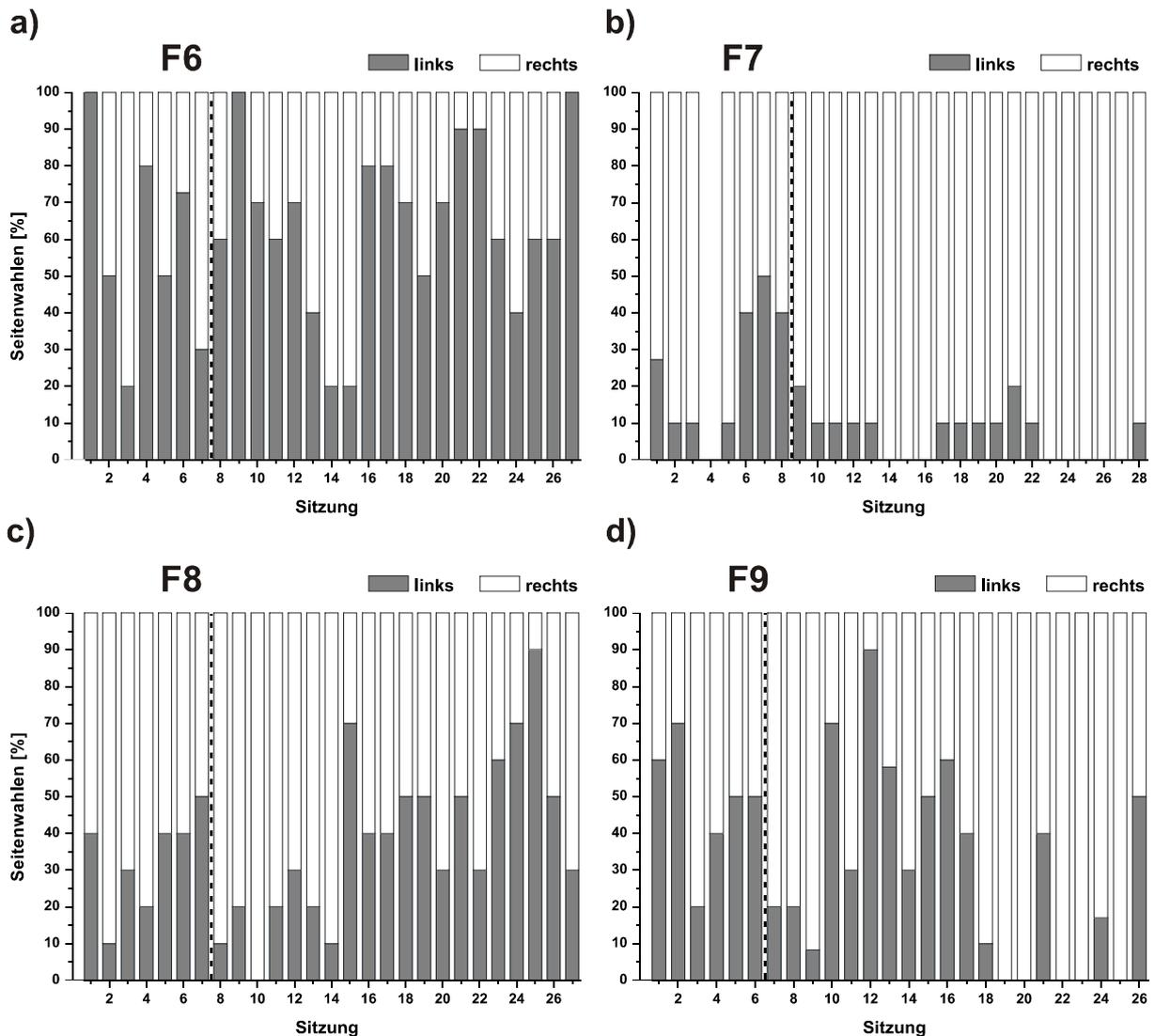


Abbildung 59: Seitenwahlen der Regenbogenforellen (*O. mykiss*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße. Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere F6 (a), F7 (b), F8 (c) und F9 (d) in den einzelnen Testsitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weißen Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment; gestrichelte vertikale Linie: Übergang zwischen Trainings- (Trials im Hellen) und Testsitzungen (Trials im Dunkeln).

Die Betrachtung der Seitenwahlen (siehe Abb. 59) verdeutlicht, dass F6 und F9 in den Trainingssitzungen keine Seitenpräferenzen zeigten (siehe Abb. 58a und d), während F7 und F8 in den Trainingssitzungen die rechte Seite bevorzugten (siehe Abb. 58b und c). Die Seitenpräferenz bei F7 und F8 war statistisch signifikant (Chi-Quadrat-Test: F6: $P = 0,192$ ($n = 71$); F7: $P < 0,001$ ($n = 71$); F8: $P < 0,01$ ($n = 70$); F9: $P = 0,796$ ($n = 60$)).

In den Testsitzungen bevorzugten F7 und F8 weiterhin die rechte Seite. Doch auch F6 und F9 zeigten Seitenpräferenzen für die linke bzw. rechte Seite. Die Seitenwahlen in den Testsitzungen unterschieden sich bei allen Versuchstieren statistisch signifikant von einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: F6: $P < 0,001$ ($n = 200$); F7: $P = 0$ ($n = 200$); F8: $P < 0,01$ ($n = 200$); F9: $P = 0$ ($n = 206$)).

Die Forellen konnten in den Trainingssitzungen die zuvor erlernte Aufgabe (siehe Abschnitt 3.3.4) unmittelbar auf diese modifizierte Aufgabe übertragen und in den Testsitzungen zumindest ein Versuchstier (F8) einen Hinweis auf eine Wahrnehmung des hydrodynamischen Stimulus liefern.

3.4.4 Verhaltensreaktionen der Nasen

In dieser Versuchsreihe wurden vier Nasen (*C. nasus*), N1-N4, verwendet, die bereits in der unter Abschnitt 3.3.5 beschriebenen Versuchsreihe zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße eingesetzt worden waren. Es wurden nur Trainingssitzungen durchgeführt, da keines der Versuchstiere das Lernkriterium innerhalb der angesetzten zehn Trainingssitzungen erreichte.

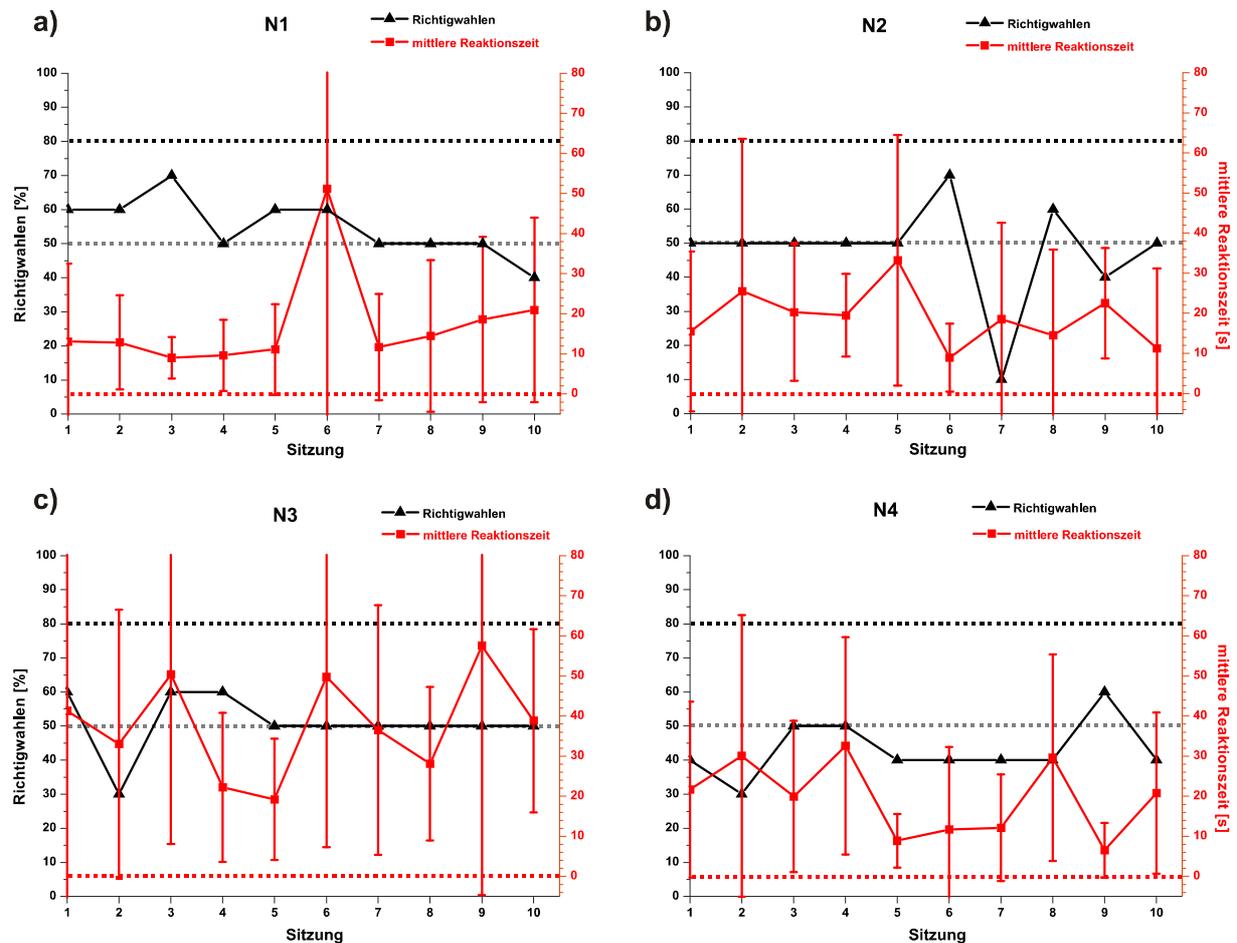


Abbildung 60: Lernkurven der Nasen (*C. nasus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße. Dargestellt sind die Anteile der Richtigwahlen (schwarze Dreiecke, schwarze y-Achse) sowie die mittleren Reaktionszeiten mit Standardabweichungen (rote Rechtecke, rote y-Achse) der Versuchstiere N1 (a), N2 (b), N3 (c) und N4 (d) in den einzelnen Trainingssitzungen. Gestrichelte horizontale Linien: rot: Nulllinie der Reaktionszeit; grau: 50 % Richtigwahlen (Zufallswahl); schwarz: Schwellenleistung des Lernkriteriums von 80 % Richtigwahlen. Alle Trials fanden im Hellen statt.

Die Lernkurven der Versuchstiere (siehe Abb. 60) begannen mit 40-60 % Richtigwahlen auf Zufallsniveau. Im weiteren Verlauf der Trainingssitzungen verblieben die Anteile der Richtigwahlen insgesamt auch in diesem Bereich, wobei in einzelnen Sitzungen mit 70 % auch höhere Werte erreicht wurden (siehe Abb. 60a und b), mit 30 % (siehe Abb. 60c und d) oder sogar nur 10 % (siehe Abb. 60a) aber auch niedrigere Werte vorkamen. Die Gesamtzahl der Richtigwahlen entsprach bei allen Versuchstieren derjenigen einer Zufallswahl (Chi-Quadrat-Test: N1: $P = 0,317$ ($n = 100$); N2: $P = 0,689$ ($n = 100$); N3: $P = 0,841$ ($n = 100$); N4: $P = 0,162$ ($n = 100$)).

Alle Versuchstiere zeigten relativ lange mittlere Reaktionszeiten, welche in hohem Maße variierten. So betrug die mittleren Reaktionszeiten bei N1 rund 10-52 s (siehe Abb. 60a), bei N2 10-34 s (siehe Abb. 60b), bei N3 20-58 s (siehe Abb. 60c) und bei N4 7-31 s (siehe Abb. 60d). Auch die einzelnen Reaktionszeiten streuten weit. Insgesamt war bei keinem der Versuchstiere eine bestimmte Entwicklung der Reaktionszeiten zu erkennen.

Bei den Seitenwahlen (siehe Abb. 61) zeigten die Versuchstiere unterschiedliches Verhalten. Hier präferierten N1, N2 und N3 insgesamt die rechte Seite (siehe Abb. 61a, b und c), während N4 die linke Seite präferierte (siehe Abb. 61d). N1, N2 und N4 suchten in einzelnen Sitzungen aber auch die insgesamt nicht präferierte Seite häufiger auf (siehe Abb. 61a, b und d). Eine statistische Analyse wies eine signifikante Seitenpräferenz bei N2, N3 und N4 nach (Chi-Quadrat-Test: N1: $P = 0,317$ ($n = 100$); N2: $P < 0,01$ ($n = 100$); N3: $P = 0$ ($n = 100$); N4: $P < 0,001$ ($n = 100$)).

Bei den Nasen konnte innerhalb der zehn Versuchstage kein Erlernen der Aufgabe nachgewiesen werden. Im Vergleich zu den Experimenten zur Wahrnehmung einer Kármánschen Wirbelstraße (siehe Abschnitt 3.3.5) zeigten die Versuchstiere hier insgesamt auch längere Reaktionszeiten.

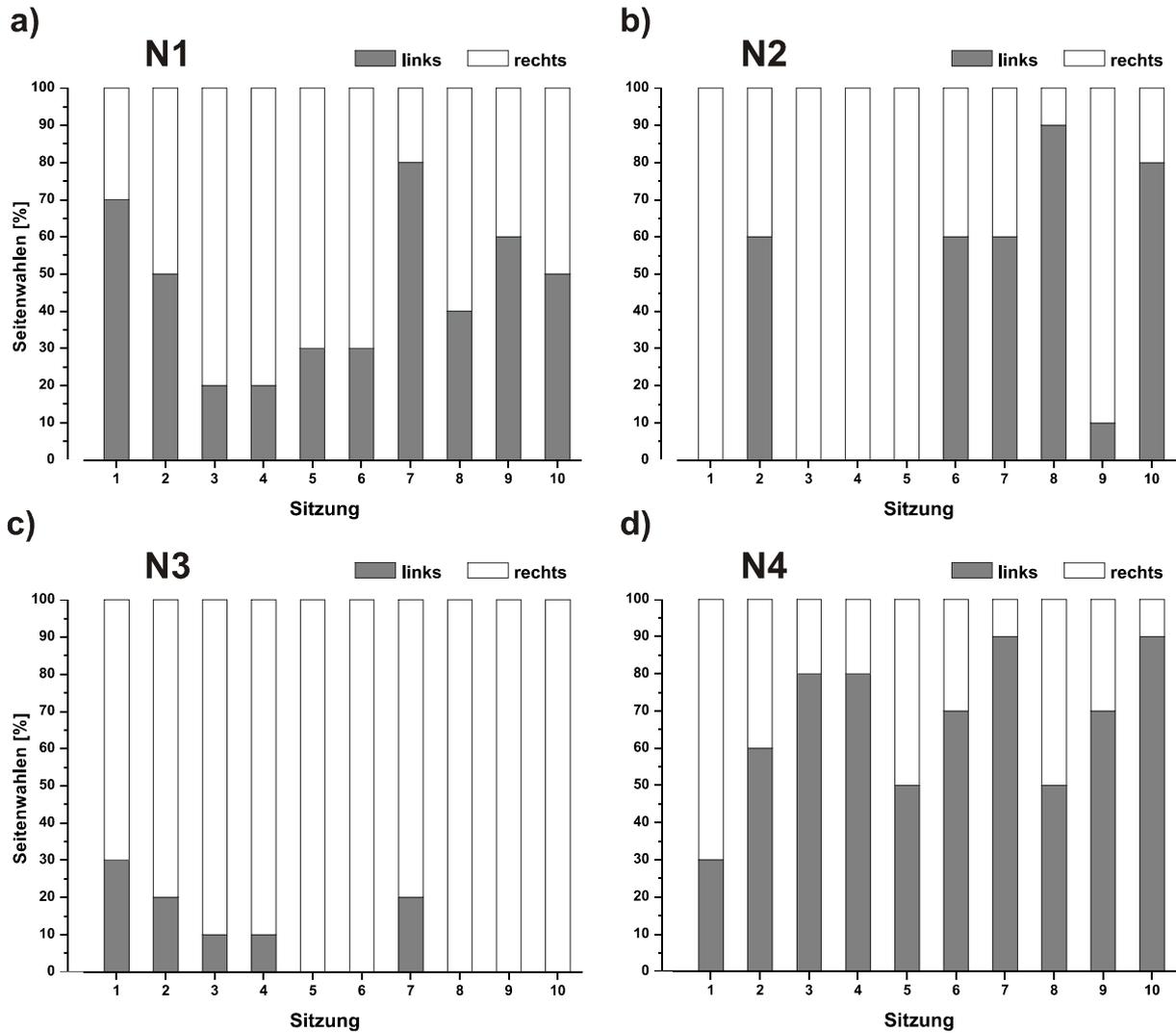


Abbildung 61: Seitenwahlen der Nasen (*C. nasus*) beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße. Dargestellt sind die Anteile der Wahlen für das linke und das rechte Testkompartiment der Versuchstiere N1 (a), N2 (b), N3 (c) und N4 (d) in den einzelnen Trainingssitzungen. Graue Säulen: Anteile der Wahlen für das linke Testkompartiment; weiße Säulen: Anteile der Wahlen für das rechte Testkompartiment. Alle Trials fanden im Hellen statt.

4. Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, ob und wie gut Fische mithilfe von Seitenlinieninformationen komplexe hydrodynamische Stimuli im Fließwasser wahrnehmen können. Hierzu wurden verschiedene strömungsindifferente bzw. rheophile Vertreter der Cypriniden und Salmoniden verwendet. Es wurden Kármánsche Wirbelstraßen verschiedener Wirbelablösefrequenzen (*VSF*) präsentiert und eine fischverursachte Wirbelstraße simuliert, um die Detektion und gegebenenfalls Diskrimination dieser Stimuli mit gezielten Verhaltensreaktionen belegen zu können. Neben dem Ansatz einer klassischen Konditionierung wurde dabei der Ansatz einer operanten Konditionierung im Zwei-Alternativ-Wahlverfahren verfolgt. Zunächst erfolgte eine klassische Konditionierung auf einen visuellen Stimulus (LED (565 nm)) im Stillwasser, um herauszufinden, ob sich die als Versuchstiere gewählten Alande (Goldorfen, *Leuciscus idus*) in diesem Versuchsparadigma konditionieren lassen. Im Erfolgsfall sollte das etablierte Reiz-Reaktions-Schema auf Fließwasserbedingungen übertragen und mit einer Kármánschen Wirbelstraße verknüpft werden. Sowohl die visuelle Konditionierung als auch die anschließende Übertragung des Reiz-Reaktions-Schemas auf Fließwasserbedingungen waren bei dieser Art erfolgreich. Die anschließende Verknüpfung mit einer Kármánschen Wirbelstraße (0,95 bzw. 0,92 Hz *VSF*) war den Versuchstieren nicht möglich. Bei der operanten Konditionierung im Zwei-Alternativ-Wahlverfahren sollten Rotaugen (*Rutilus rutilus*), Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) und Nasen (*Chondrostoma nasus*) das Kompartiment eines Strömungskanals aufsuchen, in welchem eine Wirbelstraße präsentiert wurde. Diese Detektionsaufgabe wurde bei Präsentation Kármánscher Wirbelstraßen (1,02 bzw. 1,33 Hz *VSF*) im sichtbaren Licht von *R. rutilus* und *O. mykiss* erfolgreich absolviert. Unter IR-Beleuchtung (850 nm) ohne visuelle Informationen wurden Kármánsche Wirbelstraßen nur noch von *R. rutilus* detektiert. Eine Diskrimination verschiedener Kármánscher Wirbelstraßen (1,02 und 1,83 Hz *VSF*) unter IR-Beleuchtung fand dagegen nicht mehr statt. Die Detektionsaufgabe mit simulierten fischverursachten Wirbelstraßen (0,66 Hz *VSF*) wurde im sichtbaren Licht nur von *O. mykiss* bewältigt, wogegen dies unter IR-Beleuchtung nicht mehr gelang.

4.1 Visuelle Konditionierung

Die Vorversuche, die eine visuelle Konditionierung und die anschließende Verknüpfung des visuellen Stimulus mit einer Kármánschen Wirbelstraße umfassten, wurden mit Alanden (Goldorfen (*L. idus*)) durchgeführt. Zunächst erfolgte die visuelle Konditionierung im Stillwasser, indem jeweils kurz vor und während der Futtergabe der visuelle Stimulus (LED (565 nm)) präsentiert wurde, welcher überdies räumlich mit der Futterquelle gekoppelt war (siehe Abschnitt 2.2.1). Annäherungen an die leuchtende LED vor der Futtergabe erfolgten erstmalig nach 2-21 und nahezu konstant nach 18-41 Versuchstagen (siehe Abschnitt 3.1, Abb. 12). Bei diesen regelmäßig auftretenden Reaktionen handelte es sich eindeutig um bedingte Reaktionen auf den bedingten Stimulus, was zum einen die Kontrollsitzen (siehe Abschnitt 3.1) und zum anderen das im Lauf der Sitzungen bei allen Versuchstieren aufgetretene Beißen in die LED belegten, da nur in die leuchtende LED gebissen wurde. Insgesamt erscheint der Zeitraum bis zur abgeschlossenen Konditionierung vergleichsweise lang. In einer Studie, in welcher Dorsche (*Gadus morhua*) in einem ähnlichen Versuchsaufbau ebenfalls visuell konditioniert wurden, erfolgte eine um ein Vielfaches erhöhte Aufenthaltswahrscheinlichkeit in der Nähe der Futterquelle bei Präsentation des visuellen Stimulus bereits nach etwa 10 Versuchstagen (Nilsson et al. 2008). Diese offenbar schnellere Konditionierung könnte sowohl auf den stärkeren visuellen Stimulus (Glühbirnen) zurückzuführen sein als auch darauf, dass das Verhalten eines gesamten Fischschwarms (15 Individuen) untersucht wurde und die Reaktionen einzelner Individuen dabei unberücksichtigt blieben. Darüber hinaus könnte die Haltung der Versuchstiere im Schwarm die Motivation durch Futterneid gesteigert und den Lernprozess der einzelnen Individuen beschleunigt haben, da sich Fische bei der Nahrungsaufnahme am Verhalten ihrer Artgenossen orientieren (Ryer und Olla 1991; Baird et al. 1991). In der vorliegenden Studie wurden die Versuchstiere einzeln gehalten, um sie leicht identifizieren zu können und sie bereits an die Isolation während der folgenden Experimente im Strömungskanal zu gewöhnen. Da die hier verwendeten juvenilen *L. idus* in ihrer natürlichen Umwelt gesellig leben (Kottelat und Freyhof 2007), könnte die Isolation das natürliche Verhaltensmuster aber beeinträchtigt haben, was auch erklären könnte, dass einzelne Versuchstiere in einigen Sitzungen selbst auf das

Futter nicht reagierten (siehe Abb. 12), womit sich auch die Konditionierung verzögerte.

Bevor der bedingte visuelle Reiz im Strömungskanal mit der Kármánschen Wirbelstraße verknüpft wurde, wurde zunächst überprüft, ob die bedingte Reaktion auch unter Fließwasserbedingungen stabil gezeigt wurde. Tatsächlich erfolgte fast in jeder Sitzung in 100 % der Trials eine bedingte Reaktion auf das Aufleuchten der LED, während der Anteil der Reaktionen auf das Futter gerade in den ersten Sitzungen oft geringer war (siehe Abb. 13). Dies lag vermutlich daran, dass keine Auffangvorrichtung für das Futter existierte und dieses somit vor dem Abdriften schnell wahrgenommen und aus der Strömung gefangen werden musste, was den gegenüber Fließwasserbedingungen naiven *L. idus*, offenbar schwer fiel.

Nach erfolgreicher Übertragung des visuellen Reiz-Reaktions-Schemas in den Strömungskanal erfolgte nun die Verknüpfung mit der Kármánschen Wirbelstraße.

4.2 Verknüpfung einer Kármánschen Wirbelstraße mit einem visuellen Stimulus

Diese Versuchsreihe wurde mit den zuvor visuell konditionierten Versuchstieren (*L. idus*) durchgeführt. Im ersten Ansatz sollte im Rahmen einer weiteren klassischen Konditionierung eine Kármánsche Wirbelstraße mit dem visuellen Reiz (LED (565 nm)) verknüpft werden. Dies sollte dazu führen, dass die bedingte Reaktion schließlich durch die alleinige Präsentation der Wirbelstraße ausgelöst wird und somit deren Wahrnehmung nachweist. Zum Vergleich wurde mit einem naiven *L. idus* (G6) getestet, ob sich die Fische auch ohne visuellen Stimulus direkt auf die Wirbelstraße konditionieren lassen.

Die Reaktionen der Versuchstiere G2-G5 erwiesen sich insgesamt als unabhängig vom jeweils präsentierten hydrodynamischen Stimulus (siehe Abschnitt 3.2.2, Abb. 17). Die bedingte Reaktion, das in der vorhergegangenen klassischen Konditionierung aufgetretene Beißen in die LED, konnte in dieser Ausprägung nicht auf den hydrodynamischen Stimulus übertragen werden. Wahrscheinlich diente das Aufleuchten der LED nicht nur als bedingter Reiz, sondern die leuchtende LED wirkte selbst als sekundäre Verstärkung mit eigenem Motivationswert (Angermeier 1972), welche erst das Beißen auslöste.

Eine Annäherung an die LED und die direkt daneben platzierte Futterquelle (siehe Abschnitt 2.2.1) fand aber auch statt, wenn die LED nicht leuchtete, möglicherweise aufgrund einer reinen Futterkonditionierung. Die Häufigkeit, mit der die LED aufgesucht wurde, variierte in den einzelnen Sitzungen. Dabei hatte teilweise auch das Objekt einen Einfluss auf die Häufigkeit der Annäherungen an die LED. Denn diese nahm in den Kontrollsitzen ohne Objekt bei G3 und G5 ab (siehe Abb. 17), obwohl den Versuchstieren alle anderen Informationen, auch die akustischen Reize, die durch den Getriebemotor erzeugt wurden, weiterhin zur Verfügung standen. Die *F+* Trials (fiktive Reizpräsentationen während der Rotation des Objektes) gaben Aufschluss darüber, ob der Bewegungszustand des Objektes (Rotation oder Stillstand) die Reaktionen der Versuchstiere beeinflusste. Die Reaktionsraten der einzelnen Versuchstiere waren während der Rotation des Objektes in den *F+* Trials meist sogar signifikant höher als bei stationärem Objekt in den *S+* und *S-* Trials (siehe Abschnitt 3.2.2). Somit erzeugte die Rotationsbewegung des Objektes möglicherweise den entscheidenden Reiz, der zu insgesamt erhöhten Reaktionsraten bei Anwesenheit des Objektes führte. Dieser Reiz könnte ein visueller oder hydrodynamischer Reiz gewesen sein. Zumindest bei stationärem Objekt wurden aber wohl keine hydrodynamischen Informationen genutzt. Denn die Reaktionsraten in *S+* Trials, in welchen die Wirbelstraße zusammen mit dem bedingten Reiz präsentiert wurde und gegebenenfalls eine Futterbelohnung erfolgte, unterschieden sich nicht von denjenigen in *S-* Trials, in welchen weder eine Wirbelstraße noch ein bedingter Reiz präsentiert wurde und keine Futtergabe erfolgte (siehe Abschnitt 3.2.2, Abb. 17). Somit blieb der Einfluss der hydrodynamischen Stimuli auf das Verhalten der Versuchstiere (*L. idus*) G2-G5 unklar.

Versuchstier G6, das direkt auf die Wirbelstraße konditioniert werden sollte, reagierte ab dem 4. Versuchstag immer auf die Futtergabe, zeigte aber während der Trials nur vom 6. bis zum 14. Versuchstag verstärkt Annäherungen an die Futterquelle vor der Futtergabe. Die Reaktionsraten in *S+*, *S-* und *F+* Trials unterschieden sich dabei aber nicht voneinander (siehe Abschnitt 3.2.2) und waren generell niedriger als diejenigen der zuvor visuell konditionierten Versuchstiere (siehe Abb. 17). Nach dem 14. Versuchstag erfolgte in zwei Sitzungen jeweils noch eine einzelne Reaktion. Ansonsten reagierte G6 nur noch auf das Futter, so dass davon auszugehen war, dass eine klassische Konditionierung auf die Wirbelstraße nicht möglich war.

Der zweite Ansatz der Vorversuche stellte eine operante Konditionierung mit zwei LEDs als mögliche Ziele der bedingten Reaktion dar, um im Zwei-Alternativ-Wahlverfahren die unterschiedlichen hydrodynamischen Stimuli (S+ und S-) anzuzeigen. Da diese Experimente unter IR-Beleuchtung (850 nm) stattfanden, standen den Versuchstieren vor dem Aufleuchten der LEDs keine visuellen Informationen zur Verfügung. Das Wahlverhalten der Versuchstiere war zufällig (siehe Abschnitt 3.2.2, Abb. 18), so dass mit diesem Ansatz keine Wahrnehmung der Wirbelstraße nachgewiesen werden konnte.

In der ersten Phase des dritten Versuchsansatzes sollte daher wie im ersten Versuchsansatz eine klassische Konditionierung auf die Wirbelstraße erfolgen. Diese wurde stets vor der Futtergabe präsentiert, während die LED nun dauerhaft leuchtete und nicht mehr als bedingter Reiz wirkte. Während der Präsentation der Wirbelstraße erfolgten hier vor der Futtergabe nur in einigen Sitzungen Reaktionen (Annäherungen an die Belohnungskammer (siehe Abschnitt 2.2.1)), was auch auf eine Futterkonditionierung zurückgeführt werden könnte (siehe Abschnitt 3.2.2, Abb. 19). Obwohl die Experimente im sichtbaren Licht stattfanden und den Versuchstieren dadurch auch visuelle Informationen zur Verfügung standen, warteten diese die Futtergabe in den meisten Fällen einfach ab.

In der zweiten Phase dieses Versuchsansatzes ging der Futtergabe wieder das Aufleuchten der LED als bedingter Reiz voraus. Die Experimente fanden unter IR-Beleuchtung (850 nm) statt, so dass vor dem Aufleuchten der LED keine visuellen Informationen zur Verfügung standen. Hier wurden anfänglich während der Präsentation der Wirbelstraße vereinzelte Reaktionen vor dem Aufleuchten der LED beobachtet, nach der 6. Sitzung aber keine mehr (siehe Abschnitt 3.2.2, Abb. 20). Die Versuchstiere warteten also den bedingten Reiz ab, so dass dieser Versuchsansatz schließlich aufgegeben werden musste.

Somit könnten zwar in der ersten und vereinzelt auch in der zweiten Phase dieses Versuchsansatzes Reaktionen auf einen durch das Drehen des Objektes erzeugten Reiz bzw. die Wirbelstraße stattgefunden haben. Diese Reize waren aber offensichtlich schwächer als der visuelle Stimulus, der durch die aufleuchtende LED erzeugt wurde, was wiederum die zweite Phase verdeutlicht, in welcher die LED

wieder als bedingter Reiz diene, auf welchen die Versuchstiere nahezu ausschließlich reagierten.

Insgesamt war es im Rahmen dieser Vorversuche weder möglich, die bedingte Reaktion der Alande (*L. idus*) auf einen bedingten visuellen Reiz (LED (565 nm)) auf eine Wirbelstraße zu übertragen noch eines der Versuchstiere (Kontrolltier G6, siehe Abschnitt 3.2.2, 1. Versuchsansatz) direkt auf die Wirbelstraße zu konditionieren. Da alle Versuchstiere (außer G6) zuvor ohne gleichzeitige Präsentation eines hydrodynamischen Stimulus auf das Aufleuchten der LED konditioniert worden waren, war die Aufmerksamkeit wahrscheinlich auf visuelle Reize gerichtet. Daher wurde der hydrodynamische Stimulus, der eine andere sensorische Modalität ansprach, möglicherweise ignoriert. Darüber hinaus war vermutlich auch die räumliche Trennung zwischen dem Objekt als Quelle des hydrodynamischen Stimulus und der Futterquelle, welche stattdessen mit der LED als Quelle des visuellen Stimulus gekoppelt war, problematisch. Zudem waren die Versuchstiere gerade in den Experimenten unter IR-Beleuchtung auf das Licht der LED angewiesen, um sich zu orientieren und die Futterquelle zu finden. Im Gegensatz dazu bestand keine direkte räumliche Verbindung zwischen der Wirbelstraße und dem Futter, was zu einer geringen Motivation der Versuchstiere, überhaupt auf die Wirbelstraße zu reagieren, geführt haben könnte. Insgesamt gab es im Verhalten der Versuchstiere keine Anzeichen dafür, dass die Wirbelstraße als relevanter Reiz erkannt worden war, auf welchen reagiert werden musste. Aufgrund dieser Überlegungen konnte aber auch nicht ausgeschlossen werden, dass die Wirbelstraße dennoch wahrgenommen wurde. Daher wurde das Versuchsparadigma im Nachfolgenden auf ein Zwei-Alternativ-Wahlverfahren umgestellt, bei welchem die oben aufgeführten Gründe, nicht auf die Wirbelstraße zu reagieren, ausgeschlossen werden konnten.

4.3 Zwei-Alternativ-Wahlverfahren zur Wahrnehmung Kármánscher Wirbelstraßen und simulierter fischverursachter Wirbelstraßen

In diesem veränderten Versuchsparadigma wurden die hydrodynamischen Stimuli, Kármánsche und simulierte fischverursachte Wirbelstraßen, nicht mit einem visuellen Stimulus verknüpft. Offenbar waren für das erfolgreiche Lernen der Detektionsaufgabe aber visuelle Informationen erforderlich, was der Verlauf der Lernkurven bei *L. idus* erkennen lässt, welche sich direkt nach der Habituation bereits im Dunkeln für ein Testkompartiment entscheiden mussten (siehe Abschnitt 3.3.2, Abb. 30). Hier war in über 40 Sitzungen kein Lernerfolg erkennbar, weswegen den folgenden Testsitzungen Trainingssitzungen vorangestellt wurden, in denen sich die Versuchstiere im Hellen entscheiden mussten. Somit waren die Objekte in den Trials der Trainingssitzungen für die Versuchstiere sichtbar, wengleich diese transparent waren und bei Stillstand vermutlich keinen relevanten visuellen Reiz lieferten. Dies sollte den Versuchstieren aber einen einfacheren Einstieg in das Versuchsparadigma mithilfe visueller Informationen ermöglichen. Die Futterquellen befanden sich direkt unterhalb der Objekte, mit welchen die Wirbelstraßen erzeugt wurden, und waren somit räumlich mit den Reizquellen gekoppelt. Damit wurde auch erreicht, dass sich die Mückenlarven nach dem Ausstoß durch die Futterporen (siehe Abschnitt 2.3.1, Abb. 9) direkt in der Wirbelstraße befanden und aus dieser heraus gefangen werden mussten, so dass die Versuchstiere eine Verbindung zwischen Wirbelstraße und Futter aufbauen konnten.

Tatsächlich erreichten in den Trainingssitzungen, in denen Kármánsche Wirbelstraßen präsentiert wurden, insgesamt sieben von acht erfolgreich eingewöhnten Rotaugen (*R. rutilus*, siehe Abschnitt 3.3.3) und vier von acht erfolgreich eingewöhnten Regenbogenforellen (*O. mykiss*, siehe Abschnitt 3.3.4) das Lernkriterium von mindestens 75 % bzw. 80 % Richtigwahlen in drei aufeinanderfolgenden Sitzungen (siehe Abschnitt 2.3.3). Wurde das Lernkriterium erreicht, war davon auszugehen, dass das Testkompartiment, in welchem die Wirbelstraße jeweils präsentiert wurde, gezielt aufgesucht wurde. Die Lernkurven verliefen bei beiden Fischarten ähnlich, was auf ein ähnliches Lernvermögen und ähnliche Antwortstrategien hinweist. Bei *R. rutilus* wurde das

Lernkriterium erstmalig innerhalb von 14 (R4) bis 25 (R9) Versuchstagen und bei *O. mykiss* innerhalb von 19 (F6 und F7) bis 29 (F9) Versuchstagen erreicht. Diesem Verhalten bzw. Lernerfolg könnten sich auch in der Natur ähnelnde Verhaltensmuster beider Fischarten zugrunde liegen, bei denen sich die Fische in der Strömung positionieren, um auf driftende Nahrung zu warten. Von den vier an 13 Versuchstagen getesteten Nasen (*C. nasus*, siehe Abschnitt 3.3.5) konnte kein Versuchstier das Lernkriterium erreichen.

In den auf die Trainingssitzungen folgenden Testsitzungen ohne visuelle Informationen erreichten zwei *R. rutilus* das Lernkriterium innerhalb von 17 (R2) bzw. 11 (R4) Versuchstagen erneut (siehe Abschnitt 3.3.3), wovon aber nur ein Individuum (R4) die Bewältigung dieser Aufgabe in mehreren Versuchsserien wiederholen konnte. Die Diskrimination zweier verschiedener Wirbelstraßen wurde dagegen nicht bewältigt (siehe Abschnitt 3.3.3). Bei *O. mykiss* wurde in den Testsitzungen bereits die Detektionsaufgabe nicht bewältigt (siehe Abschnitt 3.3.4).

In den Trainingssitzungen, in denen simulierte fischverursachte Wirbelstraßen präsentiert wurden, erreichten alle getesteten Individuen von *O. mykiss* das Lernkriterium (siehe Abschnitt 3.4.3) innerhalb von sechs (F9) bis acht (F7) Versuchstagen, während es von *R. rutilus* und *C. nasus* nicht erreicht wurde (siehe Abschnitt 3.4.2 bzw. 3.4.4).

In den folgenden Testsitzungen mit simulierten fischverursachten Wirbelstraßen erreichte keines der Versuchstiere (*O. mykiss*) das Lernkriterium (siehe Abschnitt 3.4.3).

Genaueren Aufschluss über das Antwortverhalten in diesem Versuchsparadigma sollten die Reaktionszeiten und die Seitenwahlen sowie das Verhalten in den Sham-Trials geben.

Die Reaktionszeiten lieferten einen Hinweis, welche Sinnesmodalität die Fische für die Entscheidung genutzt haben könnten, da die Wirbelstraßen erst 3 s bzw. 1,5 s, nachdem das Objekt gedreht worden war, an der Eingangslinie der Kompartimente ankamen (siehe Abschnitt 2.3.4). Dieser Zeitpunkt wurde als Nullpunkt der Reaktionszeit angenommen, da die Fische die Entscheidung nur dann anhand einer Wahrnehmung der Wirbelstraßen treffen konnten, wenn diese die Eingangslinie zuvor überquert hatte. War dies nicht der Fall, nahmen die Reaktionszeiten negative Werte an. Bei negativen Reaktionszeiten im Hellen nutzten die Fische entweder ausschließlich visuelle Informationen, um ein Kompartiment gezielt aufzusuchen,

oder sie schwammen ungezielt und damit zufällig in ein Kompartiment, wobei die Drehbewegung des Objektes allein als Startsignal gewirkt hätte. Im Dunkeln waren negative Reaktionszeiten ebenfalls ein Anzeichen für eine zufällige Wahl, wobei das Ausschalten des sichtbaren Lichtes kurz vor dem Drehen des Objektes den Fischen ein Startsignal geliefert hätte. Im Hellen lagen die mittleren Reaktionszeiten bei allen Fischarten meist im positiven Bereich. Ausgehend von Werten bis zu über einer Minute verringerten sich die Reaktionszeiten im Laufe der Trainingssitzungen in der Regel auf Werte zwischen 0 und 5 s (siehe z.B. Abb. 38 und Abb. 45), was darauf zurückzuführen war, dass die Versuchstiere auch nach abgeschlossener Eingewöhnung noch lernen mussten, gezielt in die Kompartimente zu schwimmen, um Futter zu erhalten. Da die Reaktionszeiten aber auch bei späteren Trainingssitzungen noch überwiegend positive Werte hatten, war eine Wahrnehmung der hydrodynamischen Stimuli wahrscheinlich, wobei zusätzlich auch visuelle Informationen zur Verfügung standen. Nur bei einem Individuum von *O. mykiss* (F2) traten im Hellen bei Verwendung der nicht transparenten PVC-Objekte negative mittlere Reaktionszeiten auf (siehe Abb. 45). Diese Objekte sollten denjenigen Versuchstieren, die in dieser Versuchsserie zuvor in 30 Trainingssitzungen das Lernkriterium nicht erreicht hatten, stärkere visuelle Reize bieten, um das Erlernen dieser Aufgabe zu erleichtern. Anhand der Reaktionszeiten lässt sich vermuten, dass sich Versuchstier F2 tatsächlich visuell orientiert hat, wenngleich das Lernkriterium nicht erreicht wurde. Im Dunkeln traten negative Reaktionszeiten bei drei Individuen von *R. rutilus*, (R1, R6 und R7) verstärkt auf (siehe Abb. 32, 34, 36 und 41), was aufgrund des Fehlens visueller und hydrodynamischer Informationen ein Anzeichen für eine zufällige Wahl war.

Eine Betrachtung der Seitenwahlen lässt erkennen, dass bei den meisten Versuchstieren aller untersuchten Arten offenbar eine dauerhafte individuelle Seitenpräferenz bestand, wobei die Seitenpräferenzen zwischen einzelnen Sitzungen auch wechseln konnten (siehe z.B. Abb. 33). Nur bei wenigen Versuchstieren wechselte, teilweise durch Gegenpräsentationen (siehe Abschnitt 2.3.3) bedingt, die Seitenpräferenz dauerhaft zwischen verschiedenen Versuchsbedingungen oder Versuchsserien (siehe R1, Abb. 33; R6 und R7, Abb. 39 und 42; F6, Abb. 46 und 48; N1, N2 und N3, Abb. 52 und 61). Insgesamt wurde von *R. rutilus* und *O. mykiss* mehrheitlich die rechte Seite bevorzugt, von *L. idus* und *C. nasus* dagegen die linke Seite, wobei hier wesentlich

weniger Individuen getestet wurden. Ein Grund für die Seitenpräferenzen könnte die unterschiedliche Helligkeit der linken und rechten Wand des Strömungskanals gewesen sein. Denn die linke Kanalwand erschien durch die seitlich platzierte Platte aus Milch-Acrylglas, die das Licht der Glühbirne streuen sollte, hell (siehe Abschnitt 2.2.1), während die rechte Kanalwand dunkel erschien, da sie nicht abgedeckt war, um den Testbereich mit der seitlich platzierten Kamera filmen zu können. Ein seitlicher Blickwinkel war für den Experimentator erforderlich, um die Futtergabe kontrollieren zu können. Da aber teilweise die linke Seite und teilweise die rechte Seite präferiert wurde, bleibt unklar, ob die Fische in dieser experimentellen Situation generell eine helle oder eine dunkle Fläche bevorzugten. Den Seitenpräferenzen könnte auch eine Lateralität des Seitenliniensystems zugrunde gelegen haben, welche bei blinden Höhlenfischen (*Astyanax fasciatus*) nachgewiesen wurde (Burt de Perera und Braithwaite 2005). Hier wurden neue Objekte bevorzugt mit der rechten Körperseite angeschwommen und die hydrodynamischen Informationen über dieses Objekt demzufolge verstärkt mit dem Seitenliniensystem der rechten Körperseite aufgenommen. Diese Beobachtung könnte auf eine Dominanz der linken Hirnhemisphäre bei der Verarbeitung von Seitenlinienreizen hinweisen, da die meisten Nervenfasern, welche die Seitenlinieninformationen vom Hirnstamm in die höheren Verarbeitungszentren im Mittelhirn leiten, zur kontralateralen Hemisphäre projizieren (Bleckmann 1994). Dem widerspricht, dass gerade Versuchstier R4 (*R. rutilus*), welches die besten Leistungen zeigte, meistens die linke Seite präferierte (siehe Abb. 33, 35, 37 und 42). Die Seitenpräferenzen waren vermutlich bei einigen Versuchstieren der Grund dafür, dass eine Aufgabe nicht gelernt wurde, stellten aber für andere Versuchstiere eine alternative Antwortstrategie dar, wenn die Aufgabe nicht bewältigt wurde. Denn zeigte ein Versuchstier eine ausgeprägte Seitenpräferenz oder gar eine Seitenstetigkeit, wurde es im Durchschnitt in jedem zweiten Trial belohnt, da der Anteil der Richtigwahlen bei etwa 50 % bzw. genau 50 % lag, wodurch eine gewisse Futtermenge garantiert war.

Die Sham Trials in der 2., 3. und 4. Versuchsserie (siehe Abschnitt 3.3.3 und 3.3.4) dienten durch das Fehlen der Wirbelstraße (siehe Abschnitt 2.3.3) einer Kontrolle, ob die Versuchstiere diese überhaupt wahrnahmen. Erkennbar wäre dies an gegenüber den regulären Trials veränderten Anteilen der Richtigwahlen, Reaktionszeiten und

Seitenwahlen gewesen. Alle diese Parameter waren bei R4 (*R. rutilus*) in den Sham Trials der 2. Versuchsserie (siehe Abschnitt 3.3.3) tatsächlich verändert.

Während alle registrierten Antworten in den regulären Trials richtig waren, wurden in den Sham Trials insgesamt zwei richtige und drei falsche Antworten registriert (siehe Abb. 34). Außerdem war in den Sham Trials die mittlere Reaktionszeit mit Ausnahme einer Sitzung immer länger als in den regulären Trials (siehe Abb. 34) und es trat eine Seitenstetigkeit auf, während die Seitenwahl in den regulären Trials ausgeglichen war (siehe Abb. 35). Alle diese Unterschiede lagen bei den beiden anderen Versuchstieren, die in dieser Versuchsserie getestet wurden, nicht vor, weil diese die Wirbelstraße bei ihren Entscheidungen offenbar nicht berücksichtigten, was auch die Anteile der Richtigwahlen nahelegen (siehe Abb. 34). R4 dagegen wartete in den Sham Trials wahrscheinlich zunächst auf die Wirbelstraße, weswegen die Reaktionszeiten erhöht waren, und griff schließlich aufgrund der ausgebliebenen hydrodynamischen Informationen auf eine Seitenstetigkeit als Antwortstrategie zurück. In der 3. Versuchsserie (siehe Abschnitt 3.3.3) traten bei keinem der Versuchstiere durchgängig Unterschiede zwischen regulären Trials und Sham Trials auf. Lediglich die Seitenpräferenzen waren bei allen Versuchstieren in den Sham Trials weniger ausgeprägt (siehe Abb. 37). Da die Anzahl der Richtigwahlen in regulären Trials wie in Sham Trials statistisch nicht vom Zufall abwich, war davon auszugehen, dass keine Diskrimination der Wirbelstraßen stattfand. In der 4. Versuchsserie (siehe Abschnitt 3.3.3 und 3.3.4) dagegen war die Gesamtanzahl der Richtigwahlen bei R4 und R7 in den regulären Trials statistisch signifikant größer als bei einer Zufallswahl, während dies bei den Sham Trials nicht der Fall war. Außerdem war die mittlere Reaktionszeit bei beiden Versuchstieren in den Sham Trials meist länger als in den regulären Trials (siehe Abb. 41). Daher könnte bei beiden Versuchstieren eine Wahrnehmung der Wirbelstraße vorgelegen haben.

Wenn also eine Wahrnehmung der Wirbelstraßen in diesem Versuchsparadigma grundsätzlich möglich war, stellt sich die Frage, warum die Versuchstiere insgesamt keine stabilen Leistungen zeigten.

Insbesondere der Übergang von Trainings- zu Testsitzungen, einhergehend mit einer Umstellung der Beleuchtung in den Trials von sichtbarem Licht auf Licht im IR-Bereich, führte bei den Versuchstieren zu einem Einbruch der Leistungen und einem verstärkten Auftreten von Seitenpräferenzen, was den großen Einfluss der Beleuchtungsart deutlich macht. Dies ist aber auch kein eindeutiger Beweis dafür,

dass die Aufgabe in den Trainingssitzungen ausschließlich mithilfe visueller Informationen gelöst wurde. Denn wie oben aufgeführt, lieferten die stationären Objekte senkrecht zur Strömungsrichtung aufgrund der unterschiedlichen Brechungszahlen von Wasser ($n = 1,33$) und Acrylglas ($n = 1,49$) (Stöcker 2007) zwar einen visuellen Reiz, dieser war aber vermutlich nicht besonders ausgeprägt. Da vor den Trials kein gesondertes Startsignal gegeben wurde, welches die Aufmerksamkeit der Versuchstiere auf die Ausrichtung des Objektes gerichtet hätte, wurde diese Bewegung als auffälliger visueller Hinweis wahrscheinlich auch nicht immer bemerkt. Gegen die ausschließliche Nutzung visueller Hinweise sprechen außerdem der geringe Effekt des Einsatzes der nicht transparenten Objekte bei *O. mykiss* (siehe Abschnitt 3.3.4, Abb. 45) und die relativ geringen Anteile der Richtigwahlen von *R. rutilus* bei der Detektionsaufgabe mit simulierten fischverursachten Wirbelstraßen (siehe Abschnitt 3.4.2, Abb. 56), obwohl beide Individuen die Detektionsaufgabe mit Kármánschen Wirbelstraßen beherrschten. Denn nicht transparente bzw. oszillierende Objekte boten zweifellos stärkere visuelle Reize als transparente bzw. stationäre Objekte.

Somit wurden wahrscheinlich auch hydrodynamische Informationen dazu genutzt, das richtige Testkompartiment auszuwählen, denn die beiden Testkompartimente unterschieden sich von Trial zu Trial nur durch die unterschiedlichen Ausrichtungen der Objekte und damit der einseitigen Ausprägung einer Wirbelstraße. Wenn sich die Fische innerhalb der Wirbelstraße befanden, wurden sie möglicherweise passiv bewegt, so dass die Wirbelstraße nicht nur durch das Seitenliniensystem, sondern auch durch das Innenohr oder Propriozeptoren wahrgenommen worden sein kann. Propriozeptoren nehmen die Lage einzelner Körperteile zueinander wahr. Fische sind allerdings aufgrund der geringen Bedeutung der Schwerkraft im Wasser und der bewegungsdämpfenden Eigenschaften des Mediums Wasser in viel geringerem Maße mit Propriozeptoren ausgestattet als terrestrische Vertebraten (Bone und Moore 2008). Daher erscheint Propriozeption als entscheidende Sinnesmodalität unwahrscheinlich, zumal die Auslenkung einzelner Körperteile zueinander durch die Wirbelstraße vermutlich ohnehin von den Schwimmbewegungen überlagert worden wäre. Demgegenüber bietet das Innenohr mit dem Gehör und dem Gleichgewichtssinn zwei Sinnesmodalitäten, durch welche durch die Objekte erzeugte Geräusche bzw. hydrodynamische Stimuli wahrgenommen worden sein könnten. Denn das an den Objekten vorbeiströmende Wasser erzeugte je nach

deren Ausrichtung möglicherweise unterschiedliche Geräusche. Doch diese wurden wahrscheinlich von den Geräuschen des permanent rotierenden Propellers und durch die über Schläuche übertragenen Geräusche der Filterpumpe maskiert. Der Gleichgewichtssinn könnte dagegen tatsächlich einen Beitrag zur Wahrnehmung der Wirbelstraße geleistet haben, da teilweise beobachtet werden konnte, dass die Schwimmbewegung der Fische in der Wirbelstraße seitlich ausgelenkt wurde, was einen adäquaten Reiz für das Vestibularsystem lieferte.

Über diese physikalischen Reize hinaus können schließlich auch olfaktorische Reize die Reaktionen der Fische beeinflusst haben. Denn die Futterquellen waren direkt unterhalb der Objekte positioniert, wodurch die Wirbelstraße stets zusammen mit durch im Wasser gelöste Duftstoffe der Mückenlarven wahrgenommen wurde. Eine Studie mit Glatthaien (*Mustelus canis*) zeigte einen Zusammenhang von Wirbelstrukturen und darin gelösten Duftstoffen, welche erst in Kombination den optimalen Stimulus und die größte Motivation bei der Futtersuche lieferten (Gardiner und Atema 2007). Hier wurde durch Ausschaltversuche aber vor allem auch die Bedeutung des Seitenliniensystems bei der Futtersuche bzw. dem Auffinden von Geruchsquellen nachgewiesen, was ebenfalls dafür spricht, dass auch in der vorliegenden Studie Seitenlinieninformationen einen Beitrag geleistet haben. Wenn also nicht nur visuelle Informationen, sondern auch Seitenlinieninformationen eine entscheidende Rolle bei der Bewältigung der Detektionsaufgabe gespielt haben, bleibt unklar, warum die Leistung der Versuchstiere im Dunkeln abfiel und nur ein Individuum von *R. rutilus* (R4) die Aufgabe wieder erlernte und wiederholt bewältigte. In den Testsitzungen führte die plötzliche Dunkelheit in den Trials möglicherweise zu einer kurzfristigen Orientierungslosigkeit oder Unsicherheit, weshalb meist auch die Reaktionszeiten zunahmen, wobei dies nur vorübergehend und nicht bei jedem Individuum der Fall war. Aber auch eine generelle Verminderung der Aktivität in der Dunkelheit und damit einhergehend geringere Motivation, auf Futtersuche zu gehen, ist denkbar. Allerdings herrschte auch bei der Beleuchtung mit sichtbarem Licht mit 15 Lux eine eher geringe Helligkeit (siehe Abschnitt 2.2.1) und es war nur während der Trials kurzzeitig dunkel. Daher ist es möglich, dass die hydrodynamischen Stimuli nicht immer deutlich genug ausgeprägt waren oder die Fische diese einfach nicht wahrnehmen konnten bzw. nur in Kombination mit visuellen Informationen nutzen konnten.

4.4 Ausbreitung und Wahrnehmbarkeit der hydrodynamischen Stimuli über das Seitenliniensystem

Durch die Visualisierungen und PIV-Analysen der hydrodynamischen Stimuli konnte gezeigt werden, dass die gewünschten und vorab charakterisierten Wirbelstraßen (siehe Abschnitt 2.2.2, 2.3.2 und 2.4.2) tatsächlich in vergleichbarer Ausprägung erzeugt wurden (siehe Abschnitt 3.2.1, 3.3.1 und 3.4.1). Mit Tusche visualisierte Wirbelstraßen waren bei den Experimenten im Zwei-Alternativ-Wahlverfahren meist nur in den Testkompartimenten deutlich sichtbar und ihre Wirbelstruktur hinter dem Kompartiment meist schon aufgelöst (siehe Abschnitt 3.2.1 und 3.3.1, Abb. 21, 24, 27 und 53). Dies wurde auf eine allmähliche Verteilung der Tuschepartikel im Wasser zurückgeführt. Die Visualisierung der in den Vorversuchen erzeugten Wirbelstraße zeigte stabile Wirbelstrukturen, die erst im hinteren Testbereich des Strömungskanals zerfielen (siehe Abb. 14). Dies könnte dadurch erklärt werden, dass die Wirbelstraße sich hier besser ausbreiten konnte als in den Testkompartimenten, in welchen der Zerfall der Wirbelstraße durch das Anstoßen der einzelnen Wirbel an Kanal- und Trennwand vermutlich begünstigt wurde. In der Particle Image Velocimetry (PIV) wurden die Wasserbewegungen durch die im Wasser gelösten Tracerpartikel exakt wiedergegeben (siehe Abschnitt 2.5). Durch die Analyse der Vektorgrafiken der PIV wurde ein Zerfall der Wirbelstraßen über die zurückgelegte Strecke bestätigt, welcher sich durch die Abschwächung des Signals in der Autokorrelation abzeichnete (siehe Abb. 22, 23, 25, 26, 28, 29, 54 und 55). Somit konnte gezeigt werden, dass die hydrodynamischen Reize, welche die Fische im Startbereich erreichten, möglicherweise nicht so deutlich waren, dass sie zweifelsfrei vom Seitenliniensystem wahrgenommen werden konnten. Andererseits handelt es sich beim Seitenliniensystem wie eingangs beschrieben um ein sehr empfindliches Sinnessystem, dessen Detektionsschwelle bei Oberflächenwellen bei nur $0,01 \mu\text{m}$ Auslenkung der Wassermoleküle (Bleckmann 1980) liegt und welches bei der Frequenzdiskrimination von Oberflächenwellen eine Weber Fraktion von 0,1 erreicht (Bleckmann et al. 1981, siehe Abschnitt 1.2). Bei den hier beschriebenen Experimenten betragen die Differenzen von V_y (siehe Abschnitt 3.2.1) bei unterschiedlicher Objektausrichtung auch hinter den Testkompartimenten noch mehrere mm bis mehrere cm pro Sekunde (siehe Abb. 22, 23, 25, 26, 28, 29, 54 und 55). Diese Geschwindigkeiten liegen damit in der Größenordnung der periodisch

wiederkehrenden Geschwindigkeitsdifferenzen, die in einer Studie mit Goldfischen (*Carassius auratus auratus*) in einer Kármánschen Wirbelstraße auftraten und laut elektrophysiologischer Untersuchung vom Seitenliniensystem wahrgenommen wurden (Chagnaud et al. 2007, siehe Abschnitt 1.3). Außerdem mussten die Fische beim Zwei-Alternativ-Wahlverfahren ohnehin näher an das Objekt heranschwimmen, um eine Entscheidung zu treffen. Als Entscheidung wurde bei Verwendung der langen Trennwand (siehe Abb. 21 und 24) eine Überquerung der Entscheidungslinie mit dem gesamten Körper gewertet. Bei Verwendung der kurzen Trennwand (siehe Abb. 27 und 53) wurde eine Überquerung der Entscheidungslinie mit der Schnauzenspitze (siehe Abschnitt 2.3.3) als Entscheidung gewertet. Dies entsprach einem Abstand von etwa 25 bzw. 15 cm zwischen Objekt und Fisch, so dass sich die Fische, deren durchschnittliche TL 10 cm betrug (siehe Abschnitt 2.1.1), dem Objekt bis auf etwa 1,5 bis 2,5 Körperlängen nähern konnten, ohne sich entscheiden zu müssen. Dieser Abstand entsprach überdies dem Bereich hinter einem Halbzylinder, in dem Forellen die Kármán Gangart zeigten (Liao et al. 2003a), welche auch durch das Seitenliniensystem beeinflusst wird (Liao 2006). Somit sollte die Wahrnehmbarkeit der hydrodynamischen Reize grundsätzlich möglich gewesen sein, bevor eine Entscheidung getroffen werden musste, wobei natürlich unklar ist, wann sich die Fische tatsächlich entschieden haben.

Doch im Gegensatz zu den oben genannten elektrophysiologischen Experimenten waren die Fische in der vorliegenden Studie freischwimmend, was die Wahrnehmung hydrodynamischer Reize beeinträchtigt haben könnte. Bei einer Untersuchung an Zebrafischlarven (*Danio rerio*) war die Wahrscheinlichkeit, dass eine Fluchtreaktion auf einen Wasserstrom erfolgte, der dem Ansaugen durch einen Raubfisch ähnelte, bei schwimmenden Individuen nur halb so groß wie bei bewegungslosen Individuen (Feitl et al. 2010). In einer Studie mit blinden Höhlenfischen (*Astyanax fasciatus*) erhöhte sich unabhängig von der Schwimmgeschwindigkeit die Rate der Kollisionen mit der Wand von 11 % bei Gleitschwimmen auf 73 %, wenn die Fische Schwanzschlagbewegungen zeigten (Windsor et al. 2008).

Daher scheint die Wahrnehmung hydrodynamischer Reize durch das Seitenliniensystem der Fische auch immer abhängig vom Bewegungszustand zu sein, dessen Auswirkungen in Verhaltensuntersuchungen mit freischwimmenden Versuchstieren schwer zu kontrollieren ist.

4.5 Bedeutung von Wirbelstraßen für die verschiedenen Fischarten und andere aquatische Organismen

In der vorliegenden Studie konnte die Wahrnehmung von Wirbelstraßen bei den vier getesteten Arten *L. idus*, *R. rutilus*, *O. mykiss* und *C. nasus* im Falle der Kármánschen Wirbelstraßen bei *R. rutilus* und *O. mykiss* nur zusammen mit visuellen Informationen und bei mindestens einem Exemplar von *R. rutilus* auch ohne visuelle Informationen nachgewiesen werden. Bei den simulierten fischverursachten Wirbelstraßen wurde nur bei *O. mykiss* eine Wahrnehmung mithilfe visueller Informationen nachgewiesen.

Dies ist insofern erstaunlich, als dass Fische auch ohne visuelle Informationen vergleichsweise einfach auf hydrodynamische Reize wie Oberflächenwellen (Bleckmann 1980; Bleckmann et al. 1981) und Dipolreize (Bassett et al. 2006, Mogdans und Nauroth 2011) konditioniert werden können. Diese Untersuchungen fanden im Stillwasser bzw. im Fließwasser mit stationären Fischen statt. Vorteilhaft bei der Generierung von Oberflächenwellen und Dipolreizen ist die relativ einfache Modulation der Reizfrequenz, welche sich somit auf einen für das jeweilige Versuchstier optimalen Bereich einstellen lässt, so dass der dadurch erzeugte hydrodynamische Reiz beispielsweise genau demjenigen eines potentiellen Beutetieres entspricht. Ausgehend von einem solchen optimalen Reiz können dann Detektions- und Diskriminationsschwellen bestimmt werden. Dies ist bei der Generierung von Wirbelstraßen nicht ohne Weiteres möglich, da mit den vorgegebenen Abmessungen eines Strömungskanals nur wenige verschiedene Wirbelablösefrequenzen und Wellenlängen erzeugt werden können. So müssen hier eher die Versuchstiere durch Auswahl dem Versuchsaufbau und den erzeugten Reizen angepasst werden. Dennoch konnte auch unter diesen schwierigen Umständen ein Konditionierungserfolg erzielt werden.

Ob die in der vorliegenden Studie hauptsächlich im Hellen auftretenden Verhaltensreaktionen die Bedeutung der hier präsentierten hydrodynamischen Reize im natürlichen Habitat widerspiegeln, bleibt indes fraglich. Denn es ist davon auszugehen, dass der Verursacher von Wirbelstraßen, ob abiotisch oder biotisch, abhängig von Tageszeit, Tiefe und Wassertrübung nicht immer gleichzeitig zu sehen ist. Denkbar ist auch, wie bereits unter Abschnitt 4.3 diskutiert, dass die Wirbelstraßen auch im Hellen hauptsächlich über das Seitenliniensystem

wahrgenommen wurden. Im Dunkeln könnte eine allgemeine Minderung der Aktivität oder Motivation, auf Futtersuche zu gehen, dazu geführt haben, dass der Anteil der Richtigwahlen abfiel. Möglicherweise ist bei der Wahrnehmung von Wirbelstraßen abiotischen Ursprungs für Fische aber auch problematisch, dass diese in der praktisch nie laminaren Strömung natürlicher Gewässer so schnell zerfallen, dass es kaum lohnenswert ist, das Seitenliniensystem besonders darauf abzustimmen (siehe Abschnitt 3.2.1, 3.3.1, 3.4.1 und 4.4). Denn die entsprechenden Objekte können in dem Bereich, in dem die Wirbelstraßen noch stabil sind, vermutlich entweder gesehen oder sogar berührt werden. Darüber hinaus könnten strömungsgünstige Regionen hinter einem Objekt beim Halten der Position mithilfe visueller Informationen unmittelbar über eine geringere Muskelaktivität registriert werden. Andererseits leistet das Seitenliniensystem aber einen Beitrag beim „Entraining“ und dem Schwimmen in einer Bugwelle (Liao 2007). Dies sind Verhaltensweisen, welche in einer kinematischen Untersuchung des Schwimmverhaltens von Forellen in turbulenter Strömung, die am Institut für Zoologie durchgeführt wurden, von den Versuchstieren insgesamt bevorzugt wurden (Przybilla 2012, siehe Abschnitt 1.3). Die Relevanz Kármánscher Wirbelstraßen könnte in den unterschiedlichen Lebensphasen aber auch von unterschiedlicher Bedeutung sein.

In der vorliegenden Studie wurden aufgrund der Abmessung des Versuchsaufbaus ausschließlich juvenile Versuchstiere verwendet. Deren genaues Alter konnte aber aufgrund der durch die künstliche Umgebung und geringen Futtermengen verminderten Größe nicht genau bestimmt werden. Bei *O. mykiss* konnte aber an der Zeichnung erkannt werden, dass sich alle Individuen noch im Parr-Stadium befanden, in welchem noch keine längeren Wanderungen unternommen werden (Kottelat und Freyhof 2007). Bei adulten *O. mykiss* finden dagegen mitunter ausgeprägte Wanderungen statt, bei denen Wirbelstraßen von größerer Bedeutung sein könnten. Dies gilt auch für adulte Exemplare der anderen Arten, welche nur kurze Wanderungen unternehmen (Kottelat und Freyhof 2007, siehe Abschnitt 2.1.1). Andererseits verhalten sich auch juvenile *O. mykiss* bereits territorial (Imre et al. 2004) und nehmen je nach Rang bestimmte Positionen vor, hinter oder neben Objekten ein, um sich Vorteile bei der Nahrungsaufnahme zu verschaffen (Vleugels et al. 2010). Hierbei könnte die Wahrnehmung der durch die Objekte erzeugten Wirbelstraßen hilfreich sein.

Insgesamt konnte trotz der unterschiedlichen Lebensweisen (Kottelat und Freyhof 2007, siehe Abschnitt 2.1.1) und der unterschiedlichen Ausprägung des Seitenliniensystems (Beckmann et al. 2010, siehe Abschnitt 1.1) kein spezifischer Unterschied der Wahrnehmung Kármánscher Wirbelstraßen bei den verschiedenen Fischarten ausgemacht werden. Ein Exemplar von *R. rutilus* zeigte die besten Leistungen, obwohl *R. rutilus* als strömungsindifferent eingeordnet wird (Zauner & Eberstaller 1999). Die Strömungsgeschwindigkeiten, die hier im Strömungskanal erzeugt wurden, können allerdings auch in stehenden Gewässern auftreten, wo sie durch Wind oder thermische Zirkulationsströmungen verursacht werden (Schwoerbel 1999), so dass dies auch für *R. rutilus* einer natürlichen Situation entspricht.

Bei den simulierten fischverursachten Wirbelstraßen reagierte *O. mykiss* am besten. *O. mykiss* gilt im Adultstadium als Raubfisch (Kottelat und Freyhof 2007), weswegen fischverursachte Wirbelstraßen beim Beuteerwerb von besonderem Interesse sein könnten. Hier wurden juvenile Exemplare verwendet, die sich ähnlich wie juvenile Exemplare der anderen getesteten Arten von kleinen Invertebraten und deren Larven ernähren (Kottelat und Freyhof 2007). Daher war vermutlich der visuelle Reiz entscheidend, da sich *O. mykiss* vergleichsweise stark visuell orientiert (Rader et al. 2007). Ein Individuum (F8) erreichte aber auch in einzelnen Sitzungen im Dunkeln hohe Anteile an Richtigwahlen, so dass der hydrodynamische Stimulus wahrscheinlich wahrgenommen wurde. Ob Fische tatsächlich fischverursachte Wirbelstraßen nutzen, bleibt jedoch weiterhin unklar, da auch in den bisherigen Studien mit piscivoren Fischen (Hanke 2001; Pohlmann et al. 2001, 2004; Haas 2011) kein eindeutiger Nachweis erbracht werden konnte, dass ausschließlich hydrodynamische Reize zugrunde gelegen haben (siehe Abschnitt 1.3). Dies gilt auch für aquatische Invertebraten, welche ebenfalls mit Mechanorezeptoren ausgestattet sind, welche hydrodynamische Reize wahrnehmen (Breithaupt und Tautz 1990; Wiese und Marschall 1990). Hier liegen bei der Spurverfolgung sowohl hydrodynamische als auch chemische Reize zugrunde (Weissburg et al. 1998). Ein eindeutiger Nachweis einer hydrodynamischen Spurverfolgung durch aquatische Organismen erfolgte dagegen bei Seehunden (*Phoca vitulina*) (Dehnhardt et al. 2001), welche auch die Bewegungsrichtung simulierter hydrodynamischer Spuren erkennen sowie Spuren verschiedener Objekte diskriminieren konnten (Wieskotten et al. 2010, 2011).

P. vitulina nehmen hydrodynamische Reize mit ihren Vibrissen wahr. Diese werden beim Schwimmen zudem noch abgespreizt und stehen dann senkrecht zur Strömungsrichtung (Hanke et al. 2010). Die Vibrissen besitzen eine wellenförmige anatomische Struktur, welche deren Eigenvibration durch Bildung einer Kármánschen Wirbelstraße beim Gleiten durch das Wasser (vortex-induced-vibration, siehe Williamson und Govardhan 2004) unterdrückt, bei Kontakt mit Wirbeln z.B. eines Beutefisches aber zu einer Auslenkung führt (Hanke et al. 2010). *P. vitulina* scheint also über ein speziell auf Wirbel eingestelltes sensorisches System zu verfügen, welches durch die exponierte Stellung der Vibrissen weitgehend unabhängig von Eigenbewegungen ist. Darüber hinaus sind Verhaltensuntersuchungen zur Wahrnehmung hydrodynamischer Reize mit *P. vitulina* vorteilhaft, weil das Versuchstier, während der hydrodynamische Reiz generiert wird, außerhalb des Wassers unter Ausschluss visueller und akustischer Reize (Augenmaske, Kopfhörer) positioniert werden und erst nach abgeschlossener Reizgenerierung ins Wasser gelassen werden kann. Dies ist mit Fischen nicht möglich, so dass direkte oder unbeabsichtigte Einflüsse der Reizquelle kaum ausgeschlossen werden können.

Im Rahmen der vorliegenden Studie wurden Fische im Fließwasser erstmals auf Kármánsche und simulierte fischverursachte Wirbelstraßen konditioniert. Dabei wurde die Wahrnehmung von Kármánschen Wirbelstraßen bei einem Individuum von *R. rutilus* (R4) eindeutig nachgewiesen. Die aufgeführten Ergebnisse sprechen aber auch bei den anderen getesteten Individuen von *R. rutilus* und *O. mykiss* für eine Nutzung der durch Wirbelstraßen bereitgestellten hydrodynamischen Informationen, wenn auch andere Sinnesmodalitäten angesprochen werden. Denn Wirbelstraßen, ob im natürlichen Habitat durch Hindernisse oder andere Fische erzeugt, stellen möglicherweise zwar einen notwendigen, aber nicht in jedem Fall hinreichenden Reiz dar, auf welchen Fische beispielsweise mit Annäherung reagieren. Daher sollten Futterbelohnungen die Motivation, allein auf eine Wirbelstraße zu reagieren, erhöhen, was hier aber nur im Einzelfall gelang.

Fische nehmen Umweltreize mit dem Seitenliniensystem und einer Vielzahl anderer Sinnessysteme wie dem visuellen System, dem auditorischen System, dem Vestibularsystem, der Chemorezeption und gegebenenfalls der Magnet- und Elektrorezeption wahr (Bone und Moore 2008). Erst eine Integration der Informationen verschiedener sensorischer Eingänge ermöglicht Fischen wie auch

anderen Tieren, die sich in einem dreidimensionalen Raum mit komplexen Reizen auseinandersetzen müssen, die Planung und Umsetzung verschiedener adäquater Reaktionen (New und Kang 2000, New 2002). Auch Wirbelstraßen können Fischen wichtige Informationen liefern, wobei deren tatsächliche Bedeutung für das Verhalten noch weiter untersucht werden muss.

4.6 Ausblick

Um die Verhaltensversuche nach dem vorliegenden Paradigma weiterzuführen, erscheint es erfolgversprechend, größere Strömungskanäle zu verwenden. In diesen könnten nicht nur größere Strömungsgeschwindigkeiten und ein größeres Spektrum verschiedener Wirbelstraßen erzeugt werden, sondern auch größere Fische, z.B. adulte Individuen der hier getesteten Arten oder größere Fischarten verwendet werden, für welche Wirbelstraßen möglicherweise von größerer Bedeutung sind. Hier könnte aber auch ein ganzer Fischschwarm getestet werden, was z.B. durch Futterneid zu einer höheren Motivation der Versuchstiere führen könnte, aber auch dazu, dass die Ergebnisse weniger abhängig vom Konditionierungserfolg bei einzelnen Individuen wären. Alternative Versuchsansätze könnten Atemfrequenzmessungen (siehe Vogel und Bleckmann 2001; Nauroth und Mogdans 2009) oder EKG-Messungen (siehe Hellinger und Hoffmann 2009, 2012) mit Versuchstieren sein, die zuvor mit einem aversiven, an eine Wirbelstraße gekoppelten Reiz, konditioniert wurden. Diese Versuche müssten mit stationären Tieren stattfinden, so dass die verhaltensrelevante Nutzung der erhaltenen hydrodynamischen Informationen weiterhin unberücksichtigt bliebe.

5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden erstmals Fische aus unterschiedlichen Lebensräumen auf komplexe hydrodynamische Reize im Fließwasser konditioniert. Hierzu wurden Kármánsche Wirbelstraßen verschiedener Wirbelablösefrequenzen präsentiert und eine fischverursachte Wirbelstraße simuliert, um die Wahrnehmung dieser Stimuli mit geeigneten Versuchsparadigmen belegen zu können. Als Versuchstiere dienten Vertreter der Familien Cyprinidae und Salmonidae. Zunächst wurden Alande (Goldorfen, *Leuciscus idus*) im Stillwasser mit einer klassischen Konditionierung durch Futterbelohnung auf einen Lichtreiz (LED) konditioniert. Das dadurch etablierte Reiz-Reaktions-Schema wurde dann in einen Strömungskanal übertragen und mit einer Kármánschen Wirbelstraße verknüpft, die dem Lichtreiz stets vorausging. Dieser Stimulus wurde mit einem rechteckigen Objekt erzeugt, das senkrecht zur Strömung ausgerichtet wurde. In alternativen Versuchsansätzen sollten die Versuchstiere direkt auf die Kármánsche Wirbelstraße konditioniert werden. Eine Konditionierung war auf diese Weise aber nicht möglich, da die Versuchstiere meist erst auf den Lichtreiz bzw. die Futtergabe reagierten und nicht auf die Kármánsche Wirbelstraße selbst. Daraufhin wurde das Versuchsparadigma auf ein Zwei-Alternativ-Wahlverfahren umgestellt, wofür der Testbereich des Strömungskanals in zwei Kompartimente parallel zur Strömungsrichtung unterteilt wurde, in welchen verschiedene Wirbelstraßen unabhängig voneinander erzeugt werden konnten. Die Futtergabe erfolgte einer operanten Konditionierung entsprechend nur, wenn das Versuchstier das Kompartiment aufsuchte, in welchem der ausgewählte Stimulus präsentiert wurde. In diesem Versuchsparadigma sollten Rotaugen (*Rutilus rutilus*), Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) und Nasen (*Chondrostoma nasus*) Kármánsche und simulierte fischverursachte Wirbelstraßen detektieren und gegebenenfalls diskriminieren. *R. rutilus* konnte verschiedene Kármánsche Wirbelstraßen sowohl im sichtbaren Licht als auch unter IR-Beleuchtung (850 nm) detektieren. Eine Diskrimination verschiedener Kármánscher Wirbelstraßen unter IR-Beleuchtung und die Detektion einer simulierten fischverursachten Wirbelstraße im sichtbaren Licht wurden nicht bewältigt. *O. mykiss* konnte verschiedene Kármánsche Wirbelstraßen sowie eine simulierte fischverursachte Wirbelstraße im sichtbaren Licht detektieren. Bei *C. nasus* konnte die Wahrnehmung von Wirbelstraßen nicht nachgewiesen werden.

6. Abkürzungsverzeichnis

A	maximale laterale Auslenkung
D	Durchmesser
f	Frequenz
$F+$	fiktiver hydrodynamischer Stimulus
IR	infrarot
λ	Wellenlänge
LED	Leuchtdiode (englisch: light-emitting diode)
μ	dynamische Viskosität
N	Anzahl der Versuchstiere
n	Anzahl der Versuchsdurchgänge (Trials)
n	Brechungszahl eines Mediums
PIV	Particle Image Velocimetry
Re	Reynolds-Zahl
ρ	Dichte
$S-$	negativer (nicht belohnter) hydrodynamischer Stimulus
$S+$	positiver (belohnter) hydrodynamischer Stimulus
SD	Standardabweichung (englisch: standard deviation)
SL	Standardlänge (englisch: standard length)
St	Strouhal-Zahl
TL	Gesamtlänge (englisch: total length)
U	Strömungsgeschwindigkeit am Objekt
U_f	Strömungsgeschwindigkeit im gesamten Strömungskanal
U_s	Schwimmgeschwindigkeit

<i>V_{SF}</i>	Wirbelablösefrequenz (englisch: vortex shedding frequency)
<i>V_y</i>	y-Komponente der Partikelgeschwindigkeit (englisch: velocity), senkrecht zur Strömungsrichtung
<i>W</i>	Breite (englisch: width)

7. Literaturverzeichnis

Abdel-Latif H., Hassan E.S., von Campenhausen C. (1990) Sensory performance of blind Mexican cave fish after destruction of the canal neuromasts. *Naturwissenschaften* 77 (5), 237-239

Angermeier W.F. (1972) Kontrolle des Verhaltens. Das Lernen am Erfolg. Heidelberger Taschenbücher. Basistext Psychologie. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York

Baird T.A., Ryer C.H., Olla B.L. (1991) Social enhancement of foraging on an ephemeral food source in juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Environmental Biology of Fishes* 31, 307-311

Bassett D.K., Carton A.G., Montgomery J.C. (2006) Flowing water decreases hydrodynamic signal detection in a fish with an epidermal lateral-line system. *Marine and Freshwater Research* 57, 611-617

Beckmann M., Erös T., Schmitz A., Bleckmann H. (2010) Number and distribution of superficial neuromasts in twelve common European Cypriniform fishes and their relationship to habitat occurrence. *International Review of Hydrobiology* 95 (3), 273-284.

Bleckmann H. (1994) Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Jena, New York;

Bleckmann H. (1993) Role of the lateral line and fish behavior. In: Pitcher T.J. (Hrsg.) *Behaviour of Teleost Fishes*, Chapman and Hall, London, New York, Tokyo, pp. 201–246

Bleckmann H. (1986) Role of the lateral line in fish behaviour. In: Pitcher, T. J. (Hrsg.) *The behaviour of teleost fishes*. Croom, Helm; London, Sydney; pp. 177-202

Bleckmann H., Waldner I., Schwartz E. (1981) Frequency discrimination of the surface-feeding fish *Aplocheilichthys lineatus* - a prerequisite for prey localization? *Journal of Comparative Physiology A* 143, 485-490

- Bleckmann H.** (1980) Reaction time and stimulus frequency in prey localization in the surface-feeding fish *Aplocheilichthys lineatus*. *Journal of Comparative Physiology A* 140, 163-172
- Bone Q., Moore R.H.** (2008) *Biology of Fishes*. Third Edition. Taylor & Francis Group
- Breithaupt T., Tautz J.** (1990) The sensitivity of crayfish mechanoreceptors to hydrodynamic and acoustic stimuli. In: Wiese K., Krenz W.-D., Tautz J., Reichert H., Mulloney B. (Hrsg.) *Frontiers in Crustacean Neurobiology*, Birkhäuser, Basel, pp. 114-120
- Brücker C., Bleckmann H.** (2007) Vortex dynamics in the wake of a mechanical fish. *Experiments in Fluids* 43 (5), 799-810
- Burt de Perera T., Braithwaite V.A.** (2005) Laterality in a non-visual sensory modality – the lateral line of fish. *Current Biology* 15 (7), R241-R242
- Burt de Perera T.** (2004) Spatial parameters encoded in the spatial map of the blind Mexican cave fish, *Astyanax fasciatus*. *Animal Behaviour* 68, 291-295
- Campenhausen C. von, Riess I., Weissert R.** (1981) Detection of stationary objects by the Blind Cave Fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *Journal of Comparative Physiology A* 143, 369-374
- Chagnaud B.P., Bleckmann H., Hofmann M.H.** (2007) Karman vortex street detection by the lateral line. *Journal of Comparative Physiology A* 193, 753-763
- Coombs S., Montgomery J.C.** (1998) The enigmatic lateral line system. In: Fay R.R., Popper A.N. (Hrsg.) *Comparative Hearing: Fish and Amphibians*, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, pp. 319–362
- Coombs S., Janssen J., Webb J.F.** (1988): Diversity of lateral line systems: evolutionary and functional considerations. In: Atema J., Fay R.R., Popper A.A., Tavolga W.N. (Hrsg.) *Sensory Biology of Aquatic animals*. Springer, New York; pp. 553-593
- Dehnhardt G., Mauck B., Hanke, W., Bleckmann H.** (2001) Hydrodynamic trail-following in Harbor Seals (*Phoca vitulina*). *Science* 293, 102-104

Dijkgraaf S. (1962) The functioning and the significance of the lateral line-organs. *Biological Reviews* 38, 51-105

Dijkgraaf S. (1933) Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. *Journal of Comparative Physiology A* 20 (1-2), 162-214

Engelmann J., Hanke W., Bleckmann H. (2002) Lateral line reception in still- and running water. *Journal of Comparative Physiology A* 188 (7), 513-526

Fänge R., Larsson A., Lidmann U. (1972) Fluids and jellies of the acusticolateralis system in relation to body fluids in *Coryphaenoides rupestris* and other fishes. *Marine Biology* 17 (2), 180-185

Feitl K.E., Ngo V., McHenry M.J. (2010) Are fish less responsive to a flow stimulus when swimming? *The Journal of Experimental Biology* 213, 3131–3137.

Gardiner J.M., Atema J. (2007) Sharks need lateral line to locate odor sources: rheotaxis and eddy chemotaxis. *The Journal of Experimental Biology* 210, 1925-1934

Gellermann L.W. (1933). Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. *The Journal of Genetic Psychology* 42, 206-208

Haas D.M. (2011) Diskriminierung räumlicher Parameter in komplexen hydrodynamischen Reizen. Diplomarbeit, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Hama K., Yamada Y. (1977) Fine structure of the ordinary lateral line organ II. The lateral line canal organ of Spotted Shark, *Mustelus manazo*. *Cell & Tissue Research* 176, 23-36

Hanke W., Witte M., Miersch L., Brede M., Oeffner J., Michael M., Hanke F., Leder A., Dehnhardt G. (2010) Harbor seal vibrissa morphology suppresses vortex-induced vibrations. *The Journal of Experimental Biology* 213, 2665-2672

Hanke W., Bleckmann H. (2004) The hydrodynamic trails of *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae), *Colomesus psittacus* (Tetraodontidae) and *Thysochromis ansorgii* (Cichlidae) investigated with scanning particle image velocimetry. *The Journal of Experimental Biology* 207, 1585-1596

Hanke W. (2001) Hydrodynamische Spuren schwimmender Fische und ihre mögliche Bedeutung für das Jagdverhalten fischfressender Tiere. Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Hanke W., Brücker, C. Bleckmann H. (2000) The ageing of the low frequency water disturbances caused by swimming goldfish and its possible relevance to prey detection. *The Journal of Experimental Biology* 203, 1193–1200

Helfman G.S., Colette B.B., Facey D.E., Bowen B.W. (2009) *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. 2nd Edition. Wiley and Blackwell.

Hellinger J., Hoffmann K.P. (2012) Magnetic field perception in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: magnetite mediated, light dependent or both? *Journal of Comparative Physiology A* 198, 593-605

Hellinger J., Hoffmann K.P. (2009) Magnetic field perception in the Rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Comparative Physiology A* 195, 873-879

Hellinger J. (2009) *Magnetfeldwahrnehmung bei anadromen Fischen der Familie Salmonidae*. Dissertation, Ruhr-Universität Bochum

Hoekstra D., Janssen J. (1985) Non-visual feeding behavior of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*, in Lake Michigan. *Environmental Biology of Fishes* 12 (2), 111-117

Imre I., Grant J.W.A., Keeley (2004) The effect of food abundance on territory size and population density of juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Oecologia* 138 (3) 371-378

Janssen J., Corcoran J. (1993) Lateral line stimuli can override vision to determine sunfish strike trajectory. *The Journal of Experimental Biology* 176, 299-305

Kalmijn A.J. (1989) Functional evolution of lateral line and inner ear sensory systems. In: Coombs, S., Görner, P., Münz, H. (Hrsg.) *The Mechanosensory Lateral Line*. Neurobiology and Evolution. Springer, New York, pp. 187-216

Knisely C.W. (1990) Strouhal numbers of rectangular cylinders at incidence: a review and new data. *Journal of Fluids and Structures* 4, 371-393

Kottelat M., Freyhof J. (2007) Handbook of European Freshwater Fishes. Publications Kottelat.

Kroese A.B., Schellart N.A. (1992) Velocity- and acceleration-sensitive units in the trunk lateral line of the trout. *Journal of Neurophysiology* 68, 2212-21

Liao J.C. (2007) A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362, 1973–1993

Liao J.C. (2006) The role of the lateral line and vision on body kinematics and hydrodynamic preference of rainbow trout in turbulent flow. *The Journal of Experimental Biology* 209, 4077-4090

Liao J.C. (2004) Neuromuscular control of trout swimming in a vortex street: implications for energy economy during the Kármán gait. *The Journal of Experimental Biology* 207, 3495-3506

Liao J.C., Beal D.N., Lauder G.V., Triantafyllou M.S. (2003a) The Kármán gait: Novel body kinematics of rainbow trout swimming in a vortex street. *The Journal of Experimental Biology* 206, 1059-1073

Liao J.C., Beal D.N., Lauder G.V., Triantafyllou M.S. (2003b) Fish exploiting vortices decrease muscle activity. *Science* 302, 1566-1569

Marshall N.J. (1996) The lateral line system of three deep-sea fish. *Journal of Fish Biology* 49 (Supplement A), 239-258

Meyer-Schwickerath J. (2010) Vergleichende Untersuchungen zur Rolle des visuellen Systems und des mechanosensorischen Seitenliniensystems beim Beuteerwerb von Fischen. Diplomarbeit, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Mogdans J., Nauroth I.E. (2011) The Oscar, *Astronotus ocellatus*, detects and discriminates dipole stimuli with the lateral line system. *Journal of Comparative Physiology A* 197, 959–968

Montgomery J.C., Baker C.F., Carton A.G. (1997) The lateral line can mediate rheotaxis in fish. *Nature* 389, 960-963

Münz H. (1979) Morphology and innervation of the lateral line system in *Sarotherodon Niloticus* (L.) (Cichlidae, Teleostei). *Zoomorphology* 93, 73-86

Nauroth I.E., Mogdans J. (2009) Goldfish and Oscars have comparable responsiveness to dipole stimuli. *Naturwissenschaften* 96, 1401-1409

Netten S.M. van (2006) Hydrodynamic detection by cupulae in a lateral line canal: functional relations between physics and physiology. *Biological Cybernetics* 94, 67-85

New, J.G. (2002) Multimodal Integration in the Feeding Behaviors of Predatory Teleost Fishes. *Brain, Behavior and Evolution* 59, 177-189

New J.G., Kang P.Y. (2000) Multimodal sensory integration in the strike-feeding behavior of predatory fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 355 (1401), 1321-1324

Nilsson J., Kristiansen T.S., Fosseidengen J.E., Fernö A., van den Bos R. (2008) Learning in cod (*Gadus morhua*): long trace interval retention. *Animal Cognition* 11 (2), 215-222

Northcutt R.G. (1989) The phylogenetic distribution and innervation of craniates mechanoreceptive lateral lines. In: Coombs, S., Görner, P. and Münz, H. (Hrsg.) *The mechanoreceptive lateral line: Neurobiology and Evolution*. Springer-Verlag, New York, pp. 17-78

Partridge B.L., Pitcher T.J. (1980) The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. *Journal of Comparative Physiology A* 135, 315-325

Pitcher T.J., Partridge B.L., Wardle C.S. (1976) A blind fish can school. *Science* 194(4268), 963-965

Pohlmann K., Atema J., Breithaupt T. (2004) The importance of the lateral line in nocturnal predation in piscivorous catfish. *The Journal of Experimental Biology* 207, 2971-2978

Pohlmann K., Grasso F.W., Breithaupt T. (2001) The nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (13), 7371-7374

Popper A.N., Platt C. (1993) Inner Ear and Lateral Line. In: Evans, D.H. (Hrsg.) *The Physiology of Fishes*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 99–136

Preacher K.J. (2001) Calculation for the chi-square test: An interactive calculation tool for chi-square tests of goodness of fit and independence (Computer software). <http://quantpsy.org>.

Przybilla A.M. (2012) The swimming behaviour of Rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, in turbulent water flow. Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Rader R.B., Belish T., Young M.K., Rothlisberger J. (2007) The scotopic visual sensitivity of four species of trout: a comparative study. *Western North American Naturalist* 67(4), 524–537

Ryer C.H., Olla B.L. (1991) Information transfer and the facilitation and inhibition of feeding in a schooling fish. *Environmental Biology of Fishes* 30, 317-323

Schwoerbel J. (1999) *Einführung in die Limnologie*, 8. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart Jena Lübeck Ulm

Skinner B.F. (1938) *The Behavior Of Organisms: An Experimental Analysis*. New York: Appleton-Century-Crofts

Stöcker H. (2007) *Taschenbuch der Physik. Formeln, Tabellen, Übersichten*, 5. Auflage. Verlag Harri Deutsch, Frankfurt am Main

Strouhal V. (1878) Ueber eine besondere Art der Tonerregung. *Annalen der Physik*, 241 (10) 216–251

Taylor G.K., Nudds R.L., Thomas A.L.R. (2003) Flying and swimming animals cruise at a Strouhal number tuned for high power efficiency. *Nature* 425, 707-711

- Teyke T** (1985) Collision with and avoidance of obstacles by blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *Journal of Comparative Physiology A* 157 (6), 837-843
- Videler J.J., Müller U.K., Stamhuis E.J.** (1999) Aquatic vertebrate locomotion: wakes from body waves. *The Journal of Experimental Biology* 202, 3423-3430
- Vischer H.A.** (1989) The morphology of the lateral line system in 3 species of Pacific cottoid fishes occupying disparate habitats. *Experientia* 46 (3), 244-250
- Vleugels M., Klein A., Baier B., Bleckmann H.** (2010) Swimming behavior of trout groups exposed to flow fluctuations. 103. Jahrestreffen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, September 17th to 20th, 2010, Hamburg, Germany.
- Vogel D., Bleckmann H.** (2001) Behavioral discrimination of water motions caused by moving objects. *Journal of Comparative Physiology A* 186, 1107-1117
- Vogel S.** (1996) *Life in Moving Fluids. The Physical Biology of Flow*, 2nd Edition, revised and expanded. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Watanabe Y.Y., Lydersen C., Fisk A.T., Kovacs K.M.** (2012) The slowest fish: Swim speed and tail-beat frequency of Greenland sharks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 426-427, 5-11
- Weissburg M.J., Doall M.H., Yen J.** (1998) Following the invisible trail: kinematic analysis of mate-tracking in the copepod *Temora longicornis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 353, 701-712
- Weissert R., von Campenhausen C.** (1981) Discrimination between stationary objects by the Blind Cave Fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *Journal of Comparative Physiology A* 143, 375-381
- Wiese K., Marschall H.P.** (1990) Sensitivity to vibration and turbulence of water in context with schooling in Antarctic krill *Euphausia superba*. In: Wiese K., Krenz W.-D., Tautz J., Reichert H., Mulloney B. (Hrsg.) *Frontiers in Crustacean Neurobiology*, Birkhäuser, Basel, pp. 121-130

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*). The Journal of Experimental Biology 214, 1922-1930

Wieskotten S., Dehnhardt G., Mauck B., Miersch L., Hanke W. (2010) Hydrodynamic determination of the moving direction of an artificial fin by a harbor seal (*Phoca vitulina*). The Journal of Experimental Biology 213, 2194-2200

Williamson C.H.K., Govardhan R. (2004) Vortex-induced vibrations. Annual Review of Fluid Mechanics 36, 413-455

Windsor S.P., Tan D., Montgomery J.C. (2008) Swimming kinematics and hydrodynamic imaging in the blind Mexican cave fish (*Astyanax fasciatus*). The Journal of Experimental Biology 211, 2950-2959

www.fishbase.org (2012a) <http://www.fishbase.org/search.php> (05.04.2012)

www.fishbase.org (2012b)

<http://www.fishbase.org/summary/Rutilus-rutilus.html> (05.04.2012)

www.fishbase.org (2012c)

<http://www.fishbase.org/Summary/FamilySummary.php?ID=76> (05.04.2012)

www.fishbase.org (2012d)

<http://www.fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.php?ID=4878&AT=nase>
(05.04.2012)

Zauner G., Eberstaller J. (1999) Klassifizierungsschema der österreichischen Flußfischfauna in bezug auf deren Lebensraumansprüche. Österreichs Fischerei 52, 198-205

8. Danksagung

Ich möchte hier die Gelegenheit nutzen, mich bei allen zu bedanken, die mit ihrer Unterstützung zur Entstehung dieser Arbeit beigetragen haben.

An erster Stelle bedanke ich mich bei meinem Betreuer Prof. Dr. Horst Bleckmann für die freundliche Aufnahme in seiner Abteilung und die Bereitstellung dieses interessanten Themas. In zahlreichen Diskussionen hat er überdies maßgeblich an der Optimierung des Versuchsdesigns mitgewirkt. Ebenso gilt mein Dank PD Dr. Joachim Mogdans, der für mich ein stets interessierter Ansprechpartner war und sich als Zweitgutachter dieser Arbeit zur Verfügung gestellt hat.

Ein besonderer Dank gilt Adrian Klein, der mich in die Technik der PIV eingeführt hat und auch bei anderen technischen und mathematischen Fragen stets beratend zur Seite stand. Weiterhin möchte ich mich herzlich bei Dr. Bernd Baier und Volker Hofmann für die Unterstützung bei der Planung und beim Aufbau der Versuchsanlage in der frühen Phase meines Wirkens im Institut für Zoologie sowie für zahlreiche anregende Gespräche vor allem wissenschaftlicher Natur bedanken.

Dr. Jens Hellinger gilt mein Dank für Hilfestellungen bei technischen Fragen sowie bei Fragen zur Biologie der Fische und für kritische und konstruktive Kommentare zur vorliegenden Arbeit. Dr. Ruben Berthé, Hendrik Herzog und Carsten Alberts danke ich für hilfreiche Anregungen bei technischen und statistischen Fragestellungen.

PD Dr. Anke Schmitz danke ich für die Bereitstellung von Daten und Abbildungen zur Anatomie verschiedener Fischarten und Alexander Balmert für die Unterstützung bei der Bildbearbeitung. Bei Marlene Spinner bedanke ich mich für statistische Beratung und gründliches Korrekturlesen dieser Arbeit wie auch für eine stets gute Nachbarschaft im Turm. Dr. Anja Przybilla gilt ein Dank ebenso für fachliche Beratung wie für guten Zuspruch. Ich danke Dr. David Klocke für den gemeinsamen körperlichen Ausgleich beim Unisport und nicht zuletzt Daniela Haas für fachliche Beratung und freundschaftliche Unterstützung, aber auch allen namentlich nicht genannten Kollegen dafür, dass sie mir eine sehr schöne Zeit im Poppelsdorfer Schloss bereitet haben.

Ich danke der Fischzucht A. Pilgram für die kostenlose Abgabe der Regenbogenforellen.

Abschließend gilt ein großer Dank der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) für die finanzielle Förderung dieses Projektes.

10. Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich für meine Promotion keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe, und dass die inhaltlich und wörtlich aus anderen Werken entnommenen Stellen und Zitate als solche gekennzeichnet sind.

André Steiner

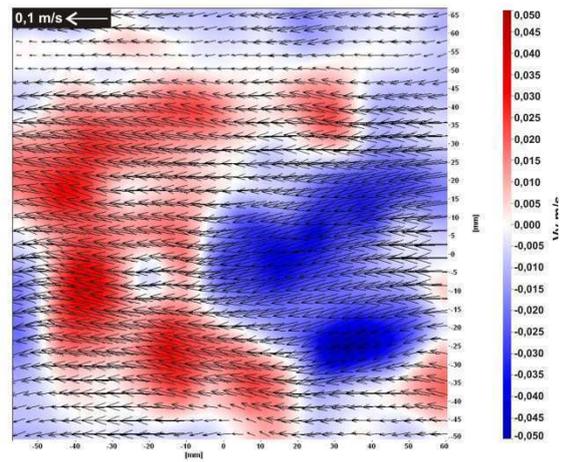
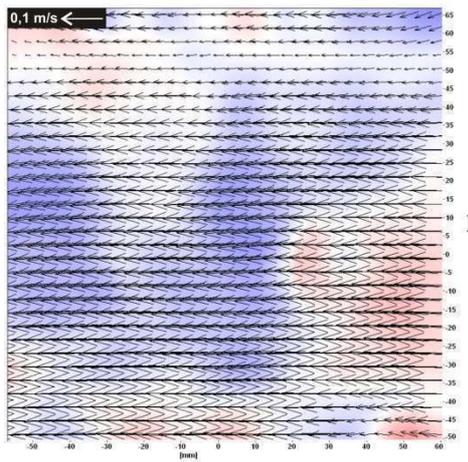
Bonn, den 22.08.2012

11. Anhang

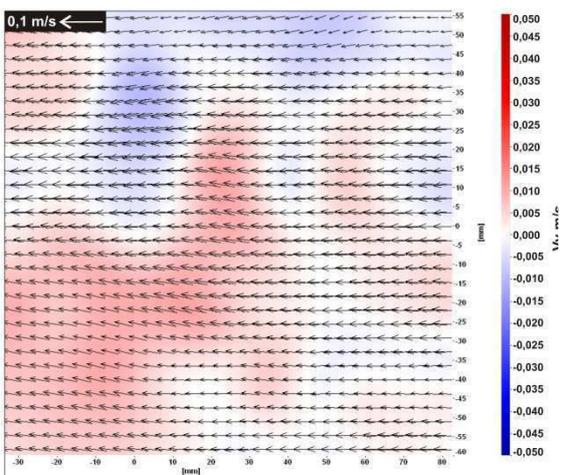
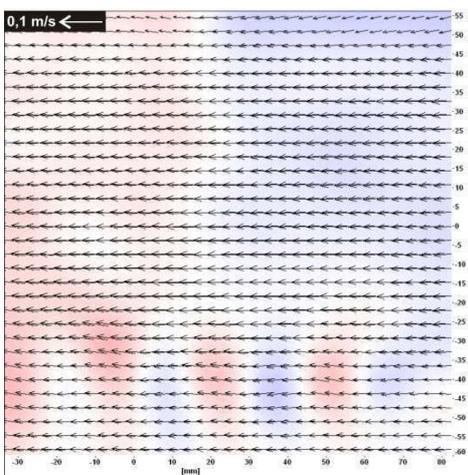
Im Folgenden werden Vektorgrafiken der hydrodynamischen Stimuli im unterteilten Strömungskanal gezeigt, erzeugt durch:

1. ein großes Objekt (18 mm breit), parallel und senkrecht zur Strömungsrichtung: Seite 157
2. ein großes Objekt (18 mm breit) und ein kleines Objekt (9 mm breit), parallel und senkrecht zur Strömungsrichtung: Seite 158-159
3. ein mittelgroßes Objekt (13 mm breit), parallel und senkrecht zur Strömungsrichtung: Seite 160
4. ein großes Objekt (18 mm breit), parallel zur Strömungsrichtung und oszillierend: Seite 161

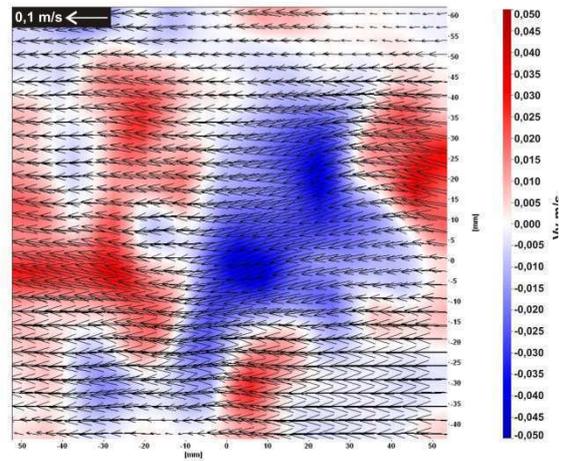
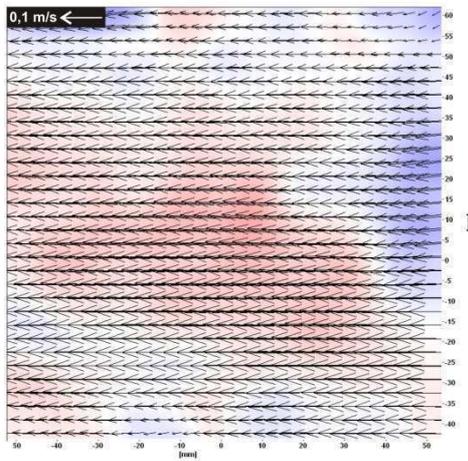
linkes
Kompartiment



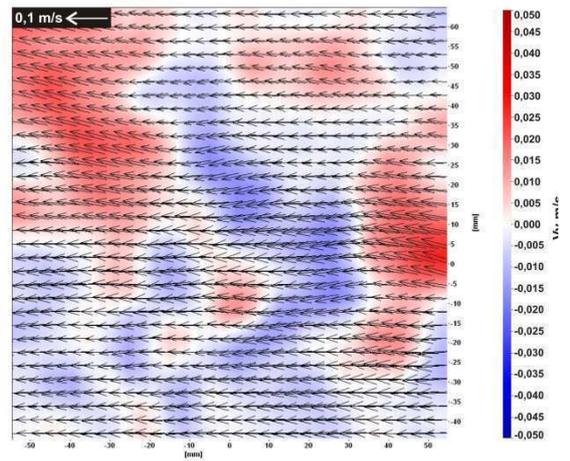
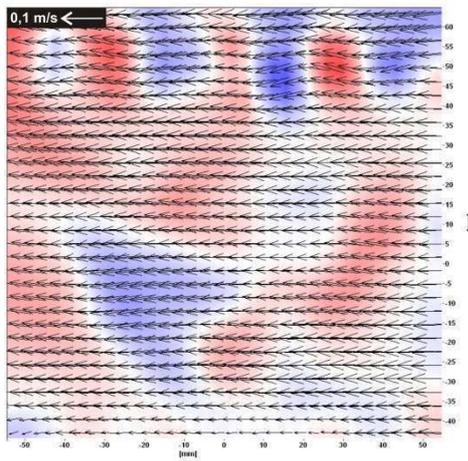
links hinter
dem
Kompartiment



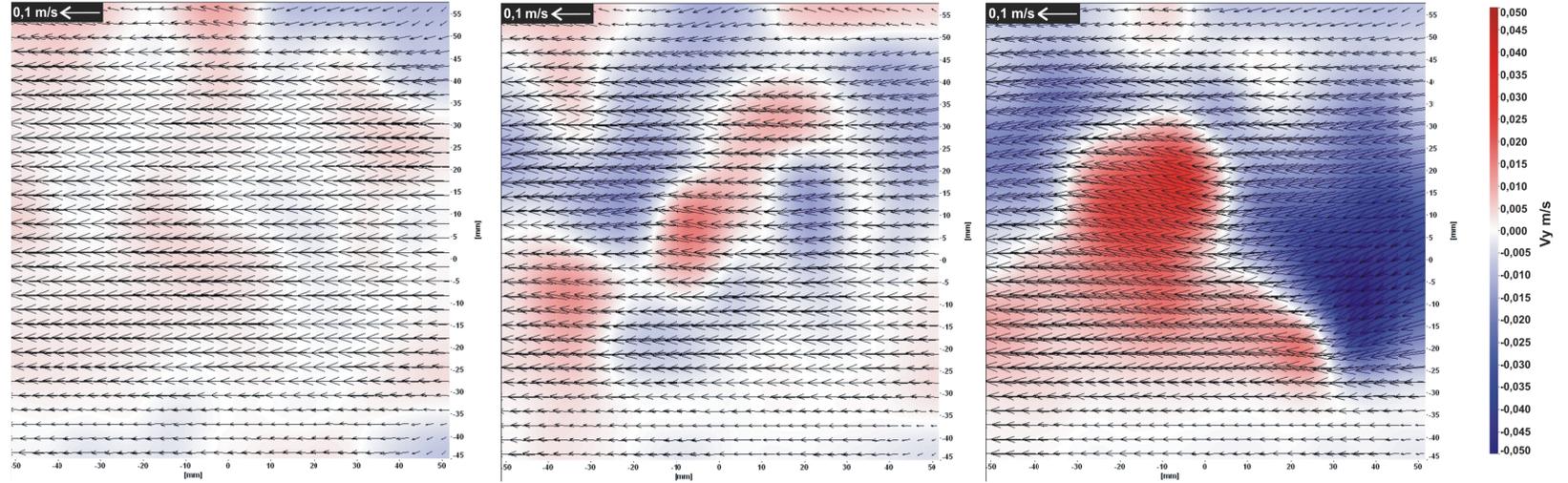
rechtes
Kompartiment



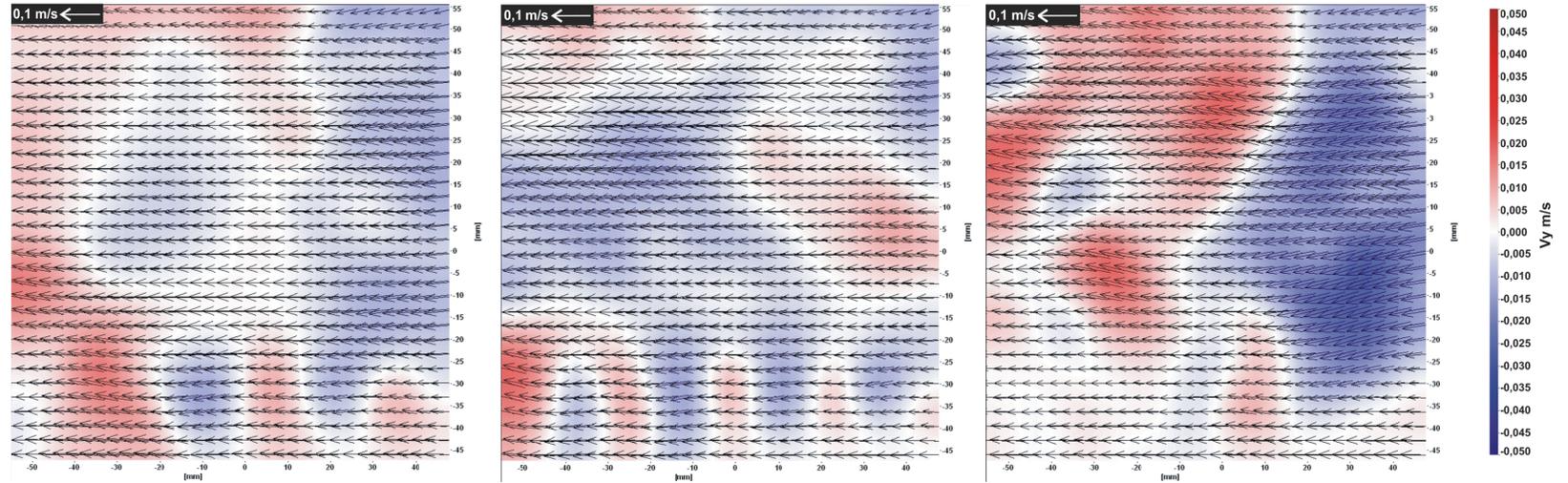
rechts hinter
dem
Kompartiment



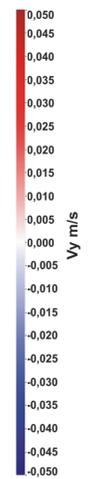
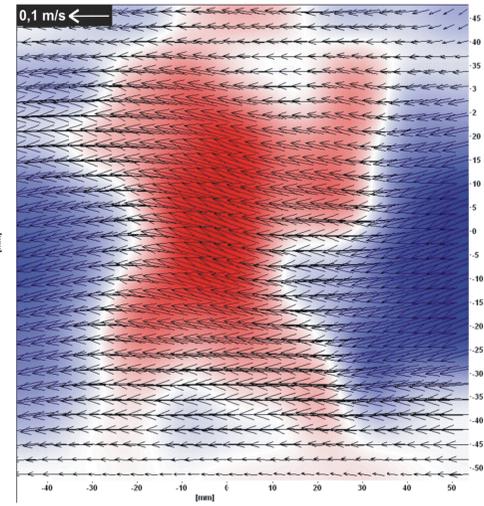
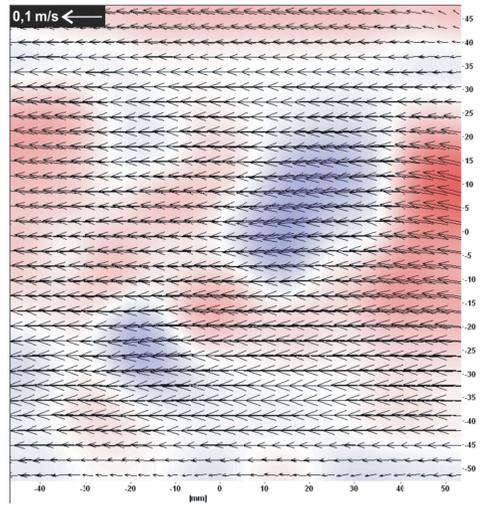
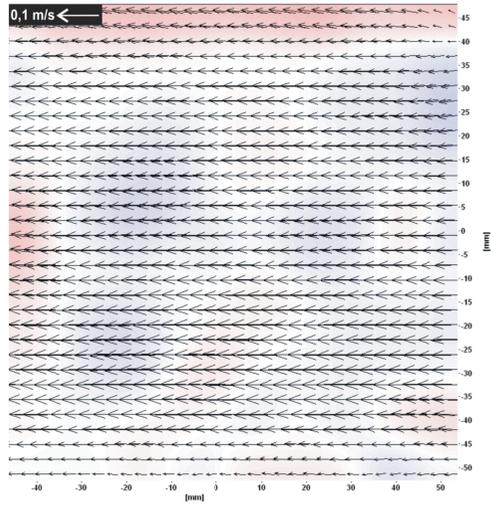
linkes
Kompartiment



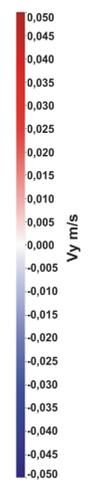
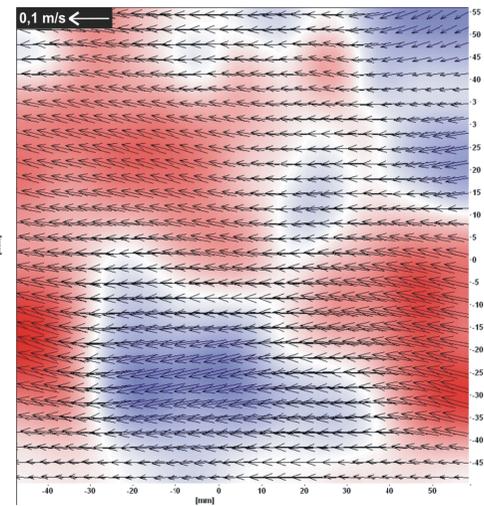
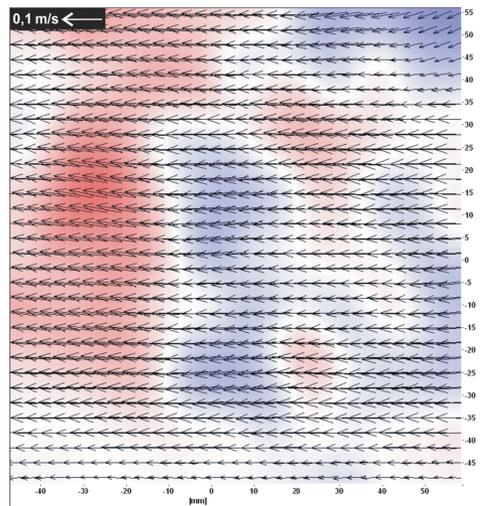
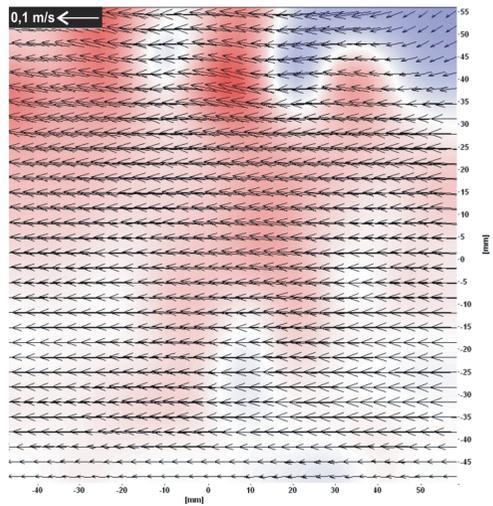
links hinter dem
Kompartiment



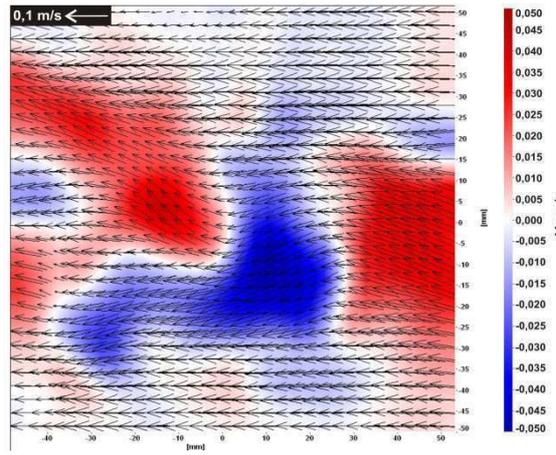
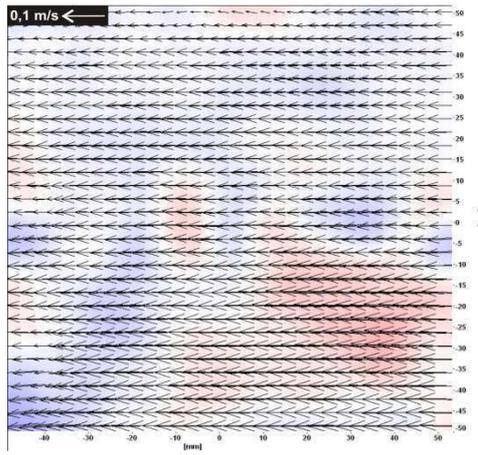
rechtes
Kompartiment



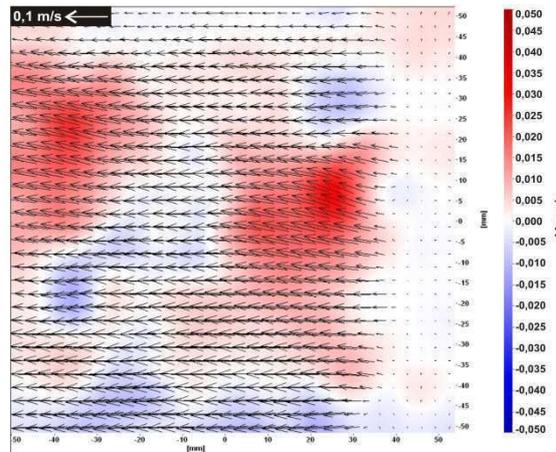
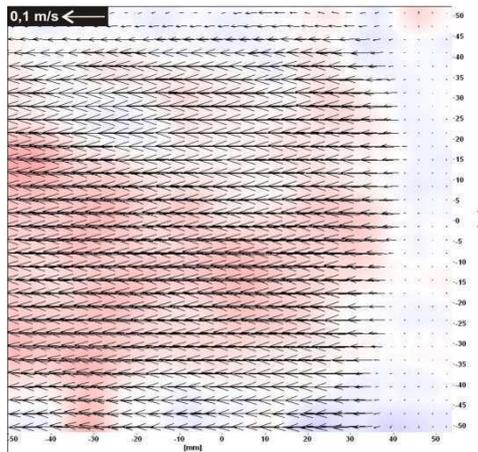
rechts hinter dem
Kompartiment



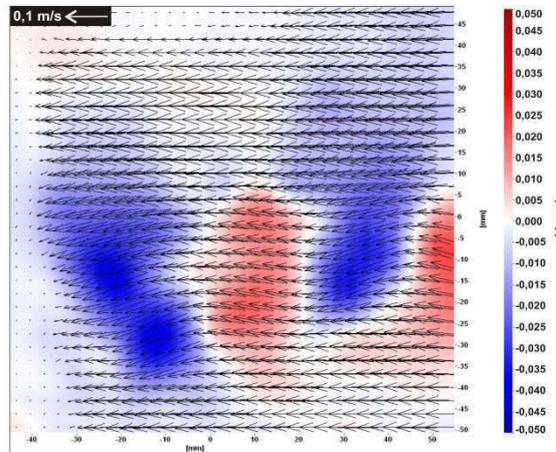
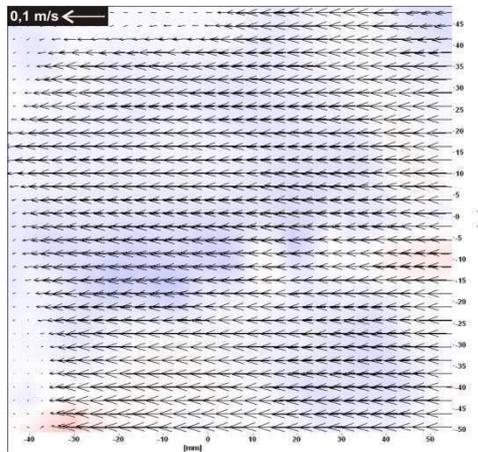
linkes
Kompartiment



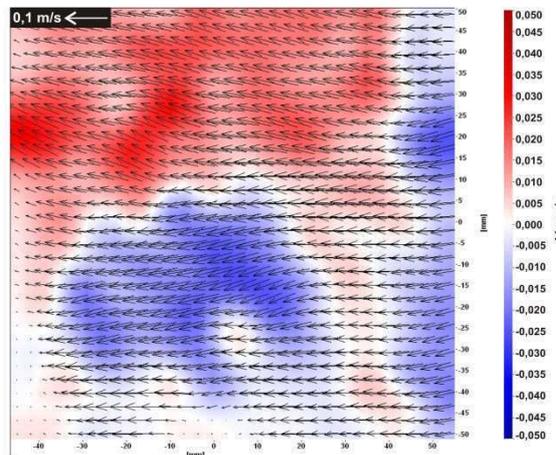
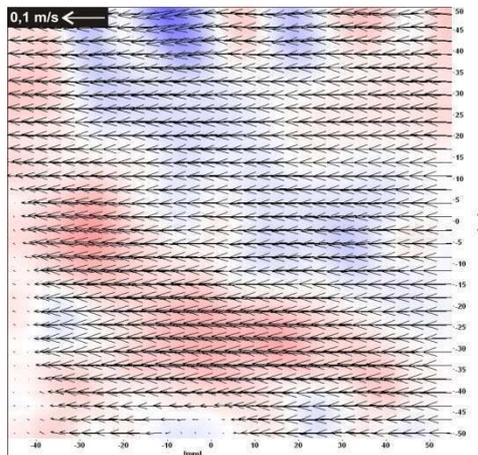
links hinter
dem
Kompartiment



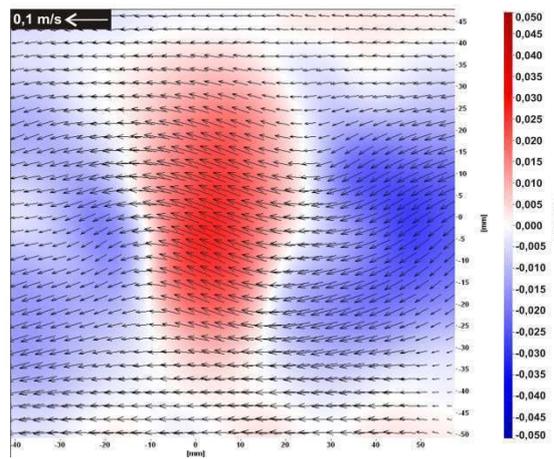
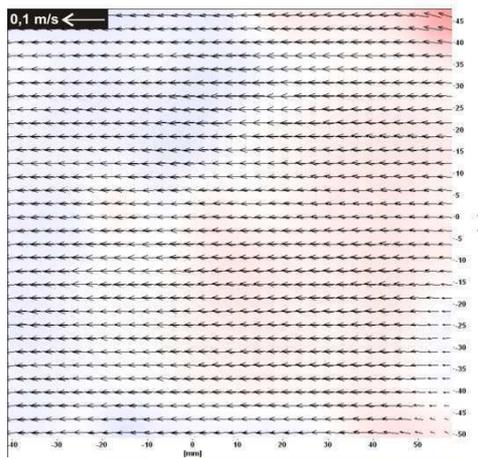
rechtes
Kompartiment



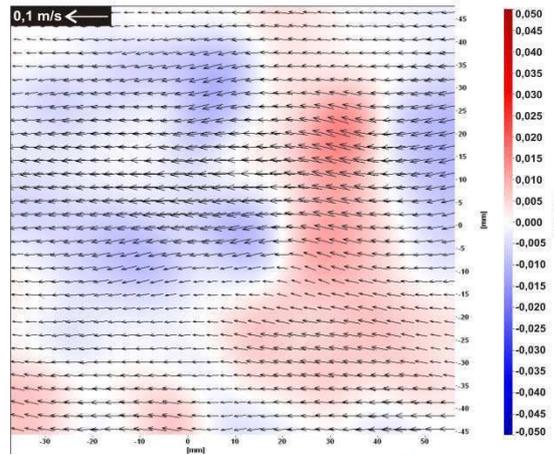
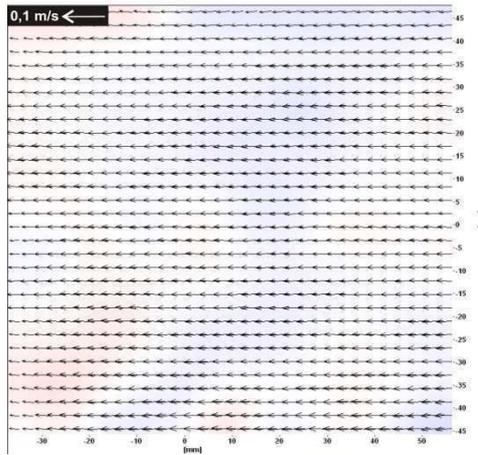
rechts hinter
dem
Kompartiment



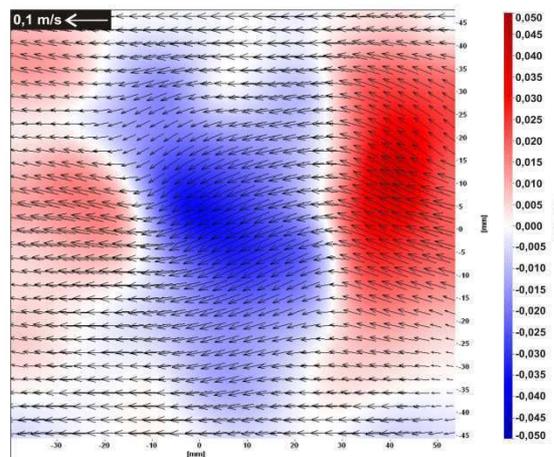
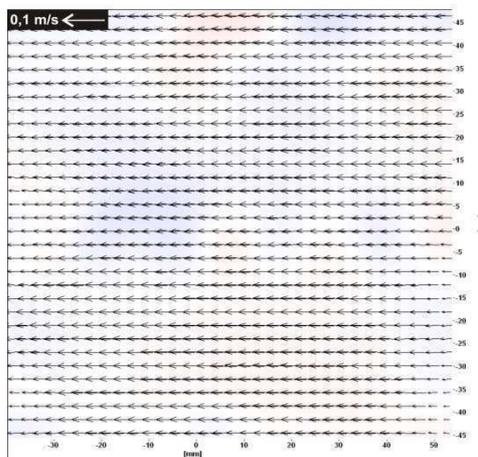
linkes
Kompartiment



links hinter
dem
Kompartiment



rechtes
Kompartiment



rechts hinter
dem
Kompartiment

